

# THESE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

**Centre de Recherche:** *Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement*

**Structure de Recherche :** *Botanique et valorisation des ressources végétales et fongiques*

**Discipline :** *Biologie*

**Spécialité :** *Ecologie végétale, Biodiversité, Zones humides*

Présentée et soutenue le 16 / 07 /2020 par :

**Mohammed El MADIHI**

***Etude de la biodiversité végétale et des traits fonctionnels des plantes des zones humides temporaires du Maroc le long d'un gradient de latitude et de pression anthropique***

## JURY

<b>Moustapha RAHOU</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Président
<b>Laila RHAZI</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Directrice de Thèse
<b>Patrick GRILLAS</b>	PES	Tour du Valat – Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes, Arles, France	Co-Directeur de Thèse
<b>Rachid TELLAL</b>	PES	Faculté des Sciences, Université Chouaïb Doukkali , El Jadida.	Rapporteur/ Examineur
<b>Ahmed EL ABOUDI</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Rapporteur/ Examineur
<b>Bouabid BADAOU</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Rapporteur/ Examineur
<b>Said LAHSSINI</b>	PH	Ecole Nationale Forestière d'Ingénieurs de Salé	Examineur

Année Universitaire : 2019/2020

# THESE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

**Centre de Recherche:** *Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement*

**Structure de Recherche :** *Botanique et valorisation des ressources végétales et fongiques*

**Discipline :** *Biologie*

**Spécialité :** *Ecologie végétale, Biodiversité, Zones humides*

Présentée et soutenue le 16 / 07 /2020 par :

**Mohammed El MADIHI**

***Etude de la biodiversité végétale et des traits fonctionnels des plantes  
des zones humides temporaires du Maroc le long d'un gradient de  
latitude et de pression anthropique***

## JURY

<b>Moustapha RAHOU</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Président
<b>Laila RHAZI</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Directrice de Thèse
<b>Patrick GRILLAS</b>	PES	Tour du Valat – Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes, Arles, France	Directeur de Thèse
<b>Rachid TELLAL</b>	PES	Faculté des Sciences, Université Chouaïb Doukkali , El Jadida.	Rapporteur/ Examineur
<b>Ahmed EL ABOUDI</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Rapporteur/ Examineur
<b>Bouabid BADAOU</b>	PES	Faculté des Sciences Université mohammed V, Rabat	Rapporteur/ Examineur
<b>Said LAHSSINI</b>	PH	Ecole Nationale Forestière d'Ingénieurs de Salé	Examineur

Année Universitaire : 2019/2020

\* .:

# Dédicaces

**A ma mère et mon père** : j'espère que vous êtes fiers de moi, j'espère que j'ai pu faire de votre rêve une réalité, merci pour votre confiance, votre soutien et vos prières qui représentaient ma source d'énergie et de motivation.

**A ma femme Hajar et ma petite Callitriche Sophia** : votre bonheur est ma thérapie je vous aime, il existe des moments où les sentiments échappent au langage, merci d'avoir existé dans ma vie.

**A mes sœurs « Meryem, Zineb et Houda »** : Un grand merci pour votre soutien et vos encouragements, je vous adore.

**A mon cher oncle Khalid** : une spéciale dédicace pour toi cher oncle, tu sais combien je t'aime, j'espère que je suis à la hauteur de tes attentes.

**A mes amis « Hicham, Mouad » et à mon beau frère Simohammed** merci pour votre soutien et votre aide sans limite.

**A tous mes amis et tous les membres de ma grande famille.**

# Remerciements

Les travaux présentés ont été réalisés à la Structure de Recherche : Botanique et Valorisation des Ressources Végétales et Fongiques (BOVAREF), Faculté des Sciences de Rabat sous la direction du Professeur **Mustpha Arrahou**.

Mon premier remerciement s'adresse à ma chère directrice de thèse, Professeur **RHAZI Laila**, pour la confiance qu'elle m'a accordée en acceptant d'encadrer ce travail de thèse, pour ses multiples conseils et pour toutes les heures et les jours qu'elle a consacrés à diriger cette recherche. Sa compétence, sa rigueur scientifique et sa clairvoyance m'ont beaucoup appris. Ils ont été et resteront le moteur de mon travail de recherche. Enfin, elle était plus qu'une directrice de thèse et j'ai été extrêmement sensible à ses qualités humaines, d'écoute et de compréhension tout au long de ce travail doctoral. Les mots ne suffisent pas pour exprimer ce qu'on ressent merci encore une fois.

J'adresse mes chaleureux remerciements à mon Co-directeur de thèse, Professeur **Patrick GRILLAS**, Directeur Scientifique de l'Institut de recherche pour la conservation des zones humides Méditerranéennes – Tour du Valat, Arles (France), pour son attention et de tout instant passé sur mes travaux malgré ses multiples préoccupations, pour ses conseils avisés et son écoute qui ont été déterminants pour la bonne réussite de cette thèse. J'ai pris un grand plaisir à travailler avec lui et bénéficier de ses grandes compétences scientifiques sur les zones humides.

Mes remerciements vont également à monsieur **Moustapha ARAHOU**, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour avoir accepté de présider le jury de thèse et pour l'ambiance de travail très agréable qu'il a toujours su créer au sein de l'équipe de recherche « Botanique et Valorisation des Ressources Végétales et Fongiques » grâce à sa très grande ouverture d'esprit.

Je remercie **Mr. Rachid TELLAL** professeur à la faculté des Sciences d'El Jadida, pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail, et d'avoir accepté d'être rapporteur et d'examiner ce travail, ses conseils et ses suggestions ont contribué à l'amélioration de ce rapport.

De même, je suis particulièrement reconnaissant à **Mr. Ahmed EL ABOUDI** professeur la faculté des Sciences de Rabat, de l'intérêt qu'il a manifesté à l'égard de cette recherche en s'engageant à être rapporteur et examinateur.

Je sais infiniment gré au **Mr. Bouabid BADAOUI** professeur à la faculté des Sciences de Rabat, de s'être rendu disponible pour la soutenance, de m'avoir prodigué maints conseils et d'avoir accepté la fonction de rapporteur/examinateur.

Mes remerciements vont également à monsieur **Mr. Said LAHSSINI** professeur à l'école Nationale Forestière d'Ingénieurs de Salé, qui a accepté de juger et d'examiner ce travail.

Je tiens à témoigner toute ma reconnaissance à **Pr. Er-Riyahi SABER** (Faculté de Meknès) pour son aide précieuse dans l'élaboration des cartes et sur le terrain.

Je remercie vivement **Pr. Mouhssine RHAZI** (FST d'Errachidia) pour son aide au niveau des traitements statistiques et sur le terrain.

Un grand merci également à mon binôme de thèse à qui je souhaite décerner une mention spéciale. Cette thèse n'aurait été qu'une pâle version de ce qu'elle est sans l'aide exceptionnelle de **Dr. Maarten Van den Broeck** (Université Catholique de Louvain, Belgique) qui a fait un PHD sur les mares temporaires du Maroc. Sa gentillesse, sa bonne humeur et ses qualités humaines rendaient le travail de terrain un grand moment de plaisir.

Je souhaite aussi exprimer ma gratitude à **Prof. Luc BRENDONCK** (Directeur du Laboratoire d'écologie aquatique et de biologie évolutive, Université Catholique de Louvain, Belgique) pour l'intérêt dont il a fait preuve envers ma recherche, et les moyens qu'il a mis à ma disposition dans le cadre du projet VLIR Maroc-Belgique.

Je tiens à témoigner toute ma reconnaissance au **Dr. Aline WATERKEYN**, du même laboratoire, pour son aide et sa contribution dans mes travaux de recherche.

Je tiens à remercier aussi **Jamie KNEITEL** (Université de Californie à Sacramento, USA) pour les discussions riches et intéressantes sur mes travaux de recherche. J'ai beaucoup appris avec lui lors de la mission de terrain au Maroc.

Je remercie aussi les autres structures qui m'ont accueilli pendant ces années de thèse : la Faculté des Sciences Ain Chock, Université Hassan II de Casablanca (Laboratoire d'Ecologie Aquatique et Environnement), et l'Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes, Tour du Valat, Arles, France.

Mes remerciements vont aussi à toute l'équipe de Botanique de la Faculté des Sciences de Rabat avec laquelle j'ai beaucoup appris sur le plan pédagogique en tant qu'enseignant contractuel.

Je remercie toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail (Anis Guelmami, Florence Daubigney, Bouabid Badaoui, Said Moukrim, Serge D. Muller, Abdelmajid Zouahri).

# Résumé

Les zones humides temporaires sont largement représentées au Maroc. Elles sont d'une grande importance écologique et économique et abritent une biodiversité unique avec de nombreuses espèces endémiques, rares ou menacées. Toutefois, ces écosystèmes connaissent un déclin rapide en raison de l'effet combiné des pressions anthropiques et des changements climatiques. Les changements climatiques prévus, sont susceptibles d'accentuer les impacts et d'induire de profonds changements dans la qualité de ces milieux et leur valeur biologique. A cet égard les objectifs de cette thèse étaient (1) d'étudier la composition et la structure de la végétation et du stock semencier des mares temporaires du Maroc à une échelle régionale, le long d'un gradient latitudinal N-S reflétant un gradient climatique, (2) les réponses des plantes le long de ce gradient et (3) d'évaluer les conséquences des changements climatiques sur la végétation des mares.

Notre travail, réalisé sur 85 mares temporaires de la côte atlantique marocaine a montré que la structure et la diversité des communautés végétales et du stock semencier sont principalement contrôlées à la fois par des facteurs locaux et des facteurs climatiques et que la richesse et la diversité diminuent du nord vers le sud. Cet appauvrissement des communautés est susceptible de s'accroître dans le futur avec le changement climatique. Nous avons trouvé aussi une grande variation le long du gradient de latitude des traits végétatifs et reproducteurs de 6 espèces de plantes amphibies (des genres *Isoetes*, *Elatine*, *Damasonium* et *Baldellia*) sur le terrain, ce qui ne s'exprime plus quand les plantes sont cultivées sous des conditions homogènes au laboratoire. Ces résultats suggèrent que les différences trouvées dans les traits des six plantes, correspondent à une réponse plastique aux conditions environnementales locales, ce qui contribue probablement à leur résilience aux fluctuations environnementales et au changement climatique. Ceci faciliterait d'éventuels transferts de populations dans des projets de restauration des mares perturbées.

**Mots clés :** Bassin méditerranéen, Maroc, changement climatique, communautés végétales, gradient climatique, Zones humides temporaires, biodiversité.

# ABSTRACT

Temporary wetlands are widely represented in Morocco. These ecosystems have an important ecological and economic value. They are also remarkable habitats with a unique biodiversity with many endemic, rare or threatened species. However, these ecosystems are in rapid decline due to the combined effect of anthropogenic pressures and climate change. The predicted climatic changes are likely to accentuate the impacts and induce profound changes in the quality of these environments and their biological value. In this regard, the objectives of this thesis were (1) to study the composition and structure of the vegetation and the seed stock of Moroccan temporary ponds at a regional scale, along a latitudinal gradient N-S reflecting a climatic gradient, (2) the responses of plants along this gradient and (3) to assess the consequences of climate change on the ponds Vegetation.

Our work, carried out on 85 temporary ponds on the Moroccan Atlantic coast. Our results show that the plant communities' and seed stock structure and diversity are mainly controlled by both local and climatic factors and that the richness and diversity decrease from north to south. This impoverishment of communities is likely to increase in the future with climate change. We also found a large variation along the latitude gradient of the 6 amphibious species (Isoetes, Elatine, Damasonium and Baldellia) vegetative and reproductive traits in the field, which is no longer, expressed when the plants are grown under homogeneous conditions in the laboratory. These results suggest that the differences found in six plants traits correspond to a plastic response to local environmental conditions, which probably contributes to their resilience to environmental fluctuations and climate change; it would facilitate possible transfers of populations in projects to restore disturbed ponds.

**Keywords:** Mediterranean basin, Morocco, climate change, plant communities, climate gradient, temporary wetlands, biodiversity.



# Production scientifique

## Articles dans des revues indexées

**El Madihi M**, Rhazi L, Van den Broeck M, Rhazi M, Waterkeyn A, Er-riyahi S, Bouahim S, Arahou M, Zouahri A, Guelmami G, D. Muller S, Brendonck L & Grillas P. (2017): Plant community patterns in Moroccan temporary ponds along latitudinal and anthropogenic disturbance gradients, *Plant Ecology & Diversity*, 10(2-3):197-215

Van den Broeck M, Rhazi L., Waterkeyn A, **El Madihi M**, Grillas P, Kneitel J, Brendonck L, (2019): Livestock disturbances in Mediterranean temporary ponds: A mesocosm experiment with sheep manure and simulated trampling. *Freshwater Biology* DOI:10.1111/fwb.13268.

Moukrim S, Lahssini S, Rhazi M, Mharzi Alaoui H, Benabou A, Wahbi I, **El Madihi M**, Arahou M, Rhazi L. (2018): Climate change impacts on potential distribution of endemic species in Morocco: *Argania spinosa* (L.) Skeels as case study. *Agroforestry Systems* 93 (4): 1209-1219

Moukrim S, Lahssini S, Rifai N., Menzou K., Mharzi-Alaoui H, Labbaci A., Rhazi M, Wahbi I, **El Madihi M**, Arahou M, Rhazi L. (accepté). Modélisation de la distribution potentielle du *Cedrus atlantica* Manetti du Maroc et impacts du changement climatique. *Bois et Forêts des Tropiques*

Rhazi L, Rebelo A.R, Róis A.S., Castro S, Loureiro J, **El Madihi M**, Paes A.P, Grillas P, Ibn Tattou M, Caperta A.D. (accepté). *Limonium mucronatum*: plant communities and cytogenetic characterization of an endemic of the Moroccan Atlantic coast. *Plant Biosystems*.

## Communications (orales et affichées)

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Brendonck L. & Grillas P. Analyse des facteurs déterminant la composition des communautés végétales dans les zones humides temporaires du Maroc occidental. Communication aux 7<sup>èmes</sup> Journées Internationales 'Oiseaux d'Eau & Zones Humides', 20-22 mars 2014, Marrakech.

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Brendonck L., Grillas P. Identifying key factors related to plant community structure in Mediterranean temporary pond. Communication at the 2nd edition of Mediterranean Conservation Sciences Conference, 28 -30 April 2014 Arles, France.

Rhazi L., Bouahim S., Van den Broeck M., Waterkeyn A., Grillas P., Amami B., **El Madihi M.**, Rhazi M., Saber E., Brendonck L. Raising awareness for Mediterranean temporary ponds in Morocco. Communication at the International Wetlands Conference, Huesca, Spain, 14-18 September 2014.

Van den Broeck M., Rhazi L., Grillas P., **El Madihi M.**, Rhazi M., Brendonck L., Waterkeyn. Faunal and floral community patterns in Moroccan temporary ponds along climatic and anthropogenic disturbance gradients. Communication at the International Wetlands Conference, Huesca, Spain, 14-18 September 2014.

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Er-riyahi S., Brendonck L. & Grillas P. Patrons des communautés de plantes des mares temporaires du Maroc le long de gradients climatique et de perturbation anthropique. Communication au colloque ECOVEG 11 - Ecologie des communautés végétales du 25 au 27 mars 2015 – Grenoble.

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Er-riyahi S., Brendonck L. & Grillas P. Effet des changements globaux sur les communautés végétales des mares temporaires du Maroc. Communication à la 4<sup>ème</sup> Édition des Doctoriales 2015, 19-21 Février **2015**, Rabat.

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Saber E., Arahou M., Brendonck L., Badaoui B., Grillas P. Functional traits study of some amphibious plants in Moroccan temporary wetlands along a latitudinal gradient (35°N-31°N). Oral communication at the 3rd edition of Mediterranean Conservation Sciences Conference, 22 au 24 April **2016** Arles, France.

Jbair A., Rhazi R., **El Madihi M.**, Van den Broeck M., Rhazi M., Arahou M., Saber E., Waterkeyn A., Brendonck L., Smouni A., Bendaou N., Grillas P. Experimental study of temperature effect on amphibious plants germination in Mediterranean temporary wetlands. Poster communication at the 3rd edition of Mediterranean Conservation Sciences Conference, 22 - 24 April **2016** Arles, France.

**El Madihi M.**, Rhazi L., Jbair A., Van den Broeck M., Rhazi M., Arahou M., Er-riyahi S., Waterkeyn A., Brendonck L., Essmouri, Ben daou N., Grillas P. Etude expérimentale de l'effet de la température sur la germination des plantes amphibies des zones humides temporaires méditerranéennes. Communication à la 5<sup>ème</sup> Édition des Doctoriales 2016, es 9, 10 et 11 mars **2016**, Rabat.

Rhazi M., Rhazi L., **El Madihi M.**, Grillas P. Effect of fire on the vegetation of Mediterranean temporary ponds. 7th European Pond Conservation Network Workshop. Faro, Portugal. 1-4 May **2017**.

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Saber E., Arahou M., Badaoui B., Wahby I., Brendonck L., Grillas P. Plasticity of functional traits study of six Moroccan amphibious plants along a latitudinal gradient in temporary ponds in Morocco. Faro, Portugal. 1-4 May **2017**.

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Saber E., Arahou M., Brendonck L., Grillas P. Facteurs structurant la composition du stock de semences des mares temporaires du Maroc le long du gradient de latitude. 2<sup>ème</sup> édition du Symposium « Santé-Environnement-Développement durable » El Jadida. 25 février **2017**.

Chenaoui M., Rhazi L., Benkhemmar O., Wahby I., **El Madihi M.**, Arahou M., Guennoun N., AMAR M. Isolation and identification of bacteria degrading sucrose isolated from sugar beet roots in Morocco Symposium International des Plantes Aromatiques et Médicinales - SIPAM 2019. El Jadida. 18-20 avril **2019**.

Chenaoui M., Amar M., Benkhemmar O, El Aissami A., Wahby I., **El Madihi M.**, Guennoun N., Arahou M., Rhazi L. Diversité des champignons associés aux racines de betterave sucrière prélevées dans la région du Gharb. Symposium International des Plantes Aromatiques et Médicinales - SIPAM 2019. El Jadida. 18-20 avril **2019**.

Rhazi L., **El Madihi M.**, Rhazi M., Ben Bammou M., Wahby I., Chenaoui M., Saber E., Guennoun N., Arahou M., Grillas P. Biodiversité et usages des plantes des zones humides du Maroc. Symposium International des Plantes Aromatiques et Médicinales - SIPAM 2019. El Jadida. 18-20 avril **2019**.

Ouahou S., Rhazi M., **El Madihi M.**, Moukrim S., **Rhazi L.** Lac de Merzouga « Lac SRIJ » un joyeux floristique des zones hyper arides du Maroc. 2<sup>ème</sup> édition du congrès international : Zones humides, Bassin versant et Développement local. Nador. 20-26 avril. **2019.**

Ben Bammou M., Rhazi M., **El Madihi M.**, Moukrim S., Rhazi L. Effet des herbicides sur la germination des plantes et impact sur la biodiversité végétale des mares temporaires du Maroc. Deuxième édition du congrès international : Zones humides, Bassin versant et Développement local. Nador. 20-26 avril **2019.**

Ben Bammou M., Rhazi M., **El Madihi M.**, Rhazi L. Etude expérimentale de l'effet des herbicides sur la végétation caractéristique des mares temporaires du Maroc. 14<sup>ème</sup> Congrès International sur l'Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG 14). Toulouse. 24-26 avril **2019.**

Rhazi M., Rhazi L., **El Madihi M.**, Ben Bammou M., Wahby I., Guennoun N., Arahou M., Grillas P. Les zones humides du Maroc: un joyau floristique riche en plantes à usages variés. 1er Congrès International : Santé Humaine et Ressources Naturelles Oasiennes. Errachidia. 16-18 octobre **2019.**

**El Madihi M.**, Rhazi L., Van den Broeck M., Rhazi M., Waterkeyn A., Ben Bammou M., Wahby I., Saber E., Arahou M., Brendonck L., Grillas P. Richesse et densité du stock semencier des mares temporaires du Maroc le long du gradient latitudinal (35°N – 31°N). Conférence Internationale : Management de l'Environnement, des Ressources Naturelles & de la Santé 24-26 juin 2020.

Ben Bammou M., **El Madihi M.**, Rhazi L., Rhazi M. Perturbation de la végétation caractéristique des mares temporaires méditerranéennes par le feu Conférence Internationale : Management de l'Environnement, des Ressources Naturelles & de la Santé 24-26 juin 2020.

## **Distinction**

**Prix de la meilleure communication orale** : 1<sup>er</sup> prix : **Mohammed El Madihi** et coll., Patrons des communautés de plantes des mares temporaires du Maroc le long de gradients climatiques et de perturbation anthropique (**Grenoble, 2014, France**).

## **Participation à des projets de recherche**

**Projet MBZ 2018-2019** (MBZ 182517936). « Stratégie de conservation du Callitriche de Mathez (*Callitriche mathezii*) »

**Projet VLIR-UOS (ZEIN2011Z092 / 2011-1013)**: « La mise en réseau pour la conservation et la gestion durable des zones humides méditerranéennes temporaires au Maroc », 2011-2013, qui a été réalisé en partenariat entre l'Université catholique de Louvain, Belgique / l'Université Hassan II- Aïn Chock de Casablanca).

# Liste des figures

## CHAPITRE I

- Figure 1.** Répartition des principaux systèmes de mares temporaires au Maroc 1 = Rif occidental, 2= Zone de Rabat, 3= Chaouia et Doukkala, 4= Haouz et Souss, 5= Haut-Atlas, 6=Moyen-Atlas, 7=oriental, 8=Sahara. (d'après Thiery, 1987; modifiée par Saber, 2006). 17
- Figure 2.** Quelques services des mares temporaires du Maroc (**A.** Service d'approvisionnement: abreuvoir et pâturage pour le bétail; **B.** Service d'approvisionnement : récolte de plantes médicinales, **C.** Service culturel: valeur éducative ; **D.** Service culturel : valeur récréative). 18
- Figure 3.** Quelques espèces végétales remarquables des mares temporaires marocaines. (**A:** *Damasonium bourgaei*; **B:** *Pilularia minuta*; **C:** *Marsilea strigosa*; **D:** *Crassula vaillantii*; **E:** *Ranunculus peltatus*; **F:** *Baldellia ranunculoides*) 20
- Figure 4.** Quelques espèces animales caractéristiques des mares temporaires du Maroc (van den Broeck, 2016). De gauche à droite et de haut en bas: *Cloeon* sp. (*Ephemeroptera*), *Dytiscus* sp. (*Coléoptères*), *Berosus affinis* (*Coléoptères*), *Cypris bispinosa* (*Ostracoda*), *Hemidiaptomus maroccanus* (*Copépode*), *Branchipus schaefferi* (*Anostraca*), *Tanymastix affinis* (*Anostraca*), *Triops mauritanicus* (*Notostraca*), *Maghrebetheria maroccana* (*Spinicaudata*), *Pleurodeles waltl* (*Urodela*), *Hyla meridionalis* (*Anura*). Photographies: hors stock de Jean-François Cart, Patrick Grillas, et Maarten Van den Broeck. 22
- Figure 5.** Quelques menaces sur les mares temporaires du Maroc (**A.** drainage, **B.** Pompage de l'eau, **C.** l'agriculture dans la mare, **D.** Urbanisation, **E.** l'agriculture sur les bords, **F.** comblement) 23
- Figure 6.** Localisation des mares temporaires étudiées dans les plaines de six régions du Maroc le long du gradient latitudinal (Nord Sud). 24

## CHAPITRE II

- Figure 1.** En haut l'emplacement de toutes les mares temporaires et stations météorologiques étudiées utilisés pour la modélisation du climat WorldClim dans le Nord du Maroc (source WorldClim) ; en bas des cartes de précipitations et de températures (moyenne 1950-2000) pour le nord du Maroc (source WorldClim). 37
- Figure 2.** Ci-dessus: Partitionnement des variations (% expliqué variation basée sur  $R^2$  ajusté) de la matrice des données des plantes (caractéristiques des mares (A) et espèces terrestres (C)) en fonction des facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs. Légende: Les pourcentages en caractères gras représentent des facteurs significatifs et sont indiqués par \*. Ci-dessous: Tracés d'ordination de PCA illustrant la relation entre la structure de la communauté végétale pour les espèces caractéristiques des mares (B) et terrestres (D) et les facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs, représentés comme variables supplémentaires. 44
- Figure 3.** La moyenne et l'écart type (barres) de la richesse spécifique en espèces caractéristiques des mares, des espèces rares et des espèces terrestres entre les six régions le long du gradient de précipitations (ligne); les régions sont classées par latitude décroissante; Les différentes lettres sur le graphique correspondent à une différence significative entre les régions. 46
- Figure 4.** Variation de la distribution des espèces caractéristiques des mares (annuelles et vivaces) et terrestres (annuelles et vivaces), en utilisant les richesses totales dans les mares temporaires des six régions étudiées. Les régions sont classées par latitude décroissante ; les différentes lettres dans le graphique correspondent à une différence significative entre les régions, les majuscules sont utilisées pour le ratio vivaces / total et minuscules pour le rapport annuelles / total. 47

**Figure 5.** Variation de la répartition des espèces rares des mares temporaires en fonction de la latitude (A) et des précipitations (B). Les points représentent les points de présences d'une espèce à un certain niveau de latitude ou de précipitations ; les barres représentent les aires de répartition **48**

### CHAPITRE III

**Figure 1.** Localisation des 79 mares **61**

**Figure 2.** Les différents points d'échantillonnage (9) du sédiment dans les mares temporaires pour l'étude du stock semencier. **65**

**Figure 3.** Relation entre la densité (nombre de semences pour 100g de sédiment) et la fréquence (pourcentage de l'ensemble des mares) des espèces dans le stock semencier des mares étudiées. Chaque point représente les différentes espèces (n= 76). Les trois catégories d'espèces (caractéristique des mares, rare et terrestre) sont visualisées dans le graphique. **70**

**Figure 4.** Indice de diversité alpha, bêta (sur la base des similarités Raup-Crick) et gamma pour l'espèce totale, les espèces caractéristiques des mares et les espèces terrestres dans les six régions étudiées (classées par latitude décroissante). Notez que la diversité alpha et gamma est présentée le long de l'axe vertical gauche et la diversité bêta le long de l'axe droit. Dans ce graphique, nous avons utilisé les similitudes pour la diversité bêta. **72**

**Figure 5.** En Haut: Partitionnement de la variance (% de variation expliquée sur la base du R<sup>2</sup> ajusté) de la matrice de données des stocks semenciers des espèces pour les facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs (A). Légende: Les pourcentages en gras représentent des facteurs significatifs et sont indiqués avec \*. En bas: Plan d'ordination de l'ACP illustrant la relation entre la structure de la communauté du stock semencier (B) et les mares échantillonnées dans les six régions (C) et les facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs, projetées en tant que variables supplémentaires. **74**

**Figure 6.** Relation entre la densité (nombre de semences pour 100g de sédiment) et la richesse (nombre d'espèces) du stock semencier dans les mares étudiées. Chaque point de données représente une mare (n = 79) en forêt ou en zone agricole. Les données de la densité et de la richesse du stock semencier sont converties en logarithme. **75**

**Figure 7.** Variation de (A) la richesse spécifique et (B) de la densité totale, en espèces caractéristiques des mares, en espèces rares et en terrestres entre les six régions (histogrammes) et moyenne des précipitations annuelles (courbe) le long du gradient latitudinal (nord-sud). Les Différentes lettres dans le graphe représentent les différences significatives entre les régions. **77**

**Figure 8.** Variation de la richesse (A) et de la densité (B) des espèces annuelles et des pérennes dans le stock semencier entre les six régions (classées par latitude décroissante); les différentes lettres sur le graphique représentent des différences significatives entre les régions. **78**

**Figure 9.** La variation de la latitude (A) et des précipitations (B) en fonction de la répartition des espèces rares dans le stock semencier. Les points représentent les points de présences d'une espèce à un certain niveau de latitude ou de pluie; les barres représentent les aires de répartition. **83**

### CHAPITRE IV

**Figure 1.** Prélèvement des échantillons du sol dans les mares temporaires et expérimentation de mise en germination des échantillons récoltés (coupelles avec les plantules) **97**

**Figure 2.** Proportion des espèces caractéristiques des mares et des terrestres (A) ainsi que les annuelles et les vivaces (B) au niveau stock semencier et de la végétation exprimée dans les 79 mares temporaires sélectionnées le long d'un gradient de latitude. **102**

**Figure 3 :** Variation de la richesse spécifique du stock semencier et de la végétation exprimée en fonction des régions suivant un gradient de latitude (Nord-Sud) **103**

**Figure 4.** Variation de la densité des espèces dans le stock semencier et de leur abondance dans la végétation exprimée en fonction des régions suivant un gradient de latitude (N-S) **103**

**Figure 5.** Non-metric multidimensional scaling (NMDS), comparant les espèces du stock semencier (cercle vert) et de la végétation exprimée (cercle bleu) dans les 79 mares temporaires étudiées. La valeur du Stress final est de 27,5.

### CHAPITRE V

**Figure 1.** Localisation des 20 mares temporaires sélectionnées dans six régions pour la collecte des six espèces amphibies utilisées dans cette étude 118

**Figure 2.** Photos des six espèces amphibies étudiées (A : *Damasonium bourgaei* ; B : *Damasonium polyspermum* ; C : *Elatine brochonii* ; D : *Baldellia ranunculoides* ; E : *Isoetes velata* ; F : *Isoetes setacea*) 121

**Figure 3.** ACP des traits mesurés sur des individus collectés sur le terrain (A) et sur des individus cultivés au laboratoire (B) de six espèces amphibies (Ba.run: *Baldellia ranunculoides*; Da.bou: *Damasonium bourgaei*; Da.pol: *Damasonium polyspermum*; El.bro: *Elatine brochonii*; Is.set: *Isoetes setacea*; Is.vel: *Isoetes velata*) issues de 20 mares temporaires des six régions réparties le long du gradient latitudinal Nord-Sud (TA: Tanger, MA: Mamora, BS: Benslimane, CH: Chaouia, JB: Jbilets, ES: Essaouira). 125

**Figure 4 :** Variation entre les régions (du nord : Tanger vers le sud : Essaouira) des traits mesurés sur le terrain pour les populations des six espèces étudiées. 127

**Figure 5.** Variation entre les régions (du nord : Tanger vers le sud : Essaouira) des traits mesurés au laboratoire sur les populations des six espèces cultivées sous les mêmes conditions. 128

**Figure 6.** Indice de plasticité des espèces étudiées pour les huit traits végétatifs et reproducteurs 130

## TABLE DES MATIERES

<b>INTRODUCTION GENERALE.....</b>	<b>1</b>
<b>I. CARACTERISTIQUES BIOPHYSIQUES DE LA ZONE D’ETUDE .....</b>	<b>15</b>
PRINCIPAUX TYPES DES MARES TEMPORAIRES AU MAROC .....	16
FONCTIONS ET SERVICES.....	17
RICHESSSE BIOLOGIQUE .....	19
<i>La flore</i> .....	19
<i>La faune</i> .....	21
LES MENACES.....	22
LOCALISATION GEOGRAPHIQUE ET CARACTERISTIQUES PHYSIQUE ET PAYSAGERE DE LA ZONE D’ETUDE.....	24
<b>II. PATRONS DES COMMUNAUTES DE PLANTES DES MARES TEMPORAIRES DU MAROC LE LONG DE GRADIENTS CLIMATIQUE ET DE PERTURBATION ANTHROPIQUE.....</b>	<b>27</b>
RESUME.....	28
INTRODUCTION.....	29
MATERIEL ET METHODES .....	32
<i>Etude de la végétation</i> .....	32
<i>Facteurs hydrologiques et pédologiques</i> .....	34
<i>Facteurs climatiques et géographiques</i> .....	35
<i>Facteurs Anthropiques</i> .....	35
<i>Analyses des données</i> .....	37
RESULTATS .....	39
<i>Facteurs structurant les communautés végétales</i> .....	39
<i>Communautés caractéristiques des mares</i> .....	40
<i>Communautés d'espèces terrestres</i> .....	45
<i>Richesse des espèces</i> .....	46
DISCUSSION .....	51
CONCLUSIONS.....	55
<b>III. RICHESSE ET DIVERSITE DU STOCK SEMENCIER DES MARES TEMPORAIRES DU MAROC LE LONG DU GRADIENT LATITUDINAL .....</b>	<b>56</b>
RESUME.....	57

INTRODUCTION.....	58
MATERIEL ET METHODES .....	61
<i>Régions d'étude</i> .....	61
<i>Les facteurs locaux</i> .....	63
<i>Les facteurs anthropiques</i> .....	63
<i>Les facteurs climatiques et géographiques</i> .....	64
<i>Étude du stock semencier</i> .....	64
<i>Analyses des données</i> .....	65
RESULTATS .....	67
<i>La composition du stock semencier</i> .....	67
<i>La diversité du stock semencier</i> .....	72
<i>Les facteurs qui structurent les communautés du stock semencier</i> .....	73
<i>La richesse et la densité du stock semencier</i> .....	75
DISCUSSION .....	<b>83</b>
<i>Les caractéristiques du stock semencier</i> .....	83
<i>Structure des communautés du stock semencier</i> .....	84
<i>Diversité, richesse et densité du stock semencier</i> .....	86
<b>IV. LA RELATION ENTRE LE STOCK SEMENCIER ET LA VEGETATION EXPRIMEE DES MARES DES MARES TEMPORAIRES MAROCAINES LE LONG DU GRADIENT LATITUDINAL .....</b>	<b>90</b>
RESUME.....	91
INTRODUCTION.....	92
MATERIEL ET METHODES .....	94
<i>Zones d'études</i> .....	94
<i>Etude de la végétation</i> .....	95
<i>Facteurs écologiques</i> .....	95
<i>Etude du stock semencier</i> .....	96
<i>Analyses des données</i> .....	97
RESULTATS .....	98
<i>Composition du stock semencier et de la végétation</i> .....	98
<i>Variation du stock semencier et de la végétation le long du gradient latitudinal</i> .....	103
<i>Corrélations entre le stock semencier et la végétation exprimée</i> .....	104



DISCUSSION .....	106
<i>Composition du stock semencier et de la végétation</i> .....	106
<i>Relations entre le stock semencier et la végétation</i> .....	108
<i>Variation du stock semencier et de la végétation le long du gradient latitudinal</i> .....	110
<b>Conclusions .....</b>	<b>111</b>
<b>V. LA PLASTICITE DES TRAITS FONCTIONNELS DE SIX PLANTES AMPHIBIES LE LONG D'UN GRADIENT LATITUDINAL DANS LES MARES TEMPORAIRES MAROCAINES .....</b>	<b>112</b>
RESUME.....	113
INTRODUCTION.....	114
MATERIEL ET METHODES .....	118
<i>Zones d'étude</i> .....	118
<i>Matériel végétal</i> .....	120
<i>Analyses des données</i> .....	122
RESULTATS .....	123
<i>Les traits fonctionnels sur le terrain le long du gradient latitudinal</i> .....	124
<i>Les traits fonctionnels sous les conditions contrôlées au laboratoire</i> .....	129
<i>Variabilité des traits</i> .....	129
DISCUSSION .....	131
<b>DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....</b>	<b>135</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE GENERALE.....</b>	<b>142</b>

# *Introduction Générale*

« *La nature* hait l'uniformité et aime la diversité.

C'est là peut-être que se reconnaît son génie »

*Bernard Werber*

## **Biodiversité, gradient latitudinal et climat**

La biodiversité joue un rôle majeur au sein de la biosphère. Elle rend de nombreux services à l'homme (approvisionnement, régulation, entretien, culturel) et participe à son bien-être ainsi qu'à son économie (Cardinale et al., 2012; Bellard, 2013). La diversité spécifique varie dans l'espace et dans le temps (Bellard, 2013). A l'échelle globale, la distribution spatiale de la biodiversité se fait selon les modèles régionaux du climat permettant ainsi de distinguer de larges ensembles biologiques appelés biomes (exemple : toundra, taiga, forêt mixte tempérée, forêt méditerranéenne, grands déserts, forêt tropicale). Au sein de ces biomes, les espèces interagissent entre elles en formant des unités fonctionnelles « les écosystèmes », caractérisés par une association de différentes communautés ayant des relations structurelles et fonctionnelles avec leur environnement et entre elles. La variation spatiale de la diversité spécifique a toujours suscitée l'intérêt des écologues.

Le gradient latitudinal de diversité (GLD), très lié au climat, est l'un des modèles les plus documentés en écologie (Pianka, 1966; Willig et al., 2003; Hillebrand, 2004; Mittelbach et al., 2007; Kneitel, 2016). Il est le plus ancien et l'un des modèles les plus fondamentaux concernant la vie sur terre montrant l'augmentation de la diversité biologique des pôles vers les régions équatoriales (Brown & Lomolino, 1998; Gaston, 1996; Rosenzweig, 1995; Willig, 2001). En effet, la richesse en espèces de la plupart des taxons augmente vers l'équateur et cette tendance est nettement plus forte aux échelles régionales que locales (Mittelbach et al., 2007). Cette diminution du nombre d'espèces vers les hautes latitudes a été identifiée dans de nombreux groupes taxonomiques et dans plusieurs écosystèmes (Hillebrand, 2004). Néanmoins, il existe un manque de consensus sur les mécanismes à l'origine de cette variation spatiale de la diversité. Un nombre toujours croissant d'hypothèses (Pianka, 1966 ; Rohde, 1992), leur interdépendance (Currie, 1991; Gaston & Blackburn, 2000) et l'absence d'hypothèses alternatives irréfutables (Currie, 1991) ont constitué un obstacle à la recherche de la cause principale de ce gradient latitudinal (Currie et al., 1999; Hillebrand, 2004). Le débat sur les causes du gradient latitudinal de diversité comporte des explications biologiques (spéciation, extinction, biogéographie, etc) et/ou non biologiques (histoire du climat, âge et surface des régions, etc) (Mittelbach et al. 2007; Hof et al, 2008). Trois catégories d'hypothèses ont été proposées pour expliquer cette tendance :

(1) l'hypothèse *espèce – énergie*, selon laquelle la richesse en espèces est déterminée par la disponibilité en énergie (Currie, 1991; Hawkins et al., 2003);

(2) l'hypothèse *espèce – surface*, qui souligne l'importance de l'espace pour la richesse en espèces (Terborgh, 1973; Rosenzweig, 1995); et

(3) l'hypothèse *historique* qui souligne l'importance des facteurs écologiques, en particulier des fluctuations climatiques (Fischer, 1960; Dynesius & Jansson, 2000; Graham et al., 2006; Hof et al., 2008).

Les facteurs écologiques co-varient avec la latitude et peuvent interagir avec les traits des espèces (par exemple, la capacité de dispersion), entraînant le gradient latitudinal de diversité (GLD) à différentes échelles spatiales (Willig et al., 2003; Soininen et al., 2007; Jocque et al., 2010). Par exemple, la variation climatique peut déterminer la structure physique d'une communauté (taille de l'habitat, par exemple), ce qui peut ensuite déterminer la richesse spécifique de la communauté à l'échelle locale (MacArthur & Wilson, 1967), la capacité de dispersion des espèces (Jocque et al., 2010; Brendonck et al., 2014) et les profils de diversité bêta (Soininen et al., 2007). Les études montrant une diversité croissante vers les basses latitudes à différentes échelles « régionales et locales » sont prépondérantes (Stevens & Willig, 2002 ; Rodriguez & Arita, 2004; Kraft et al., 2011). Cependant, d'autres études ont montré des gradients latitudinaux de diversité inversés à certaines échelles spatiales « locales » (Clarke & Lidgard, 2000 ; Buckley et al., 2003; Soininen et al., 2007a ; Brendonck et al., 2014; Kneitel, 2016). Les modèles de diversité associés aux gradients de températures et de précipitations le long de la latitude ont été expliqués par de nombreux mécanismes, notamment la taille de l'habitat et l'échelle spatiale (Willig et al., 2003).

La biodiversité a connu au cours de l'histoire de la terre une succession de phases d'extinction et d'apparition d'espèces. Cinq crises d'extinctions massives d'espèces (animaux et végétaux) ont marqué les temps géologiques (Fini-ordovicienne, Fini-dévonienne, Permo-triasique, Fini-triasique, Crétacé-tertiaire) (Pimm & Raven, 2000). Les causes de ces extinctions étaient attribuées aux activités volcaniques, aux météorites qui se sont abattues sur la terre, à la réorganisation des continents et aux changements du climat (alternances de périodes glaciaire et interglaciaire) (Pimm & Raven, 2000). Lors de l'Holocène, particulièrement au Néolithique, il y a eu la sédentarisation des populations humaines qui s'est accompagnée par une pression sur les écosystèmes et les ressources naturelles, avec la déforestation, le développement de l'élevage et l'agriculture. Depuis cette période, l'évolution des populations humaines, de leurs modes de vie et de leurs activités, génère une augmentation intense et rapide des pressions sur les milieux et les ressources naturelles. L'utilisation des combustibles

fossiles (charbon, gaz et pétrole) à un niveau jamais égalé affecte le climat de la planète par l'émission de gaz à effet de serre (Barbault et al., 2004). L'urbanisation et l'agriculture intensive accentuent la fragmentation des habitats et réduisent les espaces naturels ce qui augmente les taux d'extinction des espèces. L'élevage intensif diminue la richesse et la diversité des communautés végétales par le prélèvement d'espèces et la modification de la qualité physico-chimique des sols (Avisé et al., 2008; Bouahim 2010). La production de nombreux polluants affecte tant les cycles biogéochimiques que la physiologie des organismes vivants.

Bien que l'on estime que la première cause actuelle de perte de biodiversité est liée aux pressions anthropiques, le changement climatique risque de devenir la plus grande cause de perte de biodiversité dans les années à venir (Pereira et al., 2010). Le changement climatique s'accompagne d'une réduction des précipitations, une augmentation des températures et une fréquence des événements climatiques extrêmes (sécheresses, inondations) (GIEC, 2014). Ceci affecte fortement le fonctionnement des écosystèmes et leur biodiversité qui s'appauvrit en espèces spécialistes (souvent rares ou endémiques) et s'enrichit en espèces généralistes très communes à faible valeur pour la conservation (Pyke 2005; Bellard, 2013). Il est aujourd'hui démontré que la Terre subit sa 6<sup>ème</sup> grande crise d'extinction et qu'elle est imputable aux activités humaines (Caro et al., 2012).

Le changement climatique peut affecter la biodiversité à tous ses niveaux. La diversité génétique est en baisse, ce qui affecte indirectement le fonctionnement des écosystèmes et leur résilience aux pressions environnementales (Botkin et al., 2007). Le changement climatique peut impacter les individus et plus largement les communautés (Pacifi et al 2015). Dans l'ensemble, 7,9% des espèces devraient disparaître avec le changement climatique futur (Urban, 2015), néanmoins les risques d'extinction diffèrent d'une région à une autre. L'Amérique du Nord et l'Europe ont été caractérisées par les risques d'extinction les plus faibles (respectivement 5 et 6%), et l'Amérique du Sud (23%) (Williams et al, 2007), l'Australie et la Nouvelle-Zélande (14%) par les risques les plus élevés. Les régions mal étudiées (Afrique et Asie) peuvent faire face à des risques plus élevés (Williams et al, 2003). Le facteur qui explique le mieux la variation dans le risque d'extinction est l'intensité du changement climatique futur (Urban, 2015). Le changement climatique peut aussi modifier l'ensemble des relations interspécifiques qui régissent les communautés comme les relations de compétition, de proie/prédateurs (Gilman et al., 2010) et ainsi modifier les communautés

d'espèces et les écosystèmes (Walther, 2010). La réponse des espèces au changement climatique se fait par des adaptations qui peuvent être spatiales (déplacement d'aires de distribution), temporelles (changement de phénologie) ou encore à l'échelle même de l'organisme (modification des traits fonctionnels). Les plantes ainsi que les animaux peuvent différer dans leur réponse au changement climatique (Schleuning et al. 2020). La vulnérabilité des plantes et des animaux aux changements climatiques peuvent être déterminée par leurs traits de réponse (Buckley & Kingsolver, 2012) qui peuvent être classés en ceux qui déterminent la sensibilité des espèces, ceux qui affectent leur capacité à s'adapter, et ceux qui déterminent leur vitesse de réponse (Dawson et al., 2011). Les espèces peuvent également différer dans leur capacité à s'adapter au changement climatique, évolution de tolérances plus larges ou par changement de comportement ou plasticité phénotypique (Dawson et al., 2011). De plus, les espèces peuvent différer dans leur vitesse de réponse face aux changements climatiques, qui dépend des traits comme l'âge de la maturité et la durée de vie, qui influencent la dynamique des populations (Buckley & Kingsolver, 2012).

### **Les zones humides du bassin méditerranéen**

On qualifie de zone humide tout territoire dont le biotope et la répartition des êtres vivants sont caractérisés principalement par la présence de l'eau, quelque soit son degré de salinité ou sa persistance au cours de l'année. La convention RAMSAR définit les zones humides comme « *Des étendues de marais, de fagnes, de tourbières, ou d'eau naturelles, ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salées, y compris des étendues d'eau marine, dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres* » (<http://www.ramsar.org>). Elles se rencontrent partout dans le monde, sous tous les climats et dans tous les pays, sauf dans l'Antarctique mais sont plus abondantes sous les climats avec des précipitations saisonnières et / ou limitant l'évapotranspiration. A l'échelle du monde, les zones humides couvrent une surface comprise entre 0,75 et 1,3 milliard d'hectares (Finlayson & Davidson, 1999). Les zones humides abritent une biodiversité remarquable avec de nombreuses espèces endémiques, rares ou menacées inscrites dans la liste rouge de l'IUCN (Dernegetal., 2010). Elles jouent un rôle primordial dans la régulation des ressources en eau, l'épuration des eaux et la prévention des crues. L'Homme bénéficie des multiples fonctions des zones humides, notamment sur les plans hydrologique (piégeage des nutriments et étalement des pics de crue par stockage transitoire de l'eau), climatique (régulation des microclimats et stockage du carbone) et

biologique (production primaire et secondaire) (Costanza et al., 1997 ; King et al., 2000; Mitsch & Gosselink, 2000). Ces fonctions contribuent à divers services, tels que :

- *les services d'approvisionnement* qui correspondent à la production matérielle ou énergétique des écosystèmes (poisson, gibiers, végétaux, eau douce...)
- *les services de régulation* qui correspondent à l'action régulatrice des écosystèmes (recharges des nappes phréatiques et la protection contre les inondations, régulation du climat local et de la qualité de l'air, capture et stockage du carbone, modération des événements extrêmes, traitements des eaux usées, prévention contre l'érosion et maintien de la fertilité du sol).
- *les services de soutien* qui sont nécessaires à la production de la quasi-totalité des autres services (habitats des espèces, maintien de la diversité génétique, recyclage des nutriments).
- *les services culturels* qui correspondent aux avantages non matériels que retirent les personnes du contact avec les zones humides, et comprennent les avantages esthétiques, spirituels (éducation à l'environnement, divertissement et récréation, tourisme).

Ce sont les écosystèmes les plus productifs de la planète (après la forêt tropicale) et qui contribuent le plus à la subsistance humaine et au développement. Bien qu'elles ne couvrent qu'environ 1,5 à 3% de la surface de la terre (Finlayson & Davidson, 1999), les zones humides représentent 45 % des services écologiques évalués (Coates, 2010).

Malgré ces multiples fonctions et services indispensables aux sociétés humaines, les zones humides font partie des écosystèmes les plus menacés à l'échelle globale par les activités anthropiques (Lefevre, 2003). Longtemps considérés comme insalubres et inutiles, ces écosystèmes ont été détruits tout au long de la période historique. Les destructions se sont encore accélérées à partir du 20<sup>ème</sup> siècle lorsque les politiques de sécurité alimentaire ont encouragé le développement des surfaces agricoles et l'irrigation (OZHM, 2012). La région méditerranéenne où il existe une diversité de zones humides dont les plus communes sont les lacs, les réservoirs, les cours d'eau, les deltas, les lagunes, les marais permanents ou temporaires (incluant les mares temporaires), est en effet marquée par une forte dynamique démographique qui engendre de fortes pressions sur l'environnement naturel en général et sur les zones humides en particulier. Ainsi, environ 50% des zones humides ont été détruites dans la région méditerranéenne (OZHM, 2012). Celles qui subsistent sont dans un état d'équilibre précaire.

Les enjeux en termes de biodiversité sont particulièrement importants dans le bassin méditerranéen. La région a en effet été identifiée comme l'un des 34 points chauds de diversité biologique du globe (Myers et al., 2000 ; Médail & Quézel, 1997 ; Médail & Myers, 2004). C'est l'un des principaux centres d'endémisme de la planète (30.000 espèces de plantes, dont plus de 13.000 endémiques) et se distingue également par un nombre important d'espèces menacées d'extinction dont un grand nombre de (mollusques, plantes, reptiles et poissons) figurant dans la liste rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) (Derneget.al, 2010 ). Une évaluation récente de la Tour du Valat a montré que plus de 30% des espèces endémiques dépendantes des zones humides méditerranéennes sont menacées d'extinction (OZHM, 2018).

### **Les mares temporaires méditerranéennes**

Parmi les zones humides méditerranéennes, se distinguent les mares temporaires qui sont des petits écosystèmes occupant des dépressions souvent fermées caractérisées par une alternance de phases inondée et sèche au cours du cycle annuel. Leur mise en eau se fait principalement par les pluies de l'automne-hiver. Les mares temporaires se rencontrent dans les diverses régions à climat méditerranéen: bassin méditerranéen (Grillas et al., 2004), sud-ouest de l'Australie (Jacobs & Brock, 1993), Californie (Barbour & Major, 1977 ; Zedler, 1987), Amérique du sud (Chili central) (Bliss et al., 1998) et Afrique du sud (Been et al., 1998). Les mares temporaires se caractérisent par une grande diversité de taille, de forme, de profondeur et d'usage. Elles présentent un intérêt conservatoire particulièrement important, en raison de leur richesse biologique exceptionnelle, aussi bien pour la flore (Médail et al., 1998; Quézel, 1998; Grillas et al., 2004; Deil, 2005) que pour la faune (Boutin et al. 1982; Thiéry, 1987 ; Grillas et al., 2004, Van Den Broeck, 2016 ).

Les mares temporaires représentent sans doute un des milieux humides les plus remarquables mais aussi les plus menacés du monde méditerranéen. Elles constituent, en effet, un ensemble de biotopes très complexes liés aux caractéristiques majeures du climat méditerranéen : alternance, au cours de l'année, d'une, voire de plusieurs phases de mise en eau axées sur les périodes froides et fraîches, et d'une phase d'assèchement essentiellement estivale (Grillas et al., 2004). Cette succession saisonnière d'inondations et d'exondations, associée à l'imprévisibilité des conditions hydrologiques, constitue la contrainte majeure responsable de la forte spécificité des communautés qui s'y développent (Cucherousset, 2006).



Les mares temporaires présentent des caractéristiques communes quant à leur écologie. Cependant, elles ne constituent pas un groupe homogène et elles sont diversifiées en fonction de leur régime hydrologique, des sols, de la roche-mère et de la physico-chimie des eaux (Grillas et al., 2004). Sous des conditions écologiques instables, partagées alternativement entre un environnement aquatique et terrestre, la flore a développé, dans ces milieux, des adaptations remarquables pour survivre : variétés de tailles, de formes de croissance, de modes de reproduction et de stratégies de vie. En dépit des faibles superficies qu'elles couvrent, les mares temporaires présentent une importance majeure pour la conservation de la biodiversité, en raison de leur très grande richesse spécifique, autant floristique que faunistique (Cucherousset, 2006). Elles procurent de nombreux services pour les populations locales (pâturage, abreuvoir pour le bétail, récolte de plantes médicinales, approvisionnement en eau ou en argile) (Rhazi et al., 2012).

Les caractéristiques hydrologiques (durée, hauteur, dates d'inondation) et la faible productivité (peu de nutriments, sécheresse estivale) des mares temporaires sont les facteurs les plus importants pour la conservation de leurs espèces et de leurs communautés caractéristiques. Lorsque les activités humaines affectent ces facteurs, elles ont un impact sur la conservation des espèces qu'elles hébergent. Les pressions anthropiques sur les mares sont nombreuses et leurs atteintes peuvent conduire à la destruction directe et irréversible des mares (urbanisation, comblement, etc.), des dégradations ou perturbations (par exemple drainage partiel, pâturage), moins irrémédiables, mais qui modifient leur fonctionnement écologique. L'introduction d'espèces envahissantes, la fermeture du milieu ou l'atterrissement naturel perturbent aussi l'équilibre fragile de ces habitats et de leurs espèces (Grillas et al., 2004).

### **Les communautés végétales des mares temporaires**

Sur le plan de la flore et de la végétation, les mares temporaires d'eau douce oligotrophe sont classées parmi les écosystèmes de plus grand intérêt biologique et biogéographique en région méditerranéenne (Braun-Blanquet 1936; Grillas et al., 2004; Rhazi et al. 2012). En effet les mares temporaires oligotrophes, considérées depuis longtemps comme un joyau floristique dans le monde méditerranéen (Braun-Blanquet 1936), abritent des communautés végétales d'une grande richesse en espèces rares ou menacées notamment des genres *Isoetes*, *Marsilea*, *Pilularia* etc (Quezel 1989). Sur le pourtour méditerranéen, Grillas et al. (2004) ont recensé 108 espèces végétales rares caractéristiques des mares temporaires. Les pays possédant la plus grande biodiversité étant situés dans la partie ouest du bassin méditerranéen notamment le sud

de l'Europe (France, Espagne et Italie) et l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie) où la proportion des plantes rares dans les mares temporaires dépasse largement 50%. Cette biodiversité diminue dans les pays de l'Est de la méditerranée avec par exemple 39% des espèces en Grèce, 31% en Turquie et moins de 31% pour les autres pays de la méditerranée orientale. Les conditions de non-équilibre et la faible productivité autorisent la coexistence de végétaux le plus souvent annuels, peu compétiteurs et de petite taille (Médail et al., 1998 ; Deil 2005). Cependant, il existe une grande hétérogénéité spatio-temporelle de cette richesse et de la composition floristique qui dépendent étroitement des différences de dates de mise en eau (Grillas et al., 2004, Rhazi et al. 2001; 2012), une alternance de deux phases inondée et exondée qui se traduit par une succession cyclique, composée d'une communauté aquatique (hydrophytique) en période inondée, d'une communauté amphibie lorsque la lame d'eau se réduit, et d'une communauté terrestre en période asséchée (Grillas et al., 2004). Ainsi deux grandes catégories d'espèces sont souvent distinguées dans la végétation des mares temporaires : les *caractéristiques* (aquatiques et amphibies au sens large) qui sont typiques et strictement inféodées à ces milieux et les *opportunistes* (terrestres) fréquentes dans les milieux secs environnants et trouvant un habitat dans les mares pendant la période sèche (Rhazi et al. 2006; Bouahim et al. 2014).

Dans les conditions environnementales très fluctuantes des mares temporaires, certaines espèces de plantes ont évolué vers la production d'organes persistants plus d'une saison dans le sol, constituant ainsi des stocks de semences (graines ou spores). Ces stocks permettent aux populations de se maintenir même lors d'absence ou d'échecs de la reproduction, répétés sur plusieurs années consécutives (Rhazi et al., 2001).

La variabilité des conditions environnementales dans les mares temporaires, favorise les espèces annuelles à cycle court, adaptées à l'une ou l'autre des phases du milieu (sèche ou inondée), ou encore à la période de transition (espèces amphibies). Chez ces espèces annuelles, une grande partie des ressources est investie dans la production de graines et de spores (reproduction sexuée) leur permettant de surmonter les périodes défavorables. De plus, elles présentent une certaine flexibilité dans l'accomplissement de leur cycle biologique (Quézel 1998; Grillas et al. 2004).

Le sédiment renferme aussi bien les organes de multiplication végétative des plantes vivaces (bulbes, bulbilles, rhizomes, etc.), que les graines ou les spores issues de la reproduction sexuée des plantes. Les organes de multiplication végétative, par la production de plantules de grande taille, présentent un avantage compétitif par rapport aux graines dans les premiers stades de leur développement. Ces organes sont cependant beaucoup moins fréquents dans les

milieux temporaires du fait de leur moindre résistance à l'assèchement. Celles subsistant moins d'un an (stocks transitoires) ne s'accumulent pas avec le temps et les effectifs de leurs stocks semenciers fluctuent très rapidement. C'est généralement le cas des espèces terrestres opportunistes qui trouvent un refuge transitoire dans les mares temporaires lors des années sèches (Rhazi et al., 2001; 2009). D'autres espèces au contraire, ont des stocks semenciers pérennes tendant à s'accumuler au cours du temps, en grand nombre, dans le sédiment. C'est la stratégie adoptée par la plupart des plantes caractéristiques des mares temporaires afin de surmonter les fluctuations interannuelles des conditions climatiques. Ce stock semencier pérenne est fondamental quand les populations sont exposées à des échecs fréquents de la reproduction où lorsque les conditions environnementales (notamment l'hydrologie) ne sont pas favorables pour la germination (Bonis et al., 1993). En définitive les stocks semenciers augmentent la résilience de la végétation des mares temporaires (Brock & Rogers, 1998) et par conséquent la conservation de la diversité végétale et la dynamique des communautés de plantes s'appuie sur la stratégie de production d'un stock semencier (Brock & Rogers, 1998).

### **Facteurs contrôlant la composition des communautés végétales**

La richesse, la composition et la distribution de la végétation des zones humides temporaires sont contrôlées par des interactions complexes entre divers facteurs naturels (Gibbs 1993; Holland et al., 1995; Semlitsch & Bodie, 1998; Dahl, 2000) et anthropiques (Deil, 2005; Bouahim et al., 2014). La connaissance de la contribution de chacun de ces facteurs est primordiale, d'une part, pour la compréhension des patrons de biodiversité, et d'autre part, pour le développement de stratégies de conservation et d'exploitation durable de ces milieux (Kiflawi et al., 2003). Par ailleurs, il convient de noter que l'ensemble de ces facteurs ne sont pas indépendants les uns des autres, mais ils interagissent ensemble déterminant ainsi « l'état » des mares. On distingue :

- *Les facteurs naturels locaux* : les facteurs hydrologiques (hauteur de l'eau, caractéristiques physico-chimiques de l'eau) et pédologiques constituent les principaux facteurs locaux contrôlant la biodiversité végétale des mares temporaires (Keeley & Zedler, 1998 ; Quézel, 1998 ; Grillas et al., 2004 ; Deil, 2005). Les plantes caractéristiques de ces habitats sont en effet adaptées à l'alternance de phases sèches et humides, et aux variations de l'hydropériode (durée de l'inondation, dates de mise en eau et d'assèchement) (Zedler, 1987 ; Keeley et Zedler, 1998; Médail et al., 1998; Grillas et al., 2004; Rhazi et al., 2006). La nature et les caractéristiques physiques du sol (taille des particules, disponibilité des nutriments,

Conductivité, pH et humidité) jouent également un rôle important dans la distribution et l'installation des espèces dans les mares temporaires (Lathrop, 1976; Bauder, 1987; Ferchichi-Ben Jamaa et al., 2010).

- *Les facteurs climatiques* : jouent un rôle très important dans la structuration des communautés et le fonctionnement des mares temporaires (Pyke, 2005; Brendonck et al. 2014; Kneitel 2016; Montrone et al., 2019). Les variables climatiques affectent aussi la dormance, la germination et la production de semences (Ooi, 2012 ; Carta, 2016; Metzner et al., 2017). Le changement climatique impacte fortement les mares temporaires (Pyke, 2005; Rosset et al. 2010), par l'irrégularité des précipitations et l'augmentation de l'évapotranspiration (GIEC, 2014; TCMCC, 2016). Ceci entraînera une augmentation de la durée de la phase sèche (Bauder 2005; Döll & Zhang, 2010; Pinceel et al., 2017) et provoquera un changement dans le fonctionnement du régime hydrologique (Pinceel et al., 2017; Montrone et al., 2019).

- *Les facteurs anthropiques* : le fonctionnement des mares temporaires peut être perturbé par les activités anthropiques qui modifient le milieu et par conséquent la composition naturelle et structurelle des communautés biologiques qui y sont inféodées. En effet, les perturbations liées aux activités humaines (l'agriculture dans ou en bordure des mares, le drainage, le pâturage...) conduisent souvent à des modifications des caractéristiques fonctionnelles des mares (eutrophisation, régime hydrologique,...) par modification de certains facteurs locaux (profondeur de l'eau, qualité physico-chimique de l'eau et du sédiment...). Ces modifications sont susceptibles d'affecter la composition de la végétation en favorisant les espèces « opportunistes », dotées d'une grande plasticité, et en réduisant les espèces « caractéristiques » à exigences écologiques plus strictes (Rhazi et al., 2001 ; Crosslé & Brock, 2002).

Tous ces facteurs (locaux, climatiques et anthropiques) forment un réseau complexe d'interactions où l'importance des divers paramètres, la nature de leurs relations (synergie, antagonisme, indépendance) et la relative prépondérance des interconnexions varient d'une région à une autre. En conséquence, les plantes des mares temporaires apparaissent comme des intégrateurs de l'ensemble de ces paramètres, et de leurs interactions. Ces plantes peuvent donc être utilisées comme un outil des systèmes de bio-évaluation de l'état des mares temporaires.

Depuis toujours, les écologues, ont cherché à établir des principes généraux permettant de comparer les espèces végétales et de décrire leur performance et leur rôle écologique dans l'écosystème. Les classifications fonctionnelles, reliant forme et fonction des espèces, et basées sur l'utilisation des traits de vie des plantes, sont aujourd'hui une démarche classique en écologie (Lavorel et al., 1997). Les traits fonctionnels sont des paramètres morphologiques, physiologiques ou phénologiques, mesurés au niveau de l'individu, qui influencent sa performance dans l'écosystème (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007; Burylo, 2011). Les traits fonctionnels varient selon les contraintes abiotiques et les interactions biotiques (compétition, prédation, facilitation), constituant ainsi une réponse à un ou plusieurs facteurs environnementaux. Les traits fonctionnels des organismes sont au cœur de leur adaptation évolutive et écologique aux conditions des milieux dans lesquels ils vivent. Les facteurs environnementaux et plus exactement les conditions climatiques représentent un premier niveau de « filtre écologique » et déterminent ainsi le pool d'espèces susceptibles de se maintenir dans une zone géographique plus ou moins large (Keddy, 1992). L'approche fonctionnelle permet de faciliter l'interprétation du lien entre la composition des communautés (notamment via les stratégies adaptatives des différentes espèces présentes) et les facteurs écologiques, via l'identification des mécanismes responsables de cette structuration (Ansquer, 2006).

En effet dans les mares temporaires les plantes peuvent être confrontées à des contraintes différentes et difficiles : sécheresse, submersion, salinité, etc (Mesléard & Perennou, 1996). Pour affronter ces conditions très fluctuantes, les végétaux de ces écosystèmes optent pour des stratégies adaptatives. Ces stratégies convergent vers une variation des traits des individus au sein d'une espèce, ou entre des populations soumises à différentes conditions environnementales (Van Valen, 1973; Schlichting, 1986). Cela reflète la plasticité de l'espèce qui correspond à la capacité des individus à ajuster la valeur de leurs traits à différents environnements (West-Eberhard, 2003). Pour comprendre les assemblages des cortèges floristiques au sein des communautés de plantes des mares temporaires ainsi que les aires de leur distribution à différentes échelles, il est capital d'étudier les relations entre les traits des espèces et l'environnement (Schimper 1898; Cowles 1899; Cornwell & Ackerly 2009). Par ailleurs la plupart des études sur les relations trait-environnement se focalisent sur l'impact de la compétition et de la succession (Goldberg & Landa, 1991; Garnier et al., 2004), des nutriments du sol (Reich et al., 1992), et des usages ainsi que les perturbations (Diaz et al., 2001; Pausas et al., 2004). Toutefois les relations entre les traits et les gradients climatiques

ont été relativement peu prises en compte (Diaz et al., 1998; Wright et al., 2005; He et al., 2006).

### **Problématique et objectifs de l'étude**

Le climat joue un rôle clé dans les processus écologiques et détermine la structure, le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes. Les impacts climatiques sont soit directs (par exemple la température, les précipitations et la sécheresse), soit indirects et agissent par le biais d'interactions avec des facteurs non climatiques (par exemple, les variables anthropiques ou locales du site). Dans les zones humides, les facteurs climatiques (précipitations, température ...) affectent directement ou indirectement le fonctionnement hydrologique dont la profondeur d'eau ou la date d'inondation ont une forte influence sur la dynamique des plantes. La diversité des communautés varie généralement le long des gradients latitudinaux montrant généralement un déclin de la diversité vers des latitudes plus élevées. Cependant, divers modèles ont été trouvés parmi les écosystèmes, le modèle inverse étant parfois trouvé lorsque des facteurs locaux prédominent.

En raison de leur petite taille et de leur faible profondeur, Les mares temporaires sont facilement détruites ou dégradés par les activités humaines. De plus, le changement climatique devrait avoir un impact important sur ces petits systèmes d'eau douce (Pyke, 2005; Rosset et al., 2010), car la modification des modèles de précipitation et d'évapotranspiration (GIEC, 2014; TCMCC, 2016) augmentera la durée de la période sèche et aura donc un impact sur leur fonctionnement hydrologique. Cependant, très peu d'articles traitent l'impact du changement climatique sur les écosystèmes d'eau douce temporaires et éphémères.

Les mares temporaires, en raison de leur forte instabilité écologique, constituent un bon modèle pour étudier les impacts du changement climatique sur la biodiversité. Ce sont des écosystèmes où la réponse des communautés et des espèces au changement climatique est rapidement perceptible ce qui permet de prédire ce que serait l'état des grandes zones humides dans le futur avec le changement climatique.

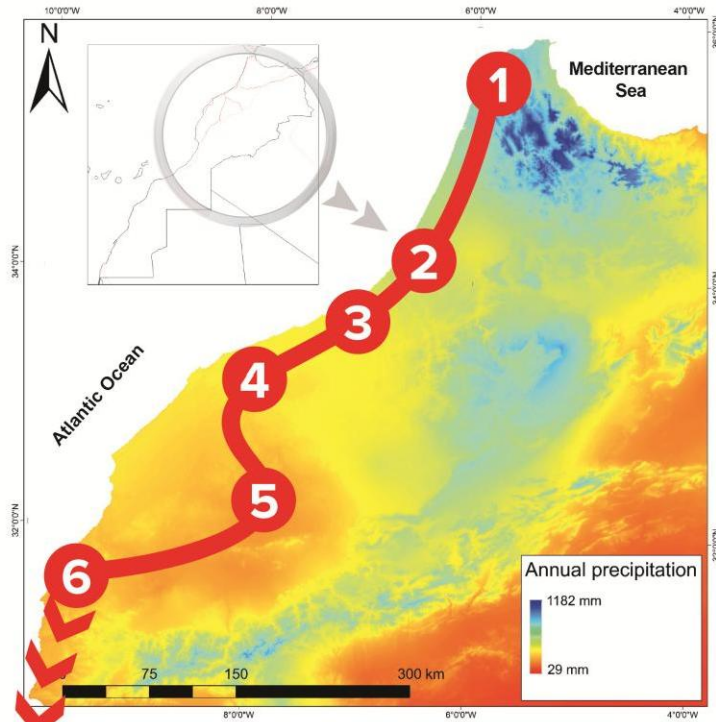
Au Maroc, les mares temporaires (appelées localement « dayas ») sont largement représentées sur l'ensemble du territoire avec une fréquence élevée dans la zone côtière atlantique de Tanger à Agadir (Voir pancarte de thèse). Les précipitations diminuent du nord (Tanger) vers le sud (Agadir) entraînant une forte diminution de la durée de submersion des mares le long

du même gradient (six à huit mois au nord et un à deux mois au sud) (Thiery, 1997). L'effet de ce gradient climatique nord-sud sur la composition et la structure des communautés végétales et du stock semencier ainsi que sur les traits fonctionnels (végétatifs et reproducteurs) des plantes est très mal connus. Les travaux réalisés jusqu'à présent aussi bien sur la végétation (Nègre, 1956; Rhazi et al., 2001a, 2006, 2009; Bouahim et al. 2014) que sur les stocks semenciers (OuldLouleid, 1991; Rhazi et al., 2001) des mares du Maroc restent très locales et sous une ambiance climatique très homogène. Les travaux ayant abordé l'impact du changement climatique sur les écosystèmes d'eau douce temporaire et éphémère sont peu nombreux (Pyke, 2005; Brooks, 2009; Lowe et al., 2015; Montrone et al., 2019). Aucune étude n'a traité l'effet du gradient latitudinal sur la composition et la structure des communautés végétales et du stock semencier ainsi que sur les traits fonctionnels des plantes. Ce gradient latitudinal peut en effet informer sur les conséquences du changement climatique à venir sur la composition des communautés et les réponses des plantes à ce changement.

L'objectif général de ce travail de thèse est d'étudier la composition et la structure de la végétation et du stock semencier des mares temporaires du Maroc à une échelle régionale le long d'un gradient latitudinal Nord-Sud (Tanger- Essaouira) reflétant un gradient climatique, ainsi que les réponses des plantes (traits fonctionnels) le long de ce gradient. Le gradient latitudinal est utilisé ici comme un indicateur indirect du changement climatique futur. Ces informations sont d'une importance primordiale pour une meilleure gestion des zones humides temporaires et de leur biodiversité dans le contexte des changements climatiques. En effet, elles apporteront un éclairage sur les éventuelles réactions/réponses des communautés végétales et des espèces des mares temporaires à l'accentuation du changement futur du climat aussi bien dans l'espace que dans le temps.

Les objectifs spécifiques de ce travail sont ([voir pancarte](#)):

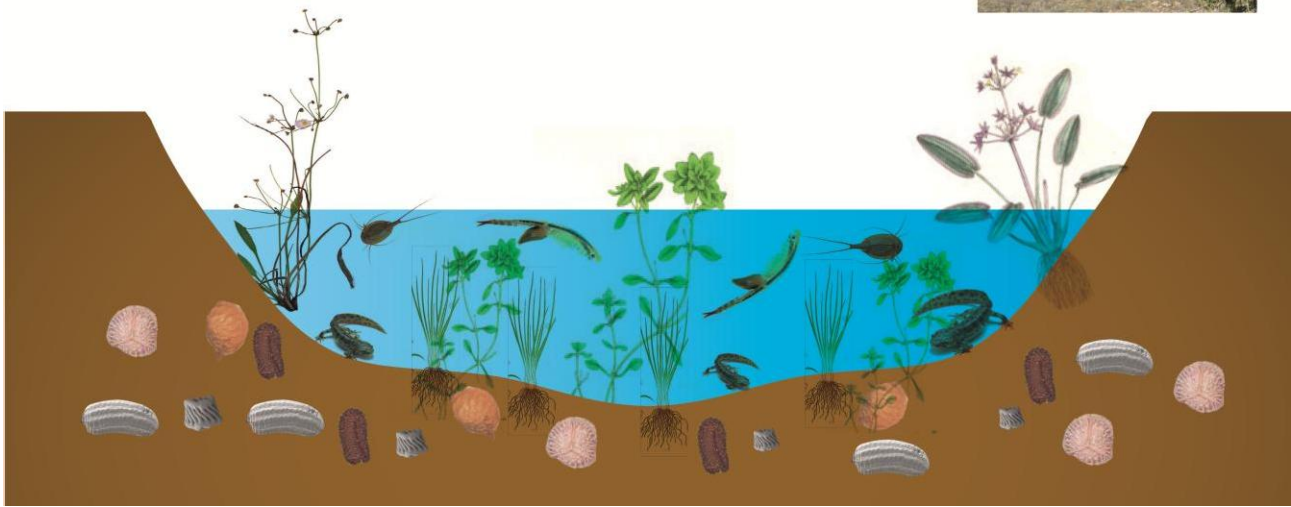
- (1) Etudier les patrons des communautés végétales des mares temporaires du Maroc le long de gradients climatique et de perturbation anthropique
- (2) Evaluer la richesse et la densité du stock semencier le long du gradient latitudinal
- (3) Etudier la relation entre la végétation exprimée et le stock semencier du sol
- (4) Etudier les traits fonctionnels (végétatifs et reproducteurs) des plantes caractéristiques des mares temporaires le long du gradient de latitude



- 1 Tanger**
- 2 Maamora**
- 3 Benslimane**
- 4 Chaouia**



- 5 Jbilets**
- 6 Essaouira**



**Plan de la thèse**

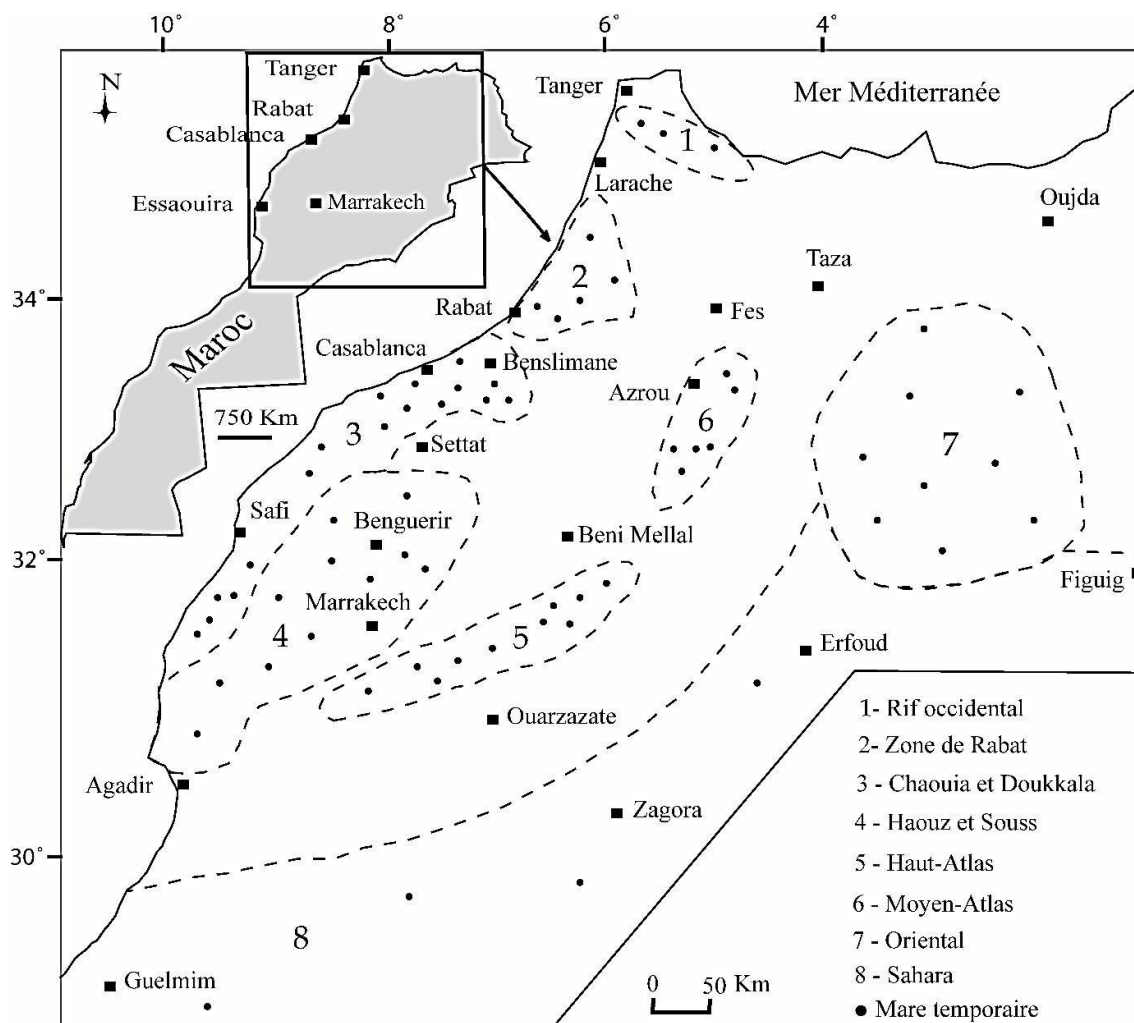




## 1- Principaux types de mares temporaires au Maroc

Le Maroc est considéré comme le premier pays à l'échelle du bassin méditerranéen de point de vue densité en mares temporaires, appelées localement « dayas ». Elles sont largement représentées sur l'ensemble du territoire avec une fréquence faible à l'est, au sud et dans les hautes altitudes, et élevée dans la zone côtière atlantique de Tanger à Agadir (Fig. 1). La durée de submersion de ces écosystèmes diminue du nord (six à huit mois) au sud (un à deux mois) et d'ouest en est (Thiery, 1997). Au Maroc, la grande diversité des situations climatiques, géologiques et géomorphologiques est à l'origine d'une variété remarquable de mares temporaires. Les travaux réalisés sur les crustacés par Ramdani, (1986) et Thiéry, (1987), ont permis de distinguer quatre principaux ensembles de mares:

- *Mares des hauts plateaux orientaux et des zones sahariennes*: localisées sur des plaines arides d'altitude de 900 à 1 400 m et les régions sahariennes du sud qui reçoivent moins de 200 mm d'eau par an irrégulièrement répartis; leur durée d'inondation est de quinze à soixante-quinze jours et elles peuvent rester sèches pendant plusieurs années. Elles sont peu profondes et ont, pour la plupart, une origine naturelle.
- *Mares des plaines internes arides (Jbilet et le Haouz de Marrakech)*: Localisées sur des plaines sous bioclimat aride de 300 à 1000 m d'altitude recevant 200 à 400 mm d'eau par an, leur durée d'inondation est de deux à quatre mois. Leur substrat est schisteux et donne, par altération, un sol argileux.
- *Mares des plaines côtières atlantiques (Gharb, Rabat avec la Subéraie de Mamora, la région de Benslimane, de Casablanca jusqu'à Settat et Essaouira)*: dans les plaines atlantiques de basse altitude (<500m) sous bioclimat subhumide et semi-aride, recevant 400 à 800 mm d'eau par an. Ces mares ont une durée d'inondation comprise entre cinq et sept mois. Leur sol est soit hydromorphe sur un substrat gréseux ou schisteux (dayas de Benslimane), soit sableux sur un plancher argileux imperméable (Dayas de Mamora).
- *Mares de montagnes (Moyen Atlas, Haut Atlas, Rif)*:elles se localisent sur les hautes altitudes (> 2000 m) sous bioclimat humide et reçoivent plus de 800 mm d'eau par an directement par les eaux de pluies et indirectement par la fonte des neiges. Leur durée d'inondation est de trois à 8 mois en moyenne. Leur substrat est basaltique, calcaire dolomitique ou gréseux rouge du Permotrias (Grillas et al., 2004).

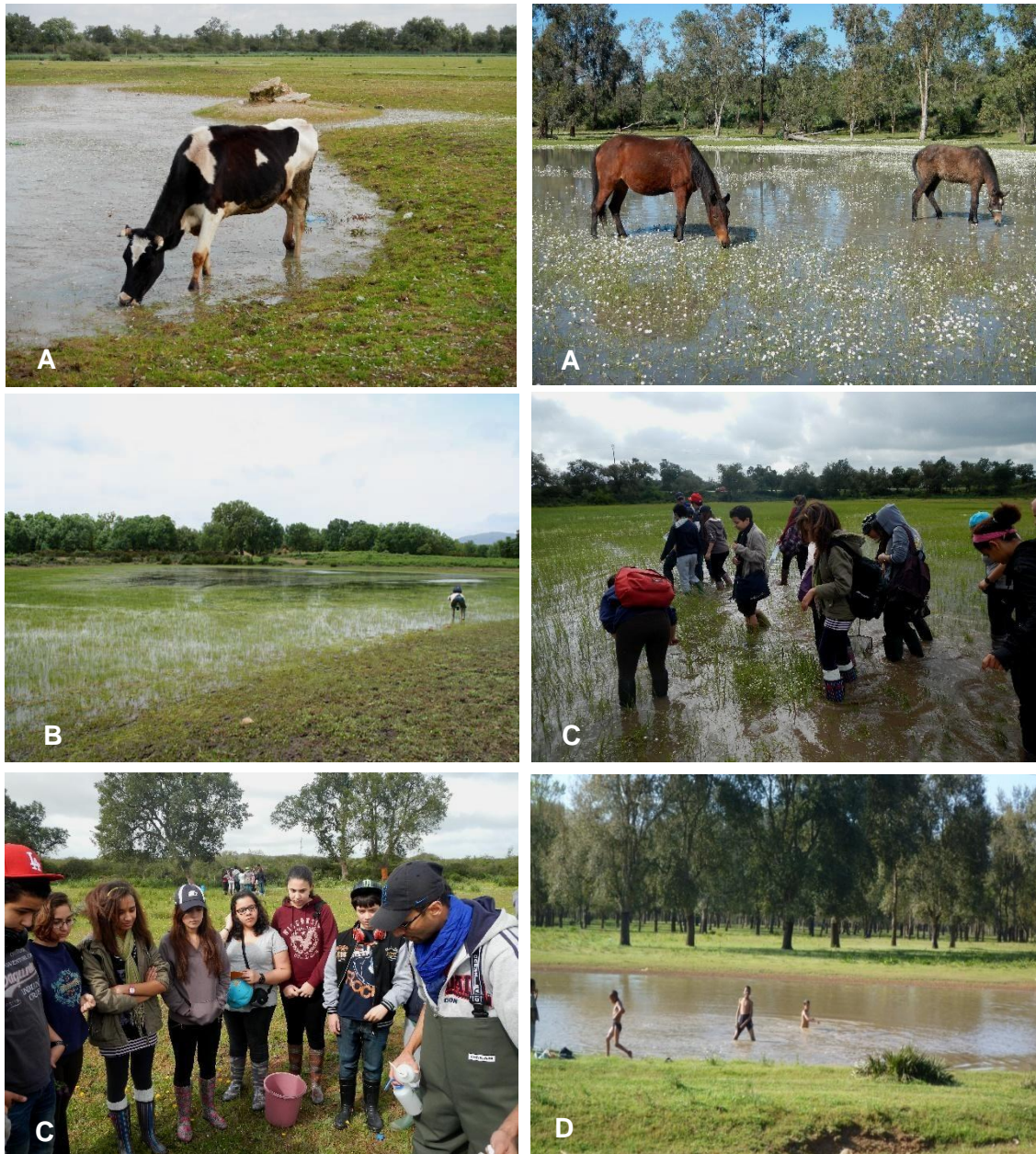


**Figure 1.** Répartition des principaux systèmes de mares temporaires au Maroc 1 = Rif occidental, 2= Zone de Rabat, 3= Chaouia et Doukkala, 4= Haouz et Souss, 5= Haut-Atlas, 6=Moyen-Atlas, 7=oriental, 8=Sahara. (d'après Thiery, 1987; modifiée par Saber, 2006).

## 2- Fonctions et services

Les services écosystémiques sont définis comme les avantages que les populations tirent des écosystèmes, généralement répartis en quatre catégories: services d'approvisionnement, services de régulation, services culturels et services de soutien (MEA, 2005). Les fonctions et les services des mares temporaires marocaines ne diffèrent pas de celles des mares temporaires méditerranéennes en générale. Elles sont utilisées pour l'approvisionnement en eau pour le bétail et l'irrigation, le pâturage, récolte de plantes médicinales, extraction de sable et d'argile (services d'approvisionnement), lutte contre les inondations et rétention des eaux souterraines et de surface (services de régulation), éducation et sensibilisation à l'environnement, la récréation (services culturels) et le recyclage des éléments nutritifs et le

maintien de la biodiversité (services de soutiens) (Bouahim et al., 2014 ) (Fig.2). L'enquête socio-économique récente de Bouahim et al., (2015) a montré que 53% des habitants du Meseta occidentale bénéficient des valeurs d'approvisionnement des mares temporaires (principalement l'eau et le pâturage).



**Figure 2.** Quelques services des mares temporaires du Maroc (**A.** Service d'approvisionnement: abreuvoir et pâturage pour le bétail; **B.** Service d'approvisionnement : récolte de plantes médicinales, **C.** Service culturel: valeur éducative ; **D.** Service culturel : valeur récréative).

### 3- Richesse biologique

Les mares temporaires du Maroc abritent une flore (Rhazi et al., 2006 ; 2012; Bouahim et al., 2014) et une faune (Ramdani,1986; Thiéry, 1987; van den Broeck, 2016) uniques avec de nombreuses espèces rares, endémiques à grande valeur pour la conservation.

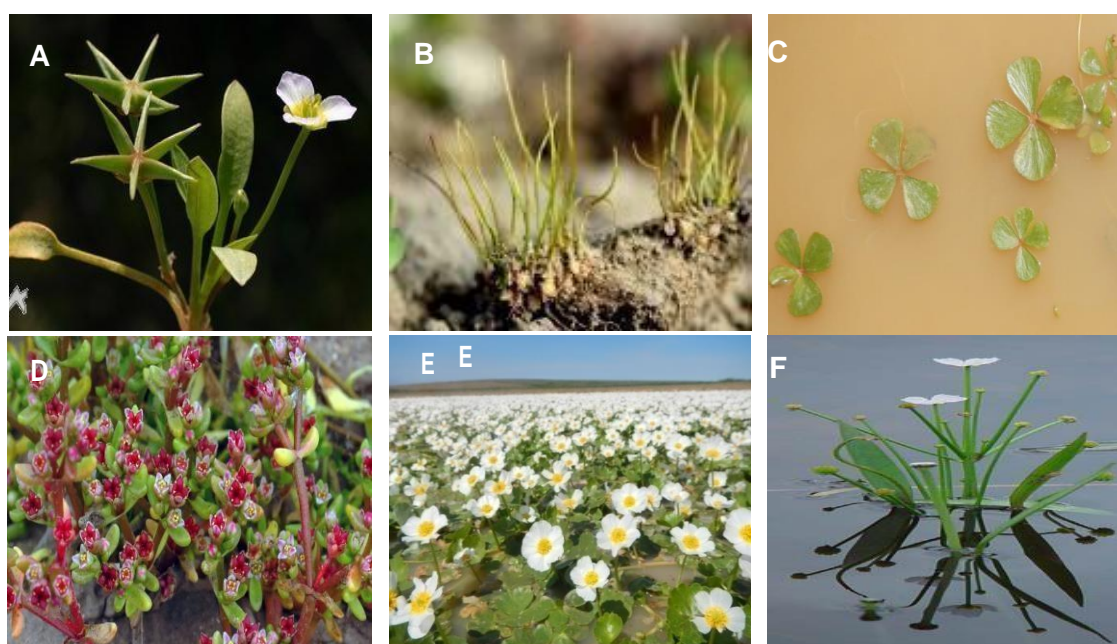
#### *Flore*

La flore des mares temporaires englobe généralement deux grandes catégories de plantes : les espèces *caractéristiques* (aquatiques et amphibies) qui sont strictement inféodées aux mares et les espèces *opportunistes* (plantes terrestres, généralement fréquentes dans les milieux forestiers et agricoles régionaux) qui pénètrent dans les mares temporaires pendant la phase sèche (Rhazi et al., 2006 ; 2009). . La flore vasculaire rare et endémique des mares s'élève à 41 espèces (Grillas et al ., 2004) (Tab.1) à laquelle s'ajoute 4 Characées rares : *Chara connivens*, *Nitella opaca*, *Nitella translucens* et *Chara braunii* nouvellement découverte pour le Maroc (Rhazi et al., Données non publiées).

**Tableau 1.** Liste des végétaux vasculaires (plantes à fleur et ptéridophytes) rares et généralement caractéristiques des mares temporaires du Maroc (Grillas et al., 2004 ; données inédites). Avec indication de leur statut de rareté au Maroc (RR: très rare; R: rare; R?: considéré comme rare, E: Endémique stricte du Maroc) comme rapporté dans Fennane et Ibn Tattou (1998) et Elkhiati (1995) .

Plantes rares des mares temporaires du Maroc	Familles	Statuts
<i>Benedictella benoistii</i> Maire I	Fabacée	E,RR
<i>Callitriche lusitanica</i> Schotsm.	Callitrichaceae	R
<i>Callitriche mathezii</i>	Callitrichaceae	E
<i>Callitriche regis-jubae</i>	Callitrichaceae	R?
<i>Callitriche truncata</i> Guss. <i>subsp. truncata</i>	Callitrichaceae	R?
<i>Cyperus hamulosus</i> M. Bich	Cyperaceae	R
<i>Elatine alsinastrum</i> L.	Elatinaceae	RR
<i>Elatine brochonii</i> Clavaud	Elatinaceae	R
<i>Elatine macropoda</i> Guss.	Elatinaceae	RR
<i>Eryngium atlanticum</i> Batt. & Pitard	Apiaceae	E,V
<i>Eryngium corniculatum</i> Lam.	Apiaceae	RR
<i>Eryngium pusillum</i> L.	Apiaceae	RR
<i>Exaculum pusillum</i> (Lam.) Caruel	Gentianaceae	R
<i>Glinus lotoides</i> L.	Molluginaceae	R
<i>Helosciadium inundatum</i> (L.) Reichenb. <i>Fil.</i>	Apiaceae	RR
<i>Isoetes setacea</i> Lam.	Isoetaceae	RR
<i>Isoetes velata</i> A. Braun <i>subsp. intermedia</i> (Trabut) Maire & Weiller	Isoetaceae	RR

<i>Isoetes velata</i> A. Braun subsp. <i>tegulensis</i> Batt. & Trabut	Isoetaceae	RR
<i>Isoetes velata</i> A. Braun subsp. <i>velata</i>	Isoetaceae	R?
<i>Kickxia cirrhosa</i> (L.) Fritsch	Scrophulariaceae	R?
<i>Limosella aquatica</i> L.	Scrophulariaceae	RR
<i>Littorella uniflora</i> (L.) Ascherson	Plantaginaceae	RR
<i>Lotus angustissimus</i> L.	Fabaceae	RR
<i>Lythrum baeticum</i> Silvester	Lythraceae	R
<i>Lythrum thymifolium</i> L.	Lythraceae	R
<i>Mariscus hamulosus</i> (M. Bieb.) S.S. Hooper	Cyperacea	RR
<i>Marsilea minuta</i> L.	Marsileaceae	RR
<i>Mentha cervina</i> L.	Lamiaceae	RR
<i>Myosurus minimus</i> L.	Ranunculaceae	RR
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	Haloragaceae	RR
<i>Oldenlandia capensis</i> L. fil.	Rubiaceae	R
<i>Ophioglossum polyphyllum</i> A. Braun	Ophioglossaceae	RR
<i>Pilularia minuta</i> Durieu ex A. Braun	Marsileaceae	RR
<i>Pulicaria sicula</i> (L.) Moris	Asteraceae	RR
<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertn.	Asteraceae	RR
<i>Ranunculus isthmicus</i> Boiss. subsp. <i>isthmicus</i>	Ranunculaceae	RR
<i>Ranunculus lateriflorus</i> DC.	Ranunculaceae	R
<i>Teucrium campanulatum</i> L.	Lamiaceae	R
<i>Trifolium cernuum</i> Brot.	Fabaceae	R?



**Figure 3.** Quelques espèces végétales remarquables des mares temporaires marocaines. (A: *Damasonium bourgaei*; B: *Pilularia minuta*; C: *Marsilea strigosa*; D: *Crassula vaillantii*; E: *Ranunculus peltatus*; F: *Baldellia ranunculoides*)

## ***Faune***

Les mares temporaires du Maroc hébergent une faune typique formée par différents groupes taxonomiques (amphibiens, crustacés, zooplanctons, insectes et arthropodes) (Van den Broeck, 2016).

Les *amphibiens* (grenouilles, crapauds et tritons) sont représentés par un total de 12 espèces connues (Beukema et al., 2013). *Le Pleurodèles walti* est l'espèce la plus répandue. Les *crustacés* (cladocères, copépodes, ostracodes et les grands branchiopodes), sont les groupes les plus adaptés aux mares temporaires dans le monde entier, en raison de leur capacité à survivre pendant la période sèche en produisant des œufs (Brendonck & De Meester, 2003; Brendonck et al., 2008). Les taxons des grands branchiopodes en particulier sont considérés comme des espèces animales phares des mares temporaires (Belk, 1998) avec un degré d'endémisme élevé (Boix et al., 2016). Leur grande capacité de dispersion leur permet de coloniser les mares temporaires à partir de micro-refuges ou de masses d'eau permanentes (Strachan et al., 2015; Boix et al., 2016). La plupart des macroinvertébrés sont des insectes, avec les coléoptères et les diptères (y compris les moustiques) (Williams, 2006). Les autres principaux phylums autres que les arthropodes sont les mollusques (principalement les gastéropodes). Une étude récente de Van den Broeck et al., (2015) sur la faune des mares temporaires du Maroc, a signalée la présence de : 4 espèces d'amphibiens (*Discoglossus scovazzi*, *Amietophrynus mauritanicus*, *Pleurodeles waltl* et *Hyla meridionalis*); 7 espèces de grands branchiopodes (*Branchipus schaefferi*, *Chirocephalus diaphanus*, *Streptocephalus torvicornis*, *Tanymastix affinis*, *Triops mauritanicus*, *Cyzicus tetracerus*, *Maghrebestheria maroccana*); 36 espèces de zooplanctons : 19 branchiopodes (*Ephemeropterus phintonicus*, *Leydigia acanthocercoides*, *Tretocephala ambigua*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Daphnia hispanica*, *Daphnia magna*, *Daphnia similis*, *Scapholeberis rammneri*, etc), 21 copépodes (*Arctodiaptomus wierzejskii*, *Diaptomus cyaneus*, *Eudiaptomus chappuisi*, *Hemidiaptomus maroccanus*, *Mixodiaptomus incrassatus*, *Mixodiaptomus kupelwieseri*, *Neolovenula alluaudi*.....), 6 ostracodes (*Candona*, *Cypris bispinosa*, *Herpetocypris*, *Cyprididae Ilyocypris*, *Ilyocypris*, *Potamocypris*), 69 espèces de macroinvertébrés (62 espèces d'insectes *Eylais*, *Dryops*, *Pomatinus*, *Agabus*, etc , 2 malacostraces et 5 gasteropodes). Les mares temporaires du Maroc sont également fréquentées par certains oiseaux d'eau. Au moins une dizaines d'espèces ont été recensées dans les mares des plaines côtières de Mamora et Benslimane tels que l'Echasse blanche, Foulque macroule, Petit gravelot, Aigrette garzette, Cigogne blanche, etc (Ichen et al., 2012)



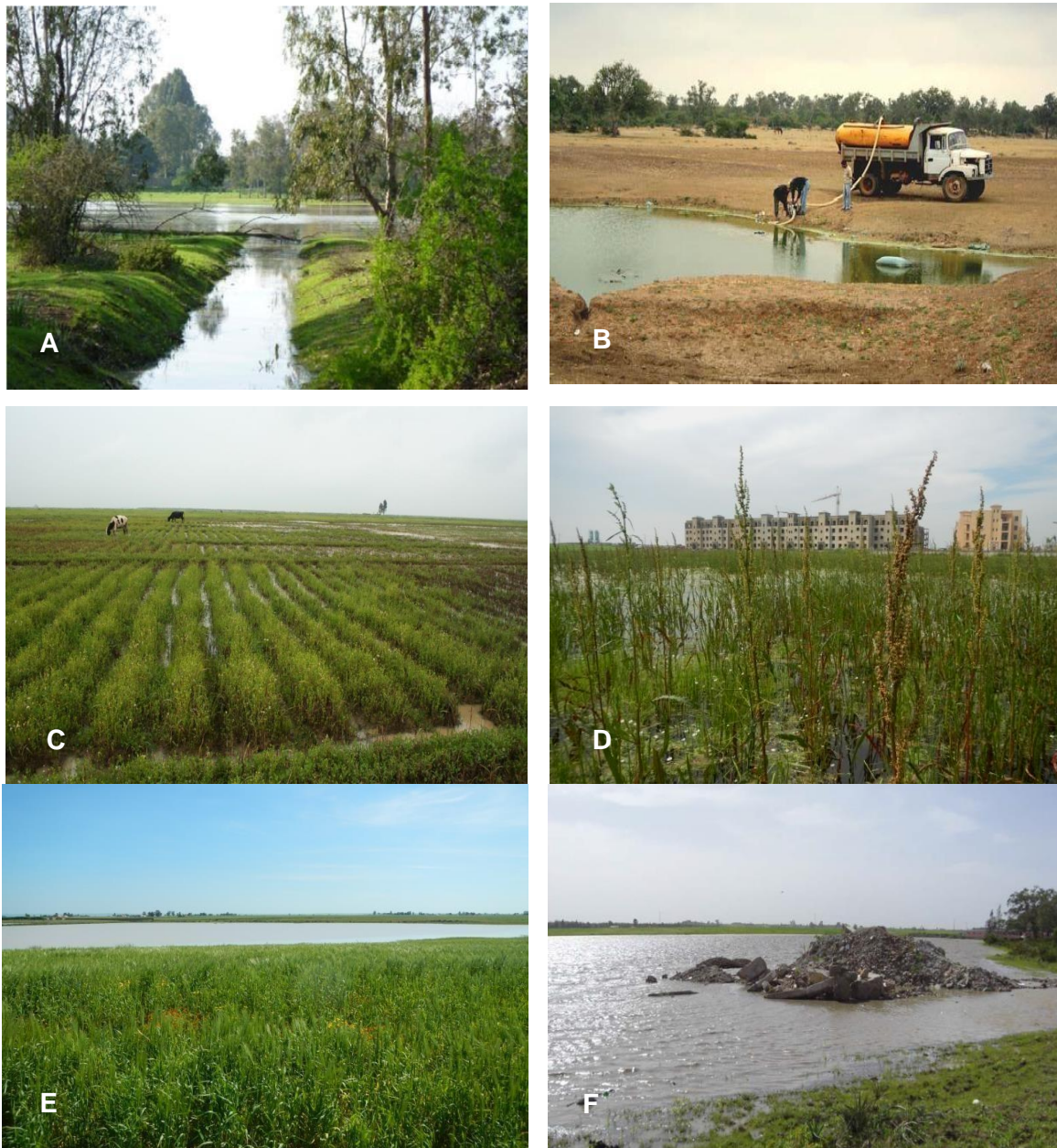
**Figure 4.** Quelques espèces animales caractéristiques des mares temporaires du Maroc (van den Broeck, 2016). De gauche à droite et de haut en bas: *Cloeon* sp. (Ephemeroptera), *Dytiscus* sp. (Coléoptères), *Berosus affinis* (Coléoptères), *Cypris bispinosa* (Ostracoda), *Hemidiaptomus maroccanus* (Copépode), *Branchipus schaefferi* (Anostraca), *Tanyrastix affinis* (Anostraca), *Triops mauritanicus* (Notostraca), *Maghrebestheria maroccana* (Spinicaudata), *Pleurodeles waltl* (Urodela), *Hyla meridionalis* (Anura). Photographies: hors stock de Jean-François Cart, Patrick Grillas, et Maarten Van den Broeck.

#### 4- Menaces

Les mares temporaires sont des milieux très vulnérables du fait de leur faible profondeur d'eau et de leur taille souvent réduite. De plus les espèces qui les colonisent sont souvent discrètes et peu connues (Grillas et al., 2004). Cependant leur usage diffère entre les deux rives de la méditerranée (Grillas et al., 2004): elles sont plus utilisées dans le Maghreb et le sont moins en Europe. Dans la rive sud de la méditerranée (Afrique du nord), elles sont soumises à des pressions anthropiques fortes, conduisant à leur transformation ou à leur destruction complète (Rhazi et al., 2006 ; Saber 2006 ; Bouahim et al., 2014). L'étude menée dans la province de Benslimane (Meseta occidentale) a souligné un déclin de 23% du nombre et 68% de superficie des mares temporaires au cours des 50 dernières années (passage de 871 mares en 1955 à 670 en 2001) (Saber, 2006). Cette diminution du nombre de mares temporaires est le résultat d'une mauvaise perception de ces habitats par les populations locales et les gestionnaires, en raison de leur petite taille et de leur présence au sein d'un paysage dominé par des terrains agricoles très



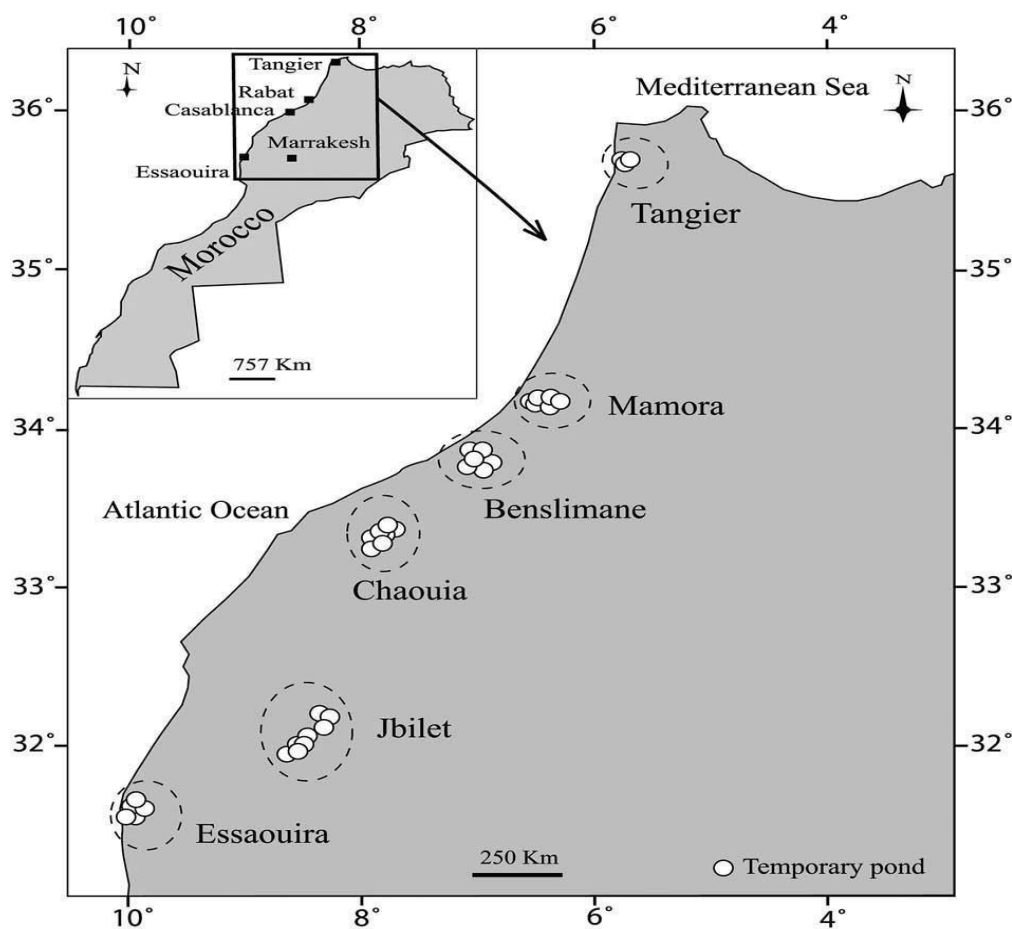
anthropisés et aussi en raison de leur sols fertiles (surtout Benslimane et Chaouia ) facilitant leurs transformation en terrain agricoles (Rhazi et al., 2012). L'étude menée par Bouahim et al.,(2014) a classé les principales menaces en 9 catégories qui sont le pâturage par le bétail, récolte des plantes médicinales, assèchement (par pompage, drainage), récréation, extraction de sédiments, activités domestiques (par exemple, lavage de linges ou autres...), agriculture (sur les marges ou à l'intérieur de la mare), comblement et urbanisation (Fig. 5).



**Figure 5.** Quelques menaces sur les mares temporaires du Maroc (A. drainage, B. Pompage de l'eau, C. l'agriculture dans la mare, D. Urbanisation, E. l'agriculture sur les bords, F. comblement)

## 5- Localisation géographique et caractéristiques physique et paysagère de la zone d'étude

Les mares temporaires qui ont fait l'objet de cette étude ont été sélectionnées dans six régions du Maroc (Tanger, Mamora, Benslimane, Chaouia, Jbilets et Essaouira), situées entre 31° et 35° N (environ 750 km) (Fig. 6). Chaque région correspond à une zone de grande importance pour les mares temporaires (Ewald et al., 2010), et a été sélectionnée pour couvrir un large éventail de latitude, de climat, de substrat géologique, d'usages et de pressions anthropiques. Les principales caractéristiques de ces régions sont indiquées dans le tableau 2. Dans chaque région, les mares ont été sélectionnées pour couvrir un éventail local de taille des mares et d'usages. Les principales caractéristiques de ces régions (Tab. 2) sont les suivantes.



**Figure 6.** Localisation des mares temporaires étudiées dans les plaines de six régions du Maroc le long du gradient latitudinal (Nord- Sud).

**Tanger:** Située à l'extrémité nord du Maroc dans la plaine atlantique. Les mares qui ont été échantillonnées dans cette région; quelques-unes sont situées dans la forêt du chêne-liège (*Quercus suber*) sur un substrat gréseux et d'autres sur un substrat marneux au sein d'un reboisement de pin d'Alep (*Pinus halepensis*). Toutes les mares étaient pâturées et des mares étaient utilisées pour la récréation et la récolte des plantes médicinales.

**Mamora:** Les mares sélectionnées dans cette région se trouvent au sein de la forêt de chêne liège située au nord de Rabat. Le substrat était homogène (sable sur un plancher argileux) et les pressions anthropiques variées. Toutes les mares étaient pâturées, certaines utilisées pour la récréation et d'autres pour les activités domestiques (lavage du linge) et d'autres soumises à l'extraction du sédiment (sables).

**Benslimane:** Une zone de plaines située entre deux grandes villes Rabat et Casablanca est caractérisée par une forte densité de mares temporaires, occupant 2% de la superficie totale de la région (Rhazi et al., 2012). Les mares échantillonnées dans cette région se trouvent sur un substrat géologique homogène (grès quartzitique): soit dans une réserve de chasse sans autres utilisations anthropiques significatives, soit dans la forêt publique de chêne liège où les usages anthropiques sont modérés (pâturage, récréation, récolte de plantes médicinales), ou bien dans les zones agricoles à forte pression anthropique (cultures, drainage par diverses méthodes, déchets et urbanisation).

**Chaouia :** Une vaste plaine au sud de Casablanca où prédominent des terres agricoles fertiles (vertisol) abritant une forte densité de mares. Dans cette région toutes les mares ont été pâturées, il y a celles qui ont été utilisées pour la récolte des plantes médicinales, et d'autres qui ont été partiellement drainées, dont une partiellement cultivée et une autre partiellement urbanisée.

**Jbilet:** Dans cette zone de petites collines au nord-ouest de Marrakech, des mares ont été échantillonnées, situées dans une steppe sèche avec quelques arbres de jujubier (*Ziziphus lotus*) sur un substrat schisteux et gréseux. Toutes les mares étaient pâturées et deux d'entre elles étaient en partie cultivées.

**Essaouira:** Plaine atlantique située au nord d'Agadir. C'est la région la plus au sud échantillonné ; elle se caractérise par des vents atlantiques fréquents (alizés). Les mares échantillonnées sont situées dans la forêt d'arganier (*Argania spinosa*) sur un sol sablonneux sur substrat calcaire et marneux. Toutes les mares ont été pâturées et deux d'entre elles étaient excavées pour l'extraction de sable.

**Tableau 2.** Principales caractéristiques des six régions sélectionnées pour cette étude.

Région	Végétation naturelle	Altitude (m)	Usages anthropiques dans les mares	Géologie	Bioclimat	Précipitations (mm/an)	Température moyenne annuelle (°C)
Tanger	Forêt de chêne liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	2 - 380	Pâturage, récolte de plantes médicinales, récréation	Grès siliceux et marnes	Humide	856	16,5
Mamora	Forêt de chêne-liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	112 - 181	Pâturage, extraction de sédiments, récréation, activités domestiques (lavage du linge)	Dépôt de sable pliocène / quaternaire sur plancher argileux	Subhumide	530	17,5
Benslimane	Forêt de chêne-liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	170 - 299	Pâturage, récolte de plantes médicinales, assèchement (pompage de l'eau, drainage, plantation d'eucalyptus), récréation, extraction de sédiments ou de roches mères, activités domestiques (lavage du linge), agriculture, comblement et urbanisation	Grès quartzitique	Semi-aride	450	17,4
Chaouia	-	222 - 233	Pâturage, récolte de plantes médicinales, agriculture, assèchement (drainage), déchets et urbanisation	Grès, calcaire ou argile	Semi-aride	450	17,5
Jbilet	Steppes sèches avec jujubier ( <i>Ziziphus lotus</i> )	290 - 494	Pâturage et agriculture	Grès- schiste	Aride	264	19,6
Essaouira	Foret d'arganiers ( <i>Argania spinosa</i> )	75 - 116	Pâturage et extraction de sédiments	Calcaire et marne	Semi-aride	340	17,3



## RÉSUMÉ

Les mares temporaires sont largement représentées au Maghreb et notamment au Maroc où elles fournissent de nombreux services aux populations locales et abritent une biodiversité typique à grande valeur pour la conservation. Elles sont très connues dans le nord du pays mais le sont moins dans le sud. Ces écosystèmes connaissent une forte régression sous l'effet combiné des pressions anthropiques et des changements climatiques. A cet égard, l'objectif de ce travail, était de caractériser la végétation des mares temporaires du Maroc le long d'un double gradient, climatique (N-S) et de pression anthropique.

Pour cela, 85 mares réparties le long d'un gradient Nord-sud de 750 km ont été échantillonnées. Pour chacune des mares, des relevés de végétation ont été réalisés (Parties inondées et sèches) et les caractéristiques abiotiques locales des mares ont été mesurées à deux dates durant deux cycles hydrologiques successifs. Les pressions anthropiques prépondérantes sur chaque mare ont été aussi identifiées in-situ.

Les résultats montrent que 81 espèces préférentielles des mares (dont 17 espèces rares) ont été trouvées, avec plusieurs nouvelles données de distribution vers le sud du gradient latitudinal. Les communautés végétales ont été influencées par des facteurs climatiques et anthropiques, mais surtout par des facteurs locaux des mares, tels que la profondeur maximale de l'eau et le pH du sol. Les mares du nord (les plus humides) étaient riches en espèces caractéristiques des mares et en espèces rares, tandis que celles du sud (les plus sèches) étaient plus pauvres en espèces.

Outre l'impact direct de l'augmentation de l'activité humaine, une nouvelle réduction de la richesse floristique des mares temporaires est attendue en raison des changements climatiques. C'est particulièrement le cas pour les espèces caractéristiques qui ont une grande valeur pour la conservation.

## INTRODUCTION

Les zones humides temporaires assurent plusieurs services écosystémiques importants, tels que le contrôle des inondations, la recharge des nappes souterraines, la rétention de polluants toxiques et le recyclage des nutriments (Keddy, 2000; Williams, 2006). En plus de ces services de régulation, elles possèdent aussi des valeurs importantes pour la société par les services d’approvisionnement et culturels qu’elles procurent (le pâturage, l’eau, l’agriculture, les plantes médicinales, la récréation, éducation à l’environnement...) et constituent des habitats remarquables pour une flore et une faune originale contribuant à la biodiversité régionale (Biggs et al., 2005; Oertli et al., 2008). Elles sont reconnues par la convention Ramsar sur les zones humides (Résolution Ramsar VIII.33), et les mares temporaires méditerranéennes sont listées comme habitats prioritaires sous la directive Habitats de la communauté européenne (Natura 2000 code : 3170\* – Mediterranean temporary ponds) (Ruiz, 2008). Elles abritent une grande diversité floristique et faunistique, dont beaucoup d’espèces menacées (Grillas et al., 2004).

Les mares temporaires sont définies comme des écosystèmes aquatiques de petite taille et peu profonds caractérisés par une alternance de phases sèches et inondées (Grillas et al., 2004). La durée de l’hydropériode et la profondeur des mares sont les plus importants facteurs contrôlant l’installation et le développement des plantes dans ces milieux (Keeley & Zedler, 1996; Spencer & Blaustein, 2001; Grillas et al., 2004). Les mares temporaires sont les habitats d’eau douce les plus menacés, à cause des activités anthropiques (Deil, 2005; Javornik & Collinge, 2016) et des changements climatiques (Rosset et al., 2010; Ewald et al., 2013). En raison de leur petite taille et de leur faible profondeur, ces habitats sont facilement détruits ou dégradés par les activités humaines, telles que l’urbanisation, l’agriculture et la pollution (Biggs et al., 2005 ; Van den Broeck et al., 2015). De plus, le changement climatique risque d’impacter très fortement ces petits systèmes d’eau douce (Pyke, 2005; Rosset et al., 2010), car les modifications des régimes des précipitations et d’évapotranspiration (GIEC, 2014 ; TCMCC, 2016) provoquera une augmentation de la durée de la phase sèche (Bauder, 2005; Döll & Zhang, 2010) et ont ainsi un impact sur leur fonctionnement hydrologique. Cependant, très peu d’articles abordent l’impact du changement climatique sur les écosystèmes d’eau douce temporaire et éphémère (Brooks, 2009; Lowe et al., 2015). La richesse, la composition et la distribution de la végétation de ces zones humides temporaires sont contrôlées par des interactions complexes entre divers facteurs naturels (Holland et al., 1995; Semlitsch & Bodie, 1998), et anthropiques (Deil, 2005; Bouahim et al., 2014). La connaissance de la

contribution de chacun de ces facteurs est primordiale, d'une part, pour la compréhension des patrons de biodiversité, et d'autre part, pour le développement des stratégies de conservation et d'exploitation durable de ces milieux (Declerck et al., 2006; Mikulyuk et al., 2011)

*Les facteurs naturels locaux*, notamment l'hydrologie et les paramètres du sol sont généralement les plus importants facteurs contrôlant les communautés de plantes des mares temporaires ponds (Keeley & Zedler, 1998; Grillas et al., 2004; Deil, 2005; Rocarpin et al., 2016). Les plantes caractéristiques des mares sont bien adaptées à l'alternance des phases humide et sèche et aux changements de la hauteur et de la durée de l'inondation (Zedler, 1987; Casanova & Brock, 2000; Rocarpin et al., 2016). Les caractéristiques physico-chimiques du sol (e.g. pH, taille des particules, taux des nutriments) jouent aussi un rôle important dans la distribution des espèces des mares temporaires (Keeley & Zedler, 1998; Ferchichi-Ben Jamaa et al., 2010).

*Les activités anthropiques* impactent directement la végétation des mares par les perturbations physiques du sol (pâturage, labour) mais aussi indirectement par des modifications de leurs caractéristiques fonctionnelles (eutrophisation, régime hydrologique...) (Bouahim et al., 2014). La réduction des durées et hauteurs d'inondation par certaines activités anthropiques (drainage ou pompage), favorisent les espèces terrestres, dotées d'une grande plasticité, et défavorisent les espèces plus hygrophiles, incluant des espèces rares qui trouvent dans les mares leur habitat principal (appelées par la suite dans ce chapitre « préférentielles ») (Rhazi et al., 2001; Crosslé & Brock, 2002; Bouahim et al., 2014). Toute modification à long terme des paramètres hydrologiques entraînera une modification significative de la composition des espèces et de la structure de la végétation. L'eutrophisation dans les mares temporaires peut affecter la composition des espèces en favorisant certains groupes fonctionnels de plantes, comme les plantes vasculaires flottantes et les algues (Scheffer et al., 1997; Leibold, 1999), ou en facilitant le développement d'espèces exotiques envahissantes (Gerhardt & Collinge, 2003) .

*Le climat* joue un rôle primordial dans les processus écologiques et dans le contrôle de la structure, du fonctionnement et de la biodiversité des écosystèmes humides (Pyke, 2005; Brendonck et al., 2014; Kneitel, 2016). Les impacts climatiques sont soit directes par les variables climatiques (température, précipitations et sécheresse) ou indirectes par le biais des interactions avec des facteurs non climatiques (anthropiques ou locaux) (Changhao, 2009). Les variables climatiques (précipitations, température ...) affectent directement ou indirectement le fonctionnement hydrologique dont la profondeur de l'eau (Grilles et al., 2004;



Kneitel, 2016; Stoch et al., 2016) ou la date d'inondation (Bliss & Zedler, 1997; Grillas & Battedou, 1998; Jeffries, 2016) ont une forte influence sur la dynamique des plantes. Par conséquent, les variables climatiques influencent les plantes (Lumbreras et al., 2012; Javornik & Collinge, 2016) et les communautés animales (branchiopodes crustacés: Stoch et al., 2016). La diversité des communautés varie le long des gradients latitudinaux, montrant habituellement un déclin de la diversité vers des latitudes plus élevées (par exemple Rodríguez & Arita, 2004, Kraft et al., 2011). Cependant divers patrons ont été trouvés parmi les écosystèmes (Kneitel, 2016) et dans les mares temporaires, le modèle inverse trouvé s'explique bien par des facteurs locaux liés au climat (stabilité de l'hydropériode) (Brendonck et al., 2014; Kneitel, 2016).

Dans la région méditerranéenne, des Zones Importantes pour les Mares ont été identifiées (Ewald et al., 2010), et les mares temporaires méditerranéennes sont particulièrement abondantes et conservées en Afrique du Nord (Grillas et al., 2004; de Bélair 2005; Ferchichi-Ben Jamaa et al., 2010) notamment au Maroc à travers les plaines atlantiques, les hauts plateaux orientaux, les zones steppiques et les zones montagneuses (Thiery, 1987 ; Rhazi et al., 2012). Ces mares temporaires présentent des communautés floristique et faunistique uniques et variées (Grillas et al., 2004), y compris de nombreuses espèces menacées figurant dans la Liste rouge de l'UICN pour l'Afrique du Nord (Garcia et al., 2010).

Au Maroc et plus généralement en Afrique du Nord, les mares temporaires sont de plus en plus dégradées en raison de la croissance démographique et du développement économique (Rhazi et al., 2012 Van den Broeck et al., 2015). Les habitats restants sont souvent surexploités, ce qui est incompatible avec la conservation des mares (Bouahim et al., 2014). Au Maroc les connaissances sur la distribution, la structure et la composition des communautés de plantes sont surtout concentrées dans la région de Benslimane et de Rabat (Rhazi et al., 2001; 2006, 2012; Bouahim et al., 2010, 2014; Amami et al., 2013) avec des lacunes importantes au nord et au sud (où aucune étude préalable sur la végétation des mares n'a été trouvée).

L'objectif de cette étude était de comprendre le changement dans la composition des espèces et la valeur conservatoire des mares temporaires le long du gradient de latitude au Maroc en supposant que le gradient latitudinal actuel peut être utilisé comme un indicateur indirect du changement climatique futur. Dans cette perspective, les hypothèses suivantes ont été testées :

1) La richesse spécifique des mares diminue avec la latitude (dans la gamme testée) en raison de l'augmentation du stress dû à la sécheresse; (2) L'hydrologie est le principal facteur environnemental qui explique la richesse spécifique et la structure des communautés végétales des mares temporaires et (3) La richesse spécifique totale, le nombre et l'abondance des espèces caractéristiques des mares augmente avec la latitude, (4) inversement, le nombre d'espèces opportunistes terrestres diminue avec la latitude.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Au Maroc, la plupart des mares temporaires se trouvent dans la zone côtière Atlantique, de Tanger à Agadir, en comparaison avec les régions du sud et des hautes altitudes (Thiéry, 1987). Au total, 85 mares temporaires ont été sélectionnées dans six régions du Maroc (Tanger, Mamora, Benslimane, Chaouia, Jbilets et Essaouira), situées entre 31° et 35° N (environ 750 km) (Fig. 1). Chaque région correspond à une zone de grande importance pour les mares (Ewald et al., 2010), et a été sélectionnée pour couvrir un large éventail de latitude, de climat, de substrat géologique, d'usages et de pressions anthropiques. Les principales caractéristiques de ces régions sont indiquées dans (**Tab. 1**). Dans chaque région, les mares ont été sélectionnées pour couvrir un éventail local de la taille des mares et d'usages.

### *Etude de la végétation*

Chaque mare a été visitée deux fois pendant deux années consécutives (hiver et printemps 2013/2014 et 2014/2015). Lors de chaque visite, une étude phytosociologique (Braun-Blanquet, 1932 ; Kent & Coker, 1992) a été réalisée sur des surface homogènes de 81m<sup>2</sup> (quadrat de 9X9m) en utilisant l'échelle de Braun-Blanquet (six classes : de + à 5). La composition spécifique de la végétation variant fortement au sein de chaque mare le long du gradient hydrologique (Wilson & Keddy, 1985), deux relevés ont été réalisés par deux relevés ont été réalisés par mare, l'un au centre et l'autre à la périphérie. Les données des dates de relevés de végétation ont été agrégées en prenant l'abondance maximale de chaque espèce pendant les deux visites et dans les deux quadrats. Les plantes ont été identifiées en fonction de la flore du Maroc (Fennane et al., 1999 ; 2007 ; 2014).

**Tableau 1.** Principales caractéristiques des six régions sélectionnées pour cette étude

Région	Végétation naturelle	Nombre des mares échantillonnés	Altitude (m)	Usages anthropiques dans les mares	Géologie	Bioclimat	Précipitations (mm/an)	Température moyenne annuelle (°C)
Tanger	Forêt de chêne liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	5	2 – 380	Pâturage, récolte de plantes médicinales, récréation	Grés siliceux et marnes	Humide	856	16,5
Mamora	Forêt de chêne-liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	18	112 - 181	Pâturage, extraction de sédiments, récréation, activités domestiques (lavage du linge)	Dépôt de sable pliocène / quaternaire sur plancher argileux	Subhumide	530	17,5
Benslimane	Forêt de chêne-liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	40	170 - 299	Pâturage, récolte de plantes médicinales, assèchement (pompage de l'eau, drainage, plantation d'eucalyptus), récréation, extraction de sédiments ou de roches mères, activités domestiques (lavage du linge), agriculture, comblement et urbanisation	Grés quartzitique	Semi-aride	450	17,4
Chaouia	-	10	222 - 233	Pâturage, récolte de plantes médicinales, agriculture, assèchement (drainage), déchets et urbanisation	Grés, calcaire ou argile	Semi-aride	450	17,5
Jbilet	Steppes sèches avec jujubier ( <i>Ziziphus lotus</i> )	8	290 - 494	Pâturage et agriculture	Grés- schiste	Aride	264	19,6
Essaouira	Foret d'arganiers ( <i>Argania spinosa</i> )	6	75 - 116	Pâturage et extraction de sédiments	Calcaire et marne	Semi-aride	340	17,3

La végétation de chaque mare était caractérisée par la richesse cumulée en espèces de deux groupes principaux d'espèces : les espèces caractéristiques des mares et les espèces terrestres. Les espèces caractéristique mares ont été définies comme des espèces aquatiques et amphibies des milieux humides, appartenant principalement aux classes phytosociologiques *Isoëto-Nanojuncetea*; *Isoëto-Littorelletea* comprenant également des espèces de *Phragmito-Magnocaricetea*; *Molinio-Arrhenatheretea*; *Charetea fragilis*; *Potametea*; *Lemnetea* qui peut également être présente au cours de la succession temporelle (Rivas-Martínez et al., 2002 ; Bagella et al., 2007 ; Pinto-Cruz et al., 2009).

Les espèces terrestres sont définies comme des plantes opportunistes, communément présentes dans les zones forestières et agricoles entourant les mares (Fennane et al., 1999; 2007; 2014) et qui pénètrent dans les mares pendant la phase sèche. Ces espèces terrestres sont associées aux classes phytosociologiques, *Helianthemetea guttate* (souvent associées à des mares temporaires mais considérées ici comme appartenant à des habitats plus secs); *Stellarietea mediae*, *Saginetea maritima*, *Poetea bulbosae* et *Polygono-Poetea annuae* (Rivas- Martínez et al., 2002).

Les espèces rares constituent un sous-groupe des espèces caractéristiques des mares qui présentent un intérêt pour la conservation au Maroc (Fennane & Ibn Tattou, 1998) (aucune espèce présentant un intérêt pour la conservation n'a été trouvée parmi le groupe d'espèces terrestres). Les espèces rares étaient définies par au moins un des critères suivants : présent dans moins de cinq localités ou connues dans seulement une ou deux régions floristiques du Maroc (Jahandiez & Maire, 1931-1934) ou un déclin de leurs populations a été démontré (Fennane & Ibn Tattou, 1998). Le caractère annuel ou pérenne a été déterminé selon Fennane et al. (1999, 2007, 2014).

### ***Facteurs locaux hydrologiques et pédologiques***

Pour chacune des 85 mares, la profondeur maximale de l'eau (quand c'est inondé) a été mesurée en même temps que les relevés de la végétation (hiver et printemps pendant deux années consécutives). La surface inondée a été mesurée à l'aide d'un GPS (Garmin etrex® 20) sur le terrain. Dans le contexte de cette étude, la profondeur maximale et la surface de l'eau fournissent une estimation approximative mais représentative du régime hydrologique des mares sur 700 km de latitude (Bauder, 2000; Rhazi et al., 2001; Van Den Broeck, 2016).

Deux échantillons de sédiments (10 cm supérieurs) ont été prélevés avec un carottier (diamètre: 4 cm) à la fin de la période d'inondation, respectivement au centre et à la périphérie

de chaque mare, immédiatement à côté des surface d'étude de la végétation. Sur ces échantillons, la taille des particules a été évaluée à l'aide de la méthode «Bouyoucos» (Black et al., 1985). Le pH du sédiment a été mesuré à l'aide d'un pH- mètre dans une suspension de sol fin avec un rapport sol/eau distillée de 1: 2,5. La salinité du sédiment a été mesurée en tant que conductivité électrique (conductimètre Philipps PR 9801) d'une solution sol / eau bidistillée avec un rapport de 1: 5, après 1 h d'agitation (150 tr / min) (Black et al., 1985). Des protocoles standards ont été suivis pour mesurer le carbone organique, des types de phosphore (Olsen) et de l'azote total (Kjeldahl) (Page et al., 1984).

### **Facteurs climatiques et géographiques**

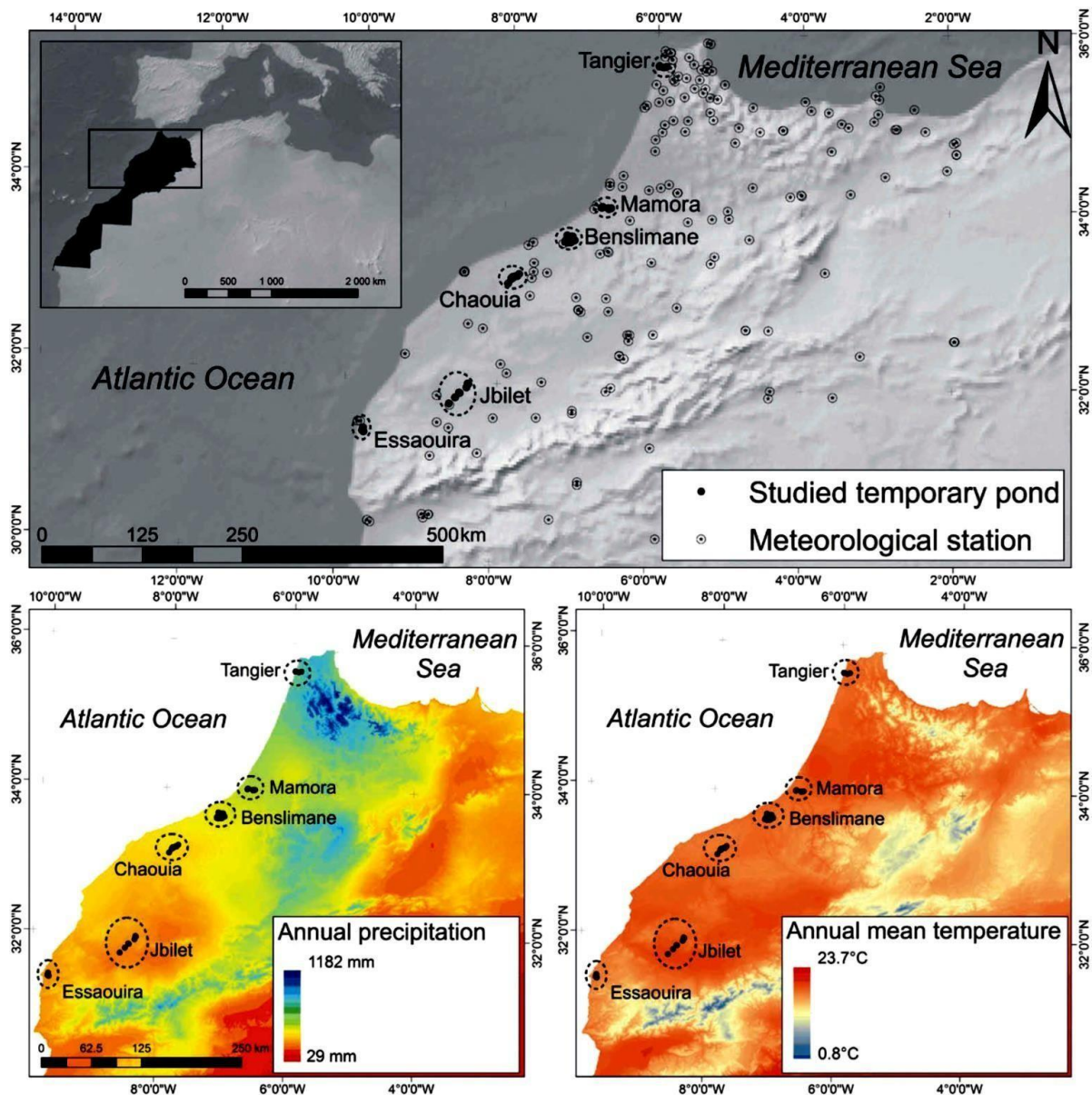
Les précipitations mensuelles et moyennes, minimales et maximales pour la période 1950-2000 au nord du Maroc ont été extraites de 165 stations météorologiques de la base de données WorldClim à une résolution spatiale de 30 arcs (Fig. 1). Les cartes de précipitations et de températures globales (Fig. 1) ont été produites en utilisant le logiciel ANUSPLIN comme méthode d'interpolation (Hijmans et al., 2005). Enfin, en utilisant les coordonnées géographiques enregistrées sur le terrain à l'aide du GPS, il a été possible d'extraire toutes les valeurs de ces variables climatiques des modèles globaux pour différents points correspondant à chacune des mares sélectionnées.

### ***Facteurs anthropiques***

Pour chaque mare, les différents usages anthropiques ont été identifiés lors des visites de terrain et d'entretiens avec les populations locales. Les utilisations anthropiques ont été classées en neuf catégories: le pâturage, la récolte de plantes médicinales, l'assèchement (par exemple le pompage de l'eau, le drainage, plantation d'Eucalyptus), récréation, extraction de sédiments ou de roches, activités domestiques (lavage du linge par exemple), agriculture, comblement et urbanisation. Ces catégories ont été combinées dans un indice de pression anthropique (API), pour quantifier le degré auquel chaque mare est susceptible d'être affecté par l'impact humain, selon Bouahim et al. (2014).

**Tableau 2.** Impact anthropique des différents usages des terres identifiées (AI<sub>i</sub>) dans les 85 mares étudiées (Bouahim et al. 2014).

Usages des terres	Impacts	AI <sub>i</sub>
Aucun	Le non-usage des mares sous un climat aride méditerranéen ne signifie pas conduire à la banalisation de l'environnement (Bouahim et al., 2010).	0
Récréation	Piétinement et pollution (déchets) solide (surtout pendant la saison sèche).	0.5
Pâturage	Impact faible sur la richesse et l'abondance des espèces floristiques (Bouahim et al., 2010).	1
Récolte des plantes médicinales	Impacte faible sur la végétation (Nombre limité de plantes récoltées) (Observation sur le terrain 2007-2009).	1
Les activités domestiques (lavage du linge)	Eutrophisation de l'environnement (Rhazi et al., 2001).	3
Extraction des matériaux (Roche, sédiment)	Changement dans le régime hydrologique et perte de la biodiversité végétale par la destruction du stock de semences (Rhazi et al., 2006).	4
Agriculture	Perte des fonctions écosystémiques et de la biodiversité végétale par la perturbation et l'utilisation d'herbicides (Anderson & Vondracek, 1999; Rhazi et al., 2001, 2006; Munoz et al., 2009).	4
Comblement	Changement dans le régime hydrologique et perte de la biodiversité végétale et des fonctions écosystémiques (Rhazi et al., 2006).	4
Assèchement (drainage, pompage, plantation d'eucalyptus)	Diminution de la hauteur de l'eau et de la durée d'inondation dans les mares avec diminution des espèces les plus aquatiques et accroissement des terrestres opportunistes (Rhazi et al., 2006).	4
Urbanisations (hôtels, terrains de sport)	destruction irréversible des mares, perte des cinq fonctions écosystémique et de la biodiversité (UICN, 2000).	5



**Figure 1.** En haut l'emplacement de toutes les mares temporaires et stations météorologiques étudiées utilisés pour la modélisation du climat WorldClim dans le Nord du Maroc (source WorldClim) ; en bas des cartes de précipitations et de températures (moyenne 1950-2000) pour le nord du Maroc (sourceWorldClim).

### *Analyses des données*

Les analyses multivariées ont été réalisées en utilisant le logiciel R (2.15.1), les analyses univariées ont été faite à l'aide de STATISTICA 10 (StatSoft Inc., TulsaOK, USA). La matrice des «espèces» contenait l'abondance maximale (six classes: 1: très peu d'individus dispersés; 2: recouvrement <5%; 3: 5-25%; 4: 25-50%; 5: 50-75%; 6:> 75%) de chaque espèce dans chaque mare (85) et la matrice des «mares» contenait pour chaque

Mare, les facteurs environnementaux (hydrologie, sol, climat, géographie et pression anthropique).

L'influence respective des facteurs locaux hydrologiques et pédologiques, des facteurs climatiques et géographiques (précipitations, température moyenne, latitude et altitude) et des activités anthropogéniques (API) sur la composition de la végétation des 85 mares a été étudiée par des analyses multivariées réalisées sur les abondances des espèces. Ces analyses ont été faites séparément pour les espèces terrestres et les espèces caractéristiques afin de tester l'effet unique et commun sur la variation des deux groupes d'espèces. Nous avons opté pour des analyses de redondance (RDA), plutôt que pour l'analyse canonique des correspondances (CCA), en raison de la dominance de gradients linéaires.

En premier lieu, des procédures de forward-selection basées sur les RDA ont été utilisées pour déterminer les variables explicatives significatives dans chacune des trois catégories (locale, climatique ou anthropique) à la fois pour les espèces caractéristiques des mares et les espèces terrestres. Par la suite, seules les variables explicatives significatives ont été retenues et le partitionnement des variations basé sur les RDA a été utilisé pour comparer la contribution de chaque catégorie de variables seule ou avec d'autres variables (Borcard et al., 1992). La signification statistique de toutes les analyses était évaluée par des tests de permutation de Monte Carlo ( $n = 999$ ). Pour visualiser les relations entre les variables explicatives et la composition de la communauté, l'analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée avec les facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatives comme variables supplémentaires. Les diagrammes d'ordination ont été faits dans CanoDraw 4.0. Des espèces rarement rencontrées (79 espèces présentes dans seulement une ou deux mares) n'ont pas été prises dans ces analyses car elles auraient un effet disproportionné sur les analyses. Des corrélations univariées de Spearman ont été réalisées pour évaluer la relation entre la surface des mares et la richesse spécifique (totale, des caractéristiques, des espèces rares et des terrestres). Des régressions linéaires ont été faites pour évaluer la relation entre la latitude et les facteurs climatiques (précipitations, température moyenne, température maximale et minimale). La différence entre les régions de la richesse des espèces végétales (totale, caractéristiques des mares, rares et terrestres) a été testée en utilisant une analyse de variance à deux voies (ANOVA) avec un facteur aléatoire (types de végétation autour des mares). Également la contribution relative des espèces caractéristiques des mares annuelles et pérennes et des espèces terrestres annuelles et pérennes à la richesse totale a été comparée entre



les régions en utilisant une ANOVA afin d'évaluer les différences entre les régions dans la prédominance des annuelles dans la végétation des mares (Zedler, 1987, Bagella & Caria, 2012). Afin d'identifier les différences significatives par paires entre les régions, des tests post hoc de Tukey HSD ont été utilisés (STATISTICA 10). Pour expliquer les variations de la richesse totale, en espèces caractéristiques et en terrestres entre les mares, les Modèles de Régression Généralisée ont été utilisés (GRM). Les variables explicatives dans le GRM étaient les variables climatiques, les variables locales hydrologiques et pédologiques et les variables anthropiques. Le meilleur modèle a été sélectionné par une recherche exhaustive et une sélection sur le critère de Cp Mallow (STATISTICA 10).

## RESULTATS

Dans les 85 mares étudiées, un total de 200 espèces ont été recensées (63% d'espèces annuelles et 37% d'espèces pérennes), 118 (59%) sont des espèces terrestres et 82 (41%) sont des caractéristiques des mares, 17 d'entre elles sont rares (8,5%). Parmi les espèces rares, 10 figurent sur la Liste rouge de l'UICN pour l'Afrique du Nord (Tab.3). Les espèces caractéristiques des mares les plus fréquentes dans les régions étaient *Isoetes velata*, *Corrigiola littoralis*, *Juncus bufonius* et *Verbena supina* (Tab. 4). Dix-sept espèces étaient limitées à une seule région: la région de Tanger (neuf espèces, *Elatine macropoda*, *Romulea ramiflora*, *Solenopsis laurentia*, *Agrostis stolonifera*, *Baldellia repens*, *Fimbristylis dichotoma*, *Hypericum humifusum*, *Juncus conglomeratus*, *Ranunculus muricatus*); Mamora (deux, *Oldenlandia capensis*, *Trifolium micranthum*); Benslimane (cinq, *Elatine alsinastrum*, *Cicendia filiformis*, *Damasonium polyspermum*, *Myosotis sicula*, *Nitella translucens*); et Chaouia (*Cressa cretica*) (Tab. 4). Cinq espèces caractéristiques des mares ont été trouvées pour la première fois dans des zones géographiques où elles n'avaient pas été signalées auparavant (Tab. 4). La distribution de *Pilularia minuta* et d'*Isoetes setacea*, précédemment connue seulement dans la région de Benslimane, a été étendue vers le nord et vers le sud; *Verbena supina* et *Marsilea strigosa* ont été rencontrées pour la première fois dans les régions du sud et *Elatine macropoda* n'était pas connue auparavant dans le nord Maroc (Tab. 4).

### *Facteurs structurant les communautés végétales*

Certaines variables explicatives utilisées dans les analyses étaient significativement corrélées. La latitude était positivement très corrélée avec les précipitations ( $R^2 = 0,97$ ;  $P < 0,0001$ ), la profondeur maximale de l'eau ( $R^2 = 0,50$ ;  $P < 0,0001$ ), la température moyenne ( $R^2 = 0,40$ ;  $P$

<0,0001) et négativement corrélée avec la température maximale ( $R^2 = -0,24$ ;  $P = 0,0247$ ). Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la latitude et la température minimale ( $R^2 = 0,07$ ;  $P > 0,05$ ) et entre la latitude et la surface des mares ( $R^2 = -0,06$ ;  $P > 0,05$ ).

### **Communautés caractéristiques des mares**

La profondeur maximale de l'eau, le pH du sol et la teneur en sable et en limon du sol ont été identifiés comme étant les facteurs locaux les plus étroitement liés à la répartition des communautés des zones humides. Les facteurs climatiques et géographiques les plus importants étaient les précipitations, la température moyenne et la latitude. L'API était également significativement liée à la composition des espèces. Ces facteurs expliquent ensemble 31,7% de la variance totale de la structure des communautés ( $F = 4,26$ ;  $P = 0,001$ ).

Le partitionnement de la variance (Fig. 2A) a montré que les facteurs locaux (hydrologiques et pédologiques) et climatiques expliquaient la plus grande partie de la variation de la structure des communautés (6,1%;  $F = 3,72$ ;  $P = 0,001$ ; 5,91%;  $F = 3,07$ ;  $P = 0,001$ , respectivement). La pression anthropique (API) a expliqué une faible proportion de la variation (1,8%;  $F = 1,73$ ;  $P = 0,029$ ). La plus grande partie de la variation commune expliquée était partagée entre les facteurs naturels locaux et les facteurs climatiques (11,0%) (Fig. 2A). Sur le graphique PCA (Fig. 2B), un groupe d'espèces est positivement corrélé avec les précipitations, la profondeur maximale de l'eau et la latitude et négativement avec le pH du sol et API (par exemple *Ranunculus baudotii*, *Glyceria fluitans*, *Ranunculus ophioglossifolius*, *Isoetes velata*, *Eleocharis palustris*, *Exaculum pusillum*, *Callitriche lusitanica*, *Mentha pulegium*, *Juncus heterophyllus*, *Illecebrum verticillatum*, *Juncus pygmaeus*, *Baldellia ranunculoides*, *Lythrum hyssopifolia*).

**Tableau 3.** Liste des espèces hygrophiles rares ou menacées enregistrées dans les mares étudiées avec indication de leur statut de rareté au Maroc (RR: très rare; R: rare; R? Considéré comme rare) comme rapporté dans Fennane & Ibn Tattou (1998) et Elkhiati (1995) (pour les Characées: \*). Le statut de l'UICN (CR: En danger critique, VU: Vulnérable, NT: quasi menacé, LC: Préoccupation mineure) en Afrique du Nord est également donné pour chaque espèce (Garcia et al., 2010).

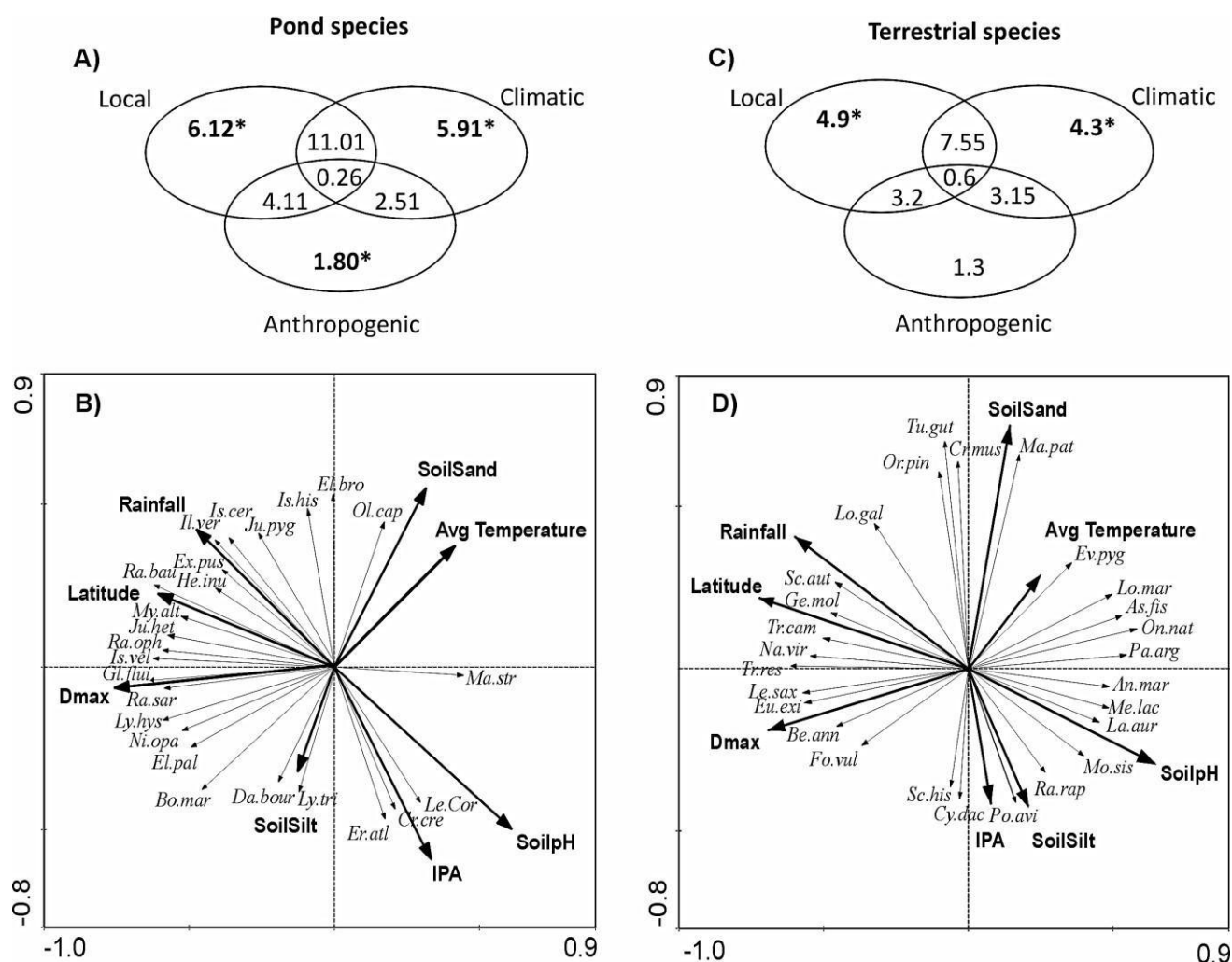
Espèces	Famille	Statut au Maroc	Statut UICN en Afrique du Nord
<i>Elatine alsinastrum</i> L.	Elatinaceae	RR	CR
<i>Isoetes setacea</i> Lam.	Isoetaceae	RR	CR
<i>Pilularia minuta</i> Durieu	Marsileaceae	RR	CR
<i>Helosciadium inundatum</i> (L.) W.D.J. Koch	Apiaceae	RR	VU
<i>Mariscus hamulosus</i> (M. Bieb.) S.S. Hooper	Cyperaceae	RR	VU
<i>Elatine macropoda</i> Guss.	Elatinaceae	RR	NT
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	Haloragaceae	RR	LC
<i>Trifolium retusum</i> L.	Fabaceae	RR	-
<i>Oldenlandia capensis</i> L.f.	Rubiaceae	R	CR
<i>Elatine brochonii</i> Clavaud	Elatinaceae	R	VU
<i>Exacullum pusillum</i> (Lam.) Caruel	Gentianaceae	R	NT
<i>Juncus heterophyllus</i> Dufour	Juncaceae	R	NT
<i>Lythrum thymifolia</i> L.	Lythraceae	R	LC
<i>Chara connivens</i> Salzm.*	Characeae	R	-
<i>Nitella opaca</i> Ag.*	Characeae	R	-
<i>Nitella translucens</i> (Pers.) C. Agardh *	Characeae	R	-
<i>Isoetes velata</i> A. Braun	Isoetaceae	R?	LC

**Tableau 4.** Présence-absence des espèces caractéristiques des mares dans les six régions étudiées. L'occurrence est le nombre de régions où l'espèce a été trouvée; \* indique un nouveau record de l'espèce dans la région (espèce enregistrée pour la première fois dans la région).

Espèces	Tanger	Mamora	Benslimane	Chaouïa	Jbilet	Essaouira	Occurrence
<i>Isoetes velata</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Corrigiola littoralis</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Juncus bufonius</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Verbena supina</i>	1	1	1	1*	1*	1*	6
<i>Damasonium bourgaei</i>	1		1	1	1	1	5
<i>Lotus hispidus</i>	1	1	1	1		1	5
<i>Callitriche brutia</i>	1	1	1	1	1		5
<i>Polypogon monspeliensis</i>	1	1	1	1	1		5
<i>Pulicaria arabica</i>	1		1	1	1	1	5
<i>Ranunculus baudotii</i>	1	1	1	1	1		5
<i>Rumex pulcher</i>	1		1	1	1	1	5
<i>Pilularia minuta</i>	1*	1*	1		1*		4
<i>Agrostis pourretii</i>		1	1	1		1	4
<i>Juncus pygmaeus</i>	1	1	1		1		4
<i>Lythrum borysthenicum</i>	1	1	1		1		4
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	1	1	1	1			4
<i>Marsilea strigosa</i>			1	1	1	1*	4
<i>Callitriche lusitanica</i>	1	1	1	1			4
<i>Carex divisa</i>	1	1	1	1			4
<i>Eleocharis palustris</i>	1	1	1	1			4

<i>Glyceria fluitans</i>	1	1	1	1			4
<i>Panicum repens</i>	1	1	1	1			4
<i>Scirpoides holoschoenus</i>	1	1	1		1		4
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	1	1	1	1			4
<i>Crassula vaillantii</i>			1	1	1	1	4
<i>Isoetes setacea</i>	1*		1			1*	3
<i>Elatine hydropiper</i>		1	1		1		3
<i>Eryngium atlanticum</i>		1	1	1			3
<i>Exaculum pusillum</i>	1	1	1				3
<i>Isoetes histrix</i>	1	1	1				3
<i>Isolepis cernua</i>	1	1	1				3
<i>Juncus capitatus</i>	1	1	1				3
<i>Lepidium coronopus</i>			1	1	1		3
<i>Frankenia laevis</i>	1		1	1			3
<i>Hypericum tomentosum</i>	1		1			1	3
<i>Lemna minor</i>		1	1	1			3
<i>Phalaris coerulescens</i>	1		1	1			3
<i>Ranunculus sardous</i>	1	1	1				3
<i>Elatine brochonii</i>		1	1				2
<i>Lythrum thymifolia</i>			1		1		2
<i>Baldellia ranunculoides</i>	1		1				2
<i>Juncus tenageia</i>	1		1				2
<i>Lotus conimbricensis</i>			1	1			2
<i>Radiola linoides</i>		1	1				2
<i>Trifolium michelianum</i>	1		1				2
<i>Helosciadium inundatum</i>	1		1				2
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	1		1				2
<i>Nitella opaca</i>			1	1			2
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1		1				2
<i>Callitriche obtusangula</i>		1	1				2
<i>Callitriche truncata</i>			1		1		2
<i>Centaurium spicatum</i>	1		1				2
<i>Cyperus longus</i>	1		1				2
<i>Glycyrrhiza foetida</i>			1	1			2
<i>Illecebrum verticillatum</i>		1	1				2
<i>Juncus acutus</i>	1			1			2
<i>Juncus heterophyllus</i>	1		1				2
<i>kickxia commutata</i>			1			1	2
<i>Lythrum junceum</i>	1		1				2
<i>Lythrum tribracteatum</i>			1	1			2
<i>Mentha pulegium</i>	1		1				2
<i>Ranunculus bulbosus</i>	1		1				2
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>	1		1				2
<i>Schoenoplectus litoralis</i>	1		1				2
<i>Elatine alsinastrum</i>			1				1
<i>Elatine macropoda</i>	1*						1
<i>Oldenlandia capensis</i>		1					1
<i>Cicendia filiformis</i>			1				1
<i>Damasonium polyspermum</i>			1				1
<i>Myosotis sicula</i>			1				1
<i>Romulea ramiflora</i>	1						1
<i>Solenopsis laurentia</i>	1						1
<i>Trifolium micranthum</i>		1					1
<i>Nitella translucens</i>			1				1
<i>Agrostis stolonifera</i>	1						1
<i>Baldellia repens</i>	1						1
<i>Cressa cretica</i>				1			1
<i>Fimbristylis dichotoma</i>	1						1
<i>Hypericum humifusum</i>	1						1
<i>Juncus conglomeratus</i>	1						1
<i>Ranunculus muricatus</i>	1						1

Ces espèces sont dominantes ou exclusives aux mares les plus profondes qui sont situées dans plus hautes latitudes, qui reçoivent les plus grandes quantités de précipitations et subissent une faible pression anthropique. Un deuxième groupe était composé d'espèces post-inondation (par exemple, *Eryngium atlanticum*, *Cressa cretica*, *Verbena supina*, *Lythrum tribracteatum*, *Coronopus squamatus*, *Damasonium bourgaei*) qui sont positivement corrélées avec les activités anthropiques et le pH élevé du sol. Ces espèces étaient principalement dominantes dans les mares les plus au sud, qui reçoivent moins de pluie et sèchent rapidement (hydropériode courte). Un troisième groupe d'espèces (par exemple *Elatine brochonii*, *Oldenlandia capensis*, *Isoetes histrix*) était positivement corrélé à une forte teneur en sable dans le sol. Ces espèces étaient dominantes ou exclusives à la forêt de chêne-liège de Mamora et aux mares de la forêt d'Arganier d'Essaouira qui se trouvent sur un substrat sablonneux meuble (Fig. 2B).



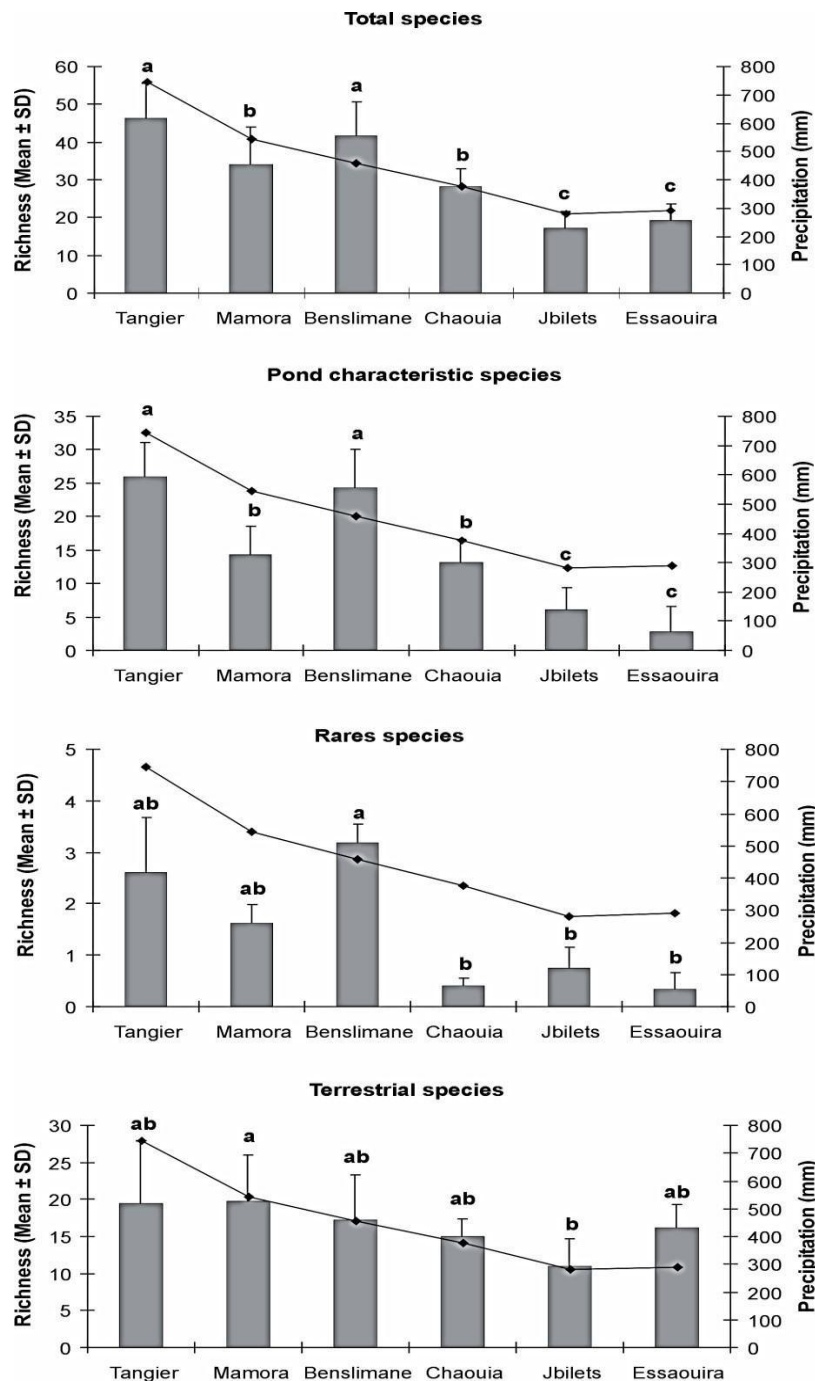
**Figure 2.** Ci-dessus: Partitionnement des variations (% expliqué variation basée sur  $R^2$  ajusté) de la matrice des données des plantes (caractéristiques des mares (A) et espèces terrestres (C)) en fonction des facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs. Légende: Les pourcentages en caractères gras représentent des facteurs significatifs et sont indiqués par \*. Ci-dessous: Tracés d'ordination de PCA illustrant la relation entre la structure de la communauté végétale pour les espèces caractéristiques des mares (B) et terrestres (D) et les facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs, représentés comme variables supplémentaires. Légende: API = indice de pression anthropique; Dmax: profondeur maximale de l'eau. Seuls les taxons où plus de 28% de la variation est expliquée par les variables explicatives sont visualisés. Abréviation des noms d'espèces: (B) *Bo.mar*: *Bolboschoenus maritimus*; *Cr.cre*: *Cressa cretica*; *Da.bou*: *Damasonium bourgaei*; *El.bro*: *Elatine brochonii*; *El.pal*: *Eleocharis palustris*; *Er.atl*: *Eryngium atlanticum*; *Ex.pus*: *Exaculum pusillum*; *Gl.flu*: *Glyceria fluitans*; *He.inu*: *Helosciadium inundatum*; *Il.ver*: *Illecebrum verticillatum*; *Is.his*: *Isoetes histrix*; *Is.vel*: *Isoetes velata*; *Is.cer*: *Isolepis cernua*; *Ju.buf*: *Juncus bufonius*; *Ju.pyg*: *Juncus pygmaeus*; *Ju.het*: *Juncus heterophyllus*; *Le.cor*: *Lepidium coronopus*; *Ly.hys*: *Lythrum hyssopifolia*; *Ly.tri*: *Lythrum tribracteatum*; *Ma.str*: *Marsilea strigosa*; *My.alt*: *Myriophyllum alterniflorum*; *Ni.opa*: *Nitella opaca*; *Ol.cap*: *Oldenlindia capensis*; *Ra.bau*: *Ranunculus baudotii*; *Ra.oph*: *Ranunculus ophioglossifolius*; *Ra.sar*: *Ranunculus sardous*. (D) *An.mar*: *Anacyclus maroccanus*; *Be.ann*: *Bellis annua*. *Cr.mus*: *Crassula muscosa*; *Cy.dac*: *Cynodon dactylon*; *Eu.exi*: *Euphorbia exigua*; *Ev.pyg*: *Evax pygmaea*; *Fo.vul*: *Foeniculum vulgare*; *Ge.mol*: *Géranium molle*; *La.aur*: *Lamarckia aurea*; *Le.sax*: *Leontodon saxatilis*; *Lo.gal*: *Logfia gallica*; *Lo.mar*: *Lobularia maritima*; *Ma.pat*: *Malcolmia patula*; *Me.lac*: *Medicago laciniata*; *Me.int*: *Medicago intertexta*; *Mo.sis*: *Morea sisyrynchium*; *Na.vir*: *Narcissus viridiflorus*; *On.nat*: *Ononis natrix*; *Pa.arg*: *Paronychia argentea*; *Or.pin*: *Ornithopus pinnatus*; *Or.pra*: *Ormenis praecox*; *Pa.ech*: *Paronychia echinata*; *Po.avi*: *Polygonum aviculare*; *Ra.rap*: *Raphanus raphanistrum*; *Tr.cam*: *Trifolium campestre*; *Tr.res*: *Trifolium resupinatum*; *Sc.aut*: *Scilla autumnalis*; *Sc.his*: *Scolymus hispanicus*; *Tu.gut*: *Tuberaria guttata*.

### ***Communautés d'espèces terrestres***

Les variables locales (hydrologiques et pédologiques) sélectionnées par forward sélection sont la profondeur maximale de l'eau, le pH du sol, la teneur en sable et en limon. Les facteurs climatiques et géographiques significatifs sont les précipitations, la température moyenne et la latitude. La pression anthropique (API) a également un effet significatif sur la structure des communautés. Ces facteurs ensemble expliquent 26,3% de la variance totale de la structure des communautés terrestres ( $F= 3,17$ ;  $P= 0,0010$ ). Le partitionnement de la variance (Fig. 2C) montre que les facteurs locaux naturels expliquent la plus grande partie de la variation de la structure communautaire (4,9%;  $F = 4,22$ ;  $P = 0,001$ ), suivis des facteurs climatiques et géographiques (4,3%;  $F = 3,26$ ;  $P= 0,001$ ). L'effet de la pression anthropique (API) n'était pas significatif (1,3% ;  $F = 1,35$  ;  $P = 0,07$ ). La plus grande partie de la variance commune expliquée a été partagée entre les facteurs locaux et climatiques (7,6%) (Fig. 2C). Le graphe de l'ACP (Fig. 2D) oppose deux groupes d'espèces sur l'axe 1. Un premier groupe est constitué d'espèces positivement corrélées avec la profondeur maximale de l'eau, les précipitations et la latitude, mais négativement corrélées avec le pH du sol, la teneur en limon, l'API et la température moyenne (*Logfia gallica*, *Trifolium resupinatum*, *Leotodon saxatilis*, *Narcissus viridiflorus*, *Prospero autumnalis*, *Bellis annua*, *Euphorbia exigua*). Ces espèces sont dominantes ou exclusives aux mares les plus profondes du nord, qui reçoivent les plus grandes quantités de pluie et sont soumis à une faible pression anthropique. Un deuxième groupe comprend un grand nombre d'espèces (par exemple, *Asphodelus fistulosus*, *Lobularia maritima*, *Brachypodium distachyum*, *Ononis natrix*, *Medicago laciniata*, *Moraea sisyrinchium*, *Raphanus raphanistrum*, *Polygonum aviculare*, *Cynara humilis*, *Paronychia argentea*) favorisée par les températures élevées, les pressions anthropiques et les sols limoneux à pH élevé et négativement liées aux précipitations. Ces espèces sont dominantes ou exclusives aux mares du sud où les précipitations sont les plus faibles et les températures moyennes les plus élevées (entraînant de courtes hydropériodes). Un troisième groupe comprend des espèces positivement corrélées à la teneur en sable du sol (par exemple *Malcolmia patula*, *Tuberaria guttata*, *Ornithopus pinnatus*, *Crassula muscosa*). Ces espèces sont dominantes ou exclusives aux mares forestières sur substrat sablonneux (forêt de chêne-liège de la forêt de Mamora et d'Arganier d'Essaouira) (Fig. 2D).

**Richesse des espèces**

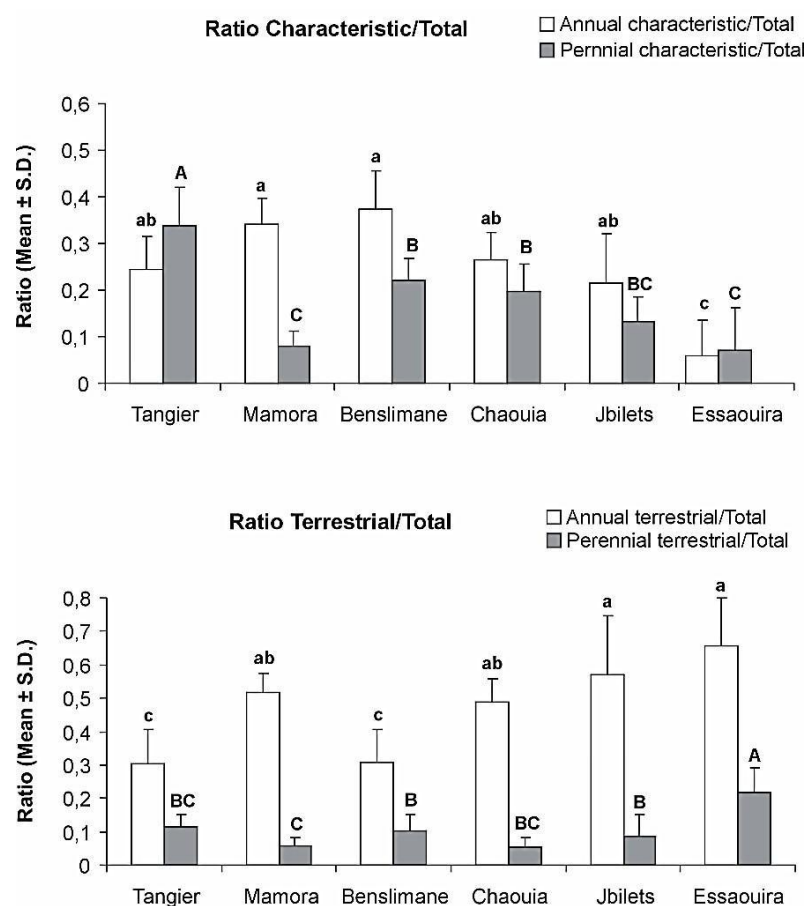
La richesse totale des espèces diffère significativement entre les régions ( $F = 19,90$ ;  $df = 5$ ;  $P < 0,001$ ) et augmente avec la latitude (Fig. 3) sans effet significatif du type de végétation autour des mares ( $P > 0,05$ ). Dans le nord (Tanger, Mamora, Benslimane), les mares contiennent en moyenne 34 à 46 espèces mais seulement 17 par mare dans le sud.



**Figure 3.** La moyenne et l'écart type (barres) de la richesse spécifique en espèces caractéristiques des mares, des espèces rares et des espèces terrestres entre les six régions le long du gradient de précipitations (ligne); les régions sont classées par latitude décroissante; Les différentes lettres sur le graphique correspondent à une différence significative entre les régions.

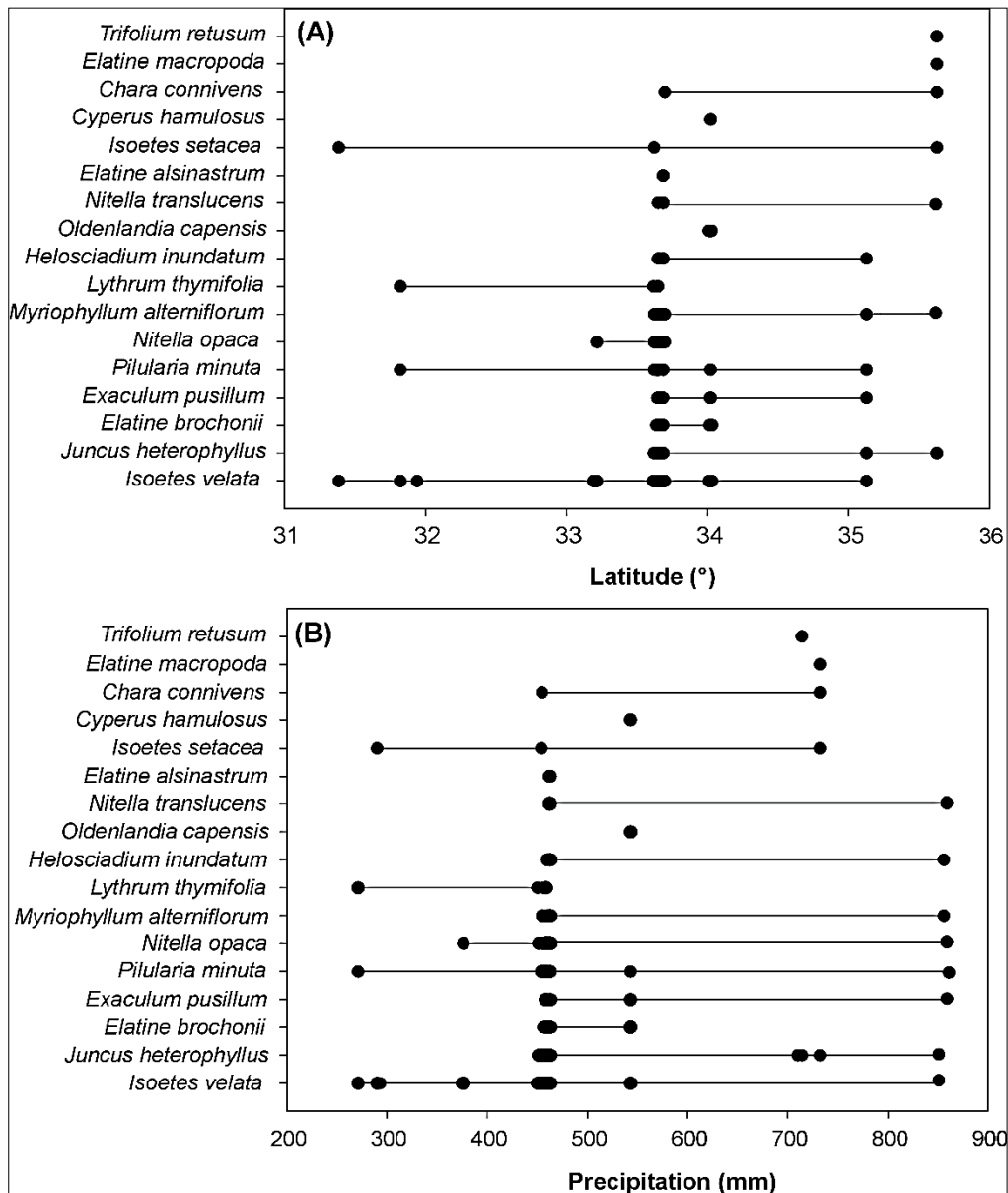


La richesse en espèces caractéristiques des mares diffère significativement entre les six régions étudiées ( $F = 38,37$  ;  $df = 5$  ;  $P < 0,001$ ) et augmente avec la latitude (Fig. 3) sans effet significatif du type de végétation autour des mares ( $P > 0,05$ ). Elle est significativement plus élevée dans les régions du nord (Tanger, Benslimane, Mamora) contenant 15-26 espèces par mare mais plus basse dans les mares des régions du sud (Jbilet, Essaouira) où elle n'atteint que trois à six espèces par mare (Fig. 3). La proportion relative des espèces annuelles et pérennes caractéristiques des mares a diminué significativement du nord vers le sud ( $F = 21,87$ ;  $df = 5$ ;  $P < 0,0001$ ;  $F = 30,99$ ;  $df = 5$ ;  $P < 0,001$ , respectivement) (Fig. 4). Dans chaque région, la proportion des annuelles caractéristiques des mares est plus élevée que celle des pérennes caractéristiques des mares, sauf dans la région de Tanger.



**Figure 4.** Variation de la distribution des espèces caractéristiques des mares (annuelles et vivaces) et terrestres (annuelles et vivaces), en utilisant les richesses totales dans les mares temporaires des six régions étudiées. Les régions sont classées par latitude décroissante ; les différentes lettres dans le graphique correspondent à une différence significative entre les régions, les majuscules sont utilisées pour le ratio vivaces / total et minuscules pour le rapport annuelles / total.

Une différence significative entre les régions ( $F = 6,39$ ;  $df = 5$ ;  $P < 0,001$ ) a également été trouvée pour la richesse des espèces rares (Fig. 3). Dans le nord (Tanger, Mamora, Benslimane), les mares contiennent en moyenne 2 à 3 espèces rares mais seulement 0,3 par mare au sud (Fig. 3). La plupart des espèces rares (17) se trouvent dans les mares ayant des latitudes entre  $33^{\circ}$  et  $35^{\circ}$  N, où les précipitations dépassent 400 mm/an (Fig. 5A et 5B). Très peu d'espèces rares (*Isoetes setacea*, *Lythrum thymifolia*, *Pilularia minuta* et *Isoetes velata*) sont situés dans des mares de faible latitude entre  $31^{\circ}$  et  $32^{\circ}$  N, où les précipitations sont faibles (200-300 mm/an) (Fig. 5A et 5B).



**Figure 5.** Variation de la répartition des espèces rares des mares temporaires en fonction de la latitude (A) et des précipitations (B). Les points représentent les points de présence d'une espèce à un certain niveau de latitude ou de précipitations ; les barres représentent les aires de répartition.

La richesse en espèces terrestres est significativement différente entre les régions ( $F = 2,99$ ;  $df = 5$ ;  $P = 0,0157$ ) (Fig. 3) sans effet significatif du type de végétation autour des mares ( $P > 0,05$ ). Les mares de Mamora (avec 19,7 espèces / mare) diffère significativement de celles de Jbilets (11 espèces/mare), mais pas des autres régions (Fig. 3). La contribution des espèces terrestres annuelles ( $F = 24,45$ ;  $df = 5$ ;  $P < 0,001$ ) et des espèces terrestres vivaces ( $F = 24,45$ ;  $P < 0,0001$ ) dans la richesse totale, a augmenté significativement du nord vers le sud (Fig. 4). Le meilleur modèle pour expliquer la richesse totale en espèces ( $R^2$  ajusté = 0,561;  $F = 22,48$ ;  $P < 0,001$ ) a retenu cinq variables, la plus importante est la latitude qui explique 18,5% de la variation totale. Les autres variables sont les variables du sol (argile, Azote, pH, sable et teneur en matière organique) cela explique 20,3% de la variation (Tab. 5A). Lorsque la latitude est exclue, le meilleur modèle ( $R^2$  ajusté = 0,566;  $F = 16,65$ ;  $P < 0,001$ ) retient sept variables, dont deux variables liées au climat (précipitations et température minimale) qui expliquent 18,5% de la variation totale. Les autres variables sont les variables du sol (argile, N, pH, sable et teneur en matière organique) qui expliquent 20,3% de la variation. Les meilleurs modèles pour expliquer les trois composantes de la richesse spécifique (caractéristiques des mares, rares et terrestres) n'ont pas retenue la latitude comme variable explicative. Le meilleur modèle pour expliquer la richesse des espèces caractéristiques des mares ( $R^2$  ajusté = 0,715 ;  $F = 27,36$ ;  $P < 0,001$ ) retient huit variables, dont deux liées au climat (précipitations et température minimale) expliquant 22,2% de la variance totale. Les autres variables sont les paramètres du sol les qui expliquent 28,1% de la variance et la pression anthropique qui expliquent 15% de la variance (Tab. 5.B).

Le meilleur modèle expliquant la richesse des espèces rares ( $R^2$  ajusté = 0,393;  $F = 10,07$ ;  $P < 0,001$ ) a retenu six variables incluant seulement une lié au climat (température minimum) qui explique seulement 2,6% de la variance totale. Les variables du sol expliquent 22,6% de la variation et la pression anthropique 1,8% (Tab. 5.C). Le meilleur modèle expliquant la richesse en espèces terrestres ( $R^2$  ajusté = 0,235 ;  $F = 5,29$ ;  $P < 0,001$ ) a retenu six variables incluant une seule lié au climat (précipitations) qui explique 9,2% de la variation. Les autres variables étaient des variables du sol (13,4%), la pression anthropique (6,9%), la profondeur maximale de l'eau (2,8%) et la surface des mares (2,1%) (Tab. 5.D).

**Tableau 5.** Modèles Généraux de régression (GRM) expliquant la richesse totale (A), la richesse des espèces caractéristiques des mares (B), des espèces rares (C) et des espèces terrestres (D). Légende: Sol-OM: matière organique du sol; Dmax: profondeur maximale de l'eau; Min-T°: température minimale; API: indice de pression anthropique. Les valeurs en gras indiquent la variation expliquée par les variables climatiques.

	SC	ddl	MC	F	p	Variation expliquée (%)
<b>A : Totale</b>						
Ord.Orig.	694,578	1	694,578	10,67	0,001614	
Latitude	2176,371	1	2176,371	33,42	0,000000	<b>0,2164</b>
Sol-Argile	894,869	1	894,869	13,74	0,000387	0,0889
Sol-N	644,752	1	644,752	9,90	0,002329	0,0641
Sol-pH	302,386	1	302,386	4,64	0,034208	0,03
Sol-sable	198,939	1	198,939	3,06	0,084362	0,0197
Erreur	5143,977	79	65,114			
<b>B : Caractéristiques des mares</b>						
Ord.Orig.	630,913	1	630,9129	26,46	0,000002	0,1245
Précipitations	820,383	1	820,3825	34,41	0,000000	<b>0,1619</b>
Sol-Argile	585,917	1	585,9172	24,58	0,000004	0,1156
Sol-Sable	442,113	1	442,113	18,54	0,000049	0,0872
Sol-N	220,03	1	220,0297	9,23	0,003265	0,0434
Soil-pH	108,673	1	108,6729	4,56	0,035987	0,0214
API	75,463	1	75,4632	3,17	0,079224	0,0149
Soil-OM	64,914	1	64,9142	2,72	0,103059	0,0128
Min-T°	306,843	1	306,8435	12,87	0,000588	<b>0,0606</b>
Erreur	1811,991	76	23,842			
<b>C : Rares</b>						
Ord.Orig.	27,2162	1	27,21616	9,58	0,002729	0,0798
Sol-pH	27,0638	1	27,06384	9,53	0,002801	0,0794
Sol-limons	18,1527	1	18,1527	6,39	0,01349	0,0532
Sol-N	17,251	1	17,25102	6,07	0,015921	0,0506
Sol-Sable	14,5464	1	14,54639	5,12	0,026414	0,0426
Min-T°	8,7554	1	8,75544	3,08	0,083063	<b>0,0257</b>
API	6,1887	1	6,18866	2,18	0,143945	0,0181
Erreur	221,5462	78	2,84034			
<b>D : Terrestres</b>						
Ord.Orig.	23,988	1	23,9882	0,88018	0,351048	0,0073
Sol-Sable	326,636	1	326,6356	11,98499	0,000873	0,0997
Précipitations	302,935	1	302,9345	11,11534	0,001312	<b>0,0924</b>
API	225,09	1	225,0903	8,25907	0,005223	0,0687
Sol-N	111,802	1	111,8019	4,10226	0,046247	0,0341
Dmax (cm)	92,485	1	92,4853	3,39349	0,069255	0,0282
Surface	68,77	1	68,7701	2,52333	0,116219	0,021
Erreur	2125,791	78	27,2537			

## DISCUSSION

Les communautés végétales des mares temporaires étudiées sont structurées par les facteurs locaux (profondeur maximale de l'eau, pH du sol, teneur en sable, teneur en limon), climatiques (précipitations, température moyenne, latitude) et anthropiques (API). Les communautés végétales ont montré une grande variation entre les régions et le long du gradient latitudinal (Fig. 3) avec, comme supposé dans nos hypothèses, une proportion significativement plus faible d'espèces caractéristiques des mares dans les mares du sud en comparaison avec celles du nord (Fig. 4). Toutefois, la forte corrélation entre la latitude et les facteurs climatiques (Fig. 2) rend difficile la séparation de leur importance respective (Willig et al., 2003). La richesse spécifique totale, la richesse des espèces caractéristique des mares et des espèces rares ainsi que la richesse des espèces terrestres ont diminué du nord (le plus humide) vers le sud (le plus sec) parallèlement à la diminution des précipitations (Fig. 3).

La littérature montre des modèles de diversité latitudinale contrastés (examinés dans Kneitel, 2016), montrant généralement une diminution de la diversité vers les hautes latitudes (par exemple Rodríguez & Arita, 2004; pour les mammifères en Amérique du Nord, Kraft et al., 2011; pour les forêts), mais aussi aucune corrélation (Clarke & Lidgard, 2000 ; pour les Bryozoaires dans l'Atlantique, Soininen et al., 2007 à travers divers groupes d'organisme et d'écosystèmes) ou une corrélation inverse (Buckley et al., 2003 pour les réseaux trophiques des feuilles submergées de *Sarracenia purpurea* en Amérique du Nord, Brendonck et al., 2014 pour les communautés d'invertébrés dans les bassins rocheux en Australie). La relation entre la latitude et la diversité est différente des modèles généraux dans les écosystèmes d'eau douce (Hillebrand, 2004, Hof et al., 2008). Bien qu'elles se concentrent sur les invertébrés, les deux seules études sur les mares temporaires ont montré le même patron inverse de richesse spécifique qu'en Australie (Brendonck et al., 2014) et en Californie (Kneitel, 2016). Ce patron inverse de la richesse a été expliqué par des facteurs locaux, à savoir l'instabilité hydrologique qui augmente avec la diminution de la latitude (Brendonck et al., 2014) et de la taille des habitats (Kneitel, 2016). Dans notre étude, l'hydrologie est le facteur principal expliquant le patron de diversité comme mis en évidence par les fortes relations entre les variables climatiques et la latitude pour les espèces caractéristiques des mares plutôt que les espèces terrestres (Tab. 5).

Contrairement à notre hypothèse, le nombre d'espèces terrestres par mare a montré une faible décroissance vers les basses latitudes (ou les précipitations sont faibles). L'aridité élevée dans le sud limite la richesse spécifique de tous les groupes, y compris les espèces terrestres. Cependant, puisque que la diminution des espèces opportunistes terrestres était faible par rapport à celle des espèces caractéristiques des mares, la contribution des espèces annuelles terrestres était significativement plus élevée dans les régions du sud.

Les facteurs locaux semblent être les plus importants dans la structuration des communautés, comme l'ont également montré d'autres études sur les plantes (Lathrop, 1976 ; Bauder, 2000 ; Bouahim et al., 2014) et les macro-invertébrés (Waterkeyn et al., 2008 ; Brendonck et al., 2014, Stoch et al., 2016; Van Den Broeck 2016). Les facteurs locaux et climatiques sont étroitement impliqués dans le fonctionnement hydrologique des zones humides et sont partiellement corrélés entre eux (Fig. 2). La profondeur maximale de l'eau qui est corrélée à la durée de l'inondation dans les mares au Maroc (Van den Broeck et al., 2016) est la principale variable locale qui structure les communautés végétales. Elle agit comme un filtre environnemental (Javornik & Collinge, 2016), réduisant ou éliminant les espèces terrestres et favorisant le recrutement d'espèces caractéristiques des mares (aquatiques et amphibiens) (Middleton, 1999; Bauder, 2000).

En effet, l'hydrologie a été largement identifiée comme le facteur clé déterminant les communautés végétales des mares temporaires (Bauder, 2000 ; Casanova & Brock, 2000). La germination des espèces dépend de leur tolérance au stress hydrique et à la dessiccation (Keeley & Zedler 1998; Collinge et al., 2003). Des espèces amphibiens (par exemple *Elatine brochonii*, *Corrigiola littoralis*, *Lythrum* spp.), tolérantes de conditions hydrologiques fluctuantes, sont caractéristiques des mares temporaires méditerranéennes; elles s'installent pendant la phase inondée et complètent leur cycle (floraison, production de graines) pendant la phase sèche (sur sédiments humides).

Les autres variables locales importantes sont le pH du sol et teneur du sol en sable et en limon. Ces variables ont déjà été trouvées comme très discriminantes pour la végétation des mares temporaires méditerranéennes (Rhazi et al., 2001; Ferchichi-Ben Jamaa et al., 2010; Bouahim et al., 2014). Ces variables, fortement corrélées à la nature géologique de la roche sous-jacente, reflètent différents états trophiques de l'environnement et donc des potentiels différents pour l'agriculture. Nous avons utilisé la chimie du sol au lieu de variables de chimie

de l'eau parce que la première permet l'identification de variables trophiques et non-trophiques (par exemple le pH, la taille des particules) qui jouent un rôle important pour les espèces végétales et qui varient beaucoup moins que la chimie de l'eau quotidiennement et saisonnièrement. De plus, les échantillons de sol sont moins sensibles aux conditions de stockage par rapport aux échantillons d'eau ; c'était un critère important dans notre projet. Le pH du sol est une variable importante pour la végétation des mares temporaires, séparant les sites ayant de faibles concentrations d'ions solubles (souvent nommés oligotrophes bien qu'ils apportent une confusion avec l'état nutritif) de ceux ayant des concentrations élevées d'ions solubles et riches en calcium (Rhazi et al., 2001).

Dans notre étude, les mares sur des sols à texture fine sont associées à un IPA élevé (Fig. 2). Ces sols sont relativement riches en éléments nutritifs et conviennent donc à l'agriculture. Les pratiques agricoles ont un impact sur les communautés de point de vue physique (perturbation du sol par l'agriculture) et des perturbations chimiques (eutrophisation par l'apport de nutriments) de l'habitat. Seules les espèces tolérantes aux perturbations et à l'eutrophisation sont capables de se développer sur ces sols (par exemple *Damasonium bourgaei*, *Lythrum tribracteatum*, *Lemna minor*). En revanche, les sols sableux grossiers sont oligotrophes, c'est-à-dire qu'ils ont une faible capacité de rétention d'eau et les nutriments. Ces sols sableux, caractérisant les régions forestières de Mamora et d'Essaouira, sont les plus favorables pour un groupe d'espèces caractéristiques des mares oligotrophes (par exemple *Elatine brochonii*, *Oldenlandia capensis*, *Isoetes histrix*, *Corrigiola littoralis*) (Fig. 2). Contrairement aux mares européennes où l'eutrophisation prédomine (Menetrey et al., 2005; Rosset et al., 2014), au Maroc, les mares sont généralement pauvres en éléments nutritifs et en matière organique résultant de la courte période d'inondation qui limite la production primaire et aussi des faibles quantités des nutriments utilisés par les agriculteurs dans les mares et leur bassin versant en comparaison avec l'Europe, par exemple. En plus des niveaux trophiques qui sont inférieurs à ceux des mares temporaires européennes, la courte période d'inondation et la sécheresse précoce favorisent les formes de croissance comme les amphibiens et les terrestres, et limitent les effets de l'eutrophisation sur la transparence de l'eau.

L'effet de la pression anthropique sur la composition des communautés reste relativement limité par rapport à d'autres facteurs et notamment aux facteurs climatiques. Cependant, le niveau élevé de corrélation entre les facteurs étudiés masquait probablement en partie le véritable impact anthropique. De plus, le regroupement en un seul indice des différentes pressions aurait probablement masqué certaines pressions anthropiques importantes. Cependant, la variation

partagée trouvée entre les facteurs anthropiques et les facteurs locaux met en évidence un effet indirect des pressions anthropiques sur les communautés végétales des mares temporaires par la modification des caractéristiques physiques (profondeur de l'eau et donc hydropériode) et chimiques (qualité du sol) des mares.

C'est particulièrement le cas pour les espèces caractéristiques des mares en raison de leur sensibilité aux perturbations (Sahib et al., 2009). L'impact anthropique peut être plus prononcé pendant les années sèches dans les plaines densément peuplées. Peu d'espèces caractéristiques des mares peuvent résister à des pressions anthropiques élevées (*Cressa cretica*, *Frankenia laevis*, *Eryngium atlanticum*, *Damasonium bourgaei*, *Lythrum tribracteatum*), probablement parce qu'elles tolèrent les sols riches en nutriments et se développent lorsque l'eau diminue, c'est-à-dire lorsqu'elles sont moins exposés aux conditions d'inondation. Les inventaires de nos espèces ont permis à certaines espèces d'étendre significativement leur distribution connue au nord (*Elatine macropoda*, *Pilularia minuta*, *Isoetes setacea*) ou au sud du Maroc (*Verbena supina*, *Marsilea strigosa*, *Pilularia minuta*, *Isoetes setacea*).

En effet, au-delà des régions de Benslimane et de Rabat où les mares ont été préalablement étudiées (Rhazi et al., 2001; 2006; 2012; Bouahim et al., 2010; 2014 ; Lumbreras et al., 2012), la végétation des mares temporaires au Maroc est mal connue. L'extension de la zone d'occurrence de l'espèce pourrait finalement entraîner un changement de leur état de conservation aux niveaux du Maroc et de la Méditerranée, conformément aux critères de la liste rouge de l'UICN. Parmi les espèces caractéristiques des mares, 21% ont été trouvées seulement dans une région. Ce sont généralement des espèces à la limite de leur aire de distribution (par exemple, *Baldellia repens*, espèce à distribution européenne occidentale ou *Mariscus hamulosus*, espèce à distribution tropicale) (Fennane & Ibn Tattou, 1998) ou méditerranéenne à distribution étroite (par exemple *Damasonium polyspermum*, *Elatine macropoda*, *Trifolium micranthum*). Certaines de ces dernières espèces ont cependant également été trouvées dans des mares en montagne (Rif et Moyen-Atlas, résultats non publiés).



## CONCLUSIONS

*Qu'est-ce que l'avenir cache pour les communautés végétales dans les mares temporaires ?*

Dans le contexte du changement climatique, des modifications majeures sont attendues dans la composition des espèces et la valeur de conservation des communautés végétales des mares temporaires dans le bassin méditerranéen et en particulier dans ses parties les plus sèches en Afrique du Nord. Les facteurs clés qui déterminent la diversité et la structure de la communauté sont la profondeur maximale de l'eau et les dates d'inondation et d'exondation. Ces variables dépendent principalement des pluies hivernales et printanières susceptibles de diminuer avec les changements climatiques attendus au Maroc (baisse des précipitations de 10-20% et hausse des températures de 1-1,5°C d'ici 2100) (TCMCC, 2016).

Ainsi, la situation actuelle des mares temporaires dans la région du sud pourrait illustrer la situation des mares dans les régions du nord après un changement climatique important, notamment la diminution de la contribution des espèces caractéristiques des mares dans les communautés. Les espèces amphibies ayant une large valence de tolérance aux conditions hydrologiques (par exemple *Elatine brochonii*, *Oldenlandia capensis*, *Isoetes histrix*, *Corrigiola littoralis*) pourraient être utilisées comme indicateur sensible du changement climatique à grande échelle. La richesse des espèces rares est fortement corrélée avec le nombre d'espèces caractéristiques des mares. La plupart des espèces rares se concentrent dans les mares des hautes et moyennes latitudes (36-33 ° N). Seules quelques espèces (*Pilularia minuta*, *Isoetes setacea*, *Isoetes velata*, *Lythrum thymifolia*) se rencontrent dans les régions de latitude 31-32 ° N où les précipitations sont faibles et irrégulières. Cette grande distribution latitudinale de ces espèces est généralement liée à leur capacité à germer dans le sol temporairement saturé et à se développer davantage sur un sol plus ou moins sec. Certains d'entre elles produisent des formes résistantes avec une très longue durée d'adaptation aux inondations irrégulières (Vitalis et al., 2002). Cette écologie relativement flexible leur permet probablement de compléter rapidement leur cycle avant que la sécheresse n'atteint les mares temporaires. La réduction de l'hydropériode dans les mares du sud du Maroc pourrait cependant affecter la fréquence et l'abondance de la reproduction sexuée des hydrophytes annuels et la survie des plantes vivaces. Une analyse approfondie de l'impact du changement climatique sur la végétation de mares temporaires méditerranéennes est nécessaire, en particulier dans le sud de leur zone de distribution. Actuellement, l'impact anthropique sur les mares reste limité surtout dans les régions du sud. Cependant, avec l'augmentation de la taille de la population humaine, cet impact augmentera probablement notamment sur les ressources en eau qui vont diminuer avec le changement climatique.



## **RÉSUMÉ**

Le stock semencier du sol constitue une composante importante de la diversité des communautés végétales des mares temporaires. Il inclut une part non exprimée de la communauté et permet un maintien des espèces même en absence de reproduction répétée sur plusieurs années consécutives. Ainsi il augmente la résilience de la végétation des mares temporaires aux fluctuations environnementales et aux perturbations. La connaissance des facteurs clés déterminant la composition du stock semencier des mares temporaires le long d'un gradient latitudinal est d'une grande importance pour une gestion conservatoire de ces habitats remarquables dans un contexte de changement climatique.

Dans cette perspective, la variation de la richesse et de la densité du stock semencier dans 79 mares temporaires du Maroc (réparties le long du gradient de latitude Tanger-Essaouira) en fonction des facteurs hydrologique, pédologiques, climatiques et des pressions anthropiques ont été étudiées par des analyses multivariées (RDA, ACP). Les comparaisons entre régions ont été réalisées par des analyses de variance et des GLM ont été utilisées pour analyser les gradients spatiaux. Les résultats montrent que les facteurs locaux (hydrologiques et pédologiques) sont prédominants dans la structuration des communautés du stock semencier, suivis par les facteurs climatiques qui agissent directement (précipitations, températures) et indirectement (interaction avec les facteurs locaux) sur le stock semencier. L'effet des facteurs anthropiques reste limité et se manifeste indirectement par la modification des caractéristiques locales des mares. La richesse et la densité des stocks semenciers des espèces caractéristiques des mares diminuent du nord (plus humide) vers le sud (plus aride) parallèlement à la diminution des précipitations. Cet appauvrissement vers le sud des stocks semenciers risque de s'accroître dans le futur et pourrait représenter l'évolution dans le temps des communautés avec le changement climatique.

## INTRODUCTION

La diversité spécifique des communautés le long du gradient latitudinal est un thème central en écologie (Willig et al., 2003; Mittelbach et al. 2007; Hof et al., 2008; Knilock et al., 2018). Généralement, les communautés montrent une diminution de la richesse et de leur diversité vers les hautes latitudes (Hillebrand, 2004 ; Mittelbach et al., 2007 ; Kraft et al., 2011) qui est souvent expliquée par des facteurs biologiques (spéciation, extinction, biogéographie, etc) et/ou non biologiques (histoire du climat, âge et surface des régions, etc) (Mittelbach et al., 2007). Toutefois, différents patrons ont été trouvés parmi les écosystèmes et les groupes taxonomiques (Hillebrand, 2004). Pour les écosystèmes d'eau douce, de nombreuses études ont souligné l'importance des interactions entre la stabilité hydrologique de l'habitat, la capacité de dispersion, la répartition et la diversité des espèces entre régions le long d'un gradient de latitude (Ribera & Vogler, 2000; Ribera et al., 2001, 2003; Hof et al., 2006; Marten et al., 2006; Ribera, 2008; Kneitel, 2016).

Les mares temporaires d'eau douce (habitats aquatiques de petite taille et peu profonds) sont largement représentées à l'échelle du monde avec une forte concentration dans les régions sous climat méditerranéen (Warwick & Brock, 2003; Grillas et al., 2004; Rhazi et al., 2009; Kneitel & Lessin, 2010; Ferchichi-Ben Jamaa et al., 2010; Ewald et al., 2010; Alvarez & Deil, 2015). Elles présentent des patrons de diversité différents le long de la latitude en raison de leur grande sensibilité à la variation du climat qui impacte étroitement la stabilité de l'hydropériode (Brendonck et al., 2014; Kneitel, 2016; Alvarez & Deil, 2015; El Madihi et al., 2017). Une des caractéristiques principales des mares temporaires est l'imprévisibilité de l'inondation et l'alternance de phases sèches et inondées dont la durée et l'intensité sont variables entre années (Grillas et al., 2004; Calhoun et al., 2016). Cette alternance constitue une perturbation récurrente pour les espèces qui vivent dans ces milieux face à laquelle elles ont développé au cours du temps des mécanismes d'adaptation: cycle de vie court, et une forte plasticité dans leur développement végétatif (Volder et al., 1997; Garbey, 2004) et la vie ralentie sous forme de semences (Bonis et al., 1995; Brock & Rogers, 1998), ou l'établissement de stocks semenciers pérennes (Brock et al. 2003). Pour les plantes, cette alternance se traduit par une succession cyclique d'une communauté aquatique (hydrophytes) en période inondée, suivie par une communauté amphibie (amphiphytes) lorsque la lame d'eau se réduit, et d'une communauté terrestre en période asséchée (Grillas et al., 2004).

Le stock semencier constitue une composante principale pour la mise en place des communautés végétales dans les mares temporaires (Brock 2011; Faist et al., 2013) et pour le

maintien des populations pendant les années défavorables (Bonis et al., 1995; Brock & Rogers, 1998; Brock et al., 2003; Cassandra, 2007). Les plantes caractéristiques de ces habitats à faible prévisibilité hydrologique font des stocks semenciers abondants et pérennes de petites semences (compromis entre la taille et le nombre de semences produites) s'accumulant entre années dans le sédiment (Grillas et al., 1993; Bonis, 1993; Brock et al., 2003). Ces stocks pérennes leur permettent de surmonter les conditions climatiques ou hydrologiques défavorables réduisant la probabilité d'extinction locale de leurs populations (Stöcklin & Fischer, 1999) notamment lorsque des événements hydro-climatiques ou des perturbations détruisent les communautés de plantes établies avant qu'elles puissent se reproduire. Le sédiment renferme aussi les organes de multiplication végétative des plantes vivaces. Toutefois, ces organes sont beaucoup moins fréquents dans les milieux temporaires du fait de leur moindre résistance à l'assèchement (Hopfensperger, 2007).

La composition, la richesse et la structure des communautés végétales dans les mares temporaires sont déterminés par une multitude de facteurs, locaux (hydrologie, sol, biotiques, etc), climatiques, et anthropiques qui interagissent entre eux et avec les traits des espèces (annuelle/pérenne; caractéristique/opportuniste) (Bouahim et al., 2014; El Madihi et al., 2017).

Les caractéristiques mésologiques locales (hydrologiques et pédologiques), déterminent dans une grande mesure la composition des communautés des mares temporaires (Lathrop, 1976; Bauder, 1987; Collinge, 2003; Bouahim et al., 2014), car elles conditionnent la présence des espèces en fonction de leur tolérance aux conditions physico-chimiques du sol et de l'eau (profondeur de l'eau, turbidité de l'eau, pH du sol, teneurs en nutriments, etc) et elles affectent leur survie à différents stades de leur cycle de vie (recrutement, installation et reproduction) (Bonis, 1993; Bliss & Zedler, 1998). Les changements climatiques en cours, réduisant les précipitations et augmentant les températures (GIEC, 2014; Anonyme, 2016), sont susceptibles d'impacter le fonctionnement hydrologique de ces écosystèmes (augmentation de la durée de la phase sèche, réduction des surfaces en eau et des hauteurs d'eau) et par la suite leur biodiversité (Pyke, 2005; Rosset et al., 2010; Montrone et al., 2019). Les caractéristiques mésologiques locales sont aussi modifiées par les activités anthropiques notamment l'agriculture et le pâturage (Rhazi et al., 2001, 2012; Bouahim et al., 2011; 2014) à travers la modification des caractéristiques fonctionnelles des mares (eutrophisation, régime hydrologique,...) et la perturbation du sol par le piétinement et le labour (Rhazi et al., 2001, 2012; Bouahim et al., 2014).

La structuration spatiale d'un ensemble de mares constitue aussi un facteur important dans la structure des communautés car les capacités de dispersion des espèces diffèrent (Vanschoenwinkel et al., 2010; Karaouzas et al., 2015; Van den Broeck, 2016) et déterminent le fonctionnement en méta-populations et la diversité bêta (Williams et al., 2004; Angeler et al., 2008).

Dans les plaines Atlantiques marocaines, les mares temporaires se trouvent sous différentes conditions climatiques le long du gradient latitudinal qui montre un déficit hydrique climatique croissant et par suite une diminution de l'hydropériode du nord vers le sud (Thiery, 1987). De plus, les mares sont soumises à des pressions anthropiques (Rhazi et al., 2001; Bouahim et al., 2014) affectant leur régime hydrologique (drainage partiel, prélèvements d'eau). Les changements climatiques au Maroc vont conduire à l'augmentation du déficit hydrique climatique (Anonyme, 2016). Le gradient spatial existant avec la latitude pourrait ainsi illustrer l'évolution future des conditions climatiques et permettre de comprendre ses impacts sur la composition des communautés, la production des plantes et la taille de leurs stocks semenciers. Une étude précédente (El Madihi et al., 2017) au Maroc sur les communautés de plantes de 85 mares a mis en évidence la diminution de la richesse spécifique des mares le long du gradient latitudinal (du nord vers le sud) parallèlement à la diminution des précipitations (El Madihi et al., 2017).

Les stocks semenciers jouent un rôle central dans le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes aquatiques à inondation temporaires (van der Valk, 1981; Keddy & Constable, 1986 ; 1985; Adams, 2005; Aponte et al., 2010; Broeck, 2011; Carta et al., 2013, 2016; Metzner et al., 2017). Les études ont principalement été focalisées sur la répartition des stocks semenciers le long du gradient topographique (Metzner et al., 2017), leurs relations avec la végétation exprimée (OuldLouleid, 1991; Rhazi et al., 2001; Hopfensperger, 2007; Faist et al., 2013) ou les dynamiques temporelles (McKnight, 1992; Bonis et al., 1995). En revanche aucune étude n'a traité la composition et la structuration du stock de semences à une échelle régionale. Le présent travail a pour objectif général d'étudier la variation de la richesse et de la densité du stock semencier dans les mares temporaires du Maroc le long du gradient de latitude (35°N-31°N) et d'identifier les facteurs clés déterminant sa composition. Les principales hypothèses qui sont testées sont :

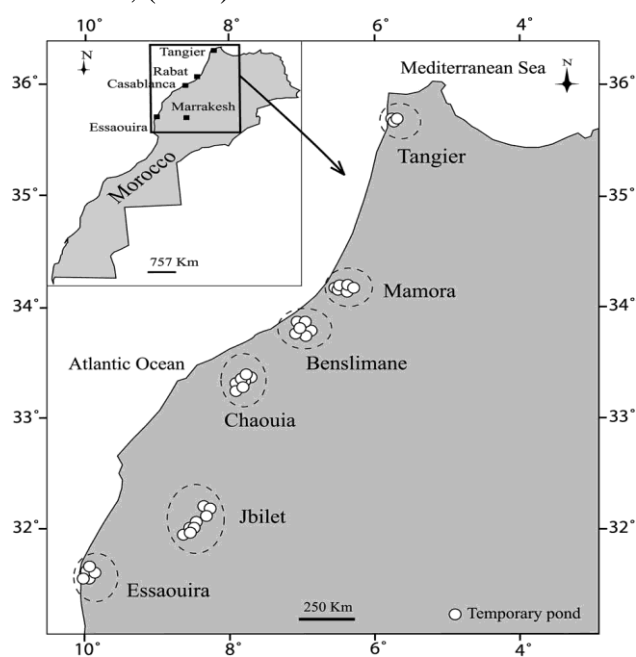
**1-** le gradient latitudinal associé au climat détermine la structure et la composition des communautés du stock semencier en raison de son effet direct sur les caractéristiques locales (hydrologie) des mares.

- 2- la richesse et la densité du stock semencier des espèces caractéristiques des mares diminuent avec la diminution de la latitude en raison de l'augmentation de l'aridité du climat
- 3- La richesse et la densité du stock semencier des espèces terrestres, augmentent avec la diminution de la latitude à cause de l'augmentation de l'aridité du climat ;
- 4- La richesse et la densité du stock semencier des espèces annuelles, augmentent avec la diminution de la latitude en raison de l'intensification de l'aridité du climat alors que celle des vivaces montre une tendance inverse le long du même gradient.

## MATERIEL ET METHODES

### *Les régions d'étude*

Dans les plaines atlantiques marocaines, 79 mares temporaires de six régions (Tanger (5), Mamora (16), Benslimane (37), Chaouia (10), Jbilet (5) et Essaouira (6)), situées entre 31° et 35° de latitude nord (couvrant environ 750 kilomètres) ont été sélectionnées dans cette étude (Fig. 1). Les principales caractéristiques de ces régions sont résumées dans le tableau 5. Dans chaque région, des mares ont été sélectionnées pour couvrir un large éventail de taille et de contexte d'utilisation des terres (Tab. 1). Pour plus de détails sur ces régions et les mares sélectionnés, voir El Madihi et al., (2017).



**Figure 1.** Localisation des 79 mares

**Tableau 1.** Principales caractéristiques des six régions à mares temporaires sélectionnées dans le cadre de cette étude.

Région	Végétation naturelle	Nombre de mares échantillonnées	Surface des mares échantillonnées	Altitude (m)	Usages anthropiques dans les mares	Géologie	Bioclimat	Précipitations (mm an <sup>-1</sup> )	Température moyenne annuelle (°C)
Tanger	Forêt de chêne-lièges (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	5	250 - 13308	2 – 380	Pâturage, récolte de plantes médicinales, récréation	Grès siliceux et marnes	Humide	856	16,5
Mamora	Forêt de chêne-liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	16	135 - 16988	112 – 181	Pâturage, extraction de sédiments, récréation, activités domestiques (lavage des vêtements)	Dépôt de sable pliocène / quaternaire sur plancher argileux	Subhumide	530	17,5
Benslimane	Forêt de chêne-liège (suberaie) ( <i>Quercus suber</i> )	37	50- 64311	170 – 299	Pâturage, récolte de plantes médicinales, assèchement (pompage de l'eau, drainage, plantation d'eucalyptus), récréation, extraction de sédiments ou de roches mères, activités domestiques (lavage du linge), agriculture, comblement et urbanisation.	Grès quartzitique	Semi-aride	450	17,4
Chaouia	-	10	2487-1194391	222 – 233	Pâturage, récolte de plantes médicinales, agriculture, assèchement (drainage), déchets et urbanisation	Grès, calcaire ou argile	Semi-aride	450	17,5
Jbilet	Steppes sèches avec jujubier ( <i>Ziziphus lotus</i> )	5	298 - 2124	290 – 494	Pâturage et agriculture	Grès-schiste	Aride	264	19,6
Essaouira	Foret d'arganier ( <i>Argania spinosa</i> )	6	1468 - 8645	75 – 116	Pâturage et extraction de sédiment	Calcaire et marne	Semi-aride	340	17,3



### ***Facteurs locaux***

Pour l'ensemble des mares sélectionnées, les facteurs locaux (correspondant aux facteurs hydrologiques et les caractéristiques de l'eau et du sédiment) ont été mesurés. Dans chacune des 79 mares, la profondeur maximale de l'eau a été mesurée à deux dates (hiver et printemps) pendant deux années (les années sont calées sur les cycles hydrologiques, de septembre à août) consécutives (2013-2014 et 2014-2015). Aux mêmes dates, l'O<sub>2</sub> dissous (mg/L), le pH et la conductivité de l'eau (μS/cm) ont été mesurés in situ à l'aide d'un multimètre WTW (Oxi 3205, pH 3110 et Cond 3110). Les taux de turbidité relative, de chlorophylle a et de phycocyanine (pigment caractéristique de cyanobactéries ; (Naselli-Flores, 2013), ont été évalués avec un fluorimètre portatif AquaFluor de Turner Designs. La surface inondée a été mesurée sur le terrain à l'aide d'un GPS (Garminetrex® 20).

Deux échantillons de sédiments (10 cm de hauteur) ont été prélevés avec un carottier (diamètre: 4 cm) respectivement au centre et à la périphérie de chaque mare, puis regroupés pour déterminer plusieurs paramètres physico-chimiques du sol. La taille des particules a été évaluée par la méthode de "Bouyoucos" (Black et al., 1985). Le pH du sédiment a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre dans une suspension de sol fin avec un rapport sol/eau distillée de 1:2,5. La salinité du sédiment a été mesurée en tant que conductivité électrique (conductimètre Philipps PR 9801) d'une solution sol/eau bidistillée dans un rapport de 1:5, après agitation pendant 1 h (150 tr/min) (Black et al., 1985). Les protocoles standards ont été suivis pour la mesure du carbone organique, du phosphore total (Olsen) et de l'azote total (Kjeldahl) (Page et al., 1984).

### ***Facteurs anthropiques***

Pour chaque mare et ses bordures, les utilisations anthropiques (en présence-absence) ont été identifiées lors de visites sur le terrain et d'entretiens avec des populations locales vivant à proximité des mares. Les utilisations anthropiques ont été classées en neuf catégories: pâturage, récolte de plantes médicinales, prélèvement d'eau, drainage (y compris plantation d'eucalyptus à cette fin), loisirs, extraction de sédiments ou de roche mère, activités domestiques (lavage du linge, etc.), agriculture, comblement et urbanisation. Ces catégories ont été combinées dans un indice de pression anthropique (IPA) (Bouahim et al., 2014), afin de quantifier la mesure dans laquelle chaque mare est susceptible d'être affectée par l'impact humain (Tab. 2, chapitre 2).

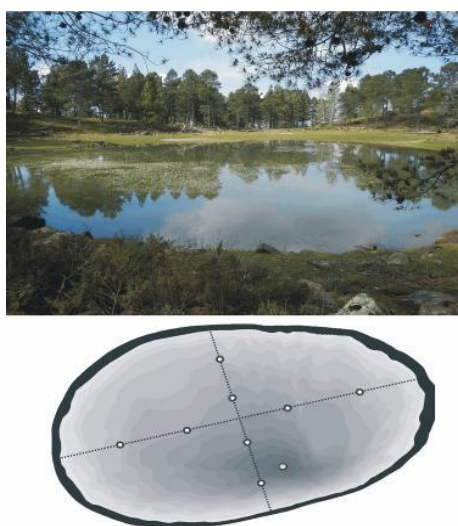
### ***Facteurs climatiques et géographiques***

Les précipitations mensuelles et les températures moyennes, minimale et maximale pour chaque mare pour la période 1950-2000 ont été extraites de 165 stations météorologiques de la base de données WorldClim à une résolution spatiale de 30 degrés d'arcs. Les cartes globales des précipitations et des températures ont été produites à l'aide du logiciel ANUSPLIN en tant que méthode d'interpolation (Hijmans et al., 2005). Enfin, en utilisant les coordonnées géographiques enregistrées sur le terrain par un GPS portable, il était ensuite possible d'extraire toutes les valeurs de ces variables climatiques des modèles globaux pour différents points correspondant à chacune des mares sélectionnées. Pour plus de détails, voir El Madihi et al., (2017).

### ***Étude du stock semencier***

Dans chaque mare, neuf échantillons de sol contenant le stock de semences ont été collectés le long de deux transects orthogonaux (Fig. 2) en août 2013 (c'est-à-dire après la fin du cycle de développement des plantes et avant les premières pluies d'automne). Les échantillons de sol (5,2 cm de diamètre et 4 cm de hauteur) ont été collectés à l'aide d'un carottier métallique. Les neuf échantillons de sédiments par mare ont été mélangés et stockés à l'air ambiant dans des sacs en plastique jusqu'au début de l'expérimentation. Un sous-échantillon de 100 g a été prélevé et étalé sur un centimètre d'épaisseur dans une coupelle en plastique (15,5 cm de diamètre) sur une couche d'ouate synthétique au-dessus d'un centimètre de sable préalablement lavé et stérilisé. Les échantillons ont été placés au hasard au laboratoire (et ensuite complètement randomisés toutes les trois semaines) et maintenus saturés en les arrosant tous les jours pendant la durée de l'expérience (9 mois: octobre à juin). Après la fin de cette expérience (juillet), les échantillons de sédiment ont été séchés à l'air ambiant et maintenus au sec jusqu'au mois d'octobre. Les mêmes échantillons ont été à nouveau arrosés (saturés) pour une deuxième année sous les mêmes conditions (octobre-juin) afin d'augmenter le nombre total de germinations des semences (Bonis et al., 1995). Toutes les trois semaines, les plantules étaient comptées et enlevées après identification. Les plantules non identifiées ont été laissées intactes dans les coupelles jusqu'à ce qu'elles atteignent le stade d'identification définitive. Le stock de semences de chaque mare était caractérisé à la fois par sa densité (nombre total de germinations obtenues pendant l'expérimentation) et par la richesse totale en espèces (nombre total d'espèces recensées) et par le nombre d'espèces terrestres, d'espèces caractéristiques des mares et d'espèces rares.

Les espèces caractéristiques des mares sont définies comme des plantes aquatiques et amphibies strictement associées aux mares temporaires. Le caractère hydrophile de la plante a été attribué selon la flore d'Afrique du Nord (Chevassut & Quézel, 1956; Nègre, 1956; Médail et al., 1998). Les espèces rares constituent un sous-groupe de celui des espèces caractéristiques des mares, celles qui ont un intérêt pour la conservation au Maroc (Fennane & Ibn Tattou, 1998). Les espèces terrestres sont définies comme des plantes non aquatiques qui sont généralement communes aux habitats secs proches des mares tels que les forêts, les steppes et les zones agricoles (Maire, 1952-1987; Fennane et al., 1999 ; 2007 ; 2014). Ces espèces terrestres peuvent se développer dans les mares temporaires pendant la phase sèche et certaines peuvent survivre pendant de courtes inondations hivernales, voire se maintenir durablement en bordure. Le caractère annuel ou pérenne a été attribué à chaque espèce inventoriée selon la flore du Maroc (Fennane et al., 1999 ; 2007 ; 2014).



**Figure 2.** Les différents points d'échantillonnage (9) du sédiment dans les mares temporaires pour l'étude du stock semencier.

### *Analyses des données*

La relation entre la densité (densité moyenne des espèces calculée sur toutes les mares) et la fréquence (pourcentage de mares où l'espèce a été trouvée) des espèces dans le stock semencier avec un effet du type d'espèce (caractéristiques des mares, rares et terrestres) a été étudié par des Modèles Linéaires Généralisés (GLM: Generalized Linear Model). La relation entre la richesse en espèces caractéristiques des mares et la densité de leur stock de semences avec un effet du type d'habitat autour des mares (agricole ou forestier) a été étudiée par des GLM. La relation entre la fréquence des espèces dans les mares et leur occurrence (le nombre

de régions où elles ont été trouvées) dans les six régions ont été étudiées par des régressions de Spearman.

Les diversités alpha, bêta et gamma des stocks semenciers ont été calculées pour les six régions (5 mares/région) sur le total d'espèces et séparément sur les espèces terrestres et les espèces caractéristiques des mares. La diversité alpha (locale) ( $\alpha$ ) a été mesurée comme la richesse spécifique par mare. La diversité gamma (régionale) ( $\gamma$ ) a été calculée comme la richesse spécifique de toutes les mares ensemble. La diversité bêta ( $\beta$ ) a tout d'abord été basée sur les différences de composition entre les mares à l'aide de l'indice de dissimilarité de Raup-Crick, calculé avec la fonction Raup-Crick du paquet «vegan» (Chase et al., 2011). La diversité bêta moyenne a ensuite été quantifiée en tant que distance moyenne des centroïdes de groupe dans l'espace multivarié (Anderson et al., 2006), à l'aide de la fonction betadisper du paquet «vegan». La relation entre la latitude et les diversités alpha, bêta et gamma pour le total des espèces, les espèces caractéristiques des mares et les espèces terrestres a été analysée par des régressions de Spearman.

Les effets des facteurs locaux (variables hydrologie et sol), des facteurs climatiques et de pressions anthropiques sur la composition du stock semencier des 79 mares ont été étudiés à l'aide d'une analyse multivariée réalisée sur les densités de semences des espèces. La densité de semences de chaque espèce par mare correspond au nombre total de semences (graines et spores) ayant germé tout au long de l'expérimentation pour chaque mare. Afin de déterminer les facteurs (locaux, climatiques, anthropiques) expliquant la plus grande variance dans la composition du stock semencier des mares, des analyses de redondance (RDA) ont été utilisées. Nous avons opté pour les RDA plutôt que pour les analyses canoniques de correspondances (CCA), en raison de la dominance des gradients linéaires (Leps & Smilauer, 2003).

Seuls les facteurs explicatifs significatifs sélectionnés par « Forwardselection » ont été retenus dans les modèles. Par la suite, le partitionnement de la variance a été utilisé pour comparer la contribution de chaque catégorie de variables, seule ou en combinaison avec d'autres variables (Borcard et al., 1992). La puissance statistique de toutes les analyses a été évaluée par des tests de permutation de Monte Carlo ( $n = 999$ ). La représentation graphique des résultats de la RDA a été réalisée sous la forme d'une analyse en composantes principales (ACP) en projetant les facteurs significatifs en tant que variables supplémentaires. Pour ces analyses, seules les espèces présentes dans plus de deux mares sur l'ensemble ont été retenues car les espèces faiblement représentées peuvent avoir une influence disproportionnée dans les

analyses . Les différences entre les régions de la densité des stocks de semences (données transformées en logarithme) et à la richesse des stocks (totales d'espèces, espèces caractéristiques des mares, espèces rares et terrestres) ont été testées à l'aide d'une ANOVA. De même, la densité et la richesse des stocks semenciers d'espèces annuelles et pérennes ont été comparées entre régions à l'aide d'une ANOVA. Pour identifier les différences significatives par paires entre les régions, des tests post-hoc de Tukey HSD ont été utilisés

Afin d'expliquer les variations entre les mares de la densité et de la richesse du stock semencier du total d'espèces, des espèces caractéristiques des mares, des espèces rares, des espèces terrestres, annuelles et pérennes en relation avec le climat, des modèles de régression généralisée (GRM) ont été utilisés avec comme variables explicatives les variables climatiques, les variables locales (hydrologiques et du sol) et les variables anthropiques (IPA) pouvant également jouer un rôle. Le meilleur modèle a été recherché par une recherche exhaustive et une sélection sur le critère de Cp Mallow. Les analyses multivariées ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R version 3.2.0, RStudio, Inc., 2016), et les analyses univariées avec STATISTICA 10 (StatSoft Inc., TulsaOK, États-Unis).

## RESULTATS

### Composition du stock semencier

Durant l'expérimentation, un nombre total de 6805 semences avaient germées (tous les échantillons cumulés) parmi lesquelles 86% étaient obtenues la première année (2014) et 14% la deuxième année (2015). Un total de 76 espèces a été trouvé dans le stock semencier des 79 mares étudiées (88% de phanérogames et 12% de fougères et charophytes). Parmi ces 76 espèces, 60 (79%) étaient des annuelles et 16 (21%) des vivaces (Tab. 2). Les espèces caractéristiques des mares représentaient 62% (soit 47 espèces) alors que les terrestres n'en représentaient que 38% (soit 29) du total d'espèces trouvées (Tab. 2). Parmi les espèces caractéristiques, 10 ont un intérêt patrimonial (rares ou menacées) pour le Maroc, dont 4 sont inscrites dans la liste rouge de l'IUCN pour l'Afrique du Nord (Tab. 3): *Isoetes setacea* (CR), *Elatine brochonii* (VU), *Elatine macropoda* (NT) et *Exacullum pusillum* (NT). Les espèces les plus fréquentes dans le stock semencier des mares étudiées étaient *Juncus bufonius* (76%), *Ranunculus baudotii* (73%), *Glyceria fluitans* (65%), *Callitriche brutia* (56%), *Isoetes velata* (44%) (Tab.2).

**Tableau 2.** Densité du stock de semences (moyenne  $\pm$  écart-type, fréquence en%. Moyenne calculée avec N = 79 mares) classé par ordre de fréquence des espèces (en %). Pour chaque espèce, son cycle de vie (A: annuel; V: Vivace) et son habitat (M: caractéristique de mare; T: terrestre). (\*: Espèce rare pour le Maroc).

Espèces	Type	Habitat	Stock semencier (Nombre/100g)	
			Densité (moy $\pm$ Ec.Ty.)	Fréquence (%)
<i>Juncus bufonius</i>	A	M	15,04 $\pm$ 23,07	75,95
<i>Ranunculus baudotii</i>	A	M	6,19 $\pm$ 8,84	73,42
<i>Glyceria fluitans</i>	A	M	7,14 $\pm$ 15,04	64,56
<i>Callitriche brutia</i>	A	M	14,04 $\pm$ 32,97	55,7
<i>Isoetes velata</i>	V	M	10,14 $\pm$ 27,30	44,3
<i>Leontodon saxatilis</i>	A	T	0,64 $\pm$ 1,24	31,65
<i>Illecebrum verticillatum</i>	A	M	1,30 $\pm$ 3,73	30,38
<i>Elatine brochonii</i>	A	M *	5,06 $\pm$ 13,89	25,32
<i>Damasonium bourgaei</i>	A	M	2,21 $\pm$ 11,25	21,52
<i>Pulicaria arabica</i>	V	M	0,67 $\pm$ 2,15	20,25
<i>Lythrum borysthenticum</i>	A	M	1,70 $\pm$ 8,86	18,99
<i>Juncus pygmaeus</i>	A	M	2,11 $\pm$ 6,67	17,72
<i>Polypogon monspeliensis</i>	A	M	0,56 $\pm$ 2,13	16,46
<i>Ormenis praecox</i>	A	T	0,45 $\pm$ 1,56	16,46
<i>Lythrum tribracteatum</i>	A	M	2,54 $\pm$ 12,98	15,19
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>	A	M	0,43 $\pm$ 1,29	15,19
<i>Anagallis arvensis</i>	A	T	0,33 $\pm$ 0,91	15,19
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	A	M	0,25 $\pm$ 0,77	12,66
<i>Lotus hispidus</i>	A	M	0,19 $\pm$ 0,58	11,39
<i>Charasp</i>	A	M	3,11 $\pm$ 14,69	10,13
<i>Corrigiola littoralis</i>	A	M	0,37 $\pm$ 1,36	10,13
<i>Baldellia ranunculoides</i>	V	M	0,42 $\pm$ 1,86	10,13
<i>Lemna minor</i>	A	M	1,16 $\pm$ 5,94	8,86
<i>Crassula vaillantii</i>	A	M	5,95 $\pm$ 34,56	7,59
<i>Plantago coronopus</i>	A	T	0,16 $\pm$ 0,83	7,59
<i>Juncus capitatus</i>	A	M	0,20 $\pm$ 1,00	6,33
<i>Eryngium atlanticum</i>	A	M	0,18 $\pm$ 0,96	5,06
<i>Kickxia commutata</i>	A	M	0,14 $\pm$ 0,92	5,06
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	A	M *	0,19 $\pm$ 1,03	5,06
<i>Nitella opaca</i>	A	M *	0,44 $\pm$ 2,94	5,06
<i>Hypericum tomentosum</i>	V	M	0,10 $\pm$ 0,47	5,06
<i>Mentha pulegium</i>	V	M	0,14 $\pm$ 0,67	5,06
<i>Anthoxantum odoratum</i>	A	T	0,10 $\pm$ 0,61	3,8
<i>Asphodelus fistulosus</i>	A	T	0,28 $\pm$ 1,72	3,8
<i>Crassula tillea</i>	A	T	0,16 $\pm$ 1,07	3,8
<i>Trifolium resupinatum</i>	A	T	0,06 $\pm$ 0,33	3,8
<i>Eleocharis palustris</i>	V	M	0,14 $\pm$ 0,86	3,8
<i>Centaurium spicatum</i>	A	M	0,025 $\pm$ 0,16	2,53
<i>Exaculum pusillum</i>	A	M *	0,07 $\pm$ 0,50	2,53
<i>Isolepis cernua</i>	A	M	0,05 $\pm$ 0,32	2,53
<i>Trifolium michelianum</i>	A	M	0,06 $\pm$ 0,40	2,53
<i>Evax pygmaea</i>	A	T	0,06 $\pm$ 0,40	2,53
<i>Poa annua</i>	A	T	0,05 $\pm$ 0,35	2,53
<i>Sagina apetala</i>	A	T	0,02 $\pm$ 0,16	2,53
<i>Spergulari arubra</i>	A	T	0,025 $\pm$ 0,16	2,53
<i>Vulpia myuros</i>	A	T	0,07 $\pm$ 0,47	2,53
<i>Isoetes histrix</i>	V	M	0,18 $\pm$ 1,36	2,53
<i>Isoetes setacea</i>	V	M *	0,10 $\pm$ 0,65	2,53
<i>Lolium perenne</i>	V	T	0,09 $\pm$ 0,68	2,53
<i>Ophioglossum lusitanicum</i>	V	T	0,06 $\pm$ 0,46	2,53
<i>Agrostis pourretii</i>	A	M	0,04 $\pm$ 0,34	1,27
<i>Callitriche obtusangula</i>	A	M	0,013 $\pm$ 0,11	1,27

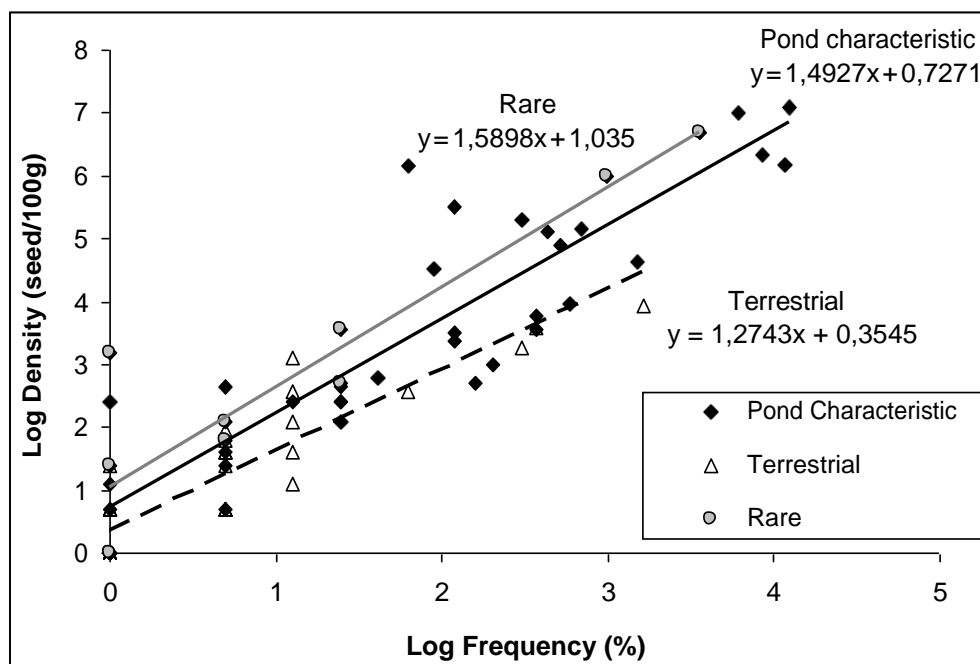
<i>Callitriche truncata</i>	A	M	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Chara connivens</i>	A	M*	0,30 ± 2,70	1,27
<i>Chara vulgaris</i>	A	M	0,14 ± 1,24	1,27
<i>Elatine macropoda</i>	A	M*	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Lythrum thymifolia</i>	A	M*	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Nitella translucens</i>	A	M*	0,05 ± 0,45	1,27
<i>Ranunculus sardous</i>	A	M	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Solenopsis laurentia</i>	A	M	0,02 ± 0,22	1,27
<i>Brachypodium distachyum</i>	A	T	0,05 ± 0,45	1,27
<i>Calendula arvensis</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Caucalis coerulescens</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Chenopodium album</i>	A	T	0,02 ± 0,22	1,27
<i>Eryngium ilicifolium</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Filago gallica</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Malcolmia patula</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Polygonum aviculare</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Trifolium tomentosum</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Glycyrrhiza foetida</i>	V	M	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Rumex pulcher</i>	V	M	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Cistus salvii folius</i>	V	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Cressa cretica</i>	V	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Cynodon dactylon</i>	V	T	0,01 ± 0,11	1,27
<i>Scilla autumnalis</i>	V	T	0,03 ± 0,22	1,27

**Tableau 3.** Liste des espèces caractéristiques des mares, rares ou en voie de disparition enregistrées dans le stock semencier des mares étudiées avec leur statut de rareté au Maroc (RR: très rare; R: rare; R considéré comme rare), selon Fennane & Ibn Tattou, (1998) et pour les Characées\* Elkhiaï, (1995). Le statut de l'UICN (CR: en danger critique d'extinction; VU: vulnérable, NT: quasi menacé; LC: préoccupation mineure) en Afrique du Nord est également indiqué pour chaque espèce (Garcia et al., 2010).

Espèces	Famille	Statut au Maroc	Statut UICN en Afrique du Nord
<i>Isoetes setacea</i> Lam.	Isoetaceae	RR	CR
<i>Elatine macropoda</i> Guss.	Elatinaceae	RR	NT
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	Haloragaceae	RR	LC
<i>Elatine brochonii</i> Clavaud	Elatinaceae	R	VU
<i>Exacallium pusillum</i> (Lam.) Caruel	Gentianaceae	R	NT
<i>Lythrum thymifolia</i> L.	Lythraceae	R	LC
<i>Chara connivens</i> Salzm.*	Characeae	R	-
<i>Nitella opaca</i> Ag.*	Characeae	R	-
<i>Nitella translucens</i> (Pers.) C. Agardh *	Characeae	R	-
<i>Isoetes velata</i> A. Braun	Isoetaceae	R?	LC

La densité moyenne des espèces dans le stock semencier et leur fréquence dans les mares étaient positivement corrélées ( $r^2 = 0,84$ ;  $p < 0,0001$ ;  $n = 76$ ) (Fig. 3) avec un effet significatif du type d'espèces (Caractéristique, Rare, Terrestres) ( $F = 6,07$ ;  $p = 0,00015$ ). A l'échelle des régions, trois espèces caractéristiques des mares (*Callitriche brutia*, *Juncus bufonius* et *Ranunculus baudotii*) ont été trouvées dans les mares des 6 régions et 4 espèces (*Damasonium*

*bourgaei*, *Glyceria fluitans*, *Isoetes velata* et *Lythrum borysthenicum*) dans 5 régions ; 25 espèces caractéristiques ne se retrouvent que dans une seule région (Tab. 4). Il y a une corrélation positive entre l'occurrence des espèces dans les 6 régions et leur fréquence dans les mares (Rho= 0,52; p<0,0001).



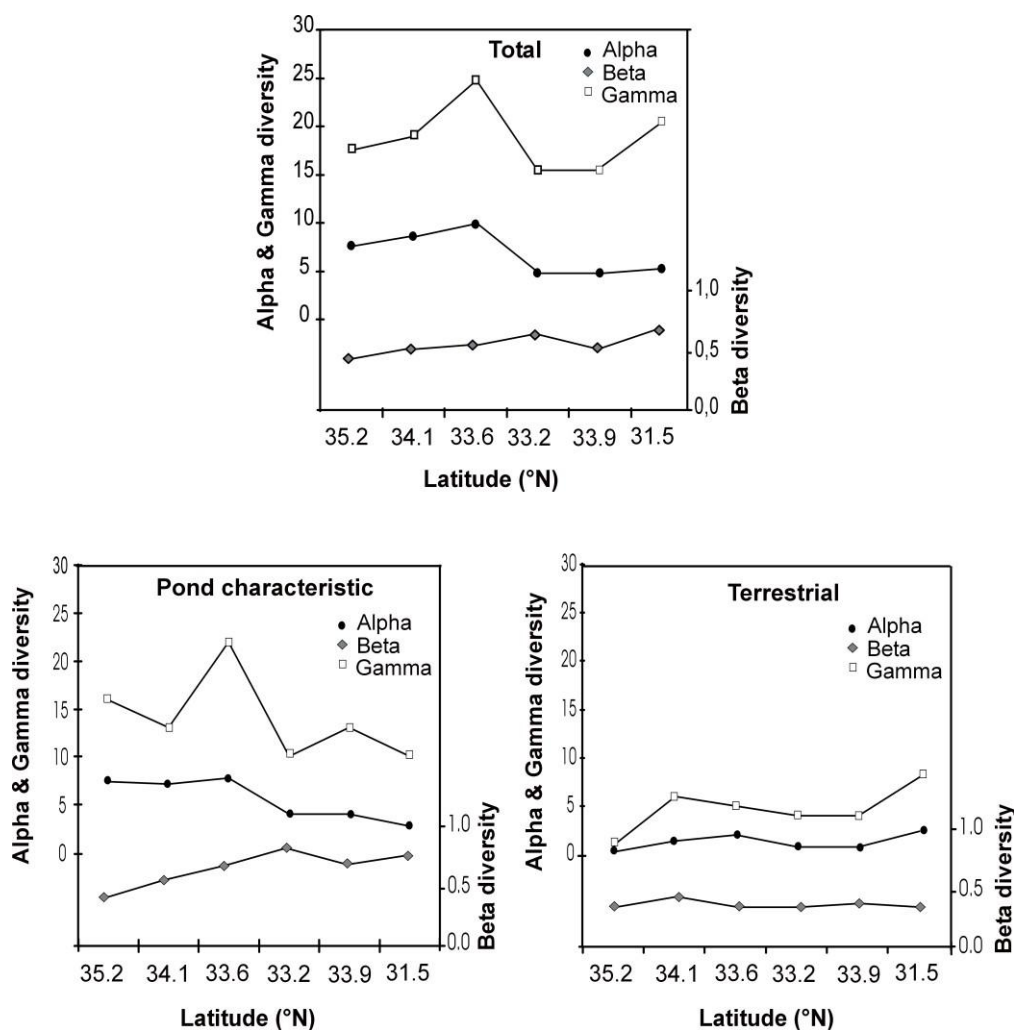
**Figure 3.** Relation entre la densité (nombre de semences pour 100g de sédiment) et la fréquence (pourcentage de l'ensemble des mares) des espèces dans le stock semencier des mares étudiées. Chaque point représente les différentes espèces (n= 76). Les trois catégories d'espèces (caractéristique des mares, rare et terrestre) sont visualisées dans le graphique.

**Tableau 4.** Densité du stock semencier (moyenne; semences/100 g) des espèces caractéristiques dans les six régions étudiées. L'occurrence est le nombre de régions où l'espèce a été trouvée ; \* indique une espèce rare pour le Maroc. En gras les espèces avec la plus grande densité du stock semencier.

	Tanger	Mamora	Benslimane	Chaouia	Jbilet	Essaouira	Occurrence
<i>Callitriche brutia</i>	7,60	<b>57,19</b>	3,14	0,20	7,00	0,50	6
<i>Juncus bufonius</i>	5,60	7,19	20,38	4,00	<b>41,60</b>	7,17	6
<i>Ranunculus baudotii</i>	<b>15,00</b>	3,38	5,84	11,20	6,00	0,33	6
<i>Damasonium bourgaei</i>	<b>12,60</b>		3,92	1,10	0,40	0,67	5
<i>Glyceria fluitans</i>	<b>14,40</b>	<b>18,06</b>	4,97	1,20		1,17	5
<i>Isoetes velata</i> *	2,00		14,32	0,30	<b>49,60</b>	1,67	5
<i>Lythrum borysthenicum</i>	0,60	5,63	0,78		0,20	1,83	5
<i>Corrigiola littoralis</i>		0,81	0,08	0,80		0,83	4
<i>Crassula vaillantii</i>		0,75	0,08		<b>89,60</b>	1,17	4
<i>Polypogon monspeliensis</i>	<b>3,40</b>	0,31	0,49	0,40			4
<i>Pulicaria arabica</i>			0,76	0,20	1,40	2,67	4



<i>Illecebrum verticillatum</i>		3,06	1,41	0,20		3
<i>Juncus pygmaeus</i>	2,80	6,13	1,49			3
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	1,20		0,27	0,40		3
<i>Lythrum tribracteatum</i>			5,16	0,70	0,50	3
<i>Baldellia ranunculoides</i>	<b>11,60</b>		0,68			2
<i>Chara sp</i>		0,06		24,50		2
<i>Elatine brochonii</i> *		<b>23,69</b>	0,57			2
<i>Eryngium atlanticum</i>			0,22	0,60		2
<i>Isoetes setacea</i> *	0,60				0,83	2
<i>Lemna minor</i>		2,88		4,60		2
<i>Mentha pulegium</i>	2,00		0,03			2
<i>Agrostis pourretii</i>					0,50	1
<i>Callitriche obtusangula</i>		0,06				1
<i>Callitriche truncata</i>				0,20		1
<i>Centaurium spicatum</i>	0,40					1
<i>Chara connivens</i> *			0,65			1
<i>Chara vulgaris</i>			0,30			1
<i>Elatine macropoda</i> *	0,20		0,00			1
<i>Eleocharis palustris</i>			0,30			1
<i>Exaculum pusillum</i> *			0,16			1
<i>Glycyrrhiza foetida</i>			0,03			1
<i>Hypericum tomentosum</i>			0,22			1
<i>Isoetes histrix</i>		0,88				1
<i>Isolepis cernua</i>	0,80					1
<i>Juncus capitatus</i>		1,00				1
<i>kickxia commutata</i>			0,30			1
<i>Lotus hispidus</i>			0,41			1
<i>Lythrum thymifolia</i> *				0,20		1
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> *			0,41			1
<i>Nitella opaca</i> *			0,95			1
<i>Nitella translucens</i> *			0,11			1
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>			0,95			1
<i>Ranunculus sardous</i>			0,03			1
<i>Rumex pulcher</i>			0,03			1
<i>Solenopsis laurentia</i>			0,05			1
<i>Trifolium michelianum</i>			0,14			1



**Figure 4.** Indice de diversité alpha, bêta (sur la base des similarités Raup-Crick) et gamma pour l'espèce totale, les espèces caractéristiques des mares et les espèces terrestres dans les six régions étudiées (classées par latitude décroissante). Notez que la diversité alpha et gamma est présentée le long de l'axe vertical gauche et la diversité bêta le long de l'axe droit. Dans ce graphique, nous avons utilisé les similitudes pour la diversité bêta.

### Diversité du stock semencier

Les diversités alpha et gamma du stock semencier total des mares des six régions, ne montrent pas de corrélation significative avec la latitude (respectivement  $Rho= 0,58$ ;  $P= 0,2278$ ;  $n= 6$  et  $Rho= 0,06$ ;  $P= 0,9131$ ;  $n= 6$ ). En revanche, la diversité beta (représentée graphiquement par l'indice de similitude) est négativement (faiblement) corrélée à la latitude ( $Rho= -0,83$ ;  $P= 0,0416$ ;  $n= 6$ ) (Fig. 4). La diversité alpha du stock semencier des espèces caractéristiques des mares est positivement mais faiblement corrélée à la latitude ( $Rho= 0,81$ ;  $P= 0,0499$ ;  $n=6$ ) ; cette corrélation est négative pour la diversité beta ( $Rho= -0,83$ ;  $P= 0,0416$ ;  $n= 6$ ) (Fig. 4) et non significative pour la diversité gamma ( $Rho= 0,04$ ;  $P= 0,9334$ ;  $n= 6$ ) (Fig. 3). Pour le stock semencier des espèces terrestres aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la

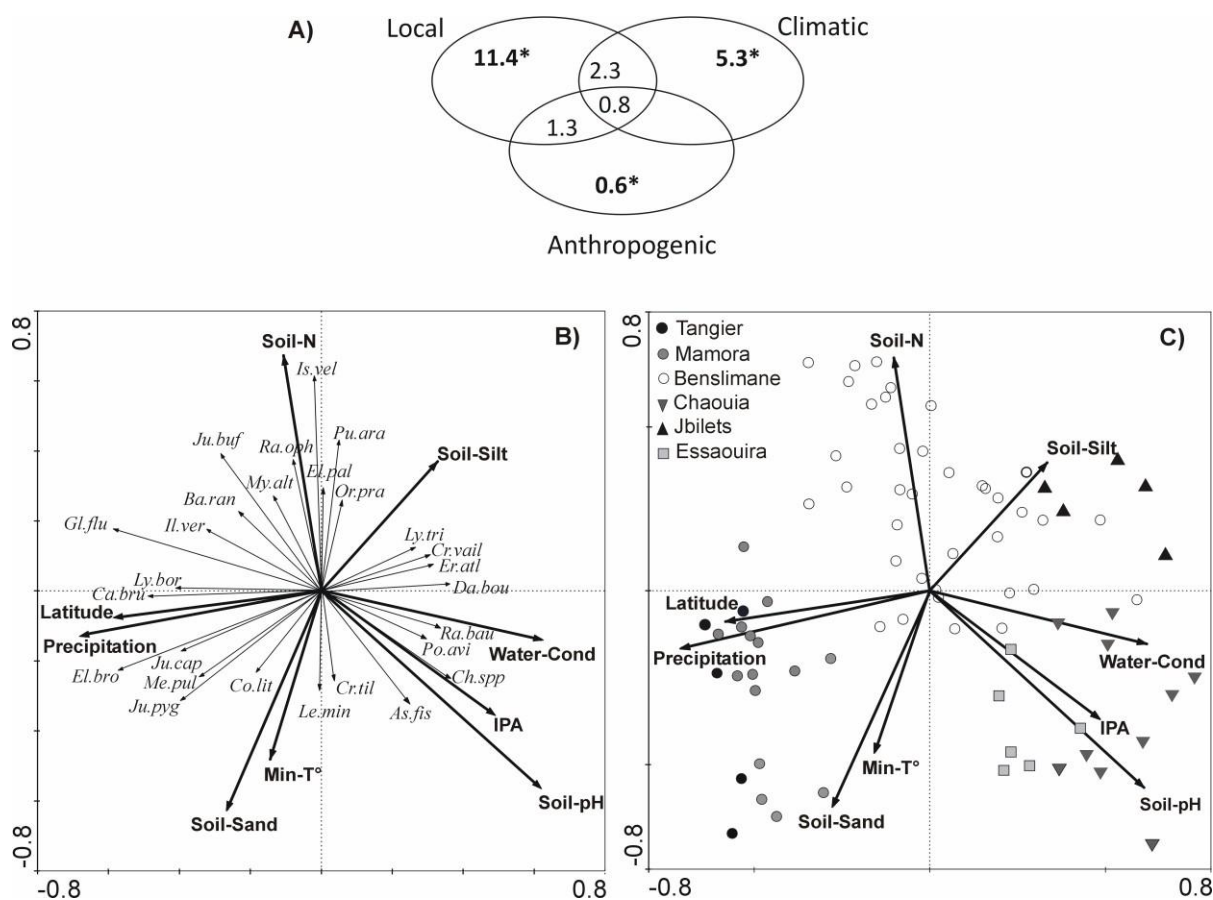
diversité alpha, beta, gamma et la latitude (respectivement  $Rho = -0,52$ ;  $p = 0,2883$ ;  $n = 6$ ;  $Rho = 0,10$ ;  $p = 0,8484$ ;  $n = 6$ ;  $Rho = -0,46$ ;  $p = 0,3542$ ;  $n = 6$ ).

### **Facteurs structurant les communautés du stock semencier**

Certaines des variables explicatives utilisées dans les analyses du stock semencier étaient significativement corrélées entre-elles. La latitude était positivement et fortement corrélée aux précipitations ( $R^2 = 0,93$ ;  $p < 0,0001$ ) et négativement corrélée à l'altitude ( $R^2 = -0,33$ ;  $p = 0,0031$ ) et à l'indice de pression anthropique ( $R^2 = -0,24$ ;  $p = 0,0360$ ). La teneur du sol en azote du sol était positivement corrélée à la profondeur maximale de l'eau ( $R^2 = 0,42$ ;  $p < 0,0005$ ) et négativement corrélée à la turbidité ( $R^2 = -0,40$ ;  $p < 0,0002$ ) et au pH de l'eau ( $R^2 = -0,44$ ;  $p < 0,0001$ ). La température minimale était négativement corrélée à l'altitude ( $R^2 = -0,62$ ;  $p < 0,0001$ ). L'indice de pression anthropique était positivement corrélé à la surface des mares ( $R^2 = 0,26$ ;  $p = 0,0213$ ), à la teneur du sol en phosphore du sol ( $R^2 = 0,36$ ;  $p = 0,0013$ ), à la conductivité du sol ( $R^2 = 0,46$ ;  $p < 0,0001$ ), à l'intensité de piétinement par le bétail ( $R^2 = 0,50$ ;  $p < 0,0001$ ), à la turbidité de l'eau ( $R^2 = 0,30$ ;  $p = 0,0068$ ) et à la concentration de cyanobactéries dans l'eau ( $R^2 = 0,34$ ;  $p = 0,0026$ ). Les facteurs locaux significatifs les plus importants sélectionnés par « forwardselection » pour l'analyse des communautés du stock semencier sont: le taux d'azote dans le sol (soil N), la teneur en limons (soil silt), la conductivité de l'eau (water conductivity), le pH du sol et la teneur en sables dans le sol (soilsand).

Les facteurs climatiques et géographiques sélectionnés les plus importants sont les précipitations, la latitude et la température minimale. L'indice de pression anthropique (API) a aussi un effet significatif sur la structure des communautés du stock semencier. Ces facteurs ensemble expliquent 21,7% de la variance totale de la structure des communautés ( $F = 5,01$ ;  $p = 0,001$ ). Le partitionnement de la variance (Fig. 5A) montre que les facteurs locaux seuls expliquent la plus grande fraction de la variance (11,4%;  $F = 7,30$ ;  $p = 0,001$ ), suivis par les facteurs climatiques et géographiques (5,3%;  $F = 4,13$ ;  $p = 0,001$ ). L'indice de pression anthropique explique une part faible de la variance (0,6%;  $F = 2,92$ ;  $p = 0,002$ ) (Fig. 5A). La plus grande variance commune expliquée est partagée entre les facteurs locaux et climatiques (2,3%) (Fig. 5A). Sur le graphe de l'ACP, on distingue un premier groupe d'espèces positivement corrélées aux précipitations et à la latitude, et négativement au pH du sol, à l'indice de pression anthropique, à la conductivité de l'eau et au taux de limons du sol (soil-silt) (*Elatine brochonii*, *Callitriche brutia*, *Lythrum borysthenicum*, *Mentha pulegium*, *Juncus*

*pygmaeus*, *Juncus capitatus*, *Glyceria fluitans*) (Fig. 5B). Ces espèces sont abondantes dans les mares forestières de haute latitude (Tanger, Maamora), qui reçoivent des précipitations plus importantes et qui sont moins impactées par les pressions anthropiques (Fig. 5C).



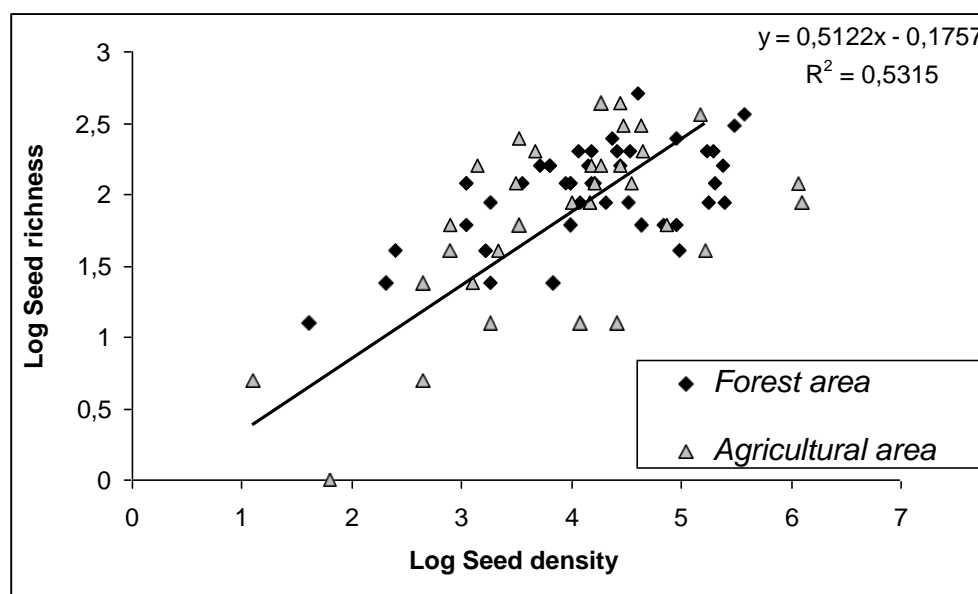
**Figure 5.** En Haut: Partitionnement de la variance (% de variation expliquée sur la base du  $R^2$  ajusté) de la matrice de données des stocks semenciers des espèces pour les facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs (A). Légende: Les pourcentages en gras représentent des facteurs significatifs et sont indiqués avec \*. En bas: Plan d'ordination de l'ACP illustrant la relation entre la structure de la communauté du stock semencier (B) et les mares échantillonnées dans les six régions (C) et les facteurs locaux, climatiques et anthropiques significatifs, projetées en tant que variables supplémentaires. Légende: API = indice de pression anthropique; Water-Cond: conductivité de l'eau; Min-T °: Température minimale. Seuls les taxons pour lesquels plus de 29% de la variance est expliquée par les variables explicatives sont visualisés. Abréviation du nom des espèces: *As.fis*: *Asphodelus fistulosus*; *Ba.ran*: *Baldellia ranunculoides*; *Ca.bru*: *Callitriche brutia*; *Ch.spp*: *Chara spp*; *Co.lit*: *Corrigiola littoralis*; *Cr.til*: *Crassula tillea*; *Cr.vai*: *Crassula vaillantii*; *Da.bou*: *Damasonium bourgaei*; *El.bro*: *Elatine brochonii*; *El.pal*: *Eleocharis palustris*; *Er.atl*: *Eryngium atlanticum*; *Gl.flu*: *Glyceria fluitans*; *Il.ver*: *Illecebrum verticillatum*; *Is.vel*: *Isoetes velata*; *Ju.buf*: *Juncus bufonius*; *Ju.cap*: *Juncus capitatus*; *Ju.pyg*: *Juncus pygmaeus*; *Le.min*: *Lemna minor*; *Ly.bor*: *Lythrum borysthenticum*; *Ly.tri*: *Lythrum tribracteatum*; *Me.pul*: *Mentha pulegium*; *My.alt*: *Myriophyllum alterniflorum*; *Or.pra*: *Ormenis praecox*; *Po.avi*: *Polygonum aviculare*; *Pu.ara*: *Pulicaria arabica*; *Ra.bau*: *Ranunculus baudotii*; *Ra.oph*: *Ranunculus ophioglossifolius*.

Le deuxième groupe est formé par un ensemble d'espèces positivement corrélées au pH du sol, à l'indice de pression anthropique (IPA), à la conductivité de l'eau et au taux du sol en limons (soil-silt) (*Crassula vaillantii*, *Damasonium bourgaei*, *Eryngium atlanticum*, *Lythrum*

*tribracteatum*, *Polygonum aviculare*, *Ranunculus baudotii*, *Asphodelus fistulosus*, *Chara spp*) (Fig. 5B). Ces espèces prédominent dans les mares de basse latitude (Benslimane, Chaouia, Jbilets) principalement en milieu agricole, à sol limoneux, qui reçoivent moins de précipitations et sont soumises à une forte pression anthropique (Fig. 5B). Un troisième groupe est positivement corrélé au taux d'azote dans le sol (soil-N) et au taux de limons (soil-silt) (*Isoetes velata*, *Pulicaria arabica*, *Ranunculus ophioglossifolius*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Eleocharis palustris*, *Juncus bufonius*) (Fig. 5B). Ces espèces sont abondantes dans les mares profondes, à sol limoneux de la région de Benslimane (Fig. 5C). Un quatrième groupe relativement appauvri en espèces (*Corrigiolalittoralis*, *Crassula tillaea*, *Lemnaminor*, *Asphodelus fistulosus*) est positivement corrélé à la teneur en sable dans le sol et à des températures minimales de l'air élevées (Fig. 5B). Ces espèces ont été rencontrées seulement dans les mares de la forêt de chêne liège de Mamora et celles de la forêt d'arganier d'Essaouira qui se trouvent sur un substrat sablonneux meuble (Fig. 5B).

### Richesse et densité du stock semencier

La richesse et la densité du stock semencier par mare étaient positivement corrélées ( $R^2=0,36$ ;  $p < 0,0001$ ;  $N=79$ ) (Fig. 6) mais sans effet significatif du type d'habitat (forestier ou agricole) autour des mares ( $p=0,56220$ ).

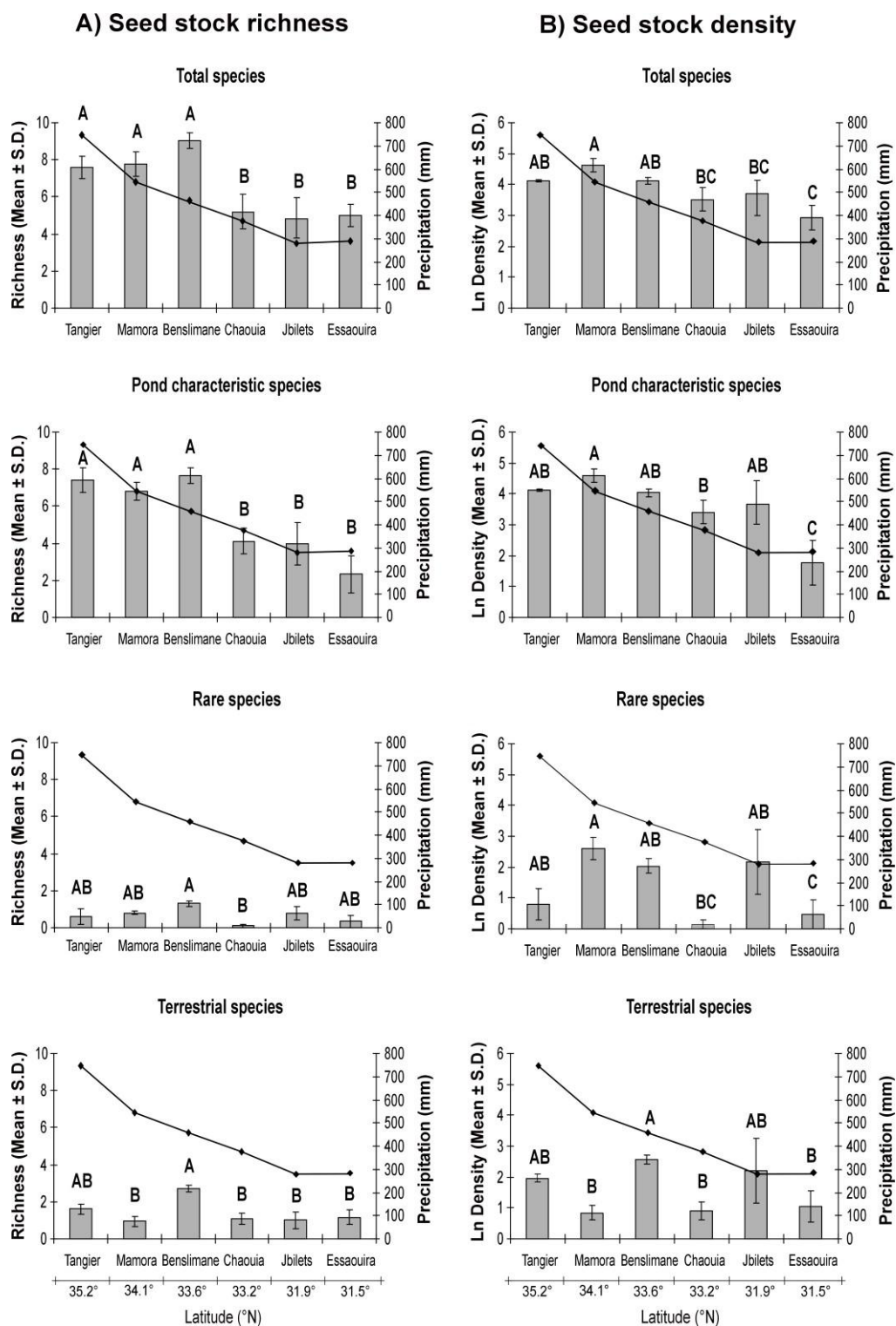


**Figure 6.** Relation entre la densité (nombre de semences pour 100g de sédiment) et la richesse (nombre d'espèces) du stock semencier dans les mares étudiées. Chaque point de données représente une mare ( $n = 79$ ) en forêt ou en zone agricole. Les données de la densité et de la richesse du stock semencier sont converties en logarithme.

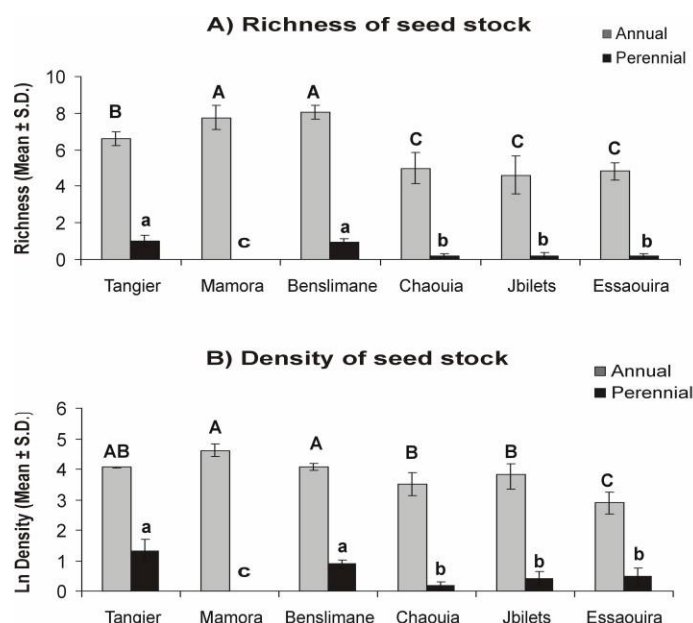
### **Richesse du stock semencier**

La richesse totale du stock semencier varie significativement entre les régions ( $F= 6,62$ ;  $df= 5$ ;  $p= 0,00004$ ) et augmente avec la latitude (Fig. 7A). Dans les régions du nord (Tanger, Mamora, Benslimane), la richesse totale du stock semencier par mare est comprise entre 7- 9 espèces en moyenne mais elle est seulement de 5 espèces par mare dans le sud (Fig. 7A). De même, la richesse du stock semencier en espèces caractéristiques des mares varie entre les régions ( $F= 5,44$ ;  $df= 5$ ;  $p= 0,00026$ ) et augmente avec la latitude. Elle est significativement plus élevée dans le nord (Tanger, Mamora, Benslimane) avec en moyenne 7 à 8 espèces par mare que dans le sud (Essaouira) où elle n'excède pas 2 espèces par mare (Fig. 7A). La richesse du stock semencier en espèces rares ainsi que la richesse en espèces terrestres diffèrent aussi significativement entre les régions (respectivement  $F= 4,12$ ;  $df= 5$ ;  $p= 0,00237$  et  $F= 8,97$ ;  $df= 5$ ;  $p< 0,0001$ ) mais sans corrélation significative avec la latitude ( $p= 0,1607$ ) (Fig. 7A).

La richesse moyenne du stock semencier en espèces annuelles varie significativement entre les régions ( $F= 5,02$ ;  $df= 5$ ;  $p< 0,0005$ ) et augmente avec la latitude (Fig. 8A). Elle est plus élevée dans les mares du nord (Tanger, Mamora, Benslimane) avec en moyenne 7-8 espèces pour n'atteindre que 4 espèces en moyenne dans le sud (Essaouira) (Fig. 8A). Par ailleurs, la richesse du stock semencier en espèces vivaces est très faible, avec en moyenne 0,1 à 1,7 espèces par mare (Fig. 8A). Elle diffère significativement entre les régions ( $F= 11,34$ ;  $df= 5$ ;  $p<0,0001$ ) mais sans corrélation significative avec la latitude ( $p= 0,2377$ ).



**Figure 7.** Variation de (A) la richesse spécifique et (B) de la densité totale, en espèces caractéristiques des mers, en espèces rares et en terrestres entre les six régions (histogrammes) et moyenne des précipitations annuelles (courbe) le long du gradient latitudinal (nord-sud). Les Différentes lettres dans le graphe représentent les différences significatives entre les régions.



**Figure 8.** Variation de la richesse (A) et de la densité (B) des espèces annuelles et des pérennes dans le stock semencier entre les six régions (classées par latitude décroissante); les différentes lettres sur le graphique représentent des différences significatives entre les régions.

Les meilleurs modèles expliquant la richesse totale du stock semencier (Tab. 5A), la richesse du stock semencier des espèces caractéristiques des mares (Tab. 5B) et la richesse du stock semencier des espèces terrestres (Tab. 5D) retiennent à la fois des variables locales, climatiques et anthropiques. Toutefois, ce sont les variables locales (hydrologiques et pédologiques) qui expliquent le plus de variance, suivies des variables climatiques (latitude, température minimale) puis anthropiques (Tab. 5A, 5B, 5D). Les différences entre les modèles pour la richesse totale et pour la richesse en espèces caractéristiques des mares diffèrent principalement par le plus grand nombre (10) de variables retenues et l'importance première de la variable teneur du sol en azote (soil-N) pour la richesse totale alors que 4 variables seulement sont retenues pour la richesse en espèces caractéristiques des mares et la plus importante est la latitude.



**Tableau 5.** Modèles de régression généralisés (GRM) expliquant la richesse totale en stocks de semences (A), la richesse en semences des espèces caractéristiques des mares (B), des espèces rares (C), des espèces terrestres (D), des espèces annuelles (E) et des espèces pérennes (F). Légende: sol-OM: matière organique du sol; D<sub>max</sub>: profondeur maximale de l'eau; Max-T °: température maximale; Min-T °: température minimale; Avg-T °: température moyenne; API: indice de pression anthropique. Les valeurs en gras indiquent la variation expliquée par les variables climatiques

	Relationship	F-value	P	Explained variation (%)
<b>A : Total</b> ( $R^2_{\text{adjusted}} = 0.43; F = 5.87; P < 0.0001$ )				
Soil-N	(+)	18.82	0.000049	12.36
Latitude	(+)	12.52	0.000732	<b>8.22</b>
Soil-Sand	(-)	10.12	0.002214	6.64
Water-Conductivity	(-)	7.85	0.006623	5.15
Soil-Silt	(-)	7.82	0.006728	5.13
IPA	(-)	6.16	0.015557	4.04
Soil-Clay	(-)	4.47	0.038062	2.94
D <sub>max</sub>	(+)	4.14	0.045660	2.72
Surface		3.90	0.052363	2.56
Min-T°		2.93	0.091598	<b>1.92</b>
<b>B : Pond characteristic</b> ( $R^2_{\text{adjusted}} = 0.31; F = 5.97; P < 0.0001$ )				
Latitude	(+)	14.42	0.000300	<b>12.31</b>
Soil-Silt	(-)	6.89	0.010577	5.88
Water-Conductivity	(-)	6.09	0.01591	5.2
Soil-Sand	(-)	5.8	0.018576	4.95
IPA	(-)	4.39	0.039672	3.75
<b>C: Rare</b> ( $R^2_{\text{adjusted}} = 0.22; F = 12.08; P < 0.0001$ )				
Soil-pH	(-)	22.9	0.000008	16.95
Soil-Silt	(+)	5.33	0.023723	3.94
<b>D : Terrestrial</b> ( $R^2_{\text{adjusted}} = 0.53; F = 10.9; P < 0.0001$ )				
Soil-N	(+)	46.19	0.000000	25.11
IPA	(-)	12.76	0.000651	6.94
D <sub>max</sub>	(-)	11.8	0.001005	6.41
Altitude	(+)	8.97	0.003803	<b>4.88</b>
Soil-OM	(-)	8.1	0.005835	4.4
Surface	(+)	7.95	0.006278	4.32
Soil-Sand	(-)	4.43	0.039029	2.41
Soil-P		3.46	0.067032	1.88
Min-T°		3.2	0.078229	<b>1.74</b>
<b>E : Annual</b> ( $R^2_{\text{adjusted}} = 0.26; F = 8.01; P < 0.0001$ )				
Latitude	(+)	9.35	0.003099	<b>8.75</b>
SoilN	(+)	8.06	0.005839	7.54
Water-Conductivity	(-)	5.34	0.023657	5.00
SoilSilt	(-)	5.07	0.027346	4.74
<b>F : Perennial</b> ( $R^2_{\text{adjusted}} = 0.49; F = 15.81; P < 0.0001$ )				
SoilN	(+)	24.32	0.000005	13.69
SoilSand	(-)	22.39	0.000011	12.60
IPA	(-)	18.20	0.000059	10.24
D <sub>max</sub>	(+)	5.00	0.028380	2.82
Soil-Clay	(-)	4.01	0.048926	2.26

Pour les espèces rares, le meilleur modèle expliquant la richesse du stock semencier retient seulement des variables locales liées au sol (pH du sol et teneur en limon) (Tab. 5C).

Pour la richesse du stock semencier des espèces annuelles (Tab. 5E) et des espèces vivaces (Tab. 5F), la plus grande variance est expliquée par les variables locales pédologiques (teneur du sol en azote et la taille des particules) et hydrologiques (hauteur et conductivité de l'eau) (Tab. 5E, 5F). Les variables supplémentaires retenues par le meilleur modèle sont d'ordre climatiques (latitude) pour la richesse du stock semencier des annuelles (Tab. 5E) et anthropiques pour les vivaces (Tab. 5F).

### **Densité du stock semencier**

La densité totale moyenne par mare du stock semencier varie entre les régions ( $F = 5,09$ ;  $df = 5$ ;  $p = 0,0005$ ) et augmente avec la latitude (Fig. 7B). Elle atteint en moyenne entre 4 et 4,6 semences/100g de sol dans les mares du nord (Tanger, Mamora, Benslimane) mais seulement 2,8 semences /100g dans les mares du sud (Essaouira) (Fig. 7B). De même, la densité moyenne du stock semencier en espèces caractéristiques des mares diffère significativement entre les régions ( $F = 5,86$ ;  $df = 5$ ;  $p = 0,0001$ ) et augmente avec la latitude (Fig. 7B). La densité moyenne par mare dans le nord atteint 3,9 à 4,5 semences/100g de sol et seulement 2 semences/100g de sol dans le sud (Essaouira) (Fig. 7B).

La densité du stock semencier en espèces rares ainsi qu'en espèces terrestres diffère aussi significativement entre les régions (respectivement  $F = 2,77$ ;  $df = 5$ ;  $p = 0,02384$  et  $F = 3,61$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0,0057$ ) mais sans corrélation significative avec la latitude ( $p = 0,32674$ ) (Fig. 7B). La densité du stock semencier en espèces annuelles diffère significativement entre les régions ( $F = 4,87$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0,0007$ ) et augmente avec la latitude (Fig. 8B). Elle est plus élevée dans les mares du nord (Tanger, Mamora, Benslimane) avec en moyenne 4 à 4,6 semences/100g de sol alors qu'elle n'atteint que 2,8 semences/100g de sol dans celles du sud (Essaouira) (Fig. 8B). Par ailleurs, la densité du stock semencier en espèces vivaces est très faible, avec en moyenne 0,2 à 1,3 semences/100g de sol par mare (Fig. 8B). Elle diffère significativement entre les régions ( $F = 9,97$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0,0001$ ) mais sans corrélation significative avec la latitude ( $p = 0,2552$ ).

Les meilleurs modèles expliquant la densité totale du stock semencier (Tab. 6A) et la densité du stock des espèces caractéristiques des mares (Tab. 6B) sont très proches et retiennent des variables climatiques (température maximale, latitude, altitude, précipitations) et des variables

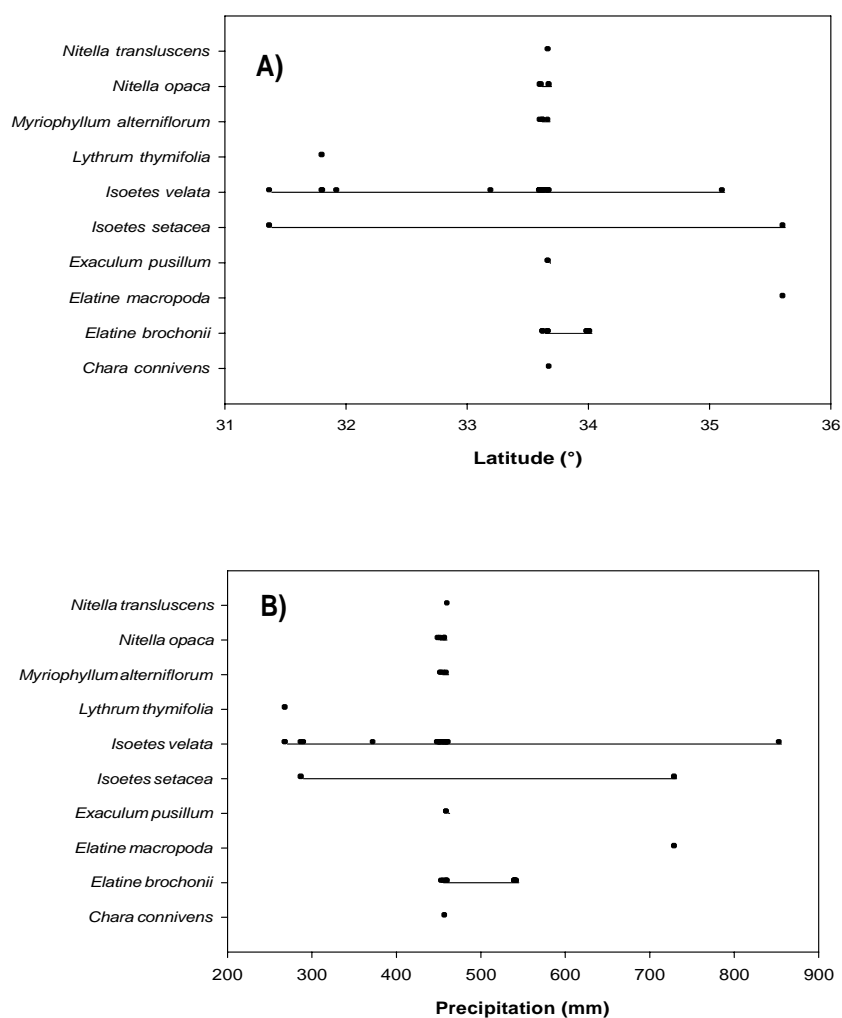
locales liées à la qualité de l'eau (chlorophylle a; taux de phycocyanine) et au sol (teneur en matière organique), ce sont les variables climatiques qui expliquent la plus grande variance (>50%). De même, pour les espèces rares (Tab. 6C) et les espèces terrestres (Tab. 6D), les meilleurs modèles expliquant la densité du stock semencier sont très proches et retiennent des variables climatiques, qui expliquent la plus grande part de variance (>50%), et des variables mésologiques locales (teneur du sol en azote) et la pression anthropique.

Ces dernières n'expliquent qu'une faible proportion de la variance (<5%) (Tab. 6C, 6D). Pour les espèces annuelles et les espèces vivaces, les meilleurs modèles mettent en évidence une prédominance des variables climatiques (température maximale, altitude, latitude, précipitations) dans l'explication de la densité du stock semencier (Tab. 6E, 6F).

Les variables supplémentaires retenues par les modèles sont seulement locales (hydrologiques) pour les annuelles (Tab. 6E) mais sont à la fois locales (pédologiques) et anthropiques pour les vivaces (Tab. 6F).

**Tableau 6.** Modèles de régression généralisés (GRM) expliquant la densité totale du stock semencier (A), la densité du stock semencier des espèces caractéristiques des mares (B), des espèces rares (C), des espèces terrestres (D), des espèces annuelles (E) et des espèces pérennes (F). Légende: sol-OM: matière organique du sol; Dmax: profondeur maximale de l'eau; Max-T °: température maximale; Min-T °: température minimale; Avg-T °: température moyenne; API: indice de pression anthropique. Les valeurs en gras indiquent la variation expliquée par les variables climatiques.

	Relationship	F-value	P	Explained variation (%)
<b>A : Total</b>	$(R^2_{\text{adjusted}} = 0.40; F = 9.59; P < 0.0001)$			
Max- T°	(+)	52.32	0,000000	<b>23.71</b>
Latitude	(+)	29.54	0.000001	<b>13.38</b>
Altitude	(+)	26.67	0.000002	<b>12.08</b>
Precipitation	(+)	18.22	0.000059	<b>8.25</b>
Soil-OM	(+)	4.97	0.028848	2.25
Chlorophylle a		3.89	0.052454	1.76
<b>B : Pond characteristic</b>	$(R^2_{\text{adjusted}} = 0.34; F = 9.06; P < 0.0001)$			
Max- T°	(+)	38.3	0,000000	<b>20.75</b>
Altitude	(-)	23.62	0.000007	<b>12.8</b>
Latitude	(+)	21.37	0.000016	<b>11.58</b>
Precipitation	(+)	14.88	0.000244	<b>8.06</b>
Cyano	(-)	4.63	0.034681	2.51
<b>C: Rare</b>	$(R^2_{\text{adjusted}} = 0.22; F = 8.48; P < 0.0001)$			
Avg-T°	(+)	18.69	0.000047	<b>15.82</b>
IPA	(-)	4.02	0.048708	3.4
Soil-N		3.24	0.075937	2.74
<b>D: Terrestrial</b>	$(R^2_{\text{adjusted}} = 0.25 ; F = 7.46 ; P < 0.0001)$			
Avg-T°	(+)	15.5	0.000185	<b>12.68</b>
Soil-N	(+)	8.05	0.005868	6.59
Precipitation	(-)	6.56	0.012470	<b>5.37</b>
IPA	(-)	5.38	0.023168	4.40
<b>E : Annual</b>	$(R^2_{\text{adjusted}} = 0.34; F = 9.02; P < 0.0001)$			
T° Max	(+)	38.41	0,000000	<b>20.98</b>
Altitude	()	23.74	0.000006	<b>12.97</b>
Latitude	(+)	20.82	0.00002	<b>11.37</b>
Precipitation	(+)	14.33	0.000312	<b>7.83</b>
Cyano	(-)	4.44	0.03862	2.42
<b>F : Perennial</b>	$(R^2_{\text{adjusted}} = 0.26; F = 6.49; P < 0.0001)$			
Avg-T°	(+)	16.29	0.000132	<b>13.11</b>
Soil-N	(+)	7.33	0.008460	5.89
Precipitation	(-)	6.17	0.015292	<b>4.96</b>
IPA	(-)	5.03	0.027923	4.05
Soil-Silt	(+)	2.53	0.116065	2.03



**Figure 9.** La variation de la latitude (A) et des précipitations (B) en fonction de la répartition des espèces rares dans le stock semencier. Les points représentent les points de présences d'une espèce à un certain niveau de latitude ou de pluie; les barres représentent les aires de répartition.

## DISCUSSION

### *Caractéristiques du stock semencier*

Le stock semencier des mares étudiées montre une prédominance des espèces annuelles (79%) comme c'est très généralement le cas pour les mares temporaires méditerranéennes (Bonis, 1993; Marañon, 1998; Rhazi et al., 2001; Aponte et al., 2010). Dans ces écosystèmes connaissant des fluctuations hydrologiques importantes et avec une faible prévisibilité, les annuelles prédominent dans les communautés de plantes (Brock, 2011; Bagella & Caria, 2012; Pinto-Cruz, et al., 2009; Alvarez & Deil, 2015), leur cycle court leur permettant d'échapper à la phase hydrologique qui leur est le plus défavorable, la phase inondée ou la phase exondée selon les espèces (Zedler, 1987; Médail et al., 1998; Williams, 2006). Le stock

semencier des mares étudiées se distingue également par une grande proportion d'espèces caractéristiques des mares (62%). En effet, ces dernières sont bien connues par leur aptitude à produire un stock semencier abondant et pérenne s'accumulant au cours des années dans le sédiment (Marañon, 1998; Faist et al., 2013). Ceci permet aux espèces caractéristiques des mares de tamponner les échecs de la reproduction en cas d'années climatiques défavorables (Leck et al., 1989; Warwick & Brock, 2003; Bonis 1993; Aponte et al., 2010).

Le stock semencier des mares étudiées se caractérise aussi par une corrélation entre la fréquence des espèces dans les mares et leur densité. En effet, les espèces les plus fréquentes dans les stocks semenciers des mares sont les plus abondantes dans le stock semencier (Fig. 3). Ce patron est similaire pour les espèces caractéristiques des mares, les espèces rares et les terrestres (Fig. 3). Cette relation entre l'abondance locale et la distribution régionale (Frequency-occupancy; abundance-Occupancy) des espèces a été signalée pour plusieurs groupes taxonomiques (Gaston et al., 2000) y compris les macro-invertébrés des milieux aquatiques stagnants (Verberk et al., 2010). Les principaux éléments d'explication donnés à cette relation frequency-occupancy étaient liés à la distribution spatiale sous-jacente des conditions environnementales (Webb et al., 2007), aux processus déterministes (niche) ou stochastiques (dispersion) variables entre espèces spécialistes et généralistes de l'habitat et aussi aux traits biologiques des espèces (Verberk et al., 2010). Dans le cas de la flore des mares temporaires méditerranéennes, les espèces les plus abondantes et aussi les plus fréquentes dans le stock semencier sont principalement des espèces caractéristiques (*Juncus bufonius*, *Isoetes velata*, *Callitriche brutia*, *Ranaunculus baudotii*, ...) qui arrivent à disperser assez largement (activement ou passivement) leur semences/spores. Ceci leur permet d'occuper plus de mares à l'échelle des six régions étudiées (Tab. 4) comme en témoigne la corrélation positive trouvée entre la fréquence des espèces dans les stocks semenciers des mares et leur occurrence dans les six régions le long du gradient latitudinal.

### **Structure des communautés du stock semencier**

La structure et la composition des communautés du stock semencier des mares étudiées est déterminée par une combinaison de facteurs climatiques (précipitations, latitude et température minimale), locaux (taux d'azote dans le sol, teneur en limons du dol, conductivité de l'eau, pH du sol et taux de sables dans le sol) et de pression anthropique (API). Ce sont les mêmes catégories de facteurs que ceux structurant les communautés de plantes de ces mares (El Madihi et al., 2017) mais des différences existent dans les types de facteurs ayant un effet significatif sur l'un ou l'autre de ces deux compartiments (stock-végétation), notamment la

hauteur maximale de l'eau et la conductivité électrique de l'eau. L'hydrologie (hauteur maximale de d'eau) qui est le facteur environnemental le plus important dans les zones humides (Keddy & Reznicek, 1986; Bauder, 2000), mais n'apparaît pas comme déterminante pour la structure du stock semencier (non retenue dans les modèles pour les banques de semences de la végétation totale et celle des espèces caractéristiques des mares). Cependant l'importance de cette variable pourrait être masquée d'une part par la corrélation positive entre l'hydrologie et les teneurs en azote du sol et d'autre part par des mesures de profondeur pendant les deux années de suivi pas totalement représentatives des conditions moyennes. En effet, les teneurs élevées du sol en azote se retrouvent dans les mares profondes (Fig. 5B) à forte production de biomasse où prédominent les espèces les plus abondantes dans le stock semencier (*Isoetesvelata* ; *Juncusbufonius*) (Tab.2) et celles ayant un important développement végétatif (*Myriophyllumalterniflorum*, *Eleocharispalustris*, *Pulicaria arabica*). Les grandes hauteurs d'eau favorisent une grande production et accumulation de biomasse en raison des faibles pressions anthropiques (mares moins accessibles pour le bétail et préservées de la mise en culture car trop profondes) et une faible exportation des nutriments (Milchunas&Lauenroth, 1993; Vivier, 1997). La teneur en azote du sol pourrait ainsi être plus représentative de l'hydrologie moyenne que les hauteurs mesurées pendant une courte période. De même les stocks semenciers sont plus intégrateurs dans le temps que les mesures de la végétation pendant des périodes courtes. La conductivité électrique de l'eau (traduisant le degré de minéralisation de l'eau) est bien corrélée au pH du sol et à l'indice de pression anthropique, reflète différents états trophiques de l'environnement et donc des potentiels différents pour l'agriculture avec des impacts sur le stock semencier.

Les facteurs locaux sont prédominants dans la structure du stock semencier, comme cela a été trouvé dans les études sur les communautés de plantes (Lathrop, 1976; Koning, 2005; Bouahim et al., 2014; El Madihi, 2017) et de macro-invertébrés (Waterkeyn et al., 2008; Nhiwatiwa et al., 2011; Brendonck et al., 2014) des mares temporaires méditerranéennes. Bien que les facteurs climatiques (ou la latitude qui est très corrélée) jouent un rôle relativement faible dans les modèles, ils jouent probablement un rôle important dans la structure du stock semencier au travers de leurs relations avec les facteurs locaux. En effet, ces facteurs climatiques affectent les caractéristiques locales des mares, notamment l'hydrologie (hauteur et durée d'inondation) qui dépend des précipitations (apports) et des températures (évapotranspiration) (Brooks, 2004; Brendonck et al., 2014; Stoch et al., 2016).

Cet effet du climat sur les caractéristiques locales des mares apparaît clairement à travers la grande variabilité commune expliquée par ces deux catégories de facteurs (Fig. 5A).

Sur la zone d'étude (35°N – 31°N), la latitude et les précipitations (climat) sont très fortement corrélées ( $R^2 = 0,93$ ;  $p < 0,0001$ ) ce qui rend difficile la séparation de leur importance respective dans la structure des communautés du stock semencier. Plusieurs études ont montré que le changement climatique affectera les précipitations et la température (Alibou, 2012; Anonyme, 2016) et leurs variations interannuelles sur un gradient latitudinal, pouvant réduire la prévisibilité (augmentation de la variance) des conditions favorables pour la croissance et la reproduction des plantes (Araujo & Rahbek, 2006; Purcell et al, 2019). Cette situation est problématique pour les plantes des zones humides temporaires où le succès de reproduction dépend des précipitations et de l'évaporation qui déterminent la longueur de la phase inondée (Purcell et al., 2019). Les espèces des zones humides temporaires pourraient être particulièrement vulnérables au changement climatique car la durée de l'inondation (hydropériode) devrait diminuer avec l'augmentation des températures et de l'évaporation (Montrone et al., 2019). Etant donné qu'en raison de la diminution continue de la quantité de pluie, il est prévu que la durée et la fréquence des inondations diminueront aussi (Pyke, 2005; Tuytens et al., 2014). Cependant cette sensibilité pourrait varier entre espèces, en fonction de leur dépendance à des cycles d'inondation longs et de la durée de survie des semences dans le sédiment.

Par ailleurs la variation spatiale (latitudinale) des stocks semenciers (richesses/diversité et densités) est utilisée comme un outil pour évaluer provisoirement la sensibilité des espèces au changement climatique dans une approche «espace/ temps» (Fukami & Wardle, 2005). Alors on peut considérer que le gradient de précipitations/latitude étudié résume l'ampleur des changements climatiques futurs dans de nombreuses régions (semi-arides) d'ici la deuxième moitié du XXI<sup>e</sup> siècle (GIEC, 2014), car la variation climatique le long du gradient latitudinal constitue un laboratoire naturel pour étudier le rôle de la température et les impacts potentiels du réchauffement climatique sur les espèces des milieux aquatiques (De Frenne, 2013).

### **Diversité, richesse et densité du stock semencier**

Le stock semencier des espèces caractéristiques des mares montre une diminution de la diversité locale ( $\alpha$ ) avec la latitude (du nord vers le sud) parallèlement à la diminution des précipitations (Fig. 4) mais sans aucune variation de la diversité régionale Gamma ( $\gamma$ ) le long de ce gradient. Inversement, la diversité beta ( $\beta$ ) (exprimant la variation spatiale de la



composition spécifique entre les communautés (Anderson et al., 2011), (schématisé dans notre cas par la similitude) montre un patron inverse, elle augmente avec la diminution de la latitude (Fig. 4). La faible similitude en espèces caractéristiques dans le nord, pourrait s'expliquer par les grandes distances entre mares (15 à 20 km), la faible densité de mares dans le paysage fortement boisé et les traits de l'habitat (grande hauteur d'eau rendant les mares peu accessibles par le bétail), ce qui réduit la connectivité entre mares, accentue leur isolement et limite les processus de dispersion. En revanche, vers le sud, les mares sont spatialement proches, ce qui homogénéise leur composition, facilité par les déplacements fréquents du bétail entre mares. Par ailleurs, les stocks semenciers des espèces terrestres ne montrent pas de patron de diversité locale ou spatial le long du gradient de latitude (nord-sud) (Fig. 4) probablement parce que les mares ne sont pas pour ces espèces des « îles » mais sont en continuité avec les milieux terrestres (forestiers et agricoles) environnants. De même, la richesse et la densité du stock semencier total et en espèces caractéristiques des mares diminue avec la diminution de la latitude (Fig. 7A, B ; Fig. 4). Ce patron de diversité et de richesse le long de la latitude est l'inverse du patron global de la biodiversité qui augmente des pôles vers l'équateur (Hillebrand, 2004). Plusieurs études ont montré que le gradient latitudinal de diversité présente des variations qui sont souvent attribuées aux caractéristiques spécifiques des organismes, des habitats et des écosystèmes (Hillebrand, 2004). Par contre sur une échelle régionale la diminution de la richesse avec la diminution de la latitude est expliquée par les variations des conditions climatiques notamment l'augmentation de l'aridité (nombre de mois secs, par exemple) (Couvreur, 2015; Kinlock et al., 2018).

Le patron de diversité et de richesse trouvé dans le cadre de cette étude diffère des résultats trouvés pour les communautés d'invertébrés dans les mares cupulaires d'Australie (Brendonck et al., 2014), et les mares cupulaires de Californie (Kneitel, 2016) qui montrent une diminution de la diversité lorsque la latitude augmente. Ce patron inversé par rapport au patron global de richesse le long du gradient latitudinal trouvés dans ces travaux a été expliqué par des facteurs locaux, à savoir l'instabilité hydrologique augmentant à des latitudes plus basses (Brendonck et al., 2014) et la taille de l'habitat (Kneitel, 2016). Par ailleurs, aucune tendance latitudinale de la diversité n'a été observée pour les communautés de plantes des vernal pools du Chili (Alvare & Deil, 2015), malgré l'important gradient de température et de précipitations le long de la latitude (31°S - 44°S) ce qui confirme l'hypothèse de l'azonalité (faible dépendance au macro-climat) (Alvare & Deil, 2015). En effet, il existe une grande variété de modèles expliquant le gradient latitudinal de diversité (GLD), qui avancent

des interprétations différentes souvent attribuées aux caractéristiques d'organismes, d'habitats ou d'écosystèmes spécifiques (Hillebrand, 2004; Kinlock et al., 2018).

L'étude effectuée par Kinlock et al., (2018), a montré que la consistance du GLD est vraiment faible et dépend de plusieurs autres paramètres. Cette étude a montré aussi que le GLD était faible en Europe et en Afrique, intermédiaire en Asie et Océanie et fort dans l'hémisphère occidentale. Ceci est expliqué par les différences de connectivité en terme de masse terrestre; l'Afrique et l'Europe sont les plus connectés (bien qu'elles soient actuellement séparées par la Méditerranée et les déserts de l'Afrique du Nord), l'Asie possède une vaste masse terrestre continue, mais l'Amérique du Nord et du Sud couvre la plus grande gamme latitudinale mais seraient les moins connectés. Donc plus les masses terrestres sont connectés plus le GLD est faible (Kinlock et al., 2018). En outre le GLD est fortement influencé par le type de l'écosystème et la nature des organismes (Kinlock et al., 2018). Il était plus fort dans les habitats terrestres, faible dans les habitats d'eau douce et intermédiaire dans les habitats marins (Kinlock et al., 2018); les habitats benthiques et d'eau douce étaient les seuls habitats qui ne présentaient pas de GLD significatif. Les organismes montrent des résultats différents vis-à-vis du GLD, les plantes ne montrent aucune corrélation significative avec le GLD (Kinlock et al., 2018). Ceci explique le gradient latitudinal de diversité inverse trouvé dans notre travail par rapport au patron global de diversité. Par conséquent, les différences de richesse et de densité du stock semencier observées du nord vers le sud seraient plus attribuées aux conditions environnementales et climatiques.

La diminution de la richesse du stock semencier avec la diminution de la latitude est similaire à celle observée pour la richesse de la végétation par El Madihi et al., (2017). En revanche, contrairement à notre hypothèse, aucun patron de variation le long du gradient latitudinal n'a été trouvé pour la richesse et la densité des semences des espèces rares et des terrestres (Fig. 7A, B) ce qui diffère de ce qui a été trouvé pour ces deux groupes d'espèces dans les communautés végétales de ces mares par El Madihi et al., (2017). Ceci est probablement dû au stress climatique qui est très fort dans le sud limitant la production de semences. Un effet supplémentaire des pressions anthropiques est probablement mis en jeu dans l'absence de patron pour la densité des semences pour ces deux groupes d'espèces (Tab. 6C, D). Ces pressions anthropiques accentuent l'aridification du milieu par leur impact direct sur les hauteurs et durée d'inondation (Rhazi et al., 2006; Bouahim et al., 2014). En effet, des modifications irréversibles des caractéristiques physiques des milieux (par exemple le drainage ou creusement) entraînent le changement du fonctionnement hydrologique par des

modifications de la hauteur, la qualité de l'eau et des caractéristiques pédologiques, et par la suite, le changement de la composition et de la dynamique de la végétation des mares (Rhazi et al., 2001 ; 2006). Les espèces rares représentant l'enjeu principal pour la conservation, sont principalement concentrées à moyenne latitude entre 33°N et 3°N (Fig. 9) où les conditions hydrologiques et climatiques risquent de devenir similaires à la situation actuelle dans le sud avec les changements climatiques attendus sur le Maroc (Anonyme, 2016). Ceci est susceptible de conduire à un effondrement du stock semencier de ces espèces avec le temps et conduire à l'extinction locale des populations. Contrairement à ce qui est attendu, la richesse et la densité des espèces annuelles dans le stock semencier diminuent lorsque la latitude augmente (Fig. 8A, B). Ceci est principalement dû au stress climatique qui est très fort dans le sud et limite la production primaire et la production de semences. En effet, la plupart de ces annuelles sont des espèces caractéristiques des mares très exigeantes en eau au moins à une période de leur cycle. Les vivaces, contrairement à notre hypothèse ne montrent pas de variation de richesse et de densité le long du gradient latitudinal (Fig. 8A, B). Ceci serait probablement dû à leur limitation dans le sud par la sécheresse climatique accentuée.

Dans le stock semencier des mares étudiées, la richesse spécifique est positivement corrélée à la densité (Fig. 6). Toutefois les facteurs clés les déterminants sont un peu différents mais ces facteurs sont en partie corrélés (voir plus haut). La richesse spécifique (totale, en espèces caractéristiques, en espèces rares, terrestres, annuelles et vivaces) du stock semencier est principalement liée aux facteurs locaux (hydrologiques et pédologiques) des mares (Tab. 3) alors que la densité du stock semencier est essentiellement déterminée par les facteurs climatiques (Tab. 4). En effet, la richesse spécifique de la végétation représente une expression partielle du stock semencier (dont la composition résulte du filtre environnemental local) alors que la densité du stock reflète un effet de stockage (storage-effets) des semences sur plusieurs années climatiquement variables (Faist et al., 2013).



## **RESUME**

Dans les mares temporaires, la compréhension des mécanismes contrôlant les communautés végétales repose sur l'étude de la relation entre la composition de la végétation exprimée et le stock semencier du sol. En effet la survie des plantes dans les conditions variables et imprévisibles des mares temporaires est dépendante du stock semencier qui assurerait la pérennité des populations des espèces durant les années à venir et limiterait les risques de leur extinction locale. Les relations entre la densité des espèces dans le stock semencier et leur abondance dans la végétation ont été étudiées à l'aide des corrélations de rang de Spearman et de NMDS dans 79 mares temporaires de 6 régions du Maroc réparties le long d'un gradient de latitude N-S (Tanger-Essaouira).

Les résultats des analyses statistiques montrent que les corrélations entre la densité des espèces dans le stock semencier et leur abondance dans la végétation exprimée est plus grande pour les espèces caractéristiques des mares (notamment les annuelles caractéristiques), faible pour les terrestres et non significative pour les espèces vivaces. La similitude partielle entre le stock semencier et la végétation exprimée, met en évidence l'aptitude des espèces des mares à contrôler la densité de leur stock en ne mettant à germer chaque année qu'une faible fraction du stock afin d'éviter les risques d'extinction locale en cas d'échec de la reproduction. Les résultats mettent aussi en évidence un effet du climat (précipitations) sur les relations entre le stock semencier et la végétation exprimée des différents cortèges d'espèces (total, annuelles, vivaces, caractéristiques et terrestres). En revanche, la pression anthropique n'affecte la relation entre le stock semencier et la végétation exprimée que pour les espèces caractéristiques des mares (essentiellement annuelles caractéristiques).

Les résultats mettent aussi en évidence une diminution du nombre, de la densité et de l'abondance des espèces caractéristiques des mares au niveau de la végétation exprimée et du stock semencier du nord vers le sud le long du gradient de latitude. Cet appauvrissement est susceptible de s'accroître davantage dans le futur surtout avec les changements climatiques qui risquent d'affecter l'hydrologie des mares, la reproduction des espèces et la taille du stock semencier.

## **INTRODUCTION**

Les études des relations entre le stock semencier et la végétation exprimée ont toujours suscité l'intérêt des écologues sur différents écosystèmes, notamment les forêts, les prairies et les zones humides. L'objectif de ces études était de comprendre quels sont les mécanismes qui contrôlent la composition des communautés végétales (Hopfensperger 2007). D'autres raisons ont aussi poussé les chercheurs à réaliser ces études comparatives, telles que l'étude des effets sur les communautés végétales du reboisement (Carter & Ungar 2002; Leek 2003), des perturbations (Grelsson & Nilsson 1991; Amiaud & Touzard 2004), de la succession végétale (Rico-Gray & Garcia-Franco 1992; Grandin 2001; Bossuyt & Hermy 2004), des espèces envahissantes (Drake 1998) et des techniques de gestion (Hill et al. 1989; Lopez-Marino et al. 2000; Kinloch & Friedel 2005). Des connaissances approfondies des relations entre le stock semencier et la végétation exprimée peuvent se montrer très utiles pour prédire les variations dans les communautés végétales face aux perturbations et aux changements climatiques, pour restaurer la diversité et pour mieux comprendre la résilience d'un écosystème (Hopfensperger 2007; Yang 2013).

Par ailleurs le stock semencier est une fraction importante des populations et joue un rôle important en écologie de la régénération en raison de son pouvoir régénératif et sa capacité à restaurer la végétation (Leck et al. 1989; Thompson 2000). En effet, il constitue une source d'individus pour la régénération des communautés végétales du passé et fournit des informations sur la végétation exprimée et aussi sur les changements futurs (Thompson 2000). En outre la faculté des plantes à persister à l'état de semences dans le sol est une caractéristique fonctionnelle intéressante (Marage et al. 2006). Cette persistance dans le sol peut améliorer la résilience des communautés face aux perturbations. Le stock semencier du sol représente alors une stratégie de régénération qui maximise la valeur adaptative des populations face aux variations stochastiques de l'environnement (Grime & Hillier 2000).

Dans les zones humides, le stock semencier du sol est l'une des composantes structurelles les plus importantes des populations et des communautés (Angeler & García, 2005; Faist et al. 2013); il peut jouer un rôle important dans le développement de la végétation pendant la succession (van der Valk & Davis, 1978; Grime, 1989; Leck et al., 1989; Thompson, 2000). Une analyse de la littérature scientifique (108 articles examinés) met en évidence que la similarité entre le stock semencier et la végétation exprimée varie entre différents types de zones humides (bords de mer, rives des lacs, marais d'eau douce, prairies humides)

(Hopfensperger 2007). Pour certaines zones humides, les similitudes étaient faibles et comparables à celles trouvées pour les forêts ; elles pouvaient diminuer au cours de la succession en raison de l'enfouissement par la litière des graines pionnières persistantes, le manque de lumière empêchant leur germination (Jensen 1998; Grandin 2001; Amiaud & Touzard 2004). Pour d'autres zones humides, les similitudes étaient fortes et comparables à celles des prairies où elles ont révélé de courtes distances de dispersion et un regroupement des semences près des plantes mères, générant des valeurs de similarité élevées (Jutila, 2003). Dans d'autres zones humides, les relations entre les stocks semenciers et la végétation exprimée étaient originales en raison des variations imprévisibles des conditions environnementales et des caractéristiques de la végétation (Hopfensperger 2007).

Dans les zones humides temporaires et en particulier les mares temporaires, la végétation est majoritairement composée d'annuelles permettant aux populations de survivre même sous des conditions de sécheresse, contrainte majeure qui détermine en grande partie la composition de la végétation (Poiani & Johnson, 1989; Haukos & Smith, 1993). La survie des plantes dans ces conditions variables et imprévisibles des mares temporaires est donc dépendante du stock semencier du sol qui assure la pérennité des populations sur plusieurs cycles hydrologiques (Brock & Britton, 1995) et éviterait les risques de leur extinction. Souvent, dans les mares temporaires, la composition spécifique du stock semencier du sol diffère de celle de la végétation exprimée sur le terrain, notamment pour les espèces vivaces (Rhazi et al 2001; Aponte et al. 2010); les similitudes sont relativement plus grandes quand il s'agit des annuelles (Leck 1989; Haukos & Smith, 1993; Maranon 1998; Rhazi et al 2001; Jutila 2004; Amiaud & Touzard 2004; Aponte et al. 2010). Un ensemble d'explications sont souvent présentées pour éclaircir la raison principale de la divergence entre la composition spécifique du stock semencier du sol (représentant une biodiversité cachée) et celle de la végétation s'exprimant réellement sur le terrain dans les mares temporaires, comme par exemple la présence de plante à reproduction asexuée présentes dans la végétation et ne laissant pas de semences dans le sol (Amiaud & Touzard, 2004). De même, certaines espèces peuvent produire des quantités importantes de semences et leur abondance dans la végétation ne sera jamais bien visible (Roberts 1981). Les conditions climatiques sont aussi responsables de l'absence d'espèces dans la végétation; en effet, chaque année, seule une partie des espèces présentes dans le stock semencier apparaît dans la végétation (Bliss & Zedler 1997; Marañón 1998) puisque le climat joue comme filtre environnemental sélectionnant des cortèges d'espèces différents entre années. De même, la stratégie d'allocation des ressources qui est bien différente quand il s'agit de plusieurs graines de petite taille versus peu de graines de

grande taille, peut expliquer la différence entre le stock semencier et la végétation exprimée. En effet les petites graines, nombreuses et vivant plusieurs années correspondent à une stratégie limitant le risque d'extinction aléatoire dans des environnements imprévisibles où la compétition ne joue pas un grand rôle. Ces graines ont beaucoup de chances de s'exprimer en quantité dans la végétation. En revanche, les grosses graines constituent surtout une stratégie pour augmenter la survie des plantules dans un environnement compétitif.

Au Maroc de nombreux travaux avaient traité des relations entre le stock semencier et la végétation exprimée mais à une échelle locale (Rhazi et al. 2001; Faist et al. 2013) et aucune étude n'a traité cette relation à une échelle régionale le long d'un gradient de latitude.

L'objectif de ce travail est d'étudier la relation entre le stock semencier du sol et la végétation qui s'exprime sur le terrain dans 79 mares temporaires du Maroc sélectionnées le long d'un gradient de latitude reflétant un gradient climatique. Les principales questions sont les suivantes:

- 1- Est-ce que la végétation exprimée dans les mares temporaires le long du gradient de latitude est similaire au stock semencier du sol ?
- 2- Est-ce que la relation entre la végétation exprimée et le stock semencier du sol des mares temporaires est modifiée par le climat (précipitations) ?
- 3- Est-ce que la relation entre la végétation exprimée et le stock semencier du sol des mares temporaires est impactée par la pression anthropique sur les mares ?

## **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### **Zones d'études**

Afin d'étudier la relation entre la composition spécifique du stock semencier du sol et de la végétation exprimée sur le terrain dans les mares temporaires, 79 mares ont été sélectionnées. Elles sont toutes situées sur la côte Atlantique du Maroc, le long d'un gradient de latitude (31° et 35°N) entre Tanger et Essaouira sur une étendue géographique d'environ 750 km. Ces mares appartiennent aux 6 régions d'études sélectionnées dans le cadre de cette thèse (Tanger, Mamora, Benslimane, Chaouia, Jbilets et Essaouira). Pour plus d'informations sur les principales caractéristiques de ces régions, consulter le chapitre 1.



### **Etude de la végétation**

La végétation des 79 mares a été mesurée à deux dates (hiver et été) et durant deux cycles hydrologiques (2013-2014 et 2014-2015) à l'aide de relevés phytosociologiques (Braun-Blanquet, 1932). Ces relevés, réalisés sur une surface de 81m<sup>2</sup>, consistaient à noter le recouvrement de chaque espèce inventoriée, en utilisant six classes selon l'échelle de Braun-Blanquet (Kent & Coker, 1992) allant de «+ » (présence de quelques pieds) à «5» (dominance de l'espèce avec un recouvrement >75%). L'identification des plantes a été faite à l'aide de la Flore pratique du Maroc (Fennane et al. 1999, 2007, 2014). Pour chaque espèce inventoriée, le caractère annuel ou vivace a été indiqué en se basant sur la flore du Maroc (Fennane et al. 1999, 2007, 2014). De même, la nature des espèces *Caractéristiques* des mares ou *Terrestres* (Opportunistes) a été indiquée. Les espèces *caractéristiques* sont définies comme les plantes aquatiques et amphibies au sens large, plus ou moins strictement inféodées aux mares temporaires (Nègre, 1956 ; Médail et al., 1998 ; Rhazi et al., 2006 ; 2009). Les espèces *terrestres*, sont définies comme des plantes opportunistes, généralement fréquentes dans les milieux forestiers et agricoles entourant les mares (Maire, 1952; 1987; Fennane et al., 1999, 2007, 2014), qui pénètrent dans les mares temporaires pendant la phase sèche. Une attention particulière a été portée aux espèces rares définies comme des espèces présentes dans moins de cinq régions floristiques au Maroc (Jahandiez & Maire 1931-1934), ou considérées comme rares au Maroc (RR: très rare; R: rare; R? soupçonné rare) selon Fennane & Ibn Tattou (1998) et Elkhiaï (1995) (pour les Characeae). Les espèces rares sont des espèces caractéristiques, mais ayant un intérêt patrimonial pour le Maroc.

Les données des relevés de végétation par mare ont été agrégées en prenant pour chaque espèce l'abondance maximale enregistrée pendant les deux visites. La végétation de chaque mare a été caractérisée par la richesse cumulée en espèces des différents cortèges (caractéristiques des mares, terrestres, annuelles et vivaces)

### **Facteurs écologiques et anthropiques**

La profondeur maximale de l'eau a été mesurée pour chacune des 79 mares et cela aux mêmes dates de l'étude de la végétation dans les mares. La surface totale inondée a été mesurée sur un logiciel de SIG à partir du périmètre mesuré à l'aide d'un GPS (Garmin etrex® 20) en mode cheminement (tracking).

Les données climatiques de chaque mare, comme les températures maximales et minimales et les précipitations ont été extraites de la base de données climatique World Clim pour une période 50 ans (1950-2000) et ceci en utilisant les coordonnées GPS des mares (pour plus

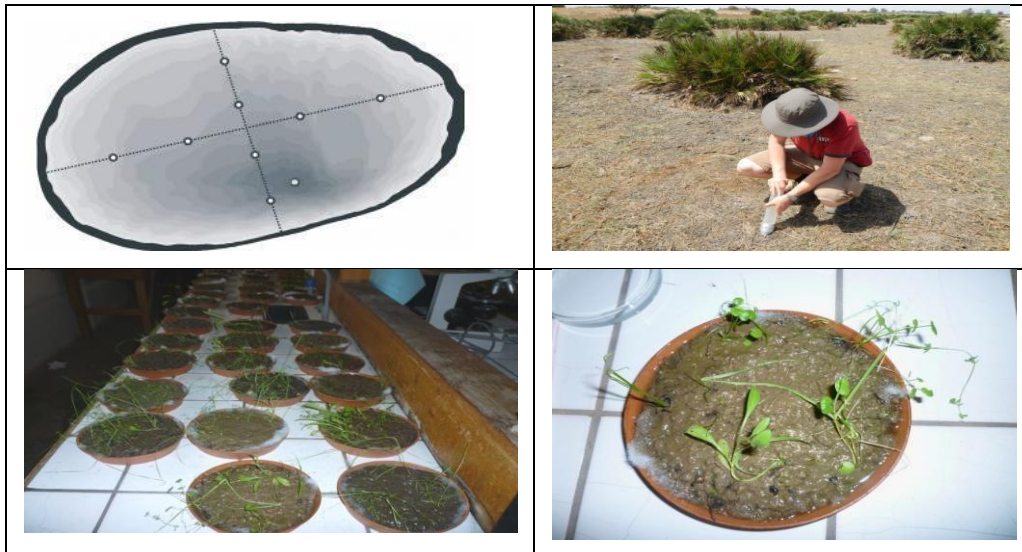
d'informations sur la méthodologie, voir chapitre 2).

Pour chaque mare, les différentes pressions anthropiques auxquelles elles sont soumises, ont été identifiées sur le terrain et un indice de pression anthropique global par mare a été calculé en faisant la somme des indices de pression de chacune des menaces selon la méthodologie mise en place par Bouahim et al., (2014) (pour plus d'informations voir chapitre 2)

### **Etude du stock semencier**

Des échantillons de sols (9) contenant le stock de semences ont été collectés dans chacune des 79 mares en août 2013 correspondant à la fin du cycle de développement des plantes et à la période avant les premières pluies. Ces échantillons, ont été prélevés le long de 2 transects orthogonaux à l'aide d'un carottier en aluminium (Fig. 1) de 5,2 cm de diamètre sur une profondeur de 4 cm, correspondant à la zone avec la plus grande concentration de semences (Rhazi 2001 ; Sahib et al., 2011). Les 9 échantillons ont été ensuite mélangés et stockés à l'air ambiant dans des sacs en plastique en attendant le début de l'expérimentation de mise en germination. Le stock de semences a été identifié par la méthode de mise en germination. Des sous-échantillons de 100g de sol ont été prélevés puis étalés sur un centimètre d'épaisseur environ dans une coupelle de 15,5 cm de diamètre sur une couche d'ouate synthétique au-dessus d'une couche de 1 cm de sable préalablement lavé et stérilisé (Fig. 1). Les échantillons ont été disposés au hasard au laboratoire (un endroit bien éclairé et exposé aux rayons solaires) et arrosés tous les deux jours pendant toute la durée de l'expérimentation (9 mois : octobre-juin). Après la fin de cette expérience (juillet), les échantillons de sol ont été séchés à l'air ambiant et maintenus au sec jusqu'au mois d'octobre. Les mêmes échantillons ont été remis à nouveau à germer pour une deuxième année sous les mêmes conditions d'arrosage et de lumière (octobre-juin) afin d'augmenter le nombre total de germinations des semences et évaluer la densité du stock (Rhazi et al., 2001).

Au bout de trois semaines, quand les premières plantules germaient, celles-ci étaient arrachées après identification. Les plantules non identifiées, étaient laissés afin de développer des caractéristiques propres facilitant leur identification. Après chaque comptage et identification, les échantillons étaient redistribués au hasard au sein du laboratoire.



**Figure 1.** Prélèvement des échantillons du sol dans les mares temporaires et expérimentation de mise en germination des échantillons récoltés (coupelles avec les plantules)

Le stock semencier de chaque mare a été caractérisé par la densité de semences (nombre total de germinations obtenues pendant l'expérimentation) et par la richesse spécifique totale (nombre total d'espèces trouvées) ainsi que celle des différentes catégories (caractéristiques et terrestres, annuelles et vivaces).

### **Analyses de données**

La relation entre l'abondance des espèces dans la végétation et leur densité dans le stock semencier a été étudiée pour chaque catégorie d'espèces (caractéristiques, terrestres, rares, annuelles et vivaces) à l'aide des corrélations de rang de Spearman.

L'effet du climat (précipitations) sur les corrélations entre le stock semencier et la végétation exprimée pour chaque catégorie d'espèces (total, caractéristiques, terrestres, annuelles, vivaces) a été analysé à l'aide des modèles linéaires généralisés (GLM) en utilisant le logiciel STATISTICA 10. Les différences entre les 6 régions pour la richesse spécifique, l'abondance des espèces dans la végétation et pour leur densité dans le stock semencier ont été étudiées par des analyses de variance (ANOVA).

Une analyse multidimensionnelle non métrique (non-metric multi dimensional scaling : NMDS) a été réalisée simultanément sur les données du stock semencier (matrice de densité des espèces) et de la végétation exprimée (matrice d'abondance des espèces) afin d'évaluer la similitude entre les espèces de ces deux compartiments. Cette analyse a été réalisée avec le logiciel R (2.15.1),

## RÉSULTATS

### 1- Composition du stock semencier et de la végétation

Les résultats montrent que sur les 79 mares étudiées, 184 espèces ont été inventoriées dans les deux compartiments regroupés, avec 180 espèces trouvées au niveau de la végétation exprimée et 76 au niveau du stock semencier (Tab. 1). Le nombre d'espèces trouvées seulement dans la végétation exprimée est de 108 dont 27 espèces caractéristiques des mares (10 vivaces et 17 annuelles) et 81 espèces terrestres (54 annuelles et 27 vivaces), celui trouvé seulement dans le stock semencier était de 4 espèces (pour la plupart des Characeae) alors que le nombre d'espèces communes trouvées à la fois dans le stock semencier et dans la végétation exprimée est de 72 (Tab. 1). La majorité des espèces inventoriées dans les 79 mares sont des plantes annuelles aussi bien dans le stock semencier (79%) que dans la végétation exprimée (69%) (Fig. 2B).

La fréquence des espèces dans le stock semencier est significativement corrélée à leur fréquence dans la végétation exprimée ( $r= 0,66$  ;  $n= 184$  ;  $p< 0,0001$ ).

Les espèces caractéristiques des mares les plus fréquentes dans le stock semencier sont : *Juncus bufonius*, *Ranunculus baudotii*, *Glyceria fluitans*, *Callitriche brutia*, *Isoetes velata*, alors que les espèces caractéristiques des mares les plus fréquentes dans la végétation exprimée sont *Ranunculus baudotii*, *Glyceria fluitans*, *Juncus bufonius*, *Callitriche brutia*, *Isoetes velata*, *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis palustris*, *Lotus hispidus*, *Rumex pulcher* (Tab. 1).

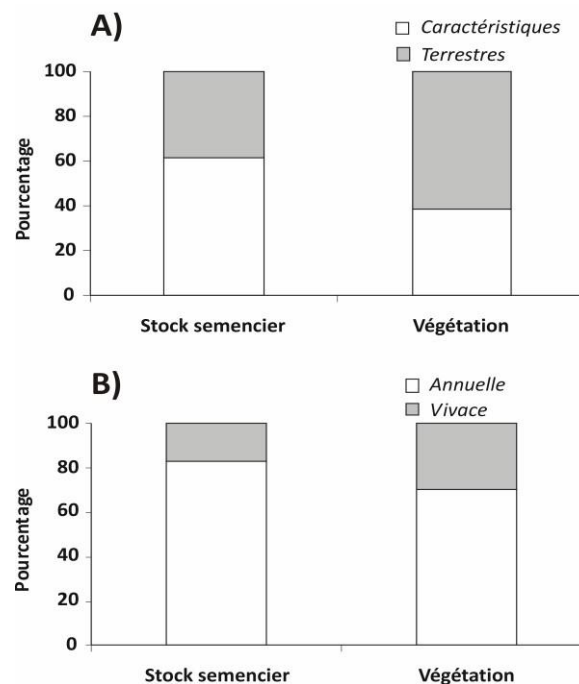
Les plantes caractéristiques des mares représentent 62% du stock semencier mais ne représentent que 38% de la végétation exprimée (Fig. 2). Dans les 79 mares étudiées, 17 espèces (8,5% du total) sont rares pour le Maroc et 10 d'entre elles figurent dans la liste rouge de l'IUCN pour l'Afrique du Nord (Tab.2).

**Tableau 1.** Densité et fréquence des espèces dans le stock semencier et leur abondance et fréquence dans la végétation exprimée des 79 mares temporaires étudiées. Pour chaque espèce sont donnée : le cycle de vie (A: annuelle ou V: vivace), l'habitat (M: caractéristique; T: terrestre). Abréviation : E.T. = Ecart-Type ; \* : Espèce rare pour le Maroc (Fennane & Ibn Tattou 1998) et Elkhiati (1995) (pour les Characeae).

Espèces	Cycle de vie	Habitat	Stock semencier (Graines/100g)		Végétation	
			Densité	Fréquence	Abondance	Fréquence
			(Moy. ± E.T.)	(%)	(Moy. ± E.T.)	(%)
<i>Juncus bufonius</i>	A	M	15,04 ± 23,07	75,95	1,05 ± 0,21	79,75
<i>Ranunculus baudotii</i>	V	M	6,19 ± 8,84	73,42	1 ± 0,01	87,34
<i>Glyceria fluitans</i>	A	M	7,14 ± 15,04	64,56	2,31 ± 1,21	81,01
<i>Callitriche brutia</i>	A	M	14,04 ± 32,97	55,7	1,62 ± 1,05	65,82
<i>Isoetes velata</i>	A	M *	10,14 ± 27,30	44,3	2,04 ± 1,02	59,49
<i>Leontodon saxatilis</i>	A	T	0,64 ± 1,24	31,65	1,22 ± 0,49	84,81
<i>Illecebrum verticillatum</i>	A	M	1,30 ± 3,73	30,38	1,65 ± 0,72	46,83
<i>Elatine brochonii</i>	A	M *	5,06 ± 13,89	25,32	1,58 ± 0,69	24,05
<i>Damasonium bourgaei</i>	A	M	2,21 ± 11,25	21,52	1,5 ± 0,88	30,37
<i>Pulicaria arabica</i>	V	M	0,67 ± 2,15	20,25	1,39 ± 0,72	43,03
<i>Lythrum borysthenicum</i>	A	M	1,70 ± 8,86	18,99	1,1 ± 0,3	39,24
<i>Juncus pygmaeus</i>	A	M	2,11 ± 6,67	17,72	1,04 ± 0,19	35,44
<i>Polypogon monspeliensis</i>	V	M	0,56 ± 2,13	16,46	1,15 ± 0,37	29,11
<i>Ormenis praecox</i>	A	T	0,45 ± 1,56	16,46	1,5 ± 0,71	54,43
<i>Lythrum tribracteatum</i>	A	M	2,54 ± 12,98	15,19	1,62 ± 0,96	16,45
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>	V	M	0,43 ± 1,29	15,19	2,77 ± 1,2	25,32
<i>Anagallis arvensis</i>	A	T	0,33 ± 0,91	15,19	1 ± 0	63,3
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	A	M	0,25 ± 0,77	12,66	1,03 ± 0,17	45,57
<i>Lotus hispidus</i>	A	M	0,19 ± 0,58	11,39	1,13 ± 0,39	69,62
<i>Baldellia ranunculoides</i>	A	M	0,42 ± 1,86	10,13	1,27 ± 0,55	27,85
<i>Corrigiola littoralis</i>	A	M	0,37 ± 1,36	10,13	1,15 ± 0,36	41,77
<i>Chara sp</i>	A	M	3,11 ± 14,69	10,13		
<i>Lemna minor</i>	A	M	1,16 ± 5,94	8,86	1,16 ± 0,37	24,05
<i>Crassula vaillantii</i>	A	M	5,95 ± 34,56	7,59	1,5 ± 0,85	12,65
<i>Plantago coronopus</i>	V	T	0,16 ± 0,83	7,59	1 ± 0,01	64,56
<i>Juncus capitatus</i>	A	M	0,20 ± 1,00	6,33	1,04 ± 0,19	34,18
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	A	M *	0,19 ± 1,03	5,06	1,14 ± 0,38	12,66
<i>Nitella opaca</i>	A	M *	0,44 ± 2,94	5,06	1,03 ± 0,18	12,66
<i>Eryngium atlanticum</i>	A	M	0,18 ± 0,96	5,06	2,19 ± 1,05	20,25
<i>Hypericum tomentosum</i>	A	M	0,10 ± 0,47	5,06	1 ± 0,01	24,05
<i>kickxia commutata</i>	A	M	0,14 ± 0,92	5,06	1,05 ± 0,23	24,05
<i>Mentha pulegium</i>	A	M	0,14 ± 0,67	5,06	1,03 ± 0,18	45,57
<i>Asphodelus fistulosus</i>	A	T	0,28 ± 1,72	3,8	2,17 ± 1,17	7,6
<i>Anthoxantum odoratum</i>	A	T	0,10 ± 0,61	3,8	1,07 ± 0,27	17,72
<i>Eleocharis palustris</i>	A	M	0,14 ± 0,86	3,8	1,84 ± 0,9	56,96
<i>Trifolium resupinatum</i>	V	T	0,06 ± 0,33	3,8	1,21 ± 0,79	60,76
<i>Crassula tillea</i>	A	T	0,16 ± 1,07	3,8		
<i>Lolium perenne</i>	A	T	0,09 ± 0,68	2,53	1 ± 0,01	2,53
<i>Ophioglossum lusitanicum</i>	A	T	0,06 ± 0,46	2,53	1 ± 0,01	2,53
<i>Isoetes setacea</i>	A	M *	0,10 ± 0,65	2,53	1,33 ± 0,58	3,8
<i>Centaurium spicatum</i>	A	M	0,025 ± 0,16	2,53	1 ± 0,01	4,79
<i>Exaculum pusillum</i>	A	M *	0,07 ± 0,50	2,53	1 ± 0,01	17,72
<i>Sagina apetala</i>	V	T	0,02 ± 0,16	2,53	1,62 ± 1,08	18,99
<i>Vulpia myuros</i>	V	T	0,07 ± 0,47	2,53	1 ± 0,01	21,52
<i>Evax pygmaea</i>	A	T	0,06 ± 0,40	2,53	1 ± 0,01	29,11
<i>Isoetes histrix</i>	A	M	0,18 ± 1,36	2,53	1,13 ± 0,34	30,38
<i>Isolepis cernua</i>	A	M	0,05 ± 0,32	2,53	1 ± 0,01	35,44
<i>Trifolium michelianum</i>	V	M	0,06 ± 0,40	2,53	1,11 ± 0,46	35,44
<i>Spergularia rubra</i>	V	T	0,025 ± 0,16	2,53	1 ± 0,01	36,7
<i>Poa annua</i>	V	T	0,05 ± 0,35	2,53	1 ± 0,01	56,96
<i>Chenopodium album</i>	A	T	0,02 ± 0,22	1,27	2 ± 0,1	1,26
<i>Brachypodium distachyum</i>	A	T	0,05 ± 0,45	1,27	1,67 ± 0,58	3,8
<i>Caucalis coerulescens</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	5,06
<i>Eryngium ilicifolium</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	5,06
<i>Glycyrrhiza foetida</i>	A	M	0,01 ± 0,11	1,27	1,5 ± 0,58	5,06
<i>Nitella translucens</i>	A	M*	0,05 ± 0,45	1,27	1,2 ± 0,42	5,06

<i>Solenopsis laurentia</i>	V	M	0,02 ± 0,22	1,27	1 ± 0,01	5,06
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	V	T	0,01 ± 0,11	1,27	1,13 ± 0,34	6,33
<i>Callitriche obtusangula</i>	A	M	0,013 ± 0,11	1,27	1,2 ± 0,52	7,59
<i>Cressa cretica</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	8,86
<i>Trifolium tomentosum</i>	V	T	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	10,13
<i>Lythrum thymifolia</i>	A	M*	0,01 ± 0,11	1,27	1,33 ± 0,71	11,39
<i>Malcolmia patula</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	12,66
<i>Cistus salviifolius</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	1,08 ± 0,29	15,18
<i>Callitriche truncata</i>	A	M	0,01 ± 0,11	1,27	1,46 ± 0,52	16,45
<i>Calendula arvensis</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	22,78
<i>Polygonum aviculare</i>	V	T	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	25,32
<i>Scilla autumnalis</i>	V	T	0,03 ± 0,22	1,27	1,67 ± 1,32	27,85
<i>Agrostis pourretii</i>	A	M	0,04 ± 0,34	1,27	1,13 ± 0,34	29,11
<i>Filago gallica</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	0,29 ± 0,46	29,11
<i>Ranunculus sardous</i>	V	M	0,01 ± 0,11	1,27	1,95 ± 0,76	36,71
<i>Cynodon dactylon</i>	A	T	0,01 ± 0,11	1,27	1,15 ± 0,36	50,63
<i>Rumex pulcher</i>	V	M	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	53,16
<i>Chara connivens</i>	A	M*	0,30 ± 2,70	1,27		
<i>Chara vulgaris</i>	A	M	0,14 ± 1,24	1,27		
<i>Elatine macropoda</i>	A	M*	0,01 ± 0,11	1,27	1 ± 0,01	
<i>Cichorium intybus</i>	A	T			1 ± 0,01	1,27
<i>Convolvulus arvensis</i>	A	T			1 ± 0,01	1,27
<i>Ditrichia viscosa</i>	A	T			1 ± 0,01	1,27
<i>Hohenackeria exscapa</i>	A	T			1 ± 0,01	1,27
<i>Trifolium scabrum</i>	V	T			1,31 ± 0,72	1,27
<i>Xanthium spinosum</i>	V	T			1,12 ± 0,49	1,27
<i>Agrostis castellana</i>	A	T			1 ± 0,01	2,53
<i>Anacyclus maroccanus</i>	A	T			1 ± 0,01	2,53
<i>Bellis sylvestris</i>	A	T			1 ± 0,01	2,53
<i>Moenchia erecta</i>	A	T			1 ± 0,01	2,53
<i>Plantago lagopus</i>	V	T			1,12 ± 0,38	2,53
<i>Sanguisorba minor</i>	V	T			1 ± 0,01	2,53
<i>Briza minor</i>	A	T			1 ± 0,01	3,8
<i>Elatine alsinastrum</i>	A	M			1 ± 0,01	3,8
<i>Herniaria cinerea</i>	A	T			1 ± 0,01	3,8
<i>Juncus acutus</i>	A	M			1 ± 0,01	3,8
<i>Lamareckia aurea</i>	A	T			1 ± 0,01	3,8
<i>Lolium rigidum</i>	A	T			1 ± 0,01	3,8
<i>Malva parviflora</i>	A	T			1 ± 0,01	3,8
<i>Paronychia echinulata</i>	V	T			1,17 ± 0,41	3,8
<i>Paspalum distichum</i>	V	T			1 ± 0,01	3,8
<i>Radiola linoides</i>	V	M			1,62 ± 0,7	3,8
<i>Trifolium subterraneum</i>	V	T			1 ± 0,01	3,8
<i>Cicendia filiformis</i>	V	M			1 ± 0,01	3,8
<i>Aphanes microcarpa</i>	A	T			1,25 ± 0,5	5,06
<i>Arctotheca calendula</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Carduus myriacanthus</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Gaudinia fragilis</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Hedypnois cretica</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Kickxia spuria</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Linum usitatissimum</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Lobularia maritima</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Mibora maroccana</i>	A	T			1,19 ± 0,47	5,06
<i>Ononis natrix</i>	A	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Parentucellia viscosa</i>	V	T			1,2 ± 0,47	5,06
<i>Silene gallica</i>	V	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Trifolium arvense</i>	V	T			1 ± 0,01	5,06
<i>Cynara humilis</i>	A	T			1 ± 0,01	6,33
<i>Galium parisiense</i>	A	T			1 ± 0,01	6,33
<i>Gymnostyles stolonifera</i>	A	T			1 ± 0,01	6,33
<i>Lotus conimbricensis</i>	A	M			1 ± 0,01	6,33
<i>Medicago laciniata</i>	A	T			1,09 ± 0,3	6,33
<i>Oldenlandia capensis</i>	A	M			1,25 ± 0,5	6,33
<i>Ornithogalum umbellatum</i>	A	T			1,12 ± 0,45	6,33
<i>Triticum durum</i>	V	T			1 ± 0,01	6,33
<i>Lythrum junceum</i>	V	M			1 ± 0,01	6,33
<i>Asphodelus microcarpus</i>	A	T			1 ± 0,01	7,59

<i>Cyperus longus</i>	A	M	1,5 ± 0,84	7,59
<i>Eryngium tricuspdatum</i>	A	T	1 ± 0,01	7,59
<i>Ornithopus sativus</i>	A	T	1,08 ± 0,29	7,59
<i>Paronychia argentea</i>	V	T	1 ± 0,01	7,59
<i>Plantago lanceolatum</i>	V	T	1 ± 0,01	7,59
<i>Rhaphanus raphanistrum</i>	V	T	1 ± 0,01	7,59
<i>Bromus mollis</i>	A	T	1,14 ± 0,38	8,86
<i>Elatine hydropiper</i>	A	M	1,29 ± 0,49	8,86
<i>Helosciadium inundatum</i>	A	M	1,57 ± 0,79	8,86
<i>Hordeum murinum</i>	A	T	1 ± 0,01	8,86
<i>Myosotis sicula</i>	A	M	1 ± 0,01	8,86
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	A	M	1,75 ± 0,71	10,13
<i>Juncus tenageia</i>	A	M	1 ± 0,01	10,13
<i>Vicia sativa</i>	V	T	1,17 ± 0,48	10,13
<i>Crassula muscosa</i>	A	T	1 ± 0,01	11,39
<i>Euphorbia helioscopia</i>	A	T	1 ± 0,01	11,39
<i>Iris sisyriuchium</i>	A	T	1 ± 0,01	11,39
<i>Marsilea strigosa</i>	A	M	1 ± 0,01	11,39
<i>Ornithopus compressus</i>	A	T	1 ± 0,01	11,39
<i>Phalaris coerulescens</i>	V	M	1 ± 0,01	11,39
<i>Plantago major</i>	V	T	1 ± 0,01	11,39
<i>Schoenoplectus litoralis</i>	V	M	1 ± 0,01	11,39
<i>Cistus monspeliensis</i>	A	T	1 ± 0,01	12,66
<i>Foeniculum vulgare</i>	A	T	1,7 ± 0,82	12,66
<i>Frankenia laevis</i>	A	M	1,5 ± 0,71	12,66
<i>Hypochaeris radicata</i>	A	T	1 ± 0,01	12,66
<i>Lepidium coronopus</i>	A	M	1 ± 0,01	12,66
<i>Scolymus hispanicus</i>	V	T	1 ± 0,01	12,66
<i>Tolpis barbata</i>	V	T	1 ± 0,01	12,66
<i>Erigeron canadensis</i>	A	T	1 ± 0,01	13,92
<i>Medicago intertexta</i>	A	T	2 ± 1,22	13,92
<i>Malva hispanica</i>	A	T	1 ± 0,01	15,19
<i>Ornithopus pinnatus</i>	A	T	1 ± 0,01	15,19
<i>Scirpoides holoschoenus</i>	V	M	1,05 ± 0,21	15,19
<i>Sonchus asper</i>	V	T	1 ± 0,01	15,19
<i>Echium plantagineum</i>	A	T	1 ± 0,01	16,46
<i>Pilularia minuta</i>	V	M	1,89 ± 1,54	16,46
<i>Sherardia arvensis</i>	V	T	1 ± 0,01	16,46
<i>Trifolium stellatum</i>	V	T	1 ± 0,01	16,46
<i>Tuberaria guttata</i>	V	T	1 ± 0,01	16,46
<i>Carlina racemosa</i>	A	T	1 ± 0,01	21,52
<i>Cerastium glomeratum</i>	A	T	1 ± 0,01	21,52
<i>Trifolium campestre</i>	V	T	1 ± 0,01	24,05
<i>Callitriche lusitanica</i>	A	M	0,3 ± 0,59	25,32
<i>Euphorbia exigua</i>	A	T	1 ± 0,01	26,58
<i>Diplotaxis catholica</i>	A	T	1,09 ± 0,29	27,85
<i>Erodium cicutarium</i>	A	T	1 ± 0,01	27,85
<i>Juncus heterophyllus</i>	A	M	1,32 ± 0,84	27,85
<i>Scorpiurus vermiculatus</i>	V	T	1,2 ± 0,42	27,85
<i>Bellis annua</i>	A	T	1 ± 0,01	29,11
<i>Geranium molle</i>	A	T	1 ± 0,01	30,38
<i>Verbena supina</i>	V	M	1,08 ± 0,28	30,38
<i>Carex divisa</i>	A	M	1 ± 0,01	31,65
<i>Stachys arvensis</i>	V	T	1,07 ± 0,26	31,65
<i>Spergula arvense</i>	V	T	1 ± 0,01	32,91
<i>Medicago polymorpha</i>	A	T	1 ± 0,01	39,24
<i>Rumex bucephalophorus</i>	V	T	1 ± 0,01	39,24
<i>Narcissus viridiflorus</i>	V	M	01,9 ± 0,99	40,51
<i>Panicum repens</i>	V	M	1 ± 0,01	44,3
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	A	M	1,72 ± 0,83	58,23



**Figure 2.** Proportion des espèces caractéristiques des mares et des terrestres (A) ainsi que les annuelles et les vivaces (B) au niveau stock semencier et de la végétation exprimée dans les 79 mares temporaires sélectionnées le long d'un gradient de latitude.

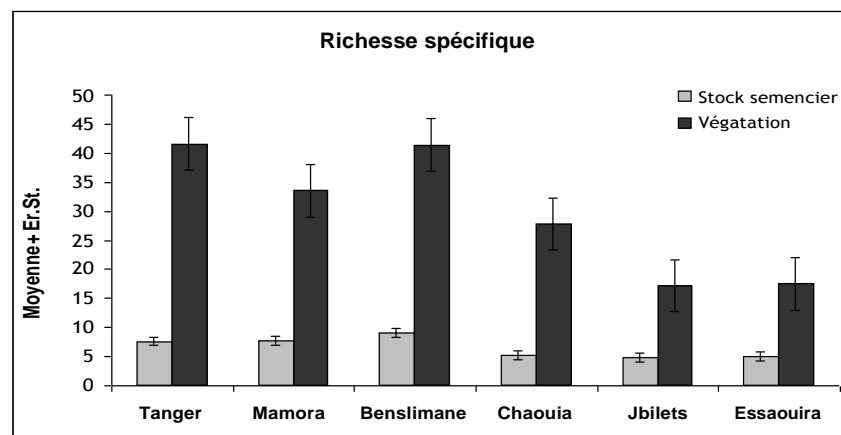
**Tableau 2.** Liste des espèces rare ou menacées rencontrées dans les mares étudiées avec indication de leur statut de rareté au Maroc (RR: très rare; R: rare; R? soupçonné rare) selon Fennane & Ibn Tattou (1998) et Elkhiati (1995) (pour les Characeae: \*). Le statut IUCN (CR: En Danger critique; VU: Vulnérable, NT: Quasi menacé; LC: Préoccupation mineure) en Afrique du nord est aussi donné pour chaque espèce (Garcia et al. 2010).

Espèce	Famille	Statut au Maroc	Statut IUCN pour l'Afrique du Nord
<i>Elatine alsinastrum</i>	Elatinaceae	RR	CR
<i>Isoetes setacea</i>	Isoetaceae	RR	CR
<i>Pilularia minuta</i>	Marsileaceae	RR	CR
<i>Helosciadium inundatum</i>	Apiaceae	RR	VU
<i>Mariscus hamulosus</i>	Cyperaceae	RR	VU
<i>Elatine macropoda</i>	Elatinaceae	RR	NT
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	Haloragaceae	RR	LC
<i>Trifolium retusum</i>	Fabaceae	RR	-
<i>Oldenlandia capensis</i>	Rubiaceae	R	CR
<i>Elatine brochonii</i>	Elatinaceae	R	VU
<i>Exacullum pusillum</i>	Gentianaceae	R	NT
<i>Juncus heterophyllus</i>	Juncaceae	R	NT
<i>Lythrum thymifolia</i>	Lythraceae	R	LC
<i>Chara connivens</i> *	Characeae	R	-
<i>Nitella opaca</i> *	Characeae	R	-
<i>Nitella translucens</i> *	Characeae	R	-
<i>Isoetes velata</i>	Isoetaceae	R?	LC



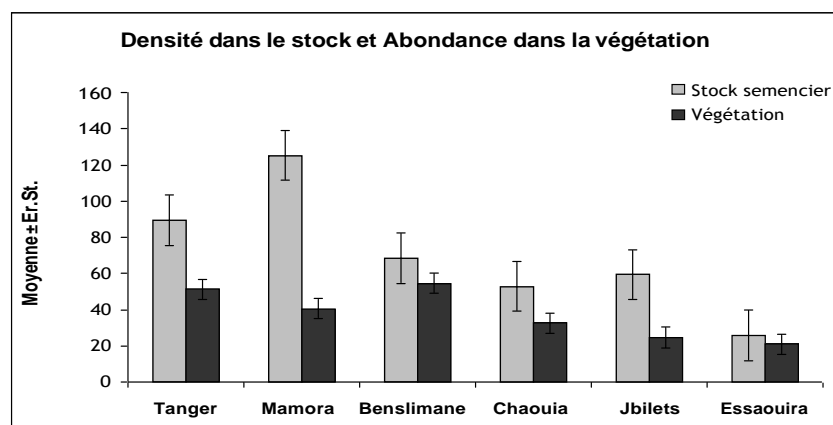
## 2- Variation du stock semencier et de la végétation le long du gradient latitudinal

La richesse spécifique du stock semencier et de la végétation exprimée diffère significativement entre les régions (respectivement  $F=3,38$ ;  $dF= 5$ ;  $p=0,0083$  et  $F=24,37$ ;  $dF= 5$ ;  $p<0,0001$ ). Elle diminue du nord (Tanger) vers le sud (Essaouira) le long du gradient de latitude (Fig. 3). Cette diminution de la richesse spécifique du nord vers le sud est positivement corrélée à la diminution des précipitations aussi bien pour le stock semencier ( $Rho= 0,34$ ;  $p= 0,0025$ ) que pour la végétation exprimée ( $Rho=0,45$ ;  $p<0,0001$ )



**Figure 3 :** Variation de la richesse spécifique du stock semencier et de la végétation exprimée en fonction des régions suivant un gradient de latitude (Nord-Sud)

De même, la densité des espèces dans le stock semencier et leur abondance dans la végétation exprimée montre une différence significative entre les régions (respectivement  $F= 7,78$  ;  $p= 0,0002$  et  $F= 34,54$  ;  $p<0,0001$ ). Elles diminuent du nord vers le sud (Fig.4) parallèlement à la diminution des précipitations avec laquelle elles sont positivement corrélées ( $Rho= 0,39$ ;  $p= 0,0002$ )



**Figure 4.** Variation de la densité des espèces dans le stock semencier et de leur abondance dans la végétation exprimée en fonction des régions suivant un gradient de latitude (N-S)

### 3- Corrélations entre le stock semencier et la végétation exprimée

La densité des espèces dans le stock semencier est significativement corrélée à leur abondance dans la végétation exprimée aussi bien pour le total d'espèce que pour les espèces caractéristiques des mares et les terrestres (Tab. 3). Toutefois, cette corrélation est plus élevée pour les espèces caractéristiques des mares ( $Rh\hat{o} = 0,58$ ) que pour les terrestres ( $Rh\hat{o} = 0,27$ ). Ce sont les annuelles caractéristiques des mares qui montrent une bonne corrélation entre le stock semencier et la végétation exprimée ( $Rh\hat{o} = 0,63$ ); cette corrélation est non significative pour les vivaces caractéristiques (Tab. 3). Un résultat similaire est obtenu pour les espèces terrestres qui montrent une corrélation significative entre le stock semencier et la végétation exprimée pour les annuelles ( $Rh\hat{o} = 0,31$ ) mais non significative pour les vivaces (Tab. 3).

**Tableau 3.** Résultats des corrélations de Spearman entre la densité des espèces dans le stock semencier et leur abondance dans la végétation exprimée sur le terrain pour le total d'espèces et pour les différentes catégories d'espèces (caractéristiques/terrestres; annuelle/vivace).

	<i>Rh<math>\hat{o}</math></i>	<i>P</i>
Total	0,44	<0,0001
Caractéristiques	0,58	<0,0001
Terrestres	0,27	0,0037
Annuelles	0,49	<0,0001
Vivaces	0,35	0,0890
Annuelles caractéristiques	0,63	0,0001
Vivaces caractéristiques	0,38	0,0649
Annuelles terrestres	0,31	0,0043
Vivaces terrestres	0,15	0,4191

La corrélation entre le stock semencier et la végétation exprimée est impactée par le climat (précipitations) (Tab. 4). En effet, le climat affecte significativement le compartiment de la végétation exprimée pour le total d'espèces, ainsi que pour les cortèges des espèces caractéristiques des mares, les annuelles et les vivaces (Tab. 4). Pour le cortège des terrestres, l'effet du climat apparaît principalement sur le compartiment du stock semencier (Tab. 4).

**Tableau 4:** Résultats des GLM concernant l'effet du climat (précipitations) sur la relation entre le stock semencier et la végétation exprimée pour le Total d'espèces et pour les différents cortèges (caractéristiques des mares, terrestres, annuelles, vivaces) recensés dans les 79 mares temporaires étudiées le long d'un gradient de latitude

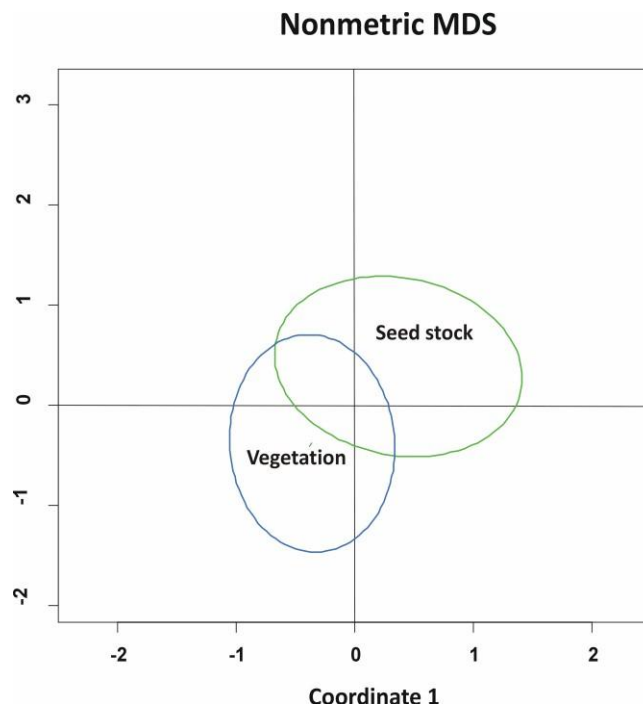
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>Compartiment affecté</i>	<i>R</i> <sup>2</sup> du modèle	<i>P</i>
Total	9,52	0,0002	Végétation	0,44	<0,0001
Annuelles	7,25	0,0013	Végétation	0,40	0,0002
Vivaces	4,18	0,0189	Végétation	0,29	0,0089
Caractéristiques	7,94	0,0007	Végétation	0,40	0,0002
Terrestres	6,40	0,0026	Stock semencier	0,27	0,0162

La corrélation entre le stock semencier et la végétation exprimée n'est impactée par la pression anthropique que pour le cortège des espèces caractéristiques des mares, particulièrement les annuelles caractéristiques (Tab. 5). Pour le Total d'espèces ainsi que pour les autres cortèges (vivaces, terrestres), la pression anthropique n'affecte pas la relation entre le stock semencier et la végétation exprimée (Tab. 5).

**Tableau 5:** Résultats des GLM concernant l'effet de la pression anthropique sur la relation entre le stock semencier et la végétation exprimée pour le Total d'espèces et pour les différents cortèges (caractéristiques des mares, terrestres, annuelles, vivaces) recensés dans les 79 mares temporaires étudiées le long d'un gradient de latitude

	<i>F</i>	<i>P</i>
Total	1,67	0,1955
Annuelles	1,87	0,1615
Vivaces	2,01	0,0652
Caractéristiques	3,95	<b>0,0358</b>
Terrestres	0,69	0,5034
Annuelles caractéristiques	4,34	<b>0,0164</b>
Annuelles terrestres	0,88	0,4198
Vivaces caractéristiques	2,22	0,1154
Vivaces terrestres	1,36	0,1336

Bien que les tests de corrélations mettent en évidence une assez bonne corrélation entre la densité des espèces dans le stock semencier et leur abondance dans la végétation exprimée, la NMDS (Fig. 4) montre que la zone de chevauchement entre le stock semencier et la végétation est assez restreinte traduisant une similitude partielle entre les deux compartiments.



**Figure 5.** Non-metric multidimensional scaling (NMDS), comparant les espèces du stock semencier (cercle vert) et de la végétation exprimée (cercle bleu) dans les 79 mares temporaires étudiées. La valeur du Stress final est de 27,5.

## DISCUSSION

### Composition du stock semencier et de la végétation

Le nombre total d'espèces qui ont germé dans le stock semencier (76) pour l'ensemble des 79 mares est presque trois fois plus faible (42%) que celui rencontré dans la végétation (180). Dans le stock semencier 47 (57%) espèces caractéristiques des mares se sont exprimées contre 82 dans la végétation établie. Ainsi l'écart entre les résultats sur les stocks semenciers et la végétation sont de 35 espèces caractéristiques (dont 13 sont des annuelles et 22 vivaces) et 89 d'espèces terrestres en moins dans les stocks semenciers.

Les principales raisons de ces différences du nombre d'espèces entre le stock semencier et la végétation sont :

- (1) La superficie totale des échantillons de sols est extrêmement faible par rapport à la superficie totale des relevés floristiques
- (2) Les conditions expérimentales inappropriées ou différentes des conditions naturelles (hydrologie, température et lumière), peuvent entraîner un échec de germination de certaines espèces ce qui augmente la disparité entre le stock semencier et la végétation (Leck, 1989).

(3) les espèces terrestres (très nombreuses dans la végétation: 54 espèces) ne font pour la plupart qu'un stock semencier transitoire ne s'accumulant pas entre années dans le sédiment (Rhazi et al., 2001; Aponte et al., 2010).

(4) Les espèces vivaces (27 espèces) ne produisent que peu ou pas de semences viables et leur maintien entre années dépend essentiellement des structures végétatives telles que les bulbes, rhizomes, etc (Leck & Simpson, 1995; Rhazi et al., 2001; Aponte et al., 2010). C'est le cas de certaines Cyperaceae (*Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis palustris*...) et Juncaceae (*Juncus heterophyllus*,...).

(5) la dormance des semences, souvent considérée comme un mécanisme adaptatif pour la survie dans des environnements à variation saisonnière (Westoby, 1981), limite leur détection dans le stock semencier. Seule la fraction non dormante des semences arrive à germer.

Aussi bien dans le stock semencier que dans la végétation exprimée, les espèces annuelles sont prédominantes (69% à 79%) comparées aux espèces vivaces. Ceci concorde avec ce qui a été trouvé dans les marais temporaires de Camargue au sud de la France (Bonis 1993), les mares temporaires de Sardaigne en Italie (Bagella & Caria, 2012) et dans les marais du sud de l'Espagne (Marañón 1998). Les annuelles sont généralement les espèces qui prédominent dans les communautés de plantes des milieux humides temporaires (Médail et al. 1998; Rhazi et al. 2012). Chez les espèces annuelles, une grande partie des ressources est investie dans la production de graines et de spores (reproduction sexuée) leur permettant de surmonter les périodes défavorables. En effet, la plupart des espèces des milieux instables et imprévisibles (comme les mares temporaires, les déserts) adoptent la stratégie « r » qui est une stratégie d'allocation de ressources (Thompson & Grime, 1979; Grillas et al., 1993) où la plante, plutôt que de s'investir dans la production de peu de graines de grande taille préfère utiliser toute son énergie pour produire de petites graines mais en grande quantité afin de diminuer les risques d'extinction locales. Cette stratégie « r » augmente la probabilité de détection des espèces dans la végétation exprimée.

Les résultats mettent également en évidence une grande proportion des espèces caractéristiques des mares dans le stock semencier comparée aux terrestres. La grande proportion des espèces caractéristiques des mares dans le stock semencier est probablement en relation avec la grande production de graines par ces espèces qui sont bien connue par leur aptitude à faire un stock semencier pérenne s'accumulant entre années dans le sédiment (Leck 1989; Bonis 1993). Le stock semencier pérenne est fondamental quand les populations sont exposées à des échecs fréquents de la reproduction où lorsque les conditions environnementales (notamment

l'hydrologie) ne sont pas favorables pour la germination (Bonis et al. 1993). Parmi ces espèces caractéristiques ont retrouvé une proportion non négligeable d'espèces rares ou menacées à grande valeur pour la conservation.

En revanche, les espèces terrestres sont très peu présentes au niveau du stock semencier. Ces espèces ne s'installent dans les mares que durant les phases sèches et sont éliminées une fois que les mares sont en eau. Par conséquent, elles n'arrivent à faire qu'un stock semencier transitoire ne s'accumulant pas avec le temps et, en conséquence, les effectifs de leurs stocks semenciers fluctuent très rapidement.

A la différence du stock semencier, les espèces majoritairement présentes dans la végétation exprimée sont les plantes terrestres qui trouvent un habitat transitoire dans les mares pendant la phase sèche ou lors d'années climatiquement sèches. Ce fait peut être expliqué principalement par le contexte environnemental général des mares et les pressions anthropozoogènes qu'elles subissent, qui contribuent indirectement à la dégradation de leur qualité écologique (Bouahim et al., 2014). En effet, une grande partie des mares étudiées, surtout celles situées en milieu agricole, sont drainées, et sont la cible d'accumulation des pesticides et des fertilisants agricoles dès les premières pluies de l'automne-hiver (El Madihi et al., 2017; Bouahim et al., 2014), il en résulte un manque drastique en eau, un enrichissement des mares en nutriments et le développement d'un bloom algal. Ceci favorise la colonisation des mares par des plantes terrestres (Faist et al., 2013) qui entrent en compétition vis-à-vis des ressources avec les plantes caractéristiques dont la richesse et l'abondance accuse une grande diminution. Le même phénomène, mais en moindre intensité, s'observe dans les mares en milieu forestier, où le pâturage par le bétail (bovins et ovins) augmente la quantité d'azote dans l'eau entraînant ainsi un niveau d'eutrophisation des sites accompagné d'une chute du taux d'oxygène dissous dans l'eau, chose néfaste pour la germination des graines des espèces caractéristiques (Croel & Kneitel, 2011).

### **Relations entre le stock semencier et la végétation**

Une ressemblance partielle a été trouvée entre la composition du stock semencier du sol et celle de la végétation exprimée. Les espèces communes aux deux compartiments sont au nombre de 72, alors que les autres espèces ne se trouvent que dans l'un ou l'autre des deux compartiments (Tab. 1). Les corrélations entre la densité des espèces dans le stock semencier et leur abondance dans la végétation exprimée est plus grande pour les espèces caractéristiques (notamment annuelles caractéristiques), faible pour les opportunistes et non significative pour les vivaces. La grande corrélation trouvée pour les espèces caractéristiques (surtout annuelles) est due au

grand stock semencier pérenne qu'elles produisent, leur permettant d'être abondantes aussi dans la végétation exprimée. En revanche, pour les plantes terrestres qui sont généralement favorisées dans la végétation par la phase sèche ne laissent qu'un faible stock semencier transitoire dans le sol ce qui réduit la corrélation entre les deux compartiments pour ce cortège d'espèce.

L'absence de corrélation entre les deux compartiments pour les vivaces peut s'expliquer par une faible production de semences de celles-ci, privilégiant l'investissement dans la production végétative et la compétition. En effet les espèces vivaces sont abondantes dans la végétation (*Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis palustris*, *Juncus heterophyllus*, etc) en raison de leur multiplication végétative par des organes souterrains (bulbes, rhizomes, tubercules...) mais sont absentes ou faiblement représentées dans le stock semencier du sol en raison d'une faible production de graines (faible investissement dans la reproduction sexuée) (Baldwin et al. 2001, Amiaud & Touzard 2004).

Bien qu'elles soient significatives, les corrélations entre le stock semencier et la végétation exprimée restent relativement moyenne pour tous les cortèges d'espèces (caractéristiques, opportunistes, annuelles). Le résultat de l'analyse NMDS vient appuyer la similitude partielle trouvée entre les deux compartiments représentés par le chevauchement partiel entre le stock semencier et la végétation exprimée (Fig. 5). Ceci reflète le pouvoir des plantes des mares temporaires à contrôler la germination de leur stock semencier (probablement via la dormance des semences). Elles ne mettent chaque année à germer qu'une fraction restreinte de leur stock semencier tout en laissant en réserve la majorité du stock. Cette stratégie permet aux espèces d'éviter toute extinction locale en cas d'échec de la reproduction causée par un assèchement précoce des mares (avant la fin du cycle de vie des espèces) (Lundholm & Stark, 2007).

Ces corrélations entre le stock semencier et la végétation exprimée peuvent être impacté par le climat (principalement les précipitations) qui peut modifier la composition de la végétation exprimée pour les cortèges des espèces caractéristiques des mares (annuelles et vivaces) et le stock semencier pour le cortège des terrestres. En effet, le climat constitue un filtre environnemental qui permet l'expression d'un assemblage d'espèces en fonction des quantités et hauteurs de l'eau variables entre années dans les mares (Rhazi et al. 2009; Javornik & Collinge 2016). La pression anthropique affecte aussi la relation entre le stock semencier et la végétation pour les espèces caractéristiques des mares (particulièrement les annuelles caractéristiques) mais n'affecte pas cette relation pour les autres cortèges d'espèces (total, terrestres, vivaces) (Tab. 5). En effet, les espèces caractéristiques des mares sont connues par leur grande vulnérabilité aux changements de l'état écologique des mares (notamment

l'hydrologie) suite aux perturbations physiques et chimiques d'origine anthropique (Bouahim et al. 2014).

### **Variation du stock semencier et de la végétation le long du gradient de latitude**

Un appauvrissement en espèces est observé au niveau de la végétation exprimée et du stock semencier le long du gradient de latitude parallèlement à la diminution des précipitations. Cette situation est problématique pour les plantes des zones humides temporaires où le succès de reproduction dépend des précipitations et de l'évaporation qui déterminent la durée de la phase inondée (Pencell et al, 2017). En outre les changements climatiques futurs risquent de menacer la survie des espèces à travers le monde (Pacifiçietal. 2015; Urban 2015). En définitive les plantes inféodées aux zones humides temporaires pourraient être particulièrement vulnérables car la fréquence et la durée de l'inondation (l'hydropériode) devrait diminuer avec l'augmentation des températures et une diminution de la précipitation (Pyke 2005; Moss 2012; Tuytens et al. 2014 ; Lefebvre et al. 2019).

Les espèces qui connaissent un déclin remarquable sont les espèces caractéristiques des mares dont la germination, la croissance et la reproduction sont très dépendantes de la présence de l'eau. Les précipitations très rares vers les basses latitudes (le sud), limitent la richesse en espèces caractéristiques au niveau des mares du Sud (Jbilet et Essaouira), en comparaison avec celles du Nord (Tanger, Mamora). A une échelle globale (GLD) la biodiversité tend à diminuer vers les latitudes plus hautes (Rodríguez & Arita 2004; Kraft et al. 2011). En outre dans les zones humides, cette tendance n'est pas respectée, lorsqu'un gradient fort d'aridité prédomine sur le gradient latitudinal comme le prouvent les études sur les invertébrés en Australie (Brendonck et al., 2014) et en Californie (Kneitel, 2016).

La diminution de richesse avec l'augmentation de la latitude est souvent expliquée par les variations des conditions climatiques notamment l'augmentation de l'aridité (nombre de mois secs, par exemple) (Couvreur, 2015; Kinlock et al., 2018). En effet, les modèles de diversité spécifique le long du gradient latitudinal associé au climat (principalement précipitations et températures) dépendent de l'échelle spatiale de l'étude (échelle locale, régionale et globale).



## CONCLUSIONS

L'étude menée sur 79 mares temporaires du Maroc réparties le long d'un gradient latitudinal Nord-Sud montre des différences et des ressemblances entre le stock semencier et la végétation exprimée au niveau de ces habitats. On observe une ressemblance partielle entre les deux compartiments, ce qui révèle les différentes stratégies adoptées par les plantes de ces milieux stressants et imprévisibles afin de survivre et pouvoir laisser une descendance sur le long terme. Une série de stratégies a été mise en place pour expliquer la dominance des plantes caractéristiques et annuelles et la forte corrélation qui existe entre ces plantes dans les deux compartiments.

Une forte présence de plantes terrestres au niveau de la végétation exprimée témoigne de conditions hydrologiques plus sèches dans les mares favorisant l'installation de plantes terrestres. Ceci indique que de grandes pressions agissent sur ces milieux pourtant très riches et dotés d'une biodiversité unique nécessaire pour le maintien de l'équilibre écologique.

Les précipitations se sont avérées déterminantes dans la richesse du stock semencier et de la végétation exprimée des mares le long du gradient Nord-Sud. Ces dernières étant de plus en plus faibles vers le Sud, causant un appauvrissement en espèces. La diminution de la richesse et de la densité des espèces dans le stock semencier du nord vers le sud le long du gradient de latitude est susceptible de s'accroître davantage dans le futur surtout avec les changements climatiques qui risquent d'affecter l'hydrologie des mares, la reproduction des espèces et la taille du stock semencier. Cet effet serait plus fort sur les plantes caractéristiques des mares qui représentent un véritable « joyau floristique » de ces écosystèmes à grande valeur bioécologique.



## RÉSUMÉ

Les mares temporaires sont largement réparties sur l'ensemble du Maroc où elles sont très diversifiées avec les conditions hydrologiques et édaphiques et contribuent fortement à la biodiversité régionale. Elles sont menacées par de nombreuses pressions humaines et les changements climatiques.

Les traits d'histoire de vie végétatifs (hauteur, nombre de feuilles, surface foliaire) et reproductif (poids des graines) de six espèces de plantes amphibies (des genres *Baldellia*, *Damasonium*, *Elatine* et *Isoetes*) caractéristiques des mares temporaires, ont été étudiés dans 20 mares réparties le long d'un gradient nord-sud. Pour chacune des espèces, les traits ont été mesurés sur des individus récoltés sur le terrain (11 individus/espèce/mare) et en culture à partir de graines dans des mésocosmes en conditions homogènes (d'hydrologie, de lumière, de température et de substrat).

Les mesures sur les échantillons de terrain, montrent une corrélation significative entre la latitude et les traits des plantes. Du nord vers le sud, les individus sont plus courts, avec des feuilles plus petites et moins nombreuses et des graines plus légères. Ces traits sont liés aux courtes durées d'inondation qui constituent un stress pour les plantes limitant leur développement. En culture sous des conditions homogènes, cette variation latitudinale dans les traits des plantes (à l'exception de la hauteur des plantes qui reste faiblement corrélée à la latitude) ne s'exprime plus. Ces résultats suggèrent que la différence trouvée dans les traits des 6 plantes sur le terrain, n'est pas d'origine génétique mais correspond à une réponse plastique aux conditions environnementales locales contrastées entre les mares du nord et du sud. Cette grande plasticité des 6 espèces étudiées donne probablement une plus grande résilience de ces espèces aux changements climatiques et faciliterait d'éventuels transferts de populations dans des projets de restauration.

## INTRODUCTION

L'évolution des plantes au cours de l'histoire a sélectionné une grande variété de traits morphologiques, physiologiques et phénologiques (Ackerly et al., 2000; Geber & Griffen, 2003). Ces traits jouent des rôles importants puisqu'ils déterminent la performance des plantes aux différents stades de leur vie : germination, croissance, survie, reproduction et dispersion (Pottier, 2008). Ils permettent d'appréhender la facette fonctionnelle de la diversité biologique (Garnier & Navas, 2013), d'où l'appellation de « trait fonctionnel » (McGill et al., 2006; Reich et al., 2003; Violle et al., 2007).

La relation entre les traits des espèces et leur environnement constitue un point central en écologie (Keddy, 1992 ;Cornwell & Ackerly, 2009 ;Purcell et al., 2019). Elle permet de comprendre les assemblages d'espèces au sein des communautés (Lavorel & Garnier, 2002;McGill et al., 2006) ainsi que l'aire de distribution des espèces à différentes échelles (Kelly et al., 2003; Westoby & Wright, 2006). La plupart des études sur les relations trait-environnement se sont concentrées sur l'impact sur les traits de la compétition et de la succession (Goldberg & Landa, 1991; Garnier et al., 2004), les nutriments du sol (Reich et al., 1992), et les usages anthropiques et les perturbations (Diaz et al., 2001; Pausas et al., 2004). Les relations entre les traits et les gradients climatiques ont été relativement peu prises en compte (Diaz et al., 1998; Barboni et al., 2004; Wright et al., 2005; He et al., 2006 ) en raison du manque d'observations de terrain à travers les régions ou à l'échelle continentale.

Dans les mares temporaires, le climat, par ses effets sur le fonctionnement hydrologique, joue un rôle clé dans les processus écologiques et influence la structure, le fonctionnement et la biodiversité des peuplements (Pyke, 2005; Brendonck et al., 2014; Kneitel, 2016; El Madihi et al., 2017). Les variables climatiques (précipitations, températures) affectent directement ou indirectement le fonctionnement hydrologique des mares (Grillas et al., 2004; Kneitel, 2016; Stoch et al., 2016) notamment les hauteurs et durées d'inondation très variables entre années. Ces fluctuations hydrologiques, sont susceptibles d'être accentuées par le changement climatique (Rowell, 2005; Lefebvre et al., 2019) qui constitue l'une des grandes menaces sur ces habitats et leur biodiversité (Rocarpinet al., 2015; Montrone et al., 2019). Pour faire face aux variations environnementales et notamment hydrologiques, les plantes de ces écosystèmes adoptent des stratégies adaptatives (Keeley & Zedler, 1998; Deil, 2005; Rocarpinet al., 2015) concernant les traits liés au développement végétatif (vitesse de germination, hauteur des plantes, nombre et surface des feuilles) (Jung et al., 2010; Violle et al. 2011; Fu et al., 2015) et ceux liés à la reproduction (nombre de fruits, nombre de graines, taille et poids des

graines) (Fu et al., 2015). Des stratégies différenciées peuvent être adoptées par des populations de la même espèce, avec des variations de traits entre des populations soumises à des conditions environnementales contrastées (Van Valen, 1973; Schlichting, 1986). Cette variation intraspécifique des traits pourrait résulter d'une variation génétique entre populations ou d'une plasticité phénotypique pour faire face à des changements dans l'environnement biotique ou abiotique (Gratani, 2014; Barbour et al., 2019). Différentes études ont fait des hypothèses très contrastées sur l'importance des réponses plastiques par rapport aux réponses génétiques au changement environnemental. Par exemple, Siefert et al., (2015) avaient proposé que la faible héritabilité généralement observée chez les traits fonctionnels des plantes (Geber & Griffen, 2003) suggère une prédominance de la plasticité par rapport à la variation génétique dans la plupart des communautés. Chevin et al., (2013) suggèrent en outre que la plasticité peut être la seule réponse efficace au changement climatique rapide, étant donné que les changements génétiques se produisent trop lentement. D'autres études ont cependant tendance à mettre l'accent sur le rôle majeur de l'adaptation locale et du potentiel pour les changements micro-évolutifs dans la correspondance trait-environnement entre les communautés (Leimu & Fischer, 2008; Laughlin & Messier, 2015). La plasticité d'une espèce correspond à la capacité des individus à ajuster la valeur de leurs traits à différents environnements (West-Eberhard, 2003; Reed et al., 2011). C'est souvent le cas des espèces des milieux instables, présentant une faible prévisibilité intra et interannuelle des conditions environnementales, tels que les mares temporaires (Bonis et al., 1995; Bouahim et al., 2010; Brock, 2011). La plasticité phénotypique est considérée comme un moyen pour faire face aux modifications rapides de l'environnement (Valladares et al., 2007) et participe fortement au potentiel adaptatif des espèces. La réponse plastique à un changement environnemental repose sur toute une machinerie physiologique incluant la perception d'un signal environnemental, la transduction de ce signal, et l'expression d'une réponse phénotypique (Vinocur & Altman, 2005).

Le long des gradients climatiques et environnementaux, de nombreux traits végétatifs et reproducteurs ont été étudiés pour comprendre la composition des communautés et les stratégies adaptatives des plantes (Baker, 1972; Thuiller et al., 2004; Moor et al., 2017). Il s'agit principalement de la hauteur des plantes, la surface foliaire et les traits des graines (nombre, taille et poids) (Westoby, 1998; Rocarpinet al., 2015; Moor et al., 2017).

*Pour les traits végétatifs*, la hauteur représente un trait central de la stratégie écologique des plantes (Diaz et al., 1998; Moles et al., 2009; Aarssen, 2015). Elle est fortement corrélée à la

durée de vie, le nombre de fruits et de graines produites par plante, la masse des graines, la surface foliaire et l'azote foliaire (Falster & Westoby, 2003 ; Moles & Leishman, 2008). Elle constitue un déterminant majeur de la capacité concurrentielle des plantes vis-à-vis des ressources (lumière, nutriments...) (Moles et al., 2009). Toutefois, des recherches récentes (Aarssen et al., 2014 ; Aarssen, 2015) remettent en question l'hypothèse « taille-avantage ». Les interprétations apportées précisent qu'une espèce plus grande doit généralement atteindre un seuil plus important avant de pouvoir se reproduire, et ces derniers ne peuvent généralement pas être atteints lorsque les ressources du milieu sont sérieusement limitées. A des échelles biogéographiques, la hauteur des plantes augmente lorsque la latitude diminue (près de l'équateur) (Kollmann & Banuelos, 2004; Aguilar-Rodriguez et al., 2006; Mendez-Alonzo et al., 2008; Moles, 2009). La relation entre la hauteur des plantes et la latitude, indique une différence importante dans la stratégie adoptée par les plantes entre les systèmes de hautes et de basses latitudes. Une hauteur plus faible, nécessitant moins d'énergie pour transporter l'eau à travers la plante, peut les aider à tolérer une faible disponibilité en eau du sol (Westoby et al., 2002). Dans les zones humides, il a été démontré que la hauteur des plantes submergées peut varier de façon contrastée avec la hauteur d'inondation : elle peut diminuer (Cingolani et al., 2007; Jung et al., 2010; Baastrup-Spohr et al., 2015; Fu et al., 2015), ou augmenter (Oosterheld & McNaughton, 1991; Striker et al. 2008; Striker et al., 2011), ou ne présenter aucune variation (Striker et al., 2008; Howison et al., 2015) avec la hauteur d'inondation (Purcell et al., 2019).

La morphologie des feuilles (taille des feuilles, épaisseur et surface foliaire) montre des liens forts avec le climat et varie au sein des espèces le long des gradients climatiques (Hovenden & Vander Schoor 2005; Byars et al., 2007; Guerin et al., 2012). Les feuilles plus petites sont adaptées à des températures élevées et à des conditions arides (Grime et al., 1988; MacGillivray & Grime, 1995a; Ryser, 1996) alors que les feuilles larges sont les plus sensibles aux températures extrêmes (Ackerly et al., 2012). Dans les zones humides temporaires par exemple, les plantes amphibies présentent une surface foliaire plus grande que celle des autres espèces quand la durée de submersion est grande. Ceci fait partie des réponses plastiques des plantes face à l'inondation (Poorter et al., 2009).

*Pour les traits liés à la reproduction*, la taille et la masse (poids) des graines représentent de bons indicateurs de leur longévité et leur capacité de dispersion (Thompson et al., 1993 ; Leishman et al., 1995; Leishman & Westoby, 1998 ; Thompson et al., 1998). Les masses élevées des graines sont bénéfiques quand les ressources sont limitées ou bien s'épuisent

rapidement (Eriksson et al., 2000). Les plantes produites par des graines lourdes peuvent être capables de mieux résister à des changements environnementaux en raison des grandes quantités de réserves qui peuvent être exploitées (Leishman & Westoby, 1994; Coomes & Grubb, 2003). La masse des graines est souvent associée à la capacité de dispersion (Leishman et al., 1995; Thompson et al., 1993, Harel et al., 2011). Ce sont les graines à faible masse qui sont les plus dispersées (Leishman et al., 1995). Un compromis entre la taille et le nombre de graines a été souvent trouvé; les petites graines sont associées à une grande production, ce qui augmente leur chance d'être dispersées (Westoby et al., 2002). La taille des graines, très variable entre les espèces, peut aussi varier au sein de la même espèce en relation avec les gradients environnementaux tels que l'humidité du sol et l'intensité lumineuse (Harper et al., 1970; Baker, 1972; Michaels et al., 1988; Volder et al., 1997). La taille des graines varie en fonction de leur micro habitats ; des graines à micro habitats plus secs sont plus petites que celles à micro habitats plus humide (Yu et al., 2007). La durée de la période de croissance en fonction du gradient latitudinal pourrait limiter la taille des graines qui pourraient être produites à une latitude donnée (Stebbins, 1974). Cette idée est soutenue par des données montrant que les graines plus larges (grandes) prennent plus de temps pour achever leur développement contrairement aux petites graines (Eriksson & Ehrlén, 1991; Moles & Westoby, 2003).

De nombreuses plantes caractéristiques des mares temporaires ont une distribution très large le long du gradient de latitude, et occupent des conditions hydrologiques, édaphiques et climatiques contrastées. Les mares temporaires constituent ainsi un bon modèle pour étudier les variations latitudinales des traits des plantes en relation avec le climat.

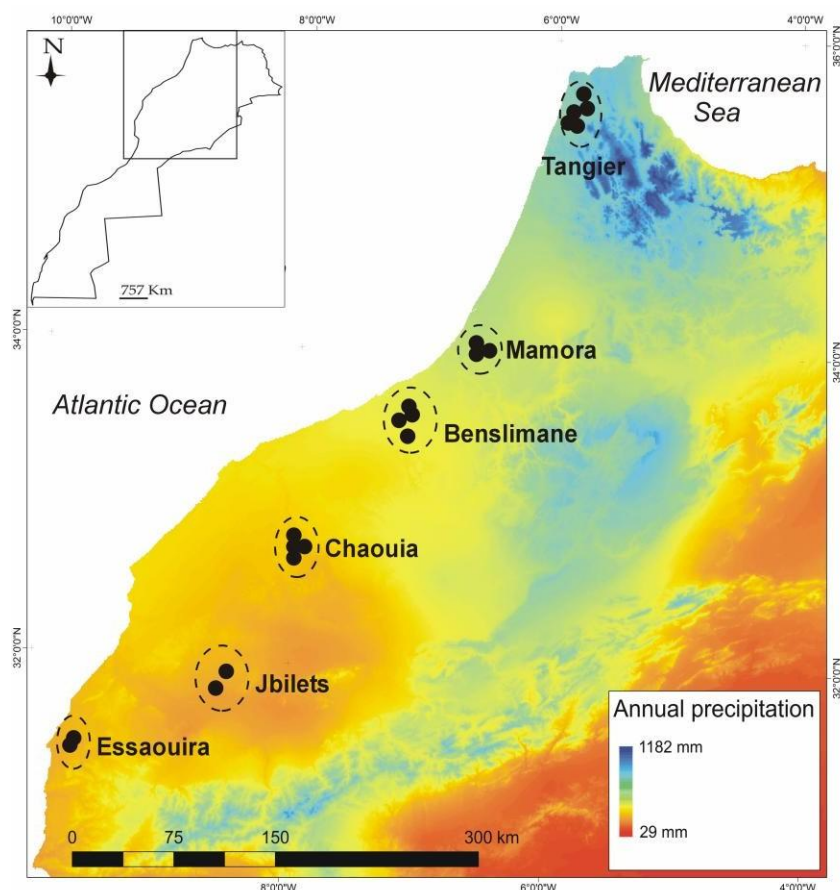
Notre approche est (a) étudier les traits végétatifs et reproducteurs sur des plantes amphibies collectées sur le terrain le long du gradient de latitude (b) étudier ces mêmes traits sur des populations de ces espèces issues de différentes latitudes mais cultivées au laboratoire sous des conditions homogènes.

Nos hypothèses sont les suivantes **(1)** les traits fonctionnels (végétatifs et reproducteurs) des espèces diffèrent le long du gradient latitudinal et climatique et **(2)** ces différences des traits résultent d'une réponse plastique aux conditions environnementales variables le long du gradient latitudinal

## MATERIEL ET METHODES

### Zones d'étude

20 mares temporaires réparties le long d'un gradient latitudinal nord-sud ( $35^{\circ}$  -  $31^{\circ}$ N; s'étendant sur environ 750 km) ont été sélectionnées dans ce travail. Ces mares appartiennent à six régions (Tanger, Mamora, Benslimane, Chaouia, Jbilets et Essaouira) réparties le long d'un gradient climatique s'aridifiant vers le sud (précipitations comprises entre 856 et 264 mm par an) (Fig.1 ; Tab 1). La durée d'inondation ainsi que les hauteurs d'eau (Tab. 1) des mares diminuent du nord (8 à 10 mois de submersion) vers le sud (1 à 2 mois). Les principales caractéristiques climatiques et hydrologiques de ces régions sont résumées dans le tableau 1; pour plus d'information voir El Madihi et al., 2017.



**Figure 1.** Localisation des 20 mares temporaires sélectionnées dans six régions pour la collecte des six espèces amphibiennes utilisées dans cette étude



**Tableau 1.** Principales caractéristiques climatiques des six régions où se localisent les 20 mares temporaires échantillonnées et les espèces sélectionnées dans chaque région.

Région	Nombre de mares sélectionnées	Altitude (m)	Bioclimat	Précipitation (mm/an)	Température moyenne annuelle (°C)	Profondeur maximale de l'eau (cm)	Espèces sélectionnées (nombre de populations)
Tanger	5	2 - 380	Humide	856	16,5	65	<i>Baldellia ranunculoides</i> (1) <i>Damasonium bourgaei</i> (3) <i>Damasonium polyspermum</i> (1) <i>Elatine brochonii</i> (1) <i>Isoetes setacea</i> (1) <i>Isoetesvelata</i> (3)
Mamora	3	112 - 181	Subhumide	530	17,5	53	<i>Elatine brochonii</i> (2)
Benslimane	4	170 - 299	Semi-aride	450	17,4	39	<i>Baldellia ranunculoides</i> (1) <i>Damasonium bourgaei</i> (2) <i>Damasonium polyspermum</i> (1) <i>Elatine brochonii</i> (1) <i>Isoetes setacea</i> (1) <i>Isoetes velata</i> (2)
Chaouia	4	222 - 233	Semi-aride	450	17,5	23	<i>Damasonium polyspermum</i> (1)
Jbilets	2	290 - 494	Aride	264	19,6	17	<i>Damasonium bourgaei</i> (1) <i>Isoetes velata</i> (2)
Essaouira	2	75 - 116	Semi-arid	340	17,3	06	<i>Damasonium bourgaei</i> (1) <i>Isoetes setacea</i> (1) <i>Isoetesvelata</i> (1)

### **Matériel végétal**

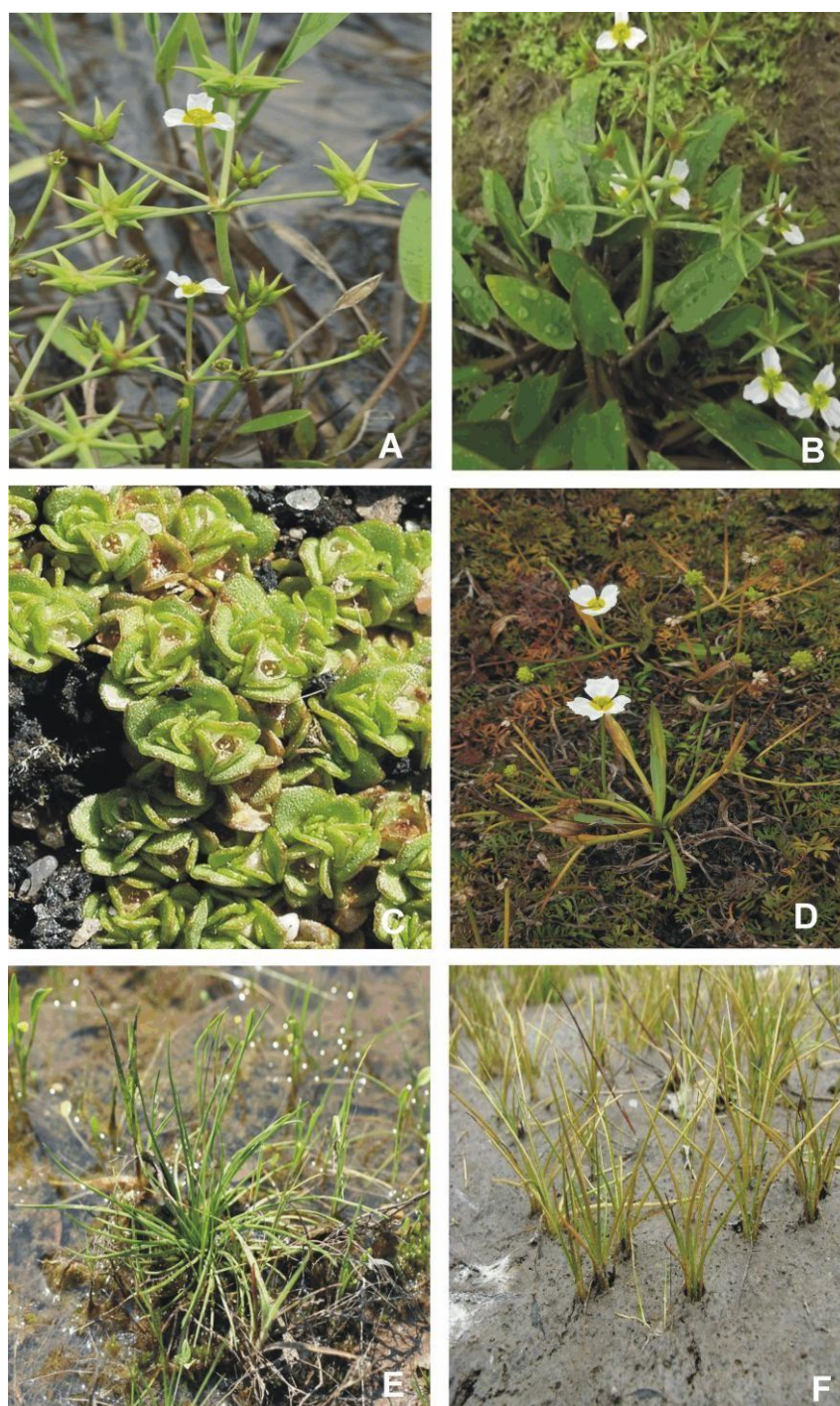
Sur les 20 mares temporaires sélectionnées dans cette étude, six espèces caractéristiques de ces milieux (*Baldellia ranunculoides*, *Damasonium bourgaei*, *Damasonium polyspermum*, *Elatine brochonii*, *Isoetesvelata* et *Isoetes setacea*) ont été choisies comme modèle biologique afin d'étudier la variation des traits fonctionnels des plantes des mares temporaires le long du gradient de latitude. Ces espèces (Fig. 2) sont des amphibies à grande valeur pour la conservation dont deux ptéridophytes vivaces de la famille des Isoetaceae (*Isoetesvelata* et *Isoetes setacea*) et quatre angiospermes annuelles des familles des Elatinaceae (*Elatine brochonii*) et des Alismataceae (*Damasonium polyspermum*, *Damasonium Bourgaei* et *Baldellia ranunculoides*) (Tab. 2). Le choix de ces espèces a été fait de façon à avoir des espèces à large répartition spatiale le long du gradient de latitude telles que *I. velata* et *D. bourgaei* (présentes dans 5 régions sur 6) et celles à répartition géographique plus restreintes telles que *Elatine brochonii*, *Damasonium polyspermum* (présentes dans 3 régions sur 6) et *Baldellia ranunculoides* (présente dans 2 régions sur 6).

### **Traits des plantes sur le terrain**

Pour chacune des 6 espèces sélectionnées dans ce travail, 10 individus entiers par population ont été récoltés sur le terrain à la fin de leur cycle de développement. Sur ces individus, trois traits végétatifs (hauteur totale, nombre de feuilles, indice de surface foliaire qui est représenté par le produit de la longueur et la largeur des feuilles) et cinq traits reproducteurs (nombre de fruits, nombre de graines/spores par fruit, nombre de graines/spores par plante, taille des graines/spores représentée par le produit de la longueur et la largeur des graines/spores et le poids de 40 graines/spores par plante) ont été mesurés.

### **Traits des plantes en culture**

Une expérimentation a été réalisée au laboratoire afin d'étudier les variations des mêmes traits entre populations des 6 espèces mais cultivées sous les mêmes conditions (de lumière, d'hydrologie, de substrat). Cette expérimentation a été réalisée en utilisant des graines/spores issues de fruits mûrs et secs des 6 espèces prélevées (10 individus /espèce/mare) à la fin de leur cycle de développement (été) dans chacune des 20 mares où elles étaient présentes le long du gradient de latitude. Le poids des graines/spores (40) a été mesuré avant le démarrage de l'expérimentation.



**Figure 2.** Photos des six espèces amphibies étudiées (A : *Damasonium bourgaei* ; B : *Damasonium polyspermum* ; C : *Elatine brochonii* ; D : *Baldellia ranunculoides* ; E : *Isoetes velata* ; F : *Isoetes setacea*)

Dans des pots (8 cm de diamètre et de 12 cm de hauteur) en plastique transparent, une couche d'ouate synthétique a été mise au fond puis couverte de 4 cm d'un sédiment (provenant de mares temporaires) préalablement stérilisé à 120°C pendant 24h afin de détruire toutes les

graines/spores qu'il contient. Dans chaque pot (afin d'augmenter les chances d'avoir au moins une germination), 3 graines/spores de la même population ont été mises à germer sous 2 cm d'eau. Pour chaque espèce, 10 répliquats par population ont été réalisés (10 répliquats X 27 populations). Les échantillons ont été déposés au hasard au laboratoire (un endroit bien éclairé et exposé aux rayons solaires) et arrosés chaque jour afin de maintenir une hauteur d'eau (2cm) stable dans les pots. Une randomisation complète des pots a été effectuée chaque semaine. Toutes les trois semaines, des mesures de traits végétatifs (hauteur, nombre de feuilles, indice de surface foliaire) ont été effectuées. A la fin de l'expérimentation (qui a duré 9 mois), le nombre de fruits a été compté sur chaque plante et des fruits/macrospores secs (4) de chaque plante/répliquat ont été récoltés et le nombre de graines/spores par fruit/sporange et par plante, la taille des graines/spores et le poids de 40 graines/spores par plante ont été mesurés.

### **Analyse de données**

Les relations entre les différents traits mesurés sur le terrain ont été étudiées à l'aide d'une matrice de corrélation. Des corrélations de Spearman ont été réalisées sur l'ensemble des six espèces regroupées pour étudier la relation entre les traits fonctionnels et la latitude des mares (20), séparément pour les plantes récoltées sur le terrain et pour les plantes cultivées au laboratoire. Les mêmes corrélations ont été effectuées pour évaluer la relation entre les traits fonctionnels des individus collectés sur le terrain et les précipitations.

Afin de visualiser la variation des traits des 6 espèces dans différentes régions, des analyses en composantes principales (ACP) ont été effectuées séparément pour les données des individus collectés sur le terrain et pour les individus cultivés au laboratoire. La relation entre les coordonnées des barycentres des populations des 6 espèces sur l'axe 1 de l'ACP et la latitude a été étudiée par des corrélations de Spearman. Pour chaque espèce, les différences de traits fonctionnels entre les régions ont été testées à l'aide d'une ANOVA.

Un indice de variabilité des traits pour chaque espèce a été calculé comme la valeur de la pente de la corrélation entre d'une part le ratio du trait mesuré sur le terrain par rapport au même trait mesuré en culture et d'autre part la latitude (transformée en logarithme). Bien que la régression linéaire ne soit pas bien adaptée à ce type d'analyse du fait du fort regroupement des variables de latitude, son utilisation dans notre cas a été faite seulement pour calculer un indice de variabilité de chaque espèce. Comme les valeurs des pentes sont très variables en ordre de grandeur entre les différents traits pour chaque espèce, elles ont été « normées » pour chaque trait en divisant la valeur du trait par la valeur maximale ce qui donne un indice du

degré de variabilité compris entre 0 et 1. Par la suite, un indice de variabilité a été calculé pour chaque espèce comme étant la médiane des valeurs des indices de variabilité des huit traits mesurés.

Le type d'investissement privilégié par chaque espèce (reproducteur ou végétatif) a été étudié par des corrélations de rangs de Spearman entre les ratios meilleur trait reproducteur (poids des graines)/meilleurs trait végétatif (hauteur des plantes) et la latitude. Le meilleur trait reproducteur (poids des graines) correspondant à celui présentant la meilleure corrélation avec les autres traits reproducteur) et le meilleur trait végétatif (hauteur des plantes) correspondant à celui présentant la meilleure corrélation avec les autres traits végétatifs.

## RESULTATS

Quelques traits mesurés sur les individus récoltés sur le terrain sont significativement corrélés entre eux (Tab. 2). Les corrélations les plus fortes sont avec le poids individuel des graines qui est négativement corrélé avec et le nombre de graines par fruit ( $p < 0,0001$ ) et avec le nombre de graines par plante ( $p < 0,0001$ ). Le poids individuel des graines est positivement corrélé à leur taille (Tab. 2).

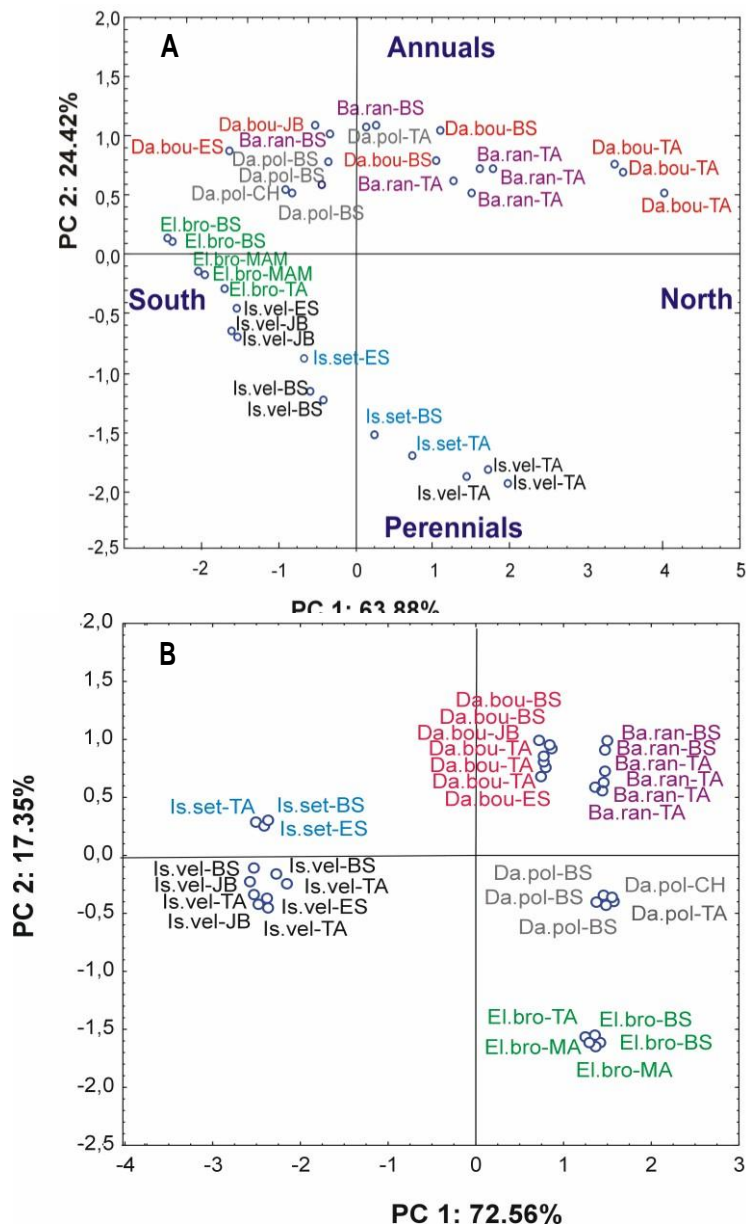
La hauteur des plantes est positivement corrélée au nombre de feuilles ( $p < 0,0001$ ), à la surface foliaire ( $p < 0,0001$ ), au nombre de fruits ( $p < 0,0001$ ), à la taille des graines ( $p < 0,0007$ ) et au poids des graines ( $p = 0,005$ ) (Tab. 2) et faiblement négativement corrélée au nombre de graines par fruit. Le nombre de feuilles est positivement corrélé à la surface foliaire, au nombre de fruits et au nombre de graines par plantes. La surface foliaire est positivement corrélée au poids des graines et au nombre de fruits mais négativement corrélée au nombre de graines par fruit. De même, le nombre des graines par fruit est négativement corrélé à leur taille (Tab. 2).

**Tableau 2.** Matrice de corrélation entre l'ensemble des traits (végétatifs et reproducteurs) mesurés sur le terrain pour les six espèces amphibiennes étudiées. En rouge les corrélations significatives ( $p < 0,05$ ).

	Hauteur	Nombre de feuilles	Surface foliaire	Poids des graines	Nombre graines/fruit	Taille graines	Nombre de fruits	Nombre graines/plante
Hauteur	1							
Nombre de feuilles	0,66	1						
Surface foliaire	0,63	0,55	1					
Poids des graines	0,31	-0,03	0,43	1				
Nombre de graines/fruit	-0,14	0,19	-0,30	-0,89	1			
Taille graines	0,51	-0,07	0,29	0,71	-0,67	1		
Nombre de fruits	0,61	0,63	0,44	-0,02	0,02	0,18	1	
Nombre de graines/plante	0,18	0,56	-0,08	-0,76	0,76	-0,53	0,52	1

### Réponse des traits fonctionnels sur le terrain

L'axe 1 (63,88% de l'inertie totale) de l'ACP des variables traits (végétatifs et de reproduction) mesurés sur les individus récoltés sur le terrain, oppose les populations des régions du nord (Tanger) à celles du sud (Benslimane, Chouia, Essaouira) (Fig. 3A). Les populations de chaque espèce sont bien séparées le long de l'axe 1 représentant le gradient de latitude en particulier pour *D. bourgaei*, et *I. velata*, qui sont présentes sur toutes ou la plupart des régions mais également pour *B. ranunculoides* présente sur 2 régions seulement. Les populations d'*E. brochonii* et *D. polyspermum* sont davantage regroupées malgré leur présence sur 3 régions. Globalement, les coordonnées des 27 populations des 6 espèces sur l'axe 1, sont significativement corrélées à la latitude ( $Rho = 0,71$ ;  $p < 0,0001$ ). L'axe 2 (24,42% de l'inertie totale) oppose les populations des angiospermes annuelles (*Baldellia ranunculoides*, *Damasonium bourgaei*, *Damasonium polyspermum*, *Elatine brochonii*) à celles des ptéridophytes pérennes (*Isoetes velata* et *Isoetes setacea*). Les 6 espèces sont sensiblement moins bien séparées sur le plan 1/2 de l'ACP (Fig. 3A) traduisant une variation des traits entre populations sur le terrain. Les traits (hauteur des plantes, nombre de feuilles, surface foliaire, nombre de fruits, nombre de graines/spores par plante, taille et poids des graines/spores) des individus de plantes prélevés sur le terrain sont positivement corrélés à la latitude et aux précipitations (Tab. 3) à l'exception du nombre de graines par fruit qui montre une corrélation négative avec la latitude et les précipitations (Tab. 3). Ces deux variables (latitude et précipitations) sont fortement corrélées entre elles ( $r^2 = 0,75$ ;  $p < 0,0001$ ). Du nord (Tanger) vers le sud (Jbilet, Essaouira), les valeurs des traits végétatifs et reproducteurs de chaque espèce diminuent sauf le nombre de graines/spores par fruit qui montre une augmentation le long du même gradient (Fig. 4). Du nord vers le sud, les plantes deviennent plus courtes, avec moins de feuilles, lesquelles sont de plus petite taille, moins de fruits par plante contenant de nombreuses graines/spores de petite taille et à faible poids, très peu de graines par plantes (Fig. 4).



**Figure 3.** ACP des traits mesurés sur des individus collectés sur le terrain (A) et sur des individus cultivés au laboratoire (B) de six espèces amphibiens (Ba.run: *Baldellia ranunculoides*; Da.bou: *Damasonium bourgaei*; Da.pol: *Damasonium polyspermum*; El.bro: *Elatine brochonii*; Is.set: *Isoetes setacea*; Is.vel: *Isoetes velata*) issues de 20 mares temporaires des six régions réparties le long du gradient latitudinal Nord-Sud (TA: Tanger, MA: Mamora, BS: Benslimane, CH: Chaouia, JB: Jbilets, ES: Essaouira).

**Tableau 3.** Corrélations de rang de Spearman (A) entre la latitude et les traits des plantes mesurés sur les individus collectés sur le terrain et sur les individus cultivés au laboratoire et (B) entre les traits mesurés sur les individus collectés sur le terrain et les moyennes des précipitations annuelles. (ns: non significatif; \*\*\* =  $p < 0,001$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \* =  $p < 0,05$ )

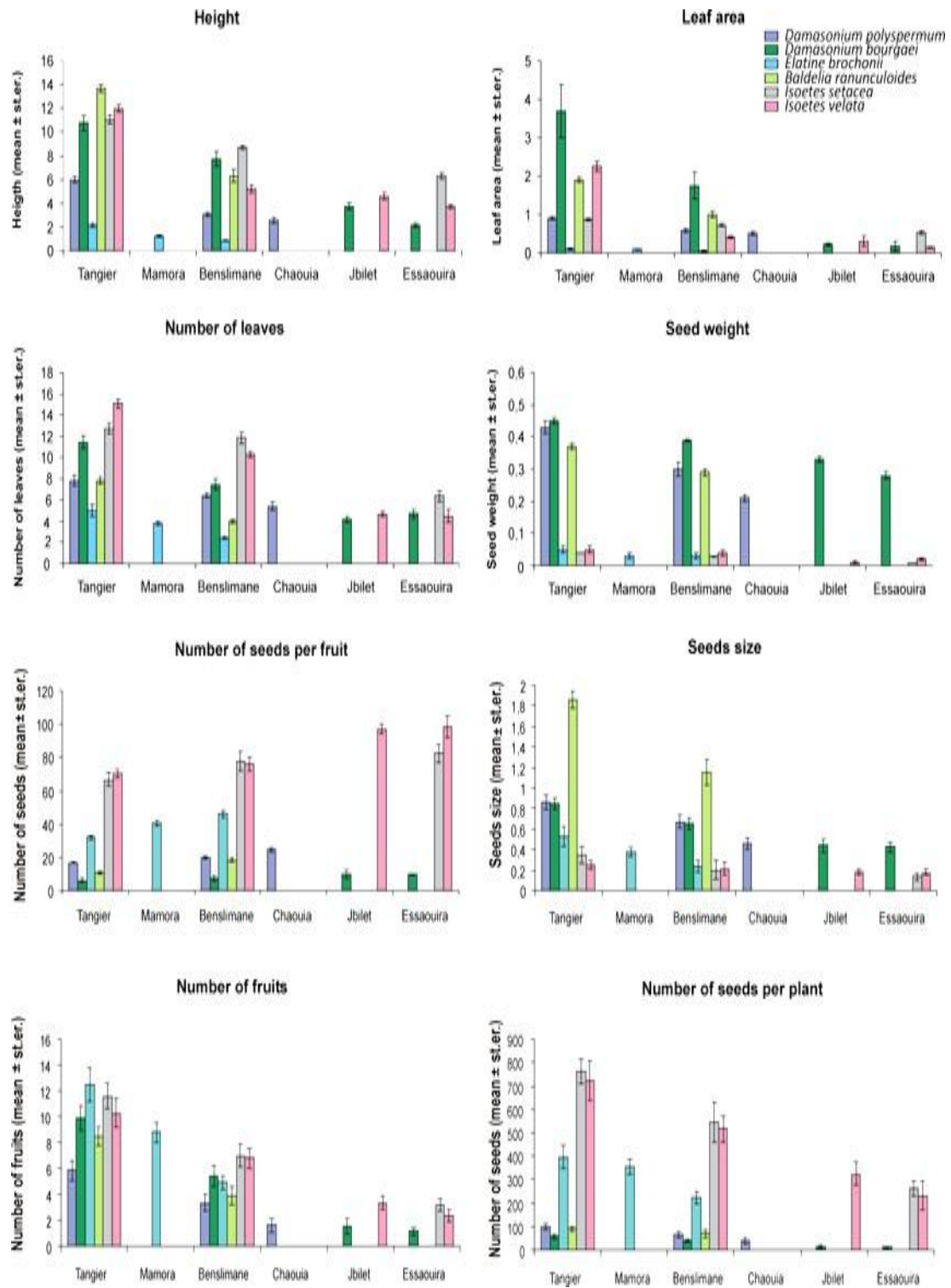
Traits	(A) Latitude				(B) Précipitation	
	Terrain		Culture		Terrain	
	<i>Rho</i>	<i>P</i>	<i>Rho</i>	<i>p</i>	<i>Rho</i>	<i>P</i>
Hauteur	0,56	**	- 0,08	ns	0,49	**
Nombre de feuilles	0,56	*	- 0,26	ns	0,47	**
Surface foliaire	0,59	***	- 0,23	ns	0,51	**
Nombre de fruits	0,83	***	-0,04	ns	0,86	***
Nombre de graines par fruit	- 0,37	*	- 0,21	ns	- 0,33	*
Nombre de graines par plante	0,30	*	-0,06	ns	0,35	*
Taille des graines	0,56	***	- 0,22	ns	0,45	**
Poids des graines	0,54	**	0,21	ns	0,37	*

Du nord vers le sud (des hautes vers les basses latitudes), toutes les espèces annuelles (*Damasonium polyspermum*, *Damasonium bourgaei*, *Baldellia ranunculoides*, *Elatine brochonii*) augmentent leur investissement dans la reproduction par rapport au développement végétatif. Inversement, le long du même gradient de latitude, les espèces vivaces (*Isoetes velata*, *Isoetes setacea*) réduisent leur investissement dans la reproduction par rapport au développement végétatif (Tab. 4).

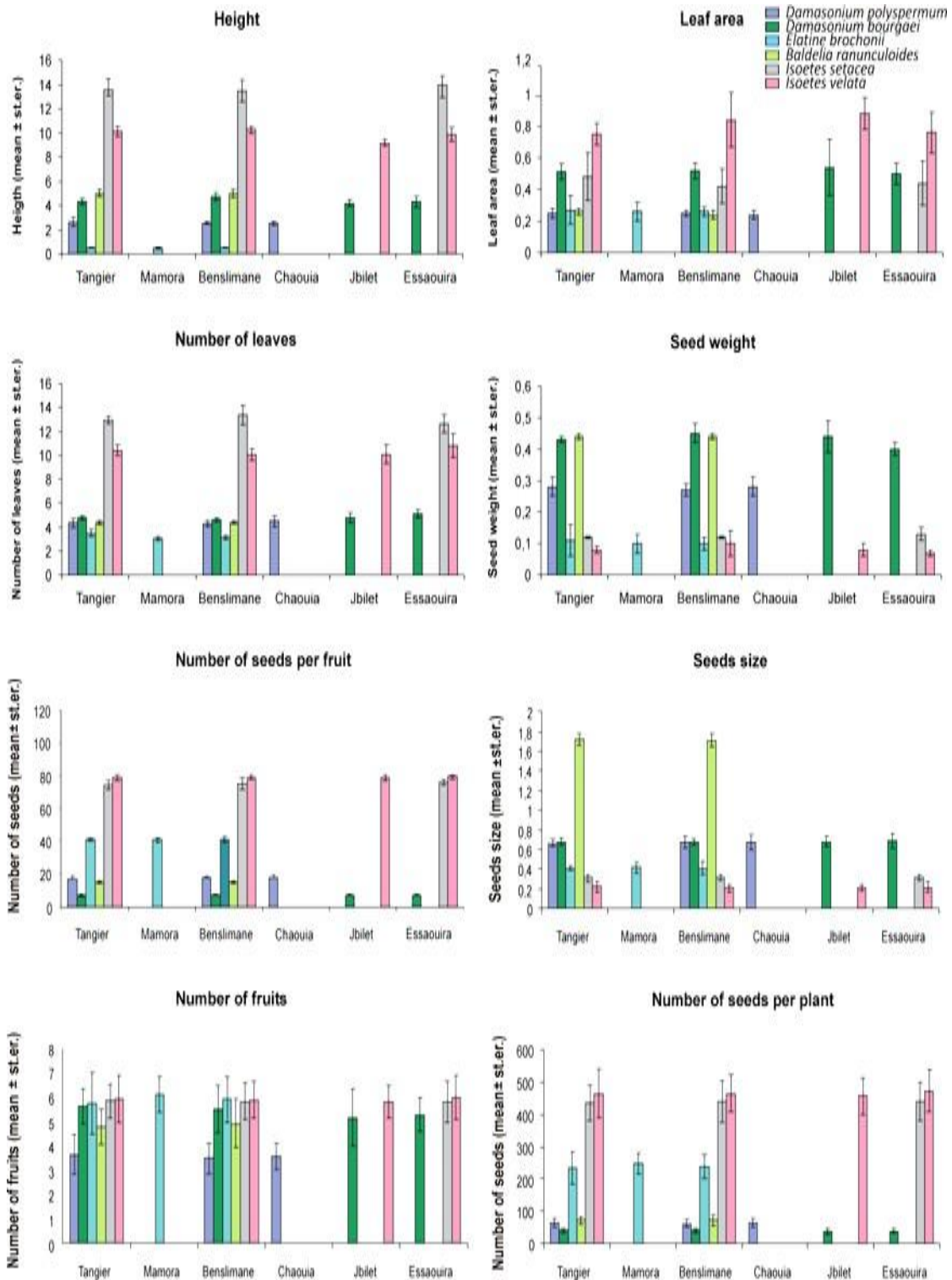
**Tableau 4.** Corrélations de rangs de Spearman entre la latitude et le ratio du nombre de graines par plante et la hauteur des individus ainsi que le poids des graines et la hauteur des individus. \*\*\*= $p < 0.001$ ; \*\*= $p < 0.01$ ; \*= $p < 0.05$

	Poids des graines/ Hauteur		Investissement
	<i>Rho</i>	<i>p</i>	
<i>Damasonium polyspermum</i>	-0,40	**	Reproducteur > Végétatif
<i>Damasonium bourgaei</i>	-0,69	***	Reproducteur > Végétatif
<i>Baldellia ranunculoides</i>	-0,41	**	Reproducteur > Végétatif
<i>Elatine brochonii</i>	-0,60	**	Reproducteur > Végétatif
<i>Isoetes setacea</i>	0,41	**	Végétatif > Reproducteur
<i>Isoetes velata</i>	0,34	*	Végétatif > Reproducteur





**Figure 4 :** Variation entre les régions (du nord : Tanger vers le sud : Essaouira) des traits mesurés sur le terrain pour les populations des six espèces étudiées.



**Figure 5.** Variation entre les régions (du nord : Tanger vers le sud : Essaouira) des traits mesurés au laboratoire sur les populations des six espèces cultivées sous les mêmes conditions.

### Réponse des traits fonctionnels des plantes cultivées au laboratoire

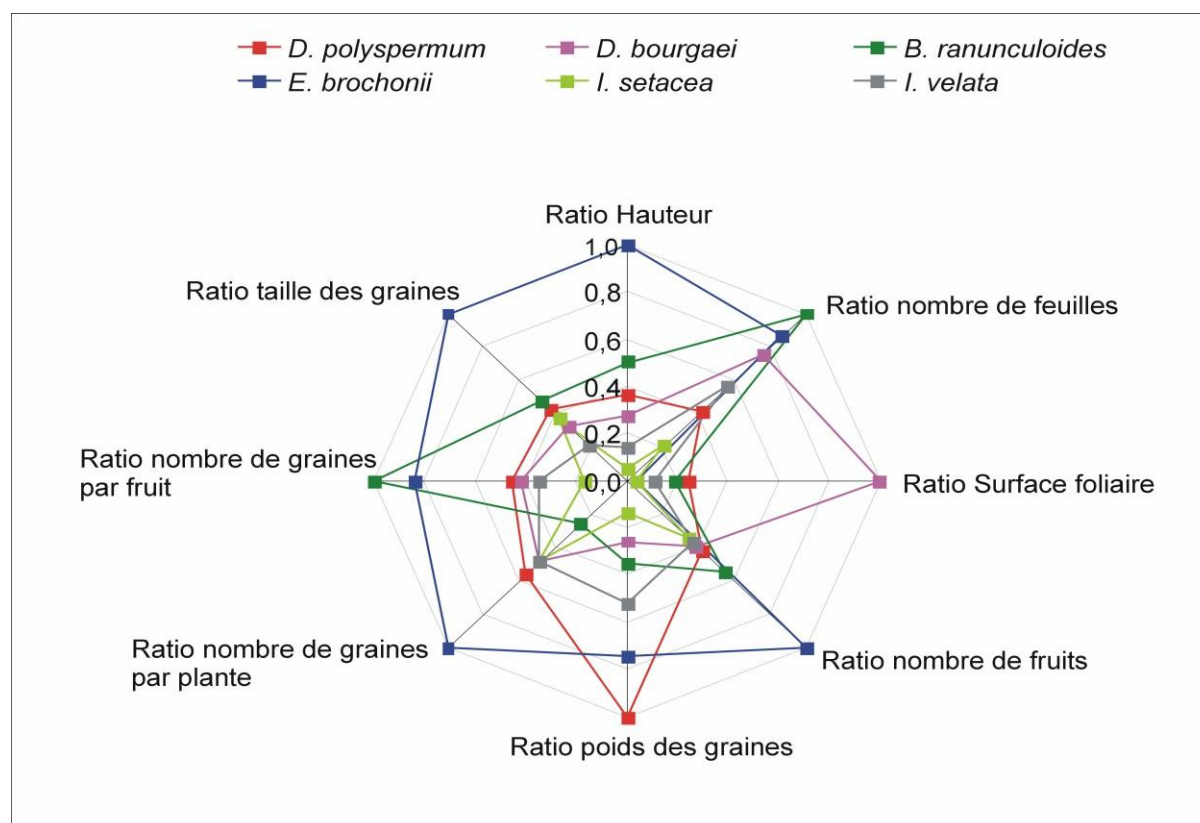
L'ACP des traits mesurés sur les individus des 6 espèces cultivées sous des conditions homogènes (de lumière, d'hydrologie, de substrat) au laboratoire montre une nette séparation entre les espèces le long de l'axe 1 (72,56% à l'inertie totale) représentant la latitude (Fig.3B). Les populations de chaque espèce (annuelles et pérennes) sont très regroupées le long du gradient de latitude (Fig. 3B) contrairement aux mêmes populations sur le terrain (Fig. 3A). Les traits de ces plantes cultivées au laboratoire ne montrent aucune corrélation significative avec la latitude (Tab. 3). Toutes les populations de chaque espèce a montré des traits fonctionnels similaires entre les régions (Fig. 5) mais différentes entre espèces.

### Variabilité des traits

Les traits des angiospermes annuelles (*D. polyspermum* ; *D. bourgaei* ; *B. ranunculoides*, *E. brochonii*) sont plus variables que ceux des ptéridophytes vivaces (*I. velata* ; *I. setacea*) (Tab. 5; Fig. 6). C'est *Elatine brochonii* qui montre le plus grand indice de variabilité suivi de *Baldellia ranunculoides*, *Damasonium polyspermum* puis *D. bourgaei* (Tab. 5 ; Fig. 6). *E. brochonii* montre la plus grande variabilité pour la hauteur des plantes, le nombre de fruits, le nombre de graines par plante et la taille des graines (Tab. 5; Fig. 6). Par ailleurs, les traits les plus variables pour *Baldellia ranunculoides* sont le nombre de feuilles et le nombre de graines par fruit (Tab. 5; Fig. 6). *Damasonium polyspermum* montre une grande variabilité pour le poids des graines/spores alors que pour *D. bourgaei* la plus grande variabilité se retrouve pour la surface foliaire (Tab. 5; Fig. 6). Les espèces vivaces *Isoetes velata* et *Isoetes setacea* montrent les plus faibles indices de variabilité pour l'ensemble des traits (Tab. 5; Fig. 6).

**Tableau 5.** Indice de variabilité des espèces étudiées pour les huit traits végétatifs et reproducteurs (cet indice de variabilité correspond à la pente pondérée des corrélations entre les ratios des traits terrain/trait expérimentation en fonction de la latitude).

	Ratio								Médiane
	Hauteur	Nombre de feuilles	Surface foliaire	Nombre de fruits	Poids des graines	Nombre de graines par plante	Nombre de graines par fruit	Taille de graines	
<i>E. brochonii</i>	<b>1,00</b>	0,86	0,04	<b>1,00</b>	0,75	<b>1,00</b>	0,84	<b>1,00</b>	<b>0,93</b>
<i>B. ranunculoides</i>	0,50	<b>1,00</b>	0,19	0,55	0,35	0,25	<b>1,00</b>	0,47	<b>0,49</b>
<i>D. polyspermum</i>	0,36	0,42	0,25	0,42	<b>1,00</b>	0,56	0,45	0,43	<b>0,42</b>
<i>D. bourgaei</i>	0,28	0,76	<b>1,00</b>	0,39	0,26	0,49	0,42	0,33	<b>0,40</b>
<i>I. velata</i>	0,14	0,56	0,11	0,37	0,52	0,49	0,34	0,22	<b>0,36</b>
<i>I. setacea</i>	0,05	0,21	0,04	0,34	0,13	0,48	0,16	0,37	<b>0,19</b>



**Figure 6.** Indice de plasticité des espèces étudiées pour les huit traits végétatifs et reproducteurs

## DISCUSSION

Les résultats de notre étude mettent en évidence une variation le long du gradient de latitude des traits végétatifs et reproducteurs chez les plantes amphibies des mares temporaires sur le terrain. Ceci est en accord avec notre première hypothèse qui stipule une variation des traits fonctionnels des espèces le long du gradient latitudinal et climatique. En effet, du Nord (plus humide) vers le Sud (plus sec), les plantes deviennent plus courtes, avec peu de feuilles qui sont de petite taille, peu de fruits et de graines par plante mais de nombreuses graines par fruit, et des graines de petites taille et légères (faible masse). Ces différences dans les traits entre les plantes du nord et celles du sud sont liées au climat (précipitations) qui devient plus aride avec la diminution de la latitude. La sécheresse climatique dans le sud (264 mm/an), entraîne des hydropériodes plus courtes qui constituent un stress pour les plantes (Bauder, 2000) limitant leur développement et leur reproduction.

Sous ces conditions climatiques de sécheresse, l'allocation des ressources se fait vers une réduction des valeurs de l'ensemble des traits végétatifs (hauteur, nombre et surface spécifique des feuilles) qui sont positivement corrélés entre eux (Tab. 2) comme trouvé dans de nombreux travaux (Falster et al., 2011; Albert et al., 2011; Kazakou et al., 2014). Cette réduction des valeurs des traits végétatifs avec l'augmentation de la sécheresse confère aux plantes des avantages liés à la facilité de transport de l'eau à travers les plantes (faible hauteur) et à la réduction des pertes d'eau par transpiration (nombre de feuilles et surface foliaire réduits). Wright et al., (2005) trouvent également que dans les régions avec une courte hydropériode, les plantes ont tendance à avoir une courte durée de vie des feuilles; ces feuilles sont plus petites et adaptées à des températures élevées et des conditions arides.

Les traits reproducteurs; assez bien corrélés aux traits végétatifs; montrent aussi la même tendance de réduction sous une sécheresse climatique excepté pour le nombre de graines par fruit. Les plantes produisent moins de fruits, moins de graines par plante, lesquelles sont de petite taille et de faible masse. Le compromis entre le nombre et la taille des graines a été souvent trouvé pour de nombreuses plantes (Jakobsson & Eriksson, 2000; Moles et al., 2004); les petites graines sont associées à une grande production, ce qui augmente les chances de leur dispersion, minimise leur prédation et limite les risques d'effondrement local de leur stock semenciers (Westoby et al., 2002). Le nombre et la taille des graines sont souvent positivement corrélés aux précipitations (Metzner et al., 2017). Une augmentation des précipitations se traduit généralement par une augmentation du nombre de semences par plante (Metzner et al., 2017). De même, la taille des graines est plus petite dans les habitats

secs que dans les habitats plus humides (Yu et al., 2007). Le poids (masse) des graines est aussi lié au nombre de graines produites (rapport : Nombre/masse de graines) (Jakobsson & Eriksson, 2000; Moles et al., 2004). Les espèces avec un compromis favorisant un grand nombre de graines au détriment de leur taille sont mieux adaptées à une variabilité spatiotemporelle élevée des conditions environnementales comme rencontrée dans les zones humides (Moles et al., 2004; Moor et al., 2017). Bien que la production globale de semences par plante diminue avec l'augmentation de la sécheresse climatique le long du gradient de latitude, les plantes dans le sud montrent une augmentation du nombre de graines par fruit, ce qui compense en partie la diminution du nombre de fruits par plante. Ce résultat, différent de la littérature (Volder et al., 1977; Harper, 1977) ; pourrait être interprété comme une réponse à la sécheresse climatique extrême dans le sud mais le mécanisme demeure incompris. La diminution à la fois du nombre de graines par plante et du poids des graines avec l'aridification du climat le long du gradient de latitude laisse s'interroger sur les chances de maintien des populations de ces espèces amphibies à moyen et à long terme puisque la masse de graines est connue pour influencer positivement la survie des plantules (Volder et al., 1977).

Par ailleurs, avec de plus fortes précipitations (856mm/an) dans le nord, les hauteurs d'eau plus élevées et les hydropériodes plus longues (8 à 10 mois) augmentent la stabilité hydrologique des mares favorisant ainsi la production et la reproduction des plantes mais augmentent également la compétition. Ainsi, les plantes investissent plus de ressources pour faire des individus plus hauts avec des feuilles nombreuses et larges ce qui leur donne un avantage compétitif (recherche de lumière pour la photosynthèse, captage du carbone...) (Westoby, 1998; Shipley et al., 2006; Garnier & Navas, 2013). La reproduction est orientée vers une production de nombreuses graines/spores par plante relativement plus grosses et lourdes ; ce compromis entre le nombre et la taille des graines est bien connu dans les milieux où les ressources sont stables, ou avec des variations prévisibles (Garnier & Navas, 2013).

Le long du gradient de latitude, l'importance de l'investissement végétatif par rapport à l'investissement reproducteur des plantes est variable entre les vivaces et les annuelles (Tab. 4). Les plantes vivaces (*Isoetes velata* et *Isoetes setacea*) favorisent leur investissement dans le développement végétatif par rapport au développement reproducteur. En effet, pour les plantes pérennes, la survie est favorisée aux dépens de la fréquence ou l'intensité de la reproduction (Aarssen et al., 2014; Aarssen, 2015). Inversement, les plantes annuelles (*Damasonium polyspermum*, *Damasonium bourgaei*, *Baldellia ranunculoides*, *Elatine brochonii*) favorisent leur investissement dans la reproduction par rapport développement

végétatif (Schlichting, 1986). Ceci leur permet de laisser un important stock de graines pérenne après la fin du cycle limitant ainsi les risques de leur extinction locale sur le long terme (Moles & Westoby, 2006 ; Aponte et al., 2010).

La différence de traits entre les populations du nord et celles du sud au sein de chaque espèce pourrait correspondre à des adaptations génétiques locales acquises par les plantes au cours du temps pour faire face à la sévérité du climat. Toutefois, cette variation des traits entre les populations des différentes régions le long du gradient de latitude ne s'exprime plus lorsqu'elles sont cultivées au laboratoire sous des conditions homogènes (de lumière, d'hydrologie, de substrat). Les espèces montrent des traits similaires entre régions (Fig. 4 ; Tab. 3). Ces résultats suggèrent que les différences trouvées sur le terrain dans les traits fonctionnels des six plantes étudiées résultent de la réponse plastique des plantes plutôt que de leur adaptation génétique aux conditions environnementales locales ; ce qui est en accord avec notre seconde hypothèse. Cette plasticité des espèces contribue à leur résilience aux fluctuations de l'environnement (dates et durée d'inondation...) et au changement climatique et facilitera le transfert éventuel des populations entre régions dans les projets de restauration d'espèces ou d'écosystèmes. L'absence d'adaptation génétique locale pourrait s'expliquer par deux hypothèses différentes : le faible isolement des populations par des transports de graines par la faune (Heinken et al., 2006) ou par un avantage donné par la plasticité par rapport à la spécialisation.

Chevin et al.,(2013) suggèrent que la plasticité est la seule réponse efficace au changement climatique rapide, étant donné que les changements génétiques se produisent trop lentement. De même, certains travaux soulignent que les populations qui font des réponses plastiques bien développées n'ont aucun besoin de faire des adaptations génétique et vice versa (Schlichting, 1986; Geber & Griffen, 2003; Pérez-Ramos et al., 2019). La capacité d'un seul génotype (une seule espèce) à générer des phénotypes alternatifs face aux changements environnementaux, ou ce qu'on appelle une plasticité phénotypique (Bradshaw, 1965 ; 2006), est un mécanisme potentiel permettant aux plantes de réagir rapidement aux changements de leur environnement (Nicotra et al., 2010; Arnold et al., 2019) comme c'est le cas de ces amphibiens des mares temporaires. Ces réponses plastiques diffèrent pour la même espèce dans différents environnements et entre différentes espèces dans le même environnement (Schou et al., 2017; Arnold et al, 2019).

Nos résultats mettent aussi en évidence des degrés de plasticité différents entre les 6 espèces étudiées en fonction de leurs traits d'histoire de vie (annuelle ou vivace) et de leur classement phylogénétique (angiosperme ou ptéridophyte). Les espèces angiospermes annuelles sont plus

plastiques que les ptéridophytes vivaces (Tab. 5; Fig. 6). En effet, les plantes annuelles sont dotées d'une grande plasticité leur permettant d'améliorer leurs phénotypes quand il y a une amélioration des conditions de croissance (Lotz et al., 1987). Les raisons de ces différences sont expliquées par les pressions de sélection dans les habitats. *Elatine brochonii* est la plus plastique des espèces étudiées. Elle montre une grande plasticité pour la hauteur, le nombre de fruits, le nombre de graines par plante et la taille des graines (Tab. 5 ; Fig. 6). Le genre *Elatine* est en effet bien connu par un niveau élevé de plasticité phénotypique (Mason, 1956; Molnár et al., 2015). En revanche, les espèces vivaces *Isoetes velata* et *Isoetes setacea* montrent un faible degré de plasticité pour l'ensemble des traits (Tab. 5). Il a été démontré que la plasticité des traits joue un rôle clé dans l'écologie évolutive des communautés et que les vivaces ne montrent pas le même degré de plasticité que les annuelles ( Utsumi & Ohgushi, 2009 ; Utsumi, 2015; Ohgushi, 2016 ; Barbour et al., 2019). Ceci laisse supposer que la plasticité dépend probablement des traits d'histoire de vie (annuelle/vivace), du degré d'évolution des plantes (phylogénétique) et de facteurs environnementaux et que les effets de la plasticité des traits au niveau de la communauté augmentent avec le temps (Reich et al., 2003; Barbour et al., 2019).



# *Discussion générale et perspectives*

*“Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s’adaptent le mieux aux changements”*

*Charles Darwin*

Le climat joue un rôle clé dans les processus écologiques et détermine la structure, le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes. Les impacts climatiques sont soit directs (par exemple la température, les précipitations et la sécheresse), soit indirects et agissent par le biais d'interactions avec des facteurs non climatiques (par exemple, les variables anthropiques ou locales du site). Dans les zones humides, les facteurs climatiques (précipitations, température ...) affectent directement ou indirectement le fonctionnement hydrologique dont la profondeur d'eau ou la date d'inondation ont une forte influence sur la dynamique des plantes. La diversité des communautés varie généralement le long des gradients latitudinaux montrant généralement un déclin de la diversité vers des latitudes plus élevées. Cependant, divers modèles ont été trouvés parmi les écosystèmes, le modèle inverse étant parfois trouvé lorsque des facteurs locaux prédominent.

Les mares temporaires sont définies comme de petites zones humides peu profondes, caractérisées par une alternance de phases sèche et humide. La durée de l'hydropériode et la profondeur des mares sont les principaux facteurs environnementaux qui contrôlent l'établissement et le développement des espèces végétales dans les mares temporaires. Ces habitats fournissent des services écosystémiques importants (approvisionnement, régulation, soutien et culturel) et abritent une grande diversité de flore et de faune incluant de nombreuses espèces menacées. Elles sont reconnues par la convention de RAMSAR sur les zones humides (Résolution Ramsar VIII.33) et les mares temporaires méditerranéennes sont répertoriées comme habitats prioritaires au titre de la Directive Habitats de l'Union européenne.

En raison de leur petite taille et de leur faible profondeur, ces habitats sont facilement détruits ou dégradés par les activités humaines, telles que l'urbanisation, l'agriculture et la pollution. De plus, le changement climatique devrait avoir un impact important sur ces petits systèmes d'eau douce (Pyke 2005; Rosset et al.2010), car la modification des modèles de précipitation et d'évapotranspiration (GIEC 2014; TCMCC 2016) augmentera la durée de la période sèche et aura donc un impact sur leur fonctionnement hydrologique. Cependant, très peu d'articles traitent l'impact du changement climatique sur les écosystèmes d'eau douce temporaires et éphémères.

Dans cette perspective, les objectifs de ce travail de thèse étaient (1) d'étudier la composition et la structure de la végétation et du stock semencier des mares temporaires du Maroc à une échelle régionale, le long d'un gradient latitudinal Nord-Sud (de Tanger à

Essaouira) reflétant un gradient climatique, (2) étudier les réponses des plantes (traits fonctionnels) le long de ce gradient et (3) d'évaluer les conséquences des changements climatiques sur la végétation des mares en supposant que le gradient latitudinal actuel peut être utilisé comme un indicateur indirect du changement climatique futur.

Afin de répondre à ces objectifs, 85 mares temporaires de la côte atlantique marocaine ont été sélectionnées depuis Tanger jusqu'à Essaouira (une distance de 750 Km). Le travail réalisé a combiné des suivis sur le terrain (de la végétation et des caractéristiques abiotiques durant deux cycles hydrologiques successifs) avec des expérimentations en conditions contrôlées (mise en germination du stock semencier et mesure des traits fonctionnels des plantes). Les analyses statistiques de l'ensemble des données acquises aussi bien sur le terrain qu'en expérimental permettent de dégager les principaux résultats suivants :

- 1- La flore des mares temporaires étudiées est très riche et variée avec 81 espèces caractéristiques dont 17 espèces rares menacées d'extinction et 10 espèces inscrites dans la liste rouge de l'IUCN (Union Mondiale pour la Conservation de la Nature) pour l'Afrique du nord. Elle reflète la richesse de la flore du Maroc et en particulier celle des mares temporaires méditerranéennes. Cette richesse de la flore placerait les mares du Maroc au premier rang au niveau méditerranéen et permettrait de les qualifier de « points chauds de biodiversité » au niveau régional.
- 2- La structure et la diversité des communautés, aussi bien dans la végétation exprimée que dans le stock semencier du sol des mares, sont principalement contrôlées à la fois par des facteurs locaux (hydrologiques et pédologiques) et des facteurs climatiques (précipitations). L'hydrologie est généralement le facteur prépondérant dans l'écologie des zones humides ; cette importance est renforcée dans le cas des mares temporaires sous climat méditerranéen par l'irrégularité du régime d'inondation en réponse aux irrégularités climatiques, par la petite taille de beaucoup d'espèces caractéristiques de ces habitats qui les rendent très vulnérables aux variations des niveaux d'eau et par le faible volume d'eau stocké qui rend le fonctionnement très instable (peu tamponné). L'effet des facteurs anthropiques est de moindre importance et se manifeste indirectement par la modification des caractéristiques locales des mares (hauteur et qualité de l'eau, pH du sol, etc) notamment par le drainage, le pompage, les apports de nutriments et dans certains cas le surcreusement (pour extraire des matériaux).

- 3- La richesse et la diversité des communautés végétales et du stock semencier du sol diminue du nord (plus humide) vers le sud (plus aride). Cette diminution est plus forte pour les espèces caractéristiques des mares et les espèces rares à grande valeur pour la conservation que pour le reste du cortège, constitué en grande partie d'espèces terrestres opportunistes ou résistantes à la submersion de courte durée. Cet appauvrissement des communautés vers le sud pourrait représenter dans l'espace le devenir de la flore des mares dans le futur avec le changement climatique. En effet, le changement climatique va conduire à des modifications majeures dans le fonctionnement hydrologique des mares et par la suite dans la composition des espèces et la valeur conservatoire des communautés végétales des mares temporaires. Les facteurs clés déterminant la diversité et la structure des communautés végétales des mares (profondeur maximale de l'eau et les dates d'inondation et d'exondation) dépendent principalement des pluies hivernales et printanières susceptibles de diminuer avec les changements climatiques attendus au Maroc (baisse des précipitations de 10-20% et hausse des températures de 5 à 7°C sous le Scénario RCP 8.5, d'ici 2100 d'après la Troisième Communication du Maroc sur les Changements Climatiques 2016). Ainsi, la situation actuelle des mares temporaires dans les régions du sud (Essaouira, Jbilets) pourrait illustrer la situation des mares dans les régions du nord après un changement climatique important, notamment la diminution de la contribution des espèces caractéristiques des mares dans les communautés. Ce changement ne sera pas simplement corrélé à la température mais implique des modifications plus complexes intégrant les températures mais aussi les précipitations. Pour ces dernières les incertitudes sont plus grandes et les modèles globaux (à l'échelle de la planète) ne sont pas toujours exacts au niveau local. Les espèces amphibies ayant une large valence de tolérance aux conditions hydrologiques (par exemple *Isoetes velata*, *Elatine brochonii*, *Oldenlandia capensis*, *Isoetes histrix*, *Corrigiola littoralis*) pourraient être utilisées comme indicateur sensible du changement climatique à grande échelle.
- 4- Les plantes caractéristiques des mares (6 espèces amphibies utilisées comme modèles biologiques : *Damasonium polyspermum*, *Damasonium bourgaei*, *Baldellia ranunculoides*, *Elatine brochonii*, *Isoetes setacea*, *Isoetes velata*) montrent une grande variation le long du gradient de latitude des traits végétatifs (hauteur, nombre de feuilles, surface foliaire) et reproducteurs (nombre de fruits, nombre de graines, taille et poids des graines). Les populations de ces plantes diminuent les valeurs de leurs traits

(végétatifs et reproducteurs) du nord vers le sud parallèlement à la diminution des précipitations. Les plantes deviennent en effet plus courtes, avec peu de feuilles qui sont de petite taille, peu de fruits et de graines par plante, et des graines de petite taille et de faible masse. Cette variation latitudinale dans les traits fonctionnels des plantes ne s'exprime plus quand les plantes sont cultivées sous des conditions homogènes (d'hydrologie, de lumière, de sol) au laboratoire. Ces résultats suggèrent que les différences trouvées dans les traits des six plantes sur le terrain, ne sont pas d'origine génétique mais correspondent à une réponse plastique aux conditions environnementales locales très variables. Cette plasticité phénotypique des espèces des mares temporaires contribue probablement à leur résilience aux fluctuations environnementales et au changement climatique ; elle faciliterait d'éventuels transferts de populations dans des projets de restauration des mares.

- 5- Les degrés de plasticité diffèrent entre les 6 espèces étudiées en fonction de leurs traits d'histoire de vie (annuelle ou vivace) et de leur classement phylogénétique (angiosperme ou ptéridophyte). Les espèces angiospermes annuelles sont plus plastiques que les ptéridophytes vivaces. En effet, les plantes annuelles sont dotées d'une grande plasticité leur permettant d'améliorer leurs phénotypes quand il y a une amélioration des conditions de croissance (Lotz et al., 1987). Les raisons de ces différences sont expliquées par les pressions de sélection dans les habitats. En revanche, les espèces vivaces (*Isoetes velata* et *Isoetes setacea*) montrent un faible degré de plasticité pour l'ensemble des traits. Il a été démontré que la plasticité des traits joue un rôle clé dans l'écologie évolutive des communautés et que les vivaces ne montrent pas le même degré de plasticité que les annuelles (Barbour et al., 2019). Ceci laisse supposer que la plasticité dépend probablement des traits d'histoire de vie (annuelle/vivace), du degré d'évolution des plantes (phylogénétique) et de facteurs environnementaux et que les effets de la plasticité des traits au niveau de la communauté augmentent avec le temps.

L'ensemble de ces résultats témoignent d'une richesse et d'une diversité des mares temporaires du Maroc dans laquelle les facteurs hydrologiques, pédologiques et climatiques sont très déterminants. Les pressions anthropiques ne semblent pas avoir, pour le moment, un impact direct fort sur la valeur biologique des mares mais se manifestent indirectement par la modification de leurs caractéristiques locales. Cependant, avec l'augmentation de la

taille de la population humaine et le développement socioéconomique du Maroc, cet impact anthropique augmentera probablement notamment sur les ressources en eau, déjà déficitaires, et dans un contexte où le déficit hydrique climatique va s'accroître avec le changement climatique. Les plantes de ces habitats semblent être à priori assez armées pour affronter les modifications de l'hydrologie et les sécheresses climatiques et ce, en développant une plasticité phénotypique leur permettant de modifier les valeurs de leurs traits fonctionnels (végétatifs et reproducteurs) en fonction des conditions environnementales locales. Cette plasticité phénotypique des espèces des mares temporaires contribue probablement à leur résilience aux fluctuations environnementales et au changement climatique. Cette résilience sera sans doute insuffisante si les pressions anthropiques et les changements climatiques sont très forts et rapides. La modification des traits est une réponse des plantes au stress hydrique mais cela peut aussi être vu comme un indicateur du stress. La diminution de la taille des graines et du nombre de graines produites par plante peut avoir des conséquences démographiques très importantes. Inversement, la priorité mise dans le maintien végétatif par rapport à la reproduction pour les *Isoetes* peut être prise comme un manque de plasticité (ce qui est probablement le cas) mais pour les vivaces survivre est le plus important au cours d'une année sèche : quelles conséquences et valeur adaptative lorsque toutes les années pour la plupart d'entre-elles deviennent sèches ?

Par conséquent, sous les conditions climatiques actuelles et futures, la mise en œuvre de stratégies de conservation effective de ces habitats est devenue prioritaire. Un monitoring régulier, un usage rationnel des multiples ressources naturelles offertes par les mares temporaires, des dialogues/négociations avec les acteurs locaux, contribueront au maintien de la valeur bioécologique et socio-économique sur le long terme de ces écosystèmes spécifiques.

En guise de perspective à notre recherche, d'autres volets méritent d'être développés dans l'avenir sur ces écosystèmes aquatiques très passionnants. Il s'agit notamment de :

- 1- Une analyse approfondie de l'impact du changement climatique sur la végétation des mares temporaires à l'aide de modélisations prenant en compte l'élévation de températures et la réduction de précipitations prévus sur le Maroc.
- 2- Étudier la composition spécifique des communautés végétales des mares temporaires le

long du gradient Ouest-Est en intégrant les mares de la région de l'Oriental mais aussi le long du gradient d'altitude en échantillonnant les mares des régions montagneuses.

- 3- Etudier la démographie / Dynamique des populations détaillées sur quelques espèces représentatives des formes de croissances et des cycles de vie
- 4- Etudier la relation entre la phylogénie et la plasticité phénotypique des espèces. En effet les résultats qui découlent de l'analyse des traits fonctionnels de 6 espèces amphibiens mettent en évidence que les ptéridophytes sont moins plastiques que les angiospermes.
- 5- Etudier les aires de répartition des différentes espèces et vérifier si ce sont celles qui sont en limite d'aire qui sont les plus exposées au risque d'extinction locale

## BIBLIOGRAPHIE GENERALE

- Ackerly D. D., Ryals R. A., Cornwell W. K., Loarie S., Veloz S., Higgason K. D., Silver W. L., Dawson T. E. 2012. Potential impacts of climate change on biodiversity and ecosystem services in the San Francisco Bay area. *California Energy Commission*. Publication number: CEC-500-2012-037
- Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sanquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E., & Lechowicz, M.J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *BioScience*, 50: 979-995.
- Aguilar-Rodriguez, S., Terrazas, T. & Lopez-Mata, L. 2006. Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along its natural range in Mexico. *Trees-Structure and Function*, 20 : 253–261.
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., Violle, C., 2011. When and how should intraspecific trait variability be considered in plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 13, 217–225.
- Alibou, J., 2002. Impacts des changements climatiques sur les ressources en eau et les zones humides du Maroc. *Rapport CERSHE-EHTP, Ministère de l'Aménagement du territoire, de l'Urbanisme, de l'Habitat et de l'Environnement, Département de l'Environnement*: 42 pp.
- Alvarez M., Deil U. 2015. Vascular plant assemblages of ephemeral wetland vegetation along the Mediterranean-temperate gradient in Chile. *Gayana Botany* 72(2): 177-191.
- Amami, B., Muller, S. D., Rhazi, L., Grillas, P., Rhazi, M. & Bouahim, S. 2010. Modern pollen-vegetation relationships within a small Mediterranean temporary pool (western Morocco). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162.
- Amiaud, B., & Touzard, B. 2004. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(1): 25-35.
- Anderson D. J, Vondracek B. 1999. Insects as indicators of land use in three eco-regions in the prairie pothole region. *Wetlands* 19:648–664.
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E. & Mcardle, B. H. 2006. Multivariate Dispersion As A Measure Of Beta Diversity. *Ecology Letters*, 9: 683-693.
- Angeler, D. G., Viedma, O., Cirujano, S., Alvarez-Cobelas, M. & Sánchez-Carrillo, S. 2008. Microinvertebrate And Plant Beta Diversity In Dry Soils Of A Semiarid Agricultural Wetland Complex. *Marine And Freshwater Research*, 59, 418-428.
- Anonyme 2016. Troisième Communication Nationale du Maroc à la Convention Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques. *Rapport du Ministère Délégué auprès du Ministre de l'Énergie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement Chargé de l'Environnement*. 285.
- Aponte, C., G. Kazakis, D. Ghosn & V. P. Papanastasis, 2010. Characteristics Of The Soil Seed Bank In Mediterranean Temporary Ponds And Its Role In Ecosystem Dynamics. *Wetlands Ecology And Management* 18(3): 243–253.
- Arnold P.A., Kruuk L.E.B., Nicotra A.B. 2019. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist* 222:1235–1241. doi: 10.1111/nph.15656.
- Aronson, J. & Shmida A. 1992. Plant species diversity along a Mediterranean-desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. *The Journal of Arid Environments*, 23, 235-247.
- Aronson, J., Kigel J. & Shmida A., 1990. Comparative plant sizes and reproductive strategies in desert and Mediterranean populations of ephemeral plants. *Israel Journal of Botany*. 39: 413-430.
- Baastrop-Spohr L., Sand-Jensen K., Veggerby Nicolajsen S., Henrik Bruun H. 2015. From soaking wet to bone dry: predicting plant community composition along a steep hydrological gradient. *Journal of Vegetation Science* 26:619–630.
- Bagella S., Caria M.C., Farris E, Filigheddu R.S. 2007. Issues related to the classification of Mediterranean temporary wet habitats according with the European Union Habitats Directive. *Fitosociologia*. 44:245–249.
- Bagella S., Caria M.C. 2012. Diversity and ecological characteristics of vascular flora in Mediterranean temporary pools. *Comptes Rendus Biologies*. 335:69–76.151
- Baker, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53, 997-1010.



- Baldwin, A. H. & al. 2001. Hydrologic change and vegetation of tidal freshwater marshes: field, greenhouse, and seed bank experiments. - *Wetlands* 21: 519-531.
- Barbault R., Chevassus-au-Louis B. 2004. Biodiversité et changements globaux. Apdf, Paris.
- Barboni D., Harrison SP, Bartlein PJ, & al. Relationships between plant traits and climate in the Mediterranean region: a pollen data analysis. *Journal of Vegetation Science*. 2004;15:635–646.
- Barbour M.A., Erlandson S., Peay K., Locke B., Jules E.S., Crutsinger G.M. 2019. Trait plasticity is more important than genetic variation in determining species richness of associated communities. *Journal of Ecology* 107:350–360. doi: 10.1111/1365-2745.13014.
- Bauder E.T. 1987. Species Assortment Along A Small scale Gradient In San Diego Vernal Pools. *Unpublished Dissertation*, University Of California, Davis. 297 P.
- Bauder E.T. 2000. Inundation effects on small-scale plant distributions in San Diego, California vernal pools. *Aquatic Ecology*. 34:43–61.
- Bauder E.T. 2005. The effects of an unpredictable precipitation regime on vernal pool hydrology. *Freshwater Biology*. 50:2129–2135.
- BELK, D. 1998. Global status and trends in ephemeral pool invertebrate conservation: implications for Californian fairy shrimp. in: C.W. Witham, E.T. Bauder, D. Belk, W.R. Ferren Jr., and R.Ornduff (Editors). *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems –Proceeding*.
- Beltrame C., Chazée L., Galewski .T, Perennou C. 2012. Les zones humides méditerranéennes : Enjeux et perspectives. *Premier rapport de l'observatoire des zones humides méditerranéennes-Rapport technique -2012*. Tour de valat, France. 128pages
- Beukema, W., De Pous, P., Donaire-Barroso, D., Boaerts, S., Garcia-Porta, J., Escoriza, D., Arribas, O.J., El Mouden, E. H. & Carranza, S. 2012. Review of the systematics, distribution, biogeography and natural history of Moroccan amphibians. *Zootaxa*, 3661, 1-60.
- Biggs J., Williams P., Whitfield P., Nicolet P., Weatherby A. 2005. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of pond conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 15:693–714.
- Black C.A, Evans D.D, White J.L., Ensminger L.E., Clark F.E. 1985. Methods of soil analysis. Part 1, physical and mineralogical properties, including statistics of measurement and sampling. *American Society of Agronomy, Inc Soil Science Society of America*. 7:eds N°9.
- Bliss S.A, Zedler P.H. 1998. The germination process in vernal pools: sensitivity to environmental conditions and effects on community structure. *Oecologia*. 113:67–73.
- Boix, D., Kneitel, J., Robson, B. J., Duchet, C., Zúñiga, L., Day, J., Gascón, S., Sala, J., Quintana, X. D. & Blaustein, L. 2016. Invertebrates of Freshwater Temporary Ponds in Mediterranean Climates. In: BATZER, D. & BOIX, D. (eds.) *Invertebrates in Freshwater Wetlands: An International Perspective on their Ecology*. Cham: *Springer International Publishing*, pp. 645, 141-189.
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., ... Vasseur, D. A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(4), 183–192.
- Bonis A., Grillas P., Van Wijck C., Lepart J. 1993. The Effect Of Salinity On The Reproduction Of Coastal Submerged Macrophytes From Experimental Communities. *Journal Of Vegetation Science* 4: 461–468.
- Bonis A., J. Lepart & P. Grillas, 1995. Seed Bank Dynamics And Coexistence Of Annual Macrophytes In A Temporary And Variable Habitat. *Oikos* 74: 81-92.
- Bonis A. 1993. Dynamique des communautés et mécanismes de coexistence des populations de macrophytes immergées en marais temporaires *Thèse de doctorat*, Montpellier 2, France. 173p.
- Borcard D., Legendre P., Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73:1045–1055.
- Botkin, D.B., Saxe, H., Araujo, M.B., Betts, R., Bradshaw, R.H.W., Cedhagen, T. & al. 2007. Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *Bioscience*, 57, 227–236. 152
- Bouahim, S., Rhazi, L., Ernoul, L., Mathevet, R., Amami, B., Er-Riyahi, S., Grillas, P., 2015. Combining vulnerability analysis and perceptions of ecosystem services in sensitive landscapes: a case from western Moroccan temporary wetlands. *J. Nat. Conserv.* 27, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.05.003>.
- Bouahim S., Rhazi L., Amami B., Sahib N., Rhazi M., Waterkeyn A., Zouahri A., Mesleard F., Muller S.D., Grillas P. 2010. Impact of grazing impact on the species richness of plant communities

- inMediterranean temporary ponds (western Morocco). *Comptes Rendus Biologies*. 333:670–679.
- Bouahim S., Rhazi L., Amami B., Waterkeyn A., Rhazi M., Saber E.R., Zouahri A., Van Den Broeck M.,Muller, S.D., Brendonck L., & Grillas, P. 2014. Unravelling the impact of anthropogenic pressure on plant communities in Mediterranean temporary ponds. *Marine Freshwater Research*.65,918–929.
- Bouahim S. 2010. Usage et conservation des mares temporaires méditerranéennes : cas des mares temporaires de la région de Benslimane (Maroc occidental). *Thèse de Doctorat* de l'Université Hassan II, Casablanca et de l'Université Montpellier II, 149p.
- Bouahim, S., Rhazi, L., Amami, B., Sahib, N., Rhazi, M., Waterkeyn, A., ... Grillas, P. 2010. Impact of grazing on the species richness of plant communities in Mediterranean temporary pools (western Morocco). *Comptes Rendus Biologies*, 333, 670–679.
- Boutin C., Lesne L., Thiéry A. 1982. Ecologie et typologie de quelques mares temporaires à Isoetes d'une région aride du Maroc occidental. *Ecologia Mediterranea* 8: 31–56.
- Bradshaw A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*13: 115–155.
- Bradshaw A.D. 2006. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist* 170:644–648.
- Braun-Blanquet J. 1932. Plant sociology, the study of plant community ((translation by H.S. Conard &G.D. Fuller)). *New York: McGraw Hill Book*.
- Braun-Blanquet J. 1936. Un joyau floristique et phytosociologique, l'isoetion mediterraneen. *bulletin société sciences natureles*. Nîmes, SIGMA. 42:1–23.
- Braun-Blanquet, J. 1932. Plant Socoilogy. *Mcgraw-Hill Book Company*, Inc; New York; London. 439p.
- Brendonck L., Jocqué M., Tuytens K., Timms B.V., Vanschoenwinkel B. 2014. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. *Oikos*124(6):741–749.
- Brendonck, L., Jocqué, M., Tuytens, K., Timms, B. V., & Vanschoenwinkel, B. 2015. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. *Oikos*, 124(6), 741-749.
- Brendonck, L., Rogers, D. C., Olesen, J., Weeks, S. & Hoeh, W. R. 2008. Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 167-176.
- Brock M.A., Nielsen D.L., Shiel R.J., Green J.D., Langley J.D. 2003. Drought And Aquatic Community Resilience: The Role Of Eggs And Seeds In Sediments Of Temporary Wetlands. *Freshwater Biology* 48:1207–1218.
- Brock, M. A. & K. H. Rogers, 1998. The Regeneration Potential Of The Seed Bank Of An Ephemeral Floodplain In South Africa. *Aquatic Botany*. **61**:123-135.
- Brock, M. A. 2011. Persistence of seed banks in Australian temporary wetlands. *Freshwater Biology*,56(7), 1312–1327.
- Brook M.A.&Britton D.L., 1995. The role of seed bank in revegetation of Australian temporary wetlands. In: *The restoration of temperate wetlands*. Eds B. Wheeler, S. Shaw, W. Fojt & A.Robertson., John Wiley: 183-188.
- Brooks R.T., Miller S.D., Newsted J. 2002. The Impact Of Urbanization On Water And Sediment Chemistry Of Ephemeral Forest Pools. *Journal Of Freshwater Ecology* 17: 485–488.
- Brooks R.T. 2009. Potential impacts of global climate change on the hydrology and ecology of ephemeral freshwater systems of the forests of the northeastern United States. *Climate Change* 95.doi:10.1007/s10584-008-9531-9.
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, M.A.,USA.
- Buckley H.L., Miller T.E., Ellison A.M., Gotelli N.J. 2003. Reverse latitudinal trends in species richness of pitcher-plant food webs. *Ecology Letters*. 6:825–829.
- Bykova, O., Chuine, I., Morin, X. And Higgins, S.I. 2012 Temperature Dependence Of The Reproduction Niche And Its Relevance For Plant Species Distributions. *Journal Of Biogeography* 39, 2191–2200.153
- Calhoun, A. J., DeMaynadier, P. G. 2007. Science and conservation of vernal pools in north eastern North America: ecology and conservation of seasonal wetlands in northeastern North America.*CRC Press*. 363 p.

- Calhoun A.J., Mushet D.M., Bell K.B., Boix D., Fitzsimons J.A., Isselin-Nondedeu F. 2016. Temporary wetlands: Challenges And Solutions To Conserving A 'Disappearing' Ecosystem. *Biological Conservation* [Ttp://Dx.Doi.Org/10.1016/J.Biocon.2016.11.024](http://Dx.Doi.Org/10.1016/J.Biocon.2016.11.024).
- Carta A., 2016. Seed Regeneration In Mediterranean Temporary Ponds: Germination Ecophysiology And Vegetation Processes, *Hydrobiologia*, DOI 10.1007/S10750-016-2808-5.
- Casanova M.T., Brock M.A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology*. 147:237–250.
- Caswell, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: Demographic effects and evolutionary consequences. *American Zoologist*. 23:35-46
- Catford, J.A. & Jansson, R. 2014. Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist*, 204, 19-36.
- Changhao J., Belinda C., Charles T. 2009. Climate change impacts on wetlands in Victoria and implications for research and policy. Heidelberg, Vic.: Arthur Rylah Institute for Environmental Research, *Department of Sustainability and Environment*. p. 25–32.
- Chapin F.S. III, Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. & Diaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242
- Chase, J. M., Kraft, N. J., Smith, K. G., Vellend, M. & Inouye, B. D. 2011. Using Null Models To Disentangle Variation In Community Dissimilarity From Variation In A-Diversity. *Ecosphere*, 2.
- Chave, J. 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 16, 4–16.
- Chesson P., Gebauer R.L., Schwinning S., Huntly N., Weigand K., Ernest M.S.K., Sher A., Novoplansky A., Weltzin J.F. 2004. Resource Pulses, Species Interactions And Diversity Maintenance In Arid And Semiarid Environments. *Oecologia* 2, 236–253.
- Chesson P. 2000a. General Theory Of Competitive Coexistence In Spatially-Varying Environments. *Theoretical Population Biology* 58:211–237.
- Chesson P. 2000b. Mechanisms And Maintenance Of Species Diversity. *Annual Review Of Ecology And Systematics* 31:342–366.
- Chesson P.L., Huntly N. 1997. The Roles Of Harsh And Fluctuating Conditions In The Dynamics Of Ecological Communities. *The American Naturalist* 150:519–553.
- Chevassut G., Quézel P. 1956. Contribution à l'étude des groupements végétaux des mares transitoires à *Isoetes velata* et des dépressions humides à *Isoetes histrix* en Afrique du nord. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord*. 47:59–73
- Childs, D.Z., Metcalf, C.J.E., & Rees, M. 2010. Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 3055-3064.
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D., Díaz S. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18:911–920.
- Clarke A., Lidgard S. 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. *Journal of Animal Ecology*. 69:799–814.
- Clausen, J., Keck, D. D., Hiesey, W. M. 1940. Experimental studies on the nature of plant species. 1. The effect of varied environments on western North American plants. *Carnegie Institution of Washington publication* 520.
- Clauss, M. J., & Venable, D. L. 2000. Seed Germination In Desert annuals: An Empirical Test Of Adaptive Bet Hedging. *American naturalist*, 155, 168–186.
- Coates D. 2010. - International frameworks and programmes on biodiversity and development relevant to Mediterranean Wetlands. *Communication to the 3rd Partners Workshop of the Mediterranean Wetlands Observatory*, Tour du Valat, Arles, France, 7-10 February 2010.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12: 119–129. 154
- Collinge S.K., Wise C.A., Weaver B. 2003. Germination, early growth, and flowering of a vernal pool annual in response to soil moisture and salinity. *Madroño*. 50:83–93.

- Cook, C. D. K. 1968. Phenotypic plasticity with particular reference to three amphibious plant species. In *Modern Methods in Plant Taxonomy*, ed. V. Heywood, pp. 97-111. London: Academic Press. 312 pp.
- Coomes D.A., Grubb P.J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution* 18:283–291. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00072-7.
- Cornwell, W. K. & D. D. Ackerly, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79(1): 109–126.
- Colmer, T.D. & Voesenek, L.A.C.J. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 36, 665.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Naeem S., Limburg K., Paruel J., O'Neill R.V., Raskin R., Sutton P., Ven den Belt M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Croel, R. C., & Kneitel, J. M. 2011. Ecosystem-level effects of bioturbation by the tadpole shrimp *Lepidurus packardii* in temporary pond mesocosms. *Hydrobiologia*, 665(1), 169-181.
- Crosslé K., Brock M.A. 2002. How Do Water Regime And Clipping Influence Plant Establishment From Seed Banks And Subsequent Reproduction? *Aquatic Botany* 74 : 43–56.
- Cucherousset, J., 2006. Rôle fonctionnel des milieux temporairement inondés pour l'ichtyofaune dans un écosystème sous contraintes anthropiques: approches communautaire, populationnelle et individuelle. *Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes*.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137:27–49.
- Currie, D. J., A. P. Francis, & J. T. Kerr. 1999. Some general propositions about the study of spatial patterns of species richness. *Ecoscience* 6:392–399.
- Darwin, C.R. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London, UK.
- Daws, M.I., Crabtree, L.M., Dalling, J.W., Mullins, C.E., & Burslem, D.F.R.P. 2008. Germination responses to water potential in neotropical pioneers suggest large-seeded species take more risks. *Annals of Botany*, 102, 945-951.
- De Bélair G. 2005. Dynamique de la végétation de mares temporaires en Afrique du Nord (Numidie orientale. N.E. Algérie). *Ecologia Mediterranea*. 31:83–100.
- De Frenne P., Graae B. J., Rodríguez-Sánchez F., Kolb A., Chabrierie O., Decocq G., De Kort H., De Schrijver A., Diekmann M., Eriksson O., Gruwez R., Hermy M., Lenoir J., Plue J., Coomes D.A., Verheyen K. 2013. Latitudinal Gradients As Natural Laboratories To Infer Species' Responses To Temperature. *the Journal of Ecology* 101(3):784–795.
- Declerck S., De Bie T., Ercken D., Hampel H., Schrijvers S., Van Wichelen J., Gillard V., Mandiki R., Losson B., Bauwens D., & al. 2006. Ecological characteristics of small farmland ponds: associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biological Conservation*. 131:523–532.
- Deil U. 2005. A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands a global perspective. *Phytocoenologia* 35: 533–705.
- Deil U. 2005. A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands – a global perspective. *Phytocoenologia*. 35:533–706.
- DeMaynadier, P., & Hunter, M. J. 1997. The role of keystone ecosystems in landscapes. *Ecosystem Management*, 68-76.
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., ... Palkovacs, E. P. 2018. The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 57–64.
- Devictor, V., Moret, J. & Machon, N. 2007. Impact Of Ploughing On Soil Seed Bank Dynamics In Temporary Pools. *Plant Ecology*, 192, 45-53. 155
- Diaz, Cabido, & Casanoves, 1998. Plant Functional Traits and Environmental Filters at a Regional Scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Diemer, M. 1998. Leaf lifespans of high-elevation, aseasonal Andean shrub species in relation to leaf traits and leaf habit. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7, 457–465.
- Doğa Derneği (*Birdlife International*) . 2010. Hotspot de la biodiversité du bassin méditerranéen. 1-20.

- Döll P., Zhang J. 2010. Impact of climate change on freshwater ecosystems: a global-scale analysis of ecologically relevant river flow alterations. *Hydrology and Earth System Sciences*.14:783–799.
- Douglas A. Deberry And James E. Perry 2000, Wetland Seed Banks Research In Natural And Created Wetlands, Wetlands Program , Technical Report.
- Dubrovský, M., Hayes, M., Duce, P., Trnka, M., Svoboda, M., Zara, P., 2014. Multi-GCM projections of future drought and climate variability indicators for the Mediterranean region. *Regional Environmental Change*14 (5), 1907–1919.
- Dynesius, M. & Jansson, R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species\_ geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* . USA, 97, 9115–9120.
- El Falah O., El Mifdali H. 2016. Effet des pressions anthropiques et du climat sur la richesse et la densité du stock semencier des zones humides temporaires. *Mémoire de projet tutoré*, Université Mohammed V, Faculté de Sciences, Rabat, 32 p.
- El Madihi, M., Rhazi, L., Van den Broeck, M., Rhazi, M., Waterkeyn, A., Saber, E. R., ... Muller, S. D. 2017. Plant community patterns in Moroccan temporary ponds along latitudinal and anthropogenic disturbance gradients. *Plant Ecology & Diversity*, 10(2-3), 197-215. <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1346716>.
- ElKhati N. 1995. Biotypologie et biogéographie des Charophycées au Maroc .*Thèse de doctorat d'état*, Université Cadi Ayyad, Marrakech 155. Maroc.
- Enriquez, S., Duarte, C.M., Sandjensen, K. & Nielsen, S.L. 1996. Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia*, 108, 197–206.
- Eriksson, O., Friis, E.M. & Lofgren, P. 2000. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the early cretaceous to the late tertiary. *American Naturalist*, 156: 47–58.
- Erwin, K. L., 2009. Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management*17: 71–84.
- Ewald N., Hartley S., Stewart A. 2013. Climate change and trophic interactions in model temporary pond systems: the effects of high temperature on predation rate depend on prey size and density. *Freshwater Biology*. 58:2481–2493.
- Ewald N., Nicolet P., Oertli B., Della Bella V., Rhazi L., Reymond A-S, Minissieux E., Saber E., Rhazi M., Biggs J., & al. 2010. A preliminary assessment of important areas for ponds (IAPs) in the Mediterranean and Alpine Arc. *EPCN Technical Report* 46. Available online at [www.europeanponds.org](http://www.europeanponds.org)
- Faist A.M., Ferrenberg S., Collinge S.K. 2013. Banking on the past: seed banks as a reservoir for rare and native species in restored vernal pools. *Aob Plants* 5: plt043; doi:10.1093/aobpla/plt043
- Falster, D.S. & Westoby, M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 337–343.
- Falster, D.S., Brännström, Å., Dieckmann, U. & Westoby, M. 2011. Influence of four major plant traits on average height, leaf-area cover, net primary productivity, and biomass density in single species forests: a theoretical investigation. *Journal of Ecology*, 99, 148–164.
- Feast P., Robest H. A. 1973. Note On The Estimation Of Viable Weed Seeds In Soils Samples. *Weed Research*, 13, 1:110-113.
- Fennane M., Ibn Tattou M., El Oualidi J. 2014. Flore pratique du Maroc. Vol. 3. *Série Botanique* 40, Rabat: Travaux de l'Institut Scientifique.
- Fennane M., Ibn Tattou M., Mathez J., Ouyahya A., El Oualidi J. 1999. Flore pratique du Maroc. Manuel de détermination des plantes vasculaires. Vol. 1. Rabat: Travaux de l'Institut Scientifique, *Série Botanique* N°36.
- Fennane M., Ibn Tattou M., Ouyahya A., El Oualidi J. 2007. Flore pratique du Maroc. Rabat: Travaux de l'Institut Scientifique. *Série Botanique* N°38.156
- Fennane M., Ibn Tattou M. 1998. Catalogue des plantes endémiques, rares ou menacées du Maroc. *Bocconeia*. 8:1–243.
- Fenner M., Thompson K. 2005. The ecology of seeds. New York: Cambridge University Press.
- Ferchichi-Ben Jamaa H., Muller S.D., Daoud-Bouattour A., Ghrabi- Gammar Z., Rhazi L., Soulié-Märsche I., Ouali M., Ben Saad- Limam S. 2010. Structures de végétation et conservation des zones humides temporaires méditerranéennes: la région des Mogods (Tunisie septentrionale). *Comptes Rendus Biologies*. 333:265–279.

- Field, C. & Mooney, H.A. 1986. The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. *On the economy of plant form and function* (ed. by T.J. Givnish), pp. 25–55. Cambridge University Press, Cambridge.
- Finlayson, C.M., Davidson, N.C., Spiers, A.G. & Stevenson, N.J. 1999. Global wetland inventory :current status and future priorities. *Marine Freshwater Resources*. 50, 717-727.
- Fischer, A.G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14, 64–81.
- Foster S.A., Janson C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773–80.
- Fu, H., Zhong, J., Yuan, G., Guo, C., Lou, Q., Zhang, W., Xu, J., Ni, L., Xie, P., Cao, T., 2015. Predicting changes in macrophyte community structure from functional traits in a freshwater lake: a test of maximum entropy model. *PlosOne* 10, e0131630.
- Fukami, T. & Wardle, D.A. 2005. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proc. R. Soc. B. (Lond.)*, 272, 2105–2115.
- Garbey C., Thiébaud G., Muller S. 2004. Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environmental variables. *Plant Ecology* 173:125–137 DOI 10.1023/B:VEGE.0000026336.44576.ff.
- Garcia N., Cuttelod A., Abdul Malak D. 2010. The status and distribution of freshwater biodiversity in Northern Africa. *Cambridge, UK, and Malaga, Spain: IUCN, Gland, Switzerland*. p. 141.
- García-Baquero, G., Silvertown, J., Gowing, D. J., & Valle, C. J. 2015. Dissecting The Hydrological Niche: Soil Moisture, Space and Lifespan. *Journal Of Vegetation Science*, 27, 219–226.
- García-Muñoz E., Guerrero F Parra G. 2009. Effects of copper sulfate on growth, development, and escape behavior in epidelea calamita embryos and larvae. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 56:557–565.
- Garnier, E. & Navas, M.-L. 2013. Diversité fonctionnelle des plantes. Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes. *De Boeck, Bruxelles* (ISBN 978-2-8041-7562-7), 353 p.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- Gasith A., Resh V.H. 1999. Streams In Mediterranean Climate Regions: Abiotic Influences And Biotic Responses To Predictable Seasonal Events. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 30:51–81.
- Gaston K.J. 1996a. Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference. *Blackwell Scientific Oxford*.
- Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. *Blackwell Scientific, Oxford*.
- Geber, M.A. & Griffen, L.R. 2003. Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences*, 164 (3 Suppl.), S21-S42.
- Gerhardt F., Collinge S.K. 2003. Exotic plant invasions of vernal pools in the Central Valley of California, USA. *Journal of Biogeography*. 30:1043–1052.
- Gibbs J.P. 1993. Importance of small wetlands for the persistence of local populations of wetland associated animals. *Wetlands* 13: 25–31.
- GIEC. 2014. Cinquième Rapport du GIEC sur les changements climatiques et leurs évolutions futures. *Partie 2: « Impact, adaptation et vulnérabilité »*, Nations-Unies, Available online at: [http://www.ipcc.ch/home\\_languages\\_main\\_french.shtml](http://www.ipcc.ch/home_languages_main_french.shtml)
- Gilman, S.E., Urban, M.C., Tewksbury, J., Gilchrist, G.W. & Holt, R.D. 2010. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 325–331.
- Ginzo, H. D., Lovell, P. H. 1973. Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus repens* L. I. Response to nitrogen. *Annual botany*. 37:753-64157
- Goldberg, D.E. & Landa, K. 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology* 79: 1013-1030.
- Graham, C.H., Moritz, C. & Williams, S.E. 2006. Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103, 632– 636.
- Griffiths, R. A. 1997. Temporary ponds as amphibian habitats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 7, 119-126.

- Grillas P. & G. Battedou, 1998. Effects Of Flooding Date On Biomass,Species Composition And SeedProduction In Submerged Macrophyte Beds In Temporary Marshes In The Camargue (S.France) *In Wetlands For The Future*, A. J. McCombs And J. A. Davis (Eds.). *Gleneagles Publishing*, Adelaide, Australia, Pp. 207-218.
- Grillas P., Battedou G. 1998. Effects of the date of flooding on the biomass, species composition andseed production of submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S.France). Proceedings of the Intecol Conference,perth, September 1996. In: *Wetlands for theFuture* (McComb A.J., Davis J.A., editors). *Intecol's V International Wetland Conference*.Adelaide: Gleneagles Press; p. 207–218.
- Grillas P., Gauthier P., Yavercovski N., Perennou C. 2004. Mediterranean temporary pools: (1) *issues relating to conservation, functioning and management*. Arles: Tour du Valat, Le Sambuc.
- Grillas P., Waterkeyn A., Brendonck L., Rhazi L. 2010. Basses Temporals Mediterrànies Arreu Del Món.In: Fraga P., Estaún I., Cardona E. (Eds) Basses Temporals Mediterrànies. LIFE BASSES: GestióI Conservació A Menorca. *Consell Insular De Menorca*, Maó, Pp 23–40.
- Grillas P., Gauthier P., Yavercovski N.&Perennou C. 2004. Les mares temporaires méditerranéennes :Fiches espèces, *Volume 2, Éditeur Station biologique de la Tour du Valat*, 127 pages.
- Grillas P., P. Garcia-Murillo, O. Geertz-Hansen, N. Marba, C. Montes, C. M. Duarte, L. Tan Ham & A.Grossmann, 1993. Submergmed Macrophyte Seed Bank In A Mediterranean Temporary Marsh:Abundance And Relationship With Established Vegetation. *Oecologia***94**: 1-6.
- Grillas, P., Gauthier, P., Yavercovski, N., Perennou, C. 2004. Les mares temporaires méditerranéennes.*Tour du Valat*, 1. 120 p.
- Grillas, P., Gauthier, P., Yavercovski, N., & Perennou, C. 2004. Mediterranean temporary pools:*Volume 1. Issues relating to conservator, functioning and management* (pp. 118). Arles, France:Tour du Valat.
- Grillas, P.; Wijck, C. ; Boy, V. 1992. Transferring Sediment Containing Intact Seed Banks: A MethodFor Studying Plant Community Ecology. *Hydrobiologia*, 1992, Vol.228(1), Pp.29-36
- Grime J.P., Crick J.C., Rincon J.E. 1986. The ecological significance of plasticity. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 40:5–29.
- Grime J.P., Jeffrey D.W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight *the Journal of Ecology*. 53:621–42.
- Grime J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. England: John Wiley& Sons.
- Grime, J.P. Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. *Unwin-Hyman*, London.
- Guerin, G.R., Wen, H., Lowe, A.J. 2012. Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters***8**: 882-886.
- Hansen, J., Ruedy, R., Sato, M. & Lo, K. 2010. Global Surface Temperature Change. *Reviews Of Geophysics*, 48, RG4004, Doi:10.1029/2010RG000345.
- Harper J.L. 1977. Population Biology Of Plants. *Academic Press*: New York.
- Harper, J. L., P. H. Lovell, And K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics***1** : 327- 356.
- Harrison, R. D. 2000. Repercussions Of El Nino: Drought Causes extinction And The Breakdown Of Mutualism In Borneo. *Proceedings Of The Royal Society B*, 267, 911–915.
- Hartley, S. 1998. A positive relationship between local abundance and regional occupancy is almost inevitable (but not all positive relationships are the same). *Journal of Animal Ecology*, 67, 992–994.
- Haukos D.A. And L.M. Smith. 1993. Seed-Bank Richness Of Playas In Relation To Disturbance. Pages562-568 In M.C. Landin (Editor). *Proceedings Of The 13th Annual Meeting Of The Society Of Wetland Scientists*, New Orleans, Louisiana.158
- Haukos, D. A., & Smith, L. M. 1993. Seed-bank composition and predictive ability of field vegetation in playa lakes. *Wetlands*, 13(1), 32-40.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Jaramillo, C.A. & Soeller, S.A. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of new World birds. *Journal of Biogeography*. 33,770–780.

- He J.S., Fang J.Y., Wang Z.H., Guo D.L., Flynn D.F.B., Geng Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*. 2006. 149:115–122.
- Heinken, T., Schmidt, M., von Oheimb, G., Kriebitzsch, W. U., Ellenberg, H. 2006. Soil seed banks near rubbing trees indicate dispersal of plant species into forests by wild boar. *Basic and Applied Ecology* 7: 31–44.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965–1978.
- Hillebrand H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist*. 163:192–211.
- Hof C., Brändle M., Brandl R. 2008. Latitudinal variation of diversity in European freshwater animals is not concordant across habitat types. *Global Ecology and Biogeography*. 17:539–546.
- Hof, C., Brändle, M. & Brandl, R. 2006. Lentic odonates have larger and more northern ranges than lotic species. *Journal of Biogeography*, 33, 63–70.
- Holland C., Honea J., Gwin S., Kentula M. 1995. Wetland degradation and loss in the rapidly urbanizing area of Portland, Oregon. *Wetlands*. 15:336–345.
- Hoofman, D. A., Edwards, B., & Bullock, J. M. 2016. Reductions in Connectivity And Habitat Quality Drive Local Extinctions In A Plant Diversity Hotspot. *Ecography*, 39, 583–592.
- Hovenden M.J., Vander Schoor J.K. 2004. Nature versus nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *New Phytologist* 161: 585–594.
- Hovenden M.J., Vander Schoor J.K. 2005. The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in *Nothofagus cunninghamii*. *New Phytologist*, Vol. 169, No. 2 2006., pp.291–297.
- Howison R.A., Olf H., Steever R., Smit C. 2015. Large herbivores change the direction of interactions within plant communities along a salt marsh stress gradient. *Journal of Vegetation Science* 26:1159.
- Huston, M. A. 1999. Local Processes And Regional Patterns: Appropriate Scales For Understanding Variation In The Diversity Of Plants And Animals. – *Oikos* 86: 393 – 401.
- Inouye, B. D. 2000. The Ecological And Evolutionary Significance of Frost In The Context Of Climate Change. *Ecology Letters*, 3, 457–463.
- Jahandiez, E., & Maire, R. 1931–1934. Catalogue des plantes du Maroc. *Minerva*. Alger.
- Jain, S. K. 1979. Adaptive strategies: Polymorphism, plasticity, and homeostasis. In *Topics in Plant Population Biology*, ed. O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, P. H. Raven, pp. 160–87. New York: *Columbia University*. Press. 589 pp.
- Jakobsson A., Eriksson O. 2000. A Comparative Study Of Seed Number, Seed Size, Seedling Size And Recruitment In Grassland Plants. *Oikos* 88 : 494–502.
- James C.S., Capon S.J., Whitem G., Rayburg S. C., Thoms M. C., 2007., Spatial Variability Of The Soil Seed Bank In A Heterogeneous Ephemeral Wetland System In Semi-Arid Australia, *Plant Ecology*, 190:205–217 DOI 10.1007/S11258-006-9201-9.
- Javornik C.J., Collinge S.K. 2016. Influences of annual weather variability on vernal pool plant abundance and community composition. *Aquatic Botany*. 134:61–67.
- Jeffries M.J. 2016. Flood, drought and the inter-annual variation to the number and size of ponds and small wetlands in an English lowland landscape over three years of weather extremes. *Hydrobiologia*. 76:255–272.
- Jocque, M., R. Field, L. Brendonck, and L. De Meester. 2010. Climatic control of dispersal–ecological specialization trade-offs: a metacommunity process at the heart of the latitudinal diversity gradient? *Global Ecology and Biogeography* 19: 244–252.
- Jung V., Violle C., Mondy C., Hoffmann L., Muller S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134–1140.
- Karaouzas, I., Dimitriou, E., Lampou, A. & Colombari, E. 2015. Seasonal And Spatial Patterns Of Macroinvertebrate Assemblages And Environmental Conditions In Mediterranean Temporary Ponds In Greece. *Limnology*, 16, 41–53. 159
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., & Garnier, E. 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, 25, 235–247.



- Keddy P. A. 2000. Wetland ecology: principles and conservation. Cambridge, UK: *Cambridge University Press*.
- Keddy P. A. 2000. Wetland ecology: principles and conservation. Cambridge, UK: *Cambridge University Press*. 614 p.
- Keddy, P. A. And P. Constabel. 1986. Germination Of Ten Shoreline Plants In Relation To Seed Size, Soil Particle Size And Water Level: An Experimental Study. *Journal of Ecology* 74:133-141.
- Keddy, P.A. And A.A. Reznicek. 1982. The Role Of Seed Banks In The Persistence Of Ontario Coastal Plain Flora. *American Journal Of Botany* 69:13-22.
- Keeley J.E., Zedler P.H. 1998. Characterization and global distribution of vernal pools. In: Witham CC, editors. Vernal pool ecosystems. Sacramento, CA, USA: *California Native Plant Society*. p. 1–14.
- Keeley, J. E. & P. H. Zedler, 1998. Characterization and Global Distribution of Vernal Pools. In Witham, C. W., et al. (eds.), *Ecology, conservation, and management of vernal pool ecosystems*. California Native Plant Society, Sacramento: 1–14.
- Kelly CK, Chase MW, de Bruijn A, Fay MF, Woodward FI 2003. Temperature-based population segregation in birch. *Ecology Letters*, 6, 87–89.
- Kent M., Coker P. 1992. Vegetation description and analysis, a practical approach. *John Wiley & Sons*. p.363. New York.
- Kiflawi M., Eitam A., Blaustein L. 2003. The Relative Impact Of Local And Regional Processes On Macro-Invertebrate Species Richness In Temporary Pools. *Journal Of Animal Ecology* 72: 447–452.
- King D.M., Wainger L.A., Bartoldus C.C., Wakeley J.S. 2000. Expanding Wetland Assessment Procedures: Linking Indices of Wetland Function with Services and Values," ERDC/EL TR-00-17, U.S. Army Engineer Research and Development Center, Vicksburg, MS.
- Kneitel J.M. 2015., Climate-Driven Habitat Size Determines The Latitudinal Diversity Gradient In Temporary Ponds, Latitudinal Gradient In Vernal Pools. *Ecological Society Of America*.
- Kneitel J.M. 2016. Climate-driven habitat size determines the latitudinal diversity gradient in temporary ponds. *Ecology* 97:961–968.
- Kneitel, J. M. & C. L. Lessin, 2010. Ecosystem-phase interactions: aquatic eutrophication decreases terrestrial plant diversity in the California vernal pool ecosystem. *Oecologia* 163: 461–469.
- Kollmann, J. & Banuelos, M.J. 2004. Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Diversity and Distributions*, 10: 377–385.
- Koning C.O. 2005. Vegetation Patterns Resulting From Spatial And Temporal Variability In Hydrology, Soils, And Trampling In An Isolated Basin Marsh New Hampshire, USA. *Wetlands* 25 : 239–251.
- Koricheva, J., & Hayes, D. 2018. The relative importance of plant intraspecific diversity in structuring arthropod communities: a meta-analysis. *Functional Ecology*. doi:10.1111/1365-2435.13062.
- Kraft, N. J., Comita, L. S., Chase, J. M., Sanders, N. J., Swenson, N. G., Crist, T. O., ... & Cornell, H.V. 2011. Disentangling the drivers of  $\beta$  diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333(6050), 1755-1758.
- Kristine N. Hopfensperger 2007. Review of Similarity between Seed Bank and Standing Vegetation across Ecosystems, *Oikos*, Vol. 116, No. 9 Sep., 2007, pp. 1438-1448.
- Lathrop E.W. 1976. Vernal ponds of the Santa Rosa Plateau, Riverside County, California. In: Jain S, editors. 'Vernal ponds, their ecology and conservation'. Davis, CA: University of California. p.22–27. *Institute of Ecology Publication No. 9*
- Lavorel S., Diaz S., Cornelissen J.H.C., Garnier E., Harrison S.P., McIntyre S., Pausas J.G., Perez-Harguindeguy N., Roumet C. & Urcelay C. 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In Terrestrial ecosystems in a changing world – *The IGBP series*, eds. Canadell J.G., Pataki D.E. & Pitelka L.F., pp. 149-164. *Springer-Verlag*.
- Lavorel S., Garnier E. 2002. Predicting Changes In Community Composition And Ecosystem Functioning From Plant Traits: Revisiting The Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556. 160
- Leck M.A. & Simpson R.L., 1995. Ten-year seed bank and vegetation dynamics of a tidal freshwater marsh. *American Journal of Botany* 82 (12) : 1547-1557.

- Leck M.A. 1989. Wetland Seed Banks. In: Leck, M.A., V.T. Parker, And R.L. Simpson (Eds.). 1989. *Ecology Of Soil Seed Banks*. Academic Press, Inc., San Diego, CA. Pp. 283-305.
- Leck, M. A. 1996. Germination Of Macrophytes From A Delaware River Tidal Freshwater Wetland. *Bulletin Of The Torrey Botanical Club*. 123:48-67.
- Lee, S. M., Cavers, P. B. 1981. The effects of shade on growth, development, and resource allocation patterns of three species of foxtail (*Setaria*). *Canadian Journal of Botany*. 59:1776-86
- Lefebvre G., Redmond L., Germain C., Palazzi E., Terzago S., Willm L., Poulin B. 2019. Predicting the vulnerability of seasonally-flooded wetlands to climate change across the Mediterranean Basin. *Science of The Total Environment* 692:546–555. doi: 10.1016/journal science of the total environnement.2019.07.263.
- Lefeuvre J.C., Laffaille P., Feunteun E., Bouchard V., Radureau A. 2003. Biodiversity in salt marshes: from patrimonial value to ecosystem functioning. The case study of the Mont-Saint-Michel bay. *Comptes Rendus Biologies* 326: 125–131.
- Leibold M.A. 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evolutionary Ecology Research*. 1:73–95.
- Leishman, M. R. & Westoby, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions- Experimentalevidence. *Functional Ecology*, 8, 205–214.
- Leishman, M.R. & Westoby, M. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* 12: 480-485.
- Leishman, M.R., Westoby, M. & Jurado, E. 1995. Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology* 83: 517-530.
- Lenssen, J., Menting, F., van der Putten, W., & Blom, K. 1999. Control of plant species richness and zonation of functional groups along a freshwater flooding gradient. *Oikos*, 523-534.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6): 1943–1967.
- Lotz, L. A. P., Blom, C. W. P. M. 1986. Plasticity in life history traits of *Plantago major* L. ssp. *pleiosperma* Pilger. *Oecologia* 69:25-30.
- Lovejoy T.E., Hannah L. 2005. Climate change and biodiversity. *Yale University Press*, New Haven & London.
- Lowe K., Castley J.G., Hero J.M. 2015. Resilience to climate change: complex relationships among wetland hydroperiod, larval amphibians and aquatic predators in temporary wetlands. *Marine and Freshwater Research* 66:886–899.
- Lozada-Gobilard S., Weigend M., Fischer E., Janssens S. B., Ackermann M. & Abrahamczyk S. 2019. Breeding systems in Balsaminaceae in relation to pollen/ovule ratio, pollination syndromes, life history and climate zone, *Plant Biology*. doi:10.1111/plb.12905.
- Lumbreras A., Tahiri H., Pinto-Cruz C., Pardo C., Molina J. 2012. Habitat variation in vernal pool ecosystems on both sides of the strait of Gibraltar. *Journal of Coastal Research*. 284:1032–1039.
- Lundholm, J. T., & Stark, K. E. 2007. Alvar seed bank germination responses to variable soil moisture. *Botany*, 85(10), 986-993.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373–387.
- MacGillivray, C.W. & Grime, J.P. 1995. Genome size predicts frost resistance in British herbaceous plants: implications for rates of vegetation response to global warming. *Functional Ecology* 9:320-325.
- Maire R. 1952-1987. Flore De l'Afrique Du Nord. *Lechevalier*. Paris. 16 Tomes.
- Maire, R. 1952–1987. Flore de l'Afrique du Nord. 16 volumes, *Lechevalier*, Paris, France.
- Maire, R. 1952. Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara).
- Marañón, T. 1998. Soil seed bank and community dynamics in an annual-dominated Mediterranean salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, 9(3), 371-378.
- Marshall, D. L., Levin, D. A., Fowler, N. L. 1986. Plasticity of yield components in response to stress in *Sesbania macrocarpa* and *Sesbania vesicaria* (Leguminosae). *The American Naturalist*. 127:508-21.161
- Marten, A., Brändle, M. & Brandl, R. 2006. Habitat type predicts genetic population differentiation in freshwater invertebrates. *Molecular Ecology*, 15, 2643–2651.

- Mason H.L. 1956. New species of Elatine in California. *Madrono* 13:239–240.
- Matthew A. Barbour, Sonya Erlandson, Kabir Peay, Brendan Locke, Erik S. Jules, Gregory M. Crutsinger 2018., Trait plasticity is more important than genetic variation in determining species richness of associated communities *Journal of Ecology*. DOI10.1111/1365-2745.13014.
- Mazer S.J. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana Dune angiosperms. *Ecological Monographs* .59: 153–75.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178–185.
- Médail F., Michaud H., Molina J., Paradis G., Loisel R. 1998. Conservation De La Flore Et De La Végétation Des Mares Temporaires Dulçaquicoles Et Oligotrophes De France Méditerranéenne. *Ecologia Mediterranea* 24 : 119–134.
- Médail F., Myers N. 2004. Mediterranean Basin. In: Mittermeier R.A., Robles Gil P., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C.G., Lamoreux J. & da Fonseca G.A.B. (eds.). Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. *CEMEX (Monterrey)*, Conservation International (Washington) & Agrupación Sierra Madre (Mexico), p. 144–147.
- Médail F., Quézel P. 1997. Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112–127.
- Médail, F., Michaud, H., Molina, J., Paradis, G., & Loisel, R. 1998. Conservation de la flore et de la végétation des mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes de France méditerranéenne. *Ecologia mediterranea*, 24(2): 119–134.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, World Resources Institute, Washington, D.C., USA, 160 p.
- Mendez-Alonzo, R., Lopez-Portillo, J. & Rivera-Monroy, V.H. 2008. Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) in the central region of the Gulf of Mexico. *Biotropica*, 40 : 449–456.
- Menetrey N., Sager L., Oertli B., Lachavanne J.B. 2005. Looking for metrics to assess the trophic state of ponds: macroinvertebrates and amphibians. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*. 15:653–664.
- Metzner K., Gachet S., Rocarpin P., Saatkamp A., 2017., Seed Bank, Seed Size And Dispersal In Moisture Gradients Of temporary Pools In Southern France, Gesellschaft F'Ur Ökologie. Published By Elsevier GmbH. <http://Dx.Doi.Org/10.1016/J.Baae.2017.06.003>.
- Michaels, H. J., M. F. Willson, B. Benner, R. I. Bertin, A. P. Hart-Gerink, T D. Lee, S. Rice. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates. *Evolution at Ecology* 2: 157–166.
- Middleton B.A. 1999. *Wetland restoration, flood pulsing and disturbance dynamics*. New York: John Wiley and Sons.
- Mikulyuk A, Sharma S, Van Egeren S, Erdmann E, Nault M, Hauxwell J. 2011. The relative role of environmental, spatial, and land-use patterns in explaining aquatic macrophyte community composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68:1778–1789.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments, *Ecological Monographs* . 63: 327–366.
- Mitsch W.J., Gosselink J.G. 2000. *Wetlands*, 3rd Eds. John Wiley & Sons, New York. 920 p.
- Monographie de la province de Benslimane. 2009. Royaume du Maroc ministère de l'intérieur, province de Benslimane secrétariat général.
- Mittelbach, G. G. Et Al. 2007. Evolution And The Latitudinal Diversity Gradient: Speciation, Extinction And Biogeography. *Ecology Letters*. 10: 315 – 331.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. and Da Fonseca, G.A.B. 2004. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. *University of Chicago Press for Conservation International*.
- Moles A.T., Ackerly D.D., Tweddle J.C., Dickie J.B., Smith R4, Leishman M.R., Mayfield M.M., Pitman A., Wood J.T., Westoby M., 2007. *Global Ecology And Biogeography*, (Global Ecol. Biogeogr.), 16, 109–116. 162
- Moles A.T., Warton D.I., Warman L., Swenson N.G., Laffan S.W., Zanne A.E., Pitman A., Hemming F.A., Leishman M.R. 2009. *Global patterns in plant height*. View issue TOC 97(5): 923–932

- Moles, A. T. and Westoby, M. 2003. Latitude, seed predation and seed mass. *Journal of Biogeography* 30: 1051-28.
- Moles, A.T., Falster, D.S., Leishman, M.R., & Westoby, M. 2004. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology*, 92, 384-396.
- Moles, A. T., & Westoby, M. 2006. Seed Size And Plant Strategy across The Whole Life Cycle. *Oikos*, 113, 91-105.
- Moles, A.T., & Westoby, M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 113, 91-105.
- Moles, A.T. & Leishman, M.R. 2008. The seedling as part of a plant's life history strategy. *Seedling Ecology and Evolution* (eds M.A. Leck, V.T. Parker & R. L. Simpson), pp. 217-238. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Molnár, V.A., Tóth, J.P., Sramkó, G., Horváth, O., Popiela, A., Mesterházy, A. & Lucas, B.A. 2015. Flood induced phenotypic plasticity in amphibious genus *Elatine* (Elatinaceae). *PeerJ* 3:e1473.
- Mommer L, Wolters-Arts M, Andersen C, Visser EJ, Pedersen O 2007 Submergence-induced leaf acclimation in terrestrial species varying in flooding tolerance. *The New Phytologist* 176:337-345.
- Montrone, A., Saito, L., Weisberg, P.J., Gosejohan, M., Merriam, K., Mejia, J.F., 2019. Climate Change Impacts on Vernal Pool Hydrology and Vegetation in Northern California, *Journal of Hydrology*, doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.04.076>
- Moor H., Rydin H., Hylander K., Nilsson M.B., Lindborg R., Norgberg J. 2017. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology* 105:1623-1635.
- Mori, T., M. Murakami, And T. Saitoh. 2010. Latitudinal Gradients In Stream Invertebrate Assemblages At A Regional Scale On Hokkaido Island, Japan. *Freshwater Biology* 55:1520-532.
- Morisset, P., Boutin, C. 1984. The biosystematic importance of phenotypic plasticity. In *Plant Biosystematics*, ed. W. F. Grant, pp. 293-306. Orlando, Fla: Academic Press. 674 pp.
- Naselli-Flores, L. 2013. Morphological analysis of phytoplankton as a tool to assess ecological state of aquatic ecosystems: the case of Lake Arancio, Sicily, Italy. *Inland Waters*, 4, 15-26.
- Nègre R. 1956. Note sur la végétation de quelques dayas des Jbillets orientaux et occidentaux. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc* 36 : 229-241.
- Nelson G. Hairston, Jr. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnol. Oceanography*, 41(5), 1087-1092, by the American Society of Limnology and Oceanography, Inc.
- Nhiwatiwa, T., Waterkeyn, A., Riddoch, B. & Brendonck, L. 2014. A Hotspot Of Large Branchiopod Diversity In South-Eastern Zimbabwe. *African Journal Of Aquatic Science*, 39, 57-65.
- Nicolet P., Biggs J., Fox G., Hodson M.J., Reynolds C., Whitfield M., Williams P. 2004. The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biological Conservation*. 120:261-278.
- Nicotra A.B., Atkin OK, Bonser S.P., Davidson A.M., Finnegan E.J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M.D., Richards C.L., Valladares F. et al. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15: 684-692.
- Niinemets, U. 1999. Components of leaf dry mass per area thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144, 35-47.
- Oertli B., Indermuehle N., Gélibert S., Hinden H., Stoll A. 2008. Macroinvertebrate assemblages in 25 high alpine ponds of the Swiss National Park (Cirque of Macun) and relation to environmental variables. *Hydrobiologia*. 597:29-41.
- Oosterheld M., McNaughton S.J. 1991. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* 88:153-156.
- Ohgushi, T. 2016. Eco-evolutionary dynamics of plant-herbivore communities: incorporating plant phenotypic plasticity. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 40-45.
- Olesen R.C., Madsen P. 2008. The Impact Of Roe Deer (*Capreolus Capreolus*), Seedbed, Light And Seed Fall On Natural Beech (*Fagus Sylvatica*) Regeneration. *Forest Ecology And Management* 255 : 3962-3972.

- Ooi, M. K. J. 2012. Seed Bank Persistence And Climate Change. *Seed Science Research*, 22(Supplement S1), S53-S60.163
- Osunkoya O.O, Ash J.E., Hopkins M.S., Graham A.W. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rainforest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology*. 82:149–63.
- Ould Louleid S.A.C. 1991. Contribution à l'étude du fonctionnement du peuplement de macrophytes vasculaires des mares temporaires (dayas) de la Mamora sud-occidentale (région de Rabat-Maroc). *Thèse 3ème cycle E.N.S. Takadoum Rabat* 208p.
- Pacifici M., Foden W.B., Visconti P., Watson J.E.M., Butchart S.H.M., Kovacs K.M., Scheffers B.R., Hole D.G., Martin T.G., Akçakaya H.R., Corlett R.T., Huntley B., Bickford D., Carr J.A., Hoffmann A.A., Midgley G.F., Pearce-Kelly P., Pearson R.G., Williams S.E., Willis S.G., Young B., Rondinini C. 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* 5:215–224. doi: [10.1038/nclimate2448](https://doi.org/10.1038/nclimate2448)
- Page A., Baker D.E., Kenny D.D., Miller R.H., Ellis R., Rhoades J.D. 1984. Methods of soil analysis. Part. 2, chemical and microbiological properties. Second edition ed. Wisconsin USA: N ° 9 *American Society of Agronomy*, Inc Soil Science Society of America, Inc. Publisher Madison.
- Parmesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D.M., Kingsolver, J., Townsend Peterson, A. And Sagarin, R. 2005 Empirical Perspectives On Species Borders: From Traditional Biogeography To Global Change. *Oikos* 108, 58–75.
- Philippi, T. & Seger, J. 1989. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecological & Evolution*, 4, 41–44.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal Gradients In Species Diversity: A Review Of Concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Pinto-Cruz C., Molina J.A., Barbour M., Silva V., Espérito-Santo M.D. 2009. Plant communities as a tool in temporary pond conservation in SW Portugal. *Hydrobiologia*. 634:11–24.
- Poiani, K. A., & Johnson, W. C. 1989. Effect of hydroperiod on seed-bank composition in semipermanent prairie wetlands. *Canadian Journal of Botany*, 67(3), 856-864.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. 2009 Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565–588.
- Pottier J., 2008. Structures spatiales et traits biologiques du voisinage de la plante au paysage : Le cas des digues restaurées des canaux de dérivation du Rhône. *Ecologie, Environnement*. Université Joseph-Fourier - Grenoble I.
- Purcell A.S.T., Lee W.G., Tanenzap A. J., Laughlin D.C 2018. Fine Root Traits Are Correlated with Flooding Duration while Aboveground Traits Are Related to Grazing in an Ephemeral Wetland. *Wetlands* 2018 v.39 no.2 pp. 291-302.
- Purcell A.S.T., Lee W.G., Tanenzap A.J., Laughlin D.C., 2019. Fine Root Traits Are Correlated with Flooding Duration while Aboveground Traits Are Related to Grazing in an Ephemeral Wetland. *Wetlands*, 39(2): 291-302.
- Pyke C.P. 2005. Assessing climate change impacts on vernal pool ecosystems and endemic branchiopods. *Ecosystems*. 8:95– 105.
- Pyke, C.R. 2005. Interactions Between Habitat Loss And Climate Change: Implications For Fairy Shrimp In The Central Valley Ecoregion Of California, USA. *Climatic Change* 68: 199-218.
- Quézel P. 1998. La végétation des mares transitoires à isoetes en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation. *Ecologia Mediterranea* 24 (2) : 111-117.
- Ramdani M. 1986. Ecologie des Crustacées (Copépodes, Cladocères et Ostracodes) des mares temporaires marocaines. *Doctorat d'Etat. Marseille I*, 217 p.
- Read, Q. D., L. C. Moorhead, N. G. Swenson, J. K. Bailey, and N. J. Sanders. 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology* 28:37-45. DOI: 10.1111/1365-2435.12162.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365–392.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 94, 13730–13734.

- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M.B. 2003 The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164.
- Reniers, J., Brendonck, L., Roberts, J. D., Verlinden, W. & Vanschoenwinkel, B. 2015. Environmental harshness shapes life-history variation in an Australian temporary pool breeding frog: skeletochronological approach. *Oecologia*, 178, 931-941.
- Rhazi L., Grillas P., Mounirou Toure A., Tan Ham L. 2001. Impact of land use and activities on water, sediment and vegetation of temporary ponds in Morocco. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, Série III, Life Sciences 324:165–177/164
- Rhazi L., Grillas P., Rhazi M., Aznar J.C. 2009. Ten-year dynamics of vegetation in a Mediterranean temporary pool in Western Morocco. *Hydrobiologia*. 634:185–194.
- Rhazi L., Grillas P., Saber E., Rhazi M., Brendonck L., Waterkeyn A. 2012. Vegetation of Mediterranean temporary pools: a fading jewel? *Hydrobiologia* 689:23–36.
- Rhazi L., Rhazi M., Grillas P., Khyari D. 2006. Richness and structure of plant communities in temporary pools from western Morocco: influence of human activities. *Hydrobiologia* 570:197–203.
- Rhazi L. 2001. Etude De La Végétation Des Mares Temporaires Et L'impact Des Activités Humaines Sur La Richesse Et La Conservation Des Espèces Rares Au Maroc. *Thèse de Doctorat D'Etat Ès Sciences*, Université Hassan II, Casablanca, 190 P.
- Rhazi M., Grillas P., Rhazi L., Charpentier A. & Médail F. 2009. Competition in microcosm between a clonal plant species (*Bolboschoenus maritimus*) and a rare quillwort (*Isoetes setacea*) from Mediterranean temporary pools of southern France. *Hydrobiologia* 634: 115-124.
- Rhazi, L., Grillas, P., Tan ham, L., & El Khyari, D. 2001. The seed bank and the between years dynamics of the vegetation of a Mediterranean temporary pool (NW Morocco). *Ecologia mediterranea*, 27(1), 69-88.
- Ribera, I. & Vogler, A.P. 2000. Habitat type as a determinant of species range sizes: the example of lotic-lentic differences in aquatic Coleoptera. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 33-52.
- Ribera, I. 2008. Habitat constraints and the generation of diversity in freshwater macroinvertebrates. Aquatic insects: challenges to populations (ed. by J. Lancaster and R.A. Briers), pp. 289–311. *CAB International Publishing, Wallingford, UK*.
- Ribera, I., Barraclough, T.G. & Vogler, A.P. 2001. The effect of habitat type on speciation rates and range movements in aquatic beetles: inferences from species-level phylogenies. *Molecular Ecology*, 10, 721–735.
- Ribera, I., Foster, G.N. & Vogler, A.P. 2003. Does habitat use explain large scale species richness patterns of aquatic beetles in Europe? *Ecography*, 26, 145–152.
- Rivas-Martínez S., Diaz T.E., Fernàndo-González F., Izco J., Loidi J., Lousã M., Penas A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. *Itinera Geobotanica*. 15:1–922.
- Roberts H. 1981. Seed banks in soil. *Adv of Applied Biology* 6:1–55.
- Rocarpin P., Gachet S., Metzner K., Saatkamp A., 2015. Moisture and soil parameters drive plant community assembly in Mediterranean temporary pools. *Hydrobiologia* DOI 10.1007/s10750-015-2604-7.
- Rocarpin P., Gachet S., Metzner K., Saatkamp A. 2016. Moisture and soil parameters drive plant community assembly in Mediterranean temporary pools. *Hydrobiologia*. 781:55–66.
- Rodríguez, P., & T. Arita, H. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography*, 27(5), 547-556.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65, 514–527.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rosset V., Angélibert S., Arthaud F., Bornette G., Robin J., Wezel A., Vallod D., Oertli B. 2014. Eutrophication really a major impairment for small water body biodiversity? *Journal of Applied Ecology*. 51:415–425.
- Rosset V., Lehmann A., Oertli B. 2010. Warmer and richer? Predicting the impact of climate warming on species richness in small temperate water bodies. *Global Change Biology* 16:2376–2387.

- Ruiz E., 2008. Management of Natura 2000 habitats 3170\*Mediterranean temporary ponds. *European Commission. Technical Report 23*.
- Rowell, D. P., 2005. A scenario of European climate change for the late twenty-first century: seasonal means and interannual variability. *Climate Dynamics* 25(7–8): 837–849.
- Ryser, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* 10: 717–723.
- S. Keith McKnight 1992., transplanted seed bank response to drawdown time in a created wetland in east texas, *Wetlands*. 12(2): 79-90. The Society of Wetlands Scientists.165
- Saatkamp, A., Affre, L., Dutoit, T., & Poschlod, P. 2009. The Seedbank Longevity Index Revisited:Limited Reliability Evident From a Burial Experiment And Database Analyses. *Annals Of Botany*,104, 715–724.
- Saber E. 2006. Approche De La Dynamique Spatio-Temporelle Des Geosystèmes Forêt Et MaresTemporaires De La Province De Benslimane (Maroc Occidental). *Thèse De l'Université De Provence*, Aix Marseille-1, 188 P.
- Sahib N., Rhazi L., Rhazi M., Grillas P. 2009. Experimental study of the effect of hydrology and mechanical soil disturbance on plant communities in Mediterranean temporary pools in Western Morocco. *Hydrobiologia*. 634:77–86. Sahib, N., Rhazi, L., & Grillas, P. 2011. Post-disturbance dynamics of plant communities in a Mediterranean temporary pool (Western Morocco): Effects of disturbance size. *Botany*, 89(2),105–118.
- Salisbury E.J. 1942. *The Reproductive Capacity of Plants*. London: Bell & Sons. 244 pp.
- Scheffer M., Rinaldi S., Gragnani A., Mur L.R., Van Nes E.H. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*. 78:272–282.
- Schleuning M., Neuschulz E.L., Albrecht J., Bender I.M.A., Bowler D.E., Dehling D.M., Fritz S.A., Hof C., Mueller T., Nowak L., Sorensen M.C., Böhning-Gaese K., Kissling W.D. 2020. Trait-Based Assessments of Climate-Change Impacts on Interacting Species. *Trends in Ecology & Evolution* [Internet]. doi: [10.1016/j.tree.2019.12.010](https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.12.010)
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 667–693.
- Schou M.F., Mouridsen M.B., Sørensen J.G., Loeschcke V., Gremillet D. 2017. Linear reaction norms of thermal limits in *Drosophila*: predictable plasticity in cold but not in heat tolerance. *Functional Ecology* 31: 934–945.
- Semlitsch R., Bodie J. 1998. Are small, isolated wetlands expendable? *Conservation Biology*. 12:1129–1133.
- Shipley, B., D. Vile, & E. Garnier. 2006. From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314:812–814.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... Wardle, D. A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12): 1406–1419.
- Silvertown, J., Araya, Y. And Gowing, D. 2015. Hydrological Niches In Terrestrial Plant Communities: A Review. *Journal Of Ecology* 103, 93–108.
- Soininen J., Lennon J.J., Hillebrand H. 2007. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*. 88:2830–2838.
- Soons M.B., Van Der Vlugt C., Van Lith B., Heil G.W., Klaassen M. 2008. Small Seed Size Increases The Potential For Dispersal Of Wetland Plants By Ducks. *Journal Of Ecology* 96 : 619–627.
- Spencer M., Blaustein L. 2001. Risk of predation and hatching of resting eggs in the ostracod heterocypris incongruens. *Journal of Crustacean Biology*. 21:575–581.
- Stebbins, G. L., & Cronquist, A. 1974. Flowering Plants. Evolution above the Species Level. *Taxon*, 24(2/3), 373. doi:10.2307/1218350 .
- Stevens, R. D., and M. R. Willig. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology* 83: 545–560.
- Stoch F., Korn M., Turki S., Naselli-Flores L., Marrone F. 2016. The role of spatial environmental factors as determinants of large branchiopod distribution in Tunisian temporary ponds. *Hydrobiologia* 782:37–51. DOI 10.1007/s10750-015-2637-y.

- Stöcklin, J. & M. Fisher, 1999. Plants With Long Lived Seeds Have Lower Extinction Rates In Grassland Remnants. *Oecologia* 120: 539-543.
- Strachan, S. R., Chester, E. T. & Robson, B. J. 2015. Freshwater Invertebrate Life History Strategies for Surviving Desiccation. *Springer Science Reviews*, 3, 57-75.
- Striker G.G., Insausti P., Grimoldi A.A. 2008. Flooding effects on plants recovering from defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. *Annals of Botany* 102:247–254.
- Striker G.G., Manzur M.E., Grimoldi A.A. 2011. Increasing defoliation frequency constrains regrowth of the forage legume *Lotus tenuis* under flooding. The role of crown reserves. *Plant and Soil* 343:261–272.166
- Sultan S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5:537–542
- TCMCC. 2016. Troisième Communication Nationale du Maroc à la Convention Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques. *Rapport du Ministère Délégué auprès du Ministre de l'Energie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement Chargé de l'Environnement*. 285.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist* 107:481–501.
- Tessier-Ensminger, A. & B. Sajaloli, 1997. *Radioscopie des mares*. L'Harmattan, Paris, 288 pages
- Thiéry A. 1987. Les crustacés branchiopodes des milieux limniques temporaires (dayas) au Maroc. Taxonomie, biogéographie, écologie , *Thèse Doctorat de l'Université d'Aix Marseille*. France.
- Thiéry A. 1987. Les crustacés branchiopodes des milieux limniques temporaires (dayas) au Maroc. Taxonomie, biogéographie, écologie. *Thèse Doctorat de l'Université d'Aix Marseille-3*, 405 p.
- Thompson, K. 1992. The Functional Ecology Of Seed Banks. In: Fenner, M. (Ed.). 1992. *Seeds: The Ecology Of Regeneration In Plant Communities*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. Pp. 231-258.
- Thompson, K., & Grime, J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 893-921.
- Thompson, K., Band, S.R. & Hodgson, J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236-241.
- Thuiller, W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne & T. Rebelo, 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85(6): 1688–1699.
- Tielbörger, K., & Petru, M. 2008. Germination Behaviour Of Annual plants Under Changing Climatic Conditions: Separating Local And regional Environmental Effects. *Oecologia*, 155, 717–728.
- Turner, I.M. 1994. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography*, 21, 413–419.
- Tuytens, K., Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A. & Brendonck, L. 2014. Predictions of climate change infer increased environmental harshness and altered connectivity in a cluster of temporary pools. *Freshwater Biology*, 59, 955-968.
- UICN (Union internationale pour la conservation de la nature et des ressources naturelles) 2000. *Vision pour l'eau et la nature: Stratégie mondiale de conservation et de gestion durable des ressources en eau au 21<sup>ème</sup> siècle*. Gland: UICN.
- Urban M.C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348:571–573. doi: [10.1126/science.aaa4984](https://doi.org/10.1126/science.aaa4984)
- Utsumi, S. 2015. Feeding evolution of a herbivore influences an arthropod community through plants: implications for plant-mediated eco-evolutionary feedback loop. *The Journal of Ecology*, 103(4), 829–839.
- Utsumi, S., & Ohgushi, T. 2009. Community-wide impacts of herbivore-induced plant regrowth on arthropods in a multi-willow species system. *Oikos*, 118(12), 1805–1815.
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gomez, J.M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176, 749–763.
- Van Den Broeck M. 2016. Monitoring and conservation of Mediterranean temporary ponds [PhD thesis]. Belgium: Catholic University of Leuven. 181.



- Van Den Broeck M., Waterkeyn A., Rhazi L., Grillas P., Brendonck L. 2015. Assessing the ecological integrity of endorheic wetlands, with focus on Mediterranean temporary ponds. *Ecological Indicators*. 54:1–11.
- Van den Broeck M. 2016. Monitoring and conservation of Mediterranean temporary ponds. *PhD thesis*, Catholic University of Leuven, Belgium, 181p.
- Van der Valk, A. G. 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62:688–696.
- Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1–30.
- Vanessa M. Adams, David M. Marsh, John S. Knox 2005. Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb / *Biological Conservation* 124:425–436.
- Vanschoenwinkel, B., Brendonck, L., Pinceel, T., Dupriez, P. & Waterkeyn, A. 2013. Rediscovery Of *Branchipus Schaefferi* (Branchiopoda: Anostraca) In Belgium -Notes On Habitat Requirements And Conservation Management. *Belgian Journal Of Zoology*, 143, 3-14.
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Jocqué, M., Boven, L., Seaman, M. & Brendonck, L. 2010. Species sorting in space and time—the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 1267–1278.
- Venable, D. L. 2007. Bet Hedging In A Guild Of Desert Annuals. *Ecology*, 88: 1086–1090.
- Vinocur B., Altman A. 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology*. 16: 123–132.
- Violle C., Bonis A., Plantegenest M., Cudennec C., Damgaard C., Marion B., Le Coeur D., Bouzillé J-B. 2011. Plant functional traits capture species richness variations along a flooding gradient. *Oikos* 120: 389–398.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244–252.
- Vitalis R., Riba M., Colas B., Grillas P., Olivieri I. 2002. Multilocus genetic structure at contrasted spatial scales of the endangered water fern *Marsilea strigosa* Willd. (Marsileaceae, Pteridophyta). *American Journal of Botany*. 89:1142–1155.
- Vivier J.P. 1997. Influence du pâturage sur la disponibilité de l'azote pour l'exportation dans un marais salé (Baie du Mont-Saint-Michel), *Doctorat d'Université de Rennes*.
- Volder A., Bonis A., Grillas P. 1997. Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*. *Aquatic Botany* 58: 113–120
- Volis, S., & Bohrer, G. 2013. Joint Evolution Of Seed Traits along An Aridity Gradient: Seed Size And Dormancy Are Not Two substitutable Evolutionary Traits In Temporally Heterogeneous Environment. *New Phytologist*, 197: 655–667.
- Von Humboldt, A. 1993. Alexander von Humboldt über das Universum: die Kosmosvorträge 1827/28 in der Berliner Singakademie. *Insel*, Frankfurt.
- Wallace, A. R. 1878. Tropical nature and other essays. – *Macmillan*.
- Walters MB, Reich PB. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81:1887–901.
- Warwick, N.W.M., Brock, M.A., 2003. Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquatic Botany* 77:153–167
- Waterkeyn A., Grillas P., Vanschoenwinkel B, Brendonck L. 2008. Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshwater Biology*. 53:1808–1822.
- Waterkeyn, A., Grillas, P., De Roeck, E. R. M., Boven, L. & Brendonck, L. 2009. Assemblage structure and dynamics of large branchiopods in Mediterranean temporary wetlands: patterns and processes. *Freshwater Biology*, 54, 1256–1270.
- Webb, J.A., Wallis, E.M. & Stewardson, M.J. 2012. A systematic review of published evidence linking wetland plants to water regime components. *Aquatic Botany*, 103, 1–14.
- Werner, P. A. 1985. Phenotypic variation and implications for reproductive success. In *Structure and Functioning of Plant Populations*. II: Phenotypic and Genotypic Variation in Plant Populations, ed. J. Haek, J. W. Wolden-dorp. Amsterdam: North Holland.

- Westoby M., Jurado E., Leishmann M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution* 7:368–372
- Westoby M., Wright I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:261–268.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 33: 125–159.
- Williams D.D. 2006. The biology of temporary waters. Oxford: *Oxford University Press*. 337p.
- 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.
- Willig M.R., Kaufman D.M., Stevens R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34:273–309.
- Willig M.R. 2001. Common trends with latitude. *See Levin 2001*, pp. 701–14.168
- Willig, M. R., D. M. Kaufman, And R. D. Stevens. 2003. Latitudinal Gradients Of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, And Synthesis. *Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics*. 34: 273-309.
- Wilson S.D., Keddy P.A. 1985. Plant zonation on a lakeshore gradient: physiological response curves of component species. *Journal of Ecology*. 73:851–860.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H. C., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., Westoby, M. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 411–421.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: Trait correlations across species and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 87: 85–97.
- Yu, X., Van De Voort, F.R., Li., Z. And Yue, T. 2007. Proximate Composition Of The Apple Seed And Characterization Of Its Oil. *International Journal Of Food Engineering* 3(5):12.
- Zedler P.H. 1987. The ecology of Southern California vernal ponds: a community profile. *US Fish and Wildlife Service Biological Report*. 85:7–11.

## Résumé

Les zones humides temporaires sont largement représentées au Maroc. Elles sont d'une grande importance écologique et économique et abritent une biodiversité unique avec de nombreuses espèces endémiques, rares ou menacées. Toutefois, ces écosystèmes connaissent un déclin rapide en raison de l'effet combiné des pressions anthropiques et des changements climatiques. Les changements climatiques prévus, sont susceptibles d'accentuer les impacts et d'induire de profonds changements dans la qualité de ces milieux et leur valeur biologique. A cet égard les objectifs de cette thèse étaient (1) d'étudier la composition et la structure de la végétation et du stock semencier des mares temporaires du Maroc à une échelle régionale, le long d'un gradient latitudinal N-S reflétant un gradient climatique, (2) les réponses des plantes le long de ce gradient et (3) d'évaluer les conséquences des changements climatiques sur la végétation des mares.

Notre travail, réalisé sur 85 mares temporaires de la côte atlantique marocaine a montré que la structure et la diversité des communautés végétales et du stock semencier sont principalement contrôlées à la fois par des facteurs locaux et des facteurs climatiques et que la richesse et la diversité diminuent du nord vers le sud. Cet appauvrissement des communautés est susceptible de s'accentuer dans le futur avec le changement climatique. Nous avons trouvé aussi une grande variation le long du gradient de latitude des traits végétatifs et reproducteurs de 6 espèces de plantes amphibies (des genres *Isoetes*, *Elatine*, *Damasonium* et *Baldellia*) sur le terrain, ce qui ne s'exprime plus quand les plantes sont cultivées sous des conditions homogènes au laboratoire. Ces résultats suggèrent que les différences trouvées dans les traits des six plantes, correspondent à une réponse plastique aux conditions environnementales locales, ce qui contribue probablement à leur résilience aux fluctuations environnementales et au changement climatique. Ceci faciliterait d'éventuels transferts de populations dans des projets de restauration des mares perturbées.

**Mots clés :** Bassin méditerranéen, Maroc, changement climatique, communautés végétales, gradient climatique, Zones humides temporaires, biodiversité.

## ABSTRACT

Temporary wetlands are widely represented in Morocco. These ecosystems have an important ecological and economic value. They are also remarkable habitats with a unique biodiversity with many endemic, rare or threatened species. However, these ecosystems are in rapid decline due to the combined effect of anthropogenic pressures and climate change. The predicted climatic changes are likely to accentuate the impacts and induce profound changes in the quality of these environments and their biological value. In this regard, the objectives of this thesis were (1) to study the composition and structure of the vegetation and the seed stock of Moroccan temporary ponds at a regional scale, along a latitudinal gradient N-S reflecting a climatic gradient, (2) the responses of plants along this gradient and (3) to assess the consequences of climate change on the ponds Vegetation.

Our work, carried out on 85 temporary ponds on the Moroccan Atlantic coast. Our results show that the plant communities' and seed stock structure and diversity are mainly controlled by both local and climatic factors and that the richness and diversity decrease from north to south. This impoverishment of communities is likely to increase in the future with climate change. We also found a large variation along the latitude gradient of the 6 amphibious species (*Isoetes*, *Elatine*, *Damasonium* and *Baldellia*) vegetative and reproductive traits in the field, which is no longer, expressed when the plants are grown under homogeneous conditions in the laboratory. These results suggest that the differences found in six plants traits correspond to a plastic response to local environmental conditions, which probably contributes to their resilience to environmental fluctuations and climate change; it would facilitate possible transfers of populations in projects to restore disturbed ponds.

**Keywords:** Mediterranean basin, Morocco, climate change, plant communities, climate gradient, temporary wetlands, biodiversity.