

## CHAPITRE 7

### PRODUCTION PRIMAIRE ET RELATIONS TROPHIQUES CHEZ LES INVERTEBRES DES COMMUNAUTES HALOPHILES DE CAMARGUE

par A. BERGER \*, L. BIGOT \*\*, A. CHAMPEAU \*\*\*,  
G. HEIM \*, N. POINSOT-BALAGUER \*\*\*\*

#### 7.1. VARIATIONS DE BIOMASSE \*, REGIME HYDRIQUE ET PRODUCTION PRIMAIRE \* DANS LES ZONES EMERGEES <sup>1</sup>

Les mesures ont été effectuées le long d'un transect décrit de manière plus détaillée dans un précédent chapitre (cf. J.J. Corre *in* ch. 6) sous la dénomination de « station de la Gacholle Nord ». La zone étudiée est caractérisée par la présence d'une nappe aquifère salée (10-45 g l<sup>-1</sup>) qui présente des oscillations saisonnières de niveau avec un abaissement estival. Un gradient de salinité s'établit dans la nappe. Les variations saisonnières de la biomasse végétale (parties souterraines non comprises) et du régime hydrique de la couverture végétale ont été analysées de manière détaillée en 1973, dans deux faciès du *Salicornietum fruticosae*, différant notamment par la salinité de la nappe. Un certain nombre de mesures plus ponctuelles ont, en outre, été réalisées dans un *Arthrocnemum*, correspondant à la partie la plus salée.

Une part importante des résultats obtenus ont déjà été publiés dans un article auquel le lecteur est invité à se reporter, notamment en ce qui concerne la méthodologie (A. Berger et al., 1978).

---

\* Département physiologie écologique, C.E.P.E., C.N.R.S., BP 5051, 34033 Montpellier Cedex.

\*\* Laboratoire de biologie animale, Faculté des sciences et techniques Saint-Jérôme, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4.

\*\*\* Laboratoire de biologie générale - écologie, Université de Provence, centre Saint-Charles, 1, place Victor-Hugo, 13331 Marseille Cedex 3.

\*\*\*\* Laboratoire de génétique écologique, Université de Provence, centre Saint-Jérôme, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4.

(1) Le glossaire technique, commun aux chapitres 7 et 8, est reporté à la fin de ce dernier.

### 7.1.1. VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA BIOMASSE VÉGÉTALE

Les résultats obtenus en 1973 ont montré (fig. 7.1.) que l'évolution saisonnière est très nette pour la biomasse photosynthétisante constituée par les rameaux chlorophylliens chez l'espèce dominante, *Salicornia fruticosa*. Pratiquement nulle en hiver, elle atteint dans le courant de l'été un maximum suivi d'une diminution liée à la lignification des parties les plus anciennes des rameaux. La comparaison des deux faciès modérément et fortement salés, montre, en outre, que la croissance s'y est déroulée à un rythme sensiblement égal jusqu'en juin ; elle se poursuivait au même rythme pendant tout le mois de juillet dans la zone modérément salée, alors qu'un freinage très net se faisait déjà sentir dans la zone fortement salée. La biomasse photosynthétisante passe par un maximum, se situant entre 0,4 et 0,5 kg de matière sèche par m<sup>2</sup>. Ce maximum est plus faible dans la zone la plus salée, où la diminution liée à la lignification est en outre plus rapide.

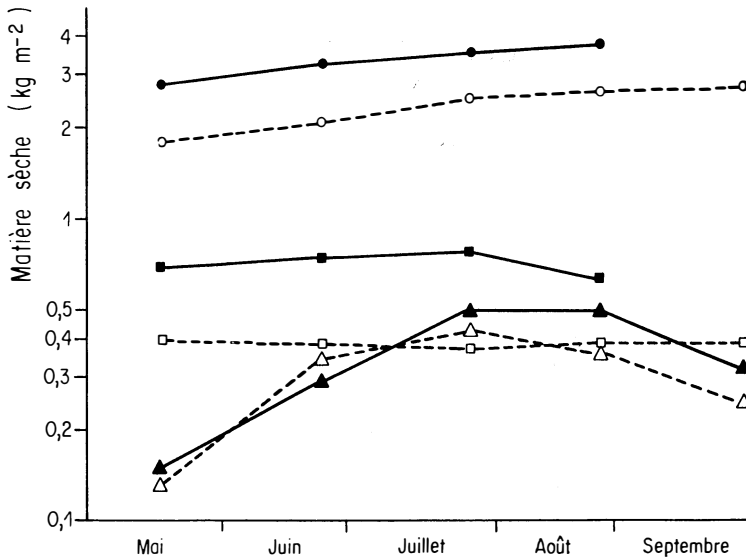


Fig. 7.1 — Variations saisonnières de la biomasse végétale aérienne (●, ○), de la litière (■, □) et des rameaux chlorophylliens de *Salicornia fruticosa* (▲, △), dans un faciès modérément (—) ou fortement (- -) salé du *Salicornietum fruticosae* (échelle logarithmique).

L'évolution saisonnière est beaucoup moins nette lorsqu'on prend en considération l'ensemble des parties aériennes de la couverture végétale. Dans le *Salicornietum fruticosae* la biomasse, constituée en grande majorité par l'espèce dominante *Salicornia fruticosa* (75-95 %) a été de l'ordre de 2-3 kg<sub>MS</sub> m<sup>-2</sup> au printemps et de 3-4 kg<sub>MS</sub> m<sup>-2</sup> en automne. Les valeurs les plus faibles se ren-

contrant dans la zone la plus salée. Dans l'*Arthrocnemum*, par contre, la biomasse végétale, presque exclusivement constituée par l'espèce dominante (99-100 %), est beaucoup plus faible, puisque la valeur observée en automne dans la zone la plus dense a été de l'ordre de  $0,4 \text{ kg}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$ . La litière est pratiquement absente dans l'*Arthrocnemum*.

### 7.1.2. RÉGIME HYDRIQUE

Le régime hydrique de la couverture végétale a été caractérisé par deux paramètres, la transpiration et la contrainte hydrique, qui ont fait l'objet d'une étude des variations journalières et saisonnière.

#### 7.1.2.1. *Transpiration*

L'évolution journalière de la transpiration (fig. 7.2.A) montre qu'entre mai et août on assiste à une réduction considérable de la transpiration rapportée au poids des rameaux chlorophylliens, réduction qui est d'ailleurs beaucoup plus accentuée dans la zone fortement salée. Cette réduction de la transpiration est d'autant plus remarquable qu'en même temps l'évaporation a fortement augmentée, impliquant par conséquent une régulation stomatique particulièrement efficace.

La relation graphique entre transpiration et évaporation (fig. 7.2.B) permet d'analyser les effets de la régulation stomatique sur la transpiration, étant donné que la pente de la relation  $T = f(E)$  est proportionnelle à la conductivité épidermique pour la vapeur d'eau, donc l'ouverture stomatique. En mai, la pente correspondant aux premières heures de la journée est forte, indiquant ainsi que la transpiration commence par augmenter très fortement en fonction de l'évaporation. La stabilisation qui intervient par la suite peut être interprétée comme une régulation stomatique, légèrement plus importante d'ailleurs dans la zone la plus salée. A noter encore que le retour se fait l'après-midi par une pente plus faible. En août, par contre, la pente est beaucoup plus faible et pratiquement constante au courant de la journée, indiquant que la réduction des pertes en eau est permanente. La comparaison des pentes correspondant aux deux zones montre, en outre, que cette régulation est beaucoup plus importante dans la zone fortement salée.

#### 7.1.2.2. *Contrainte hydrique*

La contrainte hydrique a été évaluée par le potentiel du végétal, mesuré à la chambre en pression. Celui-ci varie dans le courant de la journée entre une valeur  $\psi_{\text{max}}$ , observée peu avant le lever du soleil et une valeur  $\psi_{\text{min}}$ , qui correspond à sa valeur la plus négative. La première valeur permet de caractériser la contrainte

hydrique dans la rhizosphère, tandis que la seconde intègre les effets de cette contrainte et de la transpiration (cf. A. Berger in ch. IV).

La figure 7.3 présente l'évolution saisonnière de ces deux paramètres dans les deux zones du *Salicornietum fruticosae* et dans

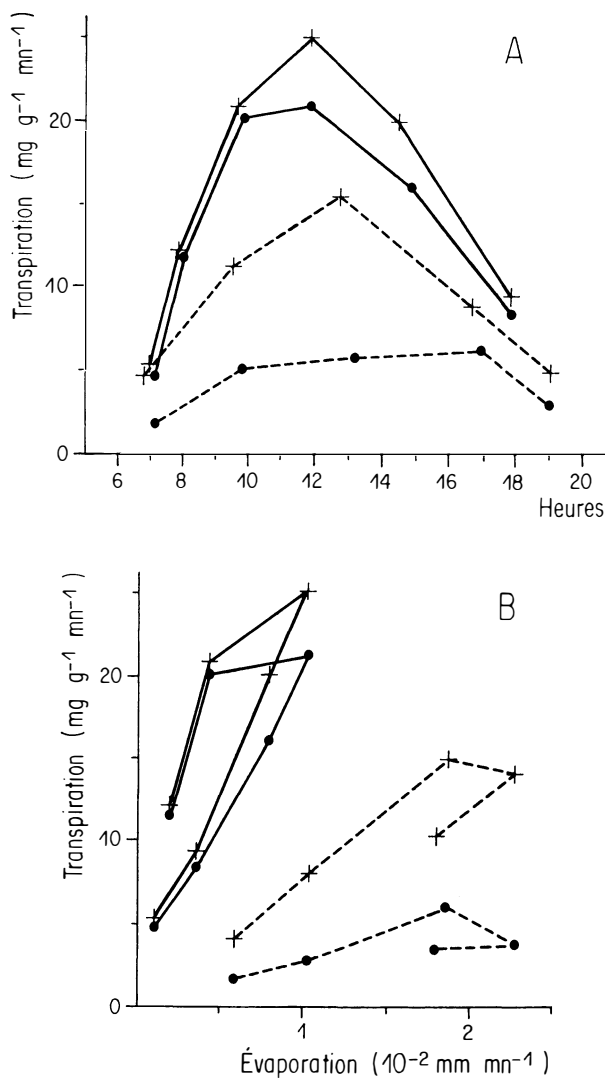


Fig. 7.2 — Evolution journalière de la transpiration des rameaux chlorophylliens en fonction du temps (A) et de l'évaporation physique (B), dans un faciès modérément (+) ou fortement (●) salé du *Salicornietum fruticosae*. Mesures effectuées le 23-V-73 (—) et le 28-VIII-73 (---).

l'*Arthrocnemum*. Il en ressort que la contrainte hydrique dans la rhizosphère (fig. 7.3.A) est toujours très forte. En début de saison, lorsque la nappe aquifère est proche de la surface du sol, elle est sensiblement égale dans les deux zones du *Salicornietum fruticosae*, et beaucoup plus importante dans l'*Arthrocnemum*. À la suite de l'abaissement de cette nappe elle évolue beaucoup plus rapidement dans la zone la plus salée, atteignant alors des valeurs proches de celles observées dans l'*Arthrocnemum*. Ce comportement est à mettre en relation avec le mode d'enracinement, superficiel dans la zone la plus salée du *Salicornietum fruticosae* et dans l'*Arthrocnemum*, plus diffus dans la zone modérément salée du *Salicornietum*. Les effets de ces différents modes d'enracinement se font sentir au fur et à mesure de l'abaissement de la nappe.

### 7.1.3. PRODUCTION PRIMAIRE

La production primaire nette annuelle du *Salicornietum fruticosae* (parties souterraines non comprises), calculée à partir des variations de biomasse observées, s'est avérée comme étant du même ordre de grandeur dans les deux zones : à savoir 1 kg de matière sèche par m<sup>2</sup>, correspondant à une fixation de CO<sub>2</sub> de 1,5 kg . m<sup>-2</sup> et à un équivalent énergétique de 16 MJ . m<sup>-2</sup>. Cette similitude de la production nette dans les deux zones est apparemment paradoxale, compte tenu de l'évolution saisonnière de la biomasse photosynthétisante et de la contrainte hydrique. Elle trouve vraisemblablement son explication dans l'importance relative des parties lignifiées consommatrices d'énergie, par rapport à la biomasse photosynthétisante. Le rôle de ce rapport a, en effet, été mis en évidence par F.E. Eckardt (1972) qui a effectué *in situ* des mesures d'échanges de CO<sub>2</sub> sur différentes touffes de *Salicornia fruticosa*.

On peut évidemment s'interroger sur la validité des résultats acquis en 1973, compte tenu de la variabilité des conditions climatiques d'une année à l'autre. Considérée sur le plan des précipitations cette année a été caractérisée par des pluies estivales nettement supérieures à la moyenne, dont l'effet sur la croissance a pu être démontré. On peut donc en conclure que les résultats obtenus en 1973 représentent, sans doute, une estimation « haute » de la production primaire nette du *Salicornietum fruticosae*. Compte tenu, par ailleurs, de l'incertitude sur les estimations de biomasse, il paraît raisonnable de situer la production primaire nette annuelle (parties souterraines non comprises) entre 0,5 et 1 kg de matière sèche par m<sup>2</sup>, correspondant à 8-16 MJ . m<sup>-2</sup>. Sans atteindre les valeurs élevées qui caractérisent en général les marais d'eau douce ou les cultures, elle est du même ordre de grandeur que celle d'un peuplement forestier de *Quercus ilex*, étudié sous le même climat (cf. F.E. Eckardt et al., 1977). Le rayonnement

global incident étant de l'ordre de  $6\,000 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ , le rendement énergétique de la production primaire nette (parties souterraines non comprises) se situe entre 0,3 et 0,5 % du rayonnement solaire utilisable pour la photosynthèse (estimé à 48 % du rayonnement global).

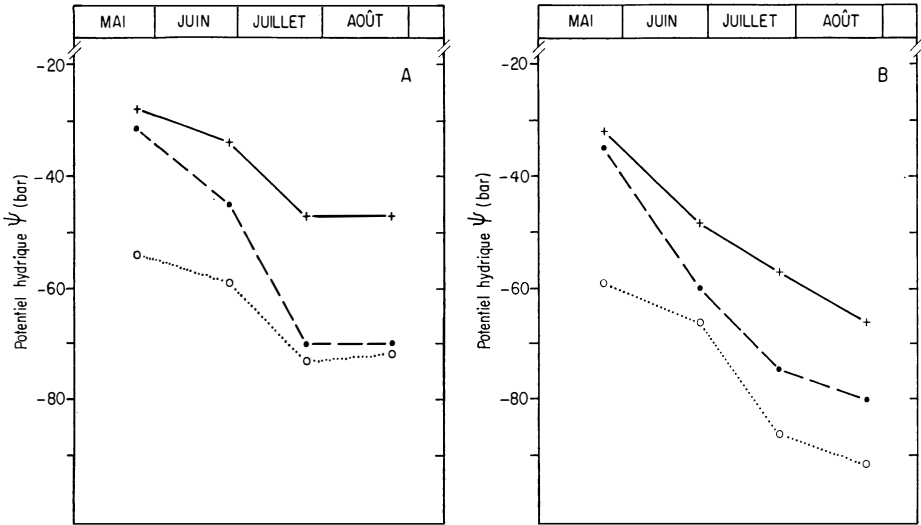


Fig. 7.3 — Evolution saisonnière du potentiel maximal (A) et du potentiel minimal (B) chez *Salicornia fruticosa*, faciès modérément (+—+) ou fortement (—•—) salé, et chez *Arthrocnemum glaucum* (o...o).

Une part non négligeable de cette production primaire correspond à la production de graines. Très faible les années où les précipitations estivales font défaut, elle peut être de quelques pourcents de la production nette à l'occasion d'années particulièrement favorables.

En 1972, année où les précipitations estivales ont été relativement favorables à la production de graines, des récoltes effectuées le long du gradient de salinité ont montré que la production de semences (akènes + périanthes) a varié de  $5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  dans la partie la plus salée à  $45 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  dans la partie la moins salée. Étant donné leur petite taille, le nombre de graines produites est élevé :  $10^4$ - $10^5$  graines par  $\text{m}^2$  en 1972. Des études au laboratoire ayant montré que la capacité de germination de *Salicornia fruticosa* est élevée (M. Grouzis, 1972), l'extrême rareté des plantules dans les conditions naturelles est assez surprenante. Le *Salicornietum fruticosae* diffère en cela des peuplements de salicornes annuelles. C'est ainsi que *S. emerici* constitue en bordure de certains étangs des peuplements monospécifiques très denses (2 à  $5 \cdot 10^3$  individus par  $\text{m}^2$  à

l'état adulte) produisant jusqu'à  $5.10^5$  graines par  $m^2$ , dans lesquels M. Grouzis (1974) a relevé au printemps des concentrations locales de l'ordre de  $4.10^5$  plantules au  $m^2$ . Cette différence de comportement entre une espèce annuelle et une espèce vivace est à rapprocher des constatations de F.E. Eckardt (1972) concernant la stratégie évolutive.

## 7.2. LES NIVEAUX DE CONSOMMATION CHEZ LES INVERTEBRES TERRESTRES

Compte tenu des résultats accumulés au cours de nombreuses années d'étude dans les enganes camarguaises (L. Bigot, 1963), les niveaux de consommation chez les Coléoptères peuvent s'établir ainsi :

- 1) détritivores vivants dans les laisses et dans les litières : Ptiliidés (*Actidium kraatzi*), Hétérocéridés (*Heterocerus flexuosus*), Eucnémidés (*Troscus obtusus*), Lathridiidés (*Corticaria crenula*), Anthicidés (partim) ;
- 2) granivores : Harpalidés (*Dichirotrichus pallidus*) ;
- 3) phytophages consommateurs de salicornes et de graminées : Anthicidés (partim), Chrysomélidés (*Chaetocnema tibialis*), Curculionidés (*Otiorrhynchus juvencus*) ;
- 4) carnassiers (ou prédateurs) de premier ordre : Scaritidés (*Dyschirius salinus*), Tréchidés (*Pogonus chalceus*, *P. littoralis*), Staphylinidés (*Trogophlaeus halophilus*), Psélaphidés (*Brachyglutta haematica*).

Rattachant les granivores, peu représentés ici, aux phytophages, on a donc les trois niveaux classiques : carnassiers, phytophages, détritivores.

Les larves, relativement abondantes, sont aussi prises en compte et classées selon leur régime.

Les pourcentages concernant les nombres d'individus (tableau 7.I) montrent la dominance des carnassiers dans la plupart des milieux sauf dans les enganes à *A. glaucum* et *S. fruticosa* où les détritivores dominant.

Cependant dans le *Salicornietum fruticosa* la pullulation occasionnelle d'une chenille de microlépidoptère Géléchiidé (*Scrobipalpa salinella*) provoque de sérieux dégâts sur les touffes de salicornes vivaces et annuelles. Les parties vertes comestibles pour la chenille constituent environ les 30 % en poids de la touffe d'engane. Une expérience, menée en février 1977, a montré qu'en laboratoire la biomasse végétale éliminée par la chenille représente 16 % en poids des parties vertes, soit environ la moitié de la biomasse végétale consommable.

La chenille attaque les rameaux verts mais avant de les consommer entièrement elle les délaisse pour manger d'autres rameaux, d'où un gaspillage de la nourriture. Ainsi la chenille de *S. salinella* transforme d'importantes surfaces en sansouires sèches, quasi mortes. Les chenilles se rencontrent de janvier à octobre. Les papillons volent abondamment en juillet. Les dégâts de *S. salinella* furent particulièrement sensibles en 1963 et en 1977.

Si les chenilles semblent assez peu consommées, les adultes par contre sont soumis à une prédation très forte de la part des Odonates et en particulier des Lestes. Facilement dérangés, les microlépidoptères qui volent bien de jour, sont capturés et mangés activement par les Zygoptères.

Il semble que le *Salicornia radicans* serve de nourriture à un autre microlépidoptère, *Coleophora salicorniae* dont la densité de populations varie également beaucoup d'une année à l'autre. Contrairement à ce que l'on rencontre fréquemment dans la nature le nombre des Coléoptères phytophages est peu élevé dans les biocénoses halophiles ; cette pauvreté en phytophage est liée vraisemblablement à la très faible variété de la flore des sols halomorphes.

Grâce à un dépouillement poussé des faunes recueillies sur les transects, il est possible de donner une représentation des niveaux trophiques comprenant la totalité des espèces d'invertébrés inventoriées. Ces niveaux englobent les éléments suivants :

- 1) détritivores : Crustacés, Oniscoides, Coléoptères (partim) ;
- 2) phytophages : Lépidoptères (chenilles), Psocoptères (algophages), Cicadelles, Coléoptères (partim) ;
- 3) carnassiers de premier ordre : Araignées, Myriapodes, Chernetes, Coléoptères (partim).

L'examen des pourcentages, en nombre d'individus, de l'ensemble des espèces (tableau 7. II), montre que des milieux s'approchant d'une certaine « stabilité », tels l'A. *glauca* et le *S. fruticosae* de la Gacholle, le bosquet à *Phillyrea* de Salin de Badon. Dans ces habitats, le nombre des consommateurs primaires (détritivores et phytophages) l'emporte sur celui des consommateurs secondaires (carnassiers). Le *S. fruticosae* de Salin de Badon, malgré l'absence d'espèces animales caractéristiques possède un peuplement d'invertébrés relativement équilibré.

Les Collembolés n'ont pas dans l'ensemble un régime alimentaire spécifique. Ils se nourrissent indifféremment de débris organiques, d'algues, de champignons, de pollen et peuvent être rangés de ce fait parmi les détritivores-phytophages. Ils sont la proie de fourmis, d'Acariens.

En dehors des périodes exceptionnelles de pullulation des chenilles de deux espèces de microlépidoptères, la forte production primaire des salicornes n'est donc pas utilisée directement



TABLEAU 7. I

*Pourcentages, en nombres d'individus, des Coléoptères sur les transects de la Gacholle Nord et de Salin de Badon.*

BADON	Détritivores	Phytophages	Carnassiers de 1 <sup>o</sup> ordre
Groupement à <u>A. glaucum</u>	63,6	27,3	9,1
Groupement à <u>J. maritimus</u> et <u>I. crithmoides</u>	32,1	5,6	62,3
Groupement à <u>S. fruticosa</u>	52,5	30,0	17,5
Bosquet à filaria	31,3	6,2	62,5

GACHOLLE

Groupement à <u>A. glaucum</u>	55,6	3,7	40,7
Groupement à <u>S. fruticosa</u>	69,5	2,2	28,3
Groupement à <u>I. crithmoides</u> et <u>A. elongatum</u>	10,3	0	89,7
Plage à communauté ripicole	13,6	1,6	84,8

Ensemble des sansouires à <u>A. glaucum</u>	57,9	10,5	31,6
Ensemble des sansouires à <u>S. fruticosa</u>	61,6	15,1	23,3
Ensemble du transect Badon	39,1	14,5	46,4
Ensemble du transect Gacholle	32,2	2,0	65,8
Peuplement global des deux transects	34,8	6,9	58,3

par les invertébrés puisque les phytophages, peu représentés, se nourrissent à partir de la litière bien développée au moins dans les *Salicornia fruticosa*. De plus, aucun vertébré ne les mange. Ces observations sont à rapprocher de celles de F.E. Eckardt (1972) qui montrent que les décomposeurs jouent un rôle essentiel dans l'utilisation de la production nette de *S. fruticosa* : les mesures d'échanges gazeux par la méthode des enceintes climatisées, effectuées sur le *S. fruticosa* dans le courant de l'été 1970 ont fait ressortir pour l'écosystème en tant que totalité, c'est-à-dire racines et microorganismes du sol compris, un bilan net de CO<sub>2</sub> négatif même dans la journée où il est de  $-0,2 \text{ mg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ . Cette situation assez paradoxale est due au fait que la quantité de CO<sub>2</sub> dégagée par le sol ( $0,6 \text{ mg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) est supérieure à la quantité de CO<sub>2</sub> absorbée par la couverture végétale ( $0,4 \text{ mg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ). Compte tenu du fait que, la nuit, le bilan net de CO<sub>2</sub> est de l'ordre de  $-0,5 \text{ mg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , on peut évaluer la quantité nette de CO<sub>2</sub> dégagé par l'écosystème dans cette période de l'année à environ  $30 \text{ g} \cdot \text{j}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ .

### 7.3. RELATIONS TROPHIQUES DANS LES ZONES A SUBMERSION TEMPORAIRE

#### 7.3.1. PENDANT LA PÉRIODE INONDÉE

L'abondance du matériel nutritif au niveau primaire résulte de l'alternance de périodes d'inondation et d'assèchement. La part du phytoplancton produite pendant la mise en eau et directement consommable par le zooplancton ne constitue pas l'essentiel de la nourriture disponible. C'est l'importance des déchets végétaux accumulés durant l'été et consommés l'hiver suivant qui explique la forte densité du zooplancton en milieu temporaire. Les tapis de macrophytes et d'algues filamenteuses qui, au printemps, constituent une part importante de la production primaire n'est pas utilisable par les populations de Crustacés les plus denses, comme celles d'*Eurythemora velox*, qui appartiennent à des espèces « filtreuses ». Ces végétaux sont desséchés et finement divisés durant l'été. Il s'y ajoute les débris des Salicornes dont la production primaire importante est peu utilisée par les animaux terrestres en dehors des pullulations exceptionnelles des chenilles dont il a été fait état précédemment puisque, d'une part, les insectes phytophages sont peu abondants et, d'autre part, les vertébrés ne les consomment pas (du moins sur les transects étudiés). Dans les marais peu profonds ces particules sont constamment remises en suspension par le vent et sont alors disponibles pour le zooplancton. L'importance trophique des déchets organiques toujours notable dans les milieux aquatiques continentaux (IBP Unesco Symposium, 1972) est plus grande encore dans ces eaux de faible profondeur.

TABLEAU 7. II

*Pourcentages, en nombres d'individus, des groupes zoologiques inventoriés sur les transects de la Gacholle Nord et de Salin de Badon.*

BADON	Détritivores	Phytophages	Carnassiers de 1er ordre
groupement à <u>A. glaucum</u>	15,5	30,9	53,6
groupement à <u>J. maritimus</u> et <u>I. crithmoides</u>	36,8	17,4	45,8
groupement à <u>S. fruticosae</u>	22,5	32,4	45,1
bosquet à filaria	41,4	11,3	47,3

GACHOLLE

groupement à <u>A. glaucum</u>	29,1	27,8	43,1
groupement à <u>S. fruticosa</u>	33,5	33,8	32,7
groupement à <u>I. crithmoides</u> et <u>A. elongatum</u>	16,2	7,7	76,1
plage à communauté ripicole	12,2	38,2	49,6

ensemble des sansouires à <u>A. glaucum</u>	24,6	28,8	46,6
ensemble des sansouires à <u>S. fruticosa</u>	28,9	33,2	37,9
ensemble du transect de Badon	28,8	23,4	47,8
ensemble du transect de Gacholle	24,9	29,6	45,5
peuplement global des deux transects	26,6	26,9	46,5

La concurrence alimentaire est diminuée par l'utilisation de deux modes de nutrition chez les Crustacés qui représentent la biomasse la plus importante dans les stations des transects de la Gacholle et du Salin de Badon.

— Les Cladocères, les Ostracodes, les Copépodes Calanides sont munis d'un appareil filtrant. Ils se nourrissent de micro-organismes (plancton végétal, nauplii du plancton animal, débris végétaux les plus fins). On rencontre jusqu'à trois espèces de Calanides de tailles différentes dominantes dans une même station, par exemple, en moyenne Camargue : *Hemidiaptomus roubaui lauterborni*, *Diaptomus cyaneus* et *Actodiaptomus wierzejskii* qui mesurent respectivement 6, 4 et 2 mm. Les filaments des maxilles qui forment le filtre collecteur des particules alimentaires sont les plus espacés chez l'espèce la plus grande. Ils retiennent les grosses particules et laissent passer les particules plus fines dont se nourrissent successivement les deux espèces suivantes.

— Les Copépodes Harpacticides et Cyclopidés possèdent des pièces buccales masticatrices. Ils broutent les diatomées qui tapissent le fond et les algues microscopiques qui recouvrent les tiges des plantes aquatiques. Ils chassent les petites proies (Rotifères, jeunes Daphnies). Les larves de moustiques et les Coléoptères hydrophyllides mangent les débris végétaux, des proies diverses ainsi que les *Ruppia* et les Chaetomorphes.

Les Coléoptères dysticides et en particulier *Potamonectes cerysii* étudié par A. Grégoire (1972) sont carnassiers ; ils se nourrissent indifféremment de Crustacés et de larves de moustiques. Certains oiseaux se nourrissent aux dépens des Gammars et des Coléoptères (Aigrettes, Mouettes rieuses). En définitive dans la sansouire inondée la nourriture ne semble pas être un facteur limitant.

### 7.3.2. PENDANT LA PÉRIODE D'ASSÈCHEMENT

Au printemps la baisse du niveau de la nappe aquifère entraîne un assèchement progressif des marais dont les surfaces en eau se rétrécissent jusqu'à leur assèchement complet.

Dans l'eau, la température élevée permet le développement de fortes populations des larves de Diptères et de Coléoptères, la baisse de niveau augmente la densité du peuplement d'Invertébrés. Cette situation qui précède l'assèchement est synchronisée avec l'arrivée des Oiseaux limniques. Les larves de Chironimides représentent 35 % des proies (J.N. Tourenq, 1975), les larves des Hydrophyllides *Berosus sp* jusqu'à 30 % des proies dans une station du Plan du Bourg étudiée par A. Thiery (1978).

Dans la zone d'assèchement les débris organiques végétaux et animaux sont immédiatement exploités par la communauté ripicole. Les relations trophiques pendant la phase exondée ont été

étudiées par C. Alquier (1972). Il a montré que les espèces détritvives colonisent en premier la zone d'assèchement, attirées par les débris de la végétation aquatique et les cadavres des animaux en particulier ceux des Gammare (*Acaeroplastes melanurus*, *Chaetophiloscia elongata*, *Xenylla maritima*, *Isotomurus palustris*, *Corticaria crenulata*). A la suite de ces espèces apparaissent bientôt des prédateurs invertébrés (9 espèces dont *Pardosa cribata*, *Pogonus chalceus*, *Notaphus varius*, *Salda opacula*...) eux-mêmes mangés par des carnassiers de deuxième ordre comme les Oiseaux : le Gravelot à collier interrompu et le petit Gravelot se nourrissent sur la frange capillaire. Un *Notaphus* a été rencontré dans un contenu stomacal de Héron bihoreau.

## RESUME

Les biomasses végétales mesurées dans les zones émergées de la sansouire camarguaise sont relativement élevées dans le *Salicornietum fruticosae*, de l'ordre de 3 kg de matière sèche par m<sup>2</sup> alors qu'elles n'atteignent que 0,4 kg/m<sup>2</sup> dans l'*Arthrocnemetum*. La production primaire annuelle du *S. fruticosae* se situe entre 0,5 et 1 kg de matière sèche par m<sup>2</sup>, soit du même ordre que celle d'un peuplement à *Quercus ilex* étudié sous le même climat. Elle est réalisée pour l'essentiel en trois mois, de mai à juillet. Ensuite l'abaissement de la nappe aquifère, conséquence de la forte évaporation estivale, se traduit par une chute du potentiel hydrique et par une régulation efficace de la transpiration. L'étude des niveaux de consommation chez les Invertébrés terrestres montre, qu'en dehors de périodes exceptionnelles de pullulation des chenilles de deux espèces de microlépidoptères, la forte production primaire de *S. fruticosae* n'est pas utilisée directement. Les détritvives (Coléoptères, Collembolés) et les décomposeurs jouent un rôle essentiel.

Dans les zones à submersion temporaire l'abondance des débris végétaux desséchés pendant l'été qui s'ajoute à la production algale pendant l'inondation hivernale permet la pullulation des Crustacés planctoniques, en particulier celle des Copépodes Calanides filtreurs dont plusieurs espèces de tailles différentes peuvent proliférer ensemble. Ces populations de Crustacés ainsi que les larves aquatiques d'Insectes procurent lors de l'assèchement une nourriture abondante pour la communauté ripicole où les Coléoptères Carabiques sont bien représentés.

## SUMMARY

The above-ground plant biomass in the emerged zones of the Camargue "sansouire" is relatively high in *Salicornietum fruti-*

*cosae*, about 3 kg of dry matter per square metre, whereas it only reaches 0.4 kg/m<sup>2</sup> in *Arthrocnemum*. The above-ground annual primary production of *Salicornietum fruticosae* ranges from 0.5 to 1.0 kg/m<sup>2</sup>/year, which is approximately equal to that of *Quercus ilex* stands in the same climate. Production essentially takes place during a three month period from May to July. Afterwards the lowering of the water table resulting from the high level of evaporation during the summer is marked by a decrease in water potential and by an efficient regulation of transpiration.

Aside from exceptional outbreaks of caterpillars of two species of microlepidoptera, the primary production of *Salicornia* is not used by primary consumers, but by detritus feeders (beetles and springtails) and decomposers.

In the areas temporarily flooded, algal production during winter flooding and the accumulation of dried plant debris in summer, allow planktonic Crustacea, Calanoid Copepods particularly, to reach high population densities. These Copepods, together with the larvae of aquatic insects, provide an abundant food for Carabid beetles and other riparian invertebrates when water recedes and the "sansouire" dries out.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALQUIER, C. (1972). — Le peuplement de la frange capillaire des mares temporaires en Moyenne Camargue. Thèse spécialité Ecologie Fac. Sc., Marseille : 1-143.
- BERGER, A., CORRE, J.J. et HEIM, G. (1978). — Structure, productivité et régime hydrique de phytocénoses halophiles sous climat méditerranéen. *La Terre et la Vie*, 32 : 241-278.
- BIGOT, L. (1963). — Observations sur les variations de biomasses des principaux groupes d'Invertébrés de la « sansouire » camarguaise. *La Terre et la Vie*, 17 : 319-334.
- ECKARDT, F.E. (1972). — Dynamique de l'écosystème, stratégie des végétaux et échanges gazeux : cas des enganes à *Salicornia fruticosa*. *Oecol. Plant.*, 7 : 333-345.
- ECKARDT, F.E., BERGER, A., METHY, M., HEIM, G. et SAUVEZON, P. (1977). — Interaction de l'énergie rayonnante, échanges de CO<sub>2</sub>, régime hydrique et production chez différents types de végétation sous climat méditerranéen ; in *Les processus de la production végétale primaire*. Gauthier Villars, Paris, 1-75.
- GRÉGOIRE, A. (1972). — Etude autécologique du Coléoptère *Dysticidae Potamo-nectes cerisyi* Aube dans les eaux saumâtres du littoral méditerranéen français. Thèse spécialité Ecologie. Université de Provence, Marseille : 1-135.
- GROUZIS, M. (1973). — Exigences écologiques comparées d'une Salicorne vivace et d'une Salicorne annuelle : germination et croissance des stades jeunes. *Oecol. Plant.*, 8 : 395-403.

- GROUZIS, M. (1974). — Ecophysiology comparée de trois espèces annuelles du genre *Salicornia*. Croissance et accumulation des sels. *Thèse de spécialité* U.S.T.L., Montpellier.
- I.B.P. Unesco Symposium (1972). — Detritus and its role in aquatic ecosystems. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 29 suppl. : 1-540.
- THIERY, A. (1978). — Etude des communautés d'Invertébrés aquatiques dans différents biotopes des marais du Plan du Bourg (Bouches-du-Rhône). *Thèse de spécialité, Ecologie*, Université de Droit d'Economie et des Sciences, Marseille : 1-157.
- TOURENQ, J.N. (1975). — Recherches écologiques sur les Chironomides (*Diptera*) de Camargue. *Thèse Doct. Etat, Toulouse* : 1-424.