

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie et Biodiversité

École doctorale GAIA

Unité de recherche Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

**Ecologie des *Lythrum* annuels des mares
temporaires méditerranéennes.
Applications à la conservation de *L. thesioides* dans
les Costières de Nîmes.**

**Présentée par Antoine Gazaix
Le 13 décembre 2019**

Sous la direction de John Thompson et Patrick Grillas

Devant le jury composé de

Anne Bonis, CR CNRS, Université Clermont Auvergne
Frédéric Bioret PR, Université de Bretagne Occidentale
Ana Rodrigues, DR, CNRS
Bruno Colas, PR, AgroParisTech
Frédéric Médail, PR, Aix Marseille Université
John Thompson, DR, CNRS
Patrick Grillas, Directeur scientifique, Tour du Valat

Rapportrice
Rapporteur
Examinatrice, Présidente du Jury
Examineur
Examineur
Directeur
Directeur



**UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER**

Résumé

Les communautés de plantes des mares temporaires méditerranéennes sont caractérisées par la dominance des espèces annuelles, avec une banque de graines persistante, dont la germination est associée aux alternances d'inondation et d'assèchement. Bien que de petites tailles et irrégulièrement distribuées dans les paysages, elles possèdent une flore riche. Elles ont cependant été particulièrement détruites et dégradées, et de nombreuses espèces inféodées à cet habitat sont aujourd'hui rares et menacées. Parmi elles, six espèces annuelles du genre *Lythrum* sont présentes dans le sud de la France, dont *Lythrum thesioides*. Cette espèce supposée éteinte en Europe au milieu du XX^e siècle, a été redécouverte successivement à partir de 1998 dans 3 mares temporaires méditerranéennes de France. Les objectifs de cette thèse sont (1) de caractériser les niches écologiques de ces six espèces et (2) d'utiliser cette connaissance pour proposer des actions de gestion pertinentes pour leur conservation, notamment pour *L. thesioides*. La première étape a été de clarifier la distribution de ces 6 espèces annuelles dans la région méditerranéenne et particulièrement celle de *Lythrum thesioides*. Ce travail s'est accompagné d'une étude phylogénétique des relations entre les six espèces et 13 autres du genre *Lythrum*. La comparaison des niches de régénération a ensuite illustré l'importance de plusieurs variables environnementales pour la germination, et principalement la température optimale de germination qui était différente entre les espèces et particulièrement élevée pour *L. thesioides*. L'étude des micro-niches des plantes adultes a enfin démontré une différenciation franche entre les espèces en termes de propriété du sol, et dans une moindre mesure, de présence et phénologie de la communauté végétale compagne. La combinaison des résultats de ce travail, caractérisant une niche écologique originale pour *L. thesioides*, a enfin été utilisée pour alimenter des propositions de gestion, composée de plusieurs scénarios pour la conservation de *L. thesioides* dans sa principale population dans le sud de la France.

Abstract

The vegetation of Mediterranean temporary pools is characterized by the dominance of annual species with a perennial seed bank whose germination is cued with cyclic flooding and drying. Although small in size and patchy in the landscape they have a rich flora. They have however suffered much from habitat loss and degradation and many species specialized to this habitat have become rare and endangered. Among these species are found six annual *Lythrum* species in the South of France. The objectives of this thesis were to quantify the ecological niche of these species in order to inform management action for their conservation. Management of these ecosystems and species conservation depend on knowledge the ecology of regeneration and survival in the changing environment of this ecosystem. The first step here was to clarify the distribution of the six species in the Mediterranean region and in particular *L. thesioides*, a species thought to be extinct in the wild and rediscovered in three Mediterranean temporary pools in France since 1998, two of which are still visible. This was accompanied by a phylogenetic study of the relationships among these six species and 13 other species in the genus studied previously. Comparison of the regeneration niche illustrated the importance of several variables for germination, principally the optimal temperature that was different among the species and in particular for the very rare *L. thesioides*. Examination of the micro-niche of adult plants also revealed a clear differentiation of the species in terms of soil properties and less notably the presence and phenology of associated species. The combined results of this work have been used in the construction of a management action plan composed of several scenarios for the conservation of *L. thesioides* at its primary site of occurrence in the South of France.

Remerciements

Tout d'abord, afin notamment de leurs permettre l'économie de la lecture de cette partie, je souhaite remercier l'ensemble de mon jury de thèse, les deux rapporteurs Anne Bonis et Frédéric Bioret, ainsi qu'Ana Rodrigues, Bruno Colas et Frédéric Médail, pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Evidemment, je souhaite chaleureusement remercier mes deux encadrants de thèse. Patrick Grillas, pour m'avoir fait confiance pour ce travail, et m'avoir mis les cuissardes aux pieds. John Thompson, pour ses retours immédiats à mes manuscrits balbutiants. Merci à vous deux pour votre disponibilité et les échanges réguliers que nous avons pu entretenir. Vos deux approches initialement différentes du sujet ont, je l'espère, donné naissance à une thèse originale. J'aimerais par ailleurs remercier l'ensemble des membres de mes comités de thèse : Sandrine Maurice, Eric Imbert, Pierre Olivier Cheptou, Frédéric Médail, Simonetta Bagella et Perrine Gauthier.

Je souhaite également apporter mes remerciements aux financeurs de cette thèse, SNCF réseau et Oc'Via construction, la fondation Pierre Fabre et la Klorane Botanical Foundation, ainsi que l'ensemble des membres du comité de gestion de Campuget pour leur implication : Luis de Sousa (DREAL), Hortense Lebeau (Oc'Via), Violaine Bernard (SNCF Réseau), James Molina (CBNMed), Lionel Pirsoul et Mario Kluszczewski (CEN L-R). Un merci tout particulier au personnel du CEN L-R pour les échanges fréquents et les quelques journées de terrain partagées. A Mario spécifiquement, merci de m'avoir initialement permis de travailler sur ce sujet. J'espère profondément que ce travail vous sera utile, à Campuget, mais également à plus large échelle.

Je remercie également toutes les personnes avec qui j'ai pu collaborer et échanger pour ces travaux de thèse, notamment Marie Pierre Dubois, Claudine Montgelard et Shirley Graham pour les analyses génétiques, Shmuel Mazar pour les échanges autour des *Lythrum* en Israël, Attila Mesterhazy et Andrew Efremov pour les prospections kazakhs, Laila Rhazi pour les travaux autour de la germination. J'adresse également un immense merci à toutes les personnes avec qui j'ai pu faire du terrain et échanger autour de mon travail durant cette thèse, Perrine Gauthier, Virginie Pons, Emilie Luna-Laurent et Florent Sabatier. Et évidemment je n'oublie pas Hugo Fontès, le dormeur des Costières. Merci de m'avoir offert la possibilité de voir autre chose que des *Lythrum* pendant ces trois années !

Le temps passé à la tour du Valat a été particulièrement enrichissant à bien des égards, et je garderai longtemps en mémoire l'ambiance unique de ce lieu. Nul doute qu'il restera gravé longtemps dans mes petits papiers. Un immense merci évidemment à l'ensemble des personnes qui ont rendu mon travail plus agréable, Marie Antoinette, Jean Claude et Florence bien évidemment ! J'ai aussi une pensée pour tous ceux qui m'ont apporté un soutien et qui ont contribué à mon travail durant les trois années, alors merci à Hadrien, Charlotte, Amélie, Solène, Corentin et bien sûr Florent, et plus généralement à tous ceux qui ont donné des petits coups de main ou simplement partagé une ou plusieurs bière. La tour a été le théâtre de soirées mémorables, de moments de vie inoubliables, et de rencontres formidables, alors merci à Manon, Elie et Elise, Carole, Emeline, Hadrien,

Matteo, les Thomas, Jocelyn, Clémence, Antoine, Léo, David et tous les autres que j'oublie d'avoir animé ces moments. Je ne pourrais toutefois pas terminer ce paragraphe sans citer Sam et Charlotte, qui ne sont pas innocents à l'aboutissement de ce travail. Merci de m'avoir très certainement fait découvrir le septième meilleur carnaval du monde.

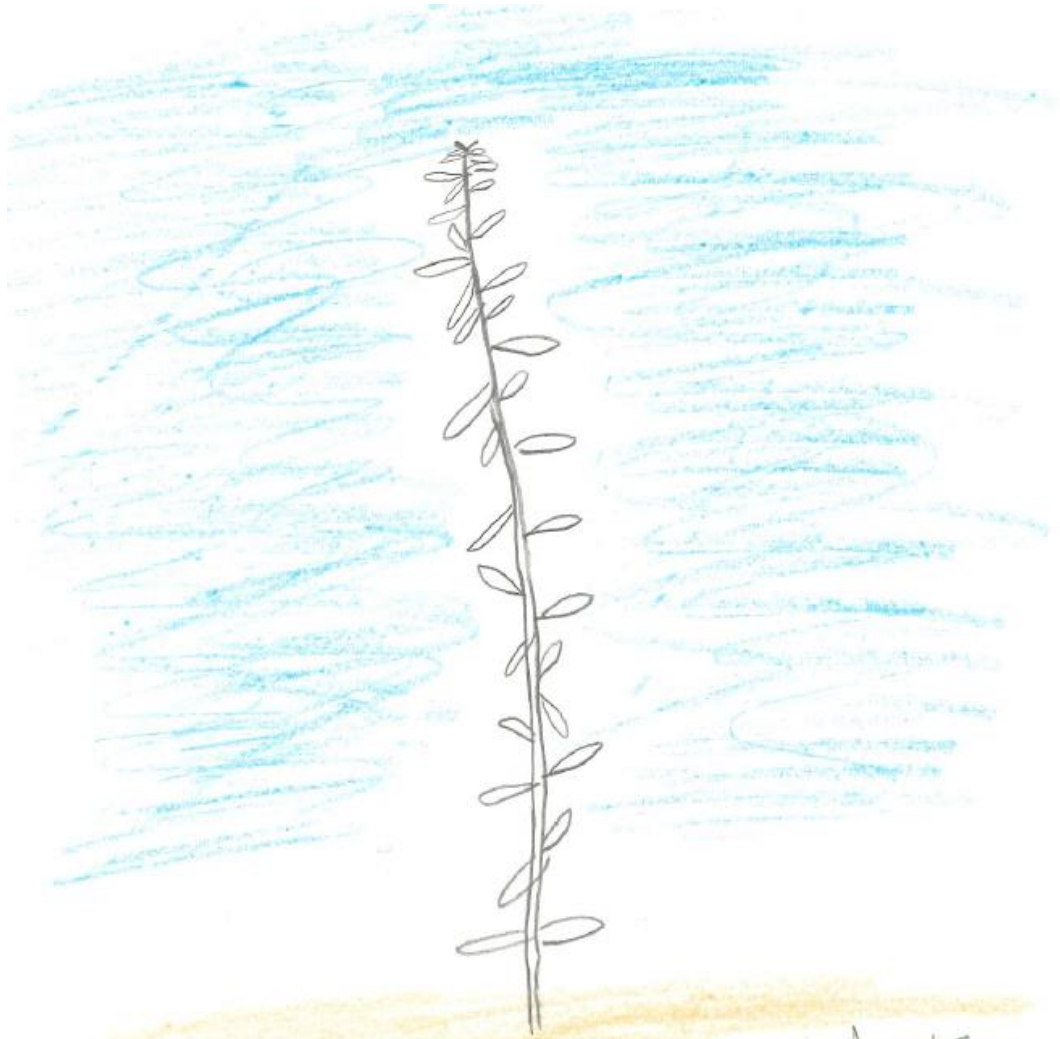
Cette dernière année, et les quelques courts séjours précédents au CEFÉ ont été l'occasion de partager un nouvel environnement. Malgré une équipe déjà soudée, je ne suis pas peu fier d'avoir réussi à intégrer le bureau 309B, je l'espère avec un certain brio. Merci à Charlotte et Marie, de m'avoir accepté dans leur cocon. Je remercie également tous ceux qui ont pu arriver par la suite et participer à l'ambiance unique de ce lieu, Marine, Edouard, Hugo, Pierre, Audrey. Mais également Clémence, dont les provisions m'ont permis de résister à la chaleur de ce dernier été de thésard. Enfin, un merci gros comme ça (#j'ai les bras écartés) pour Guillaume. Merci pour son aide à tous les niveaux, sa fougue indomptable, et son élan de générosité lorsqu'il doit fêter quelque chose au broc, qui ont beaucoup apportés à ce travail. J'espère que cette thèse sera une nouvelle occasion de développer tous ensemble, divers mouvements de gymnastiques au rockstore ! Pour finir cette parenthèse laborantine, merci également à toutes les personnes qui font vivre ce troisième étage comme aucun autre (bien que je ne sois jamais descendu pour le vérifier). Je pense à Rémi, Ana, Anne, Virginie, Simon, Camille, Elodie, Pauline, Gustave, Gaël, et évidemment Victor dont l'aide fût précieuse à bien des égards !

Evidemment, si la réussite de ce travail ne dépendait que d'un contexte professionnel favorable, mes remerciements pourraient s'arrêter là. Que nenni ! Les amis montpelliérains et d'ailleurs ont bien sûr été capitaux dans la réalisation de ce travail. J'adresse un immense merci aux copains de la petite enfance, Ben, Dodo, Lolo, Roro, Toto et Titi, qui, malgré les années et mon absence régulière ont toujours été présents. Merci aussi à tous les copains de Joffre, de la fac et d'ailleurs : Laura, Raph, Charles, Marion, Camille, Bastien, Alicia, Hortus, Fanny, Alex, Mumu, Flavie, Thibault, Camille, Antonin, et tous ceux que j'oublie encore une fois ! Merci pour les urinoirs de la fête des Fanfares, les 2h12, les twister sur carrelage, la tente improbable par -15°C à l'Aigoual, le dégât des eaux de 8h du mat, les allers retours à Avignon, les soupes endiablées de Lozère, les dégustations de caviar de choux, et tellement d'autres choses... J'ai d'ailleurs une pensée émue pour Thomas, qui rédige sa thèse en ce moment et qui a bien choisi sa date de soutenance pour permettre une scission de nos amis communs ! Je te tiens responsable de l'amphithéâtre vide qui se présentera devant moi !

Je souhaite également remercier tout particulièrement Jules pour ses dosages d'épices toujours très justes, nos parties endiablées de poésilboquet, et notre passion commune des habitants du Larzac. Je tire par la même mon chapeau à Claire, Anne-Cécile et Thibaut pour m'avoir supporté et dorloté à la maison en cette fin de thèse, et dieu sait que ce n'était pas toujours évident !

Pour finir, j'adresse un infini merci à mes parents, ma sœur et toute ma famille pour leur soutien permanent et leur bienveillance quotidienne.

Ces derniers mots sont pour Marion, merci pour ta douceur, ton soutien permanent, et tout le reste.



LYTHRUM

THESIODES

ANTOIDE

28 ANS

« Au revoir, Messieurs-Dames. C'est ça, la puissance intellectuelle. Bac + 2, les enfants. »

George Abitbol

SOMMAIRE

INTRODUCTION

De la recherche à la gestion des espaces naturels	1
<i>Erosion de la biodiversité et genèse de la biologie de la conservation</i>	1
<i>Des échanges compliqués avec les acteurs de la conservation</i>	2
<i>La thèse de doctorat comme lien entre science et gestion</i>	3
La niche écologique : un concept clé en écologie	4
<i>Le concept de niche écologique</i>	4
<i>Niche écologique chez les plantes</i>	5
<i>Importance du concept en écologie des populations</i>	5
<i>La niche écologique en biologie de la conservation</i>	6
Ecologie des mares temporaires méditerranéennes	6
<i>Description et fonctionnement de l'habitat</i>	6
<i>Le rôle des perturbations dans les stratégies des espèces</i>	7
<i>L'hydrologie comme facteur essentiel</i>	9
La diversité floristique	9
<i>Un joyau floristique</i>	10
<i>Biogéographie des espèces</i>	11
<i>Hypothèses évolutives</i>	12
<i>Le genre <i>Lythrum</i>, étendard des zones humides temporaires</i>	12
Conservation des mares temporaires	14
<i>Les menaces</i>	14
<i>Quelles actions pour la conservation des mares temporaires</i>	15
Problématique et objectifs	16

PARTIE 1 : Lacunes des connaissances sur la distribution des *Lythrum* annuels méditerranéens.

CHAPITRE 1

A history of discoveries and disappearances of the rare annual plant *Lythrum thesioides* M. Bieb: new insights into its ecology and biology. 23

CHAPITRE 2

Lythrum netofa (Lythraceae) a new species from a temporary flooded plain of Israel. .. 37

PARTIE 2 : Relations évolutives au sein du genre *Lythrum*

CHAPITRE 3

A Phylogeny of the genus *Lythrum* (Lythraceae) 47

PARTIE 3 : Différentiation des niches écologiques chez les *Lythrum* annuels de la flore française

CHAPITRE 4

Germination strategies of endangered annual *Lythrum*: insights for the conservation management of Mediterranean temporary pools 61

CHAPITRE 5

Ecological niche differentiation of six annual *Lythrum* species in Mediterranean temporary pools 77

PARTIE 4 : Application à la conservation de *Lythrum thesioides* dans les Costières de Nîmes

Introduction 95

1. Contexte géographique et écologique 97

1.1. Les Costières de Nîmes 97

1.2 Les anciennes zones humides des Costières de Nîmes 98

1.3. Destruction et disparition 101

1.4. Présentation de la zone humide de Campuget 103

2. Recensement de la population de *L. thesioides* de la zone humide de Campuget 107

2.1. La population visible 107

2.2. La population invisible 108

3. Quelle gestion pour la conservation de <i>Lythrum thesioides</i> à Campuget ?	117
3.1. Quels sont les effets de l'hydrologie?	117
3.2. Effet de l'ombrage ?	123
3.3. Quelle relation aux perturbations pour <i>L. thesioides</i> ?	124
3.4. Synthèse de la niche écologique de <i>L. thesioides</i> .	126
4. Proposition pour la gestion écologique de Campuget.	129
4.1. Différents scénarios de gestion hydrologique / topographique	129
4.2. Des besoins communs.	131
5. Les Costières de Nîmes : un paradis à portée de drains.	135
5.1. Nécessité d'améliorer les connaissances naturalistes locales	135
5.2. La banque de graines de nos jours	136
5.3. Un potentiel de restauration important dans les Costières de Nîmes.	139
5.4. Conclusion pour la conservation de <i>L. thesioides</i> .	145

CONCLUSION GENERALE 147

BIBLIOGRAPHIE 151

ANNEXES

ANNEXE 1 : *Fiches descriptive des Lythrum annuels de la flore française.*

ANNEXE 2 : *Appendix of the article "A Phylogeny of the genus Lythrum (Lythraceae)" (Chapitre 3)*

ANNEXE 3 : *Appendix of the article "Germination strategies of endangered annual Lythrum: insights for the conservation management of Mediterranean temporary pools" (Chapitre 4)*

ANNEXE 4 : *Appendix of the article "Ecological niche differentiation of six annual Lythrum species in Mediterranean temporary pools" (Chapitre 5)*

ANNEXE 5 : *Bilan des études palynologiques réalisées sur les costières de Nîmes.*

ANNEXE 6 : *Caractérisation de la banque de graines de Lythrum thesioides et L. tribracteatum sur la zone humide de Campuget.*

INTRODUCTION

De la recherche à la gestion des espaces naturels

Erosion de la biodiversité et genèse de la biologie de la conservation

Nos sociétés actuelles sont confrontées à deux bouleversements globaux majeurs que sont les changements climatiques et l'érosion de la biodiversité. La responsabilité des activités humaines dans ces deux crises ne fait plus l'objet de débat aujourd'hui. Pour les premiers, c'est l'explosion des émissions de gaz à effets de serre qui est en cause (Solomon *et al.* 2009). Pour les seconds, ce sont entre autres l'intensification agricole, la destruction directe des habitats et des espèces ou encore l'introduction d'espèces invasives, qui entraînent des taux d'extinctions 100 à 1000 fois plus importants que la « normale » (Dirzo & Raven 2003 ; Vitousek *et al.* 1997 ; Barnosky *et al.* 2011). Ces deux phénomènes, bien qu'intimement liés (Thuiller *et al.* 2005 ; Bellard *et al.* 2012), découlent de processus sociétaux différents qu'il est utile de dissocier afin d'en traiter efficacement les causes. En effet, l'accélération sous tous azimuts des politiques en faveur de la transition énergétique par exemple, peut parfois apparaître comme peu préoccupée des questions de biodiversité (Jackson 2011). La nécessité d'inclure les enjeux de biodiversité fait l'objet de politiques récentes (*e.g.* la loi 'Biodiversité' de 2016¹) mais reste encore aujourd'hui fragile dans le débat public².

Les préoccupations pour la conservation de la nature sont toutefois bien antérieures aux formulations actuelles de l'érosion de la biodiversité. Un exemple fondateur est la création du parc de Yellowstone aux Etats Unis en 1872. D'autres actions plus anciennes, peuvent également être considérées comme les prémices de la conservation de la nature, comme la création de la réserve artistique de Fontainebleau en 1861 (Maris 2018). Ainsi, les premières mesures en faveur de la préservation de la biodiversité consistaient principalement à exclure les activités humaines d'espaces géographiques donnés. Ce mode d'action a contribué à la création du concept d'aire protégée.

Cependant, ces politiques de conservation n'ont pu enrayer l'érosion de la biodiversité, négligeant notamment l'importance environnementale des systèmes anthropisés et se limitant à des échelles géographiques réduites. Les politiques ont alors pris un tournant important dans les années 1980-90, avec la notion de gestion intégrée, réintégrant l'Homme au sein des socio-écosystèmes afin de concilier ses activités et les

¹ LOI n° 2016-1087 du 8 août 2016 pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages

² Citation de Nicolas Sarkozy, d'après l'article de Cosnard (*Nicolas Sarkozy s'alarme de la disparition de l'occident*) dans le quotidien *Le Monde* du 3 mai 2019 : « La moitié de mon temps, je suis à l'étranger. Je ne peux me résoudre à y voir partout des grues, des chantiers, des métros fantastiques, des musées, et puis revenir ici, où on me dit : "On a renoncé à ça parce qu'il y avait le crapaud doré" ».

enjeux de préservation de la biodiversité (Alpert 1996 ; Brown 2002). Cette volonté a, par exemple, été matérialisée par la mise en place du réseau Natura 2000 en Europe (Article 2 alinéa 3³ de la directive habitat faune flore 92/43/CEE). Ces approches complémentaires ont permis d'adapter les processus de conservation de la nature à des contextes sociétaux divers, mais ont aussi pu affaiblir la protection des aires protégées, sous la pression sociale et économique.

L'urgence écologique induite par l'érosion de la biodiversité a enclenché le développement d'une discipline scientifique à part entière, la biologie de la conservation. Soulé (1985) définit les contours de cette science de crise, multidisciplinaire, qui étudie les différentes échelles de la biodiversité et emprunte les concepts et les méthodes d'autres disciplines, de la génétique aux sciences sociales. Cette science a pour objectif d'apporter des réponses et des solutions pour mettre en place des actions de conservation de la biodiversité, de l'échelle locale à mondiale. La discipline s'est structurée progressivement ces 40 dernières années, et est aujourd'hui reconnue comme une branche à part entière de l'écologie (Robinson 2006), avec ses journaux scientifiques (*e.g.* Biological Conservation, Conservation Letters, Journal of Applied Ecology, ...) ses chercheurs, et une forte dynamique en termes d'accumulation de savoir et de publications scientifiques (Godet & Devictor 2018).

Des échanges compliqués avec les acteurs de la conservation

La biologie de la conservation a été pensée, à l'origine, comme analogue de la médecine d'urgence et des autres disciplines scientifiques de crises (Soulé 1985), se devant d'apporter des réponses et des solutions rapides à une crise sans précédent. Si la production scientifique a rapidement été à la hauteur de l'enjeu, son intégration dans les politiques et les actions de conservation s'est révélée bien moins efficace (Redford & Taber 2000 ; Pullin *et al.* 2004). Ainsi, un fossé important s'est creusé entre les connaissances et les actions (Knight *et al.* 2008).

Or les connaissances écologiques fondamentales sont particulièrement nécessaires à l'adaptation des actions de gestion pour une conservation efficace (Fazey *et al.* 2006 ; Walsh *et al.* 2015). Différentes initiatives ont alors été proposées (Pullin & Knight 2001 ; Sunderland *et al.* 2009) voire mises en place suite à ce constat. C'est le cas du site internet *Conservation evidence*⁴ qui met à disposition de tout un chacun des synthèses de résultats d'actions de conservation sur la base d'une revue de la bibliographie scientifique (Sutherland *et al.* 2004). Toutefois, ce dernier n'existe pour l'instant qu'en anglais, et la barrière de la langue est un des nombreux freins au transfert de connaissances de la science aux gestionnaires d'espaces naturels d'après l'étude de Fabian *et al.* (2019). Ces auteurs proposent par ailleurs plusieurs pistes pour renforcer les liens entre action et recherche en conservation, sur la base d'une consultation des acteurs de terrain en conservation. Ainsi, le manque d'accessibilité ou la longueur des écrits scientifiques apparaissent comme des freins à l'utilisation de la littérature scientifique par les acteurs de la conservation. La

³ : « Les mesures prises en vertu de la présente directive tiennent compte des exigences économiques, sociales et culturelles, ainsi que des particularités régionales et locales ».

⁴ <https://www.conservationevidence.com>

réalisation de partenariats chercheurs-gestionnaires pour une co-construction des projets de conservation et un transfert direct des connaissances produites est également capitale (Roux *et al.* 2006 ; Soubelet 2018 ; Fabian *et al.* 2019).

La thèse de doctorat comme lien entre science et gestion

La thèse que je présente ici résulte de cette volonté de partenariat. Elle vise à améliorer la connaissance d'une plante rare, méconnue et en danger d'extinction (Diadema 2010 ; Lansdown 2011), *Lythrum thesioides* M. Bieb. En 2010 l'étude d'impact préalable au projet d'aménagement de la ligne à grande vitesse du contournement Nîmes-Montpellier a permis la redécouverte de ce taxon sur la zone des Costières de Nîmes d'où il n'avait plus été observé depuis 1951. Cette population, ainsi que deux autres découvertes dans le Gard en 1998 et 2017, constituent les seules connues de l'espèce à travers le monde actuellement. Cette découverte a entraîné le démarrage d'un processus de conservation articulé autour de la séquence Eviter – Réduire – Compenser (ERC). Cette séquence de travail vise à limiter les impacts des projets d'aménagement sur la biodiversité, à travers l'objectif du « *no net loss* » c'est – à – dire l'absence de perte nette de biodiversité. Elle s'articule en trois phases : l'Évitement : peut-on éviter les impacts qu'engendrerait le projet ? Ce qui ne peut être évité doit alors être Réduit (redimensionnement du projet, méthodes de travaux allégées, etc). Enfin ce qui ne peut être ni évité ni réduit doit être Compensé (Bigard 2018).

A ces trois composantes peuvent parfois s'ajouter des mesures dites d'accompagnement, qui ne s'inscrivent pas, contrairement à la séquence ERC, dans le cadre législatif obligatoire, mais revêtent un caractère optionnel. Ces mesures peuvent concerner une diversité importante d'activités, de l'acquisition de connaissance à la mise en place d'actions de communication, par exemple. L'impact du projet de contournement ferroviaire Nîmes-Montpellier sur *Lythrum thesioides* a ainsi justifié la mise en place d'une mesure d'évitement. Le tracé concerné (jonction entre une ancienne voie ferrée et la nouvelle) a été légèrement décalé afin d'éviter le cœur de la population de *L. thesioides*. Toutefois, l'absence de connaissance sur *L. thesioides* a justifié la mise en place d'une mesure d'accompagnement pour financer des recherches sur sa biologie et son écologie. La thèse est ainsi connue comme un format adéquat⁵, pouvant permettre d'apporter des connaissances pour orienter les actions de gestion. C'est pourquoi cette mesure d'accompagnement autour de *L. thesioides* s'est matérialisée sous la forme d'un financement de thèse.

Afin de mener à bien ce travail, le sujet a été construit en collaboration avec les gestionnaires d'espaces naturels (Conservatoire des Espaces Naturels du Languedoc-Roussillon), les services de l'état (DREAL), des acteurs de la conservation de la flore (Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles), des organismes privés

⁵ par exemple les thèses de Teddy Baumberger soutenue en 2012 (*Compréhension des facteurs de rareté chez les plantes. Le cas de Limonium girardianum (Guss.) Fourr. (Plumbaginaceae) dans les marais salés*) et celle de Pauline Rasclé soutenue en 2018 (*Biologie et écologie d'une population isolée : exemple d'Eryngium viviparum et perspectives pour sa conservation en France*)

financeurs (SNCF-réseau et Oc'Via) et des équipes de recherche en biologie de la conservation (Tour du Valat, CEFE-CNRS). La structure de la thèse a alors été pensée pour essayer à la fois de répondre aux exigences de production scientifique et d'apporter des solutions à des préoccupations techniques et locales.

Concrètement, cela se traduit par une organisation de manuscrit originale ; en effet, les trois premières parties de mon travail concernent l'acquisition de connaissances. La thèse est construite autour de l'idée d'identification des conditions favorables à *Lythrum thesioides*. En termes écologiques, l'objectif est donc de définir ce que l'on nomme la niche écologique de ce taxon, qui est centrale pour la définition des actions de gestion par la suite (Schwartz 2012 ; Funk *et al.* 2013). Ce travail de recherche alimente alors la rédaction d'une dernière partie traitant justement des actions pratiques de gestion, visant à favoriser cette niche écologique par la gestion des sites actuels et anciens de l'espèce. Cette dernière puise également ses éléments dans les échanges réalisés tout au long des trois années de travail avec les différents partenaires. Elle est présentée sous la forme d'un document rédigé en français, assurant directement la transmission des connaissances issues de mes travaux, et pouvant servir de base à l'élaboration d'un plan de gestion. Cette thèse alimentera également l'élaboration d'un Plan National d'Action (PNA) à l'étude pour *L. thesioides*.

La niche écologique : un concept clé en écologie

Le concept de niche écologique

L'analyse des relations entre espèces et environnements est une question centrale des sciences de la nature. Ainsi, Théophraste dans ses écrits au IV^{ème} ou III^{ème} siècle av. JC, étudie déjà les relations entre les plantes et leur environnement⁶. Son travail a été considéré pendant des siècles comme une référence majeure. Ce n'est que beaucoup plus récemment que ces observations empiriques ont été formalisées en une science. Cette dernière est nommée Ecologie (des mots grecs *oikos* (maison, habitat) et *logos* (science)) par Haeckel au XIX^{ème} siècle et est définie comme la science des êtres vivants et des interactions entre eux et avec leur environnement. Cette formalisation coïncide avec l'utilisation de méthodes scientifiques pour étudier et comprendre ces phénomènes et l'organisation du vivant dans son ensemble.

Une des avancées conceptuelles majeures de notre compréhension du vivant est la théorisation de la niche écologique. En effet, l'importance des conditions environnementales pour la distribution des espèces est évoquée dès les prémices de l'écologie scientifique (Gleason 1926 ; Clements *et al.* 1929), mais c'est en 1957 que Hutchinson synthétise le concept de la niche écologique, qu'il définit comme l'ensemble des conditions favorables à une espèce donnée dans un espace à n dimensions, où chaque variable qui caractérise l'environnement est une dimension. Le concept de niche se divise

⁶ Dans l'ouvrage *Plantarum Causis* notamment, traduit par Suzanne Amigues : *Les Causes des phénomènes végétaux. Tome I: Livre I et II*. Edition les Belles Lettres, Paris. 364 p.

en deux volets : la niche fondamentale, et la niche réalisée. La première s'apparente à la niche théorique d'une espèce, qui correspond à toutes les combinaisons possibles de variables environnementales permettant à l'espèce de survivre. La seconde correspond à l'espace physique et multidimensionnel réellement occupé par l'espèce. Elle est alors souvent une sous-partie de la niche fondamentale⁷. Ainsi, toute observation de terrain se consacre nécessairement à une approche de la niche réalisée, la niche fondamentale nécessitant des études expérimentales afin de supprimer les effets des interactions biotiques.

Niche écologique chez les plantes

Chez les plantes, l'étude de la niche écologique est particulièrement difficile. Récemment, les approches à larges échelles spatiales ont connu un fort développement, grâce au développement des bases de données climatiques et naturalistes, permettant de s'appuyer sur des observations de terrain ponctuelles pour déterminer l'optimum écologique des espèces. Ces approches ont cependant révélées d'importantes limites pour avoir une compréhension fine quant aux variables environnementales impactant la dynamique des populations (Pearson & Dawson 2003). Le caractère sessile des plantes entraîne une dépendance marquée aux conditions édaphiques par exemple (*e.g.* Tuomisto 2006; Coudun *et al.* 2006), dont la variabilité spatiale est structurée à une échelle très fine (Csergo *et al.* 2009). Cette difficulté s'explique également en partie par le fait que les variables environnementales peuvent présenter des effets différents selon le stade de vie de la plante, définissant alors des niches de germination (ou niche de régénération *sensu* Grubb 1977), et des niches de reproduction par exemple (Bykova *et al.* 2012). Enfin, une structuration infra-spécifique de la niche écologique est également possible, avec des niches réalisées différentes selon les populations (*e.g.* Carta *et al.* 2016 ; Papuga *et al.* 2018).

Importance du concept en écologie des populations

Malgré ces difficultés, l'étude de la niche est essentielle en écologie et y est particulièrement développée. En effet, le concept est mobilisé pour l'étude du fonctionnement des populations, notamment pour l'étude de la distribution des individus en fonction des conditions climatiques (niche climatique), particulièrement en vogue actuellement afin de prédire les impacts des changements climatiques futurs sur la distribution des espèces (Guisan & Thuiller 2005). Une multitude d'exemples peut être ajoutée, avec des approches permettant d'étudier des concepts généraux en écologie, comme l'hypothèse centre-périphérie (Pironon *et al.*, 2017), les successions végétales (*e.g.* Roy & Sonie 2006), ou les invasions biologiques (MacDougall *et al.* 2009).

Le concept de niche écologique est également mobilisé pour étudier l'histoire évolutive du vivant (Wiens 2004). En effet, la spéciation, c'est-à-dire l'apparition d'une nouvelle espèce issue de l'isolement reproductif entre deux groupes d'individus partageant un ancêtre commun (Templeton 1980), peut être liée à une différenciation de la niche

⁷ Voir le glossaire de Sax *et al.* (2013) pour des définitions courtes et précises.

écologique réalisée (Grossenbacher *et al.* 2014). Cette hypothèse, bien que discutée est aujourd'hui devenue importante en écologie évolutive et notamment chez les plantes (Gavrilets & Vose 2007 ; Anacker & Strauss 2014). D'autres théories utilisent également ce concept en évolution, comme l'hypothèse de conservatisme de niche, qui stipule que les espèces les plus proches phylogénétiquement partagent une niche écologique plus proche que des espèces plus distantes (Prinzing *et al.* 2001).

La niche écologique en biologie de la conservation

Enfin, le concept de niche écologique est de nos jours de plus en plus utilisé en biologie de la conservation (Jusaitis 2004). En effet, la conservation *in situ* des espèces nécessite différentes actions pour lesquelles une compréhension fine de la niche est essentielle. Par exemple, identifier les conditions favorables à la présence, au maintien et à la reproduction d'une espèce donnée est un pré-requis afin de pouvoir caractériser l'état de conservation d'un habitat pour cette même espèce (Falk 1992 ; Gauthier *et al.* 2017). La définition des conditions favorables permet également de définir des objectifs en termes de gestion d'un espace donné (Médail & Verlaque 1997 ; Funk *et al.* 2013), ou de restauration écologique (Gelviz-Gelvez *et al.* 2015). Des méthodes scientifiques de caractérisation des niches écologiques peuvent enfin être mobilisées pour des programmes de réintroduction, devant avoir lieu sur des milieux favorables à l'espèce cible (Martínez-Meyer *et al.* 2006 ; Godefroid *et al.* 2010 ; Adhikari *et al.* 2012 ; Rasclé *et al.* 2018).

Si l'étude des niches écologiques est particulièrement développée de nos jours, elle s'effectue à différentes échelles (Chase & Myers 2011). Les niches écologiques varient ainsi à des échelles climatiques (Schwartz 2012), à l'échelle de grands types d'habitat (Anacker & Strauss 2014), mais également à des échelles très fines, parfois de l'ordre de quelques centimètres là où poussent les plantes (Lavergne *et al.* 2004 ; Csergo *et al.* 2009 ; Papuga *et al.* 2018). Ces différentes échelles peuvent nourrir des actions de conservation de différents types, la compréhension de la niche à une échelle très fine étant nécessaire pour définir des actions locales. C'est donc dans cette optique, afin de proposer des actions de gestion adaptées, que nous allons appliquer ce concept de niche écologique à l'étude de *Lythrum thesioides* et des autres espèces de *Lythrum* des mares temporaires méditerranéennes de France.

Ecologie des mares temporaires méditerranéennes

Description et fonctionnement de l'habitat

Si l'érosion de la biodiversité affecte l'ensemble des biomes et habitats terrestres et marins, elle est particulièrement marquée sur les zones humides continentales (Davidson 2014). Ces dernières sont définies dans la convention Ramsar comme «*des étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres*». Cette définition se retrouve réduite dans la législation française. En effet, l'article L211 du code

de l'environnement n'intègre pas les milieux marins et les milieux d'eaux courantes, mais conserve la notion de présence d'eau permanente ou temporaire.

Cette distinction est importante : les zones humides ne sont pas toutes couvertes d'eau en permanence. Une alternance peut s'effectuer sur des rythmes différents : si les espaces intertidaux sont soumis à une inondation pluriquotidienne, d'autres zones humides peuvent suivre une hydrologie à rythmicité saisonnière, comme les mares temporaires. En contexte méditerranéen, le régime hydrique de ces dernières se caractérise par une mise en eau automnale ou hivernale, un assèchement la plupart du temps printanier qui perdure lors d'un été chaud et sec (Keeley & Zedler 1998 ; Médail *et al.* 1998). Au sein du bassin méditerranéen, la majorité des mares temporaires sont d'étendues faibles (<10ha) et occupent souvent des dépressions endoréiques dont l'apport en eau se retrouve limité aux précipitations (Zacharias *et al.* 2007 ; Bagella & Caria 2012). Toutefois des hydrologies plus complexes peuvent opérer, certaines mares pouvant partager par exemple une même nappe hydrologique. Des nappes d'origine karstique peuvent aussi intervenir (Grillas *et al.* 2004), entraînant parfois des surfaces importantes, comme le lac de Cerknica en Slovénie, qui peut s'étendre sur près de 3800 ha lorsqu'il est en eau, mais disparaît entièrement en été (Gaberščik *et al.* 2003).

Le rôle des perturbations dans les stratégies des espèces.

L'alternance d'une phase d'inondation et une phase d'assèchement (c.f. figure 1) représente un rythme de perturbations structurant pour la vie dans ces milieux. Différentes stratégies ont été sélectionnées par les contraintes écologiques imposées par ces habitats. L'hétérophyllie est ainsi présente chez certaines plantes, ce qui permet d'avoir des feuilles adaptées à l'inondation (*e.g.* flottantes comme chez *Damasonium* spp., *Eryngium corniculatum* ou encore *Marsilea* spp.) puis d'autres, souvent produites plus tardivement, adaptées à des conditions plus sèches (c.f. pilosités foliaires chez les feuilles tardives de *Marsilea strigosa* par exemple, etc) (Grillas *et al.* 2004 ; Yavercovski 2004). Certaines espèces ont également développé des adaptations aux conditions anoxiques du sol (Van den Brink *et al.* 1995), ou encore des types de photosynthèse permettant d'éviter la compétition pour le CO₂ (chez les plantes du genre *Isoetes* notamment), importante pour les espèces aquatiques lorsque le niveau d'eau dans la mare est faible (Keeley 1998).

Si de nombreuses adaptations à l'inondation sont présentes, la phase d'assèchement, par l'important stress hydrique qu'elle représente en climat méditerranéen constitue souvent la perturbation principale de ces milieux, et très peu d'espèces caractéristiques sont visibles durant cette période (Keeley & Zedler 1998 ; Grillas *et al.* 2004). Quelques rares exemples, comme les plantes du genre *Crypsis* de la famille des Poaceae, occupent les mares en phase d'assèchement, mais débutent leur cycle à la fin de la période d'inondation (Paradis & Pozzo-di-Borgo 2004 ; Tison *et al.* 2014). Ainsi, l'adaptation principale est d'éviter la période d'assèchement. Pour la faune amphibie, c'est l'utilisation de l'espace qui est limitée dans le temps, à la période d'inondation, comme pour les amphibiens, par exemple, qui utilisent souvent les mares temporaires pour leur reproduction (Cheylan 2004). Pour les espèces végétales, c'est la présence de l'appareil

végétatif qui est saisonnier, la plupart des espèces étant alors annuelles ou plus rarement géophytes (Médail *et al.* 1998 ; Bagella & Caria 2012). Les cycles de vie courts sont également très présents chez les plantes des mares temporaires, avec des espèces capables de germer et de se reproduire parfois en moins de deux mois (Grillas *et al.* 2004), en raison d'une fenêtre temporelle favorable très réduite entre les deux perturbations que sont l'inondation et l'assèchement.

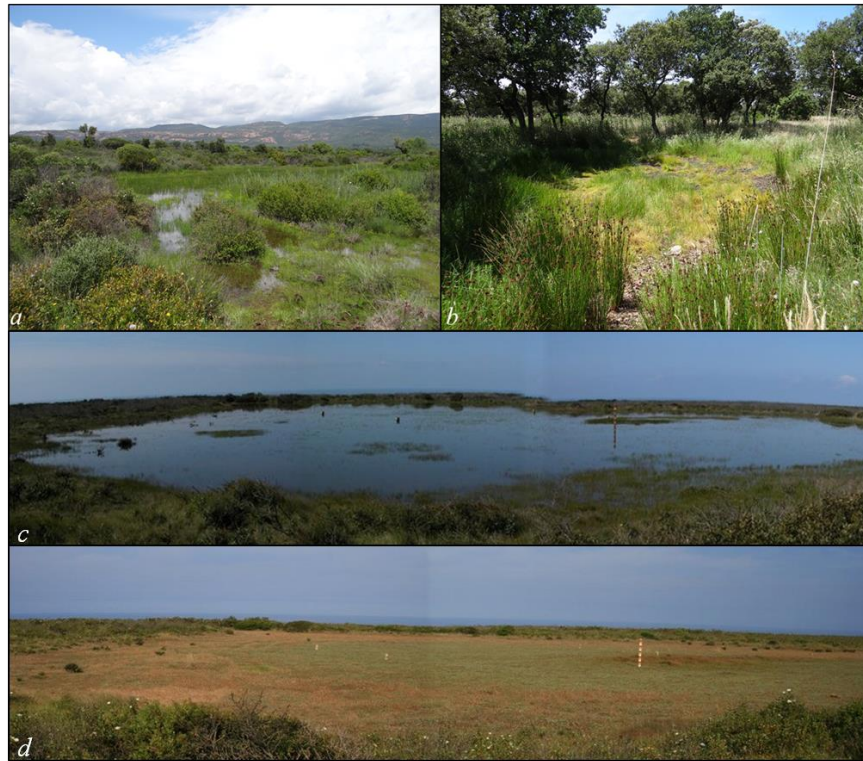


Figure 1 : Illustration de mares temporaires. (a) Mare du Catchéou en eau (83, Var), (b) Mare de Montblanc sèche (34, France), Mare temporaire de la côte Sud du Portugal, inondée (c) ou asséchée (d) (photos c et d : © Carla Pinto-Cruz).

Pour les espèces annuelles, la présence de graines, de spores ou d'œufs, est donc importante dans ces écosystèmes, le plus souvent associés dans des banques de propagules persistantes sur de longues périodes dans le sol (Brock *et al.* 2003 ; Waterkeyn *et al.* 2008 ; Aponte *et al.* 2010). Cette stratégie permet d'assurer le maintien des populations durant les périodes défavorables, au regard de l'hétérogénéité interannuelle des conditions environnementales. Les graines, par exemple, possèdent le plus souvent une longévité importante (>1 an (Rhazi *et al.* 2001 ; Brock 2011)), atteignant parfois des valeurs records de plusieurs décennies (Brock 2011 ; Poschlod & Rosbakh 2018). Ces banques de graines sont permises par divers mécanismes de dormance, et principalement un enfouissement supprimant l'exposition à la lumière, nécessaire à la germination (Bonis & Grillas 2002 ; Aponte *et al.* 2010 ; Carta 2016). Ce dernier résulte de plusieurs mécanismes, comme le craquellement du sol qui piège les propagules dans les fissures (Espinari & Clemente 2007 ; Burmeier *et al.* 2010), la sédimentation ou des perturbations du substrat par la faune par exemple (Bonis & Lepart 1994).

L'hydrologie comme facteur essentiel

La flore d'une mare est caractérisée par l'importance du gradient hydrologique dans le temps et dans l'espace. En effet, les différentes caractéristiques du régime hydrique comme la hauteur d'eau, la durée et la fréquence d'inondation structurent la végétation des mares temporaires (Casanova & Brock 2000). Parmi les effets majeurs, l'hydrologie agit sur la germination des différentes espèces (Fraaije *et al.* 2015 ; Valdez *et al.* 2019). Bien que cette dernière s'effectue souvent à basse température (<15°C) dans les mares temporaires, les différences entre espèces sont importantes (Grillas *et al.* 1988 ; Carta 2016). Les mécanismes de dormance, qui inhibent la germination des graines, lorsqu'ils sont présents, ne sont pas nécessairement levés de la même façon (Carta *et al.* 2013). De plus, les températures de germination ne sont pas non plus pleinement similaires, et ces dernières peuvent expliquer une part du gradient observé (Rosbakh & Poschlod 2015), d'autant que l'hydrologie varie de façon concomitante avec les températures suivant les saisons. En plus de l'effet sur la germination, l'hydrologie agit également sur la tolérance à la submersion, participant de concert avec la germination à la structuration spatiale de la végétation.

La plupart des auteurs reconnaissent ainsi trois ceintures distinctes, aux frontières poreuses, à la végétation des mares temporaires méditerranéennes (Rhazi *et al.* 2006; Bagella *et al.* 2010; Caria *et al.* 2013) : la ceinture centrale, la ceinture intermédiaire et la ceinture externe. Ces dernières sont distribuées selon un gradient topographique qui reflète le gradient hydrologique (Bauder 2000, figure 2). Chaque ceinture est caractérisée par une végétation différente. Les espèces pleinement aquatiques sont ainsi plus importantes dans la ceinture centrale, où la durée d'inondation est plus prolongée. Les espèces amphibies, c'est-à-dire qui démarrent leur cycle de vie sous l'eau ou dans un substrat saturé composent majoritairement la ceinture intermédiaire. Ces espèces sont d'ailleurs souvent dominantes dans la flore des mares temporaires méditerranéennes (Caria *et al.* 2013), comparées aux aquatiques, ou aux « terrestres » plus opportunistes. Ces dernières composent d'ailleurs la majeure partie de la ceinture externe des mares. Malgré cette zonation pouvant parfois être assez nette, des structurations internes aux ceintures peuvent apparaître, et à l'inverse des espèces peuvent en occuper plusieurs (Caria *et al.* 2013). De plus, d'une année sur l'autre, les compositions observées et l'organisation des ceintures varient, en fonction de l'hydrologie (Rhazi *et al.* 2009), stimulant une banque de graines qui présente une structuration moindre permettant ces variations dans la végétation visible (Aponte *et al.* 2010). Ces différentes stratégies du monde végétal participent grandement de la richesse floristique de ces zones humides.

La diversité floristique

La flore méditerranéenne dans son ensemble est particulièrement riche avec près de 25 000 espèces de plantes vasculaires (Médail & Quézel 1997) dans le bassin méditerranéen, soit 10 % de la flore vasculaire mondiale sur seulement 1.6% de la superficie terrestre (Mora *et al.* 2011). Elle est caractérisée également par un taux d'endémisme très élevé (environ 50%), ce qui situe ce territoire comme un des principaux

points chauds de diversité végétale dans le monde (Myers *et al.* 2000). Cette richesse s'explique par une histoire géologique complexe, avec une importante diversité de substrats et un relief varié pouvant être élevé (Cowling *et al.* 1996), la présence de refuges glaciaires (Médail & Diadema 2009), le tout combiné à un climat particulier présentant une sécheresse estivale marquée (Cowling *et al.* 1996).

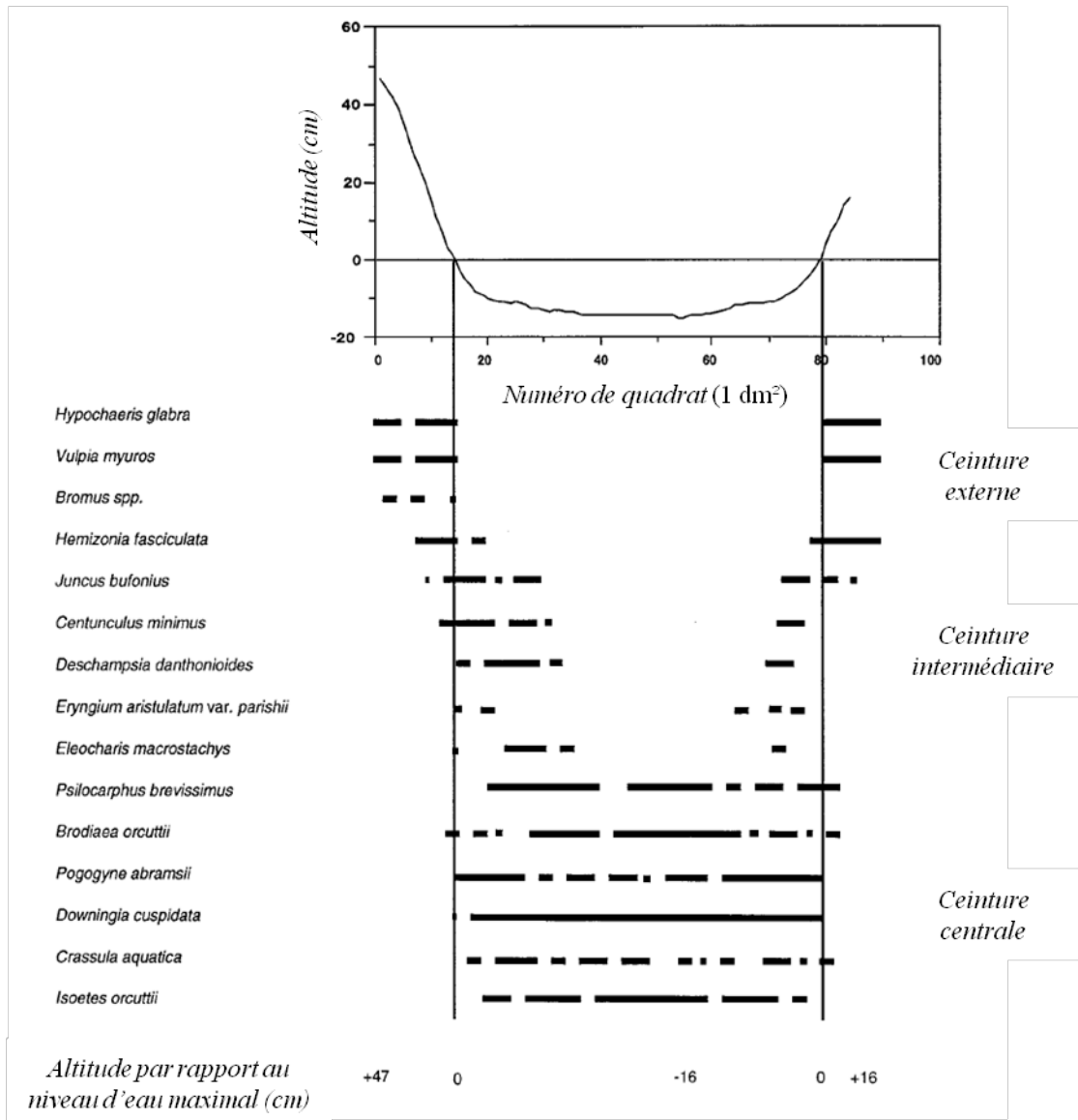


Figure 2 : Distributions observées des espèces les plus communes d'une mare temporaire californienne (climat méditerranéen), en présence/absence par quadrat (1 dm²) distribués le long d'un gradient transversal de 18m de long. D'après Bauder (2000).

Un joyau floristique

Parmi les écosystèmes méditerranéens les plus remarquables se trouvent les mares temporaires méditerranéennes. La richesse et la diversité de la flore vasculaire de ces zones humides est connue depuis des décennies et a fasciné des générations de botanistes

(Pouzolz 1862; Braun-Blanquet 1935; Molinier & Tallon 1948; Médail *et al.* 1998). Cette dernière est d'autant plus remarquable que les mares occupent souvent des surfaces réduites, et ont une distribution très morcelée (Médail *et al.* 1998). Cette importance disproportionnée des petites zones humides est d'ailleurs commune à plusieurs contextes biogéographiques (Semlitsch & Bodie 1998 ; Williams *et al.* 2004 ; Scheffer *et al.* 2006 ; Boix *et al.* 2012). Les richesses spécifiques observées dans les mares temporaires peuvent être importantes. On compte par exemple près de 246 espèces dans 50 mares différentes de Sardaigne (Bagella & Caria 2012), ou encore 253 espèces dans 48 mares de la province de Benslimane au Maroc (Rhazi *et al.* 2012). Ces chiffres sont plus faibles que les maximum connus pour des surfaces comparables dans d'autres écosystèmes, mais restent tout de même élevés (Wilson *et al.* 2012). L'inventaire floristique complet de ces milieux est particulièrement difficile, les plantes y étant souvent présentes de façon éphémère et avec des tailles réduites (Alvarez *et al.* 2012). De plus, leur expression peut varier dans le temps et dans l'espace (Rhazi *et al.* 2009), notamment grâce à la banque de graines persistante. Ce contexte explique les découvertes naturalistes importantes et courantes dans les mares temporaires (*e.g.* Daoud-Bouattour *et al.* 2009 ; Ghrabi-Gammar *et al.* 2017 ; Minissale *et al.* 2017 ; Lotterman *et al.* 2018 ; Behçet & Yapar 2019).

L'importante diversité alpha des mares temporaires se combine également à une diversité bêta élevée (Bagella *et al.* 2010). Cela signifie que les compositions spécifiques des mares présentent de fortes dissimilarités, et donc *in fine*, que la diversité de l'ensemble du territoire (diversité gamma) en est supérieure. C'est d'ailleurs ce qui entraîne qu'à surfaces totales comparables, les richesses sont plus élevées pour un ensemble de mares que pour une seule zone humide plus grande (Semlitsch & Bodie 1998). Cela s'explique notamment par l'importante diversité des conditions environnementales des mares temporaires, particulièrement topographiques et hydrologiques (Brose 2008 ; Bagella *et al.* 2010).

Biogéographie des espèces

Pour les espèces caractéristiques des mares temporaires, ces habitats peuvent être considérés comme des îles, pour lesquelles l'isolement peut parfois être important. Dans d'autres cas, des complexes de mares temporaires proches peuvent exister, structurant alors les populations en métapopulation. Une part importante des espèces qu'on trouve dans ces zones humides présente des aires de distribution larges qui, pour certaines, ne se limitent d'ailleurs pas à la seule région méditerranéenne (Bagella & Caria 2012). Ce patron peut s'expliquer notamment par les stratégies de dispersion des espèces. En effet, la plupart est dispersée par endo ou ectozoochorique (Sanglier : Vanschoenwinkel *et al.* (2008a), Lapin : Zedler & Black (1992) voire Grenouilles : Vanschoenwinkel *et al.* (2008b), et surtout oiseaux (Incagnone *et al.* 2015)). Les graines peuvent donc potentiellement parcourir des distances importantes. D'ailleurs, pour les espèces aux graines les plus petites, le vent est également suspecté être un vecteur de dissémination (Grillas *et al.* 2004), permet à certains œufs d'invertébrés de traverser la mer Méditerranée (Champeau & Thiéry 1990). Toutefois, ces événements de dispersion semblent peu fréquents, comme le révèle l'importante structuration génétique chez *Marsilea strigosa* au sein de l'ensemble de son

aire de distribution méditerranéenne, mais également de façon moins marquée entre des mares pourtant distantes de quelques dizaines de mètres (Vitalis *et al.* 2002). Une structuration génétique à l'intérieur d'une mare est même détectée chez *Veronica peregrina* en Californie (Linhart & Baker 1973; Linhart 1974), renforçant l'hypothèse d'une faible dispersion de ces espèces.

Cependant, malgré leurs faibles fréquences, ces facultés de dispersion à longue distance sont possiblement responsables du faible taux de micro-endémisme observé dans les mares temporaires méditerranéennes (Bagella & Caria 2012), avec notamment des processus de spéciation non aboutis (*e.g.* sous espèces endémiques listées dans Grillas *et al.* (2004)).

Hypothèses évolutives

D'un point de vue évolutif, peu d'intérêt a été porté aux mares temporaires spécifiquement, pour y comprendre les mécanismes de diversification du vivant. Pourtant, la diversité des conditions écologiques, combinée à des aires de distribution larges et chevauchantes entre espèces suggèrent une histoire évolutive complexe (comme le laissent entendre Grillas *et al.* (2004)). Cela d'autant plus que différents patrons chorologiques se combinent dans les communautés floristiques (Bagella & Caria 2012). Anacker et Strauss (2014) supposent un taux élevé de spéciation sympatrique, c'est-à-dire non lié à un isolement géographique, dans la région bioclimatique méditerranéenne de Californie. Si aucune analyse d'envergure n'a été réalisée dans le bassin méditerranéen, l'importance de la différenciation des niches écologiques y a été illustrée chez certains groupes de plantes (Lavergne *et al.* 2004; Lo Presti & Oberprieler 2009). L'hydrologie, connue pour être un facteur majeur de différenciation des niches écologiques dans les zones humides (Silvertown 2004; Araya *et al.* 2011) a aussi été évoquée comme particulièrement ségrégative pour la distribution de la flore, et pourrait donc être également un facteur de spéciation dans les mares temporaires méditerranéennes. Emery *et al.* (2012) émettent d'ailleurs l'hypothèse d'une diversification du genre *Lasthenia* dans les mares temporaires de Californie par une diversification des niches hydrologiques.

Si les niches écologiques, tout du moins hydrologiques, sont variables, l'approche majoritaire pour étudier la flore des mares temporaires reste la phytosociologie, qui s'est intéressée à la diversité des mares depuis des décennies (Braun-Blanquet 1935). Plusieurs associations végétales sont reconnues, entre quatre différentes pour les cahiers d'habitats par exemple (Bensettiti *et al.* 2002), jusqu'à une petite dizaine (Deil 2005), certains travaux complétant également l'analyse phytosociologique de mesures abiotiques et notamment édaphique (Pinto-Cruz *et al.* 2009). Toutefois, une approche fixiste de classification des communautés paraît négliger la structuration de la flore le long de gradients environnementaux continus, comme évoquée précédemment pour l'hydrologie.

*Le genre *Lythrum*, étendard des zones humides temporaires*

Plusieurs groupes taxonomiques sont particulièrement diversifiés dans les zones humides temporaires, de part le monde ou au moins de grandes régions biogéographiques

(Deil 2005), et partagent des convergences évolutives en terme d'adaptations à ces milieux. C'est le cas des espèces du genre *Isoetes*, des petites « fougères » des milieux aquatiques, notamment temporaires, ou des Renoncules (*Ranunculus*) et des Callitriches (*Callitriche*). Certains sont d'ailleurs pleinement spécialisés dans les zones humides temporaires, comme le genre *Elatine* (Elatinaceae) ou encore le genre *Lythrum*. Ce dernier, ayant donné son nom à la famille des Lythraceae, est estimé à environ 35 espèces dans le monde (Graham, 2007). Toutes ces espèces se trouvent dans des zones humides temporaires, que ce soit des milieux salés, des berges de rivières, mais également des mares temporaires méditerranéennes, où une dizaine d'espèces du genre *Lythrum* peuvent être présentes dans le bassin méditerranéen (Tableau 1 d'après Webb (1968) ; Castroviejo Bolibar *et al.* (1997) et Grillas *et al.* (2004)). Parmi ces dernières, cinq sont considérées comme caractéristiques des mares temporaires méditerranéennes de France, ce qui en fait le genre le plus représenté dans la liste des 83 taxons définie par Grillas *et al.* (2004) à égalité avec le genre *Ranunculus*.

Espèces	Distribution Méditerranéenne
<i>Lythrum acutangulum</i>	Extrême ouest
<i>Lythrum baeticum</i>	Extrême ouest
<i>Lythrum borysthenicum</i>	Centre et Ouest du Bassin
<i>Lythrum flexuosum</i>	Péninsule ibérique
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	Tout le bassin
<i>Lythrum junceum</i>	Tout le bassin
<i>Lythrum portula</i>	Rare, Ouest du bassin
<i>Lythrum thesioides</i>	Très rare, France et Israël (anciennement Italie)
<i>Lythrum tribracteatum</i>	Tout le bassin
<i>Lythrum thymifolia</i>	Tout le bassin

Tableau 1 : Liste des espèces de *Lythrum* présentes dans les mares temporaires du bassin méditerranéen.

D'un point de vu morphologique, les espèces du genre *Lythrum* se caractérisent par une phyllotaxie alterne majoritairement et par des fleurs qui sont tetra ou hexamères, aux pétales violets et possèdent des réceptacles floraux développés et allongés (Graham 2007). Le genre est également connu pour compter des espèces hétérostyles, c'est-à-dire qui possèdent différents morphotypes de fleurs, qui permettent de favoriser la pollinisation croisée (Barrett, 1990).

Les relations évolutives entre les espèces de *Lythrum* sont peu connues. Morris (2007) a réalisé l'unique phylogénie du genre et a permis de mettre en évidence une divergence basale entre les espèces américaines et les espèces européennes. Toutefois, seules cinq espèces européennes ont été utilisées, et seules *L. hyssopifolia* et *L. junceum* comme espèces des mares temporaires méditerranéennes ont été intégrées dans cette étude. Ces deux dernières y apparaissent d'ailleurs comme espèces sœurs (Morris 2007). La proximité morphologique entre certaines espèces de *Lythrum* est par ailleurs souvent soulignée, e.g. *L. hyssopifolia* et *L. thymifolia* (Webb 1967) ou *L. thesioides* et *L. linifolium* (Koehne 1884; Webb 1968), mais en l'absence d'étude génétique des conclusions taxonomiques restent difficiles.

Les différenciations écologiques entre les espèces de mares temporaires sont également méconnues. Si certaines espèces appartiennent à des habitats différents (*e.g.* *L. tribracteatum*, seul *Lythrum* noté dans les « gazons amphibies annuels méditerranéens ») (Bensettiti *et al.* 2002), il n'est pas rare de trouver deux, trois voire quatre taxons de ce genre coexister dans la même communauté. Seules quelques observations empiriques définissent ces différences, et très peu d'études scientifiques ne mentionnent ces espèces⁸. Ces proximités évolutives et écologiques apparentes, couplées à des aires de distribution chevauchantes, mais variables d'une espèce à l'autre (Tableau 1), font de ce genre, un modèle intéressant pour l'étude des niches écologiques au sein des mares temporaires méditerranéennes. Ainsi, au-delà de l'étude de *L. thesioides*, nous allons comparer cette espèce aux 5 autres taxons annuels de ce genre, connus des mares temporaires méditerranéennes de France (Figure 3).



Figure 3 : Photos des 6 espèces annuelles de *Lythrum* des mares temporaires méditerranéennes françaises (*a* : *L. borysthenicum* ; *b* : *L. hyssopifolia* ; *c* : *L. portula* ; *d* : *L. thesioides* ; *e* : *L. thymifolia*, *f* : *L. tribracteatum*).

Conservation des mares temporaires

Les menaces

L'étude de l'écologie des mares temporaires méditerranéennes a connu récemment un essor important, suite au constat de la perte massive de ces écosystèmes (Bagella *et al.* 2016). Comme l'ensemble des zones humides, dont plus de 50 % ont été détruits au cours du dernier siècle (Davidson 2014), les mares temporaires subissent un impact massif des

⁸ Par exemple *Lythrum thesioides* n'est mentionnée dans aucun document référencé dans web of science, *L. thymifolia* ou *L. tribracteatum* ne sont mentionnés qu'à une unique reprise.

activités humaines. Dans certaines régions, comme dans le sud-ouest espagnol, ce sont près de 94 % des mares qui ont disparu (Gallego-Fernández *et al.* 1999). Au Maroc dans la province de Benslimane, Rhazi *et al.* (2012) ont mesuré une perte de plus de 60% de la surface couverte par les mares temporaires, et une forte réduction de leur nombre également. Cette dégradation massive est exacerbée pour les mares temporaires notamment en raison de leurs tailles réduites et de leur humidité saisonnière (Calhoun *et al.* 2017). Les menaces sur ces écosystèmes sont nombreuses. Bouahim *et al.* (2014) observent d'ailleurs que seulement 25% des mares encore présentes de la province de Benslimane ne sont soumises à aucune pression anthropique. Parmi ces menaces, les actions sur l'hydrologie sont les plus marquées, du drainage à la mise en eau permanente (Beja & Alcazar 2003; Bouahim *et al.* 2014), mais on y constate aussi une urbanisation et une surexploitation, notamment par le surpâturage (Bouahim *et al.* 2010). En France, aucune étude ne quantifie directement la perte historique de ces habitat, mais Médail *et al.* (1998) dans l'inventaire qu'ils dressent des mares temporaires méditerranéennes de France, évoquent la mare de Gramont, dans les environs de Montpellier, aujourd'hui transformée en étendue d'eau permanente et fortement envasée, ou encore la région des Costières de Nîmes qui a perdu l'ensemble de ses zones humides et des espèces associées au profit d'espaces agricoles émergés.

Cette dégradation massive et l'importante biodiversité associée à ces écosystèmes a justifié le classement de l'habitat « mares temporaires méditerranéennes » comme habitat d'intérêt communautaire prioritaire au regard de la Directive Habitats Faune Flore de l'Union Européenne (Directive 92/43/CEE). Cette inscription a permis de financer d'importants programmes de recherche et de conservation. En témoignent les différents programmes européens LIFE : « Mares Temporaires » porté par la Tour du Valat, mais aussi « MEDPONDS » en Crête, « BASSES » à Minorque ou « CHARCOS » au Portugal qui s'est clôturé en 2018.

Quelles actions pour la conservation des mares temporaires

Une des principales stratégies de conservation des mares temporaires méditerranéennes est la protection stricte, notamment par la maîtrise foncière (Grillas *et al.* 2004). Un nombre important d'espèces est également inscrit sur diverses listes de protection internationales (comme la Convention de Berne ou la Directive Européenne 92/43/CEE dite Habitats Faune Flore), nationales⁹ ou régionales en France. Par exemple, pour les seules mares de Roque-Haute dans l'Hérault, 14 espèces protégées nationalement sont présentes (Grillas *et al.* 2004). Cet arsenal permet de justifier la protection de certains territoires, soit au regard de la Directive Habitats Faune Flore, avec des sites Natura 2000 comme celui de la Capelle et Masmolène dans le Gard (CEN L-R 2012), des Réserves Naturelles (comme celle de Roques Haute, de la Plaine des Maures ou de la Tour du Valat), ou encore de prendre des mesures plus locales comme des arrêtés de protection de biotopes (*e.g.* l'étang Redon (Var) pour *Damasonium polyspermum* ; la mare de Mura Dell'Unda (Corse) pour *Pilularia minuta* ; ou encore quatre différents sites de la région

⁹ Par l'arrêté du 20 janvier 1982.

PACA pour *Lythrum thymifolia*). Ces différentes mesures assurent une conservation de la vocation naturelle de ces espaces, et les isolent des principales menaces de destruction directe de l'habitat. Toutefois, elles sont tributaires des connaissances naturalistes en terme de distribution des espèces, difficilement exhaustives dans les mares temporaires.

Cependant certaines mares sont soumises à d'autres menaces, souvent moins directes et visibles. Ainsi, le comblement par l'accumulation de sédiments, la colonisation par une végétation pérenne ou une modification de l'hydrologie peuvent intervenir, avec une origine naturelle ou anthropique (e.g. suppression de tout pâturage, accélération de l'érosion dans le bassin versant de la mare par le passage d'engins motorisés, ...). Dès lors, plusieurs actions peuvent être entreprises. En premier lieu, toute conservation de mares temporaires passe nécessairement par le maintien d'une alternance de deux phases hydrologiques. Il s'agit donc de lutter contre les causes d'un assèchement permanent (modification du bassin versant de la mare, drainage, ...), ou d'éviter l'approvisionnement en eau continu ou l'étanchéité des mares. Ensuite, une multitude d'actions peuvent être entreprises, de la gestion de la sédimentation par décapage (e.g. Life Charcos au Portugal), à gestion du couvert végétal par débroussaillage (Rhazi *et al.* 2004 ; Rhazi *et al.* 2005) ou l'instauration d'un pâturage (Grillas *et al.* 2004). L'important est de dresser un diagnostic local des menaces et d'y apporter des solutions adaptées.

Enfin, un autre axe envisageable est de restaurer ces zones humides, ou plus rarement d'en créer de nouvelles. Des travaux de creusement, par exemple, peuvent lutter contre la sédimentation de certaines mares¹⁰. De tels travaux peuvent également permettre un retrait de la litière végétale (Rhazi *et al.* 2004). Pour le moment, l'essentiel des expériences se consacre à des travaux de surcreusement de mares existantes. Cependant, il pourrait être envisageable de travailler sur des mares aujourd'hui disparues, à la manière de ce qui a été fait pour les mares « fantômes » en Angleterre, en contexte agricole intensif, restaurées plus d'un siècle après leur destruction grâce à la banque de graines enfouie (Alderton *et al.* 2017). Bien que la viabilité des graines s'amenuise avec le temps (Wienhold & Van Der Valk 1989 ; Brock 2011), celle-ci semble pouvoir être importante (Poschlod & Rosbakh 2018), ce que confirme cette expérience britannique. De plus, les évaluations des quelques travaux de création de mares, pour le moment uniquement sur les communautés d'invertébrés et d'amphibiens, laissent présager du potentiel positif de ces types de travaux de restauration (Badosa *et al.* 2010; Ruhí *et al.* 2012).

Problématique et objectifs

A l'origine, la nécessité de mettre en place des mesures de gestion en faveur de *Lythrum thesioides* a justifié le développement de ce travail de recherche. En effet le manque de connaissance sur les *Lythrum* annuels des mares temporaires méditerranéennes et particulièrement *L. thesioides* est criant. Identifier les conditions environnementales qui lui sont favorables, c'est-à-dire sa niche écologique, apparaît dès lors capital. D'autant que

¹⁰ c.f. travaux sur la mare de Péguière dans le Var, présenté dans Grillas *et al.* (2004), ou bien les différents travaux réalisés dans le cadre du projet LIFE Charcos au Portugal.

l'espèce n'est connue que de trois zones humides dans le monde. De plus, la possibilité de comparer cette espèce avec des taxons qui lui sont apparentés, partageant une écologie très proche, semble être une opportunité majeure pour la compréhension de l'écologie des mares temporaires et la conservation de ces écosystèmes menacés.

Les deux questions principales qui ont été étudiées durant cette thèse sont alors les suivantes :

1. Quelles sont les particularités de la niche écologique de *Lythrum thesioides* en comparaison aux autres espèces annuelles de *Lythrum* ? L'idée étant d'identifier les traits essentiels de la niche écologique de cette espèce qui doivent être pris en compte pour sa gestion conservatoire.
2. Comment transcrire ces résultats dans un plan de gestion conservatoire, avec des perspectives pour la restauration des zones humides temporaires méditerranéennes.

Dans la poursuite de ces objectifs la thèse s'articule autour des axes suivants

- Pour commencer, la distribution de ces espèces est souvent mal connue, notamment chez les espèces les plus rares et pouvant s'exprimer par éclipses. Nous présentons ainsi une première partie illustrant ces difficultés avec la communication de récentes découvertes chez les *Lythrum* des mares temporaires méditerranéennes, qui améliorent la connaissance de la distribution de ce genre. Nous y présentons également l'espèce centrale de ce travail, *Lythrum thesioides*.
- Par la suite, il était également important d'identifier clairement le statut taxonomique chez les espèces de *Lythrum* étudiées, sachant les difficultés d'identification existantes dans ce genre avec les critères morphologiques. Ce travail est présenté en partie 2 sous la forme d'une étude phylogénétique des *Lythrum*, permettant également une connaissance approfondie de l'histoire évolutive du genre, complétant le travail de Morris (2007) avec les espèces des mares temporaires méditerranéennes.
- Après avoir identifié et en partie comblé ces deux lacunes, nous avons pu nous consacrer à une étude comparée des niches écologiques chez les *Lythrum* annuels de mares temporaires du Sud de la France. Ce travail, présenté en troisième partie se divise en deux analyses distinctes, une comparaison des niches de régénération (germination), puis une comparaison des niches des plantes adultes, incluant évidemment *L. thesioides*.
- Enfin, les résultats obtenus par ces différentes approches ont été intégrés dans le document évoqué au début de l'introduction, de façon à assurer la transmission des connaissances acquises par la recherche vers la gestion des espaces naturels et l'action en faveur de la conservation. Le contexte de la région des Costières de Nîmes est alors détaillé, et les résultats de la thèse ainsi que de nouvelles études y sont discutés afin de proposer des perspectives de gestion de la principale population de *L. thesioides* en lien avec sa niche écologique, et des zones humides temporaires de la région dans leur ensemble.

PARTIE 1

**Lacunes des connaissances sur la
distribution des *Lythrum* annuels
méditerranéens.**

Connaitre la distribution des espèces est un pré-requis important pour définir leurs statuts de conservation. Or, dans les mares temporaires méditerranéennes, les cycles de vie annuels et l'expression éclipse des espèces entraînent des difficultés dans la définition de leurs distributions. Ainsi des découvertes majeures sont fréquentes dans ces milieux, avec de nouvelles populations observées pour certains taxons (Minissale *et al.* 2017; Daoud-Bouattour *et al.* 2009; Behçet & Yapar 2019), voire la redécouverte de taxons supposés disparus comme *Rumex tunetanus* (Ghrabi-Gammar *et al.* 2017). Parmi ces exemples, on peut justement citer *Lythrum thesioides*, qui était déclarée éteinte en Europe (Morgan & Leon 1992) jusqu'à sa redécouverte, en 1998, en France. Nous avons alors jugé important de consacrer une première partie de la thèse à l'étude de ce taxon et notamment à la production d'une référence scientifique relatant de sa redécouverte. D'autant que, dans le cadre de la thèse, nous avons pu faire la découverte d'une autre population de l'espèce. Le **premier chapitre** fait ainsi le bilan de la distribution historique comme actuelle de *Lythrum thesioides*.

Dans le cadre de ce travail de thèse, des échanges ont entraîné une collaboration avec un botaniste israélien, Shmuel Mazar. Ce dernier a découvert, en 2017, avec son collègue Shir Vered, un taxon de *Lythrum* dont la détermination s'est avérée délicate. Nous avons alors échangé et réalisé des recherches approfondies afin de comparer la population observée aux taxons décrits. Devant l'impossibilité de la rattacher à une espèce existante, nous avons pris la décision d'en faire un nouveau taxon, nommé *Lythrum "netofa"*. Un petit article a ainsi été rédigé et est présenté en **chapitre 2**. Cette découverte illustre, là encore, les lacunes en termes de connaissances de la flore des mares temporaires méditerranéennes et de sa distribution. Les échanges avec Israël se poursuivent d'ailleurs puisqu'une nouvelle découverte majeure vient d'y être effectuée à l'été 2019. En effet, *L. thesioides* et *L. silenoides*, une autre espèce particulièrement rare, viennent d'être trouvées pour la première fois dans la région. Cette découverte ouvre alors des perspectives importantes mais non discutées en profondeur dans notre travail, puisque trop récentes.

Cette partie présente donc différentes découvertes, apportant une contribution au comblement des importantes lacunes, en termes de connaissance sur la distribution des espèces des mares temporaire du bassin méditerranéen. La réalisation d'une carte de distribution mondiale de *Lythrum thesioides* (présentée en chapitre 1) a également motivé celle de cartes similaires pour les autres espèces étudiées dans cette thèse. Ainsi, les cinq autres *Lythrum* annuels des mares temporaires méditerranéennes françaises, qui seront étudiées en profondeur durant la suite de cette thèse, ont fait l'objet d'une rapide revue bibliographique. Ces résultats sont présentés en **annexe 1**, et produisent les premières cartes de distribution mondiale de ces espèces.



*Individu de L. thesioides observé en 2017
dans la population nouvellement découverte de Saint Vincent.*

CHAPITRE 1

A history of discoveries and disappearances of the rare annual plant *Lythrum thesioides* M. Bieb: new insights into its ecology and biology.

*L'histoire des découvertes et disparitions d'une plante annuelle rare *Lythrum thesioides* M. Bieb.: informations nouvelles sur sa biologie et écologie.*

Antoine GAZAIX, Mario KLESCZEWSKI, Michel-Ange BOUCHET, Manuel CARTEREAU, James MOLINA, Henri MICHAUD, Serge D. MULLER, Lionel PIRSOUL, Perrine GAUTHIER, Patrick GRILLAS & John D. THOMPSON

Statut : accepté dans *Botany letters*

Abstract : Mediterranean temporary pools are threatened ecosystems that host a unique plant community, mostly composed of annual species with large and long-lived seed banks. The longevity of their seed bank, the scarcity of their habitat, the small size of their populations and the low frequency of above-ground vegetation result in a low probability of detection of these species. The discovery of new populations of such rare species are thus important for our understanding of the ecology of the temporary pool ecosystem. *Lythrum thesioides* M. Bieb., 1808 is a very rare annual species of temporary pools and river banks which was thought to be extinct in the South of France until 1998. Here, we review the distribution of the species and report the recent discovery of a population during a targeted search combining historical data on wetland occurrence on a particular geological substrate. We present new information on its autecology, pollen morphology and the karyotype. Only three populations are currently known world-wide for *Lythrum thesioides*, and only one of these has favorable management conditions. Thus we outline new conservation perspectives in the context of a targeted search project and the conservation management of one population.

Key words: Conservation, rarity, temporary pool, Mediterranean, ecological niche, historical ecology

Introduction

The ecology of Mediterranean temporary pools is characterized by an alternation of winter flooding and summer drought with large inter-annual fluctuations in the relative duration of these phases (Grillas *et al.* 2004). The particular environmental conditions of these pools have resulted in the presence of a highly specialized flora, with most species having short life cycles – i.e. annual species with high fecundity (Médail *et al.* 1998) - and large soil propagule banks (seeds, spores) that persist in the soil during unfavorable conditions for germination (Aponte *et al.* 2010).

The plant communities of Mediterranean temporary pools have stimulated the curiosity and interest of botanists for decades, and are still considered as a floristic “jewel” (Braun-Blanquet 1935; Rhazi *et al.* 2012). However, Mediterranean temporary pools are a threatened and highly vulnerable ecosystem (Rhazi *et al.* 2012) and have been designated as a priority habitat of community interest at the European scale (Council of Europe 1992). Indeed, due to their small surface they are easily destroyed and have experienced a dramatic decrease in number and surface area around the Mediterranean region (*e.g.* Gallego-Fernández *et al.* 1999; Rhazi *et al.* 2012) due to agricultural intensification, pollution (including eutrophication), drainage and direct destruction for urbanization (Bouahim *et al.* 2014).

The longevity of their seed bank, the scarcity of their habitat and their small size and low frequency in above-ground vegetation, result in a low probability of detection of many of the annual species that predominate in Mediterranean temporary pools, making it difficult to assess their abundance, dynamics and distribution (Aponte *et al.* 2010; Alvarez *et al.* 2012). A complete inventory of the plant communities of a temporary pool thus requires multiple visits during a single year and over several years that experience contrasting hydrological characteristics (Rhazi *et al.* 2009). This requires time, botanists and favorable conditions that may only occur one year per decade or even less (Poschlod & Rosbakh 2018). As a result, and despite the interest of botanists for the unique flora of temporary pools, the distribution of many species of this Mediterranean ecosystem remains only partially known. The conservation significance and restoration potential of Mediterranean temporary pools may thus be seriously underestimated at the current time. The discoveries of new populations of rare species are thus important to improving our understanding of the ecology of the temporary flooded ecosystem.

Lythrum thesioides M. Bieb., 1808 (*Lythraceae*) is an erect annual plant (figure 1) of temporary wetlands. It is highly variable in size, with plant height ranging from 5 to 40 cm according to hydrological conditions. The leaves are alternate, linear and elongated. The flowers are usually geminate (fig.1, e), shortly pediculate, each node carrying axillary clusters of (1-) 2 (-4) flowers. The hypanthium is bell-shaped, with a short calyx made of four sepals. The four petals are pink with a purple line down the main vein. The four stamens are included in the hypanthium (Coste 1906). The ovary is superior and the fruit is a capsule (Tutin *et al.* 1968). The plant is flowering from July to September (Tison *et al.* 2014). This species is very rare and several elements of its description remain incomplete.

In the 1990s *Lythrum thesioides* was thought to be extinct from the South of France (Olivier *et al.* 1995) and in Europe (Morgan & Leon 1992). This species is a representative example of the challenges underlying the conservation of ephemeral plant species in temporary pools. There is however much piecemeal evidence of historical and more contemporary presence of this species in different sites. Therefore, the aims of this article are as follows.

- (1) Synthesize the current and historical distribution of *L. thesioides*.
- (2) Provide new elements for the botanical description of *L. thesioides*.
- (3) Describe recent targeted prospections of *L. thesioides* that have been focused on previously known populations and/or habitat suitability based on historical pool presence and geological substrate.

Material and methods

1. Distribution of *Lythrum thesioides*

To produce a map of distribution of *Lythrum thesioides* observations we examined both herbarium specimens and mentions in Flora and catalogues (*Lythrum thesioides* or *Lythrum geminiflorum* Bertol. 1842). Herbarium specimens were examined using the Global Biodiversity Information Facility database (GBIF.org), and the e-Recoltnat programme (MNHN, Paris) for French collections. Other information was obtained or consulted from non-referenced herbariums (Almaty, Bologna, Budapest, Geneva, Saint Petersburg and Vienna). Herbarium codes are later used following Thiers (2019). Floras of the areas concerned by herbarium samples were also consulted where possible.

2. Species description

Field and culture observations

In 2015, one individual of *Lythrum thesioides* was isolated in a greenhouse before flowering, in order to evaluate its ability to accomplish self-pollination. Seeds produced were tested for germination (Gazaix *et al.*: chapter 4). Pollination was also studied in the field in August 2018 in the Campuget population. A one day experiment was done, with 20 minutes observation per flower, capturing every insect visiting the flower, for a total of 10 observed flowers.

In 2017, 10 flowering individuals cultivated in Camargue (Tour du Valat) were monitored four times a day (7 am, 12 am, 5pm and 9 pm) during a week to evaluate the longevity of individual flowers. On each of the ten plants, 30 fruits were assed for the number of seeds, seed length and width (under a binocular microscope) and seed weight, by weighing 10 groups of 30 seeds (weighting scale: Mettler Toledo AG 245).

Pollen description

For the observation of pollen, ten flowers of *Lythrum thesioides* were collected on five individuals grown in pots at the Tour du Valat Biological Station in 2018. Flowers were kept in paper bags prior to analysis. Stamens taken from flowers were submitted to an acetolysis treatment (nine parts of anhydric acetic acid and one part of sulphuric acid at 90°C during 3 minutes; Faegri & Iversen 1989), in order to remove the cellular content and the pectocellulosic intine from pollen grains. The remaining exines were then mounted on a slide to be observed and photographed under optical microscope.

Chromosome count

Chromosome numbers of *Lythrum thesioides* were determined in January 2019, from flower buds of a cultivated individual (initially from the Campuget population). Young flower buds were fixed in a solution of absolute ethanol: glacial acetic acid (4:1, v/v). After two weeks at room temperature, the fixations were stored at -18 °C. Flower buds were then stained in 45% acetocarmine stain, boiled for 3 minutes, and squashed between the microscope slide and cover glass. The chromosome count was performed in ovaries. Mitotic metaphases were drawn (Wild M20, 15 x 100) with a camera lucida, at high magnification, with ca 0.15 µm error per chromosome (i.e. 1 mm on the paper).

3. Population search

The projection of both former (Pazac and Jonquières Lake) and current (Campuget) populations of *Lythrum thesioides* onto a geological map of the Costières area showed that all sites are located on a common geological substrate (Figure 3). This geological substrate is a recent layer of sediments corresponding to clay-loam that filled-in the wetland depressions of the region. This layer may be used to identify the previous location of wetlands drained during agricultural intensification in the twentieth century and which constitute potential sites for the occurrence of populations and/or seedbanks of *L. thesioides*. Fourteen different previous wetlands were identified using this method, including the Vistre valley, large wetlands (such as Campuget and Jonquières) and smaller pools. Thirty points were chosen from recent aerial photographs, with at least one point per polygon. Over a period of three days in June 2017 every defined point was visited to search for *L. thesioides* (and other temporary wetland plant species).

Results

1. Distribution of *Lythrum thesioides*

All the herbarium specimens reviewed are presented in table 1 and are also located in a map on Figure 2.

Central /Eastern Europe and Central Asia:

Bieberstein (1808) first described *Lythrum thesioides* in Russia, from the foothills of the Caucasian mountains where a few specimens, more than 200 years old, except one from 1888, are known. In Russia, a second place of collection is the “Sarepta”, near the Volga River and the city of Volgograd. There are two undated specimens from Afghanistan, one from William Griffith (1810-1845) without any precise location and another by Joharchi *et al.* (2007) in 1987 in the Hari River valley on the border with Iran. In Iran, there is also an undated collection from Fars. In Western Asia there is a record from Iraq in 1957 (“Singleton on damp sandbank now exposed in ruins bed”, Sarsang) that is preserved at the herbarium of Edinburgh. In Central Asia, there are two specimens from Kazakhstan, one collected in 1926 (AA herbarium) the other one in 1928 from the eastern part of the country (MW herbarium). Finally, Mallaliev & Zalibekov (2018) reported a population of *L. thesioides* in Dagestan (Caucasian region of Russia). However, after discussion and exchange of photos with the authors, this observation does not correspond to *L. thesioides*. In Central Europe, one observation is mentioned from Hungary, with a herbarium specimen in Budapest, collected in the river banks of the Danube in 1917, a few kilometers south of Budapest.

Western Europe:

The occurrence of *Lythrum thesioides* has mostly been documented in Western Europe. In Italy, two records were documented more than a century ago in the Po plain, one along the river, the other in a paddy field (Bertoloni 1842 and BOLO herbarium; Pignatti 1982). In the South of France most observations have been reported near the Rhône valley, between Nîmes and Orange (fig.2, a) from 1841 to 1951. The plant was observed from the Costières area, south and east of Nîmes, mostly at the Jonquières lake with eight observations from 1841 (Jordan 1847) to 1911 (Herbarium of d'Alleizette), at the Pazac lake (MPU herbarium, observation by Tallon in 1951), between Tresques and Connaux in 1853 (by l'Abbé Gonnet), in the valley of the Rhône River (Rouy and Camus 1901) which may be the same site as that mentioned by Charrel (1913) near Caderousse, and near Pierrelatte, in a “wet field” (Chatenier 1922). Two additional reports concern a vague observation that was made near Marseille in May 1858, i.e. very early in the season and this may be a reference to Jonquières lake (<80km away), and in the Durance valley, near Paillerols (Les Mées, Alpes-de-Haute-Provence) but with no date (herbarium Rendu, Le Mans). A final dubious observation of *L. thesioides* was recorded from South West France near Itxassou in 1880, although there is no herbarium specimen and the description of the plant and the vegetation community suggests that this was an observation of *Lythrum hyssopifolia*, with geminate flowers (Gillot 1880).

Table 1. Herbarium specimens of *L. thesioides* in the main collections (often named as *L. geminiflorum* for french samples).

Codes of herbaria: AA (Ministry of Science, Academy of Sciences, Alma-Ata, Kazakhstan), AIX (Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix en Provence, France), ANG (Muséum des Sciences Naturelles, Angers, France), AUR (Herbier du muséum des volcans, Aurillac, France), B (Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlin, Germany), BOLO (University of Bologna, Italy), BP (Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary), CLF (Institut des Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand, France), E (Royal Botanic Garden, Edinburgh, UK), FUMH (Herbarium of the Ferdowsi University of Mashhad, Iran), GAP (Conservatoire Botanique National Alpin, Gap, France), K (Royal Botanic Gardens Kew, UK), L (Naturalis Biodiversity Center, Leiden, Netherlands), LE (Komarov Botanical Institute, Russia), LM (Musée vert, Le Mans, France), LYO (Université Claude Bernard, Lyon, France), MPU (Université de Montpellier, France), MW (Moscow State University, Russia), NCY (Jardins Botaniques du Grand Nancy et de l'Université de Lorraine, Nancy, France), NIME (musée d'Histoire naturelle, Nîmes, France), PC (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France), SLA (Société des Lettres de l'Aveyron, Millau, France), W (Naturhistorisches Museum Wien, Vienna, Austria)

Place of collection	Date (of collection)	Herbarium (number of parts)
France (Jonquières)	1847	MPU (2)
	1848	CLF (1), MPU (2), NCY (1), P (1)
	1849	P(1)
	1853	AUR (1), SLA (1)
	1854	LYO (1), MPU (1)
	1902	CLF (1), GAP (2), MPU (1), NIME (6)
	1911	CLF (1)
	?	MPU (1)
France (Tresques)	1853	ANG (1), AUR (1), LYO (1), MPU (1), P (2), SLA (2)
France (« next to Marseille »)	1858	AIX (1)
France (Pazac)	1951	MPU (1)
France (Les Mées)	? (<1900)	LM (1)
Italie (near Mantova)	1937	BOLO (1)
Hungary	1917	BP (1)
Russia (Caucasus)	<1808	B (1, Typus)
	1800	LE (1, Typus)
	1888	MPU (1)
	?	E (1), MW (1), LE (1)
Russia (Sarepta = Volgograd)	1853	LE (1)
	?	MW (1), P (1)
Kazakhstan (“Aktobe region”)	1926	AA (1)
Kazakhstan (“between the rivers First and Middle Tentek”)	1928	MW (1)
Iraq (Sarsang)	1957	E (1)
Iran (Fars)	1885	K(1), W (3)
Iran (Khorassan)	1987	FUMH (1)
Afghanistan (Herat)	?	K (1)
Afghanistan (?)	? (1810-1845)	L (1)

In 1998, 47 years after the last observation in France, Michaud & Molina (1999) reported roughly 100 individuals of *Lythrum thesioides* mixed with *Lythrum tribracteatum* Salzm. ex Spreng in a cultivated melon field at the edge of the lake of la Capelle. A few plants were also observed in 2009 in a deep ditch (3m deep) that had been recently dug for irrigation purposes (SILENE 2019), adjacent to the previous melon fields. However, since the end of melon cultivation, the site has changed into a perennial meadow grazed by horses and *L. thesioides* has not been observed since (Girardin 2011), despite annual visits to the site.

Twelve years later, a new population was discovered in Campuget (Manduel, Gard, France), in July 2010 at Campuget (Manduel, Gard), in the context of an Environmental Impact Assessment realized for the construction of a new high-speed train line. More than one hundred individuals of *Lythrum thesioides* and thousands of individuals of both *Lythrum tribracteatum* and *Lythrum hyssopifolia* L. were observed in this site. The three species grew in large ruts created by heavy machinery employed for an archaeological survey. The wetland of Campuget was originally a large temporary lake (around 120 ha), grazed by sheep. But agriculture and drainage strongly modified the landscape until the abandonment of agriculture around 2000 (Pirsoul 2013). Since then, vegetation has developed spontaneously in the context of a modified hydrology with limited management to control tree encroachment after the discovery of the *L. thesioides* population.

2. Species description

Field and culture observations

The isolated individual of *Lythrum thesioides* produced fruits and viable seeds (capable of germination). No insects were observed to visit flowers were observed and captured during our experiment. Flowers stayed open only during the day and closed at night (closed at 7am and 9pm) preventing pollination by moths and other nocturnal insects. The life-span of the flowers is very short and petals usually fall after one or two days. Capsules are 2mm long et 1mm wide, containing 39 ± 13 tiny light brown seeds, about $15 \pm 1.5 \mu\text{g}$ each (fig.1, g).

Pollen observations

The pollen of *Lythrum thesioides* is similar to that of *L. borysthenticum*, with heterocolpate grains. There are six furrows (ectoapertures), three of them doubled with a pore (endoaperture). The size of the pollen was about 20 μm of diameter (fig.1, f).

Chromosome count

A chromosome count revealed $2n=30$. Considering $X=5$ (Graham and Cavalcanti 2001), this indicates a hexaploid karyotype. The poor quality of the mitotic metaphase plates prevented further analysis.

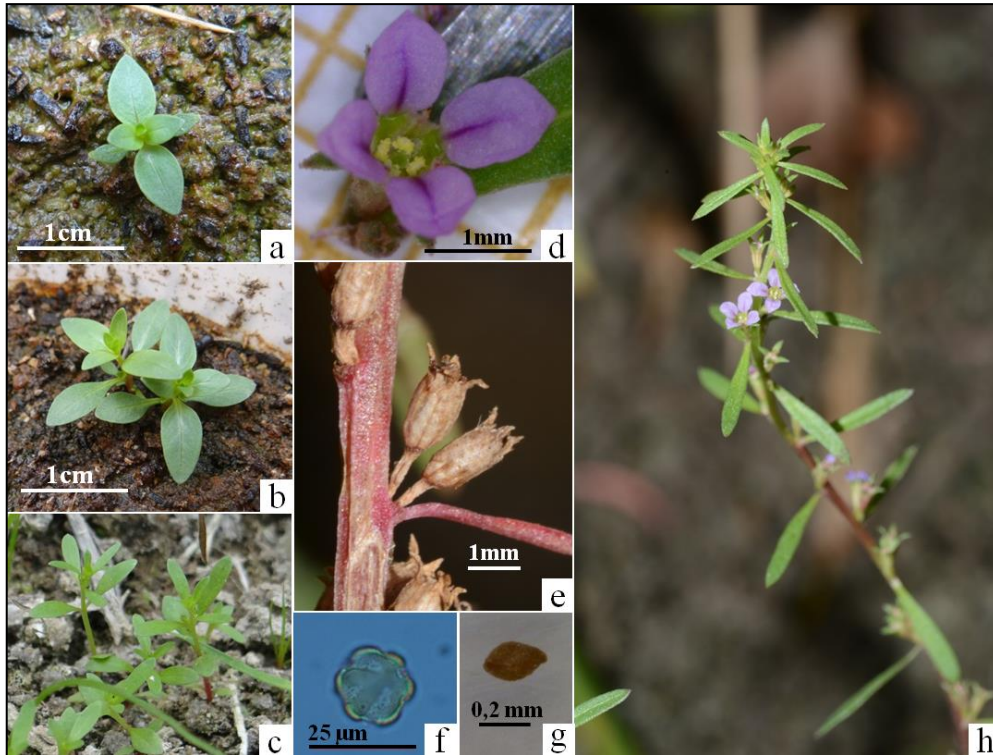


Figure 1. Pictures of *Lythrum thesioides*. (a,b) Seedlings under light, (c) seedlings under shadow conditions, (d) detailed flower, (e) fruits (geminate, © M. Charrier), (f) pollen (© S. Muller), (g) seed, (h) flowering stem (© M. Charrier).

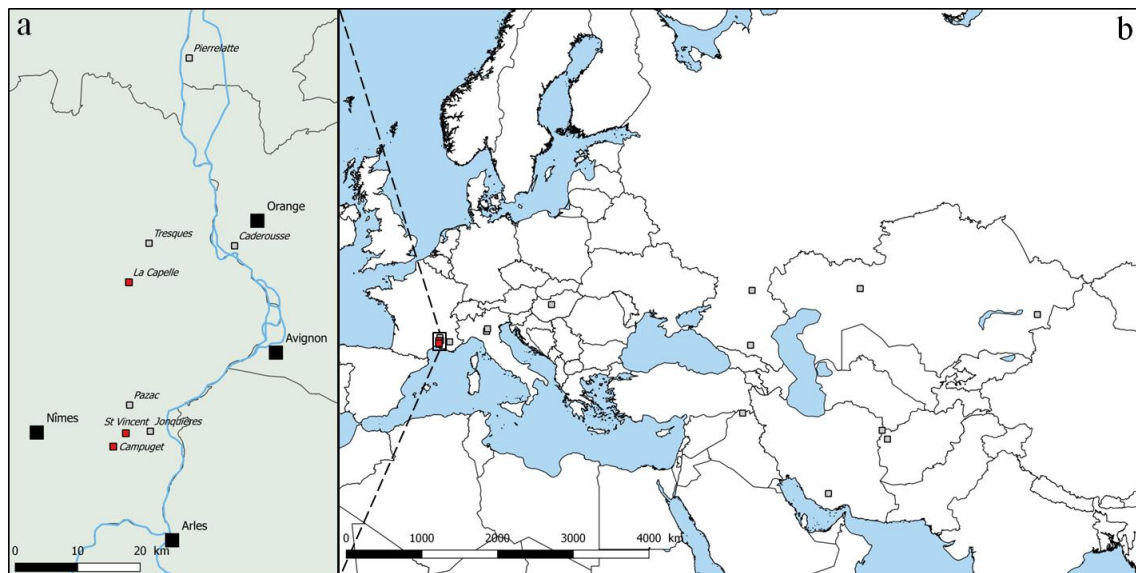


Figure 2. Distribution map of *Lythrum thesioides* based on former and current observations. (a) Low Rhone Valley zoom, (b) Eurasian distribution. Black squares represent principal cities; red squares are recent observations of *L. thesioides* (post 2000); grey squares are historical observations of *L. thesioides* (before 2000).

3. Population search

Site visits revealed the globally poor habitat quality and conservation status of wetlands of the Costières area that have all been drained and cultivated. 13 sites hosted wetland species but only five (17%) can be considered as temporary pool communities. Wetland plant communities were mostly in ditches, where the hydrology is slightly similar to temporary wetlands.

Prospections of the Pazac and Jonquières lakes where *Lythrum thesioides* was previously reported were unfruitful, no sightings were reported. Nevertheless, the plant was observed in the recently discovered population of Campuget, as in every year since its discovery in 2010. Of the 30 sites visited in the Costières territory, one new population of *L. thesioides* was detected, at Saint-Vincent (Jonquières-Saint-Vincent, Gard) in a wet depression near to the historical site of Jonquières Lake (4 km distant). It was found in a very recently enlarged ditch in an otherwise intensive agricultural context. In June 2017, this population comprised less than 30 individuals of *L. thesioides* all located along a 200 m long ditch. During a second visit in September about 250 individuals were observed, several being very tall (50 cm high) and each of those with more than 500 fruits. Monitoring started in 2017 with the discovery of this new population, using presence absence data in order to begin a study of the population dynamics of both Saint Vincent and Campuget populations.

Discussion

The historical description of this species is limited to the discrimination between *L. thesioides* and *L. thymifolia* concerning notably the presence of pedicel and the shape of the capsule for Western European samples of the former species (Bieberstein 1808), but did not mention geminate flowers for example. The first mention of geminate flowers was made later (Bertoloni 1842), leading to the description of a new species, *L. geminiflorum* Bertol. 1842, which was later included within *L. thesioides*. However, the observation of the typus (Berlin herbarium), revealed that this sample has few geminate flowers. It can however be distinguished from other *Lythrum* species by its elongated pointed leaves, and its small, slightly bell shaped flowers, mostly geminate. Our study completes the description of the species with the pollen and karyotype ($2n=30$) description, and measures on capsule and seeds.

An ephemeral species in a disturbed environment

Lythrum thesioides has been poorly recorded during the last two centuries, since its first description. Indeed, despite a large known potential distribution, from Central Asia to Western Europe, the plant has been recorded less than 30 times. Even though a taxonomical issue with *L. linifolium* Kar. & Kir. 1841 exists, the latter has no recent and very few historical observations (Koehne 1884; Taran 1993; Mesterházy 2017). Thus, the three recent observations described in this paper from the South of France represent the only currently known populations (i.e. observed in the last 20 years) of *L. thesioides* worldwide.

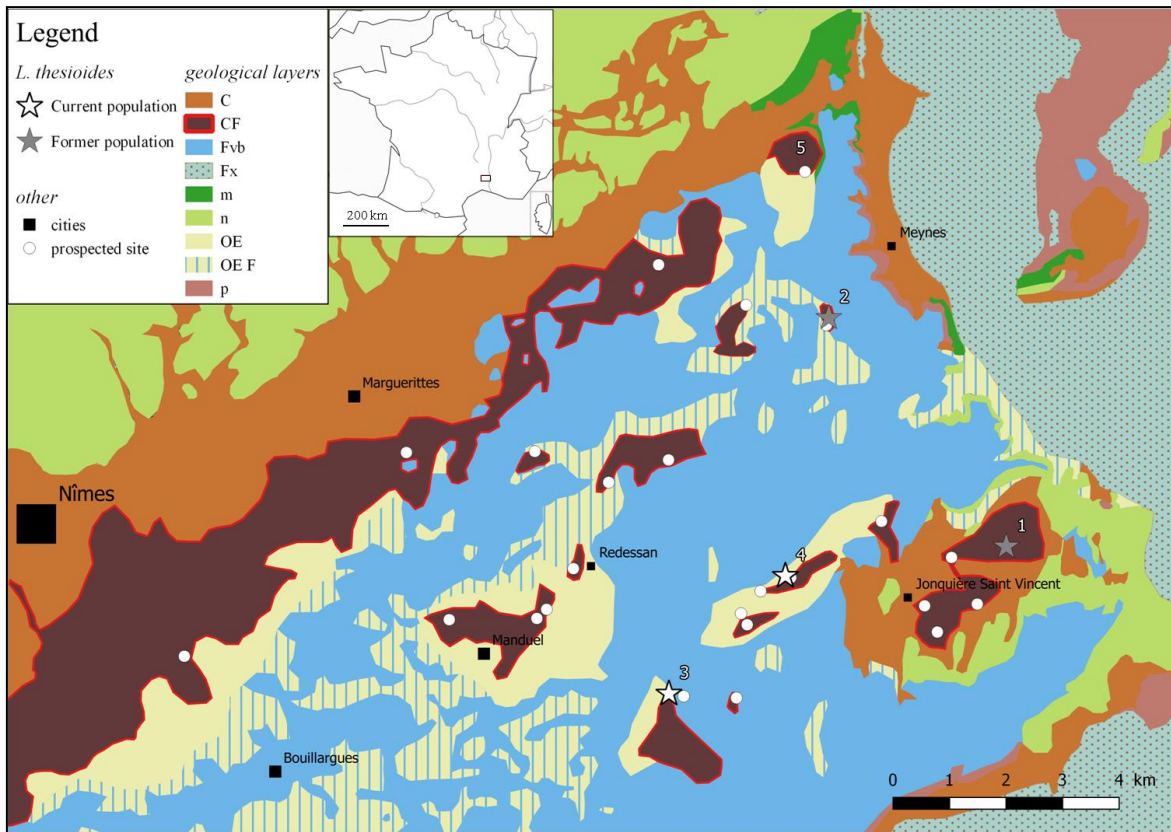


Figure 3. Geological map of the Costières area.

Numbers: (1) Jonquières, (2) Pazac, (3) Campuget, (4) St Vincent, (5) Clausonne (not a population of *L. thesioides*).

South of Nîmes: the largest polygon of CF layer represent the valley of the Vistre (small river).

Geological layers, according to a simplified geological map (from BRGM, map 965, Nîmes, 1/50000).

C: colluvial deposits (Quaternary) CF: filled-basins: grey silts and limestone (Quaternary), Fvb: detrital formation (« Cailloutis villefranchien »), Fx: alluvium (Quaternary), m: marl and molasse, n: limestone, OE: loessal silts: thick layer (Quaternary), OE F: loessal silts: thin layer or discontinuous on Fvb (Quaternary), p: clay.

It appears that this species has always been rare and erratic. Except in Jonquières Lake, where it was documented 8 times from 1841 to 1911, all other historical records were made in only a single year. In 1853, the Abbé Gonnet wrote on his herbarium specimen from Tresques (Gard), conserved in Jean Henri Fabre's herbarium (SLA herbarium) « This species has not appeared since even though there were hundreds of thousands growing plants in this place. It also disappeared from the Jonquières Lake » (translated from french). This note further indicates the ephemeral character of this species.

For recent observations, the species was seen in La Capelle only in 1998 and in 2009. Campuget is the only known place where the species has been observed annually since 2010, in and around artificial pits that were dug as part of an archaeological survey. At the Saint Vincent site, our monitoring (unpublished data) suggests that the population appeared with a high rate of occupancy after a major physical disturbance (enlargement of the pit) that removed all vegetation, and that the species may not reappear in the absence of disturbance.

The plant only grows in late flooded habitats. Indeed, it flowers late in the season, starting in early summer. The germination of seeds starts only at high temperatures 20-25°C (Gazaix *et al.*: chapter 4) which occur in late spring in the South of France. Ecosystems with late flooding conditions are uncommon under a Mediterranean climate regime and this germination niche is more typical of continental species (Deil 2005; Carta 2016). The most suitable habitat of *Lythrum thesioides* is thus in the large temporary lakes that have occurred in the Costières territory (where it occurs at the edge of fluctuating water bodies) or along the temporarily flooded edge of rivers with high spring water-flows. Plants of *L. thesioides* grow in the external belt of the lake in la Capelle, and on the edge of the lake in Jonquières (note in herbarium specimen: “Bord de l'étang”). In Campuget, a recent mapping of the seed bank of *L. thesioides* according to the topography of the wetland, reveals a peripheral distribution of the seeds (Gazaix: part 4 of this phd).

The other important parameter for the appearance of *Lythrum thesioides* appears to be disturbance that reduces or eliminates plant competition and improves light irradiance at ground level. Indeed, the three recently discovered populations were located in highly disturbed sites with soil perturbations and a modified hydrology involving with late floods in common with all the other observations. At la Capelle, the population was found within melon fields, involving soil ploughing and irrigation across the drained part of the lake. The lake of la Capelle is one of the very few large Mediterranean temporary pools that still exists in France and the only current natural body of water of the Gard department (Gayte 1991), even though it has been partially drained. At Campuget and Saint-Vincent, plants were found on recently dug or enlarged pits and in machine tracks. In some historical records, disturbance is also present, e.g. in ricefields (Pignatti 1982) or in fields next to rivers (Chatenier 1922). Finally, natural rivers provide strong disturbances and create mudflats or sandbanks where *L. thesioides* can grow (historical observations in the Rhone, Durance, Danube, Volga, ...). In these fluctuating habitats, the seed bank can stay buried for decades (Van der Valk & Davies 1978; Brock 2011; Poschlod & Rosbakh 2018). Thus, the most probable hypothesis is that the seed bank has remained after drainage in La

Capelle, Campuget and Saint-Vincent sites, and that recent disturbances have stimulated germination of *L. thesioides* seeds.

The distribution of seeds is also explained by the localization of adult individuals (Metzner *et al.* 2017), and *Lythrum thesioides* may be excluded from deeper positions by long periods of flooding and/or the presence of other more competitive or better adapted species, hence its position in the external ring, where only wet years allow the germination of its seeds. Very wet years may appear as a form of disturbance, by flooding of non adapted vegetation, and be complemented by local disturbance, such as wild boars that turn the top soil (Amami *et al.* 2009). This pattern of distribution has been indicated for others species of temporary pools (e.g. *Elatine brochonii* Clavaud, *Pilularia minuta* Durieu), that only grow in wet years (Rhazi *et al.* 2009) and do not have propagules distributed in the deepest part of the wetland.

Conservation status

Temporary pools and river bank habitats are threatened by artificialisation (Brinson & Malvárez 2002). Most large rivers of Europe and Central Asia have suffered from flow regulation and human activities (Dynesius & Nilsson 1994; Ward 1998), and temporary pools have disappeared dramatically as a result of agriculture intensification and urbanization (Bouahim *et al.* 2014). The Costieres territory has incurred and still faces these threats. In this territory, drainage started some 2,000 years ago, when the Clausonne lake (fig.3) was drained by the Romans to build the aqueduct that was to bring water from Uzès to Nîmes, via the famous “Pont du Gard” (Fabre *et al.* 1997). Since that time, agricultural development has caused temporary pools to dwindle in size and number and become highly modified in their hydrological regime and poor in quality (Molinier & Tallon 1948)

Jonquières lakes, which hosted *Lythrum thesioides* was drained at the beginning of the XIX century (Toulemonde 2003), Pazac and Campuget were drained and cultivated later in the 1950’s and 1960’s. For the 14 wetlands that we visited to prospect the presence of *L. thesioides* (and other rare species) using the geological map of the Costieres territory, all have been drained at least partially. This loss of temporary wetlands in the Costieres was reported several decades ago, when Molinier and Tallon prospected wetlands previously visited by de Pouzols a century before (Molinier & Tallon 1948). In Campuget, a network of pits currently drains the wetland, although the land is partially managed by the regional Nature conservation organization (Pirsoul 2013). In Saint-Vincent, changes in agricultural practices in 2017 and 2018 such as plantations of peach trees and *Populus nigra* hedgerows and the pumping of ground-water represent new threats for the conservation of *L. thesioides*, not to mention ongoing use of herbicides. At La Capelle, recently dug big pits have disconnected the field from the water of the lake, probably preventing germination of *L. thesioides* seeds, which was previously stimulated by the irrigation of the melon field (Guéniot & Kleczewski 2018).

The conservation status of the species was assessed as “Endangered” by the IUCN at a Mediterranean (Diadema 2010) and European (Lansdown 2011) scale. Although a

global assessment is lacking, and the fact that these evaluations were made without the knowledge of the discovery of two new populations of the species at Campuget and Saint Vincent, the poor conservation status of the three current populations should justify the maintenance of an endangered status for this species.

Recent projects on Mediterranean temporary pools have led to the discovery of new populations of rare plants this ecosystem (Daoud-Bouattour *et al.* 2009; Porto *et al.* 2012; Ghrabi-Gammar *et al.* 2017; Minissale *et al.* 2017; Lotterman *et al.* 2018). Our recent discoveries of new populations of *Lythrum thesioides* are another discovery of new populations and will contribute to improve our capacity to implement conservation management for this species.

Even though some wetlands were drained decades ago, restoration programs can still be envisaged, as has been done for pools filled more than a century before in England (Alderton *et al.* 2017). The search for reports of seeds and growing plants of *L. thesioides* in old records (like Jonquières, Tresques, Pazac for France, or elsewhere in other countries) is thus a priority in the examination of sites for restoration and the collection of seedbanks. Arguably, this may be easier in France as precise information on locations is available for several wetlands (Tresques, Pazac and Jonquieres). Indeed, soil samples from Jonquières and Pazac have already been tested for the presence of a seed bank, but without any germination success for *Lythrum thesioides* (unpublished data). This failure may be due to a small sample size and a larger sampling programme may be necessary to maximize the chances of detecting viable seeds of *L. thesioides*, as was the case for the detection of the rare *Centaureum favargerii* Zeltner, on river banks in the South of France (Huc & Jacob 2017).

Future prospections of *L. thesioides* in relation to geological substrate could help find potential populations in sites that were once temporary pools and wetlands, as we have shown by the new discovery at the Saint-Vincent site. River banks could also be surveyed. However, as the presence of such rare ephemeral species is difficult to predict (Nilsson *et al.* 1988), a large amount of field work, and a certain amount of luck, will be required to find new *L. thesioides* populations.

Acknowledgements:

We thank Hugo Fontès & Solène Baillet for their help in the discovery of *L. thesioides* in 2018. Attila Mesterhazy and Adrew Efremov provided information and helped with the distribution of *L. thesioides*.

Declaration of interest statement:

This research was partially financed by SNCF réseau and Oc'Via Construction to provide new knowledge of the study species to help produce a conservation management plan for the site discovered at Campuget.

CHAPITRE 2

***Lythrum netofa* (Lythraceae) a new species from a temporary flooded plain of Israel.**

Lythrum netofa (Lythraceae) une nouvelle espèce d'une plaine temporairement inondée d'Israël.

Antoine GAZAIX, Shmuel MAZAR & Shir VERED.

Statut : en révision pour *Phytotaxa*



Lythrum netofa (©V. Pons)

Introduction

Species of the genus *Lythrum* Linnaeus (1753: 446) (Lythraceae) occur in temporary pools and wetlands (Morris, 2007) with about 35 species around the world (Graham, 2007). In the Mediterranean area, there are more than 10 species that occur in temporary pools (Castroviejo Bolibar et al., 1997; Tison, Jauzein, & Michaud, 2014). Most of those species are also present in East and Central Asia (Webb, 1968). However, some species are limited to Europe, mostly Western Europe, e.g. *L. flexuosum* Lagasca (1816: 16) and *L. baeticum* González-Albo (1936: 141) (Castroviejo Bolibar et al., 1997), while others are limited to West Asia, e.g. *L. silenoides* Boissier & Noë (Boissier 1856: 55) (Ghazanfar, 2016).

In 2017, botanical prospections in the Lower Galilee region in Israel revealed the potential presence of a new *Lythrum* and further investigation led to the proposition of a new species named *Lythrum netofa*, which is described in this paper. In fact the plants of this taxon were previously reported in Israel from the same area in 2012, but erroneously identified as *L. thymifolia* Linnaeus (1753: 447) (Danin & Fragman-Sapir, 2019). Here we illustrate how *L. netofa* can be clearly distinguished from *L. thymifolia* and other species by its winged calyx, small seeds, leaf shape and a higher number of stamens.

Taxonomical treatment

Lythrum netofa Vered, Mazar & Gazaix *sp. nov.*

TYPE:—ISRAEL, Lower Gallilee: Beit Netofa valley, temporary flooded fields near a canal, 32.825N, 35.378E, 150 m, 8 July 2019, *Mazar* (holotype: HUI!, isotypes: G!, MPU!, PAL!).

Diagnosis: Comparison of our samples with other species of *Lythrum* illustrates that the most closely related species appears to be *Lythrum silenoides*. Marked differences justify the description of a new taxa (table 1) including differences with *Lythrum thymifolia* (see above). Seed number per capsula is very high compared to other annual *Lythrum* (Graham & Graham, 2014). Finally, *Lythrum acutangulum* Lagasca (1816: 16), from western Europe and Northern Africa shares also some morphological characters such as a winged hypanthium but shows marked differences for other traits (table 1).

Description:—*Lythrum netofa* is an annual plant. It has a glabrous, quadrangular stem, with each edge slightly winged up to 0.5 mm. The plant is very variable in size, from 5 to 30 cm high. The stem is branched mostly at the bottom, and sometimes at the middle of the stem. The first lower leaves are opposite (6–8 first leaves) while all the upper leaves are alternate. The leaves are sessile, entire and oblong with a pointed extremity and an obtuse base. They vary in size from up to 30 mm long and 8 mm wide for the lower leaves, to much smaller for the uppers (<10mm long). In water stress conditions the leaves are tightly pressed against the stem.

Characters	<i>L. netofa</i>	<i>L. thymifolia</i>	<i>L. silenoides</i>	<i>L. acutangulum</i>
Leaves	Lanceolate, with a large base, sessile.	Linear, very thin, almost petiolate	Lanceolate to oblong-lanceolate, with a large base, sessile.	Linear to elliptic-lanceolate, long with a thin base.
Flowers	solitary	solitary	solitary or geminate	solitary
Hypanthium length	5-7mm	<3-4 mm long	6-7mm	5-6 mm long
Hypanthium shape	Elongated, slightly campanulate, 3 times longer than wide, angulated with prominent wings at the 4 angles.	Elongated, conical thin, no veins / 4 veins	Elongated, slightly campanulate, 4 times longer than wide, 12 prominent veins.	Elongated, 4 times longer than wide, 6 veins slightly winged.
Stamens	(6)7-8 stamens, included	2 stamens, included	6 stamens, slightly exerted	12 stamens, at least 6 exerted.
Style	<2 mm long, slightly exerted the tube but not the appendix	Very short (<0.5mm).	Longer than half of the ovary (> 2 mm), exerted the tube and appendix	Plant heterostylous, therefore either exerted or inserted depending on the flower type.
Petals	4, pink with purple veined (~3mm long)	4, pink, poorly veined (~1mm long)	6, purple (~3.5 mm long)	6, purple with a white base. (~3mm long)
Seeds	Small , <0.5mm long >100 per capsule	Large >0.6mm long <20 per capsule	Small <0.6mm long. Unknown number per capsule	Large >0.6mm long Unknown number per capsule
Distribution	<i>Israel</i>	<i>All the Mediterranean region (including Israel), Central Asia.</i>	<i>Iran, Irak, Afganistan, Tajikistan</i>	<i>South Western Europe and North Western Africa.</i>

Table 1. Comparison of morphological characters between *L. thymifolia* (pers. obs), *L. netofa* (TYPUS-see above), *L. silenoides* (Typus (designated by Boissier 1856/ *Diagn. Pl. Orient. II*):—IRAQ. Bagdad, 1851 (G!); and descriptions of Ghazanfar (2016) and Shishkin & Bobrov (1949)) and *L. acutangulum* (description of Castroviejo Bolibar et al. (1997)).

Flowers are solitary in the leaf axis, on a 1 mm pedicel, with two small bracts <1mm long. The hypanthium is 5–7 mm long and 1.5–2 mm wide, slightly campanulate. It is angular, with four prominent wings ending in subulate teeth, 1–1.5 mm long that pointing upwards and to the exterior. Four small inner teeth (four sepals) are present between the outer teeth. Flowers have four petals, pink-violet with darker veins, obovate, 3–4 mm long and 2 mm wide. The flower has six to eight stamens, included in the calyx and inserted at different positions into the tube. The ovary is elongated, cylindrical and 2–2.5mm long. The style is shorter than the ovary (about 1–1.7mm long), with a round stigma, inclusive at flowering. Mature capsules are cylindrical, 4–5 mm long, sometimes slightly exceeding the hypanthium when mature, carrying dry style and stigma. It produces an average of 140 seeds per capsule (range: 90 to 170). Seeds are about 0.4 long and 0.25mm wide and their shape is attenuate oval with a pointed extremity. Pictures and drawings are presented figure 1.

Etymology: This name is given because of the area of discovery of the plant in the Netofa valley, lower Galilee, in Israel.

Ecology and conservation status

The plant is currently known in less than ten small groups of individuals (<100 each) from the Beit-Netofa valley, at the altitude of 150 m elev. It grows on canal banks that dry out in the summer, and surrounding fields in an area of about 3 km² on “dark brown” soils with 70–75% clay. The neighboring fields are cultivated in traditional agriculture, mainly cereals (wheat) and vegetables. Perturbation of the soil made for agriculture may be beneficial for the plant, as known for other *Lythrum* (Gazaix et al.: chapter 1). The plant flowers from late June to August and grows with other annual species of temporary wetlands including *L. tribracteatum* Salzmänn ex Tenore (1830: 13), *L. hyssopifolia* Linnaeus (1753: 447), *Ammannia baccifera* Linnaeus (1753: 120) and species of *Crypsis* Aiton (1789: 48).

These populations are the only known occurrences of this species, thus they are of high conservation value. The agricultural context and the anthropised hydrology (canal) represent both possibilities for management and threats if sudden changes in land use or hydrology disturb the sites. Annual *Lythrum* species and several species of Mediterranean temporary wetlands produce small seeds of high longevity, and thus develop seed banks that can stay decades in the soil, until favorable condition stimulate germination (Aponte et al. 2010; Gazaix et al.: chapter 1).

Acknowledgements

The authors would like to thank Serge D. Muller for the drawings, Virginie Pons and the Molluscarium at the CEFÉ CNRS in Montpellier for pictures and culture of the plants. We are grateful to Errol Vela for his help on the manuscript, and John Thompson for his corrections. We also thank Avi Shmida (Center of Rationality) and Hagar Leschner (Herbarium collection manager) from the Hebrew University of Jerusalem. Finally, thanks to Richard Lansdown (IUCN SSC) who made this work possible.

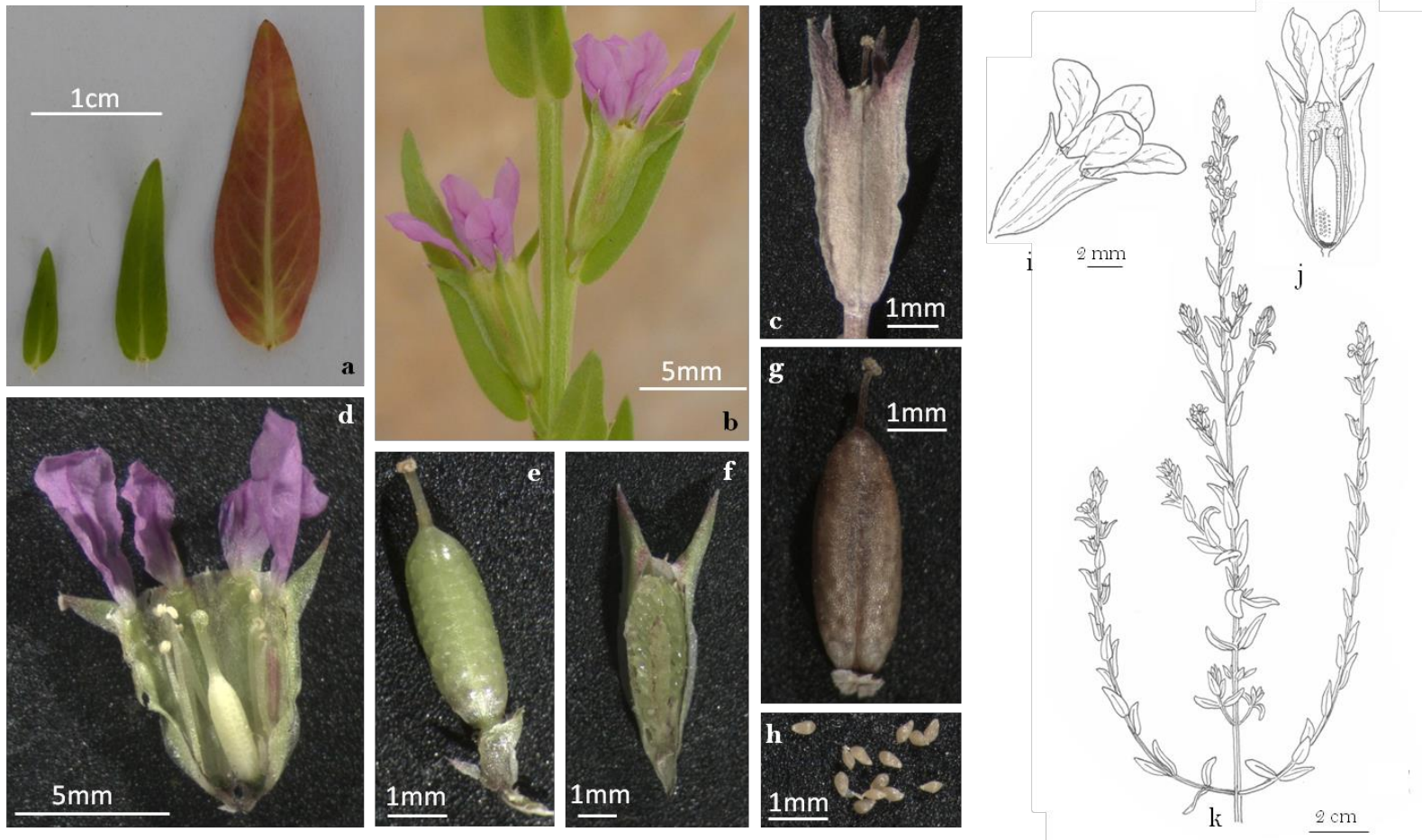


Figure 1. Illustrations of *Lythrum netofa*. (a) Upper (left), intermediate (middle) and lower (right) leaves. (b) Flowers on the stem of the plant. (c) A dry hypanthium with included capsule. (d) Open flower. (e) Complete gynoecium. (f) Longitudinal cut of the ovary, with part of the calyx. (g) Capsule. (h) Seeds. (i) Flower. (j) Longitudinal cut of the flower. (k) Complete individual. Pictures © Virginie Pons. Drawings © Serge D. Muller

PARTIE 2

Relations évolutives au sein du genre
Lythrum

Pour avoir les connaissances les plus complètes afin de discuter de l'intérêt d'actions de conservation des espèces, précédemment évoquées, il est non seulement primordial de connaître leur distribution, mais également leurs statuts taxinomiques (Dubois 2003). Or chez les *Lythrum*, des doutes sont présents sur la différenciation de plusieurs espèces, notamment entre *L. thymifolia* et *L. hyssopifolia* (Webb 1967), ou entre *L. thesioides* et *L. linifolium* (Koehne 1903). L'homoplasie, très fréquente dans les morphologies des *Lythrum*, n'aide pas à mieux résoudre ces difficultés (Graham *et al.* 2005). C'est donc avec pour objectif de clarifier principalement la relation entre *L. thesioides* et *L. linifolium*, taxon d'Asie centrale particulièrement rare et méconnu, qu'un travail de recherche a été entrepris. Une bourse de financement a été obtenue auprès des fondations Pierre Fabre et Klorane Botanical Foundation, pour échantillonner et comparer les séquences génétiques de ces deux taxons.

Lythrum linifolium n'étant connu que d'échantillons d'herbiers relativement anciens, qui demandent des protocoles d'analyses génétiques délicats et coûteux, nous avons décidé d'essayer de récolter cette espèce. Notre hypothèse était que ce taxon est en réalité fortement sous échantillonné, en raison d'une aire de distribution peu prospectée, et de sa phénologie tardive. Nous avons donc programmé une semaine de prospection dans le nord du Kazakhstan, pays de la mention la plus récente de l'espèce (Taran 1993), en collaboration avec un botaniste russe d'Omsk (Dr. A. Efremov) et un botaniste hongrois (Dr. A. Mesterházy), tous deux spécialistes de la flore aquatique et amphibie. Le Kazakhstan est également connu pour être la localité d'anciennes mentions d'autres espèces de *Lythrum*, y compris *L. thesioides* et d'espèces rares ou non présentes en Europe comme *L. nanum* ou *L. komarovii*. Malgré la prospection de plus d'une centaine de zones humides, distribuées sur une bonne partie de la moitié Nord du pays, ni *L. thesioides* ni *L. linifolium* n'ont été trouvés. Des communautés végétales proches de celles connues au niveau des populations de *L. thesioides* dans les Costières (notamment avec *Juncus sphaerocarpus* ou *Schoenoplectus supinus*) ont pourtant été observées. L'hypothèse d'une sous prospection paraît donc à nuancer, et la rareté de ces espèces semble réelle, d'autant que de nombreuses zones humides visitées semblaient avoir un fonctionnement naturel.

Bien que la question initiale, visant à clarifier les relations entre *L. thesioides* et *L. linifolium* n'ait pu être résolue, nous avons profité de ce projet pour réaliser une phylogénie du genre *Lythrum*, intégrant bien évidemment *L. thesioides* et 18 autres espèces du genre. Les résultats obtenus sont présentés dans l'article qui suit (**chapitre 3**). Du point de vue de la conservation, si le statut de *L. thesioides* comme espèce différente de *L. linifolium*, ou de *L. schelkovnikovi*, ne peut être déterminée, sa position au sein de la phylogénie des *Lythrum* révèle une certaine originalité. Ce résultat renforce l'importance de sa conservation, au regard de la diversité phylogénétique (Faith 1992). De plus, les doutes taxinomiques non élucidés ne concernent que des espèces à la rareté extrême (*L. thesioides* <50 observations mondiales historiques, *L. linifolium* ~10 observations, *L. schelkovnikovi* ~ 3 observations), et n'impactent que faiblement le statut de cette espèce.



Zone humide du Kazakhstan prospectée en juillet 2018

CHAPITRE 3

A Phylogeny of the genus *Lythrum* (Lythraceae)

Une phylogénie du genre Lythrum (Lythraceae).

Antoine GAZAIX, Marie-Pierre DUBOIS, Shirley GRAHAM & Claudine MONTGELARD

Statut : en preparation pour Plant systematic and Evolution

Abstract: The genus *Lythrum* is a member of the Lythraceae family, represented by about 35 species distributed across almost all the continents. Despite the presence of the well-known north-temperate *Lythrum salicaria*, the relationships in the genus are poorly known. We present here a phylogeny of *Lythrum* based on 3 gene regions (ITS, *rbcL* and *matK*) for 19 species, and add 34 new sequences for the genus. The results provide evidence for the monophyly of the genus *Lythrum*, including the previously proposed genus *Peplis*. Six monophyletic clades were identified, among which some relationships are not totally resolved. The North American species form a strongly supported monophyly that is sister to the very rare *L. thesioides*. Three species previously recognized as species of *Peplis*: *L. borysthenicum*, *L. portula* and *L. volgense*, form a clade that is sister to the rest of the genus. The remaining species are moderately supported in three clades. *Lythrum tribracteatum* and *L. flexuosum* form a clade such as *L. salicaria* and *L. virgatum*. The last clade is composed of *L. hyssopifolia*, *L. junceum* and *L. thymifolia*, although species' identities are questionable in this group due to poor support for this part of the phylogeny. Further investigations will be required to better understand this final group, as well as the relations among the different sections.

Key words: Lythraceae, plant systematics, *loosestrife*, *Lythrum thesioides*, *Lythrum salicaria*

Introduction

Lythrum L. (Lythraceae) is a moderately diversified genus, with between 24 (Koehne 1903) to 35/36 species (Graham 2007; Morris 2007). It contains one well known species, *L. salicaria* ('purple loosestrife'), which was used by Darwin (1877) to explain unique tristylous breeding system. The species is a destructive invasive of North American wetlands (Blossey *et al.* 2001; Stuckey 1980). Other species have also been introduced in North America, e.g. *L. hyssopifolia* L. and *L. tribracteatum* Salzm. ex Spreng (Les 2017). All *Lythrum* species are adapted to wet habitats, mostly in temporary flooded habitats, and most are annual; only a few species have perennial rootstock with annual vegetative growth.

The most recent phylogenies available for the Lythraceae that include *Lythrum*, represented by *L. salicaria* and sometimes with *L. hyssopifolia*, place *Lythrum* with *Decodon* and *Peplis* (Huang & Su-hua 2002; Graham *et al.* 2005; Graham *et al.* 2011), but the position of the 3-member clade in the family remains unsettled. Webb (1967) convincingly argued that *Peplis* should be placed in synonymy of *Lythrum*. A first short analysis of the genus *Lythrum* made by Morris (2007) tends to confirm the monophyly of the genus *Lythrum* when *Peplis* is included. In the only monograph of *Lythrum*, Koehne (1903) established 2 subgenera, subg. *Hyssopifolia* with five sections and subg. *Salicaria*. These subgenera separate *L. salicaria* and *L. virgatum* (subg. *Salicaria*) from the others species (subg. *Hyssopifolia*), although they are not distinctly delimited as the only distinctive character is the inflorescence shape (terminal in subg. *Salicaria*, diffuse in subg. *Hyssopifolia*). In general, morphology in *Lythrum* is associated with marked homoplasy levels (Graham *et al.* 2005).

Morris (2007) produced a first molecular phylogeny of the genus *Lythrum*, based on the *atpB-rbcL* intergenic spacer and ITS (Internal Transcribed Spacer) for 10 species. In addition to the argument for an inclusion of *Peplis* within the genus *Lythrum*, this study provided an evidence of an old divergence in the genus splitting the American and Palearctic species into two main clades. However, only 10 species were treated and most of the Eurasian diversity of the genus was not included. The position of most Eurasian species thus remains unexplored, i.e. 13 species in Europe (Tutin *et al.* 1968) and 7 from central Asia and Middle East (Shishkin & Bobrov 1949).

The recent rediscovery of *Lythrum thesioides* (Gazaix *et al.* chapter 1), a species with "intermediate" morphology between *Peplis* and annual *Lythrum* (Webb 1967), provides the opportunity for a more complete phylogenetic analysis of the genus *Lythrum*. The objectives of the present study are thus to expand knowledge of the history of *Lythrum* through enlarged species sampling and additional sequences, and to determine the position of *L. thesioides* within the phylogeny of the genus, combining chloroplastic (*rbcL* and *matK*) and nuclear (ITS) regions. Ten *Lythrum* species from Europe and central Asia were sampled, including the last un-sampled species of the *Peplis* group (*Peplis alternifolia*) to which we added all sequences available in GenBank. In total, 19 species of *Lythrum* are investigated in this study.

Material and Methods:

1. Taxon Sampling

Twelve species of *Lythrum* were sampled from several countries (France, Spain, Morocco, Italy, Russia and Kazakhstan; see appendix 1), including as *Lythrum* species the entire “*Peplis*” group. For all samples, frozen leaves or leaves preserved in silica gel were used, except *Lythrum borysthenticum* (Schrank) Litv., *L. portula* (L.) D. A. Webb, *L. tribracteatum* Salzm ex Ten. and *L. volgense* D. A. Webb, for which seeds were sown under garden conditions to provide fresh material. Genetic analyses of *Lythrum* are delicate, as experienced by Morris (2007). Our experience suggests that using seedlings provides the best results both for DNA extraction and PCR.

2. DNA extraction, amplification and sequencing.

Total DNA was extracted from fresh (frozen or directly collected from live plants), or dried leaves. Fresh leaves were finely ground with sand whereas dried leaves were crushed in liquid nitrogen (N₂). DNA was then extracted employing the DNA Plant Mini Kit (QIAGEN, Hilden, Germany). DNA was eluted in 100 µl of buffer AE (QIAGEN) and then preserved in the freezer (-18°C). Polymerase Chain Reaction (PCR) amplification was successful for all seedling samples whereas only 16 % of fresh adult leaves and 22% of dried material yielded PCR products.

Three gene regions were amplified for this study: the nuclear internal transcribed spacer (ITS) and the chloroplast *rbcL* (ribulose biphosphate carboxylase large chain) and *matK* (maturase K) using the primers detailed in appendix 2. PCR amplifications were conducted in a final volume of 20 µl, containing 2 µL of DNA, 2µL MgCl₂ (25mM), 2µL of buffer 10X, 1.5µL of dNTP (20mM), 2µL of each primer (10µM), 0.2µL of *Taq DNA polymerase* (Red Diamond *Taq*, Eurogentec), and 8.3 µL of water. PCR conditions consisted of 35 cycles as follow: an initial denaturation step for 30 seconds at 94°C, annealing for 30 seconds at 48°C (for ITS and *rbcL*) or 50°C (for *matK*), and extension for 1 minute at 72 °C. The amounts and concentrations of the PCR products were checked by electrophoresis on a 2% agarose gel. PCR products were then sent to Eurofins Genomics (Ebersberg, Germany) for Sanger sequencing.

3. Data analysis

Sequence electrophoregrams were read using Codoncode Aligner version 4.2.7 (CodonCode Corporation, Dedham, Massachusetts) to assemble and edit complementary strands per sequence. Sequences were aligned using the MUSCLE option (Edgar 2004) of the software Seaview version 4.5 (Gouy *et al.* 2010).

Thirty-four sequences were obtained (appendix 1) from 10 of the twelve sampled *Lythrum* species (no PCR product was obtained for *L. salicaria* and *L. virgatum*). To this dataset we added 83 sequences of *Lythrum* downloaded from GenBank representing 16 species for the 3 genes including 31 ITS, 33 *rbcL* and 19 *matK* (see appendix 1). Some available sequences in GenBank were not included in our dataset: *Lythrum* sequences

undetermined to species and six sequences (*L. borysthenicum*: AY910747, *L. flagellare*: EU002183, *L. hyssopifolia*: KF224979, *L. salicaria*: GU271224, AF421496, AF495760) of questionable identity. *Decodon verticillatus* (L.) Elliott, sister group of *Lythrum* (Huang & Su-hua 2011) and two species of *Ammannia* L. (*A. robusta* Herr & Regel and *A. aspera* Guill.& Perr.) were used as outgroups, based on nine sequences. Concatenation of the sequence data was done with Seaview, using samples selected from the same geographic region for each gene (see appendix 1).

For each gene, Modelgenerator v. 0.851 (Keane *et al.* 2006) software was used to determine the best substitution model. For the concatenation, we used PartitionFinder 1.1.1 (Lanfear *et al.* 2012), to define the best partition and model among seven partitions: one partition for the non-coding ITS and 3 partitions for each coding gene (*rbcL* and *matK*) representing the three codon positions. Phylogenetic trees were constructed using Bayesian inference (BI) and Maximum likelihood (ML) methods. The Bayesian consensus trees were built with the software MrBayes 3.2.2 (Ronquist *et al.* 2012) using 1 million generations, a sampling frequency of 100 and a burn-in of 1000 generations. ML trees were constructed with RAxML software 8.0 (Stamatakis 2006) and the GTRCAT model for each partition as defined by PartitionFinder. One hundred bootstrap replications were applied. The genetic p-distances were calculated with MEGA software 6.06 (Tamura *et al.* 2007), using the pairwise deletion option for gap treatment.

Data set	#Sequences (new)	# Characters	Variable positions	Substitution model
<i>rbcL</i>	26 (13)	1330	119 (9.2%)	HKY + I + G
<i>matK</i>	21 (8)	858	93 (10.9%)	TVM + G
ITS	29 (14)	670	226 (33.7%)	SYM + I + G
Combination	34 (15)	2858	438 (15.3%)	See text

Table 1: Number of sequences, number of characters, number and percentage of variable characters and substitution model for the data sets analyzed.

Results

Analysis of the three regions separately

The three genes used revealed very different level of resolution. Both chloroplast genes (*matK* and *rbcL*) were poorly informative in contrast to ITS most informative, which displayed a high percentage of variation (33%). This gene is widely used for plant phylogenetic studies and provides the best percentage of variation for most analyses made in the Lythraceae family, being often 4 times more informative than *rbcL* for example (Graham *et al.* 2011, 2005; Huang & Su-hua 2011; Morris 2007). Unsurprisingly, ITS is less informative in resolving relationships within the genus *Lythrum* than among genera of the Lythraceae family. However, our percentage of variation is higher than observed by Morris (2007) for *Lythrum*, probably thanks to our larger sampling. Analyses of each data set provide strong evidence for the monophyly of the genus *Lythrum* (*rbcL*: PP 1/ BP 90; *matK*: PP 1/ BP 99; *rbcL*: PP 1/ BP 85) (see appendix 3 for trees per region).

Within species, all samples of *L. portula* were strongly grouped together for each of the 3 genes (*rbcL*: PP 1/ BP 75, *matK* PP 1/ BP 100, ITS PP 0.8/ BP 83), with Bayesian posterior probabilities (PP) / maximum likelihood bootstrap percentages (BP). For the other species, support is often found only in the ITS analyses, as seen for *L. flexuosum* (PP 1/ BP 98), *L. alatum* (PP 0.87 / BP 69) and the more weakly supported *L. tribracteatum* (PP 0.68/ BP 65). In ITS results, two species are nested within another species, i.e. *L. schelkovnikovii* within *L. thesioides* (PP 0.83 / BP 67), and *L. virgatum* within *L. salicaria* (PP 1 / BP 100). In the latter case, within *L. salicaria*, comprised of 10 samples, a group of three sequences with two from China and one from an unknown origin (PP 1 / BP 90), is sister to a subclade of four *L. virgatum* and the remaining seven *L. salicaria*, suggesting they are conspecific.

In results from analyses based on the two other genes, the two samples of *L. borysthenicum* form a small clade in *matK* analyses (PP 1/ BP 93) as sister to *L. portula*, whereas in *rbcL* they are part of an unresolved polytomy with *L. portula*.

The phylogenetic relationships among *L. hyssopifolia*, *L. junceum* and *L. thymifolia* remain unsettled, the results differing extensively between the two chloroplast-based phylogenies. Analysis of each gene independently is poorly informative, thus further comments are restricted to the concatenated tree.

Analysis of the three combined genes

The best partition for the concatenated alignment was: p1 = position1-*rbcL* (F81+I); p2 = position2-*rbcL* (JC+I); p3 = position3-*rbcL*, *matK* (HKY+G) and p4 = ITS (SYM+I+G). The phylogenetic analysis of the three combined genes recovered 6 main clades (Figure 1, A to F) for *Lythrum* (PP 1/ ML 100). Most of the clades can be found in the phylogenies of the individual genes (Appendix 2). The first branching event in *Lythrum* separated clades A (PP 1/ML 77), containing the six American species (PP 0.95/ML 84), and sister clade B containing *L. thesioides*, *L. "netofa"* and *L. schelkovnikovii* (PP 0.98/BP <50) from the rest of the genus. The genetic p-distance between the six American species of clade A is very low (d=0.001), while it is slightly higher in clade B, d=0.005). The distance between the two clades is nevertheless the lowest obtained when comparing the six clades comprising the genus (see appendix 4).

All other *Lythrum* species are included in the large well-supported clade comprising clades C-F, (PP 1/ ML 98) within which the *Peplis* clade C (figure 1) is strongly supported (PP 1/ML 90) as basal to the rest of the genus. Each species of clade C (*L. borysthenicum*, *L. portula* and *L. volgense*) is well supported and the mean genetic distance within the clade is low (d=0.005). In the remainder of the tree (clades E, F, D; PP 0.98/ML 66), the concatenation does not strongly resolve the relations among the three groups (figure 1). As previously, *L. salicaria* is grouped with *L. virgatum* in clade D (PP 1/ML 75) (genetic distance d=0.007), and *L. tribracteatum* and *L. flexuosum* are grouped in clade E (PP 1/ML 88) (d=0.009). The remaining clade F is poorly supported (PP 0.72/ML <50), including *L. hyssopifolia*, *L. junceum* and *L. thymifolia*, with no clear distinction among the three species. The genetic distance, however, is high in this clade (d=0.012).

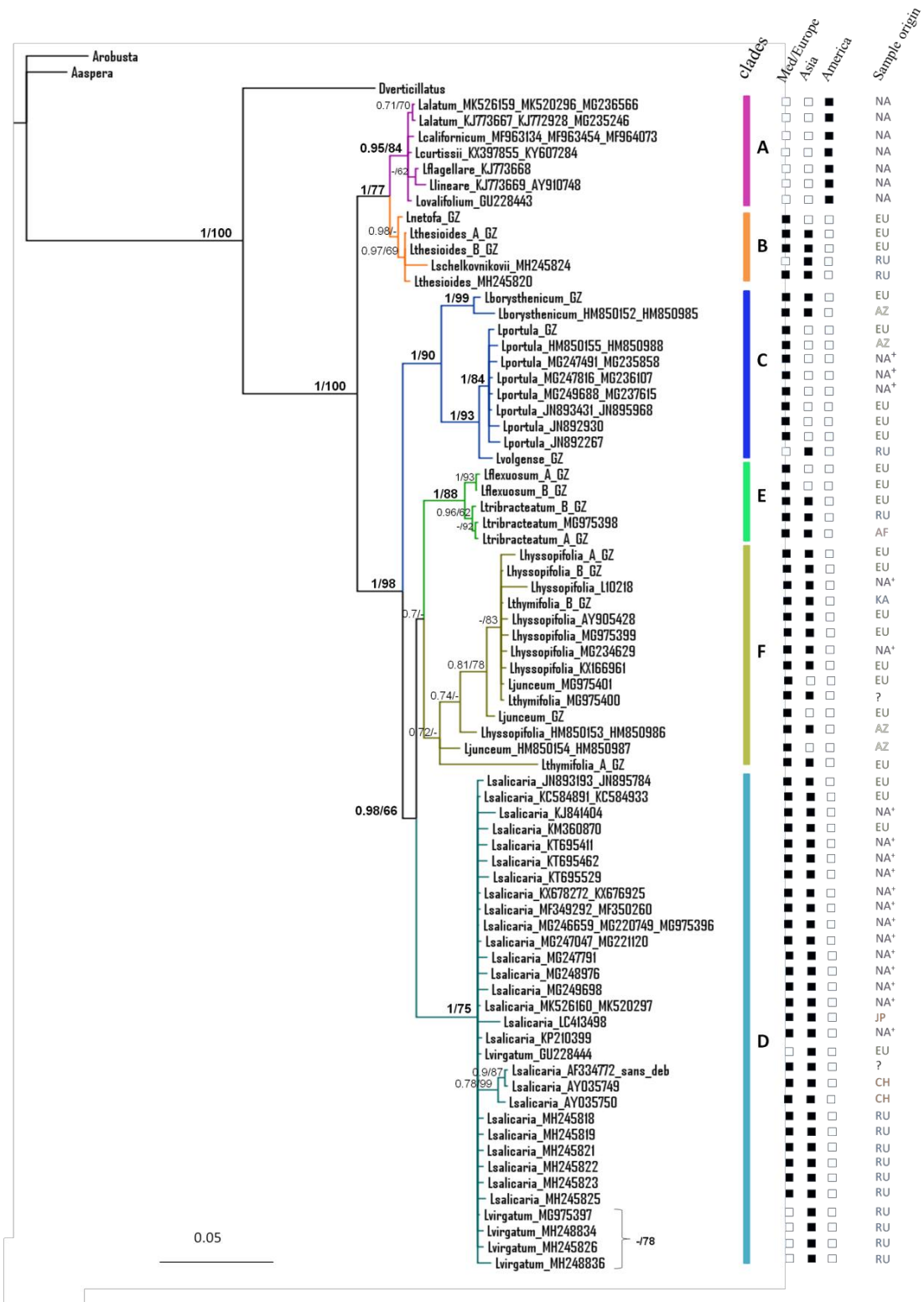


Figure 1: Bayesian consensus tree obtained from the three genes concatenated (2854 bp). Numbers at nodes represent (PP>0.7 / BP>50%). The known distribution of each species according to three major geographical areas is indicated by black squares. *Source of the sample is given on the right (simplified origin : NA : Northern America (+ when introduced), EU: Europe (AZ : Azores) , RU : Russia (and KA : Kazakhstan), CH : China (and JP: Japan), ? : Unknown).*

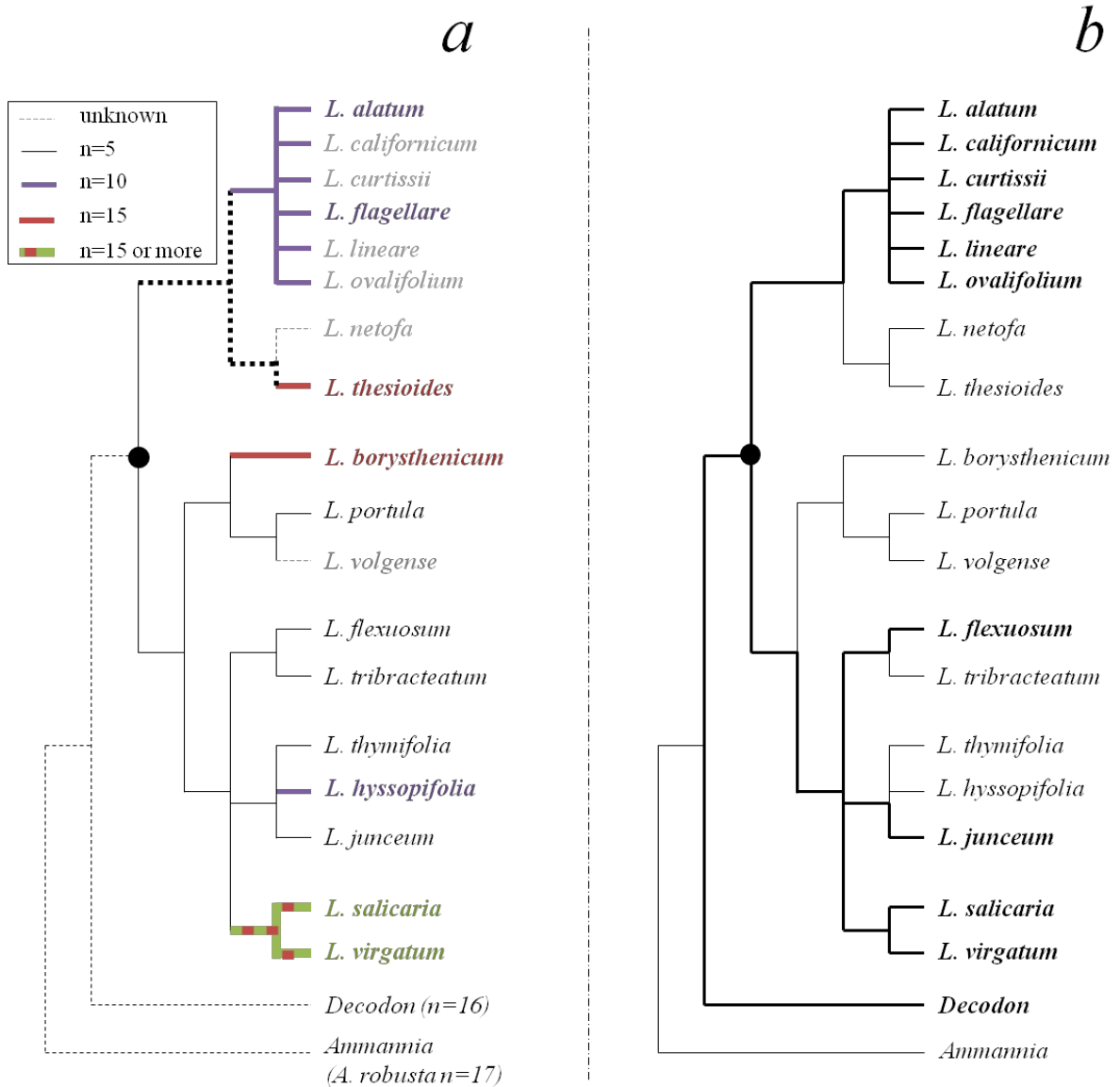


Figure 2: Simplified phylogenetic trees based on the number of chromosomes (a) and the presence of heterostyly (b, in bold for heterostylous flowers). The base of the *Lythrum* is indicated by a black dot. References for the number of chromosomes are presented in appendix 3. Pecked lines represent unknown number of chromosomes (hypothesis for the Clade A and B are represented on the figure a). The number of chromosomes for *Decodon* was obtained from Graham and Cavalcanti (2001) and from Graham (1979) for *A. robusta*.

Discussion

This phylogeny of the genus *Lythrum* expands on that produced by Morris (2007). The monophyly of the genus and the inclusion of the genus *Peplis* in *Lythrum* are confirmed. A new clade, of Eurasian distribution, is discovered, which is sister to a multi-species, temperate North American clade. It comprises the very rare *L. thesioides* and a recently described species from Israel. This result unconfirms the hypothesis Morris (2007) suggesting a first separation between American and Eurasian species within *Lythrum*. However, those close sister relationship between the species of the two continents was one suggested earlier by Koehne (1903) who established within the section *Euhyssopifolia*, the subsection *Hyssopifolia* for Eurasian species including *L. thesioides*, and subsection *Pythagorea* for all North American species. Nevertheless, morphological characters are known to be highly homoplastic within Lythraceae, thus very few characters fit the phylogeny (Graham *et al.* 2005), which is confirmed by strong differences between our results and previous monography of Koehne (1903). Most flower traits are linked to heterostyly which is highly homoplastic in the Lythraceae (Morris 2007) and the genus *Lythrum* (Figure 2b) as it is a plesiomorphy for this family (Morris 2007). The number of chromosomes is variable across the genus (Figure 2a) and could be an important driver of speciation (Wood *et al.* 2009). Chromosome number is rarely related to clade divergence in the genus, and is mostly associated with divergence within groups.

L. thesioides and American species (Clades B and A)

The most unexpected result of this phylogeny is the position of *Lythrum thesioides* (including also *L. schelkovnikovii* and *L. "netofa"*). This species is grouped with *L. "netofa"* which probably represents a distinct species, and *L. schelkovnikovii* which could be part of *L. thesioides*, but is only known from very few herbarium samples, and is represented in our dataset by a very short sequence (<200bp). To be complete, the analysis of *L. linifolium* Kar. & Kir. (*L. thesioides* subsp. *linifolium* (Kar. & Kir.) Koehne) and *L. silenoides* Boiss. & Nöe should be done, as they appear to be close to *L. thesioides* and *L. "netofa"* (Tutin *et al.* 1968; Gazaix *et al.*: chapter 2), but their extreme rarity renders the sampling difficult.

The American species are the sister group (clade A) to the *L. thesioides* group (clade B). *Lythrum thesioides* is not closely related to the *Peplis* group, as proposed by Webb (1967). Morris (2007) found the American species to be monophyletic, which we confirm. We add that they, with the monophyletic Eurasian *L. thesioides* group, are the result of the first major branching event in the genus.

Divergence of the American lineage followed, seemingly through a single dispersal event as indicated by the relatively low genetic differentiation among the species of clade A as noted also by Morris (2007). The weak interspecific differentiation in clade A is also congruent with the low variation of morphological characters, and the shared features of heterostyly and diploidy, with all species counted having $2n=20$.

Our results suggest that all *Lythrum* species of the American continent originate from a unique common ancestor. Fossil pollen from the Late Cretaceous (82–81 ma) in western North America typical of the North American species of *Lythrum* and pollen

typical of the “Peplis” clade from the same fossil beds (Grímsson *et al.* 2011), imply both clades were present on the American continent by that time. This fossil pollen represents the earliest fossil record of the family (Graham 2013).

Clade Peplis (C)

This study confirms the monophyly of the genus *Lythrum* when the *Peplis* clade is included. Indeed, *L. portula* (*Peplis portula* L.) and *L. volgense* (*Peplis alternifolia* M. Bieb.) have very similar morphology but distinct distribution areas. This clade is also supported by the loss of heterostyly, and some other morphological characters such as bell-shaped flowers and smaller pollen grains (Grímsson *et al.* 2011). *Peplis* should be considered as part of the genus *Lythrum* (Webb 1967) as its position is internal to the genus.

Other clades (D, E and F)

Despite unresolved relationships, three different clades can be recognized from the rest of the studied species. First, all the samples of *L. salicaria* and *L. virgatum* were grouped together. These two species have very similar morphologies, and were included in the subgenus *Salicaria* by Koehne (1903). Although incomplete, our sampling suggests that these two species belong to the same group, a reasoning that is supported by a common occurrence of heterostyly. However, this clade includes great geographic diversity, as an important strongly supported clade is made up of 2 samples from China (one other with an unknown origin), and diverse chromosome counts are recorded from this group (appendix 3). However, most of the available sequences in GenBank for *L. salicaria* are from introduced North American individuals. As three different varieties of *L. salicaria*, with numerous sub-varieties were recognized by Koehne (1903), a phylogeographic study of this taxon across its entire distribution would contribute to a better understanding of the diversity of this clade.

Lythrum tribracteatum and *L. flexuosum* are sister taxa in our analysis, sharing the basic number of chromosomes for the genus ($n=5$), and a particular ecology in halophilous habitats (Castroviejo Bolibar *et al.* 1997; Ravot *et al.* 2018b). This group corresponds to the *Salzmannia* section defined by Koehne and other species from this section should be studied, like *L. nanum* or *L. komarovii* (Shishkin & Bobrov 1949), and the endemic *L. flexuosum*.

Finally, clade F regroups samples of *L. junceum*, *L. hyssopifolia* and *L. thymifolia*. Relationships among these 3 species remained unclear. Samples from the Azores, both for *L. junceum* and *L. hyssopifolia* have a basal position, e.g. *L. thymifolia* (A-GZ). The distinction between these species (especially between *L. thymifolia* and *L. hyssopifolia*) can be very difficult in the field as intermediate morphologies have been observed (Webb 1967; Ravot *et al.* 2018a). Moreover, genetic distances within the group are high and an unconfirmed different chromosome number was reported by Les (2017) for *L. hyssopifolia* ($n=15$) that could represent a cryptic form of diversity. Further investigations should focus on the phylogeography of these species.

Conclusion

This study provides new information on species relationships in the genus *Lythrum*. The inclusion of rare *L. thesioides* revealed an original position for this species that questions initial hypothesis of a basal separation between American and Paleo-artic species. This result also gives more support to the conservation value of this rare species and related *L. netofa* in the East Mediterranean. This study also confirms the inclusion of the genus *Peplis* within the genus *Lythrum*. Finally, low genetic diversity of American species and probably high intra-species diversity in *Lythrum salicaria* and *Lythrum hyssopifolia* provide strong incentives for further investigations on their phylogeography.

Acknowledgments:

We thank the Klorane botanical Foundation and the Pierre Fabre S.A. for their financial support. The authors would like to thank also Laïla Rhazi, Henri Michaud, Maël Le berre, Katia Diadema, Pere Fraga, José Antonio Molina, Simonetta Bagella, Andrew Efremov, Attila Mesterházy and Virginie Pons for sampling effort.

PARTIE 3

**Différentiation des niches écologiques
chez les *Lythrum* annuels de la flore
française**

Les deux premières parties de cette thèse se sont attelées à combler les lacunes de connaissances autour de la distribution et des relations évolutives des espèces de *Lythrum*, et particulièrement *L. thesioides*. Ce dernier taxon est au cœur de cette thèse, puisque à la genèse du projet se trouve la nécessité d'apporter des connaissances sur les conditions environnementales favorables à l'espèce, pour orienter la gestion des sites naturels où elle se trouve. Son incroyable rareté rend toutefois difficile l'identification de sa niche écologique, avec une seule population connue au monde où elle s'exprime régulièrement (Campuget), une autre où elle n'a plus été vue depuis près de 10 ans, et une dernière qui était inconnue en début de thèse (et découverte par la suite en 2017). Afin d'apporter tout de même des informations fiables sur sa niche, nous avons utilisé la comparaison entre taxons. Cette méthode permet de situer *L. thesioides* dans l'ensemble des *Lythrum* à l'écologie semble-t-il proche, puisque occupant un même type d'habitat : les mares temporaires méditerranéennes.

Dans ces écosystèmes, l'écologie de la germination est particulièrement déterminante (Valdez *et al.* 2019). Les fenêtres temporelles favorables à une espèce donnée sont en effet souvent réduites et il est capital de reconnaître les périodes optimales ou défavorables pour germer au bon moment. Bien qu'un patron général se retrouve dans les niches de régénération des espèces de mares temporaires méditerranéennes, caractérisé par une germination à la lumière et à des températures faibles ($\leq 15^{\circ}\text{C}$) (Carta 2016), les différences importantes qui peuvent exister justifient une identification de la niche de *L. thesioides*. Nous présenterons ce travail dans un premier temps (**chapitre 4**), où la niche de germination de cette espèce sera comparée à celle de trois autres *Lythrum* annuels, issus de trois autres clades de la phylogénie.

Par la suite, ce travail est complété par une caractérisation de l'habitat, là où poussent les plantes, ce que l'on appelle aussi la micro-niche écologique. Cette approche, à l'échelle micro-locale, a déjà été mise en évidence comme capitale dans les patrons de distribution des plantes, dont l'échelle peut être de l'ordre de quelques centimètres (Csergo *et al.* 2009; Emery *et al.* 2012; Lavergne *et al.* 2004). L'importance des conditions micro-locales est d'ailleurs connue des mares temporaires, où la végétation se structure à l'intérieur de la mare, en fonction des conditions locales surtout dictées par le gradient hydrologique (Caria *et al.* 2013). C'est donc cette approche que nous avons développée dans le dernier article (**chapitre 5**) ici présenté, comparant les niches écologiques de 6 espèces annuelles de *Lythrum*. Cette approche doit notamment permettre d'identifier précisément la niche micro-locale de *L. thesioides*, qui avec la niche de régénération pourront définir les objectifs de gestion.



*Relevés de la niche écologique de *L. thymifolia* dans le var (26 mai 2018)*

CHAPITRE 4

Germination strategies of endangered annual *Lythrum*: insights for the conservation management of Mediterranean temporary pools

Stratégies de germinations des Lythrum annuels menacés : avancées pour la gestion conservatoire des mares temporaires méditerranéennes.

Antoine GAZAIX, John D. THOMPSON, Guillaume PAPUGA, Laila RHAZI, Virginie PONS, Perrine GAUTHIER & Patrick GRILLAS

Statut: En révision pour Plant Ecology (Révisions majeures reçues le 4 octobre, commentaires non intégrés dans la version ici présentées)

Abstract : Mediterranean temporary pools are characterized by annual species with a perennial seed bank whose germination is cued with cyclic flooding and drying. Among these species is *Lythrum thesioides*, a species thought to be extinct in the wild and rediscovered in three Mediterranean temporary pools in France since 1998, two of which are still visible. Management of these ecosystems depends on knowledge of the regeneration ecology of this species. In this study we analyze the germination ecology of *L. thesioides* and compare it with three congeneric, annual and listed species (*L. borysthenicum*, *L. thymifolia* and *L. tribracteatum*). Germination tests in controlled conditions and a two year monitoring study of emergence in a natural population revealed two main germination strategies. *Lythrum borysthenicum* and *L. thymifolia* showed an opportunistic strategy characterized by a broad interval of favorable temperatures, from 10 to 25°C and 10 to 20°C respectively. In contrast, *L. thesioides* and *L. tribracteatum* have a specialized germination niche closely centered on a mean temperature of 25°C and 20°C respectively. For *L. thesioides*, wet and cold stratification enhances germination. Emergence of *L. thesioides* in a natural population confirmed these results and the importance of the flooding period for germination. We propose a conservation management programme focused on the dates and duration of winter-spring flooding to ensure the long-term conservation of this species.

Keywords: *Lythraceae*, annual life cycle, ephemeral wetland vegetation, regeneration niche

Introduction

Mediterranean Temporary Pools (MTPs) are subject to an alternation of flooding and drying (Deil 2005; Grillas et al. 2004) in a climate characterized by a summer drought and have a flora with numerous rare species (Médail et al. 1998; Rhazi et al. 2006; Zedler 1987). MTPs are dominated by annual plants with high seed production (Brock 2011; Rhazi et al. 2001) and a perennial seed bank that allows populations to persist despite a high variability of environmental conditions (Aponte et al. 2010; Brock 2011). The relative timing of flooding and drying is variable among and within years (in terms of dates and duration) and is dependent on highly localized site topography (Rhazi et al. 2006). This variability is a major cause of spatial and annual variation in the composition of MTP plant communities (Pinto-Cruz et al. 2009; Rocarpin et al. 2015).

In addition to this natural variability, MTPs have suffered a dramatic decline throughout the last century (Gallego-Fernández et al. 1999; Rhazi et al. 2012) due to changes in land use mostly induced by agricultural intensification (Bouahim et al. 2014). Understanding the ecological requirements of their characteristic flora is essential for the long-term management and persistence of species in this habitat (Grillas et al. 2004). In this respect, their germination is a crucial stage in the life history cycle that affects plant community assemblage and population dynamics (Grubb 1977).

Indeed, the regeneration niche is particularly important in communities of temporary pools that are dominated by annual species and complete their life cycle in a short period. The germination ecology of plants from Mediterranean pools has however been poorly documented; only around 20 species have been studied to date (Carta 2016), although 83 species are considered dependent on those ecosystems in France alone (Grillas et al. 2004). Studies from Mediterranean type ecosystems in south-west Australia (Tuckett et al. 2010) and California (Bliss and Zedler 1998) provide also information on germination that occurs mostly at low temperature (<15°C) and with a clear light requirement. Physiological dormancy is the main kind of dormancy in Mediterranean temporary pool species, as the summer drought allows for germination as soon as rains fill the pools (Carta et al. 2013).

Among the plants of Mediterranean temporary pools, the genus *Lythrum* L. has five species defined as typical of MTPs in France (Grillas et al. 2004) and roughly 10 annual species closely associated with ephemeral wetlands in Europe (Castroviejo Bolibar et al. 1997; Morris 2007; Tison et al. 2014). These species differ markedly in their distribution and abundance, several are extremely rare and listed for protection (e.g. *L. flexuosum* and *L. thesioides*: Council of Europe 1979) whilst others are more ubiquitous (e.g. *L. hyssopifolia*). In Mediterranean France four species are listed for protection (*L. thesioides*, *L. thymifolia*, *L. borysthenicum* and *L. tribracteatum*). *Lythrum thesioides* is the rarest and is considered as an endangered species (Diadema 2010; Lansdown 2011), after being declared extinct in Europe in the 1990s (Morgan and Leon 1992; Olivier et al. 1995). Although this species has historical records that span Russia, Italy and the Middle East, it is only known for sure in three locations recently discovered in the South of France and

which suffer from marked human influence (Gazaix et al.: chapter 1). Apart from a few observations (Coste 1906; Shishkin and Bobrov 1949; Salisbury 1969), the lack of knowledge on the biology and ecology of annual *Lythrum* renders the elaboration of conservation plans a difficult task, particularly for *L. thesioides*.

The aim of this study is to quantify the germination requirements of the four rare and listed species of annual *Lythrum* that occur in MTP's in the South of France: *L. borysthenicum*, *L. thesioides*, *L. thymifolia* and *L. tribracteatum*. First, we tested whether the four species show differences in their germination niche in terms of light, temperature and cold stratification. Second, we studied the emergence of the very rare *L. thesioides* in the field, in order to link the local flooding regime to the establishment of the plant. Finally, we discuss the implications of the results for conservation guidelines.

Material and Methods

1. Study species

We studied four species of annual *Lythrum* that are listed for protection in the French Mediterranean region. The phylogenetic relations between these four species are unknown; they were not included in the only known phylogeny of the genus (Morris 2007).

- *Lythrum borysthenicum* (Schrank) Litv. 1917 is a small usually prostrate annual plant, 5-15cm high. Flowers are small, bell-shaped with six small red petals. This species is known from the Mediterranean region to central Asia (appendix A.1). It is classified as “Least Concern” in the global IUCN Red List (Kavak 2014a).
- *Lythrum thesioides* M. Bieb. 1808 is a small annual erect plant, about 20cm high (rarely more than 40cm). Flowers are geminate, bell-shaped, with a short calyx and pink petals; leaves are narrow and linear. The plant blooms in summer, from June to September and is currently known only from the South of France, but was previously described in Italy, Hungary and west and central Asia (appendix A.2). The species is classified as “Endangered” in the IUCN Red List for Europe (Lansdown 2011) and the Mediterranean basin (Diadema 2010).
- *Lythrum thymifolia* L. 1753 is a small, thin and erected annual plant, often about 10cm high. Some plants can be strongly branched. Leaves are thin, linear and short. The flowers are tiny with 4 pink petals, with a slightly elongated calyx. This species is known from the Mediterranean region to central Asia (Ravot et al. 2018a; Tison et al. 2014, appendix A.3). It is classified as “Least Concern” in the global IUCN Red List (Kavak 2014b).
- *Lythrum tribracteatum* Salzm. ex Spreng. 1827 is a thin and branched annual plant, 10-20 cm high. Leaves are lanceolate and obovate. Flowers are pink, solitary, with five petals (rarely six), and an elongated calyx. Flowering starts in May and can sometimes continue all summer. It is known from the Mediterranean region to central Asia (Ravot et al. 2018b; Tison et al. 2014, appendix A.4). It is classified as “Least Concern” in the global IUCN Red List (Kavak 2014c).

Table 1: Samples of seeds used for germinations experiments (* Populations used for the stratification tests).

Species	Population	Country	X (WGS84)	Y (WGS84)	Length (mm)	Width (mm)	Seed weight
<i>L. thesioides</i>	Campuget (CAM)*	France	4.513105	43.811535	0.51±0.07	0.28±0.04	15.5 µg ± 1.5
<i>L. borysthenicum</i>	Maamora (MAMC)	Morocco	-6.697617	34.022300	0.46±0.06	0.31±0.04	21.6 µg ± 4.0
	Maamora (MAGM)*	Morocco	-6.697250	34.018600	0.53±0.07	0.37±0.04	32.7 µg ± 3.1
<i>L. tribracteatum</i>	Cerisière (CER)*	France	4.674900	43.493924	0.65±0.07	0.42±0.06	31.6 µg ± 6.9
<i>L. thymifolia</i>	Benslimane (BE)	Morocco	-7.153633	33.615450	0.79±0.09	0.54±0.07	67.3 µg ± 4.9
	Jbillet (JB)*	Morocco	-8.541783	31.821650	0.82±0.07	0.57±0.08	92.0 µg ± 5.9

2. Seed samples

For all species except *Lythrum thesioides*, seeds were collected on a minimum of 10 individuals per population. Seeds were collected in 2015, in two locations per species in Morocco for *L. thymifolia* and *L. borysthenicum* and one location in the South of France for *L. tribracteatum*. Seeds were collected on dried individuals, during late spring for *L. thymifolia* and *L. borysthenicum* and during the early summer for *L. tribracteatum*. Given the extreme rarity of *L. thesioides* (only one known population in 2015) we collected seeds from one maternal individual that we managed to grow *ex situ*. Self-pollination is supposed to be the main reproduction system of *L. thesioides* (Gazaix et al: chapter 1). Seeds were collected during winter in January 2016, after the death of the plant.

Fruits were sieved and seeds were conserved at ambient temperature and moisture (20°C, 50% humidity), until the beginning of germination tests in June 2016. Seed length and width were measured under a dissecting microscope, and their mean weight measured by batches of 30 seeds (10 different measures) with the weighing scale (Mettler Toledo AG 245). All the samples of seeds are presented in Table 1.

3. Experimental germination

We explored the germination niche of the four species by testing the effects of temperature, light, and pre-treatment on germination rate and mean time for germination. Germination tests were done in a climatic chamber (Hotcold GL: 12K lux). Ten seeds were used per Petri dish (6 cm diameter) on a cotton disc. Seed were placed on double face tape, because they were very small. Five dishes were used for each treatment (50 seeds per treatment). Seeds were monitored every two to three days during 35 days (a time period that was seen to represent a plateau in seed germination) under a dissecting microscope, and dishes were fully randomized at each date. We defined germination as the moment when the radicle emerged from the envelope of the seed (Mesleard et al. 2016). The cotton was saturated with water but seeds were not immersed. Water level was maintained every 2 or 3 days, plus or minus 1g, with distilled water (total weigh of the dishes = 10g, >50% of water).

The effect of four different continuous temperatures (15°C, 20°C, 25°C, and 30°C) on germination was tested, with a photo-period of 12h, from July 2016 to October 2017. A later test at 10°C was done in August 2017 following the same protocol. To study the effect of darkness, aluminum foil was placed on the top of each dish. For each temperature tested, 5 dishes were covered with aluminum foil. Seeds were monitored following the same protocol.

The effects of wet and dry cold stratification with two durations, 3 and 6 weeks, were tested on the four species at 20°C continuous temperature and 12h photo-period. Due to seed limitation, only one population per species was used (see table 1 for details) and at one temperature. For cold stratification, seeds were put at 4°C in the dark. For the wet treatment, seeds were immersed in distilled water at 4 °C. The same protocol was used as for germination tests and this experiment was done in February 2017.

4. Emergence of *Lythrum thesioides* in a natural population

In addition to the experimental germination test, we studied *Lythrum thesioides* in a natural population at Campuget (Manduel, France) in order to test the impact of flooding and daily temperature on seed germination. In this site this species mostly occurs on the border of an artificial pit, 50m long, 3m large and 1m deep (picture in appendix B) and precise topographical measures of all emergent *L. thesioides* individuals were made in September 2017 and 2018 with an electronic tacheometer (Sokkia SET 5F). Water level in the pit was monitored monthly. 130 individuals of *L. thesioides* were studied in the field (37 in 2017 and 93 in 2018). We collected temperature data from a close meteorological station (Nîmes Garons, 10 km), and calculated mean weekly temperature from mean daily temperatures. For each plant, the duration of flooding at its position was calculated using water level data. Changes of water level were considered linear over time between two measures. The duration of the flooding period was estimated using a graphical projection of altitude (y) to quantify the date (x) of the beginning and end of flooding. We used this latter date to estimate the period of germination. We then obtained the mean weekly temperature of this period for each emergent individual of *L. thesioides*.

5. Data analysis

For each seed, germination was recorded as binomial data (0 for ungerminated, 1 for germination) and time of germination was the number of days from the beginning of the experiment until the first observation of germination (Ranal & Santana, 2006). All analyses and figures were made with R software (R Core Team 2017).

i. Effect of environmental conditions on experimental germination

We made Generalized Linear Mixed Models for binomial data for each species (later GLMMb). Germination was the response variable, while temperature, light and populations (for *L. thymifolia* and *L. borysthenicum*) were included as categorical explanatory variables in the model. Each petri dish was considered as a replication (random factor). Model structure was Germination \sim Temperature*Light +(1|dish). Treatments with no germination (10 and 15°C for *L. thesioides*, 10 and 30°C for *L. tribRACTEATUM* and 30°C for *L. thymifolia*) were not included in the models. For the time to germination (number of days), GLMM was done for Poisson data (later GLMMp). The same variables were used in similarly structured models. All models were fitted using the function *glmer* of the *lme4* package (Green & Ben 2019). GLMMs inferences were done using χ^2 (Bolker et al. 2009). For each model, we ran Tukey post hoc tests (Tukey 1949) on the effect of temperature to identify temperatures that maximize germination rate and time of germination.

For the graphical representation of accumulation data of germination, different curves were represented for each significantly different treatment. Therefore, if 2 or more treatments had no significant differences on both germination rate and mean time of germination, a unique accumulation curve was represented for those different treatments. To represent the curves, Weibull functions with two parameters (Weibull 1951) were fitted

on the accumulative data (germination rate in function of time after the beginning of experiment), on one treatment, or on combined treatments if none significantly different from one to another.

ii. Effect of cold stratification on experimental germination

To test for the effect of pre-treatment on the germination of each species, we fitted similar GLMM models per species, with a stratified sampling design and duration as the explanatory variables: Germination \sim Stratification_type*Stratification_duration + (1|dish). The goodness of fit for the models was graphically assessed.

iii. Field emergence

We used Wilcoxon tests to assess the difference between 2017 and 2018 in mean topographic levels of *Lythrum thesioides* individuals, duration of flooding and size of individuals (appendix D).

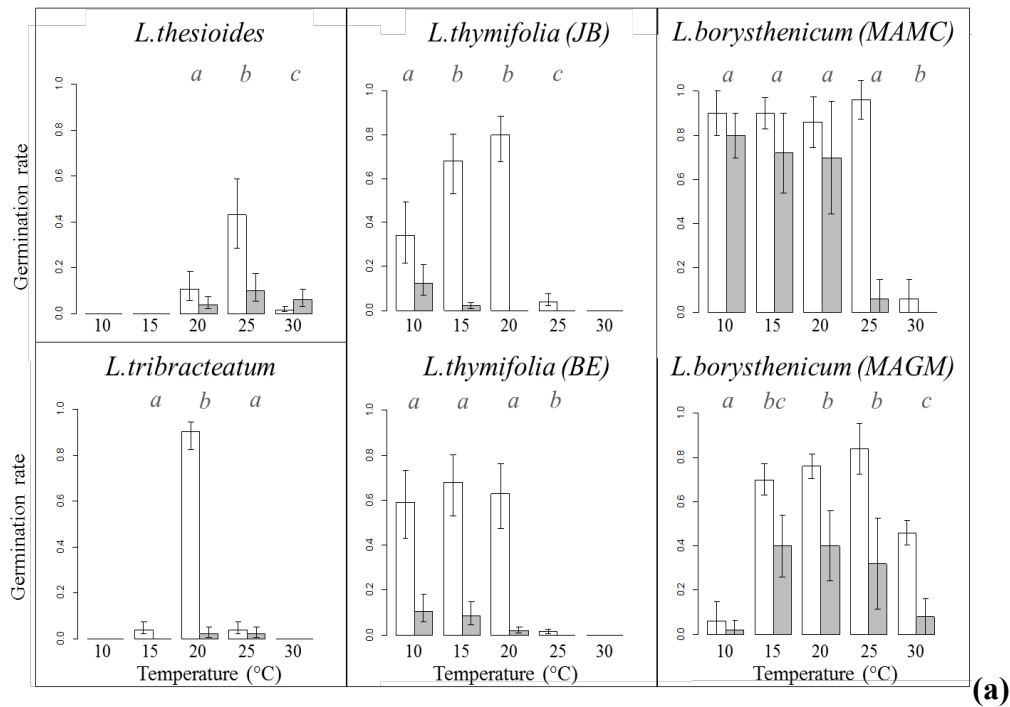
Results

1. Effect of environmental conditions on experimental germination

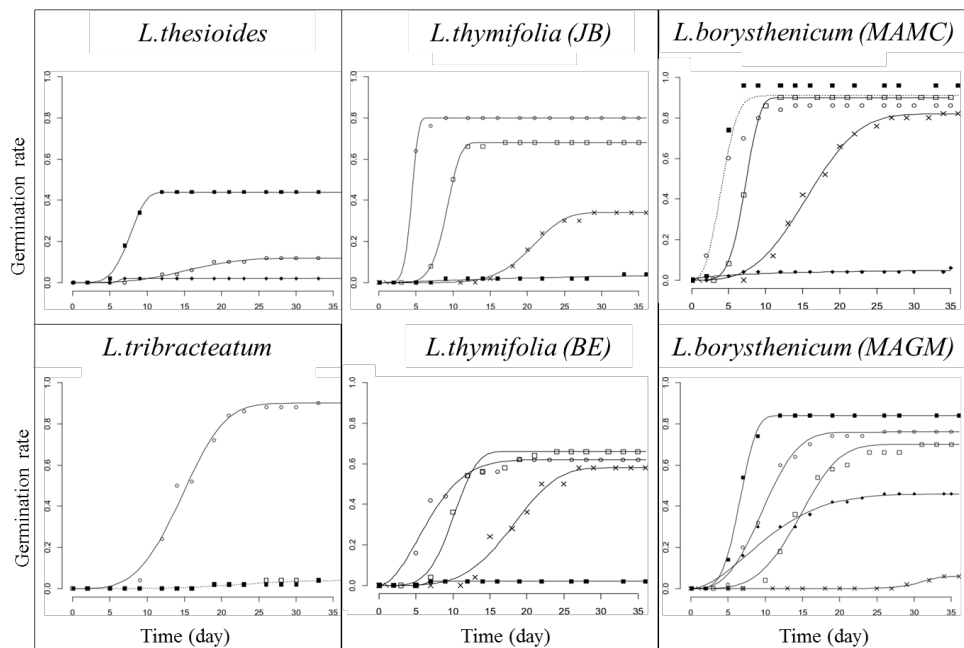
i. Temperature

Lythrum thesioides and *L. tribracteatum* germinated at a narrow optimum temperature of 25°C and 20°C respectively (Tukey post-hoc tests in supplementary material, figure 1a). In contrast, *L. thymifolia* and *L. borysthenicum* germinated at a high rate over a wide range of temperatures. Indeed, the germination rate of *L. thymifolia* was high (>50%) from 10 to 20°C (BE Population) or 15 to 20°C (JB) and *L. borysthenicum* from 10 to 25°C (MAMC Population) or 15 to 25/30°C (MAGM Population). The maximum germination rate of *L. thesioides* was lower (44% at 25°C) than the three other species (maximum > 80%, except for BE population of *L. thymifolia*, with a maximum of 66% at 15°C).

In all four species, time to germination was impacted by temperature (Figure 1b and Table 2). *Lythrum tribracteatum* (at 20°C) had a slow germination, even at its optimal temperature for germination (16.3±4.7 days). For *L. thesioides*, the maximum germination rate was low (44%) but mean germination time was only half that of *L. tribracteatum* at optimal temperature (8.8±2.1 days). For *L. thymifolia*, time to germination was lower with increasing temperature, with a maximum at 20°C for the JB population (from 21.8±3.9 days at 10°C to 5.5±1.1 days at 20°C) as for the BE population (from 19.1 days at 10°C to 8.7±4.3 days at 20°C). In general, for temperatures of 10 to 20°C, germination time was lower for the JB population (10.6±6.6 days) than the BE population (13.1±5.9 days) (Table 2b). Similar patterns were observed for *L. borysthenicum* for the MAMC (9.1 ± 5.9 days) and MAGM (12 ± 6.1 days) populations. Mean germination time decreased with temperature (except for 30°C) and was lower at 25°C for the MAGM population (from 31.7 ± 2.5 days at 10°C to 7.7 ± 2 days at 25°C) while there were no significant differences between 20 to 25°C for the MAMC population (from 17.3 ± 5.3 days at 10°C to 5.8±2.7 and 5.4±1 days at 20 and 25°C).



(a)



(b)

Fig. 1: (a) Germination rates according to the GLMM models for each population, as a function of temperature and in light (white) or the dark (grey). The error represented is the confidence interval of 95% calculated by the models. (b) Germination rates (under light) as a function of time after the beginning of the experiment (days). Only final germination rates above zero are presented. Crosses represent the results at 10°C, white squares at 15°C, white circles at 20°C, black squares at 25°C and black circles at 30°C. Each line represents a significant unique germination behavior (according to Tukey comparison tests for germination rate and time of germination, see supplementary material). A dotted line is shown for treatments that were not significantly different for germination rate and time of germination (*L. tribracteatum*: 15 and 25°C; *L. borysthenticum* (MAMC): 20 and 25°C).

ii. Light

Lythrum borysthenicum was the only species that showed a high germination rate in dark conditions, with germination rates of 84%, 72% and 70% for the MAMC population under dark conditions at 10, 15 and 20°C respectively. These results are very close to the 85%, 90% and 86% observed under light conditions. Difference were not significant at 10°C (GLMM for 10°C data, C=0, p-value=1). However, the germination rate at 25°C in darkness (6%) was much lower than in the light (96%). For MAGM, germination rates in darkness were lower than those observed for MAMC (40% at 15 and 20°C) except at 25°C (32%), and always lower than in the light. For the three other species, germination rates in darkness were always lower than 10%, except for populations of *L. thymifolia* at 10°C (12%). Light thus strongly favored germination of all species (Table 2).

Table 2: Results of ANOVA on the different models for each species (T: Temperature, P: Population, L: Light): (a) GLMM on germination data (binomial distribution), (b) models of mean germination time (Poisson distribution). For (b), difficulties with models did not allow us to integrate the triple interaction.

Species	<i>L. thesioides</i>	<i>L. tribracteatum</i>	<i>L. thymifolia</i>	<i>L. borysthenicum</i>
<i>(a)</i>				
Population			$\chi^2 = 0.13$ p= 0.72	$\chi^2 = 43.5$ p< 10 ^{-5***}
Temperature	$\chi^2 = 8.08$ p= 0.018*	$\chi^2 = 25.213$ p< 10 ^{-5***}	$\chi^2 = 12.555$ p= 5.7x10 ^{-3**}	$\chi^2 = 7.3455$ p= 0.12
Light	$\chi^2 = 7.21$ p= 7.2x10 ^{-3**}	$\chi^2 = 19.788$ p< 10 ^{-5***}	$\chi^2 = 59.406$ p< 10 ^{-5***}	$\chi^2 = 62.954$ p< 10 ^{-5***}
T x L	$\chi^2 = 2.48$ p= 0.29	$\chi^2 = 5.19$ p= 0.074	$\chi^2 = 1.89$ p= 0.59	$\chi^2 = 6.62$ p= 0.16
P x L			$\chi^2 = 0.45$ p= 0.50	$\chi^2 = 6.62$ p= 0.01*
P x T			$\chi^2 = 2.36$ p= 0.50	$\chi^2 = 21.4$ p= 2.6x10 ^{-4***}
P x T x L			$\chi^2 = 0.88$ p= 0.83	$\chi^2 = 2.81$ p= 0.59
<i>(b)</i>				
Population			$\chi^2 = 2.09$ p= 0.15	$\chi^2 = 53.9$ p< 10 ^{-5***}
Temperature	$\chi^2 = 14.771$ p= 6.2x10 ^{-4***}	$\chi^2 = 4.941$ p= 0.08	$\chi^2 = 60.7$ p< 10 ^{-5***}	$\chi^2 = 168.7$ p< 10 ^{-5***}
Light				$\chi^2 = 16.5$ p< 10 ^{-4***}
T x L				$\chi^2 = 3.02$ p= 0.55
P x L				$\chi^2 = 1.87$ p= 0.17
P x T			$\chi^2 = 6.71$ p= 0.08	$\chi^2 = 7.52$ p= 0.11
P x T x L				

2. Effect of cold stratification

Cold stratification affected germination rates at 20°C for all four species (table 3). However, the response to stratification was different among species. On the one hand, *Lythrum thesioides* germination rate increased in conditions of wet cold stratification (0% without any stratification and 27% after a wet cold stratification) and *L. tribracteatum* exhibited a difference between dry cold stratification (41%) and wet cold stratification (58%). On the other hand, *L. thymifolia* and *L. borysthenicum* germination rates decreased after stratification, from 70% for unstratified or dry stratified seeds to 39% after a wet cold stratification for *L. thymifolia*, and from 74% without stratification to 29% and 13% after dry cold stratification and a wet cold stratification for *L. borysthenicum*. However, this may have resulted from water contamination of the samples of *L. borysthenicum* used for dry stratified seeds. For *L. thesioides* time to germination was reduced from 18.3±4 days after dry stratification to 8.2±3.3 days after a wet stratification. For *L. borysthenicum*, germination time was slightly higher for dry cold stratification (16.5±6.7 days) than for the two other treatments (12±3.2 days for wet stratification and 11.9±5.4 days for unstratified seeds).

The duration of the pre-treatment only affected *L. thesioides* (table 3) for which the length of cold stratification was related to a higher the germination rate. After a wet cold stratification of three and six weeks, germination rates were 12% and 40% respectively. Likewise, the time of germination was reduced by a longer wet cold stratification period from 12.2±5.7 days after 3 weeks to 7.25±1.5 days after 6 weeks.

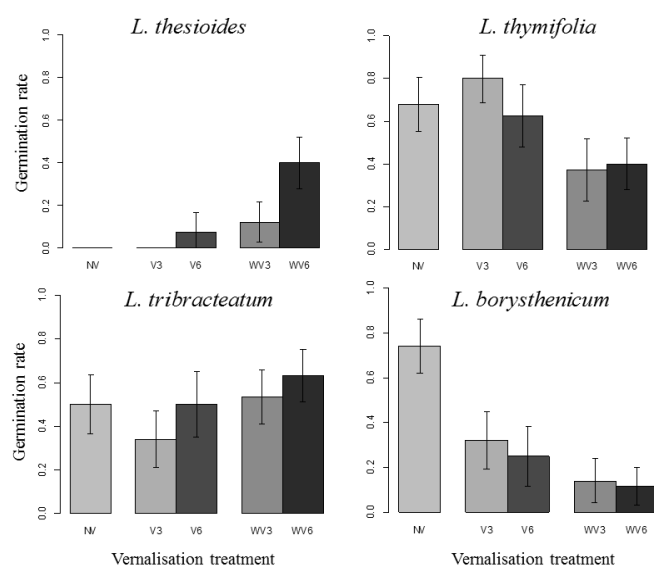


Fig. 2: Germination rates according to the GLMM models for each species (populations JB for *L. thymifolia* and MAGM for *L. borysthenicum*) as a function of pre-treatment: no stratification (NV), dry cold stratification (V, 3 or 6 weeks), and wet cold stratification (WV, 3 or 6 weeks). The error represented is the confidence interval of 95% calculated by the models.

Table 3: Results of ANOVA on the different models for an effect of stratification (Type: No stratification, Wet or Dry; and Duration (0, 3 or 6 weeks): (a) GLMM on germination data (binomial distribution), (b) models of germination time (Poisson distribution).

Species	<i>L. thesioides</i>	<i>L. tribracteatum</i>	<i>L. thymifolia</i>	<i>L. borysthenicum</i>
<i>(a)</i>				
Type	$\chi^2=155.2$ p< 10 ⁻⁵ ***	$\chi^2=354.2$ p= 0.046 *	$\chi^2=302.8$ p< 10 ⁻⁵ ***	$\chi^2=249.4$ p< 10 ⁻⁵ ***
Duration	$\chi^2=140.1$ p=10 ⁻⁴ ***	$\chi^2=350.8$ p= 0.07	$\chi^2=301.7$ p= 0.30	$\chi^2=248.7$ p= 0.43
Type : Duration	$\chi^2=138.8$ p= 0.25	$\chi^2=350.6$ p= 0.66	$\chi^2=299.3$ p= 0.12	$\chi^2=248.7$ p= 0.86
<i>(b)</i>				
Type	$\chi^2=27$ p< 10 ⁻⁵ ***	$\chi^2=3,2$ p=0,07	$\chi^2=0,3$ p=0,58	$\chi^2=8,8$ p=3x10 ⁻³ **
Duration	$\chi^2=13,8$ p< 10 ⁻⁵ ***	$\chi^2=2,36$ p=0,12	$\chi^2=3.2122$ p=0,073	$\chi^2=1.2$ p=0,27
Type : Duration	$\chi^2=20,4$ p< 10 ⁻⁴ ***	$\chi^2=0,43$ p=0,51	$\chi^2=0,27$ p=0,6	$\chi^2=0.17$ p=0.68

3. Field germination

The hydrology of the Campuget site appears to be at least partially disconnected from rainfall, with two periods of drought one during summer, the normal situation under a Mediterranean climatic regime, the other in winter, probably due to farmers pumping water from groundwater after the autumnal rains (appendix C). The mean elevation of *Lythrum thesioides* plants was significantly lower in 2017 than in 2018 (55.68cm±0.08 in 2017, 55.83cm±0.12 in 2018; Wilcoxon test, W = 525.5, p-value = 3.556e⁻¹⁰) (fig 3b). 2017 was a dry year, while 2018 was wetter (appendix C). The maximum water levels for each year were recorded in May 2017 (55.76cm) and in April 2018 (56.06cm).

The mean duration of spring flooding of *Lythrum thesioides* individual plants was not significantly different between 2017 (59.7±38 days) and 2018 (63.2±39 days) (Wilcoxon test, W=1593, p=0.219), despite a high variability within both years (figure 3). Six individuals were not flooded in 2017 according to our measurements, and all individuals were flooded in 2018. The end of flooding (Figure 3c) extended from late May to late July in 2017 per *Lythrum*, with a normal distribution (Shapiro test, W=0.9562, p-value = 0.1754) centered on June 28th ± 19 days. For 2018, the distribution of those dates was non Gaussian (Shapiro test, W=0.84, p-value = 1.4e⁻⁷) with one third (n=33) of the emergence recorded in on April 23rd ± 8.5 days, while all other plants (n=60) emerged by June 21st ± 9 day. In 2017, the end of flooding corresponds to weekly mean temperatures of 24.5°C ± 2.1. In 2018, the weekly mean temperature during exposure was 17.1°C ± 1.2 for the group of plants that emerged in April, and 24.1°C ± 1.4 for the second group that emerged in June. The group of plants that emerged in April was significantly smaller in mean height (6.8± 7.5cm, n= 33) than later emerging plants (11.1± 9.4 cm, n=60) in June (Wilcoxon test: W = 665.5, p-value = 0.009272; appendix D). Temperatures in April 2018 were marked by a rapid increase from 8.4°C to 19°C, between 12 - 17th April, and

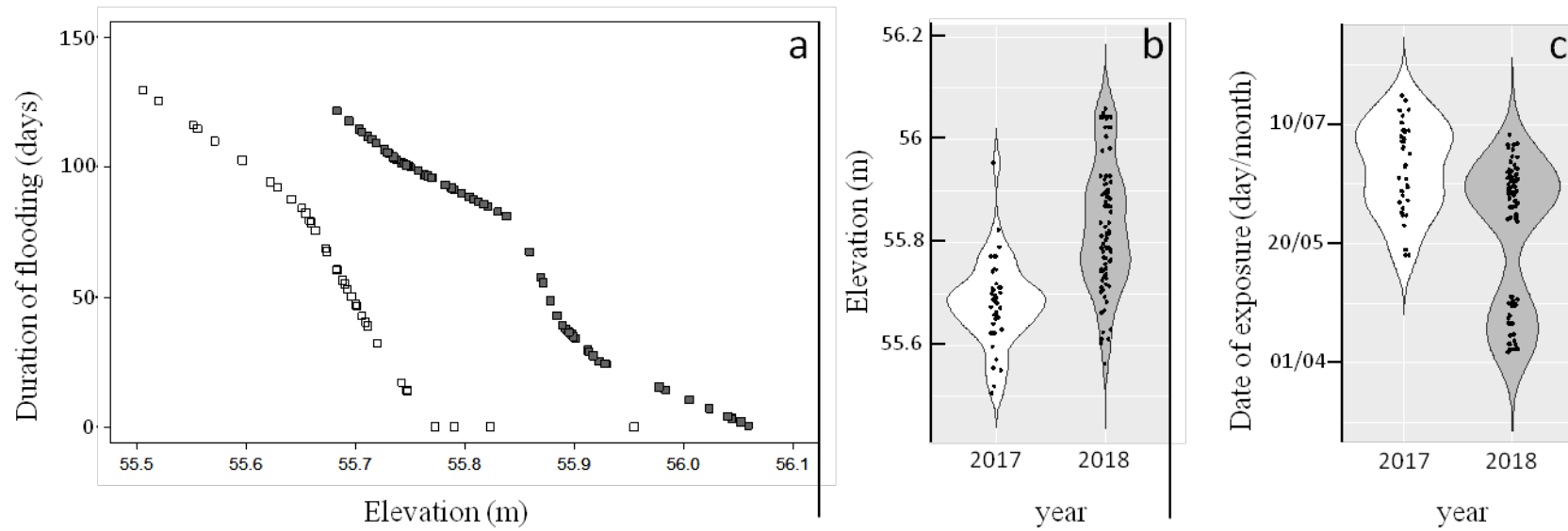


Fig. 3: Regeneration of *Lythrum thesioides* in a natural population: (a) duration of flooding as a function of elevation for individual plants in 2017 (white squares) and 2018 (black squares), (b) elevation of individuals in each year, (c) time of exposure of individuals as function of year.

stabilization at high temperature (>18°C) for 10 days. This temperature increase did not occur in April 2017 (appendix C).

Discussion

In this study, we report evidence of differentiation in the regeneration niche in relation to optimal temperatures for germination in four species of annual *Lythrum* growing in Mediterranean Temporary Pools. Only one species was able to germinate in darkness and another species had higher germination rates after wet cold stratification. We discuss the pertinence of these results for the conservation management of these species.

Differences in the regeneration niche

Lythrum tribracteatum and *L. thesioides* exhibit high germination rates for one of the five tested temperatures (20 and 25°C respectively) while *L. thymifolia* and *L. borysthenicum* had high rates of germination over a range of temperatures (10-15°C to 20°C and from 10-15°C to 25°C respectively). These patterns of germination fit into the classification of the regeneration niche proposed for temporary wetland species by Carta et al. (2013). First, *L. borysthenicum* germinates during the whole growing season, as reported for *Juncus bufonius* L. or *J. capitatus* Weigel, and thus shows an opportunistic regeneration niche. The germination rate was also high for a wide range of temperatures for *L. thymifolia*, but with a lower maximum temperature (20°C) than *L. borysthenicum*. The strategy of the former is thus between “the whole growing season” and the “narrow germination niche” strategies. In contrast, *L. tribracteatum* and *L. thesioides* have a true “narrow germination niche”. Differences in germination temperatures fit also the flowering phenology of the species (Tison et al. 2014) in France; April - June for *L. thymifolia*, May - July for *L. borysthenicum*, June - September for *L. tribracteatum* and July - September for *L. thesioides*. Germination occurs early for *L. thymifolia* and *L. borysthenicum*, as for most of emergent species of Mediterranean Temporary Pools (Carta 2016). On the other hand, *L. tribracteatum* and *L. thesioides* depend on longer periods and later dates of flooding.

Lythrum borysthenicum germinates at high rates in darkness, like *L. hyssopifolia* albeit at a lower rate (Salisbury 1969). For the MAMC population of *L. borysthenicum* germination in the dark was at colder temperatures than in the light, as reported for *Glossostigma drummondii*, where it may be an adaptation for the germination of buried seeds early in the growing season (Tuckett et al. 2010). However, germination in the dark may be overestimated because a very short exposure to light was necessary during the monitoring of seeds (Jensen 1995; Sauer and Struik 1964). The ability to germinate in the dark was not found for other *Lythrum* species and is generally uncommon in wetlands (Thompson and Grime 1983) and small-seeded species (Grime et al. 1981) such as *Lythrum*. The distinction between the narrow and wide germination niche species was also observed in relation to the speed of germination that was slower in *L. tribracteatum* and may be an adaptation to germination under flooded conditions.

Germination rates of *Lythrum thymifolia* and *L. borysthenicum* decreased after wet stratification and for *L. borysthenicum* after dry stratification (perhaps because of water contamination during the pre-treatment). The decrease in germination rate may be explained by an induction of dormancy. Seeds of *L. borysthenicum* and *L. thymifolia* that did not germinate after flooding may need a summer (drying) to break dormancy, as dry period increase germination in some MTP's species (Carta 2016). For *L. tribracteatum*, there was no effect of wet cold stratification. *Lythrum thesioides* seeds germinated only at 25°C without any pre-treatment, but showed 40% germination after wet-cold stratification at 20°C; a response observed elsewhere (Fernández-Pascual et al. 2013). This germination at high temperature (25°C) and after wet-cold stratification effect is typical of summer annual wetland species (e.g. Baskin et al. 1993; Xiao et al. 2010).

The monitoring of *Lythrum thesioides* in the Campuget site confirms the importance of wet cold stratification on germination; most seedling emergence was from seeds that were flooded during the previous spring. The period of flooding varies in duration with an average of more than two months. However, temperatures during the flooding period (mean monthly temperature of 10.9°C and 13.5°C at the Nîmes Garons meteorological station) are not as cold as the temperature tested (4°C), but their impact on germination is probably the same; stratification can have an effect even at 15°C (Totterdell and Roberts 1979). In 2018, the first period of germination (very early in the season in April) may be linked to a rapid increase in temperature from 8.4°C to 19°C between April 12th and 17th, and stabilization at high temperature (>18°C) for 10 days. The small size of the individuals that germinate in April compared to those that that germinated later in June confirms this “false start” of germination in April 2018.

Limits of study

The interpretation of the regeneration niche of the four species should be made with caution for three main reasons. First, other unstudied dimensions of the germination niche, such as the response to alternate temperatures, may represent adaptations of germination at the edges of wetlands (Thompson and Grime 1983). Photoperiod is also an important factor for germination in Mediterranean temporary pools (Mesleard et al. 2016). These factors could now be tested for annual *Lythrum* species. Second, the sampling of seeds of *L. thesioides* from a single individual may bring a bias due to maternal effects (Fenner 1992). However, the conservation of this very rare species meant that experiments had to be done within this constraint; it was not possible to take seeds from wild plants. The results concerning the emergence of this species in the natural population fit those obtained from germination tests hence using seeds of a single maternal parent may not be problematic. Third, the sampling of species in geographically distant sites, *Lythrum thymifolia* and *L. borysthenicum* in Morocco and *L. tribracteatum* and *L. thesioides* in France may cause differences in the regeneration niche. However, previous studies on different populations have revealed only minor differences in germination ecology, and no shift in the overall strategy of germination among different populations in species of MTPs (Carta et al. 2016). Finally, the fact that different temperatures were not examined simultaneously could influence the results (Probert 1992). That said, the different experiments on temperature were done without a break. Only the 10°C experiment was

done one year later. Germination at this temperature only occurred for *L. thymifolia* and *L. borysthenicum* which showed a wide range of favorable temperatures.

Conservation perspectives

The results of this study provide critical information on the ecology of annual *Lythrum* species that are pertinent for the conservation management of MTPs. For *L. tribracteatum* and *L. thesioides*, late flooding and deep water are necessary for germination. However these conditions are rare in naturally occurring temporary pools in the Mediterranean region (Beja and Alcazar 2003). For *L. thesioides*, germination occurs even later in the season than *L. tribracteatum*, a result that may explain its rarity. The generalist regeneration niches of *L. thymifolia* and *L. borysthenicum* fits their widespread distribution: in Sardinia *L. borysthenicum* is one of the most abundant and largely distributed species (Caria et al. 2013) and in Portugal this species occurs in nine of 15 community types in MTP's (Pinto-Cruz et al. 2009). Their rarity in France may be due to their calcifuge character, MTPs on acid soil occur only in a small part of the Mediterranean region of France.

The specific regeneration niche of *L. thesioides* and *L. tribracteatum* may contribute to longevity of their seed bank, as the conditions they require for germination are not likely to occur every year. For example, *L. thesioides* was discovered after soil perturbation and probably germinated from a very old seed bank. In contrast, *L. borysthenicum* germinates in a range of conditions and may not maintain a long-lived seed bank. *L. thymifolia* is probably similar to *L. borysthenicum*, but its inability to germinate in darkness may prevent germination of buried seeds. *Lythrum thesioides* and *L. tribracteatum* show a high specialization to temperature and may be more sensitive to modification of their habitat. The presence of a long-lived seed bank may nevertheless allow rapid restoration even decades after pond destruction (Alderton et al. 2017).

Site hydrology is a principal parameter in the conservation management of MTP's (Grillas et al. 2004; Zacharias et al. 2007). This is particularly true for *Lythrum thesioides*, for which we identified the link between hydrology and seed germination in controlled experiments and in the field. In the monitored population, pumping strongly reduced water level in winter, limiting the flooded surface, and thus the potential area for *L. thesioides* germination, that was restricted to artificial pits. Conservation management of the wetland thus needs to be done in consultation with land users to limit winter pumping. Alternatively, it will be necessary to modify the topography of the site in order to ensure flooding. For *Lythrum tribracteatum* conservation management requires similar conditions as *L. thesioides*, with a long flooding period but an earlier drought. Climate change may also affect the hydroperiod of MTPs (Dimitriou et al. 2009), and may have repercussions for the conservation of these two species. For *L. borysthenicum* and *L. thymifolia*, that have a wide germination niche and occur in a range of temporary pools it will be important to ensure a natural functioning of their ecosystem. For all the species, establishing a protected status for their sites of occurrence is necessary given the vulnerability of MTPs (Gallego-Fernández et al. 1999; Rhazi et al. 2012).

Our results are thus important for *in situ* conservation management and for the identification of optimal germination conditions to provide a basis for a protocol for *ex situ* seed bank stocks and reinforcement projects. Although such information is critical here, it is often lacking for rare species (Clemente et al. 2017). Our study shows that such information may be critical for their success for MTP species.

Acknowledgements

The authors would like to thank Charlotte Ravot, Hadrien Fanton, Solène Baillet, Amélie Granger, Hugo Fontes, Carole Leray & Manon Hess for their help to run germination tests. Emilie Luna Laurent and Florent Sabatier helped for the topographical measures in Campuget. We would like to thank also the Conservatoire Botanique National méditerranéen de Porquerolles and the Conservatoire des Espaces Naturels du Languedoc-Roussillon for their help and support on the project on the conservation of *Lythrum thesioides*.

Funding: This work was supported by SNCF-réseau and Oc'Via.

Conflict of Interest: Antoine Gazaix and Patrick Grillas have received research grants from SNCF Réseau and Oc'Via corporation.

CHAPITRE 5

Ecological niche differentiation of six annual *Lythrum* species in Mediterranean temporary pools

Différenciation de la niche écologique de 6 espèces annuelles de Lythrum des mares temporaires méditerranéennes.

Antoine GAZAIX, Patrick GRILLAS, Guillaume PAPUGA, Hugo FONTES, Florent SABATIER, Virginie PONS, Perrine GAUTHIER & John D. THOMPSON

Statut : en preparation

Abstract: The ecological niche defines the favorable range of a species in a multidimensional space of ecological factors that determine the presence and functioning of individuals. This fundamental concept in ecology is widely used to understand plant species' coexistence. In Mediterranean temporary ponds, hydrology is known to be a main driver of plant species presence and abundance whereas other features of the niche have received less interest. In order to explore ecological niche differentiation within this habitat, we selected six closely related species of annual *Lythrum* (Lythraceae) that are present in Mediterranean temporary pools in the South of France. We first analysed the coexistence of species at two different geographical scales (cluster analyses in 10 km grid cells and 0,25m² quadrats). For 3-9 populations of each *Lythrum* species, we quantified a range of biotic and abiotic parameters using point contacts and soil measurements for three quadrats per population and performed PCA on all variables, and analysed each variable separately to compare ecological niches among species. A phenological index was assessed for the o the plant community of each site. We found that the local scale is more relevant to assess plant coexistence for *Lythrum* and provides an insight into niche differentiation in terms of pH values for all species, and other variables for individual species. Differences in flowering periods also segregated the six species in a manner related to site hydrology and the regeneration niche of each species. We discuss our result in terms of the relatedness of the different species and their conservation in the endangered Mediterranean temporary pool ecosystem.

Key words: plant conservation, ecological niche, flowering phenology, pH.

Introduction

The concept of the ecological niche has long been a central tool in the science of ecology. Formalised by Hutchinson (1957) the niche represents the multidimensional space of ecological factors in which a species can persist and function. For plants there has been much interest in understanding how ecological variables that determine the niche vary across the distribution (Papuga *et al.* 2018) and affect population demography (Angert 2009), flowering and reproduction (Bykova *et al.* 2012) and regeneration (Grubb 1977). Moreover, the structure of a plants' ecological niche is central to the analysis of species coexistence and speciation (Silvertown 2004) and can thus be an important driver of population differentiation and speciation. Several recent studies also illustrate the pertinence of studying ecological niche differentiation among closely related species and populations of individual species to understand the causes of endemism and ecological change and evolutionary potential (Lavergne *et al.* 2004; Tuomisto 2006; Anacker & Strauss 2014; Grossenbacher *et al.* 2014; López-Alvarez *et al.* 2015; Papuga *et al.* 2018).

In plants, the identification of the niche is a complex issue that requires precise examination. The wide range of ecological factors involved and interactions among them render niche description difficult (Pulliam 2000). Broad habitat units or vegetation types do not provide the correct scale on which to identify the precise ecological niche of plants (Hall *et al.* 1997; Lavergne *et al.* 2004; Miller & Hobbs 2007; Papuga *et al.* 2018). Likewise, large-scale climatic variables, although they may explain distribution limits, do not allow a precise clarification of niche differences (Diniz-Filho *et al.* 2009; Lira-Noriega & Manthey 2014) and provide only limited insights into our understanding of fine-scaled population processes (Curtis & Bradley 2016; Papuga *et al.* 2018). Finally, the sessile life form of plants makes it essential to identify the niche where plants grow because of the potential effect of highly localised ecological variation on plant performance (Chapin III *et al.* 1987; Lönn & Prentice 2002; Jusaitis 2005). Among the different parameters, soil nutrient content (Paoli *et al.* 2006), pH (Hájková & Hájek 2004), soil texture (Tuomisto, 2006) and mineral characteristics (Lavergne *et al.* 2004; Papuga *et al.* 2018) can impact niche differentiation among species.

Mediterranean temporary pools are a wetland habitat that has a particular regime under the Mediterranean climate (Bagella & Caria 2012). Following flooding in winter they experience drying and drought during the summer. The vegetation of this habitat is subject to extreme variability of local ecological conditions, resulting in a particular flora with a predominance of annual species and a long-lived seed bank (Brock *et al.* 2003). There has thus been much interest in the diversity of species and their strategies in the communities of Mediterranean temporary pools (Deil 2005; Pinto-Cruz *et al.* 2009; Molina 2017) that illustrates how ecological variables determine spatial and annual variation in their composition (Caria *et al.* 2013; Rocarpin *et al.* 2015). The processes underlying species coexistence and niche differentiation in Mediterranean temporary pools have not however been precisely examined.

The genus *Lythrum* has roughly 10 annual species that inhabit temporary pools around the West Mediterranean and ephemeral wetlands in Europe (Castroviejo Bolibar *et al.* 1997; Grillas *et al.* 2004; Morris 2007; Tison *et al.* 2014). These species differ markedly in their distribution and abundance, several are (extremely) rare (e.g. *L. flexuosum* and *L. thesioides*) whilst others are more common and widespread (e.g. *L. hyssopifolia*). They thus provide an ideal group to analyse niche differences among closely related species in a distinct type of broad habitat. An analysis of the regeneration niche, which is known to be important for community dynamics in temporary pools (Valdez *et al.* 2019), has revealed marked differences in the strategies of four different species in terms of their temperature requirements and stratification dependence for germination (Gazaix *et al.*: chapter 4). However, these results are not sufficient to explain the differences in species distribution and their coexistence in the studied area.

The objective of this paper is to quantify differences in the micro-ecological habitat of six annual *Lythrum* species and the possibility of fine-scaled ecological niche differentiation of these species in Mediterranean temporary pools. To do so the work has three main lines of investigation. First, we analyse the spatial structure of plant coexistence to describe whether species occur together at different scales, from the biogeographical scale (in 10km grid squares) to the microhabitat scale (<1m²). Second, we quantify ecological variables on a fine scale, i.e. where plants grow, to test whether species occur in different, highly localised micro-habitats. Third, we analyse flowering phenology to test for temporal differences in the flowering period of the different species and their local community.

Materials and Methods

a) Study area and species

This study was carried out in the French Mediterranean region and involved six annual species of the genus *Lythrum* that occur here (Tison *et al.* 2014). The species differ in distribution (complete maps are presented in appendix B), have small flowers that are probably self-pollinated (Gazaix *et al.* : chapter 1) and vary in chromosome number (Table 1). All known occurrences of each species were extracted from the *Silene* database of the French National Botanical Conservatory of Porquerolles on the 26/03/2018 in order to select populations for study. The distribution of Mediterranean temporary pools in south of France is heterogeneous. Médail *et al.* (1998) recognize 14 different areas that can be grouped into three main regions: Mediterranean France east of the Rhône valley, the lower Rhone Valley (Costières, la Capelle and Crau) and finally a range of small areas to the west of the Rhône valley. Our sampling was thus designed to cover these three regions and most species were sampled in populations in two regions (Figure 1, detailed location in Appendix A). *Lythrum thesioides* and *L. portula* were sampled in only one region due to their rarity (Gazaix *et al.*: chapter 1), and only *L. hyssopifolia* had populations in all three regions.

Table 1: Systematics and distribution of the six studied *Lythrum* species

Phylogeny (Gazaix <i>et al.</i> : chapter 3)	Species	Number of chromosomes	Distribution
	<i>L. thesioides</i>	2n=30 ¹	Mediterranean area to Central Asia
	<i>L. borysthenicum</i>	2n=30 ²	Mediterranean area to Central Asia
	<i>L. portula</i>	2n=10 ^{2,3,4}	Northern and Eastern Europe
	<i>L. hyssopifolia</i>	n=10 ^{2,5} , 2n=20 ⁶ , 2n=30 ⁷	Mediterranean, Europe and central Asia, invasive in Australia and Northern America
	<i>L. thymifolia</i>	n=5 ² , 2n=10 ⁸	Mediterranean area to Central Asia
	<i>L. tribracteatum</i>	n=5 ²	Mediterranean area to Central Asia

¹ (Gazaix *et al.* chapter 1)

² (Castroviejo Bolibar *et al.*, 1997)

³ (Hollingsworth, Gornall, & Bailey, 1992)

⁴ (Lökvist & Hultgård, 1999)

⁵ (Ruíz de Clavijo & García-Panta-León, 1986)

⁶ (Měsíček & Jarolímová, 1992)

⁷ (Les, 2017)

⁸ (Favarger & Galland, 1985)

a) Field data collection

We quantified the ecological niche of all taxa following a common protocol, that aimed at characterizing above ground micro-habitat structure and soil parameters. For each population, data were collected in five different quadrats (50cm*50cm), at least 1m distant from one to another. Each quadrat contained one hundred contact points (1cm diameter) in a 5cm grid. For each point, we recorded the point contacts with another plant (species determined when possible), moss, lichen, bare soil, rock, gravel (>0,5cm) and litter. If the contact was made with two different features or more, we attributed a value of 0.5 to the two first contacts. Those 100 contact points allowed for the assessment of frequency counts for each feature.

Soil was sampled for each quadrat in three microsites to a depth of 5 cm. The soil was then dried (40°C, 2 weeks), sieved at 2mm and conserved before analysis. Following Papuga *et al.* (2015), the first part of the analysis was made after mixing 10g of dry soil with 20mL of distilled water, we blended the solution for 20min, separated phases using a centrifuge (10min), and measured pH and conductivity in the supernatant at room temperature (ca. 20°C), using an Eutech Cyberscan. Then, water-retention capacity was calculated as the percentage of water remaining in previously 40°C dried soil by again drying the sample at 110°C for 5h. Organic matter was estimated as the percentage of matter lost after burning a dried sample at 500°C for 5h. The total amounts of carbon (C)

and nitrogen (N) were determined using a ThermoFinnigan Flash EA 1112 series on 70- μ g samples grinded with a crusher (3 min, frequency = 30).

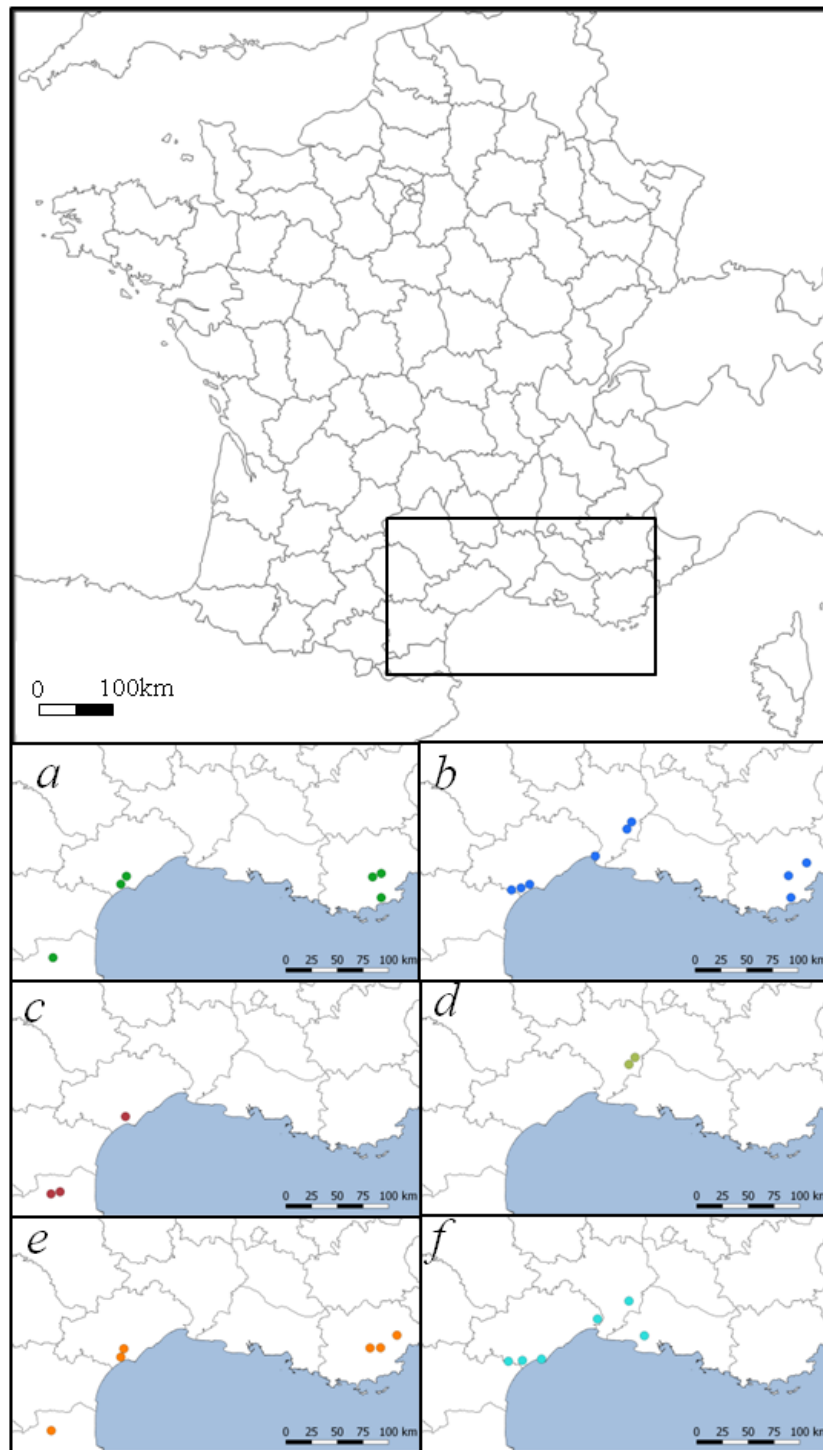


Figure 1 : Sampling sites for the six species of *Lythrum* in the South of France: (a) *L. borysthenticum*, (b) *L. hyssopifolia*, (c) *L. portula*, (d) *L. thesioides*, (e) *L. thymifolia*, (f) *L. tribracteatum*.

b) Data analysis

1. *Spatial structure*

We compared the spatial co-occurrence of the six species at two different spatial scales: a bio-geographical scale (10km grid) and a microhabitat scale (1m quadrat). Biogeographical analysis are based on data contained in the *Silene* database, aggregated in the 10*10km grid of the INPN (available online). For the micro-habitat scale, we used community data gathered when sampling niche variables to assess the local co-occurrence of species.

For each spatial level, we built a site*species table where each row is a species, and each column a sampling unit (one grid cell, one site, one quadrat) and values are presence/absence of the taxa. We then calculated a dissimilarity index between columns using Jaccard index, and represented it thanks to a dendrograms. We used the package *pvclust* (Suzuki & Shimodaira 2006) to provide values of uncertainty in clustering processes, and applied the *binary* option for distance, *average* option for clustering and ran 10000 bootstraps for each analysis.

2. *Niche differentiation*

Three different groups of variables were defined for each quadrat. First, we computed the number of species, Shannon index, using the diversity function of the *vegan* package (Oksanen et al., 2019), and percentage per quadrat of the different annual (therophytes) and perennial (total, and either phanerophyte, chamephyte, hemicryptophyte and geophyte) biological types (Raunkiær 1934) following Tison *et al.* (2014). Second we quantified a range of soil variables: (pH, conductivity, carbon and nitrogen content, ratio carbon/nitrogen, water-retention capacity and organic matter content). Third we quantified abiotic cover variables in terms of the percentage cover of mineral elements (stones, gravel and rock), bare soil, litter and mosses (combined with lichens).

We made a selection of variables within those three groups by analysis of correlations using the *rquery.cormat* function. We only retained variables with $r < 0.5$. Principal Component Analysis on combined data was performed using the *dudi.pca* function of the package *ade4* (Dray 2018). Spatial analysis to determine whether each species had different positions for PCA coordinates using the function *Adonis* of the package *vegan*. For each variable, glm was run (variable ~ taxon + region, family=Gaussian) and effects due to differences among regions were assessed by an F-test (Bolker *et al.* 2009). Ranges of values per species were calculated (maximal-minimal value) per variables and standardized between 0 and 1 (the latter corresponding to the maximum value per variable) across the six species.

3. *Phenology*

To analyse the phenology of the community in which each species was studied, we drew violin plots based on the mean flowering date of the community per quadrat,

calculated by the median of flowering date of each species modulated by its cover ($\frac{1}{N-1} \sum_{i=0}^{N-1} f_i c_i$; where f_i is the median of the flowering date of the species i , c_i is the cover per quadrat of the species i , N is the number of species in the quadrat). The target species was excluded from the analysis ($N-1$) and represented by its maximal, minimal and median flowering date. Information was gathered from a recent regional flora (Tison *et al.* 2014). To evaluate the significance of phenological differences among communities associated with different species of *Lythrum*, a GLM was built with flowering period ~ taxon + region + date, family= Gaussian, thus including the effects of the region and the date of record. Data were analysed using R statistical software version 3.5.1 (R Core Team 2017) with the *ade4* (Dray 2018) and *vegan* (Oksanen *et al.* 2019) packages.

Results

a. Spatial structure

On a biogeographical scale we detected two main groups of species (figure 2). The first includes *Lythrum borysthenticum* with *L. thymifolia* (100 AU & BP) and the second contains *L. hyssopifolia* and *L. tribracteatum* (86 AU / 84 BP). Those two groups are then jointed together (99 AU & BP). Finally, *L. portula* and this big last group are clustered (97 AU & BP) excluding *L. thesioides*. On a micro-habitat scale (~0.25m²) *L. portula* is grouped (65 AU / 68 BP) with a poorly supported group containing *L. thymifolia* and *L. borysthenticum* (48 AU / 53 BP). For the remaining relations, the grouping is very similar to that obtained on a biogeographical scale, with *L. hyssopifolia* and *L. tribracteatum* closely associated (65 AU / 62 BP) and *L. thesioides* apart. In general, at the local scale probabilities are lower, probably because the number of samples is less (n=158 compared to n=240 for biogeographical data). Moreover, the nodes between *L. hyssopifolia* and *L. tribracteatum* and even more so between *L. thymifolia* and *L. borysthenticum* have lower statistical significance at the biogeographical scale than at the micro-habitat scale.

b. Micro-ecological niche differentiation

PCA analysis

We selected 12 variables for the principal component analysis in three groups, (a) soil variables : pH, soil carbon content (%), carbon:nitrogen ratio; (b) abiotic cover variables : stones, bare soil, moss and litter cover; (c) plant community variables: therophyte, hemicryptophyte, geophyte and phanerophytes + chamephyte cover, and shanon index. Four axes were kept in the analysis, with respectively 21, 16, 13 and 11 % of the total inertia. The examination of the four different axes revealed that only the first two axes were discriminating for the different species of *Lythrum*.

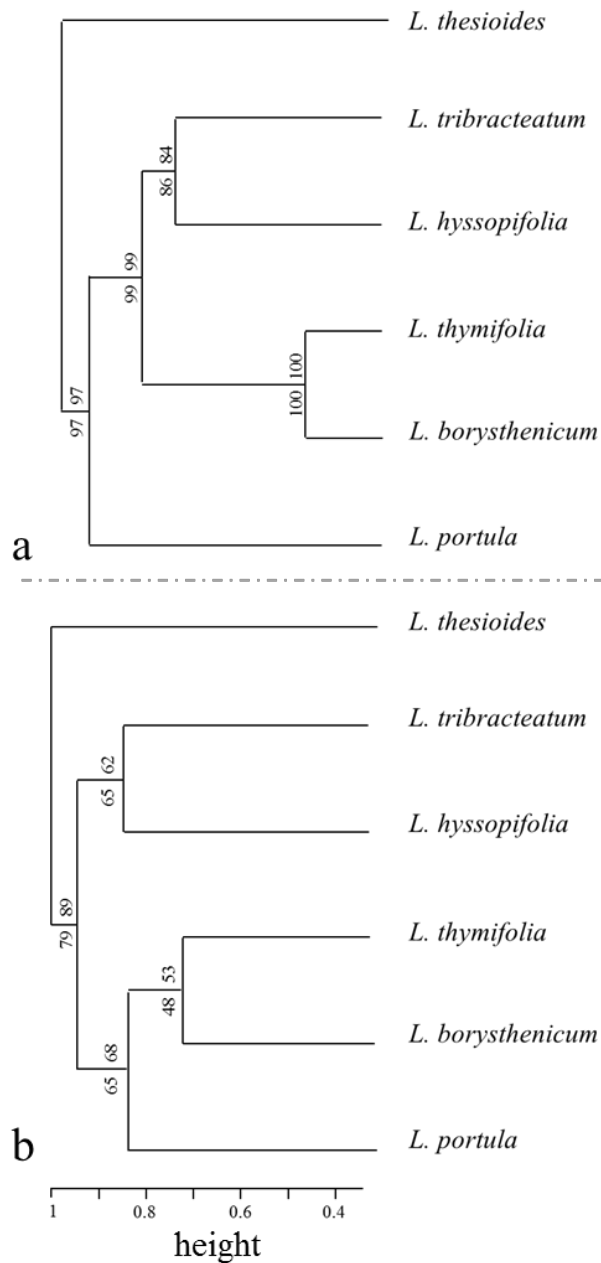


Figure 2 : Cluster analyses for the coexistence of the different species of *Lythrum* at two spatial scales: (a) 10 km grid squares in the South of France (n=240), (b) 0.25 m² quadrats within populations (n=158). Values below and above nodes correspond to approximately unbiased *p*-values and bootstrap probabilities (respectively) calculated by the *pvclust* function.

The first axis (21%) is primarily explained by variation in therophyte cover, pH and carbon content, and to a lesser extent the carbon:nitrogen ratio and the total cover of phanerophytes and chamaephytes (Figure 3; appendix E). This axis discriminated *L. thesioides* and *L. tribracteatum*, from *L. hyssopifolia* (with an intermediate and less specialised position) and the three remaining species (*L. borysthenicum*, *L. portula* and *L. thymifolia*). The second axis (16%) is mostly explained by carbon content, bare soil and geophyte cover (Figure 3; Appendix E) and discriminated *L. tribracteatum* from *L. thesioides* and *L. thymifolia*. *Lythrum portula* and *L. borysthenicum* were also slightly separated from *L. thymifolia* and *L. thesioides*, but not from *L. tribracteatum*. Finally *L. hyssopifolia* shows an intermediate position, but with a wide range.

Comparison of different species with the adonis function produced significant differences between all species pairs except *L. portula* – *L. borysthenicum* and *L. portula* – *L. thymifolia*. However, while adjusted and non- adjusted p-values are not significant for the former pair, the non adjusted *p*-value is significant for the latter pair (Appendix D). However, these results illustrate a lack of niche differentiation between *L. portula* and *L. borysthenicum* for the studied variables.

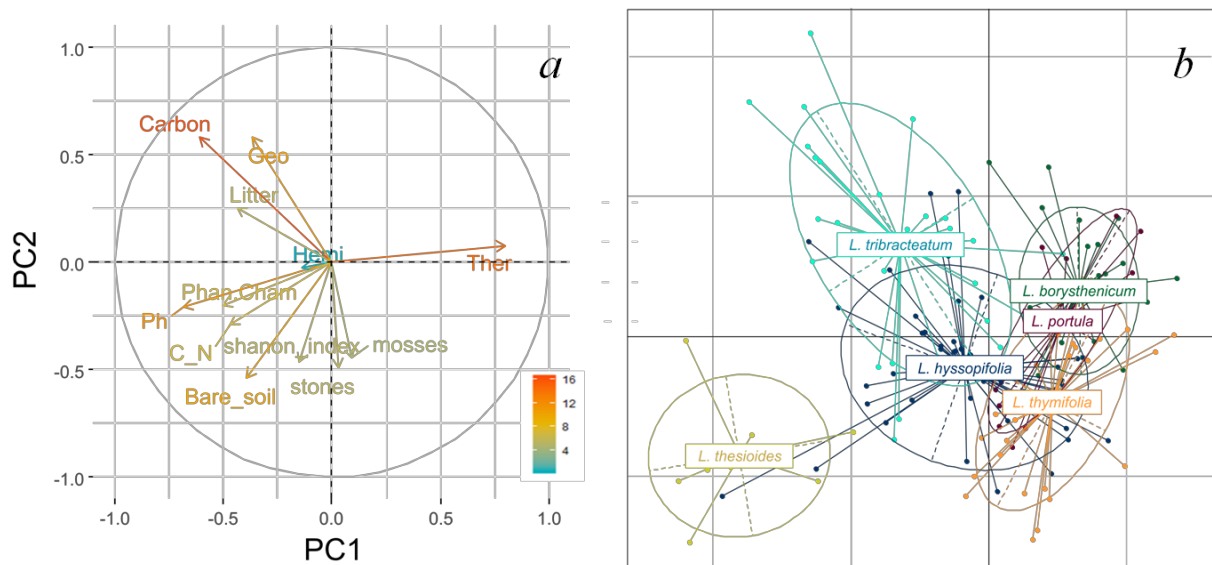


Figure 3 : Results of Principal Component Analysis on different variables for the first two axes (a) with abbreviations represent for Carbon / Nitrogen ratio (C_N) and the cover of either geophytes (Geo), hemicryptophytes (Hemi), therophytes (Ther), and phanerophytes + chamaephytes (Phan.Cham). (b) Results for quadrats of each species in the PCA analysis for the first two axes (PC1 : 21 % and PC2 : 16 %).

Analysis per variable

The first clear result here (Figure 4) is that the six species occur in microhabitats across a range of pH values, from *L. borysthenticum* (mean=5.6 ±0.6), to *L. portula* (5.9 ± 1.2), *L. thymifolia* (6.4 ± 0.56), *L. hyssopifolia* (7 ± 1), *L. tribracteatum* (7.5 ± 0.34) and finally *L. thesioides* (7.8 ± 0.14).

Second for the remaining variables *L. thesioides* and *L. tribracteatum* present particular and unique ecological niche differences while the four other species have less marked differences. *Lythrum tribracteatum* occurs in microsites with a high soil carbon content (fig. 4b) and a high geophyte cover (fig. 4f) while *Lythrum thesioides* occurs in microsites with a low cover of therophytes (fig 4c) and a high bare soil cover (fig. 4e) and carbon: nitrogen ratio (fig. 4d). For the remaining species, few differences occurred for variables other than pH: *L. borysthenticum* was characterized by a slightly lower cover of moss than *Lythrum portula* and *L. thymifolia*, and the latter had a higher cover of mineral elements than the two former species (appendix E and supplementary material).

Finally the ranges of each species (i.e. maximal value – minimal value) for the twelve different variables used in PCA were notably wider for *L. hyssopifolia* for several variables. *Lythrum tribracteatum* had the widest ranges for carbon content and geophyte and bare soil cover. *L. thymifolia* had a wide ranges for moss and stones which were however mostly present in our records with very low values (mean of covers of 1.8% and 2.5% respectively in all samples). In the same way, *L. thesioides* had low ranges for most variables except litter, bare soil and phanerophytes cover.

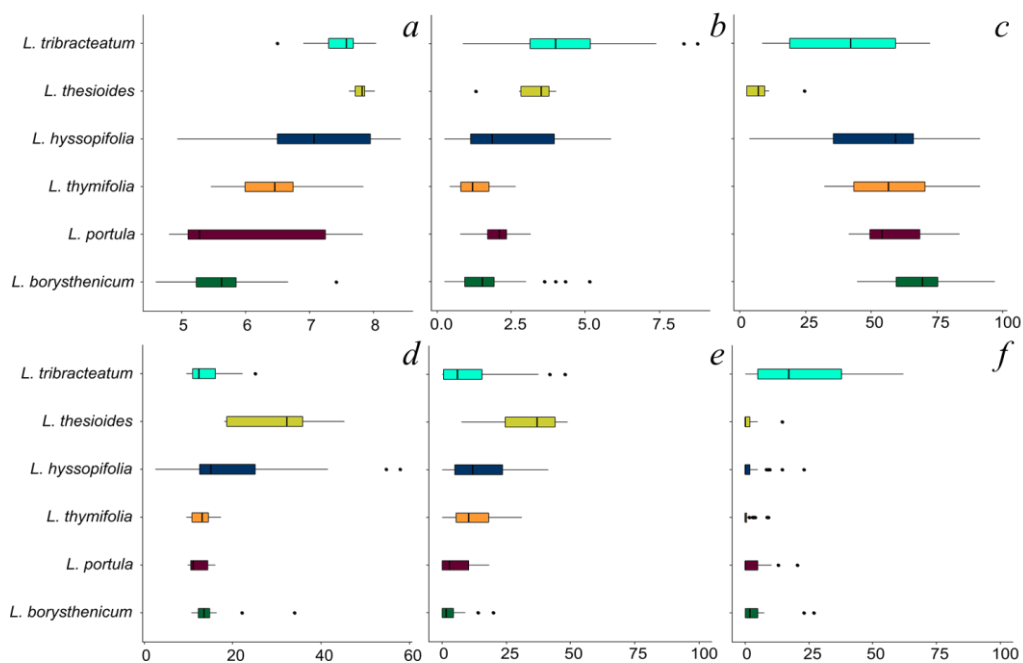


Figure 4 : Mean and variability of six variables, (a) pH, (b) soil carbon content (%), (c) therophyte cover (%), (d) carbon : nitrogen ratio, (e) bare soil (%), (f) geophyte cover (%), that are significantly different among the six studied *Lythrum* species..

c. Phenological differences

The average blooming of communities associated with the different species of *Lythrum* was significantly different for the six species and regions (Figure 5). However, differences were slight, from the minimum of *L. thymifolia* (6 ± 0.75) to the maximum of *L. portula* (6.64 ± 0.46) making interpretation of the significance of differences between species rather difficult. Significant variation may primarily be due to a difference between the two extreme species, *L. thymifolia* and *L. portula*. Compared to the flowering periods given in the regional flora, *L. thymifolia* has a flowering period of communities that is later than that described for the other species, while *L. portula* and *L. tribracteatum* occur in communities that have much earlier flowering periods. This is even more marked for *L. thesioides* that occurs in a community in which all species flower earlier than the beginning of its flowering period.

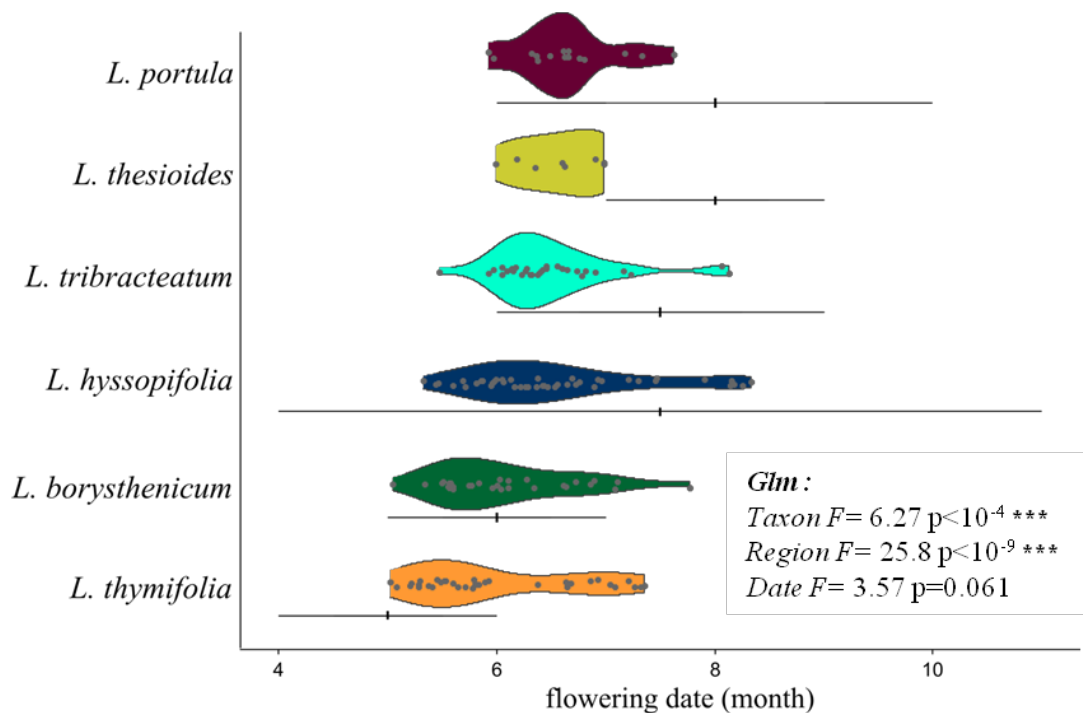


Figure 5 : Mean flowering periods for communities associated with sampled quadrats (dots) for each species of *Lythrum*. Kernel density estimations are drawn for each species. Horizontal lines represent the blooming period of each *Lythrum* species with the vertical trait representing the median (according to Tison et al. 2014).

Discussion

Our study revealed marked differences in the ecological niche of the six studied annual *Lythrum* species in terms of spatial variables and flowering periods. Soil conditions appeared to be the main element of niche differentiation among species, with a strong effect of pH. We discuss the implications of this niche differentiation for the spatial distribution of the taxa, their coexistence and the conservation management of this genus in the Mediterranean region.

Micro-niche differentiation among Lythrum

The biogeographic coexistence of species of *Lythrum* is common, although *L. thesioides* and *L. tribracteatum* have a more distinct spatial distribution compared with the other species. However, the few known occurrence of *L. thesioides* may have biased the analysis for this species. *Lythrum hyssopifolia* is one of the most common species of annual *Lythrum* and can be found with almost all the other species (except *L. thesioides* according to our records). The comparison of biogeographic (10 km grid) and local (0,25m²) scale coexistence revealed a major difference concerning the position of *L. portula*. This species has a continental distribution area (Appendix B) and is a rare species in the Mediterranean region (Tison *et al.* 2014), where it co-occurs with *L. borysthenicum* and *L. thymifolia* in several sites. Moreover, the differences in height of the two main nodes, meaning the level of co-occurring (*L. hyssopifolia* and *L. tribracteatum*, and even more *L. thymifolia* and *L. borysthenicum*) confirm that the local scale is more pertinent for the evaluation of the ecological niche within this genus, and probably temporary pool species in general.

The study of the micro-niche showed marked differentiation among species in their ecological niche on a fine scale. Although hydrology and water parameters are known to be important drivers of plant distribution in temporary pools (Jeffries 2008; Caria *et al.* 2013; Minissale & Sciandrello 2016) and niche differentiation (Emery *et al.* 2012; Auderset Joye & Boissezon 2018), our study provides strong evidence of niche differentiation for edaphic parameters other than between *L. portula* and *L. borysthenicum*, such as phenological (probably as hydrological) differentiation. However some soil parameters can be another specialization to a particular hydrology, e.g. carbon content is higher in longer flooded ponds (Sahuquillo *et al.* 2012). Our results illustrate a clear association between the occurrence of some species and soil parameters such as pH, carbon content and the carbon: nitrogen ratio. The main discriminating factor among species was their position on a gradient of pH, a factor which has a major influence on plant distribution (Sims 1986; Gough *et al.* 2000; Chytrý *et al.* 2010) and plant diversity in Mediterranean temporary pools (Caria *et al.* 2013). *Lythrum tribracteatum* presence is associated with a high carbon content and high conductivity (not used in the PCA analysis because of high correlation with carbon content), features that illustrate that this species can tolerate salinity. The carbon: nitrogen ratio is higher for *L. thesioides* than any other species, and is known to be important driver in plant distribution (Luo *et al.* 2017).

Vegetation composition is less associated with differences in the niche of the six species, no doubt because annual species are the most common groups of species in nearly all samples. Indeed, this life history strategy is the dominant type in Mediterranean temporary pools (Médail *et al.* 1998; Bagella & Caria 2012). The only differences in vegetation composition concern the higher geophyte cover in microhabitats of *L. tribracteatum*, mostly due to the presence of *Aeluropus littoralis* and *Bolboschoenus maritimus* which can grow in brackish ecosystems. *Lythrum thesioides* is found in two artificial pits, where slope is important, thus the scale of 0,25 m² still include hemicryptophytes at the higher position of the record, which do not belong to typical temporary pools habitats. Nevertheless, total vegetation cover was low for *L. thesioides*.

Phenological niche differences

The flowering period is well known to be a trait that can influence niche differentiation among closely related species (Levin 2009), as observed in wetland plant communities (Bell & Clarke 2004; Auderset Joye & Boissezon 2018). Our index of the flowering period of the communities of the different *Lythrum* species showed differences among the six species of *Lythrum*, although differences were low and poorly significant in pairwise comparisons. *Lythrum borysthenicum* and *L. thymifolia* are the first species to bloom while *L. portula* is the last, both according to our data and Tison *et al.* (2014). Strong differences are present while comparing the values then. Our data present differences of less than a month between mean flowering period between our six species, while Tison *et al.* (2014) give non-overlapping flowering periods between *L. thymifolia* (April-June) and *L. thesioides* (July-September) for example. Our index which excludes the target species from the analysis, is however lacking a part of vegetation cover occupied by the *Lythrum* species which may be important (Appendix G). Moreover, it lacks phenological measures in the field.

In temporary pools, a main driver of phenology is the regeneration niche (Grubb 1977) due to the short life cycle of the majority of species (Médail *et al.* 1998; Rhazi *et al.* 2009). This regeneration niche fits the hydrological gradient of temporary pools (Valdez *et al.*, 2019). Comparison between *L. thymifolia*, *L. borysthenicum*, *L. thesioides* and *L. tribracteatum* illustrates germination at lower temperature for the two former species compared to the others (Gazaix *et al.*: chapter 4), a difference that is observed for flowering phenology. Our study lacks the differences in depth position within pool (proxy of the hydrological gradient), as known to be an important niche differentiation for *Lasthenia* (Asteraceae) species in Californian vernal pools (Emery *et al.* 2012). However the differences of phenology fits the hydrological (and topographic) gradient (Rocarpin *et al.* 2015).

The conjoint analysis of the regeneration niche and the adult ecological niche is therefore necessary. Alongside the studies of Lavergne *et al.* (2004) and Papuga *et al.* (2018), *Lythrum* provides another example of the importance fine-scaled ecological differences inside a common general ecosystem (temporary wetlands) in the ecological niche of different populations or species.

Finally, our comparative study allows us to assess the role of niche divergence for the coexistence and evolution of species in this genus. The phylogenetic positioning of the six *Lythrum* species has been recently been described (Gazaix *et al.*: chapter 3). When the results of this study are transposed onto the phylogeny it becomes clear that closely related species have more similar ecological niches than less related species. Indeed, *L. portula* and *L. borysthenticum* which have a similar ecological niche in terms of most of the soil variables evaluated, belong to a single clade, as do *L. hyssopifolia* and *L. thymifolia* with nevertheless a wider range for almost all parameters for the first (Figure 6). Niche conservatism under phylogenetical constraint is a known mechanism in evolutionary ecology (Prinzing *et al.* 2001; Wood *et al.* 2009) and seems to be apparent for the divergence of annual *Lythrum* species of temporary pools.

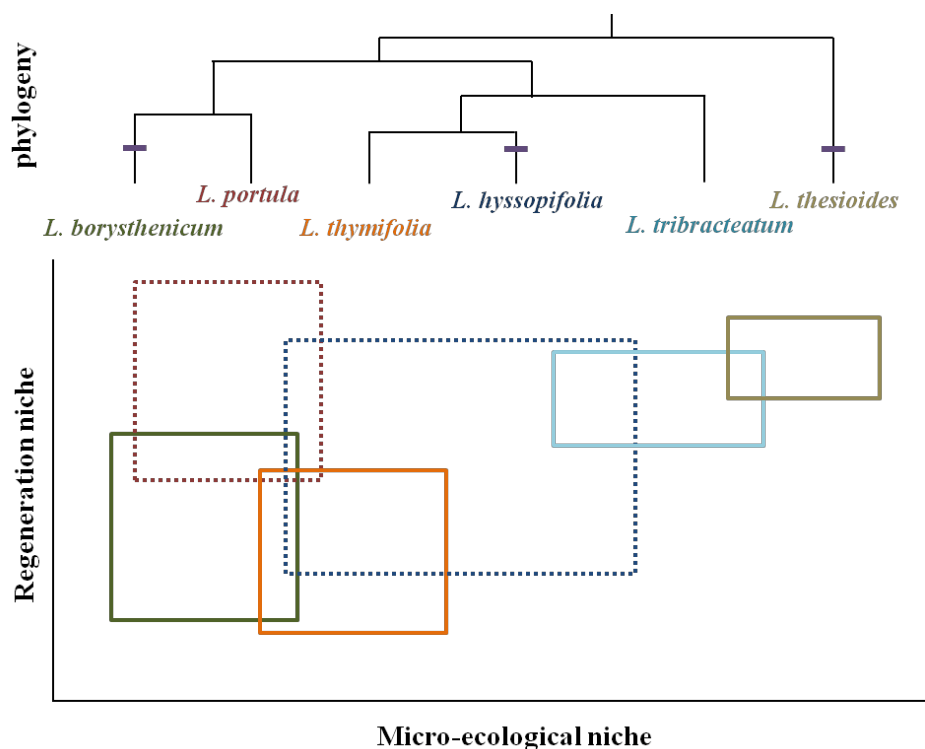


Figure 6: Scheme of niche differentiation among the six studied species of genus *Lythrum*, with phylogenetic relations between those same three species following Gazaix *et al.* (chapter 3). Changes in ploidy level are indicated by a purple horizontal line. The regeneration niche is drawn from data in to Gazaix *et al.* (chapter 4). For *L. portula* and *L. hyssopifolia*, values are unknown but estimated according to the phenology of these species and data in Bliss and Zedler (1998) for *L. hyssopifolia*.

Evolution in the genus *Lythrum* is also associated with polyploidization. In *Lythrum*, while the ancestral number for the genus is supposed to be $2n=10$ (Graham & Cavalcanti 2001), which occurs in *Lythrum thymifolia*, *L. portula* and *L. tribracteatum*, the three other species have different chromosome counts and ploidy levels. *Lythrum borysthenicum* and *L. thesioides* are triploids, and *L. hyssopifolia* is a diploid or triploid according to sources (tab. 1). Polyploidization may thus be associated with ecological divergence in the genus *Lythrum*, as it is a frequent mechanism for plant evolution (Wood et al. 2009).

Insights for the conservation of Mediterranean temporary pools

Lythrum thesioides is by far the rarest species studied, and its ecology is poorly known. Our study can thus provide information for the restoration of Mediterranean temporary pools for this species, and its congeners. Indeed, the importance of correctly identifying the ecological requirements of rare species for the success of reintroduction programmes has been clearly identified (Fiedler & Laven 1996; Godefroid *et al.* 2010; Adhikari *et al.* 2012;). Moreover, Mediterranean temporary pools are a priority habitat for conservation in the European Directive (Council of Europe 1992). Four different phytosociological entities are recognized in France within this main habitat (Bensettiti *et al.* 2002). Our results illustrates that this classification is reductive, as at least five *Lythrum* species exhibit strong niche differentiation. Thus conservation strategies need to take into account micro-spatial variation within this habitat as it is responsible for the coexistence of different species that are highly representative of its conservation value. This diversity of environmental conditions is also particularly important for the diversity of the fauna of those wetlands (Waterkeyn *et al.* 2008). Maintaining such diversity may finally enhance the ability of the flora of Mediterranean temporary pools to persist in landscapes where this habitat has dramatically declined in the last 50 years (Zacharias & Zamparas 2010).

Acknowledgement:

The authors would thank SNCF-réseau and Oc'Via for their financial support. We thank Attila Mesterhazy for his help and discussion on *Lythrum*. The authors are grateful to Nina Schoen (communauté de commune la domitienne), Céline Cabasse (Réserve du catchéou), Mario Kleszczewski, Romain Bouteloup, James Molina and Frederic Andrieu for their help to localize plant population. Soil analyses were performed at the « Plateforme d'Analyses Chimiques en Ecologie », technical facilities of the CeMEB-Labex in Montpellier. We thank Bruno Buatois, Raphael Leclerc and Nicolas Barthes for their help with soil analyses.

PARTIE 4

Application à la conservation de *Lythrum thesioides* dans les Costières de Nîmes

Introduction

Au cours de mes travaux de thèse, j'ai pu apporter des connaissances nouvelles sur le genre *Lythrum*. Ainsi, dans la première partie de ce manuscrit, je me suis attaché à définir la distribution historique de *Lythrum thesioides*. Cette dernière est incroyablement large, de la France au Kazakhstan, en passant par l'Iran et la Hongrie par exemple. Mais au sein de cet espace, l'espèce a toujours été erratique, avec rarement plus de cinq observations par pays au cours de l'histoire. Cette partie a également mis en lumière les découvertes récentes de *L. thesioides*, particulièrement dans la région des Costières de Nîmes, où se trouvent deux des trois populations connues en France. Les populations françaises ne sont toutefois plus les seules au monde, puisque *L. thesioides* a été découverte en Israël durant l'été 2019 comme évoqué précédemment (Mazar, com. pers.) ; malheureusement trop récemment pour être étudiée et intégrée pleinement dans ma thèse.

La seconde partie présentée a permis d'étudier la structuration phylogénétique du genre *Lythrum* et a révélé une position particulièrement originale pour *L. thesioides*. En effet, cette dernière forme un clade avec *L. netofa*, espèce décrite dans cette thèse, qui se trouve être le groupe frère de celui formé par les espèces américaines. *Lythrum thesioides* est ainsi la seule espèce de son clade en Europe Occidentale, ce qui renforce l'importance de sa conservation. Plusieurs descriptions taxonomiques semblent peu fondées chez les *Lythrum*. C'est notamment le cas entre les trois espèces *L. thymifolia*, *L. hyssopifolia*, et *L. junceum* (vivace et par conséquent non étudiée pour la niche), bien que le nombre d'échantillons soit réduit. Mon étude appelle donc à une clarification du statut taxinomique de certaines espèces, que permettraient des approches phylogéographiques, améliorant par la même occasion les connaissances autour de l'histoire évolutive des *Lythrum*.

Par la suite, je me suis consacré à l'étude des niches écologiques chez les *Lythrum* annuels des mares temporaires méditerranéennes et j'ai mis en évidence une niche originale pour *L. thesioides*. Cette dernière se caractérise notamment par des conditions de germination et des conditions édaphiques particulières. La réalisation de la phylogénie précédemment évoquée permet de mettre en évidence un possible conservatisme de niche au sein du genre *Lythrum* (Prinzing *et al.* 2001). De plus, les fortes différences de niches écologiques et l'importance des chevauchements des aires de distribution entre les espèces étudiées, pourraient suggérer l'existence de spéciations sympatriques ou paratactiques. De tels phénomènes sont non seulement probables (Gavrilets & Vose 2007), mais ils sont supposés fréquents dans la région bioclimatique méditerranéenne de Californie (Anacker & Strauss 2014). Le genre *Lythrum* pourrait donc être un modèle intéressant pour étudier ces phénomènes évolutifs dans le bassin méditerranéen, nécessitant des approches différentes à la seule étude des niches écologiques.

Mais au-delà des perspectives potentielles de recherche qu'ouvrent ces travaux, je me suis surtout attaché à traduire ces résultats en proposition d'actions pour la gestion des espaces naturels. Ainsi, les différenciations de niches écologiques marquées, qui ont pu être mises en évidence pour les six espèces étudiées, traduisent la diversité des habitats qu'offrent les mares temporaires. De plus, nos chapitres précédents nous permettent de mieux définir la niche écologique des espèces étudiées. Nous allons ainsi détailler et

approfondir ces résultats pour *Lythrum thesioides* dans la partie qui suit. Ici les résultats précédemment évoqués sont complétés nouveaux autour de ce taxon. L'objectif principal est d'apporter des éléments pour la rédaction du plan de gestion de la zone humide de Campuget, où *L. thesioides* a été découverte en 2010 dans le cadre de l'étude d'impact du contournement ferroviaire Nîmes Montpellier. Mais suite à la découverte d'une nouvelle population dans les Costières en 2017 (présentée en chapitre 1), et l'existence de mentions historiques dans la région, j'ai également décidé de discuter des perspectives pour l'ensemble de la région des Costières de Nîmes. Cette partie sera donc organisée de la façon suivante :

- Après une présentation du contexte géographique des Costières de Nîmes, j'aborderai la thématique des zones humides de la région (paysage historique, destruction et état actuel de ces dernières).
- La majeure partie de ce travail sera ensuite consacrée à l'étude de cas de la zone humide de Campuget.
 - En premier lieu, la population de *L. thesioides* sera décrite, d'abord celle observée en surface, puis une étude de la banque de graines sera détaillée.
 - Ensuite nous combinerons différents résultats afin de définir la niche écologique de *L. thesioides*.
 - Enfin, différents scénarios de gestion seront proposés pour la zone humide.
- Pour terminer, des perspectives à l'échelle des Costières de Nîmes seront évoquées, illustrées notamment d'une étude préliminaire de la banque de graines dans les sites anciens afin d'alimenter la faisabilité d'un projet de restauration des zones humides.



Découverte de L. thesioides dans un fossé dans la zone de Saint Vincent (juin 2017).

1. Contexte géographique et écologique

1.1. Les Costières de Nîmes

Localisation

La région des Costières de Nîmes forme une bande de 30 km de long et 10 km de large, de l'Est de Nîmes au Sud-Ouest de la ville gardoise (figure 1). Il s'agit d'un plateau de près de 30 000 ha, délimité par la vallée du Vistre au Nord, et la petite Camargue gardoise et la plaine de St Gilles au Sud. Le plateau est issu de l'effondrement du socle calcaire (oligocène), recouvert ensuite par différents dépôts successifs. Les derniers qui affleurent sur le plateau sont des cailloutis, (< 10 m d'épaisseur) apportés par un important courant fluvial (Rhône ou Durance) au villafranchien (-5,2 à -1 million d'années) (figure 1). Le plateau n'est pas parfaitement plat et se divise en deux unités principales, d'altitudes différentes entre la partie ouest, plus haute (~90m), et celle à l'est (~60m).

Le nom Costières (côte) vient de la barrière que forme le plateau sur sa marge sud au niveau de Bellegarde, marquant la limite de la récente plaine d'inondation du Rhône. Depuis Nîmes, au nord, les pentes observées sont en revanche plus douces et la frontière entre le plateau et les garrigues n'est matérialisée que par la faible vallée du Vistre. En plus de cette structuration Est-Ouest, le plateau est parsemé de dépressions de tailles variables et de profondeurs réduites, issues d'effondrements souterrains localisés. Seule une dépression d'envergure est à noter, celle de Jonquières Saint-Vincent, profonde de près de 30m et qui a pour origine l'effondrement du socle calcaire (poljé) (Marres 1949 ; Blaise & Marchal 2006). Dans l'ensemble, le cailloutis est acide mais se retrouve parfois solidifié par un 'ciment' plus riche en calcaire, formant alors un poudingue que l'on nomme localement '*Taparas*'. Ce poudingue crée une couche imperméable qui peut entraîner la stagnation des eaux de ruissellements dans les dépressions topographiques, et permet la présence de zones humides dans la région des Costières.

Un territoire agricole

De nos jours la plupart des terres des Costières sont cultivées. La vigne y est dominante, en mosaïque avec l'arboriculture et le maraichage, formant un parcellaire morcelé¹¹. La région abrite une zone Natura 2000, au titre de la directive oiseaux. Cette dernière occupe près de 13 500 hectares et se concentre sur la mise en place de pratiques agricoles favorables à la conservation des espèces de l'avifaune typique de ces milieux (ayant pour enjeu de conservation principal l'Outarde canepetière, *Tetrax tetrax*, espèce pour laquelle la ZPS des Costières revêt une importance nationale). Cependant, la région présente également un intérêt pour d'autres groupes taxonomiques et habitats. En effet, elle était connue pour être une des 14 unités géographiques abritant des communautés végétales associées aux mares temporaires méditerranéennes en France continentale (Médail *et al.* 1998). Toutefois, ces dernières ont subi un lourd tribut, à tel point que Médail *et al.* (1998)

¹¹ c.f. Document d'Objectifs de la Zone de Protection Spéciale (Natura 2000) FR-9112015

considère l'ensemble de ces zones humides comme disparues. Les découvertes récentes de *Lythrum thesioides* en deux stations distinctes tempèrent légèrement ce constat, bien que les plantes se trouvent dans des espaces très fortement dégradés.

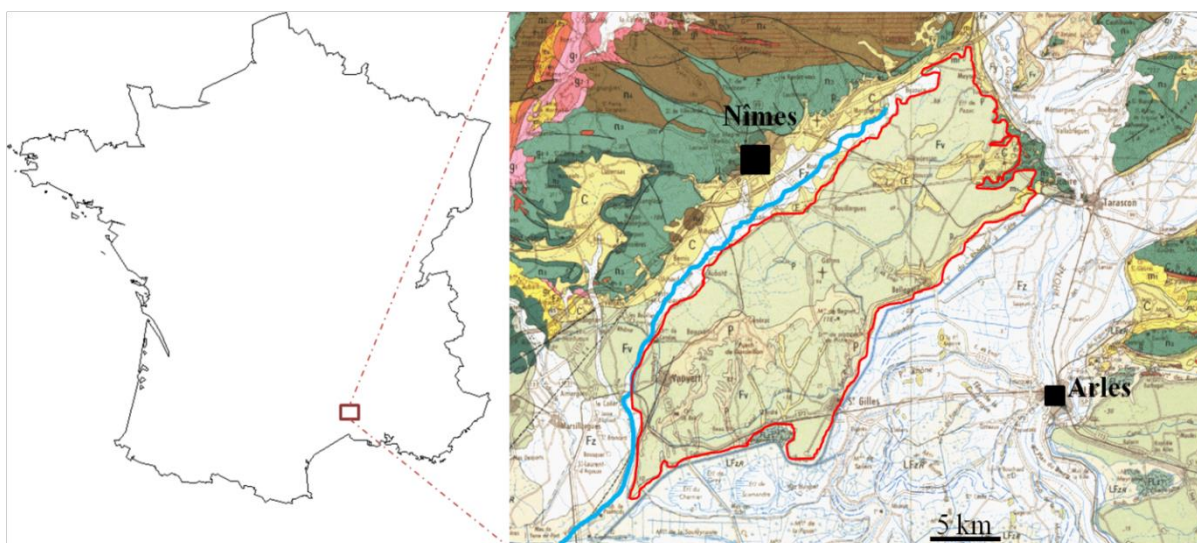


Figure 1 : Localisation des Costières de Nîmes et unité géologique de la région (en rouge : le plateau des Costières, en bleu : le Vistre)

1.2 Les anciennes zones humides des Costières de Nîmes.

Inventaire des étangs

Plusieurs noms dans la région font références aux zones humides historiques, le plus connu est notamment le village de Jonquières (« Quartier des Joncs »). Ce village est situé aux abords de la plus grande zone humide historique de la région, l'étang de Jonquières (c.f. fig. 2d). L'ancien étang a aujourd'hui disparu, mais il est visible notamment sur la carte Cassini (figure 3) datant de 1776. On note également l'intérêt de refuge pour l'avifaune migratrice de certains de ces étangs, bien connu des chasseurs locaux (Molinier & Tallon 1948). D'après le travail présenté en chapitre 1, 14 dépressions ont été identifiées, partageant une géologie similaire. Toutefois, d'autres sont plus petites encore et ne présentent pas la même géologie. Les dépressions humides trop petites pour présenter une sédimentation n'ont donc pas été intégrées au travail présenté au chapitre 1. Elles sont toutefois listées dans le travail de Molinier et Tallon (1948). Elles sont également définies dans la cartographie de la végétation réalisée par Kuhnholz-Lordat (1949) dans les Costières, ainsi que dans la cartographie des terres et des sols des Costières (Marcelin 1949), qui permet une localisation plus précise de ces petites dépressions. A noter que des cartes de végétation ont également été produites au 1/2500, et seraient conservées au Musée d'Histoire Naturelle de Nîmes (Bordas et al. 1952). Ces dernières n'ont malheureusement pu être consultées durant ce travail de thèse, mais une cartographie moins précise (figure 2a) des « terres des Costières » nous a permis de compléter notre inventaire (chapitre 1) et de localiser 24 zones humides historiques au total dans cette région (figure 2d).

La flore historique

Le substrat particulier des Costières de Nîmes présente des territoires où les sols sont acides, ce qui y explique la présence historique d'une flore acidophile, avec *Cistus salvifolius* ou *Calluna vulgaris* par exemple. Cette particularité du substrat est également à l'origine de la présence d'une flore typique des zones humides temporaires méditerranéennes acides comme *Isoetes setaceae* ou *Lythrum borysthenicum* (Kuhnholz-Lordat 1949). La richesse botanique de ces dépressions humides est d'ailleurs déjà évoquée par De Pouzolz (1862), qui liste un nombre important d'espèces typiques de zone humide temporaire dans les Costières de Nîmes. Quatre-vingt ans plus tard, Molinier et Tallon (1948) y détaillent une flore déjà dégradée par rapport à celle décrite 80 ans auparavant. Ils produisent alors des listes d'espèces observées, pour chacune des 21 zones humides différentes qu'ils reconnaissent dans la région. Ils font alors référence à des espèces comme *Elatine macropoda* à Campuget, *L. borysthenicum* au laquet du Sarrasin, *I. durieui* à l'étang de Redessan ou de Pazac, ou encore le désormais fameux *L. thesioides*, à l'étang de Jonquières (figure 2d). D'autres espèces sont observées par la suite, comme *Isoetes setaceae* ou *Trifolium angulatum* (Tallon 1967 ; Aubin & Boudrie 1988), mais la plupart de cette flore particulièrement rare n'est plus observée dans la région à partir des années 50 ou 60.

Régime hydrologique

Ces étangs semblaient avoir un régime d'inondation temporaire, comme le laisse supposer la composition spécifique relatée précédemment, mais également la faible profondeur des lieux. Toutefois, certains bénéficiaient probablement de périodes d'inondations prolongées, avec un assèchement tardif comme en témoigne la présence d'espèces comme *Isoetes setaceae* ou *Isoetes velata* (Aubin & Boudrie 1988), ou bien *L. thesioides*. L'hydrologie particulière est d'ailleurs relatée par Molinier et Tallon (1948) qui indiquent : « Le 31 mai 1948, alors que la mare de Redessan [...] était à sec, le laquet de l'Oli était entièrement submergé ; le 28 juin Redessan était sous 1 mètre d'eau et l'Oli entièrement à sec, ce qui souligne la grande irrégularité de la distribution de l'eau dans les dépressions [...] de la Costière nîmoise ».

Un seul étang semble avoir eu, historiquement au moins, une partie de sa surface en eau permanente, il s'agit là encore de l'étang de Jonquières. Le hameau de Saint Laurent s'était d'ailleurs installé sur ses berges pour bénéficier de ressources naturelles, dont des poissons (Toutlemonde 2003). L'étang est le seul des Costières à apparaître sur la carte Cassini (figure 3), où il est représenté comme une pièce d'eau. Enfin, dans le cadre de cette thèse, nous avons réalisé des prélèvements de sol avec Serge Muller (Université de Montpellier, Laboratoire ISEM) de manière à étudier la faisabilité d'une étude palynologique des dépôts sédimentaires, pour reconstituer les paléo-écosystèmes de la région. Ce travail, présenté en annexe 5, a permis de remonter près de 7000 ans en arrière à l'étang de Jonquières, et de mettre en évidence la présence historique de taxons aquatiques (e.g. *Myriophyllum* sp. ou *Nymphaea alba*) confirmant la présence d'une zone en eaux permanentes dans l'étang. L'étude palynologique des autres sites s'est révélée plus

délicate, mais les contextes locaux et la flore historique oriente les hypothèses vers un régime d'inondation temporaire. De nos jours en revanche, aucun de ces anciens étangs ne bénéficie d'une réelle période d'inondation.

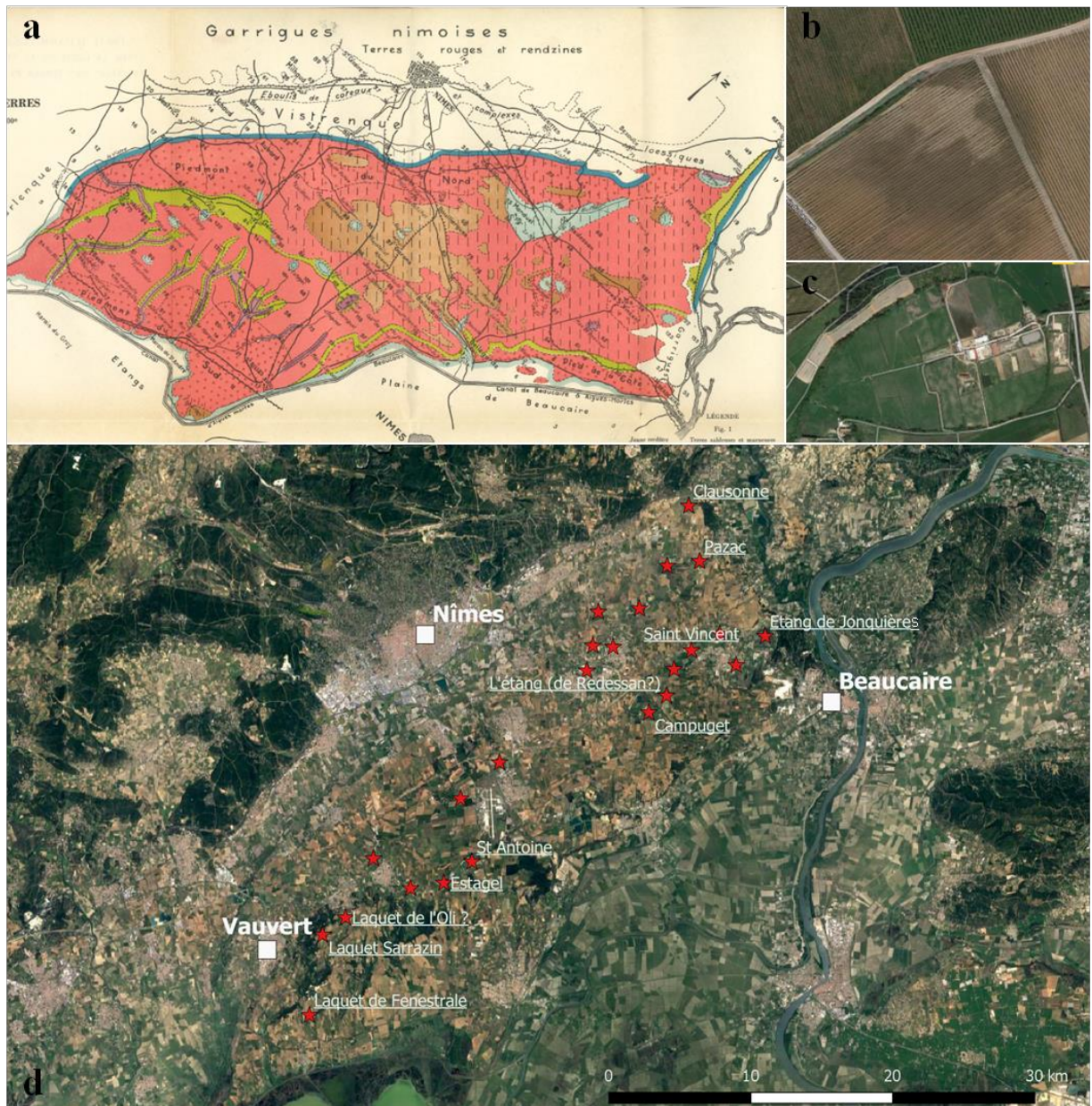


Figure 2 : (a) Carte de Marcelin (1949) (b) Observation d'une possible trace d'hydromorphie à l'emplacement de ce qui semble être le Laquet du Sarrazin (c) Forme et drainage de l'ancien étang de Saint Antoine (d) Cartographie des différentes zones humides des Costières, et leurs noms (si connus), définies par la géologie (chapitre 1) et la carte de Marcelin (1949) et l'article de Molinier et Tallon (1948).



Figure 3 : carte Cassini montrant l'étang de Jonquières et photo aérienne de 2018 à droite de la même zone (image : capture d'écran outil <https://remonterletemps.ign.fr/>).

1.3. Destruction et disparition

Des prémices anciens aux travaux titanesques d'«assainissement»

La destruction des étangs et zones humides du plateau des Costières a démarré dès l'époque romaine, avec l'assèchement partiel de l'étang de Clausonne (fig. 2d), afin de faire passer l'aqueduc d'Uzès à son niveau (Fabre *et al.* 1997). Toutefois, ce drainage semble isolé et il faut attendre le XVII^{ème} siècle pour trouver la trace de nouveaux travaux importants d'assèchement.

C'est alors l'étang de Jonquières qui en est la cible. A l'époque, on lui attribue diverses maladies¹² et le besoin d'un «assainissement» de la région est avancé. Son assèchement est un formidable feuilleton, qui s'est étalé sur plus de deux siècles et dont Toutlemonde (2003) en compte le déroulement. Ce sont ainsi les moines bénédictins de l'abbaye de Saint Roman de Aculeia (située dans le massif calcaire entre Jonquières Saint Vincent et Beaucaire) qui ont entrepris les premiers travaux. Ils ont creusé un réseau de roubines convergeant vers le trou de l'orgne (ou de Lorgne), cavité qu'ils ont creusée afin d'évacuer l'eau dans une faille naturelle résurgente au niveau de Beaucaire. Toutefois ce trou ne se situait pas assez bas pour assurer un exutoire permanent à l'eau du marais et la zone continuait d'être inondée une grande partie de l'année (environ 250 jours).

De nouveaux travaux sont entrepris en 1851, après plusieurs tentatives avortées durant les décennies précédentes, afin de réaliser un tunnel conduisant les eaux de la dépression vers une lône du Rhône située au Nord-Est, à Comps. Ces travaux permettent la mise en culture du territoire, ainsi libéré des eaux. Ils ne garantissent en revanche pas l'absence complète d'inondation lors d'épisodes exceptionnels, ce qui permet notamment à *Lythrum thesioides* d'être encore observé dans le secteur jusqu'en 1911 (chapitre 1). Des travaux encore plus récents (1966) ont conduit au surcreusement des fossés et accentuent encore le drainage.

¹² les « eaux croupissantes de la palud empestaient l'air et occasionnaient des fièvres nombreuses aux pauvres habitants de cette contrée malsaine » (curé de Jonquières, 1879, d'après Toutlemonde (2003))

Un assèchement généralisé toujours d'actualité

Les travaux d'assèchement ne se sont pas limités à l'étang de Jonquières, bien qu'il fût le plus grand et le plus profond des Costières. Les étangs de Campuget, de Redessan ou de Pazac (fig. 2d) ont également été drainés dans des travaux souvent de moindres envergures que ceux de Jonquières, et ayant donc pu facilement passer inaperçus. Molinier et Tallon (1948) témoignent notamment de tranchées de drainage creusées à Pazac. Ils indiquent également que les zones de Campuget, de Saint Antoine (réseau de drainage visible fig. 2c) ou de l'Estagel sont drainées. Les différences de flore observées entre De Pouzols et Molinier et Tallon laissent supposer que la plupart des drainages ont été effectués entre 1862 et 1948. Toutefois, les travaux se sont poursuivis par la suite.

C'est par exemple le cas pour la zone de Campuget, où subsistaient d'importantes difficultés pour faire sortir l'eau de la dépression et donc parvenir à un drainage effectif. En 1970, un canal est réalisé pour conduire les eaux de Campuget, ainsi que celles de l'étang de Redessan, dans le réseau de drainage de l'ancien étang de Jonquières (Toutlemonde 2003). D'autres travaux, plus récents encore, peuvent être documentés comme ceux observés au niveau du laquet du Sarrazin (fig. 2b). En 2009, des photos témoignent de la présence d'une friche humide, favorable à des espèces comme *Lythrum thymifolia*¹³. Une visite sur le site en 2018 révèle la réalisation d'un profond fossé de drainage en bordure de la route et la plantation de la parcelle en vigne (figure 4). Ainsi, l'assèchement généralisé, démarré il y a près de deux millénaires, semble n'avoir épargné aucune zone humide, et se poursuit de nos jours.



Figure 4 : A gauche, photo issue de Google map prise en 2008. A droite, photo prise début juin 2018. La végétation herbacée (Avoine principalement) à gauche de la photo masque le profond et large fossé (>1m).

Des impacts qui ne se limitent pas au drainage

Toutefois, le drainage n'est pas la seule menace sur les zones humides des Costières. Ainsi la population de *L. thesioides* découverte en 2017 au niveau de Saint Vincent se voit fortement impactée par la mise en culture des parcelles environnantes en arboriculture. La plantation de haies de peupliers et le pompage pour l'irrigation des arbres

¹³ Espèce observée en 1996 pour la dernière fois par Michaud et Molina : données SILENE 37065

fruitiers semblent également avoir eu un effet majeur sur l'hydrologie de la zone. A cela s'ajoute l'épandage d'herbicide sur la parcelle et en bordure des fossés et la fermeture naturelle du milieu notamment en raison d'une hydrologie qui n'assure plus de perturbations. Ce contexte a également pu être observé dans d'autres anciennes zones humides des Costières, qui sont toutes au moins en partie cultivées aujourd'hui.

Une dernière menace importante qui peut être citée est l'urbanisation (Bouahim et al., 2014) d'autant plus que la dégradation de l'habitat est alors irréversible. Dans les Costières, l'étalement urbain est important autour des villages depuis les années 60. Si dans l'ensemble, les anciennes zones humides restent des territoires à vocation agricole, une zone autour de Manduel et Redessan est aujourd'hui urbanisée. La construction du Golf de Nîmes campagne s'est aussi probablement réalisée en partie sur une ancienne zone humide (mais localisation hasardeuse par la carte de Marcelin fig. 2a). Actuellement, l'urbanisation des anciennes zones humides pourrait se poursuivre, notamment autour du bourg de saint Vincent (commune de Jonquières saint Vincent) situé à quelques 600m de la population de *L. thesioides* récemment découverte (chapitre 1).

1.4. Présentation de la zone humide de Campuget

Localisation du site

C'est en 2010 que *Lythrum thesioides* est redécouverte dans les Costières de Nîmes, près de 60 ans après y avoir été observée pour la dernière fois (à Pazac, chapitre 1). Cette découverte s'est faite dans l'ancien étang de Campuget, en bordure de l'historique voie ferrée Tarascon-Nîmes, sur la commune de Manduel (c.f. fig. 2d). Les individus de *L. thesioides* ont été observés sur une petite surface, suite aux perturbations (creusement et passage d'engins) réalisées dans le cadre de fouilles archéologiques préalables aux travaux du contournement ferroviaire Nîmes Montpellier (ligne LGV). Cette portion de l'ancien étang figurait sur le tracé initial de la jonction entre l'ancienne voie Tarascon-Sète et la future ligne à grande vitesse. En raison de la présence de *L. thesioides*, la jonction a été légèrement décalée. Le terrain concerné, en bordure de voie ferrée, a alors été acquis par SNCF-réseau et correspond à deux parcelles, d'environ 3 ha en tout (en rouge figure 6).

Figure 5 : Photos de la zone humide de Campuget



Contexte historique

L'ancien étang occupe une dépression imperméabilisée par le *taparas*, au sein duquel s'est accumulé un dépôt sédimentaire limoneux (<1m). De Pouzolz y avait observé *Elatine macropoda*, mais *L. thesioides* n'y a jamais été notée. L'étang s'étendait probablement sur plus de 100ha, mais son drainage a réduit l'emprise de la zone humide actuelle à une vingtaine d'hectares (figure 6). Molinier et Tallon relate le drainage dès 1948. Dans ce cœur de zone humide (20 hectares restant), les premières cultures sont entreprises en 1953, avec la plantation de riz. La populiculture vient ensuite rapidement remplacer le riz. Mais comme pour la céréale, cette dernière fonctionne mal. Des pommiers sont plantés dans les années 70, grâce au drainage renforcé précédemment évoqué. L'arrachage des fruitiers intervient en 2000 et, après quelques tentatives de maraichage (courgettes), toute culture y est abandonnée au début des années 2000 (Pirsoul 2013).



Figure 6 : Zone humide historique de Campuget (en pointillé), et zone humide actuelle (en bleu ciel) (d'après Antea Group 2015). Les parcelles en rouge sont celles acquises par SNCF-réseau, et faisant l'objet d'une convention de gestion avec le CEN L-R. La carrière aujourd'hui en eau apparaît en limite ouest de la zone humide (au sud de la parcelle SNCF-Réseau) et la future gare de Nîmes Manduel sera au niveau de l'embranchement de voie visible au Nord-Ouest des parcelles en rouge.

Hydrologie actuelle

L'hydrologie actuelle de la zone humide a fait l'objet d'une étude en 2015, initiée afin d'évaluer les impacts du creusement d'une carrière (aujourd'hui en eau, visible figure 6), sur le fonctionnement hydrologique de la zone à *Lythrum*. C'est cette étude qui définit notamment la surface historique (>100ha) et la surface actuelle (20ha) de la zone humide. Ce travail met en évidence une relation étroite entre les eaux souterraines et les eaux de surface. De plus, un écoulement, ainsi qu'un changement important dans le comportement de la nappe souterraine sont observés selon un gradient allant du nord-ouest au sud-est. L'étude soulève également l'importance du substrat limoneux qui ralentit les écoulements et conclut à l'absence d'impact sur la zone humide actuelle du creusement de la carrière. Enfin, des limites importantes sont soulignées, notamment concernant le manque de données sur le réseau de roubines creusées dans l'ancien étang, accompagnées de la présence de deux pompes aux fonctionnements inconnus. Ces limites ne permettent dès lors pas une compréhension complète de la dynamique des eaux superficielles, qui apparaît

complexe d'après les premiers éléments présentés. Cela suggère la nécessité d'une étude plus approfondie à cette fin, non réalisée à ce jour (Antea Group 2015).

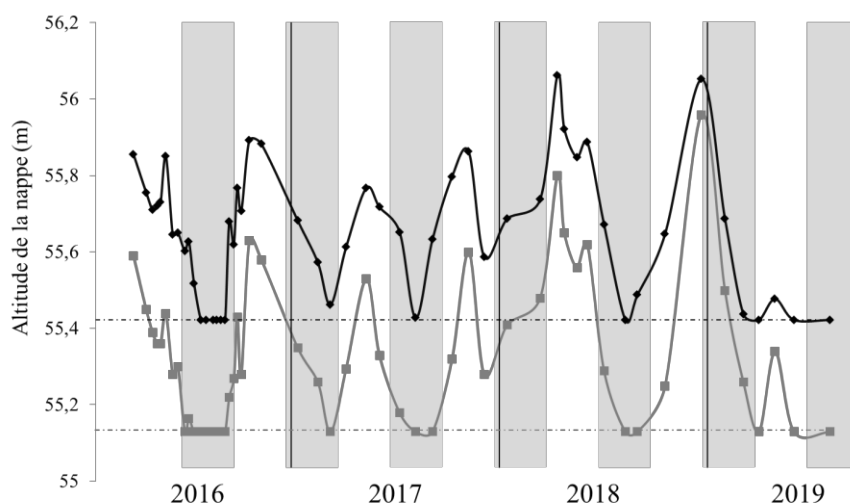


Figure 7 : Suivi hydrologique de la période printemps 2016 – été 2019 dans deux fosses archéologiques différentes de Campuget (M1 : en noir et M11 : en gris, définies figure 8). Les bandes grisées représentent les saisons. Les altitudes des niveaux sont différentes d'une fosse à l'autre (écoulement de surface sur le site) et les lignes horizontales en pointillées définissent le socle de chaque fosse (la fosse est sèche quand le point est sur cette ligne horizontale).

Durant les trois années de cette thèse, nous avons également réalisé un suivi hydrologique simple au niveau de 2 fosses archéologiques. Nous avons alors pu retrouver l'écoulement Nord-ouest / Sud-Est, ainsi qu'une fluctuation des eaux de surface particulière, présentant deux pics d'inondation (Automne et Printemps) et deux phases d'assèchement (hiver et été) (figure 7). La restauration d'une roubine à l'hiver 2019, à proximité de la parcelle (mais sur une autre parcelle) semble avoir fortement réduit les hauteurs d'eau observées au printemps de cette même année (fig. 7). Par ailleurs, une inondation à la fin de l'été 2017, pourtant particulièrement sec et sans précipitation locale, confirme un fonctionnement complexe et non endoréique de la zone humide de Campuget (au moins en partie en raison d'une anthropisation importante : drains et pompe).

Diagnostic et problématique de gestion

Actuellement, la maîtrise foncière de ce territoire pour les gestionnaires d'espaces naturels se limite aux 3 hectares acquis par SNCF-réseau et dont la gestion est confiée au Conservatoire d'Espaces Naturels du Languedoc-Roussillon. Or comme nous venons de l'évoquer, l'hydrologie est complexe et son fonctionnement est régi à une échelle bien plus vaste que la parcelle de 3 ha (en témoigne la récente restauration d'une roubine). Et au-delà de l'hydrologie délicate, le contexte local est incroyablement anthropisé avec à proximité immédiate de la population de *Lythrum* des parcelles agricoles, une voie ferrée, un canal d'irrigation, un bassin de rétention et une carrière, ainsi que la future gare TGV de Nîmes Pont du Gard qui se situera à près de 500 mètres à vol d'oiseau de la parcelle à *L. thesioides* (travaux visibles en limite Nord de la fig. 8). Sur la parcelle même, les stigmates

des activités humaines sont également visibles, avec les fosses archéologiques encore présentes (figure 5), des ornières profondes et des résidus des cultures (tuyaux, bâches et barbelés notamment, sans compter les traces non visibles comme le labour passé). Enfin, l'abandon de toute activité et la libre évolution de la végétation ces 15 dernières années a entraîné une colonisation massive par une végétation pérenne, et notamment certains ligneux (*Populus nigra* principalement).

Ce contexte illustre la nécessité d'une action des gestionnaires d'espaces naturels, puisque les menaces pour la conservation de la population de *L. thesioides* semblent nombreuses. C'est pourquoi il était important, pour définir ces actions, d'identifier de manière précise la niche écologique de l'espèce, afin de favoriser ces conditions sur le site. Je vais dès lors en premier lieu localiser précisément la distribution de *L. thesioides* au sein de la zone d'étude. Je discuterai ensuite des connaissances acquises dans le cadre des chapitres précédents et des expériences réalisées en laboratoire et sur cette parcelle de Campuget, afin d'identifier les conditions favorables à la conservation de *L. thesioides*. Des actions possibles pour la gestion du site seront alors proposées

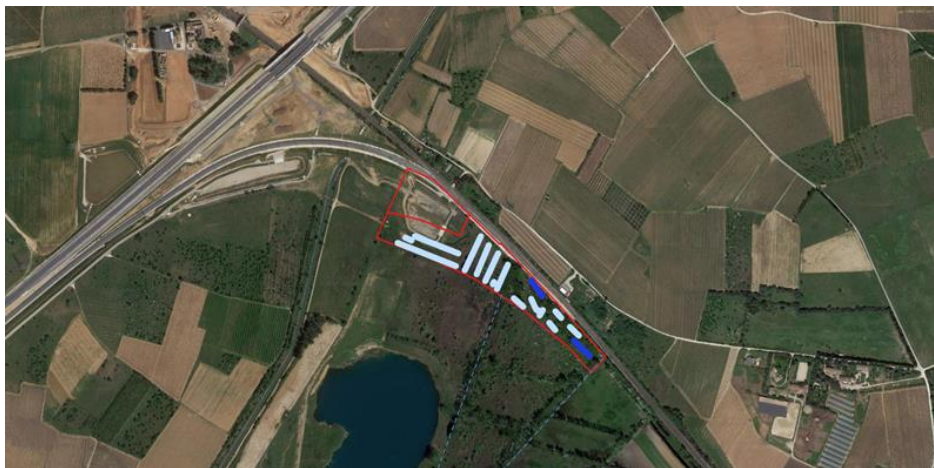


Figure 8 : Contexte local de la parcelle étudiée (en rouge) dans l'ancien étang de Campuget. Les fosses archéologiques encore présentes sont en bleu (les fosses M1 et M11 sont en bleu foncé, M1 au Nord Ouest, M11 au Sud Est).

2. Recensement de la population de *L. thesioides* de la zone humide de Campuget

Evaluer la taille et la localisation de la population de *L. thesioides* sur le site d'étude est nécessaire pour définir l'échelle spatiale de la gestion, par exemple, mais aussi pour estimer son risque d'extinction. Le cycle de vie de *L. thesioides* et la stratégie commune aux espèces annuelles de zones humides temporaires qui produisent des banques de graines, nous conduisent à explorer cette partie de la population. Elle en représente d'ailleurs bien souvent la plus grande partie, et son intégration est nécessaire à toute évaluation démographique (Griffith & Forseth 2005). Notre étude se déroule alors en deux temps. Nous commencerons par étudier les observations d'individus sur le terrain. Puis nous présenterons les résultats d'une étude détaillée de la banque de graines de *L. thesioides* sur la parcelle d'étude à Campuget.

2.1. La population visible

Localisation spatiale des individus

La découverte de l'espèce à Campuget fait suite à des travaux, dans le cadre de l'étude d'archéologie préventive à l'aménagement d'une voie ferrée. Ainsi, les fosses archéologiques creusées sur le site et les ornières laissées par le passage des engins ont accueilli les premiers individus de l'espèce. D'après les visites¹⁴ de 2010, la population était importante, comprenant entre 100 et 1000 individus (voir plus). Ces derniers étaient distribués de façon plutôt diffuse sur la zone humide, avec toutefois une absence presque totale dans la partie nord-ouest de la parcelle (figure 9).

Après l'année 2010, l'immense majorité des observations s'est concentrée dans deux des fosses archéologiques (M1 et M11, visibles figure 9). Quelques observations ponctuelles ont été faites dans d'autres fosses, à proximité de M1, ou très rarement en dehors des fosses (toujours dans des ornières ou dans des perturbations de sangliers). Le nombre d'individus observés depuis l'année de la découverte reste faible, s'étirant entre des dizaines à quelques centaines par an¹⁵.

Distribution topographique dans les fosses archéologiques

Une approche originale pour étudier la distribution des individus a été développée dans le chapitre 4, avec des mesures du positionnement topographique des plantes. Ce travail est complété par les observations de 2019 en encadré 1. Bien que présents dans les mêmes fosses archéologiques et souvent dans des patchs semblent-ils similaires chaque année (pers. obs.), les individus ne se distribuent pas aux mêmes positions topographiques

¹⁴ Michel Ange Bouchet (Biotope) puis visite de James Molina (CBNMED)

¹⁵ 11 observés en 2015 par exemple, contre une maximum de 767 en 2014, d'après les comptages du CEN L-R.

d'une année sur l'autre. Ces différences semblent correspondre à l'hydrologie et notamment l'inondation printanière dans les fosses étudiées. Ainsi, l'année 2018, particulièrement humide, met en évidence des positions topographiques plus élevées de 15 cm en moyenne par rapport à 2017 et de 28 cm par rapport à 2019 dans la mare M1 (encadré 1). Le contexte de la mare M11 est en revanche différent, avec un unique individu pour l'année 2018. Cela s'explique probablement par l'explosion de la Jussie cette année-là (données présentées en encadré 2). Cette importance de l'hydrologie et de la compétition sur la distribution des individus sera ainsi discutée par la suite.

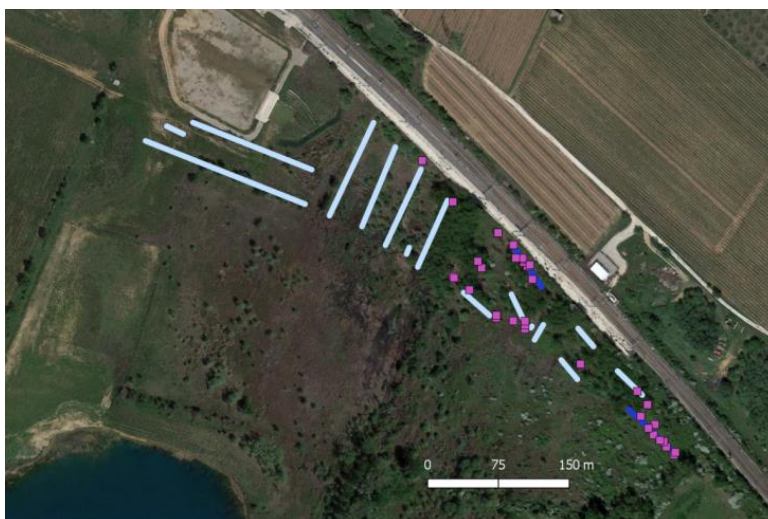


Figure 9 : Localisation des fosses archéologiques sur le site de Campuget, M1 et M11 apparaissent en bleu foncé (M1 au Nord Ouest, M11 au Sud Est). Les points violets représentent l'ensemble des observations de *L. thesioides* sur le site (<2014), disponible dans la base de données SILENE du conservatoire botanique nationale de Porquerolles. Les données plus récentes se cantonnent aux fosses M1 et M11 et n'ont pas été intégrées pour faciliter la lecture de la cartographie.

2.2. La population invisible

Importance de la banque de graines

La découverte de *L. thesioides* dans les Costières où l'espèce avait disparue pendant presque 60 ans laisse supposée que celle-ci s'est maintenue au moins grâce à ses graines. En effet, comme évoquée à de multiples reprises dans cette thèse, les conditions environnementales très particulières des zones humides temporaires ont entraîné la sélection d'une flore unique, adaptée aux alternances de phases inondées et sèches. Ainsi, la plupart des plantes sont annuelles (Médail et al. 1998 ; Deil 2005), avec un cycle de vie court et la production d'une forte banque de graines pérenne, assurant la persistance de la communauté en périodes non favorables (Brock *et al.* 2003).

Encadré 1 : Distribution topographique des *L. thesioides* dans les fosses archéologiques.

Le travail présenté en chapitre 4 est ici complété avec les données de 2019. Les observations pour la fosse M11 y sont également présentées. La topographie de chaque *Lythrum thesioides* est mesurée dans les fosses M1 et M11 à l'aide d'un tachéomètre. On peut ainsi observer, pour la mare M1, que chaque année est significativement distincte des autres (test post hoc de Nemenyi après test de Kruskal Wallis, non présenté ici). Pour la mare M11 en revanche, il n'y a aucune différence significative entre les deux principales années (un seul individu en 2018). Pour la mare M1, les durées d'inondation (c.f. chapitre 4 pour la méthode de calcul) sont importantes en 2017 et 2018 (moyennes de 59 et 73 jours respectivement). En revanche, cette valeur plonge à 2 jours en 2019 (significativement différente de 2017 et 2018, post-hoc Nemenyi), les plantes ayant poussé seulement au fond de la fosse et étant donc limitées dans leurs positions topographiques. Pour la fosse M11, les durées d'inondation observées sont bien plus faibles (moyennes de 32 jours en 2017, et 7 jours en 2019).

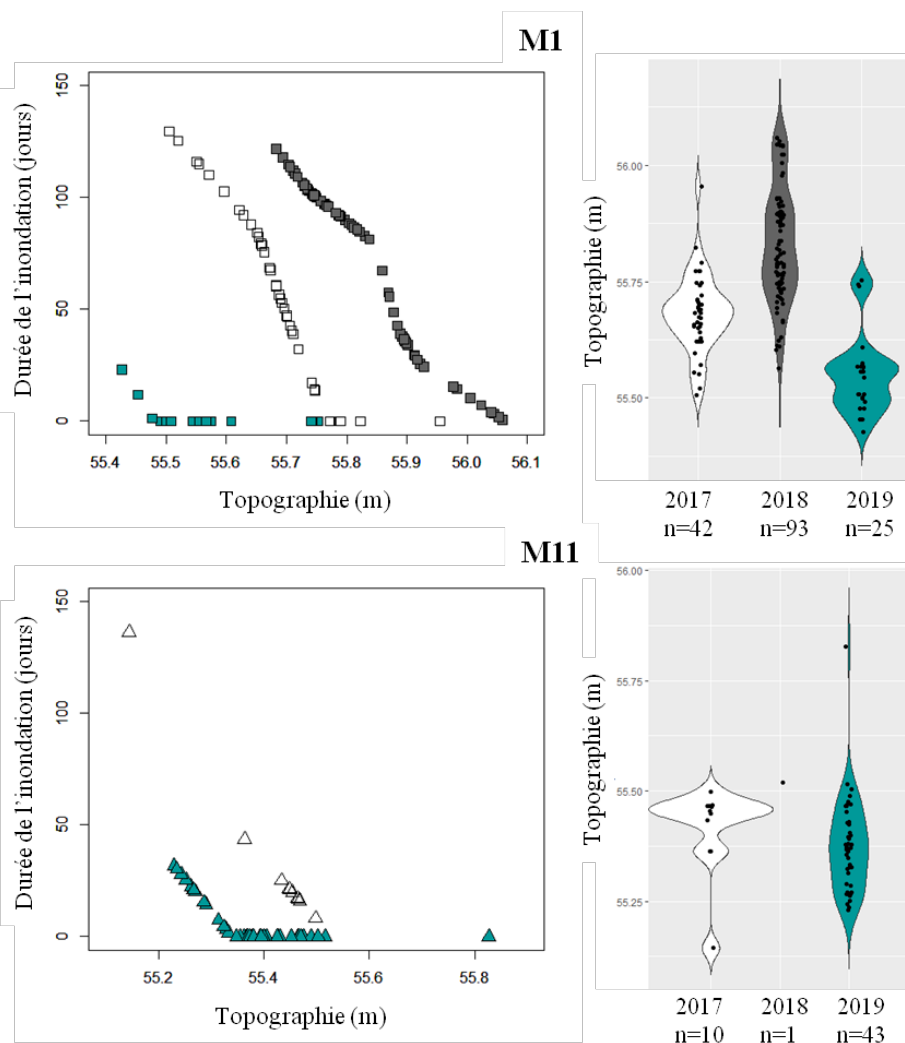


Figure : Suivi topographique des *Lythrum thesioides* à Campuget (c.f. chapitre 4 pour plus de détails). Les données de 2019 ont été ajoutées, ainsi que celles de la fosse M11.

Dans les mares temporaires méditerranéennes, la banque de graines tend à s'accumuler de façon naturelle dans les 5 premiers centimètres du sol (Aponte *et al.* 2010). Toutefois, des perturbations humaines comme le labour (Devictor *et al.* 2007) ou le fouissage des sangliers (Bonis & Lepart 1994; Bueno *et al.* 2011) peuvent également être à l'origine de l'enfouissement de graines à des profondeurs plus importantes.

La distribution spatiale de la banque de graines au sein des zones humides temporaires est connue pour être hétérogène, notamment suivant le gradient hydrologique avec des communautés qui diffèrent entre le centre et la périphérie des zones humides (Wisheu & Keddy 1991 ; Aponte *et al.* 2010 ; Metzner *et al.* 2017). Par conséquent, il est nécessaire de mettre en place un échantillonnage conséquent, comme le recommandent Brock *et al.* (1994).

Questions et des méthodes.

La présence rare mais avérée de *L. thesioides* en dehors des fosses laissait supposer une distribution plus large que simplement celle déterminée par la présence de plantes adultes. L'hypothèse principale étant que les travaux de 2010 ont stimulé la germination d'une banque de graines déjà en place. Ainsi il était important d'étudier précisément la distribution des graines sur l'ensemble site de Campuget. La maîtrise foncière a toutefois limité notre travail à l'échelle de la parcelle de gestion (figure 8), qui héberge cependant l'ensemble des observations de l'espèce réalisées sur la zone.

Un travail détaillé, cartographiant la banque de graines a alors été réalisée, et a été présenté dans plusieurs conférences internationales¹⁶. Il est détaillé sous la forme d'un article scientifique en français en annexe 6 de cette thèse. Dans les paragraphes qui suivent, je vais présenter seulement les résultats principaux pour la conservation de *L. thesioides* à Campuget, relatifs à trois principales questions :

- Quelle est distribution spatiale de la banque de graines et comment est-t-elle vis-à-vis des observations d'individus adultes réalisées sur le terrain ?
- En raison du passé agricole de la parcelle, quelle est la distribution en profondeur de la banque de graines à Campuget ? En effet le labour est connu pour entraîner une distribution des graines jusqu'à des profondeurs nettement plus importantes que pour des conditions naturelles.
- Enfin, quelle est la distribution de la banque de graines à l'intérieur des fosses archéologiques, qui hébergent depuis près de dix ans l'immense majorité des individus de *L. thesioides* ?

Localisation spatiale de la banque de graines de surface de L. thesioides

La première question qui a été explorée était celle de la couverture spatiale de la banque de graines sur la zone humide de Campuget. Si la plupart des observations actuelles de *L. thesioides* à Campuget se concentrent dans les fosses archéologiques, des

¹⁶ *The contribution of seed bank mapping to conservation programs: the case of Lythrum thesioides*, Young Natural History Scientists' Meeting, March 7th 2018, Paris, France & *Lythrum thesioides: how to conserve a species with unknown ecology: research and management partnership*, Mediterranean Plant Conservation Week, November 16th 2018, Valetta, Malta

individus ont pu être observés en dehors, de façon ponctuelle. Ainsi, nous avons consacré une première étude à la détection des graines de *L. thesioides* en surface (5 premiers centimètres), en dehors des fosses archéologiques qui seront étudiées par la suite.

L'échantillonnage a été réalisé en 2017 sur l'ensemble de la parcelle étudiée, suivant un maillage de 15m de côté. Cent cinq mailles ont été définies, avec un point de prélèvement de sol localisé au centre de chaque maille. Le sol était prélevé avec un carottier de 5cm de diamètre et à 5 cm de profondeur. Afin d'étudier l'effet possible de l'hydrologie sur la distribution de la banque de graines, des mesures de la topographie précise de chaque point de prélèvement ont été réalisées avec un tachéomètre électronique. Chaque échantillon était alors déshydraté pour être conservé quelques semaines. Ils ont ensuite subi une concentration de graines par tamisage, ciblant la fraction du sol correspondant à la taille des graines de *L. thesioides* (Ter Heerdt *et al.* 1996). Les échantillons ont enfin été conservés 8 semaines dans l'eau, au frigo, reproduisant les conditions identifiées comme favorables à la germination (chapitre 4). Pour finir, ils ont été déposés dans des pots sur un substrat stérilisé, et laissé à l'extérieur dans des conditions favorables à la germination. Le comptage et la détermination des germinations se sont alors étalés sur les 3 mois d'expérience (Juillet-Septembre 2017). La méthode de comptage par germination que nous avons choisi permet ainsi d'identifier les graines viables du sol (Bernhardt *et al.* 2008), d'autant plus que la distinction morphologique avec les graines de *L. tribracteatum*, aussi présent sur le site, est très délicate.

La cartographie de la banque de graines (figure 10) met en évidence une faible fréquence et une faible densité de graines de *Lythrum thesioides*. En effet, seulement 7 échantillons sur les 93 échantillons récoltés (12 mailles n'ont pu être échantillonnées) ont produit des germinations de *L. thesioides*. Les graines de *L. thesioides* ont toutes été trouvées à des topographies intermédiaires dans le gradient de la parcelle, entre 55,94m et 56,17m (la parcelle allant de 55,75m à 57 m : figure 10). La densité moyenne (pour ces 7 échantillons uniquement) était de 4.4 graines/échantillon (densité médiane = 1 graine) et seuls 2 échantillons présentaient plus de 10 graines (11 et 14 graines, correspondant à des densités de 5600 et 7126 graines.m⁻²). Ces deux échantillons de densités maximales proviennent d'une zone où très peu d'individus ont été observés dans le passé, et aucun depuis 2010. A l'inverse, nous n'avons pas trouvé de graines sur différents sites où la plante a été observée (figure 10).

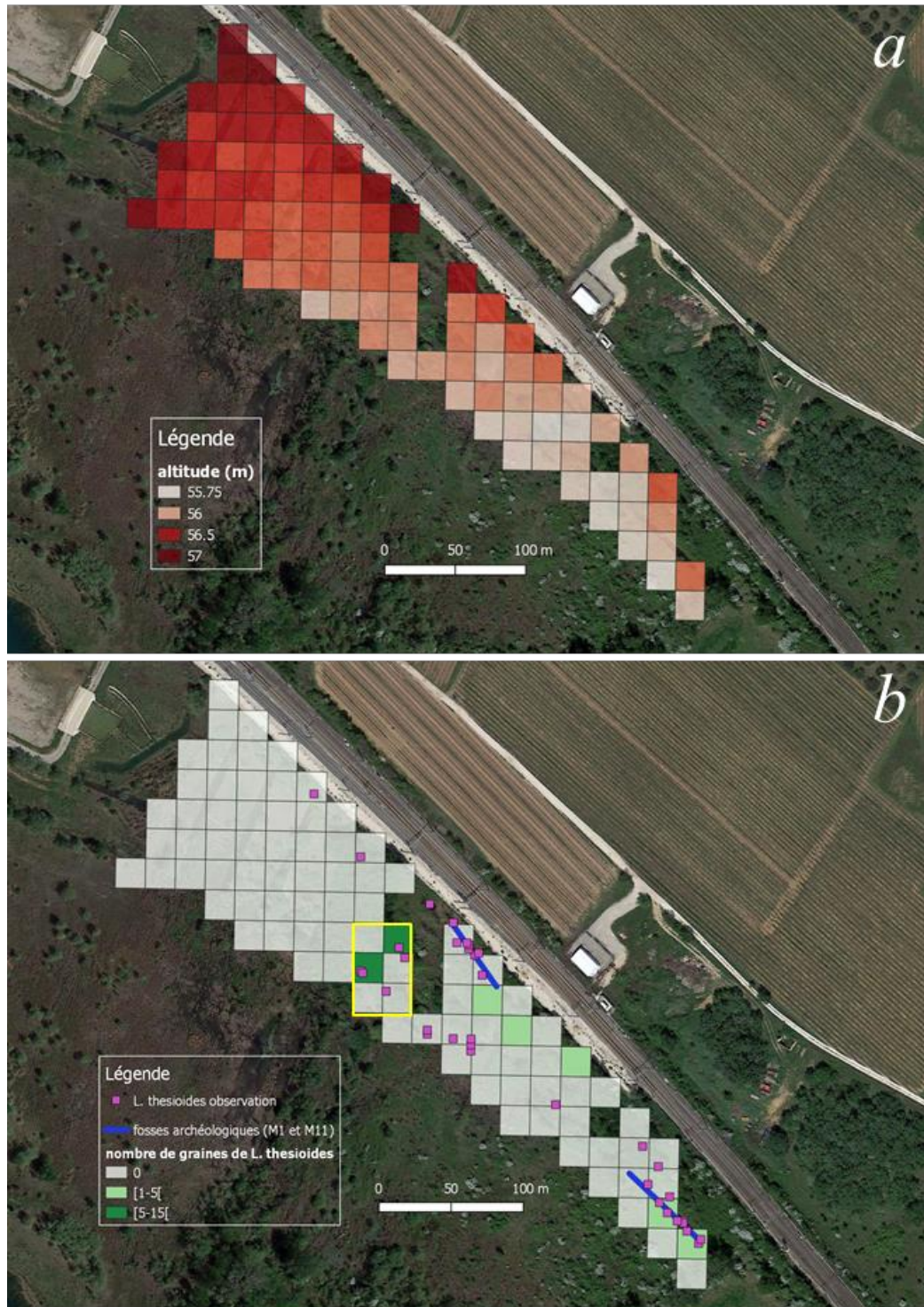


Figure 10 : (a) Topographie des différents points de prélèvements (en gris : mailles non échantillonnées). (b) Banque de graines de *L. thesioides* à Campuget (en gris : mailles non échantillonnées). Le cadre jaune définit la parcelle d'étude approfondie de la banque de graines. La fosse M1 est au Nord-Ouest, M11 est au Sud-Est.

Zoom sur la poche de banque de graines observées

Suite aux résultats obtenus pour la cartographie de la banque de graines réalisée avec les prélèvements de 2017, et particulièrement à l'identification d'une poche de densités importantes sur une zone insoupçonnée, un travail complémentaire d'amélioration de la définition de la cartographie a été réalisé en 2018. Un maillage de 5m de côté a été réalisé sur une zone de 45 X 30m (localisé en figure 10b), dans lequel 52 échantillons ont été récoltés en mars 2018 (2 autres ne pouvant être échantillonnés), suivant exactement le même protocole.

Sur ces nouveaux échantillons, 20 possédaient au moins une graine de *L. thesioides* (près de 40%), avec des densités supérieures à 30 graines pour 4 prélèvements, avec un maximum à 166 graines de *L. thesioides* (figure 11). Ces densités sont nettement supérieures à celles observées précédemment (figure 10) mais les conditions de germination ont pu être différentes (annexe 6). Si la valeur maximale correspond à une densité de 84560 graines.m⁻², ce qui peut être important pour les mares temporaires méditerranéennes (Aponte *et al.* 2010), elle reste inférieure à ce qui connu dans l'ensemble pour des espèces à petites graines comme *L. thesioides*, avec des valeurs dépassant couramment les 100 000 graines.m⁻² (Grillas *et al.* 1993 ; Bonis *et al.* 1995 ; Bissels *et al.* 2005). D'autant plus qu'il s'agit là de la valeur maximale observée dans un unique échantillon, la valeur moyenne de la banque de graines de *L. thesioides* est bien inférieure (<5000 graines.m⁻² pour les échantillons ayant au moins une graine).

Ce travail confirme toutefois l'indentification d'une poche de banque de graines avec des densités non négligeables. Par ailleurs, il semblerait que les 5 observations localisées sur la zone correspondent globalement à la distribution de la banque de graines (figure 11). Il est donc possible qu'une partie importante de cette dernière soit en réalité issue de la reproduction des individus de 2010.

Bien qu'il manque de réplication intra-maillages, et qu'il ne permette pas de confirmer l'absence de graines (illustré par l'absence de graines dans plusieurs mailles où des individus ont été observés), le travail réalisé à ces deux échelles (maillages de 5 et 15 m) valide la présence de graines. Il illustre alors l'importante hétérogénéité spatiale de distribution de la banque de graines de *L. thesioides*, limitée à une portion de la parcelle étudiée.

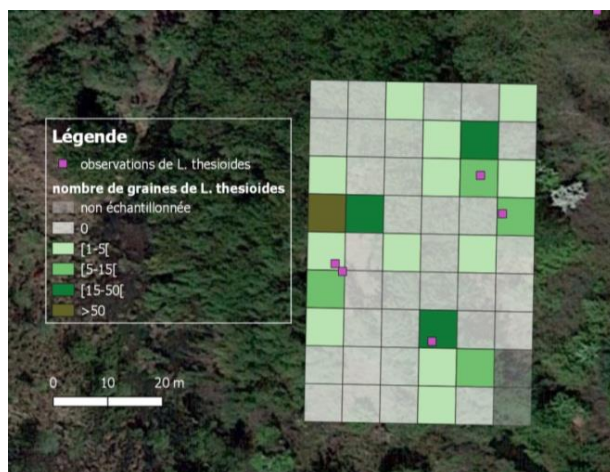


Figure 11 :

Cartographie du nombre de graines de *L. thesioides* par échantillon (maille sur la carte), pour l'étude de la poche de banque de graines identifiée

*Quelle banque de graines en profondeur pour *L. thesioides**

La parcelle étudiée, ainsi que l'ensemble du site de Campuget d'ailleurs, a été mise en culture dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle, comme évoqué en partie 1.4. Cet usage, notamment pour les cultures annuelles, s'est accompagné d'un labour des sols. Par conséquent, comme cela a été observé pour d'autres espèces de zones humides temporaires labourées (Devictor et al. 2007), on peut s'attendre à une distribution des graines également sur un gradient de profondeur plus important que le gradient classique des mares temporaires (~5 cm maximum). C'est donc dans l'optique d'identifier une possible banque de graines en profondeur que nous avons réalisé 10 prélèvements jusqu'à 30cm. Ces derniers ayant été faits simultanément à la première expérience de 2017, nous n'avons pas encore localisé la banque de graines de *L. thesioides* sur le site. C'est ce qui explique que sur ces 10 échantillons, une graine a été trouvée en surface et deux graines de *L. thesioides* ont été trouvées en profondeur. Il apparaît donc délicat de tirer une quelconque conclusion sur la question de la présence de graines de l'espèce cible en profondeur. Et il serait intéressant d'échantillonner de nouveau là où la banque de graines a été détectée en surface. La présence de graines de *L. tribracteatum*, de la surface jusqu'à 25 cm de profondeur sur 2 carottages (annexe 6), laisse supposer des résultats similaires pour *L. thesioides*.

La banque de graines des fosses archéologiques

La dernière question à être étudiée est celle de la distribution de la banque de graines dans les fosses archéologiques. Pour cela, nous avons prélevé en avril 2017, 48 échantillons dans les deux fosses qui hébergent la plupart des *L. thesioides* observés chaque année (M1 et M11, c.f. fig. 10b). Le sol a été prélevé de façon systématique, avec 24 échantillons par fosse. La largeur des fosses étant stable, nous avons prélevé (soit 6 fois par fosse) quatre positions topographiques distinctes dans la mare, avec un échantillon sur la berge de la fosse (0 cm) puis à 20 cm, 60 cm puis 160 cm de la berge, soit le point le plus profond de la fosse. Cette échantillonnage de la largeur était répété tous les 8m (soit 6 fois dans chaque fosse). Les échantillons ont alors subi le même traitement que précédemment évoqué (assèchement, tamisage, vernalisation puis mise en germination).

Lythrum thesioides a été trouvé principalement dans la fosse M1 (au Nord), avec des densités de graines importantes. Sept échantillons avec *L. thesioides* ont été observés, soit 14,6 %, avec une moyenne de 10,7 graines (médiane de 4 graines) par échantillon. Une seule graine de l'espèce a été trouvée dans la fosse Sud (M11), malgré des observations fréquentes de la plante. Ces graines sont réparties sur des positions topographiques intermédiaires dans les fosses, à 20 et surtout 60cm de la bordure. Sur la longueur, les densités ont l'air plus fortes au milieu de la fosse M1 (figure 12). Toutefois, les individus observés sont souvent disposés en patches, qui se retrouvent d'une année sur l'autre, et distribué sur toute la longueur de la fosse. Cette distribution localisée pourrait expliquer que l'on n'ait pas détecté la banque de graines de *L. thesioides* dans la fosse M11, alors qu'elle est nécessairement présente (en témoigne l'observation régulière d'individus). Elle pourrait également être le reflet de la distribution historique des premiers individus, et la

banque de graines présente serait alors le résultat de la reproduction des générations suivantes (des individus étant régulièrement présents dans les fosses).

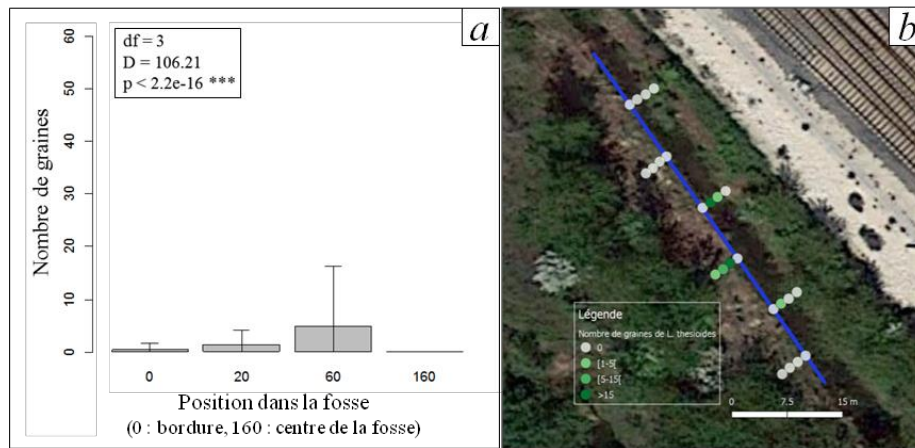


Figure 12 : (a) Nombre de graines moyen de *L. thesioides* selon la position dans la distance à la berge dans les fosses archéologiques (n=12 pour chaque position). Les résultats des GLM : loi de poisson, Nb graines ~position (facteur) sont présentés. (b) Localisation des échantillons et du nombre de graines de *L. thesioides* par échantillon dans la fosse archéologique M1.

La topographie précise a été mesurée pour ces échantillons intra-fosse. Il est dès lors intéressant de comparer l'altitude de la banque de graines des fosses archéologiques à celle qui se trouve en dehors, ainsi qu'aux altitudes des individus observés (c.f. chapitre 4 et encadré 1). Il apparaît alors que la banque de graines en dehors des fosses se situe à des altitudes bien plus élevées que celle qui se trouve dans les fosses (figure 13). De plus, les individus germant une année donnée ne semblent provenir que d'une portion topographique de la banque de graines, probablement sélectionnée en fonction des conditions hydrologique de l'année (chapitre 4). Cela sera discuter par la suite.

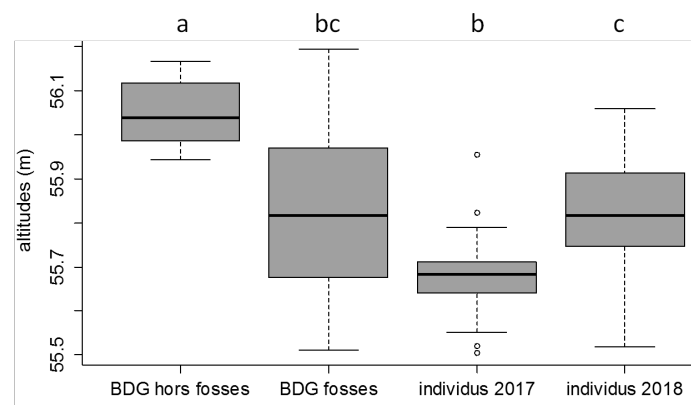


Figure 13 : Distributions des altitudes observées pour les échantillons de sol avec des graines de *Lythrum thesioides* (hors fosses : expériences 2017 et 2018) et dans les fosses, et distributions des altitudes des individus de *L. thesioides* à Campuget, mesurées en 2017 et 2018. (Un test post-hoc de Tukey donne les groupes statistiques, avec $p < 0,05$)).

En résumé, la population de *L. thesioides* est plus importante que celle constituée simplement des observations d'une année donnée. Cela se vérifie à la fois à l'échelle spatiale avec des graines distribuées sur des espaces où les plantes ne sont plus observées depuis presque 10 ans. C'est également visible au sein des fosses archéologiques où le gradient topographique de la banque de graines est plus large que celui occupé par les individus une année donnée. Ce travail confirme l'importance de la prise en compte de la banque de graines pour obtenir un diagnostic complet, avec d'entreprendre une gestion du site. Notre travail, bien qu'il nécessite une certaine prudence dans l'interprétation des résultats, met en évidence une banque de graines hétérogène et faiblement distribuée à l'échelle de la parcelle de gestion. L'espèce apparaît probablement capable de constituer des banques de graines de façon rapide, comme cela semblerait être le cas dans les fosses archéologiques et sur la poche de banque de graines identifiée hors fosse. Nous allons donc maintenant discuter des pratiques en mettre en place pour favoriser le maintien et même l'accroissement de cette population de *L. thesioides*, qui apparaît aujourd'hui fragile.

3. Quelle gestion pour la conservation de *Lythrum thesioides* à Campuget ?

D'après les résultats précédemment expliciter et le contexte locale de Campuget, nous avons défini trois axes principaux pour lesquels la définition précise de la niche écologique est primordiale. Dans l'ordre, nous allons dans tout d'abord nous consacrer aux effets de l'hydrologie sur *L. thesioides*, qui s'est révélée capitale à de multiple reprise durant notre thèse. Par la suite, le contexte de fermeture de la parcelle sera évoqué avec une attention portée aux effets de l'ombrage sur l'espèce. Cette discussion sera suivie et élargie avec une discussion autour de la compétition et du lien aux perturbations chez *L. thesioides*. Les discussions autour de ces différents paramètres alimenteront les scénarios de gestion que nous proposerons dans la partie suivante.

3.1. Quels sont les effets de l'hydrologie?

Lythrum thesioides dans le gradient de végétation des mares temporaires

L'hydrologie est le facteur principal de la structuration des communautés végétales de mares temporaires. Comme évoqué en introduction, le régime hydrologique (profondeur, durée et dates d'inondation) déterminent l'organisation dans l'espace des différentes ceintures de végétation (Casanova & Brock 2000 ; Sahib *et al.* 2009 ; Caria *et al.* 2013 ; Rocarpin *et al.* 2015), correspondant à des réponses physiologiques des espèces aux contraintes de submersion et d'assèchement. Il est alors important de situer *Lythrum thesioides* dans le dernier gradient hydrologique existant.

Les *Lythrum* se reproduisent uniquement à l'air libre et n'occupent la mare que lorsque les niveaux d'eau sont faibles ou nuls. On peut les considérer comme des espèces amphibies. Elles occupent donc la mare sur les berges et/ou tardivement lorsque celle-ci est asséchée. Chez *L. thesioides*, la position topographique des individus d'une année sur l'autre s'est révélée particulièrement corrélée à l'hydrologie (encadré 1). Ces déplacements topographiques, associés aux variations hydrologiques d'une année sur l'autre, illustrent les « déplacements » des différentes ceintures de végétation, observées en fonction de l'hydrologie dans les mares temporaires d'une année sur l'autre (Rhazi *et al.* 2009). Pour les fosses archéologiques étudiées à Campuget, et principalement dans M1, les positions sur lesquelles se retrouvent les individus sont celles ayant été inondées entre 59 et 73 jours en moyenne, en 2017 et 2018. L'année suivante en revanche, les positions où se situent les individus n'ont été que faiblement voir aucunement inondée, mais le nombre de *Lythrum* est faible (encadré 2).

Encadré 2 : Suivi démographique de la population de *L. thesioides* de Campuget.

Deux fosses archéologiques (M1 et M11, c.f. fig. 10) sont étudiées, car elles hébergent l'immense majorité des individus qui s'expriment sur le site. Sur les 50 m de long (47 et 50 exactement) de ces deux fosses, un premier suivi consistait à noter la présence ou l'absence de l'espèce par mètre le long des fosses, en considérant chaque côté (droite et gauche) indépendamment. Puis, 25 (M1) et 26 (M11) mailles de 1 m² ont été définies aléatoirement (d'après le transect de 50 m), matérialisées sur le site (clous) et suivies chaque année en notant la présence ou l'absence de *L. thesioides* par carrés de 10 cm de côté (100 données par maille). Ces dernières placettes ont également fait l'objet de 20 points de contact (répartis systématiquement) afin de caractériser l'habitat de chaque placette (5 modalités notées : Sol nu, Litière, Pierre, Jussie (*Ludwigia grandiflora*) ou Végétation autre).

Le suivi suit la méthode proposée par Gauthier *et al.* (2017), et les données sont analysées en comparant les « apparitions » (présences à l'année n, absences à n-1) et les disparitions (l'inverse) avec un test de χ^2 , et analysant les données d'une année sur l'autre. Il a été mis en place en 2017, mais une inondation fin août de la mare M1 n'a pas permis de réaliser le suivi sur l'ensemble de la fosse et seulement les 25 placettes fixes ont pu être étudiées. Les résultats ci-dessous mettent en évidence un paradoxe à Campuget. Le nombre de *Lythrum* a diminué en 2018 dans la fosse M11, alors qu'il a légèrement augmenté (non significativement) dans la fosse M1. L'année suivante, c'est le phénomène inverse qui s'est produit avec une diminution pour M1 et une augmentation pour M11. On peut observer que la surface occupée par la végétation a augmenté pour M1 entre 2018 et 2019. Pour M11, elle est restée stable, en revanche la Jussie (qui représente la plus grande partie de la végétation) a été au maximum en 2018.

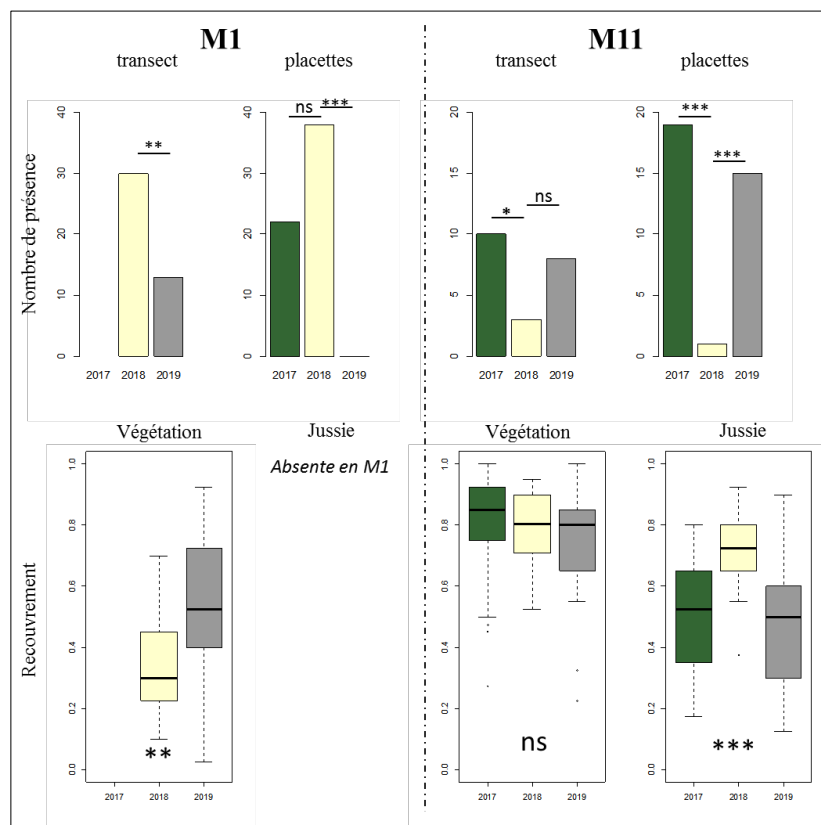


Figure : Nombre de données de présence de *Lythrum thesioides* par an pour les transects (tous les m² de part et d'autre du transect) et les placettes fixes dans les deux fosses étudiées. Les significativités des données sont issues des tests du χ^2 , comparant le nombre d'apparitions et de disparitions d'une année sur l'autre. En dessous, les recouvrements en végétation (et en Jussie pour M11) sont présentés. Les degrés de significativité sont issus de GLM : Végétation~Année, loi normale. Ns : p-value > 0,05, * < 0,05, ** < 0,01, *** < 0,001.

Une espèce à part en contexte méditerranéen

En terme de mécanisme associé à ce lien à l'hydrologie, l'étude de la germination de *L. thesioides*, présentée en chapitre 4, montre qu'une inondation hivernale ou surtout printanière, favorise la germination. C'est ce qui se retrouve dans les durées d'inondation précédemment explicitées pour les positions des *Lythrum* dans la fosse M1. En plus de cette période d'inondation, la germination des graines est associée à une température élevée (25°C selon chapitre 4). *Lythrum thesioides* présente une phénologie de germination, mais également de reproduction (chapitre 5), tardive, puisqu'elle fleurit au cœur de l'été. Cette importance d'un assèchement tardif est également connue de *Pilularia minuta*, une espèce typique des mares temporaires méditerranéennes (Daoud-Bouattour *et al.* 2014), mais reste marginale dans ces écosystèmes, où les pluies plus précoces sont souvent plus importantes (Bliss & Zedler 1998).

On retrouve une inondation tardive dans les régimes hydrologiques des zones humides historiques où *L. thesioides* a été observée. Ainsi, dans les Costières, Molinier & Tallon (1948) notaient déjà des mises en eau tardives de certaines pièces d'eau. Pour les cours d'eau au bord desquels *L. thesioides* a été observée, un régime pluvio-nival est présent, caractérisé par des hauteurs d'eau maximales en fin de printemps (mai/juin), qui diminuent ensuite durant l'été, *e.g.* le Rhône à Beaucaire (Pardé 1919), le Danube à Budapest (Kresser & Laszloffy 1964) ou encore le Pô à Piacenza (Pardé 1952). Cette caractéristique, non courante en région méditerranéenne où l'assèchement est le plus souvent printanier, est possiblement un facteur de la rareté de *Lythrum thesioides*.

En revanche, nous ne savons pas si les graines germent sous l'eau, ou lorsqu'elles sont émergées. Nous savons que la capacité à germer à températures continues (étudiée chapitre 4) est souvent associée à une germination sous l'eau (Thompson & Grime 1983). Cependant, nos tests ont été effectués dans un substrat saturé mais sans immersion des graines. De plus la germination à des températures élevées (>20°C) laisse supposer que l'espèce germe dans des hauteurs d'eau faibles voire nulles. D'autant plus que l'étude des positions topographiques des individus observés dans la fosse M1, révèle que ces dernières ont été exondées entre mai et juillet et avril à juillet pour la fosse M1, respectivement en 2017 et 2018. Ces dates correspondent à des températures élevées (>20°C pour la plupart), laissant supposer une germination possiblement simultanée à l'exondation. Certaines espèces à l'écologie proche, comme *Aeschynomene virginica*, voient d'ailleurs leur pourcentage de germination réduit lorsque les graines sont submergées (Griffith & Forseth 2003), favorisant la germination à la période d'exondation. Une comparaison entre différentes conditions hydriques permettrait d'améliorer ces connaissances et de déterminer la période exacte de la germination sur le terrain notamment.

Tolérance à la submersion chez L. thesioides

En plus du fonctionnement hydrologique particulier avec deux périodes de mises en eau et d'assèchement par an, une inondation estivale, déconnectée de toutes précipitations a été observée à Campuget, en août 2017. Cette dernière a noyé les fosses archéologiques, immergeant les *Lythrum* alors en pleine floraison pour la plupart pendant plusieurs jours. Cette observation a motivé une étude de l'effet d'une telle inondation sur les individus,

présentée en encadré 3. Il apparaît nettement que l'immersion prolongée (>1 semaine) entraîne une mortalité presque totale des individus. Ces résultats sont conformes aux observations de terrains d'individus immergés, qui pour la plupart perdent à minima l'ensemble de l'appareil végétatif suite à l'inondation, bien que certains individus parviennent à produire de nouvelles branches peu vigoureuses. Une inondation courte (≤ 1 semaine) a moins d'impact sur les plantes, ce qui leur permet de résister à l'immersion brève qu'entraîne un orage par exemple. Toutefois, cela ne semble pas sans conséquences, et ralentit ou réduit la reproduction. Cette intolérance à la submersion est connue chez d'autres espèces des mares temporaires et est notamment un vecteur de leurs distributions au sein des mares (Rhazi *et al.* 2007). Il est également nécessaire de noter que notre protocole étudiait l'immersion complète des individus, or une immersion partielle peut avoir un effet complètement différent, et l'émergence d'une partie de la plante à l'air libre peut suffire à sa survie (Mauchamp *et al.* 2001).

Tolérance à l'assèchement

En parallèle, l'impact de l'assèchement a également été étudié et ces résultats sont présentés en encadré 3. Ainsi les individus ayant été cultivés dans des conditions de stress hydrique, malgré une survie possiblement plus faible, une taille réduite, et donc un nombre de fruits plus faible, se sont révélés présenter le meilleur taux de remplissage des graines. Au contraire, la plupart des graines issues des individus cultivés dans un sol saturé en eau en permanence étaient vides. Il est difficile de juger si « le remplissage » des graines est simplement retardé ou non déclenché avec notre expérience. Chez certaines espèces de zones humides temporaires, la biomasse reproductrice produite est plus importante en condition sèche qu'humide, comme chez *Glyceria australis* par exemple (Smith & Brock 2007). Mais aucune étude ne s'intéresse à la qualité (et notamment la viabilité) des graines produites par la suite.

Une tentative de corréler le taux de remplissage des graines à la position topographique des individus a été tentée sur le site de Campuget. Toutefois, d'autres facteurs importants, notamment l'ombrage, perturbent probablement la relation altitude / % d'humidité du sol. Aucune relation n'a ainsi pu être mise en évidence mais une étude plus poussée, intégrant des données d'humidité plus fines pourrait être pertinente

La combinaison des connaissances acquises sur la germination des graines de *L. thesioides* et la reproduction de ces dernières en fonction de l'hydrologie mettent en évidence l'importance capitale de garantir une alternance entre une phase d'inondation au moins printanière, et un assèchement estival dans la gestion hydrologique de Campuget.

Encadré 3 : Effets de l'inondation et de l'assèchement sur les individus

L'objectif de cette expérimentation était à la fois d'évaluer l'effet d'une inondation et d'un stress hydrique sur des individus jeunes (<10 feuilles) de *L. thesioides*.

Méthode

60 individus de *L. thesioides* ont été utilisés. Tous ont été semés à l'extérieur, dans des pots individuels de 5 cm de côté et 5 cm de profondeur, cultivés à l'extérieur dans un substrat constitué d'un mélange de terreau (60%) et de sable (40%). Une fois au stade 8-10 feuilles (4 semaines après le semis), 15 pots ont été aléatoirement répartis entre 3 bacs pour subir un traitement de stress hydrique (substrat à 50% de saturation en eau en moyenne). 15 autres pots ont été distribués aléatoirement entre 3 autres bacs pour être les individus témoins, cultivés dans un substrat saturé en permanence en eau. Enfin, 30 derniers individus ont été entièrement immergés, répartis aléatoirement entre 3 bacs remplis d'eau sur 25cm. Une semaine après le lancement de l'expérience, 10 individus ont été sortis de l'immersion et basculés en traitement témoin. Au bout de 2 semaines, 10 nouveaux pots ont été sortis. Les 10 derniers ont été retirés au bout de 3 semaines d'immersion, permettant d'obtenir un gradient de 1 à 3 semaines d'inondation.

La survie, la croissance et la reproduction des individus ont été évaluées. Pour cela, une observation toutes les deux semaines a été effectuée, avec observation de la survie de l'individu et une mesure de sa taille. En fin d'expérience, le nombre de fruits, le nombre de graines par fruit et la qualité des graines (remplissage évalué par la forme) ont été mesurés pour chaque individu, à hauteur de 5 fruits par individu.

Résultats

Les survies observées pour les *Lythrum* ont été très bonnes pour ceux ayant été inondés une semaine (taux de survie de 100% après 32 jours d'expérience, et donc 25 jours après être sortis d'inondation). En revanche, l'inondation plus prolongée entraîne une mortalité totale ou presque (un seul individu a survécu dans les deux autres traitements après 32 jours d'expérience). En terme de taille, les croissances sont similaires en début d'expérience pour les 3 traitements (inondation, stress hydrique et témoin), puis rapidement (au bout d'un mois), la taille des individus subissant un stress hydrique augmente moins jusqu'à stagner, alors qu'elle continue d'augmenter pour les deux autres traitements de façon similaire. Le nombre de fruits portés par individu est bien plus élevé pour le traitement témoin que pour les individus subissant un stress hydrique ou pour ceux ayant été inondés (glm : fruits~Hydrologie, family=poisson, df=2, $p < 10^{-16}$, post-hoc donne des différences significatives ($p < 10^{-5}$) entre chaque traitement). Enfin, le nombre de graines total par fruit est comparable entre les trois traitements, en revanche, le nombre de graines correctement remplies varie fortement. Ainsi, seuls les individus ayant subi un stress hydrique présentent des graines correctement remplies (28,4 graines en moyenne par fruit), alors que ce chiffre est nul pour ceux ayant été inondés une semaine et deux fois plus faible pour les individus témoins (13,1). Ces différences sont significatives (test de Kruskal-Wallis, $K=32,6$; $df=2$; $p < 10^{-8}$; post hoc Tukey and Kramer donne des différences significatives ($p < 0,02$) entre les trois traitements).

Encadré 3: Effets de l'inondation et de l'assèchement sur les individus

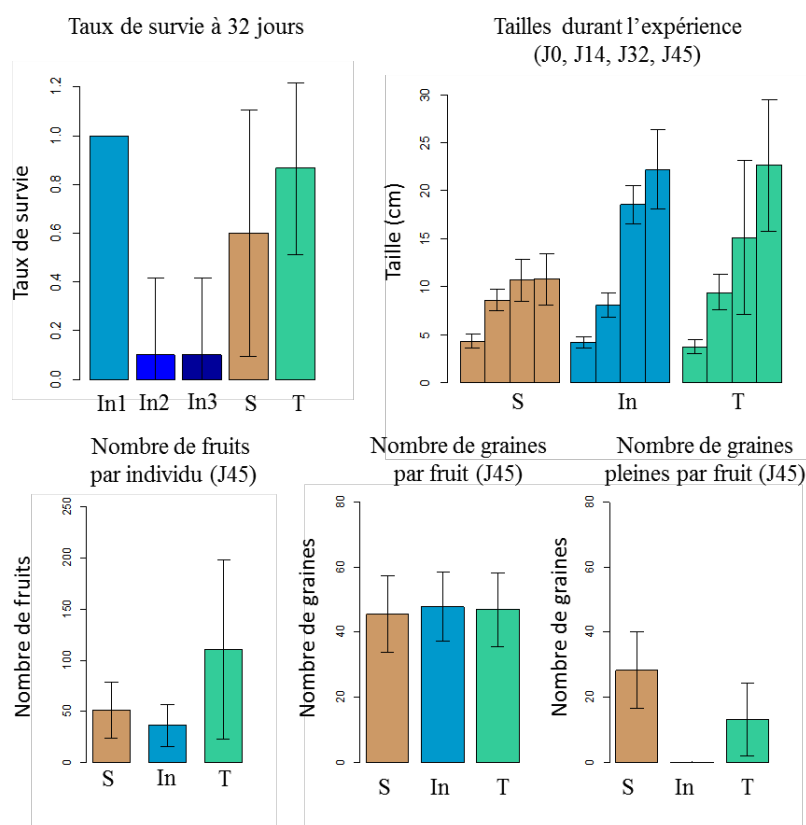


Figure : Résultats de l'expérience sur l'effet de diverses hydrologies sur *L. thesioides*. En bleu : In correspond aux traitements d'immersion des individus (1, 2 et 3 semaines). Pour toutes les variables sauf le taux de survie, les données In ne sont que celles des individus ayant été immergés 1 semaine (les autres étant presque tous morts). Le nombre de graines est calculé en ajoutant graines remplies et graines avortées alors que dans le graphique suivant, seules les graines pleines (remplies) sont présentées. (J : nombre de jours depuis le début de l'expérience).



Photo d'un individu de L. thesioides intégralement immergé à Campuget lors de l'inondation de 2017.

3.2. Effet de l'ombrage ?

Fermeture du milieu à Campuget

La compétition est également un facteur majeur dans la définition de la niche écologique des espèces. Les plantes annuelles de mares temporaires sont d'ailleurs bien souvent peu compétitrices. L'un des principaux facteurs limitants chez ces dernières, pour arriver à boucler leur cycle de vie rapidement, est l'accès à la lumière, nécessaire à la plante dès la germination (Carta 2016). Or pour la conservation des plantes de mares temporaires méditerranéennes, la colonisation par une végétation pérenne est une menace importante. Cette colonisation s'observe à Campuget, où malgré l'action non négligeable des lapins, ragondins et sangliers, une colonisation grandissante des ligneux, comme les peupliers ou les saules, et des héliophytes (Scirpe ou joncs vivaces) est en cours. En plus de cette végétation ligneuse, la végétation herbacée semble se densifier, avec une forte couverture en plantes pérennes comme *Holcus lanatus* (données non présentées). Pour parfaire le tableau, *Ludwigia grandiflora* (Jussie), une plante envahissante, s'y est considérablement étendue. On peut alors se demander quel est l'impact de cette densification du couvert végétal, et de l'ombrage qu'elle provoque, sur la population de *L. thesioides*. Pour cela, nous avons envisagé deux expérimentations, présentées en encadré 4. Ces deux dernières se sont soldées par des échecs dans l'ensemble mais en mobilisant ce qui est connu des mares temporaires et les diverses observations réalisées sur *L. thesioides*, il est possible de discuter de la relation à la compétition chez cette espèce.

Impact de la compétition sur les plantes de mares temporaires

Le suivi démographique réalisé à Campuget et présenté en encadré 2 met en évidence la concomitance de l'augmentation du recouvrement en Jussie en 2018 avec la réduction de la population de *L. thesioides*. La Jussie est connue pour être une des plantes les plus invasives des zones humides d'Europe et très peu d'espèces, encore plus annuelles, sont capables de résister à la compétition avec cette dernière (Thouvenot *et al.* 2013). Chez *L. thesioides* et les annuelles de mares temporaires en générale, l'action de la compétition est probablement double.

Tout d'abord, comme évoquée précédemment pour l'ensemble des espèces annuelles des mares temporaires, les graines de *L. thesioides* (Chapitre 4) ont besoin de lumière pour germer. Quelques observations d'individus dans des contextes très fortement ombragés (sous *Scirpoides holoschoenus*) laissent supposer toutefois une certaine capacité de germination même avec une très faible luminosité, mais ces derniers sont ensuite limités dans leur développement. En effet, la compétition agit sur la croissance et la reproduction des espèces. Dans les mares temporaires, l'effet de la réduction de la lumière est connu chez *Isoetes setacea* ou *Aeschynomene virginica* L. par exemple, qui voient leurs production de biomasse végétative et reproductrices réduire en même temps que l'ombrage augmente (Griffith & Forseth 2003; Rhazi *et al.* 2004).

Ombrage chez les individus adultes de L. thesioides

Chez *L. thesioides*, il semble que l'effet de l'ombrage soit non linéaire contrairement à ce qui est observé sur la croissance et la reproduction d'*Isoetes setaceae*, par exemple (Rhazi *et al.* 2004), avec possiblement un impact positif, sur la survie des individus, d'une faible réduction de l'intensité lumineuse (encadré 4). Cependant, les conditions de cultures ne reflètent pas nécessairement ce qui se passe en milieu naturel, et les plus beaux individus sur le terrain (les plus grands et ceux présentant le plus grand nombre de fruits) ont été observés en pleine lumière. A l'opposé, la survie est plus faible lorsque la réduction lumineuse est forte. Les observations de terrain, notamment des individus ayant germé en conditions fortement ombragées, ainsi que celles des manipulations *ex situ* mettent en évidence une architecture particulière pour les individus qui se développent sous un important couvert végétal. Ils se caractérisent par des entrenœuds plus allongés (étiolement), des feuilles plus larges et des individus souvent plus petits, et par conséquent un nombre de fruits réduit (encadré 4). Il est donc difficile de conclure sur un possible impact positif d'un léger couvert végétal, mais évident qu'un couvert trop dense est un frein à la croissance et la reproduction de *L. thesioides*.

3.3. Quelle relation aux perturbations pour *L. thesioides* ?

Le terme de perturbation s'utilise lorsque la fréquence d'un évènement en question est importante, à la différence d'un stress (Borics *et al.* 2013). Ainsi, l'alternance de phases d'inondation et d'assèchement, est une perturbation pour la plupart des organismes vivant dans les mares temporaires. Mais d'autres perturbations, plus ponctuelles, interviennent dans ces écosystèmes. Pour *L. thesioides*, la découverte de l'espèce suite à des perturbations directes du sol, comme à Campuget (fouilles archéologiques), à Saint Vincent (élargissement d'un fossé) ou même à la capelle en 1998 (champ de melon), a déjà été évoquée. C'est de cette relation aux perturbations que nous allons maintenant discuter.

L'action directe sur le sol

Si les perturbations précédemment évoquées sont toutes d'origines anthropiques, certaines actions « naturelles » peuvent avoir des effets analogues. C'est notamment le cas du piétinement ou du fouissement par la faune (notamment les sangliers). Peu d'étude quantifie les effets de ces perturbations naturelles, mais plusieurs simulations en ont été réalisées. Van den Broeck *et al.* (2019) mettent ainsi en évidence une réduction de la richesse et de l'abondance en macrophytes suite à la simulation d'un piétinement important. Sahib *et al.* (2009) obtiennent des résultats moins marqués sur la richesse. C'est en revanche la composition qui varie, les perturbations sélectionnant les espèces annuelles par exemple. Par ailleurs, la végétation retrouve en moins de deux ans son état initial suite à des expériences de perturbations manuelles du sol (Amami *et al.* 2009 ; Sahib *et al.* 2011). L'effet sur les plantes annuelles semble découler de l'accès à la lumière et à un site à la compétition limitée pour les graines, permis par la perturbation. (Touzard *et al.* 2004). Ce lien à la compétition a également pu être mis en évidence chez *Tillaea aquatica* qui est favorisée par l'utilisation d'herbicide qui permet la mise à nu du substrat (Šumberová *et al.* 2012).

Encadré 4 : Au pied de leurs arbres, des *Lythrum* heureux ?

Afin d'évaluer l'impact de l'ombrage sur les individus de *Lythrum thesioides*, deux différentes expériences ont été envisagées. Une première a été testée rapidement *in situ*. A l'intérieur des deux fosses M1 et M11, six zones par fosses ont été définies (8 m de long chacune), alternant une zone témoin et une zone pour laquelle la végétation environnante (faisant de l'ombre à l'intérieur de la fosse) était intégralement retirée (par débroussaillage). La difficulté majeure alors rencontrée fût l'hétérogénéité de la distribution de la banque de graines dans les fosses. Ainsi, dans la mare M1, l'été 2017, la majorité des *L. thesioides* observés (n=43) l'a été sur des zones ouvertes (n=39). Alors que pour la mare M11, c'est la tendance inverse qui a été observée (9 individus à l'ombre pour 3 en zone ouverte).

Il a donc été décidé d'étudier l'impact de l'ombrage non pas *in situ* à Campuget, où trop de facteurs se confondent, mais en conditions contrôlées. Une manipulation simple a été définie, avec 4 traitements différents. Ces derniers consistaient en des filtres de réduction d'arrivée de la lumière, en utilisant différents tissus (avec des mailles de tailles différentes). Soixante structures métalliques de 20 cm de côté et 30 cm de hauteur ont été fabriquées, soit 15 par traitement. Sur le traitement témoin, la structure était laissée nue, alors que pour les autres traitements, des tissus réduisant de 20%, 50% et 80% l'intensité lumineuse étaient appliqués. Ensuite, un pot de 5cm de diamètre et de profondeur était déposé au centre de chaque structure, contenant un individu de *L. thesioides* au stade 6-8 feuilles, précédemment semé en extérieur. Le substrat (60 % terreau universel et 40% de sable) était maintenu à saturation en eau. Malheureusement, cette expérimentation a été démarrée tardivement (18/07/2018), avec de très grosses chaleurs. Ainsi, la mortalité des *Lythrum* observée a été massive et rapide (taux de survie de 60 % au bout de 2 semaines, qui chute à 28,3% au bout de 4 semaines). Il est toutefois intéressant de noter que les taux de survies ont été particulièrement faibles et comparables entre les traitements témoins et 80% de réduction de la luminosité (survie de 6% pour les témoins et 13% pour les individus à 80% de réduction, soit 1 et 2 individus survivant respectivement au bout de 4 semaines d'expérience). Un glm réalisé : Survie (au bout de 4 semaines) ~ Traitement (family=binomial), nous donne un effet significatif de l'ombrage (df=3 ; p=0,012), avec un taux de survie significativement plus bas pour le traitement témoin que le traitement à 20% de réduction de luminosité et celui à 50% (mêmes valeurs, z=-2,165 ; p=0,03). Suite à ce taux de survie très faible, l'expérience a été relancée, mais trop tardivement (septembre), se retrouvant déconnectée des conditions que la plante expérimente *in situ* (croissance en Juin), et ne se reproduisant donc pas ou peu. A noter que les pots en plastique noir ont pu faire monter la température de la terre à des valeurs très élevée et être responsable de la mortalité élevée du traitement témoin, les autres traitements étant protégés des rayonnements solaires directs. Il est donc difficile de tirer des enseignements de cet échec.



Figure: (a) expérimentation de réduction d'intensité lumineuse (b) comparaison d'un individu témoin à droite et d'un individu à 50 % de réduction d'intensité lumineuse à gauche.

Effet contrasté à Campuget : Le retour de l'hydrologie

C'est dans l'idée d'évaluer l'effet de ces perturbations du sol spécifiquement sur *L. thesioides* que nous avons lancé une manipulation en 2017 et reconduite en 2018, détaillée en encadré 5. Toutefois, ces expériences n'ont pu aboutir. Nous pouvons toutefois discuter, à la lumière des différentes observations de *L. thesioides* et des connaissances bibliographiques, du lien de cette espèce aux perturbations du sol. En effet, la plupart des découvertes de l'espèce fait suite à des perturbations, et les trois seuls individus se trouvant en dehors des fosses, que j'ai pu observer durant mes 4 années de visites à Campuget, l'ont été dans une perturbation de sanglier. De plus les relevés effectués en chapitre 5 mettent en évidence une importante couverture en sol nu ($33 \% \pm 15$) autour des plantes de *L. thesioides*. Un comportement proche est connu chez d'autres espèces de zones humides temporaires comme *Pilularia minuta* en Tunisie (Daoud-Bouattour *et al.* 2009), *Tillaea aquatica* en République Tchèque (Šumberová *et al.* 2012), ou encore *Aeschynomene virginica* (Griffith & Forseth 2003). Chez ces différentes espèces, et beaucoup de taxons des mares temporaires dans l'ensemble, l'expression des plantes ne s'effectue pas chaque année. Ainsi, *L. thesioides* est probablement de ces espèces qui attendent dans le sol comme en témoigne ses observations sporadique et éclipse au sein du même site (ex : 7 observations entre 1841 et 1911 à Jonquières), et dont l'expression dépend des perturbations (hydrologiques, 'mécanique' ou les deux).

Les observations historiques de l'espèce sur des berges de cours d'eau laissent supposer des perturbations d'origine uniquement hydrologique. Récemment, toutes les observations se sont en revanche faites dans des zones humides à l'hydrologie modifiée et fermée, pour lesquels l'action des courants est très faible voire nulle. Or la compétition est plus marquée là où l'inondation est moins prolongée, renfonçant l'impact des perturbations mécaniques sur la germination des espèces annuelles de la banque de graines (Brewer *et al.* 1997; Brose & Tielbörger 2005; Lenssen *et al.* 1999). L'échec de nos expérimentations révèle toutefois qu'une perturbation mécanique seule ne suffit pas pour *L. thesioides*, si cette dernière est réalisée en dehors de sa niche hydrologique. Enfin, la présence régulière de l'espèce malgré l'absence de perturbation dans les fosses archéologiques est probablement permise par une inondation hivernale prolongée, et des berges très abruptes, qui ensemble limitent l'expansion de la végétation, et laisse le sol à nu.

3.4. Synthèse de la niche écologique de *L. thesioides*

Lythrum thesioides s'est révélé être une espèce nécessitant une inondation prolongée, et un assèchement tardif. En cela, elle semble avoir une écologie plus proche des zones humides temporaires continentales que Méditerranéennes. Sa niche hydrologique se caractérise par une inondation au moins printanière, de très faible à plus de 3 mois, avec une moyenne autour des 2 mois. Quelques individus semblent capables de s'exprimer en dehors de toute inondation mais cela paraît anecdotique. L'assèchement au niveau des individus s'étale d'avril à juillet d'après nos observations. Le plus favorable paraît être entre mai-juin, ce qui permet d'avoir un réel assèchement par la suite au niveau des individus, potentiellement capital pour la reproduction de l'espèce. Une fois adulte, les

individus ne résistent pas à une inondation prolongée, mais supporte une mise en eau éphémère (1 semaine ou moins), par exemple suite à un évènement météorologique.

La niche édaphique de l'espèce se caractérise par un substrat particulier, avec un pH élevé (~8) et un rapport carbone / azote élevés (chapitre 5). L'espèce est possiblement exclue des espaces où la quantité de matière organique est trop élevée (annexe 6). La communauté associée paraît également limitée, avec un recouvrement en sol nu important autour des individus. L'espèce se définit probablement par un comportement pionnier, occupant des espaces ouverts par des perturbations d'origine mécanique ou hydrologique, et pouvant très probablement patienter des années entre deux événements de germination, dans l'attente de conditions hydrologiques favorables, d'une perturbation supprimant la compétition, ou les deux.

Encadré 5 : Des perturbations perturbées.

Afin d'évaluer l'impact des perturbations sur la germination et la reproduction de *Lythrum thesioides*, nous avons décidé de réaliser une expérimentation sur la parcelle d'étude de Campuget. L'idée était de réaliser, à l'aide d'outils manuels, une perturbation superficielle du sol (5 premiers centimètres), inspirée du travail d'Amami *et al.* (2009) Dix rectangles de 5X2m ont été définis en 2017 sur la parcelle, avec la moitié de chaque rectangle qui était perturbée (houe + râteau), tandis que l'autre moitié était laissée intacte. Les rectangles ont été positionnés sur le site dans différents contextes et sur des zones présentant une topographie homogène. Un tirage au sort était effectué pour chaque rectangle afin de définir quelle moitié était perturbée. Les perturbations ont été réalisées durant l'hiver, suivies de relevés de végétation l'été suivant, et d'un « comptage » des *Lythrum* avec des données de présences/absences par mailles de 5cm de côté (sur les 6m² de chaque zone).

Pour cette première manipulation réalisée en 2017, la cartographie de la banque de graines n'ayant été réalisée que plus tardivement, il ne pouvait pas être garanti que des graines de *L. thesioides* étaient présentes sur les sites perturbés. Aucun individu de *L. thesioides* n'a ainsi été observé dans ces 10 sites, mais *Lythrum tribracteatum* était présent sur 3 des 10 sites étudiés. L'espèce semblait plus nombreuse en zones perturbées qu'en zones témoins (36 individus vs 0, 16 vs 0, 3 vs 2). Des individus de *L. hyssopifolia* ont également été observés sur les 10 sites étudiés, mais, pour cette espèce, aucune tendance significative n'a pu être mise en évidence sur un effet des perturbations en raison de l'importante variance entre les différents sites.

Ce travail préliminaire de 2017 a permis de proposer une étude améliorée pour l'été suivant. Dix nouveaux sites ont été définis, en utilisant la cartographie de la banque de graines réalisée cette fois connue. La même méthode de perturbations a été réalisée, et complétée par un semis de graines (inspirée de Griffith & Forseth 2003) sur la moitié de chaque site (la moitié de la zone perturbée et la moitié de la zone témoin : 3 m² sur 6m² pour chaque). Cinquante graines sont ajoutées et disposées aléatoirement par m², semées fin mai après avoir passé 2 mois au frigo sous l'eau (chapitre 4). Malheureusement, une inondation très tardive (Juin) de certaines zones, pour lesquelles le semi de graines avaient été effectué, a possiblement emporté des graines. Cette inondation tardive s'est suivi d'un assèchement brutal qui a probablement entraîné la mort des quelques plantules de *L. thesioides* qui avaient pu germer. Enfin le lot de graines utilisé, comme évoqué à plusieurs reprises dans cette thèse, est également une source d'échec potentiel. Quoiqu'il en soit, seul un individu de *L. thesioides* a été observé, dans une zone perturbée, sur l'ensemble des 10 sites, ne permettant pas d'évaluer l'effet de ces perturbations.



Photos : (gch) Réalisation des perturbations à la main (février 2017) (drt) Relevé de végétation et comptage des *Lythrum* (Présence/absence par maille de 5cm de côté). (Hugo Fontès, juin 2017).

4. Proposition pour la gestion écologique de Campuget.

4.1. Différents scénarios de gestion hydrologique / topographique

Quel avenir pour les fosses archéologiques ?

La première option serait de conserver le fonctionnement actuel de la population, c'est-à-dire de maintenir les fosses archéologiques. En effet, l'espèce s'y est maintenue depuis près de 10 ans, et la banque de graines s'y est même probablement densifiée. Toutefois, cette population reste limitée, avec un nombre d'individus dépassant rarement la centaine sur l'ensemble des fosses de la parcelle. De plus, la banque de graines est probablement issue d'un nombre d'individus limité entraînant une possible faible diversité génétique. La présence de la Jussie (*Ludwigia grandiflora*) dans la fosse M11 est également un frein à l'expression de l'espèce même les années les plus humides, qui devraient pourtant lui être favorables (comme dans la fosse M11) (encadrés 1 & 2). Pour finir, les modifications hydrologiques récentes, notamment avec le renforcement du drainage suite à la restauration d'une roubine (c.f. partie 1.4), sont possiblement en train de changer la qualité de l'habitat pour *L. thesioides* dans les fosses (c.f. faible population de 2019 dans la fosse M1). Un élargissement des fossés pourrait agrandir la surface de battement et favoriser l'expression des *Lythrum*. Toutefois, elle serait probablement plus sujette à la compétition, et notamment à par une colonisation rapide de la Jussie.

Quelle gestion du noyau de banque de graines perché ?

Une autre option de gestion est de travailler sur le noyau de banque de graines découvert en dehors des fosses archéologiques. Ce dernier présente des densités de graines parfois très élevées (>80 000 graines.m²). Toutefois, la position topographique de cette banque de graines, mise en relation avec l'hydrologie actuelle confirme l'impossibilité de germination. Les niveaux d'eau nécessaires pour permettre une inondation prolongée de cette zone seraient élevés. Par exemple, lors du maximum observé en avril 2018, le niveau a légèrement dépassé 56m, alors que la banque de graines de cette zone se situe à une moyenne de 56,1m. Or une inondation prolongée est favorable à la germination des graines de *L. thesioides* (chapitre 4). Le niveau de 2018 était ainsi 15cm en dessous de celui qu'il faudrait pour assurer une inondation de 30 jours à l'altitude moyenne des graines. Si tant est que favoriser une telle d'inondation soit possible techniquement, elle affecterait une immense partie de la zone, avec des impacts possibles sur les activités agricoles en bordure de la zone, et même potentiellement des habitations. Cela n'est donc pas envisageable.

En revanche, un travail sur la topographie de la zone pourrait permettre l'expression de cette banque de graines « perchée ». Pour cela, un creusement de mare avec des pentes légères, pourrait être proposé à l'emplacement des plus fortes densités de banque de graines. Cette dernière, qui se trouve en surface, doit être mise de côté avant de

réaliser une modification topographique de la zone, puis déposée à nouveau dans la mare sur-creusée. Il est nécessaire de calibrer les travaux à l'hydrologie et à la topographie du micro-site, pour intégrer la niche hydrologique de *L. thesioides*. Par exemple, un surcreusement de 20-25cm au niveau de la zone assurerait lors d'une année humide comme 2018, une inondation de plus de 30 jours des 15 cm les plus profonds. Une attention majeure doit être apportée à la conservation d'un assèchement important en été, permettant d'éviter la colonisation de la mare par la Jussie (Thouvenot *et al.* 2013). D'autant plus que *L. thesioides* n'a probablement pas besoin d'une expression annuelle et peut possiblement se contenter de s'exprimer seulement les années les plus humides, une fois tous les 5 ou peut être même 10 ans. Une topographie limitant la mise en eau prolongée aux années les plus humides permettrait de limiter le dépôt de matière organique en fond de mare, possiblement défavorable à l'établissement de *L. thesioides* (chapitre 5). Ce type de travaux topographiques ont déjà été réalisés, notamment dans le cadre du LIFE Charcos au Portugal offrant un retour d'expérience dans ce type de travaux pour les mares temporaires méditerranéennes, et intégrant soigneusement les considérations pour la banque de graines (Pinto-Cruz com. pers).

Pourquoi se limiter à la distribution actuelle ?

Ces aménagements de mares pourraient d'ailleurs être réalisés à plusieurs emplacements sur le site de Campuget et même dans les zones où la banque de graines n'est pas présente ou très faiblement. En effet, une translocation de banque de graines pourrait être effectuée, d'autant que la banque de graines perchée n'a aucune perspective avec l'hydrologie actuelle dans aménagement à minima topographique. Cette pratique souvent évoquée et encouragée dans la restauration des zones humides (Hötzel & Otte 2003 ; Nishihiro *et al.* 2006 ; Muller *et al.* 2013), notamment lorsque les densités de graines sont faibles ou nulles, comme c'est le cas sur la majeure partie de la parcelle d'étude à Campuget (c.f. partie 2.2). Ainsi, différents sites pourraient être définis pour la réalisation de mare sur la parcelle. Ce scénario pourrait permettre d'introduire une certaine diversité entre différentes mares créées, en prenant soin d'étudier finement la topographie et l'hydrologie, qui sont hétérogènes sur la parcelle. Il est également important de s'assurer que les conditions édaphiques sont bien compatibles avec l'expression de *L. thesioides*. En effet, le substrat varie entre un sol argilo-marneux au Nord Ouest et limoneux au Sud Est. De plus, la structuration observée dans les banques de graines entre *L. thesioides* et *L. tribracteatum* (annexe 6) suggère des variations plus fines que des analyses de laboratoire (pH et matière organique notamment) permettraient d'évaluer.

Ce scénario pourrait permettre d'offrir des conditions favorables à une banque de graines issue de différents points prélevés, renforçant probablement la diversité génétique de la population. Si les banques de graines sont connues pour assurer des diversités génétiques importantes même pour de petites populations (Honnay *et al.* 2008), la quantification de la banque de graines de *L. thesioides* témoignent de faibles densités. Il serait d'ailleurs intéressant d'étudier la diversité génétique de la population, ce qui n'a pas été réalisé durant cette thèse. Cela permettrait notamment d'envisager un programme de conservation *ex-situ* également, visant à produire des graines pour alimenter des projets de

renforcement, voir de réintroduction futurs. La comparaison avec les autres sites actuels (La Capelle et Saint Vincent) pourraient également être bénéfique pour de tels projets. Toutefois, travailler sur la banque de graines en place devrait être la priorité.

4.2. Des besoins communs

Un travail sur l'hydrologie primordiale

Les trois différentes options de gestion proposées se focalisent toutes sur un enjeu majeur : assurer un fonctionnement hydrologique compatible avec la niche de *L. thesioides*. Le contexte mystérieux de Campuget, souligné lors de la première étude réalisée (Antea Group 2015) est donc à éclaircir. D'autant que les récents travaux de restauration de la roubine, réalisés à proximité de la parcelle à *Lythrum thesioides*, sont concomitants à l'observation des plus faibles niveaux d'eau observés à Campuget lors des 4 dernières années (alors que l'année n'était pas la plus sèche sur la même période). Une des priorités est alors de parvenir à échanger avec l'ensemble des propriétaires des parcelles incluses dans la zone humide, l'hydrologie étant bien évidemment commune et impossible à maîtriser uniquement sur la parcelle de 3 ha que nous avons considérée. Cette première étape doit notamment permettre de faire la lumière sur le volume et les périodes de pompage dans la zone humide. La compréhension de ce fonctionnement est nécessaire à sa possible gestion. A ce travail peut s'ajouter également une étude de la topographie fine, de manière à calibrer de futurs travaux de creusement de mare par exemple.

Une gestion des ligneux

Pour toute gestion hydro-topographique, il est également nécessaire de travailler sur le contrôle de la végétation du site. D'expérience, différentes mesures de gestion des mares temporaires ont été mises en place avec pour objectif un contrôle de la végétation environnante. Ainsi, le débroussaillage manuel a pu être réalisé et a permis par exemple d'augmenter la richesse spécifique dans une mare de la plaine des Maures (Var, France) (Grillas *et al.* 2004). Le retrait de ligneux s'est également révélé bénéfique pour la richesse spécifique dans la réserve de Roque-Hautes (Hérault, France) (Rhazi *et al.* 2005). Mais ces auteurs notent que le retrait seul ne permet pas une gestion optimale du site, et qu'un effet sur les plantes vivaces à fort recouvrement est nécessaire également, comme peut le permettre le pâturage par exemple. Le retrait de la végétation ligneuse reste toutefois un pré-requis pour la mise en place d'une gestion à plus long terme comme le pâturage (Barbaro *et al.* 2001).

Instauration d'un pâturage sur le site

Les mares représentent, pour le bétail, à la fois une ressource en eau et en végétation (Ghosn *et al.* 2010). Ainsi, le pâturage dans ces milieux est une pratique très ancienne, et les communautés végétales s'y sont adaptées depuis des siècles voir des millénaires (Ghosn *et al.* 2010 ; Amami *et al.* 2013). Toutefois, les effets du pâturage sont complexes et multiples ; sur la végétation par défoliation, sur la structure du sol par le

piétinement ou sur sa composition par les excréments des animaux par exemple (Van den Broeck *et al.* 2019). Il est difficile les traiter de façon exhaustive ici. D'un point de vu général, certains auteurs observent un accroissement de la richesse spécifique des plantes vasculaires avec le pâturage (Marty 2005) quand d'autres observent une réduction (Bouahim *et al.* 2010) dans les mares temporaires méditerranéennes. L'intensité de la perturbation est toutefois différente entre les deux études citées, mais cela illustre des difficultés à étudier finement les effets du pâturage dans ces écosystèmes.

Historiquement, la zone humide de Campuget était pâturée jusqu'à sa mise en culture dans les années 1950 (Pirsoul 2013). Renouer avec cette gestion historique, combiné à une hydrologie plus favorable, favoriserait la niche écologique de *L. thesioides*. La gestion de mares par le pâturage est ainsi utiliser pour la conservation *Teucrium aristatum*, dans la mare de Lanau, dans la plaine de la Crau, où il permet la croissance et la reproduction de l'espèce (Grillas *et al.* 2004). Toutefois une telle gestion doit être bien réfléchi, de manière à éviter un pâturage non adapté, qui est une menace importante dans les zones humides temporaires (Bouahim *et al.* 2010, 2014). Il doit avoir lieu lorsque le substrat est meuble, c'est à dire lorsque la zone est submergée ou, à minima saturée, assurant une perturbation du sol. Cependant, un piétinement réalisé lorsque les graines ont déjà germé est à proscrire, de même qu'un pâturage lorsque les plantes sont adultes et se reproduisent, d'autant que certains *Lythrum* sont responsable d'intoxication du bétail (Lancaster *et al.* 2009; Tran *et al.* 2013). En termes de calendrier, les périodes adaptées semblent donc être en automne, ou en début de printemps pour lequel la nourriture serait probablement plus abondante. Il semble ensuite nécessaire d'éviter tout pâturage entre les mois de mai et septembre (d'après l'hydrologie actuelle). Le type de bétail, devra être également discuté sur des considérations écologiques, notamment en termes de capacité de perturbation et de potentiel de fertilisation. Ce dernier est en effet connu pour réduire la diversité floristique (Croel & Kneitel 2011 ; Broeck *et al.* 2019), et *L. thesioides* ne semble pas apprécier les sols trop riches (chapitre 5).

Evaluation de la gestion mise en place

Pour finir, il sera particulièrement important de réaliser un suivi afin d'évaluer toute action de gestion mise en place à Campuget. Le manque de retour d'expérience, et notamment sur les zones humides temporaires, est un frein important à la réalisation d'actions de restauration (Rhazi *et al.* 2004). Plusieurs éléments sont importants à évaluer, et le comptage exhaustif des individus ne semble pas suffisant. Le premier est d'avoir des données hydrologiques sur la zone. L'importance des niveaux d'eaux n'est plus à prouver mais, aux vues des différents épisodes d'inondation ou d'assèchement observés sans nécessaires relations avec la pluviométrie, il est important d'assurer un suivi régulier de la hauteur de la nappe de surface. Ces données seraient également utiles pour poursuivre le suivi topographique réalisé durant les 3 dernières années. Enfin, des mesures du couvert végétal, et notamment en Jussie, et des données de présences absences comme réalisées et présentées en encadré 2 permettraient de suivre l'impact du pâturage sur la démographie de la population de *L. thesioides* de Campuget. La détection des individus étant en effet délicate, il paraît plus pertinent de se limiter à une partie du site et d'y faire un suivi

détaillé. Il sera nécessaire de calibrer et positionner ces suivis en fonction des modifications apportées au site dans le futur. Enfin, ces suivis devront être assurés sur un nombre d'années important en raison de l'expression éclipse de l'espèce et donc de son immense variabilité interannuelle. La gestion devra dès lors être adaptée et affinée aux résultats obtenus durant ces suivis.

Synthèse pour la gestion de Campuget:

- (1) Identifier le fonctionnement du pompage sur le site et hydrologique en général
- (2) Discuter de l'importance du drainage et du futur de celui-ci avec le propriétaire des parcelles au sud.
- (3) En fonction de l'hydrologie, réaliser le creusement d'une (ou plusieurs) mare(s), en prêtant une attention particulière à la banque de graines, et permettant d'assurer la croissance de *L. thesioides* lors des années humides (pas nécessaire d'assurer une hydrologie favorable chaque année, risquant surtout de favoriser la Jussie).
- (4) Discuter de la possibilité d'un pâturage sur la parcelle, avec rédaction d'un cahier des charges et débroussaillage préalable de la zone.
- (5) Mise en place d'un suivi scientifique pour évaluer l'efficacité des actions de gestion sur la population de *L. thesioides*.



*photo de la dépression de Redessan, aujourd'hui disparue
(Bernaux 1947, d'après Bordas et al. 1952)*

5. Les Costières de Nîmes : un paradis à portée de drains.

Rappel du contexte actuel

La gestion de la zone humide de Campuget s'insère dans un contexte de perte massive des zones humides dans les Costières de Nîmes. Aucun étang temporaire tel qu'ils étaient présents par le passé n'a survécu, et les écosystèmes humides restants y sont particulièrement dégradés. Pourtant, la redécouverte de *L. thesioides*, espèce très rare inféodée à ces milieux temporairement inondés, laisse supposer que tout n'est pas perdu. Bien que l'espèce ait été retrouvée dans des fossés, les contextes locaux, et notamment celui de Campuget, où l'humidité importante du site y a entraîné l'abandon de l'agriculture, permet d'entrevoir des possibilités de restauration ou simplement de gestion. Toutefois, plusieurs questions restent en suspens : Est-ce que *L. thesioides* est une exception dans la flore actuelle des Costières de Nîmes ? Est-ce que cette espèce est un indice de présence de la banque de graines des anciens étangs ? Une fois ces questions élargies, nous discuterons de la possibilité de mettre en place une dynamique en faveur de la restauration des zones humides dans les Costières de Nîmes.

5.1. Nécessité d'améliorer les connaissances naturalistes locales

La flore des zones humides aujourd'hui

La caractéristique de ces espèces de zones humides temporaires est la présence d'une banque de graines longévives. C'est ainsi que, malgré une hydrologie particulièrement modifiée, Tallon observe durant une quinzaine d'années dans les Costières, entre les années 50 et 60, des espèces comme *Lythrum thesioides* ou *Isoetes setaceae* à Pazac, *Exaculum pusillum* au laquet du Sarrazin, ou encore *Trifolium angulatum* au laquet de l'Oli (Tallon 1967) dans des sites pourtant déjà drainés pour la plupart. Tallon conclut d'ailleurs sa note de l'époque par cette phrase : « Décidément, la liste des espèces des laquets à *Isoetion* n'est jamais définitivement close, et on peut toujours espérer voir apparaître ou réapparaître une espèce caractéristique de ces groupements ». Il met ainsi en évidence l'expression éclipse de ces plantes. Bien que les écosystèmes aient subi encore d'avantage d'atteintes par la suite, d'autres découvertes majeures ont suivi dans la région, particulièrement les deux nouvelles populations de *L. thesioides* observées en 2010 à Campuget et en 2017 à Saint Vincent. Or la région des Costières n'est pas particulièrement prospectée par les botanistes, possiblement en raison de cette disparition de la flore remarquable qui la caractérisait.

Nos prospections qui ont permis de découvrir *Lythrum thesioides* à saint Vincent (chapitre 1) ont également abouti à d'autres observations intéressantes, comme *L. thymifolia* au niveau de la zone de l'étang, *Juncus sphaerocarpus* ou *Isolepis setaceae* au niveau de Saint Vincent et cela en seulement 3 jours de terrain. Les dégradations importantes ont également pu être observées, cette flore se limitant presque exclusivement

à des fossés ou des ornières (figure 14). L'intérêt de prospections répétées et prolongées apparaît toutefois majeur au regard de ces découvertes.

Prospections botaniques ciblées dans les Costières de Nîmes

Ainsi, l'été 2019 a été l'occasion de co-encadrer un stage avec Mario Kleszczewski du CEN L-R, ayant pour objectif une prospection prolongée (2 mois) de ces anciens étangs. Simon Kuntzburger, étudiant en première année de BTS a alors prospecté un nombre important de sites. Il a retrouvé *L. tribracteatum* à l'étang de Pazac, et observé *L. hyssopifolia*, *Mentha pullegium* ou encore *Juncus sphaerocarpus* en différents sites qui seront détaillés dans son futur rapport. Son travail montre qu'il reste des espèces typiques des zones humides temporaires dans les Costières. Il met également en exergue le temps conséquent nécessaire à ce travail de prospections, la région étant étendue. Toutefois, il est nécessaire de noter que observations n'atténuent en aucun cas l'impact massif et possiblement irréversible des atteintes aux fonctionnements hydrologiques des étangs des Costières. En effet, bien qu'une flore résiduelle soit observée, avec possiblement des espèces d'une extraordinaire rareté comme *L. thesioides*, il ne reste aujourd'hui que les espèces les moins hydrophiles.

Un projet de science participative a également été évoqué (discuté avec les associations naturalistes locales : Gard Nature, Société d'étude des Sciences Naturelles de Nîmes et du Gard (SESNNG) et Le CEN L-R) pour prospecter les anciens étangs temporaires et mobiliser localement sur la thématique « zones humides temporaires disparues » à l'été 2019. Ce projet n'a pas été mené à bout mais, comme un fort intérêt avait été témoigné par les différents acteurs contactés, il pourrait l'être dans le futur. Il constitue une initiative potentielle crédible, pour améliorer les connaissances sur la distribution de la flore actuelle des zones humides dans les Costières, et peut constituer une première étape de sensibilisation et de mobilisation locale.

5.2. La banque de graines de nos jours

Acquérir une connaissance des compositions spécifiques de chaque zone humide des Costières nécessiterait des prospections étalées sur plusieurs années et couvrant des conditions climatiques variées. L'autre possibilité est évidemment de regarder directement ce qui se trouve dans le sol, en exposant ce dernier à des conditions environnementales diverses afin de faire germer l'ensemble des espèces présentes dans la banque de graines. Ainsi nous pouvons déjà fortement supposer que les « découvertes » de populations de *Lythrum thesioides*, sont en fait l'expression de banque de graines issues de populations anciennes et présentes dans le sol. Toutefois, ces deux nouvelles populations se situent dans des espaces où l'espèce n'avait jamais été observée auparavant et aucun élément ne permet de valider sa présence historique. Nous avons alors réalisé une brève étude de la population de Saint Vincent, présentée en encadré 6, qui nous permet de confirmer la présence de la banque de graines avant la perturbation de 2017, et sa découverte.

Encadré 6 : Etude de la population de *L. thesioides* de Saint Vincent

L'objectif de cette petite expérience était de mettre en évidence la présence antérieure aux travaux d'élargissement du fossé, d'une banque de graines de *L. thesioides* sur le site de Saint Vincent, ainsi que de réaliser le suivi démographique de cette population nouvellement découverte.

Banque de graines

Pour étudier la banque de graines de *L. thesioides* sur le site de Jonquières, nous avons réalisé des échantillonnages de sol dans le fossé, à la fois dans la partie récemment élargie où des individus ont été observés l'été 2017, et dans la portion du fossé non élargie où aucun individu n'a été observé. 22 échantillons ont été collectés, le long d'un transect de 22m (un échantillon tous les 2 mètres), avec 11 échantillons dans la zone élargie et 11 dans la zone non impactée par les travaux. Chaque échantillon a alors subi le même traitement que celui détaillé dans la partie 2.2, mis en germination l'été 2018 afin de comptabiliser les graines de *L. thesioides*. L'échantillonnage a été réalisé en avril 2018 et la mise à germination a été faite en même temps que celle des échantillons de Campuget (du 06/07 au 05/10/2018).

Au total, 42 graines de *L. thesioides* ont germé. Pour les deux traitements, environ 50% des échantillons avaient au moins une graine de *L. thesioides* (6/11 pour la zone perturbée, 5/11 pour la zone témoin). En revanche, les densités observées étaient nettement plus élevées pour les échantillons issue de la portion perturbée (médiane de 3 graines par échantillon, maximum de 14 graines) que pour la zone témoin (médiane d'une graine, maximum de 2) : test de Wilcoxon : $W=30$, $p\text{-value}=0.045$. Ces résultats permettent de mettre en évidence la présence d'une banque de graines historique de *L. thesioides* au niveau de la zone humide de Saint Vincent. Les travaux d'élargissement du fossé ont donc stimulé la germination de cette dernière, et semble-t-il permis d'augmenter la densité de la banque de graines. La similitude dans les fréquences d'occupation des échantillons par *L. thesioides* laisse supposer une dispersion très faible des graines qui restent au niveau de la plante mère, comme c'est connu pour ces espèces annuelles de milieux humides temporaires (Metzner et al., 2017). Toutefois, le nombre d'échantillons utilisé reste faible pour conclure plus en profondeur.

Suivi de la population

De la même façon que nous l'avons fait à Campuget (encadré 2), un suivi démographique a été mis en place sur la nouvelle population découverte à Saint Vincent en 2017. Deux échelles ont été étudiées, une première consistait en un long transect de 203 m, qui suivait la longueur du fossé où des individus ont été observés, avec données de présence/absence en *Lythrum thesioides* par m² à droite et à gauche du fossé le long de ce transect. Ensuite, 56 quadrats fixes de 1m² ont été définis et matérialisés sur le site. Les données de présence/absence de *L. thesioides* étaient alors récoltées par maille de 5cm de côté pour chacun de ces quadrats (soit 100 données par quadrats) et un relevé de végétation en 20 points de contact était réalisé (avec roche, sol nu ou végétation comme modalité). Les données de végétation n'ont pas été récoltées en 2019. Les résultats sont présentés dans la figure. En 2017, la population de *L. thesioides* observée est très importante. Plusieurs centaines d'individus ont été observés avec 197 placettes de 1m² avec au moins 1 individu présent. L'année suivante, la population était quasiment inexistante, avec moins de 15 individus observés au total (10 placettes). En 2019, aucun individu de *L. thesioides* n'a été observé. Le contexte agricole a été modifié, probablement en 2017, et il est possible que les travaux réalisés dans le fossé à l'origine de la découverte de la population soit liés à cette modification.

Encadré 6 : Etude de la population de *L. thesioides* de Saint Vincent

Des pêchers ont été plantés dans la parcelle adjacente au fossé. En 2018, l'autre parcelle qui fait face au fossé a également été plantée en pêchers, et deux haies de peupliers ont été érigées en barrière contre le vent. Il est alors probable que la disparition de *L. thesioides* soit expliquée par une modification de l'hydrologie (probablement en raison de la modification de l'utilisation agricole des terres), avec une inondation limitée en 2018 et quasiment inexistante en 2019. La végétation s'est alors développée sur les berges des fossés (données en 2018 et observations en 2019) en l'absence de perturbation d'origine hydrologique ou mécanique.

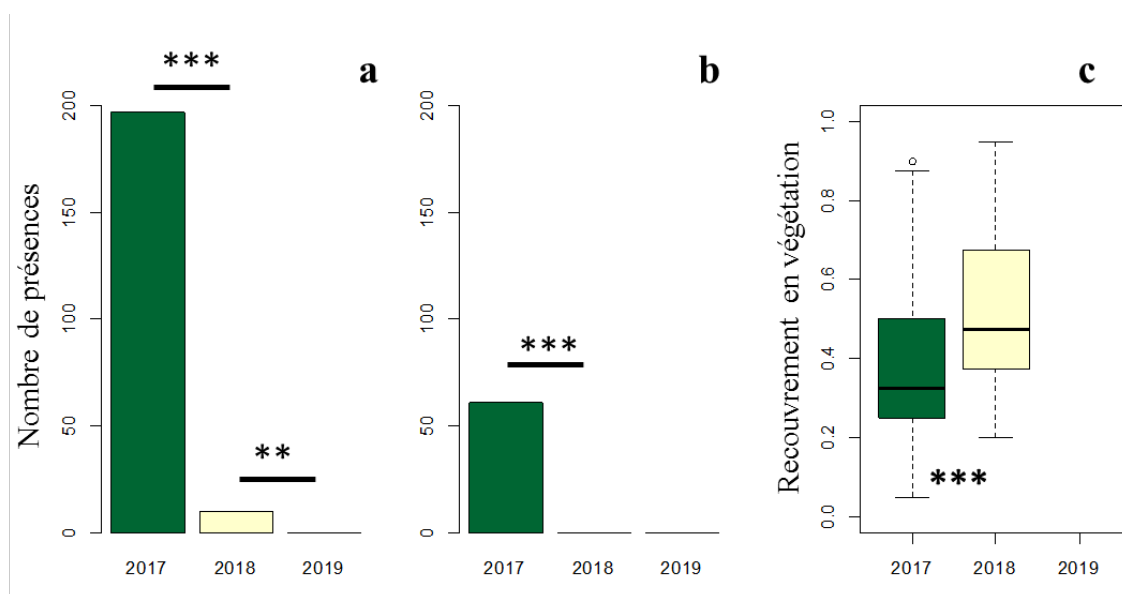


Figure : (a) Nombre de données de présence par année pour le suivi du transect complet (406 données au total), tests de Khi^2 , c.f. chapitre X pour la méthode, (b) Nombre de données de présence par année pour le suivi par quadrats (5600 données), test de Khi^2 , (c) Recouvrement moyen en végétation par année, test de wilcoxon ($W=930,5$; $p\text{-value} = 0,0005$).



Photo : Fossé entre les deux parcelles cultivées à Saint Vincent.

Au-delà de *L. thesioides*, il m'a semblé intéressant de regarder si d'autres espèces pouvaient être présentes dans le sol des anciens étangs des Costières. Un travail exploratoire a alors été mené et est présenté en encadré 7 ; il montre la présence de graines caractéristiques des zones humides temporaires dans trois des quatre sites étudiées. L'ancien étang de Jonquières semble avoir subi des modifications trop importantes et trop anciennes pour avoir conservé une banque de graines viable (tout du moins là où nous avons échantillonné). A l'inverse, la zone de Campuget et surtout celle de Pazac présente une banque de graines intéressante, avec des taxons pleinement aquatiques (notamment *Riella notarisii*, différentes espèces de *Characeae*). Cela témoigne d'une inondation prolongée historiquement. A noter également la présence d'une faune caractéristique dans le substrat de certaines de ces zones. Ce travail est particulièrement préliminaire et doit être pris avec précaution. Il nécessiterait également une approche plus systématique dans l'échantillonnage, comme celle développée par Huc et Jacob (2017), qui a permis de retrouver *Centaurium favargerii* des bords de la Durance. Il est également très probable que les densités dans les anciennes zones humides de la banque de graines soit bien plus faibles qu'elles ne l'ont été. Un gradient selon l'ancienneté du drainage, comme observé dans des mares du Canada par exemple (Wienhold & Van Der Valk 1989) est fortement suspecté, en témoigne l'absence de graines d'espèces annuelles dans les prélèvements de Jonquières.

Bien que notre échantillonnage de sol soit particulièrement réduit, il illustre la présence de graines viables, qui permet d'envisager une restauration écologique de zones humides dans les Costières. En effet, le retour d'une hydrologie favorable accompagnée d'une exposition à la lumière de ces graines devrait permettre leur germination. Des banques de graines anciennes ont déjà été utilisées dans des projets de restauration, comme en Angleterre, où des mares disparues depuis plus d'un siècle, ont pu être retrouvées en creusant de nouveau les dépressions qui avaient été remblayées puis cultivées (Alderton *et al.* 2017). Des projets analogues pourraient donc être transposés au contexte des Costières de Nîmes.

5.3. Un potentiel de restauration important dans les Costières de Nîmes

Les zones humides des Costières, ces « Nouveaux écosystèmes »

Si retrouver un jour l'étang de Jonquières paraît complètement absurde, restaurer un étang comme Pazac ou encore le laquet du Sarrazin, qui présentent des surfaces moindres, et une banque de graines encore viable (au moins pour Pazac) peut s'avérer plus réalisable. De plus, un travail à plus petite échelle, comme préconisé précédemment pour Campuget, peut également permettre le retour d'une richesse floristique aujourd'hui muette. Actuellement, les zones humides des Costières peuvent être considérées comme des 'Ecosystèmes nouveaux'. Ce concept ('Novel Ecosystem'), a été formulé pour définir des écosystèmes dégradés pour lesquels le retour à l'état historique est impossible. S'il paraît parfaitement adapté aux zones humides de la région, le retour vers une hydrologie plus favorable peut faire en sorte que ces espaces retrouvent une partie de leur richesse floristique d'antan. Certains sites auraient même une responsabilité élevée, notamment

pour la conservation d'espèces comme *L. thesioides*. L'état actuel de chacun de ces anciens étangs laisse en revanche supposer un important travail préalable à tout projet de restauration. Ainsi un diagnostic des menaces et des fonctionnements écologiques locaux, à la manière de ce que nous avons présenté précédemment pour Campuget devraient être réalisés.

Au-delà de Lythrum thesioides

Le retour de zones humides temporaires dans les Costières de Nîmes serait un vrai plus pour la biodiversité de la région, aujourd'hui principalement inféodée aux espaces agricoles, et comporterait également un intérêt paysager.

En effet, en dehors de l'importance pour *L. thesioides* de multiplier les zones d'habitat favorables, la restauration des zones humides temporaires des Costières pourrait permettre le retour d'autres espèces particulièrement rare (notamment *L. borysthenicum*, *Isoetes setaceae* ou *I. velata*), qui voient leurs aires de distribution française aujourd'hui fortement fragmentée, les populations de la mare de Grammont et des Costières ayant été détruites (Médail *et al.* 1998). Une restauration permettrait ainsi de renouer avec une aire de distribution plus proche de l'historique et une meilleure « connectivité » pour ces populations. La diversité des niches écologiques entre les espèces de *Lythrum*, révélée en chapitre 5, illustre également la diversité des zones humides historiques des Costières (conditions hydrologique et édaphiques), puisqu'au moins cinq des six espèces étudiées y ont été observées au moins historiquement.

De plus, le recouvrement de différents niveaux trophiques dans l'écosystème est un facteur importants pour la réussite d'un programme de restauration (Fraser *et al.* 2015). Or cela apparait d'autant plus possible que la flore et la faune benthique semblent encore présentes dans le sol (encadré 7), la faune amphibie se retrouve aussi à proximité (différentes espèces d'amphibiens, fig. 14e) ainsi que l'avifaune, qui fréquente encore quelques zones humides de la région (*e.g.* chasse au gibier d'eau à Campuget).

Quels leviers pour mobiliser en faveur des zones humides dans les Costières ?

Avec ou sans projet de restauration, il parait important de travailler sur la thématique zones humides dans les Costières de Nîmes. Une gestion plus adaptée, notamment hydrologique, pourrait permettre, même sans travaux, d'avoir une expression de la flore des zones humides temporaires plus régulière. C'est notamment le cas pour la population de *L. thesioides* à Saint Vincent, pour laquelle les pratiques agricole et hydrologiques actuelles font peser d'importantes menaces sur la population (encadré 6). Il semble donc y avoir un important travail d'identification et de médiation avec les propriétaires et les agriculteurs des différentes zones humides.

Dans ce contexte local, *L. thesioides* apparait comme un possible levier d'action. En effet, cette espèce pourrait être utilisée comme espèce « porte-drapeau » de projets de conservation/restauration dans les Costières de Nîmes. Heywood (1995) donne une définition de ce concept : « espèce populaire, charismatique, qui sert de symbole et de point de ralliement pour stimuler l'intérêt et l'action pour la conservation ». La plupart du

temps, les espèces porte-drapeaux sont plutôt des animaux, qui plus est de grandes tailles (Clucas *et al.* 2008). Cela ne correspond pas réellement à *L. thesioides*. Cette dernière espèce ne remplit d'ailleurs qu'une petite partie des critères identifiés pour définir une « bonne » espèce porte-drapeau (Bowen-Jones & Entwistle 2002). Toutefois, les Costières hébergent les dernières populations actuelles dans le monde de cette espèce. Il y a donc une possibilité de mettre en avant la responsabilité du territoire pour sa conservation. C'est dans un contexte proche, par exemple, qu'*Eryngium viviparum*, une espèce elle aussi de zone humide temporaires, a été nommée de façon humoristique « le panda breton »¹⁷, la Bretagne hébergeant ses seules occurrences françaises.

L'habitat mares temporaires méditerranéennes pourrait également être mis en avant. Un programme LIFE étant envisageable dans les Costières de Nîmes, car bien que *Lythrum thesioides* ne figure pas dans la directive habitat Faune Flore, l'habitat mares temporaires méditerranéennes y est inscrit comme habitat d'intérêt communautaire prioritaire (directive 92/43/CEE).

D'autres espèces pourraient aussi se voir mises en avant pour la conservation de ces espaces (notamment la faune benthique présentée en encadré 7). L'originalité de faire 'ressusciter' des zones humides semble aussi être un atout pour une mobilisation locale.

Les zones humides dans un contexte agricole et cynégétique

D'autres angles que la restauration et conservation d'espèces et d'habitats menacés pourraient enfin être évoqués. Ainsi, des zones humides nouvellement restaurées pourraient s'inclure dans un programme pastoral comme évoqué à Campuget, renforçant la diversification agricole du territoire. Des zones en eau permettraient également un retour de l'avifaune migratrice, anciennement très présente dans la région (Molinier & Tallon 1948). Une gestion permettant d'intégrer les enjeux cynégétiques et de conservation des mares temporaires pourraient ainsi être discutées. A ce propos, une étude pilotée par la tour du Valat (Lambret & Fontes com pers) est d'ailleurs en cours pour définir des pratiques de gestion de mares temporaires permettant de combiner les enjeux cynégétiques et la conservation de la flore et la faune des mares temporaires littorales dans les Bouches du Rhône.

¹⁷ Article publié sur le site de Ouest France le 25/08/2018. « Brest. L'Eryngium, le « panda breton » du conservatoire botanique » : <https://www.ouest-france.fr/bretagne/brest-29200/brest-l-eryngium-le-panda-breton-du-conservatoire-botanique-5935078>

Encadré 7 : Etude de la banque de graines des anciens étangs des Costières

Une brève étude de la banque de graines des zones humides anciennes des Costières de Nîmes a été mise en place. En parallèle de l'étude palynologique présentée en annexe 5, des échantillons de sol ont été récoltés dans 4 zones distinctes : l'ancien étang de Jonquières, Campuget, Pazac et la zone dite de l'étang. Pour cette dernière, les échantillons de sol ont été récoltés uniquement en surface (10 échantillons, d'environ 30 cL), tandis que pour les autres les échantillons ont été prélevés dans plusieurs carottes 3 pour Campuget et Pazac, et 6 pour Jonquières. Les profondeurs de ces prélèvements sont variables (jusqu'à 70 cm à Campuget, 60 à Pazac, et environ un mètre à Jonquières, avec 3 carottages dans un champ et 3 autres dans un canal). L'objectif de ce travail n'est pas de quantifier la banque de graines mais plutôt de la qualifier, d'où cet échantillonnage variable, qui suit en fait la méthode réalisée dans le cadre de l'étude palynologique.

Les échantillons ainsi récoltés en février 2018, ont été divisés en tranches de 10 cm de longueur et déposés dans des pots de 16 cm de diamètre et 14 cm de profondeur. Les échantillons ont été étalés à la surface d'un substrat composé d'un mélange de terreau universel (60%) et de sable (40%), avant d'être mis en culture (submersion), répartis de façon aléatoire dans 4 de grands bacs. Les pots ont été maintenus immergés durant plus de 2 mois (Février-Avril) pour étudier la flore aquatique, puis les niveaux ont été baissés lentement jusqu'à émerger les échantillons en mai, conservant un substrat saturé.

Au total, 336 graines ont germé. Plus d'un tiers provenaient des échantillons de Jonquières et étaient des graines de *Typha sp.* A Jonquières, presque aucune espèce annuelle n'a germé (les deux graines d'espèces annuelles étant potentiellement issues de contaminations car correspondant à des espèces présentes à proximité immédiate : *Aster squamatus* et *Cyperus fuscus*). Concernant les autres sites, la zone de l'étang présente le plus petit nombre de graines (mais le plus faible volume de sol récolté). Il s'agit d'une friche agricole cultivée jusqu'il y a peu (résidu de plan de maïs encore en place). 35 graines ont germé dont plus des 2 tiers sont des graines de *Polygonum aviculare*. Toutefois parmi les autres germinations, on peut noter la présence de *Lythrum thymifolia* (4 graines) et *Juncus pygmaeus* (3 graines).

Pour la zone de Campuget, 31 graines ont germé. Malgré ce nombre assez faible, plusieurs espèces particulièrement intéressantes sont à noter : *Lythrum hyssopifolia* (1 graine), *L. tribracteatum* (2 graines), *Riella notarisi* (1 individu, déterminé par Benoît Offerhaus du CBNMED) et *Chara globularis* (3 germinations). *Riella notarisi* n'a jamais été observée dans les Costières (alors que des *Characeae* sont couramment observées dans certaines fosses), mais cette espèce a été observée dans deux autres sites de mares temporaires méditerranéennes de France et présente une distribution méditerranéenne (Puntillo & Puntillo, 2014)

Enfin, la zone de Pazac apparaît nettement comme la plus intéressante. En effet, sur les 3 carottages, 146 germinations ont été observées, comprenant des densités non négligeables de certaines espèces comme *Lythrum hyssopifolia* (7 graines), *Juncus pygmaeus* (27), *Polypogon sp.* (12) et *J. bufonius* (38). Enfin, une germination de *Riella notarisi* a également été observée, ainsi qu'une germination de *Nitella opaca*.

Pour chacun des sites, la distribution de la banque de graines semble plutôt homogène dans les 30-40 premiers cm probablement en raison du labour (avec une densité un peu plus élevée sur les premiers cm). A noter que les deux *Riella notarisi* observées proviennent d'échantillons d'une profondeur similaire sur les deux sites différents (entre 30 et 40 cm de profondeur).

Encadré 7 : Etude de la banque de graines des anciens étangs des Costières

Enfin, il est intéressant de noter quelques observations annexes. En effet, dans l'eau des bacs utilisés pour l'étude de la germination de ces échantillons, il a également été observé des éclosions de divers branchiopodes. Des déterminations réalisées avec Samuel Hilaire (Tour du Valat) ont permis d'identifier un individu de *Chirocephalus* sp, un autre de *Branchiopus* sp. et enfin un individu de *Cyzicus tetracerus*, espèce évaluée comme CR sur la liste rouge UICN de France (UICN France & MNHN 2012). En raison d'une inondation dépassant la hauteur des pots, il est malheureusement impossible de conclure quant à l'origine des œufs de ces différentes espèces.

L'ensemble de ces observations montre l'existence d'une banque de graines limitée mais encore présente correspondant à des milieux temporairement inondés avec une durée d'inondation non négligeable (*Riella*, *Chara*, *Nitella* et les branchiopodes). La zone humide de Pazac apparaît comme celle qui présente la banque de graines la mieux conservée et semble donc être une zone particulièrement favorable à un projet de restauration.

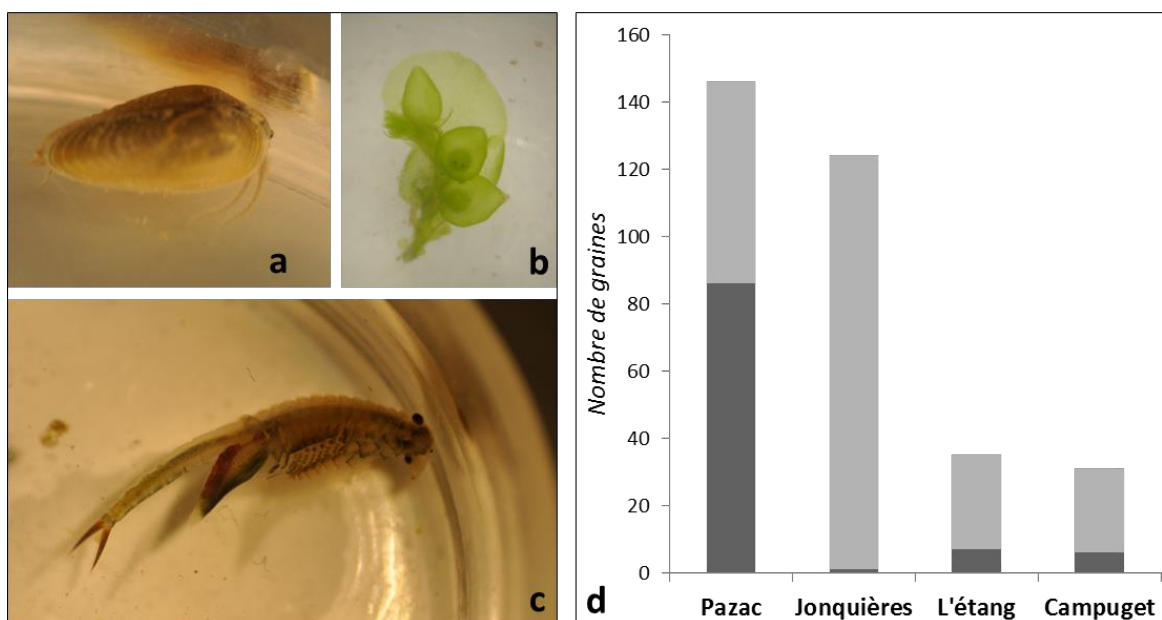


Figure : Photo des observations réalisées suite à la mise en germination des échantillons de sol des Costières : (a) *Cyzicus tetracerus*, (b) *Riella notarisii*, (c) *Chironopus* sp. (d) Nombre de graines d'espèces caractéristiques des mares temporaires (*Juncus* annuels, *Lythrum* annuels, *Riella* sp., *Characeae* et *Cyperus fuscus*) en gris foncé, et des autres espèces en gris clair, par zone humide étudiée.



Figure 14 : (a) Etang de Clausonne (drain à gauche), (b) zone humide sans nom à proximité de Manduel, (c) Etang de Pazac, bordure de la parcelle en prairie semmée, (d) Drain dans la zone dite de l'étang, (e) Juvénile de Triton palmé (*Lissotriton helveticus*) observé dans la zone de Saint Vincent, (f) Prospection dans un fossé de drainage de la zone de Saint Vincent.

5.4. Conclusion pour la conservation de *L. thesioides*.

Quoi qu'il en soit, une dynamique autour des zones humides dans les Costières serait bien évidemment bénéfique à *Lythrum thesioides*. En effet, la conservation de cette espèce ne peut pas être envisagée que sur un unique site, celui de Campuget. C'est pourquoi les possibilités de restauration dans les Costières ont été évoquées précédemment. Le contexte local y apparaît potentiellement favorable avec la présence de banque de graines viables, et des territoires d'anciennes zones humides qui ne font plus l'objet d'une exploitation agricole régulière, (comme à Campuget) quand d'autres ne sont plus cultivés mais seulement pâturés (certaines parcelles de Campuget, Pazac, Clausonne, Saint Antoine, ...). La longévité des banques de graines offre d'ailleurs la possibilité pour les gestionnaires d'espaces naturels, de prendre le temps nécessaire à une définition optimale des projets.

Il serait aussi intéressant de s'intéresser à d'autres contextes que le plateau des Costières de Nîmes, comme celui de l'étang de la Capelle, qui semble aujourd'hui particulièrement défavorable, mais où la banque de graines est probablement présente (dernière observation en 2009). *Lythrum thesioides* devrait d'ailleurs faire l'objet d'un Plan National d'Action (Molina com. pers) et les résultats de cette thèse, ainsi que les perspectives de gestion-restauration évoquées permettront la rédaction de propositions dans ce document, à une échelle plus large que celle de Campuget. La possibilité d'action de renforcement ou de réintroduction par semis, sur les populations existantes ou historiques, est d'ailleurs permises par l'identification des niches hydrologiques et édaphiques, pré requis pour la réussite de ces actions (Rasclé *et al.* 2018).

Il est toutefois important de garder à l'esprit que la France ne constitue que la limite occidentale de la répartition historique de cette espèce. La plus orientale de son aire de distribution (de l'Irak au Kazakhstan) est aujourd'hui complètement méconnue et très peu prospectée. Pour les populations historiquement des berges de fleuves européens, les débits pleinement maîtrisés aujourd'hui (Dynesius & Nilsson 1994) suppose une disparition de ces dernières. Toutefois, des programmes de restauration hydro-morphiques existent, notamment sur une portion du Danube en amont de l'observation de *L. thesioides* de 1917 (Tockner *et al.* 1998). Il est alors envisageable qu'ils puissent être bénéfiques, si la banque de graines est encore présente.

La découverte récente à l'été 2019, d'une toute petite population (<10 plantes) de *L. thesioides* en Israël, dans une réserve naturelle (Mazar, com. pers) ouvre également une perspective intéressante pour une conservation élargie de l'espèce. Un échantillon sera ajouté à l'étude génétique présentée en chapitre 2, afin d'étudier son positionnement phylogénétique et la monophylie de l'espèce. Si ce travail devrait encore améliorer nos connaissances de ce taxon, encore méconnu il y a 3 ans, plusieurs lacunes subsistent. C'est notamment le cas de la niche de reproduction, comme de la diversité génétique des populations, historiques comme actuelles. En revanche, ces manques n'apparaissent pas préjudiciables à la mise en place d'une gestion consécutivement à ces travaux de thèse, dont l'évaluation par un suivi régulier et rigoureux permettra d'effectuer les ajustements nécessaires à la conservation de *L. thesioides* dans les Costières de Nîmes.

CONCLUSION GENERALE

Mon travail de thèse apporte une contribution aux connaissances générales sur la flore des mares temporaires, et particulièrement dans la région des Costières de Nîmes. Ainsi, le genre *Lythrum* s'est avéré être un modèle biologique intéressant et un échantillon pertinent de la flore des mares temporaires. Les connaissances sur la distribution et la taxonomie des espèces, qui sont un frein important à la mise en place d'actions de conservation performantes, ont pu être perfectionnées, avec la découverte notamment d'une nouvelle population de *L. thesioides* en France, et la présentation d'une méthode de prospection systématique dans les Costières de Nîmes. De plus, la description d'un nouveau taxon, récemment découvert dans la vallée de Beit Netofa en basse Galilée (Israël), permet également une vision améliorée de la distribution du genre *Lythrum* au sein du bassin Méditerranéen. Bien évidemment, il reste encore beaucoup à découvrir, comme le montre les découvertes récentes (non publiées) de *L. thesioides* et *L. silenoides* en Israël, cette année, le printemps ayant été exceptionnellement humide. Mais le travail présenté dans le premier chapitre ouvre des perspectives pour une prospection affinée et approfondie dans la région des Costières de Nîmes, qui pourrait prendre la forme d'un programme de science participative par exemple, discutée dans notre dernière partie, manière de mettre en place une dynamique en faveur des zones humides temporaires avec les acteurs locaux.

Le questionnement sur la véracité génétique des taxons de *Lythrum* considérés par mon travail, et notamment *L. thesioides* vis-à-vis de *L. linifolium*, nous a amené par la suite à une étude bien plus fondamentale. Devant la difficulté d'échantillonnage de *L. linifolium* et l'opportunité de la réalisation d'une phylogénie du genre plus complète¹⁸, notre travail s'est orienté vers la réalisation d'une analyse phylogénétique du genre *Lythrum*. Malgré les nombreuses difficultés et l'inexpérience initiale qui était la mienne, ce travail a permis de mettre en évidence une position phylogénétique originale pour *L. thesioides* et contribue de façon importante à la compréhension de l'histoire évolutive de ce genre. Il s'est également révélé particulièrement important pour l'analyse et l'interprétation de nos résultats suivants.

En effet, le cœur du sujet était initialement l'acquisition de connaissance sur l'écologie des *Lythrum*, et particulièrement *L. thesioides*, afin de proposer des actions de conservation pertinentes. Il était donc nécessaire, en raison de la quasi-absence de connaissances autour de son écologie, de mettre en place des expérimentations simples pour acquérir les informations de base. Nous avons alors décidé de scinder en deux notre approche, avec une première étude de la niche de régénération, c'est-à-dire l'écologie de la germination, puis une seconde autour de la niche adulte. Dans la première partie, notre travail a permis de mettre en évidence différentes niches de régénération chez les *Lythrum* de mares temporaires méditerranéennes. La niche de *L. thesioides* s'est avérée originale, et l'importance de l'hydrologie, notamment en raison de l'effet d'une inondation hivernale ou printanière sur les capacités germinatives des graines de l'espèce, a pu être retrouvée sur le terrain. Ces informations apparaissent aujourd'hui particulièrement capitales au regard des caractéristiques des sites sur lesquels *L. thesioides* est présent. Les fonctionnements

¹⁸ financements obtenus auprès des fondations Pierre Fabre et Klorane Botanical Foundation

hydrologiques y sont en effet dégradés et le premier travail des gestionnaires sera donc de se fixer pour objectif d'assurer des conditions hydrologiques viables pour que les graines de cette espèce puissent germer et que les plantes puissent se reproduire par la suite.

Ensuite, la comparaison des niches écologiques des espèces annuelles du genre *Lythrum* de la flore française a révélé que la particularité de *L. thesioides* ne se limite pas à sa niche de régénération. En effet, l'espèce semble présenter une niche écologique particulière au sein du genre *Lythrum*, notamment en ce qui concerne les paramètres édaphiques. Ce genre apparaît d'ailleurs être un bon modèle pour l'étude de la différenciation de niche et la coexistence des espèces amphibies des mares temporaires méditerranéennes. Différents concepts ont ainsi pu être mis en évidence par l'étude de la niche écologique chez ces espèces annuelles, et des hypothèses concernant l'histoire évolutive du genre *Lythrum* ont pu être formulées. Sans perdre de vue les applications en terme de conservation, ce travail a permis d'illustrer l'importance du sol, en plus de l'hydrologie déjà connu, pour la distribution et donc la conservation des différentes espèces de *Lythrum*.

L'intégration et la discussion de l'ensemble de ces résultats de recherche dans un document à destination des gestionnaires représentent l'originalité de cette thèse. Si une discussion classique est absente de mon travail, cela résulte d'une volonté de se consacrer à la traduction de mes résultats en action de gestion pour la conservation de *L. thesioides*. Les attentes des gestionnaires permettent d'ailleurs d'espérer une mise en application rapide et concrète d'au moins une partie de ce travail, ce qui serait déjà une réussite pour ce travail de thèse selon moi.

Pour finir, à l'heure où la politique Eviter-Réduire-Compenser (ERC) voit ses résultats fortement contestés (Weissgerber *et al.* 2019), notamment en raison du manque d'actions de restauration, souvent remplacées par la sécurisation foncière d'espaces naturels en « bon état de conservation », le financement de la recherche apparaît comme une possibilité supplémentaire dans le cadre de ces politiques. Ainsi, permettre plus facilement l'acquisition de connaissances scientifiques semble être un objectif préalable, le manque de retour d'expérience en restauration étant important. Cette orientation pourrait améliorer les connaissances en termes de restauration et parvenir par la suite à des résultats plus en accord avec les objectifs initiaux de « no net loss ». Aujourd'hui limitées à des mesures optionnelles, il semble pertinent d'offrir une place plus importante aux activités de recherche dans le cadre de la politique ERC. Cela pourrait notamment se faire en intégrant certaines mesures d'accompagnement, principalement pour des projets d'envergure, dans un cadre législatif contraignant. Cette orientation renforcerait alors les activités de recherches à l'interface entre la gestion des espaces naturels et la recherche, sans concurrencer ni la recherche fondamentale, ni les actions de sécurisation foncière, capitales pour la conservation de la biodiversité.

BIBLIOGRAPHIE

- Adhikari, D., Barik, S. K., & Upadhaya, K. (2012). Habitat distribution modelling for reintroduction of *Ilex khasiana* Purk., a critically endangered tree species of northeastern India. *Ecological Engineering*, *40*, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.12.004>
- Alderton, E., Sayer, C. D., Davies, R., Lambert, S. J., & Axmacher, J. C. (2017). Buried alive: Aquatic plants survive in “ghost ponds” under agricultural fields. *Biological Conservation*, *212*(May), 105–110. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.004>
- Alpert, P. (1996). Integrated Conservation and Development Projects. *BioScience*, *46*(11), 845–855.
- Alvarez, M., San Martín, J., & Deil, U. (2012). Nanism and ephemerism as reasons for a hidden abundance in vernal pool plants: The example of *Lepuropetalon spathulatum* in Chile. *Feddes Repertorium*, *123*(1-2), 55–66. <https://doi.org/10.1002/fedr.201200016>
- Amami, B., Rhazi, L., Bouahim, S., Rhazi, M., & Grillas, P. (2009). Vegetation recolonisation of a Mediterranean temporary pool in Morocco following small-scale experimental disturbance. *Hydrobiologia*, *634*(1), 65–76. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9895-5>
- Amami, B., Rhazi, L., Chaibi, M., Fauquette, S., Ayt Ougougdal, M., Charif, A., Ridaoui, M., Bouahim, S., Carré, M., Daoud-Bouattour, A., Grillas, P., & Muller, S. D. (2013). Late quaternary history of a mediterranean temporary pool from western morocco, based on sedimentological and palynological evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *392*, 281–292. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.09.024>
- Anacker, B. L., & Strauss, S. Y. (2014). The geography and ecology of plant speciation: Range overlap and niche divergence in sister species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*, 20132980. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2980>
- Angert, A. L. (2009). The niche, limits to species’ distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers. *PNAS*, *106*(Suppl. 2), 19693–19698. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901652106>
- Antea Group. (2015). *Etude hydrologique et hydrogéologique de la zone humide de Campuget (30)*. 53 pp.
- Aponte, C., Kazakis, G., Ghosn, D., & Papanastasis, V. P. (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. <https://doi.org/10.1007/s11273-009-9163-5>
- Araya, Y. N., Silvertown, J., Gowing, David J. McConway, K. J., Linder, H. P., & Midgley, G. (2011). A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *The New Phytologist*, *189*(1), 253–258. doiI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03475.x
- Aubin, P., & Boudrie, M. (1988). Catalogue des plantes vasculaires du Gard. Ptéridophytes. *Bulletin Mensuel de La Société Linnéenne de Lyon*, *57*(2), 57–64.

<https://doi.org/10.3406/linly.1992.10966>

- Auderset Joye, D., & Boissezon, A. (2018). New insights into the ecology and phenology of two Characeae: *N. opaca* (Bruzelius) C. Agardh and *N. gracilis* (Sm.) C. Agardh. *Botany Letters*, 165(1), 91–102. <https://doi.org/10.1080/23818107.2017.1365259>
- Badosa, A., Frisch, D., Arechederra, A., Serrano, L., & Green, A. J. (2010). Recovery of zooplankton diversity in a restored Mediterranean temporary marsh in Doñana National Park (SW Spain). *Hydrobiologia*, 654(1), 67–82. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0370-0>
- Bagella, S., Carmela, M., & Zuccarello, V. (2010). Patterns of emblematic habitat types in Mediterranean temporary wetlands. *Comptes Rendus Biologies*, 333, 694–700. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.06.006>
- Bagella, S., & Caria, M. C. (2012). Diversity and ecological characteristics of vascular flora in Mediterranean temporary pools. *Comptes Rendus - Biologies*, 335(1), 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2011.10.005>
- Bagella, S., Gascón, S., Filigheddu, R., Cogoni, A., & Boix, D. (2016). Mediterranean Temporary Ponds: new challenges from a neglected habitat. *Hydrobiologia*, 782(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2962-9>
- Baldwin, B.G. (1992). “Phylogenetic Utility of the Internal Transcribed Spacers of Nuclear Ribosomal DNA in Plants: An Example from the Compositae.” *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1 (1), 3–16.
- Barbaro, L., Dutoit, T., & Cozic, P. (2001). A six-year experimental restoration of biodiversity by shrub-clearing and grazing in calcareous grasslands of the French Prealps. *Biodiversity and Conservation*, 10(1), 119–135. <https://doi.org/10.1023/A:1016629507196>
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Barrett, S. C. H. (1990). The evolution and adaptive significance of heterostyly. *Trends in Ecology and Evolution*, 5(5), 144–148. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90220-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90220-8)
- Baskin, C. C., Baskin, J. M., Chester, E. W. (1993). Seed germination ecophysiology of four summer annual mudflat species of Cyperaceae. *Aquatic Botany*, 45(1), 41–52. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90051-W](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90051-W)
- Bauder, E. T. (2000). Inundation effects on small-scale plant distributions in San Diego, California vernal pools. *Aquatic Ecology*, 34(1), 43–61. <https://doi.org/10.1023/A:1009916202321>
- Behçet, L., & Yapar, Y. (2019). Rediscovery of the lost endemic *Micromeria cymuligera* (Lamiaceae) in Eastern Anatolia-Turkey. *Nordic Journal of Botany*, DOI: 10.1111/njb.02482. <https://doi.org/10.1111/ecog.04481>
- Beja, P., & Alcazar, R. (2003). Conservation of Mediterranean temporary ponds under

- agricultural intensification: An evaluation using amphibians. *Biological Conservation*, 114(3), 317–326. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00051-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00051-X)
- Bell, D. M., & Clarke, P. J. (2004). Seed-bank dynamics of *Eleocharis*: Can spatial and temporal variability explain habitat segregation? *Australian Journal of Botany*, 52(1), 119–131. <https://doi.org/10.1071/BT03024>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bensettiti, F., Gaudillat, V., & Hauray, J. (ed.) (2002). « Cahiers d'habitats » Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 3 - Habitats humides*. MATE/MAP/ MNHN. La Documentation française, Paris, 457 p.
- Bernhardt, K. G., Koch, M., Kropf, M., Ulbel, E., & Webhofer, J. (2008). Comparison of two methods characterising the seed bank of amphibious plants in submerged sediments. *Aquatic Botany*, 88(2), 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.10.004>
- Bertoloni, A. (1842). *Flora Italica, Vol. 5: Sistens Plantas in Italica Et in Insulis Circumstansibus Sponte Nascentes*. Bononiae, R. Masi, 654 pp.
- Bieberstein, F. M. (1808). *Flora Taurico Caucasica: exhibens stirpes phaenogamas, in Chersoneso taurica et regionibus caucasicis sponte crescentes*. Charkouiae: typis academicis. 466 pp.
- Bigard, C. (2018). *Eviter-Réduire-Compenser : d'un idéal conceptuel aux défis de mise en œuvre : une analyse pluridisciplinaire et multi-échelle*. Thèse de l'Université de Montpellier. 319 pp.
- Bissels, S., Donath, T. W., Hölzel, N., & Otte, A. (2005). Ephemeral wetland vegetation in irregularly flooded arable fields along the northern upper rhine: the importance of persistent seedbanks. *Phytocoenologia*, 35(2-3), 469–88.
- Blaise, M., & Marchal, J. P. (2006). *Description des aquifères du département du Gard*. Rapport BRGM/RP-54850-FR. 51 pp.
- Bliss, S. A., & Zedler, P. H. (1998). The germination process in vernal pools: sensitivity to environmental conditions and effects on community structure. *Oecologia*, 113(1), 67–73. <https://doi.org/10.1007/s004420050354>
- Blossey, B., L.C. Skinner, and J. Taylor. 2001. "Impact and Management of Purple Loosestrife (*Lythrum Salicaria*) in North America." *Biodiversity and Conservation*, 10(10), 1787–1807. <https://doi.org/10.1023/A:1012065703604>.
- Boix, D., Biggs, J., Céréghino, R., Hull, A. P., Kalettka, T., & Oertli, B. (2012). Pond research and management in Europe: "Small is Beautiful." *Hydrobiologia*, 689(1), 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1015-2>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127–135.

- <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Bonis, A., & Lepart, J. (1994). Vertical structure of seed banks and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marshes. *Vegetatio*, *112*, 127–139.
<https://doi.org/10.1007/BF00044687>
- Bonis, A., Lepart, J., & Grillas, P. (1995). Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos*, *74*(1), 81–92.
- Bonis, A., & Grillas, P. (2002). Deposition, germination and spatio-temporal patterns of charophyte propagule banks : a review. *Aquatic Botany*, *72*, 235–248.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00203-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00203-0)
- Bordas, M. M., Kuhnholz-Lordat, G., Long, J., Marcelin, P., Marres, P., & Nègre, J. P. (1952). *Contribution à la mise en valeur de la Costière du Gard*. Chastanier frères et alméras, Nîmes, 411 pp.
- Borics, G., Várбірó, G., & Padišák, J. (2013). Disturbance and stress: Different meanings in ecological dynamics? *Hydrobiologia*, *711*(1), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1478-9>
- 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 on the species richness of plant communities in Mediterranean temporary pools (western Morocco). *Comptes Rendus - Biologies*, *333*(9), 670–679.
<https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.06.004>
- 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 and Freshwater Research*, *65*(10), 918–929.
<https://doi.org/10.1071/MF13194>
- Bowen-Jones, E., & Entwistle, A. (2002). Identifying appropriate flagship species: The importance of culture and local contexts. *Oryx*, *36*(2), 189–195.
<https://doi.org/10.1017/S0030605302000261>
- Braun-Blanquet, J. (1935). Un joyau floristique et phytosociologique “l’Isoetion” méditerranéen. *Bulletin de La Société d’Étude Des Sciences Naturelles de Nîmes et Du Gard*, *47*, 1–23.
- Brewer, J. S., Levine, J. M., & Bertness, M. D. (1997). Effects of biomass removal and elevation on species richness in a New England salt marsh. *Oikos*, *80*(2), 333–341.
<https://doi.org/10.2307/3546601>
- Brinson, M. M., & Malvárez, A. I. (2002). Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation*, *29*(2), 115–133.
doi:10.1017/S0376892902000085.
- Brock, M. A. (2011). Persistence of seed banks in Australian temporary wetlands. *Freshwater Biology*, *56*(7), 1312–1327. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02570.x>

- Brock, M. A., Theodore, K., & O'Donnell, L. (1994). Seed-bank methods for Australian wetlands. *Australian Journal of Marine & Freshwater Research*, *45*(4), 483–493. <https://doi.org/10.1071/MF9940483>
- 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*(7), 1207–1218. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01083.x>
- Brose, U. (2008). Relative importance of isolation, area and habitat heterogeneity for vascular plant species richness of temporary wetlands in east-German farmland. *Ecography*, *24*(6), 722–730. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00533.x>
- Brose, U., & Tielbörger, K. (2005). Subtle differences in environmental stress along a flooding gradient affect the importance of inter-specific competition in an annual plant community. *Plant Ecology*, *178*(1), 51–59. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-2487-6>
- Brown, K. (2002). Innovations for conservation and development. *Geographical Journal*, *168*(1), 6–17. <https://doi.org/10.1111/1475-4959.00034>
- Bueno, C. G., Reiné, R., Alados, C. L., & Gómez-García, D. (2011). Effects of large wild boar disturbances on alpine soil seed banks. *Basic and Applied Ecology*, *12*(2), 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.12.006>
- Burmeier, S., Eckstein, R. L., Otte, A., & Donath, T. W. (2010). Desiccation cracks act as natural seed traps in flood-meadow systems. *Plant and Soil*, *333*, 351–364. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0350-1>
- Bykova, O., Chuine, I., Morin, X., & Higgins, S. I. (2012). Temperature dependence of the reproduction niche and its relevance for plant species distributions. *Journal of Biogeography*, *39*(12), 2191–2200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02764.x>
- Calhoun, A. J. K., Mushet, D. M., Bell, K. P., Boix, D., Fitzsimons, J. A., & Isselin-Nondedeu, F. (2017). Temporary wetlands: challenges and solutions to conserving a “disappearing” ecosystem. *Biological Conservation*, *211*, 3–11. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.024>
- Caria, M. C., Capra, G. F., Buondonno, A., Seddaiu, G., Vacca, S., & Bagella, S. (2013). Small-scale patterns of plant functional types and soil features within Mediterranean temporary ponds. *Plant Biosystems*, *149*(2), 384–394. <https://doi.org/10.1080/11263504.2013.821097>
- Carta, A. (2016). Seed regeneration in Mediterranean temporary ponds: germination ecophysiology and vegetation processes. *Hydrobiologia*, *782*(1), 23–35. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2808-5>
- Carta, A., Bedini, G., Müller, J. V., & Probert, R. J. (2013). Comparative seed dormancy and germination of eight annual species of ephemeral wetland vegetation in a Mediterranean climate. *Plant Ecology*, *214*(2), 339–349. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0174-1>
- Carta, A., Hanson, S., & Müller, J. V. (2016). Plant regeneration from seeds responds to

- phylogenetic relatedness and local adaptation in Mediterranean *Romulea* (Iridaceae) species. *Ecology and Evolution*, 6(12), 4166–4178. <https://doi.org/10.1002/ece3.2150>
- 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.
- Castroviejo Bolibar, S., Aedo, C., Benedi, C., Lainz, M., Muñoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G., & Paiva, J. (1997) *Flora iberica. Vol. 8. Haloragaceae-Euphorbiaceae*. Real Jardí, Madrid, 435 pp.
- CEN L-R. (2012). *Site Natura 2000 « Etang et mares de la Capelle » FR9101402*. Document d'objectifs. 81 pp.
- Champeau, A., & Thiéry, A. (1990). Les crustacés entomostracés des eaux stagnantes de Corse. Importance particulière des espèces monovoltines méditerranéennes de Copépodes Calanoïdes et d'Anostracés dans le Sud-Est de l'île. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 115, 55–75.
- Chapin III, F. S., Bloom, A. J., Field, C. B., & Waring, R. H. (1987). Multiple environmental factors to responses physiological ecology provides tools for studying how environmental interacting. *BioScience*, 37(1), 49–57.
- Charrel L. 1913. *Flore de la Provence Centrale (Bouche du Rhone, Var, Vaucluse) ou catalogue raisonné des plantes vasculaires de cette région. Fascicule 12*. Toulon.
- Chase, J. M., & Myers, J. A. (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2351–2363. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0063>
- Chatenier, C. (1922). Plantes nouvelles, rares ou critiques du bassin moyen du Rhône. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 69(5), 710–718.
- Cheylan, M. (2004). *Amphibiens*. In Grillas, P., et al. *Les mares temporaires méditerranéennes. Volume 1*. Station biologique de la Tour du Valat, pp. 24–30.
- Chytrý, M., Danihelka, J., Axmanová, I., Božková, J., Hettnerbergerová, E., Li, C. F., Rozbrojová, Z., Sekulová, L., Tichý, L., Vymazalová, M., & Zelený, D. (2010). Floristic diversity of an eastern Mediterranean dwarf shrubland: The importance of soil pH. *Journal of Vegetation Science*, 21(6), 1125–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01212.x>
- Clemente, S. A., Müller, V. J., Almeida, E., Costa, A. C., Dias, L. S., Brehm, J. M., Martins-Loução, M. A. (2017). What can routine germination tests in seed banks tell us about the germination ecology of endemic and protected species? *Botany*, 95(7), 673–684.
- Clements, F. E., Weaver, J. E., & Hanson, H. C. (1929). *Plant Competition: an analysis of community functions*. Carnegie Institution, Washington, 340 pp..
- Clucas, B., McHugh, K., & Caro, T. (2008). Flagship species on covers of US conservation and nature magazines. *Biodiversity and Conservation*, 17(6), 1517–1528. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9361-0>

- Coste, H. (1906). *Flore de la France-Tome II*. Librairie des sciences et des arts, Paris. 627 pp.
- Coudun, C., Gégout, J. C., Piedallu, C., & Rameau, J. C. (2006). Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: An illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1750–1763. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01443.x>
- Council of Europe (1979) *Convention on the conservation of european wildlife and natural habitats ETS No. 104*.
- Council of Europe (1992). *Directive 92/43/EEC on the Conservation of natural habitats and of wild fauna and flora*.
- Cowling, R. M., Rundel, P. W., Lamont, B. B., Arroyo, M. K., & Arianoutsou, M. (1996). Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(9), 362–366. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10044-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10044-6)
- Croel, R. C., & Kneitel, J. M. (2011). Cattle waste reduces plant diversity in vernal pool mesocosms. *Aquatic Botany*, 95(2), 140–145. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.05.003>
- Csergo, A. M., Nemes, S., Gafta, D., Demeter, L., & Jakab, S. (2009). Two-scale modelling of *Saponaria bellidifolia* Sm. (Caryophyllaceae) abundance on limestone outcrops from its northern range periphery (Southeastern Carpathians). *Plant Ecology*, 203(2), 229–242. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9539-2>
- Curtis, C. A., & Bradley, B. A. (2016). Plant distribution data show broader climatic limits than expert-based climatic tolerance estimates. *PLoS ONE*, 11(11), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166407>
- Danin, A., & Fragman-Sapir, O. (2019). Flora of Israel Online, *Lythrum thymifolia*. <https://flora.org.il/en/plants/LYTTHY/> (accessed : 08 August 2019).
- Daoud-Bouattour, A., Muller, S. D., Jamaa, H. F. Ben, Ghrabi-Gammar, Z., Rhazi, L., Gammar, A. M., Karray, M. R., Soulié-Märsche, I., Zouaïdia, H., de Bélair, G., Grillas, P., & Saad-Limam, S. B. (2009). Recent discovery of the small pillwort (*Pilularia minuta* Durieu, Marsileaceae) in Tunisia: Hope for an endangered emblematic species of Mediterranean temporary pools? *Comptes Rendus - Biologies*, 332(10), 886–897. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2009.07.004>
- Daoud-Bouattour, A., Bottollier-Curtet, M., Jamaa, H. F. Ben, Ghrabi-Gammar, Z., Saad-Limam, S. Ben, Rhazi, L., & Muller, S. D. (2014). Effects of hydrology on recruitment of *Pilularia minuta* Durieu (Marsileaceae), an endangered plant of Mediterranean temporary pools. *Aquatic Botany*, 112, 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.08.001>
- Darwin, C. (1877). *The different forms of flowers on plants of the same species*. D. John Murray, Albemarle street, London, 352 pp.
- Davidson, N. C. (2014). How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65(10), 934–941.

<https://doi.org/10.1071/MF14173>

- De Pouzolz, P. (1862). *Flore du département du Gard*. Editions Coulet, Montpellier.
- Deil, U. (2005). A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands - A global perspective. *Phytocoenologia*, 35(2-3), 533–705. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2005/0035-0533>
- Devictor, V., Moret, J., & Machon, N. (2007). Impact of ploughing on soil seed bank dynamics in temporary pools. *Plant Ecology*, 192(1), 45–53. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9225-1>
- Diadema, K. (2010). *Lythrum thesioides*. The IUCN Red List of Threatened Species website. e.T164324A5826833 (accessed January 25, 2018).
- Dimitriou, E., Moussoulis, E., Stamati, F., Nikolaidis, N. (2009). Modelling hydrological characteristics of Mediterranean Temporary Ponds and potential impacts from climate change. *Hydrobiologia*, 634, 351–364.
- Diniz-Filho, J. A. F., Nabout, J. C., Bini, L. M., Soares, T. N., de Campus Telles, M. P., de Marco, P., & Collevatti, R. G. (2009). Niche modelling and landscape genetics of *Caryocar brasiliense* (“Pequi” tree: Caryocaraceae) in Brazilian Cerrado: An integrative approach for evaluating central-peripheral population patterns. *Tree Genetics and Genomes*, 5(4), 617–627. <https://doi.org/10.1007/s11295-009-0214-0>
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137–167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20.
- Dubois, A. (2003). The relationships between taxonomy and conservation biology in the century of extinctions. *Comptes Rendus - Biologies*, 326, 9–21. [https://doi.org/10.1016/s1631-0691\(03\)00022-2](https://doi.org/10.1016/s1631-0691(03)00022-2)
- Dynesius, M., & Nilsson, C. (1994). Fragmentation and flow regulation of river in systems the northern third of the world. *Science*, 266(5186), 753–762.
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: Multiple Sequence Alignment with High Accuracy and High Throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5) 1792–97. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>.
- Emery, N. C., Forrestel, E. J., Jui, G., Park, M. S., Baldwin, B. G., & Ackerly, D. D. (2012). Niche evolution across spatial scales: Climate and habitat specialization in California *Lasthenia* (Asteraceae). *Ecology*, 93(8 Supplement), 151–166.
- Espinar, J. L., & Clemente, L. (2007). The impact of vertic soil cracks on submerged macrophyte diaspore bank depth distribution in Mediterranean temporary wetlands. *Aquatic Botany*, 87(4), 325–328. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.06.007>
- Fabian, Y., Bollmann, K., Brang, P., Heiri, C., Olschewski, R., Rigling, A., Stofer, S., & Holderegger, R. (2019). How to close the science-practice gap in nature conservation? Information sources used by practitioners. *Biological Conservation*, 235(2019), 93–101.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.011>

- Fabre, G., Fiches, J.-L., & Paillet, J.-L. (1997). *L'aqueduc antique de Nîmes et le drainage de l'étang de Clausonne : hypothèses sur le financement de l'ouvrage et sur l'identité de son concepteur*. In R. Bedon (ed.), *Les aqueducs de la Gaule romaine et des régions voisines*. Presses universitaires de Limoges, pp. 193–220.
- Faegri, K., & Iversen, J. (1989). *Textbook of Pollen Analysis*. J. Wiley & Sons, Chichester.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, *61*, 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Falk, D. A. (1992). Chapter 16 : From conservation biology to conservation practice: strategies for protecting plant diversity. In Fiedler P. L. *et al. Conservation Biology - The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management*. Springer, New York, pp. 397–431.
- Favarger, C., & Galland, N. (1985). Chromosome Number Reports LXXXVII. *Taxon*, *34*, 346–51.
- Fazey, I., Fazey, J. A., Salisbury, J. G., Lindenmayer, D. B., & Dovers, S. (2006). The nature and role of experiential knowledge for environmental conservation. *Environmental Conservation*, *33*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1017/S037689290600275X>
- Fenner, M. (ed.) (1992). *The ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. Int., Wallingford, 384 pp.
- Fernández-Pascual, E., Jiménez-Alfaro, B., Díaz, T. E. (2013). The temperature dimension of the seed germination niche in fen wetlands. *Plant Ecology*, *214*(4), 489–499.
- Fiedler, P. L., & Laven, R. D. (1996). *Selecting reintroduction sites*. In Falk, D. A., Millar, C. I., & Olwell, M. (eds.). *Restoring Diversity. Strategies for reintroduction of endangered plants*. Island Press, Washington, D.C, pp. 157–169.
- Fraaije, R. G. A., Ter Braak, C. J. F., Verduyn, B., Breeman, L. B. S., Verhoeven, J. T. A., & Soons, M. B. (2015). Early plant recruitment stages set the template for the development of vegetation patterns along a hydrological gradient. *Functional Ecology*, *29*(7), 971–980. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12441>
- Fraser, L. H., Harrower, W. L., Garris, H. W., Davidson, S., Hebert, P. D. N., Howie, R., Moody, A, Polster, D., Schmitz, O. J., Sinclair, A. R. E., Starzomski, B. M., Sullivan, T. P., Turkington, R., & Wilson, D. (2015). A call for applying trophic structure in ecological restoration. *Restoration Ecology*, *23*(5), 503–507. <https://doi.org/10.1111/rec.12225>
- Funk, A., Gschöpf, C., Blaschke, A. P., Weigelhofer, G., & Reckendorfer, W. (2013). Ecological niche models for the evaluation of management options in an urban floodplain-conservation vs. restoration purposes. *Environmental Science and Policy*, *34*, 79–91. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2012.08.011>
- Gaberščik, A., Urbanc-Berčič, O., Kržič, N., Kosi, G., & Brancelj, A. (2003). The intermittent Lake Cerknica: Various faces of the same ecosystem. *Lakes and*

- Reservoirs: Research and Management*, 8(3-4), 159–168.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2003.00228.x>
- Gallego-Fernández, J. B., García-Mora, M. R., & García-Novo, F. (1999). Small wetlands lost: a biological conservation hazard in Mediterranean landscapes. *Environmental Conservation*, 26(3), 190–199. <https://doi.org/10.1017/S0376892999000272>
- Gauthier, P., Pons, V., Letourneau, A., Kleszczewski, M., Papuga, G., & Thompson, J. D. (2017). Combining population monitoring with habitat vulnerability to assess conservation status in populations of rare and endangered plants. *Journal for Nature Conservation*, 37, 83–95. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.03.005>
- Gavrilets, S., & Vose, A. (2007). Case studies and mathematical models of ecological speciation. 2. Palms on an oceanic island. *Molecular Ecology*, 16(14), 2910–2921. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03304.x>
- Gayte, X. (1991). *Les oiseaux et les amphibiens de l'étang de la Capelle-Masmolène (Gard)*. Mémoire EPHE, 32 pp.
- Gelviz-Gelvez, S. M., Pavón, N. P., Illoldi-Rangel, P., & Ballesteros-Barrera, C. (2015). Ecological niche modeling under climate change to select shrubs for ecological restoration in Central Mexico. *Ecological Engineering*, 74, 302–309. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.09.082>
- Ghazanfar, S. A. (2016) *Lythraceae*. In Ghazanfar, S.A., & Edmondson, J. R. *Flora of Iraq. Vol. 5*. Royal Botanical Garden, Kew, pp. 1–7.
- Ghosn, D., Vogiatzakis, I. N., Kazakis, G., Dimitriou, E., Moussoulis, E., Maliaka, V., & Zacharias, I. (2010). Ecological changes in the highest temporary pond of western Crete (Greece): Past, present and future. *Hydrobiologia*, 648(1), 3–18. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0143-9>
- Ghrabi-Gammar, Z., Muller, S. D., Rouissi, M., Ben Haj Jilani, I., Rhazi, L., de Bélair, G., Ben Saad-Limam, S., & Daoud-Bouattour, A. (2017). *Rumex tunetanus* (Polygonaceae): Rediscovery of an endangered tunisian endemic. *Phytotaxa*, 296(2), 118–130. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.296.2.2>
- Gillot, M. X. (1880). Compte rendu des herborisations faites du 21 au 25 juillet 1880 dans le pays basque.” presented at the « session extraordinaire de la société botanique de France », Bayonne, July 21-25.
- Girardin, S. (2011). *Mise à jour de la cartographie de l'habitat naturel d'intérêt communautaire prioritaire *3170 Gazons amphibies méditerranéens sur le site Natura 2000 FR9101402 « Etang et mares de La Capelle »*. Rapport CEN L-R, DREAL L-R.
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53(1), 7–26.
- Godefroid, S., Piazza, C., Rossi, G., Buord, S., Stevens, A.-D., Aguraiuja, R., Cowell, C., Weekley, C. W., Vogg, G., Iriondo, J. M., et al. (2010). How successful are plant species reintroductions? *Biological Conservation*, 144, 672–682.
- Godet, L., & Devictor, V. (2018). What Conservation Does. *Trends in Ecology and*

- Evolution*, 33(10), 720–730. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.004>
- Gough, L., Shaver, G. R., Carroll, J., Royer, D. L., & Laundre, J. A. (2000). Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: The importance of soil pH. *Journal of Ecology*, 88(1), 54–66. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00426.x>
- Gouy, M., Guindon, S., & Gascuel, O. (2010). Sea View version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution*, 27(2), 221–24. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>.
- Graham, S. A. (1979). The Origin of *Ammannia* × *Coccinea* Rottboell. *Taxon*, 28(1), 169–78.
- Graham, S. A. (2007). *Lythraceae*. In Kubitzki, K. (Ed.) *Flowering Plants Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants, Vol 9.*, Springer, New York, 226–246.
- Graham, S. A. (2013). Fossil records in the Lythraceae. *Botanical Review*, 79, 48–145.
- Graham, S. A., & Cavalcanti, T. (2001). New Chromosome Counts in the Lythraceae and a Review of Chromosome Numbers in the Family. *Systematic Botany*, 26(3), 445–458. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-26.3.445>
- Graham, S. A., Hall, J., Sytsma, K., & Su-hua, S. (2005). Phylogenetic analysis of the Lythraceae based on four gene regions and morphology. *International Journal of Plant Sciences*, 166(6), 995–1017. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/432631> .
- Graham, S. A., Diazgranados, M., & Barber, J. C. (2011). Relationships among the confounding genera *Ammannia*, *Hionanthera*, *Nesaea* and *Rotala* (Lythraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 166(1), 1–19. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01126.x>.
- Graham, S. A., & Graham, A. (2014). Ovary, fruit and seed morphology of the Lythraceae. *International Journal of Plant Sciences*, 175(2), 202–240.
- Green, P., & Ben, M. (2019). *Package lme4*. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>.
- Griffith, A. B., & Forseth, I. N. (2003). Establishment and reproduction of *Aeschynomene virginica* (L.) (Fabaceae) a rare, annual, wetland species in relation to vegetation removal and water level. *Plant Ecology*, 167(1), 117–125. <https://doi.org/10.1023/A:1023952907092>
- Griffith, A. B., & Forseth, I. N. (2005). Population matrix models of *Aeschynomene virginica*, a rare annual plant: implications for conservation. *Ecological Application*, 15(1), 222–233.
- Grillas, P., Van Wijck, C., & Battedou, G. (1988). *Impact of flooding date on the biomass and species composition of the submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue. Implications for management*. In *Conservation and development: the sustainable use of wetland resources. Proceedings of the 3rd international wetland conference*, pp. 19–23.
- Grillas, P., Garcia-Murillo, P., Geertz-Hansen, O., Marbá, N., Montes, C., Duarte, C. M.,

- Tan Ham, L., & Grossmann, A. (1993). Submerged macrophyte seed bank in a mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia*, *94*(1), 1–6.
- Grillas, P., Gauthier, P., Yavercovski, N., & Perennou, C. (2004). *Les mares temporaires mediterraneennes. Volume 1*. Station biologique de la Tour du Valat. 118 pp.
- Grime, J. P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Band, S. R. (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, *69*(3), 1017–1059.
- Grímsson, F., Zetter, R., & Hofmann, C. C. (2011). *Lythrum* and *Peplis* from the late cretaceous and cenozoic of North America and Eurasia: new evidence suggesting early diversification within the Lythraceae.” *American Journal of Botany*, *98*(11), 1801–15. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100204>.
- Grossenbacher, D. L., Veloz, S. D., & Sexton, J. P. (2014). Niche and range size patterns suggest that speciation begins in small, ecologically diverged populations in north american monkeyflowers (*Mimulus* spp.). *Evolution*, *68*(5), 1270–1280. <https://doi.org/10.1111/evo.12355>
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, *52*(1), 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1977.tb01347.x>
- Guéniot, P., & Kleszczewski, M. (2018). *Suivis scientifiques sur le site Natura 2000 « étang et mares de La Capelle »*. Rapport CEN L-R, Syndicat mixte des gorges du Gardon.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, *8*(9), 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Hájková, P., & Hájek, M. (2004). Bryophyte and vascular plant responses to base-richness and water level gradients in Western Carpathian Sphagnum-rich mires. *Folia Geobotanica*, *39*(4), 335–351. <https://doi.org/10.1007/BF02803207>
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, *25*(1), 173–182.
- Heywood (ed.), V. H. (1995). *Global Biodiversity Assessment*. United Nations Environment Programme. Cambridge University Press, Cambridge, 1140 pp.
- Hollingsworth, P. M., Gornall, R. J., & Bailey, J. P. (1992). Contribution to a cytological catalogue of the british and irish flora, 2. *Watsonia*, *19*, 34–137.
- Honnay, O., Bossuyt, B., Jacquemyn, H., Shimono, A., & Uchiyama, K. (2008). Can a seed bank maintain the genetic variation in the above ground plant population? *Oikos*, *117*(1), 1–5. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16188.x>
- Hötzel, N., & Otte, A. (2003). Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science*, *6*, 131–40.

- Huang, Y., & Su-hua S. (2011). Phylogenetics of Lythraceae *sensu lato* : a preliminary analysis based on chloroplast *rbcl* gene , *psaA/ycf3* spacer , and nuclear rDNA Internal Transcribed Spacer (ITS). *International Journal of Plant Sciences*, 163(2), 215–25.
- Huc, S., & Jacob, F. (2017). La banque de semence du sol, réservoir pour la régénération. *Espaces Naturels*, 32, 41–42.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Incagnone, G., Marrone, F., Barone, R., Robba, L., & Naselli-Flores, L. (2015). How do freshwater organisms cross the “dry ocean”? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia*, 750(1), 103–123. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2110-3>
- Jackson, A. L. R. (2011). Renewable energy vs. biodiversity: Policy conflicts and the future of nature conservation. *Global Environmental Change*, 21(4), 1195–1208. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2011.07.001>
- Jeffries, M. (2008). The spatial and temporal heterogeneity of macrophyte communities in thirty small, temporary ponds over a period of ten years. *Ecography*, 31(6), 765–775. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05487.x>
- Jensen, P. K. (1995). Effect of light environment during soil disturbance on germination and emergence pattern of weeds. *Annals of Applied Biology*, 127(3), 561–571.
- Joharchi, M., Ghahremaninejad, F., & Vitek, E. (2007). New plant records for Khorassan Province , Iran. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 108(B), 277–301.
- Jordan, A. (1847). Observation sur plusieurs plantes nouvelles rares ou critiques de la France, Fragment 5. Presented at the Société Linnéenne de Lyon, Lyon, february 8.
- Jusaitis, M. (2004). Habitat specificity, seed germination and experimental translocation of the endangered herb *Brachycome muelleri* (Asteraceae). *Biological Conservation*, 116(2), 251–266. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00196-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00196-4)
- Jusaitis, M. (2005). Translocation trials confirm specific factors affecting the establishment of three endangered plant species. *Ecological Management and Restoration*, 6(1), 61–67. <https://doi.org/10.1111/j.1442-8903.2005.00220.x>
- Kavak, S. (2014a). *Lythrum borysthenicum*. The IUCN Red List of Threatened Species website. e.T164474A22522056 (accessed May 27, 2019).
- Kavak, S. (2014b). *Lythrum thymifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species website. e.T164315A42329622 (accessed May 27, 2019).
- Kavak, S. (2014c). *Lythrum tribracteatum*. The IUCN Red List of Threatened Species website. e.T164209A42329902 (accessed May 27, 2019).
- Keane, T. M., Creevey, C. J., Pentony, M. M., Naughton, T. J., & McInerney, J. O., (2006). Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on empirical data shows that ad hoc assumptions for choice of matrix are not justified. *BMC Evolutionary Biology*, 6, 1–17. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-6-29>.

- Keeley, J. E. (1998). Photosynthesis in Submerged Aquatic Plants. *The Botanical Review*, 64(2), 121–175.
- Keeley, J. E., & Zedler, P. H. (1998). *Characterization and global distribution of vernal pools*. In Witham, C. W. et al. (eds.). *Ecology, conservation, and management of vernal pool ecosystems : proceedings from a 1996 conference* California Native Plant Society, Sacramento, CA, pp. 1–14.
- Knight, A. T., Cowling, R. M., Rouget, M., Balmford, A., Lombard, A. T., & Campbell, B. M. (2008). Knowing but not doing: Selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conservation Biology*, 22(3), 610–617. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00914.x>
- Koehne, E. (1884). Les Lythariées italiennes. *Nuovo Giornale. Botanico Italiano*, 16(1), 100–104.
- Koehne, E. (1903). *Lythraceae*. In Engler, A., (ed.). *Das Pflanzenreich 4. 216*. Engelmann, Leipzig, pp. 1–306.
- Kresser, W., & Laszloffy, W. (1964). Hydrologie du Danube. *La Houille Blanche*, 2, 133–177.
- Kuhnholz-Lordat, G. (1949). La végétation de la Costière et sa cartographie. In Bordas, M., et al. *Contribution à la mise en valeur de la Costière du Gard*. Chastanier frères et alméras, Nîmes, pp. 61–226.
- Lancaster, M. J., Nimmo, J. S., Lenghaus, C., Gill, I. J., Crawford, R. D., Badman, R. T., Samuel, J. L., Werner, C. J., Button, C, Kvalheim, N. (2009). *Lythrum hyssopifolia* (lesser loosestrife) poisoning of sheep in Victoria. *Australian Veterinary Journal*, 87(12), 476–479. <https://doi.org/10.1111/j.1751-0813.2009.00512.x>
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29(6), 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>.
- Lansdown, R.V. (2011). “*Lythrum thesioides*.” The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/species/164324/5827024> (accessed 15 February 2019).
- Lavergne, S., Thompson, J. D., Garnier, E., & Debussche, M. (2004). The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: A comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*, 107(3), 505–518. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13423.x>
- 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*, 86(3), 523. <https://doi.org/10.2307/3546656>
- Les, D. H. (2017). *Aquatic Dicotyledons of North America: Ecology, Life History, and Systematics*. CRC Press, Boca Raton, 338 pp..
- Levin, D. A. (2009). Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent

- populations. *New Phytologist*, 183(3), 661–666. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02889.x>
- Linhart, Y. B. (1974). Intra-population differentiation in annual plants: *Veronica peregrina* L. raised under non-competitive conditions. *Evolution*, 28, 232–243.
- Linhart, Y. B., & Baker, I. (1973). Intra-population differentiation of physiological response to flooding in a population of *Veronica peregrina* L. *Nature*, 242(5395), 275–276. <https://doi.org/10.1038/242275a0>
- Lira-Noriega, A., & Manthey, J. D. (2014). Relationship of genetic diversity and niche centrality: A survey and analysis. *Evolution*, 68(4), 1082–1093. <https://doi.org/10.1111/evo.12343>
- Lo Presti, R. M., & Oberprieler, C. (2009). Evolutionary history, biogeography and ecoclimatological differentiation of the genus *Anthemis* L. (Compositae, Anthemideae) in the circum-Mediterranean area. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1313–1332. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02121.x>
- Lönn, M., & Prentice, H. C. (2002). Gene diversity and demographic turnover in central and peripheral populations of the perennial herb *Gypsophila fastigiata*. *Oikos*, 99(3), 489–498. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11907.x>
- López-Alvarez, D., Manzaneda, A. J., Rey, P. J., Giraldo, P., Benavente, E., Allainguillaume, J., Mur, L., Caicedo, A. L., Hazen, S. P., Breiman, A., et al. (2015). Environmental niche variation and evolutionary diversification of the *Brachypodium distachyon* grass complex species in their native circum-mediterranean range. *American Journal of Botany*, 102(7), 1073–1088. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500128>
- Lotterman, K., Sloomweg, E., Cornips, N., Barendse, R., Eimers, N., & Quist, C. (2018). *Exaculum pusillum* (Lam.) Caruel – Dwergdraadgentiaan, een fraaie onopvallende gentiaan uit het dwergbiezenverbond, nieuw voor Nederland. *Gorteria – Dutch Botanical Archives*, 40, 79–90.
- Lövkvist, B., & Hultgård, U. M. (1999). Chromosome numbers in south swedish vascular plants. *Opera Botanica*, 137, 1–42.
- Luo, W., Li, M. H., Sardans, J., Lü, X. T., Wang, C., Peñuelas, J., Wang, Z., Han, X. G., & Jiang, Y. (2017). Carbon and nitrogen allocation shifts in plants and soils along aridity and fertility gradients in grasslands of China. *Ecology and Evolution*, 7(17), 6927–6934. <https://doi.org/10.1002/ece3.3245>
- MacDougall, A. S., Gilbert, B., & Levine, J. M. (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97(4), 609–615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01514.x>
- Mallaliev, M. M., & Zalibekov, M. D. (2018). новые виды сосудистых растений для флоры дагестана и россии. *ботанический журнал*, 103 (1), 122–124.
- Marcelin, P. (1949). *Terres des Costières*. In Bordas, M., et al. *Contribution à la mise en valeur de la Costière du Gard*. Chastanier frères et alméras, Nîmes, pp. 228–328.
- Maris, V. (2018). *La part sauvage du monde*. Editions du Seuil, Paris, 259 pp.
- Marres, P. (1949). *La Costière: étude géographique*. In Bordas, M., et al. *Contribution à la*

- mise en valeur de la Costière du Gard*. Chastanier frères et alméras, Nîmes, pp. 41–60.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., Servín, J. I., & Kiff, L. F. (2006). Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, *40*(4), 411–418. <https://doi.org/10.1017/S0030605306001360>
- Marty, J. T. (2005). Effects of cattle grazing on diversity in ephemeral wetlands. *Conservation Biology*, *19*(5), 1626–1632. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00198.x>
- Mauchamp, A., Blanch, S., & Grillas, P. (2001). Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings. *Aquatic Botany*, *69*(2-4), 147–164. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00135-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00135-8)
- Medail, F., & Quezel, P. (1997). Hot-Spots Analysis for Conservation of Plant Biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *84*(1), 112–127.
- Médail, F., & Verlaque, R. (1997). Ecological characteristics and rarity of endemic plants from Southeast France and Corsica: Implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, *80*(3), 269–281. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00055-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00055-9)
- 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.
- Médail, F., & Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, *36*(7), 1333–1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>
- Měsíček, J., & Jarolímová, V. (1992). *List of Chromosome Numbers of the Czech Vascular Plants*. Academia, Praha, 144 pp.
- Mesleard, F., Yavercovski, N., & Dutoit, T. (2016). Photoperiod buffers responses to salt and temperature during germination of two coastal salt marsh colonizers *Juncus acutus* and *Juncus maritimus*. *Plant Biosystems*, *150*(6), 1156–1164.
- Mesterházy, A. (2017). Egyéves fűzények (*Lythrum*) Magyarországon : a Hyssopifolia alnemzetség hazai adatainak revíziója. *Kitaibelia*, *2*(1), 64–70. doi: 10.17542/kit.22.64.
- Metzner, K., Gachet, S., Rocarpin, P., & Saatkamp, A. (2017). Seed bank, seed size and dispersal in moisture gradients of temporary pools in Southern France. *Basic and Applied Ecology*, *21*, 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.06.003>
- Michaud, H., & Molina, J. (1999). L'étang de la Capelle. *Bulletin de la Société Botanique du Vaucluse*, *7*, 8.
- Miller, J. R., & Hobbs, R. J. (2007). Habitat restoration - Do we know what were doing. *Restoration Ecology*, *15*(3), 382–390.
- Minissale, P., & Sciandrello, S. (2016). Ecological features affect patterns of plant communities in Mediterranean temporary rock pools. *Plant Biosystems*, *150*(1), 171–179. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.986248>

- Minissale, P., Molina, J. A., & Sciandrello, S. (2017). *Pilularia minuta* Durieu (Marsileaceae) discovered in south-eastern-Sicily : new insights on its ecology , distribution and conservation status. *Botany Letters*, 164(3), 197–208. <https://doi.org/10.1080/23818107.2017.1357051>
- Molina, J. A. (2017). Chapter 7 Aquatic and wetland vegetation of the iberian peninsula. In Loidi, J. (ed). *The vegetation of the iberian peninsula, volume 2*. Springer, New York, pp. 355–396.
- Molinier, R., & Tallon, G. (1948). L’Isoetion en Costière nîmoise. *Bulletin de La Societe Botanique de France*, 95(7-9), 343–353. <https://doi.org/10.1080/00378941.1948.10834735>
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., & Worm, B. (2011). How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biology*, 9(8), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>
- Morgan, V., & Leon, C. (1992). *Datasheets of flora species for revision of Appendix I of the Bern Convention. Vol. 2*. Council of Europe, Strasbourg, 160 pp.
- Morris, J. A. (2007) *A Molecular Phylogeny of the Lythraceae and Inference of the Evolutions of Heterostily*. PhD Dissertation of Kent State University, 107 pp.
- Muller, I., Buisson, E, Mouronval, J. B., & Mesléard, F. (2013). Temporary wetland restoration after rice cultivation: is soil transfer required for aquatic plant colonization? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 411*, 1–17.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nilsson, C., Grelsson, G., Johansson, M., & Sperens, U. (1988). Can rarity and diversity be predicted in vegetation along river banks? *Biological Conservation*, 44(3), 201–212. doi: 10.1016/0006-3207(88)90102-4.
- Nishihiro, J., Nishihiro, M.A., & Washitani, I. (2006) Restoration of wetland vegetation using soil seed banks: lessons from a project in lake kasumigaura, Japan. *Landscape and Ecological Engineering*, 2(2), 171–76.
- Oksanen, A. J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., Hara, R. B. O., Simpson, G. L., Solymos, P., et al. (2019). *Package “vegan”*. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Olivier, L., Galland, J.P., & Maurin, H. (1995). *Livres rouge de la flore menace de France. Tome 1: Espèces prioritaires*. Muséum national d’Histoire Naturelle, Paris, 662 pp.
- Paoli, G. D., Curran, L. M., & Zak, D. R. (2006). Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: Evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *Journal of Ecology*, 94(1), 157–170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01077.x>
- Papuga, G., Gauthier, P., Ramos, J., Pons, V., Pironon, S., Farris, E., & Thompson, J. D. (2015). Range-wide variation in the ecological niche and floral polymorphism of the western mediterranean geophyte *Narcissus dubius* Gouan . *International Journal of*

- Plant Sciences*, 176(8), 724–738. <https://doi.org/10.1086/683010>
- Papuga, G., Gauthier, P., Pons, V., Farris, E., & Thompson, J. D. (2018). Ecological niche differentiation in peripheral populations: a comparative analysis of eleven Mediterranean plant species. *Ecography*, 41(10), 1650–1664. <https://doi.org/10.1111/ecog.03331>
- Paradis, G., & Pozzo-di-Borgo, M. L. (2004). *Crypsis schoenoides* (L.) Lam. In Grillas, P., et al. *Les mares temporaires méditerranéennes. Volume 2*. Station biologique de la Tour du Valat, pp. 12–14.
- Pardé, M. (1919). Le régime du Rhône à Beaucaire. In *Recueil Des Travaux de L'institut de Géographie Alpine, tome 7, n°2*, Université de Grenoble, pp 309–368.
- Pardé, M. (1952). La crue exceptionnelle du Pô en novembre 1951. *Revue de Géographie Alpine*, 40(3), 521–525. <https://doi.org/10.3406/rga.1952.1065>
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12, 361–371. <https://doi.org/10.1109/CLOUD.2010.16>
- Pignatti, S. 1982. *Flora D'italia : Volume 2*. Edagricole, Bologna. 732 pp.
- Pinto-Cruz, C., Molina, J. A., Barbour, M., Silva, V., & Espírito-Santo, M. D. (2009). Plant communities as a tool in temporary ponds conservation in SW Portugal. *Hydrobiologia*, 634(1), 11–24. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9885-7>
- Pironon, S., Papuga, G., Villellas, J., Angert, A. L., García, M. B., & Thompson, J. D. (2017). Geographic variation in genetic and demographic performance: new insights from an old biogeographical paradigm. *Biological Reviews*, 92(4), 1877–1909. <https://doi.org/10.1111/brv.12313>
- Pirsoul, L. (2013). *Zone humide de Campuget. Notice de gestion 2013, préalable à l'établissement d'un plan de gestion du site*. 66 pp.
- Porto, M., Pereira, A. J., Rego, R., Farminhão, J., Clemente, A., Vitorino, J. L., & Tauleigne-Gomes, C. (2012). *Elatine brochonii* Clavaud (Elatinaceae), a new species to the portuguese flora. *Acta Botanica Malacitana*, 37, 173–178.
- Poschlod, P., & Rosbakh, S. (2018). Mudflat species: Threatened or hidden? An extensive seed bank survey of 108 fish ponds in Southern Germany. *Biological Conservation*, 225(2018), 154–163. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.024>
- Pouzolz de, P. (1862). *Flore du département du Gard*. Editions Coulet, Montpellier., 686 pp.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2001). The niche of higher plants: Evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1483), 2383–2389. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1801>
- Probert, R. J. (1992). The role of temperature in germination ecophysiology. In Fenner, M. (ed). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. Int., Wallingford, pp 285–325.

- Pryer, K. M., Smith, A. R., Hunt, J. S., & Dubuisson, J. Y. (2001). *RbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *American Journal of Botany*, 88(6), 1118–30. <https://doi.org/10.2307/2657095>.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Pullin, A. S., & Knight, T. M. (2001). Effectiveness in conservation practice: Pointers from medicine and public health. *Conservation Biology*, 15(1), 50–54. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.99499.x>
- Pullin, A. S., Knight, T. M., Stone, D. A., & Charman, K. (2004). Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making? *Biological Conservation*, 119(2), 245–252. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.007>
- Puntillo, D., & Puntillo, M. (2014). On the presence of *Riella notarisii* (Riellaceae) in the peninsular Italy. *Flora Mediterranea*, 24(January 2014), 93–98. <https://doi.org/10.7320/FIMedit24.093>
- R Core Team. (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. <https://www.r-project.org/>.
- Ranal, M. A., & Santana D. G. (2006). How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira de Botanica*, 29(1), 1–11.
- Rasle, P., Bioret, F., Magnanon, S., Glemarec, E., Gautier, C., Guillevic, Y., & Gallet, S. (2018). Identification of success factors for the reintroduction of the critically endangered species *Eryngium viviparum* J. Gay (Apiaceae). *Ecological Engineering*, 122, 112–119. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.07.021>
- Raunkiær, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford, 632 pp.
- Ravot, C., Gazaix, A., Fontes, H., & Grillas, P. (2018a) *Lythrum thymifolia* L. In Pires, M., & Pavon, D. (eds). *La Flore remarquable des bouches du Rhône*. Biotope edition, p 299.
- Ravot, C., Gazaix, A., Fontes, H., & Grillas, P. (2018b) *Lythrum tribracteatum* Salzm. ex Spreng. In Pires, M., & Pavon, D. (eds). *La Flore remarquable des bouches du Rhône*. Biotope edition, p 300.
- Redford, K. H., & Taber, A. (2000). Writing the wrongs: Developing a safe-fail culture in conservation. *Conservation Biology*, 14(6), 1567–1568. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.01461.x>
- Rhazi, L., Grillas, P., Charpentier, A., Rhazi, M., Tiolet, D., Desnoubes, L., Duborper, E., Yavercovski, N., El Khyari, D. (2007). *Effet de l'hydrologie sur les populations d'une espèce rare des mares temporaires méditerranéennes : Elatine brochonii (Elatinaceae)*. In Paracuellos, M. (ed). *Ambientes mediterraneos. Funcionamiento, biodiversidad y conservacion de los ecosistemas mediterraneos*. Instituto de Estudios Almerienses, Almería, pp. 185–193.
- 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, 69–88.
- Rhazi, M., Grillas, P., Charpentier, A., & Médail, F. (2004). Experimental management of Mediterranean temporary pools for conservation of the rare quillwort *Isoetes setacea*. *Biological Conservation*, 118(5), 675–684. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.016>
- Rhazi, M., Grillas, P., Médail, F., & Rhazi, L. (2005). Consequences of shrub clearing on the richness of aquatic vegetation in oligotrophic seasonal pools in Southern France. *Phytocoenologia*, 35(2-3), 489–510. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2005/0035-0489>
- Rhazi, L., Rhazi, M., Grillas, P., & Khyari, D. El. (2006). Richness and structure of plant communities in temporary pools from western Morocco: Influence of human activities. *Hydrobiologia*, 570(1), 197–203. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0180-6>
- 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(1), 185–194. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9893-7>
- Rhazi, L., Grillas, P., Saber, E. R., Rhazi, M., Brendonck, L., & Waterkeyn, A. (2012). Vegetation of Mediterranean temporary pools: A fading jewel? *Hydrobiologia*, 689(1), 23–36. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0679-3>
- Robinson, J. G. (2006). Conservation biology and real-world conservation. *Conservation Biology*, 20(3), 658–669. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00469.x>
- Rocarpin, P., Gachet, S., Metzner, K., & Saatkamp, A. (2015). Moisture and soil parameters drive plant community assembly in Mediterranean temporary pools. *Hydrobiologia*, 781(1), 55–66. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2604-7>
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–42. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>.
- Rosbakh, S., & Poschlod, P. (2015). Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient. *Functional Ecology*, 29(1), 5–14. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12304>
- Roux, D. J., Rogers, K. H., Biggs, H. C., Ashton, P. J., & Sergeant, A. (2006). Bridging the science-management divide: Moving from unidirectional knowledge transfer to knowledge interfacing and sharing. *Ecology and Society*, 11(1), 4. <https://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art4/>
- Rouy, G., & Camus, E. G. (1901). *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine. Tome 7*. Société des sciences naturelles de la Charente-Inférieure. 349 pp.
- Roy, J., & Sonie, L. (2006). Germination and Population Dynamics of Cistus Species in Relation to Fire. *The Journal of Applied Ecology*, 29(3), 647–655. <https://doi.org/10.2307/2404472>

- Ruhí, A., Sebastian, O. S., Feo, C., Franch, M., Gascón, S., Richter-Boix, À., Boix, D., & Llorente, G. (2012). Man-made Mediterranean temporary ponds as a tool for amphibian conservation. *Annales de Limnologie*, *48*(1), 81–93.
<https://doi.org/10.1051/limn/2011059>
- Ruíz de Clavijo, E., & García-Panta-León, F. I. (1986). Números cromosómicos de plantas occidentales. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, *42*, 495–96.
- 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*(1), 77–86.
<https://doi.org/10.1007/s10750-009-9894-6>
- 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. <https://doi.org/10.1139/B10-091>
- Sahuquillo, M., Miracle, M. R., Morata, S. M., & Vicente, E. (2012). Nutrient dynamics in water and sediment of Mediterranean ponds across a wide hydroperiod gradient. *Limnologica*, *42*(4), 282–290. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.08.007>
- Salisbury, E. J. (1969). The reproductive biology and occasional seasonal dimorphism of *Anagallis minima* and *Lythrum hyssopifolia*. *Watsonia*, *7*(1), 25–39.
- Sauer, J., & Struik, G. (1964). A possible ecological relation between soil disturbance , light-flash , and seed germination. *Ecology*, *45*(4), 884–886.
- Sax, D. F., Early, R., & Bellemare, J. (2013). Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, *28*(9), 517–523. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.010>
- Schaefer, H., Hardy, O.J., Silva, L., Barraclough, T.G., & Savolainen V. (2011). Testing Darwin’s naturalization hypothesis in the Azores. *Ecology Letters*, *14*(4), 389–96.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01600.x>
- Scheffer, M., Van Geest, G. J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Butler, M. G., Hanson, M. A., Declerck, S., & De Meester, L. (2006). Small habitat size and isolation can promote species richness: Second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, *112*(1), 227–231. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14145.x>
- Schwartz, M. W. (2012). Using niche models with climate projections to inform conservation management decisions. *Biological Conservation*, *155*, 149–156.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.011>
- Semlitsch, R. D., & Bodie, J. R. (1998). Are small, isolated wetlands expendable? *Conservation Biology*, *12*(5), 1129–1133. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.98166.x>
- Shishkin, B. K. & Bobrov, E.G. (1949) *Flora of the U.S.S.R. Volume XV*. Izdatel’stvo Akademii Nauk SSSR, Moskova-Leningrad, 565 pp.
- SILENE : Système d’Information et de Localisation des Espèces Natives et Envahissantes, database of CBN méditerranéen de Porquerolles, CBN alpin, CBN des Pyrénées et de

- Midi Pyrénées. <http://flore.silene.eu> (accessed February 15, 2019).
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(11), 605–611. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.003>
- Sims, J. T. (1986). Soil pH effects on the distribution and plant availability of manganese, copper, and zinc. *Soil Science Society of America Journal*, 50(2), 367–373.
- Smith, R. G. B., & Brock, M. A. (2007). The ups and downs of life on the edge: The influence of water level fluctuations on biomass allocation in two contrasting aquatic plants. *Plant Ecology*, 188(1), 103–116. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9151-2>
- Solomon, S., Plattner, G. K., Knutti, R., & Friedlingstein, P. (2009). Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(6), 1704–1709. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812721106>
- Soubelet, H. (2018). *Chercheurs et gestionnaires d'espaces naturels protégés: des liens à construire*. Fondation pour la recherche sur la Biodiversité, 76 pp.
- Soulé, M. (1985). What is Conservation Biology? *BioScience*, 35(11), 727–734.
- Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22(21), 2688–90. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>.
- Stuckey, R. L. (1980.) Distributional history of *Lythrum salicaria* (Purple loosestrife) in North America. *Bartonia* 47, 3–20.
- Šumberová, K., Ducháček, M., & Lososová, Z. (2012). Life-history traits controlling the survival of *Tillaea aquatica*: A threatened wetland plant species in intensively managed fishpond landscapes of the Czech Republic. *Hydrobiologia*, 689(1), 91–110. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0857-3>
- Sunderland, T., Sunderland-Groves, J., Shanley, P., & Campbell, B. (2009). Bridging the Gap : How can information access and exchange between conservation biologists and field practitioners be improved for better conservation outcomes ? *Biotropica*, 41(5), 549–554.
- Sutherland, W. J., Pullin, A. S., Dolman, P. M., & Knight, T. M. (2004). The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(6), 305–308. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.018>
- Suzuki, R., & Shimodaira, H. (2006). Pvcust: An R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. *Bioinformatics*, 22(12), 1540–1542. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl117>
- Tallon, G. (1967). *Trifolium angulatum* W. et K. et *Ranunculus lateriflorus* D.C. dans l'Isoetion de la Costière Nimoise. *Bulletin de La Societe Botanique de France*, 114(7-8), 329–331. <https://doi.org/10.1080/00378941.1967.10838365>
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., & Kumar S. (2007). MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) Software Version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24(8), 1596–99. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm092>.

- Taran, G. S. (1993). On syntaxonomy of Black Irtysh flood-plain ephemeral vegetation. *Siberian Journal of Biology*, 5, 79–84.
- Templeton, A. R. (1980). Modes of Speciation and Inferences Based on Genetic Distances. *Evolution*, 34(4), 719. <https://doi.org/10.2307/2408026>
- Ter Heerdt, G. N. J., Verweij, G. L., Bekker, R. M., & Bakker, J. P. (1996). An improved method for seed-bank analysis: Seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology*, 10(1), 144–151. <https://doi.org/10.2307/2390273>
- Thiers, B. (2019). Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed May 2019).
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1983). A Comparative Study of Germination Responses to Diurnally-Fluctuating Temperatures. *The Journal of Applied Ecology*, 20(1), 141–156. <https://doi.org/10.2307/2403382>
- Thouvenot, L., Haury, J., & Thiebaut, G. (2013). A success story: Water primroses, aquatic plant pests. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23(5), 790–803. <https://doi.org/10.1002/aqc.2387>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Tison, J.-M., Jauzein, P., & Michaud, H. (2014). *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publication, Turriers, 2080 pp.
- Tockner, K., Schiemer, F., & Ward, J. V. (1998). Conservation by restoration: The management concept for a river-floodplain system on the Danube river in Austria. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 8(1), 71–86.
- Totterdell, S., & Roberts, E. H. (1979) Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant Cell and Environment*, 2(2), 131–137.
- Toutlemonde, D. (2003). Un grand chantier d'assainissement et de mise en valeur: le dessèchement des marais de Jonquières du Moyen Age à nos jours. *Bulletin de La Société D'histoire et D'archéologie de Beaucaire*, 156-157, 8–13 & 3–17.
- Touzard, B., Amiaud, B., Langlois, E., Lemauviel, S., & Clément, B. (2004). The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora*, 199(1), 25–35. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00129>
- Tran, J. N., Yang, P. J., Morton, A. G., Todd, A. A., Boulton, J. G., & Philbey, A. W. (2013). Suspected *Lythrum hyssopifolia* (lesser loosestrife) poisoning of cattle. *Australian Veterinary Journal*, 91(11), 474–476. <https://doi.org/10.1111/avj.12114>
- Tuckett, R. E., Merritt, D. J., Hay, F. R., Hopper, S.D., & Dixon, K. W. (2010). Dormancy, germination and seed bank storage: A study in support of ex situ conservation of

- macrophytes of southwest Australian temporary pools. *Freshwater Biology*, 55(5), 1118–1129.
- Tukey, J.W. (1949) Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics*, 5(2), 99–114.
- Tuomisto, H. (2006). Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: Implications for coexistence and speciation. *Ecography*, 29(3), 273–284. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04390.x>
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. (1968). *Flora Europaea - Vol. 2 – Rosaceae to Umbelliferae*. Cambridge University Press, Cambridge. 469 pp.
- UICN France, & MNHN. (2012). *La Liste rouge des espèces menacées en France. Crustacés d'eau douce de France métropolitaine*. Dossier de presse, 7 juin 2012.
- Valdez, J. W., Hartig, F., Fennel, S., & Poschold, P. (2019). The Recruitment Niche Predicts Plant Community Assembly Across a Hydrological Gradient Along Plowed and Undisturbed Transects in a Former Agricultural Wetland. *Frontiers in Plant Science*, 10, 88. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00088>
- Van den Brink, F. W. B., Van der Velde, G., Bosman, W. W., & Coops, H. (1995). Effects of substrate parameters on growth responses of eight helophyte species in relation to flooding. *Aquatic Botany*, 50(1), 79–97. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00452-6](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00452-6)
- Van den Broeck, M., Rhazi, L., Waterkeyn, A., El Madihi, M., Grillas, P., Kneitel, J. M., & Brendonck, L. (2019). Livestock disturbances in Mediterranean temporary ponds: A mesocosm experiment with sheep manure and simulated trampling. *Freshwater Biology*, 64(5), 856–869. <https://doi.org/10.1111/fwb.13268>
- Van der Valk, A.G., & Davis, C.B. (1978). The Role of Seed Banks in the Vegetation Dynamics of Prairie Glacial Marshes. *Ecology*, 59(2), 322–335. doi: 10.2307/1936377.
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Vandecaetsbeek, T., Pineau, O., Grillas, P., & Brendonck, L. (2008a). Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: A case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshwater Biology*, 53(11), 2264–2273. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02071.x>
- Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Vandewaerde, H., Seaman, M., & Brendonck, L. (2008b). Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography*, 31(5), 567–577. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05442.x>
- 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(7), 1142–1155. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.7.1142>
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494–499.

- Walsh, J. C., Dicks, L. V., & Sutherland, W. J. (2015). The effect of scientific evidence on conservation practitioners' management decisions. *Conservation Biology*, 29(1), 88–98. <https://doi.org/10.1111/cobi.12370>
- Ward, J. V. (1998). Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation*, 83(3), 269–78. doi:10.1016/S0006-3207(97)00083-9.
- Waterkeyn, A., Grillas, P., Vanschoenwinkel, B., & Brendonck, L. (2008). Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshwater Biology*, 53(9), 1808–1822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02005.x>
- Waterkeyn, A., Grillas, P., Vanschoenwinkel, B., & Brendonck, L. (2008). Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshwater Biology*, 53(9), 1808–1822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02005.x>
- Webb, D. A. (1967). Generic limits in European Lythraceae. *Feddes Repert*, 74, 10–13.
- Webb, D. A. (1968). *Lythrum L.* In Tutin, T.G. et al. (Eds). *Flora Europaea 2*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 300–302.
- Weibull, W. (1951). A statistical distribution function of wide applicability. *Journal of Applied Mechanics*, 18, 293–297.
- Weissergerber, M., Roturier, S., Julliard, R., & Guillet, F. (2019). Biodiversity offsetting: Certainty of the net loss but uncertainty of the net gain. *Biological Conservation*, 237, 200–208. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.036>
- Wienhold, C. E., & Van Der Valk, A. G. (1989). The impact of duration of drainage on the seed banks of northern prairie wetlands. *Canadian Journal of Botany*, 67(6), 1878–1884. <https://doi.org/10.1139/b89-238>
- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193. <https://doi.org/10.1554/03-447>
- 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(2), 329–341. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00153-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00153-8)
- Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., & Pärtel, M. (2012). Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 796–802. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>
- Wisheu, I. C., & Keddy, P. A. (1991). Seed banks of a rare wetland plant community: distribution patterns and effects of human-induced disturbance. *Journal of Vegetation Science*, 2, 181–188. <https://doi.org/10.2307/3235950>
- Wood, T. E., Takebayashi, N., Barker, M. S., Mayrose, I., Greenspoon, P. B., & Rieseberg, L. H. (2009). The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *PNAS*, 106 (33), 13875–79. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811575106>

- Xiao, C., Xing, W., & Liu, G. (2010). Seed germination of 14 wetland species in response to duration of cold-wet stratification and outdoor burial depth. *Aquat Biology*, *11*(2), 169–177.
- Yavercovski, N. (2004). *Marsilea strigosa* Willd. In Grillas, P., et al. *Les mares temporaires méditerranéennes. Volume 2*. Station biologique de la Tour du Valat, pp. 45–48.
- Zacharias, I., Dimitriou, E., Dekker, A., & Dorsman, E. (2007). Overview of temporary ponds in the Mediterranean region: Threats, management and conservation issues. *Journal of Environmental Biology*, *28*(1), 1–9.
- Zacharias, I., & Zamparas, M. (2010). Mediterranean temporary ponds. A disappearing ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, *19*(14), 3827–3834. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9933-7>
- Zedler, P. H. (1987). The ecology of Southern California vernal pools: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Report 85 (7. 11), 136 pp.
- Zedler, P. H., & Black, C. (1992). Seed Dispersal by a Generalized Herbivore: Rabbits as Dispersal Vectors in a Semiarid California Vernal Pool Landscape. *The American Midland Naturalist*, *128*(1), 1-10. <https://doi.org/10.2307/2426407>

ANNEXES

ANNEXE 1

Fiches descriptive des *Lythrum* annuels de la flore française.

Modèle utilisé : « La Flore remarquable des Bouches du Rhône », publiée par M. Pires et D. Pavon, Biotope édition, 2018, 464p.

2 fiches co-rédigées dans cet ouvrage :

- *Lythrum thymifolia*

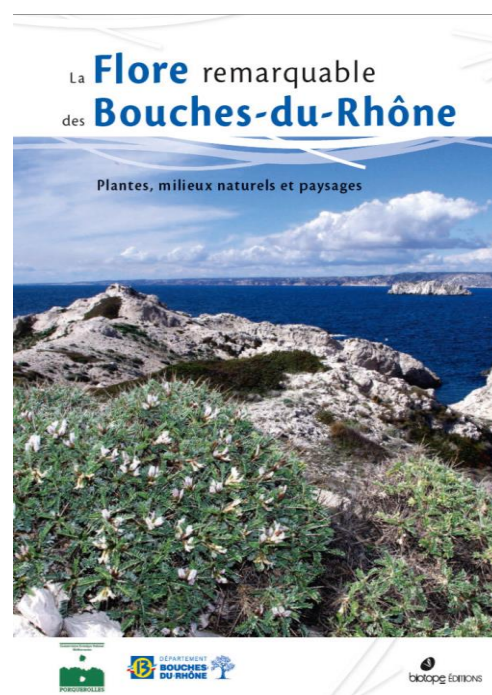
Ravot C., Gazaix A., Fontes F. & Grillas P., 2018, *Lythrum thymifolia* L. In : Pires M. & Pavon D. (eds) *La Flore remarquable des bouches du Rhône*. Biotope edition, p299.

- *Lythrum tribracteatum*

Ravot C., Gazaix A., Fontes F. & Grillas P., 2018b, *Lythrum tribracteatum* Salzm. Ex Spreng. In : Pires M. & Pavon D. (eds) *La Flore remarquable des bouches du Rhône*. Biotope edition, p300.

Les fiches présentées ici se concentrent sur la distribution mondiale des espèces, par conséquent les textes se consacrant au département des bouches du Rhône ont été retirés. En plus de ces deux fiches publiées dans l'ouvrage évoqué, nous avons réalisé une fiche pour les 4 autres espèces de *Lythrum* annuels présent dans les mares temporaires méditerranéennes françaises, et donc considérées dans cette thèse.

D'un point de vue méthodologique, nous avons combiné différentes sources bibliographiques et nos observations personnelles (notamment issues du chapitre 5). J'ai également réalisé une synthèse de la distribution mondiale de chacun des taxons, intégrant diverses sources d'informations listée à la suite de ces 6 fiches. La précision des cartes produites est faible, mais ces dernières sont les premières produites pour ces espèces à l'échelle mondiale.



Lythrum thymifolia L., 1753

Famille : *Lythraceae* J.St.-Hil., 1805

Synonymes

- *Lythrum thymifolium* Sm., 1809
- *Lythrum hyssopifolia* subsp. *thymifolia* (L.) Batt., 1889
- *Lythrum hybridum* Klokov, 1950
- *Lythrum melanospermum* Săvul. & Zahar., 1934
- *Middendorfia thymifolia* (L.) Tacik, 1959

Nom vernaculaire : Salicaire à feuilles de thym

Type biologique : thérophyte printannière

Cycle biologique : annuelle

Phénologie : Avril – Juin (Tison *et al.* 2014)

Pollinisation : Probablement majoritairement autogame. (Entomogamie ?)

Barochore

Caryotype : n=5 (Castroviejo Bolibar *et al.* 1997)

Description

Plante annuelle herbacée basse et glabre, dépassant rarement les 10 cm. Tige grêle et dressée, plus ou moins rameuse. Petites feuilles linéaires, alternes (sauf les premières qui sont opposées) et sessiles très rapprochées. Fleurs très petites (<3mm de diamètre) et solitaires à 4 pétales roses. Calice court et tubuleux, à 4 appendices allongés. 2 étamines incluses. Capsule contenant environ $14 \pm 2,8$ graines brun clair (poids d'une graine : environ 70 μ g). Des difficultés existent pour la détermination de ce taxon, notamment en raison de confusions possibles avec *Lythrum hyssopifolia*, qui s'en différencie par des fleurs le plus souvent hexamères (6 pétales), près de deux fois plus grandes et avec plus de 2 étamines. Il semblerait toutefois que les relations phylogénétiques entre ces deux taxons restent à préciser (données non publiées).

Aire de répartition globale

Lythrum thymifolia est une espèce méditerranéenne implantée en Europe en Afrique du Nord et en Asie occidentale. En France continentale, *Lythrum thymifolia* est connue des régions méditerranéennes uniquement (Auvergne-Rhône-Alpes, Occitanie et PACA). Elle est également présente en Corse. *Lythrum thymifolia* est en limite Nord d'aire de distribution dans l'Ardèche et la Drôme (bien que des populations résiduelles se trouvent plus au Nord : Allier, Haute Loire). Elle est plutôt rare en Occitanie, où la géologie principalement calcaire lui est moins favorable, hormis dans les Pyrénées-Orientales et au



niveau des affleurements basaltiques de l'Hérault. Elle est également connue des Costières nîmoises (Gard). C'est plus à l'Est que l'espèce présente ses principales populations française, dans le Var notamment, où les substrats de la plaine des Maures ou du massif de l'Esterel par exemple lui sont particulièrement favorables, et où *L. thymifolia* peut être localement dominante.



Ecologie

C'est une espèce de mares et de ruisseaux temporaires. Elle se développe sur des substrats oligotrophes (pH ~6), en bordure extérieure des mares, ou dans de légères dépressions ou gazons humides. Un substrat simplement saturé ou faiblement inondé durant de très courtes périodes hivernales lui suffit. Elle est précoce (floraison d'avril à Juin) et présente un cycle de vie rapide, parfaitement adapté à des milieux à assèchement précoce. *Lythrum thymifolia* est peu compétitrice, et peut être présent sur des sols peu profonds. Elle fait partie des communautés des petits gazons amphibies méditerranéens (*Isoetion*) et des gazons amphibies annuels méditerranéens (*Nanocyperetalia*).

Préférence substrat : siliceux (grès, schistes, basaltes, etc.) ($5.5 < \text{pH} < 7$, faible quantité de matières organiques)

Germiation : 10 à 20°C, à la lumière (Chapitre 4).

Conservation et menaces

Liste rouge mondiale de l'UICN : LC (Kavak 2014b)

Liste rouge de la Flore vasculaire de France métropolitaine - 1 (2012) : NT

Lythrum tribracteatum Salzm. ex Spreng., 1827

Famille : *Lythraceae* J.St.-Hil., 1805

Synonymes

- *Lythrum bibracteatum* Salzm. ex DC., 1828
- *Lythrum dibracteatum* Guss., 1843
- *Lythrum salzmannii* Jord., 1847
- *Lythrum sophiae* Klokov, 1946



Nom vernaculaire : Salicaire à trois bractées

Type biologique : thérophyte printanière /estivale

Cycle biologique : annuelle

Phénologie : juin – septembre (Tison *et al.* 2014)

Pollinisation : Probablement majoritairement autogame. (entomogamie ?)

Barochore

Caryotype : n=5 (Castroviejo Bolibar *et al.* 1997)

Description

Plante herbacée basse (5-30 cm). Tige grêle et rameuse. Plante à port très variable, d'érigée à étalée. Feuilles plus ou moins obovales, fines et allongées, alternes (sauf les premières qui sont opposées). Fleurs solitaires, aux tubes étroits et allongés, en forme de trompette. Calice à dents très réduites. 5 à 6 pétales de couleur violacée, à base blanchâtre. 5 à 6 étamines incluses. Capsule cylindrique, contenant 28 ± 4 graines de petite taille (30 μ g).

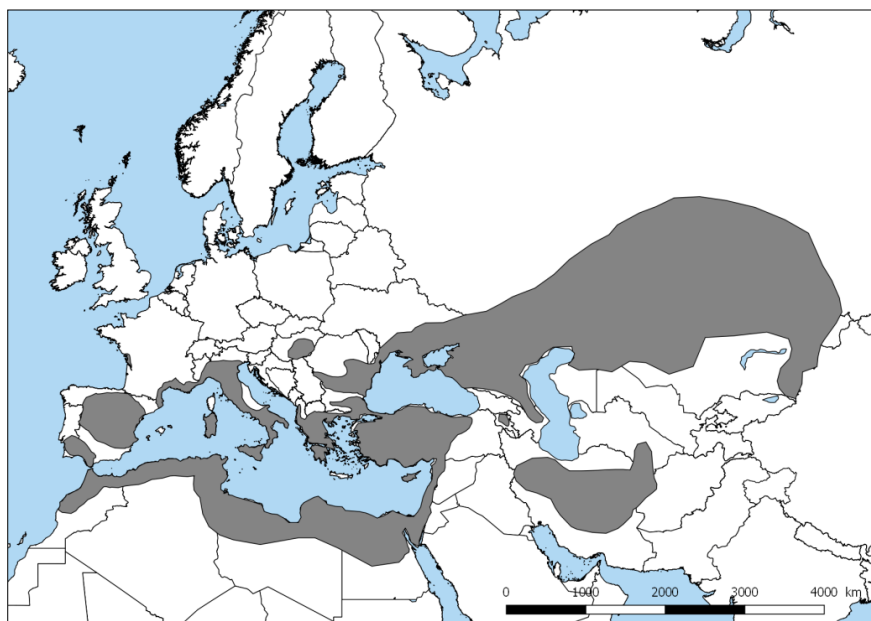
Aire de répartition globale

Lythrum tribracteatum est une espèce euryméditerranéenne implantée en Europe méridionale et centrale, ainsi qu'en Afrique du Nord et en Asie occidentale. Elle est également introduite en Californie.

En France, *Lythrum tribracteatum* est observée en région atlantique (Vendée, Loire Atlantique et Charente -maritime (Olivier *et al.* 1991). Mais c'est surtout en région méditerranéenne qu'on la retrouve, où elle s'éloigne rarement à plus de 100km de la côte. L'espèce est d'ailleurs présente dans des zones humides littorales, notamment en Camargue.

Ecologie

Lythrum tribracteatum est une espèce amphibie des mares temporaires qui nécessite à minima un sol saturé en eau pour germer. Elle semble supporter temporairement de faibles hauteurs d'eau au stade végétatif, mais complète son cycle en phase exondée. Elle se développe préférentiellement sur des sols mesotrophes à eutrophes, à pH neutre ou légèrement basique, et à forte teneur en nutriment (Carbones et Azote). Elle tolère ainsi un



substrat faiblement saumâtre.

Dans les mares temporaires méditerranéennes, *Lythrum tribracteatum* se développe souvent en position topographique basse. Il fait partie des communautés des gazons amphibies annuels méditerranéens en France continentale (*Nanocyperetalia*). Il est ainsi régulièrement associé à *Damasonium polyspermum* comme espèce caractéristique de l'alliance méditerranéo-atlantique du *Lythrion tribracteati* (Bensettiti *et al.* 2002). *Lythrum tribracteatum* fait également partie des petits gazons amphibies méditerranéens (*Isoetion*). C'est une espèce plutôt tardive (floraison en Mai-Juin, parfois jusqu'en Septembre).

Pref substrat : légèrement alcalin ($7 < \text{pH} < 8$), fortement variable mais possiblement présentant de forte concentration en matière organique, tolérance à de faibles salinités.

Germination : 20°C, à la lumière (Chapitre 4).

Conservation et menaces

Liste rouge mondiale de l'UICN : LC (Kavak 2014c)

Liste rouge de la Flore vasculaire de France métropolitaine - 1 (2012) : LC

Lythrum borysthenicum (Schrank) Litv. 1917

Famille : *Lythraceae* J.St.-Hil., 1805

Synonymes

- *Lythrum nummularifolium* Lois. 1833
- *Portula nummulariifolia* Fourr. 1868
- *Peplis erecta* Raq. Ex Moris 1840
- *Middendorfia borysthenica* (M.Bieb. ex Schrank) Trautv. 1842
- *Peplis boraei* Jord. 1846
- *Ammannia boraei* Guépin 1842



Nom vernaculaire : Pourpier d'eau du Dniepr, Peplis dressé.

Type biologique : thérophyte printannière/estivale

Cycle biologique : annuelle

Phénologie : Mai – Juillet (septembre) (Tison *et al.* 2014)

Pollinisation : Probablement majoritairement autogame. (entomogamie ?)

Barochore

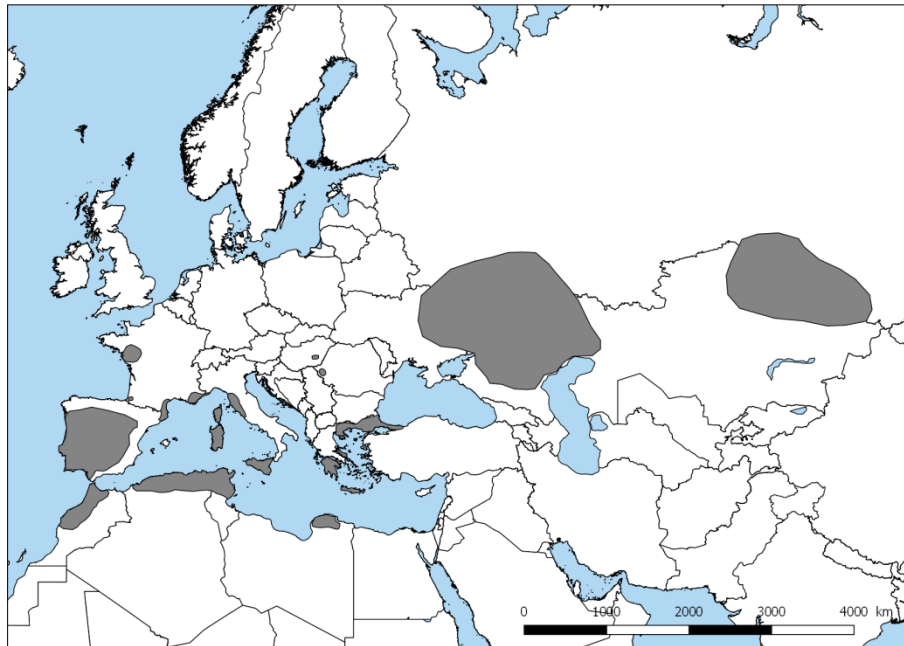
Caryotype : $2n=30$ (Castroviejo Bolibar *et al.* 1997)

Description

Plante annuelle herbacée basse et glabre. Tige rameuse, plus ou moins dressée. Feuilles presque aussi larges que longues, alternes (sauf les premières qui sont opposées) et sessiles, adoptant souvent une ondulation du limbe. Fleurs petites et solitaires, à 6 pétales rouges et fragiles. Calice court, presque aussi large que long, en forme de cloche. 6 étamines incluses. Capsule contenant environ 30 graines brunes (poids d'une graine : environ 30 μ g). Facilement distinguable de *Lythrum portula* par ses pétales rouges, ses feuilles ondulées à bases larges.

Aire de répartition globale

Lythrum borysthenicum est une espèce méditerranéenne implantée en Europe en Afrique du Nord et en Asie occidentale. Sa distribution semble fragmentée, avec des régions où l'espèce est abondante (Maroc (Rhazi com. pers.), Portugal ou Sardaigne (Caria *et al.* 2015; Pinto-Cruz *et al.* 2009), et des observations isolées (Hongrie (Mesterházy 2017), ou en Roumanie). En France, l'espèce est présente en Corse. On la retrouve un peu sur la façade ouest, et surtout sur le pourtour méditerranéen, avec deux noyaux principaux, le Var et l'ouest héraultais. On la retrouve également dans quelques stations isolées des Pyrénées orientales.



Ecologie

Lythrum borysthenicum est une espèce de mares et de ruisseaux temporaires. Elle se développe sur des substrats oligotrophes à mesotrophes en bordure des mares jusque dans leurs centres, ou dans de légères dépressions ou gazons humides. L'espèce se limite en revanche à des substrat acide.

Elle fait partie des communautés des petits gazons amphibies méditerranéens (*Isoetion*) et des gazons amphibies annuels méditerranéens (*Nanocyperetalia*), dans lesquels elle est souvent associée à *Lythrum thymifolia* et de petits joncs annuels.

Pref substrat : siliceux (grès, schistes, basaltes, etc.) ($4.5 < \text{pH} < 6$, matières organiques plutôt faibles mais variable)

Germination : opportuniste (10 à 25°C, lumière ou obscurité) (chapitre 4).

Conservation et menaces

Liste rouge mondiale de l'UICN : LC (Kavak 2014a)

Liste rouge de la Flore vasculaire de France métropolitaine - 1 (2012) : Non présente.

Lythrum hyssopifolia L. 1753

Famille : *Lythraceae* J.St.-Hil., 1805

Synonymes

- *Hyssopifolia parviflora* Opiz 1852
- *Chabraea hyssopifolia* (L.) Bubani 1899

Nom vernaculaire : Salicaire à feuilles d'hyssope

Type biologique : thérophyte (/ hemicryptophyte)

Cycle biologique : annuelle (parfois bisannuelle)

Phénologie : Avril – Novembre (Tison *et al.* 2014)

Pollinisation : Probablement majoritairement autogame. (entomogamie ?)

Barochore

Caryotype : n=10 (Castroviejo Bolibar *et al.* 1997) ou n=15 (Les 2017)

Description

Plante très variable, herbacée, glabre. La tige est plus ou moins rameuse, pouvant atteindre 40cm de haut. Feuilles allongées, les premières opposées et plus larges, puis alternes et sessiles. Fleurs solitaires, à 6 pétales d'un rose violacée, plus ou moins foncé. Calice élané, présentant 6 appendices allongés et nettement visibles. En moyenne, 6 étamines sont incluses, mais leur nombre est visiblement très variable (3-12). Capsule contenant une vingtaine de graines brun clair (environ 100µg/graines).

Aire de répartition globale

Lythrum hyssopifolia est une espèce présentant une large distribution sur l'ensemble du Paléarctique occidentale et du Néarctique. L'espèce se retrouve donc de la méditerranéen où elle est commune, à l'Europe du Nord, en Afrique du Nord, au Moyen Orient et en Asie Centrale.

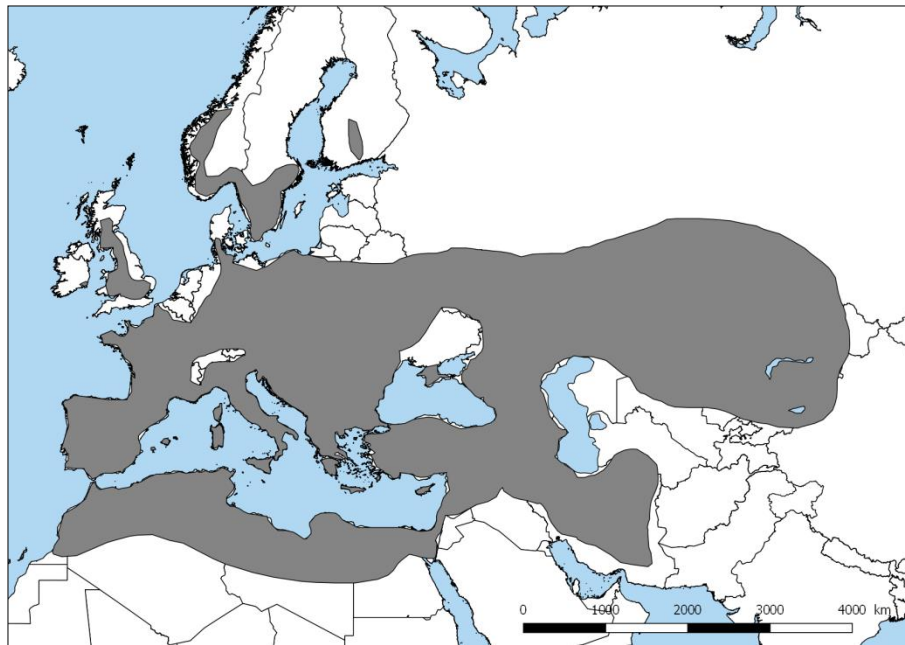
L'espèce est également introduite et invasive en Amérique du Nord, et du Sud, en Australie, Nouvelle Zélande, ainsi qu'en Afrique du Sud.



Ecologie

Lythrum hyssopifolia est une espèce de mares, ruisseaux temporaires, zones humides perturbées, fossés et prairies humides. Elle se développe sur une grande diversité de substrats, d'oligotrophes à eutrophes, dans des gradients d'humidité très variables. L'espèce semble supporter de faibles niveaux de salinité. Elle occupe ainsi une diversité d'habitat importante.

Elle est principalement printanière/estivale, mais des germinations en automne sont parfois observées. L'espèce peut également supporter une longue inondation, pouvant développer un port légèrement flottant.



Pref substrat : Niche écologique opportuniste (ph entre 5 et 8.5, ...)

Germination : printanière ou automnale, semble t il assez opportuniste (Bliss & Zedler 1998). A la lumière principalement (Salisbury 1969).

Conservation et menaces

Liste rouge mondiale de l'UICN : LC (Lansdown 2013)

Liste rouge de la Flore vasculaire de France métropolitaine - 1 (2012) : Non présente.

Lythrum portula (L.) D.A. Webb 1967

Famille : *Lythraceae* J.St.-Hil., 1805

Synonymes

- *Peplis portula* L. 1753
- *Ammannia portula* (L.) Baill. 1874
- *Chabraea compressa* Bubani 1899

Nom vernaculaire : Pourpier d'eau.

Type biologique : thérophyte estivale

Cycle biologique : annuelle

Phénologie : Juin – Octobre (Tison *et al.* 2014)

Pollinisation : Probablement majoritairement autogame. (entomogamie ?)

Barochore

caryotype : $2n=10$ (Castroviejo Bolibar *et al.* 1997)

Description

Plante annuelle herbacée basse et glabre. Tige rameuse, plutôt couchée, avec de petits rameaux dressés. Feuilles spatulées, alternes et d'apparence pétiolée. Fleurs petites et solitaires, à pétales roses mais rarement présents. Calice court, aussi large que long, en forme de cloche, avec 6 appendices allongés visibles. Etamines en nombre variable et incluses. Capsule globuleuse, contenant des graines semblables à celle de *L. borysthenicum*. *Lythrum portula* diffère de cette dernière par son absence de pétales, ses feuilles spatulées non ondulées, et presque pétiolées.

Aire de répartition globale

Lythrum portula est une espèce principalement continentale, se trouvant en limite d'aire en région Méditerranéenne. On la retrouve sur l'ensemble de l'Europe jusque dans le sud des pays scandinaves. Elle est rare en région Méditerranéenne, où elle se limite presque exclusivement aux zones de montagne. Sa distribution est limitée à l'Est par les montagnes de l'Oural, derrière lesquels se trouve une espèce proche, *Lythrum volgense*. L'espèce est introduite aux Etats Unis au Nord de la côte Ouest, et possiblement sur la côte Est (observation inaturalist).

Ecologie



Lythrum portula est une espèce de mares temporaires. On la retrouve surtout dans des milieux à l'assèchement tardif, avec des habitats plutôt variables, de berges d'étangs et cours d'eau, à des prairies temporairement inondée au printemps. Elle se développe plutôt sur des substrats acides, mais semble pouvoir supporter des substrats plus basiques, tolérant également des concentrations de matières organiques légèrement élevées. Elle est estivale et fleurit de Juin à Octobre.



Pref substrat : siliceux (grès, schistes, basaltes, etc.) (pH plutôt <6 mais observation d'une station à pH légèrement basique)

Germination : Non connue (probablement température élevée, espèce continentale et estivale)

Conservation et menaces

Liste rouge mondiale de l'UICN : LC (Lansdown 2014)

Liste rouge de la Flore vasculaire de France métropolitaine - 1 (2012) : Non présente.

Lythrum thesioides M.Bieb., 1808

Famille : *Lythraceae* J.St.-Hil., 1805

Synonymes

- *Lythrum geminiflorum* Bertol. 1842
- *Middendorfia thesioides* (M.Bieb.) Tacik 1959

Nom vernaculaire : Salicaire à feuilles de thésion

Type biologique : thérophyte estivale

Cycle biologique : annuelle

Phénologie : (Juin) Juillet – Septembre

Pollinisation : Probablement majoritairement autogame. (Entomogamie ?)

Barochore

Caryotype : $2n=30$ (Cartereau, com. pers.)

Description

Lythrum thesioides est une plante annuelle, à la taille très variable de quelques centimètres à plus de 30 cm de haut. Plante érigée, plus ou moins ramifiée à la base. Les feuilles sont alternes (les premières sont opposées), sessile, et allongée, se terminant légèrement en point.

Aire de répartition globale

Pour une analyse détaillée, se référer au chapitre 1 de la thèse. *Lythrum thesioides* n'est aujourd'hui plus connue que de 2 populations de France (une troisième ayant été observée jusqu'en 2009). Toutefois, de rares mentions historiques et sporadiques sont notées en Italie, en Hongrie, dans le Caucase (d'où elle est décrite), en Iraq, en Iran, Afganistan et au Kazakhstan. En France, des mentions historiques relatent sa présence sur les berges de la Durance, du Rhône et dans diverses zones humides des Costières de Nîmes, d'où elle est connue encore de nos jours. Pour plus de détails, voir chapitre 1.



Ecologie

Lythrum thesioides est présente sur des zones exondées en été, sur les berges de cours d'eau ou de zones humides. Ainsi, elle est actuellement connue d'anciennes zones humides drainées des Costières dans des milieux fortement perturbés. Historiquement, l'espèce était sûrement présente dans les milieux subissant une inondation hivernale et d'importantes perturbations (lors d'importants épisodes de crues par exemple).



Pref substrat : alcalin ($7.5 < \text{pH} < 8$, faible matière organique) (d'après le chapitre 5)

Germination : à la Lumière, température élevée (25°C), vernalisation dans l'eau pendant 2 mois (d'après le chapitre 4)

Conservation et menaces

Liste rouge mondiale de l'UICN : Non évaluée (EN pour l'Europe (Diadema 2010) et pour la méditerranée (Lansdown 2011).

Liste rouge de la Flore vasculaire de France métropolitaine - 1 (2012) : **NT**

Références citées précédemment :

- Bliss, S. A., & Zedler, P. H. (1998). The germination process in vernal pools: sensitivity to environmental conditions and effects on community structure. *Oecologia*, 113(1), 67–73.
- Caria, M. C., Capra, G. F., Buondonno, A., Seddaiu, G., Vacca, S., & Bagella, S. (2015). Small-scale patterns of plant functional types and soil features within Mediterranean temporary ponds. *Plant Biosystems*, 149(2), 384–394.
- Castroviejo Bolibar, S., Aedo, C., Benedi, C., Lainz, M., Muñoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G., & Paiva, J. (1997). *Flora iberica*. Vol. 8. Haloragaceae-Euphorbiaceae (Real Jardí).
- Diadema, K. (2010). *Lythrum thesioides*. Retrieved January 25, 2018, from The IUCN Red List of Threatened Species website: e.T164324A5826833
- Kavak, S. (2014a). *Lythrum borysthenicum*. Retrieved May 27, 2019, from The IUCN Red List of Threatened Species website: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T164474A22522056.en>
- Kavak, S. (2014b). *Lythrum thymifolia*. Retrieved from The IUCN Red List of Threatened Species website: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T164315A42329622.en>
- Kavak, S. (2014c). *Lythrum tribracteatum*. Retrieved May 27, 2019, from The IUCN Red List of Threatened Species website: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T164209A42329902.en>
- Lansdown, R. V. (2011). *Lythrum thesioides*. Retrieved January 17, 2018, from The IUCN Red List of Threatened Species website: e.T164324A5827024
- Lansdown, R. V. (2013). *Lythrum hyssopifolia*. Retrieved May 22, 2019, from The IUCN Red List of Threatened Species website: e.T164091A13564968
- Lansdown, R. V. (2014). *Lythrum portula*. Retrieved May 22, 2019, from The IUCN Red List of Threatened Species website: e.T164154A42397476
- Les, D. H. (2017). *Aquatic Dicotyledons of North America: Ecology, Life History, and Systematics* (CRC Press).
- Mesterházy, A. (2017). Egyéves fűzények (*Lythrum*) Magyarországon : a *Hyssopifolia* alnemzetség hazai adatainak revíziója. *Kitaibelia*, 4507(1), 64–70. <https://doi.org/10.17542/kit.22.64>
- Pinto-Cruz, C., Molina, J. A., Barbour, M., Silva, V., & Espírito-Santo, M. D. (2009). Plant communities as a tool in temporary ponds conservation in SW Portugal. *Hydrobiologia*, 634(1), 11–24.
- Salisbury, E. J. (1969). The reproductive biology and occasional seasonal dimorphism of *Anagallis minima* and *Lythrum hyssopifolia*. *Watsonia*, 7(1), 25–39.
- Tison, J.-M., Jauzein, P., & Michaud, H. (2014). *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publication.

Références utilisées pour la réalisation des cartes de distribution :

Le degré de précision est variable selon les régions pour les cartes, suivant les données accessibles. Par exemple, les données pour l'Espagne, la France ou la Norvège sont d'une précision importante (observation localisée à moins de 10km). A l'inverse, les données disponibles pour la Grèce ou l'Italie sont des données de présence par « régions », parfois ces régions correspondent à des espaces gigantesque comme pour les pays soviétiques (Russie ou Kazakhstan) avec des « régions » pouvant couvrir plus de 1000km.

Base de données consultées :

France : http://siflore.fcbn.fr/?cd_ref=&r=metro

Espagne : <http://www.anthos.es/>

Grèce : <http://portal.cybertaxonomy.org/flora-greece/intro>

Finlande : <http://koivu.luomus.fi/kasviatlas/maps.php?taxon=102710&year=2018>

Îles britanniques : <https://bsbi.org/maps?taxonid=2cd4p9h.vmk>

Norvège : <https://www.biodiversity.no/>

Chypre : <http://www.flora-of-cyprus.eu/>

Europe (peu détaillée) : <http://www.emplantbase.org/home.html>

Mondiale : UICN (<https://www.iucnredlist.org/>) GBIF (<https://www.gbif.org/>) et iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>)

Flores et autres documents :

Europe

Assyov B. & Petrova A., 2006. *Conspectus of the **Bulgarian** Vascular Flora, Distribution maps and floristic elements*. Bulgarian Biodiversity Foundation. 452p

Barina, Z (ed), 2007. *Distribution atlas of vascular plants in **Albania***. Hungarian Natural History Museum, Budapest. 492p.

Bartha D., Kiraly G., Schmidt D., Tiborecz V., Barina Z., Csiky J., Jakab G., Lesku B., Schmotzer A., Vidéki R., Vojtko A., Zolyomi Sz. (eds), 2015. *Distribution atlas of vascular plants of **Hungary***. University of West Hungary Press, Sopron. 329p.

Bolos, O. & Vigo, J., 1990. *Flora dels **països Catalans**, II*. Editorial Barcino. 736p. (*Cartes de distribution en Europe*)

Davis P.H. 1979. *Flora of **Turkey**, Volume 4*. Edinburgh University Press. 658p.

Oprea A., 2005. *Lista critică a plantelor vasculare din **România***. Editura Universității „Alexandru Ioan Cuza” din Iași. 668p.

Pignatti, S., 1982. *Flora d'**Italia*** : Volume 2. Edagricole, Bologna, Italy.

Webb, D.A., 1968. *Lythrum* L. In: T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb (eds), *Flora Europaea* 2. Cambridge, pp. 300–302.

Afrique

Fennane M., Ibn Tattou M., Ouyahya A. & El Oualidi J., 2007. *Flore pratique du Maroc*, volume 2. Institut scientifique. Université Mohammed V, Rabat. 648p.

Quezel P. & Santa S. 1963 *Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Tome II*. Editions du CNRS, Paris. 605p.

Poittier-Alapetite G. 1979. *Flore de la Tunisie : Angiospermes-dicotylédones, 1, Apétales-dialypétales*. Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la recherche scientifique et le Ministère de l'Agriculture. Tunis. 651p.

Brullo, S. & Guglielmo A., 2001. *Considérations phytogéographiques sur la Cyrénaïque septentrionale. Bocconea* 13: 209-222.

Boulos L. 2000 *Flora of Egypt. volume Two (Geraniaceae – Boraginaceae)*. Al Hadara Publishing. Cairo. 392p.

Moyen-orient

Ghazanfar S.A. & Edmondson J.R. 2013. *Flora of Iraq, Volume V. Part 2: Lythraceae to Campanulaceae*. Royal Botanic Gardens, Kew. 349.

Polatschek A. & Rechinger K.H. 1968. *Lythraceae* in Rechinger K.H.(ed) *Flora Iranica* No. 51. Akademische Druck- u. Verlagsanstalt, Graz. pp. 1-9.

Zohary M. 1966. *Flora Palaestina : Volume Two, Text*. Israel Academy of Sciences and Humanity. 489p.

Mouterde P. 1970. *Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie. Tome II*. Dar et-Mashre, Beirut 720p.

Asie centrale

Shishkin, B.K., Bobrov, E.G., 1949. *Flora of the U.R.S.S. Volume XV*, Izdatel'st. ed.

Stearn, W.T., 1947. Geographical and other abbreviations in the **Flora U.R.S.S.** by Komarov and Others. *New Phytol.* 46: 61–67.

Fedtschenko O. & Fedtschenko B. 1911. *Conspectus Florae Turkestanicae. Beihefte zum botanischen Centralblatt* 28 (1): 1-88.

<https://www.biodiversitylibrary.org/page/33510711#page/567/mode/1up>

ANNEXE 2

Appendix of the article

**“A Phylogeny of the genus *Lythrum* (Lythraceae)”
(Chapitre 3)**

1 **Appendix 1:** List of taxa and accession number for the 126 sequences for the three genes used in this study. Each line represents an individual
 2 for the combined analysis (with concatenation of *rbcL* / *matK* and *ITS* sequences, or empty sequences for lacking genes).

3 *: Sequence obtained in this study

4 +: introduced species / ^c: cultivated.

5 [P]: Previously included in the *Peplis* genus (*L. borysthenticum* : *Peplis borysthentica* Schrank; *L. portula* : *Peplis portula* L.; *L. volgensis*: *Peplis alternifolia* M. Bieb.

6 Origin : AZ : Azores (Portugal), CA: Canada, CH : China, Cr : Crimea, CY : Cyprus, FR: France, GE : Germany, IT : Italy , JP: Japan, MO: Morocco, RU : Russia, SP:
 7 Spain, US: United States of America, ?: Unknown origin.

Species	<i>rbcL</i>	Origin	<i>matK</i>	Origin	ITS	Origin	latitude	longitude
<i>Lythrum alatum</i> Pursh	KJ773667	US	KJ772928	US	MG235246	US		
	MK526159	US	MK520296	US	MG236566	US		
					MG236674	US		
<i>Lythrum borysthenticum</i> (Schrank) Litv. [P]	HM850152	AZ ⁺	HM850985	AZ ⁺				
	Lbor GZ*	FR	Lbor GZ*	FR	Lbor GZ*	FR	43.383725	6.353816
<i>Lythrum californicum</i> Torr. & A. Gray	MF963134	US	MF963454	US	MF964073	US		
<i>Lythrum curtissii</i> Fernald	KX397855	US	KY607284	US				
<i>Lythrum flagellare</i> Shuttlew. ex Chapm	KJ773668	US						
<i>Lythrum flexuosum</i> Lag.	LfleA GZ*	SP	LfleA GZ*	SP	LfleA GZ*	SP	39.865146	-2.686337
	LfleB GZ*	SP	LfleB GZ*	SP	LfleB GZ*	SP	39.865146	-2.686337
<i>Lythrum hyssopifolia</i> L.	L10218	US ⁺						
	HM850153	AZ ⁺	HM850986	AZ ⁺				
					AY905428	CZ		
					KX166961	UK		
					MG234629	CA ⁺		
					MG975399	Cr		
	LhysA GZ	FR			LhysA GZ	FR	43.811793	4.514739
	LhysB GZ (unc)	SP			LhysB GZ	SP	39.895312	4.303218
<i>Lythrum junceum</i> Banks & Sol.	HM850154	AZ ⁺	HM850987	AZ ⁺				
					MG975401	CY		
	LjunA (unc)*	FR			LjunA (unc)*	FR	43.626045	7.125943
<i>Lythrum lineare</i> L.	KJ773669	?			AY910748	?		
<i>Lythrum netofa</i> Vered, Mazar & Gazaix	Lnet GZ*	IS	Lnet GZ*	IS	Lnet GZ*	IS	32.817809	35.350483
<i>Lythrum ovalifolium</i> (A. Gray) Engelm. ex Koehne			GU228443	??				
<i>Lythrum portula</i> (L.) D.A. Webb [P]	HM850155	AZ ⁺	HM850988	AZ ⁺				
	MG247491	CA ⁺			MG235858	CA ⁺		
	MG247816	CA ⁺			MG236107	CA ⁺		
	MG249688	CA ⁺			MG237615	CA ⁺		
	JN893431	UK	JN895968	UK				
	JN892930	UK						
	JN892267	UK						

<i>Lythrum salicaria</i> L.	Lpor GZ*	FR	Lpor GZ*	FR	Lpor GZ*	FR	43.349739	3.382929
	JN893190	UK	JN895784	UK				
	KC584891	IT	KC584933	IT				
	KJ841404	CA ⁺						
	KM360870	UK						
	KT695411	CA ⁺						
	KT695462	CA ⁺						
	KT695529	CA ⁺						
	KX678272	CA ⁺	KX676925	CA ⁺				
	MF349292	US ⁺	MF350260	US				
	MG246659	CA ⁺	MG220749	CA ⁺	MG975396	RU		
	MG240747	FR	MG221120	CA ⁺				
	MG247791	CA ⁺						
	MG248976	CA ⁺						
	MG249698	CA ⁺						
	MK526160	US ⁺	MK520297	US ⁺				
	LC413498	JP						
			MF520297	?				
			KP210399	CA ⁺				
					AF334772	?		
					AY035749	CH		
					AY035750	CH		
					MH245818	RU		
					MH245819	RU		
					MH245821	RU		
					MH245822	RU		
					MH245823	RU		
					MH245825	RU		
<i>Lythrum schelkovnikovii</i> Sosn.					MH245824	RU		
<i>Lythrum thesioides</i> M.Bieb.	LtheA GZ*	FR	LtheA GZ*	FR	MH245820	RU		
	LtheB GZ*	FR			LtheA GZ*	FR	43.831305	4.538402
					LtheB GZ*	FR	43.811793	4.514739
<i>Lythrum thymifolia</i> L.					MG975400	Cr		
	LthyB GZ	KA	LthyB GZ	KA	LthyA GZ	FR	43.360157	6.348274
							53.154641	64.276583
<i>Lythrum tribracteatum</i> Spreng.					MG975398	RU		
	LtriB GZ	FR	LtriB GZ	FR	LtriA GZ	MO		
			GU228444	GE ^C	LtriB GZ	FR	43.280276	3.237556
<i>Lythrum virgatum</i> L.					MG975397	RU		
					MH248834	RU		
					MH245826	RU		
					MH248836	RU		
<i>Lythrum volgense</i> D.A.Webb [P]	Lvol GZ	RU			Lvol GZ	RU	47.5106	46.0109
Outgroup								
<i>Ammannia robusta</i> Heer & Regel	MK525175		MK509411		MG234582			
<i>Ammannia aspera</i> Guill. & Perr.	AY905414		GU228445		AY905429			
<i>Decodon verticillatus</i> (L.) Elliott	AY905406		KJ772713		AY905421			

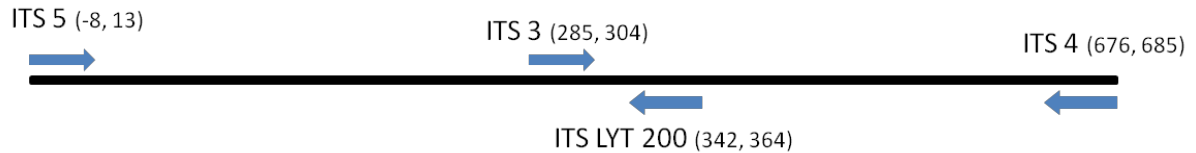
Appendix 2: Definition and location of primers used for this study.

Primers used for this study. (*mod* : modified from the original sequence)

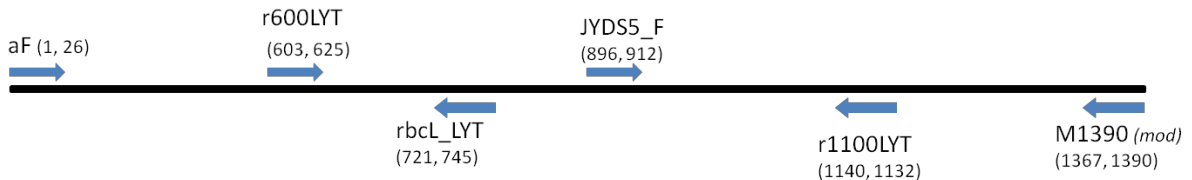
Position	Primer name	Sequence 5' – 3'	Reference
<i>rbcL</i>			
fragment 1 - F	aF	ATGTCACCACAAACAGAGACTAAAGC	(Pryer et al. 2001)
fragment 1 - R	rbcL_LYT	CTTCACATGTACCCGAGTAGCATT	This study
fragment 2 - F	r600LYT	GGATGATGAGAACGTGAACTCAC	This study
fragment 2 - R	r1100LYT	GGCTATGCCAAACGTGAATACCC	This study
fragment 3 - F	JYDS5_F	GCAATGCATGCAGTTATTGATA	(Pryer et al. 2001)
fragment 3 - R	M1390 (<i>mod</i>)	CCTTCCATACTTCACAAGCAGCAG	(Pryer et al. 2001)
<i>matK</i>			
fragment 1 - F	matK-F-uni (<i>mod</i>)	CACATTTAGATTATGCGTCAGATGTA	(Schaefer et al. 2011)
fragment 1 - R	LYT_matK600	CCCAAAAAGTCAAGAGAATACTTTCC	This study
fragment 2 - F	LYT_matK400	GGATTCTTTTCATGCATTATGTTAG	This study
fragment 2 - R	matK-R-uni (<i>mod</i>)	GGTTTTAACACAAGAAAGTCGAAG	(Schaefer et al. 2011)
ITS			
fragment 1 - F	ITS 5	GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG	(Baldwin 1992)
fragment 1 - R	ITS_LYT_200	TTGCGTTCAAAGACTCGATGGTT	This study
fragment 2 - F	ITS 3	GCATCGATGAAGAACGCAGC	(Baldwin 1992)
fragment 2 - R	ITS 4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	(Baldwin 1992)

Schemes of the different fragment targeted with the primers for the three different genes.

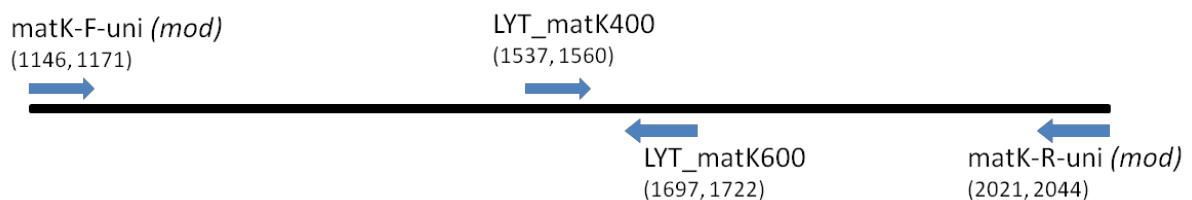
ITS



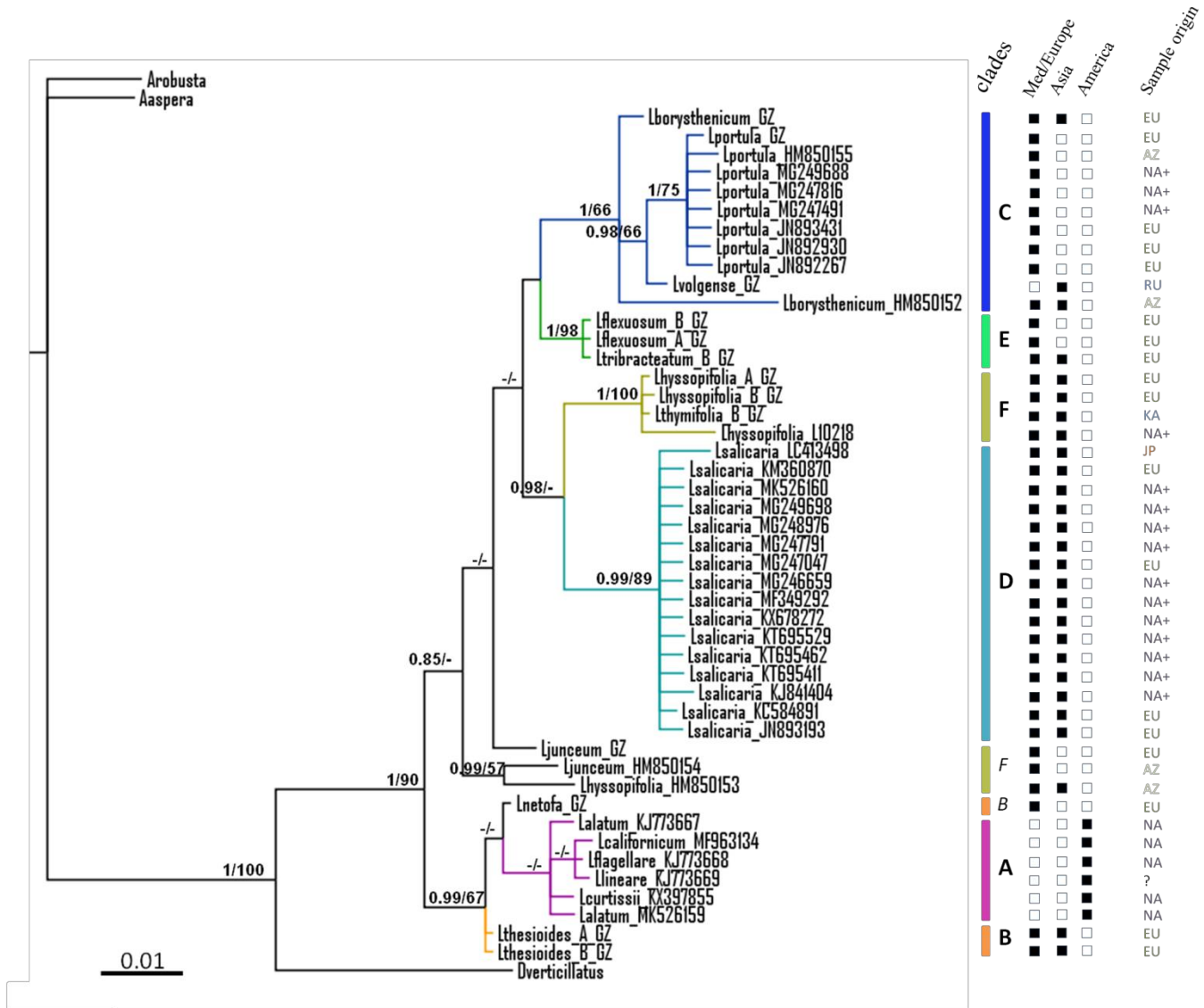
rbcL



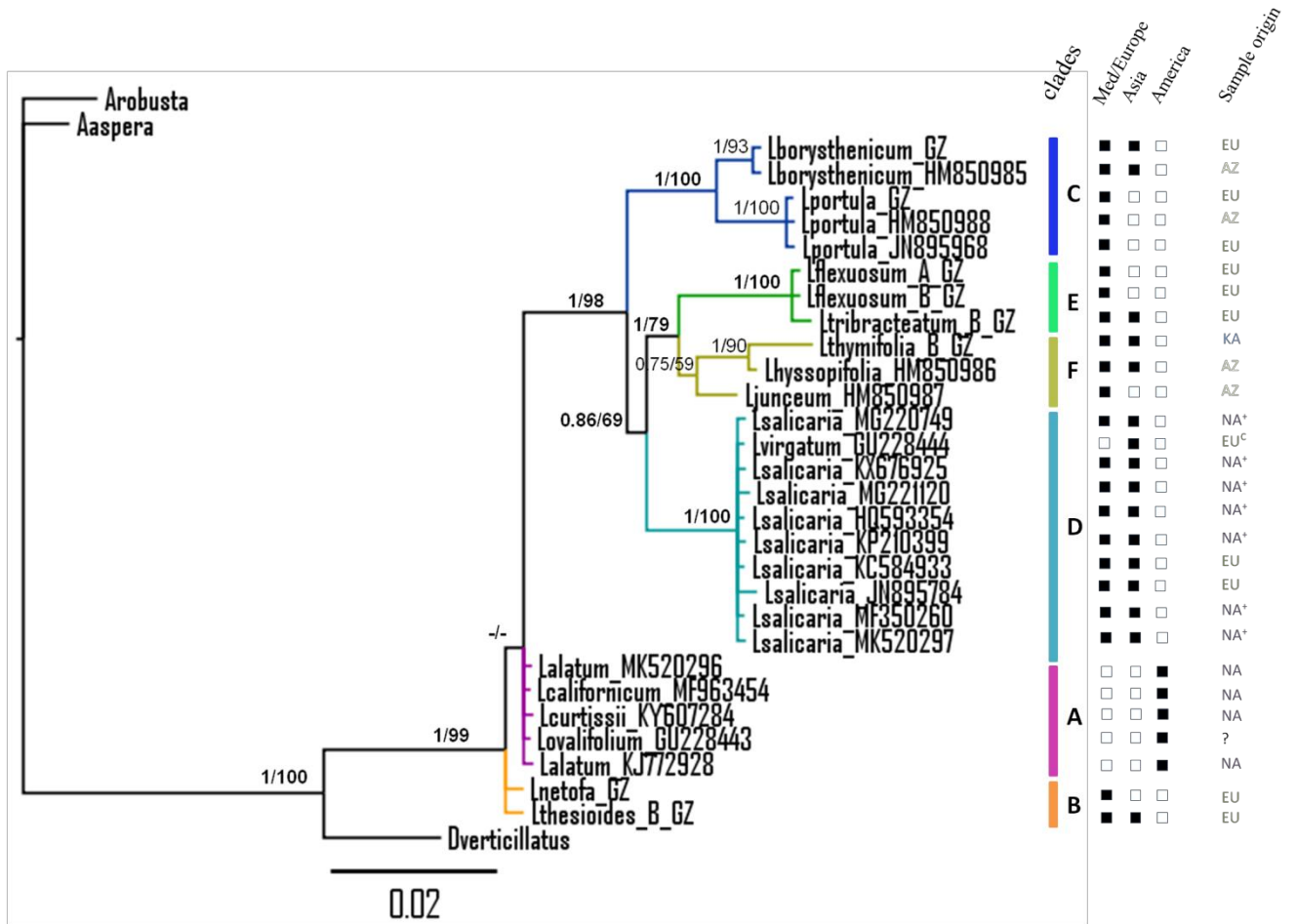
matK



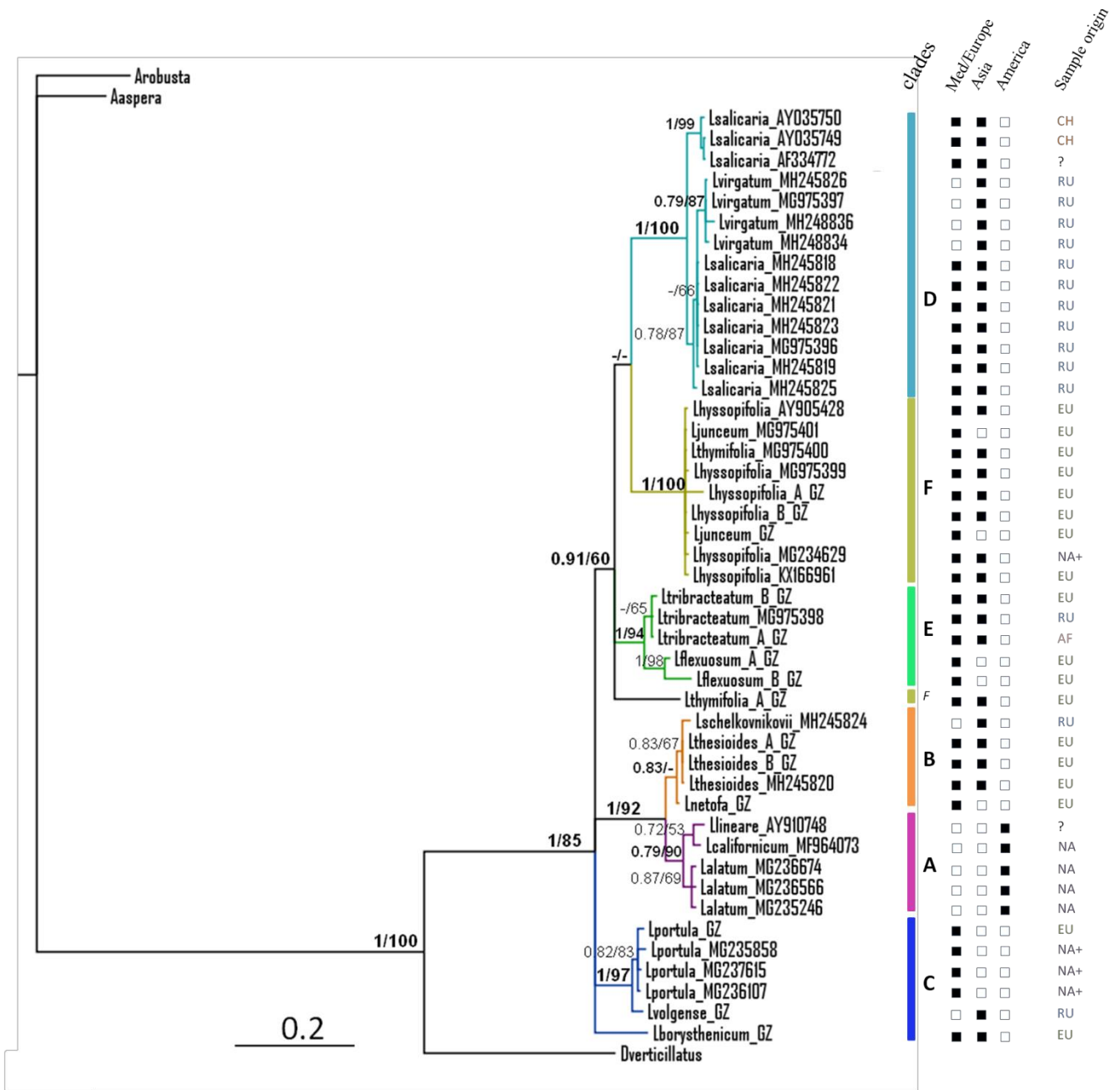
Appendix 3: Bayesian consensus trees obtained for the analysis of each gene independently.



A. Bayesian consensus tree obtained for *rbcL* alignment data representing 1300 nucleotides (Bayesian posterior probabilities (>0.7) / Maximum likelihood percentage (>50%))



B. Bayesian consensus tree obtained for *matK* alignment data (858 bp) (Bayesian posterior probabilities (>0.7) / Maximum likelihood percentage (>50%))



C. Bayesian consensus tree obtained for ITS alignment data (670bp) (Bayesian posterior probabilities (>0.7) / Maximum likelihood percentage (>50%))

Appendix 4: Chromosome counts for the studied species of *Lythrum*.

Species	Nb of chromosomes	references
<i>L. alatum</i>	n=10	(Graham and Cavalcanti 2001)
<i>L. borysthenicum</i>	n=15	(Castroviejo Bolibar et al. 1997)
<i>L. californicum</i>	n=10	Graham, unpublished
<i>L. curtissii</i>	n=10	Graham, unpublished
<i>L. flagellare</i>	n=10	(Graham and Cavalcanti 2001)
<i>L. flexuosum</i>	n=5	(Castroviejo Bolibar et al. 1997)
<i>L. hyssopifolia</i>	n=10	(Castroviejo Bolibar et al. 1997; Ruíz de Clavijo and García-Panta-León 1986; Měsíček and Jarolímová 1992)
<i>L. lineare</i>	n=10	Graham, unpublished
<i>L. ovalifolium</i>	n=10	(Morris 2007)
<i>L. portula</i>	n=5	(Castroviejo Bolibar et al. 1997; Hollingsworth, Gornall, and Bailey 1992; Lövkvist and Hultgård 1999)
<i>L. salicaria</i>	n=15, 25, 29, 30	(Graham and Cavalcanti 2001)
<i>L. thesioides</i>	n=15	(Gazaix et al.: chapter 1)
<i>L. thymifolia</i>	n=5	(Castroviejo Bolibar et al. 1997; Favarger and Galland 1985)
<i>L. tribracteatum</i>	n=5	(Castroviejo Bolibar et al. 1997)
<i>L. virgatum</i>	n=15	(Graham and Cavalcanti 2001)

Appendix 5: Between and within groups genetic p-distances.

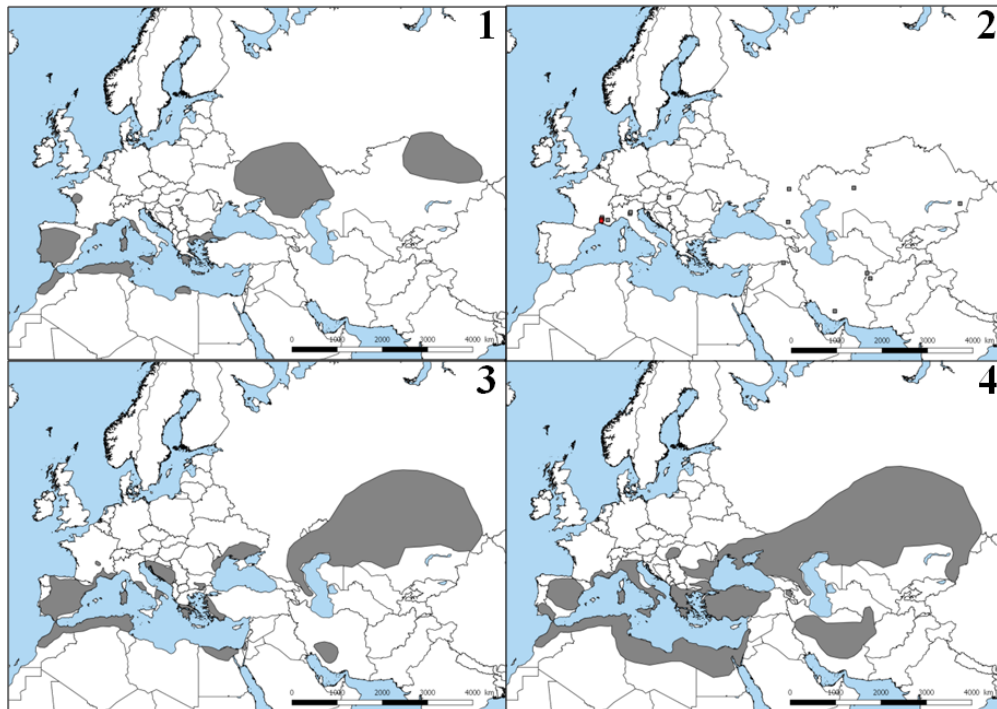
	Clade A	Clade B	Clade C	Clade D	Clade E	Clade F	Within group distances
A							d=0.001
B	d=0.017						d=0.005
C	d=0.025	d=0.049					d=0.005
D	d=0.047	d=0.105	d=0.038				d=0.007
E	d=0.037	d=0.107	d=0.033	d=0.06			d=0.009
F	d=0.039	d=0.081	d=0.04	d=0.063	d=0.039		d=0.012

ANNEXE 3

Appendix of the article

“Germination strategies of endangered annual *Lythrum*: insights for the conservation management of Mediterranean temporary pools” (Chapitre 4)

Appendix A: Distribution map and pictures of the 4 species

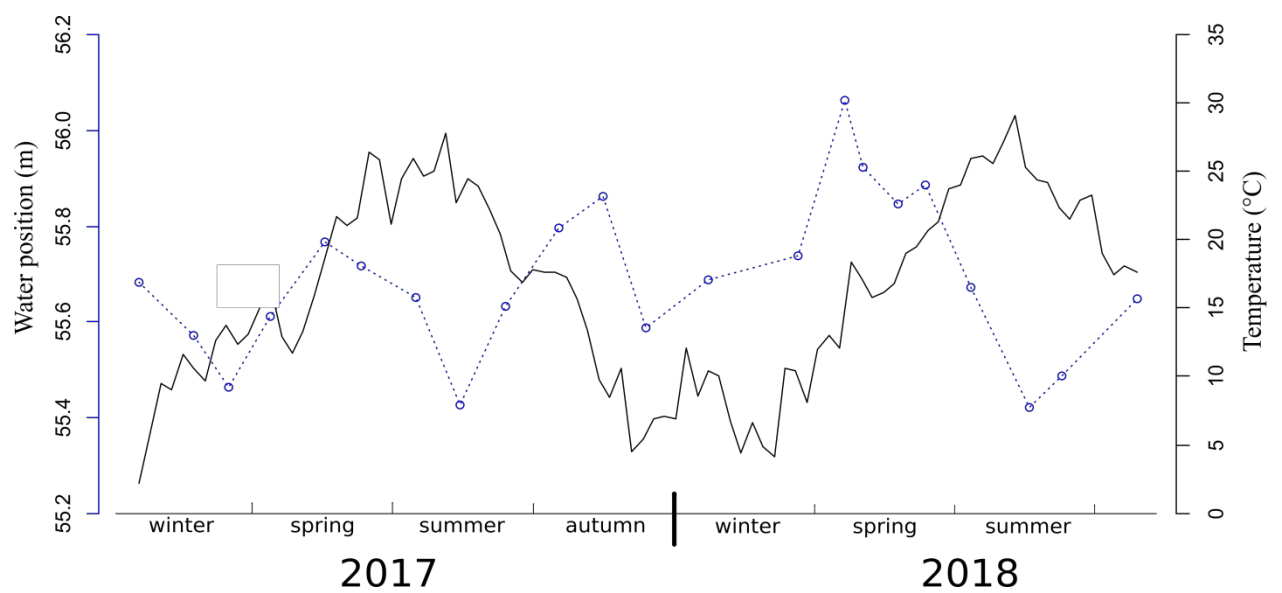


Distribution maps and pictures of the four species of *Lythrum* studied: *L. borysthenticum* (1); *L. thesioides* (2); *L. thymifolia* (3); *L. tribracteatum* (4). For the distribution map of *L. thesioides*, each square is an observation, red mean recent (>2000) while grey squares are older observation (<2000). Distribution was assessed by combinaison of various sources collected by the first author.

Appendix B: Picture of the pit in Campuget where the monitoring of *Lythrum thesioides* was carried out.



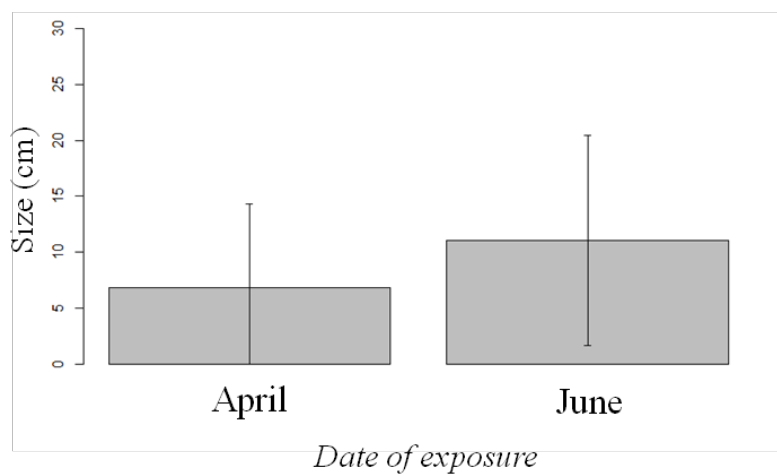
Appendix C: Monitoring of water level in Campuget and temperature in Nîmes-Garons for 2017 and 2018.



Water level (blue line) in Campuget wetland and weekly mean air temperature (black line) recorded at Nîmes-Garons.

Appendix D: size of individuals in function of exposure time

During the field monitoring and topographical measures of *Lythrum thesioides* in Campuget, each individual where both topographically recorded and size of the individual was measured. To do so, the length between the base of the stem and the top of the longest branch was measured. Thus, the size of individual of *Lythrum thesioides* are presented bellow separating the individuals that germinated in April (exposure time in April) and those that germination in June (exposure time in June).



Supplementary material 1:

Test post – hoc (Tuckey) for germination rates data.

<i>L. thesioides</i>	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
10°C					
15°C					
20°C				Z= 423.3 p<2e-16 ***	Z= -453.3 p<2e-16 ***
25°C					Z= -620.0 p<2e-16 ***
30°C					

<i>L. tribracteatum</i>	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
10°C					
15°C			Z= 6.236 p< 1e-09 ***	Z= 0.000 p= 1	
20°C				Z= -6.236 p= 1.1e-09 ***	
25°C					
30°C					

<i>L. thy (JB)</i>	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
10°C		Z= 3.330 p= 0.00445 **	Z= 4.429 p< 0.001 ***	Z= -3.220 p= 0.00633 **	
15°C			Z= 1.358 p= 0.51285	Z= -5.023 p< 0.001 ***	
20°C				Z= -5.680 p< 0.001 ***	
25°C					
30°C					

<i>L. thy (BE)</i>	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
10°C		Z= 0.853 p= 0.82213	Z= 0.211 p= 0.99650	Z= -3.300 p= 0.00475 **	
15°C			Z= -0.651 p= 0.91145	Z= -3.825 p< 0.001 ***	
20°C				Z= -3.443 p= 0.00290 **	
25°C					
30°C					

<i>L. bor (MAMC)</i>	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
10°C		Z= 0.742 p= 0.945	Z= 0.089 p= 1.000	Z= 1.647 p= 0.461	Z= -5.903 p<1e-04 ***
15°C			Z= -0.647 p= 0.966	Z= 1.044 p= 0.831	Z= -6.155 p<1e-04 ***
20°C				Z= 1.583 p= 0.502	Z= -5.948 p<1e-04 ***
25°C					Z= -6.109 p<1e-04 ***
30°C					

<i>L. bor (MAGM)</i>	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
10°C		Z= 5.366 p< 0.001 ***	Z= 5.730 p< 0.001 ***	Z= 6.215 p< 0.001 ***	Z= 3.928 p< 0.001 ***
15°C			Z= 0.675 p= 0.96045	Z= 1.642 p= 0.46121	Z= -2.404 p= 0.10963
20°C				Z= 0.994 p= 0.85339	Z= -3.011 p= 0.02100 *
25°C					Z= -3.798 p= 0.00138 **
30°C					

Supplementary material 2:

Test post – hoc (Tuckey) for time for germination data (only light data):

<i>L. thesioides</i>	10	15	20	25	30
10					
15					
20				Z = -5.307 p<0.001 ***	Z= -2.245 p= 0.0552 .
25					Z= -0.587 p= 0.8155
30					

<i>L. tribracteatum</i>	10	15	20	25	30
10					
15			Z= -1.822 p= 0.1570	Z= 0.626 p= 0.8009	
20				Z= 2.766 p= 0.0149 *	
25					
30					

<i>L. thymifolia JB</i>	10	15	20	25	30
10		Z= -9.876 p< 1e-05 ***	Z= 16.023 p< 1e-05 ***	Z= -0.220 p= 0.996	
15			Z= -7.273 p< 1e-05 ***	Z= 4.336 p= 5.96e-05 ***	
20				Z= 7.935 p< 1e-05 ***	
25					
30					

<i>L. thymifolia BE</i>	10	15	20	25	30
10		Z= -3.654 p=0.00108 **	Z=-6.039 p< 0.001 ***	Z=-2.438 p=0.06079 .	
15			Z=-2.545 p=0.04536 *	Z=-1.312 p=0.52741	
20				Z=-0.511 p=0.95204	
25					
30					

<i>L. borysthenicum</i> MAMC	10	15	20	25	30
10		Z=-9.784 p<0.001 ***	P=-15.841 p<0.001 ***	Z=-13.235 p<0.001 ***	Z=-0.331 P=0.9971
15			Z=-6.636 p<0.001 ***	Z=-5.996 p<0.001 ***	Z=3.091 p=0.0147 *
20				Z=-0.545 p=0.9805	Z=5.763 p<0.001 ***
25					Z=5.898 p<0.001 ***
30					

<i>L. borysthenicum</i> MAGM	10	15	20	25	30
10		Z=-5.551 p<0.001 ***	Z=-9.811 p<0.001 ***	Z=-11.844 p<0.001 ***	Z=-7.898 p<0.001 ***
15			Z=-6.730 p<0.001 ***	Z=-9.710 p<0.001 ***	Z=-4.128 p<0.001 ***
20				Z=-3.284 p=0.0087 **	Z=1.391 p=0.6254
25					Z=4.156 p<0.001 ***
30					

ANNEXE 4

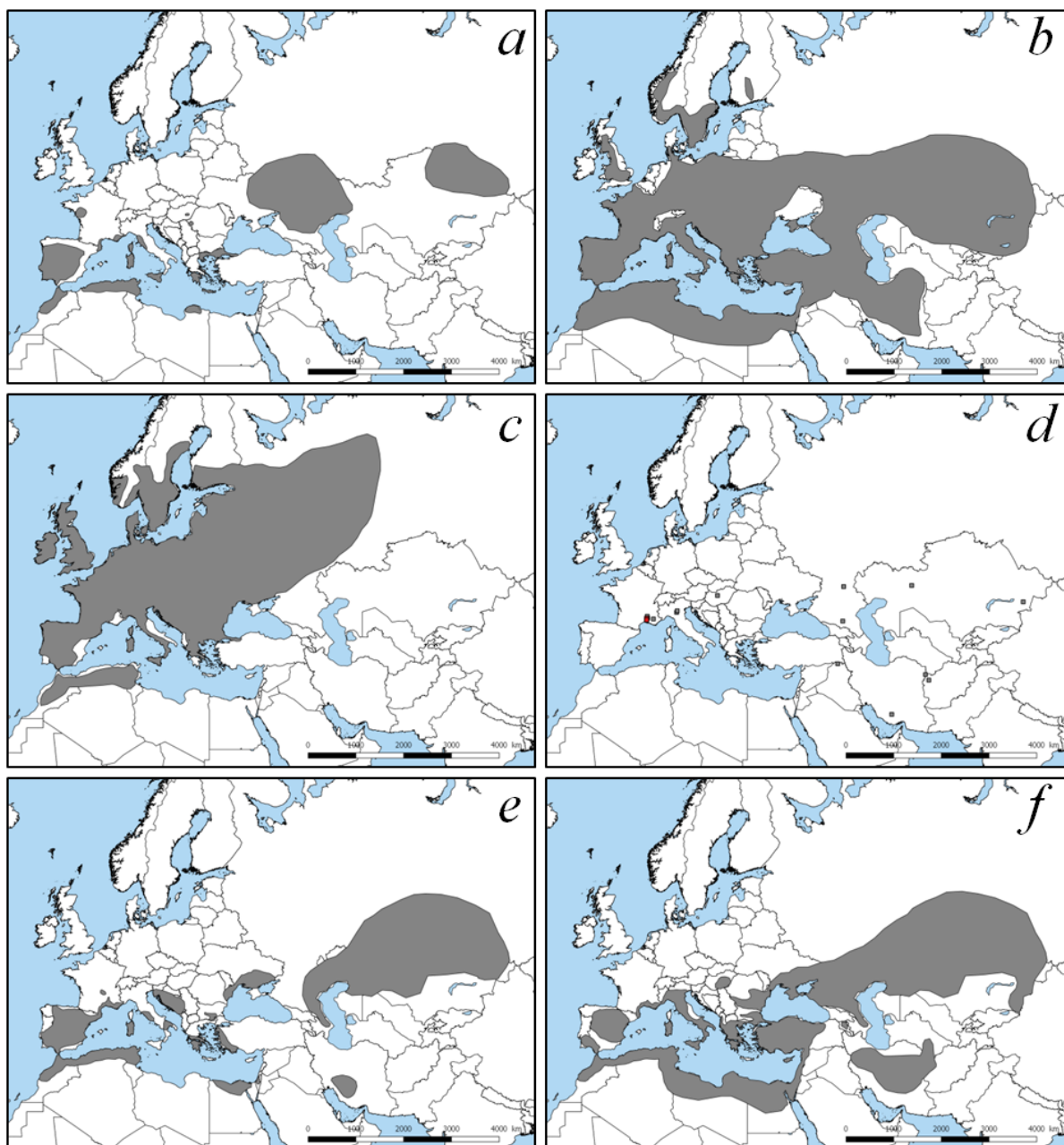
Appendix of the article

“Ecological niche differentiation of six annual *Lythrum* species in Mediterranean temporary pools” (Chapitre 5)

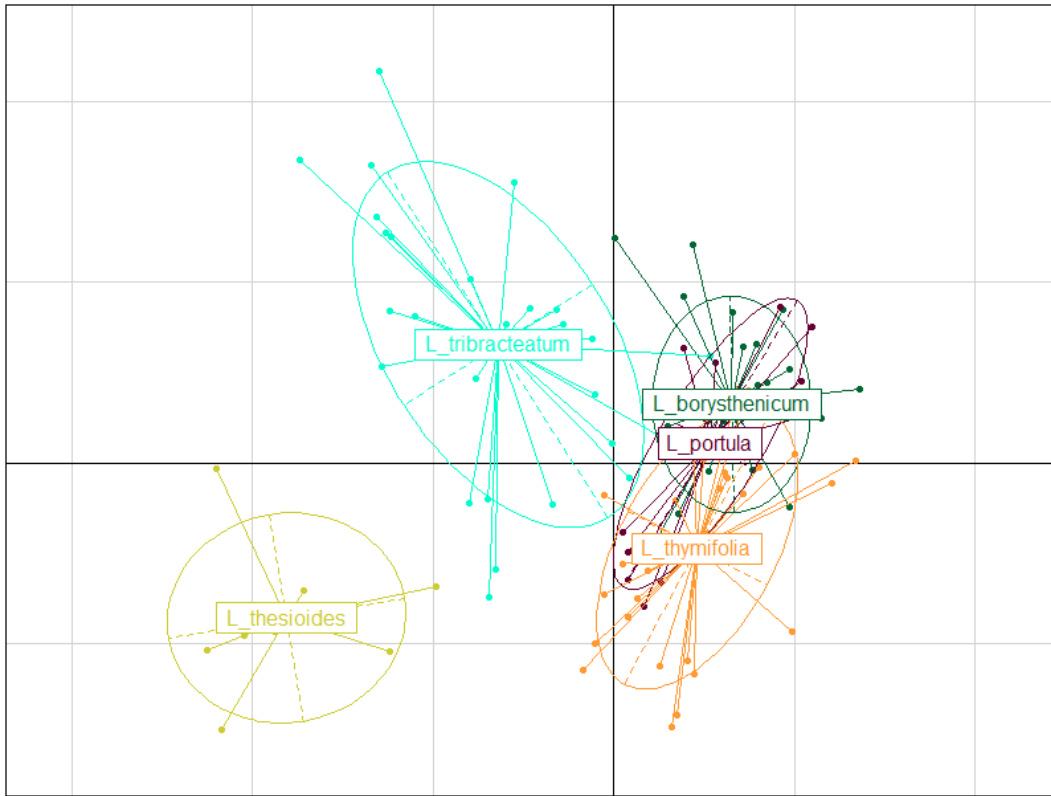
Appendix A: List and location of the 32 populations studied.

<i>Species</i>	<i>Area</i>	<i>Location name</i>	<i>Latitude</i>	<i>Longitude</i>	<i>Date of record</i>
<i>Lythrum borysthenicum</i>	Var	La Môle	43.200711	6.420759	05-22-2018
		Aerodrome le Luc	43.381675	6.368324	06-05-2018
		Chantecoucou	43.383717	6.353852	06-05-2018
	West	Béziers Airport	43.332476	3.351027	05-30-2018
		<i>La Martinique</i>	43.349524	3.382921	06-12-2018
		Rodès	42.679611	2.535649	06-28-2018
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	Var	La Môle	43.200881	6.422437	05-22-2018
		Catchéou	43.500698	6.607211	05-23-2018
		Aerodrome le Luc	43.381366	6.370356	06-05-2018
	Rhone V.	Boucanet	43.557532	4.116053	06-19-2018
		Campuguet	43.811953	4.514435	08-09-2018
		Saint Vincent	43.831526	4.538701	07-03-2018
	West	Béziers Airport	43.330318	3.352254	05-30-2018
		Vendres	43.284087	3.239762	05-31-2018
Nissan lez enserune		43.267079	3.126505	07-04-2018	
<i>Lythrum portula</i>	West	<i>La Martinique</i>	43.349761	3.382985	06-12-2018
		Rodès	42.679611	2.535649	06-28-2018
		Montalba	42.690688	2.555815	06-28-2018
<i>Lythrum thesioides</i>	Rhone V.	Campuguet	43.811953	4.514435	08-28-2018
		Saint Vincent	43.831526	4.538701	09-13-2018
<i>Lythrum thymifolia</i>	Var	Aerodrome le Luc	43.381719	6.370348	05-22-2018
		Catchéou	43.499912	6.606649	05-23-2018
		Les Lauves	43.378285	6.333486	06-05-2018
	West	Béziers Airport	43.332476	3.351027	05-30-2018
		Montblanc	43.358370	3.349050	05-31-2018
		Rodès	42.679058	2.536140	06-28-2018
<i>Lythrum tribracteatum</i>	Rhone V.	Saint Just	43.637672	4.122823	06-19-2018
		Cerisières	43.493763	4.675639	06-20-2018
		Campuguet	43.811953	4.514435	08-09-2018
	West	Vendres	43.280033	3.237399	06-21-2018
		Périès	43.276867	3.064744	06-21-2018
		ND de l'Agenouillade	43.291853	3.462728	07-04-2018

Appendix B: Maps of global distribution of each species of *Lythrum* studied : (a) *L. borysthenticum*, (b) *L. hyssopifolia*, (c) *L. portula*, (d) *L. thesioides*, (e) *L. thymifolia* (f) *L. tribracteatum*.



Appendix C: Results of the PCA without *L. hyssopifolia* to facilitate the interpretation.



Appendix D: Adonis results with both none adjusted and adjusted (bonferroni method) p-values.

	<i>L. borysthenticum</i>	<i>L. hyssopifolia</i>	<i>L. portula</i>	<i>L. thesioides</i>	<i>L. thymifolia</i>	<i>L. tribracteatum</i>
<i>L. borysthenticum</i>		p = 3.351e-08 p-adj<10 ⁻⁶ ***	p = 0.171 p-adj=1	p = 3.775e-15 p-adj<10 ⁻¹³ ***	p = 1.007e-06 p-adj<10 ⁻⁴ ***	p = 1.191e-09 p-adj<10 ⁻⁷ ***
<i>L. hyssopifolia</i>	F.mod =38.156 R2 =0.34327		p = 0.0009 p-adj=0.014*	p = 2.121e-07 p-adj<10 ⁻⁵ ***	p = 0.0002 p-adj=0.003**	p = 2.143e-06 p-adj<10 ⁻⁴ ***
<i>L. portula</i>	F.mod =1.936 R2 =0.04308	F.mod =12.192 R2 =0.17369		p = 1.548e-08 p-adj<10 ⁻⁶ ***	p=0.0072 p-adj=0.11	p = 9.106e-06 p-adj<10 ⁻³ ***
<i>L. thesioides</i>	F.mod =168.49 R2 =0.82395	F.mod =35.889 R2 =0.41304	F.mod =78.473 R2 =0.78889		p = 9.751e-11 p-adj<10 ⁻⁸ ***	p = 1.430e-06 p-adj<10 ⁻⁴ ***
<i>L. thymifolia</i>	F.mod =29.902 R2 =0.34017	F.mod =15.747 R2 =0.17744	F.mod =7.9585 R2 =0.15618	F.mod =80.892 R2 =0.69202		p = 8.460e-11 p-adj<10 ⁻⁸ ***
<i>L. tribracteatum</i>	F.mod =52.315 R2 =0.47423	F.mod =26.506 R2 =0.26638	F.mod =25.324 R2 =0.37065	F.mod =33.241 R2 =0.48007	F.mod =62.668 R2 =0.51934	

Appendix E:

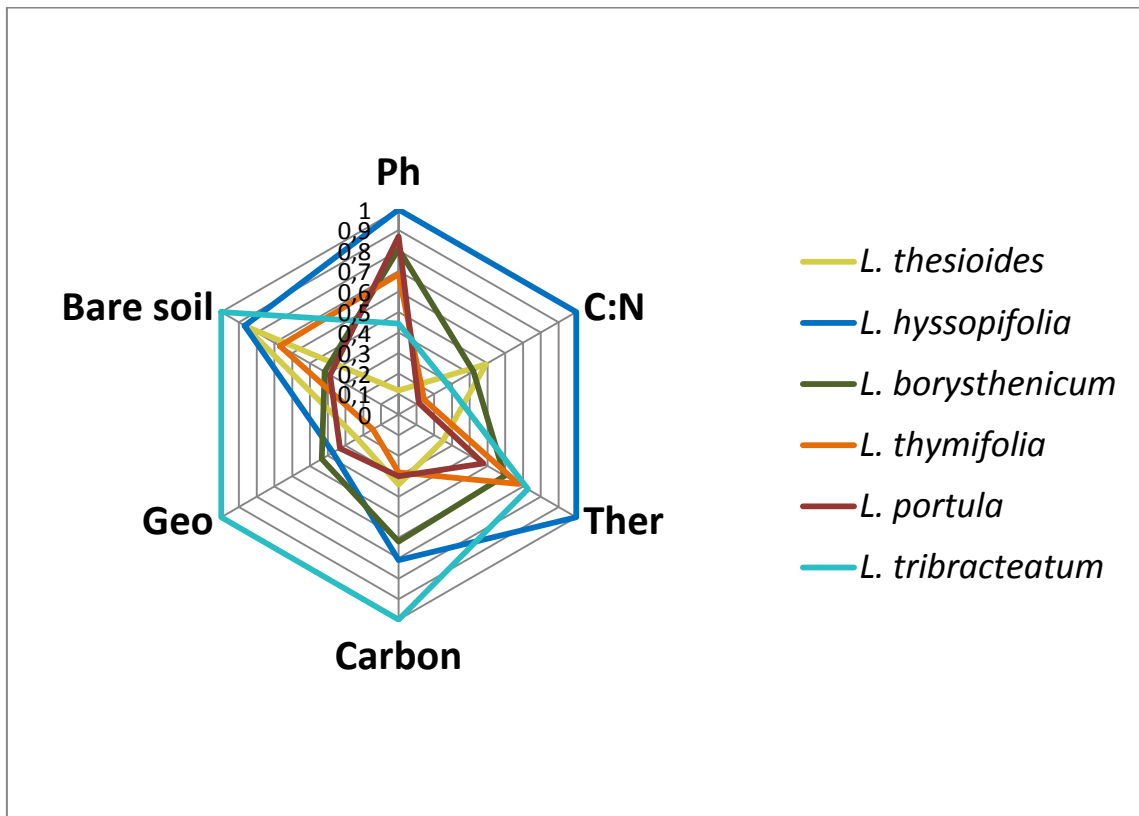
Table 1: Table of inertia per axes for each variables, and taxon effect in glm per variables (Variable ~taxon + region).

<i>Variables</i>	<i>PC1</i>	<i>PC2</i>	<i>GLM (taxon effect)</i>	
<i>pH</i>	0.69	0.21	<i>F= 31.22</i>	<i>p-value<10⁻¹⁵***</i>
<i>Carbon</i>	0.61	0.58	<i>F= 17.75</i>	<i>p-value<10⁻¹³***</i>
<i>C:N</i>	0.47	0.29	<i>F= 12.34</i>	<i>p-value<10⁻⁹***</i>
<i>Stones cover</i>	0.03	0.49	<i>F= 5.65</i>	<i>p-value<10⁻⁴***</i>
<i>Bare soil cover</i>	-0.39	-0.54	<i>F= 12.4</i>	<i>p-value<10⁻⁹***</i>
<i>Mosses cover</i>	0.09	-0.45	<i>F= 6.23</i>	<i>p-value<10⁻⁴***</i>
<i>Litter cover</i>	-0.44	0.25	<i>F= 5.01</i>	<i>p-value<10⁻³***</i>
<i>Therophytes cover</i>	0.80	0.08	<i>F= 20.48</i>	<i>p-value<10⁻¹⁴***</i>
<i>Hemicryptophyte cover</i>	-0.14	-0.03	<i>F= 4.2</i>	<i>p-value=0.0013**</i>
<i>Phanero-Chamephyte cover</i>	-0.50	-0.20	<i>F= 13.67</i>	<i>p-value<10⁻¹⁰***</i>
<i>Geophytes cover</i>	0.37	0.58	<i>F= 22.4</i>	<i>p-value<10⁻¹⁵***</i>
<i>Shanon index</i>	-0.15	-0.47	<i>F= 3.78</i>	<i>p-value=0.003**</i>

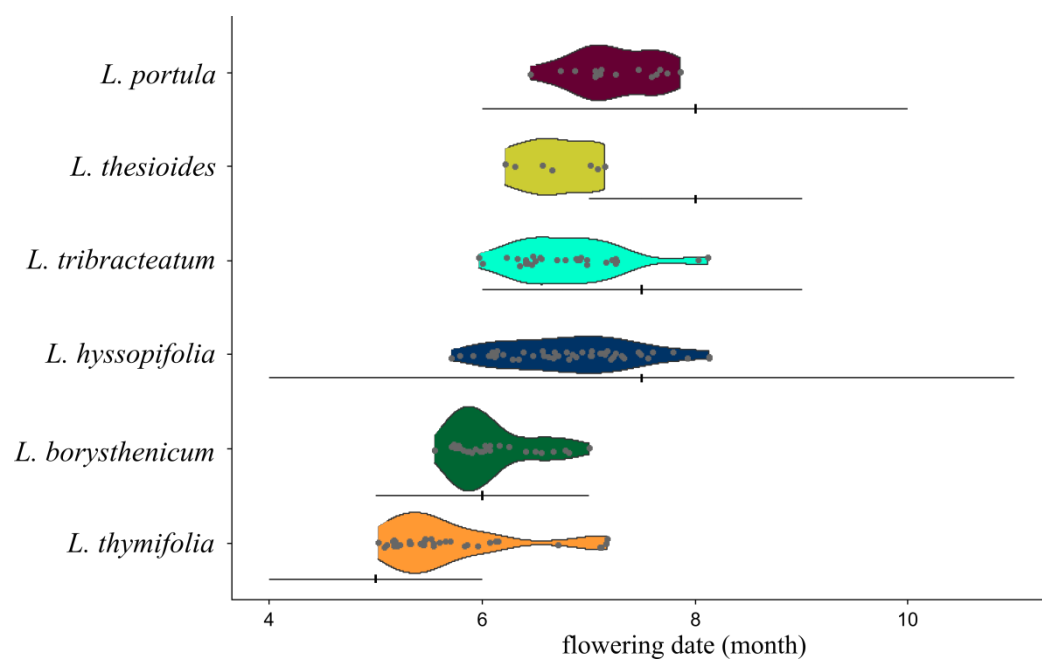
Table 2: Simplified groups of significance from post-hoc test (Tukey) per species per variables.

	pH	Carb	C:N	Stones	Bare soil	mosses	Litter	Ther	Hemi	Phan /Cham	Geo	Shanon
<i>L.bor</i>	a	a	ab	a	a	a	ab	a	ab	a	a	a
<i>L.por</i>	ab	a	a	a	ab	b	a	ab	a	a	a	ab
<i>L.thy</i>	bc	a	a	b	bc	b	a	a	b	a	a	b
<i>L.hys</i>	cd	a	bc	ab	c	ab	ab	a	b	a	a	ab
<i>L.tri</i>	d	b	a	a	abc	ab	ab	b	b	a	b	ab
<i>L.the</i>	cd	ab	c	ab	d	ab	b	c	b	b	a	b

Appendix F: Normalized (between 0 and 1) range (max-min per species) per variables presented in the figure 4, and per species.



Appendix G: Estimated flowering period associated to communities when considering the target species of *Lythrum* within the calculation.



Supplementary material: Detailed post-hoc tests (in bold: significant differences), lwr: Lower and upr: Upper are the delimitations of the intervals of 95% family-wise confidence.

PH:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	1.19644	0.69215	1.70073
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.17774	-0.49515	0.85064
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	1.51190	0.56846	2.45534
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.76233	0.23992	1.28475
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	1.44753	0.85293	2.04213
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-1.01870	-1.66814	-0.36925
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	0.31546	-0.52727	1.15819
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.43411	-0.93839	0.07018
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	0.25109	-0.24701	0.74919
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	1.33416	0.31792	2.35039
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	0.58459	-0.08831	1.25749
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	1.26979	0.58320	1.95637
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-0.74957	-1.69301	0.19387
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-0.06437	-0.90710	0.77836
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	0.68520	0.09060	1.27980

Carbon content:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.50975	-0.44433	1.46383
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.36619	-0.90688	1.63926
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.68652	-1.09840	2.47143
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-0.46440	-1.45276	0.52397
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	2.17595	1.05102	3.30089
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.14356	-1.37226	1.08514
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	0.17676	-1.41762	1.77115
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.97415	-1.92822	-0.02007
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	1.66620	0.72383	2.60857
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	0.32032	-1.60232	2.24297
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	-0.83059	-2.10366	0.44248
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	1.80976	0.51080	3.10873
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-1.15091	-2.93582	0.63400
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	1.48944	-0.10495	3.08383
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	2.64035	1.51541	3.76529

C:N:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	4.1354	-0.8206	9.0915
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-3.6038	-10.2168	3.0093
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	9.6647	0.3929	18.9366
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-1.3528	-6.4869	3.7813
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-3.8574	-9.7010	1.9861
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-7.7392	-14.1218	-1.3567
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	5.5293	-2.7529	13.8114
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-5.4882	-10.4442	-0.5322
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-7.9929	-12.8881	-3.0977
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	13.2685	3.2812	23.2558
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	2.2510	-4.3620	8.8640
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	-0.2537	-7.0012	6.4939
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-11.0175	-20.2893	-1.7457
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-13.5222	-21.8043	-5.2400
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-2.5047	-8.3482	3.3389

Stones cover:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	2.9242	-1.0980	6.9464
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-1.4636	-6.8307	3.9034
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	4.4324	-3.0924	11.9573
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	6.1111	1.9443	10.2779
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-0.7010	-5.4435	4.0415
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-4.3879	-9.5678	0.7921
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	1.5082	-5.2134	8.2298
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	3.1869	-0.8353	7.2091
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-3.6253	-7.5981	0.3476
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	5.8961	-2.2094	14.0016
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	7.5747	2.2077	12.9418
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	0.7626	-4.7136	6.2388
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	1.6787	-5.8462	9.2035
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-5.1335	-11.8551	1.5882
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-6.8121	-11.5546	-2.0696

Bare soil:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	11.75631	4.38296	19.12967
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	2.24975	-7.58889	12.08838
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	30.31199	16.51771	44.10628
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	8.80556	1.16720	16.44391
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	7.95934	-0.73448	16.65317
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-9.50657	-19.00228	-0.01085
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	18.55568	6.23383	30.87754
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-2.95076	-10.32411	4.42260
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-3.79697	-11.07985	3.48591
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	28.06225	13.20356	42.92093
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	6.55581	-3.28282	16.39444
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	5.70960	-4.32916	15.74836
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-21.50644	-35.30073	-7.71215
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-22.35265	-34.67451	-10.03080
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-0.84621	-9.54003	7.84761

mosses cover:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	1.9139	-0.8589	4.6867
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	4.7639	1.0640	8.4638
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	2.4278	-2.7597	7.6152
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	4.4500	1.5775	7.3225
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	1.3583	-1.9110	4.6277
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	2.8500	-0.7209	6.4209
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	0.5139	-4.1198	5.1476
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	2.5361	-0.2367	5.3089
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.5556	-3.2943	2.1832
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	-2.3361	-7.9238	3.2516
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	-0.3139	-4.0138	3.3860
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	-3.4056	-7.1807	0.3696
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	2.0222	-3.1652	7.2097
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-1.0694	-5.7032	3.5643
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-3.0917	-6.3610	0.1777

Litter:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	1.3886	-7.0439	9.8212
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-2.9184	-14.1704	8.3335
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	14.7729	-1.0030	30.5487
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-3.6444	-12.3800	5.0911
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	5.2154	-4.7273	15.1581
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-4.3071	-15.1668	6.5527
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	13.3842	-0.7076	27.4761
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-5.0331	-13.4656	3.3994
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	3.8268	-4.5023	12.1558
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	17.6913	0.6982	34.6844
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	-0.7260	-11.9779	10.5259
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	8.1338	-3.3470	19.6146
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-18.4173	-34.1931	-2.6415
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-9.5574	-23.6493	4.5344
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	8.8598	-1.0828	18.8025

Therophytes cover:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-10.55576	-22.28675	1.17522
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-14.68326	-30.33650	0.96997
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-42.49456	-64.44123	-20.54789
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-8.46111	-20.61370	3.69148
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-22.81669	-36.64853	-8.98485
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-4.12750	-19.23516	10.98015
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-31.93880	-51.54283	-12.33477
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	2.09465	-9.63634	13.82564
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-12.26093	-23.84797	-0.67388
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	-27.81129	-51.45142	-4.17117
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	6.22215	-9.43108	21.87539
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	-8.13343	-24.10506	7.83821
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	34.03345	12.08678	55.98011
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	19.67787	0.07384	39.28190
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-14.35558	-28.18742	-0.52374

Hemicryptophytes cover:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-4.7487	-13.6741	4.1768
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	9.2523	-2.6574	21.1620
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-9.9659	-26.6640	6.7321
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-5.1194	-14.3657	4.1268
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-8.8332	-19.3571	1.6907
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	14.0010	2.5064	25.4956
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-5.2173	-20.1329	9.6984
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.3708	-9.2963	8.5547
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-4.0845	-12.9005	4.7314
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	-19.2183	-37.2047	-1.2318
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	-14.3718	-26.2815	-2.4621
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	-18.0855	-30.2375	-5.9336
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	4.8465	-11.8516	21.5445
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	1.1327	-13.7829	16.0484
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-3.7137	-14.2376	6.8102

Phanerophyte and Chamephytes cover:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.1106	-1.279	1.501
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.1076	-1.747	1.962
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	5.161	2.561	7.761
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	2.284e-15	-1.440	1.440
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-0.2136	-1.853	1.425
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-3.030e-03	-1.793	1.787
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	5.050	2.728	7.373
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.1106	-1.501	1.279
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.3242	-1.697	1.049
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	5.053	2.252	7.854
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	-0.1076	-1.962	1.747
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	-0.3212	-2.214	1.571
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-5.161	-7.761	-2.561
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-5.375	-7.697	-3.052
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-0.2136	-1.853	1.425

Geophytes cover:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-3.0620	-9.8410	3.7170
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	1.1494	-7.8962	10.1949
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-5.1013	-17.7836	7.5810
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	-2.7750	-9.7976	4.2476
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	17.9011	9.9081	25.8941
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	4.2114	-4.5189	12.9416
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-2.0393	-13.3678	9.2893
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	0.2870	-6.4920	7.0660
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	20.9631	14.2673	27.6589
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	-6.2506	-19.9115	7.4103
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	-3.9244	-12.9699	5.1212
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	16.7518	7.5222	25.9813
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	2.3263	-10.3560	15.0086
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	23.0024	11.6738	34.3310
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	20.6761	12.6831	28.6691

Shanon index:

	Estimate	lwr	upr
<i>L_hyssopifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.27263	-0.01758	0.56285
<i>L_portula</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.14218	-0.24507	0.52942
<i>L_thesioides</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.58759	0.04465	1.13053
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.34126	0.04062	0.64191
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_borysthenicum</i> == 0	0.20799	-0.13419	0.55018
<i>L_portula</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.13046	-0.50421	0.24329
<i>L_thesioides</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	0.31496	-0.17003	0.79994
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	0.06863	-0.22158	0.35885
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_hyssopifolia</i> == 0	-0.06464	-0.35129	0.22202
<i>L_thesioides</i> - <i>L_portula</i> == 0	0.44541	-0.13942	1.03025
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_portula</i> == 0	0.19909	-0.18816	0.58633
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_portula</i> == 0	0.06582	-0.32931	0.46094
<i>L_thymifolia</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-0.24633	-0.78927	0.29661
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thesioides</i> == 0	-0.37960	-0.86458	0.10539
<i>L_tribracteatum</i> - <i>L_thymifolia</i> == 0	-0.13327	-0.47546	0.20892

ANNEXE 5

Bilan des études palynologiques réalisées sur les costières de Nîmes.

Serge D. MULLER (9 juillet 2019)

Au printemps 2018, une campagne de prélèvement dans 3 sites des Costières de Nîmes est réalisée, de manière à étudier la séquence pollinique contenue dans les échantillons et ainsi reconstituer les paysages passés présents dans cette région. Les trois sites choisis sont Campuget, la zone dite de l'étang ainsi que l'ancien étang de Jonquières.

Les carottages ont été réalisés au printemps 2018 à l'aide d'un carottier russe modifié (Jowsey 1966), dont la chambre de prélèvement mesure 60 x 5 cm. Les datations radiocarbone (BP, *before present*) ont été réalisées au *Poznan Radiocarbon Laboratory*. Les âges étalonnés (cal. BP, *calibrated before present*) ont été obtenus à l'aide du logiciel Calib 7.0.4 (Stuiver & Reimer 1993), en utilisant le référentiel intcal13 (Reimer *et al.* 2013).

Les échantillons de sédiments ont été traités chimiquement pour éliminer les matières minérales et organiques, et concentrer le pollen, selon le protocole de Berglund et Ralska-Jasiewiczova (1986). Pour chaque niveau, environ 1 cm³ de sédiment a été traité :

- acide chlorhydrique pour éliminer les carbonates,
- hydroxyde de potassium pour défloculer et éliminer une partie des matières organiques,
- acide fluorhydrique pour éliminer la silice,
- acide sulfurique pour éliminer la cellulose.

Les traitements chimiques de la séquence de Jonquières ont été traités par Sandrine Canal (CNRS, ISE-M).

1, Campuget

Une seule carotte de 75 cm de profondeur (Camp-M1) a été prélevée. Les sédiments correspondent à une argile limoneuse. La base de la carotte (73-75 cm) a été datée au radiocarbone (Poz-105076 : 4505 ± 35 BP (5300-5040 cal. BP), Taux de sédimentation moyen : 0,14 mm/an). Trois échantillons ont été traités pour l'analyse pollinique : 40-41 cm, 56-57 cm, 74-75 cm. Les résultats obtenus ont montré que cette séquence, trop dégradée, n'était pas analysable. Le pollen a probablement disparu en raison de l'oxydation liée à la baisse de la nappe phréatique.

2, L'étang

Pas de carottage réalisé. Le cailloutis était trop près de la surface. Un échantillon de surface a été prélevé et traité. Une analyse préliminaire a permis d'identifier : Cupressaceae, *Pinus*, *Corylus*, Amaranthaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, *Centaurea*, *Cerealia*-type, Cichorioideae, *Plantago*, Poaceae, Spore trilète, et probablement 2 spores d'*Isoetes*.

3, Jonquières

L'ancien lac de Jonquières contient plusieurs mètres d'argile gris-blanc, incluant de la matière organique. Un carottage a été réalisé en deux temps. Le premier mètre a été prélevé en bordure d'un champ, à environ 10 m d'un fossé de drainage. La moitié inférieure de la séquence a été prélevée dans le fossé de drainage et a atteint la profondeur de 217 cm. La

base (215-217 cm) a été datée au radiocarbone (Poz-105075 : 5920 ± 40 BP (6850-6660 cal. BP), Taux de sédimentation moyen : 0,32 mm/an).

La surface du champ étant labourée, les traitements ont été réalisés tous les 8 cm à partir de 24 cm de profondeur. Les sédiments se sont toutefois révélés stériles ou trop dégradés pour être analysés jusqu'à 96 cm de profondeur, ce qui correspond à environ 3000 cal. BP si on postule un taux d'accumulation constant entre 217 cm et la surface.

16 niveaux ont été analysés. Les concentrations polliniques (Fig. 1) sont globalement assez faibles, inférieures à 100 000 grains/cm³. A l'exception du niveau 160 cm (9500 grains/cm³), tous les niveaux compris entre 96 et 216 cm présentent des concentrations supérieures à 20 000 grains/cm³, pour atteindre 90 000 grains/cm³ à la base de la séquence. Les fortes variations de concentration pollinique enregistrées suggèrent que le taux d'accumulation sédimentaire n'a pas été régulier. Cependant, puisqu'une seule date est disponible, le modèle d'âge utilisé est un modèle linéaire.

Le diagramme pollinique (Fig. 2) a été réalisé à l'aide du logiciel Polpal 10.12 (Nalepka & Walanus 2003). La séquence analysée couvre une période allant de 6750 cal. BP (Néolithique ancien/moyen) à env. 3000 cal. BP (Bronze final).

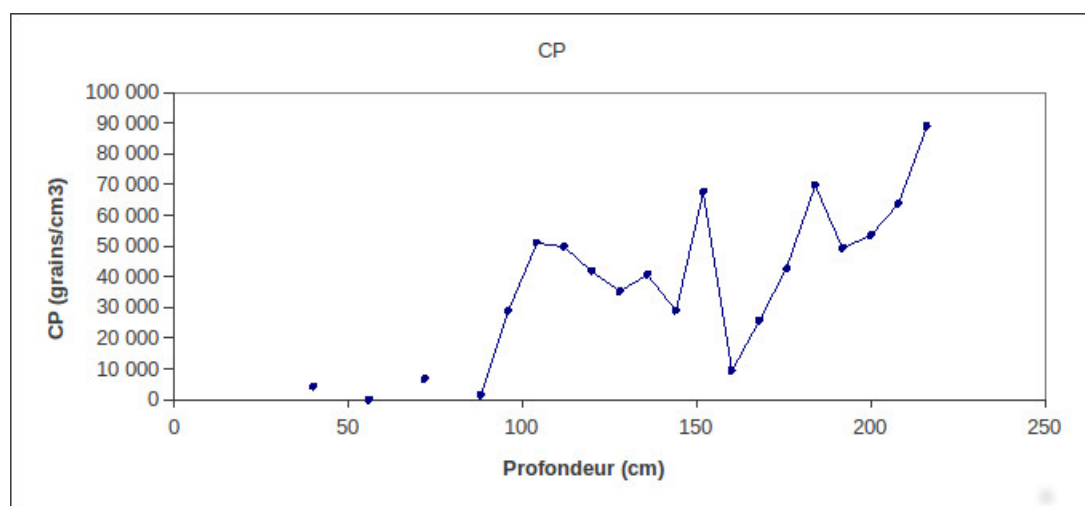


Figure 1 : Concentrations polliniques (grains/cm³) de la séquence JONQ1

Formations mésophiles régionales

La séquence est assez homogène, et le paysage régional a été dominé pendant toute la période par une chênaie caducifoliée à noisetiers. Cette formation apparaît toutefois extrêmement diversifiée, puisqu'elle comprenait à la fois des espèces méso-méditerranéennes comme l'arbousier, le chêne vert et les filaires, des espèces supra-méditerranéennes comme le chêne pubescent, le noisetier, le buis, le tilleul, l'orme et des érables, et des espèces aujourd'hui caractéristiques de l'étage montagnard, comme le hêtre, le sapin et probablement même le bouleau.

La présence du hêtre à basse altitude en zone méditerranéenne, initialement notée dans la basse vallée du Rhône par Triat-Laval (1979), a été récemment discutée par Delhon & Thiébault (2005), Magri (2008) et Azuara *et al.* (2018). L'ensemble des données anthracologiques et palynologiques disponibles atteste clairement sa présence au sein des étages méditerranéens jusqu'à au moins 3000 cal. BP. Son déclin postérieur à cette date est attribué à une aridification estivale et à l'intensification des activités agropastorales (Azuara *et al.* 2018). Son développement régional est plus controversé.

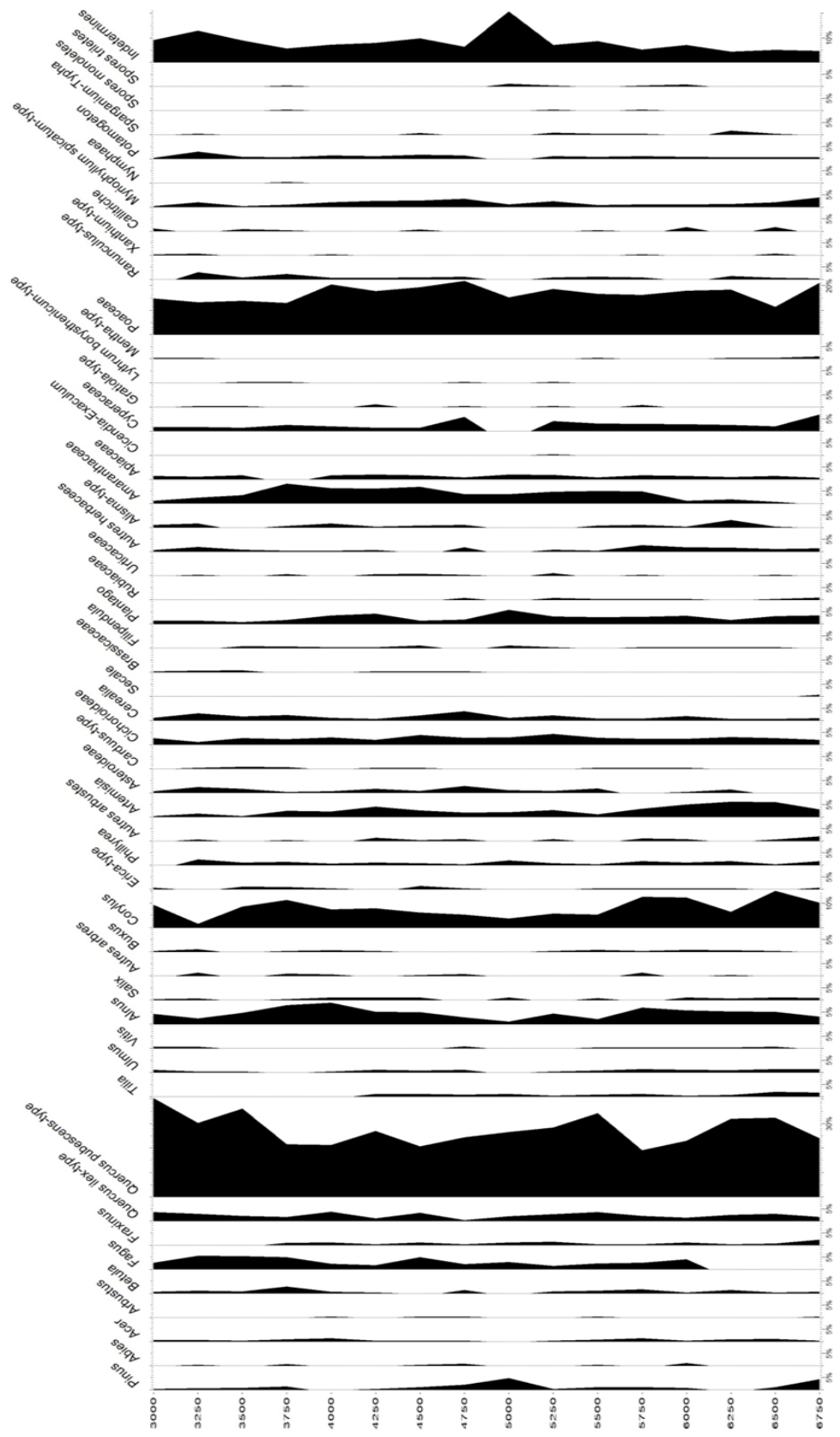


Figure 2 : Diagramme pollinique

L'existence de refuges littoraux dans la basse vallée du Rhône a été proposée sur la base d'enregistrements polliniques tardiglaciaires en Camargue par Triat-Laval (1979) et est supportée par les données génétiques qui montrent la présence d'une population génétiquement différenciée qui aurait colonisé lentement et très localement la région (Magri *et al.* 2006 ; Magri 2008). Dans la séquence de Jonquières, son apparition est toutefois très tardive, puisqu'il n'est enregistré qu'à partir de 6000 cal. BP. Au vu des pourcentages observés, le hêtre semble avoir joué un rôle secondaire et être resté subordonné au chêne pubescent. Dans ce contexte, parler de forêt méditerranéenne de hêtre (Azuara *et al.* 2018) est très exagéré.

Le genre *Tilia* est, dans le sud de l'Europe, un très bon marqueur de la période Atlantique et est considéré comme indicateur de l'optimum climatique de l'Holocène. Sa sous-représentation pollinique (Heim 1967 ; Triat-Laval 1979) suggère un rôle important dans les forêts caducifoliées de l'Holocène moyen. A Jonquières, il est enregistré de manière continue depuis la base de la séquence jusque vers 4250 cal. BP.

Les forts pourcentages (env. 10%) de noisetier sur l'ensemble de la séquence sont également intéressants. Il est certes observé régulièrement par Triat-Laval (1979) dans la basse vallée du Rhône, mais après son optimum boréal bien connu, son enregistrement ne dépasse guère 5 % et est souvent discontinu.

Enfin, le genre *Acer* est enregistré de façon presque continue sur l'ensemble de la séquence. La très forte sous-représentation de ce taxon est bien connue (Richard 1977 ; Triat-Laval 1979 ; David & Barbero 2001) et traduit le fait qu'il jouait vraisemblablement un rôle important dans les forêts caducifoliées de l'Holocène moyen. Au vu de ce qui est connu actuellement dans le sud du Québec (Richard 1977 ; Muller *et al.* 2003), il pouvait codominer ces forêts avec le chêne pubescent.

Anthropisation

Les activités anthropiques sont peu perceptibles sur le diagramme pollinique. Les principaux marqueurs d'anthropisation (*Cerealia*-type et *Plantago*) sont enregistrés en continu, sans grand changement tout au long de la séquence. Le taxon *Cerealia*-type est défini par une taille importante ($> 40 \mu$) et comprend en plus des céréales, quelques Poaceae sauvages parmi lesquelles le genre *Glyceria*, qui présente des formes aquatiques (*Glyceria gpe fluitans* ; Ghit *et al.* 2018). Toutefois, la présence de cultures céréalières est attestée dès la base de la séquence par l'enregistrement d'un grain de seigle, dont la morphologie est très caractéristique. Les Asteraceae ne sont pas particulièrement abondantes, en particulier *Carduus*-type, qui est bon marqueur du pastoralisme. Les armoises et les Amaranthaceae, qui comprennent des espèces liées aux activités humaines (Behre 1981), présentent des courbes complémentaires, qui ne semblent pas liées à celles de *Plantago* et de *Cerealia*-type. Ces dynamiques différentes suggèrent que ces deux taxons ne sont pas ici indicateurs d'anthropisation.

Formations riveraines

Les formations riveraines comprennent d'une part des forêts alluviales et des ripisylves développées le long des cours d'eau du bassin versant du lac et sur les bordures de celui-ci, et d'autre part, des formations hélrophytiques qui pouvaient occuper les marges peu profondes du lac.

Les forêts alluviales et les ripisylves étaient probablement dominées par l'aulne, associé à l'orme et au frêne. Contrairement aux régions médio-européennes et montagnardes où ces deux taxons jouent des rôles forestiers, ils sont représentés en région méditerranéenne par deux espèces (*Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor*), qui se développent quasi-exclusivement sur sols profonds, à proximité de points d'eau ou le long des rivières. Ces

forêts alluviales et riveraines comprenaient également des saules, qui au vu des enregistrements polliniques, ne devaient pas être très abondants autour du lac, et de la vigne, connue pour sa faible dispersion (Triat-Laval 1979).

Les formations hélrophytiques sont bien enregistrées, d'une part par des taxons caractéristiques de cet habitat (*Alisma*-type, Cyperaceae, *Gratiola*-type, *Lythrum borysthenticum*-type, *Ranunculus*-type, *Sparganium-Typha*), mais également par des taxons plus ambigus dont les forts pourcentages et/ou les amas de grains retrouvés régulièrement attestent leur origine locale. C'est notamment le cas des Apiaceae et des Poaceae, qui sont des familles assez classiques dans les zones humides d'eau douce, avec notamment les genres *Apium*, *Helosciadium* ou *Oenanthe* pour les Apiaceae, et *Phragmites* pour les Poaceae. Les très forts pourcentages réguliers des Poaceae traduisent très certainement l'abondance locale de roselières, attestées par ailleurs par les textes historiques et le nom même du site (Jonquières).

Le cas des Amaranthaceae et d'*Artemisia* est problématique. Ces deux taxons montrent des dynamiques complémentaires, avec l'armoise, abondante au début de la séquence, qui régresse vers 5750 cal. BP au profit des Amaranthaceae. L'enregistrement d'*Artemisia* pourrait traduire l'existence passée de formations d'armoises hydrophiles (Coûteaux & Pons 1987), et leur remplacement par des Amaranthaceae traduirait alors un changement de milieu. Sur le littoral, les Amaranthaceae traduisent la présence de formations halophiles de type sansouire (Muller *et al.* 2008), mais il est difficile d'envisager de tels milieux ici. Cet enregistrement pourrait traduire un apport lointain provenant des formations halophiles de Camargue, mais cela n'explique pas le remplacement apparent de l'armoise par les Amaranthaceae.

On peut enfin noter l'enregistrement, entre 5250 et 3500 cal. BP, de *Lythrum borysthenticum*-type, qui comprend l'ensemble des espèces annuelles du genre et notamment *L. thesioides*, présent sur le site au début du 20^e siècle. Toutefois, l'enregistrement pollinique de ce taxon est très faible et ne comprend que quelques grains répartis sur 4 niveaux.

Formations aquatiques

Les herbiers aquatiques comprenaient du myriophylle (*Myriophyllum spicatum* et/ou *M. verticillatum*), des callitriches, des potamots et sans doute des nymphéas, dont un seul grain a été trouvé. Mais il n'est pas surprenant que ce taxon, correspondant à *Nymphaea alba*, ait été localisé sur le lac et ne soit pas enregistré partout. C'est le cas dans un autre lac également asséché en Tunisie, la garâa Sejenane, où l'enregistrement pollinique du *Nymphaea* est restreint à une portion réduite du site où se développait l'espèce (Rouissi *et al.* 2018).



Photos : Carottage de sol dans l'ancien étang de Jonquières avec Serge Muller.

Références

- Azuara, J., Lebreton, V., Peyron, O., Mazier, F. & Combourieu-Nebout, N., 2018. The Holocene history of low altitude Mediterranean *Fagus sylvatica* forests in southern France. *Journal of Vegetation Science*, 29 : 438-449.
- Behre, K.E., 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen et Spores*, 23 (2) : 225-245.
- Berglund, B.E. & Ralska-Jasiewiczowa, M., 1986. Pollen analysis and pollen diagrams. In : B.E. Berglund (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*, pp. 455-484. J. Wiley & Sons, Chichester.
- Coûteaux, M. & Pons, A., 1987. La signification écologique du pollen d'*Artemisia* dans les sédiments quaternaires : I- Le problème. II- L'éventualité d'un rôle d'*Artemisia* palustres. *Bulletin de la Société botanique de France*, 134 (3) : 283-292.
- David, F. & Barbero, M., 2001. Les érables dans l'étage subalpin : une longue histoire. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III, Sciences de la Vie*, 324 : 159-164.
- Delhon, C. & Thiébault, S., 2005. The migration of beech (*Fagus sylvatica* L.) up the Rhone: the Mediterranean history of a "mountain" species. *Vegetation History and Archaeobotany*, 14 : 119-132.
- Ghit, K., Muller, S.D., de Bélair, G., Belouahem-Abed, D., Daoud-Bouattour, A. & Benslama, M., 2018. Palaeoecological significance and conservation of peat-forming wetlands of Algeria. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 34 (4) : 414-430.
- Heim, J., 1967. Relations entre les spectres sporopolliniques récents et la végétation actuelle. In : R. Tüxen (ed.), *Pflanzensoziologie und Palynologie*, pp. 97-101. W. Junk Publishers, The Hague.
- Jowsey, P.C., 1966. An improved peat sampler. *New Phytologist*, 65 : 245-248.
- Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latalowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I., van der Knaap, W.O., Petit, R.J. & de Beaulieu, J.-L., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171 : 199-221.
- Magri, D., 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography*, 35 : 450-463.
- Muller, S.D., Guiot, J., Richard, P.J.H., Beaulieu, J.-L. de & Fortin, D., 2003. Postglacial climate dynamics in the St. Lawrence Lowlands, southern Québec: pollen and lake-level evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193 : 51-72.
- Muller, S.D., Bruneton, H., Soulié-Märsche, I., Rey, T., Thiéry, A., Waterkeyn, A., Brendonck, L., Schevin, P., Yavercovski, N. & Grillas, P., 2008. Long-term dynamics of a Mediterranean alkaline vernal pool (Rhône delta, southern France). *Wetlands*, 28 : 951-966.
- Nalepka, D. & Walanus, A., 2003. Data processing in pollen analysis. *Acta Palaeobotanica Krakow*, 43 : 125-134.

- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M. & van der Plicht, J., 2013. IntCal13 and marine13 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55 : 1869-1887.
- Stuiver, M. & Reimer, P.J., 1993. Extended 14C database and revised CALIB radiocarbon calibration program. *Radiocarbon*, 35 : 215-230.
- Richard, P., 1977. *Histoire post-wisconsinienne de la végétation du Québec méridional par l'analyse pollinique*. Service de la Recherche Direction générale des Forêts, Ministère des terres et forêts du Québec, Montréal.
- Rouissi, M., Muller, S.D., Ben Haj Jilani, I., Ghrabi-Gammar, Z., Paradis, L., Bottollier-Curtet, M., Gerbaud, E. & Daoud-Bouattour, A., 2018. History and conservation of the Tunisia's largest freshwater wetland: Garâa Sejenane. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 257 : 43-56.
- Triat-Laval, H., 1979. *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône*. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, France.

ANNEXE 6

Caractérisation de la banque de graines de *Lythrum thesioides* et *L. tribracteatum* sur la zone humide de Campuget.

Antoine GAZAIX & Patrick GRILLAS

Introduction

Les conditions environnementales très particulières des zones humides temporaires ont entraîné la sélection d'une flore unique, adaptée aux alternances de phases inondées et sèches. Ainsi, la plupart des plantes sont annuelles (Médail *et al.* 1998 ; Deil 2005), avec un cycle de vie court et la production d'une banque de graines pérenne, assurant la persistance de la communauté végétale en périodes non favorables (Brock *et al.* 2003) et limitant le risque d'extinction stochastique (Venable 2007). Il est important, pour chacune de ces espèces que leurs graines germent à une période qui leur permette, avec une bonne probabilité, de compléter leur cycle et donc d'éviter les périodes avec une faible probabilité de succès (Fenner & Thompson 2005 ; Gremer *et al.* 2016). Cela doit permettre qu'au moins une partie des graines parviennent à boucler leur cycle et maintiennent la banque de graines (Cohen 1966). Or les périodes non favorables peuvent parfois durer plusieurs années, notamment sous un climat méditerranéen, très variable. Cette banque de graines forme une part importante des populations de ces espèces annuelles (Brock *et al.* 2003 ; Aponte *et al.* 2010) et est particulièrement longévive dans les zones humides temporaires (Hunter 2016; Gobillard *et al.* 2019). Dans d'autres milieux plus stables, des banques de graines dites transitoires peuvent être présentes, reflet de la dernière végétation en place et assurant la reprise à la prochaine saison (Walck *et al.* 2005). Divers mécanismes de dormances sont présents chez les plantes caractéristiques des mares temporaires méditerranéennes (Carta 2016), comme la germination à la lumière, la dépendance de la germination à la température préservant les graines enfouies ou, plus rarement, le besoin de vernalisation à l'eau, comme c'est le cas pour *Lythrum thesioides* (chapitre 4 de cette thèse).

Dans les zones humides temporaires, les banques de graines ne reflètent pas nécessairement la végétation de l'année passée mais des végétations souvent plus anciennes (Van der Valk & Davis 1978 ; Faist *et al.* 2013 ; Schwab & Kiehl 2017). Ces graines se retrouvent enfouies par l'action combinée de perturbations biophysiques, par exemple d'origines animales (Bonis & Lepart 1994), par la sédimentation / érosion (Cherry & Gough 2006 ; Gurnell *et al.* 2006), ou par le craquèlement du sol en période sèche (Espinár & Clemente 2007 ; Burmeier *et al.* 2010). La banque de graines tend à s'accumuler dans les 5 premiers centimètres du sol dans les mares temporaires méditerranéennes (Aponte *et al.* 2010) où les taux de sédimentation sont très faibles, mais des perturbations humaines comme le labour (Devictor *et al.* 2007) ou le fouissage des

sangliers (Bonis & Lepart 1994 ; Bueno *et al.* 2011) peuvent être à l'origine de l'enfouissement de graines à des profondeurs plus importantes. Les graines enfouies étant privées de lumière, elles assurent une présence pérenne dans le sol, dans l'attente de se retrouver exposées à des conditions favorables à la germination. La longévité *in natura* des graines peut être importante, avec par exemple une moyenne d'un peu plus de 7 ans pour les graines des mares temporaires sous climat méditerranéen en Australie (Brock 2011), et des longévités records qui peuvent dépasser le siècle, comme dans des étangs piscicoles d'Allemagne (Poschlod & Rosbakh 2018) ou des mares comblées d'Angleterre (Alderton *et al.* 2017). Les banques de graines de certaines espèces peuvent se retrouver sur des espaces où les conditions favorables ne sont que rarement réunies. C'est par exemple, le cas des espèces de milieux perturbés de berge de rivière, qui se retrouvent dans des plaines d'inondation submergées moins d'une fois tous les 10 ans (Capon 2007). Ainsi des espèces peuvent maintenir des populations viables en ne s'exprimant qu'à de très faibles fréquences.

Au sein des zones humides, la distribution spatiale de la banque de graines est hétérogène, suivant le gradient hydrologique, avec des communautés qui diffèrent entre le centre et la périphérie (Wisheu & Keddy 1991 ; Brock *et al.* 1994 ; Metzner *et al.* 2017). Toutefois, la structuration des différentes communautés de la végétation, sous la forme de ceintures plus ou moins distinctes (Bagella *et al.* 2010), reste en grande partie expliquée par les facteurs environnementaux (surtout l'inondation) qui sélectionnent, dans le pool de la banque de graines, les espèces annuelles les mieux adaptées aux conditions locales (Casanova & Brock 2000 ; Rocarpin *et al.* 2015). La banque de graines possède ainsi un réservoir d'espèces caractéristiques des mares temporaires plus important que la végétation exprimée une année donnée (Rhazi *et al.* 2001 ; Aponte *et al.* 2010). Dans les mares temporaires, les espèces pleinement aquatiques (hydrophytes) se retrouvent au centre (plus profond), comme les *Characeae* ou les *Zannichellia* (Bauder 2000 ; Caria *et al.* 2013). D'autres réalisent une partie de leur cycle dans l'eau avant de le terminer en phase exondée (amphiphytes), on parle aussi d'espèces amphibies (« amphibious » ou « emergent » en anglais). Il existe ainsi un large panel d'espèces, occupant l'ensemble du spectre hydrologique (Leck & Brock 2000).

L'implication de la banque de graines est particulièrement importante pour les actions de conservation. En effet, pour des espèces annuelles à banque de graines longévives comme celles des mares temporaires, la banque de graines représente souvent une part importante de la population et devrait être prise en compte dans toute évaluation démographique (Griffith & Forseth 2005). De plus, la banque de graines peut être utilisée dans les actions de restauration écologique (Bakker *et al.* 1996 ; Zedler 2000), que ce soit pour restaurer une zone humide à partir de la banque de graines en place (Baastrup-spohr *et al.* 2016 ; Alderton *et al.* 2017) ou pour végétaliser une zone humide nouvellement créée, par exemple (Hötzel & Otte 2003 ; Nishihiro *et al.* 2006 ; Muller *et al.* 2013).

C'est d'ailleurs dans un contexte de projet de restauration écologique, et de manière à pouvoir mettre en place une gestion adaptée à la zone humide de Campuget que nous avons réalisé une étude de la population de *Lythrum thesioides*. En effet, cette zone humide des Costières de Nîmes abrite une des seules populations connues de cette espèce classée

« en danger d'extinction » au niveau européen et méditerranéen (Diadema 2010 ; Lansdown 2011). Le contexte y est particulièrement paradoxal puisque l'espèce, pourtant particulièrement rare, occupe des fossés creusés à des fins de fouilles archéologiques. De plus, ces fosses sont présentes dans une zone humide anciennement drainée et cultivée, et dont l'hydrologie demeure très artificielle. Il est ainsi très difficile d'avoir une idée de la distribution des graines (et donc de la distribution potentielle), la distribution actuelle des plantes ne reflétant probablement que la distribution des conditions favorables, limitées aux secteurs où l'eau affleure temporairement, c'est-à-dire les fosses archéologiques. Au delà de *Lythrum thesioides*, nous avons également ajouté l'étude de *L. tribracteatum*, autre espèce annuelle protégée présente sur le site, qui a une écologie proche de celle de *L. thesioides* (chapitre 5). Cette espèce ne voit cependant pas son expression réduite aux fosses archéologiques mais est également souvent observée en dehors.

De par le contexte fortement anthropisé dans lequel s'expriment les individus de *L. thesioides* observés ces dernières années alors que *L. tribracteatum* ne se limite pas aux fosses, 4 hypothèses principales sont ici testées :

(1) Les graines de *Lythrum thesioides* et *L. tribracteatum* sont largement distribuées dans la zone humide de Campuget, mais les conditions en dehors des fosses ne permettent pas à la première de s'y exprimer (2) Les graines de *Lythrum thesioides* et *L. tribracteatum* se trouvent également en profondeur en raison du labour passé. (3) Il y a plus de graines de *L. thesioides* dans les fosses archéologiques qu'en dehors, résultant d'une production et accumulation récentes (conditions environnementales plus favorables), ce qui n'est pas le cas de *L. tribracteatum*. (4) *L. thesioides* se trouve globalement en position topographique plus basse que *L. tribracteatum* en raison d'une germination plus tardive (températures plus élevées, d'après chapitre 4). Pour tester ces différentes hypothèses, une cartographie de la banque de graines de *L. thesioides* et *L. tribracteatum* sur le site de Campuget a donc été entreprise.

Matériels et Méthodes

Localisation de l'étude

La cartographie de la banque de graines a été réalisée dans la zone humide de Campuget, près de Nîmes (présentée précédemment). En raison de l'absence d'autorisation d'accès, le travail n'a pu être réalisé que sur une partie de la zone humide (c.f. figure 1a). La parcelle concernée est longue de 400m et large de 70m en moyenne, pour une surface de 3 ha environ, et héberge l'ensemble des individus connus de *L. thesioides* et la majorité des individus de *L. tribracteatum* observés chaque année depuis 2010 sur le site.

Echantillonnage

a) Distribution dans la zone humide en générale

L'échantillonnage de la banque de graines des *Lythrum* sur l'ensemble de la zone humide a été réalisé selon un maillage en carrés de 15m de côté, en Février 2017. Cent cinq mailles ont ainsi été définies, avec un point de prélèvement de sol localisé au centre de chaque maille. Le sol était prélevé avec un carottier de 5cm de diamètre et à 5 cm de profondeur.

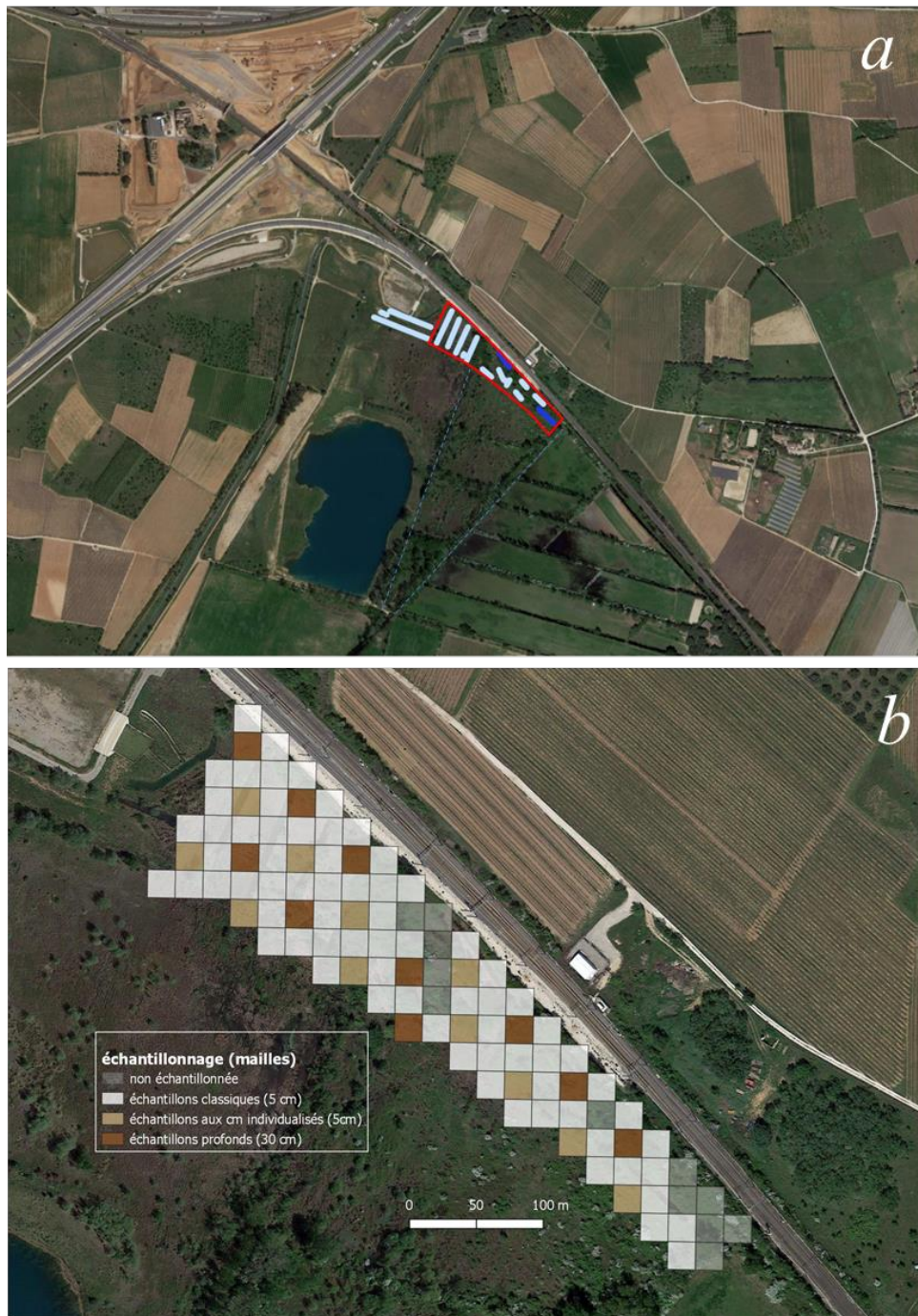


Figure 1 : (a) localisation des fosses archéologiques (en bleu), et les fosses M1 et M11 sont en bleu foncé (M1 est la plus au Nord). Les roubrines sont notées en pointillés. Le cadre rouge délimite la zone d'étude de la banque de graines, détaillée en dessous. (b) Le maillage réalisé pour l'échantillonnage du sol sur la zone humide de Campuget et les différentes catégories d'échantillons réalisés.

Parmi ces mailles, 21 ont été sélectionnées systématiquement (figure 1b), pour étudier la répartition verticale des graines. Chacun de ces 21 échantillons était alors découpé en 5 tranches d'un centimètre ([0-1] cm, [1-2] cm, [2-3] cm, [3-4] cm et [4-5] cm). Enfin, parmi ces 21 échantillons, 10 ont été échantillonnés à une profondeur de 30cm, à l'aide d'une tarière (en conservant le même diamètre de 5 cm), avec un découpage en tranches de 5cm d'épaisseur ([5-10] ; [10-15], [15-20], [20-25] et [25-30]). Pour les échantillons découpés, les données par cm ont été analysées séparément, puis compilées, pour obtenir la banque de graines des 5 premiers cm d'épaisseur, et les comparer aux autres échantillons issus du maillage complet. A chaque point de prélèvement une mesure de la topographie précise a été réalisée, avec un tachéomètre électronique (Sokkia SET 5F, précision verticale 3.2 mm à 100m de distance). Pour cela, cinq différents points fixes ont été positionnés sur la zone humide de Campuget, référencés à partir du point géodésique le plus proche (U'.BC – 63) avec le tachéomètre également. En raison de l'inaccessibilité de douze mailles n'ont pu être échantillonnées, leur nombre a ainsi été réduit à 93.

En 2018, suite aux résultats obtenus pour la cartographie de la banque de graines réalisée avec les prélèvements de 2017, un travail complémentaire d'amélioration de la définition de cette cartographie a été réalisé, sur la zone identifiée comme celle ayant la plus forte densité de graines de *L. thesioides* (définie par la suite dans la partie résultats, c.f. figure 4b). Un maillage de 5m de côté a alors été réalisé sur une zone de 45 X 30m, dans lequel 52 échantillons de 5cm de diamètre et de profondeur ont été récoltés le 29/03/2018, avec un échantillon prélevé au centre de chaque maille. Deux mailles n'ont pas pu être échantillonnées en raison d'une couverture végétale trop dense. L'altitude précise de chaque point de prélèvement a également été relevée suivant la même méthode qu'en 2017.

b) *Fosses archéologiques.*

De manière à étudier la banque de graines à l'intérieur et en bordure des fosses archéologiques, nous avons prélevé, en avril 2017, 48 échantillons dans deux différentes fosses (M1 et M11), sélectionnées en raison de la présence de *Lythrum thesioides* (figure 1a). Le sol a été prélevé de façon systématique, avec 24 échantillons par fosse, répartis sur 6 transects parallèles (tous les 8 m). La largeur des fosses étant stable sur toute leur longueur, ce qui n'est pas le cas de la pente (figure 2), nous avons défini, pour chaque transect, une longueur de 160 cm, avec un échantillon récolté à 0 cm (sur la bordure extérieure de la fosse), à 20 cm, 60 cm puis 160 cm de la bordure, soit le point le plus profond de la fosse au niveau du transect, permettant d'échantillonner 4 situations topographiques différentes. En plus de ces mesures de distances à la bordure, une mesure topographique fine, suivant la même méthode précédemment définie, a été réalisée pour chaque point de prélèvement.

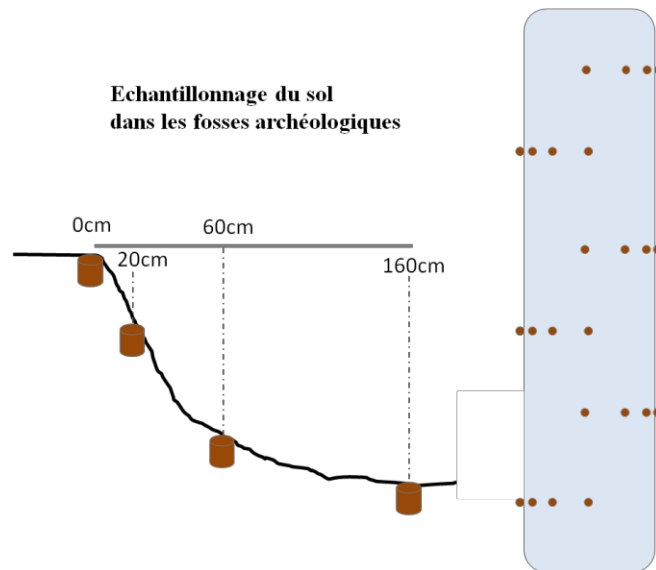


Figure 2 : Schéma de l'échantillonnage systématique de sol effectué dans les mares M1 et M11 de Campuget.

Traitement des échantillons

Chaque échantillon de sol a été séché à l'étuve, à 40°C pendant 10 jours, puis conservé sous abri 1 mois à température ambiante (~18°C). Chaque échantillon a ensuite été tamisé sous l'eau pour concentrer la banque de graines (Ter Heerd *et al.* 1996), entre deux tamis (2mm et 0.12mm de maille). Le matériel restant (refus) sur ce dernier tamis, calculé pour conserver les graines de *L. thesioides* (taille moyenne de 0,510 mm x 0,280 mm), a été transvasé dans un pilulier, 40 ml d'eau distillée étaient ajoutés, puis l'échantillon conservé 8 semaines à 4°C à l'obscurité. Ces conditions permettent ainsi de réaliser une vernalisation à l'eau des graines de *L. thesioides*, optimale pour sa germination et possiblement optimale pour *L. tribracteatum* également (chapitre 4).

Mise en germination des échantillons

Pour étudier la banque de graines viables, la méthode de germination a été choisie (Gross 1990). En effet, la méthode alternative du comptage des graines, permet la détection d'un plus grand nombre de graines mais présente deux inconvénients majeurs : elle ne permet ni d'évaluer facilement la viabilité des graines (Bernhardt *et al.* 2008) ni de distinguer celles de *Lythrum tribracteatum* et de *L. thesioides*. Après vernalisation, les échantillons ont été déposés dans des pots de 16cm de diamètre et 14cm de hauteur. Un substrat composé d'un mélange de terre végétale (40%), de vermiculite (30%) et de sable (30%), stérilisé pendant 24°C à 105°C (Ge *et al.* 2013), a été utilisé pour remplir les pots au deux tiers. Sur ce mélange était ensuite déposé 20 mL environ (soit environ 1mm d'épaisseur) de terre, récoltée à Campuget à plus de 15cm de profondeur et stérilisée suivant la même méthode, pour assurer que le substrat ne soit pas un frein à la germination des graines. L'échantillon était enfin déposé en surface, afin d'exposer les graines à la lumière.

Tous ces pots, percés au fond pour laisser entrer l'eau, ont été mis en culture à l'extérieur dans 11 grands bacs (100 cm de longueur et largeur, 80 cm de profondeur), avec en permanence une hauteur d'eau de 5 à 10cm maintenant le substrat à saturation, du 05/07/17 au 29/09/17 pour la première campagne. Les pots ont été disposés de façon aléatoire entre les 11 différents bacs et leurs positions étaient modifiées aléatoirement toutes les semaines à l'intérieur des bacs. Concernant le complément réalisé en 2018, le même protocole a été appliqué, avec un début de mise en germination au 06/07/18, se terminant le 05/10/18, et avec 3 bacs et une répartition complètement aléatoire des pots. Les températures moyennes pour ces périodes sont présentées en figure 3 (données météo France de la station météorologique d'Arles, la plus proche).

Pour chaque expérience (cartographie générale et étude des fosses en 2017, puis amélioration de la définition de la cartographie en 2018), 10 pots témoins de substrat sans échantillon de sol avec graines ont été ajoutés pour contrôler d'éventuelles contaminations. De plus, 10 autres pots témoins ont été ajoutés avec, dans chacun, le semis de 20 graines de *L. thesioides* vernalisées à l'eau, issues d'individus cultivés à la Tour du Valat en 2016 et 2017 ; ces pots permettaient de contrôler le taux de germination de l'espèce.

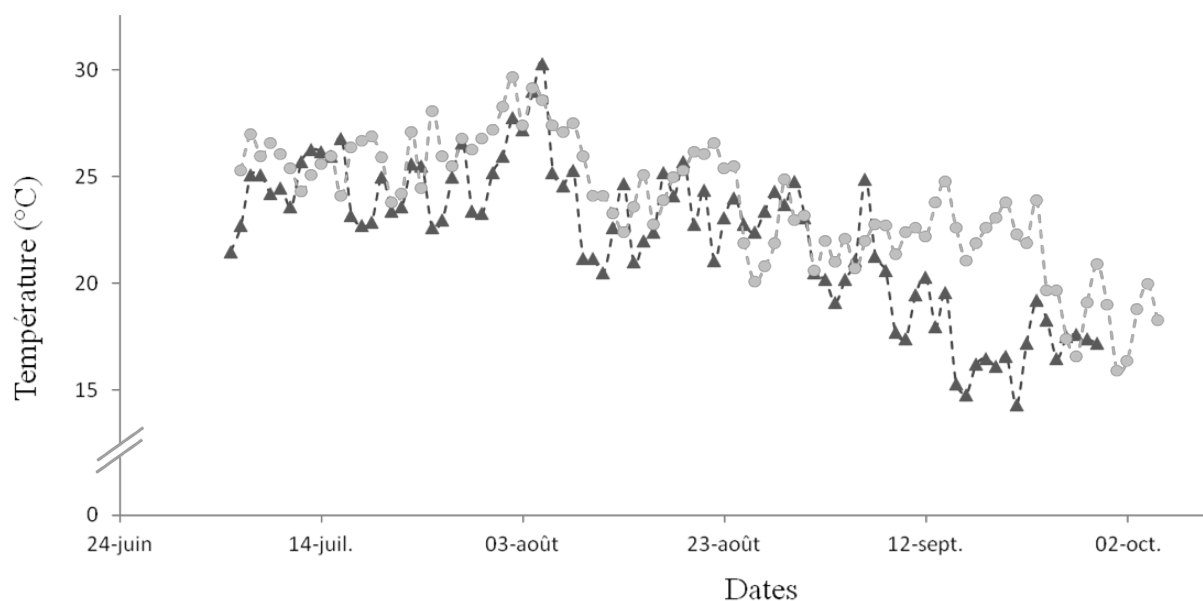


Figure 3 : températures journalières moyennes à la station météorologique d'Arles lors des mises en germination de 2017 (foncé) et 2018 (clair).

Analyses de données :

Deux espèces sont principalement étudiées, *Lythrum thesioides* et *L. tribracteatum*, en raison de leur proximité écologique, leur similitude de taille de graines (pas de biais de sélection dans le tamisage) et de l'enjeu de conservation qu'elles représentent. Les résultats pour les autres espèces ne sont pas présentés, les effets des prétraitements (tamisage et vernalisation à l'eau) réalisés sur les échantillons de sol ayant pu affecter de façon différentielle les espèces.

Les cartographies ont été produites avec le logiciel QGIS (QGIS Team 2016) afin de comparer les localisations des graines ayant germé dans les expérimentations pour les deux espèces et celle des plantes recensées depuis 10 ans.

Des tests non paramétriques de Wilcoxon (1946) et Kruskal & Wallis (1952) ont été réalisés avec le logiciel R (R Core Team 2017), pour analyser les données d'altitudes et de densités, accompagnés de tests post hoc (Tukey 1949) pour les tests multilatéraux. Pour les données de comptage de graines (nombre de germinations par échantillon), dont la distribution de fréquence suit une loi de poisson, nous avons réalisé des modèles linéaires généralisés, avec pour variable explicative l'altitude (continue) ou la profondeur (facteur).

Résultats

Topographie

La topographie générale de la zone d'étude révèle une inclinaison de la surface du sol du Nord Ouest au Sud Est. Toutefois, l'altitude s'élève légèrement à l'extrême Est de la parcelle, dessinant ainsi une cuvette dont la parcelle étudiée formerait la bordure Nord (figure 4a). L'amplitude maximale observée est de 1.24 m du plus haut point au plus bas (maximum de 56,99 m NGF pour un minimum de 55,75 m NGF). Ce gradient topographique se retrouve également dans la composition du sol qui est brun très argileux dans la partie la plus haute (Nord Ouest), et plus sombre et limoneux dans la zone Sud Est. La séparation se trouve grossièrement au niveau de la roubine Ouest (figure 1a).

Sur l'ensemble des deux expériences de germination, 5391 germinations pour 27 espèces différentes ont pu être déterminées dont 451 *L. thesioides* et 224 *L. tribracteatum*. Nous allons maintenant présenter dans le détail les résultats obtenus concernant la distribution de ces deux espèces, dans la banque de graines de Campuget.

Banque de graines de surface

La cartographie de la banque de graines (figure 4b) met en évidence une faible occupation (fréquence) et une faible densité de graines de *Lythrum thesioides*. En effet, seulement 7 échantillons sur les 93 récoltés ont produit des germinations de *L. thesioides*. La densité moyenne (pour ces 7 échantillons uniquement) était de 4.4 graines/échantillon (densité médiane = 1 graine) et seuls 2 échantillons présentaient plus de 10 graines (11 et 14 graines, correspondant à des densités de 5600 et 7126 graines.m²). Ces échantillons de densités maximales proviennent d'une zone où très peu d'individus ont été observés dans le passé, et aucun depuis 2010 (données CEN L-R). Les graines de *L. thesioides* n'ont pas été trouvées dans la partie la plus basse de la parcelle, et toutes l'ont été à des altitudes comprises entre 55,94m et 56,17m (le site complet variant de 55,75 à 57m).

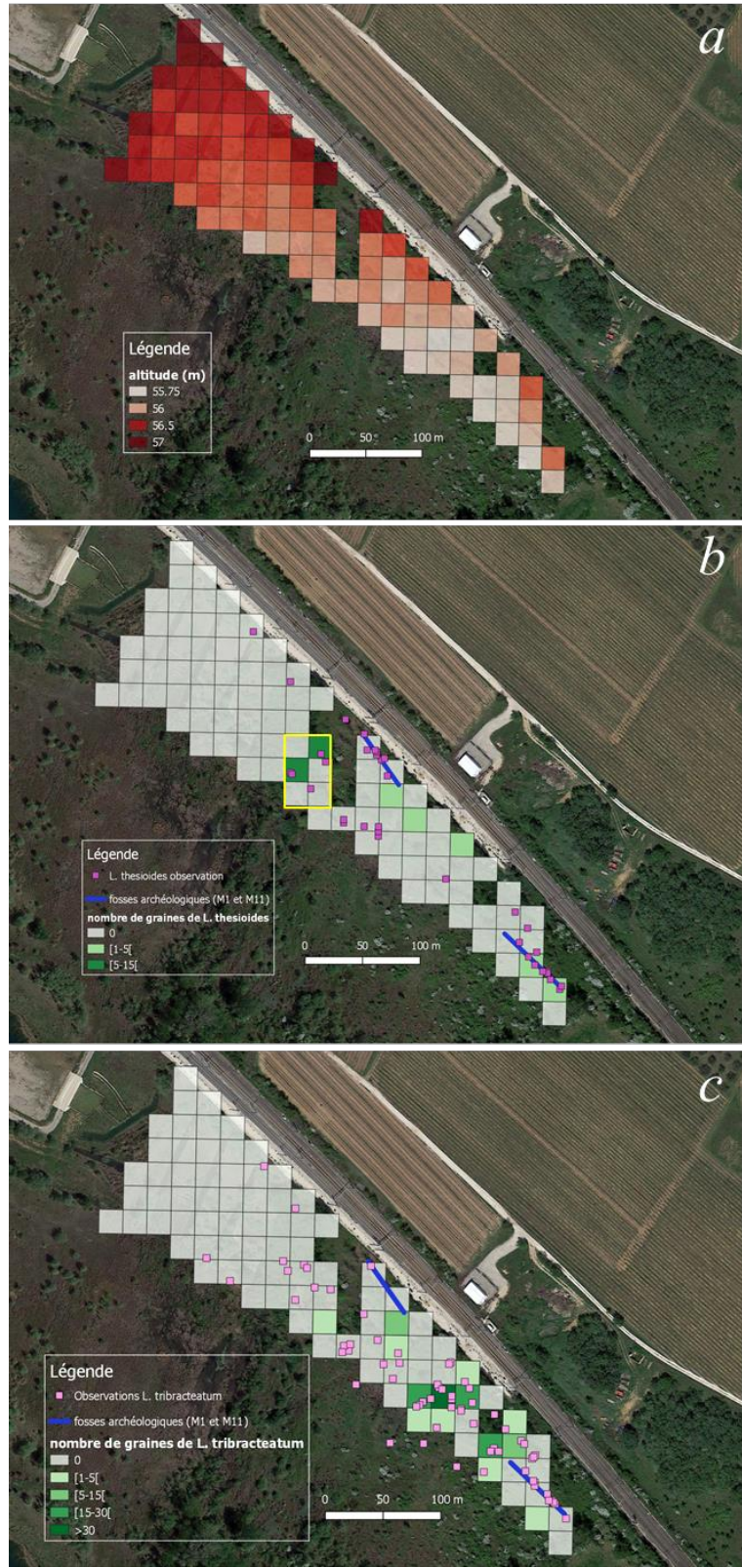


figure 4 : Les résultats par mailles étudiées : (a) Topographie ; cartographies de la banque de graines des 5 premiers centimètres pour (b) *L. thesioides* (le cadre jaune représente la zone d'étude approfondie par la suite), (c) *L. tribracteatum*.

Les graines de *L. tribracteatum* ont été trouvées dans 14 échantillons (soit le double de *L. thesioides*), avec des densités plus importantes (en moyenne 13,5 graines par échantillon, densité médiane à 3 graines) (figure 4c). Seuls 2 échantillons présentaient des graines de *L. thesioides* et *L. tribracteatum* ensemble. Les graines de *L. tribracteatum* étaient distribuées à des altitudes significativement plus faibles que celle de *L. thesioides* (Wilcoxon test, $W=86$, test unilatéral, $p\text{-value}=0.0032$, avec des ex-aequos), respectivement 55,75m et 56,05m en moyenne pour les deux espèces (figure 5).

Le second échantillonnage, réalisé en 2018, s'est focalisé sur la zone présentant les échantillons avec les deux plus fortes densités de graines de *L. thesioides* (11 et 14 graines pour 2 échantillons). Sur les 52 nouveaux échantillons récoltés, 20 possédaient au moins une graine de *L. thesioides* (près de 40%), 4 prélèvements avaient des densités supérieures à 30 graines, et un prélèvement présentait même 166 graines (figure 8). La banque de graines de cette surface semble être organisée en trois patches distincts, qui paraissent refléter les 5 observations d'individus (2010) localisées sur la zone (figure 8). Les altitudes de ces échantillons se retrouvent dans le même intervalle que celles des échantillons avec *L. thesioides* observés pour la cartographie générale (figure 2), mais l'échantillonnage de 2018 se limite à une zone restreinte variant donc peu en altitude (moins de 40cm de battement maximal, entre 55,95m et 56,34m). Une seule graine de *L. tribracteatum* a été observée pour l'ensemble de ces échantillons.

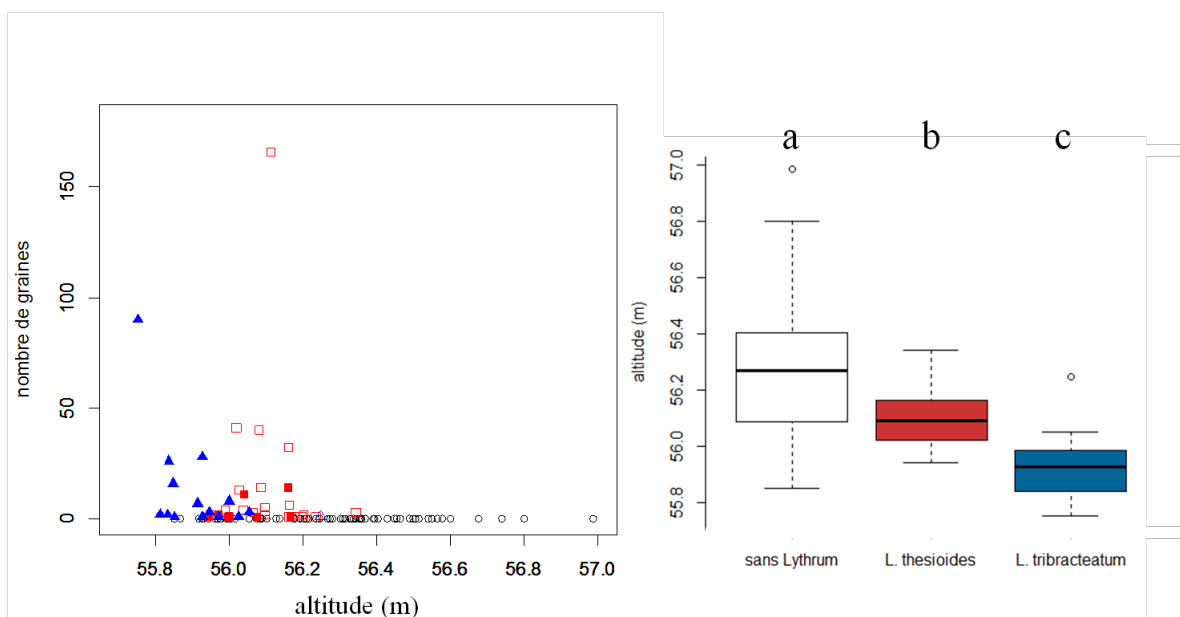


Figure 5 : Gauche : Nombre de graines de *Lythrum thesioides* (carrés rouge) et *L. tribracteatum* (triangles bleu) en fonction de l'altitude (m) de l'échantillon (sans prendre en compte les échantillons en profondeur (>5cm) ni ceux des fosses) ; les ronds blancs correspondent aux échantillons sans *Lythrum* pour les deux années. Les données de 2017 sont en symboles pleins, celles de 2018 en symboles vides. Droite : Distribution des altitudes des échantillons sans *Lythrum*, avec des graines de *Lythrum thesioides* ou avec des graines de *Lythrum tribracteatum*. (Les lettres mettent en évidence 3 groupes significativement différents, tests de wilcoxon).

Distribution verticale des Banque de graines

Les densités de graines (toutes espèces confondues) observées entre 0 et 30 cm étaient bien plus élevées en surface, avec plus de 55% des graines trouvées dans les 5 premiers centimètres (412 graines au total, dont 227 dans les 5 premiers cm, n échantillons = 10). A l'intérieur de ces 5 premiers centimètres (n carottages concernés =21), la densité de graines (toutes espèces confondues) était deux fois plus élevée dans le premier cm, avec en moyenne 11 graines, que dans les autres strates des 4 cm suivants (entre 3,3 et 5,8 graines par cm sans différences significatives). Pour les *Lythrum*, la seule graine de *L. thesioides* observée dans ces 21 carottages a été trouvée entre 2 et 3 cm. Les graines de *L. tribracteatum*, étaient plus fréquentes et plus abondantes, avec la présence dans trois carottes (sur 21), pour 61 graines (respectivement 28, 26 et 7 graines par carotte). Les graines de *L. tribracteatum* étaient distribuées de façon homogène dans les 5 premiers cm (figure 6).

En dessous de 5 cm, il y a une diminution régulière du nombre de graines avec l'augmentation de la profondeur (de 19 % des graines de 5 à 10 cm, à 2,4%, soit 10 graines pour la dernière portion de 25 à 30cm). L'effet de la profondeur sur le nombre de graines est significatif, malgré une forte variance entre échantillons (figure 6). Sur ces 10 points de prélèvement, seulement trois graines de *Lythrum thesioides* ont été observées, dans trois carottes différentes. Deux en profondeur (10-15cm ou 20-25cm, non représentées sur une carte), pour lesquelles l'espèce n'a d'ailleurs pas été détectée en surface, et une graine en surface sur un autre carottage. Parmi les deux en profondeur se trouve un échantillon de la partie Nord-Ouest de la parcelle, où l'espèce n'a jamais été observée. Pour *Lythrum tribracteatum*, l'espèce a été trouvée sur deux carottages différents (sur 10), avec 60 graines, dont 33 dans les 5 premiers cm (26 et 7) puis 27 dans les horizons plus profonds (22 et 5 graines respectivement), avec des graines présentes jusqu'à 25cm de profondeur (figure 6).

Banque de graines des fosses archéologiques

A l'intérieur des fosses archéologiques, *Lythrum thesioides* a été trouvée principalement dans la fosse M1 (au Nord), avec des densités de graines élevées, les plus importantes déterminées lors des mises en germination d'échantillons en 2017. Sept échantillons avec *L. thesioides* ont été trouvés, soit 14,6 %, avec une moyenne de 10,7 graines (médiane de 4 graines), supérieure à celle connue en dehors des fosses (avec toutefois trop peu d'échantillons pour que cela soit significatif, Wicoxon test, $W=35,5$, $p=0,085$). Une seule graine a été trouvée dans la fosse Sud (M11). Ces graines semblent distribuées plutôt sur des positions intermédiaires dans le gradient topographique des fosses (aucune graine au centre des fosses), contrairement au patron général de la banque de graines (toutes espèces confondues) observé (figure 7). Il semble qu'elles se distribuent de façon « aléatoire » sur la longueur (figure 9). Pour *L. tribracteatum*, très peu de graines (7 au total) ont été trouvées dans les fosses, avec une densité maximale observée de 2 graines par échantillon, soit bien en deçà de ce qui a été observé en dehors des fosses.

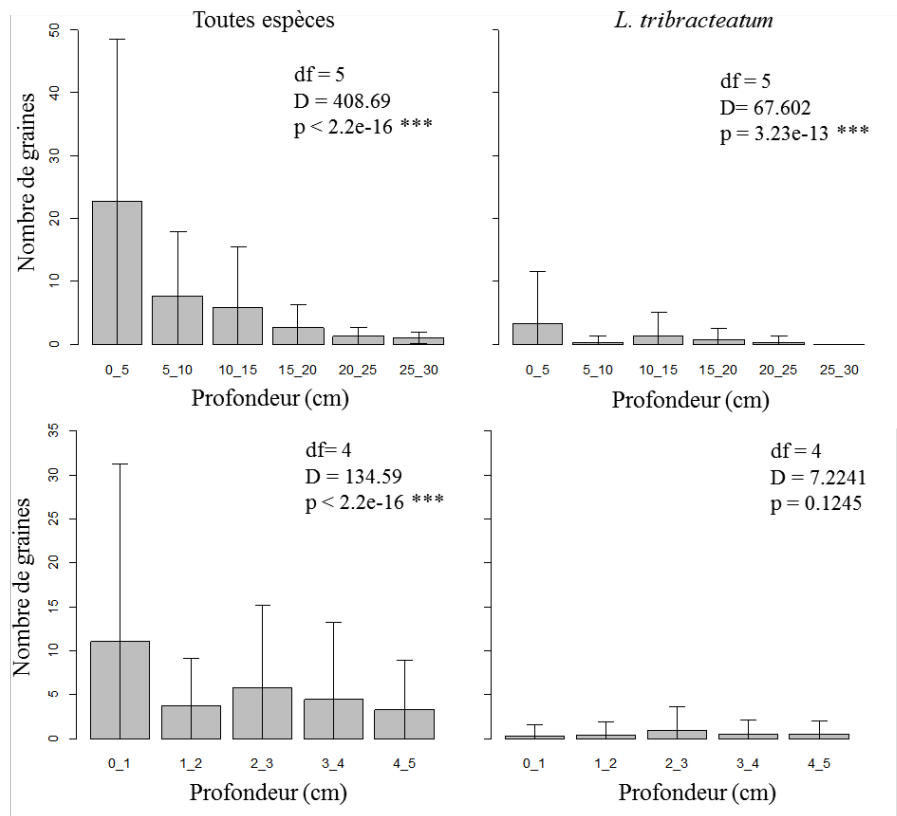


Figure 6 : Nombre de graines par échantillon (toutes espèces confondues et *L. tribracteatum*) en fonction de la profondeur. En haut : tous les 5 cm (n=10 par strate), en dessous : zoom sur les 5 premiers cm (n=21 par portion). Résultats des glm (poissons), Nb de graines ~ profondeur.

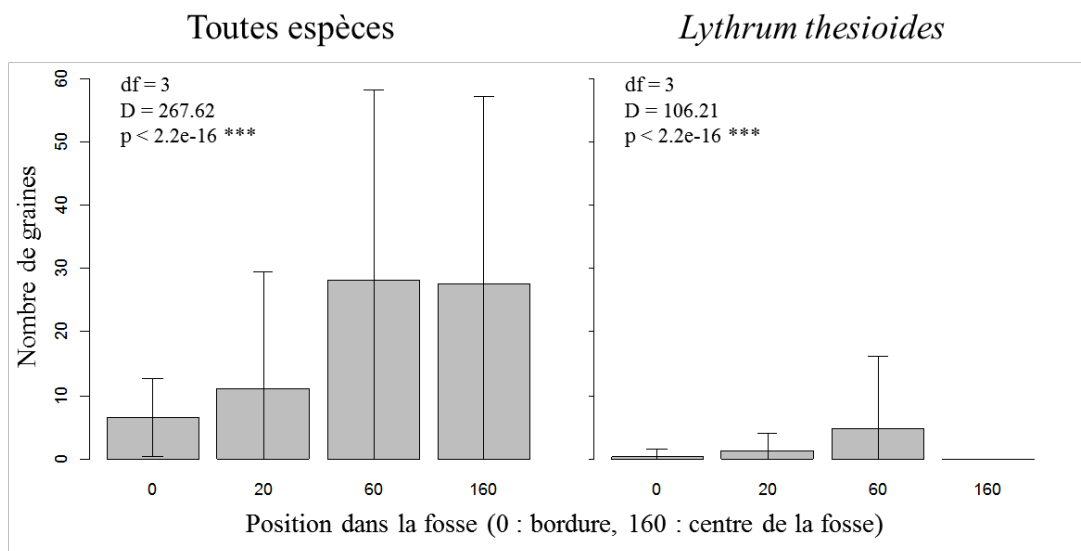


Figure 7 : Nombre de graines moyen en fonction de la position dans la fosse archéologique (n=12 pour chaque position). Les résultats des GLM : loi de poisson, Nb graines ~ position (facteur) sont présentés.

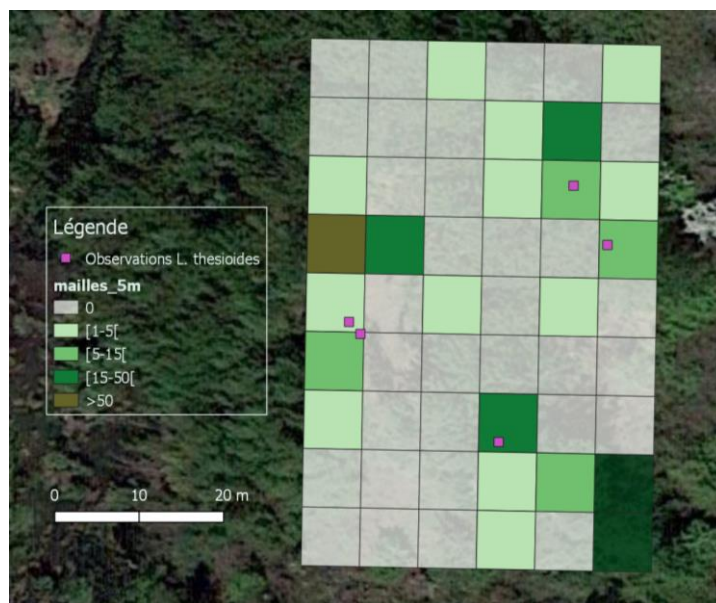


Figure 8 : Cartographie de la banque de graines de *Lythrum thesioides* pour l'étude approfondie réalisée en 2018.



Figure 9 : Cartographie de la banque de graines de *L. thesioides* au sein de la fosse archéologique M1. La disposition des échantillons sur la largeur de la fosse a été modifiée sur la carte pour faciliter la lecture (c.f. figure 2)

L'altitude des stations où *L. thesioides* a été identifiée dans la banque de graines superficielle (0-5 cm) est en moyenne 27cm plus basse dans les fosses que dans les autres stations étudiées (hors fosses) (figure 10).

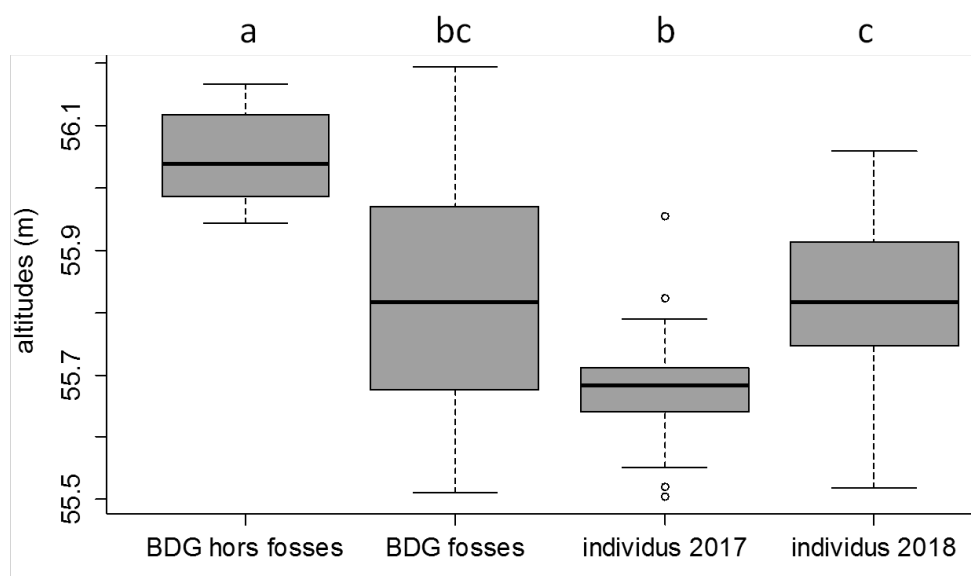


Figure 10 : Distributions des altitudes observées pour les échantillons de sol avec des graines de *Lythrum thesioides* hors fosses et dans les fosses, distributions des altitudes des individus de *L. thesioides* à Campuget, mesurées en 2017 et 2018. (Un test post-hoc de Tukey (après Kruskal-Wallis) donne les groupes statistiques, avec $p < 0,05$ comme degré de significativité).

Contrôle des résultats et témoins de germination

Dans l'ensemble, le taux de germination observé pour les pots témoins avec des graines de *Lythrum thesioides* a été très faible, que cela soit en 2017 ($4,5\% \pm 5\%$) ou 2018 ($10\% \pm 7,5\%$). Concernant d'éventuelles contaminations, aucune n'a été constatée en 2017. Le maintien de résidus de l'expérience de 2017 lors de l'expérience de 2018 a entraîné de rares contaminations, limitées à 3 taxons différents (*Tamarix* sp., *Juncus* sp. et *Epilobium* sp.), et à moins de 9 graines au total.

Discussion et perspectives de gestion

Distribution horizontale de la banque de graines

La banque de graines de *Lythrum thesioides* semble très localisée, ce qui conduirait à rejeter notre première hypothèse (distribution large), bien que l'absence par échantillon ne signifie pas nécessairement l'absence par maille. Seuls 7,5 % des échantillons de surface répartis sur l'ensemble de la zone humide présentaient au moins une graine de l'espèce. Cependant le faible taux de germination observé sur les échantillons témoins (environ 5 à 7%) implique de prendre cette conclusion avec prudence.

La plupart des graines (94% de celles de l'étude de 2017) de *L. thesioides* était présente dans deux endroits distincts sur le site : d'une part dans la fosse archéologique M1

(70%), et d'autre part, en dehors des fosses, dans la zone identifiée dès 2017 et ayant fait l'objet du zoom en 2018 (24%). En termes de cohérence avec les observations des individus sur le site, on retrouve une banque de graines importante dans M1, qui est la fosse qui héberge la plupart des individus observés sur le site. En revanche la zone de forte densité en dehors des fosses est plus surprenante car des individus y ont été observés seulement l'année de la découverte de *L. thesioides* à Campuget (2010). La quasi-absence en M11 reste une surprise en raison d'observations régulières d'individus également. Cela témoigne de l'importante hétérogénéité de la répartition de la banque de graines dans les fosses archéologiques. Cette hétérogénéité est d'ailleurs une importante limite de notre méthode puisqu'elle n'est pas captée avec un seul échantillon par maille (Brock *et al.* 1994). Toutefois la réplication par maille aurait entraîné une multiplication importante des échantillons et donc du temps et de l'espace nécessaire au suivi de l'expérience. On peut également considérer notre échantillonnage par maille comme des répliques à l'échelle de la parcelle étudiée. Les résultats permettent tout de même de confirmer la présence de la banque de graines sur un point donné, ce qui reste une information capitale. L'hétérogénéité spatiale témoigne très probablement d'une accumulation récente de graines, notamment sur la zone étudiée plus en détail (figure 8) où la distribution des graines semble proche de celle des quelques observations de 2010. C'est également possiblement le cas dans les fosses. La dispersion chez les espèces de mares temporaires est d'ailleurs connue pour se réaliser souvent autour des pieds mères (Metzner *et al.* 2017).

Par ailleurs, notre méthode sous-estime probablement le nombre de graines par échantillon, comme le fait la méthode de germination, en règle générale (Bernhardt *et al.* 2008), mais également en raison d'un taux de germination faible observé chez *L. thesioides* (c.f. témoins). Les graines utilisées étant issues d'individus cultivés en conditions saturées, elles peuvent en plus, avoir une viabilité réduite (c.f. encadré 3, partie 4 de cette thèse). Toutefois, bien que possiblement sous estimées, les densités mesurées en graines de *L. thesioides* sont faibles. La forte hétérogénéité spatiale se retrouve dans les disparités de densités entre les différentes localités. La densité moyenne pour les graines de *L. thesioides* (2017) est de moins de 2600 graines.m⁻². C'est très loin de ce qui est connu pour des espèces à petites graines comme *L. thesioides*, avec des valeurs dépassant couramment les 100 000 graines.m⁻² (Grillas *et al.* 1993 ; Bonis *et al.* 1995 ; Bissels *et al.* 2005). *Lythrum salicaria* peut également avoir des banques de graines particulièrement denses dépassant 400 000 graines.m⁻² (Welling & Becker 1990). Les valeurs maximales observées, notamment en 2018, sont tout de même plus importantes, avec une densité de 84560 graines.m⁻², ce qui est par exemple, plus que la densité moyenne de graines de toutes espèces confondues dans deux mares temporaires de Grèce (Aponte *et al.* 2010).

Ces résultats mettent également en évidence, pour *Lythrum thesioides*, l'absence de conditions favorables pour l'expression de la banque de graines en dehors des fosses où elles sont abondantes (c.f. données de 2018). Si l'on compare l'altitude exacte de ces échantillons à celle des individus qui ont poussé sur le site, presque tous dans les fosses, on mesure un écart de plus de 20 cm (figure 10, données issues du chapitre 4). Bien que la distribution de la banque de graines, au sein des fosses, couvre un fort gradient d'altitude,

les conditions environnementales d'une année ne sélectionnant qu'une portion de ce gradient, et l'altitude des échantillons hors fosses reste nettement bien plus élevée. L'emplacement de ces graines correspond probablement à la localisation de la population de *L. thesioides* à une période antérieure avec une hydrologie différente, et la banque de graines s'y est possiblement densifiée suite à la reproduction des individus de 2010.

Du côté de *L. tribracteatum*, la banque de graines est plus importante (15% des échantillons) avec une distribution plus homogène mais limitée à la zone la plus profonde de la parcelle. De plus l'espèce est quasiment absente des échantillons prélevés dans les fosses archéologiques. C'est cohérent avec son absence dans la fosse M1, mais bien plus surprenant pour M11 où l'espèce s'exprime chaque année en grande quantité, mais de façon localisée. Cela souligne, là encore, l'hétérogénéité de la distribution de la banque de graines et une pression d'échantillonnage faible. Toutefois, dans l'ensemble, la distribution de la banque de graines de *L. tribracteatum* correspond aux observations de ses individus, ce qui témoigne d'une hydrologie plus favorable pour son expression. Les densités observées ont été plus importantes que pour *L. thesioides*, en ne comparant que les données de 2017, avec une moyenne d'environ 7000 graines.m⁻² par échantillon positif (au moins 1 graine). Le Zoom réalisé en 2018 confirme bien, par ailleurs, l'absence (ou presque avec une seule germination observée) de *L. tribracteatum* dans la zone plus haute où la forte densité en graines de *L. thesioides* a été observée.

Comparaison entre les deux espèces

La distribution de la banque de graines de *Lythrum thesioides* se limite à une fraction réduite du gradient topographique que couvre le site. Dans les mares temporaires, la topographie, en impactant l'hydrologie, joue un rôle structurant dans l'organisation des communautés végétales (Bauder 2000) et des banques de graines (Aponte *et al.* 2010 ; Metzner *et al.* 2017). Ici, le plus surprenant est que la banque de graines de *Lythrum thesioides* occupe une ceinture plus extérieure (hors fosses archéologiques où *L. tribracteatum* est absent) que celle de *L. tribracteatum*, ce qui est l'opposé de notre hypothèse initiale. En effet, nous avons mis en lumière une importante différenciation des niches topographiques entre les deux espèces. Or *L. tribracteatum* présente une germination (Chapitre 4) et une floraison plus précoces (Tison *et al.* 2014) que *L. thesioides*, ce qui se traduit, normalement, par une position plus haute dans le gradient hydrologique de la mare (Rocarpin *et al.* 2015).

L'interprétation de cette observation est délicate, notamment en raison des importantes dégradations hydrologiques présentes à Campuget (drains, pompage). Il est, en effet, probable que la banque de graines de *L. thesioides* hors des fosses archéologiques soit le reflet d'une localisation « ancienne », adaptée à l'hydrologie historique de la zone. Cette banque de graines a probablement vu sa densité renforcée par la poussée de *Lythrum* en 2010 suite aux passages d'engins, combinés à une année hydrologique (ou une gestion du pompage) plutôt favorable. Les banques de graines de *L. tribracteatum* dans la zone la plus basse de la parcelle, pourraient être le fruit d'une distribution récente, permise par une inondation réduite, non favorable à *L. thesioides*. Toutefois, la présence de graines de *L.*

tribracteatum en profondeur relate d'une distribution datant au moins, de la période où la parcelle était cultivée (~année 2000).

Cette distribution pourrait aussi refléter des différences de substrat entre les zones les plus profondes et les « bordures » de la zone humide. A la différence de *Lythrum thesioides* (chapitre 5), *L. tribracteatum* apprécie les sols à fortes concentrations en matière organique, or cette dernière augmente avec la profondeur des mares (Sahuquillo *et al.* 2012). Cela pourrait expliquer la différence topographique observée entre les deux espèces. Des analyses de sol permettraient d'évaluer cette hypothèse.

Distribution verticale

En ce qui concerne l'hypothèse testée d'une distribution verticale de la banque de graines, on retrouve le patron connu des zones humides (Leck 1989 ; Bonis & Lepart 1994), avec une concentration des graines en surface qui décroît très vite avec la profondeur. La distribution des graines de *Lythrum tribracteatum* en surface et en profondeur observée sur deux carottes, avec des graines retrouvées jusqu'à 25cm, témoigne d'un enfouissement de graines, probablement lors de labours effectués sur le site jusque dans les années 1990 (Pirsoul 2013). On peut donc supposer que ces graines peuvent présenter des longévités maximales de plusieurs décennies (Alderton *et al.* 2017 ; Schwab & Kiehl 2017 ; Poschlod & Rosbakh 2018). Les densités observées étant non négligeables, il est probable que la longévité moyenne dépasse une dizaine d'années, durée supérieure à ce qui est connu de la bibliographie (Wienhold & Van Der Valk 1989 ; Brock 2011). La présence de 2 graines de *Lythrum thesioides* en profondeur confirmerait également sa présence antérieure à l'arrêt du labour. Toutefois, il faudrait réaliser un carottage en profondeur, sur un point où la banque de graines de l'espèce est présente en surface, pour espérer obtenir des densités plus importantes et confirmer cette hypothèse.

Application à la conservation

En conclusion, la banque de graines de *Lythrum thesioides* est bien présente à Campuget. Elle semble fortement hétérogène, autant dans sa distribution que dans sa densité, avec toutefois des densités maximales localement importantes. La longévité semble également élevée, mais cela n'a pu être confirmé que pour *L. tribracteatum*. Enfin, malgré des conditions précaires pour s'exprimer et se reproduire, notamment dans des fosses archéologiques, l'espèce semble témoigner d'une forte capacité à produire rapidement une banque de graines persistante. La méthode de cartographie utilisée nous permet donc de déterminer des lieux où des graines de *Lythrum thesioides* sont présentes, ce qui pourra servir de base pour la gestion et la restauration du site. Notre travail met également en évidence l'impossibilité, pour une partie de la banque de graines, de s'exprimer dans le régime hydrologique actuel, en raison d'une position topographique trop élevée. Les cartes produites peuvent, d'ores et déjà, être utilisées pour mettre en place une gestion fine du site, s'attelant notamment à rendre possible la germination de la banque de graines qui se trouve en dehors des fosses archéologiques, par une gestion soit hydrologique, soit topographique. Pour la suite, il pourra être intéressant d'élargir la recherche de la banque de graines à l'ensemble de la zone humide historique de Campuget,

peut être en se limitant à la portion topographique dans laquelle nous avons trouvé des échantillons dans un premier temps. L'observation d'une banque de graines possiblement dense, sur des espaces où l'espèce n'est pas détectable met en lumière les lacunes des stratégies actuelles d'études d'impact. Si l'hydrologie n'avait pas été favorable l'année de l'étude à Campuget, l'espèce ne se serait probablement pas exprimée. La voie ferrée, prévue en partie sur la zone humide, aurait probablement été construite et aurait condamné cette banque de graines et donc *L. thesioides* sur une de ses seules populations mondiales.

Références

- Alderton, E., C.D. Sayer, R. Davies, S.J. Lambert, et J.C. Axmacher. 2017. "Buried Alive: Aquatic Plants Survive in 'ghost Ponds' under Agricultural Fields." *Biological Conservation* 212 (May): 105–10.
- Aponte, C., G. Kazakis, D. Ghosn, et 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): 243–53.
- Baastrup-spoehr, L., T. Kragh, K. Petersen, B. Moeslund, J.C. Schou, et K. Sand-jensen. 2016. "Remarkable Richness of Aquatic Macrophytes in 3-Years Old Re-Established Lake Fil, Denmark." *Ecological Engineering* 95: 375–83.
- Bagella, S., M. Carmela, et V. Zuccarello. 2010. "Patterns of Emblematic Habitat Types in Mediterranean Temporary Wetlands." *Comptes Rendus Biologies* 333: 694–700.
- Bakker, J. P., P. Poschlod, R. J. Strykstra, R. M. Bekker, et K. Thompson. 1996. "Seed Banks and Seed Dispersal: Important Topics in Restoration Ecology." *Acta Botanica Neerlandica* 45 (4): 461–90.
- Bauder, E. T. 2000. "Inundation Effects on Small-Scale Plant Distributions in San Diego, California Vernal Pools." *Aquatic Ecology* 34 (1): 43–61.
- Bernhardt, K. G., M. Koch, M. Kropf, E. Ulbel, et J. Webhofer. 2008. "Comparison of Two Methods Characterising the Seed Bank of Amphibious Plants in Submerged Sediments." *Aquatic Botany* 88 (2): 171–77.
- Bissels, S., T.W. Donath, N. Hölzel, et A. Otte. 2005. "Ephemeral Wetland Vegetation in Irregularly Flooded Arable Fields along the Northern Upper Rhine: The Importance of Persistent Seedbanks." *Phytocoenologia* 35 (2-3): 469–88.
- Bonis, A., et J. Lepart. 1994. "Vertical Structure of Seed Banks and the Impact of Depth of Burial on Recruitment in Two Temporary Marshes." *Vegetatio* 112: 127–39.
- Bonis, A., J. Lepart, et P. Grillas. 1995. "Seed Bank Dynamics and Coexistence of Annual Macrophytes in a Temporary and Variable Habitat." *Oikos* 74 (1): 81–92.
- Brock, M.A., K. Theodore, et L. O'Donnell. 1994. "Seed-Bank Methods for Australian Wetlands." *Australian Journal of Marine & Freshwater Research* 45 (4): 483–93.
- Brock, M.A., D.L. Nielsen, R.J. Shiel, J.D. Green, et J.D. Langley. 2003. "Drought and Aquatic Community Resilience: The Role of Eggs and Seeds in Sediments of Temporary Wetlands." *Freshwater Biology* 48 (7): 1207–18.
- Brock, M.A. 2011. "Persistence of Seed Banks in Australian Temporary Wetlands." *Freshwater Biology* 56 (7): 1312–27.

- Bueno, C. G., R. Reiné, C. L. Alados, et D. Gómez-García. 2011. "Effects of Large Wild Boar Disturbances on Alpine Soil Seed Banks." *Basic and Applied Ecology* 12 (2): 125–33.
- Burmeier, S., R.L. Eckstein, A. Otte, et T.W. Donath. 2010. "Desiccation Cracks Act as Natural Seed Traps in Flood-Meadow Systems." *Plant and Soil* 333: 351–64.
- Capon, S.J. 2007. "Effects of Flooding on Seedling Emergence from the Soil Seed Bank of a Large Desert Floodplain." *Wetlands* 27 (4): 904–14.
- Caria, M. C., G. F. Capra, A. Buondonno, G. Seddaiu, S. Vacca, et S. Bagella. 2013. "Small-Scale Patterns of Plant Functional Types and Soil Features within Mediterranean Temporary Ponds." *Plant Biosystems* 149 (2): 384–94.
- Carta, A. 2016. "Seed Regeneration in Mediterranean Temporary Ponds: Germination Ecophysiology and Vegetation Processes." *Hydrobiologia* 782 (1): 23–35.
- Casanova, M.T, et M.A. Brock. 2000. "How Do Depth , Duration and Frequency of Flooding Influence the Establishment of Wetland Plant Communities ?" *Plant Ecology* 147: 237–50.
- Cherry, J.A., et L. Gough. 2006. "Temporary Floating Island Formation Maintains Wetland Plant Species Richness : The Role of the Seed Bank." *Aquatic Botany* 85: 29–36.
- Cohen, D. 1966. "Optimizing Reproduction in a Randomly Varying Environment." *Journal of Theoretical Biology* 12 (1): 119–29.
- Deil, U. 2005. "A Review on Habitats, Plant Traits and Vegetation of Ephemeral Wetlands - A Global Perspective." *Phytocoenologia* 35 (2-3): 533–705.
- Devictor, V., J. Moret, et N. Machon. 2007. "Impact of Ploughing on Soil Seed Bank Dynamics in Temporary Pools." *Plant Ecology* 192 (1): 45–53.
- Diadema, K. 2010. "*Lythrum thesioides*." The IUCN Red List of Threatened Species. 2010. e.T164324A5826833.
- Espinar, J.L., et L. Clemente. 2007. "The Impact of Vertic Soil Cracks on Submerged Macrophyte Diaspore Bank Depth Distribution in Mediterranean Temporary Wetlands." *Aquatic Botany* 87 (4): 325–28.
- Faist, A.M., S. Ferrenberg, et S.K. Collinge. 2013. "Banking on the Past : Seed Banks as a Reservoir for Rare and Native Species in Restored Vernal Pools." *AOB Plants* 5: plt043.
- Fenner, M., et K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge: Cambridge university. 260pp.
- Ge, X., R. Wang, Y. Zhang, B. Song, et J. Liu. 2013. "The Soil Seed Banks of Typical Communities in Wetlands Converted from Farmlands by Different Restoration Methods in Nansi Lake , China." *Ecological Engineering* 60: 108–15.
- Gobilard, S.L., S. Stang, K. Pirhofer, K. Thilo, H. Boris, J. Eccard, et J. Joshi. 2019. "Environmental Filtering Predicts Plant Community Trait Distribution and Diversity : Kettle Holes as Models of Meta Community Systems." *Ecology and Evolution* 9: 1898–1910.
- Gremer, J.R., S. Kimball, et D.L. Venable. 2016. "Within-and among-Year Germination in Sonoran Desert Winter Annuals: Bet Hedging and Predictive Germination in a Variable Environment." *Ecology Letters* 19 (10): 1209–18.
- Griffith, A.B., et I.N. Forseth. 2005. "Population Matrix Models of *Aeschynomene Virginica*, a Rare Annual Plant: Implications for Conservation." *Ecologica* 15 (1): 222–33.

- Grillas, P., P. Garcia-Murillo, O. Geertz-Hansen, N. Marbá, C. Montes, C. M. Duarte, L. Tan Ham, et A. Grossmann. 1993. "Submerged Macrophyte Seed Bank in a Mediterranean Temporary Marsh: Abundance and Relationship with Established Vegetation." *Oecologia* 94 (1): 1–6..
- Gross, K.L. 1990. "A Comparison of Methods for Estimating Seed Numbers in the Soil." *The Journal of Ecology* 78 (4): 1079.
- Gurnell, A.M., A.J. Boitsidis, K. Thompson, et N.J. Clifford. 2006. "Seed Bank , Seed Dispersal and Vegetation Cover : Colonization along a Newly-Created River Channel." *Journal of Vegetation Science* 17: 665–74.
- Ter Heerdt, G.N.J., G.L. Verweij, R.M. Bekker, et J.P. Bakker. 1996. "An Improved Method for Seed-Bank Analysis: Seedling Emergence after Removing the Soil by Sieving." *Functional Ecology* 10 (1): 144–51.
- Hötzel, N., et A. Otte. 2003. "Restoration of a Species-Rich Flood Meadow by Topsoil Removal and Diaspore Transfer with Plant Material." *Applied Vegetation Science* 6: 131–40.
- Hunter, J.T. 2016. "Differences in Disturbance Type and Nutrient Availability Favour Different Functional Traits across Three Co-Occurring Montane Wetland Systems in Eastern Australia." *Australian Journal of Botany* 64 (6): 526–29.
- Kruskal, W.H, et W.A. Wallis. 1952. "Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis." *Journal of the American Statistical Association* 47 (260): 583–621.
- Lansdown, R.V. 2011. "*Lythrum thesioides*." The IUCN Red List of Threatened Species. 2011. e.T164324A5827024.
- Leck, M.A. 1989. *Ecology of Soil Seed Bank*. Edited by Academic Press. 484pp.
- Leck, M.A, et M.A. Brock. 2000. "Ecological and Evolutionary Trends in Wetlands : Evidence from Seeds and Seed Banks in New South Wales , Australia and New Jersey , USA." *Plant Species Biology* 15: 97–112.
- Médail, F., H. Michaud, J. Molina, G. Paradis, et R. Loisel. 1998. "Conservation de La Flore et de La Végétation Des Mares Temporaires Dulçaquicoles et Oligotrophes de France Méditerranéenne." *Ecologia Mediterranea* 24 (2): 119–34.
- Metzner, K., S. Gachet, P. Rocarpin, and A. Saatkamp. 2017. "Seed Bank, Seed Size and Dispersal in Moisture Gradients of Temporary Pools in Southern France." *Basic and Applied Ecology* 21: 13–22.
- Muller, I., E. Buisson, J. B. Mouronval, et F. Mesléard. 2013. "Temporary Wetland Restoration after Rice Cultivation: Is Soil Transfer Required for Aquatic Plant Colonization?" *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, no. 411: 1–17.
- Nishihiro, J., M.A.. Nishihiro, et I. Washitani. 2006. "Restoration of Wetland Vegetation Using Soil Seed Banks: Lessons from a Project in Lake Kasumigaura, Japan." *Landscape and Ecological Engineering* 2 (2): 171–76.
- Pirsoul, L. 2013. "Zone Humide de Campuget. Notice de Gestion 2013, Préalable À L'établissement D'un Plan de Gestion Du Site." Rapport CEN L-R.
- Poschlod, P., et S. Rosbakh. 2018. "Mudflat Species: Threatened or Hidden? An Extensive Seed Bank Survey of 108 Fish Ponds in Southern Germany." *Biological Conservation* 225 (May): 154–63.
- QGIS Team. 2016. "Système D'information Géographique QGIS 2.14. Open Source Geospatial

- Foundation Project.” <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team. 2017. “R: A Language and Environment for Statistical Computing.” Vienna, Austria.: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>.
- Rhazi, L., P. Grillas, L. Tan Ham, et D. El Khyari. 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.
- Rocarpin, P., S. Gachet, K. Metzner, et A. Saatkamp. 2015. “Moisture and Soil Parameters Drive Plant Community Assembly in Mediterranean Temporary Pools.” *Hydrobiologia* 781 (1): 55–66.
- Sahuquillo, M., M.R. Miracle, S.M. Morata, et E. Vicente. 2012. “Nutrient Dynamics in Water and Sediment of Mediterranean Ponds across a Wide Hydroperiod Gradient.” *Limnologica* 42 (4): 282–90.
- Schwab, A., et K. Kiehl. 2017. “Analysis of Soil Seed Bank Patterns in an Oxbow System of a Disconnected Floodplain.” *Ecological Engineering* 100: 46–55.
- Tison, J.M., P. Jauzein, et H. Michaud. 2014. *Flore de La France Méditerranéenne Continentale*. Naturalia Publication. 2080pp.
- Tukey, J. W. 1949. “Comparing Individual Means in the Analysis of Variance.” *Biometrics* 5 (2): 99–114.
- Van der Valk, A. G., et C. B. Davis. 1978. “The Role of Seed Banks in the Vegetation Dynamics of Prairie Glacial Marshes.” *Ecology* 59 (2): 322–35.
- Venable, D.L. 2007. “Bet Hedging in a Guild of Desert Annuals.” *Ecology* 88 (5): 1086–90.
- Walck, J.L., J.M. Baskin, C.C. Baskin, et S.N. Hidayati. 2005. “Defining Transient and Persistent Seed Banks in Species with Pronounced Seasonal Dormancy and Germination Patterns.” *Seed Science Research* 15 (3): 189–96.
- Welling, C.H., et R.L. Becker. 1990. “Seed Bank Dynamics of *Lythrum Salicaria* L.: Implications for Control of This Species in North America.” *Aquatic Botany* 38 (2-3): 303–9.
- Wienhold, C. E., et A. G. Van Der Valk. 1989. “The Impact of Duration of Drainage on the Seed Banks of Northern Prairie Wetlands.” *Canadian Journal of Botany* 67 (6): 1878–84.
- Wilcoxon, F. 1946. “Individual Comparisons of Grouped Data by Ranking Methods.” *Journal of Economic Entomology* 39 (6): 269.
- Wisheu, I.C., et P.A. Keddy. 1991. “Seed Banks of a Rare Wetland Plant Community: Distribution Patterns and Effects of Human-Induced Disturbance.” *Journal of Vegetation Science* 2: 181–88.
- Zedler, J.B. 2000. “Progress in Wetland Restoration Ecology.” *Tree* 15 (10): 402–7.

