

LES CONSEQUENCES DE LA DEPRISE AGRICOLE SUR LA DYNAMIQUE DE LA VEGETATION ALLUVIALE: L'EXEMPLE DE LA RESERVE NATURELLE DU MARAIS DE LAVOURS (AIN)

THE CONSEQUENCES OF THE ABANDONMENT OF AGRICULTURAL
PRACTICES ON ALLUVIAL VEGETATION DYNAMICS.
EXAMPLE: THE LAVOURS MARSHES (Ain, France).

par G. PAUTOU* & R. GRUFFAZ**

RESUME - L'arrêt des activités humaines dans le marais, telles que la fauche, le pâturage, l'exploitation des bois provoque de profonds changements de la végétation: progression des plantes herbacées monopolistes (*Phragmites*, *Cladium*, *Solidago*, *Urtica*, etc...), installation des ligneux (*Salix*, *Alnus*, *Fraxinus* etc...), formation de communautés forestières. A cette évolution de type autogénique se surajoute une évolution de type allogénique provoquée par la modification des conditions hydrologiques (diminution de la fréquence des submersions et de leur durée, enfoncement ou rehaussement de la nappe phréatique, etc...).

En prenant comme exemple la Réserve Naturelle du Marais de Lavours, les auteurs présentent les changements de végétation qui sont intervenus au cours des deux derniers siècles et, de façon plus précise, au cours des quatre dernières décennies. Ils en tirent des enseignements sur les processus qui régissent la dynamique des écosystèmes et définissent les fondements écologiques sur lesquels doit reposer l'établissement de plans de gestion.

MOTS-CLES - marais, tourbière, dynamique de la végétation, plantes monopolistes, agriculture, gestion, vallée du Haut-Rhône.

SUMMARY - The abandonment of the usual agricultural activities in the marshes (e.g., mowing, grazing, forest cutting) induced an important vegetation change:

- development of invading herbaceous plants such as reeds (*Phragmites australis*), sedges (*Cladium mariscus*), goldenrods (*Solidago gigantea*), nettles (*Urtica dioica*) etc...;
- establishment of woody plants such as willows, alders and ashes ;
- formation of forest communities.

This autogenous evolution is coupled with an heterogenous evolution which was induced by change in the hydrological parameters (i.e., decrease of both frequency and duration of flooding, lowering or raising of the ground watertable etc...).

The case-study of wetlands, the Natural Reserve "Marais de Lavours" gives interesting information about change which occurred since the beginning of the 18th century and more precisely for the last decades. Some new information about dynamics processes of the vegetation are given and will be useful to propose ecological management procedures.

KEYS-WORDS - wetlands, peat bogs, vegetation dynamics, invading plants, agriculture, ecological management, upper Rhône-River floodplain, France.

* Université J.Fourier Grenoble I, Laboratoire de Biologie alpine, BP 53X - 38041 GRENOBLE Cedex (France)

** Entente Interdépartementale pour la Démoustication AIN-ISERE-RHONE-SAVOIE BP 2 - 73310 CHINDRIEUX

INTRODUCTION

L'état d'un système écologique à un moment précis, constitue une étape de transition entre des états antérieurs qu'il est souvent difficile de connaître et des états futurs qu'il est difficile de prévoir. Les paysages végétaux actuels présentent des caractères qui sont hérités d'interventions plus ou moins reculées dans le passé; par la mise en place d'ouvrages au cours du XIX et du XXème siècles (digues, retenues), l'homme prépare l'histoire du XXIème siècle (CARBIENER, 1970; PAUTOU, 1975; PETTS, 1983; PAUTOU et DECAMPS, 1985).

Depuis la déforestation néolithique, des enchaînements de perturbations (WHITE et PICKETT, 1985) naturelles et de bouleversements d'origine anthropique (BOURDIER, 1961) conduisent, par un effet cumulatif, à modifier les caractéristiques des systèmes écologiques que constituent les grandes plaines d'inondation des fleuves. Depuis la fin du XIXème siècle, on constate une interruption des interventions sur les écosystèmes soumis à des conditions écologiques sévères, qu'il s'agisse des grands marais planitiaires ou des étages montagnard et subalpin. L'arrêt des exportations de matière organique (herbe, bois, litière) s'accompagne d'un phénomène de remontée biologique d'une très vaste ampleur, dont on évalue encore mal les conséquences écologiques ou socio-économiques (PAUTOU et al, 1991).

Doit on considérer, qu'au cours de son histoire, le système écologique passe par des périodes "d'âge d'or" au cours desquelles les actions humaines sont ajustées à une gestion optimale des productions végétales, de la faune et des paysages? L'homme doit-il assurer la permanence de ces états ou bien modifier ses interventions en fonction de contraintes socio-économiques qui imposent de nouveaux modes de gestion? Faut-il conserver des portions de territoire où seraient figées les relations ancestrales entre l'homme et son environnement? Peut-on, d'autre part, modéliser un écosystème en vue d'augmenter la richesse de sa flore et de sa faune et la diversité des communautés? Comment définir les critères sur lesquels doivent s'appuyer les gestionnaires pour établir les limites de leurs interventions?

Nous ne prétendons pas répondre, de façon exhaustive, à ces questions fondamentales. Notre contribution se limitera à montrer, dans le cas d'une zone humide, la Réserve Naturelle du Marais de Lavours, comment s'exprime le phénomène de la déprise à travers la dynamique du système rhodanien.

Nous analyserons les conséquences d'une interruption progressive des exportations de matière organique sur la structure de la couverture végétale et la nature des communautés qui la composent. Nous présenterons, ensuite, les premiers essais de contrôle de la végétation réalisée dans le cadre de la mise en place d'un plan de gestion, à l'initiative du Ministre de l'Environnement (Fig. 1, photos 1 et 2).

A - METHODES

La prise en compte de l'histoire du système constitue la seule approche pour fixer les grandes étapes de la dynamique du système et évaluer les modifications provoquées par le phénomène de déprise (FORMAN, 1983; FORMAN et GODRON, 1986).

1) Reconstitution de l'histoire du Marais de Lavours

Les méthodes d'écologie rétrospective élaborées dans le cadre du programme PIREN (AMOROS et al, 1982) sont utilisées pour dater des événements et des états:

- **au pas de temps du siècle.** Un de nos objectifs est de montrer les liens de causalité entre la structure et la composition du tapis végétal et les événements antérieurs. Pour ce faire, il faut disposer d'un maximum de références permettant de faire des datations précises: mise en place de digues, isolement des méandres, année d'interruption de la fauche, creusement des fossés, etc... L'analyse des registres communaux, des cartes anciennes, l'utilisation de descripteurs (restes d'animaux), apportent des informations stationnelles précises (AMOROS et al, 1987).

- **au pas de temps de la décennie:** analyse des différentes missions de photographies aériennes, cartographie diachronique. Deux types de cartes ont été levées à différentes périodes :

* **des cartes phytoécologiques** après établissement d'une typologie basée sur les liaisons entre paramètres hydrologiques, pédologiques et floristiques;

* **des cartes physionomiques** reposant sur une analyse fine des structures végétales; elles permettent de quantifier la progression des populations monopolistes d'herbacées et de ligneux.

2) Suivi des stations de référence

Nos observations ont commencé en 1966. Les changements affectant la structure et la composition floristique des communautés sont quantifiés de façon régulière dans des placettes-témoins

3) Délimitation de parcelles expérimentales

Cette approche nous a permis d'analyser l'impact des troupeaux de vaches et de chevaux sur la couverture végétale. Un dispositif rigoureux a été mis en place par MANNEVILLE et MAJCHRZAK (1988), sous la direction de CHESSEL et BEFFI:

* Relevés effectués suivant des lignes de 20 m de longueur par points quadrats, dans le cadre d'un échantillonnage systématique des parcs.

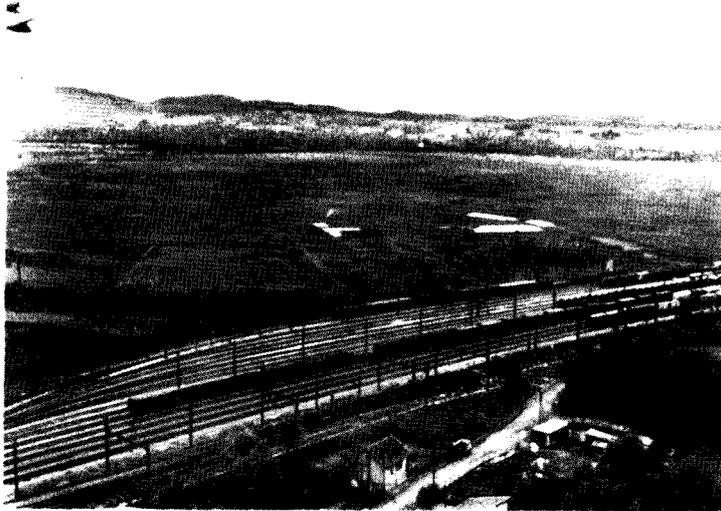


Photo 1. -Les Marais de Lavours, vus depuis le massif du Grand-Colombier; partie occidentale de la Réserve Naturelle, au premier plan, la gare de Culoz.

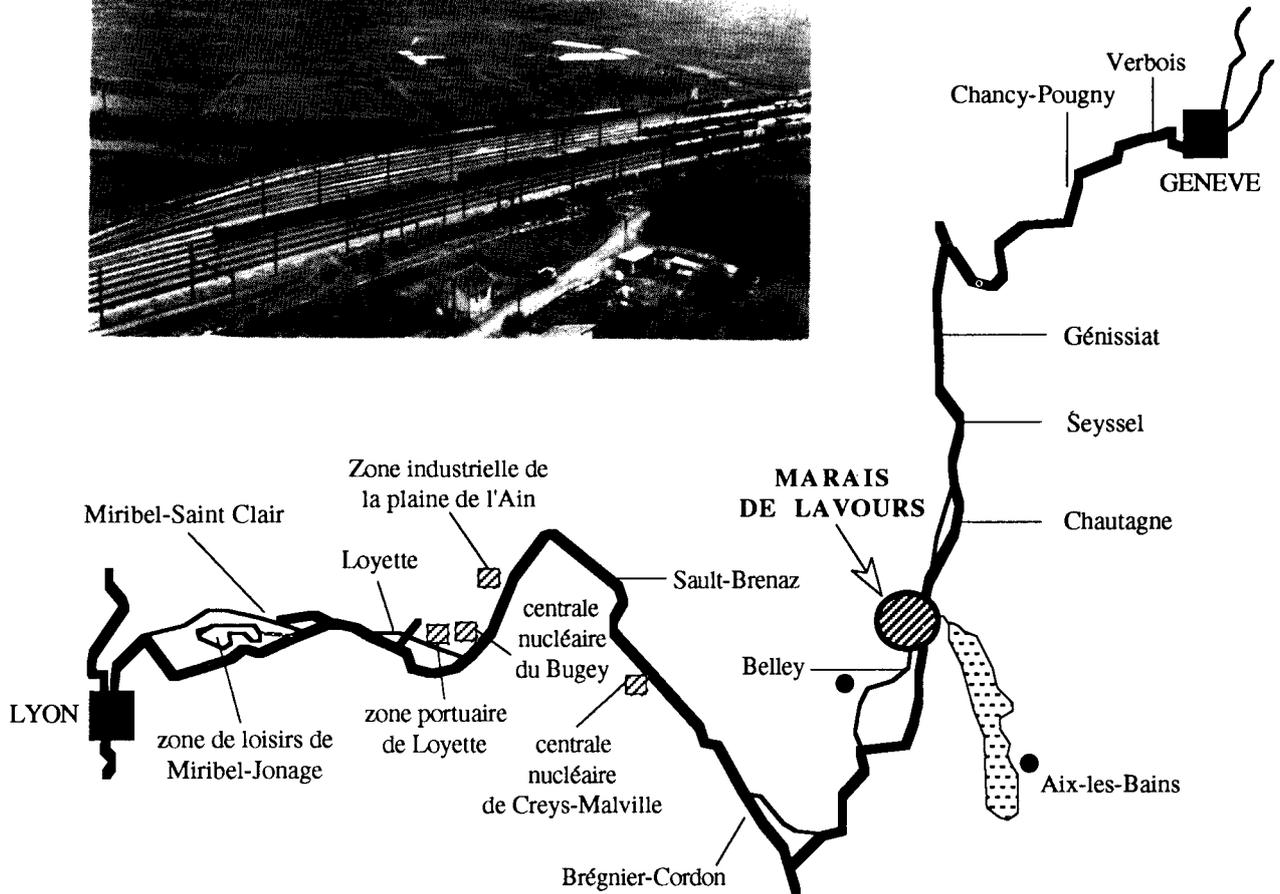


Fig. 1 -Situation du Marais de Lavours dans la vallée du Rhône entre Genève et Lyon; localisation des aménagements hydroélectrique en service ou en projet.



Photo 2. - Les prairies mésohygrophiles à *Ranunculus repens* et les cariçaias à *Carex gracilis*, en bordure du Séran, au niveau du village d'Aignot.

* Stations-témoins en défens Nous disposons de relevés effectués pendant 4 ans. Parallèlement, sont analysés, dans d'autres parcelles expérimentales, les effets de la fauche (une ou plusieurs coupes par an), de la fauche couplée avec le pâturage et les effets d'opérations de débroussaillage sur la couverture végétale herbacée.

Nous avons pris le parti de situer le phénomène de déprise affectant la Réserve Naturelle et le Marais de Lavours dans un cadre spatial large, en l'occurrence l'hydrosystème fluvial : il comprend des communautés aquatiques, des communautés semi-aquatiques inondées de façon périodique et des communautés terrestres liées à la présence d'une nappe phréatique. La dynamique de l'hydrosystème a été, en outre, analysé sur une longue période (compte tenu des nombreuses métamorphoses que l'hydrosystème rhodanien a présentées).

Le marais de Lavours constitue un compartiment de l'hydrosystème dont la dynamique est étroitement dépendante des autres compartiments alluviaux. Il existe des liens de solidarité étroits entre les différents éléments (dans notre cas, les communautés végétales) par la présence de circuits (fleuve, bras actifs, bras isolés, affluents, canaux, fossés), et de réservoirs: dépressions stockant les eaux de surface, matériaux alluviaux et tourbes recelant l'aquifère de surface, nappes d'eau permanentes (retenues, plans d'eau, Lac du Bourget, nappes artésiennes). La dynamique actuelle du système dépend d'interventions récentes (mise en place de deux barrages hydroélectriques, respectivement en 1981 et 1983), mais également d'interventions enracinées dans un passé récent (endiguements du XIX^{ème} siècle) ou beaucoup plus lointain (déforestation néolithique, gallo-romaine et du Haut Moyen-Age (PAUTOU, 1975; BRAVARD et al, 1986).

B - RESULTATS

1) L'état actuel de la végétation: le résultat d'une histoire de 10 millénaires.

La Réserve Naturelle présente une surface de 470 hectares (Fig. 2 et 3). Dans des travaux précédents (AIN et PAUTOU, 1969), nous avons montré qu'elle juxtapose un grand nombre de situations hydrologiques et pédologiques; 257 espèces phanérogamiques se distribuent dans une quarantaine de groupements végétaux-types, mais il existe, à côté, un très grand nombre d'assemblages floristiques éphémères. Les principaux groupements végétaux sont présents sur le Tableau I. Leur particularité résulte de la position du Marais de Lavours l'extrémité sud-occidentale du domaine méditerranéen (par exemple, présence de taxons d'Europe centrale leur limite sud, à côté d'espèces de distribution plus occidentale (AIN et PAUTOU, 1969). De nombreuses communautés végétales sont dominées par une population majeure; communautés herbacées à *Solidago gigantea*, *Urtica dioica*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Cladium mariscus*, *Molinia coerulea*, *Filipendula*

ulmaria; fruticées avec différents arbustes: fourrés de *Crataegus monogyna* sur sol à gley ou tourbe riche en éléments minéraux, fourrés d'*Alnus glutinosa* sur tourbes, de *Frangula alnus* sur tourbe à fort pourcentage de matière organique. Ces assemblages biotiques dominés par une population sont des révélateurs de la déprise. Le phénomène de déprise doit, être inséré dans l'histoire de l'hydrosystème fluvial. Nous prendrons comme stade de référence initial de l'hydrosystème fluvial l'apparition de l'ancien lac postglaciaire du Bourget, après la dernière phase de retrait des glaciers wurmiens. Le réchauffement holocène va favoriser une implantation rapide et une diversification de la végétation alluviale. La déforestation des versants est à l'origine d'une entrée massive de flux minéraux, consécutive à une très forte érosion (BOURDIER, 1961); elle va accélérer l'implantation des communautés semi-aquatiques aux dépens des communautés aquatiques. La formation de couches de tourbe atteignant 7 à 8 mètres dans l'auréole centrale de la Réserve est la conséquence d'un exhaussement du cône alluvial du Rhône et du niveau du lac (BRAVARD, 1981, 1987). On pourra spéculer sur la nature du stade final que nous appelons post-alluvial. Dans ce cas, le système aurait perdu sa spécificité par mise hors-inondation et enfoncement de la nappe aquifère, de telle sorte que l'appareil racinaire des ligneux ne bénéficierait plus de remontées capillaires à partir de cette dernière. Les principales phases de cette histoire sont les suivantes :

a) L'apogée des hydrophytes et des héliophytes

Il y a 10 000 ans, l'extrémité nord-occidentale de l'ancien Lac du Bourget se trouve à l'emplacement du Marais de Lavours. De nombreux hydrophytes (*Potamogeton*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Myriophyllum*) et d'héliophytes (*Phragmites*, *Typha*, *Sparganium*) participent à des communautés très diversifiées. Des prairies à *Filipendula* et Ombellifères sont présentes sur les bordures. Sur les dépôts graveleux situés au nord du lac s'implantent des groupements à base de *Salix*, *Betula* et *Hippophaë*. (PAUTOU et al, 1988).

Le réchauffement holocène permet aux communautés forestières de se diversifier à partir de - 8000 BP: progression des aulnaies à *Alnus glutinosa*, formation des forêts de bois durs à *Fraxinus*, *Ulmus* et *Acer*. Vers - 6 500, *Ulmus laevis*, *Ulmus glabra*, *Quercus robur* et *Fraxinus excelsior* sont bien représentés (LAMOUILLE et al, 1985). *Pinus sylvestris* et *Populus tremula* colonisent les cônes torrentiels en bordure de la plaine d'inondation (cône du Fier).

b) Vers une prépondérance des hémicryptophytes

Dès - 5 500, les populations humaines pratiquent l'écobuage (en vue de la culture des céréales et la création de terrains de parcours). Les couches de tourbe s'épaississent, la plate-forme alluviale s'exhausse en bordure du fleuve. Lentement la plaine d'inondation devient un espace marécageux: les communautés semi-aquatiques progressent aux dépens des communautés aquatiques. L'espace alluvial se

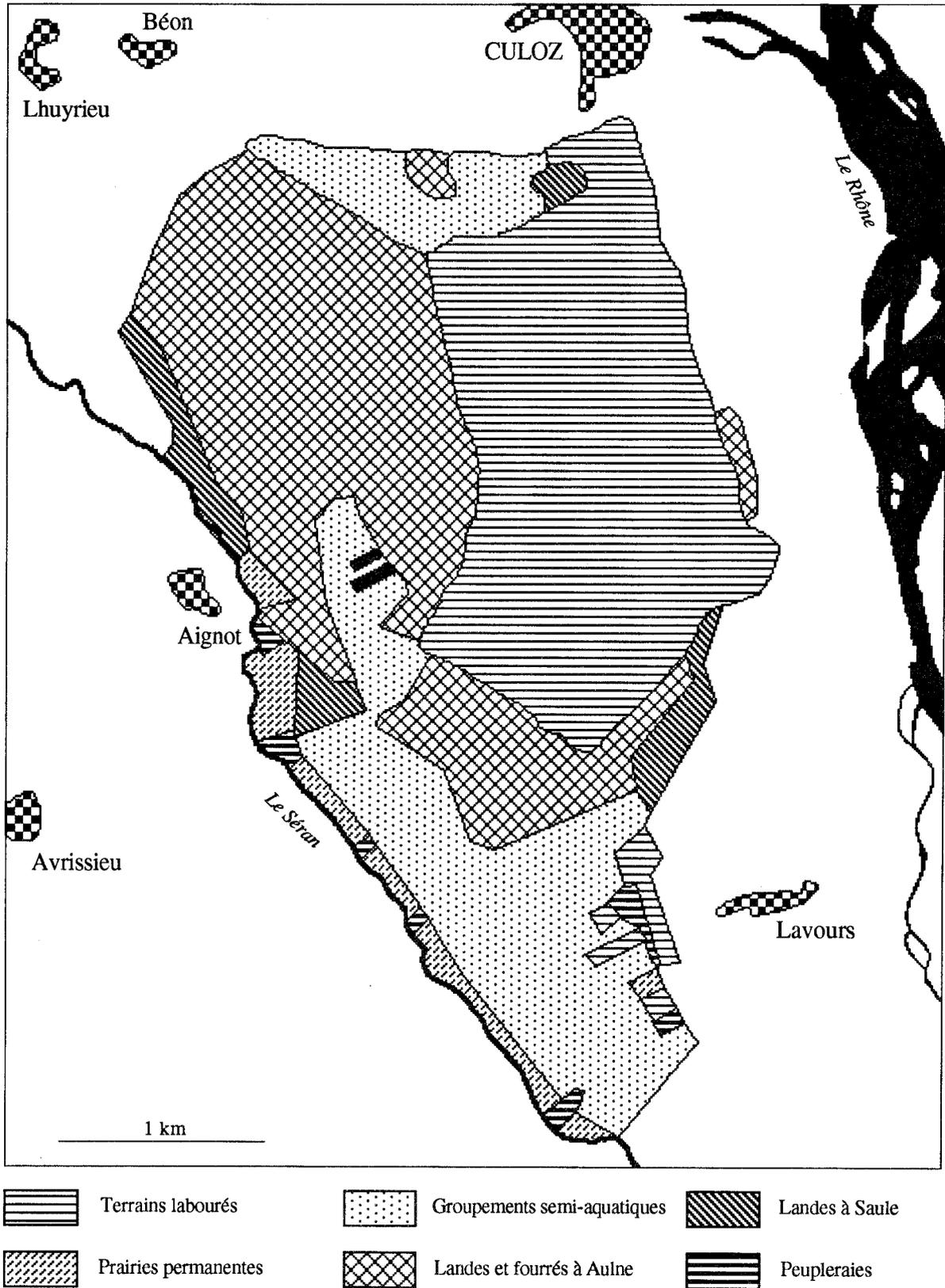


Fig. 2 - La Réserve Naturelle du Marais de Lavours: Situation géographique et caractères physiognomiques

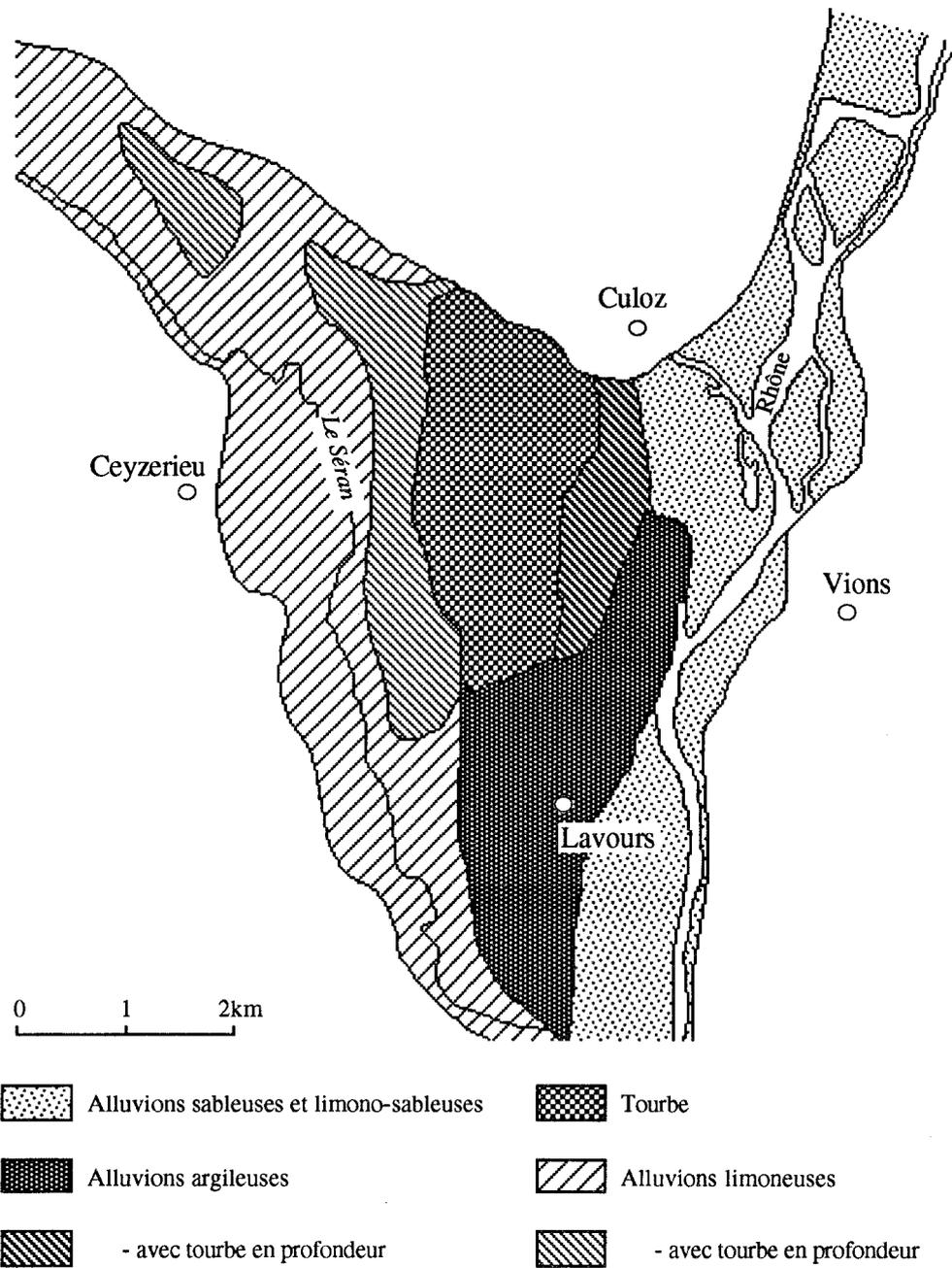


Fig. 3- Marais de Lavours: Carton lithologique. La tourbe eutrophe qui occupe la partie centrale du marais est recouverte, à l'ouest par les alluvions apportées par le Séran et à l'est par ceux du Rhône. (AIN et PAUTOU, 1969).

TABLEAU I.- Liste des principaux groupements semi-aquatiques présents dans la Réserve Naturelle.

GROUPEMENTS VEGETAUX	CARACTERES PEDOLOGIQUES	PROFONDEUR MOYENNE DE LA NAPPE AQUIFERE
Phragmitaie type à <i>Phragmites australis</i>	dépôts limono-argileux	inondé de façon quasi-permanente
Phragmitaie à <i>Carex</i>	anmor calcique	inondé plus de 6 mois
Cariçaie à <i>Carex gracilis</i>	dépôts limono-argileux	nappe comprise entre - 0,20 et - 0,40 m
Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Filipendula ulmaria</i>	tourbe avec horizons gleyifiés	nappe comprise entre - 0,20 et - 0,40 m
Groupement à <i>Schoenus nigricans</i> et <i>Cladium mariscus</i>	tourbe à fort % de matière organique	nappe comprise entre - 0,10 et - 0,20 m
Groupement à <i>Molinia coerulea</i> et <i>Carex panicea</i>	tourbe aérée en surface	nappe comprise entre - 0,20 et - 0,40 m
Groupement à <i>Filipendula ulmaria</i> et <i>Urtica dioïca</i>	tourbe avec forte matrice minérale	nappe comprise entre - 0,30 et - 0,60 m
Groupement à <i>Ranunculus repens</i> et <i>Deschampsia cespitosa</i>	dépôts limono-argileux	nappe comprise entre - 0,30 et - 0,60 m
Groupement à <i>Bromus erectus</i> et <i>Dactylis glomerata</i>	dépôts limoneux en surface, sable en profondeur	nappe comprise entre - 0,80 et - 1,20 m
Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Carex</i>	dépôts limono-argileux	nappe comprise entre - 0,20 et - 0,40 m
Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Fraxinus excelsior</i>	dépôts limono-argileux	nappe comprise entre - 0,30 et - 0,60 m
Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Betula verrucosa</i>	tourbe aérée en surface	nappe comprise entre -0, 20 et - 0,40 m
Frênaie à <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Quercus robur</i>	dépôts limono-argileux	nappe comprise entre - 0,50 et - 0,80 m

compartimente avec isolement des plates-formes tourbeuses sur lesquelles les sphaignes ont pu s'implanter ainsi que les aulnaies à *Alnus glutinosa* et *Pteris* (PAUTOU et al, 1991). Les herbiers à Characées indiquent la présence d'eaux carbonatées et oligotrophes. Les phragmitaies, les cariçaies et les prairies à hautes herbes occupent des surfaces de plus en plus vastes. Le manteau forestier se réduit petit à petit. BRAVARD (1987) fait état, en 1326, de cinq îlots forestiers dans les basses terres situées à l'aval, entre Brangues et Morestel, où *Quercus robur* constituait l'espèce dominante. La forêt de Lavours située à l'est de la Réserve qui était un bien de l'Abbaye de Hautecombe existe depuis plusieurs siècles. Entre le XVIème et le XVIIIème siècles, la plaine d'inondation constitue un espace ouvert qui exporte une grande quantité de matière organique. Les îles de petite superficie séparées par de nombreux chenaux de tressage sont fréquemment rajeunies par les eaux courantes. Les saussaies comportant de nombreuses espèces des ripisylves alpines (*Salix daphnoides*, *Salix pentandra*, *Salix eleagnos*) sont exploitées dans le cadre de courtes rotations. Par suite des effets bénéfiques des limons de crue, la productivité de la blache (*Carex* dominant) est élevée (BRAVARD, 1981). Les cultures maraîchères sont pratiquées dans les délaissés des crues. Il y a adéquation entre la dynamique du fleuve et les pratiques agricoles.

c) Progression des phanérophytes faisant partie des bois tendres

Le XIXème siècle est une période de mutations profondes. Les travaux de génie civil vont avoir de nombreuses conséquences: diminution du temps de résidence des eaux de surface, enfoncement de la nappe phréatique, forte sédimentation des sables et des limons, colmatage des bras (lônes) par des limons fins et des argiles, coalescence des îles.

Une partition se crée entre l'espace endigué où vont transiter d'énormes quantités d'eau et de matière, et l'espace hors-digues où les contraintes hydrologiques, mais également les effets bénéfiques des crues, vont s'atténuer. L'augmentation de l'hétérogénéité par apparition de combinaisons nouvelles entre paramètres hydrologiques, pédologiques et hypsométriques va induire une augmentation de la diversité floristique et phytosociologique dans les îles (PAUTOU et WUILLOT, 1989). De nouvelles communautés se mettent en place. Sur les épaisses nappes de sables, les saussaies à *Salix alba* se substituent aux saussaies à *Salix daphnoides*. L'abandon des activités traditionnelles qui s'amplifie après la première guerre mondiale, la stabilisation des dépôts alluviaux par la végétation en place, l'exhaussement de la plate-forme alluviale, l'enfoncement de la ligne d'eau vont accélérer la progression des bois durs: *Quercus robur*, *Ulmus minor* (très abondant jusqu'aux attaques de graphiose à partir de 1970) et *Fraxinus excelsior*. Dans le sous-bois, plusieurs populations monopolistes augmentent leurs effectifs: *Impatiens glandulifera*, *Equisetum hyemale*, *Solidago gigantea*, *Phragmites australis*; ce dernier dans les bras colmatés par des limons fins et des argiles (PAUTOU et WUILLOT,

1989). Dans les marais tourbeux, le raccourcissement des périodes de submersion, l'abaissement de la nappe favorisent la progression des prairies à *Molinia coerulea* aux dépens des cariçaies. La désaffectation progressive des marais provoque la progression des espèces monopolistes comme *Phragmites australis*, *Cladium mariscus* et l'implantation des ligneux: *Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Viburnum opulus*, et *Frangula alnus*. L'abandon des interventions est un facteur d'appauvrissement et d'uniformisation. La diminution des contraintes hydrologiques et les opérations de drainage rendent, désormais, possible la culture du maïs dans les zones périphériques.

d) Vers une diversification des phanérophytes composant les forêts de bois durs

La mise en service de deux barrages en 1981 et 1983, à proximité de la Réserve, va provoquer de nouveaux changements. Il est encore trop tôt pour identifier les tendances en cours. Dans le tronçon court-circuité par la construction du canal de dérivation, on constate une réduction des populations de *Salix* (*S. alba*, *S. triandra*, *S. viminalis*) et d'*Alnus incana*, mais une progression des populations de *Fraxinus excelsior*. La diversification des forêts de bois durs devrait se poursuivre par l'implantation de *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Acer platanoides*. Mais cette diversification s'accompagnera d'une perte de spécificité. Déjà, des espèces comme *Quercus pubescens* et *Pinus sylvestris* s'installent sur les épaisses nappes d'alluvions graveleuses. Les effets du barrage sur la Réserve sont, pour l'instant, faiblement perceptibles: le niveau de la nappe a été faiblement modifié; on note, cependant, une modification des rythmes d'assèchement et de mise en eau ainsi qu'une aération plus marquée des horizons de surface. Ces conditions hydriques restent favorables à la progression des espèces herbacées sociales (*Cladium mariscus*, *Phragmites australis*) et des ligneux (en particulier, *Alnus glutinosa* sur les tourbes avec entrecroisements de limons).

L'histoire de l'hydrosystème rhodanien fait apparaître un fait majeur: le système se modifie de façon à la fois brutale (impacts des ouvrages) et progressive (enfoncement des nappes aquifères). Ces modifications, dans un premier temps, sont perceptibles à proximité des ouvrages (par exemple dans le tronçon court-circuité après la mise en place d'un canal de dérivation). La plaine d'inondation étant un système très ramifié, dont tous les éléments sont solidaires par le biais des circuits et des réservoirs, réagira, dans son ensemble, aux modifications affectant la circulation des flux hydriques les réponses seront lentes ou rapides. Suivant qu'il existe ou non des facteurs de compensation. L'impact d'un aménagement s'inscrit dans une évolution qui semble irréversible, bien que des récurrences du fonctionnement ancien puissent intervenir à l'occasion d'événements paroxysmiques (crue centennale). Généralement, il y a impossibilité de retour à un état antérieur: le passage de forts volumes d'eau et la dissipation d'une grande quantité d'énergie cinétique pendant un court intervalle de temps ne sont-ils pas capables d'interrompre l'évolution en cours?. Il est difficile, pour l'instant, de donner une réponse définitive.

2) Les changements de la végétation au cours des deux derniers siècles: l'origine du phénomène de déprise

Aux XVII^{ème} et XVIII^{ème} siècles, les vastes superficies tourbeuses engorgées d'eau, ainsi que les sols limono-argileux en rapport avec une nappe superficielle constituent un espace exportateur de matière organique qui s'insère dans les circuits économiques des villages riverains. Cet espace herbacé apporte, au printemps, un complément alimentaire d'herbes fraîches avant la fenaison des prés hauts situés sur les reliefs. Le marais fournit le foin pour les chevaux, la litière, l'engrais vert pour les cultures des collines, la tourbe pour le chauffage. La chasse, la pêche apportent un complément de protéines. L'homme intervient par la fauche et le pâturage des cariçaies (*Carex gracilis*, *C. elata*) et des prairies mésohygrophiles, par le faucardage des phragmitaies dans les plans d'eau, par le recalibrage des fossés. L'aulne glutineux est utilisé pour le chauffage, le chêne pédonculé comme bois d'oeuvre. Les exportations sont compensées par les flux de limons et de nutriments apportés par le fleuve. La gestion du marais est contrôlée de façon rigoureuse par les conseils de paroisse; les interventions sont régulières et uniformes. Le partage du marais en lots à partir de 1812 est l'origine d'une augmentation de l'hétérogénéité de la couverture végétale (BRAVARD, 1981). L'étude de la structure foncière de la Réserve fait état de 2 778 parcelles. L'intérêt des marais va progressivement diminuer, l'utilisation des engrais, la crise du phylloxera en 1886, la désaffectation des campagnes avec la mécanisation (remplacement des chevaux par les tracteurs). Le marais ne bénéficie plus, sur toute sa surface, d'interventions univoques et synchrones. Chaque propriétaire gère ses parcelles à sa convenance. Ce sont les parcelles les moins accessibles (partie centrale du marais), les plus éloignées des chemins, qui sont abandonnées les premières. Les datations effectuées dans le marais de Chautagne montrent que cette désaffectation s'est amplifiée à partir de la deuxième guerre mondiale. Les fourrés de *Frangula alnus* occupent, actuellement, toutes les parcelles excentrées. Les parcelles facilement accessibles sont encore fauchées tous les ans, mais les lots sont affectés à des agriculteurs de Haute-Savoie qui pratiquent l'élevage et non plus à des agriculteurs locaux. La composition floristique de ces prairies à *Molinia coerulea* et *Carex panicea* est homogène sur plusieurs dizaines d'hectares. Entre les parties abandonnées et la zone soumise encore à des interventions régulières, existe une bande hétérogène qui constitue une mosaïque de situations particulières: fauche annuelle, fauche alternative, abandon récent ou bien remontant à plusieurs décennies. Chaque parcelle, en fonction de la date d'interruption de la fauche, des caractéristiques intrinsèques (présence ou absence de *Cladium mariscus*), de la proximité ou non de semenciers, s'individualise par un assemblage biotique particulier. La progression des plantes monopolistes conduit, avec le temps, à un phénomène d'uniformisation. On soulignera la différence entre les marais tourbeux de Chautagne (au nord du lac du Bourget), à proximité des routes, où plus de 500

hectares sont encore fauchés, et le marais de Lavours où cette pratique est devenue exceptionnelle.

On est donc ici à l'origine même du phénomène de déprise qui sera à l'origine de la mosaïque végétale actuelle. L'homme fait obstacle au phénomène de remontée biologique par le feu. Il s'agit d'interventions localisées souvent effectuées de façon anarchique. Des feux sont allumés, les jours de grand vent, pendant la saison froide. L'incendie stoppe la croissance, empêche la constitution de la litière, mais les plantes monopolistes à rhizome comme *Phragmites australis* ou *Cladium mariscus* persistent; les ligneux comme *Alnus glutinosa* rejettent de souche au printemps suivant.

La progression des ligneux se fait suivant des modalités complexes (CLUZEAU, 1989). Les populations majeures de *Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Frangula alnus* progressent à partir des ripisylves bordant le Séran, des fossés principaux et des flots forestiers présents de façon sporadique autour des points bas, occupés par des phragmitaies aquatiques ou semi-aquatiques. Les sols, à proximité de ces semenciers, riches en limons et en colloïdes argileux sont très attractifs pour les populations de *Salix cinerea* et d'*Alnus glutinosa*. Un fourré impénétrable, de 5 à 7 mètres de hauteur occupe presque totalement les tourbes une matrice minérale possédant ainsi que les sols à gley superficiel. Depuis plusieurs années, les populations d'*Alnus glutinosa* investissent les tourbes à fort pourcentage organique de l'aurole centrale. La dissémination anémochore est peu efficace; au-delà de 30 mètres des semenciers, on ne trouve plus de diaspore. En revanche, la dissémination hydrochore se prête bien au transport d'un grand nombre d'akènes; si on rappelle que les individus d'*Alnus glutinosa*, qui occupent massivement les sols riches en colloïdes argileux, vont atteindre l'âge de fructification (16 à 18 ans), on peut craindre une explosion démographique; chaque individu adulte peut produire 240 000 akènes par an.

3) L'évolution de la couverture végétale au cours des quatre dernières décennies: premières conséquences de la déprise

Les changements de la couverture végétale sont de type quantitatif (surfaces occupées par chaque type de communauté) et de type qualitatif (nature des communautés). Ils ont deux origines:

- des mouvements propres aux populations. Il y a rarement adéquation entre les surfaces occupées un instant par une population et les surfaces présomptivement favorables: La progression des héliophytes par multiplication végétative peut s'effectuer de façon très lente. C'est le cas de *Cladium mariscus*: l'espèce, jusque-là absente des tourbes avec entrecroisements de limons, commence à s'implanter; ce phénomène est indépendant de la déprise.

- des mouvements en rapport avec les forces

TABEAU II. - Succession g: modification de la composition floristique, après des périodes de plus en plus longues d'abandon. A - fauche régulière, B - fauche alternative, C - D - E - F - G - durée d'abandon respectivement de 5, 9, 16, 24, 33 ans. 100 relevés linéaires ont été effectués dans les groupements aux différents stades. Les nombres indiquent le pourcentage de fréquence : 5, espèces présentes dans 80 à 100% des relevés; 4, dans 60 à 80%; 3, dans 40 à 60%; 2 dans 20 à 40%; 1, moins de 20%. *: fort recouvrement des espèces (FOSSATI et PAUTOU, 1989).

	A	B	C	D	E	F	G
<i>Frangula alnus</i>	3	4*	5*	5*	5*	5*	5*
<i>Cladium mariscus</i>	4*	4*	5*	4*	4*	5*	5*
<i>Carex elata</i>	4	5	5	5	5	3	3
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1	3	3	2	2		
<i>Molinia coerulea</i>	5*	5*	4*	4*	4		
<i>Juncus subnodulosus</i>	3	2	2	2	1		
<i>Carex panicea</i>	5*	5*	2	2	2		
<i>Sanguisorba officinalis</i>	5*	5*	3	3	5		
<i>Potentilla erecta</i>	5*	5*	3	3	3		
<i>Lythrum salicaria</i>	2	2		1	3		
<i>Eriophorum latifolium</i>	3	1	2	2			
<i>Sieglingia decumbens</i>	5*	5*	1				
<i>Schoenus nigricans</i>	5*	5*	3				
<i>Carex hostiana</i>	5*	5*	2				
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	2	2					
<i>Oenanthe lachenalli</i>	3	1					
<i>Galium palustre</i>	1	3					
<i>Mentha aquatica</i>	3	3					
<i>Ranunculus flammula</i>	1	3					
<i>Briza media</i>	5	3					
<i>Festuca fallax</i>	3	3					
<i>Agrostis stolonifera</i>	2	2					
<i>Platanthera bifolia</i>	4	2					
<i>Lotus corniculatus</i>	1	2			1		
<i>Succisa pratensis</i>	3						
<i>Linum catharticum</i>	3						
<i>Orchis palustris</i>	2						
<i>Scorzonera humilis</i>	2						
<i>Parnassia palustris</i>	2						
<i>Genista tinctoria</i>	1		2		1		
<i>Tetragonolobus siliquosus</i>	3			1	1		
<i>Gratiola officinalis</i>		1					
<i>Thalictrum flavum</i>		2					
<i>Holcus lanatus</i>		1					
<i>Scirpus palustris</i>		1					
<i>Orchis incarnata</i>		2					
<i>Senecio paludosus</i>		2					
<i>Peucedanum palustre</i>		3	2				
<i>Phragmites australis</i>		1	3	5*	5*	5*	5*
<i>Solidago serotina</i>			1	2	2	5*	5*
<i>Eupatorium cannabinum</i>				1	2		
<i>Lotus maritimus</i>				1	1		
<i>Alnus glutinosa</i>						2	
<i>Scutellaria galericulata</i>						3	
<i>Solanum dulcamara</i>						1	1
<i>Athyrium filix femina</i>							2
<i>Salix cinerea</i>							2
<i>Calystegia sepium</i>							2

extérieures au système. Les effets cumulés des perturbations d'origine anthropique (endiguements du XIX^{ème} siècle, création de réseaux de drainage et construction de barrages au XX^{ème} siècle) s'expriment par une modification progressive des conditions hydrologiques. Une des conséquences est l'apparition de combinaisons biotiques inédites, mais également la progression des populations monopolistes.

La nature des successions et le type de communautés qui les composent, après arrêt des interventions humaines, dépendent des inter-relations entre ces deux types de mouvements. Une des manifestations les plus spectaculaires est l'explosion démographique de quelques populations sociales. Dans la plus grande partie du marais de Lavours, les successions se trouvent, actuellement, au stade de groupements herbacés dominés par une population monopoliste à forte biomasse (*Phalaris arundinacea* dans **a**, *Solidago gigantea* dans **b** et **c**, *Phragmites australis* dans **d** et **e**, *Cladium mariscus* dans **f** et **g**, *Phragmites australis* et *Cladium mariscus* dans **h**) ou bien, au stade des fourrés (*Alnus glutinosa*, *Salix cinerea*, *Frangula alnus* dominant). Neuf successions ont été décrites:

a) Sur sol alluvial constitué de dépôts sableux en rapport avec une nappe à fortes variations en bordure du Séran: prairie à *Bromus erectus* => groupement à *Phalaris arundinacea* => fourré à *Ulmus minor* et *Rhamnus cathartica* = frênaie à *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* et *Carpinus betulus*.

b) Sur sol alluvial de texture limono-sableuse en rapport avec une nappe aquifère entre 1 et 1,20 m de profondeur: prairie à *Arrhenatherum elatius* et *Ranunculus repens* => groupement à *Solidago gigantea* => fruticée à *Viburnum opulus* => fourré à *Crataegus monogyna* => frênaie à *Quercus robur* et *Alnus glutinosa*.

c) Sur sol alluvial de texture limono-argileuse à gley de profondeur moyenne: prairie à *Ranunculus repens* et *Deschampsia cespitosa* => groupement à *Solidago gigantea* => fourré de *Cornus sanguinea* => aulnaie à *Alnus glutinosa* et *Fraxinus excelsior*.

d) Sur sol humique à gley superficiel, avec anmoor calcique: cariçaie à *Carex gracilis* => phragmitaie à *Calystegia sepium* => fruticée à *Salix cinerea* => saussaie à *Salix cinerea* => aulnaie à *Alnus glutinosa*.

e) Sur tourbe eutrophe avec intercalation de gley ou matrice minérale: cariçaie à *Carex elata* et *Filipendula ulmaria* => phragmitaie à *Filipendula ulmaria* => fruticée à *Viburnum opulus* et *Alnus glutinosa* => aulnaie à *Alnus glutinosa*.

f) Sur tourbe eutrophe à fort pourcentage de matière organique, en rapport avec une nappe comprise entre - 0,10 et - 0,20 m: groupement à *Orchis palustris* et *Schoenus nigricans* => cladiaie à *Cladium mariscus* => groupement ouvert à *Alnus glutinosa*.

g) Sur tourbe eutrophe en rapport avec une nappe comprise entre - 0,20 et - 0,40 m: groupement à *Molinia coerulea* et *Schoenus nigricans* => cladiaie à *Cladium mariscus* => fourré de *Frangula alnus* => aulnaie à *Alnus glutinosa* et *Betula verrucosa*.

h) Sur tourbe eutrophe en rapport avec une nappe comprise entre - 0,40 et - 0,60 m: groupement à *Molinia coerulea* et *Carex panicea* => phragmitaie à *Cladium mariscus* => fourré à *Frangula alnus* => aulnaie à *Alnus glutinosa* et *Betula verrucosa*.

i) Sur tourbe eutrophe en rapport avec une nappe comprise entre - 0,50 et - 0,80 m: groupement à *Molinia coerulea* et *Bromus erectus* => phragmitaie à *Urtica dioica* et *Solidago gigantea* => fourré à *Frangula alnus* et *Cornus sanguinea* => frênaie à *Quercus robur*, *Prunus padus* et *Populus tremula*.

Nous avons analysé les modalités de déroulement des successions, après interruption des opérations de fauche, dans les prairies sur tourbe à fort pourcentage de matière organique. Le tableau II présente la composition floristique des différents stades depuis la prairie à *Molinia coerulea* et *Carex panicea* qui correspond à une fauche annuelle et le fourré de *Frangula alnus* présent après 35 ans d'abandon (succession **g**). Les enseignements les plus remarquables sont les suivants:

- *Cladium mariscus* et *Frangula alnus* peuvent être présents dans les parcelles fauchées régulièrement; leur distribution peut être homogène ou en taches; dans ce dernier cas, des clones de forme circulaire progressent lentement de façon centrifuge.

- l'arrêt de la fauche conduit à une évolution vers un groupement monospécifique à *Molinia coerulea* (les individus constituent des touradons, avec formation d'une litière qui élimine les espèces de petite taille comme *Schoenus nigricans* et *Carex panicea*) ou bien vers la cladiaie à *Cladium mariscus*. Avec le temps, *Cladium mariscus* élimine *Molinia coerulea*; il sera lui-même éliminé par *Frangula alnus*. L'ombre des ligneux favorise, en revanche, l'implantation de *Phragmites australis* dans les sites antérieurement occupés par *Cladium mariscus*. Dans les parcelles fauchées, il y a corrélation entre le nombre d'individus de *Frangula alnus* par hectare et la distance des lisières. Une discontinuité dans le gradient (par exemple augmentation brutale de l'effectif, alors qu'il devrait baisser) indique que la parcelle concernée a fait l'objet d'une fauche alternative (FOSSATI et PAUTOU, 1989).

On peut individualiser les différents stades par des groupes d'espèces allochroniques:

Groupe 1 (*Succisa pratensis*, *Linum catharticum*, *Orchis palustris*, *Scorzonera humilis*, *Parnassia palustris*); il est lié à des interventions de fauche annuelle.

Groupe 2 (*Thalictrum flavum*, *Holcus lanatus*, *Orchis incarnata*, *Senecio paludosus*); il caractérise la fauche alternative.

Groupe 3 (*Eupatorium cannabinum*, *Lotus maritimus*); il

TABLEAU III. - Communautés végétales bien représentées au cours des trois derniers siècles et tendances évolutives pour le XXIème siècle. C'est à partir de la 1ère guerre mondiale que la désaffectation du marais va provoquer des changements notables de la végétation

DE 1700 A 1800
Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Senecio paludosus</i>
Cariçaie à <i>Carex gracilis</i>
Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Juncus subnodulosus</i>
Groupement à <i>Schoenus nigricans</i> et <i>Orchis palustris</i>
Groupement à <i>Arrhenatherum elatius</i> et <i>Ranunculus repens</i>
Groupement à <i>Bromus erectus</i> et <i>Dactylis glomerata</i>
Groupement à <i>Epilobium dodonaei</i>
Saussaie à <i>Salix daphnoides</i> et <i>Salix pentandra</i>
Saussaie à <i>Salix eleagnos</i> et <i>Hippophae rhamnoides</i>
Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Carex</i> (forêt de Lavours)
Chênaie à <i>Quercus robur</i> et <i>Ulmus minor</i> (forêt de Lavours)
DE 1800 A 1900
Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Senecio paludosus</i>
Cariçaie à <i>Carex gracilis</i>
Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Juncus subnodulosus</i>
Groupement à <i>Schoenus nigricans</i> et <i>Molinia coerulea</i>
Groupement à <i>Arrhenatherum elatius</i> et <i>Ranunculus repens</i>
Groupement à <i>Bromus erectus</i> et <i>Dactylis glomerata</i>
Groupement à <i>Phalaris arundinacea</i>
Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Phalaris arundinacea</i>
Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Alnus incana</i>
Ormaie à <i>Ulmus minor</i>
Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Carex</i> (forêt de Lavours)
Chênaie à <i>Quercus robur</i> et <i>Ulmus minor</i> (forêt de Lavours)
DE 1900 A 2000
Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Filipendula ulmaria</i>
Cariçaie à <i>Carex gracilis</i> et <i>Solidago gigantea</i>
Groupement à <i>Molinia coerulea</i> et <i>Carex panicea</i>
Cladiaie à <i>Cladium mariscus</i> et <i>Molinia coerulea</i>
Cladiaie à <i>Cladium mariscus</i> et <i>Phragmites australis</i>
Groupement à <i>Solidago gigantea</i> et <i>Ranunculus repens</i>
Groupement à <i>Frangula alnus</i>
Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Impatiens glandulifera</i>
Aulnaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Equisetum hiemale</i>
Aulnaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Fraxinus excelsior</i>
Ormaie à <i>Ulmus minor</i> (jusqu'en 1970)
Groupement à <i>Crataegus monogyna</i>
Saussaie à <i>Salix cinerea</i> et <i>Carex</i>
Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Solanum dulcamara</i>
Frênaie à <i>Acer pseudoplatanus</i> et <i>Corylus avellana</i>
Frênaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Prunus padus</i> (forêt de Lavours)
Chênaie à <i>Quercus robur</i> et <i>Fraxinus excelsior</i> (forêt de Lavours)
DE 2000 A 2100
Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Filipendula ulmaria</i>
Phragmitaie à <i>Urtica dioica</i> et <i>Calystegia sepium</i>
Groupement à <i>Filipendula ulmaria</i>
Groupement à <i>Solidago gigantea</i> et <i>Ranunculus repens</i>
Groupement à <i>Molinia coerulea</i> et <i>Bromus erectus</i>
Groupement à <i>Polygonum sacchalinense</i> et <i>Sambucus nigra</i>
Groupement à <i>Buddleja variabilis</i>
Frênaie à <i>Carpinus betulus</i> et <i>Acer pseudoplatanus</i>
Groupement à <i>Populus nigra</i> et <i>Quercus pubescens</i>
Groupement à <i>Robinia pseudacacia</i> et <i>Salix eleagnos</i>
Groupement à <i>Acer negundo</i>
Frênaie à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Prunus padus</i>
Chênaie à <i>Quercus robur</i> et <i>Fraxinus excelsior</i>

caractérise un abandon de 16 ans.

Groupe 4 (*Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*), après un abandon de 24 ans.

Groupe 5 (*Athyrium filix-femina*, *Calystegia sepium*), après un abandon de 33 ans.

Des espèces dominantes dans la prairie fauchée, telles que *Schoenus nigricans*, *Carex hostiana*, *Sieglingia decumbens* disparaissent au bout d'une décennie; *Molinia coerulea*, *Juncus subnodulosus*, *Carex panicea*, *Sanguisorba officinalis* après 24 ans (FOSSATI et PAUTOU, 1989). L'installation d'*Alnus glutinosa* s'observe dans les écotones entre la prairie et le groupement forestier. *Alnus glutinosa* est absent des cladaies impénétrable, et des fourrés de *Frangula alnus*; les graines germent sur les sites dénudés à l'ombre des ligneux, à condition que la densité de *Phragmites australis* ne soit pas très élevée.

Lorsque le drainage est plus vigoureux (fossés profonds), la succession de type **h** tend à remplacer, par un phénomène de recouvrement, la succession de type **g**. Ainsi, se met en place, 25 à 30 ans après l'arrêt de la fauche, une phragmitaie à *Cladium mariscus*. Si le phénomène se poursuit, la phragmitaie à *Urtica dioica* remplacera, à son tour, la phragmitaie à *Cladium*. L'augmentation du volume de sol soumis à une aération durable modifie les rapports quantitatifs entre *Cladium mariscus* et *Phragmites australis* au profit de ce dernier. Le premier possède un rhizome qui ne s'enfonce pas en dessous de 0,30 m de profondeur. Un abaissement de la nappe perturbe son alimentation en eau, si on rappelle que les tourbes sont des sols "physiologiquement secs". Le second, dont le rhizome peut s'enfoncer jusqu'à 0,80 m, reste en contact avec l'aquifère. La production de nitrates augmente la production de biomasse. Le roseau présente des tiges de plus grande taille qui privent *Cladium mariscus* de lumière. On rappellera, en outre que *Phragmites australis* a des capacités de progression rapides par l'intermédiaire de stolons qui peuvent atteindre plusieurs mètres de longueur. En revanche, chaque pied de *Cladium* ne produit tous les ans qu'un nouvel individu. La modification des conditions hydrologiques devrait accélérer l'installation des ligneux et leur diversification. A l'ombre de *Frangula alnus* se forment des plages où *Phragmites australis* est présent mais qui sont favorables à l'implantation d'*Alnus glutinosa*. Le fait que le marais ne soit plus irrégulièrement inondé constitue un obstacle à une diffusion rapide des diaspores par hydrochorie. En revanche, *Salix cinerea*, espèce à dissémination anemochore, pourrait constituer rapidement des fourrés impénétrables. Un front offensif de *Fraxinus excelsior* se développe à partir des lisières; de nombreux individus s'observent dans un rayon de 100 mètres autour des semenciers. La barochorie, en revanche, constitue un obstacle à une progression rapide de *Quercus robur*; il existe, en outre, peu d'individus en âge de fructifier. En revanche, sur les tourbes à matrice limono-argileuse, l'explosion démographique d'*Alnus glutinosa* est telle que les communautés prairiales ont été remplacées en une dizaine d'années par des fourrés de 5 à 7 mètres de hauteur.

Parallèlement à cette analyse de la dynamique de la végétation sur des tourbes après interruption de la fauche,

nous avons conduit une expérience de pâturage extensif dans des parcs délimités sur des terrains tourbeux, en prenant comme référence les travaux menés dans le marais Vernier (LECOMTE et al, 1981). L'expérience a été menée dans deux enclos, l'un de 26 hectares occupé par 19 bovins appartenant à la race Highland Cattle, le deuxième de 30 hectares, occupé par 11 chevaux de race camarguaise. Cette expérience se poursuit depuis quatre ans (MANNEVILLE et MAJCHRZAK, 1988). Les résultats les plus remarquables sont les suivants : les chevaux tirent un meilleur parti des ressources disponibles. On constate une ouverture du milieu qui est favorable aux espèces de petite taille (Orchidées, *Rhynchospora alba*). Les effectifs de *Carex elata* se maintiennent, ceux de *Molinia coerulea* et de *Phragmites australis* diminuent. En revanche, *Cladium mariscus* progresse légèrement. Parmi les ligneux, *Salix cinerea* et *Frangula alnus* régressent. Dans le parc des chevaux, *Sanguisorba officinalis* augmente alors que l'espèce se raréfie dans le parc des Highland. La progression d'*Alnus glutinosa* et de *Cladium mariscus* n'a pas été enrayerée. Des interventions de déboisement dans le premier parc et de fauche répétée dans le second devraient permettre de restaurer une couverture herbacée comportant des espèces appétibles dans les parties où le phénomène de remontée biologique par les phanérophytes et les héliophytes est trop avancé (PAUTOU et al, 1991).

C - DISCUSSION

Les changements de la végétation observés depuis plusieurs siècles montrent qu'il y a remplacement d'un état caractérisé par un équilibre entre flux d'entrée (eau, limons, nutriments) et flux de sortie (matière organique exportée) ainsi que par une adéquation entre contraintes (instabilité, anoxie) et pratiques (fauche, pâturage), par un état caractérisé par l'augmentation du pool de matière organique et par l'entrée de substances exogènes (nitrates) qui stimulent la productivité primaire. La surabondance de matière organique et de la biomasse sur pied est à l'origine d'un phénomène d'uniformisation physiologique et masque les nouvelles potentialités biologiques, c'est-à-dire la capacité du système à accueillir un pool nouveau de taxons.

Par enchaînement de perturbations d'origine anthropique, le système fluvial passe d'un niveau de stabilité à un autre (FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1991; HILL, 1987). Ce déplacement conduit à un phénomène de recouvrement des successions (PAUTOU, 1988). Sur la même portion de territoire, on peut définir des suites de communautés allochroniques qui occupent la même portion de territoire dans des blocs temporels différents et sont soumises à des conditions écologiques différentes (Fig. 4). Par addition des perturbations d'origine anthropique et de la déprise apparaissent des communautés inédites; ainsi, la cladaie actuelle est une conséquence des endiguements du XIXème siècle (qui ont fait passer la probabilité d'inondation de plusieurs fois par an à une fois), des travaux de drainage de XXème siècle et de l'abandon de la fauche depuis 25 ans.

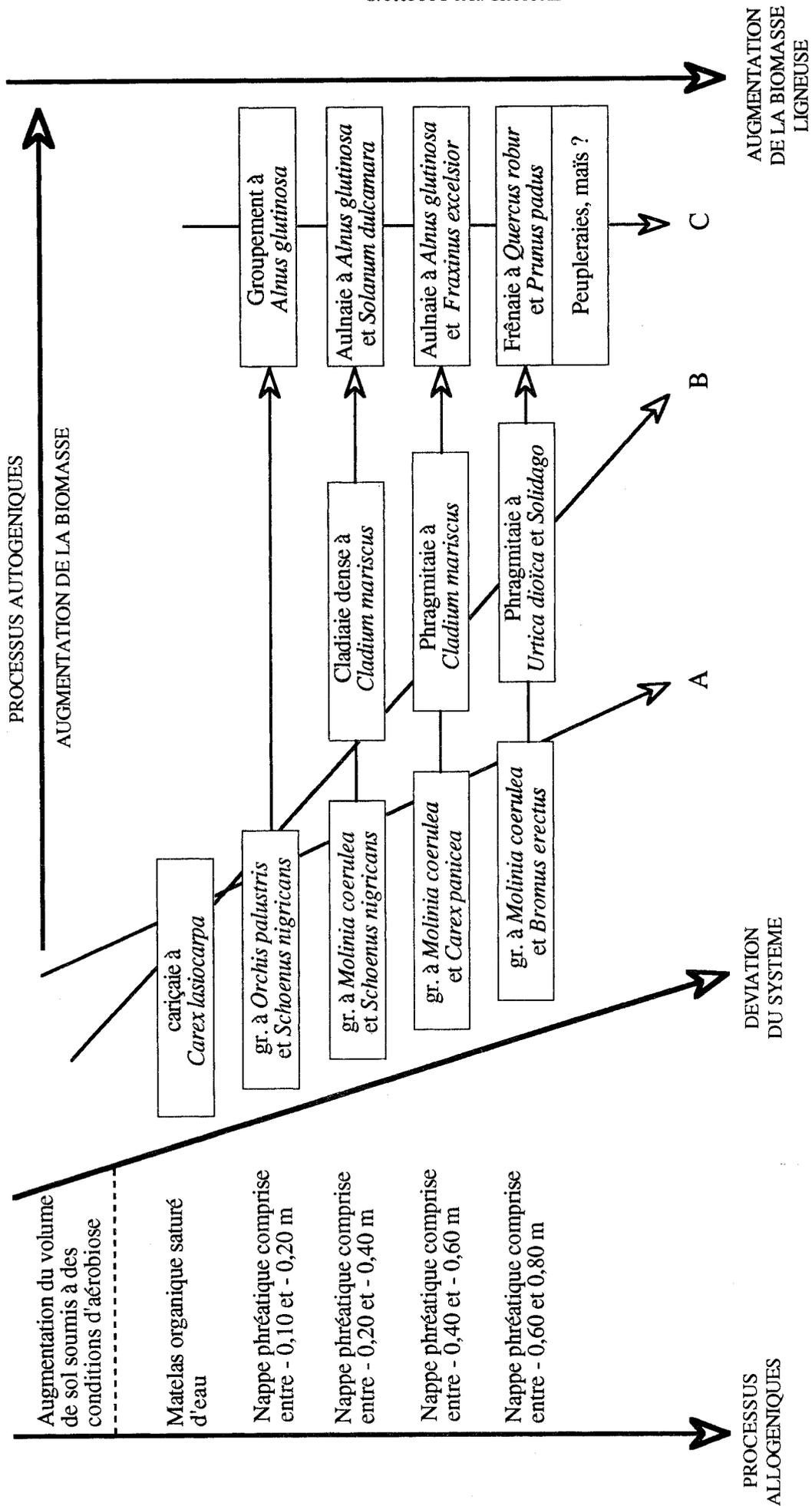


Fig. 4 - Evolution de la couverture végétale en relation avec l'approfondissement de la nappe phréatique sur tourbe et interruption des interventions de fauche. A, B, C: exemples de communautés allochtones.

On peut s'interroger sur les conséquences de la mise en service des usines hydroélectriques d'Anglefort et de Belley qui vont faire passer la probabilité d'inondation à une année sur 3. On peut penser que l'évolution se fera vers une phragmitaie à *Solidago* et *Urtica dioïca*.

Les métamorphoses du système fluvial affectent les rapports de surfaces entre trois types de communautés végétales (Tableau III):

- des communautés alluviales spécifiques d'un système fluvial à régénération active et à fortes contraintes hydrologiques. Elles s'individualisent par une composition floristique très affirmée en rapport avec des contraintes écologiques imposées par l'eau: instabilité du substrat, submersion ou engorgement durable. C'est le cas, par exemple des communautés pionnières à *Phalaris arundinacea*, des fourrés de *Salix* divers qui ont une vie éphémère, mais se reconstituent rapidement par un phénomène de duplication sur les sites dénudés qui se constituent par accumulation de dépôts solides. Il en est de même pour les cariçaies à *Carex elata*, les prairies à *Orchis palustris* et *Schoenus nigricans*, les aulnaies à *Alnus glutinosa* et *Carex* sur les sols tourbeux engorgés de façon quasi-permanente qui persistent sur la même portion de territoire par un phénomène d'auto-reproduction. Ces communautés représentent "la configuration limite obligatoire" de la Réserve. Leur présence même sur des surfaces limitées atteste que le système a conservé sa spécificité.

- des communautés compréhensives spécifiques, mais dont la composition floristique comporte un contingent d'espèces qui existent en dehors des systèmes fluviaux. Lorsqu'elles sont affectées par des perturbations d'origine anthropique, des changements n'interviennent qu'après une phase de latence plus ou moins longue. C'est le cas des forêts de bois durs à *Quercus robur* et *Ulmus minor*. Bien que hors d'eau, la composition floristique varie faiblement pendant plusieurs décennies, grâce à l'existence de facteurs de compensation: humus et horizons sous-jacents riches en nutriments, couches limoneuses à bonne rétention hydrique, apports d'origine météorique pendant la période d'activité biologique sous les climats continentaux, contingent d'espèces présentes dans les forêts alluviales et dans les forêts mésophiles de l'étage collinéen comme *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* ou *Corylus avellana*. Cependant, avec le temps, les espèces collinéennes progressent: c'est le cas de *Carpinus betulus*, *Acer platanoides* et *Tilia parvifolia*. Des espèces herbacées, jusque-là absentes s'implantent: *Salvia glutinosa*, *Campanula trachelium*, *Mercurialis perennis*, *Vinca minor*, etc... L'évolution pédogénétique qui intervient après l'absence de recharge du complexe absorbant par des eaux carbonatées conduit un phénomène de brunification qui sera l'origine d'un nouveau contingent d'espèces. Il faut 10 siècles pour qu'on observe une décarbonation des horizons de surface (SCHNITZLER, 1988).

- des communautés alluviales liées à une phase de l'évolution du système fluvial. C'est le cas, par exemple, des saussaies à *Salix alba* et des aulnaies à *Alnus incana*, qui

occupaient les îles intermédiaires, dans un système à forte régénération. Ces communautés sont en voie de disparition dans un système endigué. Il en est de même des cariçaies à *Carex lasiocarpa* qui ont pu jouer un rôle majeur dans la constitution de la plate-forme organique et la formation de la tourbe (PAUTOU et BAIER, 1983). Des communautés n'ayant pas existé, auparavant, peuvent se créer dans des biotopes d'origine anthropique présentant des caractères nouveaux. Le phénomène d'innovation s'observe, fréquemment, après la mise en place d'ouvrages. C'est le cas de la cladiaie à *Salix* sur graviers dans les sites en contre-bas des digues en rapport avec une nappe de surface. Il en est de même de la peupleraie à *Populus nigra* sur les plates-formes élargies, construites en bordure des canaux de dérivation. Des communautés inédites apparaissent, également, lorsque des conditions écologiques nouvelles se créent, par effets cumulés de plusieurs interventions: ainsi, la phragmitaie-cladiaie sur tourbe.

Chaque étape de la vie du système fluvial s'individualise par des rapports privilégiés entre ces 3 types de communautés. La déprise a créé une situation nouvelle dans la mesure où elle concerne de vastes surfaces herbacées, soumises à des conditions hydrologiques nouvelles. Chaque phase de l'évolution du système s'individualise par une structure et une composition particulière de la mosaïque végétale. Chaque type de communauté naît, s'accroît, se maintient, décline et parfois disparaît. On peut considérer, d'autre part, compte tenu de l'hétérogénéité de la plaine d'inondation que chaque portion de territoire (correspondant, par exemple, à une surface d'un hectare) a une histoire qui lui est propre. Cette histoire est d'autant plus riche que la distance entre les conditions écologiques initiales (si on se réfère à l'état initial retenu) et les conditions écologiques actuelles est grande (groupes écologiques très éloignés). C'est le cas des îles situées dans le lit ordinaire du fleuve. Sur les épaisses nappes d'alluvions graveleuses où la nappe phréatique s'est enfoncée de 3 à 4 mètres par effets cumulatifs des endiguements du XIX^{ème} siècle et de l'aménagement hydroélectrique, *Quercus pubescens* et ses compagnes s'implantent à côté de *Populus nigra* sur des portions de territoire où existaient, il y a plusieurs millénaires, des communautés d'hydrophytes.

Sur les tourbes, en rapport avec une nappe phréatique de surface, on constate que les espèces majeures, présentes dans les phases initiales de colonisation de l'ancien lac du Bourget, telles que *Phragmites australis*, *Cladium mariscus* et de *Carex elata* sont encore dominantes. Mais elles participent à des communautés différentes; ces populations qui étaient, anciennement, accompagnées par des hydrophytes sont associées actuellement à des hémicryptophytes. En revanche, les communautés d'hydrophytes du Lac du Bourget ont, vraisemblablement, peu changé en quelques millénaires, à l'exception d'un appauvrissement en espèces sensibles à l'eutrophisation (MAGNIN, 1904).

Après la mise en service des barrages d'Anglefort et de Belley, on peut se demander si le système va atteindre un état stationnaire par le maintien de la nappe souterraine à une cote fixe ou bien si le système est encore capable de

métamorphoses. Des prévisions sur le devenir de la couverture végétale dans les différents compartiments de la plaine d'inondation sont possibles, si on évalue les modifications probables des paramètres abiotiques et si on connaît les exigences et les tolérances des populations en place ainsi que la nature de leur environnement biotique. Une des difficultés réside dans l'émergence de conditions écologiques nouvelles, l'origine de combinaisons biotiques inédites (PAUTOU, 1988).

CONCLUSION

Comment gérer les éléments d'un système écologique qui ne s'intègre plus dans une logique économique et perd, en outre, les spécificités résultant de relations privilégiées entre l'eau et les êtres vivants? La réponse passe par la connaissance des différentes fonctions que joue la végétation alluviale à l'échelle du système: plaque tournante où s'articulent des chaînes alimentaires de poissons, de mammifères, d'oiseaux, bassin de stockage des excédents d'eau, rôle dans l'oligotrophisation des eaux (prélèvements racinaires, dénitrification), conservatoire d'espèces rares en voie de disparition ou présentant un intérêt sur le plan médical (DECAMPS et NAIMAN, 1989). Il faut rappeler que les plaines d'inondation peuvent être à l'origine de productions spécifiques: bois précieux (merisier, frêne, noyer), foin pendant les années de pénurie hydrique, pâturage extensif à l'intention des races rustiques, étangs de pisciculture, bassins d'élevage (crustacés, etc...). Les forêts alluviales à proximité des nappes d'eau, se prêtent bien à des activités de plein air.

Les décisions en matière de gestion passent par l'évaluation des coûts que représente, pour la collectivité, la suppression des différentes fonctions que joue la couverture végétale dans un système fluvial et par la promotion de l'ensemble des potentialités et des spécificités. La création d'espaces alluviaux "multifonctions" permettrait d'assurer la conservation d'un patrimoine biologique exceptionnel.

BIBLIOGRAPHIE

- AIN G. & PAUTOU, G. 1969. - Etude écologique du Marais de Lavours (Ain). *Doc. Carte Vég. Alpes*, VII 65-71, 1 tableau h.t.
- AMOROS C., RICHARDOT-COULET M., REYGROBELLET J.L., PAUTOU G., BRAVARD J.P. & ROUX A.L. 1982. - Cartographie thématique appliquée à la gestion écologique des eaux; étude d'un hydrosystème fluvial: le Haut-Rhône français. *Editions du CNRS*, 113 p, 2 cartes coul.
- AMOROS C., ROUX A.L., REYGROBELLET J.L., BRAVARD J.P. & PAUTOU G., 1987. - A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *Regulated rivers.*, 17-36.
- BRAVARD J.P., 1981 - La Chautagne. *Institut des Etudes Rhodaniennes*, Lyon, 182 p.
- BRAVARD J.P., AMOROS C. & PAUTOU G., 1986. - Impact civil engineering works on the succession of communities in a fluvial system; a methodological and predictive approach applied to a section of the upper Rhône river (France). *Oikos*, 47, 92-111.
- BRAVARD J.P., 1987. - *le Rhône, du Léman à Lyon*. Ed. de la Manufacture, 451 p.
- BOURDIER F., 1961. - *Le Bassin du Rhône au quaternaire: géologie et préhistoire*. Paris, Edit. CNRS, I, 364 p; II, 295 p.
- CANTER L., 1988 - *Environnement impact of water resources projects*. John Wiley and Sons, Chichester, 326 p.
- CARBIENER R., 1970 - Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale. La forêt du lit majeur au niveau du fossé rhénan. *Vegetatio*, 20, 1/4, 97-149.
- CLUZEAU C., 1989. - *Etude de l'extension de l'Aulne glutineux (Alnus glutinosa) dans le Marais de Lavours (Ain) : répartition spatiale des classes de tailles*. DEA, Lyon, Grenoble, 27 p.
- DECAMPS H. & NAIMAN J., 1989. - L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 20, 310-319.
- FOSSATI J. & PAUTOU G., 1989. - Vegetation dynamics in the fens of Chautagne (Savoie, France) after the cessation of moving. *Vegetatio*, 85, 71-81.
- FORMAN R., 1983. - Corridors in a landscape, their ecological structure and function. *Ekologica*, 2 (4), 375-387.
- FORMAN, R. & GODRON, 1986. *Landscape ecology*. John Wiley and Sons, Chichester, 603 p.
- FRONTIER S. & PICHOD-VIALLE D., 1991 - *Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution*. Masson, 392 p.
- HILL A.R., 1987. - Ecosystem stability. Come recent perspectives. *Progress in a physical geography II*, (3), 315-33.
- LAMOUILLE G., SAMUEL E., & VILAIN R., 1985. - Les arbres fossiles et les alluvions holocènes "La Malourdie", commune d'Anglefort (Ain-France). *Le Bugey*, Tome XVI, fasc. 72, 1027-1062.
- LECOMTE T., LENEVEU G. & JAUNEAU A., 1981. - Restauration des biocénoses palustres par l'utilisation d'une race bovine ancienne (Highland Cattle): cas de la Réserve des Manneville (Marais Vernier-Eure). *Bull. Ecol.* 12 (2.3) 225-247.
- MAGNIN A., 1904. - *La végétation des lacs du Jura*. Librairie des Sciences Naturelles, Paris, 426 p.
- MANNEVILLE O. & MAJCHRZAK Y., 1988. - Types de cartographie du couvert végétal dans le suivi de la gestion d'une Réserve Naturelle (Marais de Lavours, Ain, France), par le pâturage. *Doc. Cartogr. Ecol.*, Grenoble, XXXI 61-72.
- NAUGHTON S.J., 1988. - Diversity and stability. *Nature*, 333, 204-206.
- PAUTOU G., 1975. - *Contribution à l'étude écologique de la plaine alluviale du Rhône entre Seyssel et Lyon*. Thèse Université Joseph Fourier, Grenoble I, France, 375 p.

- PAUTOU G., 1988. - Perturbations anthropiques et changements de végétation dans les systèmes fluviaux. L'organisation du paysage rhodanien entre Genève et Lyon. *Doc. Cartogr. Ecol.*, Grenoble, XXI 73-96.
- PAUTOU G. & BAIER, 1983. - Le passage d'un espace aquatique à un espace semi-aquatique avec formation d'une tourbière à sphaignes; l'exemple de l'étang et des marais du Grand Lemps (Isère). *Bull. Soc. Linn.*, 6, 174-191.
- PAUTOU G. & DECAMPS H., 1985. - Ecological interactions between the alluvial forests and hydrology of the upper Rhône. *Archiv. fur Hydrobiologie*, 104 (1), 13-37.
- PAUTOU G., GIREL J. & BOREL J.L., 1988. - Les changements de végétation dans les systèmes fluviaux: l'exemple de la vallée du Rhône entre Genève et Lyon; colloque des sociétés savantes. *La ville et le fleuve*, 3, ed. CTHS, Paris, 61-71.
- PAUTOU G., GIREL J. & BOREL J.L., 1992. - Initial repercussions and hydroelectric development in the french upper Rhne valley: a lesson for predictive scenarios propositions. *Environmental Management*, (New-York) 16 (2), 231-242.
- PAUTOU G., MAJCHRZAK Y., MANNEVILLE O., GRUFFAZ R. & MOREAU D., 1991. - Dynamique de la végétation et gestion de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours. *Revue de Géographie de Lyon*, 66, (1) 61-70.
- PAUTOU G. & WUILLOT J., 1989. - la diversité spatiale des forêts alluviales dans les îles du Haut-Rhône français. *Bull. Ecol.*, 20, 3, 211-230.
- PETTS, G.E., 1983. - *Impounded rivers ; perspectives for ecological management*. John Wiley and Sons, Chichester, 326 p.
- SCHNITZLER A., 1988. - *Typologie phytosociologique, écologie et dynamique des forêts alluviales du complexe géomorphologique ello-rhénan (Plaine rhénane centrale d'Alsace)*. Thèse dissertation Louis-Pasteur University, Strasbourg. France. 485 p. + 149 p.
- WHITE P.S. & PICKETT S.T.A., 1985. - *Natural disturbance and patch dynamic*. Academic Press, Orlando, 472 p.