

LES CHANGEMENTS DE VÉGÉTATION DANS LES HYDROSYSTÈMES FLUVIAUX. L'EXEMPLE DU HAUT-RHÔNE ET DE L'ISÈRE DANS LE GRÉSIVAUDAN

CHANGES IN VEGETATION IN FLUVIAL HYDROSYSTEMS USING
AS EXAMPLES THE HIGH RHÔNE AND THE ISÈRE IN THE GRÉSIVAUDAN.

PAUTOU G.¹, GIREL J.^{1,4}, PEIRY J.L.², HUGHES F.³, RICHARDS K.³, FOUSSADIER, R.¹,
GARGUET-DUPORT, B.¹, HARRIS T.³ & BARSOUM N.³

¹ Université Joseph Fourier, Centre de Biologie Alpine, "Laboratoire Ecosystèmes Alpains", BP 53X - GRENOBLE Cedex France

² Université Joseph Fourier, Institut de Géographie Alpine, 17 rue Maurice Gignoux 38031 - GRENOBLE Cedex France

³ University of Cambridge, Department of Geography, Downing Place - CAMBRIDGE United Kingdom

⁴ URA CNRS 1974, Écologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves (Lyon 1).

Résumé : Les auteurs proposent un modèle d'organisation spatiale et de fonctionnement des éco-complexes fluviaux en prenant comme champ d'investigation les plaines d'inondation du Rhône (section entre Genève et Lyon) et de l'Isère (section entre Albertville et Port Saint-Gervais). Ils montrent comment les paramètres hydrologiques, géomorphologiques, pédologiques, hydrochimiques, biologiques se modifient suivant la composante longitudinale (de l'amont vers l'aval), la composante transversale (depuis l'axe des grandes vitesses du chenal principal jusqu'aux marais périphériques), la composante verticale depuis les paliers les plus bas du lit ordinaire jusqu'aux paliers les plus hauts de la plaine d'inondation. Ils montrent comment les différents écosystèmes peuvent être positionnés dans un espace tridimensionnel délimités trois descripteurs majeurs, fortement corrélés avec de nombreux paramètres abiotiques et biotiques : la profondeur de la nappe ainsi que l'amplitude des variations, la teneur en matière organique de l'horizon de surface et la contribution des eaux d'origine pluviale et fluviale à l'alimentation de la nappe. Dans une seconde partie, les auteurs décrivent la cinétique des deux éco-complexes étudiés, à travers des analyses effectuées à des échelles de temps différentes. Ils s'interrogent sur la capacité de retour en arrière de ces éco-complexes, compte tenu des modifications provoquées par la construction de nombreux ouvrages de protection et la mise en service de nombreuses retenues hydroélectriques.

Mots clés : Eco-complexe, suite de communautés, stationnarité, stabilité, irréversibilité, perturbation, aménagement hydroélectrique

Summary : Using the flood plains of the Rhône (between Grenoble and Lyon) and the Isère (between Albertville and Port St.Gervais) as their areas of investigation, the authors put forward a model of the spatial organisation and functioning of fluvial eco-systems. They show that hydrological, geomorphological, pedological, hydrochemical and biological parameters are altered according to the longitudinal (upstream and downstream) components, the transversal component (from the fast-flowing centre of the river to the marshes at the periphery), and from the lowest point of the river bed to the highest point of the flood plain. They demonstrate how various ecosystems may be positioned in a three-dimensional space defined by three main parameters which correlate closely with the numerous biotic and abiotic parameters : the depth of water and the amplitude of variations, the content in organic matter of the surface horizon and the fluvial and pluvial contributions towards the replenishment of the water. In the second part the authors demonstrate the kinetics of the two ecosystems studied, with reference to the analyses carried out over the different time scales. They question the capacity of these ecosystems to return to their original state, in consideration of the alterations caused by hydroelectric development.

Key words: Landscape, serie of communities, stationary, stability, irreversible, disturbance, hydroelectric development

INTRODUCTION

La transposition des concepts sur lesquels repose l'analyse des systèmes physiques aux systèmes biologiques constitue un champ d'investigation fécond dans les recherches menées sur la dynamique des écosystèmes. F. Fer (1980), dans un ouvrage intitulé "L'irréversibilité", fait une distinction fondamentale entre stationnarité et stabilité. Les systèmes stationnaires sont des systèmes dont les propriétés physiques sont reproductibles. On définit comme transitoire un système qui part d'un régime stationnaire pour parvenir à un autre régime stationnaire. L'état transitoire se caractérise par la propriété de non retour, c'est-à-dire l'irréversibilité. La stabilité est la propriété qu'a un système de résister à une perturbation extérieure ; suivant que ce dernier revient à l'état d'origine ou qu'il présente un écart plus ou moins marqué, la stabilité est asymptotique ou simple. Si l'écart provoqué par la perturbation s'amplifie, (après arrêt de cette dernière) on parle de régime stationnaire instable.

Dans de nombreux travaux portant sur la dynamique de la végétation (Ozenda 1987, Odum 1975, Lepart et Escare 1983, etc.) les biologistes s'interrogent sur la notion de communautés végétales en équilibre : dans ce cas, les grandeurs biologiques correspondent à un état de saturation de l'espace aérien et de l'espace souterrain, compte tenu des ressources disponibles, qu'elles soient stockées ou renouvelables. Lorsque les communautés sont parvenues à un état de maturité, elles se caractérisent par une forte rémanence (phénomènes d'immigration et d'émigration limitées) et par une forte résistance (impermeabilité aux espèces extérieures), si on se réfère aux définitions de Blondel (1979). Leur vitesse de rétablissement est très lente (Godron, 1984). Une communauté peut résister pendant plusieurs décennies à des perturbations extérieures, si elle possède des dispositifs de stockage des flux. C'est le cas de la forêt de bois durs qui possède des réserves de nutriments (humus) et une couverture limoneuse à forte rétention hydrique). Ces caractères lui permettent de supporter une mise hors-inondation et un enfoncement de la nappe phréatique pendant plusieurs décennies. Nous avons montré (Pautou, 1975) qu'il n'y avait pas de règles absolues : un assemblage de taxons, quel que soit le type physiognomique auquel il se rattache peut constituer un état durable et reproductible, à la faveur de conjonctions spatio-temporelles favorables (situation dans un histoire, nature de l'environnement biotique). Le maintien d'un état durable suppose une permanence des rapports quantitatifs entre populations, c'est-à-dire des capacités de renouvellement de la communauté, par quota ainsi qu'une répartition des individus dans toutes les classes d'âge, à travers des fluctuations. Les causes possibles d'introgression de taxons extérieurs existent néanmoins. Les trouées (gaps) constituent, pour la communauté, l'occasion d'assurer sa continuité, mais c'est également son talon d'Achille. Les aléas climatiques (séquences d'années sèches ou très arrosées, très froides ou très chaudes), les maladies cryptogamiques, les modifications lentes et insidieuses de l'habitat sont autant de causes susceptibles de provoquer des fluctuations ou des modifications qualitatives. Les communautés peuvent connaître des phénomènes de sénescence qui se traduisent par une auto-stérilisation : la production de substances inhibitrices de la germination est des manifestations les plus visibles de ce vieillissement

Odum (1975) parle de climax cyclique pour désigner des une communautés qui ne peuvent perdurer que si elles sont soumises, de façon périodique à des perturbations (le feu, par exemple) qui brisent le processus d'empoisonnement d'origine endogène ; **sur une portion de territoire déterminée, la communauté ne pourra se maintenir qu'à travers des cycles d'alternance : - structuration de la communauté, -maturité, -disparition brutale, -éclipse après la perturbation, - reconstitution.** Cet exemple est intéressant car il interpelle les biologistes sur la notion d'équilibre dynamique, de stationnarité (reproductibilité des processus), de stabilité (retour à un état initial). Le rôle majeur des forces extérieures (processus allogéniques) est souligné. Nous avons montré que, dans le cas de sites exposés de façon répétée à des perturbations de forte intensité, une communauté pionnière ou post-pionnière pouvait avoir le statut de communauté ultime (Pautou, 1975). Chez les hydrosystèmes fluviaux, la permanence des saussaies (saussaie à *Salix triandra* et *Salix viminalis*, saussaie à *Salix alba*) n'est possible que par une errance perpétuelle dans la plaine d'inondation. Elles disparaissent par l'activité érosive du cours d'eau pour se reconstituer sur les dépôts alluviaux néoformés par charriage et sédimentation. Elles peuvent néanmoins, constituer des états durables dans des sites inondés de façon continue pendant plusieurs mois et où la hauteur d'eau dépasse un mètre. Seules des mesures effectuées pendant de longues périodes permettent d'évaluer la capacité d'une communauté, de constituer un état durable auto-reproductible et de déterminer son ordre d'apparition dans les successions. Martin (1959, in Veira Da Silva, 1979) décrit une succession forestière dans le parc algonquin du Canada durant un intervalle de temps dépassant le millénaire. Il montre que l'érablaie à *Acer saccharum*, qui a persisté pendant plus de quatre siècles sur la même portion de territoire, a fini par être éliminée par une communauté dominée par *Tsuga canadense* et qu'il existe, en fait, une alternance entre des phases à conifères dominants et des phases à feuillus dominants. Cet exemple met en exergue le manque de crédibilité d'interprétations effectuées, au pas de temps du siècle.

Pour enrichir le débat, nous présentons, dans cet article, l'exemple de l'hydrosystème fluvial rhodanien, (section comprise entre Genève et Lyon) et de l'hydrosystème isérois dans la vallée du Grésivaudan. En quelques millénaires, l'hydrosystème a subi des modifications profondes, conséquences de changements des facteurs naturels (climatiques, géomorphologiques) et de bouleversements provoqués par les effets cumulés des interventions humaines. **Seule une vision des métamorphoses de l'hydrosystème, à travers plusieurs siècles, et à travers plusieurs millénaires, permet au biologiste de statuer sur la reproductibilité des différents types de communautés ; on peut faire ainsi la part entre les communautés permanentes qui sont toujours présentes dans l'hydrosystème et l'individualisent, et les communautés temporaires qui ne sont présentes que durant une phase de la vie du système.** Les aulnaies à *Alnus glutinosa* ont toujours été représentées dans le système haut-rhodanien depuis le réchauffement holocène. Actuellement, une peupleraie à *Populus nigra*, *Fraxinus excelsior* et *Quercus pubescens* se met en place sur les paliers les plus hauts de la plaine d'inondation, au nord du lac du Bourget. On peut penser que cette communauté

caractérisera la phase "post-aménagement hydroélectrique" qui a démarré il y a une dizaine d'années.

Quelle que soit l'appartenance à l'une des deux catégories, un type de communauté a deux possibilités :

- **se maintenir sur la même portion de territoire par autoreproduction.** Les individus appartenant aux différentes populations qui meurent ou sont éliminés par des perturbations (crues, chablis) sont remplacés par des

changement permanent dans le cadre d'une évolution irréversible? Peut-on parler ou non d'état transitoire?

3 - Par suite des contraintes imposées par l'homme (contrôle des flux), l'hydrosystème parvient-il à un véritable état d'équilibre, capable de se reproduire identique à lui-même dans le cadre d'un processus auto-catalytique de rajeunissement?

MÉTHODES

Les résultats présentés reposent sur des recherches qui sont menées depuis 1966. Une analyse phytoécologique a été effectuée sur une section de 120 km entre Genève et Lyon, à partir d'un quadrillage systématique de la plaine d'inondation. Huit cents relevés ont été effectués dans des aires de 400 m². Chaque relevé comprend la liste des espèces affectées d'un coefficient d'abondance (échelle de Braun-Blanquet *et al.*, 1951). Des A.F.C. ont permis de définir les principaux types de communautés. Les habitats "type" ont été décrits à l'aide de profils pédologiques accompagnés par des analyses physico-chimiques des différents horizons ; les variations de la nappe phréatique ont été suivies pendant une dizaine d'années à l'aide de données piézométriques hebdomadaires. Les régimes de nappes correspondant aux différentes communautés ont été établis à partir de corrélations croisées des hauteurs de nappe entre elles, dans une première phase, et avec les variables explicatives (hauteur des précipitations, débit du fleuve, évapotranspiration) dans une deuxième phase (Lachet, 1984). Ces travaux ont conduit à la construction d'un modèle mathématique reliant les mesures dans différentes situations hydrologiques. Il s'agit d'un modèle linéaire à paramètres constants et localisés qui permet des prévisions à court terme (Gentil *et al.*, 1984). Enfin, des descripteurs biologiques ont été utilisés pour classer les stations en fonction de la simultanéité des événements de courte durée, susceptibles de passer inaperçus (alternance des phases d'assèchement et de mise en eau mais ayant une incidence majeure sur l'apparition de populations animales) : c'est le cas pour les Culicidés.

L'établissement de la carte phytoécologique à 1/25 000 a permis de préciser les rapports quantitatifs entre les différents types de communautés, leur distribution dans la plaine d'inondation, le degré de vulnérabilité de chaque communauté en fonction de son environnement biotique. Le croisement de l'ensemble des données floristiques et écologiques (tests d'information mutuelle, ACP, CAH) a permis d'établir un coefficient évaluant la capacité offensive de chaque espèce.

Des approches diachroniques ont été également menées dans des portions de territoire représentatives : la carte phytoécologique à 1/5 000 a été établie à différentes périodes.

L'évolution de la végétation a fait l'objet d'une investigation à trois pas de temps :

- **au pas de temps du millénaire.** L'état actuel de la végétation a été inséré dans une histoire d'une dizaine de millénaires. Nous avons pris comme origine la mise en place des grands lacs postglaciaires après le retrait des glaciers würmiens. Cette analyse repose sur des études sédimentologiques, pédologiques, palynologiques, analyse des macrorestes végétaux et animaux ;

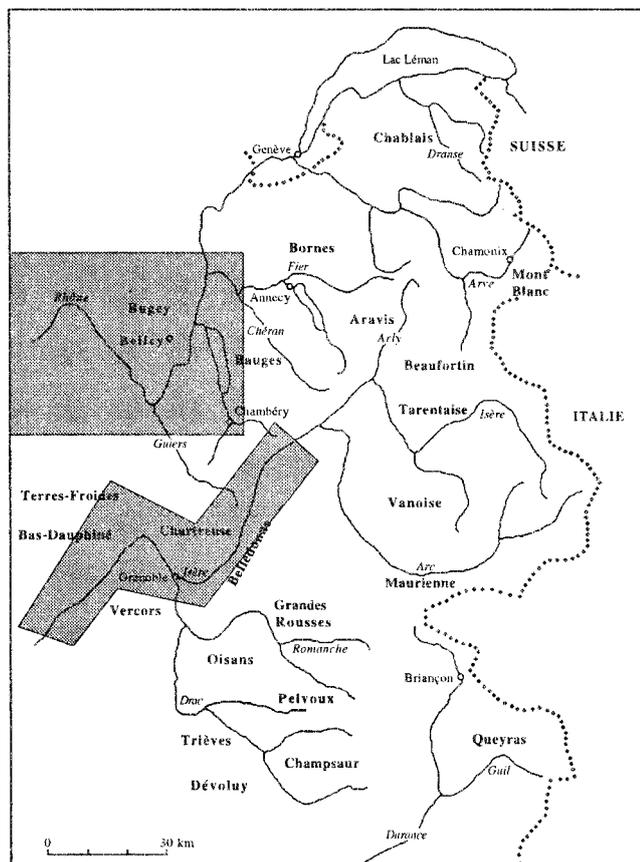


Fig. 1 - Situation géographique

jeunes ; la régénération s'effectue en sous-bois, dans les facettes qui bénéficient encore d'un éclaircissement partiel ou à la faveur des trouées. Les communautés d'hydrophytes et d'hélophytes qui constituent des ceintures périphériques dans le lac du Bourget sont présentes depuis plusieurs millénaires ;

- **avoir une vie éphémère sur la portion de territoire concerné, disparaître et se reconstituer ailleurs.** C'est le cas des saussaies à *Salix alba* : dans une plaine d'inondation à forte activité géomorphologique, à l'échelle de la station, la communauté ne dépasse pas 30 ans.

Les objectifs de notre travail sont les suivants :

1 - Individualiser les processus qui régissent les changements affectant les rapports :

- entre communautés permanentes et communautés transitoires,

- entre communautés fixes et communautés erratiques,

- entre les différents sous-systèmes auxquelles elles sont associées et les flux d'eau, d'énergie et de matière.

2 - Peut-on caractériser les états stationnaires et stables ou bien l'hydrosystème est-il toujours en état de

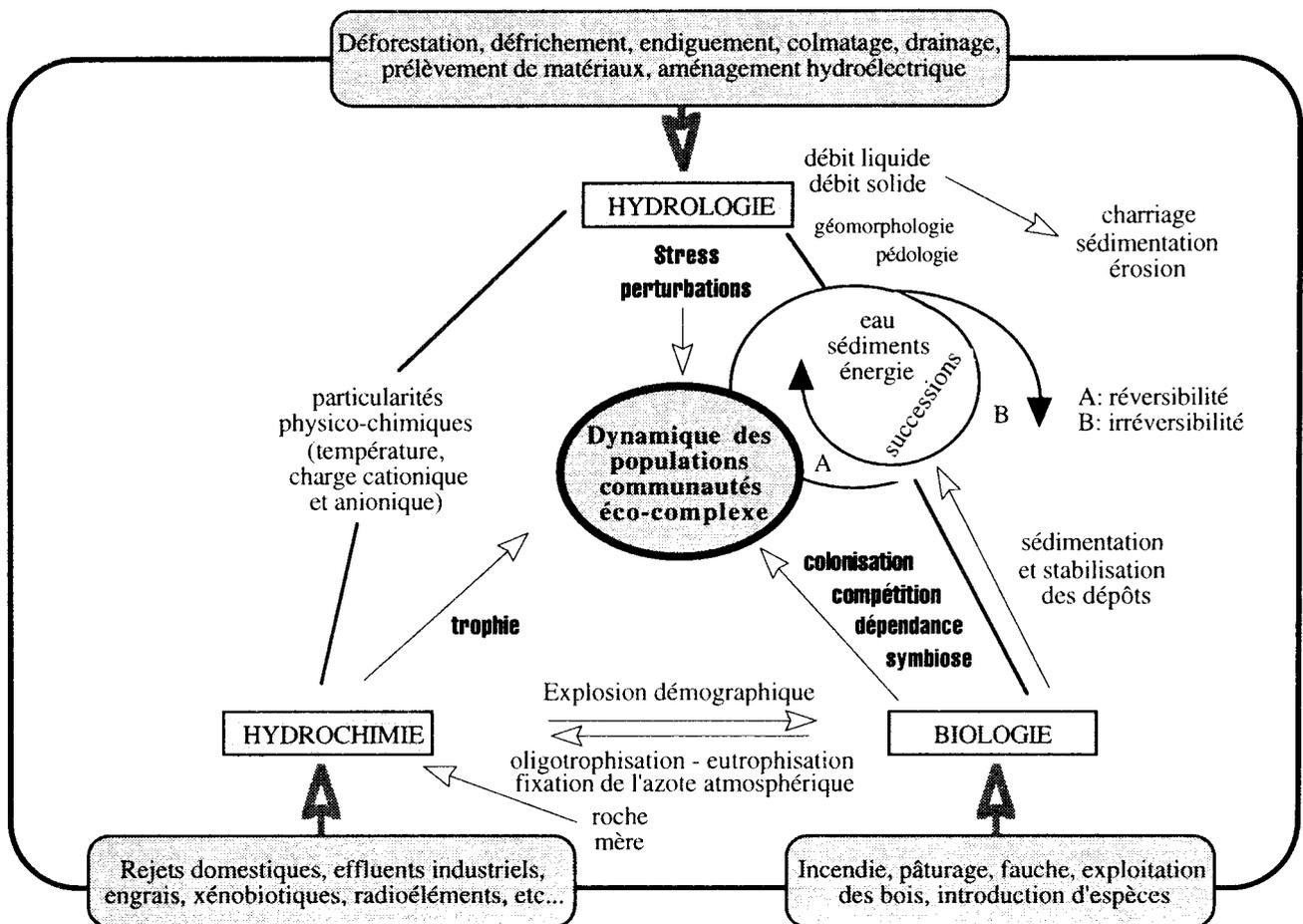


Fig. 2 - Les actions anthropiques majeurs intervenant sur le fonctionnement de l'éco-complexe

- au pas de temps du siècle. L'histoire de la plaine d'inondation est bien connue depuis le XIX^{ème} siècle. L'analyse des cartes anciennes, des registres communaux, l'étude de différentes missions de photographies aériennes, les témoignages de personnes âgées ont conduit à dater avec précision des événements et des états (isolement d'un méandre, arrêt de la fauche ou de l'exploitation des bois) ; on se reportera aux travaux de Bravard (1983, 1987) ;

- au pas de temps de la décennie. Des placettes de 400 à 525 m² font l'objet de mesures régulières depuis 1970 : modifications quantitatives (changement affectant la démographie des populations), modifications qualitatives (composition floristique). La mise en service de quatre usines hydroélectriques a permis d'évaluer les réponses de la végétation à des modifications brutales des variables hydrologiques (mise hors inondation, enfoncement de la nappe phréatique, par exemple).

RÉSULTATS L'ÉCO-COMPLEXE RHODANIE : STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT

L'hydrosystème rhodanien est un **super-écosystème**, au sens de Frontier et de Pychod-Viale (1991) ou un éco-

complexe au sens de Blandin et Lamotte (1985). C'est une entité écologique ayant une unité structurale et fonctionnelle : elle comprend le fleuve proprement dit, ses annexes (bras vifs et bras morts isolés du chenal principal) et la plaine d'inondation. **L'éco-complexe fluvial (ou hydrosystème) est composé de sous-systèmes aquatiques, de sous-systèmes semi-aquatiques (inondés pendant plusieurs mois ou quelques semaines) et de sous-systèmes terrestres en rapport avec la présence d'une nappe phréatique (inondés à l'occasion des fortes crues)** (Pautou, 1975). Chaque sous-système est constitué par une communauté végétale qui comporte un **compartiment épigé** (biomasse caulinare et foliaire) et un **compartiment hypogé** (biomasse racinaire) et par l'environnement physico-chimique exploré (atmosphère, sol, eau), les sous-systèmes sont disposés de façon répétitive depuis le chenal principal jusqu'aux parties périphériques, et inter-réagissent. La biomasse de la communauté s'inscrit dans une large gamme de variations depuis quelques centaines de kg/MS/ha dans le cas de communautés pionnières de thérophytes jusqu'à 550 à 600 t/MS/ha dans le cas des forêts de bois durs composées d'espèces à grande longévité (*Fraxinus*, *Quercus*, *Ulmus*) ; ces dernières explorent une couche atmosphérique de 35 mètres de hauteur. Si le volume d'atmosphère susceptible

d'être exploré par les tiges est illimité, il n'en est pas de même pour l'appareil racinaire ; ce volume varie fortement depuis les sols engorgés de façon durable jusqu'à ceux qui sont en rapport avec une nappe phréatique située à 5 ou 6 mètres de profondeur (forêts de bois durs). Les sous-systèmes à biovolume élevé présentent une forte biodiversité (cohabitation de plusieurs types biologiques et distribution des différentes populations dans plusieurs strates superposées dans les compartiments épigés et hypogés) ; il y a complémentarité des niches écologiques mais également compétition pour la même niche (espèces redondantes). Des espèces à exigences écologiques opposées ayant une forte affinité sociologique explorent des sous-espaces différents. Une même population dominante peut-être représentée dans plusieurs sous-systèmes différents : c'est le cas des populations de saule blanc présentes dans la saussaie à *Salix alba* et *Phalaris* liées à de longues périodes de submersion (elles constituent un état durable qui se maintient par auto-reproduction) mais également dans les saussaies à *Salix alba* et *Impatiens* liées à une épaisse couverture de sable (elles constituent un état éphémère ; lorsque les individus atteignent 25 à 30 ans, ils meurent et sont remplacés par des individus d'*Alnus incana*).

Chaque sous-système inter-réagit et échange de l'information avec les autres systèmes ; tous les cas de figure existent entre des structures fortement perméables et des structures placées dans un état d'isolement écologique, géographique ou biotique qui sont imperméables.

L'organisation spatiale, le fonctionnement et la dynamique de l'hydrosystème résultent des processus géomorphologiques (dynamique du fleuve et de ses affluents), des processus d'origine biotique tels que l'implantation et la progression des populations (modes de dissémination, réservoirs de diaspores, rapports hiérarchiques) et de l'action répétée des perturbations (énergie cinétique de l'eau). **L'eau, sous ses manifestations multiples, structure l'hydrosystème et régit son fonctionnement. Elle est, à la fois, un milieu (sous-système aquatique), un liquide indispensable à la vie, un vecteur des autres flux (nutriments, diaspores), une force par ses changements d'état (ce sont les glaciers qui ont modelé la matrice où s'est constitué l'hydrosystème), par son énergie cinétique (crués) et potentielle (évolution pédogénétique).**

Les sous-systèmes sont connectés par des circuits constitués par un réseau fortement ramifié dont l'artère principale est le chenal. Il est, en outre, fortement hiérarchisé : bras vifs, bras séparés du chenal, affluents, canaux, fossés, drains. Les circuits assurent l'acheminement des flux d'eau, de sédiments, de matière organique, de nutriments, de diaspores et d'énergie. Les flux hydriques se répartissent de façon inégale et peuvent avoir ainsi des effets opposés : l'anaérobiose par excès d'eau est à l'origine de stress ; en revanche, les remontées capillaires à partir de l'aquifère augmentent la productivité primaire. Les circuits assurent les exportations de matière (par érosion) et les importations (par sédimentation).

Les circuits génèrent des corridors (Forman et Godron, 1986), c'est-à-dire des bandes de largeur variable qui constituent des refuges et des sites de progression des populations. L'homme en multipliant les circuits (canaux de dérivation, contre-canaux, voies ferrées, routes nationales,

autoroutes, etc.) multiplie les corridors (digues par exemple). Ces circuits, qui sont généralement parallèles au chenal, créent une polarisation longitudinale et un découpage en bandes parallèles. Ils augmentent la connectivité amont-aval. En revanche, ils diminuent la connectivité transversale en créant des discontinuités et favorisent le découpage de l'hydrosystème en compartiments plus ou moins "étanches". Les circuits transversaux sont toujours de plus faible gabarit mais ils jouent un rôle majeur, car ils assurent les transferts entre le bassin versant et le chenal principal.

En période de hautes eaux, les circuits assurent une distribution des flux dans une partie ou dans l'ensemble de l'hydrosystème ; en période d'étiage, ils accélèrent l'écoulement des eaux phréatiques, le chenal principal constituant un puissant collecteur.

Les circuits sont connectés avec des réservoirs naturels (lac du Bourget, par exemple) ou artificiels (retenues, canaux de dérivation). D'autres réservoirs sont représentés par les marais qui stockent les eaux de débordement, par les alluvions récentes du fleuve où se trouve la nappe parafluviale, par les alluvions fluvio-glaciaires qui stockent des nappes artésiennes, l'humus et les horizons sous-jacents limoneux qui sont des réserves de nutriments.

Deux types principaux d'énergie interviennent dans le fonctionnement et dans la dynamique de l'éco-complexe : l'énergie solaire et l'énergie cinétique. L'énergie solaire est utilisée avec d'autant plus d'efficacité que les sous-systèmes ne sont pas soumis à des contraintes hydriques par excès ou par défaut mais qu'ils bénéficient en revanche de remontées capillaires à partir de la nappe. La productivité primaire dépend du volume du sol exploré par les racines (exemple du maïs). **L'énergie cinétique qui s'exprime par la triade dynamique : érosion, charriage, sédimentation est responsable de la reproductibilité des sous-systèmes composés de populations hygrophiles et photophiles (saussaies, par exemple).** L'énergie éolienne ne doit pas être oubliée. Le vent est un puissant vecteur de dissémination des diaspores produites par les végétaux qui colonisent les sites nus, par le biais de ce vaste circuit que constitue l'atmosphère aérienne.

L'hydrosystème fluvial s'individualise par des relations privilégiées entre l'eau sous ses différentes manifestations et des êtres vivants qui sont capables de résister à des contraintes par excès (submersion, engorgement, anoxie, action mécanique) ou de profiter de réserves permanentes (nappe phréatique). L'éco-complexe fluvial peut se présenter sous de nombreux états : tous les cas de figure existent entre l'hydrosystème sauvage (dans les Alpes françaises, 18% du linéaire des cours d'eau entrent dans cette catégorie) et l'hydrosystème artificialisé, endigué et régulé. **Nous considérons qu'un système alluvial cesse d'être un hydrosystème, lorsque les racines des phanérophytes ne bénéficient plus des remontées capillaires à partir de l'aquifère.**

Quelles sont les caractéristiques d'un hydrosystème stationnaire et stable? **On peut considérer qu'il y a stationnarité lorsque les sous-systèmes spécifiques par leurs caractéristiques biotiques et leur fonctionnement sont représentés et que les processus responsables de leur renouvellement sont reproductibles.** Le noyau critique (masse minimum, composée des communautés spécifiques) d'herbacées et de ligneux, liés à des habitats soumis à des

fortes contraintes par excès d'eau ou bénéficiant de réserves de façon permanente (cas de la forêt de bois durs dont la productivité primaire est la plus élevée de tous les écosystèmes tempérés). **La délimitation du noyau peut être compréhensive** (large éventail de communautés) ou limitée à quelques types hautement spécifiques ; de même, le rapport entre le volume du noyau et celui des enveloppes périphériques (qui regroupent des sous-systèmes transitoires présents, à la faveur de certains états du système) peut se situer dans un nombre d'intervalles de variations étroit ou large. Le contenu et le volume du noyau dépendront, en fait, de la définition que l'on donne de l'hydrosystème et des limites de la gamme de variations tolérables compte tenu des objectifs recherchés. **Nous avons choisi de nous placer dans une caractérisation large, en admettant qu'un sous-système fait partie de l'hydrosystème dans la mesure où il existe des relations fonctionnelles entre les végétaux et la nappe phréatique.** Les sous-systèmes constituant le noyau comportent des populations végétales qui sont soumises de façon plus ou moins répétée à des stress ou des perturbations liées à l'excès d'eau et à une forte énergie dissipée.

L'hydrosystème est soumis à l'action répétée des crues, c'est-à-dire à d'événements de forte intensité mais de courte durée qui sont responsables de la destruction de la biomasse et d'un entraînement des organismes (Petts *et al.*, 1989). Les masses d'eau provoquent, par leur action mécanique, l'arrachement des végétaux en place. L'exportation brutale de la matière organique ne représente qu'une des manifestations de la crue.

L'effet peut être plus contraignant ; par érosion, ce n'est pas seulement la communauté qui disparaît mais le biotope. Il peut être, également, moins sévère : la biomasse n'est pas détruite, mais il y a modification de l'environnement physique (par exemple, sédimentation des sables, lorsque le

Avant aménagement	Actuellement	Évolution probable
Lône avec dépôts grossiers, saussaie à <i>Salix eleagnos</i> et <i>Salix daphnoïdes</i>	Forte mortalité de <i>Salix daphnoïdes</i> ; invasion par <i>Solidago</i> , <i>Urtica</i> , <i>Impatiens</i>	Peupleraie à <i>Populus nigra</i> et <i>Salix eleagnos</i>
Replat en bordure des lônes : saussaie à <i>Saulx</i> divers (<i>S. eleagnos</i> , <i>S. purpurea</i> , <i>S. alba</i>)	La proximité de l'eau permet une régénération des saules	Évolution vers une Aulnaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Salix eleagnos</i>
Replat plus élevé sur sables : peupleraie à <i>Populus nigra</i> et <i>Salix eleagnos</i>	Mortalité de <i>Salix</i> et <i>Populus</i> ; <i>Solidago</i> , <i>Rubus</i> , <i>Impatiens</i> dominant	Erablaie à <i>Acer negundo</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Polygonum sachalinense</i>
Dépôts graveleux épais à <i>Populus nigra</i> , <i>Salix eleagnos</i> , <i>Quercus pubescens</i>	Forte mortalité de <i>Populus</i> , mais régénération fréquente	Peupleraie à <i>Populus nigra</i> , <i>Robinia pseudacacia</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Pinus sylvestris</i>
Dépôts limono-sableux : Frênaie à <i>Tilia</i> , <i>Quercus robur</i> et <i>Quercus pubescens</i>	Régénération massive de <i>Fraxinus</i> , <i>Tilia</i>	Frênaie à <i>Carpinus betulus</i> , <i>Quercus robur</i> et <i>Quercus pubescens</i>
Palier supérieur : Frênaie à <i>Acer platanoides</i> et <i>Corylus avellana</i>	<i>Solidago</i> abondant : installation des espèces de la Charmaie	Charmaie à <i>Acer platanoides</i>

Fig. 3 - Les différents sous-systèmes implantés dans le tronçon amont des îles de la Malourdie. Impact du barrage de Chautagne sur la végétation. La section du fleuve, en amont du lac du Bourget (entre le confluent du Fier et Culoz), illustre de façon très claire la

distribution des sous-systèmes suivant la composante longitudinale. La section présente les caractéristiques suivantes : longueur 10km, largeur 3km, pente 1m/km, étiage conventionnel 160-165m³/s, débit semi-permanent 350-380m³/s, crue décennale 2350m³/s, crue centennale 3250m³/s, avant la mise en service du barrage.

Avant aménagement	Actuellement	Évolution probable
Lône constituées de dépôts grossiers : saussaie à <i>Salix eleagnos</i> et <i>Salix daphnoïdes</i>	Forte mortalité de <i>Salix daphnoïdes</i> ; invasion des trouées par <i>Solidago</i> , <i>Rubus</i> , <i>Urtica</i> , <i>Impatiens</i>	Peupleraie à <i>Populus nigra</i> et <i>Salix eleagnos</i>
Replat en bordure des lônes : saussaie à <i>Salix alba</i>	Forte mortalité de <i>Salix alba</i> , <i>Populus nigra</i> ; progression d' <i>Impatiens</i>	Aulnaie à <i>Alnus incana</i>
Lône riche en sables et limons : Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Alnus incana</i> et Aulnaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Equisetum hiemale</i>	Forte mortalité des <i>Salix</i> et <i>Alnus</i> ; développement des lianes de <i>Rubus</i> , <i>Urtica</i> et <i>Impatiens</i>	Frênaie à <i>Fraxinus excelsior</i>
Palier supérieur, limoneux en surface : Frênaie à <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> et <i>Acer pseudoplatanus</i>	Forte régénération de <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Tilia cordata</i>	Frênaie à <i>Carpinus betulus</i> et <i>Acer</i> , implantation de <i>Fagus sylvatica</i>

Fig. 4 - Les différents sous-systèmes implantés dans le tronçon intermédiaire des îles de la Malourdie. Impact du barrage de Chautagne sur la végétation. De l'amont vers l'aval, l'épaisseur des sédiments ↓, le pourcentage en éléments fins (sables, limons) ↑, les surfaces soumises à des remaniements ↑, la profondeur de la nappe phréatique ↓. Cette section a été court-circuitée par la construction d'un canal de dérivation ; le débit réservé ne dépasse pas 30m³/s. Cet aménagement hydroélectrique renforce le gradient amont-aval. L'approfondissement de la nappe phréatique atteint 2 à 2,50 mètres, à l'amont, à proximité du barrage. Il diminue progressivement pour être nul, au niveau de l'usine.

Avant aménagement	Actuellement	Évolution probable
Lône en voie de colmatage : Saussaie à <i>Salix triandria</i> et <i>Salix viminalis</i>	Diminution lente des effectifs de <i>Salix</i>	Aulnaie mixte à <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Alnus incana</i>
Replat inférieur constitué de sables fins : Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Phalaris arundinacea</i>	Régénération de <i>Fraxinus excelsior</i> et d' <i>Alnus incana</i>	Aulnaie à <i>Alnus incana</i> , <i>Acer negundo</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Polygonum sachalinense</i>
Replat intermédiaire constitué de sables fins : Saussaie à <i>Salix alba</i> , <i>Impatiens glandulifera</i>	Régénération de <i>Fraxinus excelsior</i> et d' <i>Alnus incana</i>	Frênaie à <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Quercus robur</i>
Dépression riche en limons et colloïdes argileux : Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Alnus glutinosa</i>	Régénération de <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Alnus glutinosa</i> et d' <i>Alnus incana</i>	Frênaie à <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Alnus glutinosa</i> et <i>Quercus robur</i>
Palier supérieur limoneux : Frênaie à <i>Quercus robur</i> et <i>Corylus avellana</i>	Régénération de <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Acer pseudoplatanus</i>	

Fig. 5 - Les différents sous-systèmes implantés dans le tronçon en aval des îles de la Malourdie. Impact du barrage de Chautagne sur la végétation. Les figures 3, 4, 5 présentent les sous-systèmes présents dans les trois tronçons (amont, intermédiaire, aval) avant la construction du barrage, l'état des communautés végétales, 10 ans après la mise en service de la retenue, l'évolution probable. On signalera la présence de saussaies à *Salix daphnoïdes* proches des communautés occupant les hautes vallées alpines à l'amont et des saussaies à *Salix alba*, proches de celles implantées dans les basses vallées alluviales. Des sous-systèmes comportant des espèces collinéennes (*Carpinus betulus*, *Acer platanoides*, *Quercus pubescens*) sont en cours de formation à l'amont.

courant est freiné par la végétation en place). Les effets secondaires auront plus de conséquences sur le devenir du sous-système que l'impact brutal de la crue (par exemple, le fait que le volume de sol soumis à des conditions d'aérobiose augmente). La crue a, enfin, d'autres effets : par charriage elle est à l'origine de l'apparition de sites neufs où les communautés pionnières et post-pionnières peuvent se reconstituer.

Un des problèmes fondamentaux est celui, d'une part, de l'identification de la perturbation et, d'autre part, de l'évaluation des effets (Pickett *et al.*, 1989). On peut admettre que la perturbation correspond à l'interruption d'une phase silencieuse, biostatique, au cours de laquelle les changements ou le maintien de rapports hiérarchiques ne dépendent que de rapports d'indépendance ou de concurrence entre populations, dans un sous-système qui est à l'abri des forces extérieures. **La perturbation crée une rupture, à partir de laquelle existent deux possibilités : retour à l'état initial ou changement d'état (remplacement d'un sous-système par un autre).**

La distinction entre désastre (conséquences des crues ayant un débit inférieur à celui des crues décennales) et catastrophe (événement paroxystique comme une crue centenaire) ne se justifie pas. **En fait, il y existe un continuum de situations hydrologiques, qui sont responsables de perturbations qui s'expriment avec une intensité d'autant plus forte et sur des surfaces d'autant plus grandes que le débit est élevé.** L'intensité de la de la perturbation dépend également des changements qui interviennent pendant les phases silencieuses (par exemple, stabilisation des dépôts par les végétaux).

Les critères à prendre en compte pour évaluer les effets des perturbations ne sont pas universels. Yodiz (1988) parle de perturbations qui provoquent des changements de type quantitatif. C'est là un critère insuffisant dans la mesure où les changements peuvent être le résultat de fluctuations ou d'une progression des populations qui n'occupent pas, encore, la totalité des surfaces présomptivement favorables. Les changements affectant le déroulement des successions nous semblent plus fiables. La composition floristique d'une trouée peut avoir une double signification : ou bien elle indique un retour à l'état initial (ces espèces sont indicatrices d'un état de stabilité) ou bien elle indique que la perturbation a provoqué un état de labilité ; dans ce dernier cas, à plus ou moins longue échéance, le sous-système sera remplacé par un autre (ces espèces sont indicatrices d'une évolution qui peut-être irréversible). Enfin, il faut évaluer l'effet de la perturbation à l'échelle de l'hydrosystème. On ne peut y parvenir qu'en faisant le rapport entre les surfaces où elle s'est exercée et les surfaces en dehors de son action; pour un type de sous-système, il faut faire la part entre les surfaces où il y a destruction totale de la communauté et de son biotope, altération partielle, modification du biotope, apparition de nouveaux sites favorables à son implantation.

L'homme, par ses interventions, diminue les surfaces où les perturbations s'exercent. Par la construction d'ouvrages, il modifie la circulation des flux et les modalités de dissipation des flux, les volumes de sol soumis à l'aérobiose. Ses actions provoquent l'apparition de nouvelles classes d'intensité (approfondissement de la nappe, par exemple) qui auront des effets sur le fonctionnement du système ; ils sont à l'origine d'un déplacement des

paramètres écologiques majeurs, d'une déformation partielle ou totale de l'éco-complexe.

VERS L'ÉTABLISSEMENT D'UN MODÈLE

Le modèle proposé par G. Pautou dès 1975 est enrichi par les résultats obtenus par F. Bureau, 1995.

Les flux et les différents paramètres biotiques se modifient suivant trois composantes principales :

- la **composante longitudinale** (de l'amont vers l'aval),
- la **composante transversale** (du chenal principal aux marais périphériques),
- la **composante verticale** (depuis l'axe des grandes vitesses où l'énergie dissipée est la plus grande jusqu'aux parties les plus hautes qui ne sont inondées qu'à l'occasion des crues centennales). Chaque type de sous-système occupe une position privilégiée dans le champ de croisement de ces trois composantes.

1 - Modifications des paramètres physico-chimiques selon la composante longitudinale

- la pente ↓
 - débit ↑ (apport des affluents)
 - énergie cinétique ↑ (apports des affluents)
 - le rapport volume d'eau de fusion nivale et glaciaire volume d'eau d'origine fluviale dans l'alimentation des nappes phréatiques ↓
 - diamètre des galets ↓
 - volume des limons fins et des colloïdes argileux/volume des éléments
 - épaisseur moyenne de la plate-forme alluviale ↑
 - écart entre le niveau de la ligne d'eau en période d'étiage et la ligne d'eau en période de crue ↑
 - surfaces soumises à la régénération ↑
 - capacité de constituer des dépôts grossiers ↑ d'altitude élevée ↑
 - température de l'eau ↑
 - teneur en oxygène dissous ↓
 - les surfaces inondées de façon temporaire ↑
 - l'augmentation de la biomasse des hydrophytes et des héliophytes ↑
 - le taux de matière organique dans les bras isolés du chenal principal ↑
 - les populations des habitats d'eau temporaire (Culicidés) ↑
 - la capacité de rétention des eaux d'origine météorique par les sols (couverture limoneuse et argileuse) ↑
 - le nombre d'espèces alpines des hautes altitudes (stations abyssales) et de l'étage montagnard ↓
 - le nombre de ligneux des forêts méditerranéennes de bois durs ↑ à proximité de la région méditerranéenne
 - les surfaces occupées par les conifères ↓
- La chute progressive de déclivité provoque le passage de bras de tressage à des bras d'anastomose, ces derniers étant remplacés par des méandres lorsque la pente est inférieure à 1‰.

2 - Modifications des paramètres physico-chimiques et biotiques selon la composante transversale

- le rapport volume d'eau de fusion nivale et glaciaire/volume d'eau d'origine pluviale dans l'alimentation des nappes phréatiques ↓

- l'hétérogénéité topographique (distance entre les points bas et les points hauts (coupe topographique) ↓

- l'hétérogénéité pédologique ↓

- énergie cinétique dissipée et capacité de régénération et de renouvellement ↓

- le taux de matière organique de l'humus ↑ ainsi que les paramètres corrélés à la matière organique de façon positive (C, N, S, T, Ca), capacité d'échange. Les paramètres corrélés négativement ↓ : CO₂Ca, Ca actif, pH

- volume de limons et d'argile/volume des matériaux grossiers ↑

- le rapport volume de matière organique/volume d'éléments minéraux ↑

- durée de submersion pendant la saison chaude ↓

- durée de submersion pendant la saison froide ↑

- volume de limons et d'argile/volume des matériaux grossiers ↑

- volume de sols soumis à l'anérobiose de façon durable ↑

- l'amplitude de variation de la nappe ↓

- les apports de nitrates et de phosphates à partir du fleuve ↓ et peuvent ensuite ↑ (apport du bassin versant)

- les processus de dénitrification ↑

- les processus de nitrification ↑ puis ↓ (maximum sur les sols à texture équilibrée en rapport avec une nappe comprise entre 0,50 et 1 mètre)

- taux d'oxygène dissous dans la nappe ↓

- la teneur en sulfates de la solution du sol ↑

- nombre d'espèces rudérales ↓

- nombre d'espèces stress tolérantes ↑

- nombre d'espèces de phanérophytes ↑ puis ↓

- nombre de thérophytes ↓

- nombre d'hélophytes ↑

- nombre de géophytes ↑

3 - Modifications des paramètres physico-chimiques et biotiques selon la composante verticale (lorsqu'il y a formation d'une couverture limoneuse de surface)

- la profondeur de la nappe ↑

- le volume de sol soumis de façon durable à l'aérobiose ↑

- le rapport volume des limons et des argile/volume des sables et des graviers, et, dans le cas des levées, le rapport volume de sables fins/volume de sables grossiers ↑

- la quantité de matière organique faisant partie de l'humus ↑

- les valeurs des paramètres dépendant de la matière organique (C, N, S, T, capacité d'échanges, taux de calcaire actif) ↑

- la capacité d'échange ↑

- la capacité de rétention en eau ↑

- la contribution des vers anéciques et endogés ↑ par rapport aux vers épigés

- la contribution de litières (chênes) plus favorables à l'humification qu'à la minéralisation ↑

- la concentration en silicium dans la solution du sol ↑

- volume de sol exploré par les racines ↑

- les apports d'eau par remontées capillaires (pour les plantes à appareil racinaire superficiel) ↑ puis ↓

- les eaux d'origine météorique qui sont stockées ↑ (dans le cas des limons)

- la probabilité de submersion ↓

- la probabilité de modification du biotope par les crues ↓

- l'énergie cinétique dissipée ↓

- les effets de l'énergie potentielle ↑ : tendance au lessivage sur les paliers les plus hauts

- tendance à l'acidification par suite de l'interruption de la recharge en carbonates par les eaux d'inondation ↑

- la concentration en potassium dans la solution du sol ↓

- le rapport CO₂/ATP ↓

- la durée des phases silencieuses (stases) ↑ et, partant, les effets des processus autogéniques sur les changements de végétation

- le nombre de phanérophytes ↑

- la longévité des ligneux (individus susceptibles d'atteindre 150 ans) ↑ puis ↓ (lorsque la nappe phréatique est très profonde)

- la biomasse de la strate herbacée en sous bois ↑ puis ↓

- la production de biomasse caulinaire ↑

- le nombre d'espèces ligneuses régénérant en sous bois ↑

- le nombre d'espèces non alluviales (collinéennes et montagnardes) ↑

- la taille des individus (ligneux) ↑

- le nombre de niches écologiques dans les communautés forestières, en rapport avec l'augmentation des strates ↑

- la biomasse des lianes ↑

- le nombre de types biologiques qui cohabitent ↑

- les modes de dissémination ↑ (espèces à dissémination barochore et synzoochore)

- le nombre de micromammifères ↑

- le nombre de rudérales et de stress tolérantes ↓

- le nombre de compétiteurs ↑

Les tests de corrélations effectués, dans nos travaux, antérieurs montrent que de nombreux paramètres physiques ou biotiques sont fortement corrélés avec trois descripteurs :

- la **profondeur de la nappe phréatique** qui est corrélée avec la probabilité de submersion, la durée de cette phase, le volume de sol soumis à l'aérobiose, la biomasse de l'appareil racinaire, la biomasse de l'appareil caulinaire, la probabilité de remaniement des dépôts, la hauteur des individus, la longévité (dans le cas des ligneux)

- le **taux de matière organique** qui est corrélé avec la profondeur de la nappe (dans le cas de nappe de surface), avec le taux en C, N, la capacité totale d'échange, le total et la somme des bases échangeables, la durée d'engorgement ou de submersion, le pH, le taux de carbonates, le calcaire actif, le volume de sol soumis à l'aérobiose, les rapports entre nitrification et dénitrification

- le **régime de la nappe** (niveau le plus haut durant la saison froide ou durant la saison chaude) qui est corrélée avec la composition floristique des sous-systèmes et la composition faunistique des sous-systèmes inondés de façon

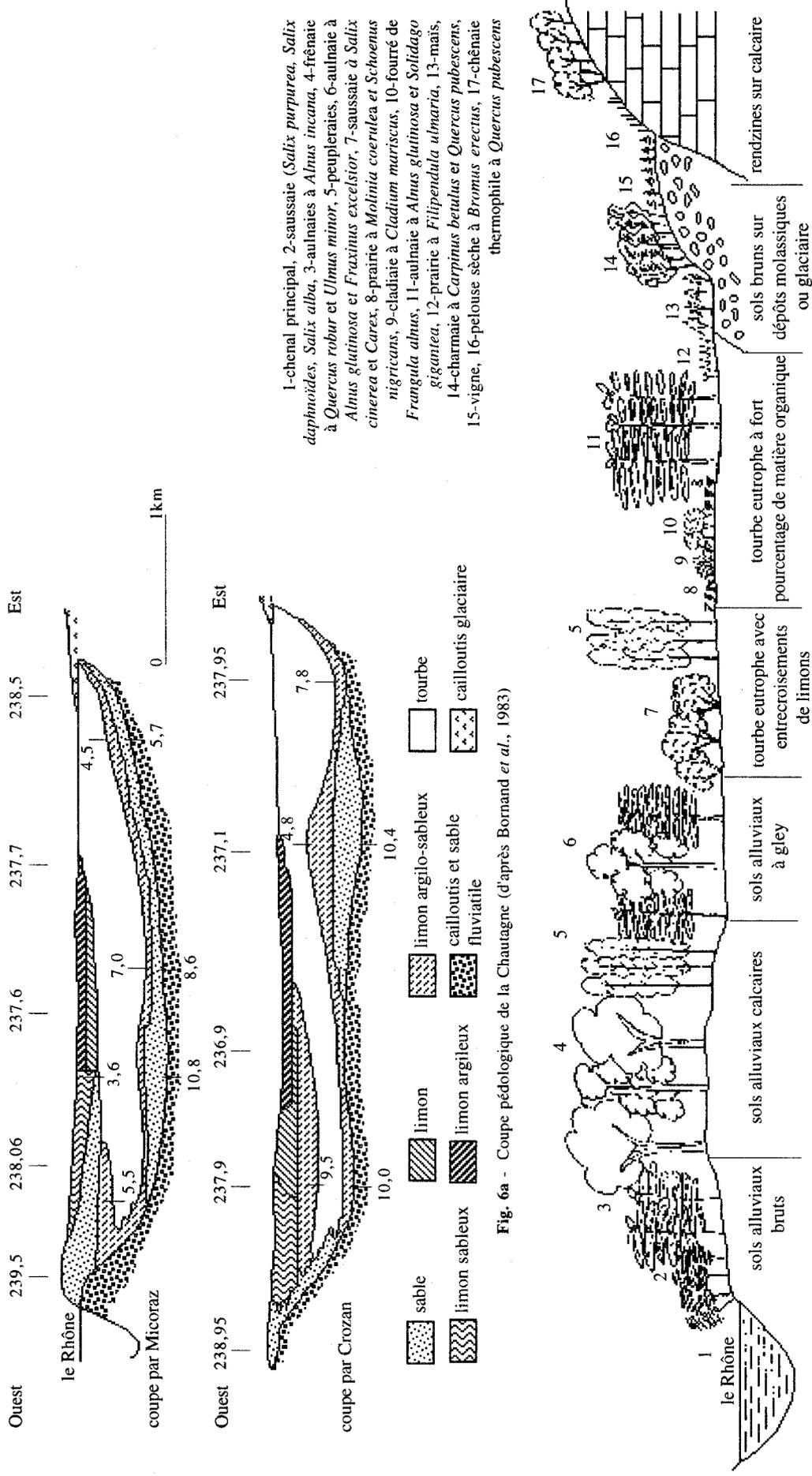


Fig. 6a - Coupe pédologique de la Chautagne (d'après Bormand et al., 1983)

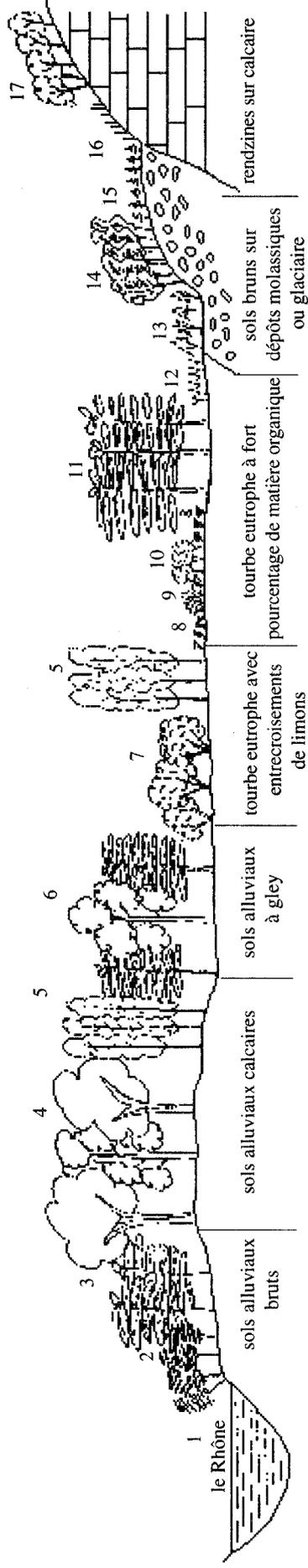


Fig. 6b - Les sous-systèmes se relayant sur la composante transversale depuis le chenal principal jusqu'aux massifs préalpins en bordure du corridor fluvial

SOUS-SYSTEMES	TYPE DE SOL	CONDITIONS HYDRIQUES (1)			CARACTERES PEDOLOGIQUES (2)								
		Profondeur de la nappe (moyenne estivale)	jours d'inondation	hauteur d'eau au-dessus du sol	pH	Sg%	Sf%	Lg%	Lf%	A%	Matière organique %	CO3Ca total %	
a1	Cariçaie à <i>Carex gracilis</i>	Sol humique à gley avec anmor calcique	0,20 à 0,40 m	240	0,20 m	7,5	0	1	25	29	19	19	28=
a2	Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Filipendula ulmaria</i>	Tourbe eutrophe à gley	0,10 à 0,20 m	240	0,05 m	7,6	0	2	31	21	12	25	24
a3	Communauté à <i>Schoenus nigricans</i> et <i>Cladium mariscus</i>	Tourbe eutrophe	0,10 à 0,20 m	sol saturé d'eau 180 jours		6,5	non dosé					79	0

SOUS-SYSTEMES	TYPE DE SOL	CARACTERES PEDOLOGIQUES (suite)										EVOLUTION DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE (3)				
		T m.e.	S m.e.	Ca** m.e.	K* m.e.	Mg** m.e.	P ₂ O ₅ ass.	K ₂ O% ass.	C%	N%	C/N	Espèces hygrophiles	Espèces mésohygrophiles	Espèces mésophiles	Espèces nitratophiles	
a1	Cariçaie à <i>Carex gracilis</i>	Sol humique à gley avec anmoor calcique	57,8	55,1	51,4	0,69	2,7	0,02	0,3	10	0,57	17	14	16	4	14
a2	Cariçaie à <i>Carex elata</i> et <i>Filipendula ulmaria</i>	Tourbe eutrophe à gley	92	85,7	74,2	0,26	9,5	0,01	0,35	14	0,65	23	14	21	2	9
a3	Communauté à <i>Schoenus nigricans</i> et <i>Cladium mariscus</i>	Tourbe eutrophe	94	73,2	64,8	2,7	4,1	0,01	0,23	45	1,21	37	18	12	5	0

Fig. 7 - Modifications des paramètres physico-chimiques et biotiques sur la composante transversale, en relation avec l'augmentation du taux de matière organique

SOUS-SYSTEMES	TYPE DE SOL	CONDITIONS HYDRIQUES							CARACTERES PEDOLOGIQUES						
		Profondeur moyenne de la nappe	Nombre de jours d'inondations en 12 mois	Durée de la plus longue période d'inondation	Hauteur d'eau au dessus du sol	Taux d'argile et de limons fins (en %)	Humidité à PF 4,2	Humidité à PF 2,5	Eau disponible	Limon grossier %	Sable %	pH	C%	N%	
X1	Cariçaie à <i>Carex</i> et <i>Phragmites australis</i>	Sol humique à gley avec anmoor calcique	0 m à 0,10 m	315	110 jours	0,40 m	pas de données								
X2	Cariçaie type à <i>Carex gracilis</i>		0,10 m à 0,20 m	155	55	0,35 m	93,2	100	125	25	6,2	0,6	7,7	57	7
X3	Cariçaie à <i>Carex acutiformis</i> et <i>Valeriana officinalis</i>	Sol alluvial à gley moyen avec hydromull	0,20 m à 0,40 m	130	30	0,30 m	92,5	49	70	22	6,6	0,8	7,6	67,8	7,28
X4	Communauté à <i>Ranunculus repens</i> et <i>Deschampsia cespitosa</i>		0,40 m à 0,80 m	70	13	0,20 m	89,8	38	90	52	8,4	1,8	7,5	63,3	7,7
X5	Communauté à <i>Arrhenatherum elatius</i> et <i>Centaurea jacea</i>	Sol alluvial à mull calcique	0,80 m à 1,20 m	50	13	0,05 m	85,2	39	72	43	10,1	4,7	7,6	54,9	6,16
X6	Communauté à <i>Bromus erectus</i> et <i>Salvia pratensis</i>		1,20 m à 1,80 m	25	10	0,05 m	73,2	20	63	43	18,7	7,6	7,4	44,4	5,04

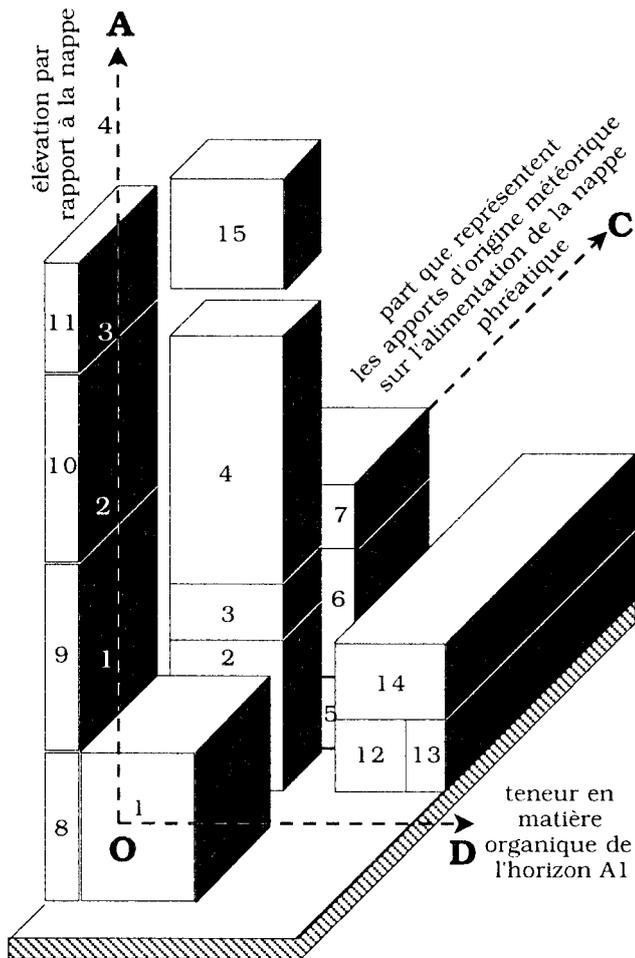
SOUS-SYSTEMES	C/N	CARACTERES PEDOLOGIQUES (suite)				ESPECES VEGETALES CLASSEES PAR GROUPES ECOLOGIQUES				INVERTEBRES				BACTERIES				TENDANCE EVOLUTIVE		
		taux moyen	taux maximal	taux moyen	taux maximal	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	SOUS-SYSTEMES ULTIMES	
		NO3 en ppm																		
X1	Cariçaie à <i>Carex</i> et <i>Phragmites australis</i>	pas de données				16	4	0	1	5	9	11	pas de données				Lande à <i>Salix cinerea</i>			
X2	Cariçaie type à <i>Carex gracilis</i>	8,1	3,85	5,97	1,3	2,95	12	7	0	1	1	9	12	5	10	1	1	3	0	Aulnaie à <i>Salix cinerea</i>
X3	Cariçaie à <i>Carex gracilis</i> et <i>Valeriana officinalis</i>	9,3	10,7	24,13	0,9	1,81	6	14	0	5	12	7	13	5	13	1	1	0	0	Aulnaie type à <i>Alnus glutinosa</i>
X4	Communauté à <i>Ranunculus repens</i> et <i>Deschampsia cespitosa</i>	8,2	7,9	12	1,12	2,53	0	18	8	7	9	5	5	23	1	2	2	7		Aulnaie à <i>Fraxinus excelsior</i>
X5	Communauté à <i>Arrhenatherum elatius</i> et <i>Centaurea jacea</i>	8,9	3,63	4,65	0,56	2,06	0	16	15	5	7	5		21	2	2	6	5		Frênaie à <i>Quercus robur</i>
X6	Communauté à <i>Bromus erectus</i> et <i>Salvia pratensis</i>	8,8	4,45	7,07	0,48	1	0	6	28	3	4	0		18	4	5	1	5		

A, hygrophiles, B, mésohygrophiles, C, mésophiles, D, nitratophiles, E, période de mise en eau, F, espèces culicidiennes, G, Crustacées, H, Mollusques, I, Espèces bactériennes, J, Acitenobacterium, K, Brevibacterium, L, Phytobacterium, M, Bacillus

Fig. 8 - Modifications des paramètres physico-chimiques et biotiques sur la composante verticale, en relation avec l'approfondissement de la nappe phréatique

temporaire, les différents types biologiques présents, l'activité microbiologique.

Les différents sous-systèmes peuvent être positionnés dans un espace à trois dimensions correspondant aux trois descripteurs (Fig. 9). L'origine correspond à l'axe des grandes vitesses; le pôle D correspond aux sous-systèmes en rapport avec des sols à fort pourcentage de matière organique, le pôle A aux sites en rapport avec la nappe profonde ; le pôle C aux sous-systèmes occupant les marais périphériques :



1. saussaie à *Salix* divers, 2. saussaie à *Salix alba* et *Impatiens glandulifera*, aulnaie à *Alnus incana*, *Equisetum hiemale* et aulnaie à *Alnus incana*, *Fraxinus excelsior* et *hedera helix*, 4. chênaie-frênaie à *Populus alba*, *Arum maculatum* et chênaie-frênaie à *Populus alba* et *Aegopodium podagraria*, 5. saussaie à *Salix triandria*, saussaie à *Salix alba* et *Carex acutiformis*, saussaie à *Salix cinerea*, 6. ornaie à *Ulmus minor*, 7. chênaie-frênaie à *Populus alba* et *Carex pendula*, 8. saussaie à *Salix eleagnos*, 9. peupleraie clairière à *Populus nigra* et *Fraxinus excelsior*, 10. peupleraie clairière à *Populus nigra* et épinoux, 11. lande à *Robinia pseudacacia*, 12. aulnaie à *Alnus glutinosa*, *Carex elata* et aulnaie à *Alnus glutinosa* et *Fraxinus excelsior*, 13. fourré à *Frangula alnus*, 14. frênaie à *alnus glutinosa* et *Carex remota* et frênaie à *Allium ursinum*, 15. chênaie-charmaie à *Carpinus betulus*

Les chiffres figurant à côté de l'axe OA indiquent la profondeur moyenne de la nappe en mètres. Le zéro indique que la nappe est en surface pendant une grande partie de l'année.

Fig. 9 - Position des principaux types de forêts alluviales dans le bloc diagramme

- les sous-systèmes présentant des modifications fréquentes, sont exposés à une forte énergie, c'est-à-dire à de fortes perturbations ; ils se trouvent au-dessus du point de rencontre des trois axes,

- les sous-systèmes alimentés exclusivement par des eaux d'origine pluviale (charmaie à *Quercus robur* sur sol brun à nappe temporaire se localisent à l'extrémité de l'axe C),

- les sous-systèmes, bénéficiant de ressources supplémentaires (remontées capillaires) non soumis aux stress et aux perturbations, mais dont la capacité défensive peut être mise en défaut par la pénétration d'espèces exogènes, occupent l'extrémité supérieure de l'axe OA.

Le Rhône constitue le circuit qui véhicule la plus grande quantité d'énergie ; il délimite un vaste champ de forces où l'énergie est dissipée suivant les modalités particulières. Les tributaires qui ont un débit plus faible initient des champs de forces secondaires : ainsi, le Sérans alimenté par le bassin intermédiaire présente des hautes eaux à la fin du printemps (avant la crue du Rhône) et en automne (à l'intérieur du champ de forces, la distribution des sous-systèmes obéit aux mêmes lois). Il est influencé par le Rhône en période de crue.

Les transects effectués dans la plaine d'inondation montrent que les variables physico-chimiques et biotiques se modifient de façon brutale ou progressive. Dans le premier cas, des limites naturelles (anciennes cuvettes lacustres) ou artificielles (digues construites au XIXème siècle, digues récemment construites par la Compagnie Nationale du Rhône) sont à l'origine de discontinuités. A l'intérieur des digues, l'ancien chenal ordinaire présente une imbrication de gradients longitudinaux, transversaux et verticaux, très complexe par suite d'une forte hétérogénéité hypsométrique, pédologique et de hydrique.

A l'intérieur d'anciennes digues, éloignées de 500 mètres environ, de nombreux sous-systèmes cohabitent : des saussaies à *Salix* divers, des aulnaies à *Alnus incana* et sur les parties plus hautes, bénéficiant des remontées capillaires, des frênaies à *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* et *Ulmus minor*. A l'extérieur des digues, les sous-systèmes se relaient selon des gradients transversaux largement étalés : la nappe devient de plus en plus superficielle et la teneur en matière organique s'accroît. On passe progressivement d'une nappe à forte amplitude de variations à une nappe à faible amplitude de variation; ce passage est révélé par le remplacement de l'aulne blanc par l'aulne glutineux.

L'augmentation des contraintes par excès d'eau provoque, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du chenal, le passage de communautés à plus faible production de biomasse : aulnaie à *Fraxinus excelsior* → aulnaie typique → saussaie à *Salix cinerea* sur tourbe à gley, ou à *Frangula alnus* sur tourbe à fort pourcentage de matière biotique. Des perturbations anthropiques (fauche, pâturage) maintiennent une composition floristique diversifiée en faisant obstacle à la progression d'espèces monopolistes à forte production de biomasse comme *Cladium mariscus*, *Phragmites australis*, *Filipendula ulmaria*.

INTERACTIONS ENTRE LES SOUS-SYSTÈMES ET LES FLUX

La végétation a des effets directs sur les caractères écologiques de l'hydrosystème et sur son évolution. Elle intervient tout d'abord :

- par les apports de matière organique : nous avons montré qu'une vaste partie de la plaine d'inondation était constituée par une plate-forme organique pouvant atteindre 10 mètres d'épaisseur par endroits : 5000 hectares environ sont concernés entre Genève et Lyon. La forte production de biomasse par les hélrophytes (jusqu'à 50 t/MS/ha/an) explique la fermeture rapide des plans d'eau (bras morts isolés, par exemple dans le cadre de séquence d'atterrissement). De façon indirecte, elle intervient sur l'évolution pédogénétique quand les apports d'éléments carbonatés cessent : la production d'acides humiques agressifs initie un processus de brunification,

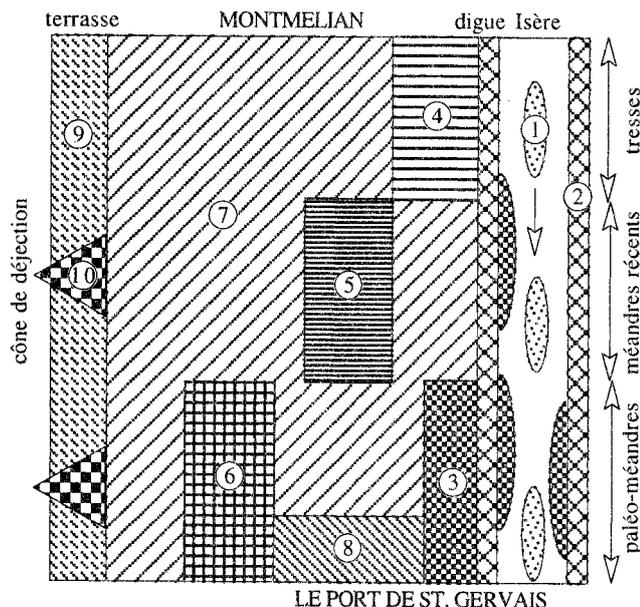


Fig. 10 - Distribution des espèces ligneuses dans la plaine d'inondation de l'Isère : 1-*Robinia pseudacacia*, *Polygonum sachalinense*, 2-*Salix alba*, *Salix triandra*, 3-*Alnus incana*, 4-*Populus nigra*, *Quercus pubescens*, 5-*Quercus robur*, *Acer pseudoplatanus*, 6-*Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, 7-*Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *Robinia pseudacacia*, 8-*Acer platanoides*, *Carpinus betulus*, 9-*Carpinus betulus*, 10-*Quercus pubescens* (in Pautou et Girel, 1994)

- les végétaux en place stabilisent les alluvions en constituant un réseau dense de racines qui enferment les matériaux dans une sorte de filet. Même dans le cas de dépôts très grossiers et en l'absence de strate herbacée, l'appareil racinaire des ligneux (*Populus nigra*, *Salix eleagnos*, *Salix purpurea*) peut constituer une couche continue. Cette phytostabilisation assure une protection contre l'action érosive,

- les végétaux pionniers (graminées comme *Phalaris arundinacea*, *Calamagrostis littorea*, ligneux comme *Salix alba* ou *S. eleagnos*) ont un effet de barrage qui provoque une chute brutale de l'énergie cinétique, à l'origine de dépôts sableux. Des bandes de sables susceptibles d'atteindre plusieurs mètres de longueur et plusieurs décimètres d'épaisseur se constituent à l'aval et provoquent un exhaussement rapide des bancs d'alluvions; des espèces ne supportant pas de longues phases de submersion peuvent alors s'implanter,

- la végétation en place a un effet de peignage. Durant les crues, les forêts bordant les chenaux piègent les éléments fins en suspension dans l'eau; les dépressions (par exemple

les bras coupés des chenaux actifs constituent de véritables bassins de décantation des limons et des argiles). Après la traversée des écrans forestiers les ondes de débordement ont déchargé les matériaux en suspension ; elles amènent des eaux claires dans les compartiments périphériques (crue de 1990 dans le marais de Lavours),

- les travaux de Carbiener (1970) et de ses collaborateurs (Sanchez-Pérez, 1992) ont montré, d'autre part, que les forêts de bois durs constituaient un filtre efficace qui retenait les nutriments (nitrates et phosphates). Ces auteurs ont montré que la capacité d'oligotrophisation était d'autant plus élevée que les forêts présentaient une forte biomasse. La dénitrification intervient de façon efficace sur les caractères hydrochimiques dans le cas des sols organiques et des sols bien pourvus en limons et en argile saturés d'eau,

- Les sous-systèmes implantés dans les zones tourbeuses, ont des capacités de stockage des eaux durant les événements paroxystiques (à partir des crues décennales). Le rôle des marais de Chautagne ou de Lavours en tant que réservoirs écrêteurs des crues est bien connu. Les surfaces palustres, à l'amont de Lyon, permettent d'éviter une correspondance de la crue du Rhône et celle de la Saône dans cette ville. La crue de février 1990 dans le marais de Lavours semble avoir été plus violente que des crues antérieures de même intensité; une épaisseur plus grande de la nappe de submersion a été enregistrée au village de Lavours. On peut se demander si ce phénomène peut être expliqué par une réduction du champ d'inondation en rive droite, après la mise en service du barrage d'Anglefort et par la présence de sols gelés,

- les végétaux interviennent également, de façon très efficace, sur les transferts hydriques dans le système "nappe-sol-atmosphère". Nous avons montré qu'à partir de la mi-avril, période où la feuillaison des ligneux est généralisée, les eaux de surface disparaissent et la nappe baisse, même si des précipitations interviennent. La lame d'eau évapotranspirée par bon nombre de communautés herbacées et ligneuses est supérieure à la pluviosité (généralement, elle dépasse 1200 mm). Les submersions dans le compartiment rhodanien sont la conséquence des apports de fusion nivale et glaciaire,

- l'apport de matière organique dans chaque sous-système peut avoir des effets divers : participation à la formation de l'humus et constitution de réserves de nutriments; lorsqu'il y a aération des horizons de surface et quelle que soit la profondeur de la nappe, le recyclage de la matière organique se fait rapidement. Dans le cas de communautés à forte production de biomasse (cladiaie, par exemple, en rapport avec une nappe de surface), une litière pouvant atteindre 0,50 mètre d'épaisseur se constitue. Elle représente un obstacle à l'arrivée des diaspores sur le sol, à la germination des graines et à la croissance des plantules (Fossati et Pautou, 1989),

- la litière peut avoir des effets sur la faune des habitats d'eau permanente et d'eau temporaire. Trémolières et Carbiener (1977) ont montré que la décomposition des feuilles conduisait à la formation de phytomélanines qui pouvaient provoquer une diminution rapide de la concentration en oxygène dissous. Cette production peut entraîner dans ce cas de forts apports de matière organique, la mortalité des poissons dans les étangs. Cette activité anti-oxygène de la mélanisation de sénescence favorise l'éclosion

Tableau I - Sous-systèmes du Grésivaudan (Tronçon amont) in Pautou et Girel, 1994.

Caractères morphologiques et sédimentologiques	Ceinture des herbacées	Ceinture des bois tendres	Ceinture des bois mixtes	Ceinture des bois durs	Ceinture de transition
Replats constitués de graviers et sables grossiers	S. à <i>Epilobium dodonaei</i> et <i>Myricaria germanica</i>	Saussaie à <i>Salix eleagnos</i> et <i>Hippophae rhamnoides</i>	Saussaie à <i>Salix eleagnos</i> et <i>Populus nigra</i>	Peupleraie à <i>Populus nigra</i>	Gr. à <i>Robinia pseuacacia</i> et <i>Quercus pubescens</i>
Replats constitués de sables fins ; levées de berge	S. à <i>Epilobium</i> et <i>Phalaris arundinaceae</i>	Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Impatiens glandulifera</i>	Aulnaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Equisetum hiemale</i>	Charmaie-Ormaie à <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Aegopodium</i>	Charmaie à <i>Acer platanoides</i>
Bras de tressage colmatés par des sables fins et des limons	S. à <i>Polygonum</i> et <i>Bidens</i>	Saussaie à <i>Salix daphnoides</i> et <i>Salix eleagnos</i>	Aulnaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Carex</i>	Charmaie-Ormaie à <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Carex pendula</i>	Frênaie-Charmaie à <i>Quercus robur</i>

Tableau II - Sous-systèmes du Grésivaudan (Tronçon aval) in Pautou et Girel, 1994.

Caractères morphologiques et sédimentologiques	Ceinture des herbacées	Ceinture des bois tendres	Ceinture des bois mixtes	Ceinture des bois durs	Ceinture de transition
Replats à couverture limoneuse	S. à <i>Phalaris arundinacea</i> et <i>Melilotus alba</i>	Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Impatiens glandulifera</i>	Aulnaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Equisetum hiemale</i>	Charmaie-Ormaie à <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Aegopodium</i>	Chênaie-Frênaie à <i>Carpinus betulus</i> et <i>Tilia cordata</i>
Bras de tressage colmatés par des limons et des argiles	S. à <i>Phalaris arundinacea</i> et <i>Phragmites australis</i>	Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Salix cinerea</i> (avec <i>Carex</i>)	Aulnaie mixte à <i>Alnus incana</i> et <i>Alnus glutinosa</i>	Ormaie à <i>Ulmus minor</i> et <i>Fraxinus excelsior</i>	Frênaie-Charmaie à <i>Quercus robur</i>
Bras d'anastomose et méandres isolés du chenal principal	Caricaie à <i>Carex eleta</i>	Saussaie à <i>Salix cinerea</i>	Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i>	Frênaie à <i>Fraxinus excelsior</i> et <i>Prunus padus</i>	Frênaie-Charmaie à <i>Quercus robur</i>

des oeufs d'*Aedes* (*Aedes. rusticus*) dans les mares à feuilles. Les feuilles de *Fraxinus excelsior* et des peupliers (*Populus nigra* et *Populus canadensis*) ont, à cet égard, des effets très rapides et sont cinq fois plus actifs que *Quercus robur* ou *Carpinus betulus*.

- dans les bras d'eau permanente, une végétation exubérante d'hydrophytes et d'hélophytes peut conduire à une surabondance de matière organique qui peut accélérer les phénomènes d'atterrissement et d'eutrophisation. Bornette (1992) a montré que le passage des crues (action mécanique) et l'arrivée régulière d'eau souterraine pouvaient ralentir cette évolution. Les crues peuvent transférer de grandes quantités de matière organique dans le chenal principal. Ces apports sont considérables. Bournaud (in Amoros *et al.*, 1982) estime à 4000 tonnes les stocks organiques (d < 0,5 mm) transportés par le fleuve. Ces apports interviennent dans le fonctionnement des chaînes de saprobie,

- enfin, il faut rappeler le rôle bénéfique de la végétation pour la faune permanente : ainsi, les communautés aquatiques des bras, qui sont connectés avec le chenal principal de façon permanente ou épisodique, sont des frayères à brochets. Les racines des arbres composant la

ripisylve sont des habitats recherchés par certaines populations. Ainsi, les écrevisses trouvent un abri dans le réseau de racines d'aulne glutineux qui plongent dans l'eau.

LES INTERACTIONS AU SEIN DES SOUS-SYSTÈMES

Les interactions qui existent entre populations sont, principalement, des interactions négatives. Il faut faire la différence entre des sous-systèmes comportant un petit nombre de populations, structurées par quelques populations monopolistes et les sous-systèmes forestiers à architecture complexe pouvant comporter plus de cinquante populations. Ces populations exploitent des niches complémentaires mais il peut y avoir concurrence entre populations pour occuper la même niche écologique (*Ulmus minor* et *Fraxinus excelsior*, par exemple). L'existence de populations redondantes est souvent un avantage pour le sous-système ; dans la mesure où une population voit ses effectifs s'effondrer (graphiose de l'orme), il existe des substituts. C'est donc un élément qui favorise la résistance des sous-systèmes.

Les interactions qui existent entre les populations qui cohabitent ne reposent pas toujours sur des liaisons

fonctionnelles étroites. Beaucoup d'espèces alluviales ont une large amplitude écologique qui leur permet d'être présentes dans plusieurs sous-systèmes de composition floristique différente. Cette large amplitude s'explique par le fait qu'il existe entre les différents habitats des constantes (par exemple, sols bien pourvus en réserves hydriques au moment où se produit la germination et la croissance des jeunes individus) et par le fait que les végétaux sont capables de résister à des conditions difficiles pendant une grande partie de l'année. Nous avons montré comment les individus modifient les caractéristiques morphologiques et physio-logiques de l'appareil végétatif, l'allocation d'énergie à la reproduction sexuée, au fur et à mesure que les conditions hydrologiques deviennent contraignantes. Les relations entre partenaires, au sein du sous-système, sont souvent ténues. **En fait, les rapports sont de type hiérarchique, les végétaux ayant la plus grande taille et le bio-volume le plus élevé structurant l'espace de façon hégémonique.** Les végétaux présents dans les différentes strates sont contraints à diminuer leurs performances (exemples des *Cornus*, *Crataegus*, *Viburnum*, *Ligustrum*). Les espèces strictement ombrophiles sont rares.

L'humus est le sous-espace où émergent de façon la plus spectaculaire les caractères propres du sous-système ; ses caractéristiques physico-chimiques dépendent des contributions respectives des nappes foliaires, leur composition, des pluvio-lessivats, des exsudats racinaires. Les propriétés de l'humus rendent compte de l'unicité d'un fonctionnement. **En outre, l'humus est un carrefour biologique, un passage obligé pour toutes les populations à un stade phénologique où les interactions positives et négatives peuvent être fondamentales ; c'est celui de la germination et de la croissance des plantules.**

INTERACTIONS ENTRE SOUS-SYSTÈMES

Elles s'expriment principalement en terme d'interactions négatives. Un sous-système est d'autant plus vulnérable qu'il n'occupe pas de façon massive l'espace horizontal (recouvrement au sol) et l'espace vertical (encombrement des différentes strates). C'est le cas des sous-systèmes pionniers et post-pionniers, des sous-systèmes composés d'espèces photophiles, à feuillage léger comme *Salix alba*, *Salix triandra*, *Salix eleagnos*, *Populus alba*, *Populus nigra*, *Robinia pseudacacia*. En fait, les interactions dépendent des rapports entre la pression défensive des populations composant le sous-système et la pression offensive des populations extérieures. Il s'agit donc, en fait, d'analyser les rapports entre la communauté et la matrice végétale dans laquelle elle est implantée, et d'évaluer sa résistance. La multiplication végétative permet aux végétaux qui la pratiquent d'envahir des communautés. C'est le cas des populations de *Phragmites australis* qui, à partir des bas-fonds et des fossés envahissent rapidement les cariçaies, les prairies mésohygrophiles et mésophiles. Il en est de même pour les populations de *Solidago gigantea* qui envahissent les mêmes types de communautés. *Cladium mariscus* élimine de la même façon les prairies à *Molinia caerulea*.

Un sous-système peut constituer une structure imperméable à résistance élevée dans quatre cas de figure :

- **par isolement écologique.** Les contraintes écologiques sont telles que la composition floristique est pauvre. Les

espèces présentes sont les seules possibles, quelle que soit la nature de l'environnement biotique ; c'est le cas des magnocariçaies à *Carex elata*, des aulnaies à *Alnus glutinosa* et *Carex*, des prairies à *Schoenus nigricans*. Le sous-système est stable et s'auto-reproduit, à la faveur de trouées, sans être influencée par la matrice,

- **par isolement géographique.** Les espèces susceptibles de s'implanter dans la communauté et de la faire disparaître sont absentes de l'environnement immédiat ou lointain ou bien elles possèdent une vitesse de progression très faible (végétaux barochores, par exemple). C'est le cas des fourrés de *Sambucus nigra* et d'*Urtica dioica* qui constituent des états durables dans une vaste matrice de maïs et de soja (Grésivaudan, par exemple) ;

- **par isolement biotique.** Le sous-système constitue une structure imperméable : nappe foliaire enveloppante, inhibant la germination (tannins). C'est le cas des saussaies à *Salix cinerea*, des fourrés de *Crataegus monogyna*. Ces communautés disparaissent lorsque des ligneux de plus grande taille s'implantent à proximité.

La diminution des contraintes hydrologiques va dans le sens d'une augmentation de la vulnérabilité des communautés par implantation d'un plus grand nombre d'espèces. Cette vulnérabilité est d'autant plus grande qu'il existe, dans la matrice, des espèces de grande taille capables de s'implanter en sous-bois ou de régénérer massivement dans les trouées. C'est le cas de *Fraxinus excelsior*, d'*Acer pseudoplatanus*, d'*Acer platanoides*, d'*Acer negundo*, d'*Ailanthus glandulosa*, de *Robinia pseudacacia*.

C'est le cas des sous-systèmes qui constituent des carrefours biologiques : les espèces hygrophiles, mésohygrophiles et mésophiles cohabitent (prairies mésohygrophiles à *Ranunculus repens*, prairies à *Molinia caerulea*, aulnaies à *Alnus incana*).

- **isolement par effet de masse.**

Une forte représentation d'un sous-système conduit à diminuer la possibilité d'accès des diaspores exogènes par le seul effet de la distance ; en outre, une production massive de diaspores par les populations composant le sous-système favorise une colonisation rapide des trouées. La pression défensive de la communauté est d'autant plus forte qu'elle est composée d'espèces susceptibles de régénérer dans des conditions de moindre insolation (*Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides*, *Tilia sylvestris*, *Corylus avellana*, *Ulmus minor*, etc.).

Plusieurs principes peuvent être retenus pour une caractérisation structurelle et fonctionnelle de l'éco-complexe (Frontier et Pichod-Viale, 1991).

1 - Principe de l'ordre hiérarchique imposé par les circuits. Les circuits principaux ont un rôle organisateur majeur. Les corrélations sont évidentes entre largeur du circuit - volume d'eau transitant - énergie dissipée - surface des champs de force où elle se dissipe - intensité et fréquence des phénomènes de rajeunissement - rôle dans la duplication de sous-systèmes éphémères

2 - Principe des gradients emboîtés. La distribution des sous-systèmes et des populations se fait suivant des gradients, quel que soit le niveau de perception. C'est le cas, par exemple, de la composition granulométrique, que l'on prenne en compte le tronçon, le bras, le banc d'alluvions : la proportion des matériaux de plus faible diamètre augmente de l'amont vers l'aval. Ces gradients peuvent être



Ancien lit du Saugey. On distingue nettement le plan d'eau occupé par des hydrophytes qui correspond à la partie la plus profonde du méandre. Une grande partie du lit est occupé par des roselières à *Phragmites australis*. Les roseaux élaborent des plate-formes organiques par l'entrelacement des rhizomes et des racines. L'exhaussement du radeau flottant par les apports de litière conduit à l'installation des ligneux (*Salix cinerea*).



Ancien lit de Serrières de Briord. Les communautés d'hélophytes occupent l'ancien lit dans sa presque totalité, à l'exception d'un plan d'eau de forme ovale appelé morte. Des cariçaies à *Carex elata* et des cladiaies à *Cladium mariscus* et *Schoenus nigricans* sont implantées sur une tourbe eutrophe. On constate, au premier plan, une colonisation des communautés herbacées par les ligneux : en arrière plan, on distingue une forêt à base de *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa* et *Quercus robur*.

interrompus par des lignes de discontinuités naturelles ou artificielles.

3 - Principe du flux d'énergie. L'hétérogénéité de la plaine d'inondation. La juxtaposition de sous-systèmes de nature différente (aquatique, semi-aquatique, terrestre), de physiologie différente (pelouses, fruticées, fourrés, forêts) et d'âge différent est à l'origine d'un grand nombre de chaînes alimentaires (poissons, mammifères, oiseaux), responsables d'une productivité secondaire élevée.

4 - Principe de la biodiversité biologique. L'hétérogénéité de la plaine d'inondation conduit à une biodiversité élevée. **Il existe des pôles de biodiversité maximale qui ont une origine différente : gradients étalés, topographie complexe, sites constituant des carrefours biologiques, perturbations à effets gradués, interventions humaines non uniformes.** Les pôles de biodiversité minimale correspondent aux sites soumis à des contraintes alternatives (rythmes d'assèchement et de submersion) ou durables (tourbes engorgées de façon permanente) qui sont à l'origine de stress hydriques par excès.

LES RELATIONS TEMPORELLES ENTRE LES COMMUNAUTÉS

Sur une portion de territoire déterminé, des assemblage d'espèces se succèdent suivant une chronologie plus ou moins facilement prévisible. Pour décrire ces enchaînements, nous n'avons pas retenu le terme de succession dans sa définition stricte. Le terme de succession est généralement réservé à des changements provoqués par des processus autogéniques; dans ce cas, les rapports hiérarchiques qui s'instaurent entre populations sont la cause essentielle des changements : la victoire des communautés comportant les végétaux de plus grande taille est inéluctable. Dans les hydrosystèmes à fonctionnement actif ce sont les forces extérieures aux sous-systèmes qui sont responsables des changements. Les processus allogéniques modifient les caractéristiques physico-chimiques du site par la redistribution des sédiments, l'exportation et l'importation de matière. Aussi, nous préférons parler de suites pour décrire de tels enchaînements. **On définit la suite comme un ensemble de communautés à statut bien définie et d'assemblages d'espèces occupant la même portion de territoire, mais dans des blocs temporels différents, à la faveur de conditions écologiques différentes ;** les modifications principales touchent le volume de sol soumis aux conditions d'aérobiose et la fertilité du sol.

Dans une suite primaire, qui se déroule à partir d'un banc de galets par sédimentation, les processus allogéniques sont prépondérants dans les stades juvéniles. Les processus autogéniques, en revanche, deviennent prépondérants dans les stades plus avancés, dans la mesure où, l'île étant plus haute, la probabilité de submersion diminue. Par des exportations de matière organique, l'homme peut initier une suite secondaire dont le déroulement pourra être modifié si une crue de forte intensité intervient.

Des suites secondaires se déroulent dans les marais par interruption des interventions de fauche, de pâturage et arrêt des exportations, mais les processus allogéniques peuvent intervenir de façon épisodique. Une crue décennale peut provoquer une forte entrée de limons ; des interventions de

drainage peuvent être à l'origine d'un enfoncement de la nappe.

En fait, des phases silencieuses (stases) où les changements sont d'origine endogène (c'est-à-dire internes à la communauté) sont interrompues par des interphases (généralement il s'agit de phénomènes rapides et brutaux) qui vont modifier les interactions entre les populations composant les communautés. Les interphases sont à l'origine de modifications quantitatives et qualitatives. Dans les cas extrêmes, sur les sites soumis à une forte énergie cinétique, la communauté pionnière peut être la composante ultime ; à la faveur de puissants phénomènes d'accumulation (crue millénaire), la communauté ultime peut s'implanter directement : exemple de chênaies-frênaies dans la vallée de la Garonne. Tous les cas de figure existent entre ces cas exceptionnels.

Le déroulement d'une suite peut prendre des modalités très différentes et s'effectuer à des vitesses très différentes, en fonction de l'exposition du site au flux, ou du maintien de contraintes stationnelles (Bravard *et al.*, 1986). L'exhaussement dépend de la vitesse d'entrée des sédiments, qui dépend elle-même, de la fréquence et de l'intensité des crues. Nous avons montré, dans les îles de Brégnier-Cordon, que la sédimentation pouvait atteindre 86 cm en 15 ans. Parallèlement, dans le même intervalle de temps, une île ayant un plancher alluvial de 1,50 mètre d'épaisseur s'est constituée dans l'axe médian du fleuve. Bravard (1983) fait état d'un dépôt de 2 à 2,50 mètres sur les levées de berge exposées à un flux nourri de sédiments en un siècle. A l'occasion d'événements paroxystiques (crues centennales), des dépôts atteignant plusieurs mètres d'épaisseur peuvent se constituer. Dans les meilleures conditions, le déroulement d'une suite depuis, l'implantation d'un assemblage pionnier à *Phalaris arundinacea* jusqu'à l'installation d'une forêt de bois durs, bien structurée peut s'effectuer en un siècle. La destruction de la communauté ultime peut être le point de départ d'une succession secondaire avec un stade post-pionnier à *Populus* ou *Alnus*, qui conduira à la réimplantation de la communauté de bois durs ou bien à l'installation de communautés de substitution : cas d'*Ailanthus glandulosa*.

Un cas particulier est représenté par les suites qui se déroulent dans les bras morts, isolés par atterrissement. Les entrées de matière minérale peuvent avoir un rôle mineur par rapport à la capacité de construction des végétaux, en particulier les héliophytes.

Dans les parties de la plaine d'inondation, où la régénération est vigoureuse et où la triade dynamique "érosion-charriage-sédimentation" intervient de façon répétée, il existe une stabilité de trajectoire. Les suites avec leurs différents chaînons se dupliquent comme une molécule d'ADN.

Il y a stabilité lorsqu'on part d'un habitat d'eau courante et qu'il y a retour à l'état initial plusieurs années, décennies ou siècles après, par des phénomènes de destruction. Des sites échappent à l'action érosive (parce qu'il y a phytostabilisation et qu'ils se trouvent en dehors des lignes de forte énergie). La suite s'allonge et des combinaisons floristiques nouvelles se créent. On peut penser qu'à une autre échelle de temps, cette longue séquence

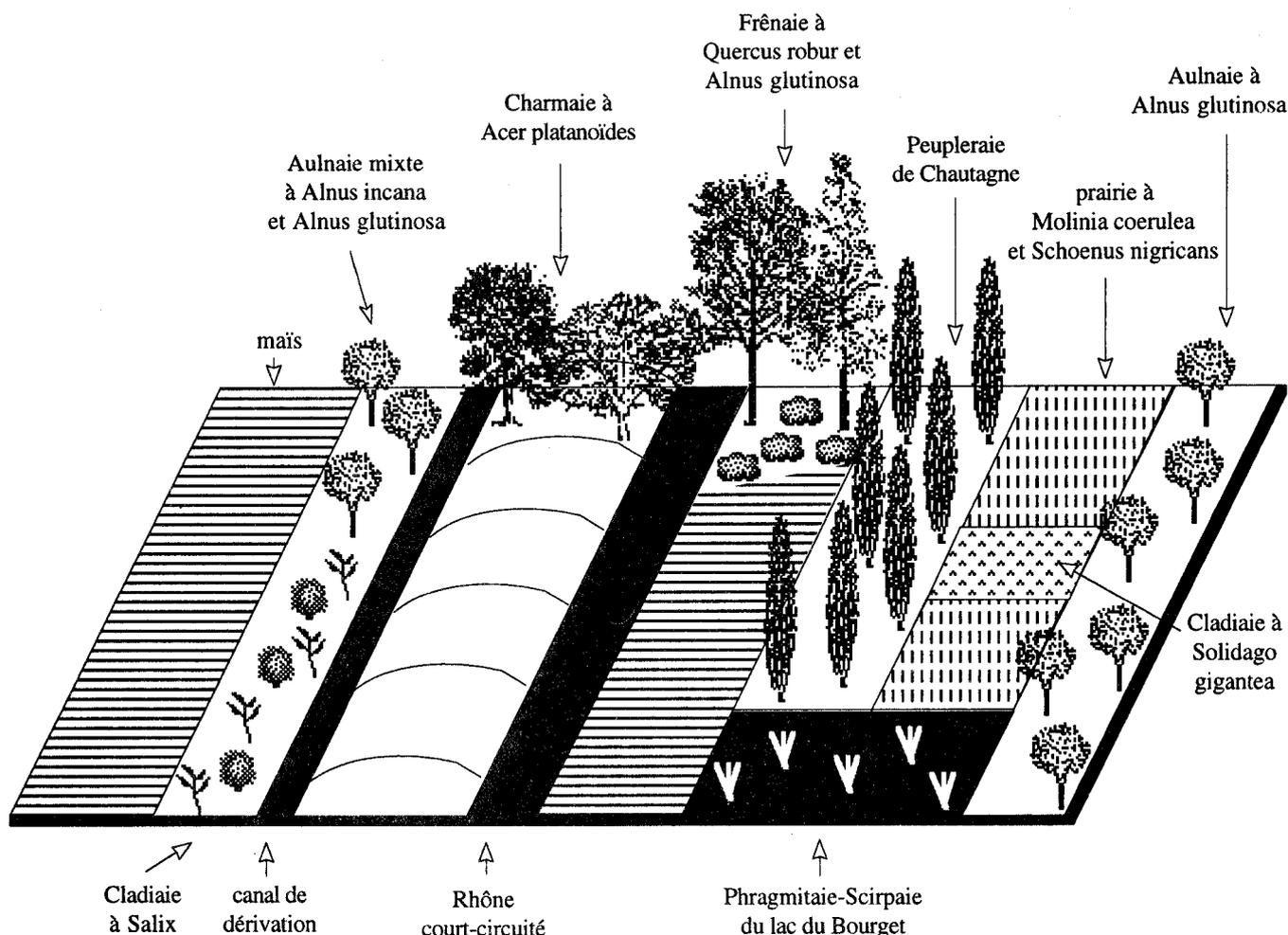


Fig. 11 - Les unités "espace-temps" dans l'éco-complexe rhodanien. Au cours des trois derniers siècles, les sous-systèmes aquatiques du lac ont varié faiblement. On note seulement la disparition des populations sensibles à la surabondance de nutriments comme celles de Characées par exemple. Dans les îles du Rhône, durant le même intervalle de temps, on a constaté le passage de saussaies hygrophiles à *Salix daphnoïdes* à des charmaies mésophiles à érables.

pourrait être interrompue (par exemple, à l'occasion d'une crue millénaire) et se reconstituer ailleurs.

Par la construction d'ouvrages, l'homme s'oppose à des bouleversements d'une telle ampleur. Les ouvrages mis en place ont des effets additifs qui vont toujours dans le sens d'une diminution des contraintes par excès d'eau : digues, réservoirs, réseaux de drainage. Ils conduisent à diminuer l'espace de liberté du fleuve mais peuvent être, en outre, à l'origine de mouvements lents, de faible intensité, mais continus : incision, enfoncement des nappes.

Le déroulement de la suite est modifié ; il y a l'implantation de nouveaux types de combinaisons éphémères qui conduisent à l'établissement de nouveaux sous-systèmes. Ainsi, les suites qui se déroulaient à la fin du XVIIIème siècle dans une vallée du Rhône sauvage ont été infléchies par la construction des digues du XIXème siècle : ces ouvrages ont accéléré le dépôt de sédiments à l'intérieur des digues ; l'arrêt des exportations de matière organique sur les îles a, d'autre part, modifié les processus autogéniques. La construction de quatre barrages respectivement en 1980, 1982, 1984 et 1986 va, à nouveau, infléchir les évolutions en cours (diminution des débits, des

entrées de matière, enfoncement brutal des nappes phréatiques).

Le déroulement de la suite est interrompue par des interphases brutales naturelles (limons de crue) ou d'origine anthropique (mise hors inondation, enfoncement de la nappe phréatique) mais répond en même temps à une lente "dérive" de l'hydrosystème (phénomènes d'incision). Le déroulement de la suite dépend, donc, des effets provoqués par des événements récents, des événements enracinés dans le passé, d'interstases brutales séparées par des périodes silencieuses biostatiques. Elle dépend, également de mouvements de faible intensité qui peuvent être continus pendant plusieurs siècles, voire plusieurs millénaires (cas de l'Ain, qui s'enfonce dans ses alluvions depuis 10 000 ans).

La dynamique de la végétation dans les marais tourbeux où le pâturage et la fauche sont interrompus illustre clairement la notion de suite. L'arrêt des exportations provoque le démarrage de suites secondaires à processus autogéniques prépondérants. Les phases silencieuses ne sont interrompues par le passage des crues (une année sur

trois, avant les aménagements de la CNR) en outre, les eaux ont déchargé les sédiments en suspension dans les forêts bordant le fleuve. **L'enfoncement de la nappe phréatique (endiguements du XIX^{ème} siècle, interventions de drainage et aménagements CNR) fait basculer le système vers de nouveaux centres attracteurs, avec apparition d'un sous-espace de surface dont le volume de sol soumis à l'aérobiose de façon durable. Il y a apparition de sous-systèmes n'ayant pas existé auparavant : c'est le cas de la cladiaie à *Phragmites glutinosa* sur les tourbes; il en est de même de la frênaie à *Alnus glutinosa* et *Quercus robur* (lorsque le sol était engorgé de façon quasi permanente, le sous-système ultime était l'aulnaie type à *Alnus glutinosa* et *Molinia coerulea*).**

L'analyse des macrorestes et des pollens montre que des sous-systèmes anciennement représentés dans la suite ont disparu. C'est le cas des cariçaies à *Carex lasiocarpa*, à *Sphagnum*, identifiés dans les couches profondes de la tourbe et des cariçaies à *Carex elata* et *Molinia coerulea* qui étaient présentes sur les sols tourbeux, lorsqu'ils étaient régulièrement inondés. L'arrêt des entrées de limons a favorisé le remplacement de la cariçaie par une prairie à *Molinia coerulea*, *Schoenus nigricans* et *Cladium mariscus*.

La plaine d'inondation se présente comme une juxtaposition d'unités espace-temps, dont chacune s'individualise par une suite d'autant plus longue que la distance entre les conditions d'origine et les conditions écologiques actuelles sont grandes.

Dans le lac du Bourget, la suite n'a pas dépassé le stade de la phragmitaie-scirpaie : on peut penser que la végétation de l'ancien lac postglaciaire et celle du lac actuel ont peu changé à l'exception de la disparition de plantes sensibles à l'eutrophisation.

Dans la partie amont du complexe insulaire de la Malourdie, une longue suite se déroule par effets cumulés des endiguements du XIX^{ème} siècle et de l'aménagement de la CNR ; la nappe phréatique se trouve, à proximité du barrage, à 5 mètres de profondeur. La suite a atteint, aujourd'hui, le stade de l'érablaie à *Acer platanoides* et *Carpinus betulus*.

Des changements interviendront dans les prochaines décennies et les prochains siècles (évolution pédogénétique, implantation des populations appartenant à l'étage collinéen surplombant la plaine d'inondation).

LA CONSTRUCTION D'OUVRAGES EST-ELLE SUSCEPTIBLE D'INTERROMPRE L'ÉVOLUTION DE L'HYDROSISTÈME?

Les métamorphoses de l'hydrosystème seront analysées entre deux repères chronologiques : l'origine de l'hydrosystème fluvial, au moment de la phase de retrait des glaciers würmiens, et l'hydrosystème en l'an 2000, après que les premiers effets de l'aménagement hydroélectrique de la CNR se seront manifestés. Dans la phase juvénile du système, les changements climatiques (réchauffement holocène) ont eu des effets majeurs sur les changements du système. A partir du néolithique (vers -5500 BP), les interventions humaines, qu'elles soient indirectes sur le bassin versant ou directes sur la plaine d'inondation, qu'elles interviennent sur le flux d'eau et de matière ou sur la mosaïque végétale, sont la cause majeure des changements.

Globalement, l'évolution s'est traduite par une diminution des surfaces aquatiques au profit des surfaces semi-aquatiques (engorgées de façon permanente ou soumises régulièrement aux ondes de débordement) et ensuite par une réduction de ces dernières au profit de surfaces terrestres affectées seulement par les fortes crues (crues décennales ou bidécennales et crues de plus forte intensité).

Un des objectifs des interventions humaines est la mise hors-inondation des terrains et l'augmentation du volume de sol soumis à l'aérobiose (la production de la biomasse aérienne dépend du volume de sol exploré par les racines), par le drainage et l'injection d'énergie (irrigation par pompes), par la diminution des surfaces soumises à l'action érosive. Nous décrirons quelques états qui ont jalonné la vie de l'hydrosystème (Pautou G., Girel J. & Borel J.L., 1988) (Tableaux III).

- L'état du système postglaciaire

Il s'agit d'une phase de jeunesse après le retrait des derniers glaciers. Les apports du Rhône et de ses affluents fortement augmentés par la déforestation néolithique constituent, un puissant cône de déjection sur lequel vont s'implanter les premières forêts alluviales à base de *Salix*, *Betula* et de *Pinus*. Le cône isole les cuvettes résiduelles de Chautagne et de Lavours où la tourbe va se constituer. L'épaisse couche de tourbe qui atteint par endroit 7 à 8 mètres est la conséquence d'un exhaussement de la ligne d'eau des cuvettes lacustres qui a commencé au néolithique final et a duré jusqu'à XIX^{ème} siècle. Il aurait atteint 12,50 mètres. Les peuplements des hydrophytes sont déjà très diversifiés : les espèces actuelles sont présentes. Des forêts de bois durs à base d'orme (*Ulmus glabra*, *Ulmus laevis*) et des partenaires de la forêt alluviale (*Fraxinus*, *Juglans*, *Tilia*) occupent les paliers les plus hauts et les sols colluviaux à l'interface plaine d'inondation - collines. Des troncs sont datés de -6400 ans. En fait, une large bande de remaniement devait se juxtaposer à des nappes d'eau calme qui vont subir un colmatage organique (Pautou et al. 1992).

- L'hydrosystème rhodanien, un système exportateur

Un remblaiement alluvial particulièrement actif de l'époque romaine jusqu'au moyen-âge se traduit par une entrée massive de limons. Une couche de 3 mètres d'épaisseur fossilise la tourbière sur les bords; elle s'amenuise au fur et à mesure que l'on s'éloigne du chenal. La plaine d'inondation est régulièrement rajeunie par les crues; les surfaces détruites par l'érosion sont compensées par les surfaces créées par charriage et par sédimentation. La plaine d'inondation est un système à très forte productivité primaire dont le rôle est de fournir la matière organique qui sert pour l'alimentation du bétail, la litière et l'engrais vert ou pour le chauffage. Les forêts de bois durs deviennent rares. Dans la section du Rhône comprise entre Culoz et Groslée, en l'an 1400, il ne restait plus que quatre îlots forestiers; les cultures de blé sont effectuées sur les paliers les plus hauts, les cultures maraîchères sur les terrains délaissés par les crues. Les marais fournissent la "blache", les îles sont utilisées pour faire pâturer le bétail. **Les flux d'entrée (limons) équilibrent les flux de sortie.** L'hydrosystème est un espace ouvert fréquenté par l'homme mais soumis toujours aux caprices du fleuve. Le tapis végétal est représenté par des sous-systèmes herbacés.

Tableau III - Les changements de la végétation alluviale, aux cours des derniers millénaires.

Période	Caractéristiques	Incidences sur les flux d'eau et de matière	Conséquences sur la végétation
-35000BP	Climat froid, couverture de glace	Surcreusement de la molasse, formation des moraines	Sur les versants, flore héritée du Miocène
-10000	Réchauffement climatique, lacs postglaciaire	Remblaiement argileux des deux cuvettes lacustres, séparées par un plancher caillouteux-sableux	Hydrophytes (Potamogeton) phanérophtes (Betula, Populus, Pinus)
-7000	Formation de bourrelets alluviaux, isolement du lac actuel	formation de tourbe	Implantation des phanérophtes, forêt de bois durs à Ulmus
-5500	Déforestation néolithique, surélévation du niveau du lac et du plancher alluvial	Accumulation de dépôts minéraux, extension des dépôts tourbeux	Extension des héliophytes (Cladium, Phragmites, Carex) et des Bryophytes
-3000	Déforestation, écobuage, défrichement (pâturage, céréales)	idem	Progression des adventives (Rumex, Plantago)
Époque gallo-romaine	Extension des pâturages (bovidés), développement des voies de communication	Surfaces inondées bien représentées	Sous-systèmes liés à une forte régénération : fréquents remaniements
IV au XIV siècle	Augmentation progressive des populations humaines, défrichement des ripisylves	Exhaussement de la plaine d'inondation	Sous-systèmes forestiers encore bien représentés
1700	Fauche des marais, cultures dans les îles	Premiers travaux de protection contre les crues	Sous-systèmes herbacées (cariçaiés, prairies hygrophiles) bien représentées
1773	Construction de digues insubmersibles	Creusement du lit et enfoncement de la nappe, alluvionnement limoneux à l'intérieur des digues, diminution des entrées de sédiments dans les tourbières	Saussaie à Salix alba, aulnaie à Alnus incana, cariçaiés mésotrophes sur tourbe à la place de Cariçaiés eutrophes
1800	Réseaux de drainage (drains longitudinaux et transversaux)	Écoulement plus rapide des eaux de surface, création d'un horizon de surface bien aéré	Progression des populations de mésohygrophiles (Molinia)
1812	Partage du marais lots et abandon de parcelles	Multiplication des types physiologiques	Multiplication des écotones, installation des ligneux (Salix, Alnus)
1862	Réglementation imposant des coupes de bois tous les trois ans dans les îles	Écoulement rapide des eaux d'inondation	Bois tendres (Salix) favorisés, absence de bois dur

1880	Construction des digues submersibles	Formation de levées sableuses et dépôts de limons sur les replats, dépôts d'argile dans les bras	Progression des aulnais à Alnus incana, des ormaies à Ulmus minor, des saussaies à Salix cinerea, des frênaies à Fraxinus
1900	Allongement des baux d'exploitation des bois	Stabilisation des dépôts, vitesse de sédimentation accélérée	Bois durs favorisés, (Fraxinus, Quercus, Ulmus)
1920	Abandon des interventions dans les marais (fauche)	Stagnation des eaux de surface	Progression des héliophytes (Cladium) et des phanérophtes
1936	Création de la peupleraie de Chautagne	Création de réseaux de drainage efficaces	Progression de Solidago, Phragmites et des nitratophiles
1948	Barrage de Génissiat	Modifications des flux à l'aval (stockage des flux sédimentaires)	Communautés animales et végétales spécifiques des retenues
1960	Mise en culture des marais (maïs)	Enfoncement des nappes aquifères	Réduction des communautés herbacées, progression des nitratophiles
1981	Construction de 4 barrages au fil de l'eau, avec canaux de dérivation et contre-canaux	Diminution des entrées de matière, stabilisation des dépôts, approfondissement de la nappe souterraine, mise hors inondation des terres basses	Progression des frênaies, implantation des espèces de la charmaie à Carpinus betulus
1987	Introduction de races rustiques de bovins et de chevaux (pâturage extensif)	Exportation de la matière organique	Arrêt ou ralentissement de la progression des héliophytes ; progression continue d'Alnus glutinosa

- L'hydrosystème après les endiguements du XIX^{ème} siècle

A partir de cette période, les interventions humaines, jusque là irrégulières, vont permettre un contrôle des flux. La mise en place de digues va modifier la circulation des eaux de surface, la dynamique des flux de matière et les modalités de dissipation de l'énergie cinétique. Parmi les nombreuses modifications, nous citerons l'enfoncement de la ligne d'eau qui s'accompagne d'un enfoncement de la nappe phréatique, la sédimentation dans le chenal endigué, la diminution des jours de submersion dans les marais périphériques, la coalescence des îles par formation de chenaux profonds et colmatage du bras de tressage. L'arrêt des exportations d'herbes ou de bois, qui va s'amplifier à partir de la première guerre mondiale, provoque la stagnation du cycle de carbone et l'augmentation du coefficient de rugosité (peignage des éléments fins, diminution des surfaces de liberté du fleuve). Ces modifications vont renforcer le poids des processus allogéniques à l'intérieur des digues, sur les paliers inférieurs qui ne sont pas stabilisés par la végétation. Elles vont, en revanche, renforcer le poids des processus autogéniques à l'extérieur des digues en diminuant la fréquence des inter-stases et en augmentant, voire en supprimant la longueur des phases silencieuses. La construction des digues s'est accompagnée de la construction d'autres ouvrages ayant pour but de canaliser les flux d'eau

(canaux) ou de sédiments (bassins de colmatage) qui ont conduit à générer des sols favorables aux cultures de céréales et, ensuite, d'oléagineux.

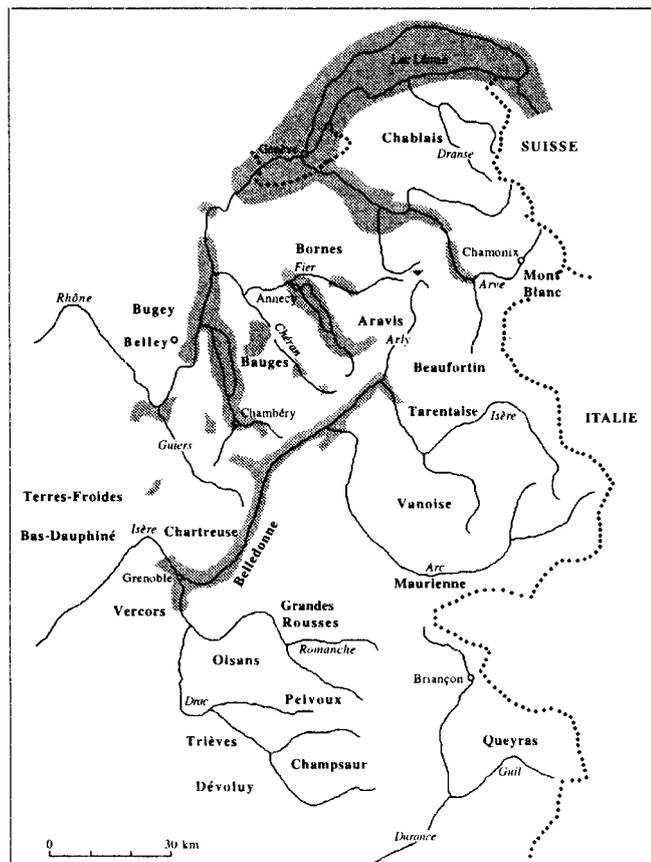


Fig. 12 - Les lacs post-glaciaires dans la vallée du Haut-Rhône français et dans le Grésivaudan (d'après Nicoud 1963, Hydrogéologie de la Haute-Vallée du Chéran, Massif des Bauges, Savoie. Thèse Université, Grenoble, 181p.)

- L'hydrosystème après l'aménagement de la CNR

La dernière phase d'aménagement hydroélectrique du Haut-Rhône s'est traduite par la construction de retenues entre Seyssel et Lyon, qui ont été mises en service dans la décennie 1980-1990. Il s'agit de barrages au fil de l'eau avec canaux de dérivation, isolant des tronçons du fleuve court-circuités. Les modifications sont les suivantes : débit réservé inférieur à $100\text{ m}^3/\text{s}$, diminution des entrées d'eau et de matière, enfoncement de la nappe, en particulier dans la partie amont de l'aménagement, mise hors-inondation des paliers les plus hauts, diminution du champ d'inondation (ce qui peut expliquer en partie un passage rapide et brutal des ondes de débordement dans certaines parties de la plaine d'inondation). Les ouvrages mis en place diminuent les effets des processus allogéniques dans le chenal court-circuité, à l'exception des paliers inférieurs soumis encore à des remaniements lorsque des lâchers interviennent. En période de forte crue, les eaux sont rejetées dans le lit ordinaire ; il y a donc, pendant quelques jours, récurrence du fonctionnement ancien. Le bilan effectué 10 ans après la mise en service du barrage de Chautagne montre que de nouveaux types de sous-système se mettent place (fig. 3, 4, 5).

Les caractères les plus frappants, que met en évidence l'analyse diachronique du système rhodanien, sont la rapidité et l'intensité des changements. Quand on compare l'état de l'hydrosystème, il y a 10 millénaires, après le retrait des glaciers würmiens, et l'état après l'aménagement hydroélectrique de la vallée, on mesure l'ampleur des transformations. Au cours de ces métamorphoses, il faut analyser les modifications des rapports quantitatifs entre les sous-systèmes permanents qui persistent dans la mesure où à tendance biostatique les processus spécifiques sont reproductibles (l'énergie cinétique et l'énergie potentielle se dissipent suivant les mêmes modalités) et les sous-systèmes temporaires liés à un stade de la vie de l'hydrosystème, (en rapport avec l'émergence, de propriétés nouvelles). La reproductibilité des sous-systèmes permanents peut s'effectuer de façon régulière. Dans un hydrosystème à fonctionnement actif, des saussaies disparaissent et se reconstituent sur les bancs d'alluvions grossières qui se forment dès que le débit dépasse $900\text{ m}^3/\text{s}$. En revanche, la reproductibilité d'autres sous-systèmes peut s'effectuer dans le cas des phases alternatives mais pas nécessairement cycliques. Les travaux d'écologie rétrospective mettent en évidence une alternance irrégulière entre des phases à péjoration climatique (climat froid et humide, favorable à un fonctionnement par tressage) et des phases plus clémentes (climat chaud et moins humide, favorable à un fonctionnement par méandrage et apparition de phénomènes d'incision). Ainsi, trois périodes de progradation de la charge grossière sont décrites en Europe : à l'âge de fer, à l'époque post-romaine et durant le petit âge glaciaire (Salvador, 1991). Dans les hydrosystèmes alpins, le tressage et une forte représentation de matériaux grossiers favorisent les saussaies à *Salix eleagnos*, *Salix daphnoides*, *Hippophae rhamnoides*, *Myricaria germanica*. La formation de méandres va favoriser l'installation des saussaies à *Salix cinerea*, des aulnaies à *Alnus glutinosa*, les frênaies à *Quercus robur* et *Fraxinus excelsior*.

Les phases alternatives peuvent s'exprimer avec plus ou moins d'acuité. Ainsi, les changements provoqués par des processus allogéniques, s'expriment de façon modérée dans les cours d'eau drainant des bassins versants à forte couverture de feuillus. En revanche, ils s'expriment avec vigueur dans les bassins à couverture irrégulière et occupés par des pins, dans les régions où des pluies torrentielles interviennent pendant la saison froide et alors qu'il y a arrêt de l'activité physiologique (région méditerranéenne). Les particularités régionales peuvent occulter ou amoindrir les différences entre ces phases alternatives. Bravard (in Salvador, 1991) évoque le cas de la section du Rhône au niveau de Sault-Brenaz qui se caractérise par un calme hydrologique pendant l'âge de fer. L'auteur l'explique par l'absence de charge de fond et la présence d'un seuil. La construction d'ouvrages peut, d'autre part, provoquer des phénomènes généralement caractéristiques de chacune de ces phases. Ainsi, la construction de barrages en tête de bassin, le prélèvement de matériaux provoquent l'incision ou l'amplifient.

Des événements hydrologiques de même intensité interviennent sur l'hydrosystème à des stades différents de sa vie, dont chacun s'individualise par des propriétés propres (système après le retrait des glaciers, après formation d'un cône alluvial, après la déforestation néolithique, après le déboisement de la plaine d'inondation, après les

endiguements du XIX^{ème} siècle, après l'aménagement hydroélectrique XX^{ème} siècle. On fera la différence entre des changements progressifs et des ruptures brutales (des discontinuités temporelles), mais dans les deux cas, il n'y a pas de retour en arrière. Ils interviennent en outre sur un éco-complexe dont la couverture végétale est très différente des états antérieurs

Les changements modifient, les caractéristiques quantitatives et qualitatives du tapis. Les espèces qui se naturalisent vont jouer un rôle structurant majeur; c'est le cas de *Solidago gigantea*, *Ambrosia artemisifolia*, *Robinia pseudacacia*, *Polygonum sachalinense*, *Impatiens glandulifera* et d'*Acer negundo*.

Les interventions humaines sur le bassin versant ou sur l'hydrosystème proprement dit provoquent un déplacement des caractères. On pourrait parler de perturbations d'origine anthropique et non de disturbance si on tente un rapprochement avec les définitions proposées par Pickett et White (1985). C'est le cas, par exemple, de la diminution des durées de submersion, de l'approfondissement de la nappe phréatique. Les sous-systèmes présentent une robustesse plus ou moins grande: ainsi, dans le cas de la construction du barrage de Chautagne, on a constaté une forte mortalité des populations de saules et d'aulnes blancs. Il y a corrélation entre le nombre de classes d'âge touchées et l'intensité du phénomène d'approfondissement: pour un enfoncement de 1,70 m, toutes les classes d'âges sont touchées; ce phénomène conduit à un remplacement des saussaies et des aulnaies par d'autres sous-systèmes. En revanche, l'enfoncement de la nappe est sans effet, sur la forêt de bois durs, dix ans après la mise en service du barrage. La présence d'un sol à épaisse couverture limoneuse à forte rétention hydrique, d'un humus de type mull calcique, de végétaux à appareil racinaire s'enfonçant profondément dans le sol, les apports d'eau d'origine météorique pendant la période d'activité physiologique, constituent des facteurs de compensation ou d'évitement des stress; ces caractères donnent une grande robustesse à ce type de sous-système. Mais à plus longue échéance, la disparition des contraintes, liées au passage des crues a diminué la résistance du sous-système à la pénétration des espèces extérieures présentes dans les étages surplombant la plaine d'inondation (*Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*, *Pinus*).

Une des conséquences majeures de la construction d'ouvrages est la mise hors-inondation définitive des paliers les plus hauts. La stabilisation des dépôts, l'arrêt d'une recharge régulière en carbonates, les modifications de l'humus conduisent à accélérer l'évolution pédogénétique. Cette évolution va être à l'origine d'une différenciation des horizons avec l'apparition de discontinuités verticales. Elle est cependant très lente.

Schnitzler (1988) montre que sur des dépôts externes au lit mineur, qui sont hors d'eau depuis un siècle, se constitue un sol brun alluvial calcaire, même dans le cas de sites en rapport avec une nappe superficielle comprise entre -0,80 et 1,30 mètres de profondeur. L'humus est de type mull eutrophe calcique et traduit une tendance à la décarbonatation. Une ornaie à *Carpinus betulus* alluviale, comprenant des espèces alluviales comme *Salix alba* et *Alnus incana*, s'implante. Sur des dépôts filtrants en rapport avec une nappe plus profonde (-1,50 à 2,50 mètres), un humus des milieux secs se constitue (xéromoder calcique).

Une communauté de *Tilia cordata*, *Pinus sylvestris* et Orchidées se met en place. Les phréatophytes stricts disparaissent, mais, dans les trouées, des espèces alluviales photophiles à large amplitude écologique sont capables de régénérer (*Populus alba* et *Populus nigra*).

La suppression des inondations, depuis un millénaire, conduit à la décarbonatation des horizons de surface. Par brunification se forme un sol brun alluvial. L'humus est un mull mésotrophe neutre. Le sous-système en place est une charmaie à *Acer platanoides* sans phréatophytes, bien que la nappe soit superficielle.

Sur les basses terrasses, en rapport avec une nappe au-delà de 2 mètres de profondeur, il existe une couche de 0,50 à 0,60 mètres d'épaisseur qui est décalcarisée. Sur les sols à nappe comprise entre 5 et 6 mètres, les phénomènes de décalcarisation et d'argilification s'observent dans l'horizon B. Les communautés présentes ne sont plus alluviales sur les moyennes terrasses de la Garonne, exondées depuis des millénaires. Hubschmann (1974) décrit des phénomènes d'argilisation ayant conduit à la formation de kaolinite, mais sous des climats plus favorables à la solubilisation de la silice. L'altération des éléments cristallins et l'existence d'une matrice fortement argileuse provoquent un colmatage qui favorise l'hydromorphie temporaire et conduit à l'installation des chênaies à *Quercus robur* et *Molinia coerulea*, voire des aulnaies à *Alnus glutinosa*. Cette évolution se traduit par la mise en place de sous-systèmes présentant des similitudes avec ceux qui sont situés dans les bras morts, 20 à 30 mètres en-dessous des terrasses.

L'analyse des changements durant les derniers millénaires montre qu'il y a, toujours, apparition de situations écologiques nouvelles par dichotomies successives: ainsi, partition de l'hydrosystème entre une partie aquatique et une partie terrestre par dépôt de matériaux (cordon alluvial); au sein de la partie aquatique, bifurcation entre une partie où la tourbe va se constituer et une partie où persisteront les sous-systèmes d'hydrophytes; partition au sein de la zone tourbeuse entre une partie qui bénéficiera des apports périodiques des matériaux en suspension dans l'eau (limons, argiles) et une partie à l'écart; partition, dans ce dernier cas, entre des portions fauchées et d'autres abandonnées et ainsi de suite.

Les interventions humaines augmentent les discontinuités, interrompent les gradients et créent des ruptures qui sont à l'origine de sous-systèmes très éloignées par leur structure et le fonctionnement des sous-systèmes alluviaux en rapport avec un passage régulier des crues. Elles sont une cause d'une perte de l'unicité du fonctionnement, en rapport avec une interruption du gradient de dissipation d'énergie depuis le chenal principal jusqu'aux parties périphériques.

L'évolution se fait vers une perte de connectivité entre les différents sous-systèmes, par la création de barrières qui individualisent des compartiments dont les échanges sont limités (ils se produisent, néanmoins, pour des débits supérieurs à ceux de la crue décennale) et par l'intermédiaire des nappes aquifères.

L'analyse des changements qui se sont produits pendant une dizaine de millénaires montre que les modifications de circulation des flux et de dissipation de l'énergie cinétique

font passer l'éco-complexe à un nouvel état. Les ouvrages ainsi se relaient sur le profil longitudinal empêchent tout retour en arrière.

DISCUSSION

Trois types de mouvements, se déroulant dans des systèmes de temps différents, régissent les rapports quantitatifs entre sous-systèmes temporaires et sous-systèmes permanents, d'une part; entre sous-systèmes aquatiques, semi-aquatiques, terrestres, d'autre part. Le type de combinaison des différents sous-systèmes dépend des inter-relations entre divers types de mouvements.

1 - Des mouvements annuels cycliques. Ils sont responsables de la permanence et de la fixité des sous-systèmes dans un ordre figé. C'est le cas des variations de la nappe phréatique, qui règlent les rapports entre volume de sol soumis à l'aérobiose et volume soumis à l'anaérobiose ainsi que leur évolution au cours de l'année. La variabilité inter-stationnelle et inter-annuelle est élevée mais il existe toujours des constantes : ainsi, une durée de submersion minimale. C'est le cas des aulnaies à *Alnus glutinosa* qui sont toujours inondées ou saturées d'eau, de la fin novembre à la fin février. Cette variabilité spatiale et temporelle cache, en fait, un contact permanent de l'appareil racinaire avec la nappe aquifère. Les sous-systèmes persistent par auto-reproduction des populations, à la faveur des trouées.

2 - Des mouvements de redistribution des sédiments dans les parties exposées à l'énergie mécanique de l'eau. Ces mouvements assurent, dans un ordre dynamique, par le biais des processus d'érosion, de charriage et de sédimentation, la duplication de suites comportant dans les stades juvéniles des sous-systèmes composés d'espèces hygrophiles et photophiles qui ont une vie éphémère et, dans les stades plus avancés, des sous-systèmes composés d'espèces mésophiles capables de régénérer en sous-bois et susceptibles d'une grande longévité. Chaque sous-système apparaît dans un ordre précis. La stabilisation du substrat, son exhaussement par sédimentation minérale ou colmatage organique font progresser le déroulement de la succession à partir de bancs de galets néoformés ou des nappes d'eau de faible profondeur. De ces mouvements dépend la variabilité des apports en eau entre les périodes de crue et les périodes d'étiage.

3 - Des mouvements lents, de faible intensité mais continus pendant des siècles, voire des millénaires. Ces mouvements sont de type divers : remblaiement des ombilics glaciaires, formation de la tourbe par surélévation de l'ancien lac du Bourget (pendant 7 à 8 millénaires), enfoncement de la ligne d'eau (continu depuis plusieurs millénaires dans la vallée de l'Ain). Les effets des mouvements lents sont occultés par les mouvements de redistribution des sédiments dans les sections de la plaine d'inondation endiguées. Ce n'est que sur les bordures convexes, stables depuis plusieurs décennies, que se constituent des paliers élevés occupés par l'aulnaie à *Alnus incana* ou la frênaie à *Quercus robur* (exemple de l'Isère). En revanche, dans les parties les plus éloignées du chenal, les mouvements lents sont identifiables. Les effets cumulés du temps engendrent l'apparition de nouveaux sous-

systèmes. C'est le cas dans la basse vallée de l'Ain, où l'enfoncement de la nappe phréatique, consécutif aux phénomènes d'incision, est à l'origine de l'installation d'une peupleraie à *Populus nigra*, *Berberis vulgaris* et *Quercus pubescens*.

L'apparition de conditions écologiques nouvelles engendre des modifications quantitatives et qualitatives. Des populations régressent, voire disparaissent. Nous avons mis en évidence l'effondrement des populations de *Salix*, dans le tronçon court-circuité par l'aménagement de Chautagne, dix ans après la mise en service de l'usine (Chalemont, 1985).

D'autres connaissent une explosion démographique. On peut l'expliquer par l'augmentation des surfaces présomptivement favorables, dans un éco-complexe qui n'est pas saturé horizontalement (nombreux sites dénudés) et verticalement (il n'existe que quelques îlots comportant des phanérophytes dont les individus atteignent 80 à 100 ans). Actuellement, *Solidago gigantea*, *Cladium mariscus*, *Phragmites australis*, *Urtica dioica*, *Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* connaissent une progression rapide. Des espèces faiblement représentées, vont exploser au cours des prochaines décennies, en réponse aux modifications provoquées par l'aménagement CNR: *Polygonum sachalinense*, *Acer negundo*, *Acer platanoides*, *Carpinus betulus*, *Populus nigra*, *Populus alba*, *Robinia pseudacacia* (Darinot, 1992). Les différents types de sous-systèmes sont affectés de façon irrégulière. Ainsi, l'effectif des populations d'*Alnus incana* a fortement baissé dans les aulnaies situées sur les paliers supérieurs du lit ordinaire alors qu'il se maintient dans les bras de tressage colmatés par des limons.

Plusieurs décennies après l'impact, les sous-systèmes les plus vulnérables peuvent disparaître. D'autres se différencient (forêt de bois durs, par exemple). L'existence d'une épaisse couverture limoneuse à forte rétention hydrique et bien pourvue en nutriments, l'existence de facteurs de compensation (apports d'origine météorique, sous climat continental), la présence d'espèces à appareil racinaire puissant et la grande longévité des individus permettent le maintien des sous-systèmes de bois durs au-delà du siècle. La diminution des contraintes conduit, néanmoins, à favoriser l'implantation des espèces mésophiles bien représentées dans le bassin versant telles que *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Acer platanoides* et à provoquer la réduction des espèces alluviales photophiles telles que *Salix alba*, *Populus nigra*, *Populus alba* et *Alnus incana*. Le déplacement des caractères écologiques conduit à la formation de nouveaux types d'assemblages biotiques, que la cladiaie à *Solidago gigantea*, qui est en train de se constituer sur les tourbes eutrophes. Il s'agit d'un sous-système inédit, en rapport avec une mise hors-inondation de la tourbière et à un abaissement de la nappe phréatique. Il en est de même de la cladiaie à *Salix* sur graviers, qui est en rapport avec une nappe phréatique de surface mais dans des sites situés à l'extérieur des digues. C'est également le cas de la peupleraie à *Populus nigra*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus pubescens* et *Buxus sempervirens* qui est en cours de structuration sur les épaisses nappes d'alluvions filtrantes situées dans le tronçon court-circuité par l'aménagement hydroélectrique de Chautagne. **Ces phénomènes d'innovations, sont tout à fait intéressants, car ils**

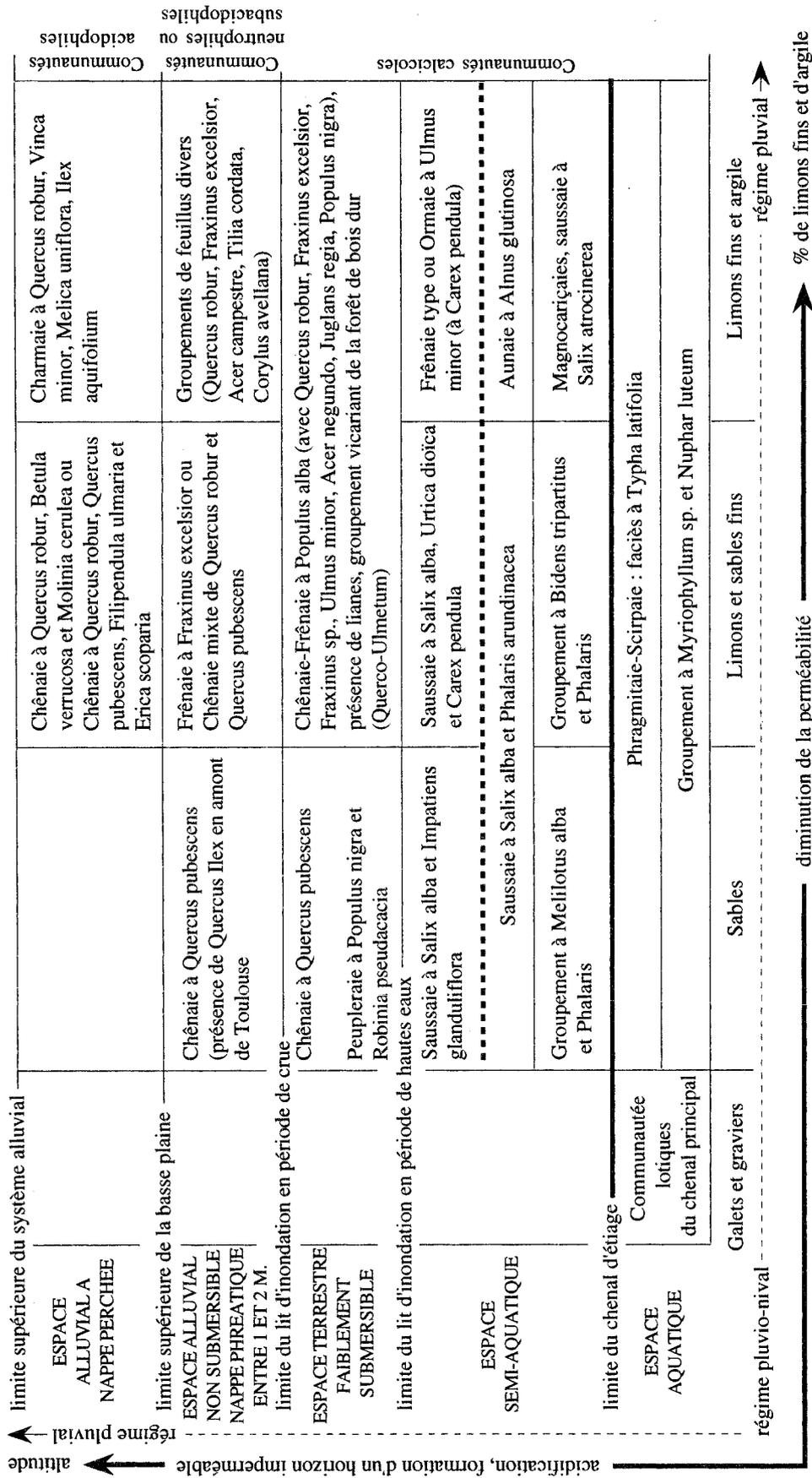


Fig. 13 - Position des sous-systèmes implantés dans le corridor fluvial de la Garonne, à l'aval de Toulouse (Pautou G., 1984)

montrent que des espèces jusque là séparées peuvent cohabiter dans de nouvelles niches écologiques.

En quelques millénaires, les grands hydrosystèmes des vallées alpines ont subi une évolution fulgurante et les changements sont d'une très grande ampleur. L'exemple de la vallée de l'Isère dans le Grésivaudan, dont les caractéristiques et l'histoire sont très proches de celles du Haut-Rhône français, est, à cet égard, très significatif. En moins de dix millénaires s'est effectué le passage d'un hydrosystème aquatique (lac postglaciaire) à un hydrosystème hors d'eau, fortement incisé, à nappe phréatique profonde qui est en train de perdre sa spécificité d'hydrosystème alluvial.

L'évolution est-elle irréversible? (fig. 14). Un retour à un état antérieur supposerait des mouvements d'une exceptionnelle violence capables de détruire les ouvrages de stockage des eaux et de protection. On peut qu'à l'occasion de situations hydrologiques exceptionnelles, l'écoulement rapide d'énormes masses d'eau, la réduction de la couverture végétale herbacée (prairies) et ligneuse (forêts), la diminution des surfaces d'épandage des crues, l'augmentation des surfaces imperméabilisées, au niveau des grandes métropoles, peuvent conduire à de très fortes concentrations d'énergie ou à des dysfonctionnements brutaux.

L'homme est-il en mesure de maintenir les interactions majeures qui régissent le fonctionnement de l'éco-complexe?

- L'exportation de matière organique constitue une force de rappel qui s'oppose à la surabondance provoquée par l'entrée de nutriments. L'arrêt du pâturage, de la fauche, de l'exploitation des bois, les rejets domestiques favorisent la stagnation du cycle du carbone. L'imperméabilisation de vastes surfaces peut conduire, à l'occasion d'orages violents, à de forts traumatismes pour la faune par suite d'une baisse rapide de la teneur en oxygène dissous.

- L'élimination des carnivores, la délimitation de périmètres de protection engendrent une prolifération des herbivores et des omnivores (chevreuils, sangliers).

- La construction de retenues (accumulation de matériaux), le prélèvement de sédiments, l'endigement, accélèrent les phénomènes d'incision.

- L'élimination des forêts alluviales et des communautés d'herbacées, l'injection d'engrais, la disparition des marais (où intervient la dénitrification) concourent à augmenter le taux de nitrates et de phosphates dans les nappes phréatiques. La capacité d'absorption est d'autant plus grande que la biomasse est grande (elle va dans le sens : friche → prairie → fourré → bois tendres → bois dur). Dans la plaine de la Garonne, à l'aval de Toulouse où l'on pratique la monoculture du maïs, le taux de nitrates peut dépasser 100 mg/l dans la nappe (Décamps et Naimann, 1989).

- Le déboisement, la mise en culture des versants, de fortes précipitations sous climat froid, une grande quantité d'énergie cinétique dissipée amplifient les phénomènes d'incision.

- Les phénomènes de stockage des eaux et l'incision accélèrent la végétalisation des îles. L'évolution se fait dans le sens d'une diminution des rétroactions négatives. Elle se traduit par une modification des rapports entre surfaces

instables et surfaces stables, surfaces soumises à l'anoxie et surfaces où l'aérobiose prédomine et par des dysfonctionnements au niveau des cycles biogéochimiques (du carbone, de l'azote et de l'oxygène). L'évolution favorise l'appropriation de l'espace alluvial par quelques espèces monopolistes à démographie explosive.

CONCLUSION

L'histoire de l'hydrosystème rhodanien montre que, depuis le néolithique, les interventions humaines sont une cause de déviation et d'innovation. Ces interventions ont un effet additif dans la mesure où elles vont dans le même sens : stabilisation des dépôts alluviaux, mise hors inondation, augmentation du volume de sol soumis à l'aérobiose. Elles visent donc à créer une discontinuité entre le chenal endigué et la plaine d'inondation d'une part, entre les eaux de surface, la nappe aquifère, d'autre part. Les interventions se font vers un contrôle rigoureux des flux afin d'atténuer la variabilité des apports en eau. L'homme préfère injecter de l'énergie dans le système (pompages dans la nappe) et des nutriments (engrais) qui lui permettent de ne pas être dépendant des aléas climatiques et d'éventuelles carences en nutriments. Un problème très préoccupant, est l'incision des lits d'inondation, conséquence de la construction de retenues en tête de bassin versant et d'un prélèvement exorbitant de matériaux. Bravard (1991) indique, par exemple, qu'en 20 ans, le Fier s'est enfoncé de 4 à 5 mètres.

L'évolution se fait dans le sens d'une diminution des contraintes liées aux excès d'eau ainsi que des surfaces occupées par les sous-systèmes spécifiques représentés par les forêts de bois tendres. Elle conduit à privilégier les sous-systèmes fixes, structurés par des végétaux de grande taille et dont les individus ont une longévité élevée et sous-systèmes dont la composition est intermédiaire entre la forêt de bois durs alluviale et la forêt mésophile collinéenne.

La biodiversité change de nature et perd de sa spécificité. Les espèces hygrophiles et mésohygrophiles composant le noyau dur se raréfient; en revanche, les espèces mésophiles, voire mésoxérophiles, augmentent. A une apparence de désordre imposé par les modalités de dissipation de l'énergie, fait suite une apparence d'ordre, basé sur des rapports hiérarchiques et imposé par les végétaux qui ont la taille la plus élevée.

On peut s'interroger enfin sur la mise en place d'un état véritablement stationnaire qui serait imposé par l'homme. Il s'individualiserait par des situations hydrologiques totalement maîtrisées par l'homme et par un blocage des mouvements lents qui sont à l'origine de la déformation du système. Ainsi, dans le cas de la section du Rhône influencée par le barrage de Chautagne, peut-on penser que la nappe phréatique va se stabiliser (la présence de nappes artésiennes, le maintien du lac du Bourget à une cote déterminée, la régularité du débit dans le canal de dérivation devraient le permettre) ou bien la nappe peut-elle encore s'enfoncer? Le faible débit réservé qui transite par le tronçon court-circuité va-t-il figer, sur le plan géomorphologique, une grande partie du lit ordinaire? Le

fait qu'en période de crues les eaux soient rejetées dans ce tronçon, va-t-il assurer la duplication des sous-systèmes implantés sur les paliers inférieurs? Seules des mesures effectuées durant de longues périodes apporteront des réponses.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOROS, C., RICHARDOT-COULET, M., REYGROBELLET J.L., PAUTOU, G., BRAVARD J.P. & ROUX, A.L. 1982. Cartographie polythématique appliquée à la gestion écologique des eaux : étude d'un hydrosystème fluvial : le Haut-Rhône français. Ed. CNRS, 113 p., 2 cartes couleur h.t.
- BENDER, E.A., CASE, T.J. & GILPIN, M.E. 1984. Perturbations experiments in community ecology : theory and practice. *Ecology*, 65, 1-13.
- BLANDIN, P. & LAMOTTE, M. 1985. Écologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. In LAMOTTE (M.), Ed. : *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris, 139-162.
- BLONDEL, J. 1979. *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 173 p.
- BORNAND, M., CHEVRIER, L. & GUYON, A. 1983. Étude pédologique dans la haute vallée du Rhône. Aménagement de Chautagne. Rapport CNR, 59 p., annexes 24 p., 1 carte couleur h.t.
- BORNETTE, G. 1992. *Analyse synchronique et diachronique du fonctionnement des anciens chenaux tressés du Rhône : effet des perturbations hydrauliques sur la dynamique de la végétation aquatique*. Thèse Doct., Univ. Cl. Bernard, Lyon I, 154 p.
- BRAUN-BLANQUET, J., ROUSSINE, N. & NEGRE, R. 1951. *Les groupements végétaux de la Région Méditerranéenne*. Édit. du CNRS., Montpellier, 297 p.
- BRAVARD, J.P. 1983. Les sédiments fins des plaines d'inondation dans la vallée du Haut-Rhône; approche qualitative et spatiale. *Rev. Géogr. Alp.*, LXXI, 4, 363-379.
- BRAVARD, J.P. 1987. *Le Rhône du Léman à Lyon*. Ed. La Manufacture, 451 p.
- BRAVARD, J.P. 1991. Où sont passées les rivières? *Alpes-Magazine*, 85-91.
- BRAVARD, J.P., AMOROS, C. & PAUTOU, G. 1986. Impact of civil engineering works on the successions 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.
- BUREAU, F. 1995. *Géochimie des altérations et fonctionnement des sols appliqués à la connaissance des équilibres sol-végétation en milieu alluvial peu anthropisé*. Thèse Doc. E.P.F.L., Lausanne, 132 p. + annexes
- CARBIENER, R. 1970. Un exemple de type exceptionnel pour l'Europe occidentale. La forêt du lit majeur du Rhône, au niveau du fossé rhénan. *Vegetatio*, 20, 1/4, 97-149.
- CARBIENER, R. 1983. Le Grand Ried central d'Alsace : écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Ecol.*, 14, 249-277.
- CHALEMONT, J. 1985. *Quelques éléments pour évaluer l'impact de l'aménagement hydroélectrique de Chautagne sur la végétation alluviale*. D.E.A. "Écologie Appliquée, Univ. Grenoble I, 98 p.
- CHALEMONT, J. 1989. *Deux indices prévisionnels de l'évolution démographique des populations de bois tendres (Salix) après abaissement de la nappe phréatique*. Thèse Doc. Univ. J. Fourier, Grenoble I, 63 p.
- DARINOT, F. 1992. *Les changements de la végétation alluviale provoqués par les aménagements hydroélectriques. Bases écologiques pour l'élaboration de scénarios prévisionnels*. D.E.A. "Écosystèmes continentaux, arides, méditerranéens et montagnards", Grenoble, 31 p.
- DECAMPS, H. & NAIMANN, J. 1989. L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 20, 310-319.
- FER, F. 1980. *L'irréversibilité, fondement de la stabilité du monde physique*. Gauthier-Villars, Paris, 135 p.
- FORMAN, R.T.T. & GODRON, M. 1986. *Landscape Ecology*. Ed. John Wiley and sons, 620 p.
- FOSSATI, J. & PAUTOU, G. 1989. Vegetation dynamics in the fens of Chautagne (Savoie, France) after the cessation of mowing. *Vegetatio*, 85, 71-81.
- FRONTIER, S. & PYCHOD-VIALE, D. 1991. *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris, 392 p.
- GENTIL, S., KOSMELJ, R., LACHET, B., LAPORTE, P. & PAUTOU, G. 1984. Classification statistique et modélisation des niveaux de la nappe phréatique près de Brégnier-Cordon, en relation avec les apports en eau et la température. *Rev. Géogr. Alp.*, LXXI, 4, 353-362.
- GODRON, M. 1984. *Ecologie de la végétation terrestre*. Masson, Paris, 196 p.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 425 p.
- HILL, A.R. 1987. Ecosystem stability; some recent perspectives. *Progress in Physical Geography*, 11, 3, 315-334.
- HUBSCHMANN, J. 1974. *Morphogenèse et pédogenèse quaternaire dans le piémont des Pyrénées garonnaises et ariégeoises*. Thèse de Géographie, Toulouse, 378 p.
- LACHET, B. 1984. *Approche statistique des relations entre variables écologiques et floristiques dans la vallée du Haut-Rhône français*. Thèse Doct., Univ. Grenoble I, 187 p.
- LEPART, J.L. & ESCARRE, J. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14, 133-178.
- NICOUD, G. 1963. *Hydrogéologie de la haute vallée du Chéran, massif des Bauges (Savoie)*. Thèse Doct., Univ. Grenoble I, 181 p.
- ODUM, E. 1975. *Écologie*. Doin, Paris, 254 p.
- OZENDA, P. 1987. *Les végétaux dans la biosphère*. Doin, Paris, 431 p.
- PAUTOU, G. 1975. *Contribution à l'étude écologique de la plaine alluviale du Rhône entre Seyssel et Lyon*. Thèse Doct, Univ. Grenoble I, 375 p.
- PAUTOU, G. 1984. Les forêts alluviales dans l'axe rhodanien : organisation spatiale et évolution ; comparaison avec d'autres systèmes fluviaux. *Doc. Cart. Ecol.*, XXVII, 43-64.

- PAUTOU, G. & DECAMPS, H. 1985. Ecological interactions between the alluvial forest and hydrology of the Upper Rhône. *Arch. Hydrobiol.*, 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, 61-71.
- PAUTOU, G. 1988. Perturbations anthropiques et changements de végétation dans les systèmes fluviaux. L'organisation du paysage rhodanien entre Genève et Lyon. *Doc. Cart. Ecol.*, XXXI, 73-96.
- PAUTOU, G., GIREL, J. & BOREL, J.L. 1992. Initial repercussions and hydroelectric developments in the French upper Rhône valley; a lesson for predictive scenarios propositions. *Environmental Managment*, 16 (2), 231-142.
- PAUTOU, G. & GIREL, J. 1994. Interventions humaines et changement de la végétation alluviale dans la vallée de l'Isère de Montmélian à Port-Saint-Gervais. *Rev. Géogr. Alp.*, LXXXII, 2, tome, 127-146.
- PETTS, G.E., MOLLER, H. & ROUX, A.L. 1989. *Historical change of large alluvial rivers*. Ed. John Wiley and sons, Chichester, 355 p.
- PICKETT, S.T.A., KOLASKA, J., ARMESTO, J.J. & COLLINS, S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54, 129-136.
- SANCHEZ-PEREZ, J.M. 1992. Fonctionnement hydrochimique d'un écosystème forestier inondable de la plaine du Rhin. La forêt alluviale du secteur de l'île de Rhinan en Alsace, France. CEREG, Strasbourg, 176 p.
- SALVADOR, P.G. 1991. *Le thème de la métamorphose fluviale dans les plaines alluviales du Rhône et de l'Isère : bassin de Malville et ombilic de Moirans*. Thèse Univ. Lyon III, 498 p.
- SCHNITZLER, A. 1988. *Typologie phytosociologique, écologique et dynamique des forêts alluviales du complexe géomorphologique ello-rhénan (plaine rhénane centrale d'Alsace)*. Thèse Doct., Univ. Louis Pasteur, Strasbourg, 485 p. + 149 p.
- TREMOLIERES, M. & CARBIENER, R. 1977. Pollution naturelle des eaux continentales par l'effet anti-oxygène de la genèse des phytomélanines dans les extraits aqueux de feuilles d'automne, notamment de peupliers. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 284, série D, 2561-2564.
- VEIRA DA SILVA, J. 1979. *Introduction à la théorie écologique*. Masson, Paris, 112 p.
- WHITE, P.S. & PICKETT, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics : an introduction in PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S., Eds. - *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc., Orlando, 3-13.
- YODZIZ, P. 1988. The indeterminacy of ecological interaction as perceived through perturbations experiments. *Ecology*, 69, 508-515.