Rev. Ecol. Alp., Grenoble, Tome IV, 1997, p.35-63

LES CHANGEMENTS DE BIODIVERSITE DANS LES INTERFACES ALLUVIALES. APPLICATION A LA PLAINE D'INONDATION DU RHONE ENTRE GENEVE ET LYON ET A LA RESERVE NATURELLE DU MARAIS DE LAVOURS.

CHANGES IN BIODIVERSITY WITHIN RIVERINE ECOTONES. APPLICATION TO THE FRENCH UPPER RHONE FLOODPLAIN BETWEEN GENEVE AND LYON AND TO THE FENS OF THE "RESERVE NATURELLE DU MARAIS DE LAVOURS" (FRANCE)

Guy PAUTOU[1], Alain PONSERO[2] & Pierre JOUANNAUD[3]
[1]Université Joseph Fourier, Centre de Biologie Alpine, "Laboratoire Ecosystèmes Alpins", BP 53X - GRENOBLE Cedex France
[2]Espaces Naturels de France, programmes européens, 48 boulevard Alexandre Martin, 45000 ORLÉANS France
[3] VIONS - CHINDRIEUX 73310 France

Résumé - La biodiversité, qu'elle soit abordée à travers des approches taxonomique, biogéographique, biologique, écologique ou fonctionnelle n'a cessé de se modifier depuis la phase de retrait des glaciers. Les actions anthropiques indirectes sur le bassin versant ou directes sur la plaine d'inondation, par effets cumulés d'impacts sont à l'origine de nouveaux types d'habitats dans lesquels s'implantent des assemblages de populations n'ayant pas existé auparavant. Les endiguements du XIXème sont à l'origine de communautés très diversifiées recèlant à la fois des espèces de la forêt de bois durs et des espèces collinéennes. On peut se demander si, avec le temps, ces assemblages se maintiendront ou si des communautés n'ayant plus les caractères des systèmes fluviaux, s'implanteront.

La rupture des activités traditionnelles qui s'est amplifiée après la 2ème guerre mondiale a révélé que, pendant des siècles, l'homme est intervenu de façon univoque, dans le cadre de cycle d'interventions rigoureusement identiques (par exemple, fauche et pâturage couplés). Les actions anthropiques ont façonné les écosystèmes et créer un faisceau d'inter-relations entre producteurs primaires et consommateurs, dans le cadre de rapports quantitatifs bien hiérarchisés. L'irrégularité des pratiques actuelles, les changements d'alternance conduisent à modifier profondément la composition des écosystèmes: telle population réduite jusqu'à maintenant à quelques individus peut brutalement connaître une explosion démographique ; telle autre, jusque là dominante, peut être soumise de façon progressive à un phénomène dépressif. Il convient d'effectuer de nombreux essais expérimentaux afin d'élaborer des plans de gestion. Un des problème majeurs des gestionnaires réside dans le fait qu'ils ont plusieurs choix possibles et qu'ils manquent souvent des outils méthodologiques pour proposer des priorités. Il faut rappeler, enfin, que la mise en oeuvre d'un plan de gestion doit s'insérer dans une dynamique: la composition floristique de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours est le résultat des interventions qui se sont déroulées durant le XIXème siècle. La mise en service des usines hydroélectriques d'Anglefort et de Belley, il y a une dizaine d'années, va provoquer des modifications de la couverture végétale qui, pour l'instant, ne sont pas encore perceptibles. On peut penser, qu'après une phase d'inertie plus ou moins longue, un nouveau type de biodiversité prendra naissance. Le gestionnaire se trouvera placé devant un choix douloureux: maintenir par de fortes actions anthropiques une sorte "d'âge d'or" correspondant à un type de biodiversité dont il reconnaît la valeur patrimoniale ou bien ajuster le plan à un environnement qui change, c'est à dire favoriser l'émergence d'un nouveau type de biodiversité.

Ce travail a été mené dans le cadre d'une action coordonnée du Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche, en collaboration avec le Centre d'Écologie des Systèmes Fluviaux du CNRS (Toulouse). Les recherches s'insèrent, également dans un programme de recherche financé par la Communauté Européenne (contrat n°ENV4-CT96-0317 ; DG 12) intitulé "Flooplain Biodiversity and Restoration: hydrological and geomorphological mechanisms influencing floodplain diversity and their application to restoration of floodplains". Le département de géographie de l'université de Cambridge, le Centre d'Écologie des systèmes fluviaux (CNRS) de Toulouse, le groupe de recherche sur l'écologie des forêts alluviales de l'université d'Umea en Suède, l'Institut de Géographie Alpine et le laboratoire "hydrosystèmes fluviaux" de l'université J.Fourier de Grenoble I, participent à ce programme.
Mots-clés - Biodiversité, réversibilité, irréversibilité, développement hydroélectrique,

Abstract - Ecosystems of flood plains are strongly altered by human activities. Massive changes in landscape use induce modifications of ecosystems so number but also modification of their composition. Relationship of biodiversity to services provided by alluvial ecosystem, such as recycling of nutrients, water retention during floading events has not been widely studied and management is not sustained by fundamental researchs, which relate the functionnal properties of ecosystems. The authors demonstrate the kinetic of high Rhone hydrosystem, in consideration of the alteration caused by hydroelectric development and others humans perturbations. Consequences of temperature increase and water inputs decline are analysed, in the global change scenario. It is predicted that landscape and ecosystems diversity in floodplains decline but that species diversity increase with immigration of exogenous taxas provided by collinean and montane levels overhangin hydrosystem.
Key words - Rhone hydrosystem, embankment, hydroelectric development, biodiversity, global change, reversibility, irreversibility.

Correspondance auteurs : PAUTOU G.

INTRODUCTION

Évaluer la biodiversité sur une portion de territoire déterminée, qu'il s'agisse d'un biotope, d'une série de végétation, d'un étage, d'une région ou d'un continent revient à individualiser et à quantifier les différences qui existent entre les structures biologiques (individus, populations, communautés, écocomplexes, biomes) qui l'occupent. Pour ce faire, on peut recenser, dans une phase préliminaire, toutes les solutions adoptées par les différentes catégories d'être vivants pour exploiter les ressources disponibles, résister aux stress et aux perturbations, répartir les stocks de glucides synthétisés par la photosynthèse de la façon la plus profitable pour leur conservation ou leur progression.

L'objectif de notre étude est d'analyser comment les végétaux et les animaux ont développé plusieurs traits biologiques pour s'affranchir des contraintes écologiques spécifiques des plaines d'inondation (instabilité des dépôts alluviaux, submersion, anoxie) mais également pour exploiter les ressources spécifiques (remontées capillaires à partir de la nappe phréatique, nutriments apportés par le chenal principal, etc.).

Des solutions validées après passage au filtre de la sélection naturelle, seront appréhendées au sein des écosystèmes alluviaux mais également dans l'ensemble de l'écocomplexe rhodanien. Cinq types de critères ont été retenus :

- taxonomiques : familles, genres, espèces qui cohabitent et se répartissent dans la plaine d'inondation;
- biogéographiques : distribution des différents taxons en fonction des région de formation;
- écologiques : individualisation des groupes d'espèces ayant des comportements similaires vis-à-vis des paramètres abiotiques majeurs et explorant les mêmes sous-espaces aérien et souterrain;
- biologiques de type fonctionnel : individualisation des groupes d'espèces présentant des stratégies comparables quant à la répartition de l'énergie dans les tissus somatiques et germinaux et disposant des mêmes mécanismes de régulation;
- énergétiques : individualisation des groupes d'espèces jouant un rôle particulier dans le fonctionnement des réseaux trophiques et le déroulement des cycles biogéochimiques.

L'étude pluridisciplinaire menée depuis plusieurs années dans la plaine d'inondation du Haut-Rhône et dans une des entités écologiques qui la composent, la Réserve Naturelle du Marais de Lavours, a pour objectif de répondre à la question suivante : Quel type de plan de gestion pour quel type de biodiversité? Pourquoi? Comment?

Cette interrogation suppose que l'on puisse apporter des réponses à d'autres questions préalables. Quels sont les critères qui conduisent à privilégier un type de biodiversité : taxonomique (richesse spécifique), biogéographique (cohabitation de taxons d'origines très diverses), fonctionnel (résistance aux stress et aux perturbations), énergétique (chaque populations dont chacune occupe une place privilégiée et complémentaire dans des réseaux trophiques ramifiés). En fait, les différentes approches sont à prendre en compte car elles rendent compte des aspects de la biodiversité apportant, à la fois, des informations sur l'origine des espèces, la gamme des solutions trouvées par ces espèces pour résister aux stress imposés par les facteurs abiotiques ou la compétition. Les espèces ont pu, ainsi, s'ajuster à un environnement qui se modifie rapidement dans les plaines d'inondation, s'implanter dans des nouveaux types d'habitats, c'est-à-dire exprimer les capacités respectives d'innovation. Mais l'aspect qui est le plus important est la signification écologique de la biodiversité. Une biodiversité élevée améliore-t'elle le fonctionnement d'un système écologique isolé ou d'un ensemble d'écosystèmes interconnectés, en terme de meilleure utilisation de l'énergie, (par exemple une augmentation de la productivité secondaire, un recyclage plus rapide de la matière organique; actuellement il y a surabondance de matière organique en l'absence d'exportation et de brûlage)? Une biodiversité élevée assure-t'elle une stabilité d'un ensemble d'écosystèmes. Ainsi, la diversité des populations des invertébrés liées aux habitats temporaires nous semble un élément fondamental dans le maintien d'une biodiversité élevée de l'avifaune.

Dans ce travail, nous présentons des résultats acquis pendant une trentaine d'années. Notre ambition est que nos observations, notre expérience du terrain puissent faciliter l'établissement des fondements d'une véritable méthodologie appliquée à la gestion de la biodiversité dans les plaines d'inondation.

La plaine d'inondation du Haut-Rhône Français s'étale sur une longueur de 150 km et atteint 10 km dans la plus grande largeur (section située au niveau de l'extrémité méridionale du Jura). Le choix de ce champ d'investigation se justifie par le très grand nombre d'habitats qui résulte de combinaisons multiples entre paramètres hydrologiques, hypsométriques et pédologiques et par une richesse spécifique très élevée. La plaine d'inondation a subi, d'autre part, des changements rapides et spectaculaires. Ainsi, en moins de 10 millénaires, d'énormes apports de matériaux et la formation de tourbe ont provoqué le passage d'un système aquatique où dominent les communautés d'hydrophytes (immenses lacs post-glaciaires qui se sont constitués après le retrait des derniers glaciers wurmiens) à un système semi-aquatique où dominent les communautés d'hélophytes et d'hémicryptophytes. En moins de trois siècles, la construction de digues, de réseaux de drainage, de réservoirs a favorisé le passage d'îles basses de faible superficie, fréquemment remaniées par les crues où dominaient les communautés de bois tendres à des complexes insulaires fortement exhaussés et figés où dominent des communautés de bois durs. En moins de 30 ans (nos travaux ont commencé en 1965), des communautés d'herbacées très diversifiées au point de vue floristique, ont été remplacées par des fourrés de *Frangula alnus*, d'aulnaies à *Alnus glutinosa* ne comportant que quelques espèces banales. Un réchauffement de la température moyenne de 2°C et un premier maximum pluviométrique pendant la saison froide sont susceptibles d'accélérer une évolution provoquée par les effets cumulés des actions d'origine anthropique. Une hypothèse peut être formulée dès ce paragraphe introductif : la modification du climat pourrait être responsable d'une augmentation de la biodiversité globale (pénétration de nouvelles espèces, apparition de nouveaux types de communautés) mais d'une perte de la biodiversité spécifique propre aux plaines inondables.

Une étude exhaustive de la biodiversité des écosystèmes, implique de mener à bien les étapes suivantes :

1 - Montrer comment la richesse spécifique varie dans les différents types de communautés alluviales et individualiser celles où elle est la plus élevée.

2 - Elaborer un modèle rendant compte des changements de diversité dans l'espace alluvial suivant les trois composantes (longitudinale, transversale et verticale) de l'écocomplexe.

3 - Expliquer comment la diversité ß se modifie dans les différentes sections de la plaine d'inondation, dont chacune s'individualise par la pente, les flux sédimentaires, les flux hydriques qui transitent, les modalités de dissipation de l'énergie cinétique, la largeur du lit d'inondation.

4 - Relier les patterns de diversité à la dynamique des populations majeures ainsi qu'à la structuration des communautés et des réseaux trophiques.

5 - Identifier le nombre de solutions différentes permettant aux populations de s'affranchir (stratégie d'évitement par exemple) des contraintes spécifiques (submersion) et de résister aux stress (anoxie).

6 - Etablir des liaisons entre les caractéristiques physico-chimiques des habitats et des biotopes (volume de sol soumis de façon permanente ou temporaire à des conditions d'aérobiose) et le nombre de types taxonomiques, écologiques et biologiques.

7 - Relier les niveaux de biodiversité actuels aux niveaux antérieurs par une approche historique de l'écocomplexe.

8 - Effectuer, dans l'hypothèse d'une modification des paramètres thermiques et hydrologiques, des simulations sur les phénomènes de dissociation et de recombinaisons des populations provoquées par l'émergence de conditions écologiques nouvelles.

L'ORIGINE DES DONNÉES

1 - Création d'une banque de données phytoécologiques : 552 relevés de végétation ont été effectués entre Genève et Lyon. Ils sont accompagnés par l'analyse de 150 profils pédologiques avec analyses physico-chimiques des différents horizons.

Les variations de la nappe phréatique ont fait l'objet de mesures hebdomadaires dans une trentaine de stations de référence. La faune des Invertébrés a fait l'objet d'échantillonnages de façon périodique dans ces stations.

2 - Traitement des données par différentes méthodes : classification hiérarchique, AFC, ACP, analyse en co-inertie conduisant à une typologie en groupes écologiques et groupes biologiques; description des différentes

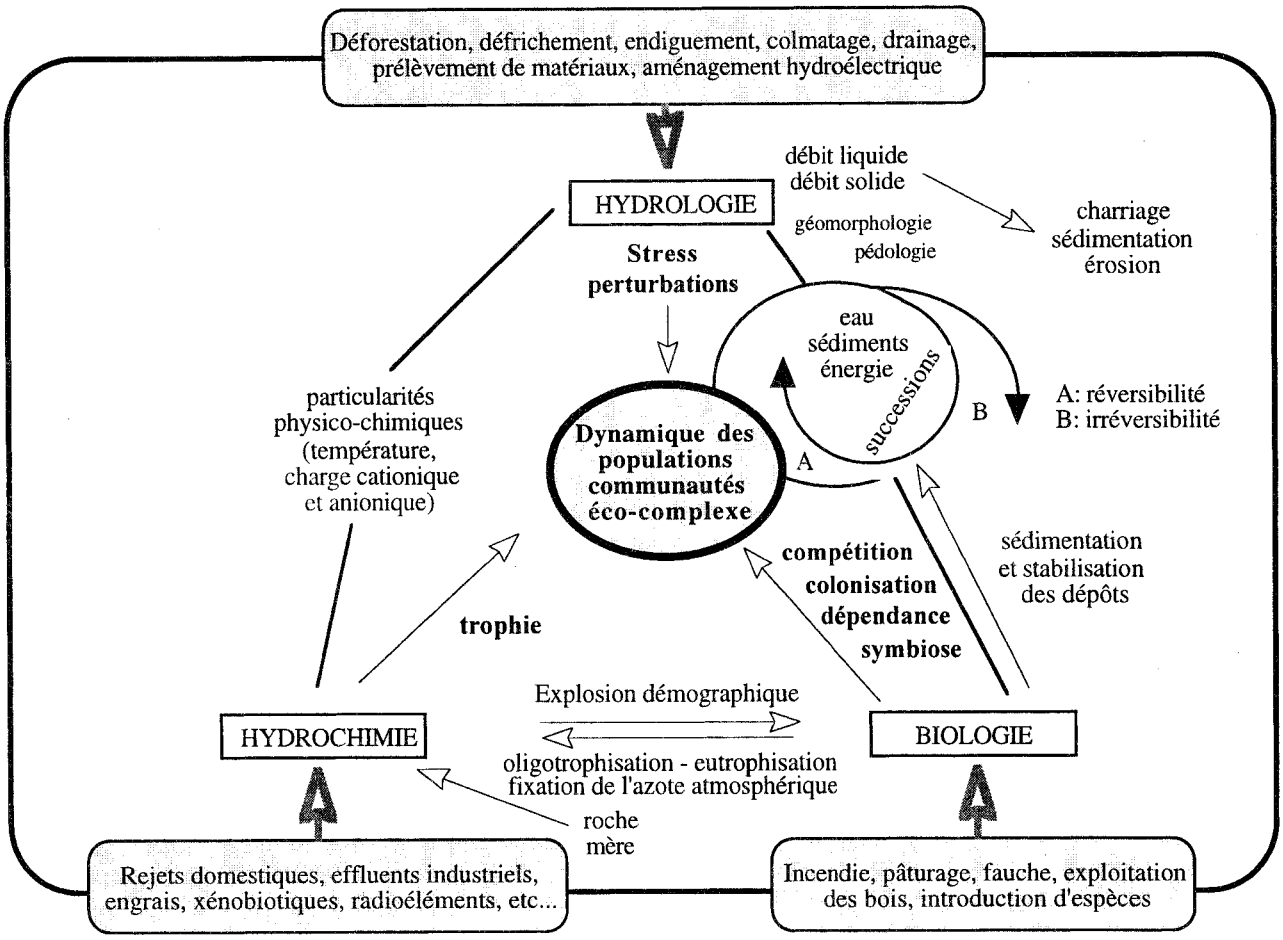

Figure 1 - Actions anthropiques ayant des effets sur la dynamique et le fonctionnement des écocomplèxes fluviaux (Pautou & Manneville, 1995)

communautés (nombre de groupes, particularités des groupes associés).

3 - Calcul des différents indices de diversité : indice de Shannon, indice de Withaker, (Frontier & Pichod-Viale, 1991) en vue d'établir et quantifier les liens de proximité entre communautés et entre les différentes parties de l'écocomplexe.

4 - Etablissement de cartes phytoécologiques à grande échelle (1/25 000, 1/10 000). La carte est un outil qui permet de suivre les modifications de type qualitatif (type de communautés) et de type quantitatif (surfaces occupées par chacune d'entre elles) sur le profil longitudinal.

5 - Elaboration de modèles : modèle linéaire prévoyant les variations de la nappe phréatique dans chaque type de communautés en fonction des variations du débit, des hauteurs de précipitations et de la température (évapotranspiration); modèle d'organisation de la végétation alluviale suivant les trois composantes longitudinale, transversale et verticale.

6 - Comparaisons entre écocomplexes : les études comparatives permettent de faire la part entre les caractères constants des écocomplexes alluviaux et les particularités biogéographiques et régionales et d'en tirer des enseignements sur les facteurs responsables d'un haut niveau de biodiversité dans les écocomplexes holarctiques. Des recherches ont été menées sur l'Isère, le Drac, la Romanche, le Rhône, mais également sur la Garonne, le Saint-Laurent et le Danube.

7 - Les changements affectant la biodiversité ont été analysés à trois pas de temps :

- au pas de temps du millénaire : les recherches en géomorphologie, pédologie, palynologie, l'étude des macrorestes ont permis d'expliciter les modifications affectant les rapports quantitatifs entre types de communautés (aquatiques, semi-aquatiques et terrestres), entre types biologiques (hydrophytes, hélophytes, hémicrytophytes etc.) et entre types écologiques au cours de 10 millénaires;

- au pas de temps du siècle : la confrontation de cartes dressées à des périodes différentes, la consultation des chroniques communales, des rapports établis par des techniciens (ingénieurs des Ponts et Chaussées, des Services forestiers, etc.) nous ont permis de reconstruire l'histoire de la couverture végétale au cours des trois derniers siècles;

- au pas de temps de la décennie : les premières recherches dans la plaine d'inondation ont commencé 15 ans avant la mise en service de la première usine hydroélectrique (retenue de Chautagne) faisant partie de la dernière tranche de l'aménagement du Haut-Rhône; au cours de cette phase, trois autres réservoirs ont été construits. La plaine d'inondation du Haut-Rhône représente, donc, un champ d'investigation privilégié pour établir des liaisons entre la modification des conditions hydrologiques (mise hors-inondation, enfoncement de la nappe phréatique, etc.) et les changements affectant les communautés et les populations. Les mesures effectuées de façon périodique dans des placettes de référence, la cartographie diachronique apportent des informations sur les vitesses des changements.

8 - La prise en compte des situations extrêmes. Le stockage d'énormes volumes d'eau dans des réservoirs conduit à créer des situations hydrologiques présentant des points communs avec celles qui résulteraient d'une diminution des entrées d'eau d'origine météorique. C'est le cas, par exemple, des communautés qui se trouvent dans des tronçons court-circuités par la construction de canaux de dérivation, où transitent des débits atteignant 100 m^3/s au maximum;

9 - Établissement des fondements d'un modèle prédictif rendant compte des modifications probables de la composition floristique dans les différentes communautés. L'établissement de fiches écologiques montrant, pour chaque espèce, la gamme de variations tolérées pour les paramètres majeurs (profondeur de la nappe phréatique, type d'humus, conditions d'éclairement) et des approches chorologiques permettent d'évaluer la capacité de tolérance ou d'ajustement des espèces à des situations hydrologiques nouvelles.

L'HYDROSYSTÈME RHODANIEN : HÉTÉROGÉNÉITÉ ET SPÉCIFICITÉ

L'hydrosystème rhodanien est un super-écosystème au sens de Frontier & Pichod-Viale (1991) ou d'écocomplexe au sens de Blandin & 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'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 de fortes crues). Chaque sous-système est constitué par une communauté végétale qui comporte un compartiment épigé (biomasse caulinaire et foliaire) et un compartiment hypogé (biomasse racinaire) et par l'environnement physico-chimique exploré (atmosphère, sol, eau); les sous-systèmes se relaient depuis le chenal principal jusqu'aux parties périphériques, et interréagissent. La biomasse de la communauté s'inscrit dans une large gamme de variations depuis quelques centaines de kg/MS/ha dans le cas des 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*); dans ce dernier cas, la communauté explore une couche atmosphérique de 35 m de hauteur. Si le volume d'atmosphère susceptible d'être exploré par les tiges est en fait illimité, il n'en est pas de même pour le volume de sol exploré par l'appareil racinaire; ce volume varie de quelques m^3, dans le cas des sols engorgés de façon durable, à plusieurs centaines de m^3; la distance entre la surface du sol et le toit de la nappe en période d'étiage peut atteindre 5 à 6 m dans le cas des forêts de bois durs. Les sous-systèmes à biovolume élevé présentent une gamme étalée de types biologiques. Les différentes populations se distribuent dans plusieurs strates superposées; 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 espèce peut constituer la population dominante dans plusieurs sous-systèmes différents : c'est le cas des populations de saule blanc présentes dans les saussaies à *Salix alba* et *Phalaris*, liées à de longues périodes de submersion (elles constituent un état durable qui se maintient par auto-reproduction), ainsi que 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 (implantation de populations extérieures à l'écosystème) et des structures placées dans un état d'isolement écologique, géographique ou biotique qui sont imperméables.

L'eau, sous ses manifestations multiples, structure l'hydrosystème et régit son fonctionnement. Elle est, à la fois, un habitat (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 (crues) 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 & 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". La fragmentation de l'espace alluvial favorise l'installation de métapopulations. 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) où est stockée l'eau des sédiments et des nutriments. 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 para-fluviale, par les alluvions fluvio-glaciaires qui stockent des nappes artésiennes, l'humus et les horizons sous-jacents limoneux qui sont des réserves de nutriments.

Les forces contraignantes qui sont en inter-relations avec les sous-systèmes sont 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 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 stress et des perturbations par excès d'eau (submersion, engorgement, anoxie, action mécanique) ou de profiter de réserves permanentes (nappe phréatique). Un hydrosystème 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 n'est plus 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 des sous-systèmes spécifiques par leurs caractéristiques biotiques et leur fonctionnement sont représentés, c'est-à-dire que les processus responsables de leur renouvellement sont reproductibles. Le noyau critique peut être défini comme la masse minimum, composée de sous-systèmes spécifiques d'herbacées et de ligneux qui sont soumises à des excès d'eau ou qui disposent de réserves en eau et en nutriments durables (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 sous-systèmes) 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 liés à un état particulier de l'écocomplexe) peut se situer dans un nombre d'intervalles de variations étroit ou large. Le contenu et le volume du noyau dépendent, 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 une 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 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'arrachage des végétaux en place. L'exportation brutale de

la matière organique ne représente, cependant, 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 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 et sédimentation elle est à l'origine 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, autogénique, au cours de laquelle les changements ou la permanence d'un assemblage biotique ne dépendent que des rapports de compétition entre populations, dans un sous-système, à l'abri des forces extérieures (on peut parler de stase). La perturbation crée une rupture, à partir de laquelle existent deux possibilités : retour à l'état initial ou bien changement d'état (remplacement d'un sous-système par un autre).

La distinction que font les biologistes entre désastres (conséquences des crues annuelles ou décennales) et catastrophes (évènements paroxystiques comme les crues millénaires) mérite d'être précisée. 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 sur des surfaces d'autant plus grandes que le débit est élevé. L'intensité de la perturbation dépend, en outre, des changements qui interviennent pendant les phases silencieuses (par exemple, stabilisation des dépôts par les végétaux). Les critères retenus pour évaluer les effets des perturbations ne sont pas universels. Yodziz (1988) parle de perturbations qui provoquent des changements de type quantitatif au sein des sous-systèmes considérés. Ce n'est pas le seul critère à prendre en compte dans la mesure où les changements peuvent être le résultat de fluctuations ou d'une progression de populations, qui n'occupent pas encore la totalité des surfaces présomptivement favorables. Les changements de type qualitatif ont une double signification : ou bien il s'agit de populations pionnières conduisant à la cicatrisation de la trouée avec retour à l'état initial (ces populations sont indicatrices d'un état de stabilité) ou bien il s'agit de populations extérieures à l'hydrosystème qui indiquent que la perturbation a provoqué un état de labilité et qu'à, plus ou moins longue échéance, le sous-système sera remplacé par un autre (ces populations peuvent être indicatrices d'une évolution 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, modifications profondes des biotopes, apparition de nouveaux sites favorables à son implantation.

Le Rhône constitue le circuit qui véhicule la plus grande quantité d'énergie; il délimite un vaste champ de forces. Les tributaires, qui ont un débit plus faible, initient des champs de forces secondaires. Ainsi, le Séran 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). Ce compartiment bio-hydrique est influencé par le Rhône en période de crue.

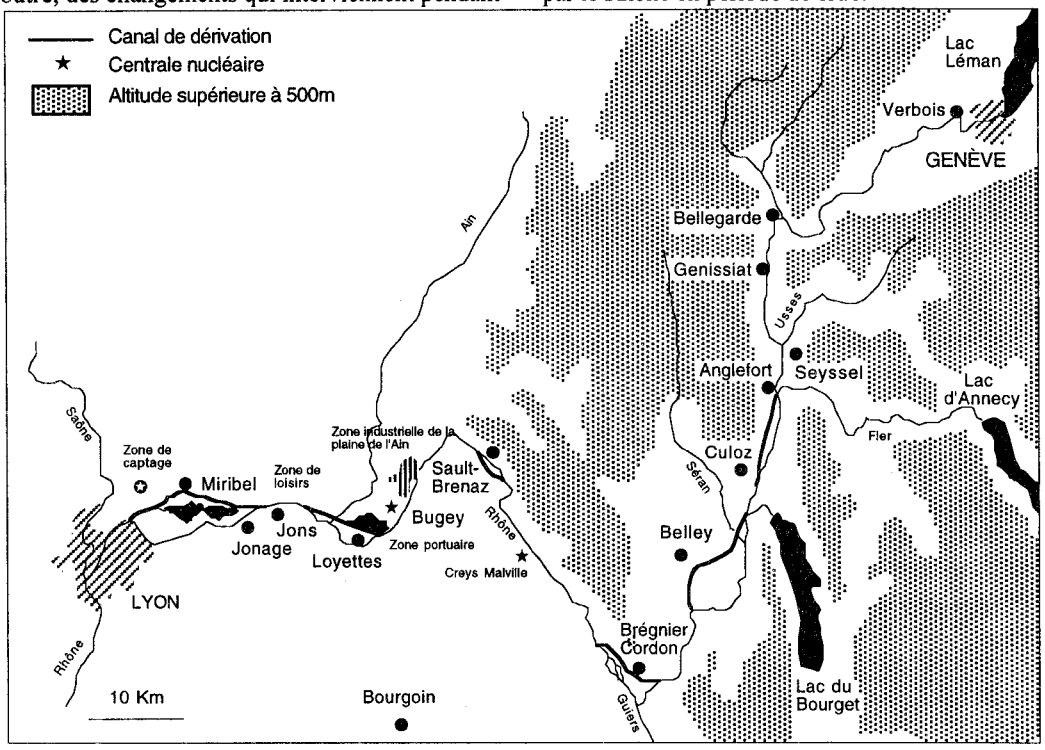

Figure 2 - Localisation des aménagements hydroélectriques du Rhône entre Genève et Lyon

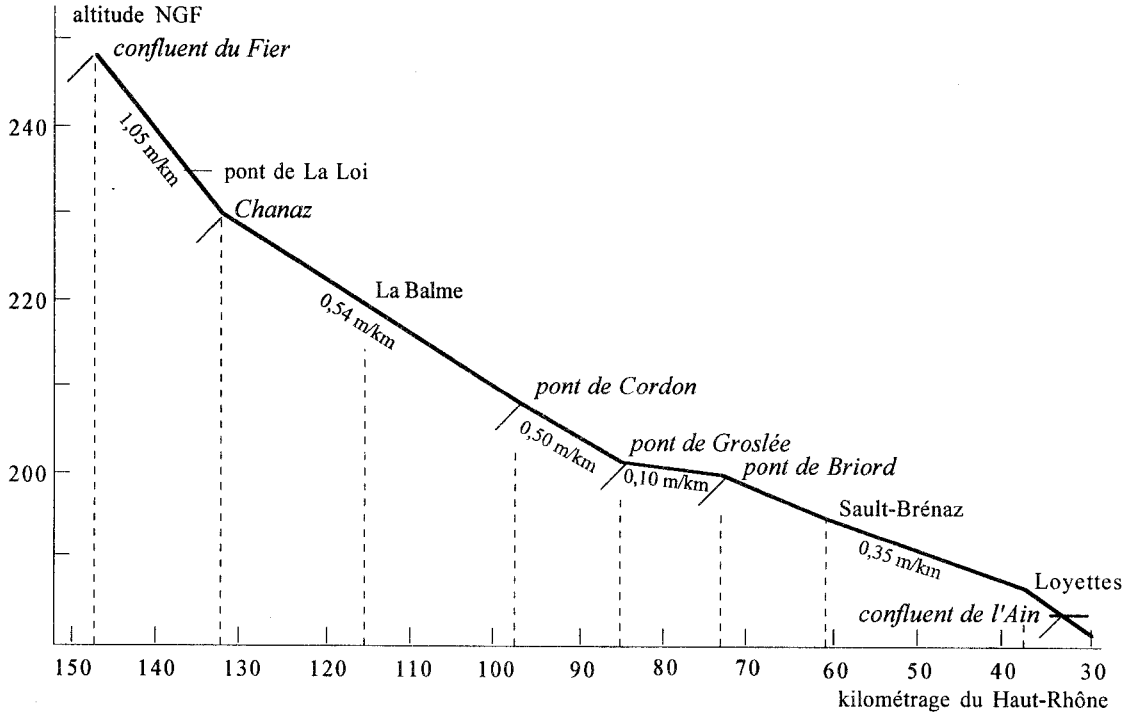

Figure 3 - Profil en long de la ligne d'eau, du confluent du Fier à celui de l'Ain (d'après la CNR)

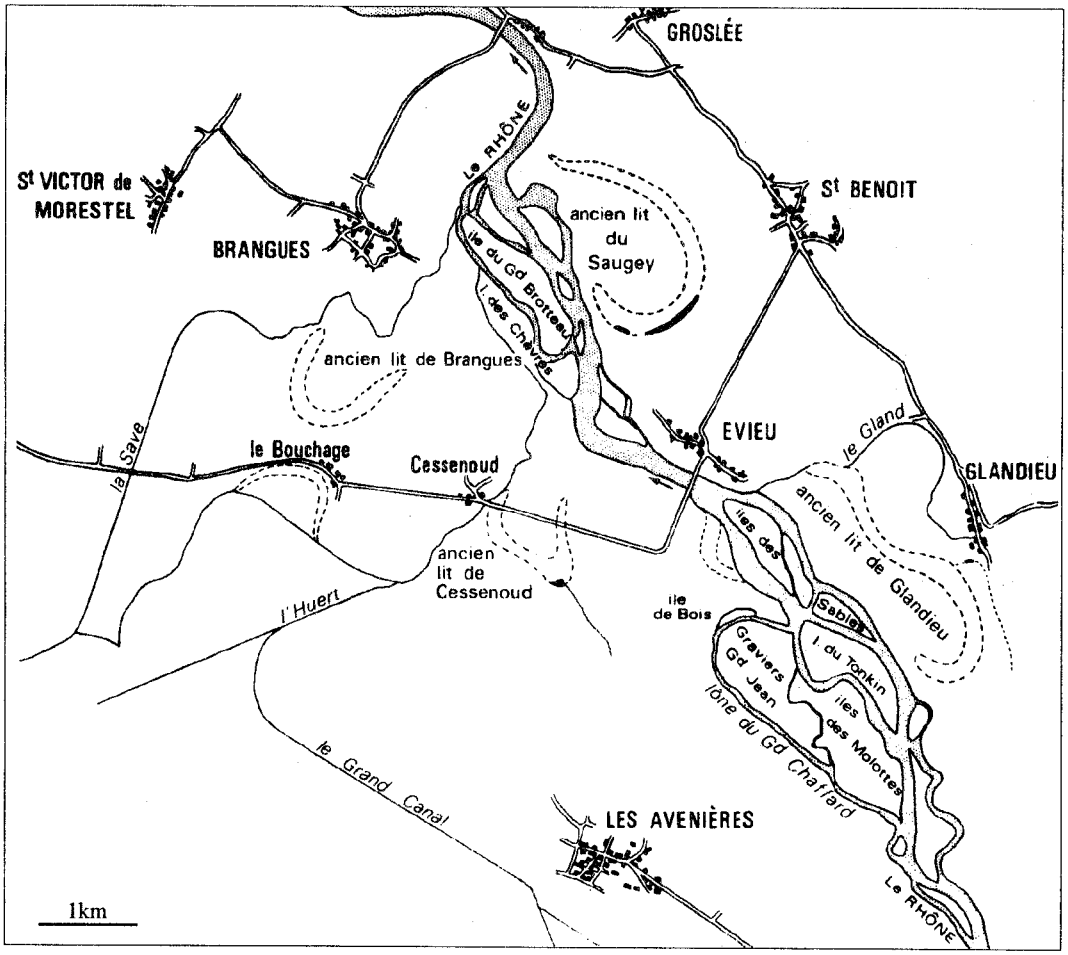

Figure 4 - Carte de localisation des anciens lits du fleuve (d'après la CNR)

Les transects effectués dans la plaine d'inondation montrent que les paramètres physico-chimiques et biotiques se modifient de façon brutale ou progressive. 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 hydrique.

Dans le complexe insulaire de la Malourdie, en amont du Lac du Bourget, à l'intérieur des digues éloignées de 500m 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'accroit. Ce passage est révélé par le remplacement de l'aulne blanc par l'aulne glutineux.

L'augmentation de la durée des phases d'engorgement, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du chenal, provoque le passage à des communautés à plus faible production de biomasse :

aulnaie à *Fraxinus excelsior* (aulnaie typique) saussaie à *Salix cinerea* sur tourbe à gley, ou fourré à *Frangula alnus* sur tourbe à fort pourcentage de matière biotique.

Les flux et les différents paramètres biotiques se modifient en fait, 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.

Entre les confluents du Fier et de l'Ain (fig. 2, 3, 4), nous distinguerons : le Rhône jurassien et le Rhône en bordure du Jura et de l'Ile Crémieu (Pautou *et al.*, 1994).

• Le Rhône jurassien :

A l'aval du confluent du Fier, le Rhône traverse le Val de Chautagne entre le Grand Colombier et la chaîne du Gros Foug. Le fleuve coule sur un vaste cône alluvial post-glaciaire. De part et d'autre du lit ordinaire se trouvent les grandes étendues des marais tourbeux de Chautagne et de Lavours. Avant les aménagements hydroélectriques, le débit semi-permanent, le débit de la crue décennale et celui de la crue centennale étaient, respectivement, de 360 m^3/s, 2350 m^3/s et 3250 m^3/s. Une couche de 5 à 9 mètres de tourbe eutrophe s'est constituée sur des couches argileuses. Entre Chanaz et le pont de Cordon, on trouve un lit d'inondation comportant des petites plaines encore inondables (La Balme, Bessons, Bovinel, Champagneux) et favorables à la culture du maïs et du soja. Les îles, rares dans ce tronçon, deviennent plus nombreuses à proximité de Cordon.

• Le Rhône, en bordure du Jura et de l'Ile Crémieu :

Entre le pont de Cordon et le pont de Groslée, la pente est inférieure à 0,50 m/km (fig. 3). Le fleuve a élargi son lit par érosion latérale. Le champ d'inondation a une longueur de 20 km (du Nord-Ouest au Sud-Est) et une largeur de 3 à 9 km. Il existe dans ce secteur plusieurs anciens lits du fleuve (Le Bouchage, St.-Benoît, Le Saugey) en voie d'atterrissement (fig. 4). Après le pont de Lagnieu, toute la rive droite est formée par le cône alluvial de l'Ain.

Quatre usines hydroélectriques ont été mises en service au cours de la dernière décennie. Chaque aménagement comporte un canal de dérivation où transite un débit constant (de 500 à 700 m^3/s) durant la plus grande partie de l'année, avec un barrage à l'amont et une usine à l'aval. Au niveau des ouvrages, le Rhône constitue un tronçon court-circuité par où transite un débit-réservé de 30 à 100 m^3/s, suivant les aménagements. Durant les périodes paroxystiques, les eaux sont rejetées dans les tronçons court-circuités qui retrouvent pendant quelques jours leur fonctionnement ancien.

Avant la mise en service des usines, le débit moyen annuel était de 445 m^3/s à Sault-Brenaz.

Le Rhône présente un extraordinaire lacis de bras (lônes) enserrant un grand nombre d'îles qui se trouvent en grande partie dans le tronçon court-circuité par la construction du barrage de Brégnier-Cordon (mis en service en 1994).

Entre le pont de Groslée et le pont de Briord, le Rhône parvient à l'extrémité de son cône alluvial récent; il pénètre dans une section à faible pente (qui peut être inférieure à 0,10 m/km). Le lit devient étroit, les îles exceptionnelles. La végétation riveraine n'est présente que dans la plaine d'inondation de Briord : la couche d'alluvions récentes possède une épaisseur de 2 à 6 m. Des argiles grises et des sables constituent le substratum jusqu'à 100 m de profondeur (au moins).

Entre le pont de Briord et le confluent de l'Ain, la pente augmente sensiblement (0,35 m/km), mais le lit d'inondation reste étroit. A l'aval du km 68, le fleuve a creusé un vaste méandre et crée les plaines inondables de Serrières et de Chamboud. Au niveau de Sault-Brénaz, la pente reprend de la vigueur : on trouve les traces d'anciens canyons sous-glaciaires, en partie comblés par les alluvions glaciaires et fluvio-glaciaires.

Biodiversité structurale des sous-systèmes

L'écocomplexe comporte 36 sous-systèmes inégalement répartis (tabl. I). Chaque type de sous-système comprend une communauté végétale qui exploite un volume plus ou moins grand d'atmosphère (compartiment épigé occupé par une plus ou moins grande quantité de biomasse composée de tiges aériennes, de feuilles et d'inflorescences) et un volume plus ou moins grand de sol (compartiment hypogé soumis à des conditions d'aérobiose de façon permanente ou périodique), comportant la biomasse souterraine de rhizomes et de racines), par les sédiments, la matière organique et l'air.

La composition floristique, la structure de chaque type de sous-système, les changements (tabl. II et fig. 5 et 6) qui interviennent au cours du temps dépendent des caractéristiques du secteur biogéographique auquel il appartient (contingent d'espèces élevé, par exemple, dans les couloirs de migration), de sa localisation dans la plaine

d'inondation (isolement ou forte connectivité avec les autres sous-systèmes), des caractéristiques écologiques stationnelles (durée des périodes de submersion, volume de sol soumis à des conditions d'anoxie, etc.).

Il existe une relation étroite entre le volume du compartiment hypogé (par référence à la distance entre la surface du sol et le niveau de la nappe phréatique, en période de basses eaux), le volume du compartiment épigé (la hauteur de la canopée) et la diversité des types biologiques qui coexistent.

Tableau I - Structure floristique des communautés composant les principaux sous-systèmes rhodaniens

n°		nombre de taxons	nombre d'espèces ligneuses	nombre de groupes écologiques
1	Communauté à Betula erecta	29	0	4
2	Communauté à Myriophyllum	29	0	4
3	Phragmitaie - Scirpaie	50	0	6
4	Cladiaie aquatique	17	0	4
5	Cladiaie semi-aquatique	13	2	2
6	Cariçaie type à Carex elata	60	1	9
7	Cariçaie à Carex gracilis	14	3	12
8	Communauté à Filipendula	108	6	12
9	Communauté à Ranunculus repens	102	2	11
10	Communauté à Arrhenatherum	78	2	9
11	Cariçaie à Carex elata et Filipendula	67	3	12
12	Cariçaie à Carex elata et Molinia	42	3	8
13	Cariçaie à Carex elata	32	4	7
14	Cariçaie à Schoenus nigricans	71	3	14
15	Communauté à Molinia coerulea	100	4	15
16	Cladiaie à Solidago	35	4	10
17	Cladiaie à Carex lasiocarpa	39	3	10
18	Aulnaie à Alnus glutinosa	82	14	14
19	Frênaie à Alnus glutinosa et Quercus robur	85	22	14
20	Frênaie à Ulmus minor et Populus alba	100	33	15
21	Frênaie à Salix glutinosa (Arve)	66	26	11
22	Chênaie à Carpinus betulus	82	22	12
23	Communauté à Picea abies	91	22	13
24	Frênaie à Prenanthes	71	26	10
25	Aulnaie à Alnus incana et Senecio fuschi (mont.)	176	34	25
26	Aulnaie à Alnus incana (Oisans)	150	29	25
27	Aulnaie à Alnus incana et Salix glutinosa (collinéen)	161	43	23
28	Aulnaie à Equisetum hyemale (basse plaine)	70	29	13
29	Saussaie à Salix alba et Impatiens	52	12	11
30	Saussaie à Salix alba et Carex	51	14	11
31	Saussaie à Salix triandra	96	12	16
32	Aulnaie à Alnus incana et Carex	19	10	8
33	Communauté à Bidens tripartitus	54	5	12
34	Communauté à Meliotus alba	192	28	22
35	Cladiaie à Schoenus (sur graviers)	42	11	7
36	Cladiaie type (sur graviers)	5	0	2

Le compartiment hypogé se décompose en un grand nombre de sous-espaces stratifiés dont chacun s'individualise par des caractéristiques physico-chimiques et biotiques propres (rapport entre volume de tissus vivants et volume de matière organique morte, rapport entre matière

Tableau II - Liste des différents groupes écologiques et distribution dans les communautés végétales des différents sous-systèmes

n°	nombre d'espèces du groupe	nombre de communautés dans lesquelles le groupe est présent	fréquence cumulée	recouvrement cumulé
1 Hydrophytes des eaux courantes	12	2	70	30
2 Hydrophytes des eaux dormantes	22	5	133	2
3 Hélophytes des eaux peu profondes	9	30	471	61
4 Hélophytes et hémicryptophytes des vases	9	4	67	1
5 Hygrophiles indifférentes	11	29	784	16
6 Hygrophiles d'anmoor et de tourbes à gley	19	15	410	13
7 Hygrophiles des tourbes	7	4	121	1
8 Hygrophiles des tourbes acides	4	1	13	1
9 Hygrophiles des tourbes eutrophes	20	8	364	3
10 Hygrophiles des tourbes mésotrophes	16	3	105	4
11 Hygrophiles des tourbes oligotrophes	4	1	21	1
12 Mésohygrophiles des tourbes à gley, anmoor, hydromull	10	20	288	4
13 Mésohygrophiles d'hydromull	8	17	314	4
14 Mésohygrophiles d'eau circulante	8	1	46	1
15 Mésohygrophiles indifférentes	3	14	224	2
16 Mésohygrophiles des tourbes et d'hydromull	8	11	181	1
17 Mésohygrophiles des tourbes engorgées	5	5	74	6
18 Mésohygrophiles des tourbes aérées	8	3	59	1
19 Mésophiles d'hydromull et de mull	17	6	155	1
20 Mésophiles de mull prairial	18	10	300	4
21 Mésoxérophiles de mull prairial	21	3	53	1
22 Phanérophytes hygrophiles des eaux oxygénées et de tourbes	10	10	115	3
23 Phanérophytes hygrophiles d'anmoor	10	20	316	8
24 Phanérophytes mésohygrophiles	17	13	150	20
25 Phanérophytes mésohygrophiles des eaux fraîches	3	12	123	19
26 Phanérophytes mésophiles de mull et hydromull	19	14	499	36
27 Phanérophytes mésophiles de mull	14	14	329	3
28 Phanérophytes mésophiles de mull calcique	21	8	124	1
29 Phanérophytes mésophiles de mull forestier	11	1	46	4
30 Phanérophytes mésohygrophiles montagnardes	23	5	202	3
31 Phanérophytes mésophiles du montagnard supérieur	9	2	32	1
32 Phanérophytes mésophiles montagnardes	12	1	31	1
33 Phanérophytes mésophiles colonisés des dépôts grossiers	13	2	23	1
34 Phanérophytes photophiles collinéens et montagnards	21	2	55	1
35 Nitratophiles	24	14	348	1
36 Collinéennes-montagnardes	42	5	185	4
37 Collinéennes	25	5	147	3
38 Photophiles des alluvions sableuses	34	1	183	1
39 Photophiles des alluvions inondées périodiquement	7	3	81	3
40 Nitratophiles des alluvions graveleuses	39	3	127	1
41 Photophiles des alluvions graveleuses	6	1	9	1
42 Xérophiles	27	1	49	1
43 Mésohygrophiles d'hydromull et mull actif	13	5	121	1
44 Mésophiles de mull actif	14	12	153	7
45 Mésophiles de mull calcique	13	15	357	8
46 Mésophiles de mull acide	14	1	91	7
47 Acidophiles	12	1	27	1
48 Mésophiles montagnardes de mull actif	21	4	87	1
49 Mésophiles montagnardes de mull	28	2	104	1
50 Mésophiles prairiales montagnardes	16	4	51	1

Les communautés, comprises entre les numéros 21 et 27, présentes dans les sections des étages collinéen supérieur et montagnard inférieur, ont été indiquées pour permettre des comparaisons.

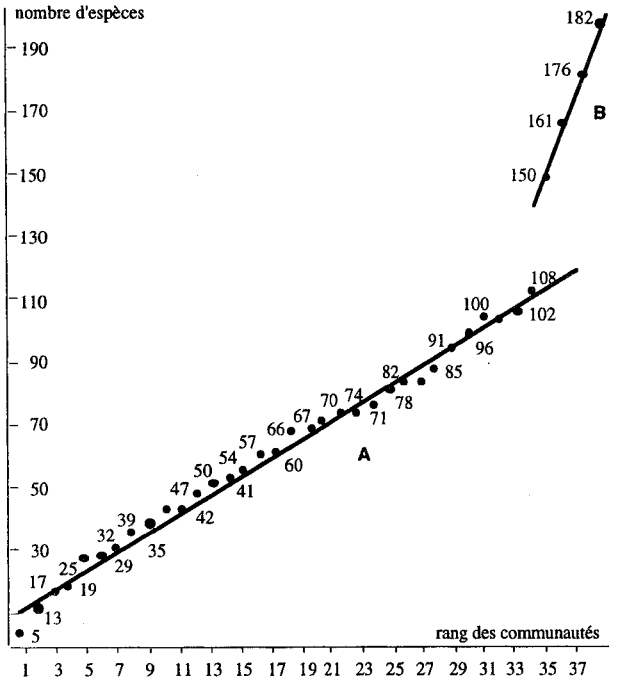

Figure 5 - Ordination des différents types de communautés en fonction de la richesse spécifique. Les droites A et B individualisent, d'une part les communautés alluviales de la basse plaine (altitude inférieure à 300 m) et d'autre part les communautés alluviales des secteurs à pente supérieure à 3‰ (altitude supérieure à 500 m), qui possèdent un plus grand nombre d'espèces (de 21 à 27).

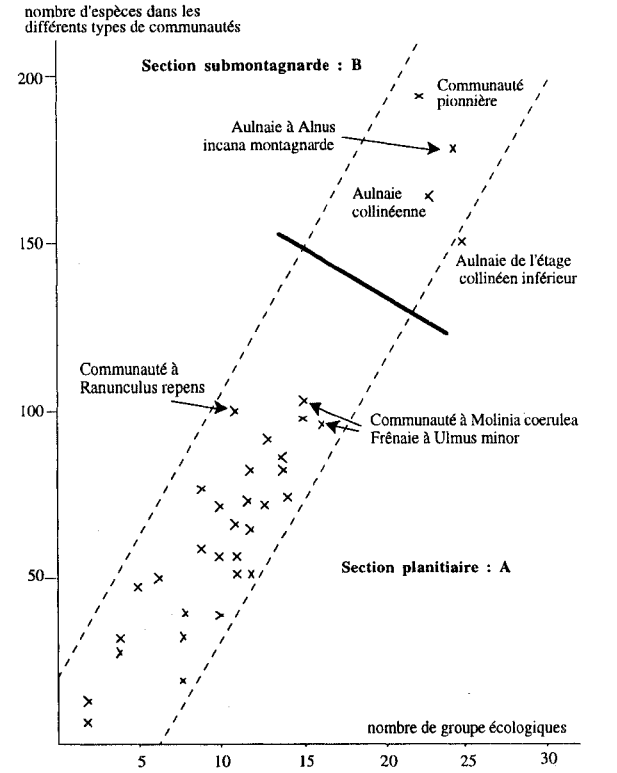

Figure 6 - Ordination des différents types de communautés en fonction du nombre de groupes écologiques qu'elles comportent. Ce sont les aulnaies submontagnardes et collinéennes à *Alnus incana* qui comportent le nombre de groupes écologiques le plus élevé.

minérale et matière organique, entre volume d'air et volume d'eau pendant le cycle annuel, entre cations et anions, entre lignine et cellulose, entre biomasse végétale et biomasse animale). Chacun de ces sous-espaces qui s'étage entre l'humus et le niveau permanent de la nappe phréatique, est exploité par l'appareil souterrain d'un plus ou moins grand nombre de végétaux. Naturellement, c'est au niveau de l'humus et des couches sous-jacentes que le nombre d'espèces est le plus élevé (en particulier présence des herbacées à appareil racinaire superficiel et des ligneux à appareil racinaire traçant à côté des espèces à appareil racinaire plus puissant mais exploitant massivement les premiers décimètres du sol). En revanche, dans le cas des compartiments les plus épais en rapport avec une nappe pouvant descendre jusqu'a 6 m de profondeur, seuls quelques arbres à puissantes racines pivotantes (*Salix, Quercus, Fraxinus*) sont susceptibles d'exploiter le sous-espace inférieur.

Le compartiment épigé comporte des sous-espaces d'épaisseur variable, depuis la litière jusqu'au sous-espace comportant la nappe foliaire de la strate arborescente supérieure (canopée). Chaque sous-espace s'individualise par des rapports entre biomasse caulinaire et biomasse foliaire, entre biovolume et espace non occupé. Il peut être également caractérisé par des modalités particulières des paramètres physico-chimiques (température, degré hygrométrique, éclairement, teneur en CO_2, etc.).

Chacun de ces sous-espaces peut être décomposé en alvéoles, en microcosmes qui sont la conséquence de l'hétérogénéité horizontale : cette hétérogénéité apparaît très nettement au niveau de la strate herbacée des forêts alluviales, par suite de variations hypsométriques (alternance de creux, de bosses, de replats) et par la juxtaposition d'éléments correspondant à un sous-bois dense, à une trouée, exposés à un éclairement latéral ou à des arbres à feuillage léger. Chaque microcosme comporte une nourriture d'autant plus variée que le nombre d'espèces est élevé (écorce, bois, feuilles, fleurs, pollen, nectar, akènes, drupes, baies, carpophores, etc.); les espaces vides sont utilisés par les animaux pour construire leur habitat.

Des transferts interviennent entre sous-espaces. A cet égard, l'humus bénéficie des apports foliaires provenant de l'ensemble des sous-espaces épigés. Les migrations verticales qui interviennent dans le sol *per descensum* (acides humiques, argile, fer) ou *per ascensum* (remontées capillaires) modifient des caractéristiques de chacun de ces sous-espaces.

Le rôle des différents partenaires dans le fonctionnement de la forêt alluviale reste à expliciter. Les travaux de l'équipe de Carbiener et Trémolières (1990) suggèrent que chaque ligneux a une personnalité biochimique qui intervient dans le déroulement et la fermeture des cycles biogéochimiques. La litière des arbustes (*Cornus*, qui est très riche en P) et des arbres de la strate sous-arborescente (*Alnus* dont la litière peut apporter au sol jusqu'à 200 kg/ha d'azote grâce aux *Frankia*) se décompose rapidement et fournit des nutriments aux grands arbres.

Un aspect important est celui de la complémentarité temporelle. Les forêts à synusies vernales sont très productives parce que la décomposition de la nappe foliaire des géophytes provoque un pic de production de nitrates à la fin juin : cette augmentation intervient après le premier pic qui se produit vers la fin avril, après la mise en activité

physiologique des ligneux; l'aération des horizons de surface par suite de la forte évapotranspiration et le stimulus thermique expliquent une forte production de nitrates, même sur les sols hydromorphes. Le lierre, dont les feuilles se décomposent en avril, joue un rôle comparable à celui des géophytes.

Ces phénomènes relais évitent les conséquences d'une lixiviation des nitrates lorsque de fortes pluies interviennent, plus particulièrement dans le cas de sols sableux. Le comportement des espèces au cours du cycle annuel est encore mal connu. *Fraxinus excelsior* et *Cornus sanguinea* n'accumulent pas des réserves dans la partie pérenne au moment de la chute des feuilles. En revanche, *Quercus robur* stocke le P avant la chute des feuilles, aussi l'absorption printanière est faible. Des populations d'herbacées comme celles de *Solidago, Eupatorium, Cirsium* peuvent détourner de grandes quantités d'azote aux dépens des ligneux; par suite de leur forte production de biomasse, ils peuvent constituer des obstacles à la régénération de ces derniers. C'est le cas, par exemple, après des coupes à blanc (Carbiener & Trémolières, 1990). Les liaisons entre biodiversité et fonctionnement sont encore mal connues. De même, la solidité ou la labilité des liaisons trophiques entre les populations composant les différents types de forêts alluviales reste à établir.

La plaine d'inondation comporte une gamme très large de sous-systèmes. Ils diffèrent, d'abord, par leur structure (nombre de sous-espaces, types écologiques et biologiques qui cohabitent), ensuite par leur fonctionnement (efficacité photosynthétique). Tous les cas de figure existent entre le sous-système pionnier à *Agrostis stolonifera* qui comporte deux sous-espaces ayant quelques centimètres d'épaisseur (il s'implante sur les îles basses inondées pendant une grande partie de l'année) et le sous-système correspondant à la forêt de bois durs parvenue à maturité comportant une dizaine de sous-espaces dans le compartiment épigé et autant dans le compartiment hypogé. Quand le compartiment hypogé atteint 5 ou 6 mètres d'épaisseur, chacun des sous-espaces s'individualise par une dynamique particulière de l'eau, en fonction des apports provenant de la nappe phréatique (*per ascensum*) et de ceux provenant des précipitations (*per descensum*). Les différences d'alimentation en eau qui existent entre les sous-espaces expliquent la présence, côte à côte, d'espèces hygrophiles à appareil racinaire puissant, en contact permanent avec la nappe phréatique et d'espèces xérophiles à appareil racinaire exploitant le sous-espace superficiel (en particulier, dans le cas des nappes d'alluvions filtrantes). La notion de variabilité spatiale et temporelle n'a de sens que si on la rapporte à un sous-espace déterminé et à un groupe d'individus, en fonction de leurs particularités morphologiques et anatomiques, de leurs exigences, et de leur capacité de résistance aux stress et aux perturbations.

CHANGEMENTS EN COURS ET HERITAGE DU PASSE

Les successions au cours des trois derniers siècles

Les communautés végétales des différents sous-systèmes s'insèrent dans des successions dont le déroulement résulte d'interactions entre les processus autogéniques (rapports d'indépendance, de subordination, de compétition entre populations) et des processus allogéniques (dissipation de l'énergie cinétique), responsables de la redistribution de sédiments (charriage), d'exportation (érosion) ou d'importation (sédimentation à l'origine de la croissance verticale des dépôts). Les forts débits sont à l'origine de perturbations : destruction partielle ou totale de la partie aérienne, dessouchage et entraînement des bois avec formation d'embâcles, de remaniements du compartiment hypogé. Dans le cas des sites en dehors du champ d'érosion, la crue peut être simplement responsable de stress passagers par submersion.

La formation de trouées par action mécanique de l'eau ou par des interventions humaines (exploitation des bois) permet l'installation d'espèces pionnières opportunistes qui constituent des assemblages éphémères (*Populus nigra, Populus alba, Robinia pseudacacia*) ou durables (*Ailanthus glandulosa, Acer negundo*).

Tous les cas de figure existent entre la succession autogénique *sensu-stricto* et la succession à processus allogéniques prépondérants dont le déroulement est la conséquence de forces extérieures; ces dernières modifient les paramètres physico-chimiques; dans ce cas, on assiste à des recouvrements de communautés ou d'assemblages biotiques éphémères qui, en toute rigueur, appartiennent à des successions différentes.

Dans un écocomplexe à fonctionnement géomorphologique actif où les processus sont reproductibles, les stades pionniers se forment sur une portion de territoire dénudés (bancs d'alluvions qui se forment en période de crue). La succession se déroule jusqu'à un stade plus ou moins avancé, en fonction de la vitesse de migration latérale du chenal ou des bras principaux et de la vigueur des processus de sédimentation. L'érosion finit par faire disparaître la végétation en place mais elle peut renaître, ailleurs, sur un site néoformé. La succession peut se dérouler jusqu'à la communauté ultime ou être interrompue, à un stade intermédiaire, par les crues : dans ce cas, seul un fragment de la séquence est renouvelé.

Nous présentons dans les tableaux III, IV et V, une description les 21 types de successions qui sont caractéristiques de la période post-endiguement du XIXème siècle et de la période antérieure à l'aménagement de la C.N.R. (mise en service de la première usine de la dernière tranche en 1980). Nous indiquerons, par la suite, comment ces successions, qui sont représentatives des deux derniers siècles peuvent être situées dans la métamorphose de l'écocomplexe et quelles sont les tendances en cours.

Nous distinguons :

1 - **Les successions à processus autogéniques prépondérants**. Les entrées de matière sont limitées (effet de peignage par les forêts bordant le chenal principal). Les premiers stades post-culturaux s'individualisent par une forte diminution de la richesse spécifique par implantation d'espèces monopolistes herbacées (*Phragmites, Solidago, Cladium*) ou ligneuses telles que *Frangula alnus, Salix cinerea*. La mise en place d'une communauté forestière de grande taille favorise l'apparition de microcosmes; la richesse spécifique augmente à nouveau.

2 - **Les successions qui se déroulent à l'intérieur des digues construites au XIXème siècle**. Les processus allogéniques sont prépondérants : les redistributions de matière sont vigoureuses mais s'expriment de façon inégale.

Tableau III - Description des principales successions (C. = communautés ou assemblages éphémères d'espèces)

1 - Dépôts sableux, nappe à fortes variations (Séran).
Prairies à *Bromus erectus* ⇨ gr. à *Phalaris arundinacea* ⇨ fourré à *Ulmus minor* et *Rhamnus cathartica* ⇨ frênaie à *Fraxinus excelsior, Quercus robur* et *Carpinus betulus*

2 - Dépôts limono-sableux, nappe entre -1 et -1,20 mètre.
Prairies à *Arrhenatherum elatius* et *Ranunculus repens* ⇨ c. à *Solidago gigantea* ⇨ fruticée à *Viburnum opulus* ⇨ fourré à *Crataegus monogyna* ⇨ frênaie à *Quercus robur* et *Alnus glutinosa*

3 - Sol limono-argileux à gley, nappe entre -0,40 et -0,80 mètre
Prairie à *Ranunculus repens* et *Deschampsia cespitosa* ⇨ c. à *Solidago gigantea* ⇨ fourré de *Cornus sanguinea* ⇨ aulnaie à *Alnus glutinosa* et *Fraxinus excelsior*

4 - Sol humique à gley superficiel, avec anmoor calcique, nappe entre -0,20 et -0,40 mètre.
Cariçaie à *Carex gracilis* ⇨ phragmitaie à *Calystegia sepium* ⇨ fruticée à *Salix cinerea* ⇨ saussaie à *Salix cinerea* ⇨ aulnaie à *Alnus glutinosa*

5 - Tourbe eutrophe avec intercalation de gley, nappe entre -0,10 et -0,20 mètre.
Cariçaie à *Carex elata* et *Filipendula ulmaria* ⇨ phragmitaie à *Filipendula* ⇨ fruticée à *Viburnum opulus* et *Alnus glutinosa* ⇨ aulnaie à *Alnus glutinosa*

6 - Tourbe eutrophe à fort pourcentage de matière organique, nappe entre -0,10 et -0,20 mètre.
C. à *Orchis palustris* et *Schoenus nigricans* ⇨ cladiaie à *Cladium mariscus* ⇨ fruticée à *Frangula alnus* et *Alnus glutinosa*

7 - Tourbe eutrophe, nappe entre -0,20 et -0,40 mètre.
C. à *Molinia coerulea* et *Schoenus nigricans* ⇨ cladiaie à *Cladium mariscus* ⇨ fourré à *Frangula alnus* ⇨ aulnaie à *Alnus glutinosa* et *Betula verrucosa*

8 - Tourbe eutrophe, nappe entre -0,20 et -0,40 mètre.
Prairie à *Molinia coerulea* et *Carex parnicea* ⇨ phragmitaie à *Cladium mariscus* ⇨ fourré de *Frangula alnus* et *Salix cinerea* ⇨ aulnaie à *Alnus glutinosa, Betula verrucosa* et *Fraxinus excelsior*

9 - Tourbe eutrophe, nappe comprise entre -0,40 et -0,60 mètre.
C. à *Molinia coerulea* et *Bromus erectus* ⇨ phragmitaie à *Urtica dioïca* et *Solidago gigantea* ⇨ fourré à *Cornus sanguinea* et *Crataegus monogyna* ⇨ frênaie à *Quercus robur* et *Populus tremula*

On fera la différence entre les paliers inférieurs à proximité du chenal, où les successions sont fréquemment interrompues à des stades juvéniles, et les paliers les plus hauts, éloignés du chenal principal, stabilisés par la végétation où les processus autogéniques deviennent prépondérants. Outre la dissymétrie constatée sur le profil transversal, en rapport avec le gradient de dissipation d'énergie, il existe de nombreux phénomènes de remplacement sur les gradients longitudinaux. C'est le cas, par exemple, des bras de tressage où le passage de l'amont vers l'aval se traduit par une augmentation de pourcentage d'éléments fins et de colloïdes argileux par rapport aux autres fractions granulométriques : le bras est constitué par une gradation de segments (caténa) dont chaque chaînon s'individualise par une succession particulière : elle se déroule suivant des modalités et à une vitesse qui lui sont propres. Il existe, donc une forte diversité biocénotique spatiale et temporelle, physionomique et phytosociologique.

Tableau IV - Description des principales successions (C. = communautés ou assemblages éphémères d'espèces)

10 - Replats, dépôts de sables puis limons.
C. pionnière à *Phalaris arundinacea* ⇨ fruticée à *Salix* divers et *Populus nigra* ⇨ saussaie à *Salix alba* et *Impatiens* ⇨ aulnaie à *Equisetum hiemale* (ou peupleraie à *Populus alba*) ⇨ frênaie-ormaie à *Quercus robur* et *Arum* ⇨ frênaie à *Acer platanoïdes* et *Carpinus* (fig. 10 et 11)

11 - Levées de berges, sables fins.
C. pionnière à *Phalaris arundinacea* ⇨ fruticée à *Salix* divers et *Populus nigra* ⇨ saussaie à *Salix alba* et *Impatiens* ⇨ aulnaie à *Equisetum hiemale* (ou peupleraie à *Populus alba*) ⇨ frênaie-ormaie haute à *Tilia* et *Acer negundo*

12 - Replats des tronçons submontagnards, sables grossiers.
C. à *Epilobium dodonae* ⇨ fruticée à *Salix* divers et *Myricaria* ⇨ saussaie à *Salix eleagnos* ⇨ aulnaie à *Alnus incana* et *Salvia* ⇨ frênaie à *Fraxinus excelsior, Carpinus betulus, Quercus robur* et *Polygonatum*

13 - Replats sableux de l'Ain, sables grossiers.
C. à *Rumex* C. à *Phalaris* ⇨ fruticée à *Salix* divers ⇨ saussaie à *Salix eleagnos* ⇨ C. à *Ulmus minor* et *Fraxinus excelsior* (pas de *Quercus robur*)

14 - Replats sur sol graveleux.
C. à *Epilobium* ⇨ fruticée à *Salix eleagnos* ⇨ saussaie à *Salix eleagnos* ⇨ peupleraie à *Populus nigra* et *Berberis* ⇨ peupleraie à *Populus nigra, Fraxinus excelsior* et *Quercus pubescens*

15 - Bras de tressage à forte pente (> 1‰)
C. à *Phalaris* ⇨ fourré à *Salix* divers ⇨ saussaie *à Salix daphnoïdes* ⇨ aulnaie à *Alnus incana*

16 - Bras de tressage (Ain).
C. à *Phragmites* et *Typha* ⇨ fruticée à *Salix purpurea* ⇨ fourré de *Crataegus monogyna* ⇨ ormaie à *Ulmus minor* (ou frênaie à *Prunus padus* et *Quercus robur*)

17 - Bras de tressage à pente plus faible (Brégnier-Cordon).
C. à *Typha latifolia* et *Phalaris arundinacea* ⇨ fruticée à *Salix triandra* ⇨ saussaie à *Salix triandra* et *Salix viminalis* (saussaie à *Salix alba*) ⇨ aulnaie mixte à *Alnus incana* et *Alnus glutinosa* (peupleraie à *Populus alba*) ⇨ frênaie à *Quercus robur* et *Carex pendula* (ormaie basse, fourré de *Crataegus*) ⇨ frênaie-charmaie à *Quercus robur* et *Filipendula* (s'il y a enfoncement)

18 - Bras de tressage à pente faible isolé du chenal principal
C. à *Typha latifolia* et *Phalaris arundinacea* ⇨ cariçaie à *Carex acutiformis* ⇨ saussaie à *Salix alba* et *Salix cinerea* ⇨ aulnaie mixte à *Alnus incana* et *Alnus glutinosa* ⇨ frênaie à *Prunus padus* et *Quercus robur*

Tableau V - Description des principales successions (C. = communautés ou assemblages éphémères d'espèces)

19 - Bras d'anastomose et méandre à proximité du chenal.
C. à *Scirpus lacustris* et *Phragmitaie australis* ⇨ cariçaie à *Carex elata* ⇨ saussaie à *Salix cinerea* ⇨ aulnaie à *Alnus glutinosa* et *Carex* ⇨ frênaie à *Prunus padus* et *Quercus robur*

20 - Bras d'anastomose et méandre éloignés du chenal.
C. à *Cladium mariscus* et *Phragmites australis* ⇨ C. à *Schoenus nigricans* et *Cladium* ⇨ fourré de *Frangula alnus* ⇨ aulnaie à *Alnus glutinosa, Betula verrucosa* et *Molinia coerulea* ⇨ frênaie à *Fraxinus excelsior* et *Quercus robur*

21 - Tourbière avec communautés de *Sphagnum* (marais à proximité du Rhône, mais en dehors de la plaine d'inondation).
C. à *Cladium mariscus* et *Carex lasiocarpa* ⇨ C. à *Rhynchospora alba* et *Sphagnum* ⇨ C. à *Polytrichum strictum* ⇨ C. à *Betula verrucosa, Pinus sylvestris* et *Calluna vulgaris*

3 - Successions qui se déroulent dans les bras d'anastomose, les méandres et les plans d'eau calme (étang, lac) où les changements sont la conséquence d'atterrissement par formation d'une plate-forme organique par l'entrecroisement des racines et des rhizomes, fermeture du plan d'eau par progression horizontale (multiplication végétative) et par croissance verticale (épaississement de la plate-forme organique par accumulation de matière organique). Si les modalités évolutives se font de façon homogène et à égale vitesse dans une grande partie du plan d'eau, des successions particulières peuvent se produire dans les parties les plus hautes des bordures convexes, qui sont périodiquement exondées, ainsi qu'aux deux extrémités du bras (entrée d'eau et de matière, dissipation d'une plus grande quantité d'énergie, au niveau de l'interface : chenal-bras).

Vitesse de déroulement des successions

Dans des travaux précédents (Pautou, 1988), nous avons montré que, pour un même type de succession, la vitesse de déroulement de la séquence pouvait être différente. L'exposition du site où elle se déroule aux flux de matière provenant du chenal ou l'absence de connectivité, le passage de courants violents responsables de phénomènes de décolmatage ou bien la formation d'un bassin de décantation, l'arrivée d'eau souterraine ou non, sont autant de facteurs qui interviennent sur la vitesse d'atterrissement.

Dans les derniers stades de la succession, la formation de trouées (tempêtes, chablis, exploitation des bois) peuvent être le point de départ de successions secondaires qui pourront conduire, après une période plus ou moins longue, à la communauté ultime ou a son remplacement. Ainsi, l'ostiolisation de la forêt de bois durs permet l'installation de populations pionnières (*Populus nigra*) ou post-pionnières (*Alnus incana* ou *Populus alba*) qui finiront par se transformer en une frênaie. En revanche, si une population *d'Ailanthus glandulosa* s'implante, elle peut faire obstacle au maintien des populations propres au sous-système.

La vitesse de déroulement des successions jusqu'au stade ultime varie en fonction du type de succession et de la localisation du site où elle se déroule.

Nous prendrons le cas le plus favorable, c'est-à-dire celui où les espèces intervenant dans les différents stades, se trouvent à proximité. Dans le cas de successions où la communauté ultime est constituée de bois tendres (*Alnus glutinosa*), le déroulement peut s'effectuer en 60 à 80 ans (succ. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9). Lorsque la communauté ultime est composée de

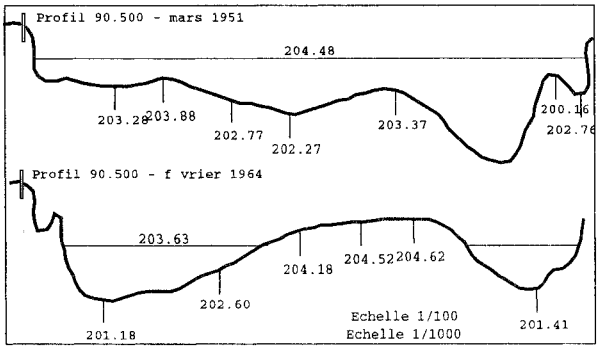

Figure 7 - Profil en travers au km 90.500

Tableau VI - Changements de la richesse spécifique le long de la succession près interruption des opérations de fauche dans les prairies à Molinie sur tourbe (Fossati & Pautou, 1989)

Stade	Espèces dominant les les communautés ou les assemblages éphémères d'espèces	Arrêt des interventions	Nombre d'espèces
A	*Molinia* et *Schoenus* fauché	fauche annuelle	31
B	*Molinia* et *Thalictrum*	fauche alternative	32
C	*Peucedanum*	5 ans	17
D	*Solidago*	9 ans	16
E	*Phragmites* et *Cladium*	16 ans	17
F	*Cladium*	24 ans	8
G	*Frangula*	33 ans	9
H	*Alnus glutinosa*	60 ans	45

bois durs (frênes, chênes), il faut compter 1,5 à 2 siècles pour qu'une communauté stable au point de vue floristique soit en place (1, 2, 14, 15, 16).

Enfin, dans le cas de successions qui se déroulent dans des sites soumis à des processus allogéniques vigoureux, il faut compter 3 à 4 siècles pour qu'une forêt à architecture complexe soit en place, après passage par des stades pionniers et post-pionniers à bois tendres (Schnitzler & Carbiener, 1991; Pautou, 1988).

Dans le cas de successions secondaires, on assiste à une chute de la richesse spécifique par suite de l'implantation des espèces monopolistes. Cette diversité augmente quand la communauté forestière se met en place avec installation d'espèces de sous-bois. Le nombre de ligneux est d'autant plus élevé que le site est productif (remontées capillaires, richesse en nutriments) et que le nombre d'espèces à stratégie offensive (comme *Fraxinus excelsior*, par exemple) est faible.

La richesse spécifique est plus élevée lorsque la communauté d'origine est soumise à des conditions écologiques moyennement contraignantes (prairies mésohygrophiles) et à condition que la fauche soit effectuée de façon régulière.

Le nombre de types biologiques qui se remplacent dans la succession est d'autant plus élevé que les conditions initiales sont éloignées des conditions ultimes. C'est le cas dans les séquences d'atterrissement des basses tourbières où s'implantent des sphaignes. Ainsi, il y a passage de communautés d'hydrophytes liés à un plan d'eau à pH voisin de 8, à eau bien minéralisée (300 mg/l), à des communautés de bryophytes (*Sphagnum, Campylium, Drepanocladus*) en rapport avec une eau d'imbibition à pH = 4,2, faiblement minéralisée (30 mg/l).

Depuis la déforestation néolithique, l'écocomplexe subit de profonds bouleversements : entrée d'énormes quantités de sédiments, formation de couches de tourbe atteignant plusieurs mètres qui ont fortement réduit les surfaces des anciens lacs postglaciaires, diminution de la couverture végétale forestière par la mise en culture, construction de colmatage, prélèvements de matériaux, réseaux de drainage, mise en place de digues, de bassins de colmatage, prélèvement de matériaux, aménagement

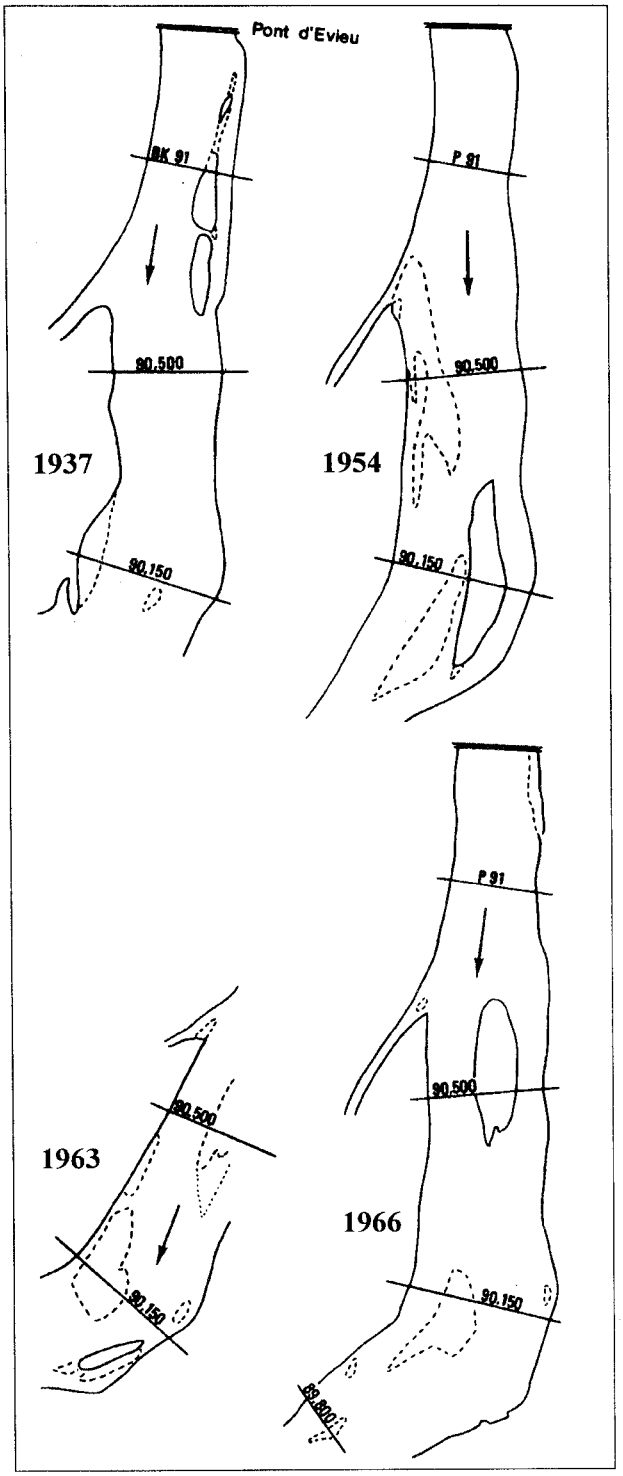

Figure 8 - Formation des îles par fractionnement du chenal

hydroélectriques. Si, depuis 10 000 ans, les volumes d'eau qui transitent dans l'écosystème restent les mêmes dans le cadre d'oscillations périodiques (à l'exception des périodes de péjoration climatique, par exemple, durant le Petit Age Glaciaire), les modalités de dissipation d'énergie s'expriment de façon différente. L' écocomplexe acquiert des propriétés nouvelles (par exemple, réduction du champ d'inondation pour des débits inférieurs à celui de la crue décennale). Ainsi, l'écocomplexe passe à travers différentes phases, donc chacune s'individualise par un ensemble de successions. Des successions peuvent être communes à plusieurs phases, d'autres sont l'apanage de l'une d'elles. Les modifications des conditions écologiques liées à l'effet additif des impacts nous a conduits à définir des suites de communautés allochroniques en rapport avec la déviation des paramètres physico-chimiques.

De façon générale, les interventions humaines ont pour objectif de faire disparaître ou d'atténuer les contraintes spécifiques du système : instabilité des dépôts, anoxie, submersion. Les ouvrages figent le système sur le plan géomorphologique et provoquent un enfoncement de la nappe. Dans les tronçons amont, les endiguements du XIXème siècle et les aménagements du XXème ont provoqué, par endroits, un enfoncement de la nappe dépassant 4 à 5 mètres de profondeur.

Une suite est constituée par des fragments de successions accolés bout à bout et correspondant aux changements brutaux ou progressifs des caractères écologiques provoqués par des actions anthropiques. On peut faire des comparaisons avec l'épissage entre deux brins d'ADN. Des communautés ou des assemblages d'espèces composant les successions peuvent rester stables pendant plusieurs décennies, voire pendant plusieurs siècles (cas des prairies à *Molinia coerulea* sur tourbe fauchées tous les ans) puis être brutalement remplacées par un autre type. L'enfoncement de la nappe provoque le passage de la communauté en place à une communauté s'inscrivant dans une succession appartenant au palier altitudinal supérieur. La distance entre la communauté originelle de la première succession et la communauté ultime de la succession qui se déroule actuellement est d'autant plus grande que l'énergie dissipée sur le site concerné a été très élevée au cours des périodes antérieures.

Insertion de l'état actuel dans une histoire de l'écocomplexe de plusieurs millénaires

La disparition du pont nord-Atlantique, il y a 60 x 10^6 d'années et la diminution des températures à partir du pliocène devaient provoquer, par isolement et refroidissement, l'extinction des espèces qui composent encore actuellement les forêts de bois durs en Amérique du Nord, dans les îles Canaries ou sur le rebord du Caucase.

L'analyse des macro-restes et des fossiles trouvés sur le site de Meximieux, à proximité de Lyon, montre qu'une flore très diversifiée existait, au pliocène, il y a 12 x 10^6 d'années. La température moyenne, évaluée à 18°C, devrait permettre la persistance de familles qui avaient joué un rôle majeur dans la mosaïque végétale au cours du miocène. Les Salicacées, les Platanacées, les Ulmacées, les Tiliacées étaient largement représentées à côté de familles comme les Magnoliacées disparues aujourd'hui. La flore comportait des espèces d'origine très différentes : espèces américaines, européennes, centre-asiatiques, méditerranéennes. Les feuillus cohabitaient avec des conifères, des palmiers et des fougères.

La richesse spécifique devait être encore très élevée si on l'évalue, à travers le nombre de familles de végétaux vasculaires qui cohabitaient. Durant cette période, se mettent en place les ancêtres des espèces actuelles comme *Ulmus brauni, Juglans acuminata, Populus alba, Viburnum whymperi, Corylus macquarii* (Magnin, 1884).

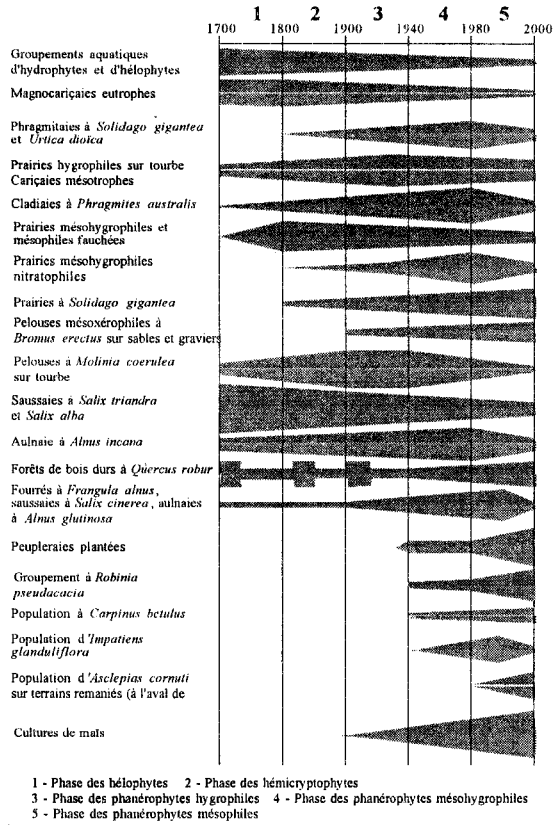

Figure 9 - Évolution des principaux types de communautés végétales et de quelques populations entre 1700 et 2000.

A la suite de l'épreuve glaciaire, dans un vaste espace vide, commence une phase de colonisation des habitats aquatiques (immenses lacs post-glaciaires) ainsi que des franges alluviales bordant le fleuve. Dès -13 000 BP, des communautés d'hydrophytes et d'hélophytes comportant déjà un lot d'espèces actuelles se mettent en place (7 espèces de potamogeton dans l'ancien lac du Bourget). On peut penser que la biodiversité des hydrophytes a dû passer par un maximum (Gaillard, 1984). Les hélophytes vont jouer un rôle majeur dans la transformation de l'écocomplexe. Ils vont élaborer des radeaux flottants par l'entrelacement des rhizomes et des racines qui seront à l'origine de la formation de tourbe.

La déforestation néolithique est le premier impact qui va profondément modifier la plaine d'inondation. Elle est responsable d'une entrée énorme de matériaux et de la surélévation des anciens lacs post-glaciaires. Les surfaces en eau permanente vont se réduire au profit des surfaces inondées de façon temporaire. Le nombre de phanérophytes et d'hémicryptophytes augmente.

Après le réchauffement holocène, vers -8000 BP, des communautés assez proches de celles qui existent aujourd'hui étaient présentes: communautés à *Myriophyllum* et *Nuphar*, communauté à *Potamogeton*, communautés de characées, roselière à *Phragmites australis* et *Cladium mariscus*, cariçaies diverses, mégaphorbiaie à *Filipendula ulmaria*, forêts de bois tendres à *Salix*, *Populus* et *Alnus*, forêts de bois durs à *Ulmus*, *Acer*, *Fraxinus* et lianes (Borel *et al*, 1990). On peut s'interroger sur les conséquences des évènements paroxystiques sur l'organisation de la mosaïque végétale, avant que l'homme ne possède les techniques lui assurant la maîtrise des flux. Schnitzer et Carbiener (1993) pensent qu'une vingtaine de crues majeures ont créé une large gamme d'habitats favorables à une dynamique forestière vigoureuse. Une partition de la plaine d'inondation va s'effectuer entre les parties soumises à ces puissants remaniements, où les phanérophytes vont se diversifier et les anciennes cuvettes atterries où les groupes herbacés spécifiques des tourbières s'implanteront (bryophytes appartenant aux genres : *Hypnum*, *Sphagnum*, cypéracées, juncacées).

L'homme, par ses interventions sur les flux et sur le tapis végétal, va modifier fortement la biodiversité. Le déboisement de la plaine, la construction de digues, de réseaux de drainage, les bassins de colmatage sont responsables d'un étalement des gradients hydriques avec diversification des hémicryptophytes et réduction des surfaces occupées par les phanérophytes. Les recherches menées par P. Jouannaud apportent des informations inédites sur l'histoire du marais de Lavours. Dès le XIIème siècle le marais était le domaine des prairies à graminées et à joncs, la "blache". Au Moyen-Age, l'élevage était sa vocation première. Amédée III de Savoie attribua, en 1132, aux religieux de la Chartreuse d'Arvières des pâturages pour faire hiverner les moutons dans le marais de Lavours et sur les collines voisines. A la même époque, les moines Cisterciens d'Hautecombe fondèrent une "grange" à Lavours, c'est-à-dire un établissement agricole, composé de religieux convers et destiné à assurer, pour le compte de l'abbaye et sous la direction du cellerier (économe) du monastère, l'exploitation de ce domaine.

L'élevage est la ressource essentielle de la "grange". Entre le Rhône et le Séran, le domaine comporte onze hectares de prés vergers (on peut ce demander, cependant si les ligneux n'étaient pas des chênes pédonculés dont les glands servaient de nourriture aux cochons), et quarante hectares de prés riches en espèces appétibles. Il faut ajouter une quarantaine d'hectares de prés-marais, situés au confluent du Séran et du Rhône, où le bétail peut pâturer et dont la blache est utilisée comme fourrage, litière ou engrais vert pour les terres et les vignes; 68 ha de forêts, s'étendant jusqu'à Culoz et Ceyzérieux, source de matières premières pour la charpente ou le chauffage, dépendaient du domaine. La forêt était donc un élément indispensable à la vie pastorale. L'élevage devint rapidement l'activité essentielle de la "grange", par suite de l'élévation de niveau de vie au 13ème siècle, ce qui entraîna dans l'Europe occidentale une consommation accrue de viande bovine et ovine.

La forêt de Lavours faisait partie du domaine; devenue bien national par un décret de 1789, la forêt fut victime d'un manque de surveillance sous la révolution. Sauvée sous l'Empire, car réservée à l'usage des seuls habitants de Lavours et Ceyzérieu, la forêt de Lavours fut vendue en 1853 avec "faculté de défrichement", conformément à une loi autorisant l'aliénation des forêts improductives et même le défrichement des forêts de plaine. C'est une des rares forêts marécageuses de la plaine d'inondation qui ait échappé à la destruction! (Jouannaud *et al.*, à paraître)

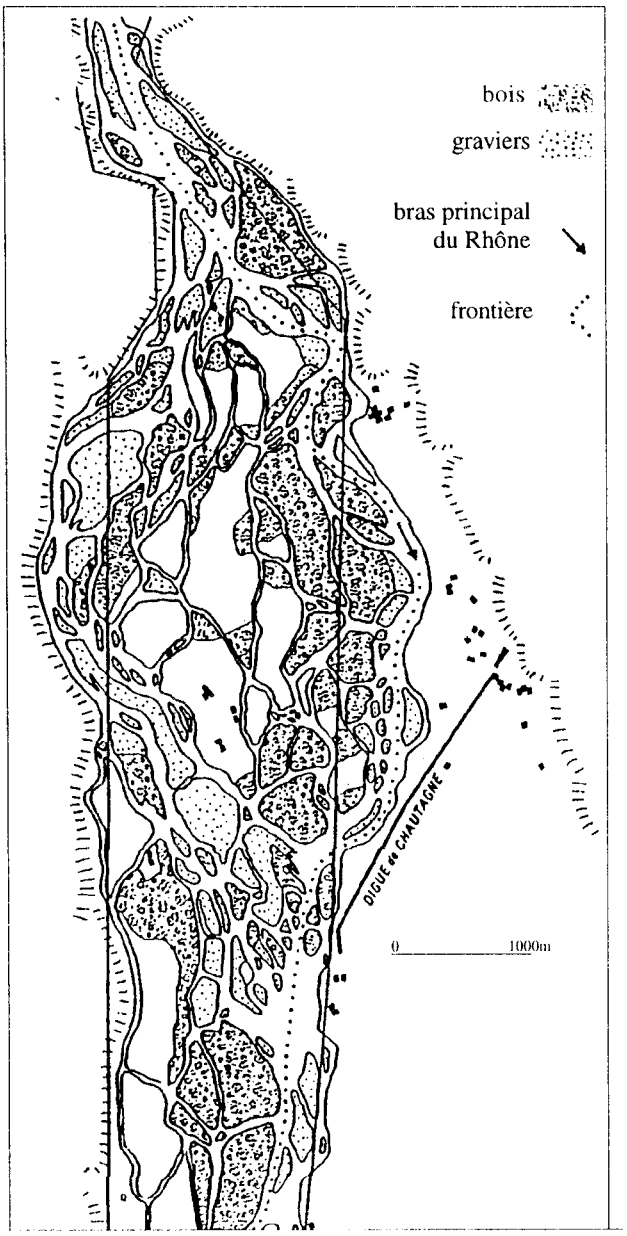

Figure 10 - Les îles de la Malourdie en 1860. On soulignera le grand nombre d'îles de faible superficie : les plus hautes sont occupées par des près et des cultures. Les îles boisées comportaient des fruticées, des bois de saules divers et quelques aulnaies à *Alnus incana* (d'après Bravard, 1921).

Après la Révolution, les communes riveraines ont partagé le marais; des lots ont été attribués par tirage au sort, aux familles intéressées par l'exploitation de la blache. Elle provoque des conflits entre communes voisines. Le tribunal de Belley et la cour d'appel de Lyon doivent arbitrer.

L'exploitation du marais est réglementée, par les arrêtés municipaux des communes concernées : date de clôture de pâturage, au début du printemps, pour permettre la repousse de la blache; date des premières fauches, (fin juillet, début août), et l'ordre dans lequel les différentes parcelles seront coupées.

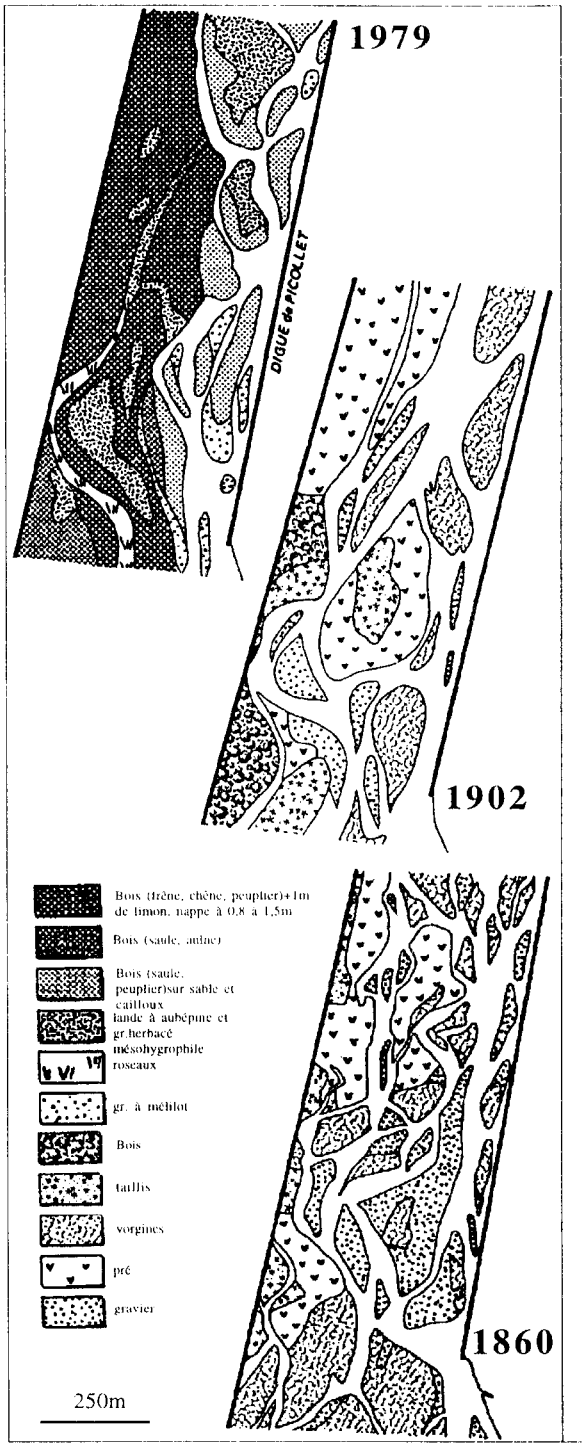

Figure 11 - Dynamique de la végétation d'un tronçon du Rhône endigué en Chautagne. On note le très grand nombre de bancs de graviers en 1860. Le dépôt de sables a permis l'installation de saussaies à *Salix alba*; en 1902, tout les bancs sont occupés par des communautés de ligneux; la forêt de bois durs s'étend après 1902; la sédimentation des limons a favorisé son extension. (d'après Bravard, 1981)

Les conseils municipaux se préoccupent aussi de l'entretien du marais : curage des fossés de drainage, creusement de fossés nouveaux; construction de ponts.Les travaux sont effectués par les bénéficiaires du marais.

Les paysans sont attachés au marais. Chaque tentative de mise en culture déchaîne les passions; le projet d'assèchement de l'ingénieur Sinot, au milieu du XIXème siècle, fut fortement critiqué par les conseils municipaux. Les paysans tiennent également à la vaine pâture, qui permet aux plus pauvres de conduire leurs bêtes dans le marais, après la récolte. Les conseils municipaux protestent contre les lois de 1889 et 1890 qui l'abolissent.

Pour les populations riveraines le marais représentait un immense pâturage de 3000 ha aux animaux des villages environnants, en même temps qu'une réserve de fourrage pour l'hivernage du bétail. Cinq mille animaux domestiques y trouvaient leur nourriture au début du 19è siècle. Le "foin de cheval" et la "fine blache" étaient les plus appréciés; les mauvaises blaches servaient de litière et donnaient un excellent engrais pour les vignes (Jouannaud *et al.*, à paraître).

Les interventions régulières de fauche et de pâturage ont diversifié les peuplements d'hémicryptophytes et les hélophytes. Le XXème siècle marque l'arrêt d'une utilisation uniforme et traditionnelle des marais et des îles. L'injection d'énergie et de nutriments dans le système condamne la production et l'exportation de matière organique. La construction des ouvrages de génie civil limite les surfaces où les processus allogéniques peuvent s'exprimer. Les processus autogéniques deviennent prépondérants; ils sont à l'origine d'une progression des plantes monopolistes ainsi que des ligneux et d'une chute brutale de la richesse spécifique chez les herbacées.

L'arrêt de l'exploitation des bois dans les îles dans la deuxième moitié du XXème siècle favorisa la diversification des ligneux sur les paliers d'altitude élevée. L'aménagement hydroélectrique de la fin du XXème siècle va amplifier le phénomène. L'abaissement du niveau des nappes, la mise hors inondation (à l'exception des épisodes paroxystiques), la stabilisation des matériaux augmentent le stock des hémicryptophytes et des phanérophytes et favorisent l'entrée, dans l'écocomplexe, de groupes écologiques et de groupes biologiques jusque-là exclus. En revanche, la disparition des espèces hygrophiles et mésohygrophiles spécifiques s'accélère. Globalement, la richesse floristique se maintient mais elle perd sa spécificité.

Au cours de l'histoire de l'écocomplexe, quelques populations ont joué un rôle dans la structuration des communautés et influencé fortement la biodiversité. *Alnus glutinosa, Salix cinerea* ont toujours occupé de vastes surfaces, dans tous les sites inondés de façon fréquente ou engorgés de façon permanente. Vers -6000 à -5000 BP, les forêts de bois durs étaient dominées par des *Ulmus* (*Ulmus laevis, Ulmus minor*); *Ulmus laevis* n'existe plus à l'état spontané dans l'écocomplexe. Durant le Moyen-Age, *Quercus robur* était une des espèces majeures dans les forêts hygrophiles implantées sur les sols lourds ainsi que dans les bras colmatés (Bravard, 1987). Dans les îles fréquemment rajeunies par les redistributions de matière, les saules des torrents alpins liés à des eaux fraîches sur des dépôts grossiers devaient occuper de vastes surfaces (*Salix daphnoïdes, Salix eleagnos*) à côté de *Myricaria germanica*. La stabilisation des îles, la formation d'une couverture de sables fins et de limons consécutive aux endiguements réduisent la représentation de ces derniers au profit de *Salix alba* et *d'Alnus incana*.

L'approfondissement des nappes, consécutif aux endiguements du XIXème siècle, l'arrêt des exploitations de bois à courte période de rotation vont défavoriser les bois tendres au profit de *Fraxinus excelsior, Tilia cordata, Acer negundo, Acer campestre*. L'approfondissement de la nappe phréatique consécutif à l'aménagement hydroélectrique de la Compagnie Nationale du Rhône est susceptible de favoriser des espèces encore peu représentées, telles qu'*Acer platanoïdes, Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Quercus pubescens*.

Les espèces introduites peuvent avoir un effet dépressif sur la biodiversité. C'est le cas de *Solidago gigantea* qui s'implante massivement dans plusieurs sous-systèmes, d'*Impatiens glanduliflora* qui n'existait pas il y a une cinquantaine d'années. Des espèces d'introduction plus récente sont susceptibles de connaître une explosion démographique au cours des prochaines années, avec des conséquences fâcheuses pour la biodiversité : c'est le cas de *Polygonum sachalinense*, et d'*Acer negundo*. On peut se demander quelle peut-être l'ampleur du phénomène. Ainsi, dans la Réserve de la Platière, les populations d'*Acer negundo*, après avoir constitué des forêts, connaissent, maintenant, une phase de déclin (Pont, com. pers.). Les populations de *Fraxinus angustifolia* semblent reprendre le dessus.

QUELS CHANGEMENTS PEUT-ON ENVISAGER DANS L'AVENIR

Parmi les scénarios retenus, les auteurs (Chauvet & Olivier, 1993) s'accordent sur une augmentation de la température moyenne de 1 à 2°C en été; elle serait plus élevée en hiver. Des vagues de froid pourraient, cependant, intervenir et être responsables de fortes fluctuations thermiques. Le total pluviométrique de l'automne et de l'hiver se maintiendrait ou augmenterait; en revanche, un déficit pluviométrique serait enregistré pendant la période d'activité physiologique (printemps et été). Les pluies tomberaient de façon plus irrégulière. A une variabilité annuelle se surajouterait une variabilité inter-annuelle (par exemple séquences d'années déficitaires). Globalement, l'évapotranspiration potentielle augmenterait de 200 mm par an. La fréquence des événements météorologiques paroxystiques (tempêtes, cyclones) serait plus élevée (Chauvet & Olivier, 1993). Les changements climatiques interviendraient dans le cadre d'une évolution provoquée par la construction des barrages. Les tendances en cours pourraient être amplifiées :

1- diminution des surfaces soumises à un rajeunissement de façon régulière;

2- augmentation du volume de sol soumis à l'aérobiose et donc du nombre de sous-espaces exploités par les végétaux;

3- multiplication des interfaces et des sites d'implantation des plantes monopolistes et des ligneux (par exemple par la création d'un réseau de drainage);

4- allongement du gradient hydrique avec apparition d'habitats occupés par des espèces mésoxérophiles et xérophiles;

Tableau VII - Stades d'évolution de l'écocomplexe

A - **Richesse spécifique des phanérophytes très élevée** (angiospermes et gymnospermes) durant le pliocène (-12 x 10^6 BP).
B - **Richesse spécifique des hydrophytes et des hélophytes élevée**; diversification des bois tendres; bryophytes nombreux (à partir de -10000 BP), avec la formation des grands lacs post-glaciaires et le démarrage des séquences d'atterrissement.
C - **Diversification des phanérophytes de type bois dur**; à partir de -8000 BP.
D - **Apogée des hémicryptophytes** : écocomplexe soumis à l'action des crues; exportation d'une grande quantité de matière organique (XVI, XVII, XVIIIème siècles).
E - **Répartition équilibrée entre espèces des bois durs et des bois tendres** : des progressions des plantes monopolistes (XIXème siècle); impact des digues.
F - **Diversification des bois durs et raréfaction des bois tendres** (XXème siècle), impact des réservoirs.
G - **Descente des espèces collinéennes et pénétration des espèces sud-occidentales** (XXIème siècle), si un réchauffement climatique intervient.

5- augmentation des habitats soumis à de longues périodes de stase (phases silencieuses durant lesquelles les changements sont, uniquement, de type autogénique);

6- diminution des surfaces où se produisent des transits de sédiments et de nutriments, mais augmentation des stocks de matière organique (diminution des exportations);

7- augmentation de la richesse spécifique chez les bois durs mais diminution du nombre de bois tendres (disparition des espèces alpiennes : *Salix daphnoïdes, Salix pentandra...*);

8- augmentation de la biodiversité chez les peuplements d'invertébrés et de la production de biomasse dans les habitats à longue mise en eau pendant la saison froide (si des précipitations élevées interviennent durant cette période), mais diminution pendant la saison chaude;

9- appauvrissement de la richesse spécifique chez les sous-systèmes herbacés mésohygrophiles par suite de la réduction des périodes de submersion et la réduction du nombre de perturbations, provoquées par l'action des crues (la genèse des sites neufs ne se produit plus), l'enfoncement des nappes et l'arrêt des exportations d'herbe et de bois. En revanche une explosion démographique de populations monopolistes est à envisager;

10- si un réchauffement de la température intervient, un déplacement des espèces alluviales de 500 à 700 m (Ozenda & Borel, 1991) est possible : la majorité des espèces qui composent la forêt de bois durs des basses plaines alluviales ne dépasse pas 700 m. C'est le cas de *Quercus robur, Ulmus minor, Robinia pseudacacia*. On peut donc envisager une remontée de la forêt de bois durs dans les sections montagnardes des vallées alpines jusqu'à 1200 à 1400 m et la progression des bois durs à large tolérance thermique, comme *Fraxinus excelsior* et *Acer pseudoplatanus*, dans l'étage subalpin actuel. Ces espèces qui sont présentes à la limite supérieure de l'étage montagnard pourraient constituer une bande forestière entre 1600 et 2400 m. Des représentants des bois tendres, comme *Populus alba* et *Populus nigra*, qui sont surtout représentés dans l'étage collinéen, s'implanteraient massivement sur les sites dénudés par l'action érosive, dans l'étage montagnard. La remontée des espèces supra-méditerranéennes à l'intérieur des vallées alpines est à envisager; c'est le cas de *Fraxinus angustifolia oxyphylla*, de *Platanus occidentalis*, voire de *Quercus ilex* ainsi que des compagnes de la chênaie à *Quercus ilex*. En revanche, des espèces alpines alluviales, qui trouvent actuellement des conditions optimales dans les sections montagnardes disparaîtront dans les grandes plaines d'inondation alpines ou péri-alpines. Les saussaies à *Salix daphnoïdes* et *Salix pentandra*, les fourrés à *Myricaria germanica* et les aulnaies à *Alnus incana*, qui sont encore largement représentés entre Genève et Lyon sont voués à disparaître. Les modifications du climat vont accélerer une évolution provoquée par la construction des barrages.

- La mise hors-inondation, l'enfoncement de la nappe phréatique, la réduction des surfaces soumises à l'action des eaux courantes défavorisent l'aulne blanc au profit du frêne commun. Actuellement, *Alnus incana* connaît un effondrement démographique dans de nombreuses îles, mais progresse dans les tronçons endigués influencés par les retenues (Isère, Drac).

- La réduction de la couverture nivale dans les étages subalpin, alpin et nival modifiera profondément le régime des cours d'eau. Les incidences d'un réchauffement sur la couverture nivale ont été étudiées en se référant à une augmentation de la température moyenne de l'air de 1,8°C et du rayonnement infra-rouge incident de 3% : la conséquence est un apport d'énergie supplémentaire de l'ordre de 20 W/m^2 (modèle Crocus, *in* Ozenda & Borel, 1991). Dans l'étage subalpin des Alpes du Nord, la durée moyenne de l'enneigement serait réduite de près de 20%. La réduction de la hauteur du manteau de neige atteindrait 50 cm dans le bassin supérieur du Rhône. Le débourrement serait avancé de 15 à 20 jours, ce qui rendrait les espèces prairiales et celles du sous-bois plus sensibles à l'action du gel. La conséquence la plus grave d'un changement de climat serait la réduction des apports en eau pendant la saison chaude, provenant de la fusion nivale et glaciaire. Cette réduction de l'enneigement serait moins marquée au-dessus de 3000 m (10% environ), mais les surfaces concernées sont réduites (si on fait exception du bassin de l'Arve).

- *Alnus incana* est une espèce qui est liée à des hautes eaux pendant la saison chaude et à des eaux fraîches. Les apports qui se produisent du mois d'avril à la mi-août seront réduits, et fait aggravant, la température augmentera de quelques degrés. Ces aulnaies à *Alnus incana* pourraient également disparaître des cônes de déjection, des cônes d'éboulis et des pentes alimentées par les eaux de fusion nivale et glaciaire. Dans les basses vallées, le passage d'un régime glaciaire à un régime pluvio-nival ou pluvial favorisera la progression des aulnaies à *Alnus glutinosa* en bordure du chenal. On peut penser que la végétation alluviale rhodanienne se rapprochera de celle qui est implantée dans le domaine atlantico-européen, comme la Garonne. Les aulnaies à *Alnus viridis* qui occupent massivement l'étage subalpin cèderont la place à des frênaies et se déplaceront vers les versants nord de l'actuel étage alpin (entre 2400 et 3000 m).

11- La réduction des écosystèmes de bois tendres (saussaies à *Salix alba*, aulnaies à *Alnus incana*) qui est en cours devrait s'amplifier au profit des sous systèmes de bois durs. Il faut envisager une dénaturation de ces forêts de bois durs par l'introgression d'espèces qui sont, actuellement, bien représentées dans le collinéen thermophile, mésophile ou mésoxérophile, comme *Quercus pubescens*. Des frênaies

à *Fraxinus excelsior, Fraxinus oxyphylla, Robinia pseudacacia, Quercus robur, Quercus pubescens, Quercus*

Tableau VIII - Exigences des espèces au point de vue thermique

Gr. 1 espèces présentes sur l'ensemble du profil longitudinal (*Carex pendula, Ficaria verna*)
Gr. 2 espèces qui disparaîtront si Tm > 11°C (*Alnus incana, Salix daphnoides, Myricaria germanica*)
Gr. 3 espèces qui disparaîtront si Tm > 10°C (*Petasites officinalis, Petasite albus, Calamagrostis varia*)
Gr. 4 espèces qui disparaîtront si Tm > 12°C; absentes des enclaves médioeuropéennes de la région méditerranéenne (nombreuses cypéracées des marais tourbeux)
Gr. 5 espèces qui disparaîtront si Tm > 13°C; actuellement à leur limite, à la transition "médioeuropéen-méditerranéen" (*Solidago gigantea, Filipendula ulmaria*)
Gr. 6 maintien de nombreuses espèces des forêts de bois durs et de bois tendres : *Salix alba, Salix eleagnos, Populus alba, Populus nigra, Fraxinus excelsior, Acer platanoides, Acer campestre, Ulmus minor*
Gr. 7 maintien de nombreuses espèces des communautés semi-aquatiques (cariçaies à carex, cladiaies, prairies à *Molinia*, prairies à *Arrhenatherum*, etc.)
Gr. 8 descente des espèces collinéennes amplifiée (exemple du Drac et de l'Ain) : cistacées (*Fumana, Helianthemum*), crassulacées (*Sedum*)
Gr. 9 remontée des espèces suivantes si Tm > 12°C : *Fraxinus angustifolia, Morus alba, Aristolochia clematis*
Gr. 10 remontée des espèces suivantes si Tm > 13°C : *Genista scorpius, Lonicera etrusca, Spartium junceum, Quercus ilex*
Gr. 11 remontée des espèces suivantes si Tm > 14°C : *Iris foetidissima, Sison ammonum, Pastinaca urens*
Gr. 12 descente des espèces de la charmaie et de la chênaie à *Quercus pubescens* sur les paliers les plus hauts : *Melica nutans, Salvia glutinosa, Mercurialis perennis, Carex alba*,etc.
Gr. 13 disparition dans les stations abyssales des plantes des éboulis alpins si Tm > 9°C : *Linaria alpina, Gypsophila repens, Dryas octopetala*
Gr. 14 progression des espèces liées à des eaux stagnantes et à un climat plus chaud : *Alnus glutinosa, Salix atrocinerea, Viburnum opulus*

ilex présents dans la vallée de la Garonne pourraient s'implanter dans la vallée du Haut-Rhône. On peut s'interroger sur le comportement d'espèces mésophiles comme *Carpinus betulus* et *Fagus sylvatica*. Actuellement, on constate une descente de ces espèces dans les basses plaines. La mise hors-inondation favorise ce phénomène de transgression dans la mesure où ces espèces trouvent, au fond des vallées, des sols bien pourvus en eau et une humidité atmosphérique élevée. L'enfoncement des nappes phréatiques et une atmosphère desséchante (degré hygrométrique peu élevé) pourraient interrompre cette descente dans ces stations abyssales.

12- Plusieurs espèces de bois tendres sont susceptibles, néanmoins, de maintenir leurs effectifs voire de les augmenter. C'est le cas de *Populus nigra* et de *Salix eleagnos*. Ces espèces peuvent persister sur d'épaisses couches de sédiments ou des dépôts artificiels qui ne sont plus influencés par la nappe phréatique. En fait, il s'agit d'espèces photophiles dont les graines germent au cours des périodes de fortes précipitations. Des peupleraies à *Populus nigra, Salix eleagnos, Quercus pubescens* commencent à s'implanter sur les paliers les plus hauts du tronçon court-circuité par la construction du barrage d'Anglefort.

13- Le contingent d'espèces des pelouses sèches (pelouse à *Bromus erectus* et *Brachypodium pinnatum*, pelouse à *Fumana procumbens* et *Teucrium montanum* sur les dépôts graveleux et sableux en rapport avec une nappe profonde) devrait fortement augmenter sur les paliers les plus hauts des tronçons endigués (exemple de la vallée du Drac).

14- De fortes précipitations en l'automne pourraient favoriser la progression des adventices des cultures sur les bancs d'alluvions sableuses et limoneuses. C'est le cas de thérophytes tels que *Setaria viridis, Setaria verticillata, Panicum capillare, Digitaria sanguinalis, Echinocloa crus galli*, etc. Des apports copieux d'origine météorique pendant la saison froide devraient provoquer une diversification des espèces vernales (plantes à bulbe et à rhizome) qui entrent en activité physiologique à partir du 15 février et ont fleuri, au moment où la mise en place de la nappe foliaire des ligneux se termine (aux environs du 15 avril). Les espèces prairiales, qui ont une croissance rapide durant les mois d'avril et de mai, devraient assurer leur production de biomasse avant la phase de pénurie hydrique. On peut penser que ce sera le cas sur les sols à épaisse couverture limoneuse. De façon générale, beaucoup de graminées sont capables, après floraison, de passer plusieurs mois à l'état de vie ralentie, en se séparant d'une partie de l'appareil aérien. Les pluies d'automne, sous un climat plus doux, devraient assurer une augmentation de la production de biomasse, l'activité photosynthétique pouvant se poursuivre pendant l'hiver, les cultures de blé d'hiver seront privilégiées par rapport aux cultures de blé d'été.

15- Les phénomènes de réchauffement et d'océanisation sont susceptibles de favoriser les espèces de l'Europe tempérée des forêts alluviales comme *Allium ursinum, Arum maculatum, Convallaria maialis* et les géophytes subocéaniques, sub-continentales comme *Anemone nemorosa, Ficaria verna, Polygonatum multiflorum*. En revanche, ils pourraient défavoriser les espèces sub-continentales comme *Pulmonaria obscura, Corydalis cava, Primula elatior, Scilla bifolia, Anemone ranunculoides*. Ces espèces sont en progression dans les sous-systèmes forestiers, en dehors du champ d'inondation (Schnitzler-Lenoble *et al*, 1991).

Tableau IX - Modifications probables des rapports entre groupes biologiques. Seul le genre est précisé pour alléger le tableau

Gr. 15 espèces prévernales favorisées : *Ficaria, Anemone, Ranunculus, Allium*
Gr. 16 familles vernales et automnales favorisées : labiées, caryophyllacées, astéracées
Gr. 17 familles vernales favorisées : graminées et papilionacées des prairies. Difficultés en fin de cycle
Gr. 18 espèces annuelles automnales favorisées si des pluies se produisent en septembre et octobre : *Panicum, Setaria, Echinocloa, Digitaria*
Gr. 19 espèces annuelles méditerranéennes à cycle hivernal favorisées : espèces telles que *Diplotaxis erucoides*
Gr. 20 espèces à croissance rapide défavorisées pendant la saison chaude : *Solidago, Helianthus, Impatiens, Polygonum, Zea*
Gr. 21 progression des nitratophiles : *Urtica, Galeja, Lappa, Sambucus*
Gr. 22 si les crues provoquent des fortes redistributions de matériaux, maintien des photophiles : *Populus nigra, Populus* ***alba***, *Salix purpurea, Salix eleagnos*

16- Une augmentation de la température de 2°C pourrait éliminer dans les basses plaines d'inondation les espèces qui ne pénètrent par dans l'étage méso-méditerranéen, comme *Pinus sylvestris, Betula verrucosa, Populus tremula, Salix daphnoïdes, Abies pectinata, Picea abies*. En revanche, dans les bassins d'altitude plus élevée, situés à l'intérieur des Alpes (comme par exemple, le bassin de Bourg-d'Oisans) où l'amplitude thermique est plus marquée, elles pourraient se maintenir.

DISCUSSION

Si on dispose d'outils pour quantifier les différents aspects de la biodiversité, il est difficile de les expliquer et d'élaborer des scenarii prédictifs sur les changements probables. Ces difficultés s'expliquent par les modifications des paramètres physico-chimiques qui interviennent depuis plusieurs décennies, par effet additif des actions anthropiques (augmentation de la teneur en CO_2, des apports azotés d'origine atmosphérique, du taux d'ozone, des nutriments, des herbicides, des modifications affectant les conditions hydrologiques, des conséquences de la déprise agricole sur la démographie des populations. On maîtrise mal les effets des interactions entre ces nombreux paramètres sur les végétaux. L'émergence de conditions écologiques inédites est à l'origine de phénomènes d'innovation qui s'exprime par des réponses biologiques nouvelles (par exemple, l'extinction ou croissance exponentielle de populations). Il faut faire la part entre des évolutions qui s'expriment depuis plusieurs dizaines d'années, c'est à dire dont les causes sont enracinées dans un passé plus ou moins éloigné, et des tendances évolutives qui ont des origines plus récentes et qui commencent à se dessiner mais sont susceptibles de s'amplifier au cours des prochaines décennies. Il est fondamental d'établir des états de références précis comme ont tenté de le faire de nombreux auteurs dans l'ouvrage "Global biodiversity assessment" édité par Heywood V.H. & Watson R.T. (1995).

Il existe de nombreuses incertitudes sur le devenir de la végétation dans l'hypothèse d'un réchauffement. Comme l'indiquent Hubbie *et al.*(1994), les réponses biologiques dépendront des interactions entre les différents paramètres du climat, des disponibilités nouvelles en ressources alimentaires, du régime et de l'intensité des perturbations. Si on peut faire des simulations sur le déplacement des espèces en prenant comme référence l'augmentation de la température moyenne, les modélisations deviennent plus difficiles lorsqu'on essaie de combiner l'ensemble des paramètres météorologiques et climatiques, en prenant en compte leur variabilité. Les conditions extrêmes (températures très basses au printemps, séquences d'années froides ou sèches, étés torrides,...) sont susceptibles de limiter la progression des espèces en altitude ou en latitude. De fortes perturbations peuvent modifier complètement les caractéristiques géomorphologiques des écocomplexes fluviaux. Schnitzer & Carbiener (1993) rapportent que, depuis le réchauffement holocène, une trentaine de très fortes crues ont bouleversé les plaines d'inondation de l'Europe moyenne.

Les phénomènes de dissociation vont affecter les communautés végétales par éclatement des bioclimats actuels, dans la mesure où les partenaires qui cohabitent sur la même portion de territoire tolèrent des gammes de variations des différents paramètres écologiques (températures maximales, températures minimales, degré hygrométrique de l'air, nombre d'heures d'insolation...) qui ne sont pas superposables et ne se recouvrent que partiellement; nous avons montré, d'autre part, que des espèces ayant des exigences écologiques opposées pouvaient être associées, dans la mesure où elles exploitent des sous-espaces différents.

Les travaux que nous menons sur les conséquences de la construction de réservoirs sur la végétation des basses plaines d'inondation montrent que de nouveaux assemblages se constituent; ainsi, sur les paliers en rapport avec une nappe phréatique proche, mais qui ne sont inondés qu'à l'occasion des crues décennales, des communautés de bois dûrs, envahies par des espèces collinéennes, sont en cours de structuration; des rapports nouveaux de compétition vont s'instaurer. Des explosions démographiques sont susceptibles de se produire en même temps que des extinctions massives.

On manque d'informations sur la flexibilité, la résilience des écosystèmes en place, c'est-à-dire sur la capacité de remplacement des espèces majeures par d'autres espèces (Cranley, 1989) lorsqu'ils subissent des altérations. Peut-on faire la différence entre des espèces clés (Bond W.J., 1994) qui jouent un rôle prépondérant dans la structuration des écosystèmes, le fonctionnement des réseaux trophiques et le déroulement des cycles biogéochimiques et celles dont la présence est superfétatoire. Purves *et al.* (1992) indiquent que dans la forêt péruvienne, une douzaine de figuiers et de palmiers (il existe 2000 espèces de ligneux) font vivre un peuplement très diversifié d'oiseaux et de mammifères frugivores à une période où les fruits sont rares. Ces frugivores interviennent de façon efficace dans la dissémination des diaspores. Chez nous, l'espèce banale, *Phragmites australis*, est très attractive pour les araignées de type Salticides qui recherchent l'architecture des chaumes pour construire leur toile, pour des hyménoptères Pompilidés qui vivent dans les tiges sèches du roseaux, pour les odonates (du genre *Aeshna*), pour des diptères de la famille des dolichopodidés dont les larves sont phytophages, pour les papillons (sur les 10 espèces qui ont pour plante hôte le roseau, 6 espèces sont rares). Les oiseaux, les diptères scatopsidés recherchent les ceintures de *Phragmites australis* à l'interface "terre-eau". Les mêmes remarques s'appliquent à un autre hélophyte, *Cladium mariscus*, qui constitue un habitat privilégé pour une centaine d'espèces d'araignées dont 39 sont exceptionelles (Villepoux, com. pers.). Lorsque les individus sont trop nombreux, on constate, en revanche, un appauvrissement de la flore; ainsi, dans la cladiaie, les espèces carnivores comme *Drosera longifolia, Parnassia palustris*, ou *Utricularia minor*, disparaissent.

On citera le cas d'une espèce qui colonise les terrains abandonnés en Amérique du Nord : *Asclepias cornuti* qui est très attractive pour un grand nombre d'insectes en particulier de couleur orange et noire (Marie Victorin, 1964).

Des espèces comme *Salix eleagnos* et *Salix alba* jouent un rôle majeur dans la mesure où ils constituent des populations pionnières qui s'implantent dans des sites soumis à de longues périodes de submersion et d'engorgement des sols. En favorisant la sédimentation, ils diminuent les contraintes par excès d'eau et permettent une diversification des espèces ligneuses mésohygrophiles et mésophiles. Les *Salix* sont, en outre, des espèces hôtes pour une soixantaine d'espèces de lépidoptères.

Quercus robur est associé à une gamme très étendue de champignons, dans le cas d'associations mycorhiziennes (Carbiener *et al.*, 1974); ses différentes parties (feuilles, fruits, bourgeons, rameaux, écorce, bois) sont consommées par une vingtaine d'invertébrés, en particulier des coléoptères, des lépidoptères et des hémiptères (Duvigneaud, 1974).

Il reste à évaluer la contribution des interactions que développent les espèces clefs avec les autres partenaires au

fonctionnement de l'ensemble de l'écocomplexe et les conséquences lorsqu'elles sont interrompues.

Seules des opérations de fauche répetée sont capables de maintenir une richesse spécifique élevé dans les prairies. Nos travaux ont montré qu'après l'abandon des prairies, en quelques années, 90% des espèces vasculaires sont éliminés par quelques populations monopolistes et qu'en moins de 30 ans, des fourrés de ligneux de 3 à 5 m de hauteur occupent une grande partie de l'espace. Les animaux sauvages comme les chevreuils ou les sangliers, voire les cerfs sont faiblement attirés par les espèces herbacées des marais. Il n'existe pas l'équivalent des grands herbivores de la savane, comme les éléphants, qui jouent le rôle d'espèces clefs (Woodward, 1994). Le recours au brûlage est une solution pour interrompre la dynamique de la végétation mais présente des inconvénients pour la faune.

Des animaux de taille plus modeste, peuvent intervenir dans le maintien de certaines communautés. C'est le cas des castors, au niveau des communautés de bois tendres; des lapins de garenne et des lièvres communs, au niveau de la forêt de bois durs, dans la mesure où les effectifs sont en augmentation sur les paliers qui ne sont plus inondés de façon régulière.

On peut se demander si, en terme de biodiversité, le concept d'espèce clé peut s'appliqué à des espèces qui jouent un rôle majeur dans la structuration de communauté à architecture complexe, (c'est-à-dire, favorisant la mise en place de nombreuses strates, comportant un grand nombre de ligneux capables d'assurer sa permanence par une phénomène d'autorégénération, à la faveur des trouées). C'est le cas, par exemple, de *Fraxinus excelsior*, espèce qui régénère massivement, par suite de l'abandon des activités agricoles traditionnelles (fauche, pâturage), de la modification des conditions hydrologiques (enfoncement des nappes phréatiques) et d'une répartition régulière des populations dans l'espace alluvial. La croissance rapide des individus, la formation d'une litière nitrifiante, la capacité de régénération à l'intérieur de la communauté, les capacités d'ajustement aux changements (stockage des nutriments, en l'absence d'inondation, régulation stomatique), la taille élevée des individus adultes, la grande longévité sont autant d'attributs biologiques et physiologiques qui favorisent la genèse de communautés à richesse spécifique élevée. Tous les cas de figures existent entre une communauté paucispécifique à strate arborescente représentée uniquement par *Fraxinus excelsior* et une communauté comportant une trentaine d'espèces ligneuses; le dernier cas ne se réalise que si le site colonisé est entouré par des semenciers correspondant aux différents partenaires. Des conditions spatio-temporelles favorables doivent permettre aux jeunes individus de s'implanter en même temps que ceux de *Fraxinus*. Les espèces opportunistes peuvent, à la faveur de situations hydrologiques favorables, occuper massivement l'espace et empêcher l'installation de *Fraxinus excelsior*. C'est le cas *d'Acer negundo* ou de *Polygonum sachalinense*. *Fraxinus excelsior* se comporte, en outre, au niveau de la forêt de bois durs alluviale, comme une espèce redondante. Elle occupe les niches écologiques libérées par la forte mortalité qui a touché les populations d'*Ulmus minor* soumises aux attaques de graphiose.

Nous avons montré, qu'au cours des différents stades d'évolution de l'hydrosystème, plusieurs espèces clés jouent un rôle structurant majeur et conduisent à la mise en place d'écosystèmes ayant chacun leur spécificité. En fait, chaque espèce clé impose un type de hiérarchie, les espèces subordonnées occupant les places restées vides ou les niches qu'elle crée. Mais ce qu'on admet comme superfétatoire le reste-t'il lorsque les écosystèmes sont sollicités par des perturbations de forte ampleur? Comme le souligne Lawton J.H. & Brown V.K. (1994), ce n'est que sur de longues périodes que l'on peut évaluer la capacité de redondance d'un écosystème. Les espèces dites secondaires ne sont-elles pas susceptibles de jouer un rôle majeur dans la restauration de ce dernier, à l'occasion d'événements paroxystiques? En fait, dans les écocomplexes fluviaux, ce sont les crues qui permettent de tester le rôle les populations faiblement représentées.

Dans les plaines d'inondation, à fonctionnement géomorphologique actif, les écosystèmes ont une vie éphémère; ils sont détruits par l'action érosive mais se reconstituent ailleurs sur les sites neufs résultant du charriage et de la sédimentation. L'écocomplexe présente une stabilité de trajectoire (Frontier & Pichod-Viale, 1991) par l'intermédiaire de successions qui se déroulent sur une portion de territoire depuis des sous-systèmes herbacés pionniers jusqu'à des sous-systèmes forestiers de bois durs à architecture complexe et finissent par disparaître, par suite du fonctionnement chaotique de l'écocomplexe. En fait, on est en présence d'un tapis végétal qui est toujours en mouvement; la biodiversité peut-être considérée comme l'expression d'un remplacement de stades ayant des durées de vie très differentes. La stabilité du système réside dans sa capacité de reproductibilité.

Quel est le nombre minimum d'espèces nécessaires au bon fonctionnement d'un réseau trophique (Woodward, 1994)? La complémentarité spatio-temporelle d'apports organiques issus d'espèces dont les litières ont des propriétés biochimiques est-elle une condition nécessaire? Schnitzler (1988) a montré que dans les forêts de bois durs, les populations d'*Hedera helix* jouent un rôle majeur dans le fonctionnement de la forêt par leur phénologie et leurs propriétés biochimiques; les feuilles constituent en juin une litière qui se décompose rapidement et conduit à une forte production de nitrates, au moment où les ligneux ont des besoins élevés. Dans ce domaine, peut on également faire la part entre espèces clés et espèces superfétatoires?

Un changement des conditions écologiques qu'il soit d'origine hydrologique ou climatique ne va-t'il pas provoquer une pénétration massive de plantes invasives (Macdonald, 1992) susceptibles de désorganiser des niveaux de biodiversité spécifiques? Woodward (1994) montre les conséquences d'opérations de drainage dans des marais occupés par une communauté de cyprès chauve. L'abaissement de la nappe a favorisé l'arrivée d'espèces banales et augmenté la probabilité d'incendie; dans un deuxième temps, des espèces pyrophytes à large amplitude écologique se sont installées. Schuzle & Mooney (1994) pensent que la diversité des groupes fonctionnels et des paysages devrait décliner dans les climats tempérés et les régimes tropicaux par suite des apports d'azote d'origine atmosphérique et des changements dans l'utilisation des espaces agricoles. C'est le cas dans les plaines d'inondation où la surabondance des nutriments a plusieurs causes : non-exportation de la matière organique en rapport avec la déprise agricole, eutrophisation des eaux, pluviolessivats. L'espace alluvial est monopolisé par des espèces

nitratophiles comme *Phragmites australis, Solidago gigantea, Phalaris arundinacea, Urtica dioïca, Impatiens glanduliflora* et, depuis une vingtaine d'années, par *Polygonum sachalinense, Polygonum cuspidatum*, et *Sambucus ebulus*. Les conséquences sont une chute brutale de la diversité spécifique (Pautou & Manneville, 1995). Dans des conditions de fertilité élevée, seules les perturbations d'origine anthropique (fauche, régulière) ou des chaînes ramifiées de prédateurs sont capables de maintenir une biodiversité élevée. En l'absence de contrôles abiotiques, les populations de compétiteurs imposent leur hégémonie. Un niveau moyen de contraintes (asphyxie, anoxie, instabilité, pénurie en eau, pauvreté trophique) permet, en revanche, de maintenir un niveau de diversité acceptable.

A partir de seuils précis correspondant à l'augmentation des contraintes, la richesse floristique chute brutalement; c'est le cas, par exemple, des cariçaies à *Carex elata*, qui sont inondées pendant une grande partie de l'année par une lame d'eau atteignant 80 cm à 1 m; en revanche, la richesse des peuplements d'invertébrés est très élevée.

Comme le souligne Solbrig (1992), la biodiversité n'est pas une ressource mais une propriété des systèmes vivants, c'est à dire non linéaires et présentant des dynamiques chaotiques. Il s'agit, donc, dans une tentative de gestion de la biodiversité, de faire la part entre des évolutions réversibles qui assurent, par le biais de successions plus ou moins longues, un retour à l'état d'origine et des évolutions irréversibles, qui sont la conséquence d'une interruption des processus assurant la reproductibilité des écosystèmes constituant le noyau dur des écocomplexes, les plaines d'inondation, par exemple.

La construction de digues, les prélèvements exagérés de matériaux, le stockage d'énormes volumes d'eau dans les réservoirs conduisent à une végétalisation des lits et à une augmentation de la biodiversité biocénotique. On peut se demander si les forêts de bois durs qui sont en train de se constituer dans les chenaux endigués pourront persister ou bien si un retour au stade de départ est possible à l'occasion d'une crue centennale ou bi-centennale. En revanche, on peut penser que dans les parties de la plaine d'inondation qui sont à l'extérieur des digues, la mise hors-inondation, la stabilisation des dépôts, l'absence de recharge des horizons superficiels du sol en calcium, l'enfoncement des nappes phréatiques conduiront à une évolution irréversible qui se traduira par la disparition des forêts de bois durs alluviales et leur remplacement par des communautés collinéennes authentiques (charmaie à *Fraxinus excelsior* et *Quercus robur* ou chênaie à *Quercus pubescens*).

En 10 000 ans, l'écocomplexe rhodanien a subi de profonds bouleversements, dont l'origine se trouve dans des changements climatiques irréversibles (réchauffement holocène) mais, également, dans des fluctuations (petit âge glaciaire, augmentation thermique postérieure). Ces changements ont eu des effets sur la couverture végétale. Les modifications biotiques qu'ils ont provoquées ont été amplifiées ou atténués par les actions anthropiques, qui ont démarré au Néolithique (déforestation). Le perfectionnement des moyens technologiques, depuis le XIXème siècle (ouvrages de génie civil), est à l'origine d'un changement de la trajectoire suivie par l'écocomplexe.

L'évolution de l'écocomplexe est la conséquence d'une séquence d'atterrissement d'immenses lacs post-glaciaires par un remblaiement minéral (constitution de vastes cônes de déjection) et formation d'épaisses couches de tourbe dans les cuvettes lacustres isolées par la progression de la charge grossière. Ce remplissage du berceau de la plaine d'inondation, creusé dans la mollasse par les glaciers, a conduit à multiplier les interfaces :

- entre bande active du fleuve et cuvette lacustre avec constitution de sols argilo-limoneux,
- entre marais tourbeux et massifs calcaires (présence de nombreuses émergences),
- entre affluents du fleuve et marais, avec constitution de levées de berge sableuses et replats limoneux,
- entre lacs et marais (implantation d'assemblages d'espèces à forte productivité),
- entre chenal principal et paliers végétalisés (peignage des sédiments).

L'entrée d'immenses quantités d'eau (et en même temps de sédiments) et d'énergie cinétique provenant des bassins supérieur et intermédiaire, augmentée par les déboisements et la mise en culture du Néolithique, de l'époque gallo-romaine, du Moyen-Age, est à l'origine d'une forte hétérogénéité longitudinale (passage d'un fonctionnement à tresses à des bras d'anastomose et des méandres), transversale (passage de fluvio-sols bruts à texture grossière dépourvus de matière organique et fréquemment remaniés à des sols organiques stabilisés) et verticale (écart d'une dizaine de mètres entre les points les plus profonds du chenal, l'axe des grandes vitesses, et les paliers les plus hauts de la plaine d'inondation).

La création, aux XVIIème et XVIIIème siècles, de canaux dans les marais permet de transporter l'argile et la tourbe dans des barques. La création de la peupleraie de Chautagne conduira à créer un réseau de drainage très hiérarchisé. Dans ce dernier cas, il y a multiplication des interfaces, des écotones qui vont devenir des pôles de fixation pour les hélophytes et les phanérophytes, de nombreux types d'habitats pour des populations d'invertébrés. L'interface "champ-forêt" est favorable aux lianes (*Clematis vitalba* par exemple) ainsi qu'aux nitratophiles (*Rubus*).

Plusieurs phénomènes socio-économiques sont responsables d'une augmentation de l'hétérogénéité : affectation des parcelles aux riverains, remplacement d'une gestion collégiale par une gestion individuelle par les particuliers, abandon progressif des interventions dans les marais et dans les îles (première guerre mondiale, mécanisation et utilisation des engrais chimiques, hégémonie des cultures céréalières par rapport à l'élevage), une conséquence de ces changements est la multiplication de portions de territoire ayant chacune leurs modalités propres de changements par suite d'une irrégularité des rythmes d'interventions, avec augmentation des surfaces forestières et des surfaces d'openfield (surabondance des nitrates et des phosphates), multiplication des interfaces entre parcelles fauchées régulièrement et parcelles abandonnées, qui constituent des "têtes de pont" pour les espèces monopolistes herbacées, ainsi que les ligneux arbustifs (*Frangula*).

La péjoration du petit âge glaciaire est responsable d'une migration de la charge grossière dans les basses vallées et favorisera la formation de communautés à caractère alpin affirmé (proches des forêts bordant les torrents de montagne), ainsi que le fonctionnement par tressage; l'amélioration climatique ultérieure favorisera la formation d'habitats à

couverture limoneuse, représentatifs des grandes plaines alluviales médio-européennes, favorables à l'installation de forêts de bois durs diversifiées. Les endiguements du XIXème siècle vont provoquer une discontinuité : sédimentation abondante à l'intérieur des digues, croissance altitudinale des îles, comblement des chenaux, enfoncement de la nappe phréatique; en revanche, diminution des entrées de limons, stabilisation des sédiments, mise hors-inondation durable des communautés hygrophiles et surtout mésophiles, tassement de la tourbe, adoption par la nappe phréatique d'un régime pluvial dans les parties à l'intérieur des digues. Les aménagements de la CNR. vont, dans les tronçons court-circuités, amplifier ces phénomènes : tarissement de la charge de fond avec tendance à l'incision, enfoncement de la nappe phréatique plus marqué, apparition d'une discontinuité verticale entre les paliers inférieurs alimentés par les lâchers des barrages et les paliers supérieurs recouverts par les eaux, une fois chaque 20 ou 30 ans seulement, création d'habitats xériques.

Après la mise en place des grands lacs post-glaciaires, l'évolution de l'écocomplexe s'est traduite, dans un premier temps, par la réduction des sous-systèmes aquatiques au profit de sous-systèmes semi-aquatiques à la faveur de sols minéraux ou organiques et, dans un second temps, par une réduction de ces derniers au profit de sous-systèmes terrestres de plus en plus affectés par la pénurie en eau. Les habitats fréquemment remaniés occupés par des communautés d'herbacées ont cédé la place à des habitats sur dépôts stabilisés occupés par des ligneux. Les vitesses de changement ne sont pas les mêmes dans les différentes parties de la plaine d'inondation. Ainsi, en trois siècles, les communautés aquatiques et semi-aquatiques du lac n'ont subi que de très légères modifications. En revanche, les forêts du complexe insulaire de la Malourdie ont été soumises à un enfoncement de la nappe phréatique, dépassant par endroits 4 m. Nous avons montré que la plaine d'inondation est constituée par une juxtaposition d'unités espace-temps, dont chacune s'individualise par des modalités propres de changement (Pautou & Girel, 1995).

La mise en place de réservoirs permet un contrôle plus efficace de l'énergie. En-dessous des crues décennales, la plaine d'inondation n'est plus inondée. En revanche, en période de forte crue, les ouvrages ne peuvent empêcher l'inondation et la concentration de forts volumes d'eau dans un intervalle de temps très court. Le stockage des matériaux lourds dans les retenues accélère l'érosion régressive, dans les tronçons où interviennent des prélèvements de matériaux. Il peut y avoir des effets additifs dans les sections en queue d'aménagement. L'évolution se fera par une augmentation des discontinuités entre les différents tronçons court-circuités, entre parties de la plaine, protégées des crues de fréquence décennale, et parties inondées pour les mêmes débits. Il y a diminution des interfaces par la mise en place d'ouvrages parallèles au cours d'eau (digues, routes, remblais des voies ferrées), diminution de la connectivité transversale mais augmentation de la connectivité longitudinale, par la mise en place d'ouvrages artificiels (progression des plantes naturalisées). Élaborer des scénarios prédictifs sur le changement de la biodiversité dans la plaine d'inondation est difficile, dans la mesure où les effets des actions anthropiques s'ajoutent des modifications climatiques, difficiles à appréhender.

Les interventions humaines ont trois effets majeurs :

- diminution des apports pendant la saison chaude. La construction de 14 barrages sur le cours du Rhône depuis 1976, dont deux stockent 1100 x 10^6 m^3 s'est accompagnée d'une réduction des entrées d'eau pendant la période d'activité physiologique. Le régime nivo-glaciaire est de moins en mois affirmé (Vivian, 1994). Dans les parties les plus hautes des tronçons courts-circuités, les végétaux manquent d'eau pendant la période où l'activité physiologique est maximale. L'arrivée de plantes mésoxérophiles et xérophiles en témoigne.
- enfoncement des nappes phréatiques. Cet abaissement, qui atteint 2 à 3 m à proximité des barrages, s'est ajouté à celui provoqué par la mise en place des digues au XIXème siècle.
- mise hors-inondation de vastes surfaces et stabilisation des dépôts de sédiments.

Les changements et les fluctuations climatiques ont également des effets perceptibles. Depuis 1867, par suite de la diminution des surfaces glacées, on estime à 600 000 m^3 la quantité d'eau en moins qui ne transite plus dans le Rhône (Vivian, 1994). Les hivers sont plus arrosés. Le premier maximum du climat continental s'observe de plus en plus rarement.

Tableau XI - Modifications provoquées par les endiguements du XIXème siècle et l'aménagement hydroélectrique du XXème siècle

1 - Raréfaction des populations de bois tendres (*Salix alba, Salix viminalis, Alnus incana*).
2 - Progression de populations de bois tendres à large amplitude écologique (*Populus nigra, Populus alba, Salix eleagnos*).
3 - Progression des populations de bois durs mésophiles (*Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus, Acer platanoides, Acer negundo, Carpinus betulus, Tilia sylvestris, Tilia platiphyllos, Robinia pseudacacia*, etc).
4 - Progression de populations monopolistes (*Acer negundo, Buddleia variabilis, Sambucus ebulus, Ailanthus glandulosa, Amorpha fruticosa, Phragmites australis, Cladium mariscus, Phalaris arundinacea, Solidago gigantea, Allium ursinum, Aegopodium podagraria, Filipendula ulmaria, Impatiens glanduliflora, Equisetum hyemale*).
5 - Progression des populations de nitratophiles par entrée de nutriments et accumulation de matière organique (*Urtica dioïca, Rubus fruticosus, Humulus lupulus, Solidago gigantea, Polygonum sachalinense, Polygonum cuspidatum, Convolvulus sepium, Galeja officinalis*).

Une augmentation de la température ajoutée à une diminution des apports en eau et plus particulièrement en été seront préjudiciables à la végétation à caractère alpin. Une différence de 1 à 2°C (sur les moyennes) est susceptible de se traduire par des modifications substantielles du pool d'espèces (pour les communautés supra-méditerranéennes, la température moyenne actuellement est de 12°C; pour les communautés planitiaires collinéennes, elle est de 10°C, pour les communautés montagnardes elle est de 8°C).

Les études diachroniques de la végétation indiquent une tendance au réchauffement moins marquée. La comparaison des relevés effectués en 1970 et en 1993 dans les forêts de l'étage subalpin du Briançonnais montre une remontée des étages de 8 et 11 m par décade soit un réchauffement de 0,004 à 0,06°C, soit en un siècle une remontée d'une centaine de mètres correspondant à une augmentation de 0,4 à 0,6°C. Il faudrait 2 siècles pour qu'une augmentation de

1°C intervienne (Dupouey & Cadel, com. per.). La méthodologie repose sur un échantillonnage diachronique (relevés de végétation qualitatifs et quantitatifs) exploités par des analyses factorielles des correspondances. Cette approche a, cependant, ses limites : dans un espace non saturé, il n'y a pas correspondance entre surfaces potentielles et surfaces occupées; il faut prendre en compte l'existence de mouvements de populations indépendants des changements climatiques.

Quatre espèces sont présentes dans ces trois étages : *Fraxinus excelsior, Pinus sylvestris, Alnus glutinosa, Salix cinerea*; elles devraient se maintenir dans la vallée du Rhône si une augmentation de 2°C intervenait; mais un abaissement des nappes serait catastrophique pour les deux dernières.

Alnus incana est une des espèces les plus vulnérables dans la mesure où elle exige des eaux courantes et fraîches pendant la saison chaude. Elle souffre déjà de la stabilisation des sols, de l'approfondissement des nappes et de la concurrence de *Fraxinus excelsior*. On peut penser qu'une augmentation de 2°C provoquerait un déclin de l'espèce. La question se pose également pour *Quercus robur* et *Carpinus betulus* dont la limite méridionale se trouve dans le Trièves et au niveau des terrasses de Romans; un déficit estival et une augmentation de la xéricité de l'air seraient très défavorables à ces espèces.

Une augmentation sensible de la température devrait avoir peu d'effets sur des espèces de lumière comme *Populus nigra, Populus alba, Robinia pseudacacia*. C'est surtout la fermeture du milieu, consécutive à l'absence de redistribution des sédiments, qui aura des effets dépressifs sur les populations.

La progression du chêne pubescent et des érables, déjà effective, devrait s'amplifier. La richesse spécifique est susceptible d'augmenter fortement par remontée vers le Nord de nombreuses plantes mésogéennes. Des températures descendant à -20°C, même si elles ne se produisent que deux ou trois fois par siècle, pourraient constituer un obstacle à la progression des espèces sud-occidentales vers le nord.

Un grand nombre d'espèces ont une grande amplitude thermique dans la mesure où elle sont présentes depuis l'étage méditerranéen jusqu'à l'étage montagnard. Plusieurs structurent les communautés alluviales. Nous citerons : *Equisetum limosum, Equisetum hyemale, Urtica dioica, Phragmites australis, Typha latifolia, Polygonum amphibium, Schoenus nigricans, Festuca rubra, Molinia coerulea, Scirpus lacustris, Nuphar lutea, Melilotus alba, Carex vesicaria, Carex elata, Carex pendula, Iris pseudacorus, Juncus subnodulosus, Cladium mariscus, Hedera helix, Thalictrum flavum, Rubus caesius*. Les populations pourraient être affectées indirectement par le biais de la compétition.

Un réchauffement de 1 à 2°C augmentera la richesse spécifique par l'arrivée d'un contingent d'espèces qui sont représentées dans les forêts alluvialles de l'étage supramediterranéen (13 à 15°), (Bois des Ramières en amont du confluent de la Drôme avec l'Isère) et cela d'autant mieux que les dépôts sont filtrants. *Tilia cordata, Tilia platyphyllos* qui sont présents dans les forêts alluviales de l'étage supra-méditerranéen maintiendront leurs effectifs; une augmentation des espèces d'érable est attendue avec la progression d'*Acer negundo, Acer campestre, Acer opalus* et *Acer monspessulanum* (tabl. VIII et IX).

Dans la plaine d'inondation du Rhône, le réchauffement des eaux serait défavorable à *Alnus incana, Prunus padus, Salix daphnoides, Salix pentandra, Myricaria germanica* et aux résineux *Abies pectinata, Picea abies*. Un régime de type méditerranéen ou continental sec favorisera *Quercus pubescens* et *Pinus sylvestris*. Une océanisation plus affirmée serait favorable aux espèces suivantes : *Carpinus betulus, Quercus robur*. Par contre, un degré hygrométrique de l'air peu élevé pendant la période d'activité biologique devrait permettre la progression des effectifs de *Pinus sylvestris*.

- Des espèces d'introduction récente comme *Acer negundo* (très abondant dans les tronçons supra-méditerranéens), devraient progresser; il en est de même pour *Polygonum sachalinense, Robinia pseudacacia, Ailanthus altissima*.
- Dans le tronçon supra-méditerranéen (entre Lyon et Valence) des espèces de la charmaie comme *Viola reichenbachiana, Arum maculatum, Carex alba, Primula elatior*; présence de *Brachypodium sylvatica, Ficaria verna, Anemone nemorosa, Viola hirta, Chaerophyllum temulum, Euphorbia amygdaloides* sont susceptibles de disparaître si le caractère méditerranéen s'affirme.

Au cours des décennies 1970-1990, dans le massif du Ventoux, on a constaté une augmentation de la contribution des plantes xérophiles et thermophiles et une contribution plus faible des mésophiles. On ne peut, cependant, passer sous silence les effets des éclaircies pratiquées par l'ONF ainsi qu'une augmentation légère de la pression pastorale. L'augmentation de la limite supérieure des chêne vert de 50 à 150 m ne s'explique pas uniquement par des raisons climatiques. Il faudrait connaître la vitesse de progression de l'espèces au cours des décennies précédant la période d'étude (Madon, 1992).

Une augmentation de la température pourrait favoriser la remontée dans la plaine du Rhône des espèces d'invertébrés vulnérants présentes dans les marais de la région méditerranéenne. En revanche, la disparition d'espèces comme *Salix cinerea* et *Alnus glutinosa* qui sont absentes des marais de l'étage thermo-méditerranéen serait dramatique pour les lépidoptères. Il y a plus de 50 espèces de lépidoptères chez *Salix cinerea*, 30 chez *Alnus glutinosa*.

Un modèle de simulation numérique élaboré par P. Martin & M. Lefevre (1995), permet d'effectuer des scénarios prédictifs sur l'extension du paludisme dans l'hypothèse d'un doublement de la teneur atmosphérique en CO_2 au cours des prochaines décennies et d'une augmentation de la température de 2 à 3,5°C. La maladie pourrait s'étendre à l'Europe, en Sibérie, en Amérique du nord et en Australie. Dans la vallée du Rhône, toutes les conditions sont réunies pour la résurgence de la maladie (température inférieure de 2 à 3°C de celle de l'étage méditerranéen, présence des populations appartenant au complexe de l'*Aedes maculipennis*). Cependant, les déplacements de populations pourraient être compromis par des hivers très rigoureux.

Il existe de nombreuses interrogations sur les changements susceptibles d'affecter de nombreux paramètres biotiques.

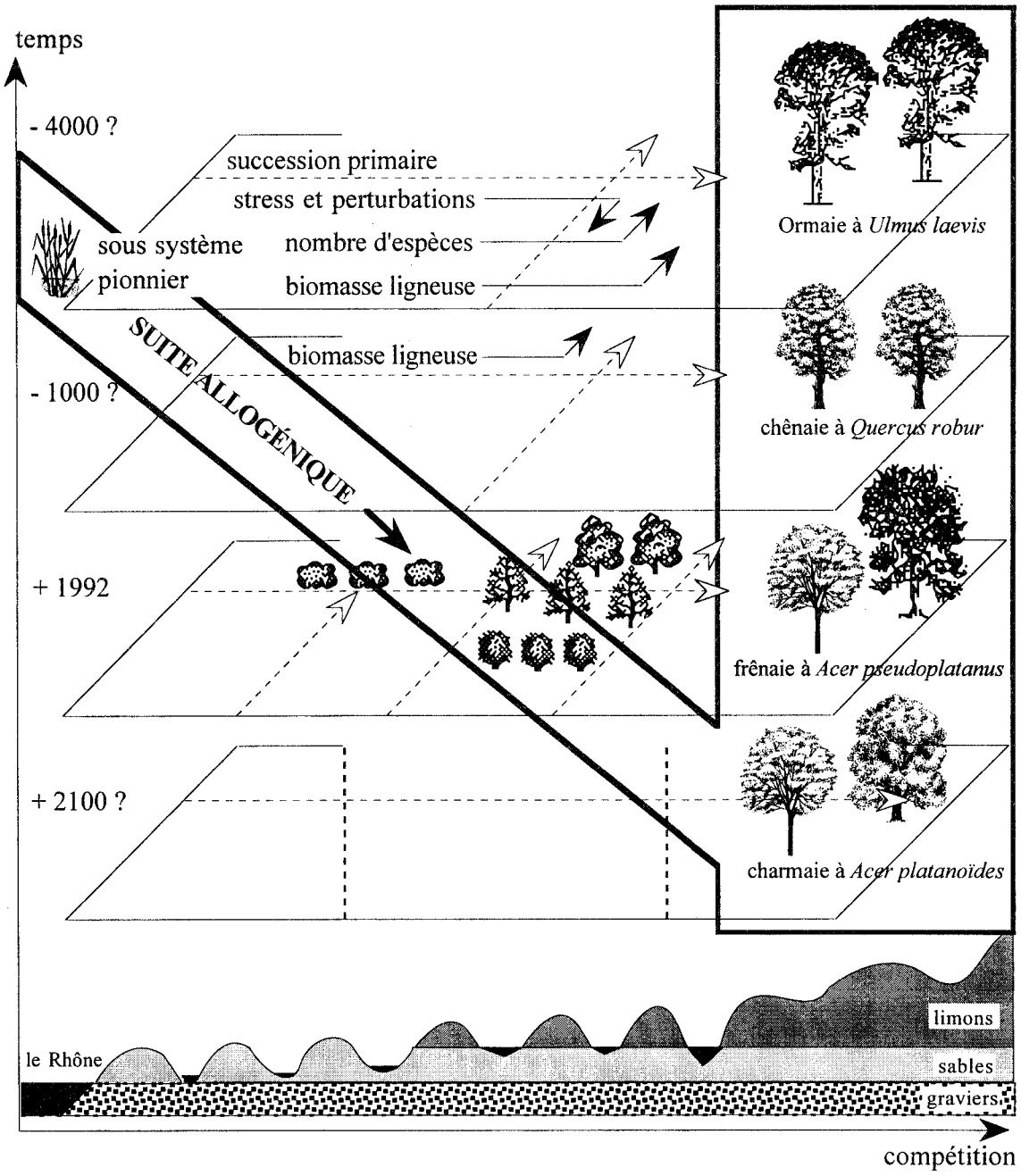

Figure 12 - La suite est constituée par un ensemble de communautés et d'assemblages d'espèces qui se relaient sur la même portion du territoire dans des blocs temporels différents. Les changements climatiques et les actions anthropiques sont responsables de changements d'états (représenté par des rectangles superposés) au cours desquels les caractères hydrologiques, géomorphologiques et pédologiques se modifient. La mise hors inondation, l'enfoncement de la nappe phréatique, l'arrêt de la fauche et de l'exploitation des bois peuvent conduire une communauté pionnière d'hélophytes à une charmaie collinéenne. Le passage d'un niveau inférieur au niveau supérieur est la conséquence de discontinuités naturelles (crue de forte intensité) ou d'origine anthropique (construction de digues, de barrages, prélevement de matériaux, etc.)

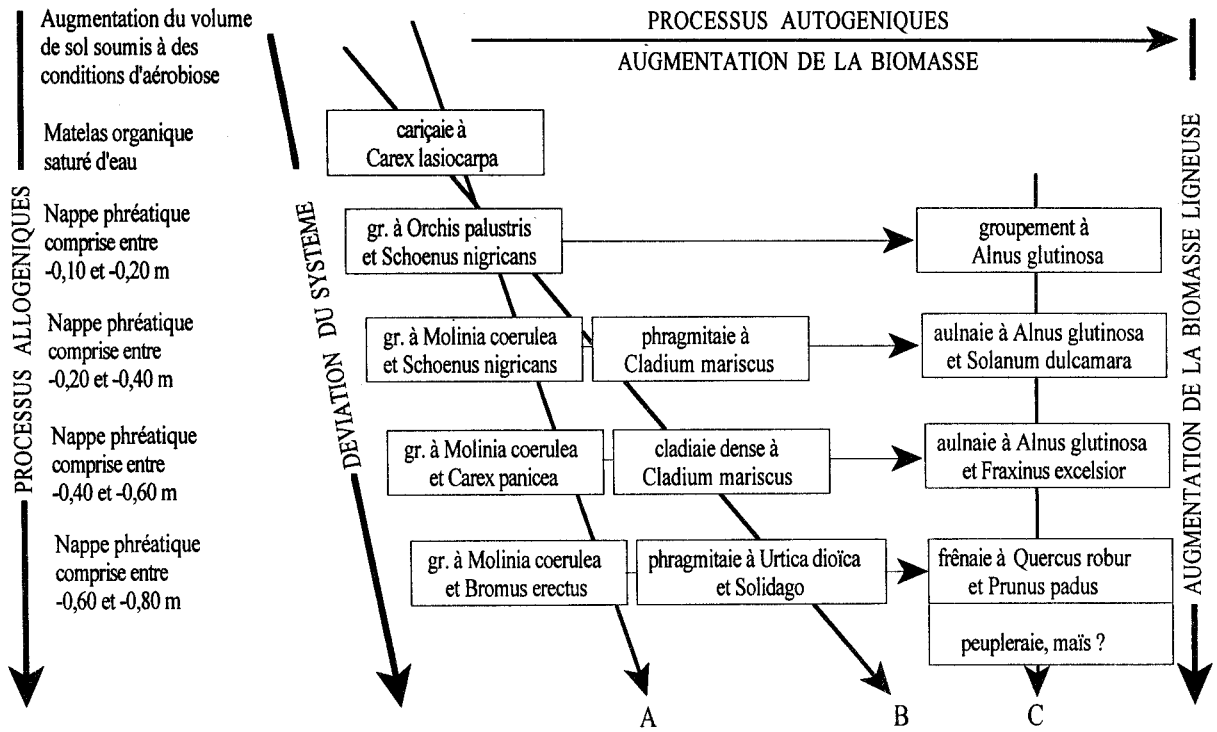

Figure 13 - Evolution de la couverture végétale en relation avec l'approfondissement de la nappe phréatique sur tourbe et interruption des interventions de fauche. A, B, C : exemple de suites de communautés allochroniques

Tableau XIII - Interrogations majeures

1 - Problème des conditions de vernalisation (arbres fruitiers, par exemple).
2 - Conséquence du réchauffement sur la démographie des ravageurs et l'activité microbiologique.
3 - Effets sur les associations mycorhiziennes.
4 - Démembrement des assemblages floristiques et faunistiques (phénomène de dissociation).
5 - Formation de nouvelles combinaisons floristiques (phénomène d'innovation).
6 - Explosion démographique de populations faiblement représentées.
7 - Capacité de résistance des végétaux à la pénurie en eau pendant la période d'activité biologique.
8 - Effets des événements paroxystiques (crues centennales, tempêtes, séquences d'années sèches, froid rigoureux, incendies, etc.).
9 - Conséquences d'une diminution de la biomasse des Invertébrés liés à des eaux temporaires.

CONCLUSION

La déforestation néolithique est le premier impact d'origine anthropique : elle a favorisé le passage d'un espace aquatique, où les communautés d'hydrophytes jouaient un rôle prépondérant, à un espace semi-aquatique où les communautés d'hélophytes ont imposé leur hégémonie. Les nombreuses actions anthropiques menées pendant plusieurs siècles pour contrôler les flux d'eau et de matière ont favorisé les communautés d'hémicryptophytes et de phanérophytes aux dépens des hélophytes et des hydrophytes.

Si on fait un bilan des changements de biodiversité au niveau des écosystèmes dans l'ensemble de l'écocomplexe, on constate qu'ils ne s'effectuent pas à la même vitesse et avec la même intensité. Ainsi, dans le lac du Bourget, la diversité des sous-systèmes d'hélophytes et d'hydrophytes qui existait il y a déjà 10 000 ans a peu changé; signalons simplement la disparition de quelques espèces exigeant des eaux peu chargées en nutriments. Dans les sous-systèmes herbacés, sur les sols tourbeux bordant le lac, persistent des espèces qui sont bien représentées dans les plans d'eau permanents, comme *Cladium mariscus, Phragmites australis* ou *Carex elata*. En revanche, dans les îles de la Malourdie, à la place d'îles basses, fréquemment rajeunies par les eaux et colonisées par des saussaies riches en espèces des torrents alpins (*Salix daphnoïdes, Salix pentandra*), se trouvent d'épaisses souches d'alluvions grossières en rapport avec une nappe phréatique, en-dessous de 5 m de profondeur, des espèces xérophiles comme *Quercus pubescens* ou *Pinus sylvestris* commencent à s'implanter dans ces stations qui perdent leur caractère fluvial.

La plaine d'inondation apparaît ainsi comme une juxtaposition d'unités "espace-temps" dont chacune s'individualise par un pattern particulier de changement de biodiversité. Chaque unité peut être définie par une suite de communautés allochroniques d'autant plus longue que la distance entre le sous-système pionnier originel et le sous-système susceptible de s'implanter après que l'impact de l'aménagement CNR. aura été enregistré est grande.

Les changements de biodiversité s'accompagnent d'un phénomène d'innovation, de nouveaux assemblages d'espèces apparaissent :

1°/ Les conditions écologiques des habitats se modifient de façon irréversible depuis la déforestation néolithique par effets cumulés d'impacts directs (sur l'hydrosystème) ou indirects (sur le bassin versant). Il y a apparition de conditions écologiques nouvelles.

2°/ Les rapports quantitatifs entre populations se modifient par suite des modifications des conditions écologiques : des surfaces présomptives favorables aux populations augmentent ou diminuent.

3°/ La composition se modifie par raréfaction ou disparition des populations (*Ulmus minor*) et introduction de nouvelles populations à progression rapide : c'est le cas depuis quelques années d'*Acer negundo* et de *Polygonum sachalinense*. Les mêmes remarques s'imposent pour la faune.

Les végétaux se trouvent placés dans des situations nouvelles. Plusieurs populations font preuve d'une stratégie efficace qui peut conduire à une explosion démographique, d'autres vont s'éteindre plus ou moins rapidement. Il y a recréation permanente de la biodiversité. L'apparition de conditions écologiques nouvelles favorise les végétaux qui, à la suite de legs phylogénétiques ou par adaptation sont capables de mettre en oeuvre les solutions les plus efficaces pour s'affranchir des nouvelles contraintes ou exploiter, au mieux, les ressources disponibles.

Les écocomplexes sauvages présentaient une biodiversité spécifique parce que les contraintes provoquées par les perturbations que constituaient les crues créaient un phénomène d'isolement de la flore par rapport à son environnement biotique; mais ce phénomène "de météorisation" n'a pas conduit à développer l'endémisme dans les écocomplexes fluviaux de la région holarctique.

La prise en compte du taux d'endémisme permet de distinguer plusieurs niveaux de biodiversité et d'établir une relation entre cette dernière et les phénomènes d'isolement. L'Australie avec 12 000 espèces et 75,4% d'endémisme pourrait être placée sur le barreau le plus haut d'une échelle de biodiversité des espèces. L'Asie avec 15 000 végétaux vasculaires et 37,5% d'endémiques ou l'Europe avec 10 000 espèces et 33% d'endémiques présentent un contingent beaucoup plus vaste d'espèces cosmopolites ou à large répartition. Si l'endémisme est relativement élevé dans la chaîne alpine et, plus particulièrement dans les étages supra-forestiers, en revanche, il est relativement faible dans les fonds de vallées alpines qui sont des voies de migration. Des espèces d'origine et d'écologie très différentes cohabitent dans les plaines d'inondation. La plaine du Haut-Rhône, compte 500 espèces vasculaires, soit le 1/8ème de la flore française. Le marais de Lavours, qui constitue une entité écologique représentative de la plaine d'inondation compte 343 taxons pour 2500 hectares. La Réserve Naturelle qui correspond à une portion de territoire représentative du marais compte 240 taxons pour 400 hectares, soit une espèce pour deux hectares.

Le rapport s/d = surface du bassin versant (en km^2)/débit (en m^3) est une expression synthétique de la puissance du fleuve, de sa capacité de régénération, de la variabilité des conditions climatiques le long du profil longitudinal, du niveau de biodiversité potentielle. Le rapport est inférieur à 100 dans le cas des fleuves les plus puissants sous climat équatorial et tropical. La richesse spécifique est la plus élevée, qu'elle concerne la flore ou la faune. C'est le cas de l'Amazonie qui compte des milliers d'espèces ligneuses et 3000 espèces de poissons (alors qu'il n'en existe qu'une trentaine dans le Rhône ou le Rhin). Le rapport est compris entre 100 et 200 pour la plupart des fleuves des régions tempérées alimentées par des eaux de fusion nivale et glaciaire. Un rapport supérieur à 300 est caractéristique de systèmes fluviaux dont le bassin versant comporte de vastes régions désertiques (exemple du Nil).

Il existe de très grandes analogies entre les grands écocomplexes de l'Europe tempérée et de l'Europe centrale. Ainsi, les communautés végétales qui s'implantent dans les plaines d'inondation du Rhône, du Rhin et du Danube ont une composition floristique voisine. Elles hébergent les mêmes populations d'invertébrés. C'est le cas, par exemple, pour les populations de moustiques. Les changements de biodiversité obéissent aux mêmes règles.

Une étude comparative de la végétation de la plaine alluviale du Saint-Laurent entre Québec et Montréal avec celle du Haut-Rhône français montre des liens de parenté étroits entre deux systèmes séparés par une distance de 6000km. Nous soulignerons les points suivants.

1 - Plus de 90% des genres sont communs aux deux écocomplexes. En revanche, le nombre d'espèces communes est peu élevé (*Phalaris arundinacea, Phragmites australis*, par exemple). La disparition du pont nord-atlantique qui unissait le continent américain et le continent européen 60 x 10^6 années a permis la ségrégation d'espèces différentes mais la distance génétique est encore peu marquée : ainsi, *Fraxinus excelsior* européen ne diffère de *Fraxinus americana* que par deux points de mutation et par une insertion délétion de 6 paires de bases (Gielly, 1992).

2 - Des possibilités d'hybridation existent entre de nombreuses espèces; c'est le cas *d'Alnus rugosa* et *d'Alnus incana* et entre cette dernière et *Alnus glutinosa*. Il en est de même entre les différents espèces d'*Acer*.

3 - Les phénomènes de vicariance sont fréquents (tabl. XV).

4 - Les espèces américaines introduites dans la plaine d'inondation rhodanienne connaissent une progression rapide et peuvent être responsables d'une chute de la richesse spécifique; c'est le cas de *Solidago gigantea, Robinia pseudacacia, Ambrosia artemisaefolia, Oenothera biennis*, etc.). A l'inverse, *Lythrum salicaria* qui est originaire d'Europe occupe des surfaces de plus en plus grandes dans la plaine du Saint-Laurent.

5 - Les espèces d'invertébrés liés aux communautés inondées de façon temporaire sont également très proches de leurs homologues rhodaniens. L'exemple d'*Aedes sticticus* qui est commun aux deux hydrosystèmes illustre bien cette parenté. Le cycle larvaire se déroule dans une communauté végétale dominée, dans les deux cas, par *Phalaris arundinacea*. Les individus mâles se nourrissent du nectar des fleurs d'*Eupatorium cannabinum* sur les bords du Rhône et d'*Eupatorium perfoliatum*, espèce vicariante sur les bords du Saint-Laurent. Il existe 13 espèces de moustiques communes aux systèmes rhodanien, rhénan et danubien, 4 espèces communes au Rhône et au Rhin, 4 espèces communes au Rhin et au Danube, dont 2 correspondent à des gîtes d'eau saumâtre.

La structuration de l'écocomplexe et des sous-systèmes qui le composent s'est effectuée suivant les mêmes règles. La différenciation des même types biologiques et écologiques traduit une réponse identique de taxons issus d'ancêtres communs, aux contraintes écologiques liées à l'excès d'eau. Les végétaux ont trouvé les mêmes solutions pour résister aux mêmes types de contraintes. Il y a donc, une duplication des patterns de biodiversité.

Tableau XIV - Principales espèces de moustiques présentes dans les plaines d'inondation du Rhône, du Rhin et du Danube.

	Rhône	Rhin	Danube
EAUX PERMANENTES			
Anopheles claviger	+	+	+
Anopheles gr. maculipennis	+	+	+
Anopheles hyrcanus			+
Culex gr. pipiens	+	+	+
Culex torrentium		+	+
Coquilletidia richiardii	+	+	+
Coquilletidia buxtonii	+		
EAUX TEMPORAIRES.			
Aedes. rusticus	+	+	+
Aedes gr. cantans	+	+	+
Aedes sticticus	+	+	+
Aedes gr. vexans	+	+	+
Aedes cinereus	+	+	+
Aedes geminus	+	+	
Aedes geniculatus	+	+	
Aedes communis	+	+	
Aedes punctor	+	+	
Aedes refiki	+	+	
Aedes dorsalis		+	+
Aedes flavescens			+
Culiseta morsitans	+	+	
Culiseta annulata	+		
EAUX SALEES			
Aedes detritus		+	+
Aedes caspius		+	+
GITES ARTIFICIELS.			
Anopheles gr. maculipennis	+	+	+
Anopheles plumbeus	+		
Culex gr. pipiens	+	+	+
Culex territans	+	+	+
Culex hortensis	+		
Culex torrentium		+	+
Culex theileri			+

Tableau XV - Espèces vicariantes dans la plaine d'inondation du St. Laurent, entre Québec et Montréal (au dessus du trait) espèces communes aux deux hydrosystèmes (en dessous du trait).

Fraxinus excelsior	*Fraxinus nigra*
Acer campestre	*Acer saccharinum*
Salix alba	*Salix nigra*
Populus alba	*Populus deltoides*
Alnus glutinosa	*Alnus rugosa*
Viburnum opulus	*Viburnum cassinoides*
Cornus sanguinea	*Cornus stolonifera*
Calamagrostis littorea	*Calamagrostis canadense*
Iris pseudacorus	*Iris versicolor*
Lysimachia vulgaris	*Lysimachia thyrsiflora*
Lycopus europaeus	*Lycopus americanus*
Mentha aquatica	*Mentha canadensis*
Nuphar luteum	*Nuphar variegatum*
Carex gracilis	*Carex lanuginosa*
Epilobium hirsutum	*Epilobium glandulosum*
Eupatorium cannabinum	*Eupatorium perfoliatum*
Juncus subnodulosus	*Juncus nodosus*
Ceratophyllum demersum	*Convolvulus sepium*
Phalaris arundinacea	*Galium palustre*
Alisma plantago aquatica	*Solanum dulcamara*
Menyanthes trifoliata	*Convolvulus sepium*

BIBLIOGRAPHIE

BOND W.J., 1994 - Keystone species, in Biodiversity and ecosystem function. *In.* : Schuzle E.D. & Mooney H.A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function* , Springer Verlag, Berlin, 237-253.

BOREL J.L., BRAVARD J.P. & MONJUVENT G., 1990 - Pluvis, lac disparu : du retrait glaciaire à l'aménagement hydroélectrique. *Rev. de Paléobiol.*, Genève, vol. spécial, n°4, 101p.

BRAVARD J.P., 1981 - La Chautagne. *Inst. Etudes Rhodaniennes*, Lyon, 182p.

BRAVARD J.P. 1987. Le Rhône du Léman à Lyon. *La Manufacture*, Lyon, 451p.

CARBIENER R., OURISSON N. & BERNARD A., 1974 - Premières notes sur les relations entre la répartition des champignons supérieurs et celle des groupements végétaux dans les forêts de la plaine d'Alsace entre Strasbourg et Sélestat. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, 55e vol., 3-36.

CARBIENER R. & TREMOLIERES M., 1990 - The Rhine rift valley groundwater-river interactions : evolution of their susceptibility to pollution. *Regulated Rivers Research & Management*, 5, 375-389.

CHAUVET M. & OLIVIER L., 1993 - *La biodiversité, enjeu planitiaire*. Ed. Sang de la Terre, 431p.

CRANLEY M.J., 1989 - The reponses of terrestrial ecosystems to global, climate change. *In.* : Macdonald G.J.M. & Sertorio L. (Eds.), *Global climate and ecosystem change*, Nato s scrieri, Plinour Press New-York, 191-164.

DUVIGNEAUD P., 1974 - *La synthèse écologique*. Doin, Paris, 296p.

FORMAN R.T.T. & GODRON M., 1986 - *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, Chichester, 619 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. & PICHOD-VIALE D., 1991 - *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris, 392p.

GAILLARD M.J., 1984 - Etude palynologique de l'évolution tardi- et postglaciaire de la végétation du Moyen-Pays Romand (Suisse). *Dissertationes botanicae*. Ed. J. Cramer, Vaduz, 346p.

GIELLY L., 1992 - *Génétique moléculaire et phylogénie des frênes*. Rapport du laboratoire "Génétique et Ecologie des Populations", Univ. Joseph Fourier, Grenoble I, 15p.

HEYWOOD V.M. & WATSON R.T., 1995 - *Global biodiversity assessment*. UNEP Cambridge university press, 1140p.

LAWTON J.M. & BROWN W.K., 1994 - Redundancy in ecosystems. *In.* : Schuzle E.D. & Mooney H.A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function* , Springer Verlag, Berlin, 255-270.

MADON O., 1992 - *Les changements de végétation dans le massif du Mont Ventoux (France)*. DEA "Ecosystèmes continentaux méditerranéens, arides et montagnards", Université d'Aix-marseille III, 42 p.

MARIE-VICTORIN F., 1964 - *Flore laurentienne*. Presses de l'Univ. de Montréal, 125p.

OZENDA P., 1983 - *La végétation de l'arc alpin.* Conseil de l'Europe, Strasbourg, 98p.

OZENDA P. & BOREL J.L., 1991 - *Les conséquences possibles des changements climatiques dans l'arc alpin.* ICALPE, Chambéry, 49p.

PAUTOU G., 1988 - Perturbations anthropiques et changements de végétation dans les systèmes fluviaux. L'organisation dy paysage fluvial rhodanien entre Genève et Lyon. *Doc. Cartogr. Ecol.*, XXXI, 73-96.

PAUTOU G. & ARENS M.F., 1994 - Theoretical templets, species traits, and species richness : floodplain vegetation in the Upper Rhône River. *Freshwater Biology*, 31, 507-522.

PAUTOU G. & GIREL J., 1995 - Vegetation change in fluvial hydrosystems; some lessons about a theoretical point of view. *In.* : Ballan D., Bonin G., Emie C. (Eds.), *Functionning and dynamics of pertubed ecosystems*, 6th European Ecological Congres, Ed. Lavoisier, special issue, 335-360.

PAUTOU G. & MANNEVILLE O. 1995 - Les écocomplexes : structure, fonctionnement et gestion : l'exemple de la plaine alluviale du Rhône, entre Genève et Lyon. *Unité de valeur n°18, Centre de Télé-enseignement, tome 61,* UJF, Grenoble I, 270 p.

PURVES W.K., HORIANS G. & HELLER M.C., 1992 - *Le monde du vivant, traité de biologie.* Flammarion, Paris, 1224p.

SAUGIER B. 1990. L'agriculture menacée par l'effet de serre. *La Recherche*, 227, suppl. Déc., 42-45.

SCHNITZLER-LENOBLE A., 1988 - *Typologie phytosociologique, écologique et dynamique des forêts alluviales du complexe ello-rhénan (plaine rhénane centrale d'Alsace).* Thèse Doctorat Univ. L. Pasteur, Strasbourg, 1 vol. 485 p., 1 vol. annexes 149 p.

SCHNITZLER-LENOBLE A. & CARBIENER R., 1991 - Eco-physiological responses of the forest vernal synusia to climate changes over a decade (1979-1989). *Acta Œcologica*, 12 (3), 411-425.

SCHULZE E.D. & MOONEY H.A. (Eds), 1994 - *Biodiversity and ecosystem function.* Springer Verlag, Berlin 525p.

SCHULZE E.D. & MOONEY H.A., 1994 - Ecosystem function of biodiversity : a summary. *In.* : Schuzle E.D. & Mooney H.A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function* , Springer Verlag, Berlin, 498-510.

SOLBRIG O.T., 1994 - Plant traits and adaptative strategies : Their role in ecosystem function. *in Biodiversity and ecosystem function*, Schulze E.D. & Mooney M.A., (Eds), Springer Verlag, Berlin, special issue, 97-116

VIVIAN M., 1994 - L'hydrologie artificialisée de l'Isère en amont de Grenoble. Essai de quantification des impacts des aménagements. *Rev. Géogr. Alpine*, LXXXII, 2, 97-112.

WOODWARD F.I, 1994 - How many species are regnired for a functional ecosystem. *In.* : Schuzle E.D. & Mooney H.A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function* , Springer Verlag, Berlin, 497-509.