

Université de Neuchâtel
Institut de Botanique
Laboratoire d'écologie végétale
et de phytosociologie

La végétation muscinale des zones alluviales de la Sarine et de l'Aar (Suisse)

- Typologie
- Stratégies adaptatives
- Organisation et dynamique de la végétation
- Eléments d'un indice d'alluvialité

Volume I : texte, tableaux, figures

Par Béatrice Werffeli

Université de Neuchâtel
Institut de Botanique
Laboratoire d'écologie végétale
et de phytosociologie

La végétation muscinale des zones alluviales de la Sarine et de l'Aar (Suisse)

- Typologie
- Stratégies adaptatives
- Organisation et dynamique de la végétation
- Eléments d'un indice d'alluvialité

Volume I : texte, tableaux, figures

Par Béatrice Werffeli

Décembre 2004

IMPRIMATUR POUR LA THESE

La végétation muscinale des zones alluviales de la Sarine et de l'Aar (Suisse)

-Typologie,- stratégies adaptatives,- organisation et dynamique
de la végétation,- éléments d'un indice d'alluvialité

Mme Béatrice WERFFELI

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

FACULTE DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de
Neuchâtel, sur le rapport des membres du jury

Mmes M. Price (Genève), A. Schnitzler (Metz F),
MM. J.-M. Gobat (directeur de thèse), F. Gillet et
P. Küpfer

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 28 janvier 2005

La doyenne:



Prof. M. Rahier

VOLUME I**Sommaire**

Résumé	V
Remerciements	VII
1. Introduction	1
1.1 L'étude des bryophytes dans les zones alluviales	1
1.1.1 Les bryophytes	1
1.1.2. Les zones alluviales	3
1.1.3 État actuel de la recherche, principaux travaux	4
1.2 Hypothèses de travail	5
2. Objectifs et organisation de la recherche	7
2.1 Objectifs de l'étude	7
2.2 Organisation	7
3. Démarche et méthodes	9
3.1 Démarche	9
3.2 Méthodes	11
3.2.1 Choix des sites	11
3.2.2 Les relevés de bryophytes	12
3.2.2.1 Relevés des synusies	12
3.2.2.2 Relevés des phytocénoses	13
3.2.2.3 Relevés des caténas	14
3.2.3 Les traitements des relevés de bryophytes	14
3.2.3.1 Généralités	14
3.2.3.2 Traitement des relevés synusiaux	14
3.2.3.3 La caractérisation des syntaxons élémentaires	16
3.2.4 Traitement des relevés phytocénotiques et caténares	19
3.2.5 Autres analyses	21
3.2.6 Graphes systémiques, modèles dynamiques et indices d'alluvialité	21
3.3 Limites méthodologiques	21
4. Sites étudiés	23
4.1 Contexte géographique et géologique	23
4.2 Contexte climatologique	29
4.3 Contexte hydrologique	29
4.4 Généralités sur la végétation	30

5. Résultats	33
5.1 Envergure de la recherche	33
5.1.1 Stations étudiées et échantillonnage	33
5.1.2 Bryophytes recensées	33
5.2 Typologie des synusies	35
5.2.1 Introduction	35
5.2.2 Classification phytosociologique	38
5.2.3 Déterminisme écologique et stratégies adaptatives	46
5.2.3.1 Spectre des substrats colonisés par les syntaxons élémentaires	46
5.2.3.2 Spectre des stratégies des syntaxons élémentaires	49
5.2.3.3 Spectre des stratégies des syntaxons élémentaires en fonction des traces de crues	52
5.2.3.4 Répartition altitudinale	55
5.2.3.5 Elévation de la station par rapport au cours d'eau et traces de crues	57
5.2.3.6 Répartition des syntaxons élémentaires en fonction des différents indices écologiques et du pourcentage de traces de crues	57
5.2.3.7 Moyenne et coefficient de variation des valeurs indicatrices des strates muscinales, herbacées, arbustives et arborescentes	63
5.2.4 Discussion	64
5.2.5 Résumé intermédiaire	67
5.3 Analyses des phytocénoses	67
5.3.1 Introduction	67
5.3.2 Choix des classifications	68
5.3.3 Description des groupes de phytocénoses, comparaison avec la typologie réalisée pour la Suisse par ROULIER (1998)	68
5.3.4 Influence des syntaxons élémentaires muscinaux sur la typologie des phytocénoses	77
5.3.5 Relations entre les stratégies adaptatives des syntaxons élémentaires muscinaux et l'activité alluviale	81
5.3.6 Relations entre les syntaxons élémentaires muscinaux et les transformations de l'activité alluviale par l'homme	83
5.3.7 Conclusion	85
5.4 Analyse des caténas	86
5.4.1 Introduction	86
5.4.2 Choix des classifications	86
5.4.3 Description des groupes de caténas et comparaison avec la typologie réalisée pour la Suisse par ROULIER (1998)	87
5.4.4 Influence des syntaxons élémentaires muscinaux sur la typologie des caténas	91
5.4.5 Conclusion	91
5.5 Graphes systémiques de la dynamique de la végétation	92
5.5.1 Introduction	92
5.5.2 Elaboration des graphes systémiques	93
5.5.3 Graphes systémiques de la dynamique, complétés par les syntaxons élémentaires muscinaux	99
5.5.3.1 Système caténaire de l'objet 40 : Umiker-Schachen Stierenhölzli (Aar), fig. 23	99

5.5.3.2	Système caténaire de l'objet 48 : Alte Aare : Lyss-Dotzigen (Vieille Aar), fig. 24	101
5.5.3.3	Système caténaire de l'objet 53 : Niederried-Oltigenmatt (Aar), fig. 25	103
5.5.3.4	Système caténaire de l'objet 64 : Chéseau (Sarine), fig. 26	105
5.5.3.5	Système caténaire de l'objet 66 : Les Auges de Neirivue (Sarine), fig. 27 a et b	107
5.5.3.6	Système caténaire de l'objet 226 : La Torneresse à L'Etivaz (Torneresse), fig. 28	109
5.5.4	Discussion	109
5.6	Modèles qualitatifs généralisés de la dynamique de la végétation	111
5.6.1	Introduction	111
5.6.2	Elaboration des modèles qualitatifs généralisés	111
5.6.3	Modèles qualitatifs généralisés de la dynamique complétés par les homécies muscinales	113
5.6.3.1	Système collinéen du Plateau (cours d'eau naturels ou endigués), fig. 30 et 31	113
5.6.3.2	Système collinéen du Plateau (Lacs de retenues), fig. 32 et 33	115
5.6.3.3	Système montagnard (cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme), fig. 34 et 35	117
5.6.4	Conclusion	118
5.7	Eléments d'un indice d'alluvialité	119
5.7.1	Introduction	119
5.7.2	Objectifs pour un indice d'alluvialité	120
5.7.3	Démarche et exemples	122
5.7.3.1	Principe de la réflexion	122
5.7.3.2	Niveaux d'organisation	122
5.7.3.3	Exemples	125
5.7.4	Contribution des bryophytes	129
5.7.5	Conclusion	129
6.	Discussion générale	131
6.1	Introduction	131
6.2	Les bryophytes en tant qu'indicateurs de l'activité alluviale	131
6.2.1	Diversité des habitats	131
6.2.2	Stratégies adaptatives indicatrices de l'activité alluviale	132
6.2.3	Communautés de bryophytes indicatrices des atteintes à la dynamique alluviale	135
6.3	Influence des groupements de bryophytes sur la différenciation phytosociologique des phytocénoses	136
6.3.1	Importance des facteurs endogènes	136
6.3.2	Autres facteurs écologiques responsables de la différenciation phytosociologique	137
6.4	Intégration des groupements bryophytiques dans les graphes systémiques et les modèles généralisés de la dynamique	139
6.4.1	Groupements bryophytiques caractéristiques (fig. 42 et 43)	139

6.4.2 Groupements bryophytiques épigés indicateurs des processus alluviaux	141
6.5 Elaboration d'un indice d'alluvialité incluant les bryophytes	143
6.5.1 Proposition d'un indice fondé sur les communautés végétales	145
7. Synthèse	147
8. Conclusions	151
8.1 Les communautés de bryophytes et l'activité alluviale	151
8.2 Perspectives	151
Bibliographie	153

TABLEAUX 3, 3a, 4, 6, 7, 8 et FIGURE 6

VOLUME II

Annexes

- Annexe 1 : Exemple de fiche de relevé
- Annexe 2 : Liste des relevés synusiaux et phytocénotiques
- Annexe 3 : Liste des espèces par famille
- Annexe 3a : Liste des espèces par ordre alphabétique
- Annexe 4 : Tableaux de végétation des syntaxons élémentaires muscinaux
- Annexe 5 : Exemples de fiches descriptives des syntaxons élémentaires muscinaux
- Annexe 6 : Description des syntaxons élémentaires muscinaux
- Annexe 7 : Catalogue des syntaxons élémentaires muscinaux classés par numéro
- Annexe 7a : Catalogue des syntaxons élémentaires muscinaux par classe
- Annexe 8 : Légende des graphes systémiques et modèles généralisés de la dynamique
- Annexe 9 : Tableaux bruts des relevés phytocénotiques utilisés pour l'élaboration du diagramme d'alluvialité

Résumé

L'objectif principal de cette étude est de **déterminer de quelle manière les communautés de bryophytes sont indicatrices de l'activité alluviale**. Une série d'hypothèses fondées sur les caractéristiques des bryophytes et des zones alluviales ont orienté les étapes du travail. Les hypothèses différencient les aspects phytosociologiques, écologiques et ceux liés à la gestion des zones alluviales.

La recherche s'est déroulée dans **11 zones alluviales des bords de la Sarine et de l'Aar** appartenant toutes à l'Inventaire fédéral des zones alluviales d'importance nationale. Les données de base sur les bryophytes ont été récoltées à l'aide **de la méthode de la phytosociologie synusiale intégrée**. Elles complètent les données sur les plantes vasculaires relevées par ROULIER (1998) dans les mêmes stations. La méthode considère **plusieurs niveaux d'organisation de la végétation** : la **synusie** (élément de base relevé sur le terrain, caractérisée notamment par une composition floristique homogène), la **phytocénose** (constituée d'un complexe de synusies), la **tesela** (formée d'un complexe de phytocénoses) et la **caténa** (formée d'un complexe de teselas ou de phytocénoses). La caténa représente le niveau final d'intégration et considère la végétation d'un ensemble géomorphologique correspondant, en général, dans notre étude, à un site alluvial.

La **typologie des synusies muscinales** a mis en évidence **32 syntaxons élémentaires** répartis dans 5 classes phytosociologiques. Les groupements sont décrits à l'aide d'écogrammes mettant en relation les valeurs indicatrices écologiques. La majorité des communautés sont **caractéristiques de conditions d'humidité, de lumière et de réaction moyennes, reflet du mésoclimat intra-forestier alluvial**. Les relations entre les **stratégies adaptatives des bryophytes** et l'activité alluviale ont été examinées et un **lien entre le type « coloniste » et les traces de crues** observées a été mis en évidence.

Les analyses des **95 phytocénoses** et des **17 caténas** décrites ainsi que les différentes comparaisons de classifications réalisées ont montré que **les bryophytes influençaient fortement le regroupement des objets phytosociologiques, notamment au niveau d'organisation de la phytocénose**. L'influence des communautés de plantes vasculaires sur les conditions écologiques déterminantes pour les bryophytes est discutée.

L'organisation et le fonctionnement de la végétation alluviale sont abordés à l'aide de **graphes systémiques** mettant en relation les phytocénoses d'un site alluvial. **Six séries dynamiques** ont été complétées par les groupements muscinaux et **trois modèles généralisés** décrivant les systèmes collinéens du Plateau des cours d'eau endigués ou naturels, les systèmes collinéens des lacs de retenue et les systèmes montagnards des cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme sont présentés. Ces analyses et descriptions permettent de préciser dans quelle mesure les bryophytes sont aptes à mettre en évidence l'activité alluviale.

L'aspect de la recherche lié à la pratique est abordé par le biais de la **définition d'un indice d'alluvialité fondé sur les données phytosociologiques** uniquement. L'indice présenté sous forme de diagramme met en relation la **richesse communautaire** et la proportion de **communautés pionnières et post-pionnières** d'une zone alluviale. Les types de zones alluviales se répartissent ainsi selon l'intensité et la constance des processus dynamiques alluviaux. Des comparaisons échelonnées dans le temps devraient permettre de mettre en évidence les tendances d'évolution d'un site alluvial.

Remerciements

C'est avec beaucoup de bonheur que j'aimerais remercier, ici, les personnes qui à des titres divers ont participé à la réussite de ce travail.

Ma vive reconnaissance va tout d'abord au Prof. Jean-Michel Gobat, directeur de thèse, qui m'a guidé et soutenu pendant toute la durée de ce travail. Son optimisme, ses critiques constructives et son engagement constant m'ont permis de mener à bien cette recherche. Je le remercie sincèrement pour son amitié, sa confiance et sa disponibilité.

Ce travail n'aurait pas vu le jour sans une collaboration fructueuse et amicale avec Christian Roulier, responsable du Service Conseil Zones Alluviales à Yverdon. Les stations de la Sarine et de l'Aar examinées dans son travail de thèse sur la typologie et la dynamique des zones alluviales de Suisse ont servi de base à mon étude. Je le remercie d'avoir mis à ma disposition ses données et me réjouis de prolonger ensemble notre parcours dans le domaine de la protection des zones alluviales.

Ma gratitude va également à François Gillet, maître assistant au laboratoire d'écologie végétale. Ses nombreux conseils dans plusieurs domaines ainsi que sa constante disponibilité pour toute question liée à la base de données « Phytobase » ont été capitaux pour la réussite de ce travail. Je garde également de beaux souvenirs de nos « moments musicaux », bien qu'ils soient déjà lointain et le remercie chaleureusement de son amitié.

Je suis très honorée et tiens à remercier sincèrement le Prof. Annick Schnitzler de l'Université de Metz en France, le Dr. Michelle Price du Conservatoire Botanique de Genève, le Prof. Philippe Kùpfer de l'Institut de Botanique de l'université de Neuchâtel ainsi que le Dr. François Gillet et le Prof. Jean-Michel Gobat pour avoir fait partie de mon jury de thèse.

Je remercie aussi le Prof. Jean-Daniel Gallandat du laboratoire d'écologie végétale pour ces remarques sur les premiers jets du manuscrit et son soutien amical durant toutes ces années.

Je voudrais également remercier toutes les personnes du laboratoire, non mentionnées ici, avec lesquelles j'ai partagé bien des instants agréables et auprès desquelles j'ai trouvé aide et conseils.

J'aimerais encore remercier M. Georges Boss de la bibliothèque de l'Université de Neuchâtel pour les nombreuses commandes bibliographiques qu'il m'a fait parvenir.

Je souhaite exprimer ici ma profonde gratitude à feu Patricia Geissler du Conservatoire Botanique de Genève pour qui je garderai une pensée particulière. C'est à l'occasion d'une excursion organisée dans le cadre d'un cours de botanique que Patricia Geissler m'a fait découvrir le monde des bryophytes. Avec générosité elle m'a ensuite guidée dans mes recherches sur les bryophytes et soutenue par de nombreuses vérifications de détermination. Je la remercie pour son aide et son enthousiasme et je regrette infiniment de n'avoir pas pu discuter plus avant les données de ma thèse avec elle.

Ma reconnaissance va également à Irène Bisang, actuellement au département de cryptogamie du Musée d'histoire naturelle de Suède à Stockholm, pour son aide lors de la vérification des déterminations délicates.

Ma gratitude s'adresse avec chaleur à Erich Kohli, chef de la section protection des espèces et des biotopes de l'Office fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP). Il m'a soutenu dans ma démarche en rendant possible l'absence de plusieurs mois de mon poste de travail. Je le remercie de sa confiance.

Je remercie aussi mes collègues de l'OFEFP notamment Christine Gubser et Francis Cordillot qui ont repris une partie de mes activités pendant mon absence ainsi que toute l'équipe du Service Conseil Zones Alluviales pour leur soutien et la mise à disposition de publications et de photographies.

Pour avoir partagé quelques journées sur le terrain avec moi, je remercie de tout cœur mes parents, ma sœur et mon oncle Max. Leur compagnie était toujours la bienvenue. Je remercie également Ingrid pour ses premières lectures et sa présence.

Enfin, j'aimerais tout particulièrement remercier mes parents qui m'ont encouragé tout au long de ces années.

1. Introduction

La présente recherche aborde, par le biais de l'étude de la végétation muscinale, l'organisation et le fonctionnement d'un système complexe, celui des zones alluviales. Par une description détaillée des communautés de bryophytes et par leur mise en relation avec le reste de la végétation alluviale, on tente de mettre en évidence les trames et les éléments caractéristiques du couvert végétal. Différentes échelles de perceptions sont considérées, allant du brin de mousse à la forêt ou du galet au site alluvial dans son ensemble.

L'étude de la flore bryophytique complète une partie des données récoltées par Christian Roulier dans le cadre de son mémoire de thèse traitant de la typologie et de la dynamique de la végétation des zones alluviales de Suisse (ROULIER, 1998). Ce dernier travail sert en quelque sorte de « contexte de référence » pour l'étude des bryophytes.

1.1 L'étude des bryophytes dans les zones alluviales

Avant d'examiner l'état de la recherche sur les bryophytes dans les zones alluviales, un résumé de leurs traits fondamentaux ainsi qu'un aperçu des principales caractéristiques des milieux alluviaux sont présentés. Ces éléments sont issus des publications de SCHOFIELD (1985) ; LONGTON (1984, 1992) et MISHLER (2001) pour les bryophytes.

1.1.1 Les bryophytes

Parmi les végétaux, les bryophytes représentent, avec plus de 20 000 espèces dans le monde, le groupe le plus diversifié de plantes terrestres, après celui des plantes à graines (MISHLER 2001). **Leur tolérance aux environnements extrêmes leur a permis de coloniser une large gamme de milieux** allant de l'Arctique et des zones alpines aux Tropiques humides et de sites semi-arides à des biotopes submergés. Une partie d'entre elles supportent la dessiccation et la congélation. Notons tout de même qu'aucune bryophyte ne croît dans la mer, même si certaines se retrouvent confinées en bord de mer (SCHOFIELD, 1985). Toutefois, dans les régions tempérées et tropicales, la majorité des bryophytes ont besoin pour croître de conditions d'humidité élevée et d'un éclairage relativement indirect ; conditions que l'on retrouve principalement dans les milieux forestiers. Et comme le précise SCHOFIELD (1985) : en conséquence, l'élimination de la forêt conduit à la destruction des bryophytes qui la colonisent.

Leur caractéristique morphologique la plus évidente est **leur petite taille** ; elles mesurent rarement plus de 10 cm de haut, bien que certaines formes aquatiques atteignent 1 mètre de long. L'absence de vraies racines et leur capacité à rapidement équilibrer leur contenu en eau suivant les conditions d'humidité de leur environnement (organisme poikilohydrique) constituent deux autres singularités des bryophytes. Ces caractères morphologiques et physiologiques impliquent **des relations étroites essentiellement avec leur micro-environnement** (MISHLER, 2001). Les bryophytes sont donc sensibles à des variations du milieu à très petite échelle (STETZKA, 1994 in BISANG et al., 1998).

Le cycle de vie (life-cycle) des bryophytes constitue une particularité qui les différencie du reste des plantes terrestres. Leur cycle est formé de deux générations, la première correspond au gamétophyte, la seconde à celle du sporophyte qui reste attaché au gamétophyte et qui produit les spores. Le gamétophyte forme la phase dominante et permanente de la plante, il est haploïde, seul le sporophyte est diploïde. Ce que nous considérons communément comme une mousse correspond au gamétophyte, donc à la phase haploïde du cycle de vie de la bryophyte. C'est le gamétophyte qui est intimement lié à

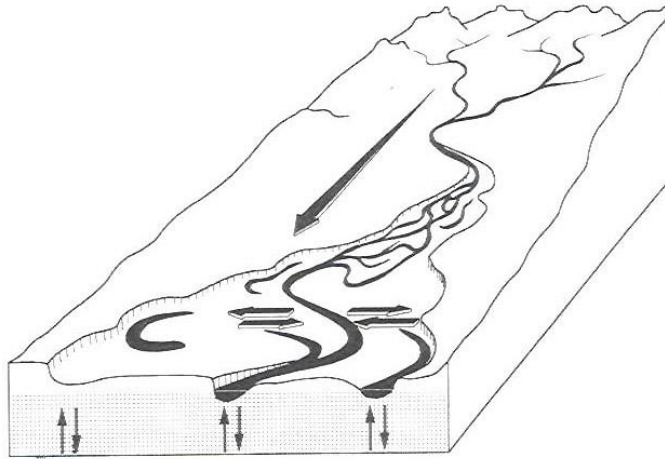


Fig. 1 L'hydrosystème fluvial selon Amoros et Petts (1993)

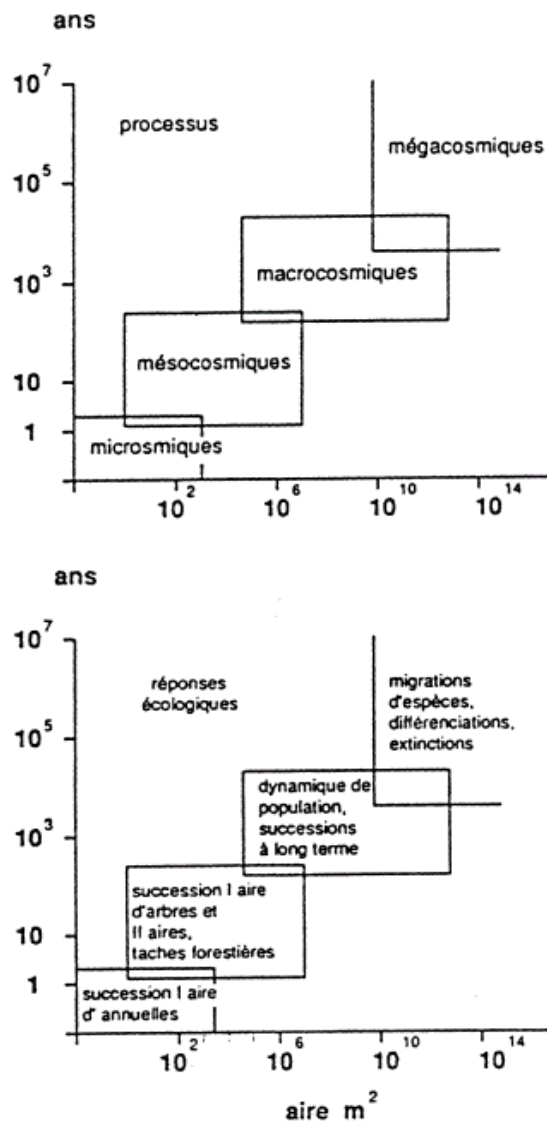


Fig. 2 Echelles spatio-temporelles des processus affectant les paysages fluviaux et réponses biologiques (d'après SALO 1990, tirée de DECAMPS & ISARD, in AUGER et al. 1992)

l'environnement ambiant. Pour rappel, chez les plantes vasculaires la situation est inverse, la plante elle-même représente la phase diploïde et la phase haploïde est presque uniquement représentée par les grains de pollen et les ovules SCOTT (1994).

Les bryophytes dominent la végétation de plusieurs communautés notamment dans la toundra ou dans les tourbières. Lorsqu'elles forment des tapis denses, on leur attribue les influences suivantes sur le fonctionnement des écosystèmes (LONGTON, 1984):

- de part leur capacité de rétention, elles ont une influence sur le cycle de l'eau ;
- liée à leur faible conductivité thermique, elles influencent la température et l'humidité du sol ;
- par un captage direct des éléments minéraux des précipitations, elles influencent le cycle des éléments nutritifs ;
- par leur faible taux de décomposition, elles agissent sur la formation de l'humus et sur la redistribution des minéraux nutritifs ;
- de plus, elles fournissent un habitat à bon nombre d'invertébrés.

D'un point de vue de la dynamique de la végétation, leur faculté à coloniser des surfaces lisses leur confère souvent le **rôle d'initiatrices dans les successions végétales primaires**.

1.1.2 Les zones alluviales

L'étendue des zones alluviales dans le monde est estimée entre 0,8 et 2 millions de km² (MITSCH & GOSSELINK, 2000 et IUCN, 1999 in TOCKNER & STANFORD, 2002), soit environ 50 fois la surface de notre pays. La Suisse, considérée comme le château d'eau de l'Europe, abrite les cours supérieurs et moyens de plusieurs grands fleuves, ce qui lui confère une responsabilité particulière dans la conservation des cours d'eau et des milieux alluviaux adjacents. L'Inventaire des zones alluviales d'importance nationale y compris sa révision de 2003 (KUHN & AMIET, 1988 ; THIELEN et al., 2002) signale environ 12'000 ha (soit 12 km²) de zones alluviales situées au bord des cours d'eau et des lacs. Les critères utilisés lors de l'évaluation de la valeur des sites se composent des types de végétation présents, de la dimension du site, de la présence des processus dynamiques fluviaux et du degré d'atteinte au site.

Les zones alluviales sont définies par KUHN & AMIET (op. cit.) comme « **des lieux bordant des ruisseaux, des torrents, des rivières, des fleuves et souvent aussi des lacs, périodiquement ou épisodiquement inondés et dans lesquels, en outre, les racines des plantes sont temporairement atteintes par une nappe phréatique à fortes fluctuations. Les inondations apportent aux végétaux une quantité d'eau supplémentaire à celle fournie par les précipitations, ainsi que les éléments fertilisants** ». Les données récoltées dans cette étude proviennent toutes de sites inscrits à l'Inventaire.

Les caractéristiques des zones alluviales sont fortement liées à la dynamique fluviale. Le système réunissant le cours d'eau et ses plaines d'inondation est défini comme un **hydrosystème fluvial** (AMOROS et al., 1988, AMOROS & PETTS, 1993). Celui-ci doit être abordé, d'une part comme un **système à 4 dimensions** (fig. 1) : **longitudinale** (gradient amont-aval), **latérale** (mosaïque d'écosystèmes en travers de la zone alluviale), **verticale** (superposition des écosystèmes terrestre et souterrain) et **temporelle** (fluctuations naturelles de la dynamique fluviale ou modifications liées aux activités humaines) ; et d'autre part, doit être considéré à **différentes échelles d'espace et de temps** (DECAMPS & IZARD in AUGER et al., 1992). Les investigations relatives à notre étude, se concentrent sur les seules dimensions latérales et temporelles des hydrosystèmes.

Des processus géologiques et biologiques distincts agissent à différents niveaux de perception. La figure 2 résume les principales caractéristiques des processus affectant les cours d'eau. DECAMPS & IZARD (op. cit.) distinguent le niveau des **processus megacosmiques** responsables des formes actuelles des réseaux hydrographiques : ce niveau ne sera pas abordé dans cette étude. Les **processus macrocosmiques** affectent les zones de dépôt au sein des bassins de drainage et conduisent finalement à la différenciation des types de formes fluviales tels les méandres, les tronçons tressés ou anastomosés : ils ne seront que marginalement traités ici. Les **processus mésocosmiques** s'expriment dans les phénomènes d'érosion et de sédimentation et, au plan biologique, ils exercent leur influence principalement sur les stratégies de colonisation. Les **processus microcosmiques** sont à l'origine de la colonisation par des végétaux pionniers et se déroulent à l'échelle d'un cycle hydrologique annuel. **Les niveaux des processus mésocosmiques et microcosmiques sont ceux qui correspondent le mieux aux niveaux de perception abordés dans cette étude.**

Comme l'indique AMOROS & BORNETTE (2002), les interactions entre les processus opérant à différentes échelles spatio-temporelles sont responsables de la biocomplexité des hydrosystèmes fluviaux. **Les systèmes fluviaux figurent ainsi parmi les systèmes les plus divers, les plus dynamiques et les plus complexes de la partie émergée de notre planète** (DECAMPS & IZARD, op. cit. ; NAIMAN & DECAMPS, 1997).

Bien que notre étude se déroule avant tout au niveau de perception des bryophytes, nous aimerions encore mentionner deux caractéristiques générales des zones alluviales extraites de GALLANDAT et al. (1993). D'une part, « **l'intérêt paysager** des zones alluviales qui apporte une note originale au paysage, en particulier à travers toutes les nuances de vert offertes par les feuillages d'essences diverses » et, d'autre part, leur valeur de **symbole** en tant que nature encore peu modifiée par l'homme.

1.1.3 État actuel de la recherche, principaux travaux

Les travaux consacrés essentiellement à l'étude des bryophytes dans les zones alluviales ne sont pas nombreux. D'un point de vue phytosociologique, on mentionnera avant tout les travaux de PHILIPPI (1968, 1972, 1984, 1987, 1993a et b) qui décrivent la végétation bryophytique épiphyte, épixyle et épigée des milieux alluviaux du Rhin et la bryoflore aquatique du Main et de ses affluents dans le sud-ouest de l'Allemagne. GEISLER (1976) a, quant à elle, examiné les associations des cours d'eau alpins ; région qui se trouve en dehors du cadre de notre étude. D'autres publications (LECOINTE, 1976 ; GILLET, 1981) concernent l'étude d'une association particulière, inféodée aux zones alluviales. Le reste des travaux phytosociologiques en bryologie ne traitent pas spécifiquement des zones alluviales mais décrivent en général les associations liées à un substrat, ou celles d'une classe ou d'une alliance.

Quelques articles font l'inventaire des bryophytes d'un système alluvial, tels les travaux de KLEIN et al. (1997) ou de VANDERPOORTEN et al. (1995, 1996), parfois associés à une évaluation écologique (KLEIN & VANDERPOORTEN, 1997).

Parmi les travaux phytosociologiques sur les zones alluviales suisses ou européennes, on retrouve parfois des indications sur les bryophytes des sols forestiers, notamment chez MOOR (1958), qui concernent les sites examinés dans notre étude, ou encore plus récemment chez SIENKIEWICZ et al. (2001) qui décrit les forêts alluviales de Pologne. Le colloque phytosociologique de 1980 à Strasbourg (CARBIENER, 1984), sur la végétation des forêts alluviales, contient également quelques descriptions intégrant la strate muscinale épigée. Une première approche de la description des phytocénoses alluviales à l'aide de la phytosociologie synusiale intégrée a été présentée par ROULIER & WERFFELI (1995).

De manière générale, il faut relever la pauvreté en publications dans le domaine de la végétation bryophytique des zones alluviales. La présente étude servira, à côté d'autres buts plus ciblés sur le fonctionnement alluvial, également à fournir des connaissances de bases sur la végétation muscinale et son organisation. Les recherches menées ces dernières années dans le domaine des zones alluviales sont multiples. Dans son article « Riverine flood plains : present state and future trends » TOCKNER et STANFORD (2002) dressent une liste des publications disponibles comprenant des recueils traitant, par exemple, de la biodiversité, de la géomorphologie ou de l'écologie et de la gestion des zones humides. Des monographies de divers cours d'eau sont également mentionnées. Il ressort de cette revue d'une part, que les zones alluviales sont parmi les écosystèmes les plus menacés et, d'autre part, qu'une prise de conscience pour maintenir les milieux encore intacts et pour redonner leur intégrité écologique à ceux qui sont perturbés doit avoir lieu si l'on veut conserver les fonctions de ces écosystèmes.

Les auteurs indiquent également qu'un certain nombre de questions liées à l'écologie des zones alluviales doivent encore faire l'objet d'étude, notamment sur les interactions entre les communautés aquatiques et terrestres, sur les tendances, à long terme, de l'évolution des populations alluviales ou par rapport aux surfaces dynamiques minimales nécessaires pour le déroulement des fonctions écologiques de base. Ce manque de connaissance, précisent les auteurs, ne doit, par contre, pas empêcher les acteurs d'agir aujourd'hui sur la base des connaissances existantes. Des travaux de revitalisation soigneusement projetés, accompagnés d'un suivi adéquat, sont susceptibles de représenter de grands terrains d'étude aptes à procurer une meilleure compréhension de la dynamique et de la complexité des zones alluviales.

En Europe, des projets tels que Flobar2 (HUGHES, 2003) ont apporté des connaissances et des instruments supplémentaires utiles à la conservation et à la revitalisation de ces écosystèmes. Notamment en précisant les processus hydrologiques, géomorphologiques et biologiques clés des forêts alluviales et en formulant des recommandations pour leur revitalisation.

En Suisse, deux études transdisciplinaires majeures sont actuellement en cours sur les zones alluviales. Elles concernent les projets de revitalisation au Rhône et à la Thur (www.rhone-thur.eawag.ch) où quatre thèmes principaux sont étudiés : 1) la problématique du marnage provoqué par les centrales à accumulation, 2) les impacts écologiques des élargissements du lit des cours d'eau, 3) le suivi et le monitoring des mesures de revitalisation, 4) les mécanismes décisionnels et les démarches dans les projets de revitalisation. Le projet est piloté par l'EAWAG (Eidgenössische Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz). L'objectif général du projet est l'élaboration des bases scientifiques permettant la prise de décisions dans des projets de revitalisation des grandes rivières. Le deuxième projet concerne l'étude des relations entre les stratégies fondamentales d'intervention, la «protection contre les inondations» et la «protection de la nature». La recherche doit mettre en évidence les changements opérés dans les objectifs poursuivis par les interventions humaines sur les cours d'eau entre 1850 et 2000. Une stratégie intégrée pour la gestion des surfaces alluviales doit être développée sur la base de cette analyse et des instruments adéquats fournis pour les prises de décisions (Projet National de Recherche PNR48, GOBAT, 2003). L'originalité de ses deux recherches est qu'elles contiennent un volet d'étude sociologique. L'homme en tant qu'acteur constitue un sujet d'étude. Cette intégration devrait faciliter ensuite le transfert des résultats scientifiques vers la pratique.

1.2 Hypothèses de travail

Plusieurs hypothèses ont guidé les analyses réalisées dans cette étude. Elles s'appuient sur les caractéristiques des bryophytes et des zones alluviales évoquées ci-dessus.

Trois hypothèses principales sous-tendent ce travail ; elles différencient les aspects écologiques, phytosociologiques et ceux liés à la pratique. Elles sont précisées par un certain nombre d'hypothèses secondaires.

I. Les communautés bryophytiques peuvent être utilisées comme indicateurs de l'activité alluviale.

Quatre hypothèses secondaires, traitant des aspects temporels, spatiaux, biologiques ou d'application, sont formulées :

- Les communautés bryophytiques réagissent plus rapidement aux perturbations du milieu que les communautés phanérogamiques. Ceci les rend particulièrement aptes à la bioindication de changements soudains et exceptionnels.
- L'hétérogénéité des habitats engendrée par l'activité alluviale est responsable d'une diversité élevée d'espèces et de communautés (PAUTOU 1984, TOCKNER et WARD 1999). Les communautés bryophytiques révèlent de manière très fine la grande diversité des habitats alluviaux. De par leur large répartition et leur pouvoir de colonisation de substrats très variés, elles sont indicatrices de processus alluviaux dans l'ensemble de la zone alluviale.
- La capacité de bioindication dépend en particulier de stratégies adaptatives (life-strategies).
- Certaines communautés de bryophytes sont révélatrices des modifications apportées à la zone alluviale par les activités humaines (endiguement, exploitation électrique, extraction de gravier, sylviculture, ...).

II. La différenciation phytosociologique des coenotaxons et la classification au sens large (les niveaux hiérarchiques mis en évidence) sont modifiées par l'intégration des groupements bryophytiques dans les relevés phytocénologiques.

Deux hypothèses secondaires relatives à la typologie et à la dynamique de la végétation sont formulées :

- Le niveau d'organisation phytosociologique prioritairement modifié est celui de la phytocénose par rapport à la caténa.
- L'intensité de la modification, autrement dit la spécificité des groupements muscinaux dans la phytocénose, dépend des conditions du milieu et du degré d'évolution de la phytocénose.

III. Un indice de l'activité alluviale (indice d'alluvialité) intégrant la bioindication amenée par les communautés bryophytiques permet de différencier plus clairement et plus finement les milieux alluviaux qu'un indice qui n'engloberait que des communautés de plantes vasculaires.

Une hypothèse secondaire peut être énoncée comme suit :

- La richesse synusiale comparée au niveau de la caténa est particulièrement à considérer.

2. Objectifs et organisation de la recherche

Les buts poursuivis dans cette recherche sont formulés de manière hiérarchique : un objectif général et plusieurs objectifs sectoriels sont définis. S'appuyant sur les hypothèses énoncées au chapitre précédent, ils mettent en évidence les divers domaines abordés au cours de l'étude.

2.1 Objectifs de l'étude

L'objectif général est de **déterminer dans quelles mesures et de quelles manières les communautés de bryophytes sont indicatrices de l'activité alluviale**. Cette formulation met en exergue trois termes de base pour lesquels trois objectifs sectoriels de recherche ont été définis. Un objectif d'application, visant la mise au point d'un indice, permettant de faire un constat de l'état d'une zone alluviale, complète ces objectifs de recherche.

Les objectifs sectoriels liés à la description, à l'organisation et au fonctionnement des phytocénoses alluviales sont énoncés comme suit :

Il s'agit

- d'établir la **typologie** des communautés de bryophytes en tant que telle et en tant qu'éléments dynamiques de la phytocénose ;
- de mettre en évidence la **valeur indicatrice** des communautés bryophytiques en regard des différents facteurs écologiques et niveaux d'organisation de la végétation ;
- de déterminer quels sont **les caractères de l'activité alluviale** qui sont révélés par les communautés bryophytiques, en systèmes naturels ou anthropisés ;
- de mettre au point un **indice de l'activité alluviale** (indice d'alluvialité) intégrant les communautés bryophytiques, qui puisse être utilisé facilement par les gestionnaires des zones alluviales.

La réalisation des différents objectifs sectoriels a sollicité des efforts d'intensité inégale. Les parties dédiées à la description des communautés muscinales et à leurs influences sur la typologie de la végétation aux différents niveaux d'intégration ont nécessité les efforts en temps les plus importants. La démarche intégrée appliquée dans cette étude, utilise les données des niveaux inférieurs pour déterminer les éléments des niveaux supérieurs. Une base solide doit donc être définie avant de passer à un prochain stade de l'analyse, sinon on risque de devoir reprendre l'ensemble des analyses au début, au cas où une donnée de base venait à être modifiée.

2.2 Organisation

Le travail a été élaboré au sein du laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, sous la responsabilité du Prof. Jean-Michel Gobat. Ces dernières années, le laboratoire a mené ou collaboré à plusieurs projets relatifs aux zones alluviales, il jouit donc d'une solide expérience dans l'étude de ces écosystèmes. La réalisation de la cartographie des zones alluviales d'importance nationale (GALLANDAT et al., 1993) constitue certainement un des projets les plus importants du laboratoire dans ce domaine. Dans le rapport accompagnant la cartographie, un bilan de l'état des zones alluviales de Suisse est présenté. Il met l'accent sur des modifications de la composition floristique et sur des changements dans la dynamique naturelle de la végétation. Ces constatations ont été le point de

départ du travail de thèse de Christian Roulier sur la « Typologie et dynamique de la végétation des zones alluviales de Suisse » (ROULIER, 1998).

La présente étude complète, à l'aide de la végétation bryophytique, une partie des données récoltées par Ch. Roulier. Les relevés des bryophytes ont été réalisés dans les mêmes stations que ceux de la végétation vasculaire. Une collaboration étroite s'est également mise en place lors des réflexions sur la dynamique de la végétation ayant abouti à la démarche adoptée dans la partie consacrée aux descriptions des séries dynamiques. Le travail de recherche de ROULIER (1998) sera, par conséquent, à maintes reprises cité en référence dans cette étude.

Enfin, un stockage et un traitement des données sûrs et efficaces ont été rendu possible par l'utilisation de la base de donnée relationnelle « Phytobase ». Cet outil performant a été élaboré et régulièrement adapté aux besoins et à la problématique des différentes études consacrées aux zones alluviales, par F. Gillet au laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'université de Neuchâtel (GILLET 1993, 1999).

3. Démarche et méthodes

3.1 Démarche

La méthodologie appliquée dans cette recherche est celle de la phytosociologie synusiale intégrée, développée par GILLET, DE FOUCAULT et JULVE (1991). Cette approche conçue comme un perfectionnement de la méthode « sigmatiste classique » (BRAUN-BLANQUET, 1964) décrit, par intégrations successives, différents niveaux d'organisation de la végétation. La synusie constitue le niveau élémentaire de description ; les niveaux supérieurs : la phytocénose, la tesela et la caténa sont décrits par intégration à partir de ce niveau de base. Les principaux éléments de la méthode sont repris ci-dessous ; pour une information plus détaillée et une définition plus complète des divers termes utilisés, on se reportera aux publications suivantes : GILLET et al. (1991), GILLET (1994), GALLANDAT et al. (1995).

Les quatre niveaux fondamentaux considérés présentent les caractéristiques principales suivantes :

La **synusie végétale** représente l'élément de base relevé sur le terrain ; elle est caractérisée par une composition floristique homogène, ainsi que par la forte représentation d'une stratégie adaptative, d'un type morphologique végétatif et d'un type biologique déterminés. On considère ainsi dans une forêt : une à deux synusies arborescentes, arbustives ou herbacées et plusieurs synusies muscinales (épigée, épiphyte, épixyle ou épilithe). D'autres synusies de lichens, d'algues ou de champignons sont également présentes, elles ne sont toutefois pas abordées dans cette étude.

La **phytocénose** est formée d'un complexe de synusies végétales organisées spatialement, temporellement et fonctionnellement. Une phytocénose forestière, par exemple, comprend un ensemble de synusies muscinales, herbacées, arbustives et arborescentes présentant une dépendance écologique, dynamique et génétique. Par dépendance génétique, on exprime le fait qu'un même organisme puisse participer successivement à plusieurs synusies au cours de son développement ontogénique (GILLET et al., 1991).

La **tesela** est définie comme un complexe de phytocénoses, assemblées par zonation ou/et mosaïque, dérivant les unes des autres par des successions secondaires progressives ou régressives et correspondant à un même climax potentiel actuel.

La **caténa** est constituée d'un complexe de teselas (ou de phytocénoses) assemblées par zonation ou/et mosaïque au sein d'une même grande unité géomorphologique, et pouvant dériver les unes des autres par des successions primaires.

La fig. 3, reprise de WERFFELI et al. (1997), illustre ces concepts dans le cadre d'une zone alluviale. Tel que défini ci-dessus, le niveau d'organisation intermédiaire de la tesela ne peut que difficilement être appréhendé dans les zones alluviales. En effet, les processus liés aux successions secondaires apparaissant à la suite de la destruction du climax sont plutôt rares dans ces milieux encore actifs et proche de l'état naturel. Les processus de successions primaires, influencés par la dynamique fluviale capable de détruire et de régénérer les substrats y jouent par contre un rôle important. Nous avons donc proposé (WERFFELI et al., op.cit.) un élargissement de la définition de la tesela : dans les milieux alluviaux, le concept de tesela

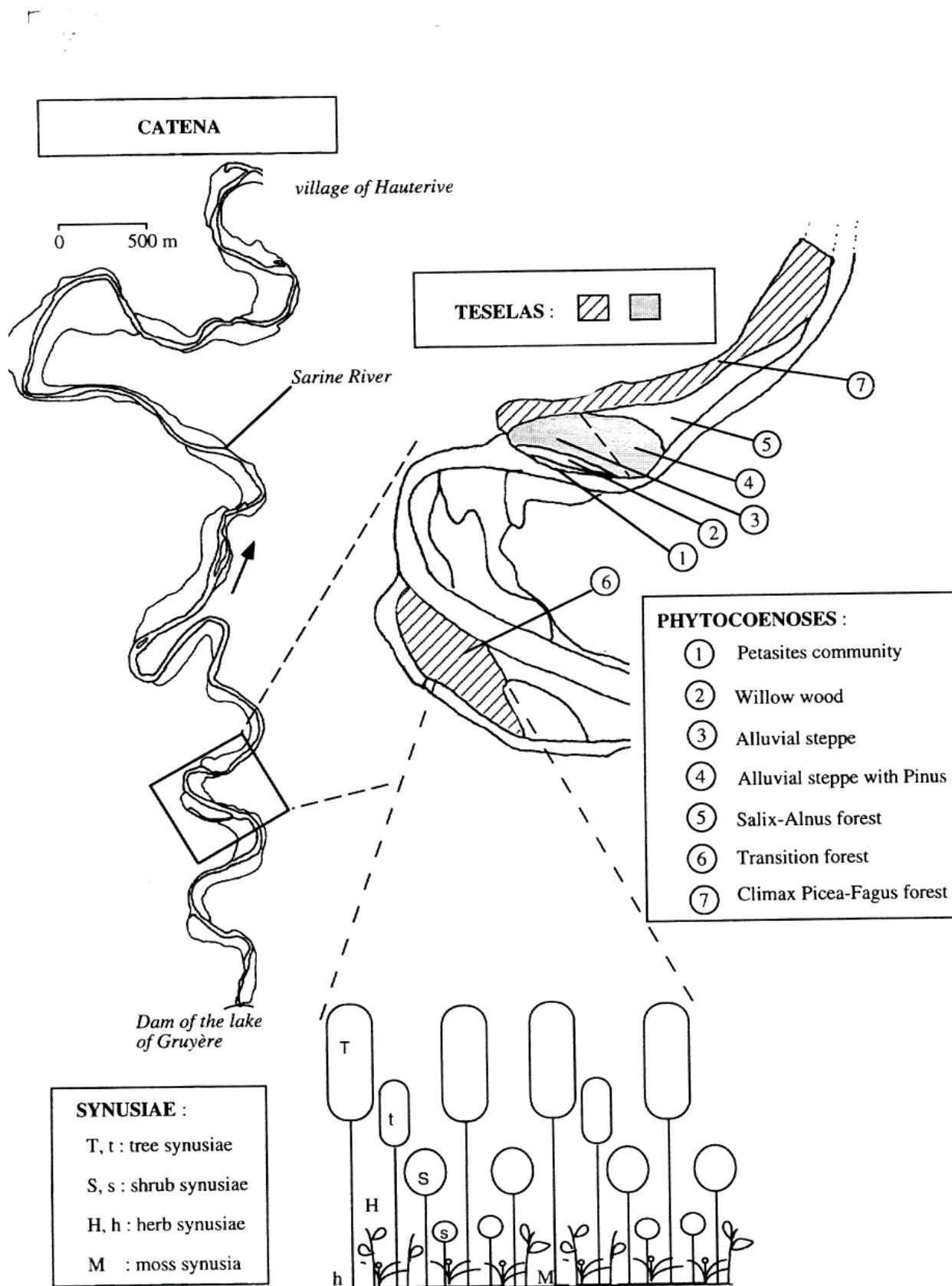


Fig. 3 Représentation des quatre niveaux d'organisation de la végétation dans le site alluvial de Rossens (objet N°62). Repris de WERFFELI et al. (1997).

ne devrait pas se limiter seulement aux successions secondaires ; il devrait également comprendre les séries issues de successions primaires progressives ou régressives.

Avant chaque passage au niveau supérieur, une typologie des niveaux inférieurs doit être réalisée. Les relevés de synusies seront regroupés en différents types appelés « **syntaxon élémentaire** » (abrégé **SyE**). Ceux-ci seront intégrés dans la description des phytocénoses ; puis à leur tour, les phytocénoses seront assemblées en « **coenotaxon élémentaire** » (abrégé **CoE**) représentant les différents types de phytocénoses relevées. La typologie des teselas aboutit à la définition de « sigmataxons élémentaires » et celle des caténas à des « geosigmataxons élémentaires » ; ces deux dernières opérations de typologie ne seront abordées que marginalement dans cette étude. On peut en voir des exemples dans les travaux de GALLANDAT et al. (1995) et de ROULIER (1998).

Une démarche systémique et structuraliste peut être appliquée à l'analyse des différents éléments décrits ci-dessus, elle comprend les étapes suivantes :

- Analyse des éléments en eux-mêmes (démarche « **intra** ») : description des objets phytosociologiques (synusie, phytocénose, tesela, caténa), **typologie**, mise en évidence du déterminisme écologique (paragraphe 5.2, 5.3 et 5.4).
- Analyse des **relations spatio-temporelles** entre les éléments (démarche « **inter** ») : établissement des **graphes systémiques** (paragraphe 5.5).
- Comparaison des systèmes (démarche « **trans** ») : dégagement des **invariants relationnels** et définition de structures formelles, appelées **modèles généralisés** dans notre étude (paragraphe 5.6), permettant des généralisations et des prédictions.

La démarche phytosociologique synusiale intégrée permet ainsi de rendre compte des différents niveaux de complexité des écosystèmes. Cette analyse fine de la végétation permet d'appréhender toutes les situations sans perte d'information, puisqu'une intégration des données dans les niveaux supérieurs est assurée. Elle est spécialement performante dans la description de milieux possédant une structure spatio-temporelle complexe.

L'intérêt principal de cette méthode pour notre étude réside néanmoins dans le fait qu'elle **met en relation les synusies de bryophytes avec celles des plantes vasculaires**.

Cette méthodologie a également été appliquée par Ch. Roulier lors de son travail de thèse (ROULIER, 1998), ce qui permet de compléter ses données par les relevés de bryophytes réalisés dans cette étude, pour autant qu'ils aient été effectués dans les mêmes stations.

3.2 Méthodes

3.2.1 Choix des sites

Les sites étudiés correspondent aux premiers sites considérés par Ch. Roulier lors de son étude sur les zones alluviales de Suisse. Ces sites ont été choisis par ROULIER (1998) de manière semi-objective parmi les objets de l'Inventaire fédéral des zones alluviales d'importance nationale. Les critères utilisés se basent sur l'analyse comparative des données de l'Inventaire (KUHNS & AMIET, 1988) et des cartes de végétation réalisées pour tous les sites de l'Inventaire (GALLANDAT et al., 1993).

La campagne de relevés bryophytiques s'est limitée aux 11 sites des vallées de la Sarine et de la Torneresse ainsi que de la plaine de l'Aar. Cet ensemble de sites peut être considéré comme relativement diversifié ; il présente plusieurs types de zones alluviales, plus ou moins transformées par les activités humaines, incluant également des situations de bords de lacs de retenue.

Ces sites ont non seulement été étudiés en détail par Ch. Roulier, puisqu'il y a effectué environ la moitié de ses relevés synusiaux, mais d'autres recherches spécifiques ont été menées dans une partie des sites, soit au sein du Laboratoire d'écologie végétale, notamment par les travaux de diplôme de Claire ARNOLD (1994) ou d'Antoine GANDER (1997) ; soit à l'EPFL, entre autres, par les travaux de thèses de Fabrice BUREAU (1995) et de Lou MENDONÇA (1995).

3.2.2 Les relevés de bryophytes

Une description méthodologique détaillée des relevés de végétation synusiaux et phytocénétiques est présentée par GILLET (1994) ainsi que par GALLANDAT et al. (1995). Les travaux de terrain ont été effectués d'après cette méthodologie, ils sont décrits ci-après en soulignant les spécificités liées aux relevés de la strate muscinale.

La visite des sites a toujours débuté par une orientation générale à l'aide de la carte de végétation au 10'000 dressée lors de la cartographie des zones alluviales d'importance nationale (GALLANDAT et al., 1993). Ensuite, la reconnaissance et la localisation des différentes phytocénoses inventoriées par Ch. Roulier ont été entreprises. Une fois les éléments de la phytocénose reconnus, une liste provisoire des synusies muscinales a été dressée, chacune faisant ensuite l'objet d'un relevé. La récolte des données s'est déroulée durant toute l'année, mais la plupart des relevés ont été effectués entre les mois de juillet et de décembre. Un certain nombre de relevés ont été effectués en dehors des stations retenues par Ch. Roulier, notamment lorsque les synusies muscinales y étaient bien développées.

3.2.2.1 Relevés des synusies

Les relevés synusiaux sont réalisés sur le même modèle que les relevés floristiques de la phytosociologie classique. Ils en diffèrent néanmoins par les points suivants :

- Les surfaces relevées peuvent être fragmentées, par exemple lors des relevés épiphytes, où plusieurs troncs sont considérés.
- L'indice d'abondance-dominance est évalué par rapport à la surface effectivement recouverte par l'ensemble des bryophytes de la synusie. Ceci permet, dans les cas où le recouvrement est faible, d'estimer tout de même les proportions de surfaces recouvertes par chaque espèce.

Pour chaque relevé, des limites horizontales sont définies. La mosaïque de synusies muscinales pouvant se révéler très fine, une observation détaillée de la diversité des microbiotopes (creux, buttes, anciens chenaux d'écoulement ou dépôts éventuels de sédiments neufs, zones clairiérées, bois mort plus ou moins décomposé, hauteur sur les troncs, présence de galets) doit être réalisée.

Une fiche standard par relevé est remplie sur le terrain (annexe 1) ; elle comprend :

- la date et le lieu du relevé ;

- une description succincte ainsi qu'un croquis de situation ;
- la hauteur et la distance séparant la rivière de la station (valeurs estimées);
- une indication sur la présence de trace de crues (traces d'alluvionnement ou d'érosion, présence de débris de plantes et de litière accrochés aux branches des fourrés, traces de limon sur les troncs, présence de déchets);
- le type de substrat colonisé (épigé, épiphyte, épyxile, épilithe) ; pour les épiphytes l'espèce et le diamètre du phorophyte sont notés.
- la surface du relevé, le recouvrement par rapport à la surface colonisable, la hauteur de la synusie (cette donnée ne sera pas considérée plus avant) ;
- la liste des espèces relevées.

Seule une partie des bryophytes sont reconnaissables jusqu'à l'espèce sur le terrain ; des échantillons de chaque relevé ont donc été ramenés au laboratoire, où chaque espèce a été déterminée à l'aide de la loupe et du microscope. Les flores de SMITH (1978), VANDEN BERGHEN (1979) et FRAHM & FREY (1983) ont été utilisées pour la détermination. La famille des *Mniaceae* a été déterminée à l'aide des clés publiées par SAUER (1989, 1990), d'autres groupes taxonomiques ont été déterminés à l'aide de diverses clés mises à disposition par l'équipe responsable de l'Inventaire de la flore des bryophytes de la Suisse (NISM : Naturräumliches Inventar des Schweizer Mossflora).

Les déterminations spécialement difficiles ou incertaines ont été vérifiées par feu P. Geissler du Conservatoire botanique de Genève et par I. Bisang de l'Institut de botanique de l'Université de Bern. Quelques échantillons n'ont pas pu être déterminés de manière certaine jusqu'à l'espèce et n'ont donc pas été intégrés dans les analyses ultérieures.

La nomenclature utilisée est celle de CORLEY et al. (1981) pour les mousses et celle de GROLLE (1983) pour les hépatiques.

3.2.2.2 Relevés des phytocénoses

Cette partie de l'étude a consisté à compléter à l'aide des synusies muscinales les relevés de phytocénoses effectués par Ch. Roulier.

Comme l'indique ROULIER (1998), se sont des critères spatiaux (répartition et limites des synusies constituant la phytocénose) et structuraux (homogénéité structurale de la phytocénose) qui ont été privilégiés lors de la délimitation des phytocénoses sur le terrain. Il en résulte une définition spatiale assez étroite de la phytocénose surtout dans les milieux présentant une mosaïque complexe. Cette approche a néanmoins pu être avantageusement mise à profit lors de l'élaboration des graphes systémiques de la dynamique (§ 5.5).

Une fois les limites de la phytocénose repérées, l'abondance et le taux d'agrégation des différentes synusies muscinales sont estimés à l'aide des indices conventionnels (r , +, 1 à 5). Ce sont les synusies relevées à l'étape précédente qui, à ce niveau d'intégration, constituent les descripteurs de la phytocénose.

Plusieurs indications relevées par Ch. Roulier complètent le relevé phytocénotique. D'une part une description succincte de la station et d'autre part, une série d'estimations indiquant la hauteur de la station par rapport au niveau moyen du cours d'eau, la distance de la station par rapport au cours principal, la situation de la phytocénose dans le système (lit principal, 1^{ère}, 2^{ème} ou 3^{ème} terrasse alluviale) et la présence de traces de crues. Toutes ces indications ont été consignées dans la base de données « Phytobase ».

3.2.2.3 Relevés des caténas

A ce stade de l'étude, la différenciation entre l'étape intermédiaire d'intégration représentée par la tesela et le niveau final d'intégration de la caténa n'a pas pu être prise en compte. Les relations de succession caractéristiques des teselas n'ayant pas encore été mises en évidence.

Les complexes de phytocénoses situés au sein d'une même grande unité géomorphologique, caractéristique des caténas sont, par contre, plus simple à appréhender même si la définition d'une grande unité géomorphologique n'est pas évidente en zone alluviale. Afin de préciser cet aspect, ROULIER (1998) se base sur les critères suivants pour définir les caténas en zone alluviale :

- Tronçon de cours d'eau homogène (pas de changement majeur de pente ou de largeur du cours).
- Degré d'influence humaine homogène (distinction des tronçons naturels et des tronçons corrigés)
- Organisation homogène du tapis végétal sur la base de la carte de la végétation.

Les relevés caténaux ont été effectués par Ch. Roulier à l'aide des cartes de végétation et de la connaissance des sites. Ils répondent, en principe, aux mêmes règles appliquées aux relevés de phytocénoses et de synusies. Un site est généralement considéré dans son ensemble, sauf si des différences majeures dans les critères évoqués ci-dessus ont été mis en évidence, auquel cas seul une partie du site constituera une caténa.

3.2.3 Le traitement des relevés de bryophytes

3.2.3.1 Généralités

Les objectifs poursuivis lors du traitement des relevés de végétation doivent être différenciés selon le niveau d'intégration considéré.

Au niveau des relevés de synusies muscinales, le traitement a pour but d'établir, par comparaison des relevés, une typologie des synusies. Les types définis, nommés syntaxons élémentaires, doivent correspondre à des ensembles homogènes dans lesquels les relevés se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres.

Au niveau des phytocénoses et des caténas, c'est avant tout une comparaison entre la classification basée sur les relevés des plantes vasculaires et celle incluant les synusies muscinales qui est poursuivie.

Les relevés ont été traités à l'aide de méthodes d'analyse multivariable exécutées par le progiciel MULVA-4 (WILDI & ORLOCI, 1990) pour les relevés synusiaux, puis MULVA-5 (WILDI & ORLOCI, 1996) pour les relevés des phytocénoses et des caténas. Ces traitements ont abouti à des classifications provisoires dont la mise au point définitive a été réalisée dans la base de données « Phytobase ».

3.2.3.2 Traitement des relevés synusiaux

Le traitement des relevés synusiaux s'est déroulé en trois étapes principales :

Dans un premier temps, dans le but de mettre en évidence les grandes discontinuités de l'ensemble des données, tous les relevés ont été soumis à une analyse multivariable faisant intervenir un groupement des relevés. Au préalable, les relevés isolés, très différents des autres relevés (contenant des espèces rares, par exemple), ont été identifiés sur la base d'une analyse factorielle des correspondances ; ils ont été

éliminés du set de données à analyser. Un groupement agglomératif hiérarchique à lien complet des relevés et des espèces a été effectué sur les relevés restant. Les matrices de ressemblance sont établies avec le coefficients de van der Maarel et les données exprimées en % de recouvrement (codage : +=1% ; 1=3% ; 2=15% ; 3=37% ; 4=62% ; 5=87%). Le groupement agglomératif hiérarchique à lien complet se veut assez contraignant puisqu'il n'autorise un objet à rejoindre un groupe que lorsqu'il est lié à tous les membres du groupe. Cette méthode permet de trouver entre les groupes des discontinuités aussi tranchées que possible (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). La pondération des indices d'abondance-dominance favorise les combinaisons sur la base de la dominance des espèces. Cette option, qui a été choisie à la suite de la comparaison de plusieurs analyses, a permis une première séparation grossière des relevés en quatre groupes fondée sur les espèces abondantes et dominantes: le premier comprenant les relevés des milieux inondés, un second réunissant les relevés épigés des zones plus sèches, un troisième groupe réunissant les relevés effectués sur les bois morts et certains troncs vivants et le quatrième comprenant essentiellement des relevés épiphytes. Les principes détaillés des analyses multivariées appliquées à l'écologie et à l'étude de la végétation sont notamment traités par, WILDI (1986), JOGMAN et al. (1987) et LEGENDRE & LEGENDRE (1998).

Dans un deuxième temps, chacun des quatre tableaux intermédiaires a été soumis à un examen visuel approfondi et à de nouveaux traitements d'ordination et de groupement sur la base des données en présence/absence ainsi qu'à des traitements manuels. A ce stade, c'est la combinaison des espèces et non pas leur dominance qui a été privilégiée, ceci afin de définir de manière la plus distincte possible les groupes de chaque sous-ensemble. Les groupes de relevés constants à travers ces analyses ont été considérés comme des syntaxons élémentaires et une classification provisoire a été reportée dans la base de données « Phytobase ».

L'affinement de la typologie constitue la troisième étape de traitement. Elle a été réalisée dans la base de données « Phytobase » qui permet de calculer le coefficient de ressemblance (coefficient de Jaccard) de chaque couple de relevés d'un syntaxon élémentaire. Les relevés les plus dissemblables présentant un coefficient inférieur à la valeur seuil de 0,1 sont retirés du syntaxon élémentaire et classés dans les relevés atypiques ou éventuellement réattribués à un autre syntaxon élémentaire. Les relevés non classés dans l'étape précédente sont, le cas échéant, attribués à un syntaxon élémentaire ou classés dans les relevés atypiques.

Enfin, des tableaux de végétation de chaque syntaxon élémentaire sont directement extraits de la base de données. Les tableaux des syntaxons élémentaires sont présentés dans l'annexe 4. Seule une partie des analyses multivariées, considérées comme des étapes intermédiaires, sont présentées dans le chapitre 5.

Différents indices de biodiversité, calculés dans « Phytobase », caractérisent chaque syntaxon élémentaire. Les suivants ont été reportés dans le tableau 4 :

- Nombre total d'espèces
- Richesse spécifique moyenne
- Diversité de Shannon moyenne
- Indice de Jaccard moyen
- Indice de Jaccard minimum

3.2.3.3 La caractérisation des syntaxons élémentaires

Une fois les syntaxons élémentaires déterminés floristiquement, leurs principales caractéristiques écologiques, structurelles et dynamiques ont été recherchées et leur intégration dans un synsystème phytosociologique proposée. Cette phase s'est également déroulée à l'aide de la base de données « Phytobase » qui fournit pour chaque syntaxon élémentaire les indications suivantes :

- La moyenne des **valeurs indicatrices écologiques** (DÜLL, 1992) (moyenne pondérée par l'indice d'abondance-dominance des espèces). Ces valeurs permettent d'établir un spectre écologique pour chaque syntaxon et de comparer les syntaxons entre eux en représentant graphiquement la combinaison de deux indices écologiques (écogrammes présentés au paragraphe 5.2.3.6).
- Le spectre biologique basé sur **les formes biologiques** définies par DÜLL (1992) également pondéré par le recouvrement moyen des espèces.
- Le spectre des stratégies basé sur les **types stratégiques** définis par DURING (1979, 1992), pondéré par le recouvrement moyens des espèces. Les types de stratégies adaptatives des bryophytes sont décrits ci-dessous.
- Le **spectre des substrats colonisés**, différenciés en troncs vivants (synusies épiphytes), bois mort (synusies épixyles), pierres et galets (synusies épilithes) et sols (synusies épigées).

Stratégies adaptatives

Selon GRIME (1979), les stratégies sont définies comme « une réunion de caractéristiques génétiques similaires ou analogues largement représenté au sein d'une espèce ou d'une population, leur conférant une écologie similaire » (« *groupings of similar or analogous genetic characteristics which recur widely among a species or population and cause them to exhibit similarities in ecology* »). Une définition proche a été proposée par STEARNS (1976) pour le concept de « tactique d'histoire de vie » (*life history tactic*) d'une espèce ou d'une population. Elle est définie comme un ensemble de caractères co-adaptés, issus de la sélection naturelle, destinée à résoudre des problèmes écologiques particuliers (« *A set of coadapted traits designed, by natural selection, to solve particular ecological problems* »).

Le système de classification des stratégies adaptatives (life-strategies) proposé par DURING (1979, 1992) se base sur les trois caractères suivants : (1) le nombre et la taille des spores (peu de grandes spores ou beaucoup de petites spores) ; (2) la manière de survivre à la mauvaise saison (sous forme de spores uniquement, disparition du gamétophyte (stratégie d'évitement) ou sous forme de gamétophyte (type tolérant)) ; (3) pour les espèces tolérantes, l'espérance de vie potentielle qui est corrélée négativement avec l'effort de reproduction (*reproductive effort*).

Six catégories principales sont distinguées d'après DURING (1992) :

Espérance de vie (années)	Spores		Effort de reproduction
	Nombreuses, très légères (<20 µm)	Peu nombreuses, larges (>20 µm)	
< 1	1. Fugitives	2. Temporaires annuelles	Elevé
Quelques (1 - 10)	3. Colonistes	4. Temporaires à vie courtes	Moyen
Plusieurs > 5	5. Permanentes vivaces	6. Temporaires vivaces	Faible

Les caractéristiques des différentes stratégies envers la stabilité des habitats sont décrites de la manière suivante par DURING (1979) : les espèces « fugitives » sont retrouvées préférentiellement dans les habitats imprévisibles et de très courtes durées (type rare chez les bryophytes, plus commun chez les bactéries, algues et champignons). Les « colonistes » seront fréquentes dans les habitats appropriés persistant plusieurs années, mais disparaissant ensuite. Les « permanentes vivaces » surviendront dans des habitats stables. Les trois catégories « temporaires », possédant des spores larges et peu nombreuses qui seront préférentiellement dispersées à de courtes distances au sein d'une même phytocénose, sont adaptées aux microhabitats disparaissant de manière prédictible mais réapparaissant fréquemment dans une même communauté.

Funaria hygrometrica, espèce rudérale colonisant les anciens feux, est un des rares exemples du type « fugitif ». D'autres exemples fournis par DURING (op. cit.) sont : *Bryum argenteum* et *Marchantia polymorpha* pour les « colonistes » ; la plupart des bryophytes des sols forestiers (*Brachythecium ssp.*) ou celles des tourbières (*Sphagnum ssp.*) pour le type « permanente vivace ». *Physcomitrium pyriforme* et *Ephemerum serratum* sont des exemples du type « temporaire annuel » qui colonise les empreintes de bétail près des points d'eau ou des champs en friche. Le type « temporaire à vie courte » est proche du type précédent ; cependant, l'habitat reste approprié pour une plus longue période, *Tatraplodon mnioides* qui colonise les cadavres d'animaux constitue un exemple de ce type. Enfin, plusieurs mousses épiphytes du genre *Ulota* ou encore *Leucodon sciuroides* constituent des exemples du type « temporaire vivace ».

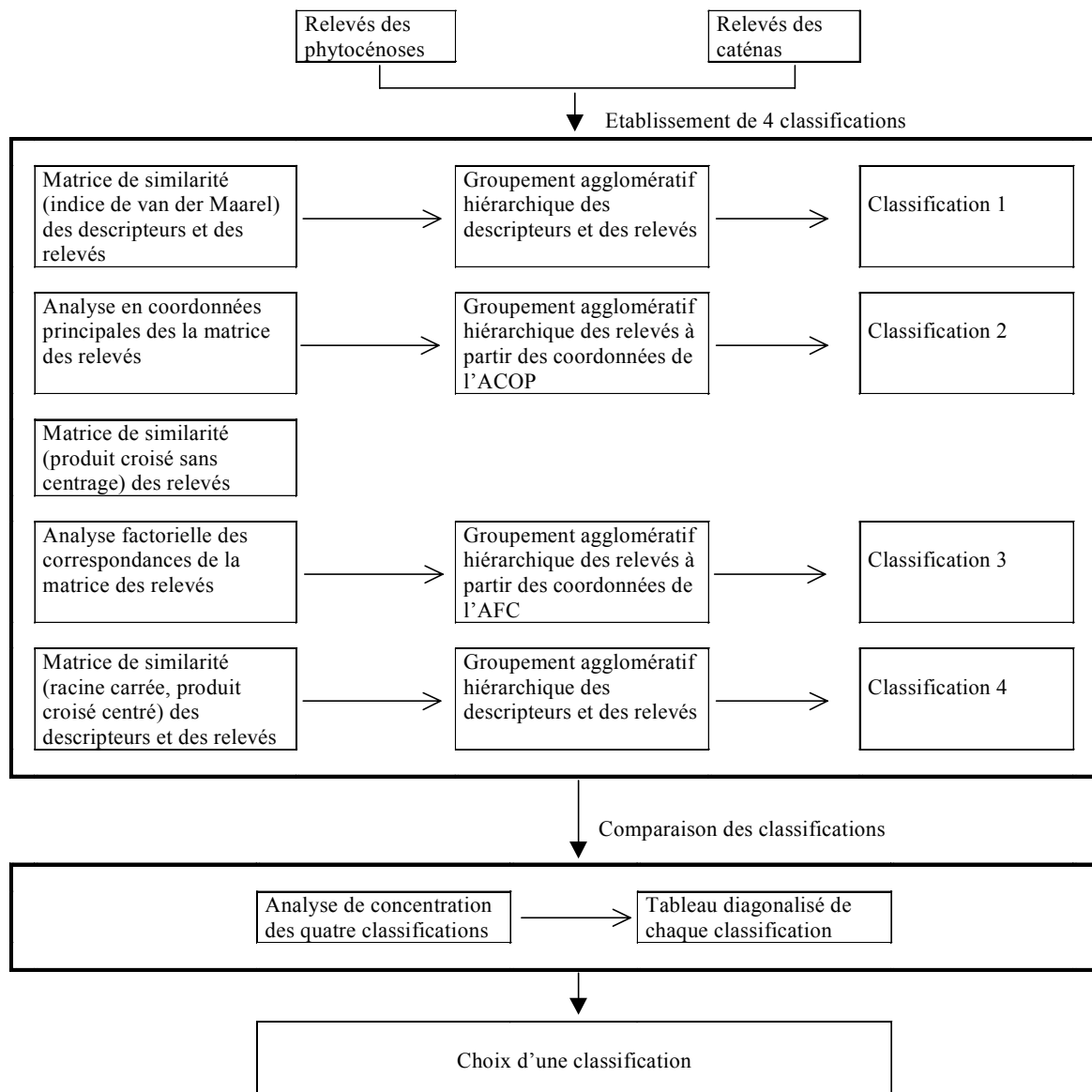
Les espèces recensées ont été attribuées à l'une des catégories décrites ci-dessus, soit sur la base de références trouvées dans la littérature (VAN TOOREN & DURING, 1988 ; GONZALES-MANCEBO et al. 1991 ; DURING et al., 1987), soit en attribuant l'espèce à une des six catégories en appliquant les critères définis ci-dessus (annexe 3).

Le sujet des stratégies adaptatives sera abordé plus longuement dans les paragraphes 5.2.3.2 et 5.2.3.3.

Intégration dans le synsystème

Le rattachement des syntaxons élémentaires à la hiérarchie phytosociologique (alliance, ordre, classe) s'appuie sur un référentiel proposé par JULVE et al. (1997) contenant les espèces caractéristiques des différents niveaux hiérarchiques. La représentation des espèces caractéristiques dans le syntaxon élémentaire

Fig. 4 Procédure standard de traitement des relevés de phytocénoses et de caténas (programme MULVA-5), modifiée d'après GALLANDAT et al. (1995).



est calculée automatiquement dans la base de données. Un spectre syntaxonomique peut ainsi être généré. L'affectation finale du syntaxon élémentaire à la synsystème phytosociologique se fonde sur ce diagnostic en tenant compte des différentes classes représentées.

La caractérisation des syntaxons élémentaires décrite ci-dessus s'effectue sur le lot de relevés typiques. Les relevés atypiques définis par un coefficient de ressemblance (coefficient de jaccard) inférieur à 0,1 avec au moins un des membres du syntaxon n'ont pas été considérés dans cette phase de description. Cependant, les relevés atypiques sont rattachés à un syntaxon élémentaire et sont considérés au même titre que les autres relevés dans la description des phytocénoses.

3.2.4 Traitement des relevés phytocénotiques et caténares

Plusieurs analyses multivariées ont été effectuées sur les relevés phytocénotiques et caténares. Elles découlent toutes de la procédure mise en place par François Gillet dans le cadre de l'étude des pâturages boisés (GALLANDAT et al., 1995). Cette procédure standard a été simplifiée pour notre étude et correspond en tout point au traitement réalisé par ROULIER (1998) pour la typologie des phytocénoses et des caténares.

Les étapes retenues sont résumées dans la fig. 4, elles se composent, dans un premier temps, d'une suite de 4 opérations aboutissant à 4 classifications différentes:

- Un groupement agglomératif hiérarchique à lien complet des relevés et des espèces à partir de matrices de ressemblances basées sur le coefficient de van der Maarel.
- Une analyse en coordonnées principales (ACOP) de la matrice de similarité des relevés (coefficient de van der Maarel) suivie d'un groupement agglomératif hiérarchique des relevés à partir des coordonnées de l'ACOP. Les espèces sont classées de la même manière que dans l'analyse précédente.
- Une analyse factorielle des correspondances (AFC) suivie d'un groupement agglomératif hiérarchique des relevés (minimum variance clustering) à partir des coordonnées de l'AFC. Les espèces sont classées selon un groupement agglomératif hiérarchique à lien complet basé sur une matrice de ressemblance des distances euclidiennes.
- Un groupement agglomératif hiérarchique (minimum variance clustering) des relevés à partir d'une matrice de ressemblance basée sur le produit croisé centré. Les espèces sont classées de la même manière que dans l'analyse précédente.

Les nombres de groupes de relevés et d'espèces ont à chaque fois été déterminés visuellement sur la base des dendrogrammes produits.

Dans un deuxième temps, les quatre tableaux issus des opérations précédentes sont comparés entre eux à l'aide d'une analyse des concentrations. Des indices synthétiques de comparaison sont calculés (chi square, mean square contingency coefficient), sur lesquels s'appuie le choix de la classification à retenir.

La détermination de l'influence des bryophytes dans la classification des phytocénoses et des caténas s'est faite à l'aide de la comparaison d'un certain nombre de tableaux de végétation issus des traitements décrits ci-dessus. Les classifications suivantes ont été confrontées :

Niveau phytocénotique		
Données codées en présence/absence, classification fondée sur un groupement agglomératif hiérarchique à lien complet, basé sur une matrice de ressemblance selon le coefficient de van der Maarel		
Classification de 95 relevés formés des synusies des plantes vasculaires et des synusies muscinales	comparaison avec :	Typologie des phytocénoses pour la Suisse (ROULIER, 1998)
		Classification de 95 relevés formés de synusies de plantes vasculaires uniquement
		Classification de 95 relevés formés de synusies muscinales uniquement
Niveau caténaire		
Données codées selon classes d'abondance-dominance, classification fondée sur un groupement agglomératif hiérarchique à lien intermédiaire (minimum variance clustering), basé sur une matrice de ressemblance selon le coefficient de van der Maarel		
Classification de 17 relevés basés sur des relevés de plantes vasculaires et de bryophytes	comparaison avec :	Typologie des caténas pour la Suisse (ROULIER, 1998)
		Classification de 17 relevés basés sur des relevés formés de plantes vasculaires uniquement

Les méthodes d'ordination choisies à chaque étape ont été calquées sur les options appliquées par ROULIER (1998) afin de favoriser des comparaisons les plus systématiques et objectives possibles. Les modalités principales des analyses seront rappelées en tête des chapitres.

3.2.5 Autres analyses

Une partie des hypothèses de recherche ont été testées sur la base d'analyses quantitatives et d'ordination sous contrainte, complétant ainsi les analyses qualitatives et descriptives du reste de l'étude.

Coefficient de variation

Le coefficient de variation, défini comme le rapport de l'écart-type par la moyenne des valeurs indicatrices (LANDOLT, 1977 ; DÜLL, 1992), a été utilisé pour estimer la diversité des habitats. Tous les relevés synusiaux des différentes strates ont été inclus dans l'analyse (687 relevés). Le coefficient de variation est calculé par strate pour chaque type de valeur indicatrice (par exemple : le coefficient de variation de la valeur indicatrice d'humidité de la strate arborescente). Un coefficient élevé correspond à une grande dispersion de la valeur indicatrice autour de la moyenne mettant ainsi en évidence la variabilité des conditions écologiques. Il sera interprété comme le reflet d'un nombre élevé d'habitats.

Ordinations sous contrainte

Une analyse statistique explicative basée sur une ordination sous-contrainte a été utilisée à deux reprises. Ces analyses permettent d'examiner la variation d'une matrice de données en l'expliquant par une série de variables. Une présentation détaillée des principes de l'ordination sous contrainte est faite par TER BRAAK (1987).

Dans un cas, la relation entre les types de stratégies des bryophytes et la dynamique alluviale a été analysé. La composition des phytocénoses en fonction des types stratégiques des bryophytes a été expliquée par plusieurs variables environnementales représentatives de la dynamique alluviale. Le choix de l'analyse s'est porté sur une analyse de redondance (redundancy analysis) exécutée à l'aide du programme R 1.8.1 (R Development Core Team, 2003).

Dans le deuxième cas, la relation entre les types de syntaxons élémentaires et les transformations du milieu alluvial par l'homme a été examinée. La variation des syntaxons élémentaires muscinaux dans les relevés de phytocénoses est expliquée par une série de variables représentant les activités humaines. Ici, le choix s'est porté sur une analyse canonique des correspondance puisque les données, contrairement à l'analyse précédente, présentent des doubles absences non assimilables à des ressemblances. Le programme R 1.8.1 (op. cit.) a réalisé l'ordination.

3.2.6 Graphes systémiques, modèles dynamiques et indice d'alluvialité

La méthode appliquée lors de l'établissement des graphes systémiques (paragraphe 5.5) et des modèles généralisés de la dynamique (paragraphe 5.6) ainsi que celle proposée pour la mise au point d'un indice d'alluvialité (paragraphe 5.7) sont présentées dans les chapitres correspondants. Elles sont considérées comme des résultats d'ordre méthodologique.

3.3 Limites méthodologiques

Les méthodes appliquées et les choix opérés dans ce travail présentes certaines limites que nous aimerions préciser ici :

- Tout d'abord, le cadre géographique de l'étude qui se limite à la vallée de la Sarine et à la plaine de l'Aar. Il implique une description partielle des communautés muscinales, représentatives des grands

cours d'eaux préalpins et collinéens du Plateau et du nord des Alpes. Les descriptions de communautés ne s'appliquent pas à la partie centrale ou sud des Alpes, ni aux étages altitudinaux supérieurs (subalpin et alpin).

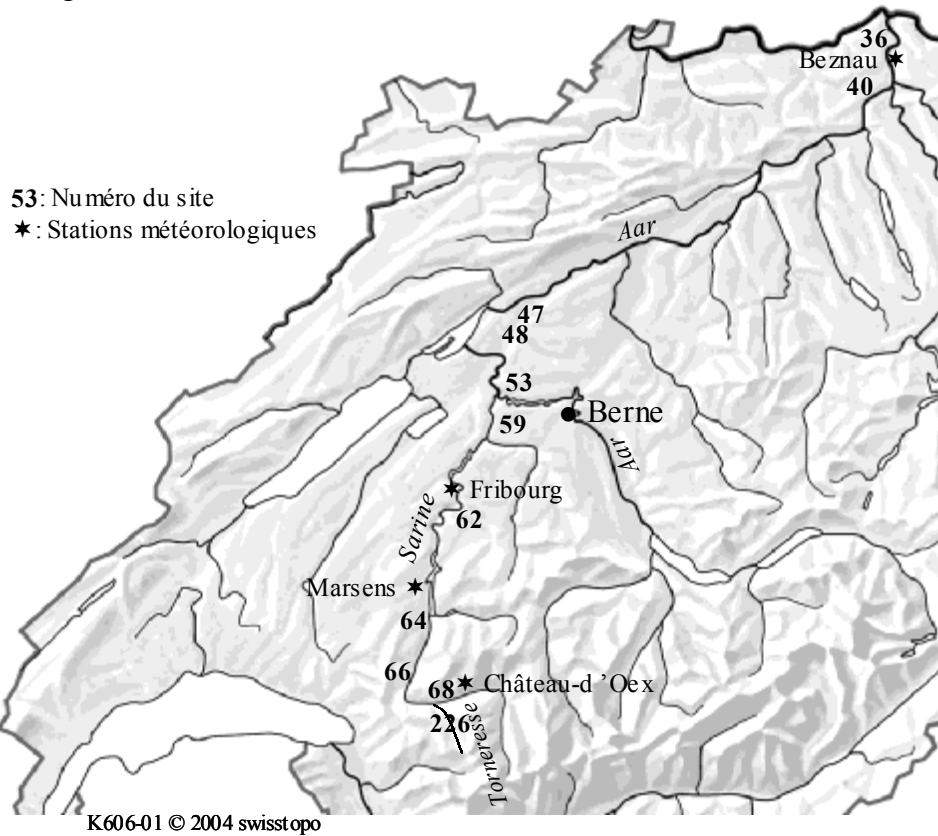
- Ensuite, bien que l'ambition était de relever toutes les synusies muscinales présentes dans les phytocénoses, une partie d'entre-elles n'ont été que partiellement examinées. Il s'agit en particulier des synusies colonisant la partie haute des troncs, à plus de 2 mètres en dessus du sol. Ces synusies n'ont, pour des raisons pratiques, pas été relevées de manière systématique. Parfois, elles ont été observées sur des troncs « fraîchement » tombés au sol, des recherches plus spécifiques n'ont cependant pas été opérées. Il en va de même pour les synusies colonisant le lit central du cours d'eau, particulièrement dans les rivières à fond de galets propice à l'installation de communautés aquatiques épilithes. Le courant et la profondeur de l'eau rendant ces endroits inaccessibles.
- Les emplacements des relevés de phytocénoses constituent une autre contrainte, puisqu'il sont prédéfinis par les relevés de Ch. Roulier. Dans certain cas, d'un point de vue de la végétation muscinales d'autres emplacements, plus riche, auraient pu être choisis.
- Les syntaxons élémentaires sont caractérisés par un certain nombre de valeurs indicatrices écologiques. Contrairement au valeurs indicatrices définies pour les plantes supérieures, celles proposées par DÜLL (1992) ne contiennent aucune valeur correspondant à la teneur en matière organique du substrat ou à la teneur en azote. L'absence de données pour ces facteurs n'a pas été compensée par des mesures effectives sur les substrats. Les indications sur ces variables ont été tirées de la littérature générale. Il en résulte que pour ces variables, le lien avec le reste des synusies de la phytocénose sont plus difficiles à établir.
- En raison des connaissances parfois limitées sur la biologie de certaines espèces (espérance de vie, grandeur des spores), l'attribution à une des six catégories de stratégie adaptatives considérées est incertaine. Cependant, pour la majorité des espèces recensées, les types stratégiques ont pu être repris de la littérature.
- D'une manière générale, aucun facteur écologique n'a été mesuré de manière précise dans les stations étudiées. Ainsi, les mesures de la distance à la rivière et celle de la hauteur des stations par rapport au cours d'eau ont été estimée sur place, leur degré de précision est donc forcément moindre. L'étude privilégie la description d'un grand nombre de station par rapport à l'analyse détaillée d'une station particulière. Pour cette raison, ce sont avant tout des tendances générales qui seront mises en évidence au détriment de différences très fines qui ne pourront que rarement être mises en évidence.

4. Sites étudiés

4.1 Contexte géographique et géologique

Les 11 sites étudiés sont localisés dans la partie occidentale et septentrionale de la Suisse. Ils se répartissent le long de trois rivières : L'Aar, la Sarine et la Torneresse (fig.5). Le tableau 1 énumère les sites étudiés et indique leur altitude.

Fig. 5 Localisation des sites



Tab. 1 Liste des sites

N°	Nom de l'objet	Canton	Cours d'eau	Altitude (m)	Région
36	Auenreste Klingnauer Stausee	AG	L'Aar	320	Jura
40	Umiker Schachen - Stierenhölzli	AG	L'Aar	340	Plateau
47	Altwässer der Aare und Zihl	BE	La Vieille Aar	430	Plateau
48	Alte Aare : Lyss-Dotzigen	BE	La Vieille Aar	430	Plateau
53	Niederried-Oltigenmatt	BE	L'Aar	460	Plateau
59	Laupenau	BE	La Sarine	480	Plateau
62	La Sarine : Rossens-Hauterive	FR	La Sarine	560	Plateau
64	Chéseau	FR	La Sarine	680	Plateau
66	Les Auges de Neirivue	FR	La Sarine	750	Préalpes
68	La Sarine : près Château d'Oex	VD	La Sarine	910	Préalpes
226	La Torneresse à l'Etivaz	VD	La Torneresse	1100	Préalpes

La Torneresse

Petite rivière à caractère torrentiel, la Torneresse est située entièrement dans les Préalpes fribourgeoises. Elle prend sa source à plus de 1800 m d'altitude et rejoint la Sarine après plus de 10 km à une altitude de 900 m environ. Un seul site a été étudié le long de cette rivière, il se trouve dans la partie aval du cours et représente avec une altitude moyenne de 1100 m le cadre altitudinal supérieur de cette étude.

La Sarine

Depuis sa source au Col du Sanetsch dans les Alpes valaisannes, sur la nappe du Wildhorn où alternent calcaires et marnes, la Sarine s'écoule vers le nord et traverse consécutivement une partie des Préalpes bernoises, vaudoises et fribourgeoises (principalement à travers la nappe des Préalpes médianes) (LABHART & DECROUEZ, 1997). Elle sillonne ensuite le Plateau de molasse fribourgeois puis bernois pour se jeter finalement dans l'Aar dans la région d'Oltigen.

La longueur du cours est de 128 km. Partant d'une altitude de 2200 m, la rivière rejoint l'Aar à une altitude de 460 m. La partie supérieure du cours est caractérisée par une pente très prononcée, dans sa partie moyenne et inférieure la pente s'adoucit considérablement mais reste forte, BUREAU (1995) indique 6.4 % de pente dans le site N° 66 Les Auges de Neirivue. Alors que les cours supérieurs et inférieurs sont plutôt rectilignes, la partie médiane, là où elle n'a pas été corrigée, est caractérisée par un cours en méandres, ponctué par de nombreux lacs de retenues aux contours sinueux.

Les sites étudiés sur le cours de la Sarine sont au nombre de cinq. Le site le plus élevé, à env. 910 m d'altitude (site N° 68 : la Sarine près de Château-d'Oex), se trouve en contrebas du village de Château-d'Oex dans les Préalpes vaudoises (Pays d'Enhaut). A cet endroit, la rivière a quitté les pentes abruptes et les vallées encaissées des massifs alpins pour rejoindre, en se dirigeant momentanément vers l'ouest, la vallée plus ouverte de Château-d'Oex.



La Sarine près de Château d'Oex (site N°68)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

Plus loin, la vallée se resserre et, passée la cluse du Creu de l'Enfer, la rivière se retrouve en pays fribourgeois et forme un coude, reprenant ainsi la direction du nord. Dès le village de Montbovon, la plaine alluviale s'élargit à nouveau. Un lac de retenue créé par le barrage de Lessoc se trouve juste en aval du village, puis la rivière s'écoule à travers des digues jusqu'à la hauteur du village de Neirivue. La partie non endiguée située à une altitude d'environ 730 m entre le village de Neirivue et celui de Villars-sous-Mont constitue le deuxième site étudié au bord de la Sarine (site N°66 : les Auges de Neirivue). A cet endroit, le lit mineur est large d'environ 30 m et le lit majeur atteint 300 m ; la vallée, large de 1,5 km est bordée par les massifs des Préalpes fribourgeoises qui s'élèvent à environ 1500 m d'altitude. Le lit de la Sarine est composé de matériaux d'apports fluviaux formés principalement de galets de 10 à 30 cm de diamètre et de graviers calcaires (BUREAU, 1995).



Les Auges de Neirivue (site N°66)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales



Lac de la Gruyère (site N°64), niveau du lac élevé et bas

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

Continuant son cours en direction du Plateau fribourgeois, la Sarine, à nouveau endiguée, coule de manière presque rectiligne jusqu'au lac de la Gruyère. Le troisième site étudié (site N° 64 : Chéseau) se trouve à l'embouchure de la rivière dans le lac de retenue, à une altitude d'env. 700 m. Les rives sont formées de sédiments fins (limono-sableux). Par basses eaux, des îles de galets apparaissent dans le lac, dans la zone de delta.

A la sortie du lac de la Gruyère, la Sarine sillonne le Plateau et forme des méandres très prononcés, ceux-ci se succédant jusqu'à la sortie de la ville de Fribourg. Le quatrième site (site N° 62 : la Sarine : Rossens - Hauterive) est situé le long de ce tronçon en méandres, près du village de Rossens, quelques kilomètres en dessous du barrage retenant les eaux du lac de la Gruyère. Là, la rivière est encaissée dans un canyon

creusé dans la molasse, le fond de vallée est large d'à peine 200 m et les falaises presque verticales qui la bordent atteignent plusieurs dizaines de mètres. Le site de Rossens est situé à une altitude d'env. 600 m.



La Sarine. Rossens - Hauterive (site N°62)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

A la sortie de la ville de Fribourg se trouve le lac artificiel de Schiffenen, qui s'étend jusqu'à Klein Gurmels. La Sarine ayant quitté alors les zones de méandres et la région des canyons se retrouve endiguée de manière artificielle, et ceci jusqu'à sa confluence avec l'Aar. Son cours se dirige légèrement vers l'est et quitte le canton de Fribourg pour rejoindre celui de Berne à la hauteur de Risau. Le long de cette partie du cours se trouve le dernier site d'étude (site N° 59 : Laupenau) du bord de la Sarine. Situé près du village de Laupen dans la plaine du Plateau bernois, il borde le cours endigué, son altitude est d'env. 480 m.

L'Aar et la vieille Aar

L'Aar constitue, de par la grandeur de son bassin versant, le plus grand cours d'eau de Suisse. Les 43% de la superficie totale du pays lui fournit des eaux, impliquant une vingtaine de cantons. De sa source près du Col du Grimsel dans les Alpes bernoises, jusqu'à sa confluence avec le Rhin dans la région de Koblenz, l'Aar parcourt 295 km (AUF DER MAUR & IRMES, 1987). Comme la plupart des vallées fluviales importantes, le lit de l'Aar a été rempli au cours de la dernière glaciation par les alluvions déposées par les fleuves glaciaires, parfois jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur. Ces graviers non consolidés renferment les principales nappes phréatiques approvisionnant en eau le Moyen-Pays (LABHART & DECROUEZ, 1997). Les cinq sites étudiés le long de l'Aar se trouvent tous en aval de la confluence avec la Sarine.

Le premier (site N° 53 : Niederried - Oltingenmatt), juste en dessous de la confluence, est divisé en deux parties distinctes. Une partie est localisée derrière les digues de la rive gauche du premier méandre de l'Aar après la confluence. L'autre partie est constituée de l'île ou presqu'île du lac de retenue de Niederried, quelques centaines de mètres plus en aval. L'altitude moyenne du site est de 460 m.

Venant de l'est et ayant pris la direction du nord depuis la confluence avec la Sarine, l'Aar traverse le Seeland bernois et va se jeter dans le lac de Bienne. Cette situation résulte de la première correction des eaux du Jura qui eut lieu entre 1868 et 1878. Avant ces premiers travaux, l'Aar ne s'écoulait pas dans le lac de Bienne, mais se dirigeait dès Aarberg vers le nord-est, en direction de Büren an der Aare. A cette époque, les fréquents débordements de l'Aar généraient, dans cette région essentiellement plate, de nombreuses inondations catastrophiques. Pour maîtriser ces inondations, on détourna le cours de l'Aar dans le lac de Bienne et l'on construisit plusieurs canaux reliant le lac de Neuchâtel à celui de Bienne et de Morat. Cette configuration permit d'utiliser ces trois lacs comme bassins de compensation, capable d'accueillir les eaux excédentes issues des crues.

Ce détournement du cours de l'Aar laissa entre Aarberg et Büren an der Aare un tronçon d'une quinzaine de kilomètres représentant l'ancien cours de l'Aar que l'on rebaptisa la Vieille Aar. Celle-ci n'a aujourd'hui guère plus de cinq mètres de largeur, mais les forêts alluviales plus ou moins intactes qui la bordent représentent, en aval de Berne et jusqu'au Rhin, les surfaces restantes les plus étendues de ce type de végétation. Deux sites d'étude sont localisés le long de la Vieille Aar, le premier (site N° 48 : Alte Aare : Lyss - Dotzigen) près de Dotzigen, le second (site N° 47 : Altwässer der Aare und der Zihl) près de Meienried, juste avant que les eaux de la Vieille Aar ne rejoignent celles de l'Aar actuelle. Les deux sites se trouvent aux alentours de 430 m d'altitude.



La vieille Aar: Lyss - Dotzigen (site N°48)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

Entre le lac de Biemme et Brugg, l'Aar coule vers le nord-est ; peu après Brugg, à la hauteur de Lauffohr, elle s'oriente définitivement vers le nord, et rejoint le Rhin à Koblenz. S'écoulant tout d'abord dans le Moyen-pays en longeant le pied du Jura, elle termine son parcours, à partir de Aarburg, en baignant le Jura. Fortement influencées par les activités de l'homme, les forêts alluviales ont presque totalement disparu de cette partie du cours de l'Aar.

Le troisième site étudié (site N° 40 : Umiker Schachen - Stierenhölzli) est situé près de Brugg dans le canton d'Argovie, dans la région appelée Umiker Schachen. A cet endroit, la rivière est canalisée et fournit de l'eau à la centrale hydroélectrique à basse chute de Wildegg. Le site alluvial se trouve le long du tronçon à débit réservé, parallèle au canal. L'altitude du site est de 340 m.

Quelques kilomètres en aval, à une altitude de 320 m, se trouve le lac de retenue de Klingnau. Le site le plus septentrional de cette étude et également le moins élevé (site N° 36 : Auenreste Klingnauer Stauee) est localisé en partie entre le lac et la confluence de l'Aar avec le Rhin. Sur ce tronçon, les rives de l'Aar sont endiguées des deux côtés. L'autre partie du site est, quant à elle, située sur la rive gauche du lac de barrage.

4.2 Contexte climatologique

Les conditions climatologiques générales des régions étudiées sont extraites de SCHÜEPP et al. (1977). Ces indications donnent un aperçu des différences climatiques entre les régions des Préalpes fribourgeoises, la partie ouest du Plateau et l'est du Jura suisse.

Aucune donnée météorologique n'a été relevée dans les sites étudiés. Les stations de mesures officielles situées à proximité des sites sont utilisées comme référence (fig. 5).

Le tableau 2 met en parallèle les températures moyennes, la pluviométrie, les jours de brouillard et l'altitude des stations de mesures. Toutes les données sont des moyennes sur 30 ans (1931-60).

Tab. 2 Données climatologiques

	T° (C°) annuelle	T° (C°) juillet	T° (C°) janvier	Pluie (cm)	Part des jours avec brouillard	Altitude (m)
Château-d'Oex	6,1	15,3	-3,4	131	< 1/16	994
Marsens	7,7	17,2	-1,9	125	env. 2/16	721
Fribourg	8,2	17,5	-1,2	96	env. 2/16	677
Beznau	8,9	18	-0,7	99	3/16	326

Les températures moyennes et les précipitations annuelles sont fortement corrélées avec l'altitude. De Château-d'Oex à Beznau, les températures deviennent toujours plus clémentes. On observe une différence de plus de 2 °C entre les températures moyennes annuelles de ces stations. La quantité de pluie est plus élevée dans les régions montagnardes. Une moyenne annuelle plus élevée que 1200 mm caractérise les régions de Château-d'Oex et de Marsens alors que la moyenne descend en dessous de 1000 mm pour les stations de Fribourg et de Beznau. Les jours avec du brouillard (vue plus courte que 1 km) sont environ trois fois plus fréquents dans la région de Beznau que dans les régions des altitudes supérieures. Le brouillard, en augmentant l'humidité de l'air, favorise le développement de la végétation bryophytique.

Les sites d'études sont donc répartis selon un gradient climatique, allant de stations montagnardes à climat frais, moyennement pluvieux, peu nuageux et peu touché par le brouillard à des sites collinéens plus chauds, moins pluvieux, mais avec une fréquence de brouillard plus élevée.

4.3 Contexte hydrologique

A la hauteur du site de Laupen (N° 59), le bassin versant de la Sarine s'étend sur une surface de 1800 km² environ, alors que celui, très étendu, de l'Aar recouvre 17'779 km². Cette différence de taille, se reporte sur les débits moyens de chacune des rivières. La Sarine ne transporte en moyenne que 24 m³/s d'eau près de Broc (site 64) et 54 m³/s à Laupen (site 59) alors que l'Aar a un débit moyen de 317 m³/s vers Brugg passant à 557 m³/s en moyenne près de sa confluence avec le Rhin après avoir reçu les eaux de la Reuss et de la Limmat. (AUF DER MAUR & IRMES, 1987 ; OFEG, 2002a).

Les mesures hydrologiques de la Sarine issues de la station de mesure de Broc (OFEG, 2002a) indiquent sur une moyenne de 80 ans (1923-2002) des hautes eaux durant le mois de mai et de juin, correspondant à la fonte des neiges. Les débits augmentent d'un facteur 3,5 entre le mois de janvier et de juin (12,7 m³/s à 43,6 m³/s). Les probabilités des crues calculées par l'Office fédéral des Eaux et de la Géologie (OFEG, 2003) indique pour un temps de retour de 2 ans des pointes de crues à 282 m³/s, soit environ 10 fois le débit moyen du cours d'eau. La Sarine se caractérise par de fortes crues et un régime plutôt torrentiel.

Les mesures effectuées à la station de Brugg sur l'Aar révèlent sur une moyenne de 67 ans (1935 à 2002) des basses eaux en octobre (à 255 m³/s) et des hautes eaux durant les mois de mai, juin (418 m³/s) et juillet (OFEG, 2002a) ; le débit augmente ainsi environ d'un facteur 1,5. Les pointes de crues calculées pour un temps de retour de 2 ans s'élèvent à 800 m³/s environ, soit 2,5 fois le débit moyen (OFEG 2003).

Plusieurs des sites étudiés se trouvent sur des tronçons de cours d'eau influencés par des captages d'eau. Les sites de Rossens (N° 62) et celui de Umiker Schachen - Stierenhölzli (N°40) ne présentent pas plus de 20% à 40% du débit moyen annuel naturel du cours d'eau. Les sites localisés le long de la vieille Aar sont dépendant d'un débit résiduel constant fixé à 3,5 m³/s à la sortie de la centrale électrique d'Aarberg, avec des conséquences négatives non seulement sur les forêts alluviales mais également sur la faune piscicole (BERNET, 2000). Les sites de Chéseau (N° 64), de Niederried (N° 53) et de Klingnau (N° 36) sont situés au bord de lacs de retenue dont les variations de niveau sont essentiellement dictées par les besoins en énergie électrique.

Malgré ces atteintes aux régimes hydrologiques et les nombreux endiguements, il faut rappeler ici que les sites étudiés font partie de l'Inventaire fédéral des zones alluviales d'importance nationale et qu'à ce titre ils représentent les milieux alluviaux les mieux conservés de Suisse.

4.4 Généralités sur la végétation

La cartographie de la végétation des zones alluviales d'importance nationale a été réalisée à la fin des années 1980 (GALLANDAT et al., 1993). Une vingtaine d'unités principales ont été relevées, regroupant les associations alluviales ainsi que les autres communautés non alluviales également présentes dans les sites. Les éléments suivants caractérisent les sites étudiés :

- Les sédiments nus ne sont présents que dans trois des sept objets du Plateau, ce qui traduit un manque de rajeunissement de la zone alluviale.
- Les bas marais colonisent une bonne partie des sites de l'Aar (N°36, 47 et 53).
- Les forêts de saule blanc sont rares, seuls la presque île de Niederried (site 53), les bords du lac de la Gruyère (N°64) et les forêts de l'Umiker Schachen (site 40) en renferment encore des surfaces marquantes. Les fourrés et manteaux de saule d'altitude sont spécialement bien représentés dans le site de Rossens (N° 62) qui renferme un grand nombre de fourrés ouverts à saule drapé à espèces thermophiles (steppes).
- Les aulnaies blanches sont plus abondantes dans les sites des Préalpes, et peu fréquentes dans les sites du Plateau, sauf dans l'objet 40 Umiker Schachen.

-
- Les frênaies sont reléguées à de petites surfaces dans tous les objets, les forêts de transition de rivière correspondant à des formations « nouvelles » mises en évidence lors de la cartographie sont par contre abondantes dans la plupart des sites. Cette unité constitue un stade de transition principalement entre les forêts de frêne et d'orme ou d'aulne blanc et les stades terminaux (climaciques) de la succession. L'apparition de ces groupements découle de l'assèchement et de la stabilisation accrue des substrats (GALLANDAT et al., 1993).

5. Résultats

5.1 Envergure de la recherche

5.1.1 Stations étudiées et échantillonnage

Les résultats présentés dans ce travail sont issus de campagnes de relevés effectuées entre le mois d'août 1991 et celui de juillet 1993 pour les relevés des synusies muscinales avec un complément de 4 relevés effectués en mars 1994 et une série de 17 relevés effectués en avril 1995. Les relevés de phytocénoses ont été effectués entre le mois de juillet et de septembre 1995. Les stations des relevés effectués dans les onze sites sont répertoriées dans l'annexe 2. Pour chaque station, la formation végétale est succinctement désignée et les coordonnées des relevés sont indiquées. Les relevés synusiaux muscinaux sont classés suivant le substrat sur lequel la synusie pousse. Quant aux relevés phytocénotiques, le tableau indique leur numéro respectif et leur localisation.

L'échantillonnage ayant permis de produire la typologie des synusies muscinales est fondé sur **319 relevés** synusiaux muscinaux, répartis en **133 relevés** de synusies poussant **sur le sol (épigés)**, **134** croissant sur l'écorce des arbres (**épiphytes**), **35** poussant sur le bois mort tombé au sol et les anciennes souches (**épixyles**) et **17 ayant les galets ou de plus gros blocs comme substrat (épilithes)**. La typologie des phytocénoses repose quant à elle sur 95 relevés phytocénotiques. Il faut rappeler ici que seule la partie bryologique des relevés phytocénotiques est issue de ce travail ; les relevés des strates supérieures (herbacée, arbustive, arborescente) sont tirés de ROULIER (1998).

Les stations de relevés ont été prioritairement choisies parmi celles étudiées par Ch. Roulier dans son travail de thèse. Les relevés bryologiques ayant été effectués une ou deux années après ceux des plantes vasculaires, nous avons, parfois, rencontré des difficultés pour localiser la station exacte dans le terrain. Cependant, le cas où la station n'a pas été retrouvée n'est survenu que de très rares fois (indication sur carte trop vague, description insuffisante pour reconnaître la station) ; ces stations n'ont pas été incluses dans ce travail. Si l'on compare le nombre de phytocénoses étudiées par Roulier à celui traité ici, on constate que 16 phytocénoses n'ont pas été relevées, sur les 111 décrites par Roulier. Parmi ces phytocénoses, il y en a également qui n'ont pas été étudiées en raison de l'absence de végétation muscinale (dans des roselières très fermées, par exemple) ou que la station n'était pas praticable (inondée). A l'inverse, pour tenter d'améliorer la typologie des synusies muscinales, des relevés bryologiques ont été effectués en dehors des stations étudiées par Roulier, notamment lorsque la végétation muscinale était bien développée, ou que la composition floristique semblait n'avoir pas encore été relevée ailleurs.

5.1.2 Bryophytes recensés

La liste des espèces de bryophytes inventoriées est présentée dans l'annexe 3. La nomenclature suit celle de GROLLE (1983) pour les hépatiques et celle de CORLEY et al. (1981) pour les mousses. La liste fait figurer également le substrat sur lequel l'espèce a été recensée et indique si elle fait partie des bryophytes menacées ou rares de la Suisse d'après la liste rouge des bryophytes menacées ou rares de la Suisse (URMI, 1992) ; le type de stratégie attribué à chaque espèce est mentionné. Une liste des espèces par ordre alphabétique figure également en annexe 3a. La numérotation des espèces permet de passer de la liste alphabétique à la liste par famille.

La liste d'espèces ne contient que celles qui ont pu être déterminées jusqu'à l'espèce, plusieurs échantillons n'ont pas pu être déterminés complètement. Il s'agit avant tout des genres *Bryum* et *Orthotrichum* où la détermination sans les sporophytes est parfois impossible. Quelques échantillons des genres *Brachythecium* et *Barbula* ont également été identifiés jusqu'au genre uniquement.

La liste présente **133 espèces de bryophytes**, soit environ **13% de la flore bryophytique de la Suisse**. Elles se répartissent en 21 hépatiques et 112 mousses. Pour la Suisse, URMI (1992) indique 1028 espèces réparties en 2 anthocérotes, 252 hépatiques et 776 mousses. Cette richesse est comparable à celle déterminée par d'autres auteurs dans les zones alluviales. Dans son étude des forêts du Rhin entre Bâle et Mannheim PHILIPPI (1972) dénombre 133 espèces de bryophytes (32 hépatiques et 101 mousses). KLEIN et al. (1997) ont trouvé 141 taxons de bryophytes dans la réserve naturelle rhénane de l'Île de Rhinau (bas-Rhin, France), qui constitue un des derniers milieux riverains directement inondés par les crues du Rhin. En Espagne, MARTINEZ-ABAIGAR et EDERRA (1992) ont recensé 123 espèces de bryophytes, dans les parties annuellement submergées d'un cours d'eau de la région de la RIOJA.

Le pourcentage de 13% de mousses est proportionnel à celui des plantes vasculaires relevées dans ces mêmes 11 sites par ROULIER (1998). Les données reprisent des 794 relevés synusiaux indiquent un total de 407 espèces, **soit 14% de la flore suisse**. On peut admettre que ce pourcentage est assez éloigné de celui de 40% établi lors de la cartographie des zones alluviales de Suisse (GALLANDAT et al., 1993), mais il faut tenir compte du fait que la cartographie se fonde sur 165 sites répartis dans toute la Suisse contre seulement 11 sites de la région du Plateau et du Nord des Alpes, examinés ici.

La répartition des espèces par substrat colonisé est la suivante: 95 sp. ont été répertoriées sur le sol, inclus les surfaces de sable entre les galets dans les steppes; 76 sp. sont recensées comme épiphytes; 62 sp. croissent sur le bois mort (branches à terre) et les vieilles souches, et 43 sp. ont été relevées sur les galets. De cette répartition, il ressort **qu'un grand nombre d'espèces ne sont pas exclusivement liées à un substrat**, la plupart croissent au moins sur deux substrats différents. Un peu plus du tiers des espèces n'ont été trouvées que sur un seul substrat. Pour la plupart il s'agit en même temps d'espèces qui n'ont été recensées qu'une ou deux fois et que l'on peut considérer comme peu fréquentes dans les stations étudiées. Seul un certain nombre **d'espèces épiphytes** (du genre *Orthotrichum*, par exemple) **croissant sur la partie supérieure des troncs semblent strictement liées à ce substrat**.

Parmi les bryophytes recensées seul un petit nombre sont mentionnées dans la liste rouge des bryophytes rares ou menacées de Suisse (Urmi op.cit.). Mis à part *Amblystegium saxatile* qui est mentionnée comme « rare en Suisse », les 5 autres espèces mentionnées ont le statut: « en danger en Suisse ». Il s'agit de deux hépatiques: *Riccia cavernosa* et *Jungermannia leiantha*, la première est signalée comme « en danger » par suite de la disparition des surfaces pionnières de vase qu'elle colonise. Pour la deuxième, les raisons qui menacent son existence ne sont pas connues. Les trois mousses concernées sont: *Buxbaumia aphylla*, *Cinclidotus riparius* et *Amblystegium humile*. Les raisons qui menacent *Buxbaumia aphylla* ne sont pas connues. La pollution de l'air et la construction de barrages (manque d'eau courante) sont les causes probables de la disparition des espèces du genre *Cinclidotus* et les drainages pourraient être celle de la disparition d'*Amblystegium humile*.

5.2 Typologie des synusies

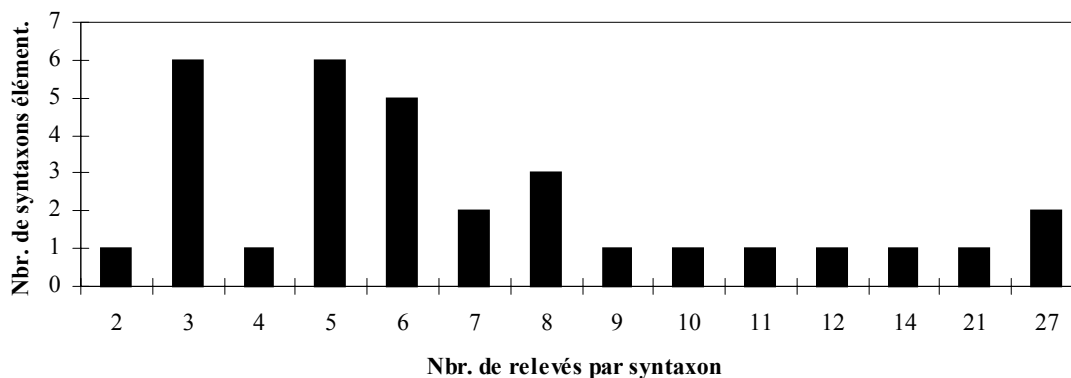
5.2.1 Introduction

La typologie des synusies constitue la première étape dans la démarche phytosociologique synusiale intégrée. Les syntaxons élémentaires (unité typologique abstraite) définis dans cette étape pourront ultérieurement être assemblés dans les niveaux supérieurs d'intégration (coenotaxon, geosigmataxons).

A l'issue des traitements d'ordination et de groupement (cf. chap. méthodes), **les 319 relevés muscinaux ont été classés dans 32 syntaxons élémentaires distincts**. Cette diversité est comparable à celle relevée par ROULIER (1998) pour la strate arbustive (32 SyE), légèrement supérieure à celle de la strate arborescente (23 SyE) et assez nettement inférieure à celle de la strate herbacée (45 SyE), pour les 11 sites étudiés.

Une partie des résultats des traitements multivariés sont représentés par le tableau de végétation (tab. 3) et le dendrogramme (fig. 6), localisé en fin d'ouvrage. Ils révèlent l'étendue et la complexité des données de base. L'analyse présentée a été réalisée sur l'ensemble des relevés effectués entre 1991 et 93 (298 relevés), après en avoir éliminé les relevés les plus isolés à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances. Les relevés ainsi exclus appartiennent à des SyE peu représentés dans notre étude. Il s'agit de deux SyE relevés sur les pierres bordant les cours d'eau (SyE 320 et 321), au SyE 329 des rives limoneuses du bords des lacs de retenue et au SyE 354 qui colonise les vieilles souches fortement décomposées ; en outre, 7 relevés isolés sont concernés. Le set de données analysé contient 280 relevés et 120 espèces. Le tableau de végétation a permis de séparer les données en quatre sous-ensembles, regroupant d'une part des relevés épiphytes et épixyles et d'autre part, des relevés épigés des zones inondées ou non-inondées. Les sous-ensembles sont figurés par les mêmes couleurs dans le tableau et dans le dendrogramme. Chaque sous-ensemble de relevés a ensuite été soumis à de nouvelles analyses ainsi qu'à des traitements manuels (cf. § 3.2.3.2). Enfin, un affinement de la typologie a été opérée dans la base de donnée « Phytobase » à l'aide de calculs de coefficient de ressemblance entre les relevés. Le résultat de ces comparaisons et de ces traitements aboutit à la typologie présentée ci-après. L'attribution finale des relevés à tel ou tel SyE est représenté sur le dendrogramme par différents symboles ; on constate ainsi que certain SyE s'individualise très tôt dans l'analyse (SyE 399 ou 344 par exemple) alors que d'autres sont moins clairement définis (SyE 350, 352 ou 311) et n'ont été individualisés que lors des analyses ultérieures.

Fig. 6a Nombre de relevés participant à la définition des syntaxons élémentaires



La fig. 6a indique le nombre de relevés participant à la définition de chaque syntaxon élémentaire. 25 syntaxons sont formés de moins de 10 relevés, alors que 10 relevés et plus composent les 7 syntaxons restant.

Sur les 319 relevés, 253 participent à la définition des syntaxons élémentaires. Les 66 relevés restant (20%) forment les relevés atypiques tels que définis au chapitre 3. Rappelons que, lors de la définition des phytocénoses (niveau d'intégration supérieur), ils sont rattachés à un syntaxon élémentaire décrit.

Les syntaxons élémentaires définis ont été comparés aux associations muscinales décrites dans la littérature suivante:

BARKMAN (1958)

GILLET (1981, 1986)

VON HÜBSCHMANN (1986)

MARSTALLER (1979, 1980a, 1980b, 1984, 1985, 1986, 1987, 1992, 1993, 1996)

OCHSNER (1928)

PHILIPI (1987, 1993a, 1993b)

A noter ici qu'il existe un grand nombre de synonymes entre les différentes associations ou groupements décrits (voir par exemple les listes de synonymes proposées par MARSTALLER 1992) et que différents synsystèmes sont définis par les auteurs cités ci-dessus. Ceci a rendu le travail de comparaison parfois difficile et complexe, sans compter que la littérature consultée n'est pas exhaustive! La phytosociologie est utilisée dans cette étude comme un outil d'aide à la compréhension de l'organisation et du fonctionnement de l'écosystème alluvial. L'intégration des communautés muscinales dans un synsystème est considérée comme objectif secondaire.

A l'issue de cette comparaison, les syntaxons élémentaires ont été classés dans trois catégories.

- Les syntaxons élémentaires ayant déjà fait l'objet d'une description ou d'une validation dans la littérature examinée. Le nom officiel du ou des auteur (s) est alors noté dans la fiche standardisée.
- Les syntaxons élémentaires qui par leur composition floristique sont proposés comme nouvelle sous-association d'association déjà décrites. La mention « prov. » est alors inscrite. Ce cas de figure s'est présenté quatre fois.
- Les syntaxons élémentaires n'ont pu être rattachés à aucune association décrite dans la littérature, soit qu'aucune description correspondante n'ait été trouvée, soit que la composition floristique était hétérogène ou les relevés de base étaient en nombre insuffisant pour en proposer la validation; on les considère comme des groupements provisoires. Ils portent la dénomination « groupement » abrégée en « Grpt », placée à la suite des espèces dénommant le SyE. Ils ne sont attribués à aucun auteur. Dans le cadre de ce travail ils sont utilisés et interprétés au même titre que les deux premières catégories.

En plus de leur nom et de celui de l'auteur de l'association, les syntaxons élémentaires sont désignés par un code alphanumérique. Pour les syntaxons muscinaux, celui-ci contient la lettre M ou m suivant la hauteur optimale moyenne du syntaxon (en général, M: hauteur optimale moyenne entre 10 et 20 mm, m: hauteur optimale moyenne de 5 à 10 mm) et trois chiffres débutant toujours par 3 (3xx), le chiffre 3 désignant la catégorie des synusies muscinales dans la base de données « Phytobase » (exemple: m399 : M* *Ulotetum crispae* Ochsner 28). Les noms latins attribués aux syntaxons élémentaires non décrits

dans la littérature consultée obéissent aux règles du code de nomenclature phytosociologique (BARKMAN et al., 1986).

Les syntaxons élémentaires ont été rattachés au synsystème provisoire proposé par JULVE et al. (1997) à l'aide du diagnostic phytosociologique automatisé de la base de données « Phytobase ». Le diagnostic automatisé permet d'affecter le syntaxon à une alliance, sur la base de la liste d'espèces du syntaxon. L'option « diagnostic non pondéré » qui se fonde sur la fréquence des espèces et ne tient pas compte de l'abondance de celles-ci a été choisie. C'est la présence des espèces caractéristiques qui est considérée comme significative et non par leur abondance. Notons encore que, dans la majorité des cas, le diagnostic pondéré et celui non-pondéré (tenant compte de l'abondance dominante) classent le syntaxon élémentaire dans la même alliance. Dans certains cas, l'attribution à une alliance ne s'est pas faite en accord avec le diagnostic automatique, soit lorsque le syntaxon a été rattaché à une association décrite et qu'il s'agit d'un syntaxon constitué de peu de relevés (3 et moins); soit lorsque, en raison des conditions stationnelles il a été jugé plus pertinent d'affecter le syntaxon à une autre alliance. Par exemple, le syntaxon M336 : *M*Eurhynchium striatum-Radula complanata* Grpt, classé dans l'alliance AL501 : *M*Eurhynchion striati* de la classe CL90 : *M*Hylocomietea splendentis* par le diagnostic automatique, a été rattaché à l'alliance AL541 : *M*Bryo flaccidi - Brachythecion salebrosi* de la classe CL77 : *M*Lepidozieta reptantis*. Ceci, en raison du substrat colonisé par ce groupement (base des troncs et troncs morts) qui caractérise les associations de la classe 77, alors que la classe 90 regroupe avant tout des associations des sols forestiers et prairiaux. Les éventuels désaccords sont répertoriés et commentés dans les fiches standardisées de la base de données.

Un tableau phytosociologique par SyE issu de la base de données « Phytobase » figure en annexe (annexe 4). Trois exemples de fiches standardisées sont représentés dans l'annexe 5 illustrant trois types de synusies : une épigée, une épiphyte et une épixyle ; elles contiennent les informations suivantes:

- Le nom et le numéro du syntaxon ainsi que sa classification dans le synsystème de JULVE et al. (1997).
- La liste des relevés participant au SyE (syntaxon élémentaire) avec mention du site de relevé.
- L'altitude moyenne à laquelle ont été faits les relevés.
- Données statistiques sur les tableaux de végétation (nombre de relevés, quotient de saturation, indice de Jaccard moyen et minimum, relevé type).
- Différents indices de biodiversité (diversité spécifique moyenne, nombre spécifique moyen, nombre total d'espèces).
- Des indications sur la structure du syntaxon (hauteur optimale des groupements, recouvrement moyen, spectre des types biologiques selon DÜLL (1992)).
- Le spectre des stratégies selon DURING (1979).
- Le spectre syntaxonomique du SyE selon JULVE et al. (1997).
- Des données stationnelles récoltées dans le terrain (traces de crues, hauteur et éloignement par rapport au cours d'eau, hauteur sur les troncs pour les épiphytes).
- Le spectre des substrats colonisés.

- La moyenne des indices écologiques selon DÜLL (1992) (F: humidité, L: lumière, R: pH, T: température, K: continentalité).

Toutes ces informations permettent, en plus des notes de terrain, de faire une description et une caractérisation de chaque syntaxon. Une description de chaque SyE se trouve en annexe (annexe 6). Dans un premier temps, les syntaxons sont décrits, ci-dessous, suivant leurs caractéristiques phytosociologiques (§ 5.2.2) puis, dans un deuxième temps, sous l'angle de leur déterminisme écologique (§ 5.2.3).

5.2.2 Classification phytosociologique

Parmi les 32 syntaxons élémentaires définis, 14 ont été rattachés à des associations décrites, 4 sont proposés comme nouvelles sous-associations et 14 ont été définis comme « groupement ». Bien que certains de ces syntaxons possèdent les caractéristiques nécessaires pour les proposer comme nouvelles associations, nous y avons renoncé pour les raisons suivantes: en premier lieu, parce que la comparaison des syntaxons élémentaires avec la littérature s'est faite sur un choix non exhaustif d'ouvrages ; l'éventualité que l'association ait déjà été décrite ne doit pas être négligée. Secondairement, la typologie est considérée ici comme un outil et ne représente pas un objectif principal du travail qui s'oriente davantage vers la description et l'étude de la dynamique et de l'écologie de la végétation bryophytique.

Dans les paragraphes suivants, de nombreuses références sont faites aux numéros des syntaxons. Afin de faciliter la lecture, les syntaxons élémentaires figure dans un catalogue en annexe, d'une part classés selon leur numéro (annexe 7) d'autre part répartis par classe phytosociologique (annexe 7a).

Les syntaxons élémentaires muscinaux sont classés de la manière suivante dans le système phytosociologique proposé par JULVE (1997):

CL75 : M*SCHISTIDIETEA APOCARPI Jesek & Vondracek 62

OR207 : M*GRIMMIETALIA ANODONTIS Smarda & Vanek in Smarda 47

AL526 : M*Schistidion apocarpus Jesek & Vondracek 62

m328 : M*Orthotricho anomali - Grimmietum pulvinatae Stodiek 37

OR208 : M*CTENIDIETALIA MOLLUSCI Hadac & Smarda 44

AL532 : M*Pleurochaetion squarrosae Neumayr 71

M327 : M*Tortelletum inclinatae Greter 36 ex Stodiek 37

OR209 : M*NECKERETALIA COMPLANATAE Jesek & Vondracek 62

AL534 : M*Homalium trichomanoidis Barkman 58 em. Gillet 86

M330 : M*Homalio trichomanoidis - Isothecium myuri Waldheim 44

M332 : M*Brachythecium rutabulum - Amblystegium serpens Grpt

M337 : M*Anomodon attenuatus - Ctenidium molluscum Grpt

AL535 : M*Rhynchostegium muralis Gillet 86

M326 : M*Ctenidium molluscum - Rhynchostegium murale Grpt

CL76 : M*FRULLANIO DILATATAE - LEUCODONTETEA SCIUROIDIS Mohan 78

OR210 : M*LEUCODONTETALIA SCIUROIDIS von Hübschmann 52 em. Lecointe 75

AL537 : M*Leskion polycarpae Barkman 58

M395 : M*Leskeetum polycarpae Horvat 32

AL540 : M*Ulotion crispae

M396 : M*Orthotrichum affine - Brachythecium rutabulum Grpt**M398 : M*Leucodon sciuroides Grpt****m399 : M*Ulotetum crispae Ochsner 28****CL77 : M*LEPIDOZIETEA REPTANTIS (Hertel 74) Marstaller 84**

OR211 : M*DICRANETALIA SCOPARII Barkman 58

AL541 : M*Bryo flaccidi - Brachythecion salebrosi Lecointe 75 em. Marstaller 87

M334 : M*Chiloscyphus polyanthos - Rhizomnium punctatum Grpt**M335 : M*Drepanocladus uncinatus - Radula complanata Grpt****M336 : M*Eurhynchium striatum - Radula complanata Grpt****M350 : M*Brachythecium rutabulum Grpt****M351 : M*Homalia trichomanoides - Rhizomnium punctatum Grpt****M352 : M*Brachythecio rutabuli - Hypnetum cupressiformis Nörr 69****M353 : M*Brachythecio salebrosi - Drepanocladetum uncinati Marstaller 89**

AL543 : M*Dicrano scopari - Hypnion andoii Barkman 58

m338 : M*Dicrano montani - Hypnetum andoii Wisniewski 30

OR212 : M*LOPHOCOLETALIA HETEROPHYLLAE Barkman 58

AL546 : M*Tetraphido pellucidae - Aulacomnion androgyni (von Krusenstjerna 45)
Barkman 58**M354 : M*Lepidozio reptentis - Tetraphidetum pellucidae Maurer 61****CL78 : M*RHYNCHOSTEGIO RIPARIOIDIS - FONTINALIETEA
ANTIPYRETICAE Phil. 56**

OR215 : M*AMBLYSTEGIETALIA RIPARII Philippi 56

AL 552 : M*Rhynchostegion riparioidis Philippi 56

M321 : M*Rhynchostegietum riparioidis Kaiser 25 ex von Hübschmann 53**M322 : M*Rhynchostegium riparioides - Cratoneuron commutatum Grpt**

AL553 : M*Brachythecion rivularis Hertel 74

M323 : M*Brachythecio rivularis - Hygrohypnetum luridi Philippi 65

M324 : M*Calliergonella cuspidata - Cratoneuron filicinum Grpt

**M325 : M*Brachythecio rivularis - Hygrohypnetum luridi Philippi 65
plagiomnietosum rostratae prov.**

AL554 : M*Fontinalion antipireticae Koch 36

M320 : M*Fontinalietum antipireticae Kaiser 26 ex Frahn 71

CL90 : M*HYLOCOMIETEA SPLENDENTIS Gillet 86

OR500 : M*HYLOCOMIETALIA SPLENDENTIS Gillet 86 em.

AL501 : M*Eurhynchion striati Waldheim 44

**M344 : M*Cirriphylo piliferi - Eurhynchietum striati (Herz. & Höfl. 44)
Gillet 86**

**M305 : M*Cirriphylo piliferi - Eurhynchietum striati (Herz. & Höfl. 44)
Gillet 86 brachythecietosum rivularis prov.**

**M343 : M*Cirriphylo piliferi - Eurhynchietum striati (Herz. & Höfl. 44)
Gillet 86 eurhynchietosum hiantis prov.**

M342 : M*Eurhynchietum swartzii Waldh. ex Wilm. 66

**M311 : M*Eurhynchietum swartzii Waldh. ex Wilm. 66 cirriphylletosum
piliferi prov.**

M340 : M*Eurhynchium speciosum Grpt

OR501 : M*CALLIERGONELLO CUSPIDATAE - RHYTIDIADELPHETALIA
SQUARROSI Gillet in Gallandat et al. 95 prov.

AL505 : M*Plagiomnio elati - Climacion dendroidis von Krusenstjerna 45

m329 : M*Amblystegium humile Grpt

Les syntaxons élémentaires sont répartis dans 13 alliances appartenant à 8 ordres et à 5 classes phytosociologiques à raison d'au moins 4 syntaxons élémentaires par classe.

La classe contenant le plus grand nombre de SyE est celle des *Lepidozietea reptantis* (Hertel 74) Marstaller 84 (9 SyE concernés) regroupant les associations croissant sur le bois pourrissant. La classe *Frullanio dilatatae - Leucodontetea sciuroidis* Mohan 78, réunit les associations épiphytes des jeunes arbres ou de la partie supérieures des arbres plus vieux, elle regroupe le plus petit nombre de syntaxons élémentaires (4 SyE). Les trois autres classes regroupent 6 syntaxons élémentaires pour la classe des *Schistidieta apocarpi* Jesek & Vondracek 62 (associations de la base des troncs et des pierres carbonatées); 6 syntaxons élémentaires également pour la classe *Rhynchostegio riparioidis - Fontinalietea antipireticae* Phil. 56 (associations muscinales aquatiques à subaquatiques), et finalement 7 SyE appartiennent à la classe *Hylocomietea splendentis* Gillet 86, regroupant les associations épigées humicoles intra- ou extra-forestières.

Trois types de tableaux phytosociologiques permettent de décrire les 32 syntaxons élémentaires définis:

- Les tableaux phytosociologiques de chaque syntaxon élémentaire (annexe 4).
- Un tableau synthétique (Tab.3a, situé à la fin du document), réunissant les relevés centroïdes des syntaxons, regroupés par classe phytosociologique.
- Un tableau (Tab.4, situé à la fin du document) présentant la liste des 32 syntaxons élémentaires classés par alliance, complétée par des données statistiques sur les tableaux phytosociologiques: des indices de diversité, le nombre de relevés participant à la définition du syntaxon et le N° du relevé type.

Les caractéristiques phytosociologiques et les indices de diversité des SyE sont présentés ci-après par classe phytosociologique. Les spectres des stratégies sont représentés sur la fig. 7 (cf. §5.2.3.2). Les types de stratégies ont été définis sur la base des données de DURING (1979) (cf. chap 3 méthode). Le type biologique dominant est mentionné, la fig. 8 représente la proportion des types par SyE. Cette analyse ne tient compte que du type biologique principal mentionné par DÜLL (1992) ; une espèce pouvant être caractérisée par plusieurs types biologiques. Sur les 5 types définis (hydrophytes, chamaephytes, épiphytes, hémicryptophytes, thérophytes) le type hydrophytes n'apparaît que 3 fois comme type principal dans la liste de DÜLL. Il en résulte un spectre des types biologiques très homogène. En général c'est le type chamaephyte (espèce qui passe l'hiver sur le substrat) qui domine, avec parfois une proportion non négligeable d'espèces hémicryptophytes (espèce dont les bourgeons sont situés au niveau du sol). Une analyse plus détaillée des types biologiques n'a pas été entreprise.

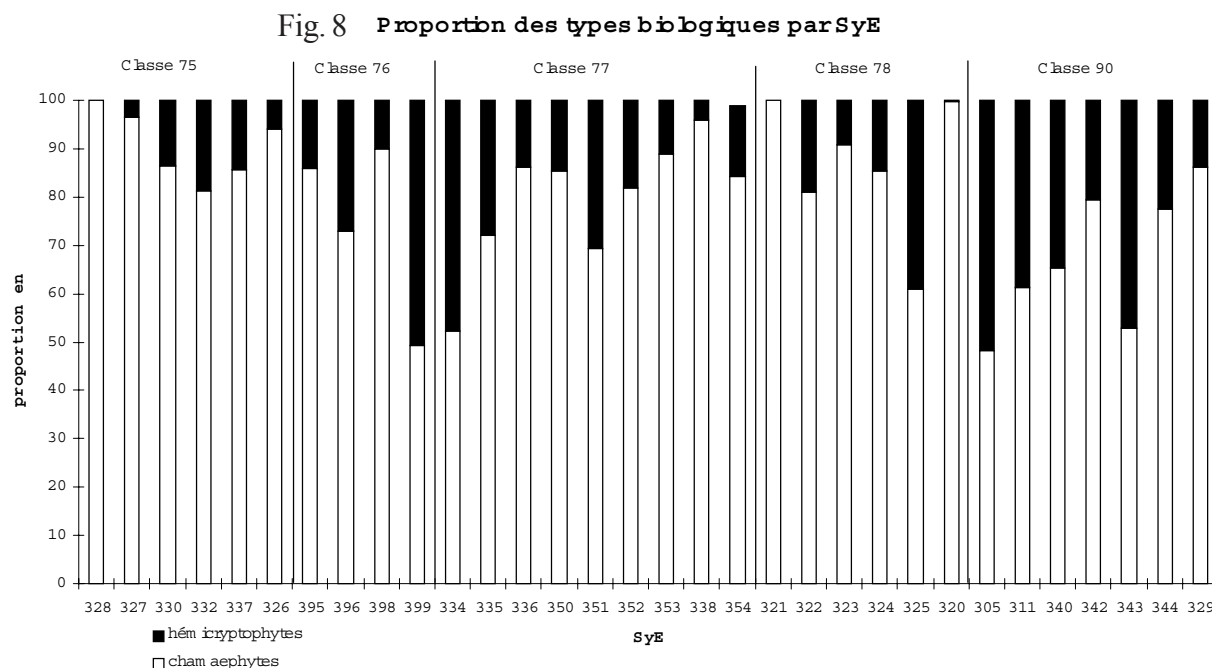
CL75 SCHISTIDIETEA APOCARPI Jesek & Vondracek 62

(SyE M326, M327, M328, M330, M332, M337)

Cette classe regroupe les associations muscinales **de la base des troncs de feuillus ou des pierres et blocs carbonatés**, parfois légèrement recouverts d'humus, des milieux ensoleillés, ouverts, secs à humides ombragés, de la plaine jusque dans les régions alpines.

Des six SyE présents dans cette classe, trois (M326, M327, m328) sont des groupements épilithes et les trois autres sont épiphytes, localisés à la base des troncs d'arbres caducifoliés. Les groupements M327 et m328 relevés sur le sol graveleux-sableux ou sur les galets sont caractéristiques **des steppes alluviales** telles que définies par GALLANDAT et al. (1993): fourrés ouverts de saules drapés à espèces thermophiles. Ces communautés ont été étudiées en détail par ARNOLD (1994) dans le cadre d'un travail de diplôme réalisé à l'université de Neuchâtel, dans lequel le lien entre la présence des espèces du *Tortelletum inclinatae* (M327) avec un degré d'ensoleillement élevé et une texture du sol grossière (graveleuse à sableuse) a été mis en évidence. Le SyE M326 regroupe les relevés effectués sur les pierres peu recouvertes d'humus et de limon dans les aulnaies et saulaies montagnardes.

Les trois SyE élémentaires de la base des troncs appartiennent à la même alliance de l'*Homalium trichomanoidis*. Les mousses forment souvent des tapis recouvrant plus des trois quarts de la surface colonisable de la base des troncs. Le SyE M337 possède la diversité spécifique la plus élevée de tous les SyE décrits dans ce travail (Div. sp.=2.98). Les SyE M327, M326 et M330 ont un indice également largement au-dessus de la moyenne, les deux autres SyE sont légèrement en dessous.



Les SyE épilithes et le SyE M337 contiennent des espèces de la classe 90 *Hylocomietea splendentis*, indiquant des conditions plus proches **des sols humifères, en raison de l'accumulation d'humus à la base des gros troncs à l'écorce rugueuse ou de l'accumulation de matière organique** sur les gros blocs de pierre ou dans les couches superficielle du sable des steppes. Les deux autres SyE épiphytes accueillent des espèces de la classe des *Frullanio dilatatae - Leucodontetea sciuroidis* (groupements de la partie supérieure des troncs). Le type biologique dominant dans tous les SyE est le type chamaephyte (fig 8). Le type stratégique dominant est le type « permanente vivace » ; à noter la part non négligeable d'espèces de type « coloniste » dans les SyE M327 et m328. Les espèces différentielles tirées du Tab 3 sont *Schistidium apocarpum* pour les SyE épilithes et *Neckera crispa* et *Anomodon attenuatus* pour les groupement de la base des troncs.

CL76 FRULLANIO DILATATAE- LEUCODONTETEA SCIUROIDIS Mohan 78

(SyE M395, 396, 398, 399)

Cette classe regroupe les associations épiphytes **des jeunes arbres ou de la partie supérieure des troncs d'arbres plus vieux ou encore des branches**. Trois des quatre SyE rattachés à cette classe appartiennent à la même alliance de l'*Ulotion crispae*, regroupant les associations de la partie supérieure des troncs et les branches de jeunes feuillus des milieux partiellement ouverts. Les SyE M396 et M398 se retrouvent préférentiellement sur la partie médiane des troncs de saules, alors que le SyE M399 a été relevé avant tout sur la partie supérieure des troncs d'aulnes et de frênes. Le quatrième SyE appartient à l'alliance *Leskeion polycarpae*, regroupant une association typiquement alluviale, supportant les inondations. Elle colonise avant tout la partie inférieure et médiane des troncs de saules. Pour ces 4 SyE, le nombre total d'espèces par SyE varie entre 13 et 28, la diversité spécifique se situe entre 2.15 et 2.46 et le nombre moyen d'espèce par relevé entre 6,4 et 9,2. Ces indices de diversité sont moyens par rapport au reste des SyE définis dans cette étude.

D'un point de vue syntaxonomique, les SyE ne contiennent que très peu d'espèces caractéristiques d'autres classes phytosociologiques ; quelques espèces liées à la classe 75 *Schistidieta apocarpi* sont présentes. Ici aussi, le type biologique chamaephyte domine. À l'exception du SyE M399, on note une part égale de chamaephyte et d'hémicryptophytes. Le type stratégique « permanente vivace » est bien représenté ainsi que le type « temporaire vivace » particulièrement présent dans les SyE M398 et M399. *Orthotrichum affine*, *Leucodon sciuroides* et *Frullania dilatata* sont les espèces différenciant au mieux cette classe dans notre étude.

CL77 LEPIDOZIETEA REPTANTIS (Hertel 74) Marstaller 84

(SyE M334, 335, 336, 350, 351, 352, 353, 338, 354)

Cette classe regroupe les associations croissant sur **le bois mort tombé au sol et sur les souches à différents stades de décomposition**. Quelques groupements épiphytes ont également été attribués à cette classe. Des 9 SyE inclus dans cette classe, 7 ont été attribués à la même alliance du *Bryo flaccidi - brachythecion salebroisi*, regroupant les associations du bois morts à différents stades de décomposition, riche en minéraux, relativement pauvres en espèces acidophiles (MARSTALLER, 1986). Les deux SyE restant sont répartis dans deux alliances différentes. Les groupements relevés sur les troncs et branches morts tombés au sol peuvent former des tapis fermés très recouvrants (SyE M351, et M352).

Les SyE sont composés en moyenne de 8 à 10 espèces, mis à part le SyE M350 paucispécifique et le SyE m338 également pauvre en espèces. Excepté les deux SyE cités précédemment, la diversité spécifique est plutôt élevée, elle oscille entre 2,3 et 2,7.

Tous les SyE de l'alliance du *Bryo flaccidi - Brachythecion salebroisi* renferment plus de 10% d'espèces caractéristiques de la classe M**Hylocomieta splendens* et trois SyE possèdent également plusieurs espèces caractéristiques de la classe M**Schistidieta apocarpi*. Un spectre syntaxonomique étendu, **reflet des conditions intermédiaires régnant sur les troncs et branches morts, entre l'arbre vivant et la matière organique décomposée**. Les chamaephytes sont dominantes dans tous les SyE, parfois une proportion non négligeable d'hémicryptophytes sont présentes (cf. SyE M334, M335). Le type



Synusie de la partie moyenne et supérieure des troncs d'aulne blanc dominée par *Frullania dilatata* (taches sombres), (SyE 399 *Ulotetum crispae*)

Photo: B. Werffeli



Synusie des troncs morts couchés au sol dominée par *Brachythecium rutabulum* et *Hypnum cupressiforme* (SyE 352 *Brachythecio rutabuli Hypnetum cupressiformis*)

Photo: B. Werffeli



Synusie épigée dominée par *Plagiomnium undulatum* relevée dans une aulnaie blanche (SyE 311 *Eurhynchietum swartzii cirriphylletosum piliferi*)

Photo: B. Werffeli



Synusie épigée des steppes alluviales dominée par *Tortella inclinata* (SyE 327 *Tortelletum inclinatae*)

Photo: B. Werffeli

stratégique « permanente vivace » domine dans tous les SyE, seul le SyE M354 présente une proportion non négligeable d'espèces du type « coloniste » (env. 30%). Les espèces différentielles de cette classe sont *Brachythecium salebrosum*, *Rhizomnium punctatum* et *Lophocolea heterophylla*.

CL78 RHYNCHOSTEGIO RIPARIOIDIS - FONTINALIETEA ANTIPYRETICAE Phil. 56

(SyE M320, 321, 322, 323, 324, 325)

Cette classe regroupe les associations muscinales **aquatiques ou subaquatiques des cours d'eau à courant lent à rapide**. Les SyE définis appartiennent tous à l'ordre des *Amblystegietalia riparii* caractéristique **des eaux neutres à basiques**. D'une manière générale, peu de relevés représentent les SyE de cette classe. Cela s'explique, d'une part par le fait que les milieux terrestres ont été privilégiés lors des campagnes de relevés, et d'autre part parce que les communautés aquatiques étaient peu représentées dans les sites étudiés. Les SyE M320 et M321 sont caractérisés par un recouvrement très faible, à l'inverse le SyE M322 montre un fort recouvrement.

Tous les relevés présentent un nombre d'espèces moyen par relevé très faible, situé entre 2.3 et 6.3. **L'indice de diversité spécifique est très bas** pour les SyE M320, 321, 322 et 323 (< 1,69), alors qu'il se trouve dans la moyenne des autres SyE pour les SyE M324 et 325 (2.12, respectivement 2.3).

Le type biologique dominant est également ici le type chamaephyte, seul le SyE M325 contient environ un tiers d'espèces du type hémicryptophyte. Le type stratégique « permanente vivace » domine dans presque tous les SyE. Les SyE 321, 322 et 323 contiennent une part non négligeable d'espèces du type « coloniste ». Les SyE M324 et M325 contiennent des espèces de la classe *Hylocomietea splendentis* indiquant leur lien avec l'aile hygrophile de cette classe. Les espèces suivantes différencient les SyE de cette classe: *Rhynchostegium riparioides* et dans une moindre mesure *Brachythecium rivulare* et *Cratoneurone filicinum* que l'on retrouve également dans les relevés attribués à la classe *Hylocomietea splendentis*.

CL90 HYLOCOMIETEA SPLENDENTIS Gillet 86

(SyE M305, 311, 340, 342, 343, 344, 329)

Cette classe regroupe les associations **des sols humifères des forêts, des pelouses et des prairies**. Le SyE m329 n'est composé que de trois relevés et il est le seul des 7 SyE à appartenir à l'alliance *Plagiomnio elati - Climacion dendroidis* groupant les associations hygrophiles des prairies humides. Les autres SyE appartiennent à l'alliance de l'*Eurhynchion striati*, regroupant les associations intra-forestières neutroclines des sols eutrophes ou mesotrophes.

La diversité spécifique est élevée pour les SyE M305 et M344 et faible pour les SyE M329 et M342. Le nombre total d'espèce est élevé pour les SyE M305 (32sp.), 344 et 343 (27sp.).

Les SyE M311 et M340 contiennent également des espèces caractéristiques de la classe *Schistidieta apocarpi*, alors que le SyE M305 contient des espèces de la classe des *Rhynchostegio riparioidis - Fontinalietea antipyreticae*. Ici aussi les chamaephytes dominent, bien que l'on constate une proportion de 30 à 50% d'hémicryptophytes dans les SyE M305, 311, 340 et 343. Le type stratégique « permanente vivace » domine dans la majorité des SyE. Le SyE m329 contient env. 75% d'espèces du type « coloniste ». Les autres SyE contiennent tous une part variant de 15% à 40% d'espèces du type « temporaire vivace ».

Fissidens taxifolius et dans une moindre mesure *Cirriophylum piliferum* et *Plagiomnium affine* différencient au mieux cette classe dans notre étude.

5.2.3 Déterminisme écologique et stratégies adaptatives

Les caractéristiques écologiques des syntaxons élémentaires sont décrites à l'aide d'une série de diagrammes et de graphiques mettant en relation les caractéristiques stationnelles évaluées lors des sessions de terrain et les indices écologiques moyens calculés sur la base des valeurs indicatrices tirés de DÜLL (1992). Le spectre des substrats et celui des stratégies ont également été analysés et la proportion des traces de crues a été mise en relation avec le spectre stratégique des SyE. Pour finir, les valeurs indicatrices des bryophytes sont comparées à celles des strates supérieures (herbacée, arbustive et arborescente). Pour des raisons de commodité de lecture, certaines discussions sectorielles sont incluses à proximité des résultats.

5.2.3.1 Spectre des substrats colonisés par les syntaxons élémentaires

Les spectres des substrats colonisés par les SyE sont donnés dans la fig. 9.

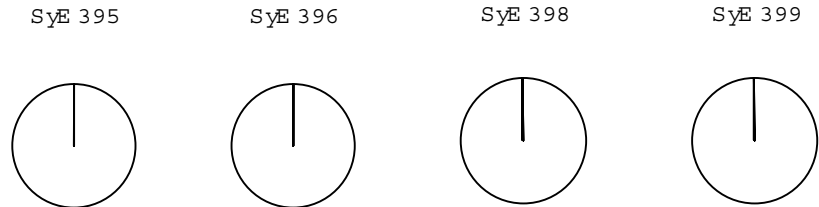
Deux tiers des SyE (soit 21 SyE) présentent un **spectre uniforme**, indiquant que toutes les synusies participant au SyE croissent sur le même type de substrat. Pour les autres SyE les spectres se caractérisent par un substrat dominant, accompagné par un seul autre type de substrat.

La classe 76 *Frullanio dilatatae* – *Leucodontetea sciuroidis* contient 4 SyE uniquement formés de synusies épiphytes. Les autres classes renferment quelques SyE ayant un spectre des substrats plus étendu.

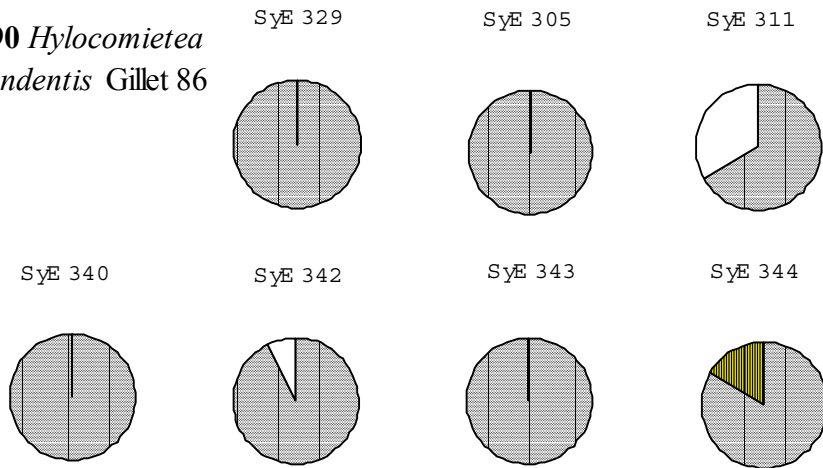
Le SyE M311 et dans une moindre mesure le SyE 342 de la classe *Hylocomietea splendidis* contiennent non seulement des relevés effectués sur le sol, mais également un certain nombre de relevés épiphytes. Dans la même classe, le SyE M344 contient des synusies épilithes. Dans la classe *Schistidietea apocarpis*, seul le SyE M337 principalement épiphyte contient des synusies croissant sur les vieilles souches. Les SyE M321, 323 et 325 de la classe *Rhynchostegia riparioidis* - *Fontinalietea antipyreticae* sont composés majoritairement de synusies épigées, mais ils renferment quelques synusies épilithes, relevées sur les pierres sises dans les cours d'eau ou sur leurs rives. Le SyE M324 de la même classe est composé, presque à parts égales, de relevés réalisés sur le sol et à la base de troncs de jeunes arbres. Pour la classe *Lepidozietea reptantis*, le SyE M352 principalement épixyle renferme un petit nombre de relevés effectués sur des troncs vivants. A l'inverse, le SyE M336 principalement épiphytes contient un tiers de relevés épixyles. Le SyE 350 est le seul à avoir un spectre de substrat composé de trois types, la moitié des relevés ont été réalisés sur le bois mort, un quart des relevés sur le sol et le quart restant sur les arbres vivants. **La présence d'un même syntaxon sur des substrats différents, nous indique que les conditions écologiques, à l'échelle de perception des bryophytes, sont similaires** ; alors qu'à notre échelle de perception elles paraissent très hétérogènes.

Fig.9 Spectre des substrats colonisés par les syntaxons élémentaires muscinaux

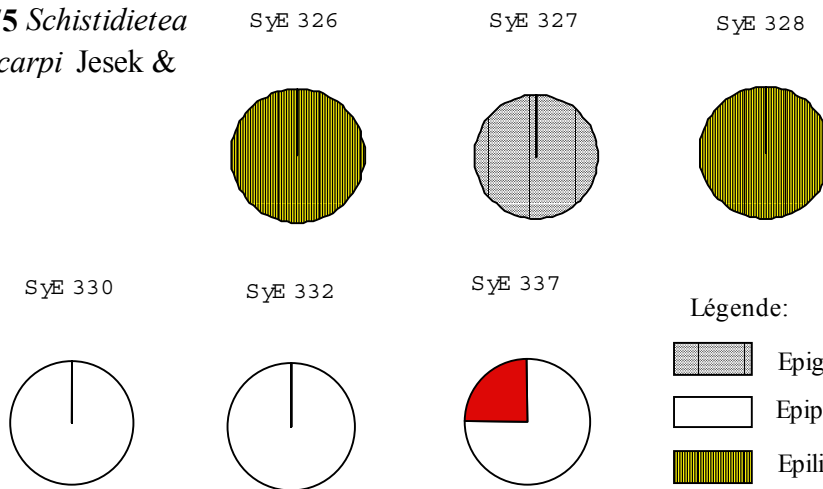
CI 76 *Frullanio dilatatae* -
Leucodontetea sciuroidis
 Mohan 78



CI 90 *Hylocomietea*
splendens Gillet 86



CI 75 *Schistidietea*
apocarpi Jesek &



Légende:

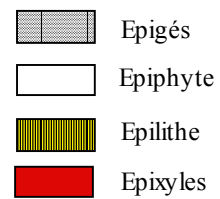
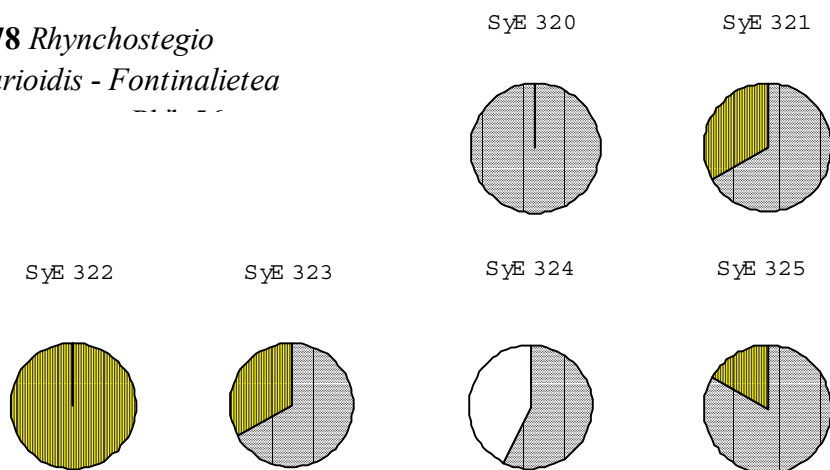
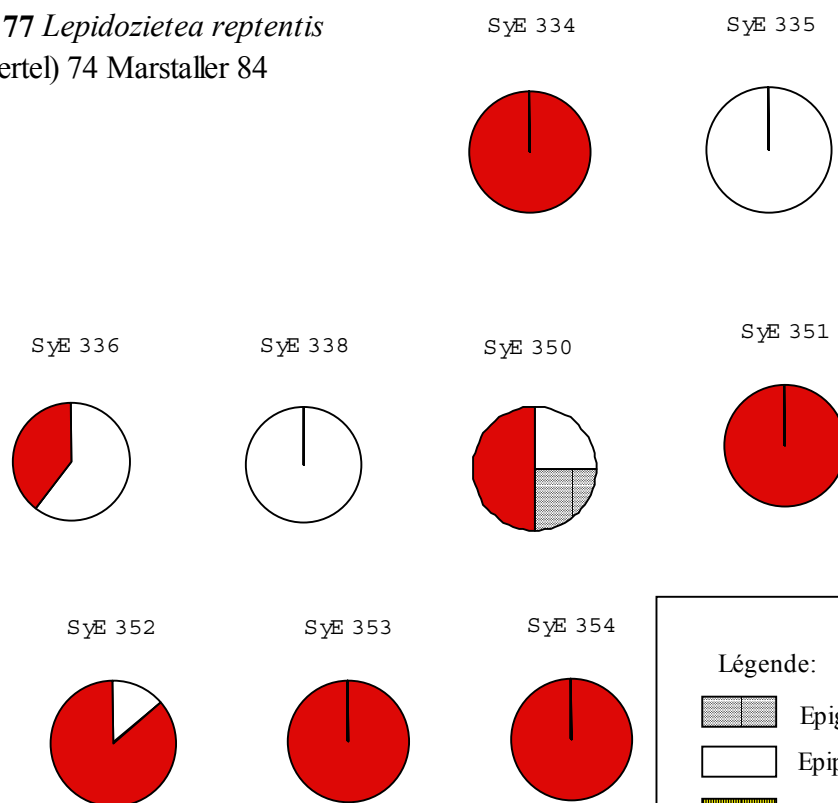


Fig.9 (suite) Spectre des substrats colonisés par les syntaxons élémentaires muscinaux

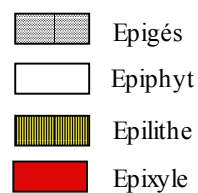
CI 78 *Rhynchostegio riparioidis* - *Fontinalietea*



CI 77 *Lepidozieta reptentis*
(Hertel) 74 Marstaller 84



Légende:



5.2.3.2 Spectre des stratégies des syntaxons élémentaires

L'analyse des spectres des stratégies (fig. 7) **fait ressortir le type de stratégie « permanente vivace » dominant dans une large majorité de syntaxons**. Les espèces ayant une stratégie de type « colonistes » sont bien représentées dans les syntaxons suivants: M329, 327, 328, 354, et 395, alors que les SyE des classes 90 et 76 (mis à part les SyE M329 et 395) contiennent plusieurs espèces du type « temporaire vivace ». Les autres types de stratégies (« fugitives », « temporaires annuelles », « temporaires à vie courte ») décrits par DURING (1979) ne sont pas ou très peu représentées dans notre étude. Cela s'explique par le fait que d'une manière générale, le type « fugitive » constitue une exception chez les bryophytes ; *Funaria hygrometrica* qui pousse aisément sur les anciens feux représente l'un des rares exemples de cette catégorie (DURING, 1992). Pour les deux autres types de stratégies peu ou pas représentés dans notre étude, c'est l'absence d'habitats colonisables adéquats qui entre en ligne de compte. Ces deux types sont assez similaires et se différencient principalement par une plus longue stabilité de l'habitat pour le type « temporaire à vie courte ». Les milieux colonisés par ces deux catégories apparaissent et disparaissent de manière prévisible au sein d'une communauté ; ce sont, par exemple, des empreintes de bétail aux abords des points d'eau, ou encore des bouses de vaches pour le type « temporaires annuelles ». Comme exemple pour le type « temporaire à vie courte », DURING (1979) cite les carcasses d'animaux et les ouvertures dans les pelouses calcaires. **Les habitats propices à ces types de stratégies ne sont pas ou peu représentés dans notre étude.**

En examinant les SyE riches en espèces du type « coloniste », on remarque une bonne correspondance avec la description du type des habitats possibles cités par DURING (1979) ; selon lui, **il s'agit de milieux dont l'apparition est imprévisible dans le temps et l'espace, mais qui dureront plusieurs années** (quelques générations). Dans notre étude, les milieux colonisés sont des milieux pionniers tels que les steppes alluviales (SyE M327 et 328) ou encore des bancs de limons libérés par l'abaissement d'un lac (SyE M329). Ces milieux sont fortement dépendants de la dynamique du cours d'eau, donc a priori non prévisible dans le temps et l'espace. Le milieu steppique se maintient en raison des crues régulières qui régénèrent le milieu en empêchant la formation du sol et l'implantation d'arbustes, maintenant ainsi un milieu ouvert. La présence d'espèces du type « colonistes » dans les relevés effectués sur les saules des saulaies blanches (SyE M395) est également à mettre en relation avec la dynamique du cours d'eau, qui par l'intermédiaire des crues dépose des sédiments fins sur les troncs rugueux et permet à cette synusie de croître. On peut encore préciser que, selon PHILIPPI (72), l'association du *Tortuletum latifoliae* - *Leskeetum polycarpae* (qui selon MARSTALLER 93 inclut le *Leskeetum polycarpae*) n'est pas strictement inféodée aux zones alluviales et aux crues régulières ; une certaine eutrophisation du milieu liée à une humidité élevée peuvent suffire à la croissance des espèces de cette association. Seul le SyE M354, riche en espèces « coloniste », caractéristique des souches pourrissantes n'est pas lié à une dynamique du cours d'eau ; ici, le milieu est apparu à la suite d'une coupe forestière. Il semble donc que **la présence d'espèce du type « colonistes » indique une alluvialité forte ; par contre elle ne permet pas ici de mettre en évidence des milieux intermédiaires, où les crues sont moins présentes ou absentes depuis plusieurs années. Seuls les milieux directement influencés par la force physique de l'eau sont mis en évidence.**

Les SyE renfermant une part non négligeable de « temporaires vivaces » sont soit des SyE épiphytes tels le SyE M399 et M398 ; la présence d'espèces ayant une stratégie de vie « temporaire vivace » n'est, ici, pas liée au cours d'eau, mais au substrat: le phorophyte. Ce dernier constitue certes un substrat stable, mais dont la durée de vie est limitée. Pour les deux autres SyE, M305 et M325 le milieu colonisé (le sol des saulaies-aulnaies pour le SyE 305 ou les anciens bras de crue pour le SyE 325) représente également un milieu stable, mais il constitue aussi un stade intermédiaire de la succession, voué à disparaître au profit d'un milieu plus stable. Ceci pourrait expliquer la présence des espèces à stratégie « temporaires vivaces ».

Fig. 7 Spectre des stratégies des syntaxons élémentaires muscinaux

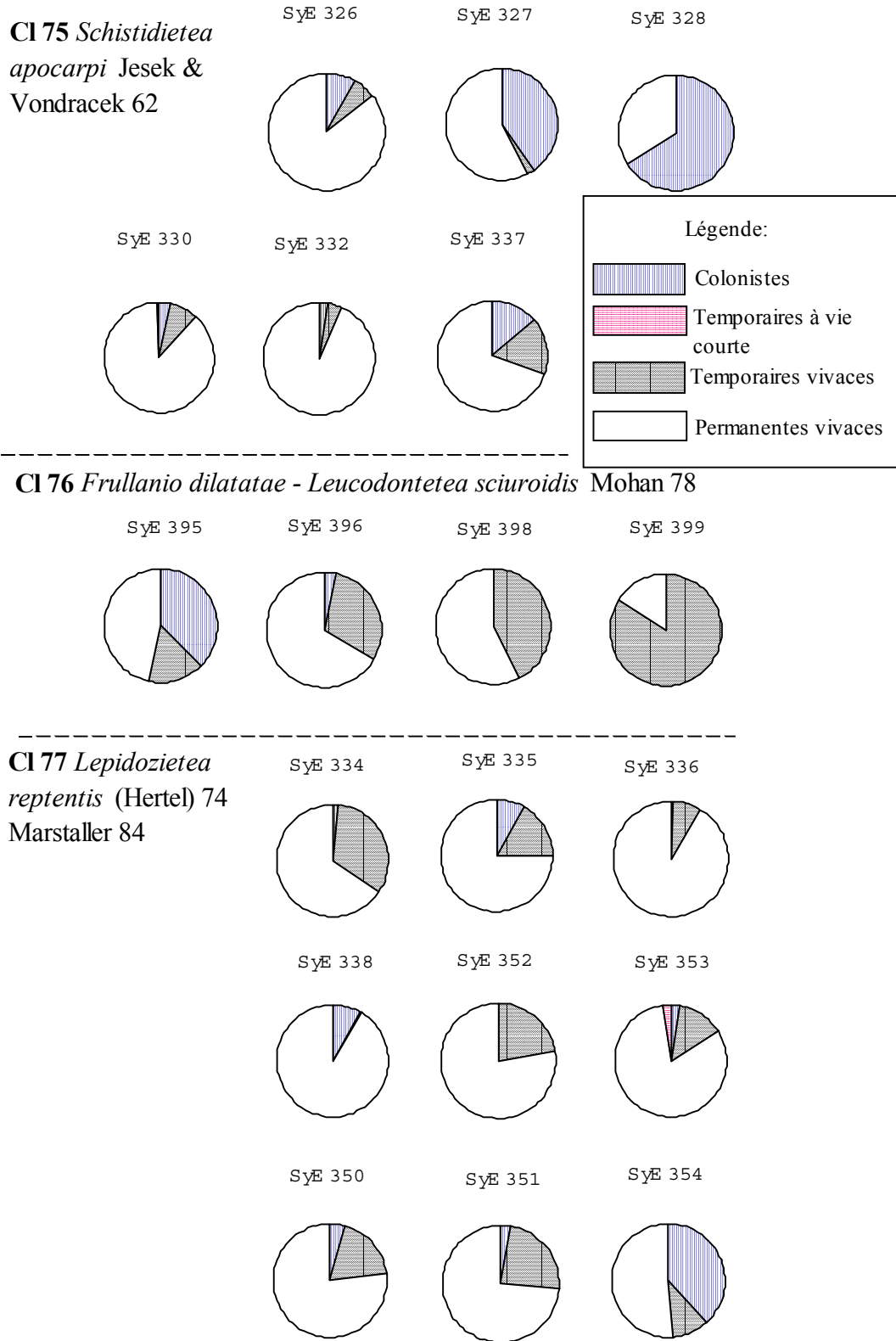
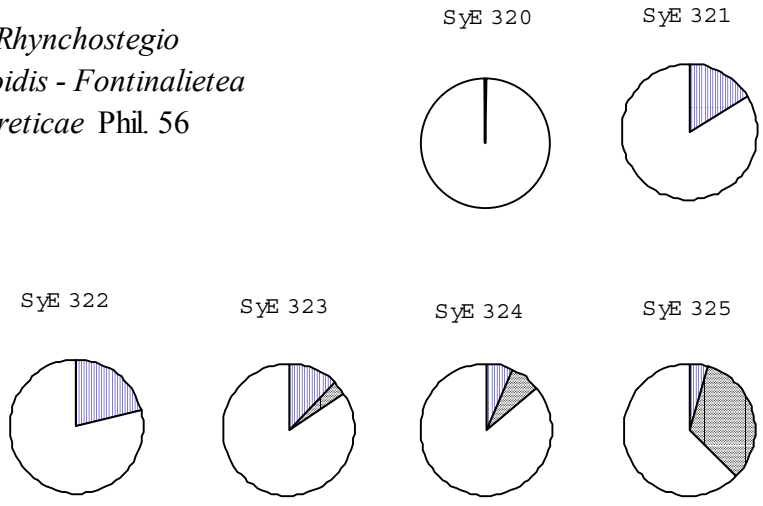
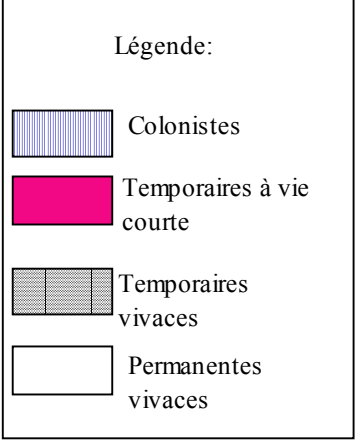
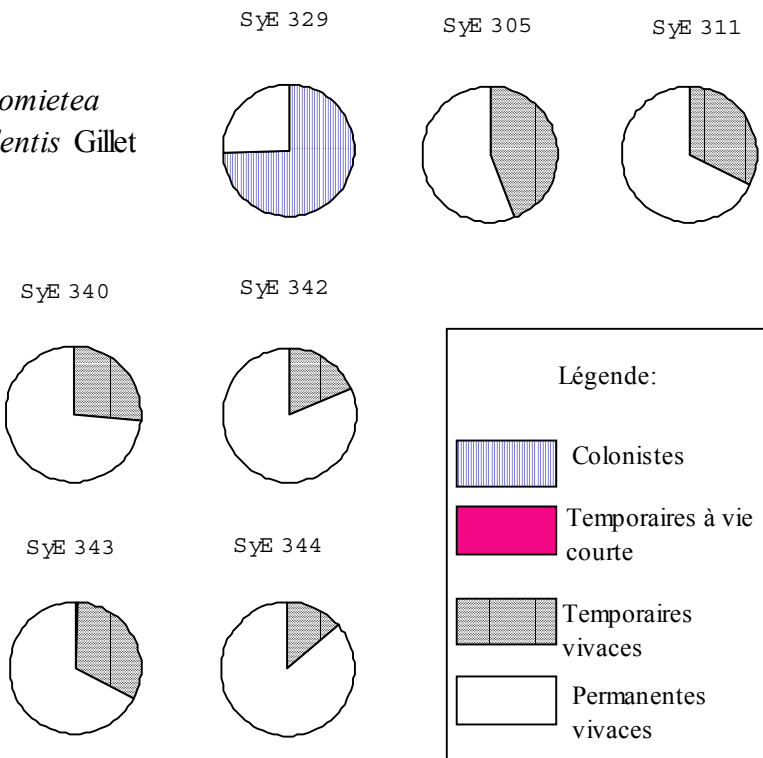


Fig. 7 (suite) Spectre des stratégies des syntaxons élémentaires muscinaux

Cl 78 *Rhynchostegio riparioidis - Fontinalietea antipyreticae* Phil. 56



Cl 90 *Hylocomietea splendidis* Gillet 86

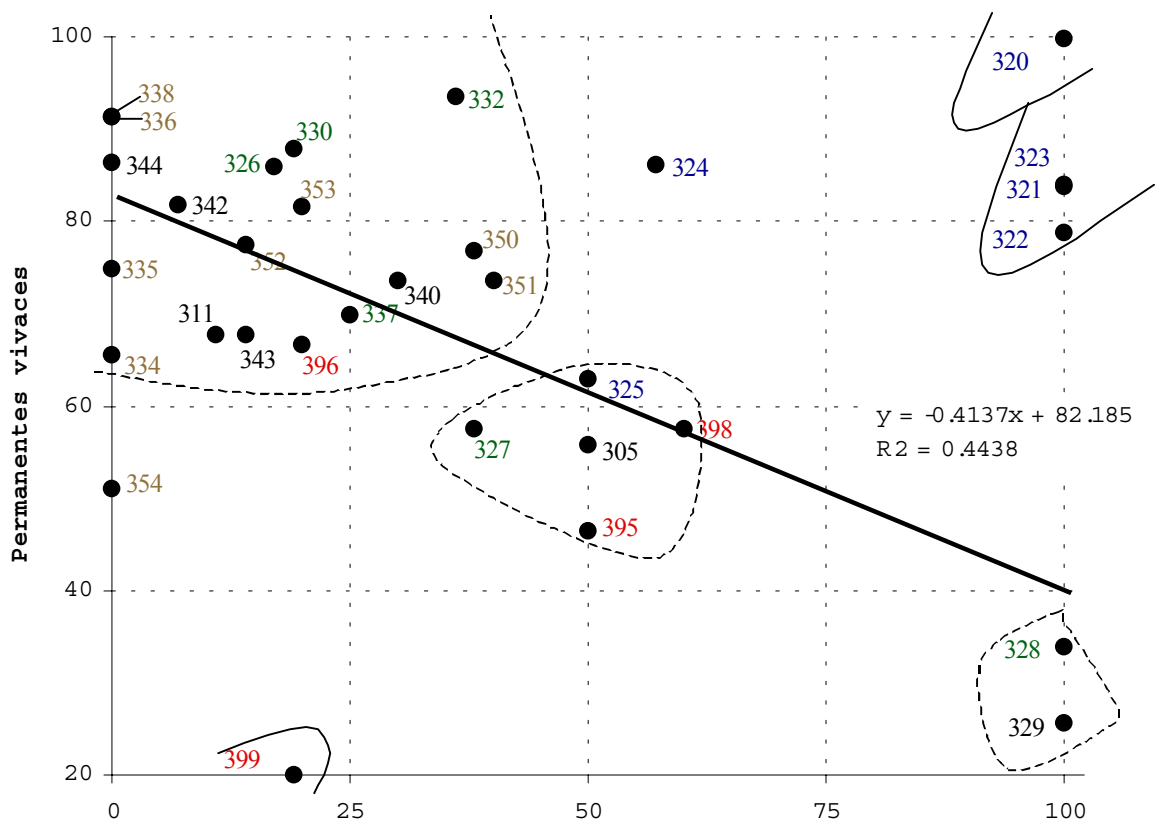


5.2.3.3 Spectre des stratégies des syntaxons élémentaires en fonction des traces de crue

La répartition des syntaxons élémentaires en fonction de la proportion du type stratégique « permanente vivace » et des pourcentages de traces de crue est figurée dans le diagramme de la fig. 10. Le type stratégique « permanente vivace » étant représenté dans l'ensemble des SyE, il est le plus à même d'être confronté au pourcentage de trace de crues. L'objectif est d'analyser la relation entre stabilité de l'habitat (pourcentage de crue faible) et le taux de « permanentes vivaces ». Le diagramme devrait confirmer que les milieux peu touchés par les crues contiennent surtout des SyE dominés par le type « permanente vivace ».

La corrélation entre ces deux facteurs n'est pas très nette, elle est tout de même moyenne si l'on soustrait les valeurs extrêmes des SyE aquatiques ou subaquatiques (SyE 320 à 323) ainsi que le SyE 399 colonisant le haut des troncs lors du calcul de la régression linéaire. Le diagramme permet de définir trois groupes de syntaxons, figuré dans le tableau 5 ci-dessous. Tout d'abord un groupe de 2 SyE, ayant un taux d'espèces

Fig. 10 Répartition des syntaxons élémentaires en fonction des traces de crues et du taux d'espèces à stratégie "permanentes vivaces"



Cl. 75: M* Schistidietea apocarpî

Cl. 76: M* Frullanio - Leucodontetea Cl. 77: M* Lepidozietea reptantis

Cl. 78: M* Rhynchostegio - Fontinalietea Cl. 90: M* Hylocomietea splendidis

∩ : SyE non considérés dans le calcul de régression

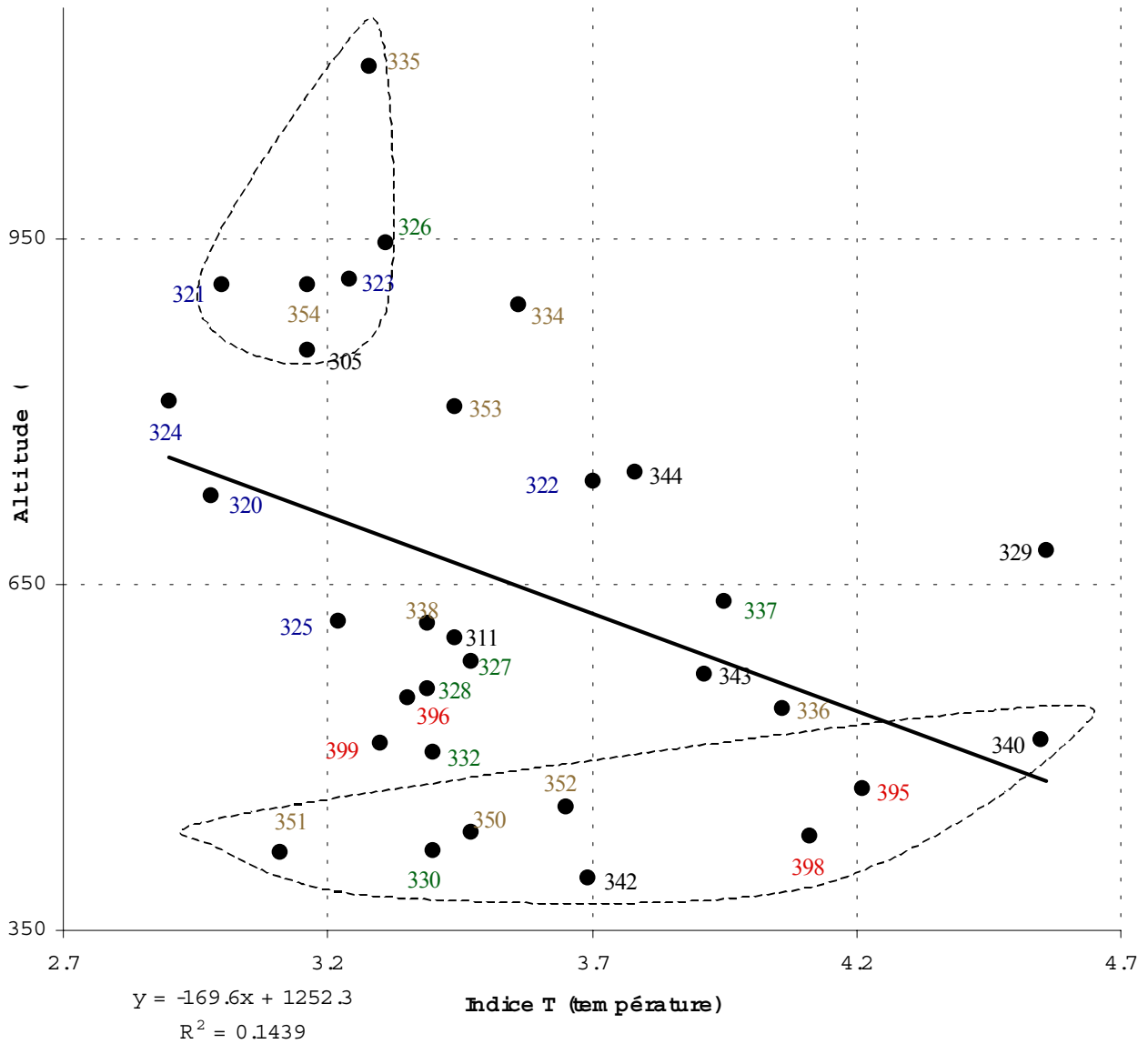
à stratégie « **permanente vivace** » **faible et un pourcentage de traces de crue élevé**, colonisant les milieux ouverts. Puis un groupe formé de 5 SyE, situé au centre du diagramme avec **un taux de 50% de traces de crue et 50% de type stratégique « permanente vivace »**, se trouvant préférentiellement soit épiphytes sur les troncs de saules blancs ou épigés dans anciens bras de crues par exemple. Les autres syntaxons, retrouvés dans les milieux intra-forestiers, sont caractérisés par un **type stratégique « permanente vivace » dominant et un pourcentage de traces de crue inférieur à 30%**. Sept syntaxons élémentaires n'entrent dans aucune de ces catégories. Quatre d'entre eux correspondent à des groupements, régulièrement soumis aux crues des bords de cours d'eau ou croissant dans le cours d'eau. Ces quatre SyE sont dominés par le type stratégique « permanente vivace » mais en raison de leur étroit rapport avec le cours d'eau, ils se rapproche plutôt du groupe 1. Le SyE 324 a un statut intermédiaire et devraient être rapprochés du groupe 2. Les spectres stratégiques des SyE 399 et 354 ont été analysé ci-dessus (cf. chap. 5.2.3.2). Le SyE 354 devrait être rapprochés du groupe 3 de par sa place dans les forêts mûrs, alors que le 399 rencontrés plus souvent dans les forêts post-pionnières pourrait être inclus dans le groupe 2.

Tab. 5 Groupes de syntaxons élémentaires

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	SyE non classés
SyE (numéro)	M328, 329	M325, 327, 305, 398, 395	M311, 326, 330, 332, 334, 335, 336, 337, 338, 340, 342, 343, 344, 350, 351, 352, 353, 396	M320, 321, 322, 323 (proche du gr. 1), M324 (proche du gr. 2) M354 (proche du gr. 3) M399 (proche du gr. 2)
Caractéristiques selon diagramme	Crues ++ Perm. viv. -	Crues + Perm. viv. +	Crues - Perm. viv. ++	Crues et perm. viv. ++, (320, 321, 322, 323) Crue +, perm. viv. ++, (324) Crues et perm. viv. -, (354, 399)
Habitats colonisés	Milieux ouverts : galets dans ou au bord des cours d'eau (y c. milieux steppiques). Bancs de limon des bords de lac de retenue.	Milieux partiellement ouverts : sol des aulnaies, saulaies, anciens bras de crues, steppes, bord de cours d'eau colonisés par une strate herbacée. Epiphyte sur saule blanc.	Milieux fermés : Sol ou tronc d'arbre des forêts à bois tendre ou dur. Bois mort tombé au sol.	Milieux ouverts ou fermés : galet, sol ou jeune arbre au bord du cours d'eau. Vieilles souches. Partie supérieure des troncs de jeunes aulnes et frênes.

Ces catégories sont reprises dans la partie consacrée aux graphes systémiques et dans celle traitant de l'indice d'alluvialité (§5.7).

Fig.11 Répartition des 32 syntaxons élémentaires en fonction de l'altitude et de l'indice de température T



- CI. 75: M* Schistidietea apocarpi
- CI. 76: M* Frullanio dilatatae - Leucodontetea sciuroidis
- CI. 77: M* Lepidozietea reptantis
- CI. 78: M* Rhynchostegio riparioidis - Fontinalietea antipyreticae
- CI. 90: M* Hylocomietea splendentis

5.2.3.4 Répartition altitudinale

La répartition altitudinale des SyE est représentée sur la fig. 11. Elle met en relation l'altitude moyenne des stations et l'indice T moyen (température). Les valeurs moyenne de T varient très peu dans notre échantillon de SyE. La plus petite valeur, sur une échelle allant de 1 à 9, se situe autour de 2,9, indiquant un climat frais lié à l'étage montagnard supérieur et la plus haute valeur (4,5) caractérise un climat mésotherme plutôt montagnard. Le gradient altitudinal des sites inventoriés allant de 320 m à 1100 m, on constate que les sites collinéens sont caractérisés par une présence non négligeable d'espèces plutôt montagnardes. On peut supposer que les conditions mésoclimatiques liées au cours d'eau sont plus fraîches et plus humides (brouillard) que celles des formations climaciques environnantes, permettant à ces espèces de « migrer » vers l'aval du cours d'eau.

La faible corrélation de l'indice T avec l'altitude indique qu'à une même altitude les syntaxons élémentaires sont caractéristiques de climats différents, ceci étant particulièrement marqué pour les syntaxons relevés principalement à l'étage collinéen (en dessous de 600m). On peut supposer que les SyE mettent ici en évidence les différents microclimats qui prévalent dans les zones alluviales.

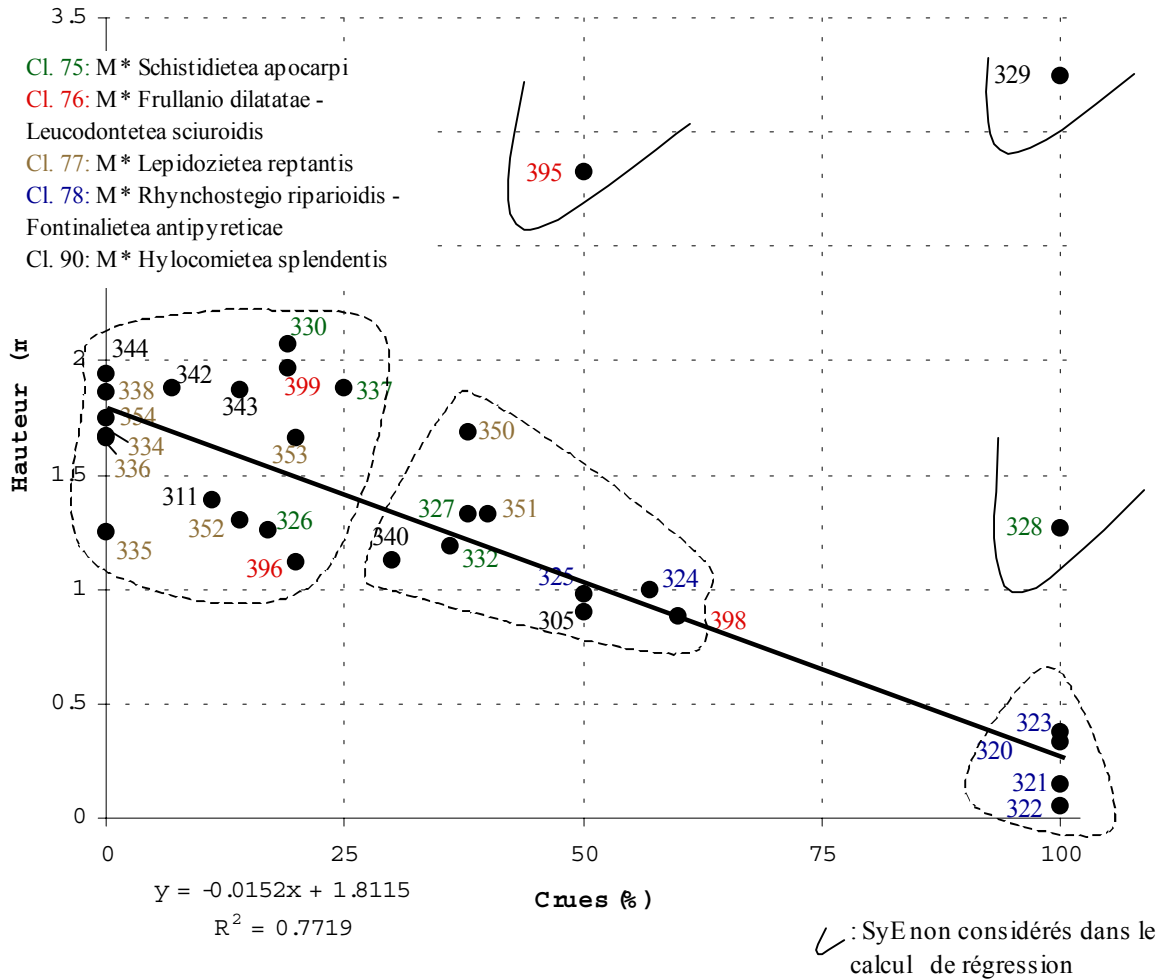
Deux groupes de SyE à répartition plutôt montagnarde ou plutôt collinéenne peuvent, néanmoins, être individualisés (entourés sur le diagramme):

- un groupe renfermant 6 SyE à **répartition montagnarde**, dont les SyE M321 et M323 de la classe *Rhynchostegio riparioidis* - *Fontinaletea antipyreticae*. A noter qu'aucun SyE de cette classe se retrouve dans le groupe à répartition collinéenne; cela étant lié au type de milieu colonisé, peu présent voire absent des stations collinéennes et en général difficilement accessible, en raison d'endiguements par exemple. Un SyE (M305) de la CL 90 : M**Hylocomietera splendidis* se retrouve préférentiellement à l'étage montagnard ainsi que 2 SyE de la CL 77 : M**Lepidozietera reptantis* et un SyE de la CL 75 : M**Schistidietera apocarpis*. On remarquera encore, qu'aucun SyE de la CL 76 : M**Frullanio dilatatae* - *Leucodontetea sciuroidis* n'a une répartition strictement montagnarde.

- un autre groupe de 8 SyE à **répartition collinéenne**. Deux SyE épiphytes (M395 et 396) de la CL 76, deux SyE épigés de la CL 90 (M340 et M342) ainsi que trois SyE (M350, 351, 352) de la CL 77 et un SyE de la CL 75.

Les 14 autres SyE restant ont une répartition altitudinale de plus grande amplitude et se retrouvent aussi bien dans les stations montagnardes que dans celles de l'étage collinéen.

Fig. 12 Répartition des syntaxons élémentaires en fonction de la hauteur de la station et des traces de crues



5.2.3.5 Élévation de la station par rapport au cours d'eau et traces de crues

Les SyE élémentaires ont été figurés sur un diagramme (fig. 12) en fonction de la moyenne de la hauteur du sol des stations inventoriées par rapport au niveau d'eau moyen du cours principal ou des bras secondaires d'une part et d'autre part suivant le pourcentage de stations présentant des traces de crues. Ces données ont été évaluées visuellement sur le terrain, elles ne doivent donc pas être interprétées de manière trop stricte.

Seuls 4 SyE (M320, 321, 322, 323) **aquatiques** ou subaquatiques, situés dans ou juste au bord des cours d'eau sont distinctement individualisés par une moyenne de hauteur de stations très basse, voisine de 0 m et des traces de crues toujours présentes (100%). Les autres SyE **ne se différencient pas nettement du point de vue de la hauteur des stations**. Le pourcentage de traces de crues permet par contre de caractériser un groupe de SyE **peu ou pas touché par les crues** et un groupe présentant entre 25% et 60% de traces de crues. Le premier groupe contient 15 SyE appartenant pour moitié à la Cl 77 des groupements du bois mort ou épiphytes. Le deuxième groupe contient 9 SyE issus de toutes les classes inventoriées. Parmi les six SyE appartenant à la Cl 90 (groupement épigés des sols humifères), deux sont localisés dans le compartiment 25 à 60% de crues, il s'agit du SyE M305 : *M*Cirriphyllolpiliferi - Eurhynchietum striati brachytheciosum rivularis* et du SyE 340 : *M*Eurhynchium speciosum* Grpt. Les autres SyE de cette classe sont cantonnés dans le groupe 0 à 25% de crues. Les groupements épiphytes et épilithes sont répartis entre le groupe 0 à 25% et celui 25% à 60% de crues.

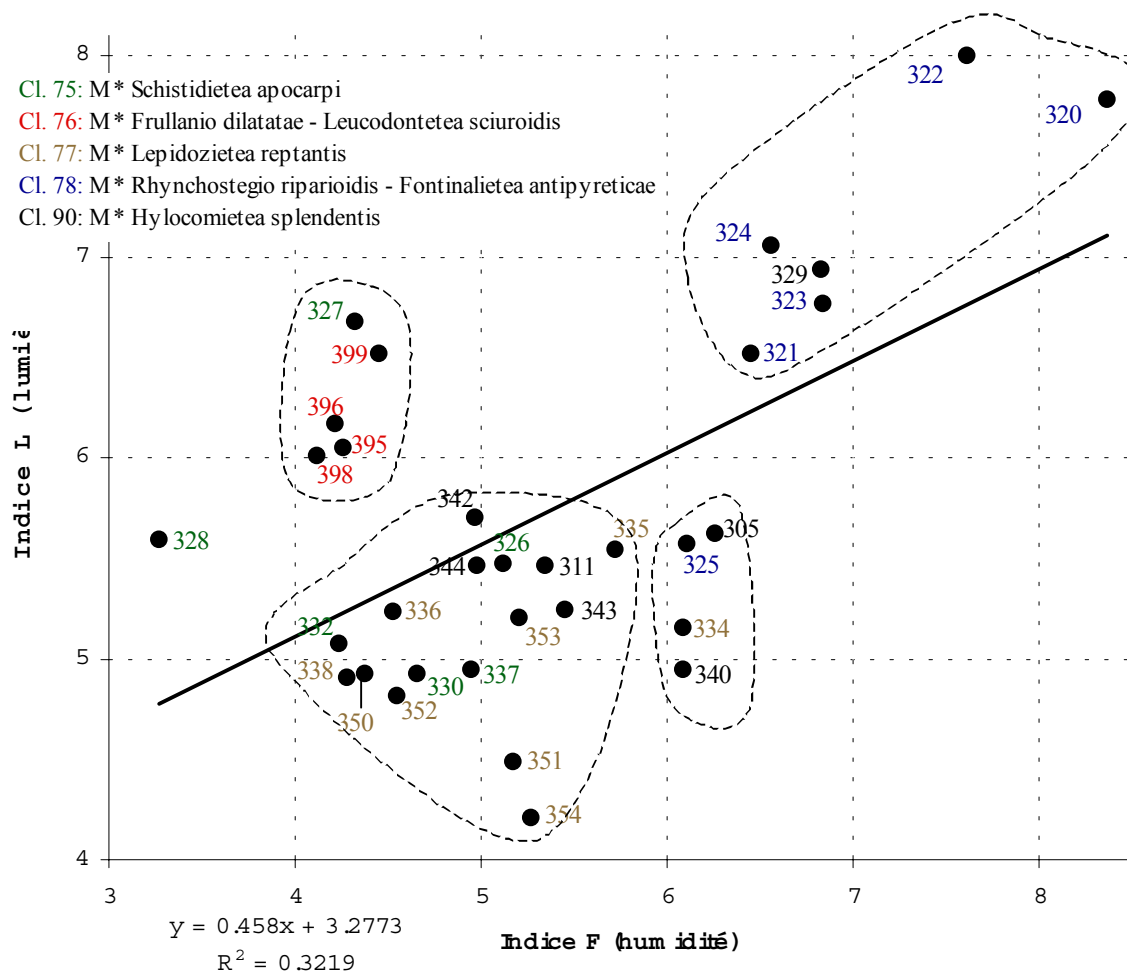
Les SyE M395, M329 et dans une moindre mesure M328 forment des exceptions à la tendance logique du diagramme ; le SyE M328 a été relevé sur les pierres des levées de galets colonisées par les steppes alluviales, ce qui explique la hauteur de la station par rapport au cours d'eau. Les relevés du SyE M329 et une partie de ceux du SyE M395 ont été effectués au bord d'un lac de retenue à très forte amplitude du niveau d'eau (plusieurs mètres). La hauteur de la station peut alors être très élevée, ce qui explique la localisation excentrée des SyE sur le diagramme.

5.2.3.6 Répartition des syntaxons élémentaires en fonction des différents indices écologiques et du pourcentage de traces de crue

Trois diagrammes permettent de préciser le déterminisme écologique des syntaxons. Le premier différencie les SyE des milieux ouverts ou fermés, peu humides à humides ; le second place les SyE selon l'acidité du substrat en fonction de leur position dans les milieux extra- ou intra-forestiers et le troisième répartit les SyE selon le pourcentage de traces de crues de la station par rapport au degré d'humidité du substrat.

La fig. 13 présente la répartition des syntaxons élémentaires en fonction des indices **d'humidité (F)** et de **lumière (L)**. Quatre groupes de syntaxons élémentaires peuvent être individualisés (entourés sur le diagramme). Premièrement un groupe présentant des valeurs élevées d'indices d'humidité et de lumière: ce sont les groupements des **milieux ensoleillés et humides** de la CL 78 : *M* Rhynchosstegio - Fontinaliotea* accompagné du SyE 329 (synusie épigée relevée au bord du lac de retenue de la Gruyère) des *Hylocomiotea splendidis*. Puis les SyE épiphytes de la **partie supérieure des troncs ou des plus jeunes arbres** (que l'on retrouve réunis dans le compartiment de l'écogramme indiquant un milieu ensoleillé avec un substrat peu humide). Le SyE M327 relevé sur le sol des steppes alluviales se retrouve aussi dans ce compartiment. Un troisième et un quatrième groupe s'individualisent dans le compartiment écologique ayant un indice de lumière moins élevé, ce sont des SyE intra-forestiers. Le troisième groupe formé de 4 SyE (M305, 340, 325, 334) se cantonne dans la partie droite du diagramme, indiquant des conditions plus humides. Le quatrième groupe formé des 15 SyE restant est caractéristique de milieux intra-forestiers peu humides.

Fig. 13 Répartition des 32 syntaxons élémentaires en fonction de la moyenne des indices d'humidité F et de lumière L



La fig. 14 répartit les SyE selon la moyenne des indices de **réaction** et de **lumière**. Ici aussi 4 compartiments peuvent être individualisés. L'un d'eux comprenant les SyE de la classe 78 *Rhynchostegio - Fontinalietea* (mise à part le SyE 325) concentrés dans la partie droite supérieure du diagramme, caractérisant les milieux ensoleillés avec un substrat neutre (pH 6-7). Le SyE 327 se retrouve également dans ce compartiment. Les SyE de la classe 77 *Lepidozietea reptantis* sont par contre regroupés dans la partie médiane-inférieure du diagramme, reflétant des conditions de luminosité plus faible et un substrat peu acide (pH 5-6). Les SyE de la classe 76 *Frullanio - Leucodontetea* indiquent des indices de luminosité et de réaction intermédiaires entre les deux groupes cités ci-dessus. Les autres SyE sont caractéristiques des substrats neutre de milieux peu ombragés (secteur inférieur droit du diagramme).

Le diagramme de la fig. 15 met en relation les **traces de crues** observées sur le terrain avec la moyenne de **l'indice d'humidité** des syntaxons élémentaires. Les SyE les plus hygrophiles de la classe 78 *Rhynchostegio - Fontinalietea* sont localisés dans la partie supérieure droite du diagramme (100% de trace de crue et un indice d'humidité élevé). Le SyE 328 défini à l'aide de trois relevés uniquement est également caractérisé par 100% de trace de crue, il représente les groupements liés aux galets des zones steppiques, raison pour laquelle son indice moyen d'humidité est très bas. Les autres syntaxons élémentaires n'ont guère plus de 50% de trace de crue. Un groupe ayant un pourcentage de trace de crue situé entre 25 et 60% peut être individualisé dans la zone médiane de l'écogramme. Il comprend 4 SyE (M305, 324, 325, 340) caractéristiques de milieux humides et 5 SyE (M350, 332, 327, 395, 398) caractéristiques de milieux peu humides. Le reste des SyE sont caractérisés par un indice d'humidité moyen et un faible pourcentage de trace de crues.

Fig. 14 Répartition des syntaxons élémentaires en fonction de la moyenne des indices de réaction R et de lumière L

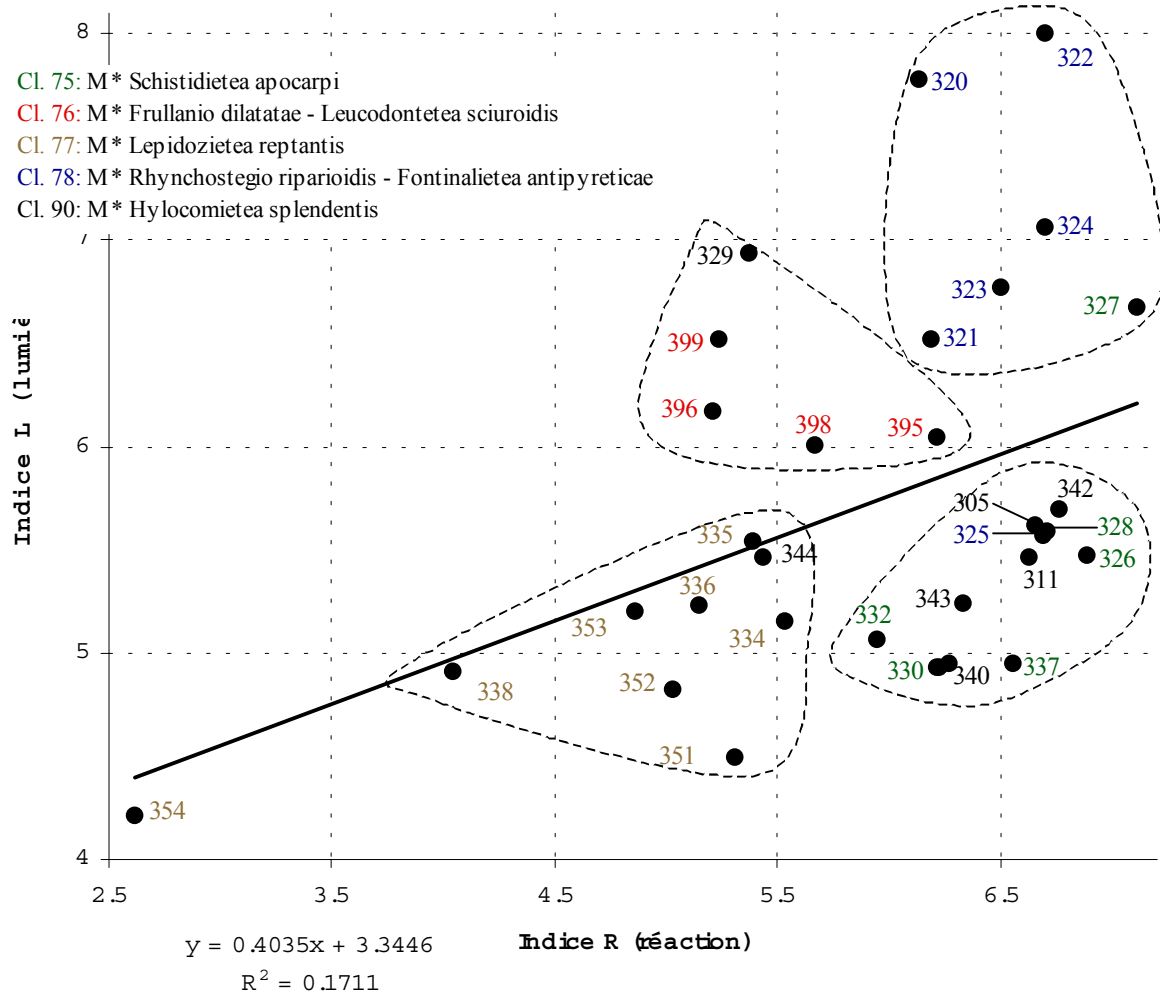


Fig. 15 Répartition des syntaxons élémentaires en fonction des traces de crues et de la moyenne de l'indice d'humidité F

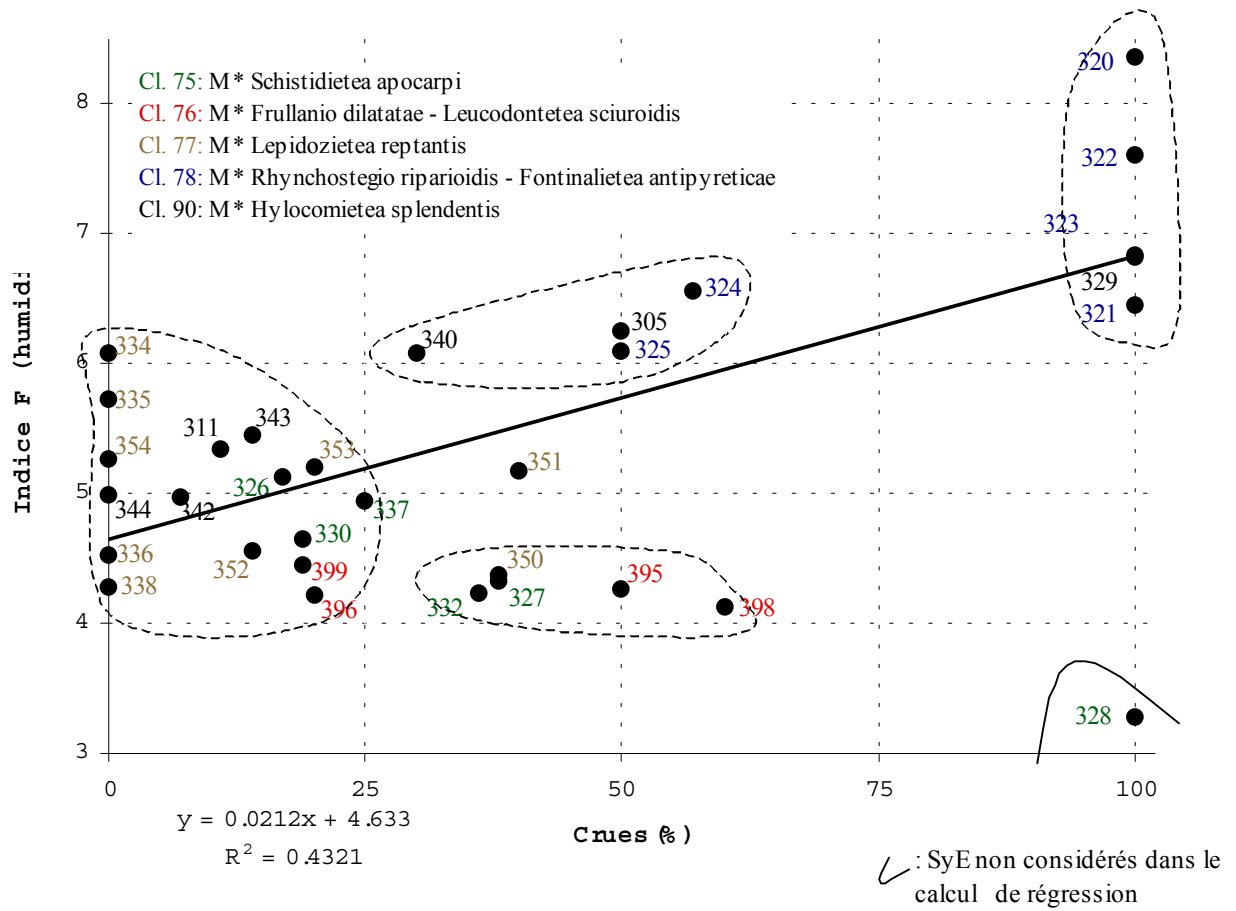
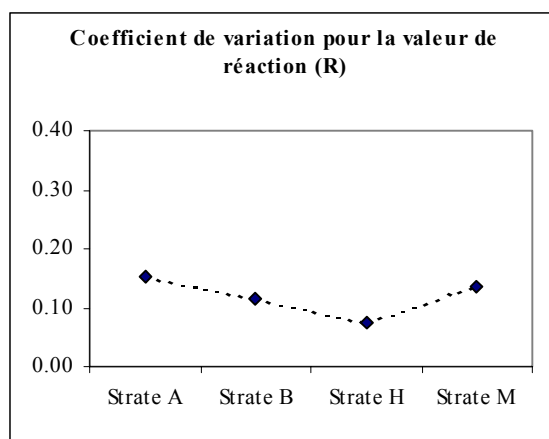
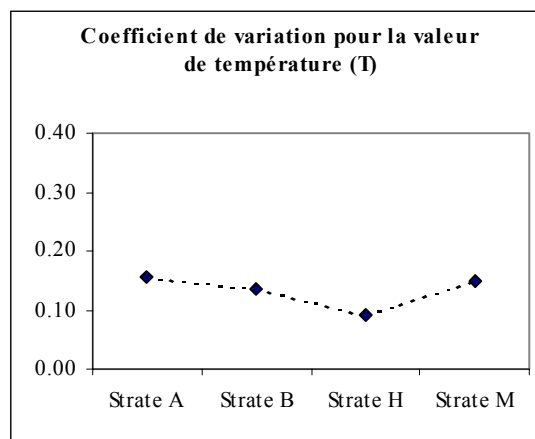
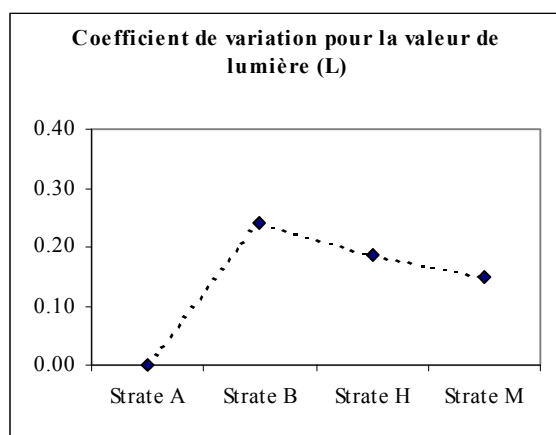
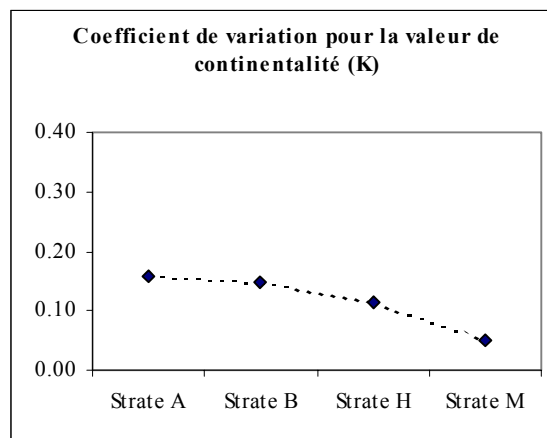
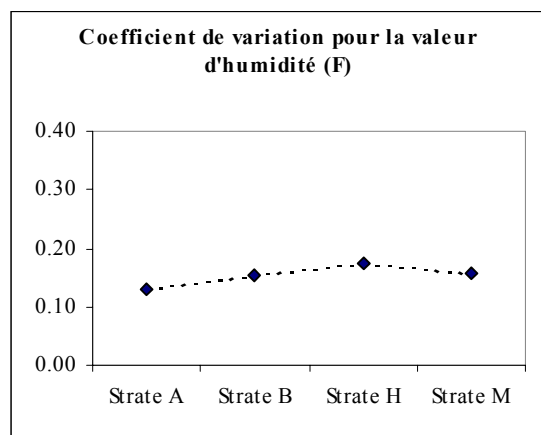


Fig. 16 Coefficient de variation des valeurs indicatrices



Valeurs indicatrices moyennes (687 relevés synusiaux)

Strate	F moy	Lmoy	Rmoy	Tmoy	Kmoy
A	3.60	5.00	3.97	3.41	2.70
B	3.36	2.96	3.58	3.42	2.84
H	3.48	2.69	3.17	3.30	2.77
M	2.99	3.29	3.51	2.29	3.01

5.2.3.7 Moyenne et coefficient de variation des valeurs indicatrices des strates muscinales, herbacées, arbustives et arborescentes

La comparaison du coefficient de variation (égal au rapport de l'écart-type par la moyenne) des valeurs indicatrices écologiques des différentes strates, **permet de mettre en évidence la variété des habitats reflétée par chaque strate**. En effet, le coefficient de variation mesure la dispersion autour de la moyenne d'une variable. Plus le coefficient est élevé, plus la dispersion est grande.

Une valeur élevée du coefficient de variation reflète des conditions écologiques hétérogènes, et sera expliqué par un nombre élevé d'habitats. A l'inverse, un coefficient de variation bas sera interprété comme un reflet de conditions écologiques uniformes, soit un nombre inférieur d'habitats. TOCKNER et al. (2000a et b) ont utilisé le même coefficient pour mettre en relation le niveau d'eau d'une zone alluviale du Danube avec l'hétérogénéité des habitats exprimée comme coefficient de variation de facteurs physico-chimiques de l'eau.

En tout, ce sont 687 relevés synusiaux qui ont été traités ; ils correspondent aux relevés muscinaux additionnés des relevés herbacés, arbustifs et arborescents effectués par Ch. Roulier dans les sites correspondants.

La fig. 16 représente les coefficients de variation pour les valeurs indicatrices d'humidité, de lumière, de réaction, de température et de continentalité (F, L, R, T, K). Les autres valeurs indicatrices (substances nutritives, humus, dispersité) ne sont pas présentées, car elles n'existent pas pour les bryophytes. Les valeurs moyennes sont inscrites dans le tableau de données accompagnant les graphes.

Pour les bryophytes, les **valeurs indicatrices moyennes** sont situées entre 2,99 et 3,51, **indiquant des conditions écologiques moyennes** pour les valeurs d'humidité, de lumière, de réaction et de continentalité ; **seule la valeur de T (température : 2,29) se situe clairement en dessous de cette moyenne, révélant au niveau des synusies muscinales une ambiance microclimatique moyenne fraîche à froide**. La moyenne d'humidité de la strate muscinale est moins élevée que celle des autres strates, les substrats colonisés par les mousses (premiers centimètres du sol, écorces vivantes ou mortes, pierres) sont moins humides que ceux colonisés par les strates arborescente, arbustive ou herbacée enracinées à différentes profondeurs du sol.

Les coefficients de variation se situent principalement entre 0 et 0,24. La valeurs des coefficients de la strate M sont pour la **valeur d'humidité** (F : 0,16) très proches de celles des autres strates, la strate A indiquant la valeur la plus basse (0,13) et la strate H la plus haute (0,17). Pour la **valeur de lumière** (L), le coefficient de la strate M est inférieur à celui de la strate H. La strate A se distingue par un coefficient proche de zéro, toutes les synusies arborescentes indiquant les mêmes conditions de lumière (milieu très ensoleillé), cela s'explique par le fait que ce sont les éléments de la phytocénose qui sont toujours en pleine lumière. Inversement, les **variations de luminosité réduite indiquées par les mousses sont à mettre en relation avec leurs positions subordonnées dans la phytocénose**, qui les relèguent dans des ambiances de luminosité uniformes. Quant à la strate arbustive, en position intermédiaire, elle indique la plus grande dispersion autour de la moyenne (0,24). Le coefficient de variation de la **valeur de continentalité** décroît de la strate arborescente à la strate muscinale, indiquant, de la strate A à M, une plus grande homogénéité des différences de température annuelles et journalières. Pour les **valeurs de température et de réaction**, on obtient pour les trois strates supérieures une diminution du coefficient entre A et H et un coefficient plus élevé que celui de la strate H pour les mousses.

Les synusies muscinales reflètent des conditions de réaction et de température plus hétérogènes que la strate herbacée. D'une part ceci peut être attribué aux différents substrats colonisés par les mousses à valeurs de réactions très différentes (bois mort en décomposition, sol minéral sableux carbonaté) ; d'autre part, les substrats colonisés peuvent relever de milieux extrêmement chauds, comme les steppes alluviales ou plutôt frais comme les synusies intra-forestières présentent dans des anciens bras de crues par exemple.

5.2.4 Discussion

Les aspects phytosociologiques

En examinant la répartition des syntaxons élémentaires au sein du synsystème phytosociologique, on note qu'à l'intérieur de chaque classe les SyE sont généralement rattachés à une seule alliance. Ceci est particulièrement évident pour les classes 77 : M**Lepidozietea reptantis* (Hertel 74) Marstaller 84 et CL90 : M**Hylocomieta splendens* Gillet 86, où 7 SyE sur 9 sont rattachés à l'alliance du AL541 : M**Bryo flaccidi - Brachythecion salebrosi* Lecointe 75 em. Marstaller 87 pour la classe 77 et 6 SyE sur 7 appartiennent à l'alliance AL501 : M**Eurhynchion striati* Waldheim 44 pour la classe 90. Cette **forte homogénéité phytosociologique** se retrouve en partie au niveau de la comparaison des classes entre elles. En effet, les spectres phytosociologiques des SyE nous indiquent qu'un certain nombre d'espèces caractéristiques d'une classe se retrouvent en nombre non négligeable dans les SyE attribués à une autre classe. Ce large spectre est particulièrement marqué dans les SyE des classes 75 : M**Schistidieta apocarpi* Jesek & Vondracek 62) et 77 : M**Lepidozietea reptantis* (Hertel 74) Marstaller 84) qui hébergent régulièrement des espèces caractéristiques de la classe 90 : M**Hylocomieta splendens*. A l'inverse, la classe la mieux individualisée est celle des *Frullanio dilatatae - Leucodontetea sciuroidis* Mohan 78 (classe 76), dans laquelle on ne trouve que très peu ou pas d'espèces caractéristiques d'autres classes. Cette constatation indique que **les conditions écologiques régnant sur les bois morts tombés au sol et à la base des arbres sur l'emplacement des troncs** (décomposition de l'écorce et du bois, piégeage de poussières minérales, situation proche du sol) **se rapprochent des conditions existantes sur les sols humifères** (CL90). Par opposition, **les synusies épiphytes du haut des troncs et des jeunes branches** (CL76) sont soumises à des **conditions écologiques plus exclusives**, ne permettant pas l'installation d'espèces caractéristiques d'autres classes. Cela s'exprime aussi à travers le spectre des substrats colonisés par les SyE de la Classe 76, tous étant exclusivement épiphytes. Dans les autres classes, plus d'un tiers des spectres des substrats sont composés de différents substrats.

De notre point de vue, cette **homogénéité des synusies à l'intérieur des classes**, associée au large spectre phytosociologique inter-classe de certaines synusies, **a contribué à rendre complexe la mise au point de la typologie des synusies. Le groupe s'individualisant le mieux est celui des associations épiphytes de la partie moyenne à supérieure des troncs.** On peut également supposer que la présence de nombreux stades de transition (ROULIER, 1998) et la convergence des conditions écologiques dans les stations stables sont responsables des difficultés rencontrées lors de l'analyse des relevés muscinaux.

Les types biologiques

Parmi les autres informations tirées des données phyto-écologiques, **l'analyse des types biologiques ne permet pas de dégager des tendances nettes** ou de différencier distinctement les SyE les uns des autres. Le spectre des types biologiques est relativement constant dans tous les SyE ; en général seuls les chamaephytes sont représentés. Dans certains cas, la proportion d'hémicryptophytes atteint 30% à 50%

(SyE M399, 325, 305, 311, 340, 343, 334 et 335). Ces proportions élevées de chamaephytes correspondent à celles de la liste des bryophytes de notre étude, puisque plus de 100 espèces sur les 133 ont été classées dans cette catégorie. La proportion relativement élevée du type hémicryptophyte est liée, soit à la présence d'hépatiques du genre *Frullania*, *Metzgeria* ou *Radula* par exemple ou à la forte présence de mousses acrocarpes principalement du genre *Mnium* ou *Plagiomnium*.

Les indices de diversité

Quant aux indices de diversité spécifique, leur moyenne est égale à 2,15 pour l'ensemble des SyE. La moyenne des indices des SyE épigés (sans tenir compte des groupements aquatiques) est de 2,3 ; par comparaison, le même indice de diversité calculé uniquement pour les synusies épigées des pâturages boisés du Jura suisse (GALLANDAT et al. 1995) se situe généralement en dessous de 2. Les **4 SyE présentant une diversité spécifique élevée** (indice >2,7) sont répartis dans 2 des 5 classes représentées (CL75 et 77). Il s'agit du SyE M326: groupement épilithe des aulnaies montagnardes, du SyE M327: groupement épigé des steppes alluviales, du SyE M337: groupement hétérogène de la base des troncs et du SyE M353: groupement des troncs morts couchés au sol dans les aulnaies. **Cette grande diversité n'est donc pas liée à un substrat particulier.**

Les SyE renfermant le plus grand nombre total d'espèces (richesse spécifique) sont les SyE M327 groupement épigé des steppes alluviales, appartenant au *Tortelletum inclinatae*, M330 (*Homalio trichomanoidis* - *Isothecietum myuri*) groupement épiphyte de la base des troncs et M344 (*Cirriphyllo piliferi* - *Eurhynchietum striati*) groupement épigé des sols humifères, avec chacun plus de 30 espèces recensées. MARSTALLER (1980b) signale une trentaine d'espèces pour le *Tortelletum inclinatae* alors que plus de 60 espèces sont répertoriées dans le tableau consacré à l'*Isothecietum myuri homalietosum trichomanoidis* synonyme du *Homalio trichomanoidis* - *Isothecietum myuri* Waldheim 44 (MARSTALLER 1992). GILLET (1986) relève 28 espèces (accidentelles comprises) pour le *Cirriphyllo piliferi* - *Eurhynchietum striati*.

Même si d'une manière générale, les SyE des classes 75 : M**Schistidieta apocarpi* et 76 : M**Frullanio dilatatae* – *Leucodontetea sciuroidis* sont plus riches et plus diversifiés que ceux des autres classes, on trouve des SyE diversifiés sur tous les substrats principaux. **Seuls les SyE aquatiques sont pauvres en espèces** ; MARSTALLER (87) dans sa description des associations de la classe *Platyhypnidio* - *Fontinalieta antipyreticae* Philippi 56 indique d'ailleurs que cette relative pauvreté en espèces des associations aquatiques est en partie responsable des problèmes rencontrés lors de la classification des groupements dans des unités phytosociologiques supérieures. On peut émettre l'hypothèse que cette paucispécificité découle des fortes contraintes liées à la vitesse de l'eau qui ne permet qu'à certaines espèces adaptées de s'implanter dans le lit du cours d'eau.

Les aspects écologiques

La distribution altitudinale des SyE illustrée dans la fig. 11, met en évidence la répartition plutôt collinéenne ou plutôt montagnarde des SyE décrits. **Cette répartition n'est pas caractéristique des différentes associations auxquelles nous avons rattaché certains SyE.** Or, d'après la littérature, la plupart des associations se retrouvent aussi bien à l'étage collinéen qu'à l'étage montagnard. Une exception à citer est l'association du *Leskeetum polycarpae* qui colonise avant tout les régions de plaine et les collines (VON HÜBSCHMANN, 1986). A notre avis, l'association de l'*Eurhynchietum swartzii* est également plus répandue à l'étage collinéen alors que le SyE 353 *Brachythecietum salebrosi* - *Drepanocladetum uncinati* semble avoir une répartition plutôt montagnarde. *Drepanocladus uncinatus* est d'ailleurs considéré comme commun seulement à l'étage montagnard et subalpin (AUGIER 1966).

Les données de l'élévation du substrat par rapport au cours d'eau liée à la fréquence des traces de crue observées **ne fournissent que peu d'informations**. Les estimations assez grossières ne **permettent pas de mettre en évidence des SyE étroitement associés à une hauteur de terrasse particulière**. Seuls les SyE aquatiques ou subaquatiques sont nettement différenciés.

La répartition des SyE dans les diagrammes mettant en relation les indices écologiques moyens de chaque SyE (fig. 13 et 14), permet de préciser le déterminisme écologique des SyE définis. Les **groupements extra-forestiers s'individualisent clairement sur les diagrammes** et, parmi les groupements intra-forestiers, les SyE plus hygrophiles peuvent être mis en évidence. Les groupements colonisant des substrats à acidité plus élevée (bois mort) ont également pu être individualisés. **Cependant, la majeure partie des SyE sont caractéristiques de conditions d'humidité, de lumière et de réaction moyennes**, reflet du mésoclimat forestier alluvial. En mettant en relation le pourcentage de traces de crues avec les indices moyens d'humidité, il est possible de mettre en évidence d'une part des groupements caractéristiques des milieux humides où les crues contribuent à entretenir l'humidité du substrat ; cela concerne les SyE très hygrophiles de la classe 78 et les SyE épigés hygrophiles des saulaies (M340) ou des saulaies et aulnaies (M305) ainsi que des groupements relevés dans des anciens bras de crue ou sur les terrasses inférieures colonisées par une strate herbacée (M324, M325). D'autre part, il ressort une série de SyE (M327, 332, 350, 395, 398) dans lesquels les traces de crues sont présentes, mais moins fréquentes (25 à 60%) et où l'indice d'humidité est bas. **Ces groupements ne sont donc pas liés aux crues en raison de l'élévation du taux d'humidité qu'elles pourraient engendrer** ; par contre, on peut émettre l'hypothèse que l'effet physique **d'érosion** des substrats ou, à l'inverse, de **dépôts d'alluvions** pourraient être un facteur déterminant pour l'installation de ces groupements. Les SyE M395 et 398 sont des groupements épiphytes de la partie moyenne des troncs de saules, principalement relevés dans les saulaies blanches. Comme indiqué précédemment, l'effet eutrophisant des crues pour le SyE 395 a été relevé, entre autres, par PHILIPPI (1972). Le SyE 327 colonise les steppes alluviales, où l'action des crues freine la succession végétale mais, en raison du substrat très filtrant (gros galets), n'élève que très temporairement l'humidité du substrat. Le SyE 332 croît à la base des troncs ayant un grand diamètre (>30 cm), de saule ou de frêne et le SyE M350 couvre des branches mortes dans les saulaies. Ici, le rôle des crues ne peut pas être clairement défini.

La diversité des habitats

Les coefficients de variation calculé pour les différentes valeurs écologiques montre que les synusies muscinales reflètent une variabilité des conditions de lumière et d'humidité comparable à celle de la strate herbacée et une variabilité des valeurs de réaction et de température supérieure. Les synusies de bryophytes représentent un nombre d'habitats équivalents et même supérieur à celui reflété par la strate herbacée, **l'hétérogénéité des conditions écologiques dans la zone alluviale peut donc être mise en évidence par les synusies muscinales** et ceci à une échelle particulièrement fine. Ceci confirme une partie de l'hypothèse I énoncée au chapitre 1.

5.2.5 Résumé intermédiaire

La **première étape de description** dans la démarche phytosociologique synusiale vise à décrire, à classer et à comprendre le déterminisme des **synusies végétales**. Dans notre étude, l'analyse de **315 relevés synusiaux muscinaux** réalisée dans 11 sites, a mis en évidence **32 syntaxons élémentaires répartis dans 5 classes phytosociologiques**. Le large spectre phytosociologique des synusies relevées a rendu complexe l'individualisation et la caractérisation des SyE. Les SyE se différenciant le plus nettement sont ceux de la partie moyenne à supérieure des troncs d'arbres. Quant à la diversité des espèces relevées dans chacun des SyE, l'analyse montre que **la diversité des SyE n'est pas liée à un substrat particulier**, seuls les SyE aquatiques ou subaquatiques étant pauvres en espèces.

L'examen des **stratégies adaptatives des bryophytes permet de mettre en évidence des milieux fortement influencés par la dynamique du cours d'eau**, notamment les milieux directement soumis à la force physique de l'eau. Par contre, aucune relation n'a pu être établie entre la hauteur des terrasses et le type de SyE, cela avant tout en raison de données peu précises estimées sur le terrain.

D'un point de vue écologique, les **SyE définis sont généralement caractéristiques de conditions d'humidité, de lumière et de réaction moyennes**, les groupements extra-forestiers s'individualisant toutefois clairement. En relation avec la dynamique alluviale, on peut mettre en évidence une **série de SyE liés aux crues en raison du taux d'humidité élevé** qu'elles engendrent et une **série de SyE de milieux plus secs, dépendant des processus de sédimentation et d'érosion occasionnés par les crues**.

5.3 Analyses des phytocénoses

5.3.1 Introduction

La démarche phytosociologique synusiale intégrée privilégie **deux niveaux d'organisation de la végétation: la synusie et la phytocénose**. La première étape de cette démarche s'intéresse à la description et à la compréhension du déterminisme des synusies végétales. Elle est consignée, en ce qui concerne les synusies muscinales, dans le chapitre 5.2 ci-dessus. L'étape suivante, dite « phytocénologique », **vise à décrire, classer et comprendre le déterminisme des phytocénoses, considérées comme des complexes de synusies en interaction** (GILLET 1994). La typologie des phytocénoses alluviales de Suisse, basée sur les relevés des synusies arborescentes, arbustives et herbacées, a été réalisée par ROULIER (1998) dans le cadre de sa thèse de doctorat. Dans cette étude, l'analyse de 327 relevés phytocénologiques a abouti à la définition de 134 coenotaxons élémentaires (taxons phytosociologiques élémentaires). Dans le cadre de notre étude, nous avons complété les relevés phytocénologiques effectués par ROULIER dans les stations de la Sarine et de l'Aar par les données relatives aux synusies muscinales. Les relevés phytocénologiques ont été complétés dans **95 phytocénoses (relevés)** dans lesquelles **130 SyE (descripteurs)** ont été répertoriés. Parmi ces 130 SyE, 100 représentent des SyE arborescents, arbustifs ou herbacés, alors que **les 30 SyE restant, sont muscinaux**.

L'analyse des phytocénoses est présentée ci-dessous. Elle a d'abord été comparée à la typologie effectuée pour la Suisse par ROULIER (1998) puis des comparaisons ont été faites avec les classifications basées sur les strates de phanérogames ou de bryophytes uniquement.

Trois classifications ont donc été réalisées:

- Classification des phytocénoses « complètes », fondée sur les synusies: Arborescentes haute (A) et basse (a), arbustives (B, b), herbacées (H, h) et muscinales (M, m) (Tab. 6).
- Classification des phytocénoses, fondée sur les synusies A, a, B, b, H, h (Tab. 7).
- Classification des phytocénoses, fondée sur les synusies muscinales uniquement M, m (Tab. 8). *Tous ces tableaux sont consignés à la fin du document.*

Un dernier paragraphe (5.3.5) est consacré à l'analyse des stratégies adaptatives des syntaxons élémentaires muscinaux dans les phytocénoses. Leurs relations avec l'activité alluviale sont présentées à l'aide d'une analyse canonique de redondance.

5.3.2 Choix des classifications

Le traitement des relevés phytocénotiques a été réalisé à l'aide de la procédure mise au point dans le cadre de l'étude des pâturages boisés (GALLANDAT et al. 1995) (voir chapitre 3 méthode). Le choix de la classification à retenir parmi les 4 classifications proposées s'est fait sur le set de données des **relevés phytocénotiques « complet » incluant les strates arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales**. Au vu des comparaisons ultérieures prévues, le même choix de classification a été opéré pour les deux autres sets de relevés phytocénotiques, d'une part pour les relevés composés par les synusies **des strates arborescentes, arbustives et herbacées**, et d'autre part pour ceux composés uniquement par les **synusies muscinales**.

Pour rappel : les relevés de phytocénoses ont été traités en présence-absence, les options de calcul retenues correspondent à un groupement agglomératif hiérarchique basé sur une matrice de ressemblance selon le « coefficient de van der Maarel ». Ces analyses correspondent à celles effectuées par ROULIER (1998) pour l'analyse des phytocénoses relevées dans son travail. Cette option privilégie la combinaison des syntaxons aux dépens du recouvrement, ce qui est justifié lorsque l'objectif est d'établir une typologie des phytocénoses, tous les syntaxons élémentaires sont supposés *a priori* posséder le même « poids » sociologique (GILLET, 1994).

5.3.3 Description des groupes de phytocénoses, comparaison avec la typologie réalisée pour la Suisse par ROULIER (1998)

La classification des phytocénoses est représentée par le tab 6, dans lequel **31 groupes de relevés ont été individualisés**. Ceux-ci sont présentés ci-dessous et mis en relation avec les coenotaxons et les groupes de relevés centroïdes définis par ROULIER (1998). Un relevé centroïde correspond au relevé synthétique d'un coenotaxon élémentaire dans lequel les syntaxons élémentaires (descripteurs) ont été réunis par alliance phytosociologique. L'utilisation de descripteurs synthétiques a pour effet de rassembler les SyE proches du point de vue floristique sous la forme d'un seul descripteur et de mettre ainsi en évidence la structure et la parenté phytosociologique des coenotaxons élémentaires (CoE) (ROULIER 1998).

Pour chaque groupe de relevés phytocénotique les informations suivantes sont rapportées:

- N° du groupe et nom du groupe (formation végétale dominante, déterminée sur la base de la description des relevés phytocénotiques consignée dans la base de données « Phytobase ». Les groupes

de relevés phytocénologiques ne sont pas assimilés à des coenotaxons, puisque ceux-ci ont été définis par ROULIER (1998) à partir d'un échantillonnage couvrant toute la Suisse. Aucun nom latin ne leur est donc attribué.

- Nombre de relevés participant au groupe
- Coenotaxons concernés selon ROULIER (1998)
- Groupes de centroïdes concernés selon ROULIER (1998)
- SyE constants au sein du groupe (présence plus élevée que 80%), (d) : indique les SyE différentiels par rapport au reste des groupes, ces SyE ont été relevés uniquement dans ces groupes, ou au maximum une fois dans deux autres groupes.
- Brève description écologique (hauteur des terrasses alluviales, trace de crue) sur la base des données récoltées sur le terrain et consignées dans la base de données « Phytobase ».

Les descripteurs des 95 relevés de phytocénoses étudiées sont formés de **30 SyE muscinaux**, **45 SyE herbacés**, **32 SyE arbustifs** et **23 SyE arborescents**. Deux SyE muscinaux définis dans le chapitre précédent ne participent pas à la composition des phytocénoses. Il s'agit des SyE aquatiques à subaquatiques M321: *M*Rhynchosstegietum riparioidis* M322: *M*Rhynchosstegium riparioides - Cratoneuron commutatum Grpt.* Les stations occupées par ces SyE (pierres dans ou au bord de cours d'eau) ne sont pas intégrées dans les phytocénoses décrites, elles devraient être considérées comme des phytocénoses distinctes.

L'ordre de la description des groupes suit la classification du Tab. 6 de gauche à droite, les données sur les CoE et les groupes de centroïdes sont tirées de ROULIER (1998).

Groupe 26 Steppes alluviales, formé de 6R. CoE 1004 *Campanulo cochleariifoliae-Echiocoenetum vulgaris salicicoenetosum elaeagni*, 1003 *Campanulo cochleariifoliae-Echiocoenetum vulgaris*. Groupe de centroïde 26 Prairies sèches des alluvions grossières. SyE constants: h274 (d), m328 (d), M327 (d). Levées de sédiments grossiers proche du cours principal, chaleur forte, sécheresse estivale, crues rares et fortes.



Steppe alluviale avec des pins sylvestre (site 62 Rossens-Hauterive)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

Groupe 23 Pelouses pionnières et mégaphorbiaies à pétasite hybride, formé de 3R. CoE 1006 *Rumici scutati-Agrosticoenetus giganteae*, CoE 1018 *Cardamino amarae-Petasitocoenetus hybridi*, CoE 1136 *Clinopodio vulgaris-Salicicoenetus elaeagni*. Groupe de centroïde 18 Communautés herbacées pionnières et fourrés des alluvions, 17 Roselières à phalaris, mégaphorbiaies collinéennes et fourrés, 42 Forêt de pin sylvestre et fourrés thermophiles. SyE constants: M323 (d). Groupe peu homogène. Bord des cours d'eau, traces de crue.



Mégaphorbiaie à pétasite hybride (Site 62 Rossens-Hauterive)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

Groupe 10 Forêt de saule drapé, formé de 1R. CoE 1022 *Geranio robertiani-Salicicoenetus elaeagni*. Groupe de centroïde 43 Fourré et forêt de saule drapé des stations stables et eutrophes. Banc de galets, traces de crue.

Groupe 15 Fourrés de saule à roselière à phalaris roseau, formé de 5R. CoE 1078 *Barbarea vulgaris-Phalaridocoenetus arundinaceae salicicoenetosum triandro-viminalis*, CoE 1075 *Barbarea vulgaris-Phalaridocoenetus arundinaceae salicicoenetosum elaeagni*, CoE 1073 *Barbarea vulgaris-Phalaridocoenetus arundinaceae salicicoenetosum albae*, CoE 1052 *Ranunculo repentis-Poocoenetus trivialis salicicoenetosum albae*. Groupe de centroïde 17 Roselières à phalaris, mégaphorbiaies collinéennes et fourrés, 16 Mégaphorbiaies nitrato-philes montagnardes et fourrés, 11 Forêt de saule blanc. SyE constants: H280 (d). Terrasses inférieures, rive de lac de retenue, sol limoneux, traces de crue.

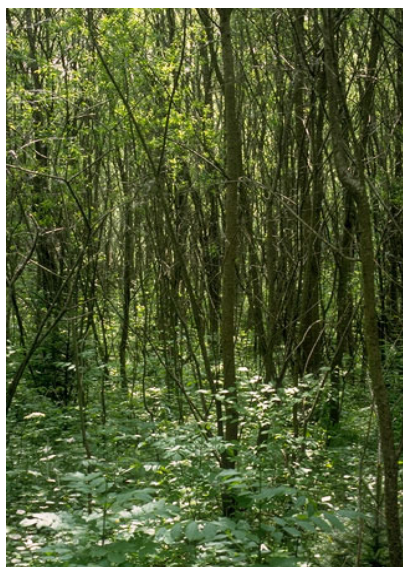
Groupe 28 Saulaie à mégaphorbiaie à petasite hybride et fourré de saule drapé, formé de 5 R. CoE 1001 *Corduo personatae-Petasitocoenetus hybridi salicicoenetosum elaeagn*, CoE 1013 *Hieracio murorum-Salicicoenetus elaeagni*, CoE 1014 *Tussilago farfarae-Agrosticoenetus stoloniferae salicicoenetosum elaeagni*. Groupe de centroïdes 16 Mégaphorbiaies nitrato-philes montagnardes et fourrés, 38 Fourrés alluviaux de saule drapé, 45.1 Fourré et forêt de saules des stations sèches. SyE constants: B103 (d), M324 (d). Terrasses alluviales inférieures, sol à texture grossière (galet, gravier et sable), traces de crue dans toutes les stations.

Groupe 27 Pelouses pionnières à menthe, ou à saule, formé de 3R. CoE 1051 *Ranunculo repentis-Poocoenetus trivialis salicicoenetosum viminalis*, CoE 1007 *Ranunculo repentis-Poocoenetus trivialis*, CoE 1008 *Ranunculo repentis-Poocoenetus trivialis menthocoenetosum longifoliae*. Groupe de centroïde 29 Communautés herbacées pionnières des alluvions fines, 30 Prairies de menthe à longues feuilles. SyE constants: H282. Groupe peu homogène. Levées de sable au bord du cours d'eau ou îlot dans le cours d'eau, traces de crue dans toutes les stations.

Groupe 1 Forêts de saule blanc (saulaie des zones d'atterrissement) et roselière nitrato-phile, formé de 2R. CoE 1093 *Urtico dioicae-Phragmitocoenetus australis salicicoenetosum albae*, CoE 1092 *Urtico dioicae-Phragmitocoenetus australis*. Groupe de centroïde 8 Mégaphorbiaies nitrato-philes collinéennes et fourrés. SyE constants: H256, M342. Terrasses inférieures, traces de crue dans la moitié des stations.

Groupe 9 Forêt de saule blanc et mégaphorbiaie à pétasite hybride, formé de 3R. CoE 1019 *Poo trivialis-Petasitocoenetum hybridi*, CoE 1089 *Filipendulo ulmaria-Salicicoenetum albae*, CoE 1083 *Solidago serotinae-Salicicoenetum albae*. Groupe de centroïde 17 Roselière à phalaris, mégaphorbiaies collinéennes et fourrés, 12.1 Forêt de saule blanc (*Filipendula ulmaria*), 11 Forêt de saule blanc. SyE constants: M330, M340. Rive de lac, ou terrasses alluviales, traces de crue.

Groupe 25 Anciennes forêts de saule ou fourrés de saule drapé asséchés, formé de 4R. CoE 1097 *Carici albae-Fagocoenetum syvaticae*, CoE 1013 *Hieracio murorum-Salicicoenetum elaeagni*, CoE 1020 *Hieracio murorum-Alnocoenetum incanae*. Groupe de centroïde 3.1 Forêt de hêtre, 45.1 Fourrés et forêts de saule des stations sèches, 6.1 Forêts d'aulne blanc. SyE constants: B113 (IV) (d), h 232 (IV) (d), m399, M344. Pas de trace de crue.



Saulaie-aulnaie asséchée (site 66, Les Auges de Neirivue)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

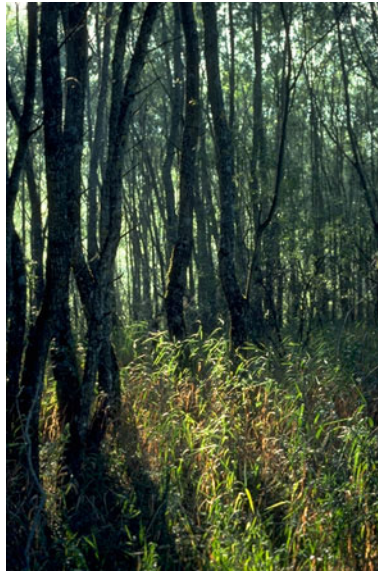
Groupe 2 Forêts de saule blanc (saulaie des zones d'atterrissement) et roselière nitratophile, formé de 2R. CoE 1093 *Urtico dioicae-Phragmitocoenetum australis salicicoenetosum albae*, CoE 1092 *Urtico dioicae-Phragmitocoenetum australis*. Groupe de centroïde 8 Mégaphorbiaies nitratophiles collinéennes et fourrés. SyE constants: H256, M340. Terrasses inférieures, traces de crue dans la moitié des stations. Groupe très proche du groupe 1. La strate muscinale épigée marque une différence entre les deux groupes, elle indique des conditions plus humides et plus ombragées pour le groupe 2.

Groupe 17 Fourrés de saule des vanniers, formé de 2R. CoE 1100 *Glechoma hederaceae-Salicicoenetum viminalis*. Groupe de centroïde 8 Mégaphorbiaies nitratophiles collinéennes et fourrés. SyE constants: B110, H258, h242. Terrasses moyennes à supérieures, pas de traces de crue, sol sableux eutrophe.

Groupe 29 Forêts montagnardes d'aulne blanc, formé de 3R. CoE 1025 *Primulo elatioris-Alnocoenetum incanae*, CoE 1002 *Corduo personatae-Petasitocoenetum hybridi alnocoenetosum incanae*, CoE 1024 *Galeopsio tetrahit-Alnocoenetum incanae*. Groupe de centroïdes 2.2 Forêt d'aulne blanc, 14 Forêt montagnarde d'aulne blanc, 7.1 Forêt d'aulne blanc. SyE constants : A21, M326, M353. Terrasses moyennes, pas de traces de crue.

Groupe 30 Aulnaie-saulaie à épïcéa, formé de 3R. CoE 1005 *Primulo elatioris-Salicicoenetum elaeagni*, CoE 1022 *Geranio robertiani-Salicicoenetum elaeagni*. Groupe de centroïde 44 Fourré et forêt de saule drapé des stations stables, 43 Fourré et forêt de saule drapé des stations stables et eutrophes. SyE constants: A24. Terrasses plutôt supérieures, traces de crue dans la minorité des stations.

Groupe 4 Forêt de saule blanc, formé de 4R. CoE 1081 *Scutellario galericulatae-Salicicoenetum albae*, CoE 1084 *Scutellario galericulatae-Salicicoenetum albae Fraxinocoenetosum excelsioris*, CoE 1052 *Ranunculo repentis-Poocoenetum trivialis salicicoenetosum albae*. Groupe de centroïdes 11 Forêts de saule blanc. SyE constants : H252 (d), M332. Terrasses inférieures, bord de lac de retenue, sol à texture fine, pas de traces de crue.



Saulaie blanche (site 64, Chéseau)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

Groupe 13 Forêt d’aulne et de saule des stations stables, formé de 2R. CoE 1025 *Primulo elatioris-Alnocoenetum incanae*, CoE 1135 *Mercurialio perennis-Salicicoenetum elaeagni*. Groupe de centroïde 2.2 Forêt d’aulne blanc des stations stables, 44 Fourré et forêt de saule drapé des stations stables. SyE constants: B141(communauté basale), M398, M305. Groupe peu homogène. Terrasses moyennes, traces de crue dans la moitié des stations.

Groupe 16 Forêt de frêne, d’aulne ou de saule des stations stables, formé de 6R. CoE 1094 *Poa trivialis-Fraxinocoenetum excelsioris*, CoE 1114 *Urtico dioicae-Sambucocoenetum nigrae populetosum nigrae*, CoE 1127 *Poa trivialis-Salicicoenetum albae fraxinocoenetosum excelsioris*, CoE 1113 *Urtico dioicae-Sambucocoenetum nigrae salicicoenetosum elaeagni*. Groupe de centroïde 13.3 Forêt de frêne (*Poa trivialis*), 5 Forêt de frêne et de peuplier des stations eutrophes, 2.3 Forêt de frêne des stations stables, 43 Fourré et forêt de saule drapé des stations stables et eutrophes. SyE constants: h243, M330, M342 m399. Terrasses supérieures, pas de traces de crue, sol à texture fine, eutrophe.

Groupe 5 Forêts de saule et d’aulne et fourrés de saule vannier, formé de 3R. CoE 1013 *Hieracio murorum-Salicicoenetum elaeagni*, CoE 1089 *Filipendulo ulmaria-Salicicoenetum albae*, CoE 1102 *Urtico dioicae-Phragmitocoenetum australis salicicoenetosum viminalis*. Groupe de centroïdes 45.1 Fourrés et forêts de saules des stations sèches, 12.1 Forêts de saule blanc, 8 Mégaphorbiaies nitratophiles collinéennes et fourrés. SyE constants : M340, M332. Groupe hétérogène, traces de crue dans la majorité des stations.

Groupe 24 Forêts d’aulne blanc, formé de 2R. CoE 1009 *Lilio martagon-Alnocoenetum incanae*, CoE 1134 *Mercurialio perennis-Alnocoenetum incanae*. Groupe de centroïde 14 Forêt montagnarde d’aulne blanc, 2.2 Forêt d’aulne blanc des stations stables. SyE constants: A19, b127, h226 (d), m399. Terrasse moyenne, traces de crue.

Groupe 21 Forêt de pin sylvestre ou d’épicéa, formé de 3R. CoE 1017 *Maianthemo bifolii-Piceocoenetum abietis*, CoE 1036 *Melico nutantis-Pinocoenetum sylvestris*, CoE 1104 *Maianthemo bifolii-*

Fagocoenetum sylvaticae pinocoenetosum sylvestris. Groupe de centroïde 24 Forêt montagnarde d'épicéa, 42 Forêt de pin sylvestre et fourré thermophile, 3.2 Forêt de pin sylvestre. SyE constants: m338 (d), M344. Terrasses supérieures, pas de traces de crue.

Groupe 19 Aulnaie-saulaie ou plantation d'épicéa, formé de 2R. CoE 1107 *Mercurialio perennis-Piceocoenetum abietis*, CoE 1021 *Geranio robertiani-Alnocoenetum incanae*. Groupe de centroïde 25 Forêt montagnarde d'épicéa des stations stables, 7.1 Forêt d'aulne blanc. SyE constants: M352, M343. Ces syntaxons muscinaux sont les seuls communs aux deux relevés. Terrasses supérieures et moyennes, Pas de traces de crue.

Groupe 3 Forêts de saule drapé et forêts de frêne, formé de 5R. CoE 1012 *Maianthemo bifolii-Fagocoenetum sylvaticae fraxinetosum excelsioris*, CoE 1035 *Lilio martagon-Petasitocoenetum hybridum salicicoenetosum elaeagni*, CoE 1005 *Primulo elatioris-Salicicoenetum elaeagni*, CoE 1098 *Carici acutiformis-Fraxinocoenetum excelsioris*, CoE 1106 *Mercurialio perennis-Fraxinocoenetum excelsioris*. Groupe de centroïdes 31 Fourrés de saule et prairie à grandes laiches, 40 Forêt et fourré de saule drapé, 44 Fourré et forêt de saule drapé des stations stables, 6.2 Forêt de frêne, 2.3 Forêt de frêne. SyE constants M332, M343, m399. Principalement terrasses moyennes, pas de traces de crue.

Groupe 31 Mégaphorbiaie, formé de 1R. CoE 1082 *Impatiens glanduliferae-Solidagocoenetum serotinae*. Groupe de centroïdes 17 Roselière à phalaris, mégaphorbiaies collinéennes et fourrés. Traces de crue.

Groupe 8 Forêts de chêne, de peuplier noir ou saulaie asséchée, formé de 4R. CoE 1110 *Circaeo lutetianae-Populocoenetum nigrae*, CoE 1087 *Carici albae-Quercocoenetum roboris*, CoE 1109 *Circaeo lutetianae-Salicicoenetum albae*. Groupe de centroïde 6.3 Forêt de peuplier noir, 1 Forêt de chêne pédonculé, 12.1 Forêt de saule blanc (*Filipendula ulmaria*). SyE constants: b138, M330. Terrasses moyennes et supérieure, pas de traces de crue.



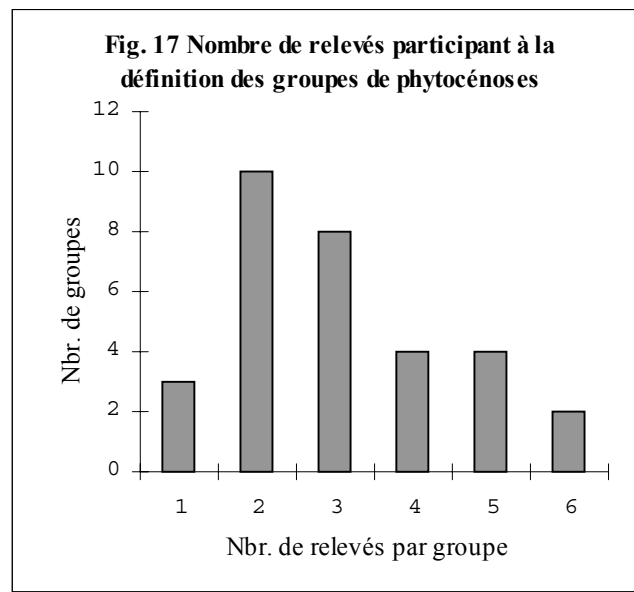
Forêt de chênes (site 48, Vieille Aar: Lyss-Dotzigen)

Photo: Service Conseil Zones Alluviales

- Groupe 20 Forêts de hêtre ou frênaie à tendance hêtraie**, formé de 3R. CoE 1010 *Maianthemo bifolii-Fagocoenetum sylvaticae typicum*, 1012 *Maianthemo bifolii-Fagocoenetum sylvaticae fraxinetosum excelsioris*. Groupe de centroïde 3 Forêts climaciques d'essences diverses. 14 SyE participant au groupe, dont 7 SyE muscinaux, les SyE constants sont b126, H230 et M337. Terrasses alluviales supérieures, stations stables et fraîches, pas de trace de crue.
- Groupe 6 Forêts d'aulne blanc ou de frêne**, formé de 5R. CoE 1115 *Caricicoenetum acutiformio-elatae alnocoenetosum incanae*, CoE 1111 *Carici remotae-Alnocoenetum glutinoso-incanae*, CoE 1086 *Filipendula ulmariae-Quercocoenetum roboris*, CoE 1085 *Filipendula ulmariae- Alnocoenetum incanae*. Groupe de centroïde 9 Prairies à grandes laiches et fourrés, 15 Forêt de frêne et d'aulne noir des dépressions humides, 12.4 Forêt de chêne (*Filipendula ulmaria*), 12.2 Forêt d'aulne blanc (*Filipendula ulmaria*). SyE constants: A21 (IV), H254 (IV) (d), M330. Terrasses inférieures et moyennes, traces de crue dans une moitié des stations.
- Groupe 22 Forêts d'épicéa**, formé de 1R (relevé). Correspond au CoE 1017 *Maianthemo bifolii-Piceocoenetum abietis* et au groupe de centroïdes 24 Forêts d'épicéa. Pauvre en SyE muscinaux (1 seul: SyE M344). Terrasses alluviales supérieures, étage montagnard supérieur. Station stable et fraîche, pas de traces de crue.
- Groupe 7 Forêt de saule blanc ou de frênaie à saule blanc**, formé de 4R. CoE 1081 *Scutellario galericulatae-Salicicoenetum albae*, CoE1088 *Filipendulo ulmariae- Fraxinocoenetum excelsioris*, CoE1084 *Scutellario galericulatae-Salicicoenetum Fraxinocoenetosum excelsioris*. Groupe de centroïde 11 Forêts de saule blanc, 12.3 Forêt de frêne (*Filipendula ulmaria*). SyE constants: H253 (d), M330, M352, m399 (IV). Traces de crue dans la minorité des stations, pas d'effet mécanique des crues.
- Groupe 14 Forêts de saule blanc des stations stables**, formé de 2R. CoE 1132 *Mercurialio perennis-Salicocoenetum albae*, CoE 1112 *Urtico dioicae-Sambucocoenetum nigrae alnocoenetosum incanae*. Groupe de centroïdes 2.1 Forêts de saule blanc, 7.1 Forêts d'aulne blanc. SyE constants : h243, M350, M398. Terrasse supérieure, pas de traces de crue.
- Groupe 11 Forêts de frêne**, formé de 2R. CoE 1101 *Impatienti noli-tangere-Fraxinocoenetum excelsioris*, CoE 1105 *Mercurialio perennis-Quercocoenetum roboris*. Groupe de centroïdes 2.3 Forêts de frêne, 1 Forêts de chêne pédonculé. SyE constants : b125, H238, M330, M342, M350. Terrasse supérieure, pas de traces de crue, sol à texture fine.
- Groupe 18 Forêts de frêne et d'aulne blanc**, formé de 2R. CoE 1101 *Impatienti noli-tangere-Fraxinocoenetum excelsioris*. Groupe de centroïdes 2.3 Forêt de frêne. SyE constants : b135, H238, M334, M343, m399. Terrasse supérieure, pas de traces de crue.
- Groupe 12 Roselière et manteau à saule cendré**, formé de 2R. CoE 1080 *Scutellario galericulatae-Salicicoenetum cinerea*, CoE 1072 *Phragmitocoenetum australis*. Groupe de centroïdes 10 Forêt marécageuse d'aulne noir et de saule cendré, 32 Roselière à phragmite commun. SyE constants : M350. Bord d'un lac de retenue, pas de trace de crue.

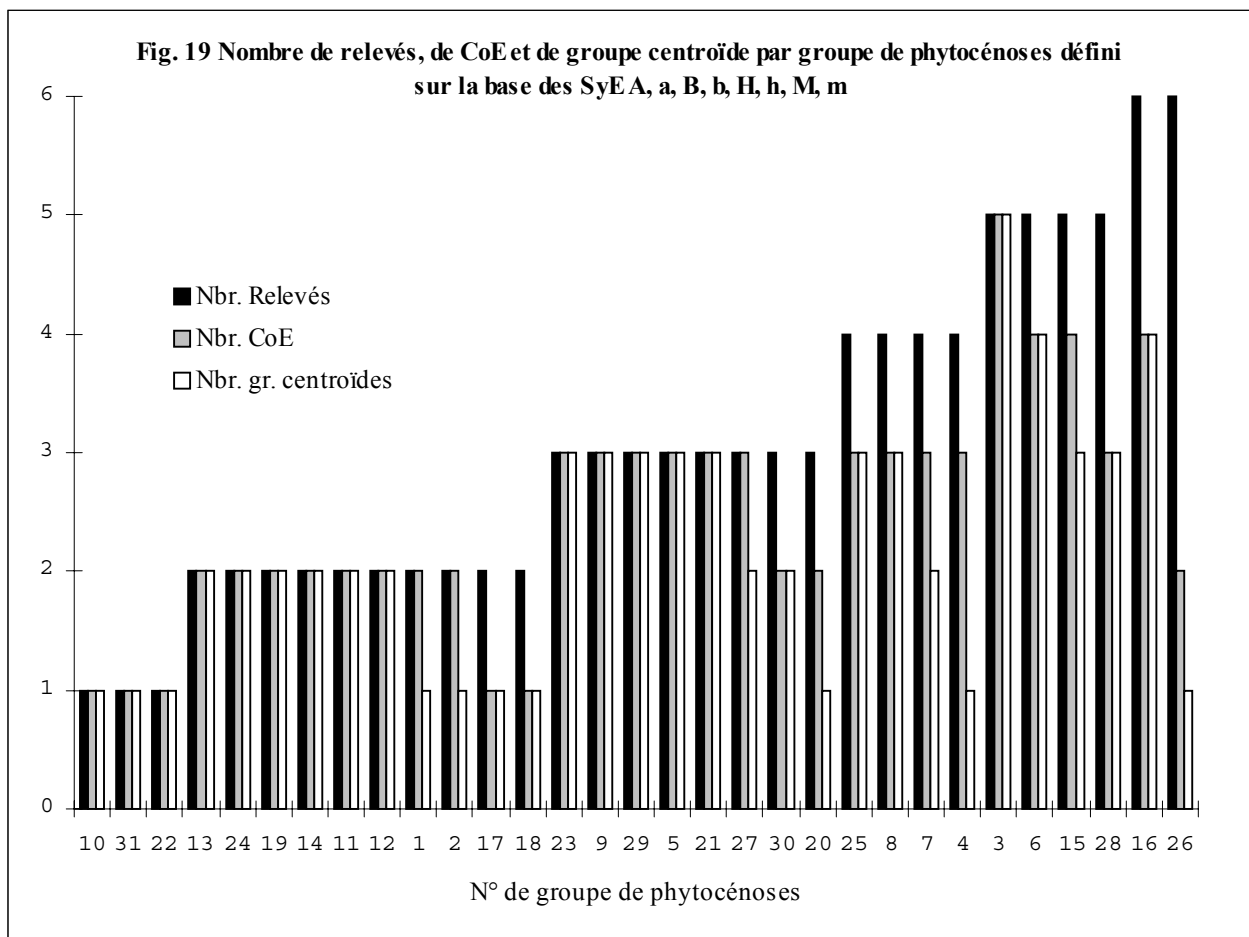
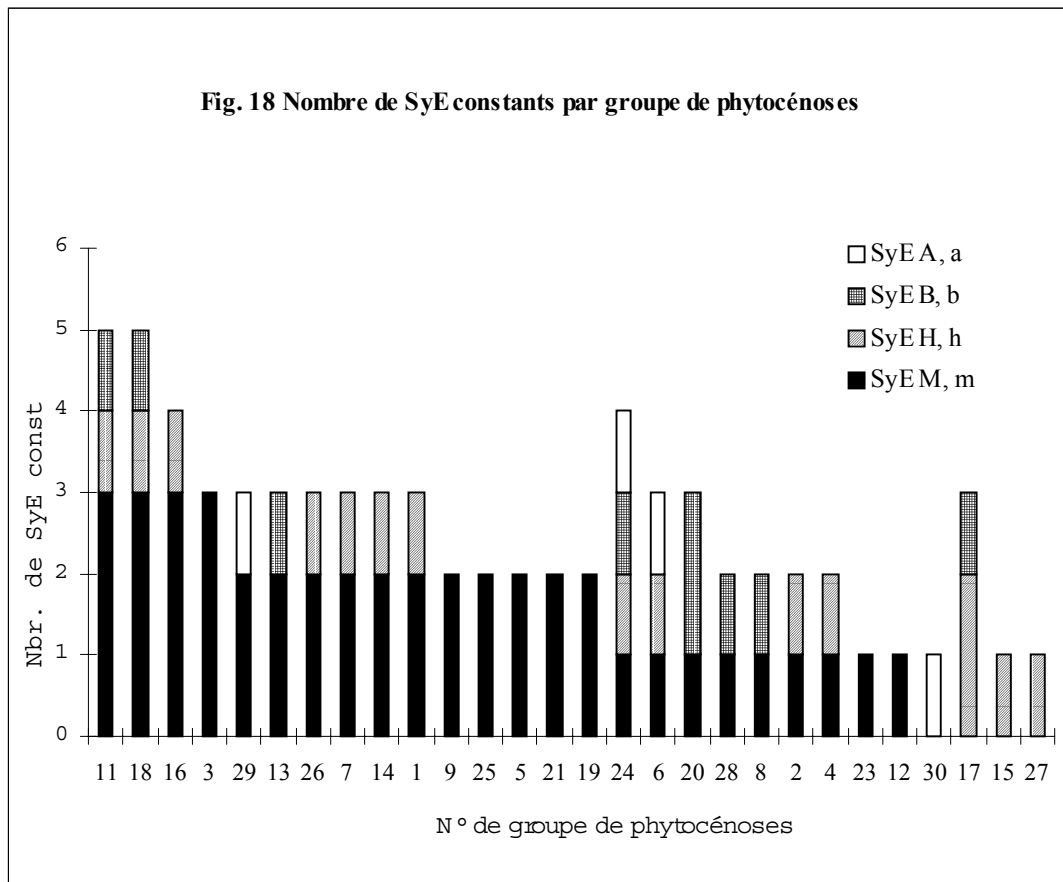
La description des 31 groupes de phytocénoses permet l'analyse de la structure du tableau phytosociologique (Tab 6). La partie gauche du tableau **regroupe principalement les phytocénoses herbacées ou arbustives des terrasses inférieures régulièrement soumises aux crues**, suivi dans la partie médiane par **les forêts et fourrés de saule ou d'aulne des stations plus ou moins sèches**. La partie droite du tableau regroupe quant à elle les **phytocénoses forestières à épicéa ou frêne des terrasses moyennes à supérieures rarement touchées par les crues**. Un **gradient écologique** allant des **groupements pionniers herbacés alluviaux au forêts stables non alluviales** peut donc, dans une moindre mesure, être mis en évidence.

On constate également que le tableau est constitué **d'un grand nombre de groupes formés de peu de relevés** ; cela est illustré dans la fig. 17 qui représente le nombre de relevés participant à la définition des groupes de phytocénoses. Les groupes sont majoritairement formés de 2 à 3 relevés. Seul un tiers des groupes sont formés de 4 relevés et plus. Cette **forte diversité des groupes de phytocénoses reflète des conditions écologiques extrêmement variables**, aussi bien dans l'espace que dans le temps, qui sont **caractéristiques des milieux alluviaux**.



L'hétérogénéité intragroupe est forte ; le nombre de SyE constants (ayant un taux de présence plus grand ou égal à 80%) est faible (majoritairement entre 2 et 3) (cf. fig. 18) et le nombre de SyE différentiels est réduit. Une forte hétérogénéité intra et intergroupe est également constatée par ROULIER (1998) pour le tableau contenant les relevés du Plateau, dont une bonne moitié des relevés traités dans notre étude font partie.

Le nombre de SyE constants par groupe de phytocénoses est représenté dans la fig. 18. L'histogramme différencie les SyE arborescents, arbustifs, herbacés et muscinaux. Les groupes sont classés dans l'ordre décroissant du nombre de SyE muscinaux constants, seuls les groupes composés de deux relevés et plus sont représentés (29 groupes). **Les SyE muscinaux sont, comparés aux autres strates, constants dans un plus grand nombre de groupes de phytocénoses**, ils se retrouvent constants dans 24 groupes et ne sont différentiels que pour 5 groupes. De plus, **un même SyE muscinal est souvent constant dans plusieurs groupes de phytocénoses**, tels les SyE épiphytes M399 et M330 ou épigé M343 par exemple. Au cours de leur évolution, des phytocénoses distinctes engendrent des conditions écologiques intra-forestières identiques, mises en évidence par la constance des syntaxons muscinaux.



Comparaison avec la typologie de ROULIER (1998)

En comparant les groupes de phytocénoses définis ici avec la typologie réalisée par ROULIER (1998) (basée uniquement sur les strates supérieures), on note qu'à l'intérieur des groupes, les relevés sont le plus souvent attribués à des CoE distincts. La fig. 19 illustre le nombre de relevés, le nombre de CoE et le nombre de groupes de centroïdes par groupe de phytocénoses. Le nombre de CoE est dans la moitié des cas égal à celui des relevés. **Toutefois, les CoE représentés dans un groupe sont la plupart du temps proche d'un point de vue phytosociologique** ; ce regroupement est attesté par le nombre moins élevé de groupes de centroïdes par rapport au nombre de CoE. **On constate la réunion de sous-associations d'une même association** (par exemple : groupe 15 Fourrés de saule à roselière à phalaris roseau contenant CoE 1078 *Barbarea vulgaris-Phalaridocoenetum arundinaceae salicicoenetosum triandro-viminalis*, CoE 1075 *Barbarea vulgaris-Phalaridocoenetum arundinaceae salicicoenetosum elaeagni*, CoE 1073 *Barbarea vulgaris-Phalaridocoenetum arundinaceae salicicoenetosum albae*), ou **la réunion d'un même type de forêt** (par exemple : groupe 29 Forêts montagnardes d'aulne blanc contenant CoE 1025 *Primula elatioris-Alnocoenetum incanae*, CoE 1002 *Carduo personatae-Petasitocoenetum hybridi alnocoenetosum incanae*, CoE 1024 *Galeopsio tetrahit-Alnocoenetum incanae*). **Contrairement à la typologie de ROULIER, qui met en évidence des niveaux hiérarchiques syntaxonomiques élémentaires (coenosous-associations et coenassociations), l'analyse effectuée ici met en évidence avant tout des rangs hiérarchiques supérieurs que l'on peut attribuer à ceux d'association (coenassociation) ou d'alliance (coenalliance).**

Cette constatation ainsi que celle formulée ci-dessus relative à la constance des SyE muscinaux à travers les groupes de phytocénoses rejoignent les conclusions de GILLET (1986) faites lors de l'analyse des phytocénoses forestières du Jura nord-occidental. L'auteur indique que « ces syntaxons constituaient l'essentiel des caractéristiques et différentiels des unités supérieures (de la coenalliance à la coenoclasse) ». Sur un plan écologique, cette caractéristique peut indiquer une certaine **convergence des conditions écologiques à l'intérieur des différents types de phytocénoses**. Du point de vue de la **dynamique de la végétation, les synusies muscinales pourraient être considérées comme des indicateurs de « maturité » de la phytocénose**, indiquant une évolution plus ou moins proche du climax.

5.3.4 Influence des syntaxons élémentaires muscinaux sur la typologie des phytocénoses

Les 29 groupes de phytocénoses formés sur la base des SyE arborescents, arbustifs et herbacés figurent dans le Tab. 7. Ils ont été comparés aux groupes de phytocénoses « complètes » décrits ci-dessus (Tab. 6). L'objectif étant de **mettre en évidence l'influence des SyE muscinaux dans le regroupement des phytocénoses et d'examiner les indications écologiques supplémentaires apportées par les synusies muscinales**.

Dans un deuxième temps, les groupes de phytocénoses déterminés uniquement à l'aide des SyE muscinaux (Tab. 8) ont été comparés au groupe de phytocénoses « complètes ». **Le but de cette comparaison est de mettre en évidence les situations pour lesquelles les synusies muscinales fournissent les mêmes informations que l'ensemble des synusies d'une phytocénose**.

Comparaison de la classification basée sur les SyE herbacés, arbustifs et arborescents (Tab. 7) avec celle basée sur le set de SyE complet (Tab. 6):

La classification fondée sur les SyE arborescent, arbustif et herbacé est très différente de celle qui inclut les synusies muscinales : seuls 2 groupes sont identiques dans les deux classifications. Il s'agit d'un groupe de six relevés représentant les **milieux des steppes alluviales** et un groupe de 2 relevés effectué dans **des aulnaies blanches**. Pour ces deux groupes, **les SyE de phanérogames sont suffisamment différents de ceux du reste des phytocénoses pour s'individualiser aussi bien dans la classification sans les SyE muscinaux que dans celle incluant les mousses**. Pour les groupements des steppes alluviales, cela s'explique aisément par les conditions écologiques particulières liées à ces milieux (forte sécheresse en été, crues intenses périodiques), **d'ailleurs les SyE muscinaux sont eux aussi exclusivement liés à ce groupe de phytocénoses**. L'individualisation du groupe de l'aulnaie blanche est moins facilement explicable par des conditions écologiques particulières, les SyE muscinaux ne sont d'ailleurs pas spécialement différents dans ce groupe.

Les autres groupes de relevés ne sont pas identiques dans les deux classifications. **Les synusies muscinales influencent donc fortement le regroupement des relevés dans l'analyse des phytocénoses**. Dans la plupart des cas (7 cas dénombrés) une partie des relevés d'un groupe de phytocénoses définit sans la strate muscinale forme un plus petit groupe de la classification « complète ». Les synusies muscinales introduisent une précision écologique supplémentaire. Ces cas concernent :

- *Le groupe 21 (4 relevés) : Groupements herbacés et manteau de saules dont 3 relevés forment le gr. 27 : Pelouses pionnières à menthe ou à saule.*
- *Le groupe 19 (5 relevés) : Forêt climacique, hêtraie et pinède, dont 3 R forment le gr. 20 : Forêts climaciques.*
- *Le groupe 8 (3 relevés) : Hautes herbes nitratophiles, pseudoroselière et saulaie blanche dont 2 R forment le gr. 1 : Forêt de saule blanc et roselière nitratophile.*
- *Le gr. 24 (5 relevés) : Saulaie-aulnaie à épicéa et saulaie-aulnaie, dont 3 R forment le gr. 30 : Aulnaie-sualaie à épicéa.*
- *Le gr. 14 (4 relevés) : Frênaie et aulnaie asséchée, dont 2 R forment le gr. 18 : Forêts de frêne et d'aulne blanc.*
- *Le gr. 13 (3 relevés) : Aulnaie blanche et saulaie-aulnaie asséchée, dont 2 R forment le gr. 13 : Forêt d'aulne et de saule des stations stables.*
- *Le gr. 6 (6 relevés) : Saulaie diverses et aulnaie dans plantation de peuplier, dont 2 R forment le gr. 17 : Fourrés de saule vannier.*

Dans d'autres cas, à l'inverse, les groupes de relevés définis sans les synusies muscinales se retrouvent inclus dans un plus grand groupe de la classification « complète ». Les bryophytes regroupent les phytocénoses écologiquement proches. Cinq cas sont concernés :

- *Le gr. 3 formé de 2 relevés : Aulnaie et frênaie, est inclus dans le gr. 6 (5 relevés) : Forêts d'aulne blanc ou de frêne.*
- *Le gr. 7 (3 relevés) : Saulaie asséchée, forêt climax et ripisylve de chêne, est inclus dans le gr. 8 (4 relevés) : Forêt de chêne, de peuplier noir ou saulaie asséchée.*

- *Le gr. 5 (3 relevés) : Frênaie, ripisylve de transition, plantation de frêne et d'érable, est inclus dans le gr. 16 (7 relevés) : Forêt de frêne, d'aulne ou de saule des stations stables.*
- *Le gr. 23 (3 relevés) : Saulaie blanche juvénile et saulaie à saule vannier, est inclus dans le gr. 15 (5 relevés) : Fourrés de saule à roselière à phalaris roseau.*
- *Le gr. 4 (2 relevés) : Jeune saulaie blanche et saulaie à Salix elaeagnos, est également inclus dans le gr. 15 (5 relevés) : Fourrés de saule à roselière à phalaris roseau.*

Les SyE muscinaux jouent donc un rôle ambivalent dans le groupement des phytocénoses, parfois ils fragmentent les groupes et parfois ils les agrègent. Les raisons écologiques déterminant ces influences n'ont pas pu être identifiées clairement. Dans certains cas toutefois, les SyE muscinaux permettent d'identifier les phytocénoses forestières plus âgées, dans lesquelles les synusies muscinales des troncs sont bien individualisées. Par exemple pour le groupe 6, composé de 6 relevés dans la classification sans les synusies muscinales, pour lequel deux relevés effectués dans des fourrés de Saule vannier ne présentent pas les synusies épiphytes typiques du haut des troncs d'arbres plus âgés (SyE M*399 *Ulotetum crispae*). Ces relevés sont individualisés dans un groupe à part dans la classification « complète ». Dans un autre cas, le groupe de phytocénose de la classification sans les mousses contient quatre relevés, dont trois relevés effectués dans des jeunes saulaies. Dans la classification avec les synusies muscinales, ceux-ci ont été regroupés dans un groupe de phytocénoses réunissant des « Saulaies à mégaphorbiaie à pétasite hybride et fourré de saule drapé » alors que le relevé restant a été attribué au groupe réunissant des « Anciennes forêts de saule ou des saulaies asséchées ».

Pour d'autres cas encore, les groupes définis sans les mousses se retrouvent inclus dans des groupes plus grands dans la classification avec les mousses. Par exemple, les 3 relevés du groupe 5, composé de frênaie, Ripisylve de transition et plantation de frêne et d'érable, se retrouvent dans le gr. 16 formé de 7 relevés désignés comme : Forêt de frêne, d'aulne ou de saule des stations stables. **On peut émettre l'hypothèse que les SyE muscinaux permettent ici un regroupement plus large des phytocénoses présentant des conditions écologiques proches. Les mousses par leur constance à travers les relevés des différents types de forêts mûres (post-pionnières à climaciques), réduisent les différences entre les phytocénoses.**

Comparaison de la classification basée sur les synusies muscinales uniquement (Tab. 8) avec celle basée sur le set de SyE complet (Tab. 6).

Les **deux classifications sont également très différentes**, seuls **trois groupes de relevés sont identiques** entre les deux classifications. Il s'agit du groupe 2, respectivement 2 (2 relevés) : **Forêts de saule blanc** (saulaie des zones d'atterrissement) et roselière ; du groupe 26, respectivement 13 (2 relevés) : **Forêt d'aulne et de saule des stations stables** et du groupe 23, respectivement 26 (6 relevés) : **Steppes alluviales**. **Les relevés des steppes alluviales sont les seuls qui s'individualisent dans les trois classifications, confirmant ainsi leur grande spécificité par rapport au reste des relevés effectués.** Pour les deux autres groupes constants, il est difficile de mettre en évidence l'influence des SyE muscinaux par rapport aux autres SyE. Dans le premier cas, le groupe n'est pas très homogène et le nombre de SyE par relevé est très faible. Dans le deuxième cas, les SyE muscinaux sont nettement plus homogènes que les relevés des autres SyE, ce sont elles qui donnent la cohésion au groupe de phytocénoses.

Les autres groupes de relevés ne sont pas identiques dans les deux classifications. Le plus souvent, c'est une partie du groupe de relevé basé sur les SyE muscinaux qui se retrouve inclus dans un plus grand groupe de la classification « complète ». Ce sont donc les SyE des strates supérieures qui influencent le regroupement des phytocénoses. Ces cas sont :

- *Le gr. 16 (9 relevés) réunissant des phytocénoses diverses allant de la saulaie blanche sénile à la frênaie à chêne, dont 4 relevés sont intégrés dans le gr. 16. (7 relevés) Forêt de frêne, d'aulne ou de saule des stations stables.*
- *Le gr. 3 (3 relevés) : saulaie, ancienne aulnaie et ancienne ripisylve, dont 2 relevés sont inclus dans le gr. 3 (5 relevés) Forêt de saule drapé et forêt de frêne.*
- *Le gr. 6 (5 relevés) : Frênaie et aulnaie blanche âgée à épicéa, dont 3 relevés sont inclus dans le gr. 3 (5 relevés) Forêt de saule drapé et forêt de frêne.*
- *Le gr. 20 (3 relevés) : Aulnaie blanche, saulaie d'âge moyen et saulaie asséchée, dont 2 relevés sont réunis dans le gr. 25 (4 relevés) : ancienne forêt de saule ou saulaie asséchée.*
- *Le gr. 19 (3 relevés) : Saulaie-aulnaie à épicéa et roselière, dont 2 relevés sont réunis dans le gr. 30 (3 relevés) : Aulnaie-saulaie à épicéa.*
- *Le gr. 24 (4 relevés) : Saulaie, fourré de saule drapé et fourré de saule vannier, groupement à petasite, dont 3 relevés sont inclus dans le gr. 28 (5 relevés) : Saulaie à mégaphorbiaie à petasite hybride et fourré de saule drapé.*
- *Le gr. 27 (4 relevés) : Pelouse pionnière à menthe, jeune saulaie à mégaphorbiaie à pétasite hybride, aulnaie blanche et fourrée de saule drapé, dont 2 relevés sont inclus dans le gr. 28 (5 relevés) : saulaie à mégaphorbiaie à petasite hybride et fourrée de saule drapé.*

Dans 4 autres cas, les groupes de phytocénoses issus de la classification **basée sur les mousses uniquement sont intégrés dans un plus grand groupe de la classification « complète »**. Ces cas mettent en évidence des phytocénoses ayant des SyE des strates supérieures proches et des SyE muscinaux différents. Ces cas sont :

- *Le gr. 5 (2 relevés) : Fourré à saule vannier et saulaie-aulnaie inclus dans le gr. 5 (3 relevés) : Forêt de saule et d'aulne et fourré de saule vannier.*
- *Le gr. 4 (2 relevés) : Saulaie blanche inclus dans le gr. 4 (4 relevés) Forêt de saule blanc.*
- *Le gr. 25 (2 relevés) : Groupement herbacé inclus dans le gr. 23 (3 relevés) : Pelouse pionnière et mégaphorbiaie à petasite hybride.*
- *Le gr. 13 (3 relevés) : Saulaie à saule drapé et saulaie blanche juvénile, inclus dans le gr. 15 (5 relevés) Fourré de saule à roselière à phalaris roseau.*

Dans quatre autres cas, une partie des relevés d'un groupe de phytocénose défini à l'aide des SyE muscinaux uniquement forme un groupe distinct dans la classification « complète ». **On met ainsi en évidence les groupes de phytocénoses ayant une composition syntaxonomique proche dans toutes les strates.** Cela concerne les groupe suivants :

- *Le gr. 15 (3 relevés) : Hautes herbes nitrophiles, saulaie blanche et manteau à saule vannier dont 2 relevés forment le gr. 1 : Forêt de saule blanc (saulaie des zones d'atterrissement) et roselière nitratophile.*

- *Le gr. 1 (5 relevés) : Frênaie, saulaie blanche, ripisylve de chêne, groupement à petasite dont 3 relevés forment le gr. 9 : Forêt de saule blanc et mégaphorbiaie à petasite hybride.*
- *Le gr. 11 (3 relevés) : Frênaie, plantation d'épicéa, aulnaie-saulaie asséchée, dont 2 relevés forment le gr. 19 : Aulnaie-saulaie ou plantation d'épicéa.*
- *Le gr. 22 (4 relevés) : Forêt climacique, ripisylve à résineux, pinède, dont 3 relevés forment le gr. 21 : Forêt de pin sylvestre ou d'épicéa.*

Aucune tendance nette ne peut être mise en évidence dans la comparaison de ces deux classifications. On note tout de même que la classification issue des relevés de mousses uniquement forme des groupes incluant différents types forestiers. Par exemple, les gr. 16 ou 6 qui réunissent des saulaies blanches, des aulnaies et des frênaies. La classification basée uniquement sur les SyE muscinaux regroupe, dans plusieurs cas, des phytocénoses appartenant à des formations végétales différentes ; le gr. 27, par exemple, composé de relevés de groupements herbacés, de fourré de saule et de forêt d'aulne blanc.

On remarque également, à l'inverse, qu'un certain nombre de petits groupes formés de relevés de milieux pionniers, sont individualisés dans la classification basée sur les mousses et sont intégrés dans de plus grands groupes du même type de végétation dans la classification complète. Les facteurs responsables de cette différenciation n'ont pas pu être déduits de l'analyse des tableaux phytosociologiques. Ils sont peut-être liés à des facteurs tels que la durée d'inondation ou la hauteur de l'eau, qui sont des facteurs dominants dans les milieux pionniers.

Bilan des comparaisons

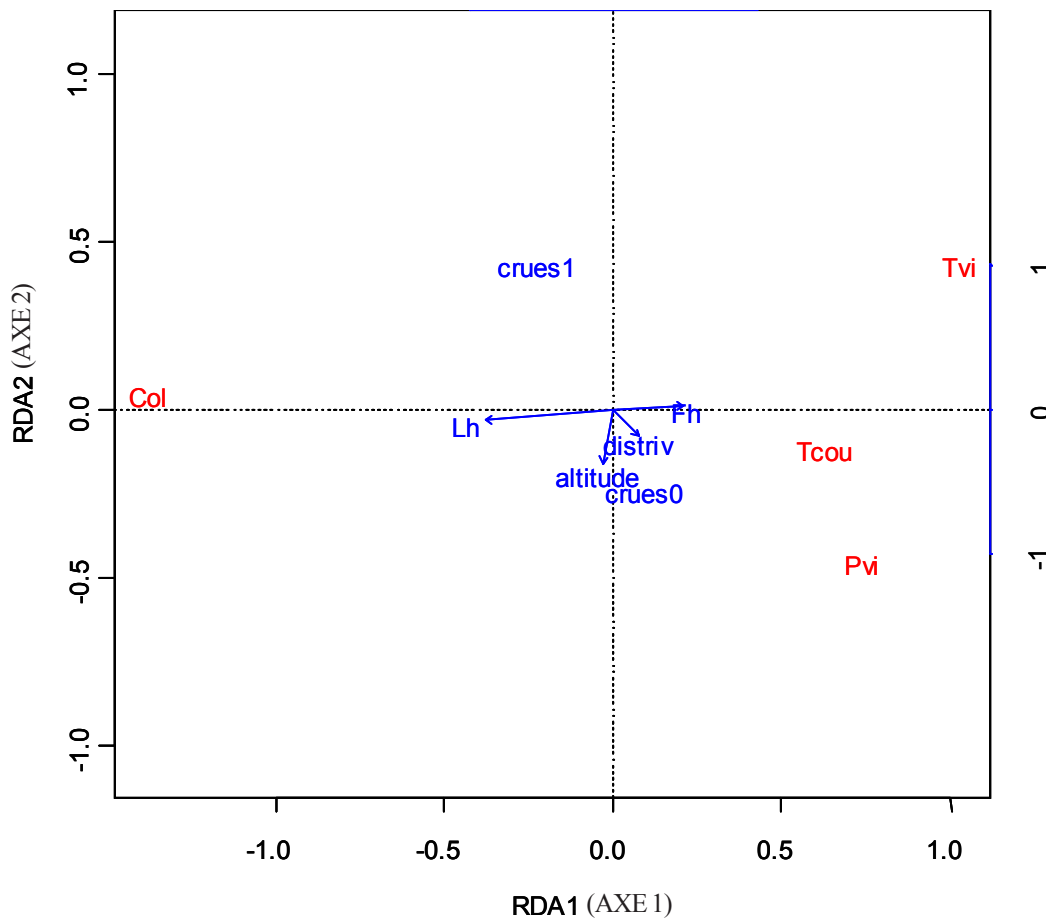
Il ressort clairement de ces comparaisons que les syntaxons élémentaires muscinaux influencent fortement et de manière diverse le regroupement des phytocénoses. Les effets observés ne sont pas unilatéraux et leur interprétation, à partir des données disponibles, n'est pas toujours possible. Cette discussion est complétée au paragraphe 5.3.7 qui conclut cette partie de l'étude.

5.3.5 Relations entre les stratégies adaptatives des syntaxons élémentaires muscinaux et l'activité alluviale

L'objectif est d'établir dans quelle mesure les stratégies adaptatives peuvent être utilisées dans la bioindication de l'activité alluviale. Afin d'évaluer les relations entre les stratégies adaptatives et l'activité alluviale, les spectres stratégiques des syntaxons muscinaux des 95 phytocénoses ont été confrontés à un set de variables environnementales. Parmi celles-ci, deux sont représentatives de la dynamique alluviale ; elles correspondent aux traces de crues, et à la distance par rapport au cours d'eau. Trois autres variables environnementales représentent l'altitude et les conditions écologiques relatives à la lumière et à l'humidité. Ces deux derniers facteurs n'ayant pas été relevés sur le terrain, ils ont été calculés, pour chaque phytocénose, à partir des valeurs indicatrices (L et F) de la strate herbacée. La strate herbacée étant considérée comme celle pouvant fournir les valeurs d'humidité et de lumière les plus proches de celles prévalant à proximité des groupements de bryophytes. Le choix de l'analyse statistique explicative s'est porté sur une analyse multivariable de type ordination sous contrainte.

Les résultats de l'ordination sous contrainte (analyse de redondance) sont donnés à la fig. 20. L'analyse permet de représenter, dans un même espace, les types de stratégies adaptatives et les variables environnementales. C'est l'angle formé entre les vecteurs descripteurs et ceux des variables

Fig. 20 Représentation graphique de l'analyse de redondance mettant en relation les stratégies adaptatives des syntaxons élémentaires muscinaux et les variables environnementales



Légende

Stratégies adaptatives:

Col: coloniste; Tcou: temporaire à vie courte; Tvi: temporaire vivace, Pvi: permanente vivace.

Variables environnementales:

Altitude; Lh: indice de lumière; Fh: indice d'humidité; distriv: distance à la rivière; crues1: traces de crues; crues0: absence de traces de crues.

environnementales qui est interprété : plus l'angle est petit, plus la corrélation est grande. Afin d'alléger la figure, les points des objets (les 95 phytocénoses) ne sont pas représentés. Les variables environnementales expliquent 23% de la variation des données de la matrice « phytocénose – stratégies adaptatives » (22 % pour les deux premiers axes contraints). Cette valeur n'est pas très élevée, mais l'analyse est toutefois significative à un seuil de 1% selon le test de permutations effectué par le programme R (R Development Core Team, 2003). L'axe 1 est corrélé positivement à la variable « lumière » et secondairement à la variable crues et négativement à la variable « humidité ». L'axe 2 ne représentant que 2% de la variance est un axe « crues ». Le type stratégique « coloniste » est fortement lié à la variable « lumière » et moyennement à la variable « crues ». Quant au type stratégique « permanentes vivaces » il est négativement corrélé aux variables « crues » et « lumière » et positivement (faiblement) à la variable « distance à la rivière ». Les types « temporaires vivaces » et « temporaire à vie courte » sont positivement lié à la variable « humidité ».

L'ordination sous contrainte a permis d'examiner la composition des phytocénoses en fonction des types de stratégie en l'expliquant par une série de variables environnementales. **On constate que le type stratégique « colonistes » se retrouve en priorité dans les phytocénoses ouvertes (valeurs indicatrice de lumière pour la strate H élevée) régulièrement soumises aux crues**, ces phytocénoses représentent principalement des pelouses pionnières, des fourrés et des jeunes forêts de saules. **Le type de stratégie « permanentes vivaces » se rencontrera plus fréquemment dans les phytocénoses forestières non soumises aux fortes crues**. Quant au type stratégique « temporaire vivace » et « temporaire à vie courte », l'analyse n'indique pas de lien nette avec les variables environnementales représentatives de la dynamique alluviale. Le type « temporaire vivace » se retrouve préférentiellement dans des phytocénoses forestières (indice de lumière bas), mais ne montre ici pas de lien avec la fréquence des crues.

L'intensité des crues, révélée par la présence de traces de crues plus ou moins fréquentes explique donc en partie la présence des mousses de type stratégique « coloniste ». A l'opposé, le manque de trace de crues et l'augmentation de la distance à la rivière impliquant une absence de crue favorisent le type stratégique « permanente vivace ». La discussion de ce chapitre est complétée au chapitre 6.

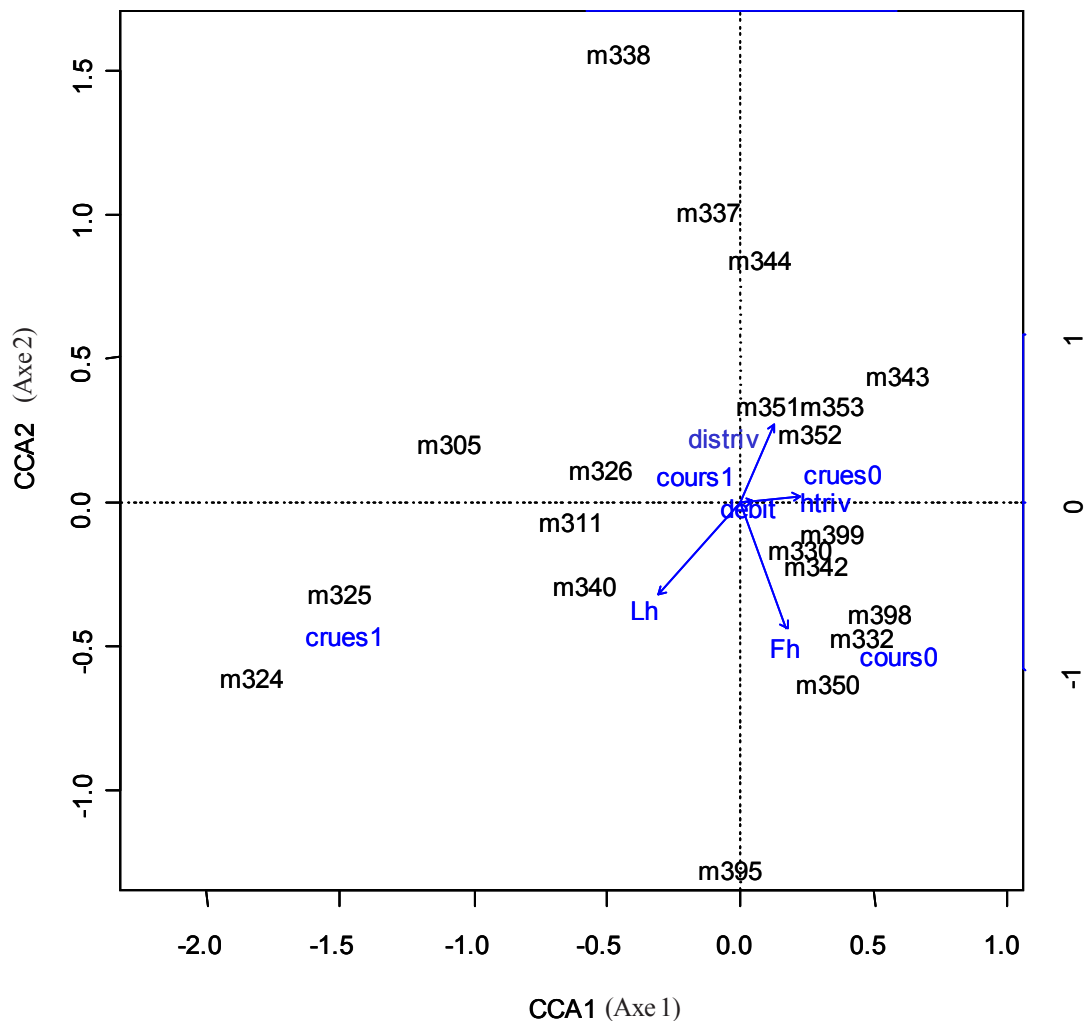
5.3.6 Relations entre les syntaxons élémentaires muscinaux et les transformations de l'activité alluviale par l'homme

Les modifications de la dynamique fluviale induites par les activités humaines influencent les communautés végétales alluviales (PAUTOU et al., 1991, 1992 ; BRAVARD et al.). Dans le but d'examiner la relation entre les syntaxons élémentaires muscinaux et les transformations du milieu alluvial, les relevés des syntaxons élémentaires muscinaux des 95 phytocénoses ont été confrontés à une série de variables environnementales dont une partie est représentative de modifications provoquées par l'homme. Il s'agit d'une part de l'état des rives du cours d'eau, une distinction entre cours endigué et cours naturel ayant été opérée à l'aide des descriptions de terrain et des cartes topographiques. D'autre part, l'influence sur les cours d'eau des aménagements hydroélectriques est représentée par le pourcentage restant du débit moyen annuel naturel, ces données ont été reprises de l'Atlas hydrologique de la Suisse. Les traces de crues, la distance à la rivière et l'élévation du substrat, identifiées sur le terrain ont également été intégrées à l'analyse, elles représentent l'intensité de la dynamique alluviale. D'autres variables environnementales telles que la luminosité et l'humidité du milieu, déduites des valeurs indicatrices de la strate herbacée complètent la matrice des variables environnementales. L'analyse directe effectuée correspond à une analyse canonique des correspondances.

La matrice complète des relevés phytocénologiques comporte 95 relevés. Afin de dégager les tendances centrales de la matrice, un nombre d'échantillons isolés comprenant des descripteurs relevés dans moins de six phytocénoses ont été éliminés de la matrice. La nouvelle matrice se compose de 87 relevés décrits par 20 syntaxons élémentaires. La moitié des syntaxons éliminés correspond à des communautés des milieux extra-forestier, proche du cours d'eau (milieu des steppes (SyE 327, 328), rive exondée des lacs de retenue (SyE 329), bord du cours d'eau (SyE320, 323). L'autre moitié concerne avant tout des groupements croissant sur le bois mort. La matrice soumise à l'ordination se compose donc essentiellement de phytocénoses forestières.

Le résultat de l'ordination sous contrainte est donné à la fig. 21. L'analyse permet de représenter, sur un même graphique, les variables environnementales et les syntaxons élémentaires muscinaux. Pour plus de clarté, les points des phytocénoses ne sont pas représentés. Le pourcentage de la variation de la matrice

Fig. 21 Représentation graphique de l'analyse canonique mettant en relation les syntaxons élémentaires muscinaux et les variables environnementales



Légende

Les syntaxons élémentaires muscinaux: sont représentés par leur numéro respectif.

Variables environnementales:

Lh: indice de lumière; Fh: indice d'humidité; distriv: distance à la rivière; htriv: hauteur par rapport à la rivière; débit: pourcentage restant du débit annuel moyen naturel; crues1: traces de crues; crues0: absence de traces de crues; cours1: cours endigué; cours0: cours naturel.

« phytocénose – SyE muscinaux » expliqué par les variables environnementales est très faible (16%), mais significatif à 1% selon le test effectué par le programme d'analyse multivariée. Le premier axe est essentiellement expliqué par la variable « crue » et secondairement par les variables « non endigué » et « lumière ». Le deuxième par la variable « humidité » et secondairement par la variable « lumière ». **Les variables directement liées aux activités humaines n'ont donc qu'un pouvoir explicatif mineur.**

Les variables environnementales choisies pour cette ordination n'ont qu'un pouvoir explicatif faible, aucune structure franche ne peut être mise en évidence. **L'analyse ne permet pas de définir des groupements muscinaux dépendant des activités humaines telles que nous les avons représentées ici. Aucun syntaxon élémentaire muscinal ne peut être utilisé comme indicateur des endiguements ou des dérivations d'eau.** Il semble donc, que la présence des syntaxons élémentaires soit liée à d'autres facteurs environnementaux ou à une combinaison de facteurs non mis en évidence par cette analyse. Seuls des groupements fortement dépendant de facteurs exogènes (crues, luminosité) sont nettement identifiés en amont de l'analyse, alors que ceux dépendant également de facteurs endogènes (composition, recouvrement, âge des formations forestières) ne peuvent pas clairement être expliqués. La discussion de ces résultats est reprise au chapitre 6.

5.3.7 Conclusion

L'analyse a mis en évidence une diversité élevée des groupes de phytocénoses. Différents types de forêts d'aulne, de saule ou de frêne ont été définis sur la base de leur composition synusiale. Cette diversité a également été observé par ROULIER (1998) lors de l'analyse des phytocénoses pour la Suisse entière. Bien que les groupes formés ici ne correspondent, dans une large partie, pas aux coenotaxons définis par ROULIER (1998), on **note un regroupement des coenotaxons phytosociologiquement proches. Les niveaux hiérarchiques mis en évidence par l'analyse des phytocénoses comprenant les strates muscinales correspondent à des niveaux hiérarchiques de rang supérieur, soit la coenassociation ou la coenalliance.**

La **constance des SyE muscinaux à travers de nombreux groupes de phytocénoses**, peut également être interprétée comme la conséquence d'une certaine **convergence (ou banalisation) des conditions écologiques à l'intérieur des phytocénoses alluviales à l'échelle des bryophytes**. Celles-ci s'affranchissent de plus en plus de l'influence du cours d'eau et génèrent des conditions écologiques semblables (luminosité, humidité), malgré une composition floristique des strates supérieures différente. **On peut émettre l'hypothèse que l'évolution autogène de ces phytocénoses engendrera une banalisation plus marquée des communautés alluviales.** GALLANDAT et al. (1993) et GOBAT (1995) ont formulé des conclusions identiques lors de l'analyse des tableaux phytosociologiques élaborés dans le cadre de la cartographie des zones alluviales d'importance nationale.

Les comparaisons entre les différentes analyses des groupes de phytocénoses, basées sur les relevés partiels (phanérogames uniquement) ou complets (phanérogames et bryophytes) montrent que les types formés sur la base de relevés incluant les strates muscinales sont très différents de ceux basés sur des SyE de phanérogames ou de bryophytes uniquement. **Les facteurs responsables de ces différences n'apparaissent pas toujours clairement à l'analyse des tableaux phytosociologiques. L'examen plus détaillé de facteurs liés à la dynamique fluviale (durée et rythme d'inondation, sédimentation, érosion) ou à la structure des populations arborescentes pourrait apporter des réponses supplémentaires à cette question.** On peut tout de même constater que, dans certains cas, les syntaxons muscinaux apportent des informations supplémentaires, par exemple pour les milieux forestiers où les strates muscinales épiphytes contribuent à préciser l'âge des stations. Dans d'autre cas, la convergences des conditions écologiques intra-forestières est mise en évidence par les groupements muscinaux, particulièrement pour les forêts proches du climax. Dans son article sur « les difficultés dans l'utilisation des bryophytes en typologie forestière : exemple du Pays d'Auge (Normandie) », LECOINTE (1988) relate également que la prise en compte des bryophytes « peut conduire à des interprétations, mais dans des directions variées : confirmation, précisions ou opposition avec les résultats des analyses factorielles des correspondances phanérogamiques ».

L'analyse des types de stratégie a mis en évidence le **lien entre la présence du type stratégique « coloniste » et les traces de crues** et entre la présence du type stratégique « **permanente vivace** » et l'absence de traces de crues.

5.4 Analyse des caténas

5.4.1 Introduction

La caténa représente le niveau d'intégration supérieur dans la démarche phytosociologique synusiale. Elle représente « un complexe de teselas (ou de phytocénoses), assemblées par zonation ou/et mosaïque au sein d'une même grande unité géomorphologique, et pouvant dériver les unes des autres par des successions primaires » GILLET et al. (1991).

Les relevés de caténa ont été effectués par ROULIER (1998) en utilisant la typologie des phytocénoses élaborée pour la Suisse. **Parmi les 61 relevés effectués dans toute la Suisse, 17 concernent les zones alluviales examinées dans cette étude.** En remplaçant les coenotaxons élémentaires définis par ROULIER (1998) par les groupes de phytocénoses définis au chapitre 5.3 incluant les bryophytes, **une nouvelle classification des caténas a pu être générée. Dans un premier temps, cette classification est comparée à celle réalisée pour toute la Suisse.** Dans un deuxième temps, afin de préciser l'influence des groupements muscinaux sur la classification des caténas, la nouvelle classification est comparée à la classification sans les mousses obtenue en tenant compte uniquement des 17 relevés concernés dans cette étude.

Deux nouveaux tableaux vont donc être analysés :

- Tab. 9 : Classification des 17 caténas avec les synusies muscinales composée de 17 caténas (objets) et de 31 descripteurs (groupes de phytocénoses définis ci-dessus au chap.5.3)
- Tab. 10 : Classification des 17 caténas sans les synusies muscinales composée de 17 caténas (objets) et de 66 coenotaxons élémentaires définis par ROULIER (1998) (descripteurs).

5.4.2 Choix des classifications

La méthode de classification a été calquée sur celle appliquée par ROULIER (1998). L'analyse multivariable se fonde sur le choix d'un des procédés utilisés lors de la classification des synusies et des phytocénoses (cf. chap. 5.3). Les indices quantitatifs des descripteurs (classes d'abondance-dominance des coenotaxons élémentaires) ont été utilisés sans transformation dans l'analyse multivariable des fichiers. Pour le fichier contenant les groupes de phytocénoses incluant les bryophytes, les mêmes codes d'abondance-dominance ont été utilisés ; dans le cas de fusion de deux coenotaxons élémentaires les codes ont été adaptés.

Comme le précise ROULIER (1998), à l'échelle d'une caténa, le recouvrement relatif d'un coenotaxon revêt une importance paysagère, écologique et dynamique. Raison pour laquelle non seulement la combinaison des coenotaxons doit être prise en compte lors de l'analyse, mais également leur abondance-dominance relative.

Le même type de classification choisi pour la formation des groupes de phytocénoses a été retenu (les options de calcul correspondent à un groupement agglomératif hiérarchique basé sur une matrice de ressemblance selon le « coefficient de van der Maarel »).

5.4.3 Description des groupes de caténa et comparaison avec la typologie réalisée pour la Suisse par ROULIER (1998)

Les résultats de l'analyse multivariable sont représentés dans le Tab. 9. **Les 17 relevés de caténa sont répartis dans 9 groupes.** Un seul groupe est formé de trois relevés, 6 groupes sont formés de 2 relevés et 2 groupes ne sont constitués que d'un relevé. Seuls deux groupes ne présentent qu'un seul descripteur interne (groupe de phytocénoses) commun. Les autres groupes possèdent au moins 2 descripteurs communs. **L'homogénéité interne des groupes peut donc être considérée comme moyenne.** Les 9 groupes de relevés sont présentés ci-dessous sous forme d'une liste, dans l'ordre du tableau 9. Aucun nom n'a été attribué à ces groupes de relevés. Le ou les sites concernés sont mentionnés ainsi que l'altitude moyenne et le cours d'eau et son état de naturalité. Les groupes de phytocénoses (gr. phytoc.) caractéristiques sont indiqués.

Groupe 6 : 2 relevés, 340 m ; site **40 Umiker Schachen – Stierenhölzli** : Aar, rivière endiguée, canal de dérivation, tronçon à débit de restitution. Groupe de l'étage collinéen caractérisé par la présence de fourrés de saule vannier (gr. phytoc. 3017) et de forêts de frêne, d'aulne ou de saule des stations stables (gr. phytoc. 3016).

Groupe 1 : 2 relevés, 1005 m, sites **68 La Sarine près de Château-d'Oex et 226 La Torneresse à L'Etivaz** : Sarine, cours naturel peu corrigé. Groupe de l'étage montagnard caractérisé par la présence d'une forêt montagnarde d'aulne blanc (gr. phytoc. 3029) et de fourrés de saules drapé des terrasses inférieures (gr. phytoc. 3028 pro parte).

Groupe 3 : 1 relevé, 560 m ; site **62 La Sarine : Rossens – Hauterive** : Sarine, cours naturel, peu dégradé, tronçon à débit résiduel. Groupe de l'étage collinéen caractérisé par la présence de communauté herbacée liée au cours d'eau (gr. phytoc. 3023 et 3027) et de forêt de pin des stations stables (gr. phytoc. 3021).

Groupe 9 : 2 relevés, 400 m ; site **36 Auenreste Klingnauer Stauser et 59 Laupenau** : Aar et Sarine, cours endigué. Groupe de l'étage collinéen caractérisé par des terrasses couvertes de forêt de frêne (gr. phytoc. 3011).

Groupe 7 : 2 relevés, 570 m ; sites **64 Chéseau : delta de la Sarine et de la Jogne et 53 Niederried – Oltigenmatt** : Sarine et Aar, bord de lac de retenue. Groupe de l'étage collinéen caractérisé par la présence de forêt de saule blanc (gr. phytoc. 3004).

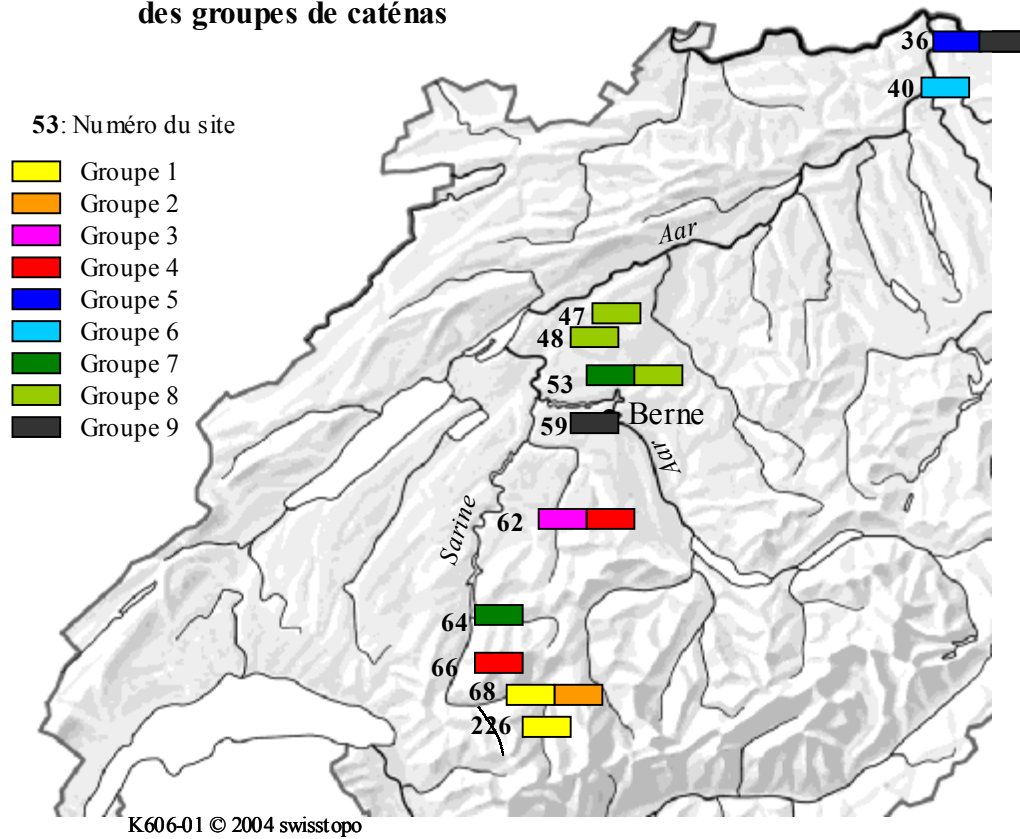
Groupe 2 : 2 relevés, 910 m ; site **68 La Sarine près de Château-d'Oex** : Sarine, cours naturel peu corrigé. Groupe de l'étage montagnard caractérisé par la présence de forêt de saule drapé (gr. phytoc. 3003) et de fourré de saule drapé asséché (gr. phytoc. 3025).

Groupe 8 : 3 relevés, 440 m ; sites **48 Alte Aare : Lyss – Dotzigen, 53 Niederried – Oltigenmatt et 47 Altwasser der Aare und der Sihl** : Vieille Aar, Aar, cours endigué, tronçon à débit de restitution. Groupe de l'étage collinéen caractérisé par des aulnaies blanches (gr. phytoc. 3006) et des forêts de saule blanc ou frênaie à saule blanc (gr. phytoc. 3007).

Groupe 4 : 2 relevés, 650 m ; sites **62 La Sarine : Rossens – Hauterive et 66 Les Auges de Neirivue** : Sarine, cours naturel peu corrigé, tronçon à débit de restitution. Groupe de l'étage collinéen supérieur à montagnard caractérisé par la présence de steppes alluviales (prairies sèches des alluvions grossières) (gr. phytoc. 3026), de forêt d'aulne blanc (gr. phytoc. 3024) et de forêt de hêtre ou de frêne tendant vers la hêtraie (gr. phytoc. 3020).

Groupe 5 : 1 relevé, 320 m ; site **36 Auenreste Klingnauer Stauser** : Aar, bord lac de retenue. Groupe de l'étage collinéen caractérisé par la présence de forêt de saule blanc et roselière nitratophile (gr. phytoc. 3002).

Fig. 22 Localisation des relevés
des groupes de caténa



La carte représentée à la fig. 22 indique l'emplacement des relevés de caténas et leur regroupement selon l'analyse multivariable (couleur semblable pour un même groupe). Le regroupement des relevés de caténas dépend de l'**altitude** d'une part mais également, d'autre part, **du type de cours d'eau et des influences humaines** qu'il a subies. Les sites présentant un **cours d'eau proche de l'état naturel, dont les rives sont peu ou pas endiguées sont réunis dans les groupes 1 à 4 (sites 68, 226, 62 et 66). Les groupes 5 à 9 contiennent les sites nettement plus dégradés possédant un cours endigué ou les sites des bords de lac de retenue.** Certains sites présentent les deux variantes (sites au bord d'un lac de retenue 64, 53 et 36 ; sites ayant un cours endigué 40, 36, 59, 48, 53, 47).

En comparant cette répartition des caténas avec l'analyse effectuée pour toute la Suisse (ROULIER, 1998), on remarque que **la répartition des relevés dans les groupes est assez semblable.** En effet, **dans 6 cas sur 9 les groupes de relevés incluant les mousses se trouvent intégrés dans des groupes plus grands de l'analyse réalisée pour toute la Suisse** (groupe 6, 1, 3, 2, 4 et 5). Les relevés des trois groupes restant se trouvent répartis dans différents groupes de l'analyse générale.

5.4.4 Influence des syntaxons élémentaires muscinaux sur la typologie des caténas

De la même manière que les groupes de phytocénoses déterminés sur la base de relevés qui incluent ou n'incluent pas les bryophytes ont été comparés entre-eux dans le chapitre 5.3.4, **une analyse des relevés de caténas sans bryophytes** a été réalisée pour les sites de cette étude uniquement. Le Tab. 10 présente la classification des 17 relevés et des 66 coenotaxons élémentaires n'incluant pas les mousses. En comparant les regroupements de relevés entre les deux classifications, l'influence des bryophytes sur le rapprochement des caténas peut être analysé. Cette comparaison se basant sur un très petit nombre de relevés, seule une analyse grossière nous semble pertinente.

Le Tab. 10 présente une nette diagonalisation, les descripteurs communs à plusieurs groupes sont peu nombreux. **Cela est également vrai du tableau élaboré pour les relevés de toute la Suisse.** ROULIER (1998) indique que cette caractéristique « tient surtout à l'important nombre de coenotaxons constituant les descripteurs, caractéristique associée à un faible nombre de relevés phytocénotiques servant à la définition des coenotaxons ». **A l'inverse**, le Tab. 9 élaboré sur les relevés incluant les mousses présente un plus petit nombre de descripteurs et une diagonalisation moins claire, les descripteurs communs à plusieurs groupes sont plus nombreux. Ceci découle du regroupement des coenotaxons lors de l'analyse des phytocénoses comprenant les bryophytes (cf. chap. 5.3.3).

Malgré cette nette différence dans l'aspect des deux tableaux, on note plusieurs même regroupements dans les deux classifications. Les groupes 6, 1 et 3 du Tab. 9 (avec mousses) sont identiques dans les deux tableaux. Les groupes 2 et 4 forment un seul groupe dans le Tab. 10 (sans les mousses). Les 4 groupes restants ne sont pas identiques d'un tableau à l'autre.

5.4.5 Conclusion

Dans l'ensemble, les groupes de caténas se différencient et s'individualisent de manière claire. L'altitude et l'influence humaine sur le cours d'eau sont les facteurs qui influencent le regroupement des « coenotaxons élémentaires » appelé ici « groupes de phytocénoses ». ROULIER (1998) arrive aux mêmes conclusions, y ajoutant encore comme facteur important la différenciation géographique (principaux bassins fluviaux). Ce facteur, en raison de la petite zone échantillonnée, ne peut pas être mis en évidence dans cette étude. DECOCQ (2002), dans une étude du cours supérieur de l'Oise (France, Belgique), arrive également à des conclusions similaires. Il indique que

les facteurs anthropiques ont une importance majeure sur la diversité des communautés (gamma diversité) au niveau d'organisation de la caténa.

A ce niveau d'intégration, il semble que **la prise en compte des bryophytes dans l'analyse n'affecte que peu le regroupement des relevés caténaux. Les groupes formés sont proches de ceux définis par ROULIER (1998), ce qui n'était de loin pas le cas pour le niveau d'intégration inférieur (regroupement des phytocénoses).** Au niveau d'intégration des phytocénoses, les bryophytes ont avant tout regroupé les coenotaxons élémentaires phytosociologiquement proches. Ces **coenotaxons proches font fréquemment partie d'une même caténa, ce qui explique la relative convergence des deux classifications.** Cela revient à dire que la prise en compte des mousses a engendré une diminution du nombre de descripteurs par caténa (66 coenotaxons élémentaires contre 31 groupes de phytocénoses incluant les mousses), sans trop affecter le regroupement des relevés caténaux.

La comparaison des différentes classifications montre que **le niveau d'organisation de la phytocénose est celui pour lequel les syntaxons muscinaux amènent, par leur intégration, la plus grande différenciation.**

5.5 Graphe systémique de la dynamique de la végétation

5.5.1 Introduction

Les trois chapitres précédents, consacrés à la description, à la typologie et à la compréhension du déterminisme écologique des communautés ou des complexes de communautés végétales, constituent la démarche « intra » de la méthode phytosociologique synusiale intégrée (GILLET et al., 1991). **L'étape suivante (démarche « inter ») analyse les relations entre les objets phytosociologiques**, elle découle de l'approche systémique et structuraliste et a été introduite en phytosociologie par FOUCAULT (1984, 1993). Elle a pour but **d'expliquer l'organisation et le fonctionnement des systèmes phytosociologiques. Les graphes systémiques de la dynamique** mettant en relation les phytocénoses décrites par ROULIER (1998) **ont été complétés avec les synusies muscinales.** L'objectif étant d'analyser l'apport des synusies muscinales dans la compréhension du fonctionnement des systèmes décrits.

Parmi les 19 graphes systémiques élaborés pour la Suisse (ROULIER, 1998), 6 sont issus de sites examinés dans cette étude. Il s'agit des sites suivants (modifié d'après ROULIER 1998) :

Site (N° et nom)	40 Umiker Schachen 48 Alte Aare Lyss-Dotzigen	53 Laupenau 64 Chéseau	66 Les Auges de Neirivue 226 La Tonerresse à l'Etivaz
Etage	collinéen	collinéen	montagnard
Région naturelle	Plateau	Plateau	Nord des Alpes
Cours d'eau	40 : endigué 48 : naturel	lac de retenue	naturel
Débit (quantité)	Tronçon à débit de restitution		naturel

5.5.2 Elaboration des graphes systémiques

Le guide réalisé par GILLET (1994) présente une méthodologie précise et opérationnelle pour la modélisation systémique de la végétation ; il a servi de base pour la mise au point de la méthode appliquée au système alluvial. La procédure d'élaboration des graphes systémiques de la dynamique, les hypothèses opérationnelles qui soutendent la procédure et l'ébauche des premiers graphes ont été réalisées en commun avec Ch. Roulier. Les hypothèses opérationnelles, la description de la procédure et sa justification ainsi que la définition des groupes comportementaux d'espèces arborescentes et la manière de les présenter dans les graphes systémiques sont exposés en détail dans ROULIER (1998). Seuls les éléments fondamentaux nécessaires à la compréhension de la procédure d'élaboration des graphes et les aspects spécifiques liés aux synusies muscinales sont décrits ci-après.

Les hypothèses opérationnelles s'appliquent à un compartiment géographique, hydraulique et géomorphologique homogène (en général une caténa) ; elles permettent d'établir des relations entre les synusies de différentes phytocénoses. Les deux hypothèses principales sont (repris de ROULIER 1998):

1) La présence d'un même syntaxon arborescent (peuplement equienne) dans diverses phytocénoses d'une même caténa caractérise des conditions écologiques semblables au moment de l'installation des arbres. A partir de ce stade se développent des synusies arbustives et herbacées et muscinales différentes en réponse à des contraintes écologiques et/ou des perturbations différentes.

2) La présence d'un ou de plusieurs syntaxons herbacés identiques dans deux phytocénoses d'une même caténa caractérise des conditions écologiques actuelles identiques, ou la présence d'une même contrainte écologique, ou encore la présence actuelle ou récente d'une même perturbation. **Cette hypothèse s'applique également aux syntaxons muscinaux croissant sur les sols.**

L'élaboration des graphes systémiques incluant les mousses suit une procédure constituée de huit étapes résumées ci-dessous.

1. Sélection d'une caténa analysée conjointement sous l'angle des phanérogames et sous celui des bryophytes. Toutes les phytocénoses d'un même site sont rassemblées, même lorsque plusieurs caténas avaient été distinguées pour l'analyse multivariable.

2. Elaboration du tableau de phytocénoses à l'aide de la base de données « Phytobase ». Les objets sont les relevés de phytocénoses et les descripteurs sont les syntaxons élémentaires. En plus des strates herbacées, arbustives et arborescentes, les SyE muscinaux sont listés. Ceux-ci sont répertoriés selon le substrat qu'ils colonisent (SyE épiphyte, épilithe, épixyle ou épigé). Lorsqu'un SyE renferme des relevés provenant de différents substrats, on recherchera le substrat prévalant dans le relevé de phytocénose concerné. S'agissant de modèles qualitatifs, les indices d'abondance-dominance ne sont pas pris en considération dans la suite de la procédure.

3. Représentation schématique des synusies et des phytocénoses contenues dans la caténa. Mise en place des séries de coenotaxons sur la base de la zonation observée sur le terrain et des syntaxons élémentaires communs. Le cours d'eau (point de départ de la série) est placé à gauche du graphe lorsqu'une seule série est présentée ; il est placé au milieu du graphe dans le cas où deux séries sont représentées.

4. Définitions des relations intraphytocénotiques à l'aide des relevés synusiaux de la phytocénose considérée, ceci afin de disposer des renseignements locaux concernant la régénération des strates ligneuses. Une flèche « développement en superposition » est inscrite si une espèce au moins de la strate inférieure se trouve dans une strate supérieure.

Les étapes 3 et 4 sont reprises telles quelles des graphes élaborés par ROULIER (1998). Afin d'alléger les graphes certaines annotations (nom d'espèces arborescentes) ne sont pas reprises dans les graphes.

5. Définition des relations interphytocénétiques à l'aide des descripteurs écologiques des syntaxons élémentaires. Les indices écologiques des syntaxons herbacés et muscinaux sont considérés en priorité car ces derniers caractérisent les conditions actuelles des stations (GALLANDAT et al. 1993). Si, pour les SyE herbacés on considère les indices F (humidité), L (lumière), N (substances nutritives), H (humus) et D (texture du substrat), seuls les indices F (humidité) et L (lumière) sont considérés pour les SyE muscinaux. Les autres indices n'étant pas disponibles pour les bryophytes ou les différences de moyennes trop peu informatives (cf. fig. chap. 5.2).

6. Définition du type (temporel ou spatial) de relations interphytocénétiques. Une relation ou transformation temporelle entre deux synusies herbacées ou entre deux synusies muscinales (puis, lors de la généralisation, entre deux phytocénoses) se fonde sur la composition et l'âge des synusies arborescentes et secondairement aussi sur l'âge des synusies arbustives qui leur sont superposées ; en effet, sur le terrain, seules les synusies ligneuses contiennent une information temporelle liée à la durée de vie de leurs composantes. ROULIER (1998) définit quatre critères dont un seul est nécessaire et suffisant pour établir une relation temporelle entre deux SyE. Le plus significatif des critères est celui qui propose d'établir une relation temporelle lorsque les phytocénoses de la caténa possèdent des synusies A ou a appartenant au même SyE, à la même association végétale ou au même groupe phyto-écologique. On établit une relation temporelle, car on émet l'hypothèse que l'installation des arbres s'est faite dans des conditions écologiques semblables ; ce sont les perturbations et contraintes survenues après l'installation des arbres, qui ont permis l'installation, le développement et la différenciation des strates inférieures.

7. Passage au niveau d'intégration supérieur (coenotaxon, groupe de phytocénoses). Les relations liant les SyE d'une phytocénose ont été étendues d'une part, au coenotaxon défini par ROULIER (1998) et d'autre part, avec l'ajout des SyE muscinaux et la nouvelle typologie des phytocénoses établie pour cette étude, elles ont été étendues, en vue d'une comparaison, aux groupes de phytocénoses définis au chapitre 5.3. Les stades de la succession temporelle et/ou spatiale sont nommés sur la base des groupes phyto-écologiques définis par ROULIER (1998).

8. Présentation du graphe systémique. Les synusies constituant les éléments du graphe sont distribuées dans des catégories fondées sur leur comportement et sur leur appartenance phytosociologique pour les phanérogames. Pour les bryophytes la distribution se fonde principalement sur leur type de stratégie dominante des espèces présentes dans la synusie. La fig. 10 mettant en relation la **proportion du type stratégique « permanente vivace » et le pourcentage de traces de crue par SyE a servi à la répartition des synusies dans trois catégories** (cf. paragraphe 5.2.3.3). La **première catégorie** regroupe les SyE ayant une proportion d'espèces du type stratégique « permanente vivace » plus petite que 40% et un pourcentage de traces crues de 100%, elle réunit donc **les SyE des milieux neufs, peu stables, ou à durée de vie limitée (perturbation fréquente par les crues)**. La **deuxième catégorie** réunit d'une part les SyE à proportion de « permanente vivace » compris entre 40 et 60% avec un taux de crues voisin de 50%, elle représente **des milieux intermédiaires de la succession** entre la catégorie 1 et 3 et d'autre part, deux SyE difficiles à classer (SyE 324, 399), formant des exceptions à la tendance logique générale du graphe (corrélation négative entre le taux de « permanente vivace » et le pourcentage de traces de crue). Il s'agit de deux SyE qui ont soit simultanément un taux de crue et un taux du type stratégique « permanente vivace » moyen à élevé ; soit à l'inverse un taux de crue et un taux de « permanente vivace » bas. Toutes les exceptions ont été discutées au paragraphe 5.2.3.3, elles concernent encore cinq autres SyE attribués à la première catégorie pour les groupements aquatiques à subaquatiques SyE 320,

321, 322, 323 et à la troisième pour le SyE 354. La **troisième catégorie** réunit les SyE présentant une proportion de type de stratégie « permanente vivace » plus élevée que 60% et un taux de crue inférieure à 60%. Ils sont **caractéristiques de milieux stables, peu perturbés par les crues**. Les mêmes qualificatifs utilisés pour décrire les groupes comportementaux arborescents sont appliqués aux catégories de SyE muscinaux. La première catégorie renfermant une faible proportion de « permanente vivace », est assimilée à des **SyE pionniers (de couleur bleu)**, la deuxième à des **SyE post-pionniers (vert)** et la troisième à des SyE à tendance **climaciques (rouge)**. Les couleurs sont destinées à faciliter l'interprétation des graphes ; afin de mieux faire ressortir les **synusies muscinales, celles-ci sont imprimées en caractère gras**. L'attribution des couleurs aux différentes catégories est résumée dans le tableau 11.

Tab 11 Définition de groupes comportementaux et phytosociologiques pour l'élaboration des graphes systémiques, complété d'après ROULIER (1998)

C ou leu r	Syn usies arborescen tes	Syn usies arbu stives	Syn usies herb acées	Syn usies m uscinales
B leu	pionnières	pionnières	pionnières	Pionnières Traces de crues ++ L'indice du type stratégique « permanente vivace » ne dépasse pas 40% ou SyE aquatique à subaquatique
Vert	post-pionnières	hygrophiles à mésophiles	hygrophiles	post-pionnières Trace de crues + L'indice du type stratégique « permanente vivace » situé entre 40 et 60% , Y c. SyE 324 , 399 .
Rouge	climaciques	mésophiles à xéroclines	Sciaphiles à mésophiles	Climaciques Traces de crues - L'indice du type stratégique « permanente vivace » plus élevé que 60% . Y c. SyE 354 .
Brun		palustres	palustres (s.l)	
Rose			xéroclines	

Tab 12 Situation altitudinale et géographiqued des caténa choisies pour l'élaboration des graphes systémiques, modifié d'après ROULIER (1998)

	P lateau	N ord des A lpes	A lpes cen tra les	Sud des A lpes
E tage collin éen (et planitiaire)	2, 5, <u>14</u> , <u>18</u> , <u>36</u> , <u>40</u> , <u>47</u> , <u>48</u> , <u>53</u> , <u>59</u> , <u>62</u> , <u>64</u> , <u>113</u> , 115		<u>22</u> , <u>27</u> , <u>29</u> , <u>133</u> , <u>139</u> , 302	150, 156, <u>158</u> , 168, <u>171</u> , <u>305</u> (Italie)
E tage m on tagnard		<u>66</u> , <u>68</u> , <u>74</u> , <u>226</u>	32, <u>34</u> , 181, 140, 174	<u>147</u>
E tage sub a lp in (et a lp in)		307	<u>108</u> , <u>143</u> , 187, 303, 304	

N° des sites étudiés par ROULIER (1998)

N° des sites pour lesquels ROULIER (1998) a élaboré un graphe systémique

N° des sites étudiés dans ce travail

N° des sites pour lesquels le graphe systémique a été complété avec les synsies muscinales

Fig. 23 Système caténaire de l'objet 40: Umiker - Schachen Stierenhölzli (Aar)

5.5.3 Graphes systémiques de la dynamique complétés par les syntaxons élémentaires muscinaux.

Parmi les **19 systèmes décrits par ROULIER, 6 ont été complétés par les synusies muscinales et sont discutés ci-dessous**. Comme le montre le tableau 12, ils se placent dans deux des huit compartiments altitudinaux et géographiques définis dans ROULIER (1998). Le tableau indique en gras les six systèmes ayant été complétés à l'aide des synusies muscinales.

Les graphes systémiques de la dynamique sont présentés dans l'ordre des numéros de site attribués par l'Inventaire des zones alluviales d'importance nationale (KUHN et AMIET 1988).

Une légende des couleurs et des autres attributs utilisés dans les graphes systémiques se trouve en annexe 8.

5.5.3.1 Système caténaire de l'objet 40 : Umiker – Schachen Stierenhölzli (Aar), fig. 23

A partir des SyE communs ou ressemblants, ROULIER (1998) a mis en évidence quatre ensembles de coenotaxons :

- Phytocénoses (ϕ 7, 8, 150, 151 : Les communautés pionnières et fourrés de saules colonisant le lit principal de l'ancien cours de l'Aar (actuellement tronçon à débit de restitution).
- ϕ 10, 12, 13 : Les phytocénoses des terrasses alluviales inférieures et moyennes (1 à 3 m du niveau de l'eau) à syntaxons herbacés et arbustifs nitratophiles et synusies arborescentes composées de bois tendre (*Salix alba*, *elaeagnos* et *viminialis* ainsi que *Populus nigra*).
- ϕ 9, 15, 18, 20 : Les phytocénoses des terrasses alluviales moyennes et supérieures (3 à 4 m du niveau de l'eau) caractérisées par une synusie de hautes herbes moyennement nitratophile, des buissons des stations stables humides à fraîches et des synusies arborescentes dominées par le frêne et l'érable.
- ϕ 14, 16 : Forêts des terrasses supérieures (env. 4 m du niveau de l'eau) à dominance d'essences forestières climaciques.

L'examen des synusies muscinales ainsi que la prise en compte des groupes de phytocénoses définis sur la base des relevés complets (phanérogames et bryophytes) mettent en évidence **trois ensembles de coenotaxons**, le premier et le dernier ensemble sont semblables à ceux définis ci-dessus et le troisième est composé des ensembles 2 et 3 :

- ϕ 7, 8, 150, 151 : Aucune bryophyte n'a été relevée dans la roselière à phalaris, la présence de l'eau empêchant certainement une colonisation par les bryophytes. **Les fourrés de saules renferment des synusies muscinales pionnières et post-pionnières caractéristiques des sédiments fins**. Les rigoles d'érosion sont exemptes de mousses, seuls les dépôts de sable favorisés par les fourrées de saule sont colonisés par les bryophytes (M325). La base des troncs de saule blanc ou de peuplier noir (DHP : diamètre à hauteur de poitrine : 10 à 20 cm) sont colonisés par une synusie à *Leskea polycarpa* typique des forêts alluviales de saule blanc. Dans ces phytocénoses régulièrement soumises aux crues (lâchés d'eau des entreprises électriques), il n'y a pas de synusies muscinales qui s'installent sur les bois morts, la présence même de bois mort est d'ailleurs infime, **la plupart des branches et tronc étant évacués lors des crues puissantes** générées par les entreprises électriques.

- φ 10, 12, 13, 9, 15, 18, 20 : Cet ensemble de phytocénoses forestières alluviales présente une même synusie muscinale épigée (M342) et des synusies épixyles identiques dans la plupart des phytocénoses (M350 ou 352). M352 étant caractéristique de bois mort dans les premiers stades de décomposition et M350 représentant une communauté basale paucispécifique dominée par *Brachythecium rutabulum* colonisant plutôt les troncs et branches fraîchement tombés au sol. La synusie épiphyte dominante de la base des troncs (M330) est identique à celle caractéristique de l'ensemble de coenotaxon suivant (forêt climacique). Dans les phytocénoses présentant une strate arborescente de saule blanc, on retrouve également les synusies épiphytes à *Leskea polycarpa* (M395) caractéristiques de l'ensemble précédent. Les synusies de la partie supérieure des troncs sont caractéristiques des forêts d'aulnes ou de frêne (M399).
- φ 16, 14 : La synusie épigée très peu recouvrante est caractéristique des forêts des terrasses supérieures. Aucune synusie muscinale n'a été observée sur le bois mort, ni sur la partie supérieure des troncs.

Les communautés muscinales, par leur absence ou par des SyE caractéristiques, mettent bien en évidence la partie encore active de la zone alluviales, celle qui est actuellement encore soumise à une certaine dynamique du cours d'eau. Quant à l'évolution autogène des phytocénoses des ensembles 2 et 3 qui conduit au dépérissement des synusies d'essences à bois tendre et à leur remplacement par des synusies dominées par le frêne, les synusies muscinales qu'elles soient épigées, épiphytes ou épixyles indiquent clairement que les conditions intra-forestières sont proches voire identiques dans toutes les phytocénoses de ces deux ensembles. Elles confirment donc l'hypothèse émise par ROULIER (1998) et suggèrent que cette évolution autogène est déjà relativement avancée, même dans les phytocénoses présentant une strate arborescente dominée par des essences à bois tendre.

Fig. 24 Système caténaire de l'objet 48: Alte Aare: Lyss - Dotzigen (Vieille Aar)

5.5.3.2 Système caténaire de l'objet 48 : Alte Aare : Lyss – Dotzigen (Vieille Aar), fig. 24

Les huit phytocénoses appartiennent à huit coenotaxons distincts, la classification incluant les bryophytes répartit les huit phytocénoses dans sept groupes différents.

La mégaphorbiaie nitratophile est colonisée par une synusie muscinale des sol frais à texture fine, que l'on rencontre préférentiellement sur les sols intra-forestiers.

Les fourrés de saule vannier présentent une synusie épigée caractéristique de cette formation, liée à un sol humide de texture fine. Cette synusie est peu recouvrante, paucispécifique et fréquemment accompagnée d'une strate herbacée dense. **Les synusies épiphytes sont également peu recouvrantes, celles de la base des bouquets de saule ne colonisant pas la partie inférieure des troncs (0-10 cm) en raison des nombreux dépôts (limons et litière) qui empêchent le développement des bryophytes à cet endroit.** La synusie est dominée par *Brachythecium rutabulum* et se retrouve préférentiellement sur les troncs de petits diamètre de saule ou de frêne. Elle constitue une communauté basale évoluant probablement vers le SyE M330 caractéristique de la base des troncs d'arbre plus vieux. Une petite part des troncs est déjà colonisée par le SyE M399 plutôt caractéristique de la partie supérieure des troncs de frêne ou d'aulne. Aucune synusie épixyle n'a été observée, **le bois mort étant d'ailleurs fort peu répandu dans cette partie de la zone alluviale.**

Les deux phytocénoses suivantes (forêt de frêne et d'aulne noir) présentent les mêmes synusies muscinales épiphytes : M330 typique de la base des larges troncs de frêne ou de saule blanc et M399 caractéristique de la partie supérieure des troncs, principalement relevé sur les frênes. La synusie épigée de la forêt de frêne ($\phi 30$) est, à l'instar des communautés herbacées, de caractère plus hygrophile. Les vieilles souches en décomposition sont recouvertes par la SyE M351 dans $\phi 29$, alors que le bois mort tombé au sol est colonisé par le SyE M352 dans $\phi 30$.

La phytocénose suivante ($\phi 31$: forêt de frêne), bien que située sur la même terrasse inférieure, se trouve légèrement plus haut que les phytocénoses précédentes (env. 1 m). La synusie muscinale épigée est caractéristique des forêts de frêne rarement touchée par les crues. **Les synusies épiphytes se distinguent par la présence de communautés colonisant les troncs de conifères (M338).**

La terrasse supérieure (env. 2 m en dessus du niveau de l'eau) abrite deux phytocénoses distinctes. D'une part une forêt de chêne présentant des synusies muscinales épiphytes identiques à celles relevées dans la frênaie et une synusie épigée (M342) paucispécifique et très peu recouvrante. Le bois mort abondant est par contre largement recouvert par la synusie M352 typique des troncs et branches tombés au sol. D'autre part, on trouve une forêt de pin présentant une synusie épigée caractéristique des forêts de conifères à sol humifère ainsi que le SyE M338 colonisant les troncs des pins.

La forêt d'aulne blanc, située à droite du graphe n'a pas pu être intégrée dans la série dynamique. Sa garniture bryologique est proche de celle de $\phi 29$ et constitue certainement, comme le suggère ROULIER (1998), un stade précurseur de la forêt de frêne.

L'analyse des synusies muscinales de cette série dynamique corrobore l'examen effectué sur les syntaxons élémentaires de phanérogames **Le caractère hygrophile des phytocénoses encore soumises aux inondations périodiques de la vieille Aar est mis en évidence, alors qu'aucun SyE lié à la force mécanique de l'eau n'a été observé.** Ici le cours d'eau n'a pas la force de modifier fortement la topographie. Les terrasses supérieures correspondant à l'ancien lit d'inondation de l'Aar, sont quant à elles caractérisées par une influence nulle ou faible du cours d'eau et des synusies moins hygrophiles, liées à une certaine maturation de la station et des sols.

Notons encore, que tous les SyE épigés ont été attribués au type « climacique ». Dans le cas des phytocénoses dominées par les saules ou les aulnes, elles indiquent **un décalage floristique prononcé entre les strates arborescentes pionnières et la strate muscinale épigée climacique.**

Fig. 25 Système caténaire de l'objet 53: Niederried - Oltigenmatt (Aar)

5.5.3.3 Système caténaire de l'objet 53 : Niederried – Oltigenmatt (Aar), fig. 25

Parmi les sept phytocénoses inventoriées sur l'île du lac de retenue de Niederried, deux n'ont pas été complétées par les synusies muscinales. L'accès malaisé à la station (inondation d'une hauteur de 1 m) ainsi que les difficultés à se repérer dans le milieu sont responsables de cette lacune. Les synusies muscinales de la dernière phytocénose du graphe ($\phi 40$: forêt de frêne) ont été reprises d'un relevé de frênaie effectué dans le même objet, un peu plus en amont, leur présence n'est donc qu'indicative.

Toutes les phytocénoses forestières ($\phi 35$, 37, 34, 36 et 40) possèdent un même SyE épiphyte (M332), considéré comme communauté basale, précurseur du SyE épiphyte M330 caractéristique de la base des troncs de plusieurs espèces d'arbres âgés (principalement frêne, saule blanc et aulne blanc). La partie supérieure des troncs de saule blanc est caractérisé par M398, SyE relevé presque exclusivement dans cet objet, dominé par *Leucodon sciuroides* et *Hypnum cupressiforme*. En raison des inondations fréquentes, les synusies épigées ne sont présentes que dans les phytocénoses topographiquement les plus élevées ($\phi 36$ Forêt de saule à frêne et $\phi 40$ frênaie). Il en va de même des bryophytes épixyles, très peu représentées dans cette série, la majorité du bois mort devant être transporté hors de l'objet lors des inondations. **La présence prolongée des inondations empêche certainement une certaine colonisation du sol par les bryophytes.** En même temps, il faut mentionner qu'une partie de la station était inondée lors de la campagne de relevés et que les éventuelles synusies épigées n'ont ainsi pas pu être observées.

Les deux phytocénoses composées d'une strate arborescente à frêne sont colonisées par une synusie épiphyte caractéristique de la partie supérieure des troncs de frêne ou d'aulne (M399). La forêt de saule blanc à frêne ($\phi 34$) présente en plus une synusie épiphyte à *Leskea polycarpa* caractéristique des forêt de saule blanc (M395).

La présence de la synusie épigée M342, de type « climacique », retrouvée préférentiellement dans les frênaies, signale déjà l'évolution autogène de la forêt de saule vers la frênaie. A l'instar du système décrit précédemment, il manque ici l'effet mécanique du cours d'eau capable de remodeler la topographie. Ce sont les inondations qui freinent l'évolution autogène des stations, celle-ci étant plus marquée dans les phytocénoses les plus élevées, moins fréquemment inondées.

Fig. 26 Système caténaire de l'objet 64: Chéseau (Sarine)

5.5.3.4 Système caténaire de l'objet 64 : Chéseau (Sarine), fig. 26

La série dynamique décrite au bord du Lac de la Gruyère se compose de six phytocénoses. Dans l'une d'entre elles, $\phi 159$, les bryophytes n'ont pas été relevées, il s'agit de la forêt de saule blanc à aulne blanc qui constitue la dernière phytocénose de cette série.

Les six phytocénoses se répartissent dans 5 coenotaxons, alors que la classification incluant **les bryophytes les classe seulement dans 2 groupes**. D'une part le groupe 4 Forêt de saule blanc et d'autre part le groupe 15 Fourrés de saule à roselière à phalaris roseau. Excepté la forêt de saule blanc à aulne blanc, toutes les autres formations sont soumises aux inondations périodiques provoquées par la gestion du barrage par les entreprises électriques et sont situées à l'embouchure de la Sarine dans le lac de retenue. Lors d'une visite de terrain, à fin août, les parties exondées étaient nombreuses et on a noté une île formée de sédiments grossiers (galets) au milieu de l'embouchure. Une communauté herbacée pionnière très peu recouvrante et quelques brins de la mousse aquatique *Fontinalis antipyretica* échouée sur le sable entre les galets colonisaient ce milieu.

D'une manière générale, la diversité des synusies muscinale relevée dans ce système caténaire est très faible. La futaie de saule blanc est colonisée par une synusie épiphyte à *Leskea polycarpa* (M395), d'ailleurs typique des forêts de saule. Les autres phytocénoses relevées ne présentent pas de mousses épiphytes (formations trop jeunes, diamètre des troncs trop petit, inondations trop fréquentes).

Les synusies épigées sont de caractère hygrophile, elles appartiennent avant tout au SyE 329 pionnier, typique des sols sablo-limoneux inondés non structurés à strate herbacée à phalaris faux-roseau. Ce SyE est exclusivement lié à cet objet, il n'a pas été retrouvé ailleurs. La forêt de saule blanc présente une autre synusie épigée qui a été classée dans le SyE 332 considéré comme représentant d'une communauté basale de synusie plutôt épiphyte. **Il faut préciser que la flore bryophytique du sol de la saulaie est mono-spécifique (*Amblystegium serpens*) et peu recouvrante (moins de 2% de recouvrement)** son attribution à un SyE a donc été malaisée. Quant à la synusie épigée de la roselière, elle a été attribuée au SyE M324, de caractère palustre, non-pionnier et plutôt relevée à l'étage montagnard. Comme pour la série dynamique précédente, bordant le lac de retenue de Niederried, on ne trouve ici aucun SyE muscinal croissant sur le bois mort, celui étant sûrement évacué par les inondations successives.

La prise en compte des SyE muscinaux n'apporte ici que peu d'information sur la dynamique des formations végétales, ils sont trop peu diversifiés pour fournir des indications sur l'évolution des phytocénoses. La répartition des relevés dans deux groupes de phytocénoses (gr.15 et gr.4) confirme cette faible diversité. Par contre, les synusies muscinales attestent d'un système dynamique, où le caractère pionnier est maintenu par le biais des inondations et exondations fréquentes des rives. Le caractère pionnier est ici plus manifeste que dans la série précédente, les phytocénoses sont plus jeunes et le comportement pionnier des SyE est plus marqué.

Fig. 27 a et b Système caténaire de l'objet 66: Les Auges de Neirivue (Sarine)

5.5.3.5 Système caténaire de l'objet 66 : Les Auges de Neirivue (Sarine), fig. 27 a et b

Le systèmes décrits dans cet objet contiennent neuf phytocénoses réparties dans 7 coenotaxons. L'analyse effectuée sur les phytocénoses complétées par les SyE muscinaux classe ces neuf phytocénoses dans 8 groupes distincts.

Quatre séries dynamiques sont représentées, elles ont toutes comme origine des communautés herbacées pionnières des alluvions, formations qui n'ont pas été observées dans cet objet.

- La série partielle du *Lilio martagon* – *Alnocoenetum incanae* est composée de six phytocénoses. Les deux premiers stades (communauté pionnière des alluvions et fourré) n'ont pas été relevés. Les données concernent des forêts montagnardes d'aulne blanc, de hêtre à frêne ou de hêtre. La synusie épigée (M311) de $\phi 71$ (forêt d'aulne blanc) est typique des aulnaies. Celle de $\phi 161$ (SyE M305), plus hygrophile, a plutôt été relevée dans les anciens bras de crues. La phytocénose suivante (forêt de hêtre à frêne) présente une synusie épigée non caractéristique qui a plutôt été observée dans les aulnaies. La colonisation des vieilles souches pourrissantes se fait par une synusie humicole que l'on retrouve également sur le sol de la hêtraie (phytocénose suivante dans le graphe). Les synusies épiphytes du haut des troncs (M399) sont caractéristiques des aulnaies et des frênaies, alors que le SyE M398 relevé dans $\phi 161$ a principalement été retrouvé dans des forêts à caractère plus hygrophile (saulaies blanches) ; cela rejoint la remarque faite pour la synusie épigée (M305) de cette phytocénose. Le SyE M338 retrouvée sur les troncs de conifères est pour cette série spécifique à la hêtraie climacique.
- La série du *Campanulo cochleariifoliae* – *Echinocoenetum vulgaris* aboutit à la formation de prairies sèches des alluvions grossières. Les fourrés de saule des stations sèches présentent encore des synusies muscinales à caractère alluvial (hygrophile), qu'elles soient épigées ou épiphytes ; alors que la synusie épigée liée à la prairie sèche ($\phi 66$) est typique des steppes alluviales, formation à caractère xérophile.
- Les séries de la fig. 27b montrent deux séries aboutissant pour l'une à une forêt de saule drapé et pour l'autre à une forêt d'aulne blanc. **La phytocénose à aulne blanc décrite contient des synusies épiphytes caractéristiques des aulnaies blanches alluviales et une synusie épigée (M344) plutôt caractéristique des forêts climaciques à sol structuré humifère.** Les galets légèrement recouverts de sables et de limons sont colonisés par un SyE (M326) retrouvé préférentiellement dans les aulnaies et les saulaies montagnardes. La série aboutissant à la forêt de saule drapé des stations stables présente des synusies épiphytes comparables à celles la série précédente. Dans les parties les plus élevées, à sous-strate d'épicéa on retrouve le SyE (M344) caractéristiques des forêts climaciques à sol humifère. Cela met en évidence le caractère stable de la station. **A noter que l'on retrouve des éléments plus typique des saulaies (SyE M305), notamment dans les anciens bras de crue par exemple.**

Les graphes systémiques de cet objet caractérise une zone alluviale de l'étage montagnard inférieur. La prise en compte des syntaxons bryophytiques dans la description des séries dynamiques confirme **par le biais des synusies épiphytes et épigés le caractère alluvial relique des phytocénoses des stations stables.** En effet, **les synusies épiphytes reflètent encore un caractère alluvial alors que les synusies épigées sont déjà caractéristiques d'un stade évolutif plus avancé voire terminal (forêt climacique).** Le manque de synusies pionnières des alluvions constaté pour les phanérogames est également valable pour les syntaxons muscinaux (sédiments retenus en amont de l'objet).

Fig. 28 Système caténaire de l'objet 226: La Torneresse à L'Etivaz (Torneresse)

5.5.3.6 Système caténaire de l'objet 226 : La Torneresse à L'Etivaz (Torneresse), fig. 28

Les sept phytocénoses représentées dans cette série appartiennent à cinq coenotaxons ainsi qu'à cinq groupes de phytocénoses définis à l'aide des relevés complétés par les SyE muscinaux. Les relevés des synusies de mousses de la phytocénose 91 n'ont pas été effectués ; cela ne devrait que peu influencer l'interprétation du graphe, puisque la phytocénose précédente $\phi 89$ appartient au même coenotaxon et est, mis à part le SyE b130, identique à $\phi 91$.

Trois ensembles ont été proposés par ROULIER (1998) :

- La communauté pionnière des alluvions grossières du lit principal ($\phi 90$), présente une synusie muscinale épigée caractéristique des bord de cours d'eau régulièrement touchés par les crues de l'étage montagnard.
- Le deuxième ensemble est constitué par les fourrés de saule drapé ($\phi 89$ et 91) et la forêt d'aulne blanc à pétasite hybride ($\phi 84$) présentée séparément à droite du graphe. Les synusies muscinales épigées ainsi que celles relevées sur les galets sont identiques dans les deux formations. Il en va de même d'ailleurs des strates herbacées hautes et basses. **Le SyE épigé M305 à caractère hygrophile a été relevé dans les saulaies et les aulnaies montagnardes présentant un sol limono-sableux structuré en grumeaux.**
- Le troisième ensemble comprend la forêt de saule drapé ou d'aulne des stations stables et la forêt d'épicéa. Les synusies épigées sont très proches. Elles sont caractéristiques de forêts des stades de succession plus évolués et/ou comme c'est le cas ici, de forêt à sous-strate d'épicéa. La synusie épigée confirme le manque de dynamique alluviale de la station (station stable). La synusie épiphyte de la base des troncs (M335) est caractéristique des forêts d'aulne. La forêt d'épicéa quant à elle présente une synusie épigée typique de la station, relevée sur les sols humifères.

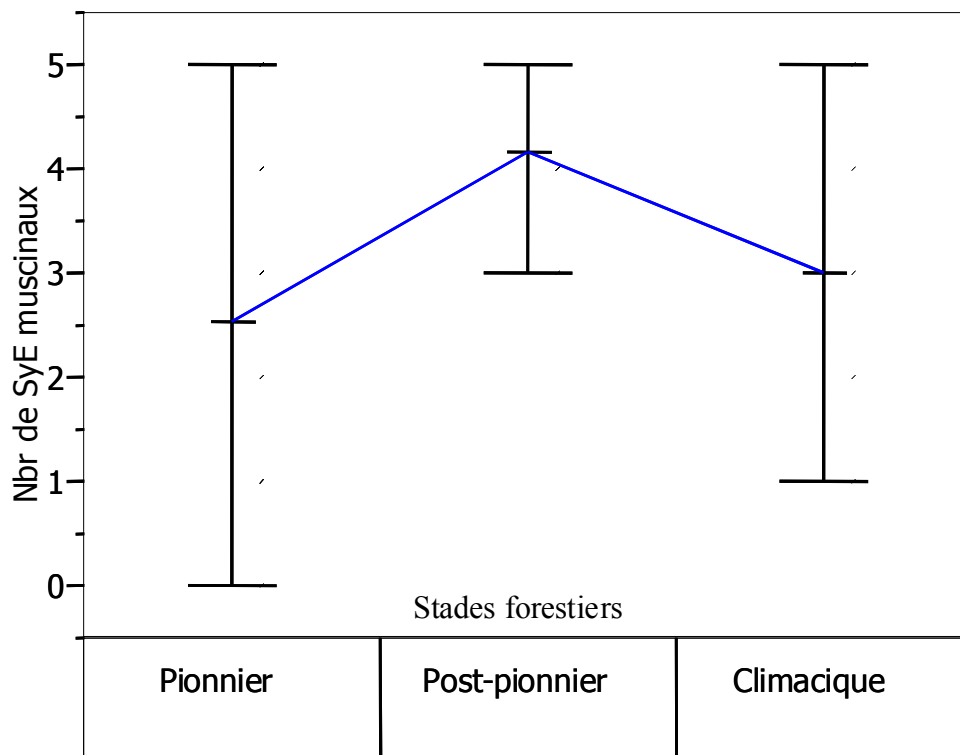
Les syntaxons muscinaux, particulièrement les syntaxons épigés, différencient de manière claire les différents stades de la série dynamique, du stade pionnier au stade de la forêt climacique, en passant par les fourrés de saule et les forêts de saule drapé ou d'aulne blanc des stations stables à sous-strate d'épicéa.

5.5.4 Discussion

En ajoutant aux séries dynamiques les SyE muscinaux, on obtient **une représentation plus complète de l'organisation des phytocénoses**. On constate que **les phytocénoses à caractère pionnier, situées proche de l'origine dans la série dynamique, présentent peu ou parfois pas du tout de SyE muscinaux**. La forte dynamique du cours d'eau, notamment une fréquence élevée des crues, capable d'inonder, d'éroder et de déposer des sédiments ou des périodes d'inondation longues liées à un fort recouvrement des strates herbacées (bord des lacs de retenue) empêchent la colonisation du milieu par les bryophytes. Les synusies épiphytes et épixyles sont, elles aussi, rares dans ce type de phytocénose ; soit les stades arbustif et buissonnant sont absents, soit les troncs sont inondés trop longtemps, soit des dépôts de limon successifs entravent le développement des mousses. Le bois mort est quant à lui souvent évacué par les crues et de toute manière assez rare dans ces milieux.

A l'inverse, les **phytocénoses forestières caractéristiques des stades évolutifs suivants présentent un cortège de SyE muscinaux diversifié**. En général, on relève une à trois synusies épiphytes, une à deux synusies épigées et épixyles et parfois, suivant le substrat présent, une synusie épilithe. D'après nos observations, **cette diversité se réduit à nouveau dans les forêts climaciques, située en limite du milieu alluvial**. Le nombre moyen de syntaxons élémentaires par type de formation (pionnières, post-

Fig. 29 Variation du nombre de syntaxons muscinaux selon les stades des formations forestières

**Exemple site 48: Alte Aare Lyss Dotzigen BE (fig 24)**Stade pionnier

Formations dominées par une strate arborescente de saule ou d'aulne (SyE bleu sur graphe systémique fig 24: on relève entre 1 et 4 SyE muscinaux par phytocénose

Stade post-pionnier

Formations dominées par des essences post-pionnières (SyE vert sur la fig. 24): on relève entre 4 et 5 SyE.

Stade climacique

Formations dominées par des strates arborescentes à essences climaciques (SyE rouge sur la fig. 24): on relève entre 3 et 4 SyE.

pionnière et climacique) est représenté dans la fig. 29. Une biodiversité relative élevée est une des caractéristiques attribuées communément aux milieux de transition ou écotones (NAIMAN & DECAMPS, 1997).

Quant au fonctionnement des phytocénoses, **les syntaxons muscinaux confirment les observations faites par ROULIER (1998) sur les décalages floristiques** au sens de GALLANDAT et al. (1993) ; on observe dans certains cas (objet 40 : $\phi 13$ et objet 66 : $\phi 67$ par exemple) un décalage floristique entre les SyE épiphytes et épigés. **Les synusies épiphytes reflétant encore les conditions écologiques des stades précédents (synusies reliques) alors que les synusies épigées sont, elles, déjà caractéristiques des stades suivants voire terminaux (climax) de la série dynamique.** Dans d'autres cas (objet 48 et 53), non mis en évidence par les phanérogames, les synusies épigées des formations dominées par une strate arborescente pionnière sont représentatives de stades plus mûrs de la succession (stade climacique).

5.6 Modèles qualitatifs généralisés de la dynamique de la végétation

5.6.1 Introduction

La troisième étape de la démarche tend à la généralisation des graphes élaborés au chapitre précédent. Elle correspond à l'étape « trans » de la démarche structuraliste (DE FOUCAULT, 1993) et consiste à définir des systèmes isomorphes par comparaison des graphes systémiques (systèmes phytosociologiques différant par la nature de leurs éléments, mais dont le réseau des relations est invariant (GILLET et al. 1991)). Les similitudes fonctionnelles et organisationnelles sont ensuite réunies dans des catégories abstraites : les structures formelles. Celles-ci sont appelées ci-après « modèles qualitatifs généralisés ».

L'objectif consiste, d'une part, à **définir des catégories abstraites de syntaxons muscinaux (homécies)**, occupant la même place dans le réseau et ayant une fonction écologique analogue, indépendamment de leur composition floristique (GALLANDAT et al. 1995), **et d'autre part, à examiner la place des homécies muscinales dans la structure de l'organisation et leur rôle dans le fonctionnement des modèles ainsi complétés.** Les principaux traits liés aux phanérogames sont repris de ROULIER (1998).

5.6.2 Elaboration des modèles qualitatifs généralisés

La procédure utilisée pour compléter les modèles s'appuie sur celle présentée par ROULIER (1998). Seules les étapes nécessaires à la compréhension de l'élaboration des modèles sont décrites. Parmi les 8 modèles qualitatifs généralisés décrits par ROULIER (1998), 3 ont été complétés par les informations concernant la flore bryologique. Les systèmes isomorphes ont été réunis suivant leur répartition dans les compartiments altitudinaux et les régions naturelles ainsi que sur la base de la forme générale des graphes, de la nature des relations entre les éléments, de la composition spécifique et du rôle des syntaxons (pionniers, post-pionniers, climaciques) dans les graphes.

La comparaison des **systèmes isomorphes permet la définition des homécies muscinales.** Les figures 31, 33 et 35 contiennent les SyE muscinaux homologues ; nous avons renoncé à reproduire les SyE homologues des autres strates, ceux-ci sont consignés chez ROULIER (1998). Pour l'élaboration des modèles qualitatifs les caractéristiques de chaque SyE ont été considérés. Il en résulte en général une

Fig. 31 Système collinéen du Plateau (cours d'eau endigués et naturels): coenotaxons et syn-taxons homologues (homécies) d'après ROULIER (1998), complété avec les SyE muscinaux.

Fig. 30 Modèle qualitatif généralisé de la dynamique des systèmes collinéens du Plateau (cours d'eau endigués et naturels) d'après ROULIER (1998), complété avec les homécies muscinales.

couleur par homécie (bleue, verte, rouge) indiquant le type de stratégie adaptative dominant ; parfois la case est bicolore, elle indique alors une hétérogénéité des syntaxons constituant les homécies. Le nom des homécies est formé sur la base des descriptions des SyE de la base de données « Phytobase », il constitue une réunion des principales caractéristiques de chaque SyE concerné. Les relations entre les éléments sont inscrites dans le modèle qualitatif généralisé, si elles correspondent au moins à la moitié des cas établis (dans notre cas, il suffit qu'un système caténaire présente la relation pour que celle-là soit inscrite dans le modèle généralisé, puisque seules deux caténas sont réunies par modèle). L'évolution des valeurs écologiques entre homécies est reportée directement des caténas au modèle, deux tendances positives (un + dans chaque caténa) seront retranscrites par un + dans le modèle, de même une tendance positive et une tendance négative seront retranscrites par le signe +/-.

Une légende des couleurs et des autres attributs utilisés dans les modèles généralisés se trouve en annexe 8.

5.6.3 Modèles qualitatifs généralisés de la dynamique complétés par les homécies muscinales

Trois modèles ont été complétés par les homécies muscinales. Il sont formés de la réunion des systèmes caténaires suivants :

Notons encore que la définition des modèles 1 et 3 se réfère chez ROULIER (1998) à un plus grand nombre de systèmes caténaires, qui n'ont pas tous été examinés ici.

Modèles qualitatifs généralisés	Systèmes caténaires
<ul style="list-style-type: none"> • Système collinéen du Plateau (cours d'eau naturels ou endigués) 	<ul style="list-style-type: none"> • Objet 40 Umiker – Schachen Stierenhölzli (Aar) • Objet 48 Alte Aare : Lyss – Dotzigen (Vieille Aar)
<ul style="list-style-type: none"> • Système collinéen du Plateau (lacs de retenues) 	<ul style="list-style-type: none"> • Objet 53 Niederried – Oltigenmatt (Aar) • Objet 64 Chéseau (Sarine)
<ul style="list-style-type: none"> • Système montagnard (cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme) 	<ul style="list-style-type: none"> • Objet 66 Les Auges de Neirivue (Sarine) • Objet 226 La Tomeresse à L'Etivaz (Tomeresse)

5.6.3.1 Système collinéen du Plateau (cours d'eau naturels ou endigués), fig. 30, 31.

Le modèle décrit un système dominé par des forêts de frêne avec la présence de groupements d'hélophytes nitratophiles, de forêts de saule blanc et de forêts climaciques à chêne pédonculé. Il caractérise des milieux stables et humides (dynamique alluviale atténuée) (ROULIER, 1998).

Les bryophytes y sont représentées par 12 types d'homécies différentes. L'image générale des homécies muscinales est plutôt homogène, **les groupements climaciques des milieux stables dominant.** Les bryophytes colonisent principalement les arbres de la strate supérieure, ainsi que le sol et le bois mort. La végétation muscinale est caractérisée par des communautés épiphytes liées au frêne, dominées par

Fig. 33 Système collinéen du Plateau (Lac de retenue): coenotaxons et syntaxons homologues (homécies) d'après ROULIER (1998), complété avec les SyE muscinaux.

Fig. 32 Modèle qualitatif généralisé de la dynamique des systèmes collinéens du Plateau (Lac de retenue) d'après ROULIER (1998), complété avec les homécies muscinales.

des synusies à *Homalia trichomanoides* dans la partie inférieure des troncs et par des synusies à *Ulota crispa* et *Frullania dilatata* dans la partie supérieure des troncs. Les communautés épigées évoluent de groupements caractéristiques de sols humides à texture fine, à des groupements des sols grumeleux, peu humides, humifères, dominés par *Plagiomnium undulatum* et *Eurhynchium striatum*. Les groupements épixyles sont présents dans les stades forestiers et absents dans les stades de fourrés.

Seuls quelques saules au stade arbustif ou arborescent sont recouverts à la base des troncs par des synusies à caractère post-pionnier, les autres synusies de la base des troncs sont attribuées à des homécies de type climacique. Les homécies de la partie supérieure des troncs, riches en hépatiques sont de types post-pionniers. Mis à part les synusies pionnières et post-pionnières liées aux dépôts sableux sous les fourrés de saule, les groupements épigés sont tous de type climacique.

Les **homécies muscinales épigées mettent en évidence le côté stable, peu dynamique du modèle**. Les communautés épigées de type climacique, liée à des milieux peu, voire pas perturbés, dominent nettement.

5.6.3.2 Système collinéen du Plateau (lacs de retenues) fig. 32, 33.

Le système des lacs de retenue est caractérisé par la dominance de forêts de saule blanc et des manteaux de saule des vanniers. L'un des sites réunis dans ce modèle est un système jeune (mis en place il y a 50 ans), l'autre, plus ancien, approche la centaine d'années (ROULIER, 1998). La dynamique alluviale est liée aux fluctuations régulières d'un plan d'eau qui provoque alternativement d'importantes inondations et des périodes prolongées d'exondation des sédiments, formant ainsi périodiquement des « nouvelles » rives.

Le modèle contient 12 homécies de bryophytes. Elles se répartissent préférentiellement entre les synusies épiphytes de la strate arborescente et le sol. Les synusies épiphytes à *Leucodon sciurioides* et *Leskea polycarpa* colonisent les parties supérieures des troncs de saule blanc. La base des troncs étant colonisée par des groupements paucispécifiques à *Brachythecium rutabulum*. Les frênes présents dans la petite strate arborescente sont colonisés par les groupements à *Ulota crispa* et *Frullania dilatata*. À la base des troncs, on retrouve les synusies basales pauvres en espèces et peu recouvrantes. Les groupements épigés sont soit absents, soit composés de synusies pionnières des sédiments neufs pour les parties nouvellement exondées ou encore représentées par des groupements héliophiles à caractère palustre dans les parties émergées, faiblement inondées. Dans les milieux forestiers présentant des synusies arborescentes post-pionnières à frêne, les communautés muscinales épigées sont de type climaciques, caractéristiques des sols grumeleux, peu humides. Les communautés épixyles sont présentes dans les stades forestiers, mais peu fréquentes et peu recouvrantes, une partie des bois morts devant être exportés hors des milieux forestiers lors des inondations.

Les homécies muscinales des trois types de stratégies sont présentes dans ce modèle (pionnier, post-pionnier, climacique). Les inondations successives maintiennent le système à un stade d'évolution initial ; la présence des homécies de type pionnière l'atteste. Les exondations régulières permettent un renouvellement périodique des stades pionniers, ceci est vrai non seulement pour les phanérogames, mais également pour les synusies muscinales. L'absence de synusies muscinales épigées dans certains stades initiaux peut être attribué à de longues durées d'inondation réduisant les chances de colonisation par les bryophytes. De manière générale, **les milieux fortement soumis aux inondations ne sont que peu colonisés par les communautés de bryophytes**, celles-ci s'expriment le mieux sur les larges troncs des saules blancs âgés.

Fig. 35 Système montagnard (cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme): coenotaxons et syntaxons homologues (homécies) d'après ROULIER (1998), complété avec les SyE muscinaux.

Fig. 34 Modèle qualitatif généralisé de la dynamique des systèmes montagnard (cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme) d'après ROULIER (1998), complété avec les homécies muscinales.

5.6.3.3 Système montagnard (cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme) fig. 34, 35.

La végétation du système montagnard se compose de communautés pionnières des sédiments nus et de fourrés de saules ou/et d'aulne blanc. La forêt montagnarde d'aulne blanc ou/et de saule drapé abrite une mégaphorbiaie dominée par la pétasite hybride et la forêt de hêtre ou d'épicéa constitue l'attracteur climacique du système (ROULIER, 1998).

Pour les bryophytes, 15 homécies différentes ont été définies, elles sont présentes dans toutes les strates du modèle. Les strates arborescentes de la forêt montagnarde de saules et d'aulne blanc sont colonisées par des groupements muscinaux caractéristiques de la base ou de la partie supérieure des troncs d'aulne, de saule ou de frêne. Ces mêmes groupements accompagnés de synusies caractéristiques des troncs d'épicéa se retrouvent dans la forêt climacique de hêtre ou d'épicéa. Les fourrés de saules quant à eux sont colonisés par un groupement héliophile et hygrophile dominé par *Calliergonella cuspidata* et *Cratoneuron filicinum*. Les communautés épigées sont très diversifiées : dans les formations herbacées ou de fourrés, elles sont représentées par des groupements à *Brachythecium rivulare* caractéristiques des sols humides à texture grossières, régulièrement inondés par les crues. Dans les stades forestiers dominés par les saules et l'aulne blanc, on relève des groupements épigés à *Plagiomnium undulatum*, *Eurhynchium hians*, *Calliergonella cuspidata* et *Cirriphyllum piliferum*, caractéristiques de sols grumeleux humides. Dans les forêts climaciques, on trouve des groupements dominés par *Eurhynchium striatum*, *Plagiomnium undulatum* et *Rhytidiadelphus triquetrus*, caractéristiques de sols humifères, peu humides. Des groupements du bois mort sont présents dans toutes les formations boisées, y compris dans les stades de fourrés. Des groupements des galets peu recouverts d'humus et de limon se retrouvent dans les fourrés et forêts de saules et d'aulne blanc.

La dominance des types d'homécies post-pionnières dans les groupements épigés peut être mis en relation avec une dynamique alluviale constante. Ces groupements correspondent au type de communautés herbacées, ils n'indiquent pas un stade d'évolution plus avancée vers les formations climaciques. Les groupements épigés de type climacique (rouge) ne dominent que dans la forêt climacique. Les groupements purement pionniers ne sont pas représentés ici, peut-être en raison du manque de surface de sédiments colonisables adéquats. Sur les substrats grossiers (galets) régulièrement soumis aux crues, peu de bryophytes ont été relevées, leur absence est sans doute due à la force et à la courte périodicité des crues. Lorsque les crues sont fortes, mais espacées et de courte durée, ce sont des groupements à tendance xérocline qui colonisent le substrat filtrant (steppes alluviales).

La diversité des groupements muscinaux est plus élevée ici que dans les 2 autres modèles, l'activité alluviale plus marquée génère des milieux plus diversifiés que dans les deux autres modèles présentés. **Le modèle montagnard reflète un système influencé par une dynamique active du cours d'eau.**

5.6.4 Conclusion

Les **groupements de bryophytes sont présents dans tous les compartiments des modèles décrits**, seules les zones souvent et longuement immergées sont parfois exemptes de bryophytes.

Les groupements épiphytes sont assez homogènes dans tous les modèles présentés. Certaines communautés épiphytes se retrouvent à travers toutes les formations forestières (comme par exemple les groupements dominés par *Ulotia crispa* et *Frullania dilatata*). D'autres groupements sont caractéristiques des troncs de saule blanc ou encore caractéristiques d'arbres âgés, ayant un tronc de large diamètre. D'une manière générale, ces groupements ne reflètent pas clairement l'activité alluviale

actuelle de la station. Les groupements liés au bois mort ne sont ici pas assez différenciés pour indiquer clairement un lien avec l'activité alluviale.

Dans les différents modèles généralisés, les homécies muscinales épigées mettent en évidence la dynamique du cours d'eau. Dans les systèmes stables, à dynamique alluviale faible (système endigué, tronçon à débit de restitution) les groupements de type climacique dominant et les synusies pionnières sont rares voire même totalement absentes. Dans les systèmes régulièrement soumis à une dynamique alluviale induite par les régulations des lacs de retenues, on relève des synusies pionnières caractéristiques. Pour le système montagnard des cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme, on constate, une structure équilibrée entre les synusies épigées hygrophiles de type post-pionnière et celles de type climacique.

5.7 Eléments d'un indice d'alluvialité

5.7.1 Introduction

Dès le milieu du 19^{ème} siècle, les hommes ont assidûment tenté de maîtriser les risques d'inondations liés aux cours d'eau ; de grandes entreprises de correction des eaux ont affecté les principales rivières de Suisse. Ces corrections consistaient généralement à augmenter les capacités de débit des cours d'eau, par des rectifications de tracés, des suppressions de bras secondaires et des endiguements. Les territoires ainsi soustraits à l'influence de la rivière permirent l'extension des surfaces agricoles et une densification de l'habitat. Le tableau suivant (Tab. 13) tiré de VISCHER (2003a) indique la durée des principales corrections et la longueur des tronçons concernés depuis le début du 18^{ème} siècle en Suisse. Une description détaillée de l'histoire de la protection contre les crues en Suisse, des origines jusqu'au 19^{ème} siècle est, par ailleurs, décrite par VISCHER (2003b).

Tab.13 Durée des travaux des principales corrections de cours d'eau en Suisse d'après VISCHER (2003a).

Durée des travaux	Rivière	Tronçons corrigés	Longueur (km)
1711-1714	Kander	Canal de la Kander	1
1807-1816	Linth	Walensee-lac de Zürich	15
1855-1865	Gürbe	Wattenwil-Aar	16
1856-1890	Nozon/Orbe	Orny/Orbe-Lac de Neuchâtel	9+11
1860-1890	Rhin	Landquart-Rüthi (SG)	40
1863-1884	Rhône	Brigue-Léman	103
1866-1875	Aar	Meiringen-Lac de Brienz	13
1868-1891	Thielle	Lac de Biemme-Büren an der Aare	12
1871-1920	Emme	Räbloch (comm. Schangau)-Aar	61
1874-1893	Thur	Bischofszell-Rhin	62
1878-1895	Glatt	Greifensee-Rhin	41
1881-1910	Töss	Fiscenthal-Dättlikon	42
1888-1912	Tessin	Bellinzone-lac Majeur	14
1895-1923	Rhin	Rüthi (SG)-Bodan	25
1911-1926	Muota	Hinterthal (comm. de Muotathal)-lac des Quatre-Cantons	9+6
1917-1987	Sarine	Montbovon-lac de Gruyère	16
1949-1955	Areuse	Travers-Couvet	14

L'autre utilisation majeure des cours d'eau est liée à la production d'énergie électrique. L'utilisation de la force hydraulique pour produire de l'électricité a débuté vers la fin du 19^{ème} siècle et actuellement 60% de l'énergie utilisée en Suisse est produite dans des centrales au fil de l'eau ou à accumulation (OFEN, 2003). Ces ouvrages ont également amené des changements importants dans les écosystèmes alluviaux, principalement par la mise en place de tronçons à débit de restitution, de barrages, de lacs de retenue et par une gestion artificielle des flux d'eau et de sédiments (BRAVARD & PETTS, 1996).

De par ces nombreux projets, **les milieux alluviaux encore proches de l'état naturel sont devenus de plus en plus rare. Sur une période de 150 ans, on estime à plus de 90% la diminution des surfaces de zones alluviales actives** (OFEFP, 1997). La situation est comparable dans d'autres pays européens (PETTS et al., 1989) ; elle a été examinée pour l'ensemble des zones humides de la zone tempérée par BRINSON & MALVAREZ (2002). Les facteurs de destruction des forêts alluviales en Europe ont déjà été mis en évidence il y a une vingtaine d'années par YON (1984).

Malgré des ouvrages de protection résistants et en général adaptés aux conditions hydrologiques, des crues de caractères exceptionnels à l'échelle de l'homme ont provoqué, ces derniers 30 ans, des dégâts catastrophiques dans plusieurs régions (OFEG, 2002b, 2002c). Les concepts même de protection contre les crues, préconisés par les ingénieurs des siècles passés, sont contestés par les spécialistes actuels. Depuis 5 à 10 ans, les milieux des constructions hydrauliques et les milieux de la protection de la nature recherchent des solutions communes pour redonner aux cours d'eau leur espace et une partie de leurs fonctions tout en assurant de façon durable la protection des personnes et des biens importants (OFEG, 2001).

Les fonctions des zones alluviales peuvent être classées dans quatre catégories (SCHNEIDER, 2002). Les fonctions hydrologiques, biogéochimiques et écologiques qui forment les fonctions naturelles d'une zone alluviale comprennent notamment : rétention des crues, filtration et recharge de la nappe phréatique, rétention et recyclage des nutriments, réservoir de biodiversité ; et quatrième la catégorie de fonctions socio-économiques (par exemple : pêche, éco-tourisme, énergie hydraulique). Les travaux entrepris actuellement lors des assainissements d'ouvrages de corrections examinent et tentent d'optimiser ces différentes fonctions. Plusieurs travaux de revitalisation des zones alluviales ont ainsi vu le jour en Suisse ces dernières années, ceux relatifs à des sites classés dans l'Inventaire fédéral des zones alluviales d'importance nationale sont présentés par LACHAT et al. (2001).

Les travaux d'assainissement liés à l'utilisation de l'énergie hydraulique (élévation du débit résiduel, par exemple) sont encore peu nombreux en Suisse (KNUTI, 2003). Ceci malgré une législation en vigueur (Loi sur la protection des eaux de 1991, Confédération Suisse) demandant des mesures d'assainissement supplémentaires lorsque le cours d'eau traverse un biotope d'importance nationale ou cantonale.

Dans le cadre des projets d'assainissement ou de revitalisation, les ingénieurs et biologistes associés à ces travaux doivent **évaluer l'état actuel des zones alluviales et définir des objectifs pour l'avenir de ces milieux**. Le but principal est de redonner au cours d'eau une structure et un fonctionnement durables qui soient le plus proche possible de son état naturel.

Utiliser les données de cette étude et de celle effectuée par ROULIER (1998) pour **mettre au point un outil d'évaluation** pour les biologistes confrontés à ces projets est un des objectifs de ce travail. Ce chapitre propose une démarche pour la mise en place **d'un indice d'alluvialité fondé sur des données phytosociologiques**. Il complète les propositions émises par ROULIER (1998) et considère l'apport des groupements muscinaux dans l'évaluation de l'état des zones alluviales à différentes échelles de temps et d'espaces.

5.7.2 Objectifs pour un indice d'alluvialité

Le terme d'alluvialité, néologisme consacré par l'usage, est défini de la manière suivante : l'alluvialité est une caractéristique des hydrosystèmes fluviaux qui reflète leur intégrité structurelle, fonctionnelle et dynamique. On peut distinguer plusieurs degrés d'alluvialité, allant des systèmes fortement transformés (faible degré d'alluvialité) à des systèmes naturels ou proches de l'état naturel (fort degré d'alluvialité).

Comme mentionné par ROULIER (1998), l'indice d'alluvialité tel que nous aimerions le développer ne constitue pas un instrument de diagnostic ponctuel pour une phytocénose, mais bien plus un outil **pour appréhender la notion de série dynamique au sein d'un site alluvial**. Il devrait nous renseigner sur le degré d'alluvialité général de la zone alluviale concernée et nous aider à prévoir le développement du système. De plus dans le présent travail, il s'agit, dans l'élaboration de l'indice, d'utiliser l'information contenue dans les groupements muscinaux et de voir à quel niveau d'organisation leur intégration est la plus pertinente.

En plus des objectifs cités par ROULIER (1998) qui indiquent « *qu'un tel indice devrait permettre notamment :*

- *De comparer les compartiments d'une zone alluviale, ou diverses zones alluviales d'une unité géographique et de définir une limite spatiale de la zone alluviale »,*

nous proposons les objectifs suivants :

- L'indice doit être global et capable de caractériser l'ensemble de la zone examinée. Il doit permettre de comparer des zones alluviales ou des phytocénoses dans l'espace et dans le temps.
- Il devrait indiquer vers quel état futur se fait l'évolution du système examiné, donc permettre de définir la tendance, la direction du développement d'un site.
- Il devrait fournir des indications sur la valeur biologique du milieu, donc sur les fonctions naturelles de la zone alluviale : celles-ci ont-elles augmenté ou diminué durant une période de temps donné, par exemple lors d'une comparaison de l'état d'un site avant et après une revitalisation ?
- Il devrait donner des indications sur l'objectif à poursuivre lors de la mise en place des mesures de revitalisation ou de protection.
- Il devrait être facile d'utilisation et permettre un diagnostic rapide.

Ces objectifs impliquent, entre autres, **d'avoir un système de référence** auquel l'état actuel ou futur des zones alluviales peut être confronté et comparé. Ces situations de référence devraient **correspondre à des zones alluviales naturelles ou proche de l'état naturel**. Enfin, c'est surtout le maintien des fonctions naturelles (hydrologiques, biogéochimiques et écologiques) de la zone alluviale et non seulement la conservation d'un lot d'espèces ou de communautés d'espèces, qui devraient être visé comme objectif principal lors de la mise en œuvre des mesures de revitalisation ou de protection de la nature (POIANI et al., 2000). CATTIN (2004), par l'étude de réseaux trophiques complets, indique, par exemple, qu'une approche limitée à un nombre restreint d'espèce ne permet pas de mettre en évidence des changements complexes et profonds du fonctionnement des écosystèmes. Dans l'idéal, c'est donc le plus grand nombre d'espèces que l'on devrait appréhender lors d'études de suivi liées à des mesures de renaturation ou de revitalisation.

5.7.3 Démarche et exemples

5.7.3.1 Principe de la réflexion

La réflexion s'appuie sur deux caractères fondamentaux et uniques des zones alluviales relevant de la complexité et de la dynamique de ces milieux : (1) la diversité, (2) la présence de communautés pionnières.

La diversité

Une grande diversité, tant au niveau spécifique qu'au niveau des groupements d'espèces, est certainement une des caractéristiques majeures des zones alluviales. Cette **biodiversité élevée** est à mettre en relation avec la complexité et la diversité des milieux mis en place et déterminés par les systèmes de régime des eaux et du charriage (NAIMAN & DECAMPS, 1997 ; GOPAL et al., 2000).

Les communautés pionnières

Une autre caractéristique majeure des zones alluviales est la **présence constante de groupements pionniers** liés aux perturbations périodiques et régulières des milieux. Ces perturbations entraînent des remaniements du substrat et de la topographie mettant en place ou libérant de nouvelles surfaces de sédiments. Une partie de la zone alluviale est donc périodiquement rajeunie, assurant ainsi le maintien de communautés pionnières. La zone alluviale active représente le seul milieu des régions industrialisées tempérées, si l'on excepte les marges proglaciaires et les glissements de terrain, dans lequel les successions primaires ont la possibilité de se dérouler (AMOROS & WADE, 1996).

Nous proposons d'établir l'indice d'alluvialité sur un système de référence mettant en relation les deux caractéristiques majeures évoquées ci-dessus.

5.7.3.2 Niveaux d'organisation

L'approche phytosociologique synusiale privilégie plusieurs niveaux d'organisation de la végétation. Chaque niveau est non seulement caractérisé par une combinaison de taxons phytosociologiques élémentaires, mais déterminé également par un certain nombre de propriétés structurelles, écologiques, chorologiques et dynamiques (GILLET, 1994). **Il s'agit donc de déterminer quel niveau d'organisation pourra fournir l'information adéquate pour l'élaboration d'un système de référence.** Les principaux indices de diversité ainsi que les éléments écologiques et dynamiques, déduits des relevés phytosociologiques introduits dans la base de données « Phytobase », sont réunis dans le tableau ci-dessous. Les données correspondant à la diversité et aux caractéristiques écologiques peuvent aisément être extraites de la base de données « Phytobase ». Quant aux caractéristiques dynamiques, elles doivent être déduites de la description des systèmes analysés.

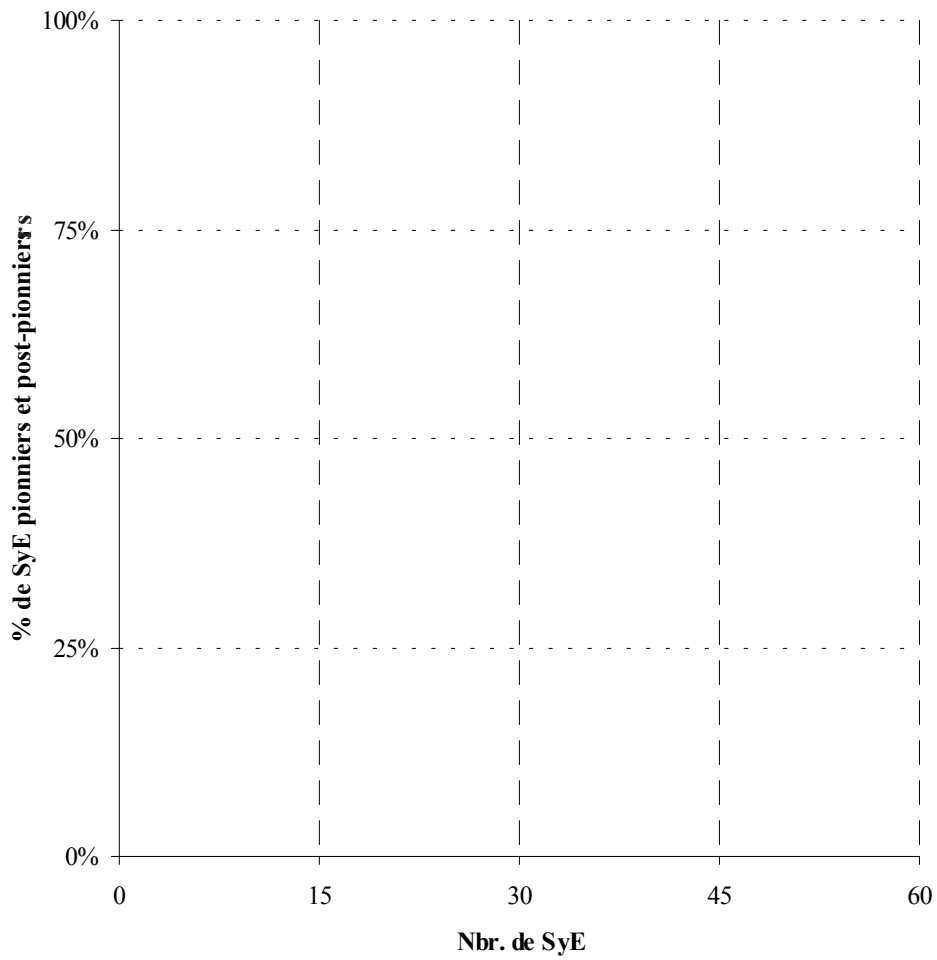
Taxons et niveaux	Indice de diversité	Caractéristiques écologiques	Caractéristiques relatives à la dynamique
SyE (syntaxon élémentaire) Niveau synusial	- Richesse (Nbr total d'espèces) - Richesse spécifique moyenne	- Spectre écologique basé sur la moyenne des valeurs écologiques des espèces	- Groupes comportementaux et phytosociologiques (définis sur la base des types stratégiques des espèces arborescentes et muscinales ou sur la classification phytosociologique des SyE pour les strate B et H.)
CoE (coenotaxon élémentaire) Niveau phytocénotique	- Richesse (Nbr total de SyE) - Richesse synusiale moyenne	- Spectre écologique par strate (A, B, H, M)	- Décalages floristiques - Relation intra-phytocénotique
GoE (géosigmat. élément.) Niveau caténaire	- Richesse (Nbr total de CoE) - Richesse phytocénotique moyenne		- Graphe systémique, description des séries caténares - Modèle qualitatif généralisé de la dynamique

Au **niveau synusial**, les SyE sont classés dans différents groupes comportementaux et phytosociologiques. Cette distinction permet de calculer le taux de groupements pionniers dans une zone alluviale. Au **niveau phytocénotique**, les groupes comportementaux mettent en évidence des décalages floristiques à l'intérieur des phytocénoses qui indiquent, lorsqu'ils sont prononcés (décalage accéléré des synusies), une transformation majeure de la zone alluviale (ROULIER 1998). Ce constat ne peut être fait qu'avec une analyse de chaque phytocénose au cas par cas. Quant au **niveau caténaire**, il décrit les relations spatiales et temporelles entre les phytocénoses. Ces descriptions de la dynamique ne sont pas facilement accessibles et donc peu pratiques pour être utilisées dans la définition d'un indice. **Les groupes comportementaux définis au niveau des SyE, par contre, sont aptes à indiquer l'importance des groupements pionniers dans un site donné** ; nous allons les choisir comme variables dans l'établissement de l'indice. Les valeurs indicatrices sont utiles pour caractériser les syntaxons élémentaires du point de vue des facteurs écologiques généraux (humidité, lumière, etc...) ; par contre, elles ne fournissent pas d'indication sur la dynamique fluviale ; dans un premier temps, ces valeurs ne vont pas participer à l'élaboration de l'indice.

Les indices de diversité les plus aisément calculables sont la richesse communautaire absolue (nombre total de syntaxons) et la richesse communautaire moyenne (nombre de syntaxons moyen par relevé), les autres indices (Shannon, régularité, etc..) nécessitant une mesure du recouvrement de chaque espèce ou groupement d'espèces. Ici, nous allons privilégier les indices de diversité ne tenant pas compte des recouvrements.

Parmi les trois niveaux d'organisation privilégiés, **c'est le nombre total de SyE qui semble être l'indicateur le plus approprié pour mettre en valeur la complexité des zones alluviales**. Le niveau d'approche des caténas est trop général ; deux à trois caténas au maximum ont été définies par zone alluviale, en général même un seul système caténaire caractérise la zone alluviale. Des variations faibles ne peuvent pas être mise en évidence si l'on considère ce niveau d'approche.

Fig. 36 Diagramme d'alluvialité (modèle brut)



Si le nombre de phytocénoses par site peut également entrer en considération comme indice de diversité, le niveau synusial nous semble toutefois le plus adapté à refléter l'activité alluviale. C'est à ce niveau d'intégration primaire que les processus alluviaux vont nous être le plus rapidement révélés et c'est également à ce niveau que les phénomènes (assèchement, manque de remaniement du substrat) menant à une banalisation de la végétation alluviale vont être le plus rapidement décelés. Les petits changements au sein d'une phytocénose (modification d'une synusie, par exemple) seront moins vite mis en évidence au niveau des coenotaxons.

Deux phytocénoses forestières par exemple pourront avoir suivant leur stade évolutif soit l'ensemble des syntaxons élémentaires qui les constituent en commun soit à l'extrême seulement un syntaxon élémentaire en commun, celui de la strate arborescente. Dans les situations intermédiaires, souvent rencontrées, ce seront entre 2 et 6 syntaxons qui seront identiques. Ces fines différences ne seront pas visibles dans la typologie des phytocénoses, les phytocénoses ayant 5 ou 2 syntaxons en commun sur 10 seront intégrées dans la même catégorie. Or, la diversité des stades intermédiaires est liée à une activité alluviale constante et périodique. Sans ces contraintes et perturbations les phytocénoses évoluent toutes vers un climax climatique. Les syntaxons élémentaires, par contre, mettent en évidence de manière plus fine la complexité du milieu.

Les variables choisies pour rendre compte de l'alluvialité d'une zone alluviale sont donc : **la richesse en syntaxons élémentaires et le pourcentage de syntaxons élémentaires pionniers et post-pionniers ou hygrophiles**. Le choix de ces deux critères permet d'établir un diagramme dans lequel les zones alluviales pourront être placées (fig. 36).

5.7.3.3 Exemples

A titre d'exemple, les zones alluviales collinéennes de Plateau et celles de l'étage montagnard du Nord des Alpes sont placées sur un diagramme mettant en relation **la diversité des syntaxons élémentaires et le pourcentage de syntaxons élémentaires pionniers et post-pionniers ou hygrophiles ou hygrophiles à mésophiles** (SyE de couleur bleu ou verte dans les graphes systémiques). Les bryophytes n'ayant pas été relevées dans tous les sites, nous utiliserons, dans un premier temps les données contenant les bryophytes et dans un deuxième temps, pour avoir un spectre de données plus large, nous les compléterons avec celles des autres sites, tirées de ROULIER (1998) se référant aux modèles généralisés de l'étage collinéen du Plateau et de l'étage montagnard. Le tableau 14 résume les données disponibles, les objets pour lesquels il existe des données bryologiques étant notés en gras. Les données sur les SyE sont tirées de la base de données « Phytobase » ; tous les relevés phytocénotiques effectués dans un site ont été considérés. Les tableaux bruts de chaque site se trouvent en annexe (annexe 9).

Le diagramme de la fig. 37 distribue les 11 sites alluviaux le long de deux axes représentant la diversité des SyE en abscisse et le pourcentage de SyE à caractère pionnier et post-pionnier ou hygrophile en ordonnée, sans tenir compte des données relatives aux bryophytes. La fig. 38 représente les sites pour lesquels des données bryophytiques sont disponibles.

Les constatations suivantes peuvent être faites (fig. 39) :

- La répartition des sites dans les diagrammes est très semblable, que l'on inclue ou non les SyE bryophytiques. L'introduction des données bryophytiques abaisse légèrement le taux de SyE pionniers et post-pionniers dans tous les sites et augmente le nombre total de SyE présents.
- Le site 18b (partie située au-delà des digues de l'objet 18 Thurauen Wil-Weieren) se détache clairement des autres sites. Il représente une zone alluviale endiguée à dynamique réduite.

Fig. 37 Diagramme d'alluvialité des sites collinéens du Plateau (numéro en gras) et des sites montagnards, sans données bryologiques

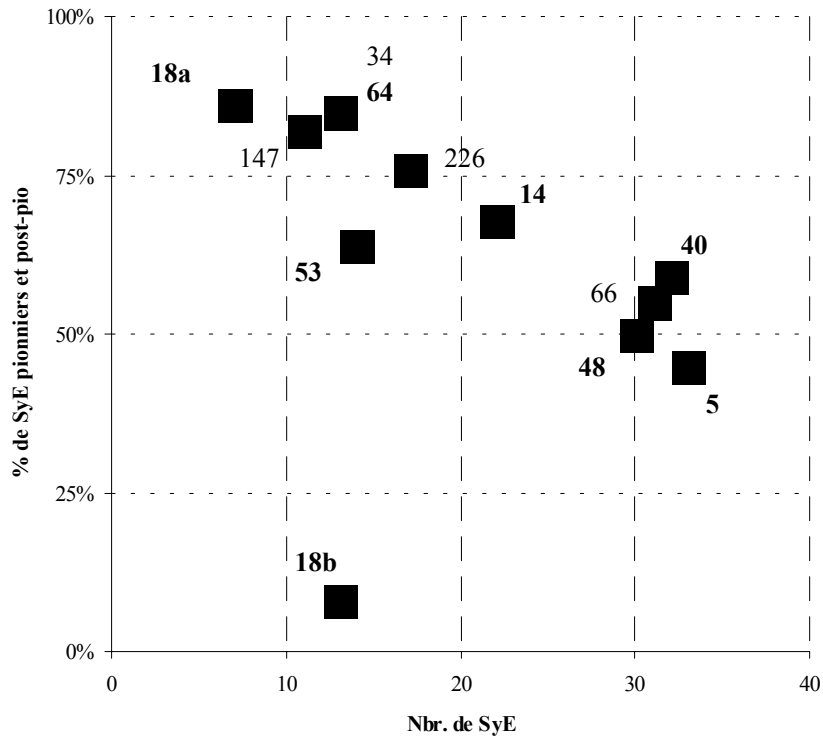
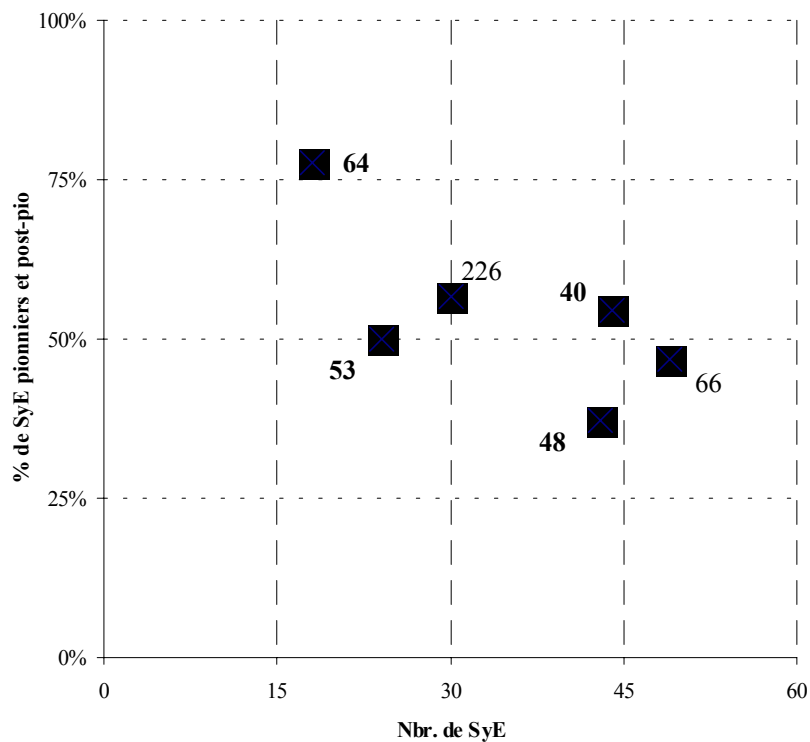


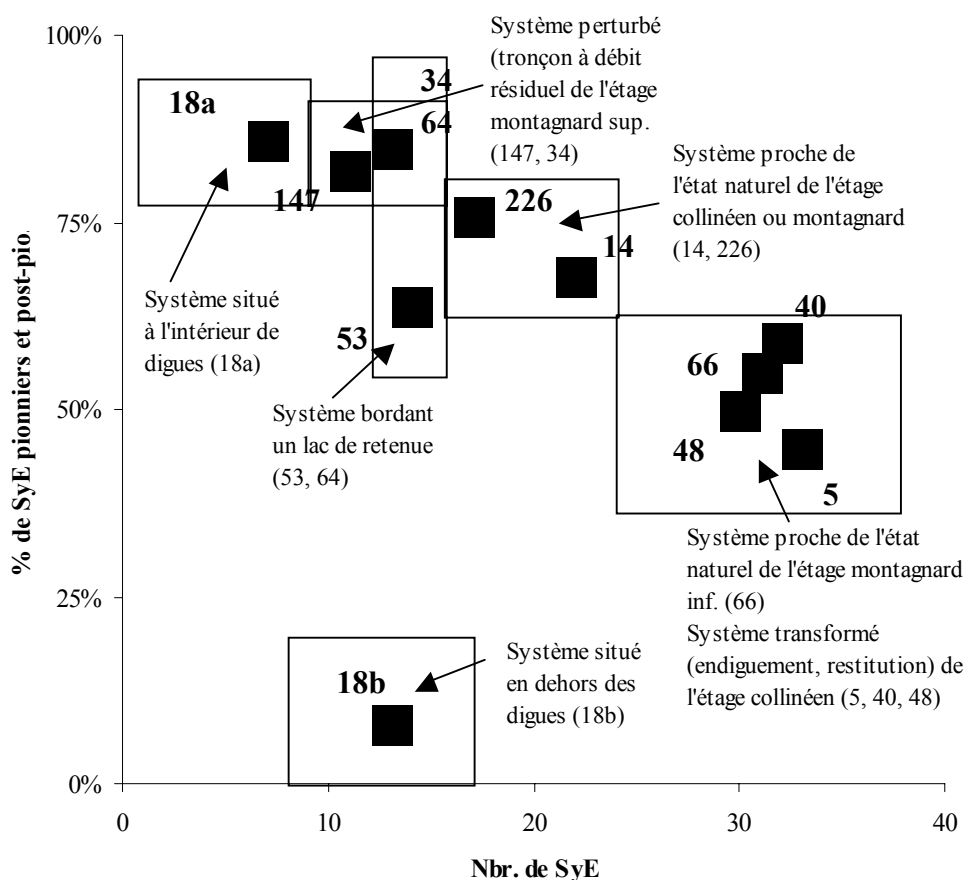
Fig. 38 Diagramme d'alluvialité des sites collinéens du Plateau (numéro en gras) et des sites montagnards (données bryologiques comprises)



- Les sites restants peuvent être divisés en deux sous-groupes. Le premier groupe situé dans la partie droite médiane du diagramme contient trois sites du Plateau perturbés par les actions humaines (5, 40 et 48) ainsi que le site 66 peu perturbé de l'étage montagnard inférieur. Le deuxième groupe, placé dans la partie supérieur gauche et médiane du diagramme contient :
 - 2 sites proches de l'état naturel des étages collinéen et montagnard (14, 226).
 - 2 sites bordant un lac d'accumulation (53, 64). Le site 64 est caractérisé par un taux de SyE pionniers et post-pionniers nettement supérieur à celui du site 53. On peut supposer des variations plus amples du niveau d'eau dans le site 64.
 - 2 sites perturbés (tronçon à débit résiduel) de l'étage montagnard supérieur (34, 147),
 - et la partie située entre les digues de l'objet 18 Thurauen Wil-Weieren (18a).

Un essai de généralisation du diagramme d'alluvialité est présenté dans le chapitre suivant (Chap 6).

Fig. 39 Diagramme d'alluvialité des sites collinéens du Plateau et des sites montagnards, désignation des compartiments alluviaux



Tab. 14 Représentation des SyE pionniers, post-pionniers et climaciques dans les sites collinéens du Plateau et montagnards. Les données avec bryophytes sont en gras. Les données encadrées ont été utilisées pour élaborer le diagramme d'alluvialité.

Objet	Nom	Etage	Région naturelle	Dynamique alluviale	Cours d'eau	Débit	Nbr. total de SyE	Nbr. total de SyE avec bryo.	Nbr. SyE pionniers	% SyE pionniers	Nbr. SyE pionniers avec bryo.	% SyE pionniers avec bryo.	Nbr. SyE post-pionniers	% SyE post-pionniers	Nbr. SyE post-pionniers avec bryo.	% SyE post-pionniers avec bryo.	Nbr. SyE climaciques	% SyE climaciques	Nbr. SyE climaciques avec bryo.	% SyE climaciques avec bryo.	Autres SyE (palustres, xéroclines)				
Modèles qualitatifs généralisés de la dynamique des systèmes collinéens du Plateau (cours d'eau naturels et endigués)	5	collinéen	Plateau	réduite	endigué naturel	naturel	33	4	4	12%	11	33%	15	45%	16	48%	16	48%	2	2	2				
	14	collinéen	Plateau	réduite	naturel naturel	naturel	22	3	3	14%	12	55%	15	68%	6	27%	6	27%	1	1	1				
	40	collinéen	Plateau	réduite	endigué restitution	restitution	32	9	9	28%	10	31%	14	32%	19	59%	13	41%	20	45%					
	48	collinéen	Plateau	réduite	naturel restitution	restitution	30	43	5	17%	5	12%	10	33%	11	26%	15	43%	25	58%	2				
Modèle qualitatif généralisé de la dynamique des systèmes collinéens du Plateau (incision du cours d'eau)	18a	collinéen	Plateau	forte	naturel naturel	naturel	7	3	3	43%	3	43%	6	86%							1	1			
	18b	collinéen	Plateau	réduite	endigué naturel	naturel	13	0	0	0%	1	8%		8%	1	8%	12	92%							
Modèle qualitatif généralisé de la dynamique des systèmes collinéens du Plateau (lacs de retenues)	53	collinéen	Plateau	fluctuation d'un plan d'eau	lac de retenue		14	24	4	29%	4	17%	5	36%	8	33%	9	64%	12	50%	2	14%	9	38%	3
	64	collinéen	Plateau	fluctuation d'un plan d'eau	lac de retenue		13	18	6	46%	8	44%	5	38%	6	33%	11	85%	14	78%	1	8%	3	17%	1
Modèle qualitatif généralisé de la dynamique des systèmes montagnards (cours d'eau naturels ou peu transformés par l'homme)	34	montagnard sup.	Alpes centrales	forte	naturel restitution	restitution	13	4	4	31%	7	54%	11	85%			1	8%			1	1	1		
	66	montagnard inf.	Nord des Alpes	forte	naturel restitution	naturel	31	49	9	29%	10	20%	8	26%	13	27%	17	55%	23	47%	12	39%	24	49%	2
	147	montagnard sup.	Alpes du sud	forte	naturel restitution	restitution	11		4	36%		5	45%	9	82%			1	9%			1	1	1	
226	montagnard sup.	Nord des Alpes	forte	forte	naturel naturel	naturel	17	30	6	35%	7	23%	7	41%	10	33%	13	76%	17	57%	4	24%	13	43%	

5.7.4 Contribution des bryophytes

La démarche développée ci dessus, concerne une zone alluviale dans son ensemble (un secteur fonctionnel au sens d'AMOROS et al. (1988)), ayant comme invariant principal, la structure des rives (endiguée ou non) et le régime hydrologique et de charriage (perturbé ou non). **Les communautés bryophytiques** n'apportent à ce niveau **pas d'information supplémentaire**, elles **indiquent les mêmes tendances**. Le rapport entre la diversité et le taux de SyE pionniers et post-pionniers est très semblable, que l'on tienne compte ou non des mousses (cf. fig. 37 et fig. 38). L'utilisation des bryophytes pour la mise au point d'un indice n'apporte pas d'informations supplémentaires.

Par contre, la prise en compte des synusies muscinales s'avère informative si l'on examine le niveau phytocénotique, par exemple dans le but d'établir un constat ou une comparaison entre plusieurs phytocénoses. **Les phénomènes de décalage floristique sont particulièrement bien mis en évidence par les synusies muscinales épigées**. La présence de groupements muscinaux épigés climaciques dans des phytocénoses révélant une strate arborescente pionnière (décalage floristique accéléré) a été constatée, non seulement dans les sites 40 et 66 comme le mentionne ROULIER (1998) pour les seules phanérogames, mais également dans deux autres sites de l'étage collinéen, transformés par l'activité humaine. Il s'agit des sites: 48 Alte Aare : Lyss – Dotzigen (tronçon à débit de restitution) et 53 Niederried – Oltigenmatt (bord d'un lac d'accumulation pour l'énergie hydraulique). Le même décalage a été décelé entre les synusies épiphytes caractéristiques de formation pionnière et les synusies épigées déjà caractéristiques de formations plus mûres.

5.7.5 Conclusion

Les seules données issues des relevés phytosociologiques nous ont permis de définir un diagramme d'alluvialité, dans lequel les différents types de zones alluviales se répartissent selon l'intensité et la constance des processus dynamiques alluviaux. L'intégration des données bryophytiques apporte, à ce niveau d'approche, peu d'information complémentaire sur l'état du site alluvial pris dans son ensemble. En revanche, au niveau d'organisation de la phytocénose les bryophytes apportent des informations supplémentaires, notamment en mettant clairement en évidence les situations de décalage floristique, où les groupements épigés des formations pionnières ou post-pionnières sont souvent caractéristiques des stades les plus avancés de la série dynamique.

6. Discussion générale

6.1 Introduction

Les principaux résultats du chapitre précédent sont ici discutés et confrontés aux données et conceptions issues de la littérature. Un bilan de l'étude contenant un retour aux hypothèses de recherche exposées dans le chapitre 1 sera présenté dans le chapitre suivant (chap. 7).

Décrire et expliquer l'organisation et le fonctionnement d'un système complexe sur la base des communautés de bryophytes est l'objet fondamental de cette recherche. L'outil principal utilisé pour appréhender cette complexité est la phytosociologie synusiale intégrée. Les niveaux d'organisation successifs considérés et l'interprétation des séries dynamiques mettent en évidence une série de caractéristiques et de constats présentés et discutés ci-dessous.

6.2 Les bryophytes en tant qu'indicateurs de l'activité alluviale

La structure, la dynamique et la composition des zones alluviales résultent des interactions complexes entre l'hydrologie, la géomorphologie, la lumière et la température (NAIMAN & DECAMPS, 1997). Le facteur le plus important déterminant l'ensemble de leurs caractéristiques structurelles et fonctionnelles est le régime hydrologique (GOPAL & JUNK 2000 ; WARD et al. 1999, KEDDY 2000 in TOCKNER et STANFORD 2002). La dynamique fluviale, par le biais des processus d'inondation, de sédimentation et d'érosion, engendre des conditions écologiques variables dans l'espace et dans le temps. Un des objectifs de cette étude est de décrire de quelle manière la flore bryophytique est indicatrice de cette activité alluviale. La capacité d'indication des bryophytes est traitée sous trois angles différents. Tout d'abord, il s'agit de déterminer la capacité des bryophytes à refléter la diversité des habitats alluviaux, en particulier en comparaison avec les autres communautés végétales présentes. Puis, l'analyse des spectres de stratégies adaptatives des bryophytes est confrontée à l'activité alluviale et pour terminer l'aptitude des bryophytes à mettre en évidence les transformations de l'activité alluviale notamment celles provoquées par l'homme est discutée.

6.2.1 Diversité des habitats

La diversité des habitats ne représente qu'un aspect de la diversité biologique. Selon NOSS, (1994), repris par WARD et al., (1999), trois aspects principaux de la diversité caractérisent chaque niveau d'organisation du monde vivant : l'aspect structurel, l'aspect fonctionnel et celui lié à la composition. La diversité structurelle au niveau des écosystèmes est représentée par la diversité des habitats. Les autres aspects concernent : la diversité des communautés (diversité en composition « compositional diversity ») et celle des processus (diversité fonctionnelle).

De plus, les fluctuations temporelles de ces éléments constituent certainement une caractéristique importante dans les milieux soumis à des bouleversements périodiques. L'aptitude des bryophytes à mettre en valeur la variété des habitats dans les systèmes alluviaux peut être analysée à différentes échelles de perception.

A un niveau supra-régional, en considérant tous les sites inventoriés dans cette étude, le pourcentage d'espèces de bryophytes recensées **dans les 11 sites** du Plateau et de la partie occidentale du Nord des Alpes (13% de la bryoflore de la Suisse) est comparable à celui des espèces de phanérogames relevées dans les mêmes stations (14%). **Proportionnellement la richesse des bryophytes observée dans les**

sites étudiés est aussi élevée que celle des phanérogames. La capacité à refléter divers habitats dans les systèmes alluviaux a été examinée par la comparaison du coefficient de variation des valeurs indicatrices de l'intégralité des relevés synusiaux (paragraphe 5.2.3.7). Sur la base de cette analyse, **les synusies muscinales mettent en évidence une gamme d'habitats égale, ou, même supérieure, à celle exprimée par la strate herbacée.** Plus particulièrement, elles mettent en évidence de façon plus fine les diverses variations liées à la température et à la valeur de réaction du substrat.

A l'échelle d'un site, l'analyse des phytocénoses et des séries dynamiques a également montré que les synusies muscinales sont régulièrement présentes dans plusieurs compartiments de la phytocénose, tant dans sa dimension horizontale (colonisation du sol : pierre, terre, eau, bois mort) que verticale (synusies épiphytes). Seule la partie souterraine de la phytocénose n'est pas colonisée par les bryophytes.

Ces constatations faites aux différents niveaux d'organisation de la végétation **confirment que les bryophytes, malgré leur discrétion, mettent en évidence une grande diversité d'habitats dans les systèmes alluviaux.** Deux précisions doivent encore être apportées à cette constatation.

- Tout d'abord, il faut rappeler que l'espace vital d'une espèce (« la surface dont ont besoin en moyenne les individus d'une espèce pour leur développement normal » GOUNOT, 1969) est proportionnel à sa taille et que la sensibilité des végétaux aux finesses du milieu dépend de leur espace vital. Les petites espèces pourront être sensibles à des variations plus fines du milieu que les grandes espèces (DE FOUCAULT, 1985). Il en découle que **les habitats mis en évidence par les bryophytes ne recouvrent pas ceux déterminés par les autres strates,** bien plus, **ceux-ci complètent la palette d'habitats mis en évidence par les autres strates** ; ensemble, ils composent les habitats d'une phytocénose.
- Ensuite, il faut encore préciser que **les bryophytes occupent une position généralement subordonnée dans l'organisation des phytocénoses. L'hétérogénéité mise en évidence par les bryophytes est largement dépendante de la structure des phytocénoses et des micro-environnements créés par les strates supérieures,** notamment dans les écosystèmes forestiers.

6.2.2 Stratégies adaptatives indicatrices de l'activité alluviale

Les phytocénoses soumises à la dynamique alluviale peuvent être totalement ou partiellement détruites par des crues intensives, ou partiellement « rajeunies » ou « régénérées » par les crues périodiques qui freinent l'évolution autogène du milieu. Les phytocénoses des terrasses supérieures poursuivent leur évolution sans perturbations durant de nombreuses années (la dynamique autogène domine) (DECAMPS et al., 1988). Une activité alluviale intense risque donc de détruire périodiquement certains habitats et les communautés végétales et animales qui en dépendent. Seules des stratégies de vie adaptées à ces conditions permettent à la flore et la faune de survivre (NAIMAN & DECAMPS, 1997), par exemple en recolonisant rapidement les nouvelles surfaces mises en place par le cours d'eau (BAYLEY, 1995). L'examen des stratégies adaptatives devrait donc nous renseigner sur l'intensité des processus alluviaux.

Dans quelle mesure et de quelle manière les stratégies adaptatives des bryophytes et des communautés de bryophytes reflètent-elles l'activité alluviale ? Cette question a été abordée à deux niveaux principaux d'organisation de la végétation : le niveau synusial (paragraphe 5.2) et le niveau phytocénotique (paragraphe 5.3). Aussi bien l'approche descriptive utilisée pour caractériser les syntaxons élémentaires que l'approche explicative réalisée lors de l'analyse des phytocénoses ont montré qu'**une relation entre l'activité alluviale, exprimée par la présence de traces de crues et les types de stratégies pouvait être**

mise en évidence. Les syntaxons élémentaires indicateurs d'une dynamique alluviale forte et régulière, ayant un effet destructeur ou régénérateur, sont caractérisés par une proportion d'espèces de type « coloniste » plus élevée que 25%. D'autres syntaxons élémentaires caractérisés par un taux de type « permanente vivace » proche de 50% ont été individualisés ; ils colonisent des milieux moins régulièrement touchés par les crues, tels que les anciens bras de crues. Quant aux milieux à dynamique alluviale réduite, ce sont des syntaxons élémentaires dominés par le type stratégique « permanente vivace » qui les caractérisent. L'analyse sous contrainte des phytocénoses a **confirmé que le type « coloniste » était lié à une activité alluviale intense et surtout que le type « permanente vivace » y était opposé.** Les recherches de DURING (1982) et de LLORET (1988) mettent également en évidence une relation entre les spectres des stratégies et les conditions environnementales, notamment la fréquence et la longueur des périodes de conditions d'humidité adéquates et la stabilité du substrat (DURING, 1992).

Les stratégies adaptatives des bryophytes, telles que DURING (1979) les a définies, permettent de différencier les milieux stables rarement touchés par les crues, des milieux instables périodiquement renouvelés. Ces constatations devraient encore être consolidées par une approche quantitative plus objective des facteurs de la dynamique alluviale. Les données relatives à l'activité alluviale utilisées ici, se fondent uniquement sur des estimations de terrain, aucune mesure de distance à la rivière ou d'élévation par rapport au cours d'eau n'ayant été effectuées.

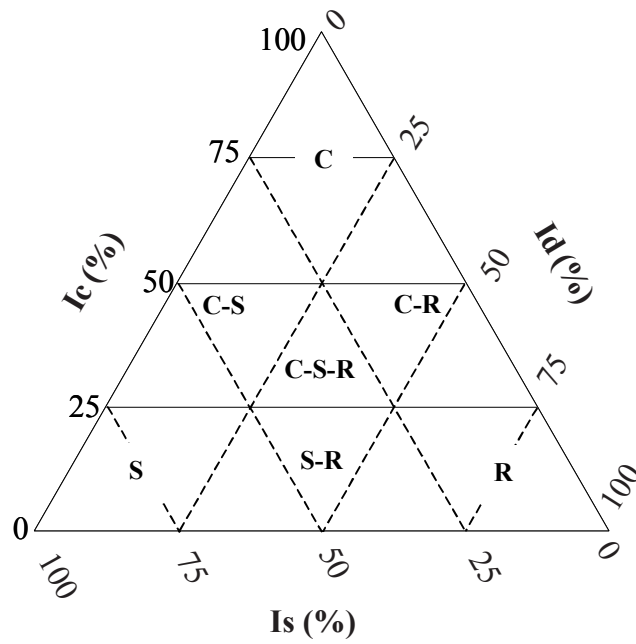
Relations avec le modèle des stratégies adaptatives « C-R-S » de Grime

Le modèle général de stratégies adaptatives élaboré par GRIME et al. (1988) pour les plantes vasculaires suppose que la survie des plantes et des populations de plantes est déterminée par deux facteurs principaux : les contraintes et les perturbations. Les contraintes représentent les facteurs limitant la croissance et les perturbations ceux qui détruisent une partie ou la totalité des plantes. Un troisième facteur prépondérant dans le modèle de Grime intervient lorsque les contraintes et les perturbations sont faibles, c'est alors la compétition entre les espèces qui devient le facteur dominant. Chaque espèce peut ainsi être placée à l'intérieur d'un triangle équilatéral dont les côtés représentent un gradient de l'intensité de chacun des trois facteurs. Les sommets du triangle désignent trois types de stratégies : les compétiteurs, les stress-tolérants (supportant un taux de contraintes élevé) et les rudéraux (supportant un taux de perturbation élevé) (fig 40).

Les relations entre les bryophytes et la théorie des stratégies des plantes vasculaires a également été analysé par GRIME et al. (1990). A l'intérieur du modèle, les bryophytes sont placés dans un sous-espace limité à la partie inférieure du triangle avec un centre de distribution localisé dans la catégorie stress-tolérante - rudérale (fig. 41). Les bryophytes ne sont pas considérées comme des compétiteurs puisqu'elles n'ont pas le pouvoir de monopoliser les ressources en compétition avec les plantes voisines. Leur dominance dans certaines formations (par exemple dans les tourbières) est liée au fait qu'elles accaparent durablement les éléments nutritifs alors que les plantes vasculaires endurent plus de pertes par un taux de renouvellement élevé et peu de défense contre les herbivores (GRIME et al., 1990).

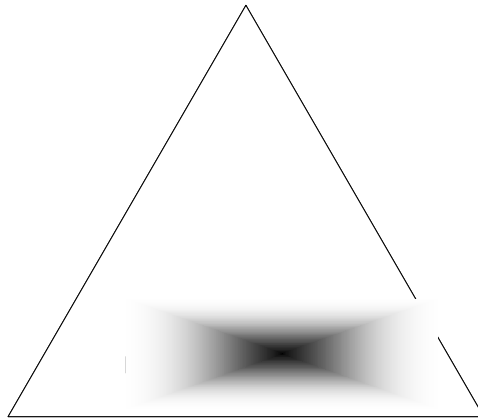
Les différences de stratégies principalement mises en évidence dans notre étude sont liées aux perturbations du milieu et, dans une moindre mesure, aux contraintes existantes. Elles correspondent donc à une position des espèces ou des syntaxons élémentaires plus ou moins proche du pôle des « rudérales » du triangle de Grime.

Fig. 40 Modèle des types stratégiques (d'après GRIME et al., 1990)



Légende: C: compétiteur; S: stress-tolérant; R: rudéral. Ic: intensité de la compétition; Is: intensité du stress; Id: intensité des perturbations.

Fig. 41 Localisation des bryophytes dans le modèle de Grime (d'après GRIME et al., 1990)



Les stratégies nous ont permis de situer les espèces de bryophytes par rapport au gradient stress-tolérant – rudéral.

6.2.3 Communautés de bryophytes indicatrices des atteintes à la dynamique alluviale

Les modifications apportées à la zone alluviale par les activités humaines sont multiples. Lors de la cartographie des zones alluviales de Suisse (GALLANDAT et al. 1993), de nombreux types d'atteintes ont été répertoriés, comprenant des modifications apportées au régime des eaux et du charriage (endiguement, prise d'eau, extraction de gravier, barrage) ou des atteintes directes à la zone alluviale sous forme par exemple de plantation, de construction de routes ou encore de dépôts divers. Dans ce contexte, des propositions pour une utilisation durable des zones alluviales inscrites à l'Inventaire fédéral des zones alluviales d'importance nationale ont été réalisées par ROULIER et al. (2001).

Les effets de ces modifications sur l'évolution des communautés végétales ainsi que sur le fonctionnement des écosystèmes alluviaux sont relatés dans de nombreux travaux, notamment : BRAVARD et al. 1986 ; DECAMPS et al. 1988 ; NILSSON et al. 1991 ; PAUTOU et al. 1992 ; REICH, 1994 ; TOCKNER et STANFORD 2002. Un des principaux constats découlant de ces études révèle qu'une diminution nette des processus fondamentaux de l'activité alluviale (érosion, sédimentation, inondation) provoque des modifications dans la composition des communautés vivantes : les communautés caractéristiques de l'activité alluviale sont remplacées par des formations moins typiques se rapprochant plutôt des groupements climaciques du voisinage. Ces transformations influencent également les fonctions écologiques des zones alluviales en empêchant les différentes connexions et flux de matière et d'énergie entre les compartiments de la zone alluviale.

Aucune relation entre certains types de communautés muscinales et les modifications apportées à la zone alluviale par l'homme n'a été mise en évidence lors de l'analyse effectuée au paragraphe 5.3.6. Aucun lien direct entre un type de syntaxon élémentaire et une atteinte particulière à la zone alluviale n'a pu être vérifié à l'aide des variables que nous avons utilisées. Par contre, les communautés indicatrices d'une certaine activité alluviale ont pu être identifiées. **L'absence de ces groupements est donc souvent liée à l'altération de la dynamique alluviale induite par les activités humaines, de manière indirecte, et non pas à l'activité humaine proprement-dite.**

C'est avant tout en considérant les différents composants de la phytocénose que la dynamique actuelle du système alluviale peut être évaluée. Les groupements de bryophytes, à l'instar des communautés herbacées, signalent, par le biais du phénomène de décalage floristique, l'évolution de la végétation en direction de formations stables proches du climax.

Mentionnons encore que certains groupements bryophytiques sont favorisés par les constructions dues à l'homme le long des cours d'eau. PHILIPPI (1993a), lors d'une étude sur la bryoflore du cours moyen et inférieur du Main en Allemagne, a observé que les communautés bien développées se trouvaient presque exclusivement à la sortie de l'écoulement des usines hydroélectriques, directement sur les constructions ou sur les enrochements qui forment les rives, ou encore dans les échelles à poisson qui accompagnent les barrages. Ces substrats n'ont pas été étudiés dans notre travail.

6.3 Influence des groupements de bryophytes sur la différenciation phytosociologique des phytocénoses

Les comparaisons effectuées dans les paragraphes 5.3 et 5.4 (analyse des phytocénoses et analyse des caténas) ont montré que les groupements muscinaux influençaient fortement la différenciation phytosociologique, ceci particulièrement au niveau du regroupement des phytocénoses. Au niveau des caténas, seules des influences mineures ont été mises en évidence : la discussion ne sera pas reprise ici, la comparaison s'appuyant sur un très petit nombre de relevés. Les raisons pouvant expliquer les différences apparues lors de l'analyse des phytocénoses sont discutées ci-dessous. Les influences des communautés de phanérogames sur les conditions environnementales touchant les bryophytes sont particulièrement prises en considération.

6.3.1 Importance des facteurs endogènes

Les facteurs écologiques déterminant les types de communautés de bryophytes dans une phytocénose peuvent être séparés en deux catégories principales, (1) **les facteurs exogènes** du milieu qui préexistent à l'installation d'une biocénose et qui contribuent à conditionner son existence et (2) **les facteurs endogènes** du milieu correspondant à l'ensemble des éléments du milieu créés ou modifiés par les êtres vivants d'une biocénose (GILLET et al., 1991 ; GOBAT et al. 2003). La création de ce « milieu endogène » est considéré par GILLET (1986) comme une propriété fondamentale et intrinsèque d'une phytocénose.

Les conditions microclimatiques

De par leur position subordonnée dans la structure des phytocénoses, les bryophytes sont particulièrement dépendantes des conditions écologiques intra-phytocénotiques (SLACK, 1982 ; LECOINTE, 1988). Dans une étude réalisée dans les forêts du centre-est suédois, WEIBULL (2001) a montré que la composition des groupements muscinaux recouvrant des blocs de pierre siliceux intra-forestiers était principalement liée au type d'arbre surplombant les blocs et à l'abondance de litière déposée. Les arbres, considérés comme des édificateurs ou éléments structurants, constituent certainement un des éléments majeurs transformant l'environnement physique des groupements de bryophytes. Néanmoins, dans les stations forestières, ce sont l'ensemble des strates (arborescente, arbustive et herbacée) qui contribuent à définir les microhabitats des bryophytes, sans oublier l'importance des types de sol, plus particulièrement des premiers millimètres du sol qui constituent un critère de différenciation majeur pour les bryophytes épigées. Dans cette optique, les plantes vasculaires interviennent uniquement comme composants structurants physiques, ayant un effet sur les conditions microclimatiques des bryophytes.

La structuration du sol

Dans le cas des bryophytes épigées, seuls les premiers millimètres du sol vont être exploités par les mousses. BARDAT (1989) a montré qu'un même groupement bryophytique pouvait s'installer aussi bien sur des sols où l'humus brut n'avait que quelques millimètres d'épaisseur que sur ceux où il atteignait plusieurs centimètres. D'autre part, BUREAU (1995) ainsi que WEBER & GOBAT (2002) ont constaté que la différenciation de l'horizon organo-minéral (humus) constituait un critère pertinent pour caractériser l'évolution pédologique en milieu alluvial. Des milieux les moins stables, proches du chenal principal, aux milieux les plus stables, situés sur les parties les plus exhausées et les plus éloignées du chenal, on note un épaissement de l'horizon organo-minéral, ainsi qu'un affinement de sa texture permettant le développement

d'une structure de plus en plus nette et stable. Il ressort des analyses effectuées que les sols des milieux pionniers (saulaies principalement) se différencient nettement des autres sols. Les sols des milieux plus stables (de l'aunaie à la hêtraie) étant plus proches entre eux qu'ils ne le sont des sols des milieux pionniers. Seuls les premiers millimètres du sol ont une influence sur les communautés muscinales. On peut imaginer qu'au niveau de perception des bryophytes, les conditions s'homogénéisent rapidement lorsqu'on passe des milieux régulièrement soumis à la dynamique alluviale aux milieux plus stables.

Convergence des groupements muscinaux

L'intégration des bryophytes dans les tableaux phytosociologiques a provoqué le regroupement de divers types de forêts post-pionnière à climacique. On peut admettre que dans ces formations les facteurs exogènes liés à la dynamique alluviale sont réduits (inondation, érosion, sédimentation), et que ce sont les conditions écologiques endogènes qui conditionnent prioritairement la présence des bryophytes. On peut émettre l'hypothèse que, pour des types forestiers tendant vers un même climax, l'avancement de l'évolution autogène (création de méso- et microclimats internes, structuration du sol) est lié à une augmentation de l'homogénéité des conditions écologiques entre les phytocénoses. Ce phénomène se traduit par une convergence des types de communautés de bryophytes. CARBIENER et al. (1988) observe pour certains cas de successions secondaires après endiguement, une diminution des différenciations stationnelles qui conduit à une convergence des stades mûrs vers des peuplements assez uniformisés mésotrophes et mésophiles voire mésoxérophiles.

6.3.2 Autres facteurs écologiques responsables de la différenciation phytosociologique

A l'opposé, dans les milieux régulièrement soumis à l'activité alluviale, l'évolution autogène est freinée. Ce ralentissement de la succession est défini par AMOROS & PETTS (1993) comme une boucle de rétroaction négative. Dans ce contexte, les communautés de bryophytes sont dépendantes de l'effet combiné des facteurs exogènes et des conditions écologiques générées par les formations pionnières. Les petites accumulations de sable observées à l'aval des bouquets de saule sur des levées de galets, sont régulièrement colonisées par des groupements de bryophytes, alors qu'elles sont souvent absentes du reste du banc de galets si le courant des crues est par exemple trop fort. Ces levées de sables sont liées à la présence des saules, mais également à la force du régime hydrique et à la charge de sédiments transportée par le cours d'eau. Ensuite, comme l'on montré ARNOLD & GOBAT (1998), la présence des bryophytes induit une boucle de rétroaction positive par piégeage des particules fines transportées par les crues et provoque ainsi une accélération de la pédogénèse.

Fig. 42 Système alluvial de l'étage collinéen du Plateau incluant les bryophytes

6.4 Intégration des groupements bryophytiques dans les graphes systémiques et les modèles généralisés de la dynamique

Aux paragraphes 5.5 et 5.6, les synusies muscinales ont été intégrées dans les graphes systémiques puis dans les modèles généralisés de la dynamique décrits par ROULIER (1998). Ces graphes et modèles mettent particulièrement en évidence l'organisation spatiale et les liens temporels entre les communautés végétales des différents stades de la succession. En guise de synthèse, les principales caractéristiques des phytocénoses de deux systèmes alluviaux, le système alluvial collinéen du Plateau et le système montagnard du Nord des Alpes, sont illustrées dans les figures 42 et 43. Les éléments, repris des descriptions des modèles généralisés correspondants, sont complétés par les phytocénoses aquatiques non représentées dans les modèles généralisés.

6.4.1 Groupements bryophytiques caractéristiques (fig. 42 et 43)

Il n'existe que peu de littérature décrivant les groupements muscinaux de l'ensemble d'une zone alluviale (du cours d'eau aux terrasses supérieures). Les données les plus complètes ont été trouvées chez PHILIPPI (1972). Notons encore que les descriptions des groupements épigés intra-forestiers font souvent défaut dans les publications phytosociologiques bryologiques. Ceci est partiellement lié au fait que bon nombre de travaux phytosociologiques basés sur la méthode sigmatiste « classique » incluent la strate muscinale épigée dans les relevés des associations forestières ; elles ont donc été moins souvent prises en compte par les bryologistes.

Les communautés aquatiques

Les descriptions concernant la colonisation des cours d'eau et de leurs rives sont par contre, plus abondantes. Les références suivantes ont trait à la bryoflore aquatique ou semi-aquatique des cours d'eau ; elles regroupent des descriptions phytosociologiques, écologiques et des listes d'espèces (PHILIPPI 1968, 1987, 1993a ; HUEBSCHMANN v. 1973 ; MARSTALLER 1987 ; SLACK & GLIME 1985 ; DHEN 1978 ; STINGL 1991 ; MARTINEZ-ABAIGAR & EDERRA 1992 ; SCHUBIGER-BOSSARD et al. 1996).

Dans notre étude, parmi les 6 communautés relevées trois sont strictement aquatiques, elles ne sont pas liées à des formations herbacées ou arbustives (signalées comme communauté d'hydrophytes dans les fig. 42 et 43). Trois autres croissant préférentiellement sous des communautés pionnières ou mégaphorbiaies sont qualifiées de groupements hygrophiles. VITT & GLIME (1984) considèrent que les gradients environnementaux les plus importants pour les bryophytes colonisant les habitats aquatiques sont le courant et les variations du niveau de l'eau. Les fluctuations du niveau de l'eau n'ont pas été mesurées ici, par contre un groupement des courants plutôt lents (*Fontinaletum antipyreticae*) et un autre des courants plus rapides (*Rhynchostegietum riparioidis*) ont été différenciés. Ces phytocénoses ne constituent pas un stade de la série dynamique décrite, elles doivent être considérées à part.

Les communautés forestières

Dans son étude des forêts alluviales du Rhin entre Bâle et Mannheim, PHILIPPI (1972) observe les communautés suivantes : tout d'abord il signale, dans les forêts de saule blanc, une végétation bryophytique peu développée et paucispécifique, en raison des inondations de longue durée. A l'occasion *Eurhynchium hians*, *Calliergonella cuspidata* et *Bryum argenteum* ont été rencontrés. Dans les forêts alluviales à

Fig. 43 Système alluvial de l'étage montagnard du nord des Alpes incluant les bryophytes

orme et chêne soumises annuellement à des crues en début d'été (forêts post-pionnières), il note également le rôle infime joué par les groupements épigés dominés par *Eurhynchium hians*. Enfin dans les forêts proche du climax, non soumises aux crues, dans lesquelles *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus* représentent les arbres dominants, il indique des communautés muscinales plus riches en espèces. *Eurhynchium hians*, *Plagiomnium undulatum* et *Fissidens taxifolius* sont le plus souvent rencontrées. Les groupements épigés définis pour les formations forestières du système collinéen du Plateau (fig. 42) correspondent parfaitement aux descriptions relatives ci-dessus.

Les forêts alluviales de Pologne étudiées par SIENKIEWICZ et al. (2001) présentent également une rare bryoflore épigée pour les forêts pionnières à saule et peuplier. Quant aux forêts post-pionnières à climaciques dominées par *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa*, *Ulmus minor* et *Quercus robur*, elles présentent une large gamme de géophytes vernaux, attestant du caractère stable des stations (ROULIER 1998) ; les bryophytes épigées dominantes citées sont *Plagiomnium undulatum*, *Eurhynchium hians*, *Eurhynchium zetterstedti* (espèce proche de *Eurhynchium striatum* parfois considérée comme une sous-espèce, FRAHM & FREY, 1983) et *Brachythecium rutabulum* correspondant aux espèces caractéristiques définies ici pour les mêmes stades forestiers (fig. 42).

Les communautés épiphytes sont présentes dans tous les compartiments du système alluvial, pour autant qu'il soit boisé, même les jeunes fourrés de saule ou d'aulne sont colonisés. La constance de certains groupements (*Ulotetum crispae*) à travers toutes les formations arbustives et arborescentes dénote une absence de lien entre ces groupements et les processus alluviaux, leur position élevée sur les troncs les soustrayant aux influences des inondations. Des espèces telles que *Frullania dilatata* présentes dans la majorité des relevés de l'*Ulotetum crispae* ne supportent guère l'inondation ; selon PHILIPPI (op. cit.), la tolérance serait de moins de 2 jours par année. D'autres espèces (*Homalia trichomanoides* par exemple) caractéristiques de la base des troncs et ayant leur optimum dans les forêts post-pionnières supportent, elles, jusqu'à 20 jours d'inondation par année.

La description des communautés muscinales correspond en majeure partie à celle réalisée par d'autres auteurs dans des situations comparables. Les groupements épigés caractérisés dans notre étude, apportent, cependant, une image plus détaillée et plus complète des communautés bryophytiques alluviales épigées intra-forestière.

6.4.2 Groupements bryophytiques épigés indicateurs des processus alluviaux

Parmi les différentes strates muscinales observées, ce sont particulièrement les communautés épigées qui fournissent des informations sur la dynamique alluviale actuelle. D'une part elles sont peu présentes ou même absentes des phytocénoses à forte dynamique alluviale ; d'autre part, elles indiquent, par le phénomène des « décalages floristiques », une évolution avancée vers des situations stables. Les décalages observés entre les types stratégiques des différentes strates se mettent en place lorsque les contraintes changent de manière brusque ou graduelle et que les perturbations font défaut. Dans les systèmes transformés, où les crues n'inondent plus les terrasses alluviales, on retrouve par exemple des synusies épigées climaciques sur le sol des forêts des stades dynamiques initiaux ou post-pionniers. Ces décalages attestent d'une stabilité de la station actuelle, plus élevée que par le passé. Pour les plantes vasculaires, des situations de décalages floristiques ont été décrites par GALLANDAT et al. (1993) et par ROULIER (1998) ; alors que des situations d'introgressions d'éléments de forêts climaciques dans des groupements alluviaux situés à l'extérieur de digues ont été relatées par CARBIENER et al. (1988) pour les zones alluviales rhénanes.

6.5 Elaboration d'un indice d'alluvialité incluant les bryophytes

La bioindication par les bryophytes

Parmi les indices d'évaluation proposés dans la littérature, ceux traitant des milieux alluviaux concernent en règle générale l'état écologique du cours d'eau lui-même. Plusieurs évaluations de la qualité des cours d'eau ont ainsi été réalisées à l'aide de la flore bryologique, notamment par EMPAIN & LAMBINON (1974) et VANDERPOORTEN et al. (1999). D'un point de vue plus général, les bryophytes ont souvent été utilisées comme organismes bioindicateurs de pollution, que ce soit de l'eau, des sols, de l'air ou pour leur capacité à accumuler les métaux lourds. ANDO (1980) dans une bibliographie de l'utilisation des bryophytes cite plus de 150 références bibliographiques relevant de ces sujets.

Les indices fondés sur la géomorphologie, l'hydrologie et les substrats

Une caractérisation de la zone alluviale à l'aide d'indices écologiques a été proposée par TOCKNER & WARD (1999) : la diversité structurelle d'un cours d'eau proche de l'état naturel est caractérisée par la conjonction de plusieurs indices comprenant l'hétérogénéité géomorphologique, hydraulique, du substrat ou encore l'hétérogénéité écotonale calculée comme le rapport entre la longueur du périmètre du niveau moyen des eaux (longueur des rives) et celle de l'interface surface colonisée par la végétation/surface non colonisée. Comme autre indice, TOCKNER et al. (2001, 2002) mentionnent que la présence d'îles peut être représentative de l'intégrité écologique d'un cours d'eau ou que la proportion de longueur des rives par kilomètre linéaire de cours d'eau constitue également un indice de naturalité du cours d'eau. La relation entre ce dernier indice et la richesse ou l'abondance de la faune piscicole a été relevée par PONT & PERSAT et SCHIMER et al. (in ROUX & COPP, 1996).

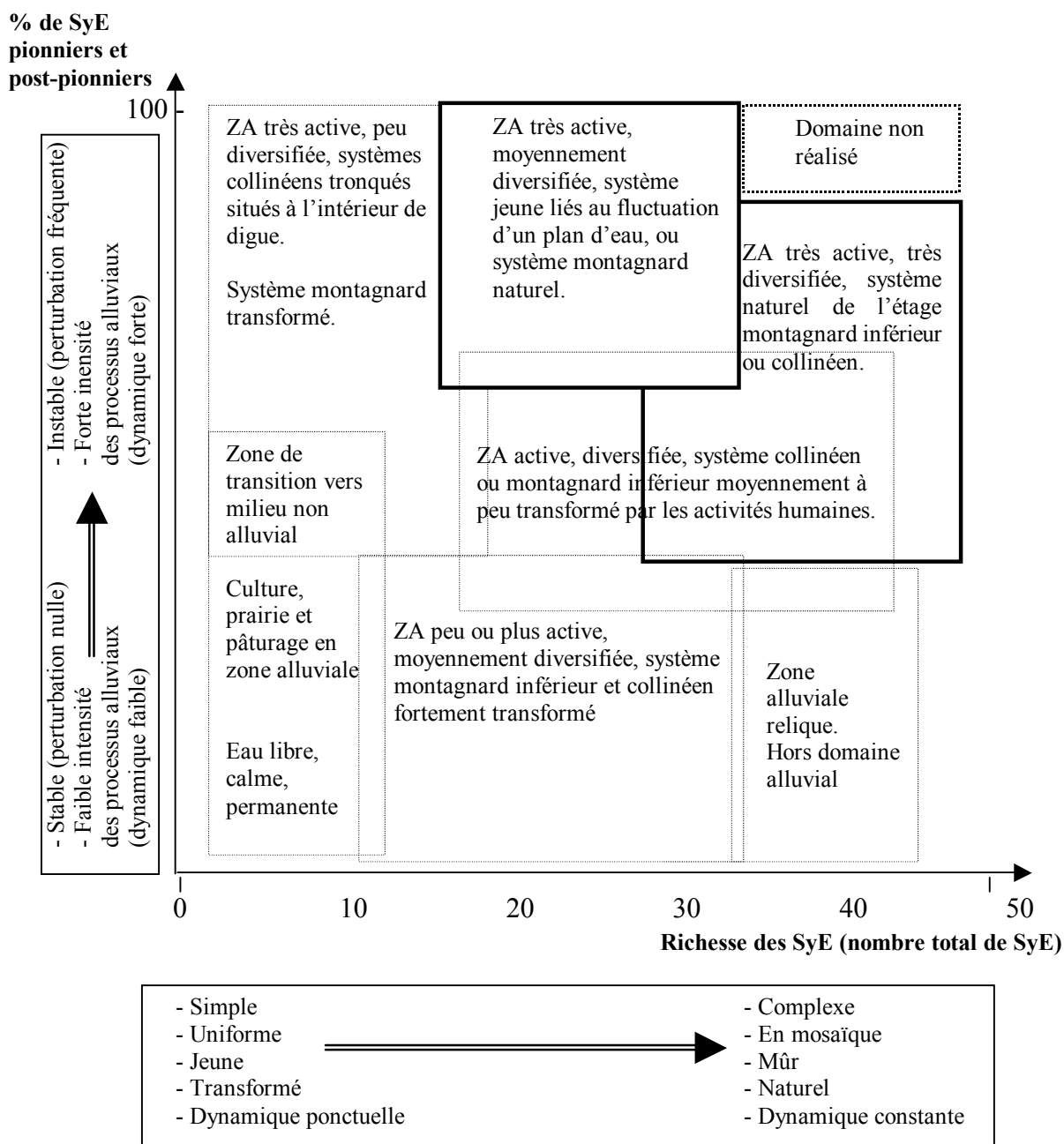
Les indices fondés sur la végétation

D'autres indices de caractérisation de la zone alluviale établis sur des données relatives à la végétation ont été proposés par PAUTOU (1984), repris dans LARGE et al. (1996). Ces auteurs placent les forêts alluviales de la plaine du Rhône entre Genève et Lyon dans un organigramme en fonction de trois facteurs écologiques majeurs : l'élévation par rapport au niveau de la nappe phréatique, la teneur en matière organique de l'horizon A et le régime de la nappe phréatique correspondant à la part que représentent les apports météorologiques sur l'alimentation de la nappe phréatique. Par contre, aucun indice fondé sur la végétation, mesurant le degré d'alluvialité d'une zone alluviale n'a été trouvé dans la littérature consultée. Seuls ROULIER (1998) propose des critères pour un indice d'alluvialité et KOHLER et al. (2000) comparent des méthodes standardisées pour le suivi de l'évolution de la végétation alluviale. La méthodologie proposée par ROULIER (1998) se fonde uniquement sur la comparaison des recouvrements relatifs des stades dynamiques au sein des sites. L'aspect de la diversité n'est pas directement intégré à l'indice. C'est cet aspect que nous avons complété.

6.5.1 Proposition d'un indice fondé sur les communautés végétales

Les éléments d'un indice d'alluvialité esquissé au chapitre 5.7 mettent en relation la **diversité des communautés et la proportion des communautés pionnières et post-pionnières** d'un site. Ils sont repris ci-dessous dans un **essai de généralisation pour les zones alluviales de l'étage collinéen du Plateau et de l'étage montagnard du Nord des Alpes**.

Fig 44 **Diagramme d'alluvialité mettant en relation la richesse synusiale et le taux de présence des synusies pionnières et post-pionnières ou hygrophiles pour les zones alluviales de l'étage collinéen du Plateau et de l'étage montagnard du nord des Alpes.**



Le diagramme (fig. 44) dissocie une large gamme de zones alluviales (abrégées ZA), fortement ou peu transformée par l'homme, à dynamique alluviale forte ou réduite, constante ou ponctuelle. Différents qualificatifs sont attribués aux extrémités des axes du diagramme, indiquant les modifications principales ou les modes de fonctionnement prépondérants à chaque extrémité du diagramme.

Les compartiments désignant des systèmes proches de l'état naturel sont encadrés en trait plein, ils sont caractérisés par une diversité moyenne à élevée (entre 20 et 50 SyE) et un taux de syntaxons élémentaires pionniers et post-pionniers généralement plus élevé que 50%. Les systèmes très perturbés sont répartis dans le bord gauche et le bas du diagramme, indiquant soit un manque de diversité soit un déficit en communautés pionnières et post-pionnières. Les systèmes peu transformés sont placés vers le centre du diagramme, révélant un léger déficit en diversité accompagné d'un manque de communautés pionnières et post-pionnières. Les diagonales du diagramme représentent d'une part un gradient de transformation de la zone alluviale et d'autre part un gradient altitudinal.

Les valeurs de richesse et les pourcentages de communautés pionnières et post-pionnières sont fondées sur les données de ROULIER (1998) et sur les relevés muscinaux effectués dans cette étude. Les limites entre les différentes catégories, par contre, s'appuient sur les données de terrain de ce travail mais aussi sur celles d'autres auteurs de la littérature et sur les connaissances générales personnelles du fonctionnement des zones alluviales. Elles constituent une première proposition et devraient être évaluées par l'examen de plusieurs autres sites de référence situés à différentes altitudes, modérément ou fortement transformés par les activités humaines. La grandeur des catégories indiquent également que le nombre de communautés et le pourcentage de communautés pionnières varient au cours du temps, ces variations correspondent à une sorte de pulsion naturelle de la zone alluviale qui fait intervenir les contraintes et perturbations issues de la dynamique alluviale et les capacités de résiliences des phytocénoses alluviales (AMOROS & PETTS, 1993 ; LUSSI et al., 2003).

Un tel diagramme permet de positionner un site alluvial par rapport à un autre et de comparer ainsi leur état général. Par une approche diachronique, en effectuant régulièrement un inventaire des synusies présentes, il permet d'esquisser la tendance évolutive d'un site au cours du temps. Par contre, il ne permet pas de comparer les phytocénoses entre elles. Un examen plus détaillé des différents niveaux d'organisation de la végétation est nécessaire, si un constat plus approfondi doit être réalisé. Les problématiques d'espèces envahissantes néophytes, par exemple, ou celles de la protection d'espèces rares, ne peuvent pas être abordées en s'appuyant uniquement sur cette approche.

7. Synthèse

Evaluer l'aptitude des communautés de bryophytes à déterminer l'intensité de l'activité alluviale constitue le but principal de cette étude. La poursuite de cet objectif a été jalonnée par une série d'hypothèses de recherche exposées au début de ce travail (chap. 1). L'objectif de cette synthèse est de déterminer dans quelles mesures les hypothèses ont été vérifiées au cours du travail et sur quels résultats et conclusions repose le bilan général de l'étude.

Les trois hypothèses de base ainsi que les hypothèses secondaires sont reprises et évaluées ci-dessous :

Les communautés bryophytiques peuvent être utilisées comme indicateurs de l'activité alluviale.

Les communautés bryophytiques réagissent plus rapidement aux perturbations du milieu que les communautés phanérogamiques. Ceci les rend particulièrement aptes à la bioindication de changements soudains et exceptionnels.

- Les descriptions des séries dynamiques réalisées au paragraphe 5.5 ont mis en évidence des décalages floristiques (cf. § 5.5.3.1 ; §5.5.3.2 ; § 5.5.3.3 ; § 5.5.3.5) qui indiquent que les bryophytes réagissent plus rapidement aux nouvelles conditions écologiques que les phanérogames, notamment lorsque la dynamique alluviale est freinée, voire éliminée par les activités humaines. Parmi les différents compartiments colonisés par les bryophytes, ce sont les communautés épigées qui sont le plus aptes à mettre en évidence ces tendances évolutives. Dans les formations forestières pionnières souvent inondées, c'est leur absence qui indique des conditions d'alluvialité proches de l'état naturel. Les communautés bryophytiques épigées sont donc indicatrices du degré d'alluvialité.

Les communautés bryophytiques révèlent de manière très fine la grande diversité des habitats alluviaux. De par leur large répartition et leur pouvoir de colonisation de substrats très variés, elles sont indicatrices de processus alluviaux dans l'ensemble de la zone alluviale.

- L'hétérogénéité des habitats a été mise en évidence par le calcul du coefficient de variation des valeurs indicatrices écologiques (cf. paragraphe 5.2.3.7). Les communautés de bryophytes expriment pour la majorité des valeurs indicatrices (lumière, humidité, réaction et température) une variété comparable ou supérieure de conditions écologiques à celle calculée pour la strate herbacée.
- Ensuite, les descriptions des séries dynamiques du paragraphe 5.5 ont montré que les groupements muscinaux colonisent la plupart des compartiments de la zone alluviale, et que l'absence de communautés épigées était liée à des situations fortement influencées par la dynamique alluviale (formations pionnières longtemps inondées).

Ces éléments indiquent que les communautés muscinales sont aptes à mettre en évidence la diversité des habitats alluviaux dans les sites étudiés.

La capacité de bioindication dépend en particulier de stratégies adaptatives (life-strategies).

Plusieurs résultats confirment que la prise en compte des stratégies adaptatives au niveau des syntaxons élémentaires ou au niveau des phytocénoses fournit des indications sur la dynamique alluviale des milieux :

- Les spectres des stratégies adaptatives utilisées pour caractériser les syntaxons élémentaires (paragraphe 5.2.3.2) mettent en évidence le type stratégique « coloniste » mieux représenté dans les milieux soumis à une dynamique alluviale forte.
- Une corrélation entre le taux de traces de crues et le taux d'espèces de type « permanente vivace » des groupements forestiers ou des fourrés est mise en évidence dans l'écogramme présenté au paragraphe 5.2.3.3 ; les groupements aquatiques ou subaquatiques ne participent pas à cette corrélation, ils appartiennent à des séries dynamiques distinctes, dont le stade final reste fortement lié au facteur eau. Quant à l'analyse directe réalisée au paragraphe 5.3.5, elle a principalement mis en évidence la relation entre l'absence de crues et le type stratégique « permanente vivace ».

Certaines communautés de bryophytes sont révélatrices des modifications apportées à la zone alluviale par les activités humaines (endiguement, exploitation électrique, extraction de gravier, sylviculture, ...).

- La relation directe entre une atteinte à la zone alluviale et un ou plusieurs syntaxons élémentaires n'a pas été mise en évidence dans l'analyse sous contrainte réalisée au paragraphe 5.3.6. Aucune tendance nette n'a été révélée par les essais d'ordinations. La variable environnementale expliquant au mieux la variation des données est la variable « trace de crue », les variables liées au débit du cours d'eau ou à l'endiguement n'expliquent que très faiblement la variation des syntaxons élémentaires au sein des phytocénoses.

La différenciation phytosociologique des coenotaxons et la classification au sens large (les niveaux hiérarchiques mis en évidence) sont modifiés par l'intégration des groupements bryophytiques.

Le niveau d'organisation phytosociologique prioritairement modifié est celui de la phytocénose par rapport à la caténa.

- La comparaison des tableaux de phytocénoses (§ 5.3) et de caténas (§ 5.4), avec les classifications proposées par ROULIER (1998), ont montré que les modifications au niveau d'organisation de la phytocénose étaient plus importantes qu'au niveau d'organisation de la caténa. En effet, le regroupement des caténas n'est que peu influencé par la prise en compte des communautés muscinales. Les phytocénoses, par contre, sont fortement influencées par l'intégration de la strate muscinale. On constate que les bryophytes ont un pouvoir unificateur ; souvent, elles réunissent des coenotaxons phytosociologiquement proches et mettent ainsi en évidence des niveaux hiérarchiques supérieurs (cf. § 5.3.3). Au niveau des caténas cet effet est tamponné par la présence souvent conjointe des coenotaxons phytosociologiquement proches dans une même caténa (cf. § 5.4.3).

L'intensité de la modification, autrement dit la spécificité des groupements muscinaux dans la phytocénose, dépend des conditions du milieu et du degré d'évolution de la phytocénose.

- La comparaison des tableaux complets (phanérogames + mousses) et partiels (mousses ou phanérogames uniquement) des phytocénoses (§ 5.3.4) a principalement mis en évidence une influence double des syntaxons élémentaires muscinaux sur le regroupement des phytocénoses. Dans certains cas, ils fragmentent les groupes en apportant une précision écologique, par exemple en séparant, sur la base des syntaxons épiphytes, les formations plus âgées des plus jeunes. Dans d'autres cas, la constance des syntaxons muscinaux à travers plusieurs types de forêts mûres (post-pionnières à climacique) réunit les groupes de phytocénoses et met ainsi en évidence une convergence des facteurs micro- à mésoclimatiques et édaphiques au sein des formations forestières proches du climax.

Un indice de l'activité alluviale (indice d'alluvialité) intégrant la bioindication amenée par les communautés bryophytiques permet de différencier plus clairement et plus finement les milieux alluviaux.

La richesse synusiale comparée au niveau de la caténa est particulièrement à considérer.

- La prise en compte de l'ensemble des synusies d'une caténa dans l'élaboration d'un indice présenté sous la forme d'un diagramme d'alluvialité a été proposé au paragraphe 6.5. Ce diagramme différencie des sites alluviaux ou une partie de sites constituant des caténas. Les sites alluviaux sont placés dans le diagramme selon deux indices de diversité: la richesse communautaire d'une part et la proportion de communautés pionnières et post-pionnières d'autre part. A ce niveau d'intégration, les bryophytes indiquent les mêmes tendances que le reste des synusies relevées dans la caténa (cf. § 5.7.4), elles permettent donc de différencier plus clairement les milieux mais pas de les différencier de manière plus fine. C'est au niveau d'intégration phytocénotique que les communautés de bryophytes permettent une différenciation plus fine des milieux, notamment par la mise en évidence des phénomènes de décalage floristique.

8. Conclusion

8.1 Les communautés de bryophytes et l'activité alluviale

La phytosociologie synusiale intégrée s'avère être un outil puissant pour mettre en valeur la complexité des milieux, elle donne une image complète de la phytocénose et permet de définir des relations spatiales et temporelles entre les synusies ou les phytocénoses. L'étude des communautés de bryophytes dans les sites alluviaux de la Sarine et de l'Aar a ainsi permis de compléter la description de plusieurs séries dynamiques de la végétation.

La typologie des communautés muscinales ainsi que leur intégration dans les graphes systémiques des séries dynamiques montrent que les bryophytes, de par leur diversité spécifique et communautaire et leur présence ou absence des différents compartiments de la zone alluviale, sont aptes à déterminer l'intensité de l'activité alluviale. Dans ce cadre, l'examen des stratégies adaptatives des bryophytes apporte également des éléments utiles à la définition de la dynamique alluviale des milieux colonisés.

Les descriptions et les analyses effectuées ont contribué à proposer un « indice d'alluvialité » fondé sur des données phytosociologiques intégrant les communautés muscinales. L'indice se présente sous la forme d'un diagramme alluvial mettant en relation la richesse communautaire et la proportion de communautés pionnières et post-pionnières. Il évalue un site alluvial dans son ensemble et permet de comparer plusieurs sites entre eux ou d'appréhender les tendances d'évolution d'un site.

8.2 Perspectives

Les limites de notre recherche suggèrent naturellement d'ajouter divers prolongements à ce travail. Seuls 11 sites alluviaux ont été examinés dans notre étude, un élargissement des données aux zones alluviales de Suisse, en particulier aux autres sites étudiés par ROULIER (1998) donnerait une image plus complète des communautés de bryophytes et permettrait de compléter la typologie débutée ici.

L'échelle temporelle n'a été abordée que marginalement dans ce travail, une meilleure prise en compte du facteur temps, par le biais d'analyses diachroniques des phytocénoses par exemple, permettrait de définir plus précisément l'échelle temporelle à laquelle se déroule les processus menant aux décalages floristiques observés.

L'évaluation de nombreux sites à l'aide du diagramme d'alluvialité permettrait de définir plus clairement les limites des catégories tracées dans le diagramme et contribuerait à tester l'utilité d'un tel diagramme pour la pratique.

Enfin, les sites que nous avons étudiés présentent tous, à différents degrés, des transformations liées aux activités humaines. Un examen approfondi de sites de référence naturels ou proches de l'état naturel, colonisant de vastes surfaces, dans laquelle la dynamique de la végétation peut s'exprimer sans contrainte anthropique, devrait être entrepris. L'importance des sites de références doit être soulignée, ceci particulièrement pour des milieux sujets à de nombreuses revitalisations telles que les zones alluviales. Les connaissances sur leur organisation et leur fonctionnement vont non seulement guider les travaux de revitalisation mais elles serviront également à évaluer le succès des mesures prises.

Bibliographie

- AMOROS C. & BORNETTE G., 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47, p. 761-776.
- AMOROS C., BRAVARD J.-P., REYGROBELLET J.-L., PAUTOU G., ROUX A.-L., 1988. Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écocomplexes. *Bull. Ecol.* 19 (4), p. 531-546.
- AMOROS C. & PETTS G. E., 1993. *Hydrosystèmes fluviaux*. Collection d'écologie 24. Masson. Paris. 300 pp.
- AMOROS C. & WADE P. M., 1996. *Ecological successions*. In *Fluvial hydrosystems*, G. E. Petts & C. Amoros (eds), Chapman & Hall, London. p. 211-241.
- ANDO H., 1980. Bibliography of the use of bryophytes. *Hikobia* 8, p. 424-448.
- ARNOLD C., 1994. *Etude des bryophytes des steppes alluviales de la Sarine à Rossens - Fribourg*. Trav. de diplôme, Labo d'écologie végétale, Univ. Neuchâtel. 102 pp.
- ARNOLD C. & GOBAT J.-M., 1998. Modifications texturales des sols alluviaux de la Sarine (Suisse) par les bryophytes. *Ecologie* 29 (3), p. 483-492.
- AUF DER MAUR F. & IRMES L., 1987. *L'Aar*. Editions Silva, Zürich. 166 pp.
- AUGER P., BAUDRY J., FOURNIER F., 1992. *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia publications Paris. 300 pp.
- AUGIER J., 1966. *Flore des bryophytes*. Ed. Paul Lechevalier, Paris. 702 pp.
- BARDAT J., 1989. Approche phyto-écologique et phytosociologique de quelques groupements bryophytiques terricoles forestiers de Haute-Normandie. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 10 (1), p. 1-43.
- BARKMAN J. J., 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen. 628 pp.
- BARKMAN J. J., MORAVEC J. ET RAUSCHERT S., 1986. Code de nomenclature phytosociologique. *Vegetatio* 67 (3), p. 174-195.
- BAYLEY P. B., 1995. Understanding Large River-Floodplain Ecosystems. *BioScience* 45 (3), p. 153-158.
- BERGAMINI, A., PEINTINGER, M., SCHMID, B., & URMI, E., 2001. Effects of management and altitude on bryophyte species diversity and composition in montane calcareous fens. *Flora* 196, p.180-193.
- BERNET D., 2000. *Problemfaktoren für das Gewässer Alte Aare und seinen Fischbestand, Synthesebericht zum gleichnamigen Workshop vom 9/10. Mai 2000, Bern*. Projekt Fischnetz, EAWAG, 34 pp. URL <http://www.fischnetz.ch>

- BISANG I., GEISSLER G., MÜLLER N., SCHNYDER N., SCHUBIGER-BOSSARD., URMI E.** 1998. Die Verbreitung der Moosen in der Schweiz und in Lichtenstein. *Bot. Helv.* 108, p. 197-216.
- BRAUN-BLANQUET J.**, 1964. *Pflanzensoziologie* Springer, Wien. 865 pp.
- BRAVARD J.-P., AMOROS C., PAUTOU G.**, 1986. Impact of civil engineering works on the succession of communities in fluvial system. *Oikos* 47, p. 92-111
- BRAVARD J.-P. & PETTS G. E.**, 1996. *Human impacts on fluvial hydrosystems*. In *Fluvial hydrosystems*, G. E. Petts & C. Amoros (eds), Chapman & Hall, London. p. 242-262.
- BRINSON M. M. & MALVAREZ A. I.**, 2002. Temperate freshwater wetlands : types, status and threats. *Environmental Conservation* 29 (2), p. 115-133.
- BUREAU F.** 1995. *Evolution et fonctionnement des sols en milieu alluvial peu anthropisé*. Thèse de doctorat N° 1418, EPFL, Lausanne. 144 pp.
- CATTIN BLANDENIER M.-F.** 2004. *Food web ecology : models and application to conservation*. Thèse, Université de Neuchâtel. 126 pp.
- CARBIENER R.** 1984. *Colloques phytosociologiques IX. La végétation des forêts alluviales*. J. Cramer. Vaduz. 744 pp.
- CARBIENER R., SCHNITZLER A., WALTER J.-M.** 1988. Problèmes de dynamique forestière et de définition des stations en milieu alluvial. *Colloques phytosociologiques « Phytosociologie et foresterie » XIV, Nancy 1985*, p. 655-686
- CONFÉDÉRATION SUISSE**, 1991. *Loi fédérale du 24 janvier 1991 sur la protection des eaux*. RS 814.20.
- CORLEY M. F. V., CRUNDWELL A. C., DÜLL R., HILLAND M. O., SMITH A. J. E.**, 1981. Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.* 11, p. 609-689.
- DÉCAMPS H., FORTUNE M., GAZELLE F., PAUTOU G .**, 1988. Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecol.* 1, p. 163-173.
- DECOCQ G.**, 2002. Patterns of plant species and community diversity at different organization levels in a forested riparian landscape. *Journal of Vegetation Science* 13, p. 91-106.
- DHIEN R.**, 1978. La végétation bryologique d'un ruisseau intermittent. *Rev. Bryol. Lichénol.* 44 (4), p. 453-454.
- DÜLL R.**, 1992. *Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen*. In Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Paulissen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Scripta Geobotanica 18. 258 pp.
- DURING H. J.**, 1979. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5, p. 2-18.
- DURING H. J.**, 1982. Bryophyte flora and vegetation of Lanzarote, Canary Islands. *Lindbergia* 7, p. 113-125.

- DURING H. J.**, 1992. *Ecological classifications of bryophytes and lichens*. In Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. Bates J. W. & Farmer A. M. ed., Clarendon Press, Oxford, p. 1-31.
- DURING H. J., BRUGUES M., CROS R. M. LLORET F.**, 1987. The diaspore bank of bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia* 13, p. 137-149.
- EMPAIN A. & LAMBINON J.**, 1974. Les bryophytes aquatiques et subaquatiques en tant que bioindicateurs de la pollution des eaux douces. *Soc. Bot. Fr., Coll. Bryologie*, p. 257-264.
- FOUCAULT B. DE**, 1984. *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse Doc. Etat, Université de Haute-Normandie, Rouen. 675 pp.
- FOUCAULT B. DE**, 1985. Fractals, géomorphologie et phytosociologie fondamentale. *Colloques phytosociologiques 13, végétation et géomorphologie, Baillieul*. p. 85-100.
- FOUCAULT B. DE**, 1993. Systémique qualitative et structuralisme en phytosociologie. *Rev. Int. Systémique* 7 (4), p. 363-384.
- FRAHM J.-P. & FREY W.**, 1983. *Moosflora*. UTB, Ulmer. Stuttgart. 522 pp.
- GALLANDAT J.-D., GOBAT J.-M, ROULIER C.**, 1993. *Cartographie des zones alluviales d'importance nationale*. Cahier de l'Environnement 199. Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP), Berne. 116 pp.
- GALLANDAT J.-D., GILLET F., HAVLICEK E., PERRENOUD A.**, 1995. *Typologie et systématique phyto-écologiques des pâturages boisés du Jura suisse*. Université de Neuchâtel, Laboratoire d'écologie végétale. 414 pp.
- GANDER A.**, 1997. *Les stades initiaux de colonisation des sédiments nus de la Gérine par le saule drapé (Salix elaeagnos) et l'aulne blanchâtre (Alnus incana)*. Trav. de diplôme, Labo d'écologie végétale, Univ. Neuchâtel. 88 pp.
- GEISSLER P.**, 1976. Zur Vegetation alpiner Fliessgewässer. *Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz* 14. 52 pp.
- GILLET F.**, 1981. Premières observations sur le *Tortuletum latifoliae* dans la vallée du Doubs. *Bull. Soc. Hist. nat. Pays de Montbéliard*, p. 8-13.
- GILLET F.**, 1986. *Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée*. Besançon. Université de Franche-Comté. Faculté des sciences techniques. Thèse de doctorat. 603 pp.
- GILLET F.**, 1993. *Guide d'utilisation de Patubase 3, base de données phyto-écologiques*. Documents du Laboratoire d'écologie végétale, Université de Neuchâtel (mise à jour 6 juin 1996).
- GILLET F.**, 1994. *La phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique*. Université de Neuchâtel. Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie. Document du cours pratique et théorique de phytosociologie synusiale intégrée du 28-31 mars 1994. 61 pp.
- GILLET F.**, 1999. *Guide d'utilisation de Phytobase 5, base de données phytosociologiques*. Documents du Laboratoire d'écologie végétale, Université de Neuchâtel, 28 pp.

- GILLET F., FOUCAULT B. DE, JULVE P., 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea* 46, p. 315-340.
- GOBAT J.-M., 1995. Gegenwärtiger Zustand der schweizerischen Auengebiete, dargestellt anhand des Vergleichs vegetationskundlicher Kartierungen. *Stuttgart. Arch. Hydrobiol. Suppl.* 101 3/4 *Large Rivers* 9. E. Schweizbart'sche Verlagsbuchhandlung, p. 467-476.
- GOBAT J.-M., 2003. *Floodplains of the Alpine arc between security and biodiversity: changes in the representations, decisions and management (Project "Flood'alps")*. <http://www.pnr48.ch/projets/>
- GOBAT J.-M., ARAGNO M, MATTHEY W., 2003. *Le sol vivant*. Bases de pédologie. Biologie des sols. Presses polytechniques et universitaires romandes, Collection gérer l'environnement 14. Lausanne. 519 pp.
- GONZALEZ-MANCEBO J. M., LOSADA-LIMA A., HERNANDEZ C. D., DURING H. J., 1991. Bryophyte flora of volcanic caves in the Azores and the Canary Islands. *Lindbergia* 17, p. 37-46.
- GOPAL B. & JUNK W. J., 2000. *Biodiversity in wetlands : an introduction*. In *Biodiversity in Wetlands : Assessment, Function and Conservation*. GOPAL B., JUNK W. J. & DAVIS J. A. eds. Volume 1. Leiden, The Netherlands : Backhuys Publisher, p. 1-10.
- GOPAL B., JUNK W. L., DAVIS J. A., (Eds), 2000. *Biodiversity in Wetlands : Assessment, Function and Conservation*. Volume 1. Leiden, The Netherlands : Backhuys Publisher.
- GOUNOT M., 1969. *Méthode d'étude quantitative de la végétation*. Masson. Paris. 314 pp.
- GRIME J. P., 1979. *Plant strategies and vegetation process*. Chichester, Wiley.
- GRIME J. P., HODGSON J. G., HUNT R., 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common british species*. Unwin Hyman. London. 653 pp.
- GRIME J. P., RINCON E. R., WICKERSON B. E., 1990. Bryophytes and plant strategy theory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104 , p. 175-186.
- GROLLE R., 1983. Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.* 12, p. 403-459.
- HEEGAARD E. & HANGELBROEK H., 1999. The distribution of *Ulota crispa* at a local scale in relation to both dispersal- and habitat-related factors. *Lindbergia* 24, p. 65-74.
- HÜBSCHMANN V. A., 1973. Moosgesellschaften des nordwestdeutschen Tieflandes zwischen Ems und Weser. I. Teil : Einleitung und Wassermoosgesellschaften. *Herzogia* 3, p. 111-130.
- HÜBSCHMANN V. A., 1986. *Prodomus der Moosgesellschaften Zentraleuropas*. Bryophytorum Bibliotheca 32, J. Cramer. 413 pp.
- HUGUES F. M. R., 1997. Floodplain Biogeomorphology. *Progress in Physical Geography* 21, p. 501-529.
- HUGHES F. M. R. (ed), 2003. *The Flooded Forest: Guidance for policy makers and river managers in Europe on the restoration fo floodplain forests*. FLOBAR2, Departement of Geography, University of Cambridge, UK. 96 pp.

- JONGMAN R. H. G., TER BRAAK C. J. F., VAN TONGEREN O. F. R., 1987.** *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen. 306 pp.
- JULVE P., FOUCAULT DE B., GILLET F., 1997.** *Classification synusiale de la végétation de la France et de la Suisse*. Document du Labo d'Ecologie vég., Univ. de Neuchâtel, Suisse.
- KLEIN J.-P., SIEBEL H., VANDERPOORTEN A., 1997.** *La bryoflore d'une forêt alluviale fonctionnelle : la réserve naturelle rhénane de l'île de Rhinau (Bas-Rhin, France)*. Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz 16 (3/4), p. 541-548.
- KLEIN J.-P., VANDERPOORTEN A., 1997.** Bryophytic vegetation in riparian forests : their use in the ecological assessment of connectivity between the Rhine and its floodplain (Alsace, France). *Global Ecology and Biogeography Letters* 6, p. 257-265.
- KOHLER F., GILLET F., ROULIER C., TEUSCHER F., 2000.** Dynamique de la végétation des zones alluviales: exploration de différentes méthodes pour le suivi. *Saussurea* 31, p. 85-100.
- KUHN N. & AMIET R., 1988.** *Inventaire des zones alluviales d'importance nationale*. Département fédéral de l'intérieur. Berne. 41 pp.
- KNUTI A., 2003.** Indice « Eaux vivantes » 2003. La Suisse bonne élève ? *WWF magazine*, p. 4 - 6.
- LABHART T. & DECROUEZ D., 1997.** *Géologie de la Suisse*. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel-Paris. 211 pp.
- LACHAT B., FROSSARD P.-A., KIRCHHOFFER A., ROULIER C., 2001.** *Zones alluviales et revitalisation*. Fiche zones alluviales N°5, Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP) ed., Berne. 12 pp.
- LANDOLT E., 1977.** Ökologische Zeigerwerte zur Schweizerischer Flora. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, Heft 64*, 208 pp.
- LARGE A. R. G., PAUTOU G., AMOROS C., 1996.** *Primary production and primary producers*. In Fluvial hydrosystems, G. E. Petts & C. Amoros (eds), Chapman & Hall, London. p. 117-136.
- LECOINTE A., 1976.** Un groupement bryo-épiphytique subordonné aux zones inondables : le *Tortuletum latifoliae*. In *Colloques Phytosociologiques V : Les prairies humides*. p. 141-151.
- LECOINTE A., 1988.** Les difficultés dans l'utilisation des bryophytes en typologie forestière : exemple du pays d'Auge (Normandie). *Colloques phytosociologiques XIV « Phytosociologie et foresterie »*. Vaduz. J. Cramer.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1998.** *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam. 853 pp.
- LLORET F., 1988.** Estrategias de vida y formas de vida en briofitos del pirineo oriental (España). *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie* 9, p. 189-217.
- LONGTON R., E., 1984.** The role of Bryophytes in terrestrial ecosystems. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 55, p. 147-163.
- LONGTON R., E., 1992.** *The role of Bryophytes and Lichens in terrestrial ecosystems*. In Bryophytes and lichens in a changing environment J. W. Bates & A. M. Farmer eds., Clarendon Press, Oxford. 404 pp.

- LUSSI S., ROULIER C., COSANDEY A.-C., 2003. *Konzept Erfolgskontrolle Auen. Entwurf vom 5. Mai 2003*. Auenberatungsstelle, Berne. 43 pp.
- MARSTALLER R., 1979. Die Moosgesellschaften der Ordnung *Ctenidietalia mollusci* Hadac und Smarda 1944. *Feddes Repertorium* 89 (9-10), p. 629-661.
- MARSTALLER R., 1980a. Die Moosgesellschaften des Verbandes *Schistidion apocarpum* Jezek und Vondracek 1962. *Feddes Repertorium* 91 (5-6), p. 337-361.
- MARSTALLER R., 1980b. Die Moosgesellschaften des Verbandes *Phascion mitriformis* Waldheim 1947. *Feddes Repertorium* 91 (5-6), p. 363-387.
- MARSTALLER R., 1984. Die Moosgesellschaften des Verbandes *Dicranellion heteromallae* Philippi 1963. *Gleditschia* 11, p. 199-247.
- MARSTALLER R., 1985. Die Moosgesellschaften der Ordnung *Orthotrichetalia* Hadac in Klika et Hadac 1944. *Gleditschia* 13 (2), p. 311-355.
- MARSTALLER R., 1986. Die Moosgesellschaften auf morschem Holz und Rohhumus. *Gleditschia* 15 (2), p. 73-138.
- MARSTALLER R., 1987. Die Moosgesellschaften der Klasse *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* Philippi 1956. *Phytocoenologia* 15 (1), p. 85-138.
- MARSTALLER R., 1992. Die Moosgesellschaften des Verbandes *Neckerion complanatae* Sm. et Had. in Kl. et Had. 1944. *Herzogia* 9, p. 257-318.
- MARSTALLER R., 1993. Synsystematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas *Herzogia* 9, p. 513-541.
- MARSTALLER R., 1996. Die Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes Dohlenstein bei Kahla. *Beitr. Ökol.* 2 (1), p. 130-159.
- MARTINEZ-ABAIGAR J. & EDDRA A., 1992. Brioflora del rio Iregua (La Rioja, Espana). *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 13 (1), p. 47-69.
- MENDONÇA M. -L., 1995. *L'impact des endiguements sur l'évolution des sols alluviaux, l'apport d'un SIG pour l'étude des changements du paysage*. Mémoire de recherche, 3^{ème} cycle en Sc. de l'environnement, EPFL, DGR, IATE, Laboratoire de pédologie, 72 pp.
- MISHLER B. D., 2001. The biology of bryophytes, bryophytes aren't just small tracheophytes. *American Journal of Botany* 88 (11), p. 2129-2131.
- MOOR M., 1958. Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes.* 34 (4), p. 221-360.
- NAIMAN R. J. & DECAMPS H., 1997. The Ecology of interfaces : Riparian zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, p. 621-658.
- NILSSON C., EKBLAD A., GARDFJELL M., CARLBERG B., 1991. Long-term effects of river regulation on river margin vegetation. *J. Appl. Ecol.* 28, p. 963-987.

- NOSS R. F.**, 1994. *Hierarchical indicators for monitoring changes in biodiversity*. In Principles of conservation biology, G. K. Meffe, C. R. Carroll and contributors. Sinauer Ass., Inc. Sunderland, Massachusetts, p. 79-82.
- OCHSNER F.**, 1928. Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. *Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissensch. Gesellschaft* 63 (II), p. 1-109.
- OFFICE FEDERAL DES EAUX ET DE LA GÉOLOGIE (OFEG)**, 2001. *Protection contre les crues des cours d'eau*. Directive de l'OFEG, Berne, 72 pp.
- OFFICE FEDERAL DES EAUX ET DE LA GÉOLOGIE (OFEG)**, 2002a. *Annuaire hydrologique de la Suisse 2002*, OFEG, Bern. 450 pp.
- OFFICE FEDERAL DES EAUX ET DE LA GÉOLOGIE (OFEG)**, 2002b. *La protection contre les crues au fil du temps, une affaire de spécialistes qui nous concerne tous*. OFEG (ed.), Berne, 15 pp.
- OFFICE FEDERAL DES EAUX ET DE LA GÉOLOGIE (OFEG)**, 2002c. *Les crues 2000. Analyse des événements/Cas exemplaires*. Rapports de l'OFEG, série Eaux N°2, Berne, 248 pp.
- OFFICE FEDERAL DES EAUX ET DE LA GÉOLOGIE (OFEG)**, 2003. *Probabilité des crues (pointes annuelles)*. OFEG/Section analyses et prévisions. URL <http://www.bwg.ch>.
- OFFICE FEDERAL DE L'ENERGIE (OFEN)**, 2003. *Production et consommation totales d'énergie électrique en Suisse*. Communication de l'Office fédéral de l'Energie, Berne. (www.suisse-energie.ch).
- OFFICE FEDERAL DE L'ENVIRONNEMENT, DES FORÊTS ET DU PAYSAGE (OFEFP)**, 1997. *Les zones alluviales de Suisse*. Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP), Berne. 4 pp.
- PARISOD C. & STREIFF A.**, 2002. Contribution à l'étude de l'écologie des bryophytes dans les champs cultivés du Chablais vaudois. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 88, p. 1-17
- PAUTOU G.**, 1984. L'organisation des forêts alluviales dans l'axe rhodanien entre Genève et Lyon ; comparaison avec d'autres systèmes fluviaux. *Documents de cartographie écologique, vol. 27*, p. 43-64.
- PAUTOU G., GIREL J., BOREL J.-L., MANNEVILLE O., CHALEMONT J.**, 1991. *Changes in floodplain vegetation caused by damming: basis for a predictive diagnosis*. In Ravera: Terrestrial and aquatic ecosystems: Perturbation and recovery. Ellis Horwood Ltd; p. 126-134.
- PAUTOU G., GIREL J., BOREL J.-L.**, 1992. Initial repercussions and hydroelectric developments in the French Upper Rhone Valley : a lesson for predictive scenarios propositions. *Environ. Manag.* 16, p. 231-242.
- PETTS G. E., MOLLER H., ROUX A. L. eds.**, 1989. *Historical change of large alluvial rivers : Western Europe*. Chichester : Wiley, 335 pp.
- PHILIPPI G.**, 1968. Zur Verbreitung einiger hygrophytischer und hydrophiler Moose im Rheingebiet zwischen Bodensee und Mainz. *Beitr. naturk. Forsch. Südwestd.* 27, p. 61-81.
- PHILIPPI G.**, 1972. Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. *Beitr. naturk. Forsch. Südwestd.* 31, p. 5-64.

- PHILIPPI G.**, 1984. Moosvegetation der Auenwälder am Oberrhein. *In : Colloques Phytosociologiques IX « La végétation des forêts alluviales »*. J. Cramer. Vaduz, p. 448-452
- PHILIPPI G.**, 1987. Die Wassermoosvegetation im östlichen Odenwald und südlichen Spessart. *Carolina 45*, p. 89-98.
- PHILIPPI G.**, 1993a. Die Wassermoosvegetation am mittleren und unteren Main und seinen Seitenflüssen. *Herzogia 9*, p. 475-511.
- PHILIPPI G.**, 1993b. Epiphytische Moosvegetation des südlichen Spessarts, des östlichen Odenwaldes und des angrenzenden Baulandes. *Carolina 51*, p. 53-74.
- POIANI K. A., RICHTER B. D., ANDERSON M. G., RICHTER H. E.**, 2000. Biodiversity conservation at multiple scales : functional sites, landscapes, and networks. *BioScience 50 (2)*, p. 133-146.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM**, 2003. *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-00-2, URL <http://www.R-project.org>.
- REICH M.**, 1994. Les impacts de l'incision des rivières des Alpes bavaroises sur les communautés terrestres de leur lit majeur. *Revue Géographique de Lyon 69*, p. 25-30.
- ROULIER C.**, 1998. *Typologie et dynamique de la végétation des zones alluviales de Suisse*. Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse 72, 138 pp. Volume I : texte, tableaux, figures. Volume II : annexes (tableaux de végétation).
- ROULIER C. et al.**, 2001. *Dossier Zones alluviales*, fiches 1-6. Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP), Berne.
- ROULIER C. & WERFFELI B.**, 1995. Integrierte pflanzensoziologische synusiale Methode und Untersuchung der Dynamik der Auenwälder der Schweiz. *Archiv. Hydrobiol. Suppl. 101 Large Rivers 9*, p. 357-365.
- ROUX A. L. & COPP G. H.**, 1996. *Fish populations in rivers*. In *Fluvial hydrosystems*, G. E. Petts & C. Amoros (eds), Chapman & Hall, London. p. 167-183.
- SAUER M.**, 1989. Die *Mniaceae* (Sternmoose) Baden-Württembergs. Teil 1: *Mnium* Hedw. *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg 144*, p. 133-157.
- SAUER M.**, 1990. Die *Mniaceae* (Sternmoose) Baden-Württembergs. Teil 2: *Cinclidium* Sw., *Rhizomnium* (Broth.) T. Kop., *Plagiomnium* T. Kop. und *Pseudobryum* (Kindb.) T. Kop. (mit einem Nachtrag zum 1. Teil). *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg 145*, p. 183-220.
- SCHNEIDER E.**, 2002. The ecological functions of the Danubian floodplains and their restoration with special regard to the lower Danube. *Arch. Hydrobiol. Suppl. 141/1-2*, p. 129-149.
- SCHNYDER N., BERGAMINI A., HOFMANN H., MÜLLER N., SCHUBIGER-BOSSARD C. & URMI E.**, 2004. *Liste rouge des bryophytes menacées en Suisse*. Edit. OFEFP, FUB & NISM. Série OFEFP: L'environnement pratique. 100 pp.
- SCHOFIELD W. B.**, 1985. *Introduction to bryology*. Macmillan Publishing Company. New York, 431 pp.

- SCHUBIGER-BOSSARD C., SCHNYDER N., MUELLER N., 1996. *Moose in Auenwälder und Gewässern. Kurs-Unterlagen*. Arbeitsgemeinschaft Moos, Wetzikon. Non publié, 16 pp.
- SCHÜEPP M., BOUËT M., BIDER M., URFER C., 1977. *Regionale Klimabeschreibungen*. Klimatologie der Schweiz Band II, Beiheft zu den Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt. 244 pp.
- SIENKIEWICZ J., KLOSS M., GRZYB M., 2001. *The floodplain forest ecosystems in Poland*. In : The floodplain forests in Europe. Klimo E & Hager H. eds. Leiden, The Netherlands, p. 249-267.
- SLACK N. G., 1982. Bryophytes in relation to ecological niche theory. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 52, p. 199-217.
- SLACK N. G. & GLIME J. M., 1985. Niche relationships of Mountain Stream Bryophytes. *The Bryologist* 88 (1), p. 7-18.
- SMITH A., J., E., 1978. *The moss flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, 706 pp.
- STEARNS S. C., 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *The quarterly review of biology* 51 (1), p. 3-47.
- STINGL A., 1991. Die Wasser- und Ufermoose der Freiburger Dreisam und ihrer Zuflüsse (1985-1988). *Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz* 15 (2), p. 303-329.
- TER BRAAK C. J. F., 1987. *Ordination*. In Jongman R. H. G., Ter Braak C. J. F., Van Tongeren O. F. R. (eds) „Data analysis in community and landscape ecology“, Pudoc, Wageningen, p. 91-173.
- THIELEN R., TOGNOLA M., ROULIER C., TEUSCHER F., 2002. *2^{ème} révision de l'Inventaire fédéral des zones alluviales d'importance nationale. Rapport technique*. Cahiers de l'Environnement 341. Office fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP) ed. Berne. 143 pp.
- TOCKNER K. & WARD J. V., 1999. Biodiversity along riparian corridors. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 115/3, p. 293-310.
- TOCKNER K., BAUMGARTNER C., SCHIEMER F., WARD J. V., 2000a. *Biodiversity of a Danubian floodplain: structural, functional and compositional aspects*. In Biodiversity in Wetlands: Assessment, function and conservation, Gopal B., Junk W. S., Davis J. A. (eds.) Backhuys, Leiden, p. 141-159.
- TOCKNER K., MALARD F., WARD J. V., 2000b. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Process* 14, p. 2861-2883.
- TOCKNER K., WARD J. V., EDWARDS P. J., KOLLMANN J., GURNELL A. M., PETTS G. E., 2001. Der Tagliamento (Norditalien) : Eine Wildflussaue als Modellökosystem für den Alpenraum. *Laufener Seminarbeitr.* 3/01, Bayer. Akad. F. Naturschutz u. Landschaftspflege, Laufen/Salzach, p. 25-34.
- TOCKNER K., PAETZOLD A., KARAS U., 2002. Leben in der Flussdynamik zwischen Trockenfallen und Hochwasser. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* 24 « Katastrophe oder Chance ? Hochwasser und Ökologie ». p. 37-46.

- TOCKNER K. & STANFORD J. A.**, 2002. Riverine floodplains : present state and future trends. *Environmental Conservation* 29 (3), p. 308-330.
- UMRI E.**, 1992. *Liste rouge des bryophytes de Suisse*. Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP), Berne.
- UMRI E., SCHNEIDER N., MÜLLER N., HOFMANN H., BERGAMINI A., BAGUTI B. (NISM-KARTIERKOMMISSION)**, 2004. *Online-Atlas der Schweizer Moose*. -<http://www.nism.unizh.ch>.
- VANDEN BERGEN C.**, 1979. *Flore des hépatiques et des anthocérotes de Belgique*. Jardin botanique de Belgique, Meise. 155 pp.
- VANDERPOORTEN A., KLEIN J.-P., ZUTTERE P.**, 1995. Caractéristiques bryologiques d'un système forestier alluvial partiellement déconnecté du Rhin : la réserve naturelle d'Offendorf (Alsace, France). *Ecologie* 26, p. 215-224.
- VANDERPOORTEN A., KLEIN J.-P., JAEGY E., KNIBIELY P.**, 1996. La bryoflore d'une mosaïque alluviale rhénane : la réserve naturelle de la Petite Camargue Alsacienne (Haut-Rhin). *Bull. de la Soc. Bot. du centre Ouest* 27, p. 545-555.
- VANDERPOORTEN A., KLEIN J.-P., STIEPERAERE H., TRÉMOLIÈRES M.**, 1999. Variations of aquatic bryophyte assemblages in the Rhine Rift related to water quality. 1. The alsatian Rhine floodplain. *Journal of Bryology* 21, p. 17-23.
- VAN TOOREN B. F. & DURING H. J.**, 1988. Early succession of bryophyte communities on dutch forest earth banks. *Lindbergia* 14, p. 40-46.
- VISCHER D. L.**, 2003a. *Correction des eaux* in Dictionnaire historique de la Suisse (publication électronique DHS), version du 20.10.2003.
- VISCHER D. L.**, 2003b. *L'histoire de la protection contre les cures en Suisse, des origines jusqu'au 19^{ème} siècle*. Rapports de l'OFEG, série Eaux N°5, Office Fédéral des Eaux et de la Géologie (OFEG), Berne, 208 pp.
- VITT D. H. & GLIME J. M.**, 1984. The structural adaptations of aquatic Musci. *Lindbergia* 10, p. 95-110.
- WARD J. V., TOCKNER K., SCHIEMER F.**, 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems : ecotones and connectivity. *Regulated Rivers : Research and Management* 15, p. 125-139
- WEBER G. & GOBAT J.-M.**, 2002. Le rôle combiné de la texture et des vers de terre dans la formation de l'épisolum humifère. Le cas des forêts alluviales de la Sarine (Suisse). *Bull. de la Soc. Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 125, p. 67-76.
- WEIBULL H.**, 2001. Influence of tree species on the epilithic bryophyte flora in deciduous forests of Sweden. *Journal of Bryology* 23, p. 55-66.
- WERFFELI B., ROULIER C., BUTTLER A.**, 1997. The methodology of integrated synusial phytosociology applied to a floodplain sector of the Sarine river, Switzerland. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6, p. 237-245.
- WILDI O.**, 1986. Analyse vegetationskundlicher Daten. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* 90. Zürich. 226 pp.

-
- WILDI O. & ORLOCI I.**, 1990. *Numerical exploration of community patterns*. SPB Academic Publishing, The Hague. 124 pp.
- WILDI O. & ORLOCI I.**, 1996. *Numerical exploration of community patterns. A guide to the use of Muvla 5*. SPB Academic Publishing, The Hague. 171 pp.
- YON D.**, 1984. Evolution des forêts alluviales en Europe. Facteurs de destruction et éléments stratégiques de conservation. In *Colloques phytosociologiques IX "La végétation des forêts alluviales"*, J. Cramer. Vaduz, p. 1-18.

