

d'ordre : 558

50346  
1982  
177-1

50376  
1982  
177-1

# THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour l'obtention du grade de

**DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES**

par

Jean-Claude FELZINES



## **ÉTUDE DYNAMIQUE, SOCIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE LA VÉGÉTATION DES ÉTANGS DU CENTRE-EST DE LA FRANCE**

Importance de la compétition interspécifique dans l'organisation de la végétation et la distribution des espèces et des associations

Soutenue le 1er Décembre 1982 devant la Commission d'Examen

Membres du Jury :	M.	le Professeur	A.	BAUDIERE
	M.	le Professeur	J.M.	GEHU
	M.	le Professeur	A.	LACOSTE
	M.	le Professeur	L.	LACOSTE
	Mme	l'Ingénieur	A.	REMY
	M.	le Professeur	Ph.	VERNET

*Travail réalisé au Laboratoire de Bryologie de l'Université des Sciences et Techniques de Lille sous la Direction du Professeur E.-J. BONNOT*

## A V A N T - P R O P O S

Comme c'est bien souvent le cas pour les événements qui jalonnent le cours de l'existence, ce travail de recherche a pour origine la conjonction d'une circonstance fortuite, la rencontre de Monsieur le Professeur BONNOT, et du désir que j'avais de mieux connaître et comprendre la Nature, en particulier l'écologie et la distribution des plantes, marqué en cela par l'enseignement du regretté Professeur H. GAUSSEN dont je tiens à saluer la mémoire avec émotion et respect.

J'ai fait la connaissance de Monsieur le Professeur E.-J. BONNOT au cours d'une excursion qu'il dirigeait dans les tourbières du Jura à l'intention des Professeurs de Sciences naturelles de l'Académie de Dijon alors que j'enseignais au Lycée d'Etat de Nevers. Il a bien voulu accepter de me proposer un sujet de recherche sur les groupements végétaux des étangs pour lesquels je n'avais eu, auparavant, aucune attirance particulière. La lecture de l'ouvrage de RALLET (1935) sur les étangs de la Brenne qu'il m'avait confié, l'absence de recherches phytologiques sur les milieux aquatiques du Nivernais et du Bourbonnais, l'abondance des étangs de cette région me déterminèrent à entreprendre cette étude.

J'exprime donc en tout premier lieu ma très profonde gratitude à Monsieur le Professeur BONNOT qui, devenu Professeur chargé du Laboratoire de Bryologie et de Cytologie végétale à l'Université des Sciences et Techniques de Lille, a placé en moi toute sa confiance et n'a cessé de m'apporter ses encouragements et son aide tant dans la résolution des problèmes matériels que dans l'établissement d'un tissu de relations sans lesquelles ce travail n'aurait pu être mené à son terme.

Je ne saurais suffisamment dire à Madame l'Ingénieur A. REMY, du Centre interuniversitaire de Traitement de l'Information de Lille (C.I.T.I.) à quel point son aide m'a été précieuse : elle a bien voulu réaliser de multiples traitements sur l'ordinateur et écrire

des programmes de calcul et de transformation des données, spécialement pour cette recherche. Je lui renouvelle ici mes plus vifs remerciements.

Monsieur D. CHESSEL, du Laboratoire de Biométrie de l'Université Claude Bernard à Lyon, a accepté avec gentillesse et empressement de porter attention aux problèmes méthodologiques concernant les profils de végétation et en a réalisé le traitement automatique, me permettant de donner ainsi une dimension dynamique à l'analyse de la végétation. Qu'il veuille bien recevoir le témoignage de ma profonde reconnaissance.

Je ne pourrai oublier l'excellent accueil que m'ont réservé, à plusieurs reprises, à la Station de Phytosociologie de Bailleul, Monsieur J.M. GEHU, Professeur à la Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques de Paris V et Madame J. GEHU, Professeur à la Faculté de Pharmacie de Lille. J'y ai trouvé rassemblée une documentation phytosociologique d'une richesse extraordinaire dans laquelle j'ai largement puisé. Que Monsieur et Madame GEHU soient assurés de mon très respectueux souvenir et de toute ma gratitude.

Il m'est particulièrement agréable de présenter mes remerciements sincères à :

- Monsieur le Professeur BAUDIERE, Directeur du Service de Botanique et de Biogéographie à l'Université Paul Sabatier à Toulouse ;
- Monsieur le Professeur A. LACOSTE, chargé du Laboratoire de Biologie végétale B de l'Université de Paris XI à Orsay ;
- Monsieur le Professeur L. LACOSTE, chargé du Laboratoire de Cryptogamie, Université des Sciences et Techniques de Lille, à Villeneuve d'Ascq ;
- Monsieur le Professeur Ph. VERNET, chargé du Laboratoire de Génétique écologique, Université des Sciences et Techniques de Lille, à Villeneuve d'Ascq.

Ils m'ont fait le grand honneur d'examiner ce mémoire et d'être membres du Jury.

M'ont aussi apporté une aide très appréciée :

- Madame NOIR, Technicienne au Centre de Recherches Géodynamique (C.R.G.) de Thonon-les-Bains qui s'est chargée de l'analyse de la composition ionique des échantillons d'eaux, sous la direction de Monsieur OLIVE ;
- Monsieur SAJOT, Ingénieur-agronome à Nevers, qui a réalisé le dosage du carbone et de l'azote dans les échantillons de sédiment ;
- Monsieur le Professeur GUIGOU, de la Faculté de Droit et Science politique de Saint-Maur, Université de Paris XII, qui m'a initié à l'interprétation des résultats de l'analyse des correspondances ;
- Monsieur le Docteur-Ingénieur GODRON, du Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques (C.E.P.E.) de Montpellier, qui m'a fourni documentation et conseils pour le traitement des données écologiques ;
- Monsieur l'Ingénieur HAVEZ du C.I.T.I. de Lille, qui m'a aidé à choisir et à utiliser les programmes pour l'analyse factorielle des correspondances ;
- Mademoiselle HAGENE, Conservateur de la Bibliothèque interuniversitaire à Dijon, que j'ai sollicitée à maintes reprises ;
- Mademoiselle M.-C. VERDUS, Chargée de Recherche du C.N.R.S. à l'Université de Lille I, pour ses nombreux conseils techniques ;
- Monsieur et Madame BOUSSAGEON, Professeurs agrégés de Mathématiques au Lycée d'Etat de Nevers, pour leur précieuse collaboration.

Je dois des remerciements à tous ceux qui, à des titres divers, ont répondu favorablement à mes sollicitations : les Directeurs des Stations météorologiques de Nevers, Auxerre, Bourges, Vichy et Mont-Saint-Vincent ; le Directeur du Service de la Navigation à la Direction départementale de l'Équipement de la Nièvre ; le Président de la Fédération des Associations de Pêche de la Nièvre ; les propriétaires d'étangs qui m'ont toujours accordé les autorisations nécessaires... lorsqu'elles ont été demandées (car beaucoup de prospections ont été faites de façon clandestine !).

Mademoiselle DELECOURT a mis toute sa conscience professionnelle dans la composition du texte et des tableaux. Je tiens à la féliciter et à la remercier pour le travail considérable qu'elle a réalisé avec autant de soin.

Je suis particulièrement heureux d'exprimer ici toute mon affection à mon épouse, Danièle, pour la compréhension qu'elle a manifestée durant toute cette recherche, aidée en cela par sa formation scientifique : elle m'a apporté tous ses encouragements et a supporté patiemment les multiples contraintes liées à cette recherche.

Enfin, je ne saurais oublier que ce travail a bénéficié de tout un acquis scientifique antérieur légué par une foule de chercheurs et il est juste que la bibliographie rappelle leurs travaux. A travers cette recherche, j'ai aussi vécu une expérience enrichissante à plus d'un titre : les joies éprouvées sur le terrain lors des prospections floristiques des étangs, la satisfaction d'avoir un peu mieux compris l'organisation et l'évolution de la végétation, le plaisir de m'être initié à des techniques diverses et d'avoir noué de multiples relations au fil des années suffisent à effacer les difficultés et les doutes que j'ai pu rencontrer parfois.

# TABLE DES MATIERES

	PAGES
INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE I - ORGANISATION ET EVOLUTION DE LA VEGETATION	
I. - STRUCTURE HORIZONTALE DE LA VEGETATION .....	16
A. - LA ZONATION .....	16
B. - ASPECTS METHODOLOGIQUES .....	18
1 - LA REALISATION DES PROFILS DE VEGETATION ....	18
2 - LE TRAITEMENT DES PROFILS .....	21
3 - HOMOGENEITE DES ZONES ET DES PHASES .....	30
C. - STRUCTURE HORIZONTALE ET PHYSIONOMIE .....	36
II. - STRUCTURE DES GROUPEMENTS .....	48
A. - DISTRIBUTION DES TYPES BIOLOGIQUES .....	49
1 - LA DIVERSITE DES TYPES BIOLOGIQUES .....	49
2 - LES COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES .....	53
B. - INFORMATION APPORTÉE PAR LE RECOUVREMENT DES ESPÈCES .....	64
1 - DIVERSITE ET EQUITABILITE .....	66
2 - DEGRE DE COMPETITION INTERSPECIFIQUE AU SEIN D'UN GROUPEMENT .....	72
3 - STADES D'EVOLUTION DES GROUPEMENTS .....	79
C. - RÉDUCTION DE LA STRUCTURE À UN MODÈLE MATHÉMATIQUE .....	80

III. - EVOLUTION DE LA STRUCTURE ET DE LA PHYSIONOMIE DE LA VEGETATION .....	85
A. - ANALYSE DE PROFILS .....	85
B. - STADES D'ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION .....	90
C. - ESSAI DE MODÉLISATION .....	98
1 - INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE DES GROUPEMENTS .....	99
2 - ETAT D'EVOLUTION DE LA VEGETATION - IMPORTANCE DE L'ECOTONE .....	102

## C H A P I T R E II - COMPOSITION ET IDENTIFICATION DES PHYTOCENOSSES

I. - PROBLEMES ET METHODES .....	111
A. - ANALYSE PHYTOSOCIOLOGIQUE .....	112
1 - UTILISATION DES RELEVES .....	112
2 - IDENTIFICATION DES UNITES PHYTOSOCIOLOGIQUES.	115
3 - TRAITEMENT AUTOMATIQUE DES TABLEAUX .....	117
B. - ANALYSE SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE .....	118
C. - UTILISATION DES CARACTÈRES SYNÉCOLOGIQUES	119
II. - LES UNITES PHYTOSOCIOLOGIQUES .....	122
A. - VÉGÉTATION AQUATIQUE .....	122
1 - CLASSE : CHARETEA FRAGILIS .....	123
2 - CLASSE : POTAMETEA .....	130
a) Alliance : <i>Potamion</i> .....	130
b) Alliance : <i>Nymphaeion</i> .....	153
3 - CLASSE : LEMNETEA MINORIS .....	176
B. - VÉGÉTATION AMPHIBIE ET HYGROPHILE .....	186
1 - CLASSE : LITTORELLETEA .....	187
2 - CLASSE : PHRAGMITETEA .....	200

2 <sub>1</sub> - Ordre : <i>Phragmitetalia</i> .....	201
a) Alliance : <i>Glycerio-Sparganion</i> .....	201
b) Alliance : <i>Phragmition</i> .....	213
2 <sub>2</sub> - Ordre : <i>Magnocaricetalia</i> .....	229
a) Alliance : <i>Caricion gracilis</i> .....	230
b) Alliance : <i>Caricion rostratae</i> .....	241
3 - CLASSE : SCHEUCHZERIO-CARICETEA .....	244
a) Alliance : <i>Caricion lasiocarpae</i> .....	244
b) Alliance : <i>Caricion fuscae</i> .....	247
4 - CLASSE : MOLINIO-JUNCETEA .....	253
a) Alliance : <i>Juncion silvatici</i> .....	254
b) Alliance : <i>Calthion palustris</i> .....	256
5 - CLASSE : ALNETEA GLUTINOSAE .....	256
C. - GROUPEMENTS DE THÉROPHYTES .....	259
1 - CLASSE : ISOËTO-NANOJUNCETEA .....	259
2 - CLASSE : BIDENTETEA TRIPARTITI .....	264
D. - CONCLUSION .....	266
III. - LES COMBINAISONS D'ASSOCIATIONS : APPROCHE SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE .....	273
A. - LES SYNASSOCIATIONS .....	274
1 - SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AQUATIQUE ..	276
2 - SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AMPHIBIE ...	279
3 - SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION EXONDEE ....	281
B. - LES SIGMASSOCIATIONS .....	282
1 - SIGMALLIANCE : MYRIOPHYLLO ALTERNIFLORI - ELEOCHARITON ACICULARIS SIGMION .....	282
2 - SIGMALLIANCE : LEMNO - POTAMION SIGMION .....	286
3 - SIGMALLIANCE : GLYCERIO - UTRICULARION SIGMION .....	289
4 - SIGMALLIANCE : NYMPHAEION SIGMION .....	290
5 - SIGMASSOCIATIONS A CARACTERE SUBMONTAGNARD ..	292



C. - INTÉRÊT DE L'ÉTUDE SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE .	295
1 - ELEMENTS D'UNE TYPOLOGIE DES ETANGS .....	295
2 - MISE EN EVIDENCE DES RELATIONS SYNDYNA- MIQUES .....	299
3 - CONTRIBUTION A L'ETUDE PHYTOGEOGRAPHIQUE REGIONALE .....	307
4 - APPRECIATION DE LA VALEUR DE LA VEGETATION ..	310

## C H A P I T R E III - ANALYSE PHYTOECOLOGIQUE ET CHOROLOGIQUE

I. - GENERALITES .....	315
A. - DES PROFILS ÉCOLOGIQUES (ET SYNÉCOLOGI- QUES) AUX GROUPES ÉCOLOGIQUES (ET SYNÉ- COLOGIQUES) .....	316
B. - SITUATION PHYTOGÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE LA DITION .....	321
II. - LES COMPORTEMENTS AUTO-ÉCOLOGIQUES ET SYNECOLOGIQUES ET LEURS IMPLICATIONS .....	333
A. - RELATIONS AVEC LES FACTEURS ÉDAPHIQUES ...	333
1 - FACTEURS CONCERNANT L'EAU .....	335
a) pH .....	335
b) Degré de minéralisation de l'eau et composition ionique .....	335
c) Profondeur .....	357
2 - CARACTERES DU SUBSTRAT ET DU SEDIMENT .....	360
a) Considérations sur la pédogenèse des sols aquatiques .....	361
b) Relations avec les caractères du sol et la végétation .....	370
. Teneur en matière organique .....	371
. Granulométrie .....	373
. Rapport carbone-azote (C/N) .....	381
. Le potentiel d'oxydo-réduction .....	382

B. - RELATIONS AVEC LES FACTEURS THERMIQUES ..	391
C. - DES CATÉGORIES ÉDAPHO-CLIMATIQUES AUX SECTEURS PHYTOÉCOLOGIQUES .....	395
- Analyse multifactorielle espèces-facteurs .....	395
- Spectres phytoécologiques des étangs .....	399
- Secteurs phytoécologiques .....	400
- Analyse multifactorielle milieux-espèces .....	403
D. - NICHES ET DOMAINES ÉCOLOGIQUES .....	408
1 - DIVERSITE ECOLOGIQUE D'UNE PHYTOCENOSE .....	408
2 - LES GROUPES ECOLOGIQUES ET SYNECOLOGIQUES PLURIFACTORIELS .....	411
a) Détermination et comparaison des niches écologiques des espèces .....	411
b) Détermination et comparaison des domaines écologiques des associations .....	425
c) Conclusion .....	433
3 - GROUPES ECOLOGIQUES ET ASSOCIATIONS .....	434
III. - ASPECTS PHYTOGEOGRAPHIQUES ET CHOROLOGIQUES.	438
A. - ANALYSE DES CARTES DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES .....	438
B. - ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYTOGÉOGRAPHIQUE ET CHOROLOGIQUE .....	442
1 - CONSIDERATIONS PHYTOGEOGRAPHIQUES .....	442
2 - OBSERVATIONS CHOROLOGIQUES .....	445
a) Influence des facteurs limitants .....	445
b) L'incidence de la compétition interspé- cifique .....	446
c) Quelques absences remarquables .....	453

# C O N C L U S I O N S

I. - LA DIVERSITE DU PEUPEMENT VEGETAL : UN REFLET DE LA DIVERSITE DES CONDITIONS ECOLOGIQUES ....	455
A. - DIVERSITÉ FLORISTIQUE .....	456
B. - DIVERSITÉ PHYTOSOCIOLOGIQUE .....	457
C. - L'EXPRESSION DES RELATIONS ENTRE LES ESPÈCES OU LES ASSOCIATIONS ET LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES .....	459
II. - LA STRUCTURE ET LA DYNAMIQUE DE LA VEGETATION REVELATEURS DE LA COMPETITION INTERSPECIFIQUE	461
A. - STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES GROUPEMENTS ..	462
B. - STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE L'ENSEMBLE DE LA VÉGÉTATION .....	463
III. - ESSAI D'INTERPRETATION GLOBALE .....	466
A. - COMPLÉMENTARITÉ DE L'ANALYSE PHYTODYNAMIQUE, DE L'ANALYSE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET DE L'ANALYSE PHYTOÉCOLOGIQUE .....	466
B. - MODALITÉS ET EFFETS DE LA COMPÉTITION ....	468
C. - ULTIMES RÉFLEXIONS .....	473
B I B L I O G R A P H I E .....	475
INDEX ALPHABÉTIQUE	

I N T R O D U C T I O N

L'objet de la recherche que j'ai menée depuis 1970 concerne la flore et la végétation des étangs dispersés sur un territoire couvrant le Nivernais, le Morvan, le Bourbonnais, le Berry oriental et la Puisaye, situé dans le Centre-Est de la France (carte 1).

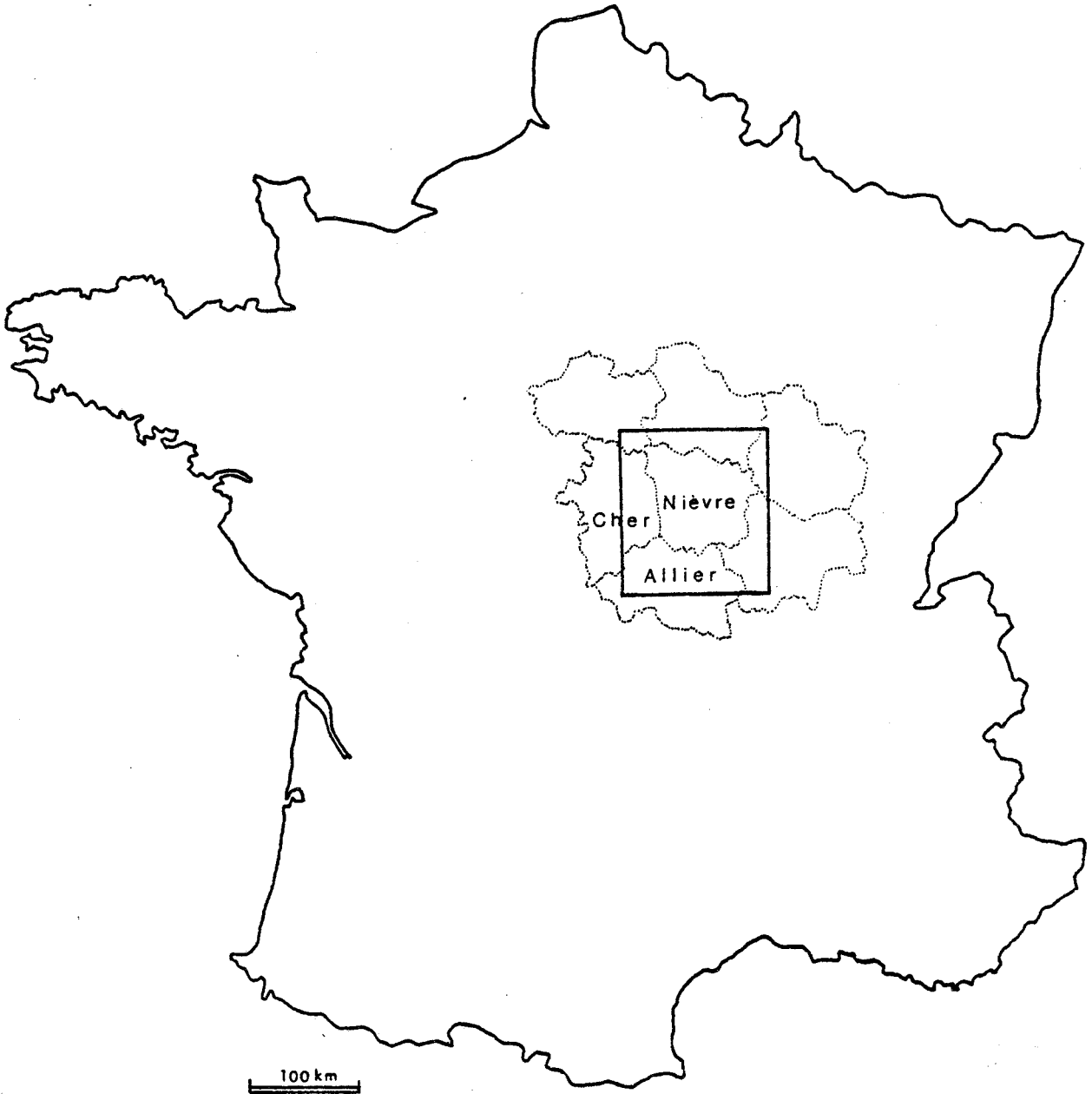
Dans la plupart des cas, ces étangs ont été construits pour l'élevage des poissons et leur origine est fort ancienne. Cependant, ils ont pu être utilisés ou aménagés à d'autres fins :

- pour le flottage du bois du Morvan, du nord du Nivernais et de la Puisaye, depuis la fin du 16<sup>ème</sup> siècle jusqu'à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle. Ils étaient très nombreux sur les affluents de l'Yonne et beaucoup, devenus inutiles au début de ce siècle, ont disparu comme en témoignent les anciennes cartes (in GUILLOT-CHENE 1979) ;
- pour l'alimentation des moulins et des martinets des forges construites en assez grand nombre dans le Nivernais et le Berry oriental aux 17<sup>ème</sup> et 18<sup>ème</sup> siècles ;
- pour l'alimentation des canaux de navigation creusés également aux 17 et 18<sup>ème</sup> siècles (canal de Briare, canal du Berry, canal du Nivernais).

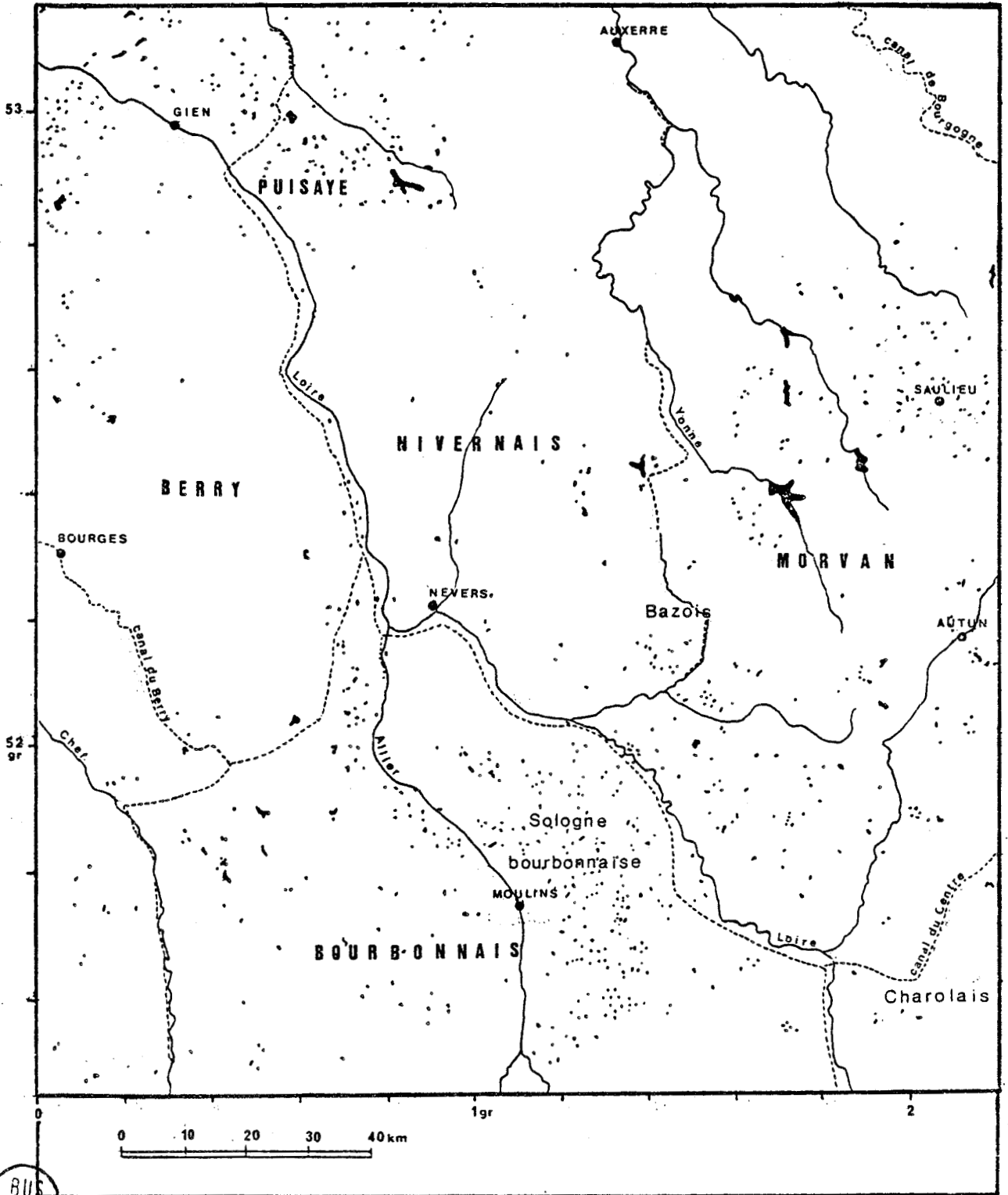
Au cours du 19<sup>ème</sup> siècle, nombreux furent les étangs supprimés dans les secteurs consacrés à l'élevage des bovins pour augmenter la superficie des pâturages, notamment dans le Bourbonnais, le Bazois et le sud du Nivernais. D'après THOMAS (1832), le nombre d'étangs est passé, dans le département de la Nièvre, de 584 en 1789 (4352 hectares) à 400 en 1832 (3470 hectares). Aujourd'hui, on constate une légère augmentation de leur nombre et des aménagements d'anciens étangs à des fins piscicoles ou cynégétiques, plus rarement sportives. Cependant, la plupart présentent une évolution spontanée de leur végétation ce qui en fait des milieux d'observations privilégiés pour le fonctionnement des écosystèmes d'eau douce.

Le projet d'étude de la végétation macrophytique des étangs m'a paru séduisant parce qu'il me permettait d'aborder l'analyse des milieux aquatiques que j'avais jusqu'alors négligés totalement et aussi parce que les étangs de cette région m'offraient un champ d'investigations nouveau : ils

CARTE 1 - SITUATION GEOGRAPHIQUE DE LA DITION



CARTE 2 - DISPERSION TERRITORIALE DES ETANGS



n'avaient pas été prospectés jusqu'alors, à la différence de ceux de la Sologne et de la Brenne à l'ouest, ou de ceux de la Dombes, plus à l'est. Il y avait donc là une possibilité de combler quelques lacunes floristiques et phytosociologiques. Mais surtout, leur nombre et leur dispersion sur un territoire hétérogène, aussi bien pour les conditions édaphiques que climatiques (carte 2), me donnaient une occasion tout à fait propice à une recherche écologique et phytogéographique qui constituait mon désir profond.

Convaincu de l'existence de rapports étroits entre la végétation et les facteurs écologiques, je souhaitais, après une phase d'analyse, mettre en évidence des faits explicatifs, rechercher les causalités. En particulier, je désirais établir une typologie des étangs sur des critères physiologiques, pensant que le gradient de profondeur de l'eau imposait une zonation par juxtaposition de ceintures dont la composition floristique était soumise à quelques facteurs écologiques majeurs.

Une prospection floristique initiale intensive m'a permis de dégager rapidement quelques relations entre la distribution des espèces et des facteurs édaphiques et climatiques et m'a conduit à accentuer la collecte de données écologiques aussi diversifiées que possible. Le problème du traitement de données aussi nombreuses s'est trouvé résolu par l'utilisation des profils écologiques selon une méthode qui venait d'être diffusée largement (GODRON 1968, GOUNOT 1969) et par le traitement automatique à l'aide de l'analyse des correspondances qui, au moment où j'entreprenais cette étude, trouvait ses premières applications en Ecologie et en Phytosociologie (LACOSTE et ROUX 1971 et 1972, ROYER 1973). Ce puissant moyen de traitement m'a donné bien des satisfactions et m'a permis de poursuivre mon travail notamment pour la recherche des groupes écologiques et le traitement des données synécologiques<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> J'ai pu bénéficier aussi de la diffusion dans le public des calculatrices de poche et réaliser ainsi un nombre considérable de calculs qui auraient nécessité, quelques années auparavant, l'intermédiaire d'un centre spécialisé. Je ne peux que dire mon admiration pour tous ceux, -ingénieurs, informaticiens, mathématiciens-, qui ont mis à la disposition du cerveau humain des outils tels que les ordinateurs et leurs programmes.





Cependant, j'ai dû tout aussi rapidement renoncer à l'établissement d'une typologie reposant sur des critères physiologiques en raison de la grande diversité des combinaisons de ceintures et de groupements que je rencontrais et par suite de la complexité fréquente de la structure de la végétation, malgré une distribution apparente relativement simple des espèces dominantes telle qu'elle se traduit dans un relevé cartographique. Du même coup s'ouvraient de nouvelles perspectives de recherches explicatives car à travers la diversité et la complexité des groupements transparaissaient des aspects dynamiques. Aussi se trouvait posé le problème de l'identification des associations végétales.

La méthode des transects m'a semblé remarquablement adaptée à l'analyse des végétations complexes et ce sont les profils de végétation réalisés ainsi qui ont servi de support, pour l'essentiel, à l'analyse phytosociologique. Cette dernière, s'appuyant sur les méthodes sigmatistes, a nécessité la recherche des coupures optimales : c'était un problème essentiel pour définir des zones aussi homogènes que possible. Il a été résolu, grâce à l'aide particulièrement précieuse de D. CHESSEL, par un traitement automatique des profils avec une application de l'analyse des correspondances (ESTEVE 1978, CHESSEL et GAUTIER 1979). En délimitant les groupements de cette façon, j'ai pu trouver un cadre satisfaisant pour l'analyse horizontale et verticale de la végétation et, de là, pour l'analyse phytosociologique puisqu'un regroupement des relevés effectués sur des segments successifs rendait possible la confection de tableaux phytosociologiques lisibles. Ce sont finalement les associations végétales qui m'ont permis de proposer une typologie des étangs selon une méthodologie symphytosociologique déjà utilisée par GEHU (1977).

L'étude de la structure de la végétation a montré, de façon éclatante à mes yeux, l'importance de la compétition entre les espèces d'un groupement, surtout si elles possèdent le même type biologique. La prise en compte du type biologique et du recouvrement des espèces me sont apparus absolument indispensables pour comprendre la structure et l'évolution des groupements. J'ai tenté de quantifier le degré de compétition à l'aide d'un indice qui s'est avéré un guide utile.

A travers l'analyse phytosociologique, l'examen de la distribution des associations a imposé un retour aux considérations écologiques et chorologiques. L'étude synécologique menée parallèlement à l'étude auto-écologique m'a révélé la nécessité et la complémentarité d'une approche phytoécologique et d'une approche phytosociologique pour une compréhension globale de l'organisation et de la dynamique de la végétation et pour une interprétation de la distribution des espèces et des groupements au niveau local et au niveau régional.

Certes, des lacunes subsistent : il aurait été intéressant de suivre l'évolution de la végétation dans le temps, de tenter des cultures en laboratoire, d'analyser des caryotypes afin de rechercher d'éventuelles variations intraspécifiques. Cependant, je me suis efforcé d'analyser les faits, de traiter les données de façon aussi objective que possible. Mais si certaines conclusions constituent des hypothèses de travail, je pense que des éléments d'interprétation me paraissent suffisamment généraux pour être applicables à la compréhension de la végétation des autres milieux.

L'intrication des diverses approches suivies pour l'analyse et l'interprétation de la végétation m'a déterminé à proposer le plan suivant :

#### - Chapitre I : Organisation et évolution de la végétation

Ce chapitre, à travers les aspects descriptifs de la végétation et des groupements, conduit à montrer la genèse de la structure de la végétation et fait apparaître l'importance de la compétition interspécifique et des types biologiques comme éléments explicatifs.

#### - Chapitre II : Composition et identification des phytocénoses

Cette partie phytosociologique, essentiellement descriptive, pourra servir de référence en tant qu'étude régionale. Toutefois, j'ai introduit les problèmes synécologiques et synchronologiques qui sont liés à l'étude des associations végétales. Le volume important occupé par cette partie tient au fait que les unités phytosociologiques sont nombreuses par suite de la diversité des milieux.

- Chapitre III : Analyse phytoécologique et chorologique

Essentiellement consacrée à la recherche des causalités, cette partie met en évidence l'importance de l'analyse phytoécologique pour éclairer la structure et la dynamique de la végétation, pour comprendre la diversité des combinaisons d'espèces et d'associations et pour interpréter leur distribution géographique.

C H A P I T R E I

ORGANISATION ET EVOLUTION

DE LA VEGETATION

*"La lutte est la loi des groupements de plantes"*

H. GAUSSEN, 1954

Chaque étang , par sa localisation topographique, par sa situation édapho-climatique, par son histoire et par son utilisation, présente des caractères biologiques particuliers d'où se dégage une physionomie originale qui marque le paysage. La végétation prend souvent une part prépondérante dans cette physionomie, tant par sa composition floristique que par son étendue.

EXEMPLE 1. Végétation de l'étang de Villemenant (279) et végétation de l'étang de Palissonnet (281).<sup>1</sup>

Ces deux étangs séparés seulement par une distance de 3,5 km et situés à une altitude très voisine, possèdent une végétation de composition floristique très différente.

L'étang de Villemenant se trouve dans une chênaie-charmaie sur un substrat d'argile à chailles siliceuses provenant de la décalcification superficielle du plateau calcaire ; son alimentation se fait par les eaux de surface. La figure 1 permet de reconstituer un profil de la végétation. On y distingue des groupements végétaux disposés plus ou moins nettement en ceintures. De l'extérieur vers le centre, on trouve :

- une ceinture arborescente bien développée au contact de la forêt, avec *Salix cinerea*, *Populus tremula* et *Frangula alnus* ;
- une ceinture discontinue de *Carex vesicaria* où *Iris pseudacorus* peut former des faciès ;
- une ceinture discontinue de *Sparganium erectum* passant latéralement soit à *Hottonia palustris*, qui constitue de beaux peuplements, soit à *Glyceria fluitans*. Cette dernière espèce qui recouvrait en grande partie l'étang, vers 1970, a progressivement disparu et depuis, *Hottonia palustris* a pris de l'extension ;
- une ceinture de *Potamogeton natans* qui a remplacé en grande partie les plaques flottantes de *Glyceria fluitans* et qui a regressé ensuite pour ne former actuellement que des taches dispersées.

---

<sup>1</sup> Chaque étang est désigné par un numéro qui renvoie à la liste des étangs prospectés (annexe IV,A) avec mention de leurs coordonnées géographiques.

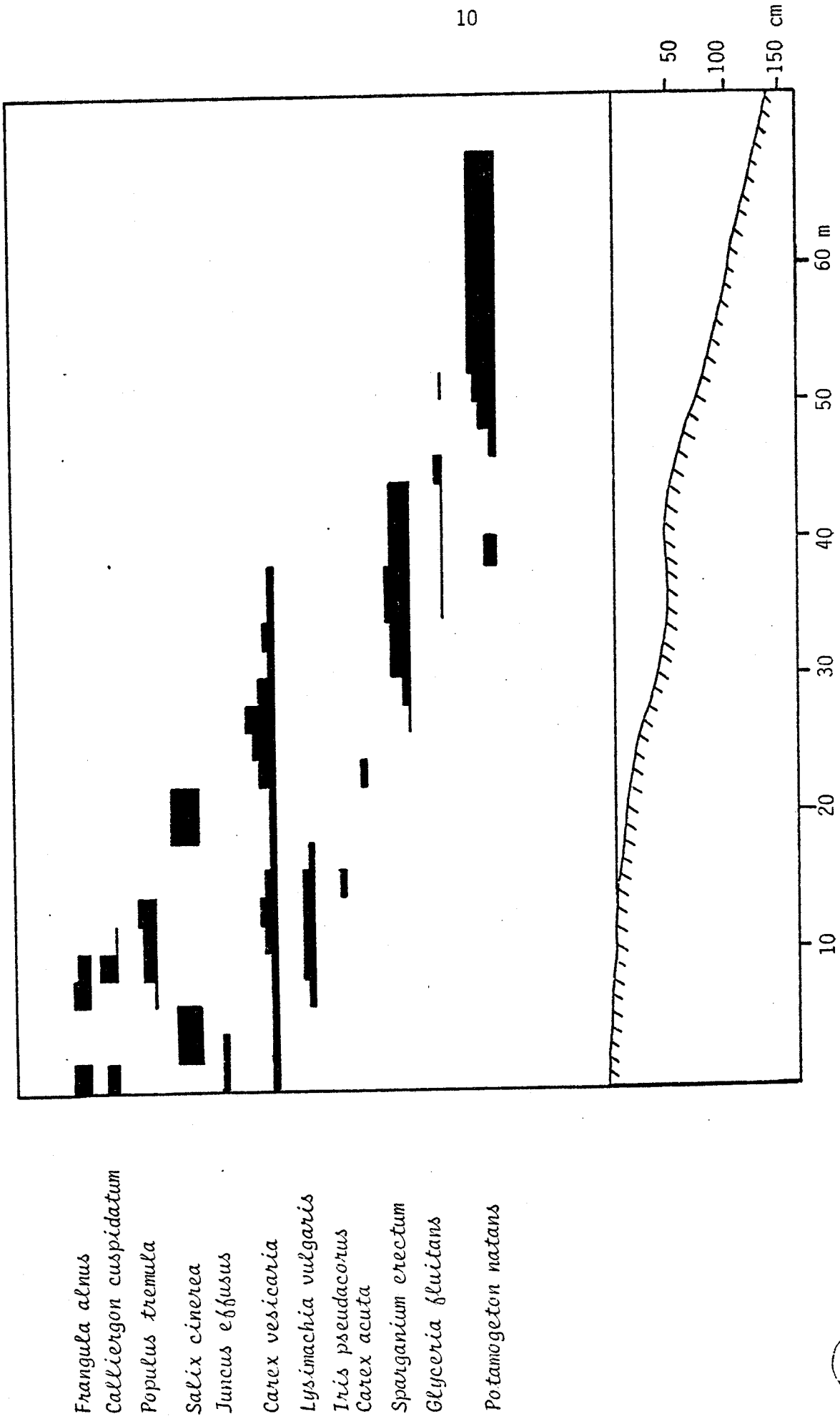


FIGURE 1 - PROFIL DE VEGETATION (ETANG DE VILLEMENANT)

(L'épaisseur des traits dépend de la valeur de l'abondance-dominance sur les segments successifs).



RUS  
FILE

*Juncus inflexus*  
*Ranunculus acris*  
*Holcus lanatus*  
*Carex otrubae*  
*Carex disticha*  
*Cirsium palustre*  
*Eleocharis palustris*

*Scirpus sylvaticus*  
*Mentha aquatica*  
*Lycopus europaeus*  
*Polygonum amphibium*  
*Epilobium parviflorum*  
*Juncus effusus*  
*Galium palustre*

*Equisetum fluviatile*  
*Typha latifolia*  
*Sparganium erectum*  
*Alisma plantago-aquatica*

*Myriophyllum verticillatum*  
*Cladophora glomerata*

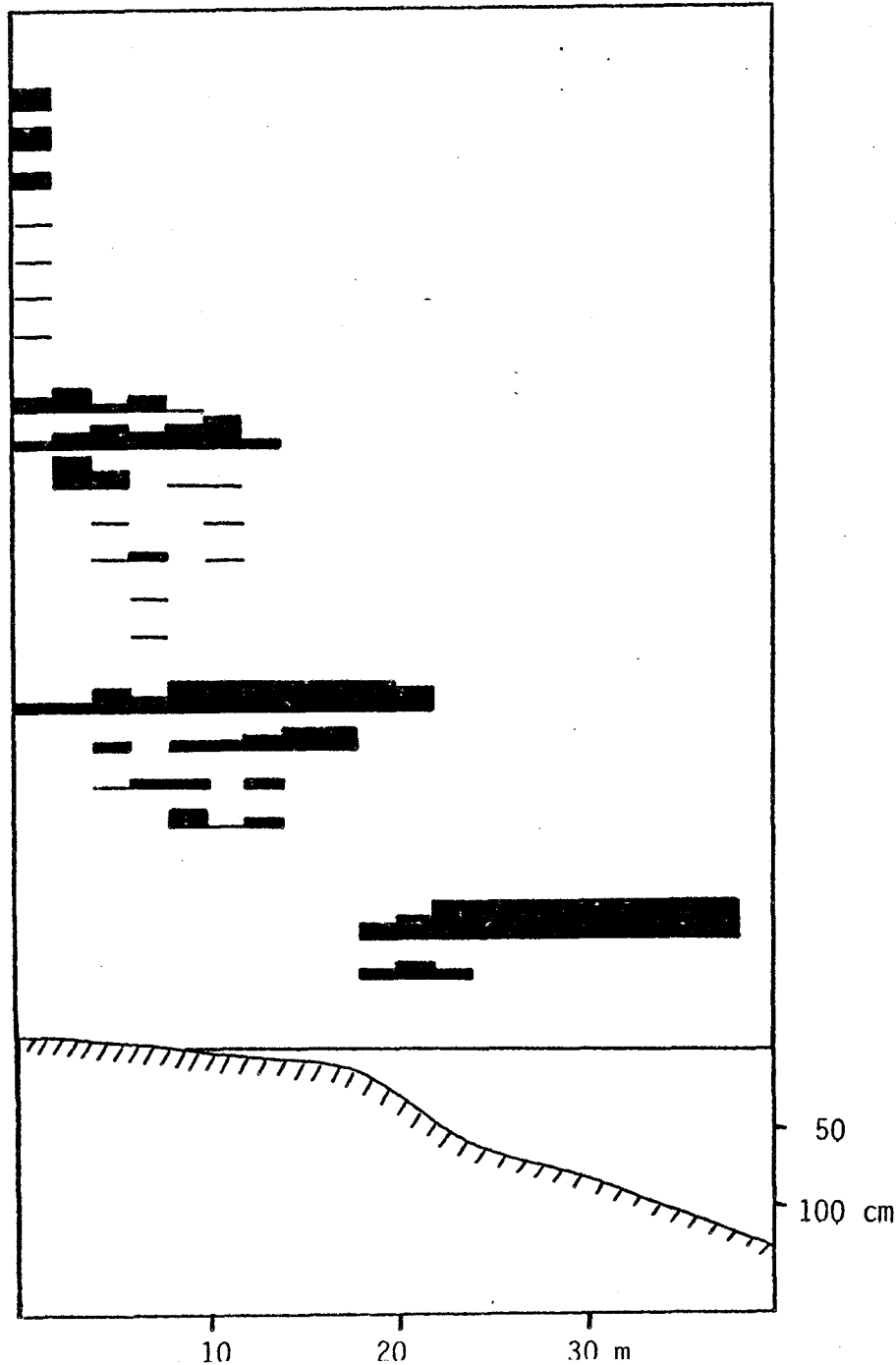


FIGURE 2 - PROFIL DE VEGETATION  
 (ETANG DE PALISSONNET)

L'étang de Palissonnet est situé dans un vallon et alimenté de façon permanente, son substrat est de nature argilo-calcaire. Un profil réalisé sur la rive ouest est donné par la figure 2 :

- une ceinture externe de *Juncus inflexus*, *Holcus lanatus* et *Ranunculus acris*, plus ou moins fauchée ;
- une ceinture de *Scirpus sylvaticus* et *Epilobium parviflorum* ;
- une ceinture d'*Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia* et *Sparganium erectum* ;
- un peuplement de *Myriophyllum verticillatum*, où se mêlent des plaques de *Cladophora glomerata*, qui a colonisé le reste de l'étang, au-dessus d'une prairie intra-aquatique de *Chara contraria* très étendue vers 1970 et qui a beaucoup régressé depuis.

La végétation et la flore de ces deux étangs relativement proches sont pourtant très dissemblables.

Les conditions climatiques sont analogues et les variations microclimatiques liées à la situation topographique et au tapis végétal environnant ne peuvent expliquer de telles différences. Il est évident que les facteurs édaphiques jouent un rôle déterminant. L'eau brune, riche en matières humiques, de l'étang de Villemenant est très peu minéralisée (la mesure de la conductivité donne  $K_{20^{\circ}} = 27 \mu S$ ) et offre des conditions oligotrophiques. L'eau limpide de l'étang de Palissonnet, fortement minéralisée par l'abondance en hydrogénocarbonate de calcium dissous ( $K_{20^{\circ}} = 314 \mu S$ ) présente des conditions eutrophiques.

La partie consacrée aux aspects écologiques précisera les relations des espèces et des groupements avec les facteurs du milieu.

#### EXEMPLE 2. Végétation de l'étang Neuf (300) et de l'étang Gouffier (296).

Ces deux étangs, dont j'ai effectué l'étude de la flore et de la végétation il y a quelques années pour un projet de mise en réserve naturelle (FELZINES 1977), appartiennent au complexe écologique des étangs de Vaux et de Baye. Les figures 3 et 4 montrent de grandes divergences dans la végéta-



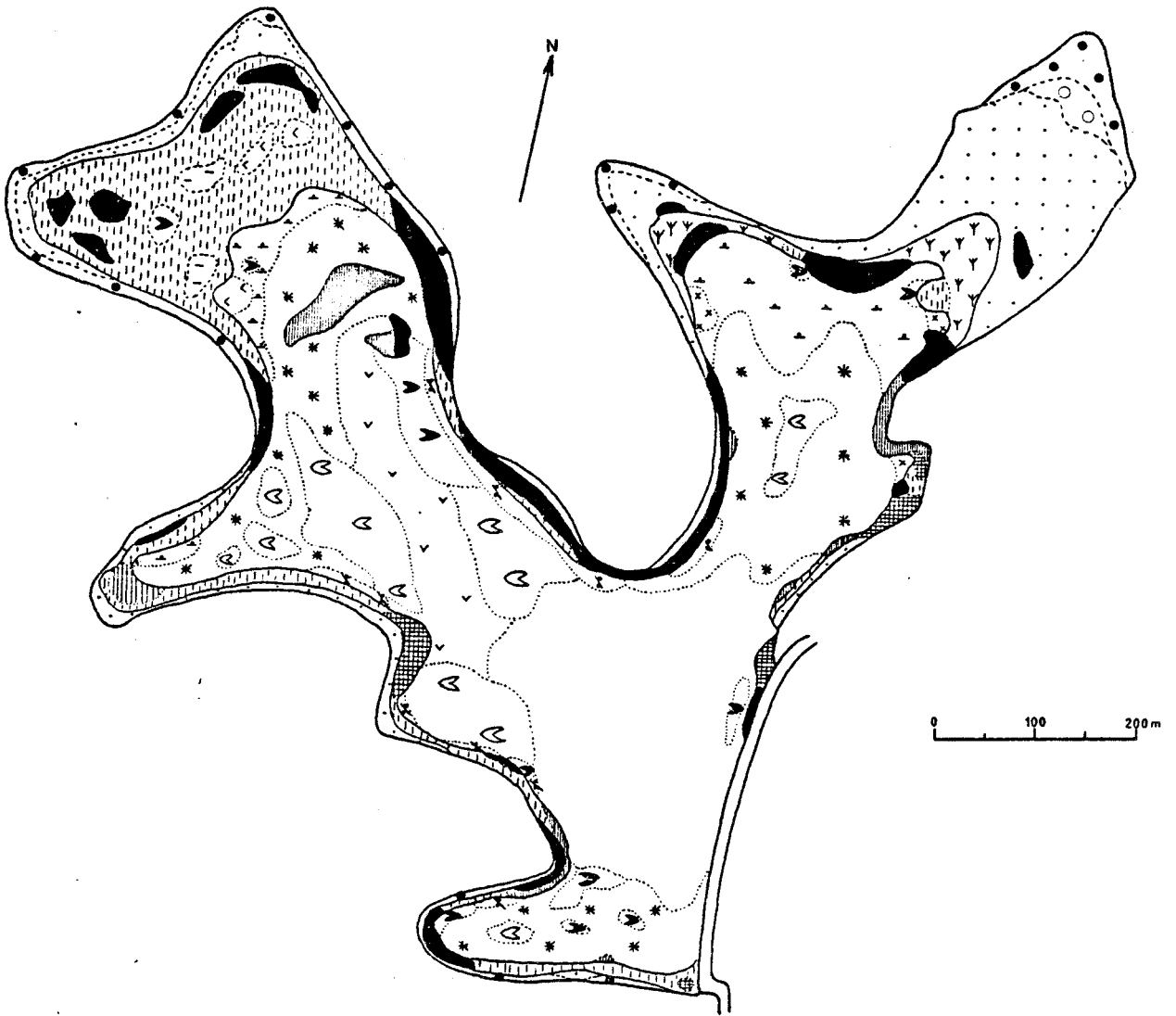


FIGURE 3  
VEGETATION DE L'ETANG NEUF, LA COLLANCELLE (NIEVRE)

Légende (espèces dominantes)

Végétation hygrophile

- Salix cinerea*
- Frangula alnus*
- Juncus acutiflorus*
- Carex vesicaria*
- Carex acuta*

Végétation amphibie

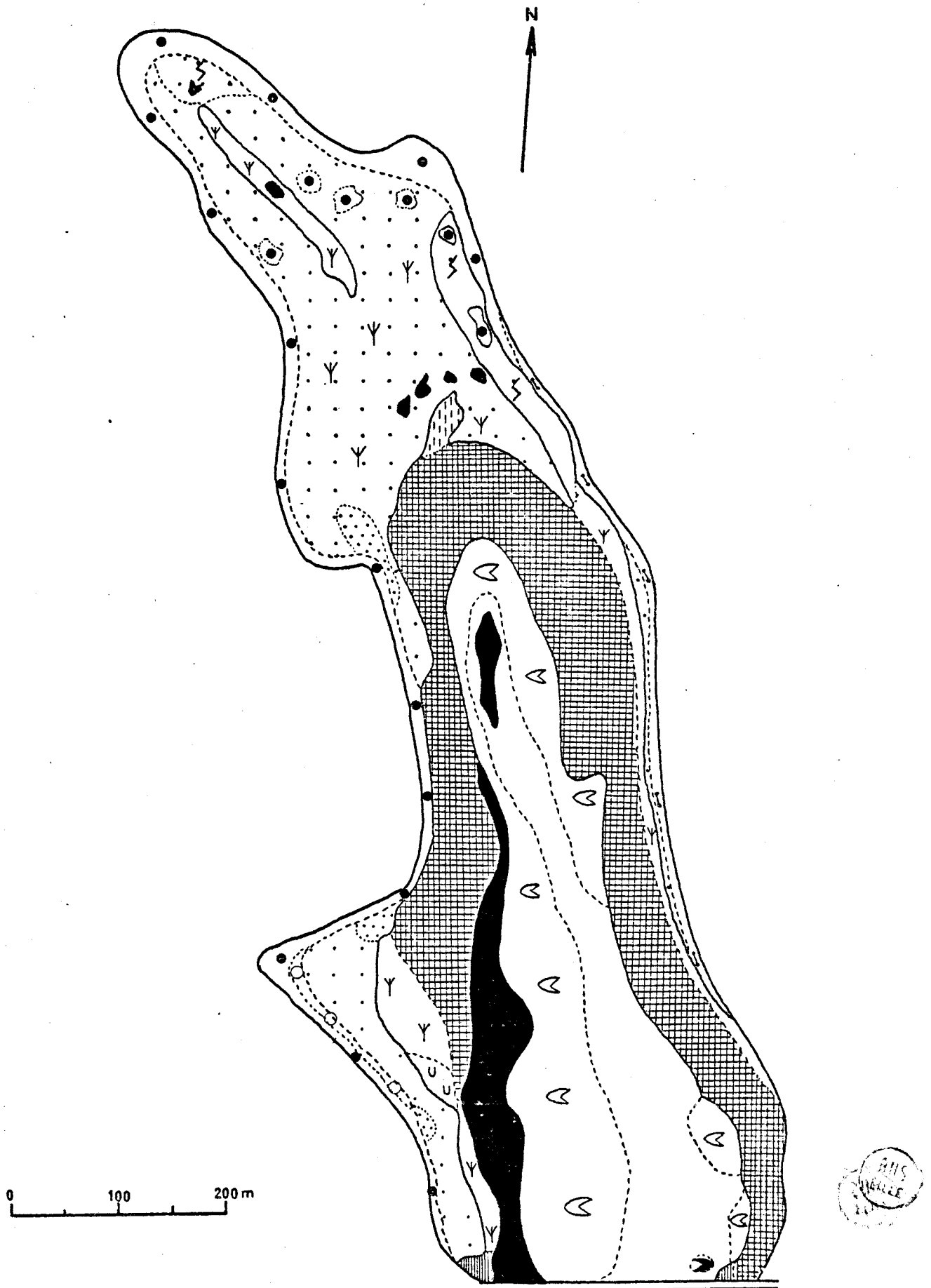
- Spartanium erectum*
- Glyceria fluitans*
- Glyceria maxima*
- Equisetum fluviatile*
- Scirpus lacustris*
- Typha latifolia*
- Typha angustifolia*
- Phragmites australis*

Végétation aquatique

- Utricularia australis*
- Hottonia palustris*
- Ranunculus peltatus*
- Potamogeton natans*
- Polygonum amphibium*
- Trapa natans*
- Nuphar lutea*
- Nymphaea alba*
- Nitella flexilis*



FIGURE 4 - VEGETATION DE L'ETANG GOUFFIER, LA COLLANCELLE (NIEVRE)



(pour la légende voir fig. 3)

tion et la flore de ces deux étangs bien qu'ils soient de même ancienneté (début du 19ème siècle) et occupent un substrat identique (argiles liasiques).

L'étang Neuf, plus vaste, présente deux parties distinctes où la végétation possède une zonation bien visible ; les groupements y sont nombreux et, pour la partie aquatique, constituent souvent des mosaïques ou des superpositions de strates.

L'étang Gouffier, situé à l'aval, contraste par sa physionomie plus simple bien zonée : à une vaste cariçaie de *Carex vesicaria* succède une large roselière de *Phragmites australis*, relayée par une zone à *Scirpus lacustris* sur la rive ouest ; à l'intérieur une vaste ceinture de *Nymphaea alba* s'étale à la surface de l'eau chargée de matières humiques.

Etant donné les similitudes des conditions climatiques et édaphiques, on peut attribuer les différences physionomiques à une évolution de la végétation qui s'est faite à des vitesses inégales dans les deux étangs, montrant ainsi deux stades d'une série dynamique. La présence d'une vaste zone marécageuse à la queue de l'étang Gouffier est la conséquence d'un envasement rapide ; d'ailleurs, le processus continue puisque les ceintures progressent vers le centre ce qui nécessite un faucardage de temps à autre. Peut-être cette évolution plus rapide de l'étang Gouffier dépend-elle de sa superficie plus faible, mais il semble que sa situation et son utilisation soient en cause : l'étang Gouffier reçoit les eaux de trop-plein et de vidange de l'étang Neuf lors des opérations de pêche et autrefois l'étang Neuf servait de réservoir pour maintenir le niveau de l'étang Gouffier au fur et à mesure que l'eau de ce dernier était utilisée pour l'alimentation du canal du Nivernais. La dissemblance dans les fluctuations du niveau de la nappe aquatique dans les deux étangs pourraient bien être responsable des types distincts de végétation observés actuellement.

Les aspects dynamiques de la végétation vont être abordés au cours de ce chapitre.

## I. - STRUCTURE HORIZONTALE DE LA VEGETATION

### A. - LA ZONATION

L'existence d'un gradient provoqué par l'augmentation de l'humidité du sol dans la partie exondée puis par l'augmentation de l'épaisseur de la nappe aquatique pour la partie inondée, entraîne une distribution horizontale des espèces et des groupements selon une disposition zonée qui, lorsqu'elle est régulièrement développée, constitue des ceintures de végétation. La largeur et la composition floristique de ces ceintures dépendent d'un grand nombre de facteurs abiotiques et biotiques. Parmi les premiers, on peut citer : le profil topographique, les variations saisonnières de niveau, les facteurs climatiques et les facteurs édaphiques ; parmi les seconds, la concurrence interspécifique, les actions animales et humaines.

D'une façon générale, on peut reconnaître dans un étang (fig. 5) :

- une végétation terrestre hygrophile située sur la zone supra-littorale, normalement exondée et qui comporte des espèces liées à la présence d'une nappe phréatique dont les fluctuations varient avec celles de la surface de l'eau de l'étang. Ces espèces hygrophiles, ligneuses ou herbacées, peuvent supporter une inondation lors de la période de vie ralentie ;
- une végétation aquatique, liée à la permanence de l'eau de surface et qui occupe la zone infra-littorale. Cependant, un certain nombre d'espèces subissent parfois une exondation temporaire, en période estivale ;
- une végétation amphibie, qui trouve sa place sur la zone littorale soumise au balancement des eaux, au contact de la végétation terrestre et de la végétation aquatique dans lesquelles elle pénètre souvent. Ainsi s'établit une végétation particulière supportant les fluctuations de la nappe aquatique qui forme un écotone (JENSEN et VAN DER MAAREL, 1980) où les espèces amphibies présentent souvent des adaptations particulières leur permettant de traverser les périodes alternantes d'émersion et de submersion.

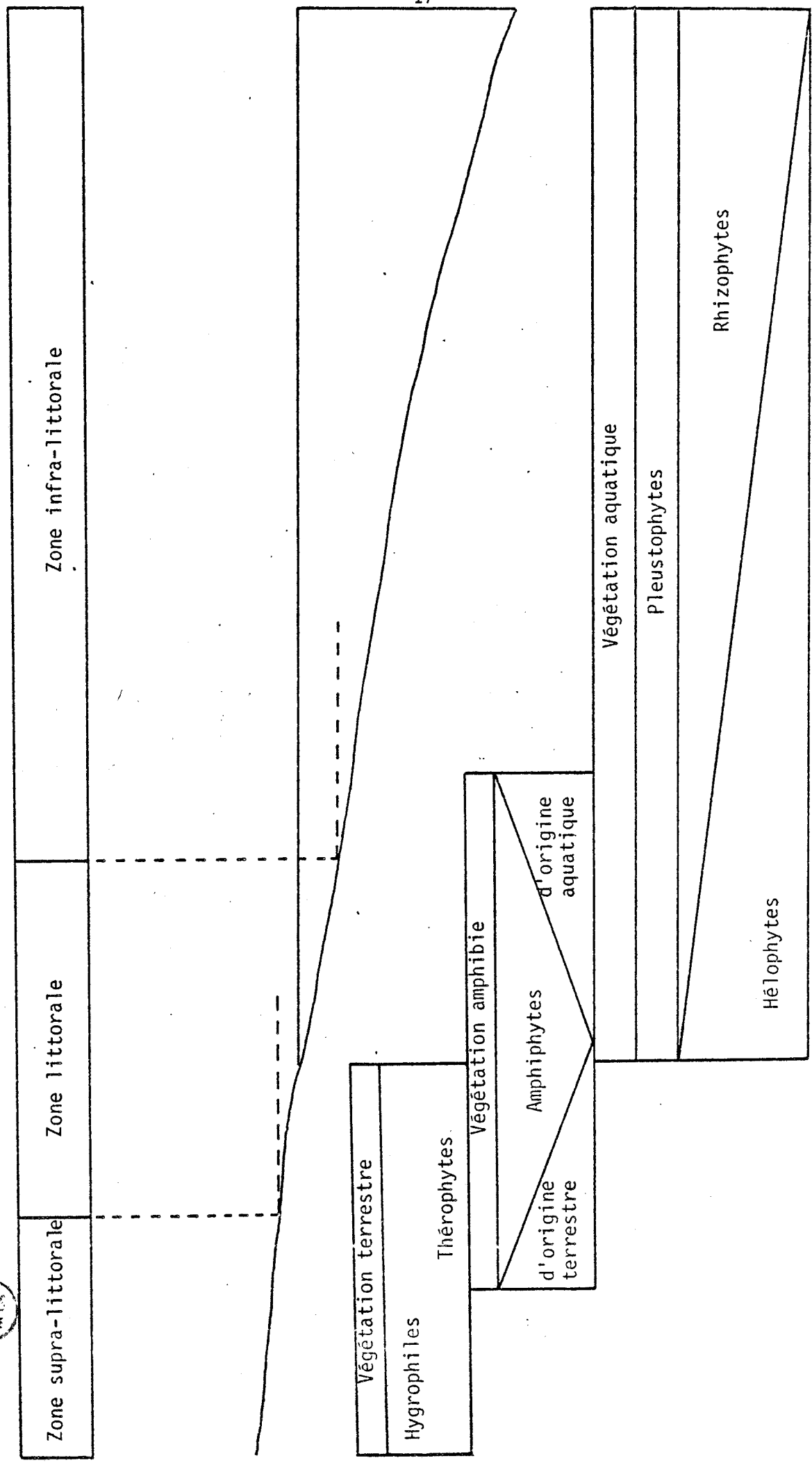


FIGURE 5 - SCHEMA DE LA ZONATION DE LA VEGETATION MACROPHYTIQUE D'UN ETANG

Dans la réalité, il est difficile de préciser les limites supérieures et inférieures de la zone littorale et des différentes végétations en raison de la dynamique des groupements qui entraîne souvent une interpénétration de ces derniers et la formation d'une végétation complexe.

## B. - ASPECTS MÉTHODOLOGIQUES

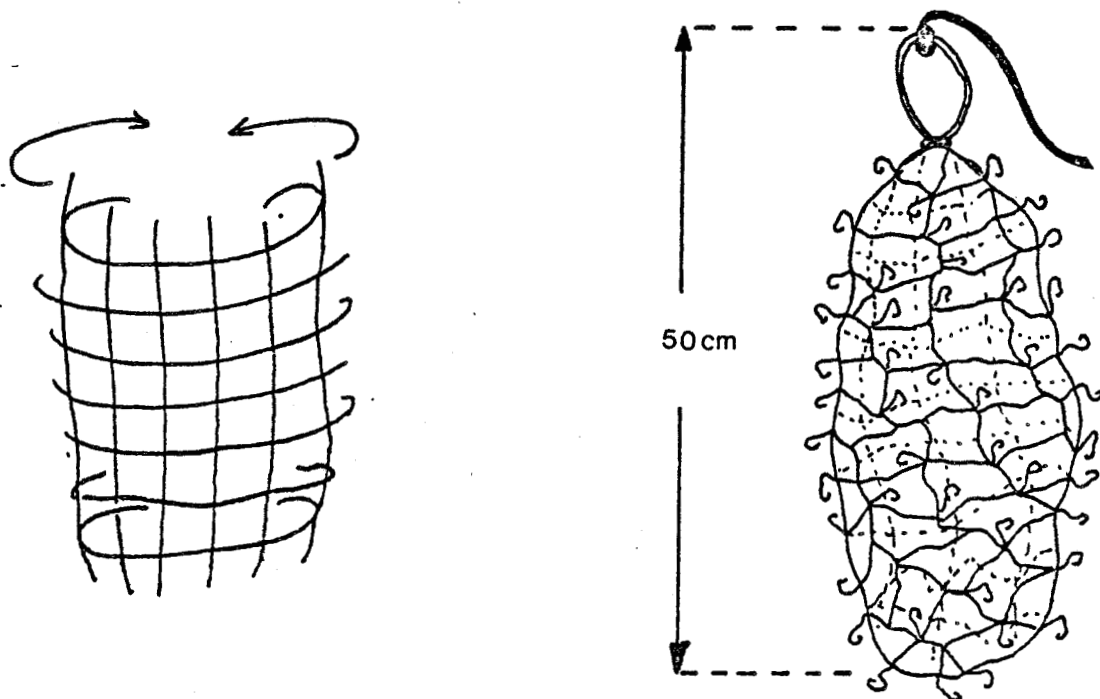
### 1 - LA REALISATION DES PROFILS DE VEGETATION

L'existence d'un gradient d'humidité croissante et de profondeur de la nappe aquatique depuis la zone supra-littorale jusqu'à la zone infra-littorale impose un échantillonnage de la végétation suivant des lignes perpendiculaires aux ceintures de végétation<sup>1</sup>. Lorsque des lignes servent de support à un relevé continu de la végétation de l'ensemble de l'étang, elles constituent des transects. J'ai choisi un échantillonnage exhaustif ou continu selon les directions privilégiées déterminées par le gradient (CHESSEL 1978) en réalisant des relevés sur des segments successifs (GODRON 1968), ce qui permet d'étudier les variations de la structure horizontale de la végétation et d'effectuer une série de relevés phytosociologiques.

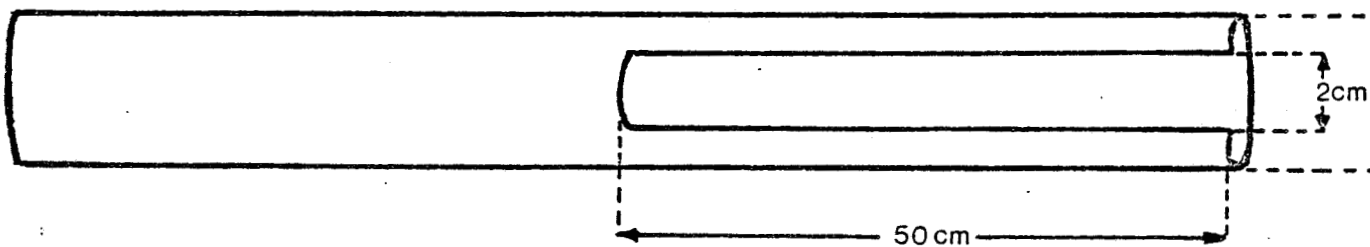
#### a) Choix de la longueur des segments

Dès les premières observations sur le terrain s'est posé le problème du choix de la longueur des segments. Une longueur trop faible (0,10 ou 0,20 m) avait un double inconvénient : la lenteur de l'inventaire et la multiplication du nombre de relevés identiques. A l'inverse, il fallait éviter de tracer un segment trop long susceptible de recouvrir plusieurs groupements. J'ai adopté une longueur de 2 mètres : elle s'est révélée satisfaisante dans la très grande majorité des cas. Cependant, pour des ceintures de végétation étroites ou pour des mosaïques de groupements, il a fallu prendre des segments plus courts (0,50 m ou 1 m) ; à l'inverse, pour des peuplements homogènes et vastes, j'ai parfois utilisé des segments plus longs (5 m). Cela est sans inconvénient pour le traitement automatique des données floristiques puisque seul est pris en compte l'ordre de succession des segments et non leur taille.

<sup>1</sup> Un bateau pneumatique a permis d'atteindre les parties profondes inaccessibles directement. L'usage d'un grappin s'est avéré très efficace pour y effectuer les relevés de végétation et un tube de matière plastique a servi aux prélèvements de la vase (fig. 6, a et b).



6a - Confection d'un grappin : enroulement d'un fort treillis métallique puis ouverture de certaines mailles dont l'un des côté est transformé en crochet.



6b - Extrémité du tube destiné au prélèvement de la vase.

## b) Exemple

La composition floristique d'un segment de 2 m (S) établi sur un profil traversant la ceinture à *Potentilla palustris* et *Sphagnum contortum* du Grand Etang (325) est semblable à celle relevée sur la surface de 4 m<sup>2</sup> supportée par ce segment (fig. 7). Or le tableau 1 montre que cette surface est supérieure à l'aire minimale (inférieure, ici, à 0,25 m<sup>2</sup>) et inférieure à l'aire maximale à partir de laquelle on changerait de groupement (supérieure à 16 m<sup>2</sup>, dans notre exemple). Il apparaît donc que la longueur retenue est adaptée à l'analyse de la végétation des ceintures des étangs.

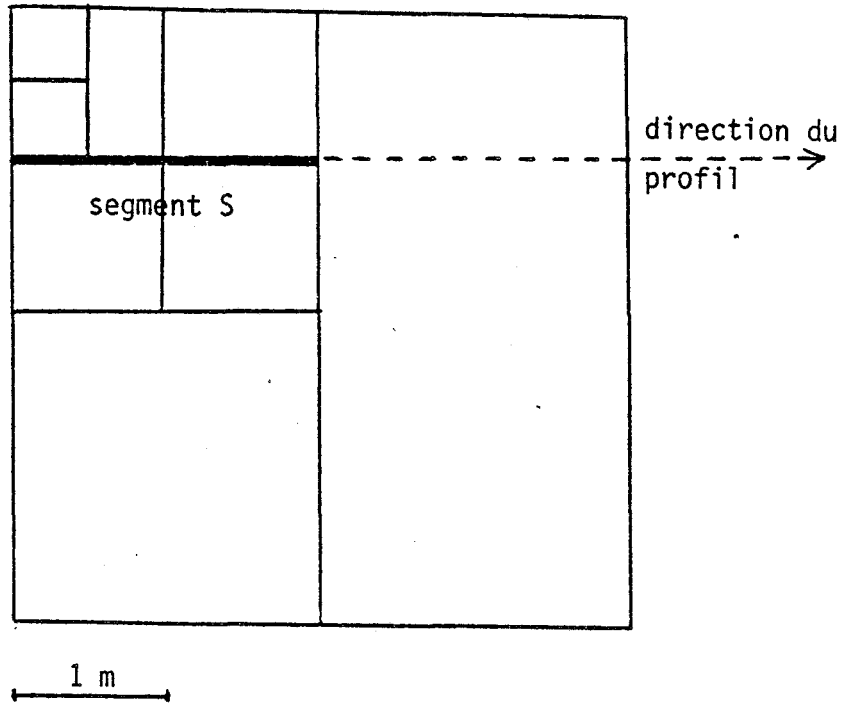
TABLEAU 1  
RELEVÉS EFFECTUÉS SUR DES SURFACES EMBOÎTÉES DE SUPERFICIE CROISSANTE

Espèces	Superficie des relevés (m <sup>2</sup> )						Longueur du segment S : 2 m
	0,25	1	2	4	8	16	
<i>Potentilla palustris</i>	4	4	4	4	4	4	4
<i>Sphagnum contortum</i>	5	5	5	5	5	5	5
<i>Carex rostrata</i>	1	1	1	2	2	2	1
<i>Carex vesicaria</i>	+	+	1	1	+	1	1
<i>Lysimachia vulgaris</i>	2	2	2	1	2	2	2
<i>Equisetum fluviatile</i>	+	1	1	1	1	1	1
<i>Typha latifolia</i>			1	1	1	1	+
<i>Iris pseudacorus</i>				+		1	+
<i>Salix cinerea</i> (j.)						+	
Nombre d'espèces	6	6	7	8	7	9	8



FIGURE 7

SURFACES EMBOÎTEES DE SUPERFICIE CROISSANTE  
 ET POSITION DU SEGMENT SUR LESQUELS ONT  
 ETE REALISES LES RELEVES DU TABLEAU 1



## 2 - LE TRAITEMENT DES PROFILS

La réalisation des profils floristiques et des relevés phytosociologiques montre que la structure horizontale de la végétation est, dans la plupart des cas, plus complexe que ne le laisse apparaître la physionomie, déterminée par la dominance d'une ou parfois deux espèces dans chaque ceinture. L'examen des profils donnés en annexe fait apparaître fréquemment des interpénétrations de groupements et des superpositions en écailles ainsi que des zones plus homogènes que d'autres. Un double problème se dégage donc :

- comment délimiter les zones de façon optimale ?
- comment apprécier l'homogénéité d'une zone ?



### a) Délimitation des coupures optimales

Le but recherché est d'apprécier la variation de la composition floristique de la végétation le long du profil en regroupant les segments successifs qui présentent le plus grand degré de similitude et en faisant apparaître les limites entre les zones ainsi reconnues. Les méthodes utilisées pour la délimitation des coupures optimales sur des transects ou sur des profils prennent en considération :

- soit l'information apportée par la présence des espèces sur les segments successifs (GODRON 1966, GODRON et BACOU 1975) et son traitement automatique ;
- soit le calcul d'indices de similarité ou de distances entre les relevés qui sont alors l'objet d'un traitement automatique par une analyse multivariante (DAGNELIE 1960, FRESCO 1972).

Peu d'auteurs, à ce jour, ont analysé la structure horizontale de la végétation des milieux aquatiques selon ces méthodes. JENSEN et VAN DER MAAREL (1980) ont appliqué l'analyse factorielle en composantes principales pour l'ordination des relevés effectués sur des profils mais sans tenir compte de l'ordre de succession et de la localisation des relevés sur les profils. A la suite d'une communication personnelle de CHESSEL et comme il l'a montré (BACHACOU et CHESSEL 1979, CHESSEL et GAUTIER 1979), l'analyse factorielle des correspondances se révèle un outil remarquablement bien adapté à l'analyse des transects à condition de l'appliquer comme le préconise ESTEVE (1978).

Dans cette analyse, le profil est traité comme un tableau ou matrice ESPECES x RELEVES, les relevés étant affectés de leur numéro d'ordre sur le profil et les espèces étant codées. L'analyse peut prendre en compte soit la présence des espèces soit leur abondance-dominance : celle-ci a été employée dans tous les traitements automatiques. Les espèces forment un nuage de points dans l'espace multidimensionnel des relevés et les relevés constituent un autre nuage dans l'espace multidimensionnel des espèces. Le calcul du khi-deux ( $\chi^2$ ) appliqué à la matrice permet de comparer la composition des relevés et la distribution des différentes espèces dans les re-

TABLEAU 2

EXEMPLE DE RELEVES EFFECTUES SUR UN PROFIL DE VEGETATION AVANT  
DELIMITATION DES ZONES ET DES PHASES (ETANG NOTRE-DAME)

Espèces	n° des segments (longueur - unité : 2 m)																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1 <i>Frangula alnus</i>	1																								
2 <i>Populus tremula</i>	3																								
3 <i>Salix cinerea</i>	4	1																							
4 <i>Juncus acutiflorus</i>	2	1																							
5 <i>Hydrocotyle vulgaris</i>	1	1																							
6 <i>Agrostis stolonifera</i>	1																								
7 <i>Lysimachia vulgaris</i>	+	+	+																						
8 <i>Iris pseudacorus</i>	1	2																							
9 <i>Carex vesicaria</i>			+																						
10 <i>Utricularia australis</i>	1	2	1	1						+															
11 <i>Typha angustifolia</i>	2	3	4	3	1	+																			
12 <i>Polygonum amphibium</i>	1	1		+	1																				
13 <i>Lythrum salicaria</i>	+			1	1	+																			
14 <i>Trapa natans</i>							+																		
15 <i>Potamogeton obtusifolius</i>						1	+																		
16 <i>Chara braunii</i>								2	4	5	4														
17 <i>Najas minor</i>									+		+														
18 <i>Potamogeton crispus</i>										+															
19 <i>Potamogeton trichoides</i>											1	4	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
20 <i>Nitella syncarpa</i>												1	5	5	5	5	4	4	4	4	5	4	4	3	3
21 <i>Nitella flexilis</i>																	+	+	+	+	+	+	+	+	+

levés successifs. Ainsi, le programme de calcul<sup>1</sup> transforme la matrice des données en une matrice des distances (ou matrice des variances - covariances) en minimisant la variance puis il projette les nuages des relevés et des espèces sur un nombre réduit d'axes qui sont les axes principaux d'inertie. Ces axes factoriels ou facteurs de l'analyse des correspondances représentent la structure du système (BENZECRI 1973, GUIGOU 1973). De plus, ils constituent de "véritables fonctions floristiques" (ESTEVE 1978) et ils "discernent au mieux les stations par leur contenu floristique" (CHESSEL et GAUTIER 1979). La graphe de la variation de la valeur de chaque facteur en fonction de la position ordonnée des relevés sur le profil permet alors de situer les coupures optimales et de délimiter ainsi les différentes zones. En raison de la correspondance établie entre les deux nuages de points, il est possible de reporter sur le graphe la contribution des espèces à la variabilité de la valeur des facteurs.

#### b) Exemples

##### - Etang Notre-Dame (173)

L'analyse des correspondances effectuée sur le profil (tableau 2) donne les coordonnées des relevés et les coordonnées des espèces dans l'espace des facteurs. Le graphe (fig. 8) est construit en reportant, pour chaque facteur, les coordonnées des relevés (en ordonnées) en fonction du numéro d'ordre des segments (en abscisses) sur lesquels ont été faits les relevés. Les espèces dont les contributions à l'explication des facteurs sont les plus fortes ont été indiquées ci-après.

. Le facteur 1 introduit une coupure nette entre les relevés 8 et 9. Cette coupure, qui se retrouve au niveau des autres facteurs, permet de distinguer 2 zones :

- + une zone A, qui correspond à la végétation exondée et amphibie ;
- + une zone B, qui correspond à la végétation aquatique.

---

<sup>1</sup> Je remercie très vivement Monsieur D. CHESSEL qui a accepté de faire exécuter le traitement des données par le Laboratoire de Biométrie de l'Université Claude Bernard de Lyon I. Le programme (ANACOR) fait appel à l'analyse canonique : le nuage des points est de corrélation maximale.

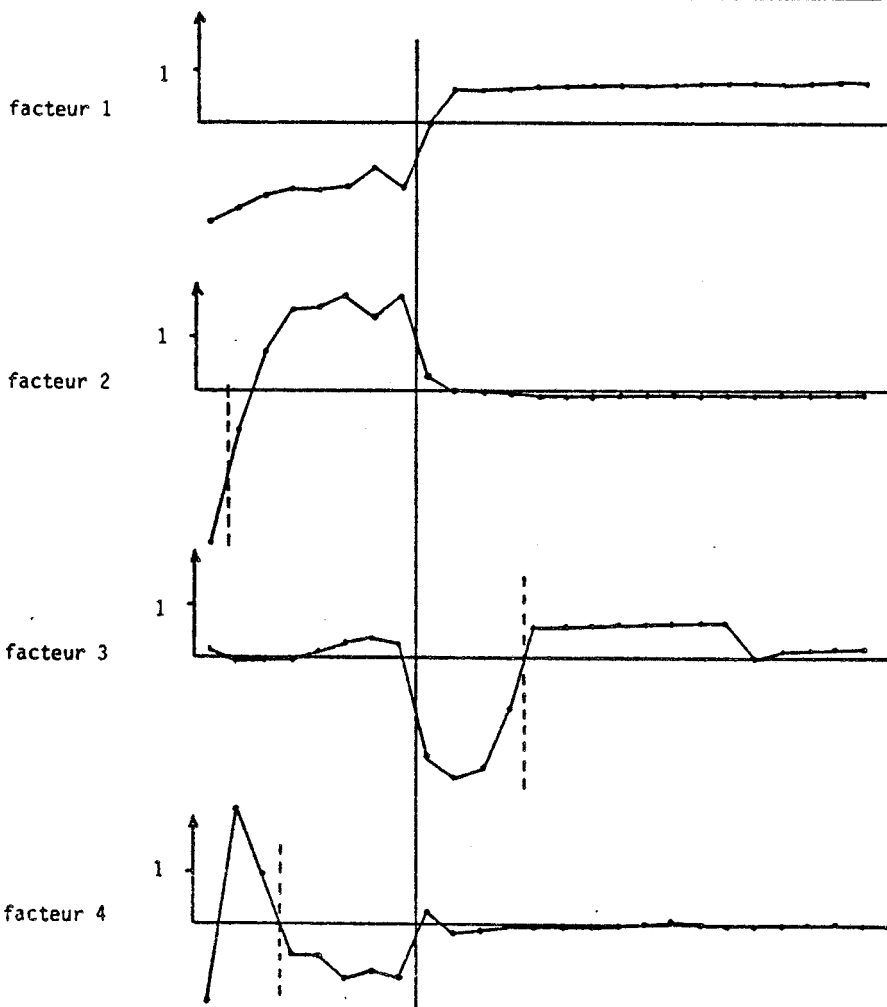
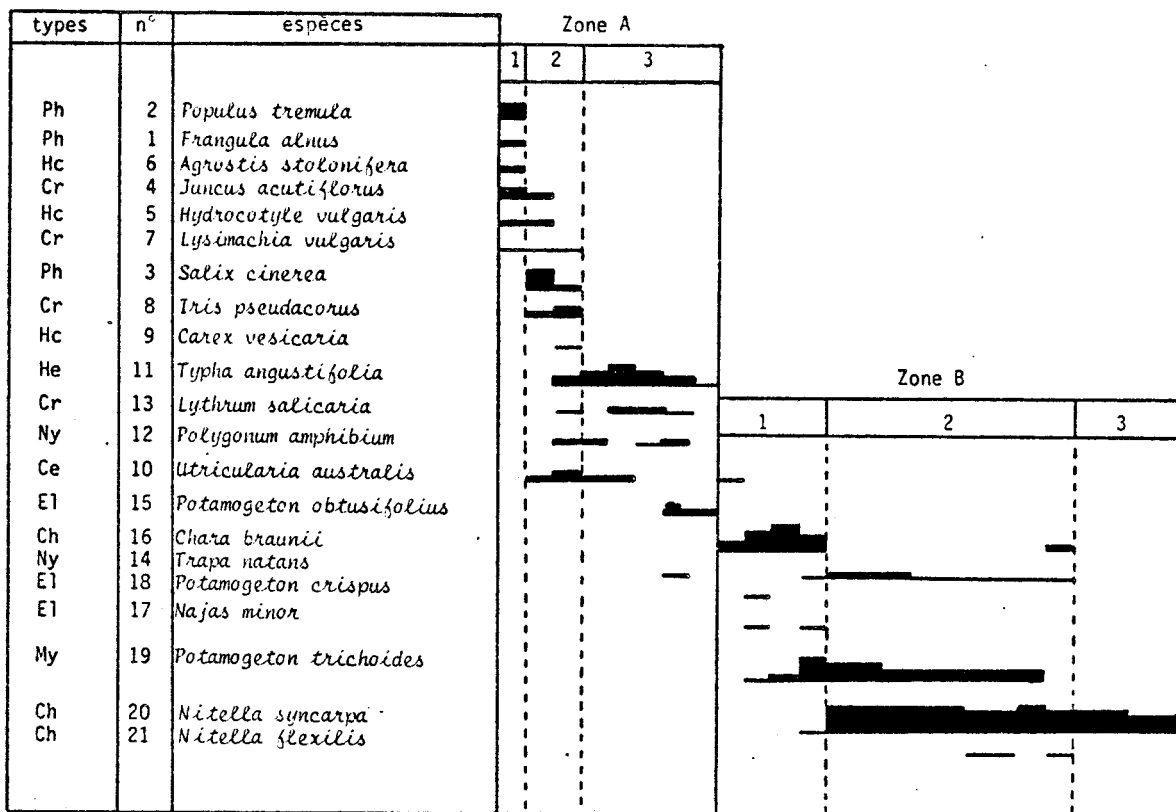


FIGURE 3 - GRAPHE DES ZONES ET PHASES (profil de l'étang Notre-Damé)

- . Les facteurs 2 et 4 subdivisent la zone A en 3 phases :
  - + la phase 1 (relevé 1) où les espèces 1, 2 et 3 (*Frangula alnus*, *Populus tremula*, *Agrostis stolonifera*) montrent la plus forte contribution ; elle coïncide avec la ceinture arborescente la plus externe ;
  - + la phase 2 (relevés 2 et 3) marquée par les espèces 3 et 8 (*Salix cinerea* et *Iris pseudacorus*) ; elle constitue une autre ceinture arborescente ;
  - + la phase 3 (relevés 4 à 8) où les espèces 11, 13, 12, 15 (*Typha angustifolia*, *Lythrum salicaria*, *Polygonum amphibium* et *Potamogeton obtusifolius*) apportent une contribution élevée. Cette phase correspond à une ceinture d'amphibies (hélrophytes et hydrophytes).
  
- . Le facteur 3 subdivise la zone B en 2 phases :
  - + la phase 1 (relevés 9 à 12) avec les espèces 16, 17, 18 (*Chara braunii*, *Najas minor*, *Potamogeton crispus*) ;
  - + la phase 2 (relevés 13 à 25) avec les *Nitella*.
  
- . Le facteur 5 isole les 4 derniers relevés.

L'ordination des espèces d'après leur contribution à l'interprétation du facteur 1 permet de réécrire le tableau initial (fig. 8). La mise en place des coupures délimite ainsi les principaux groupements. Au sein de chaque zone, on remarque une disposition en écailles des groupements : ils présentent des chevauchements sur leurs marges. Cela montre bien la complexité de la structure de la végétation et la nécessité de faire apparaître les coupures optimales pour définir et interpréter les groupements.

#### - Etang de Bizy (280)

Les relevés ont été effectués le long d'un même profil successivement sur des segments de 1 m puis sur des segments de 2 m (tab. 3) et deux analyses des correspondances parallèles ont été réalisées (fig. 9 et 10).



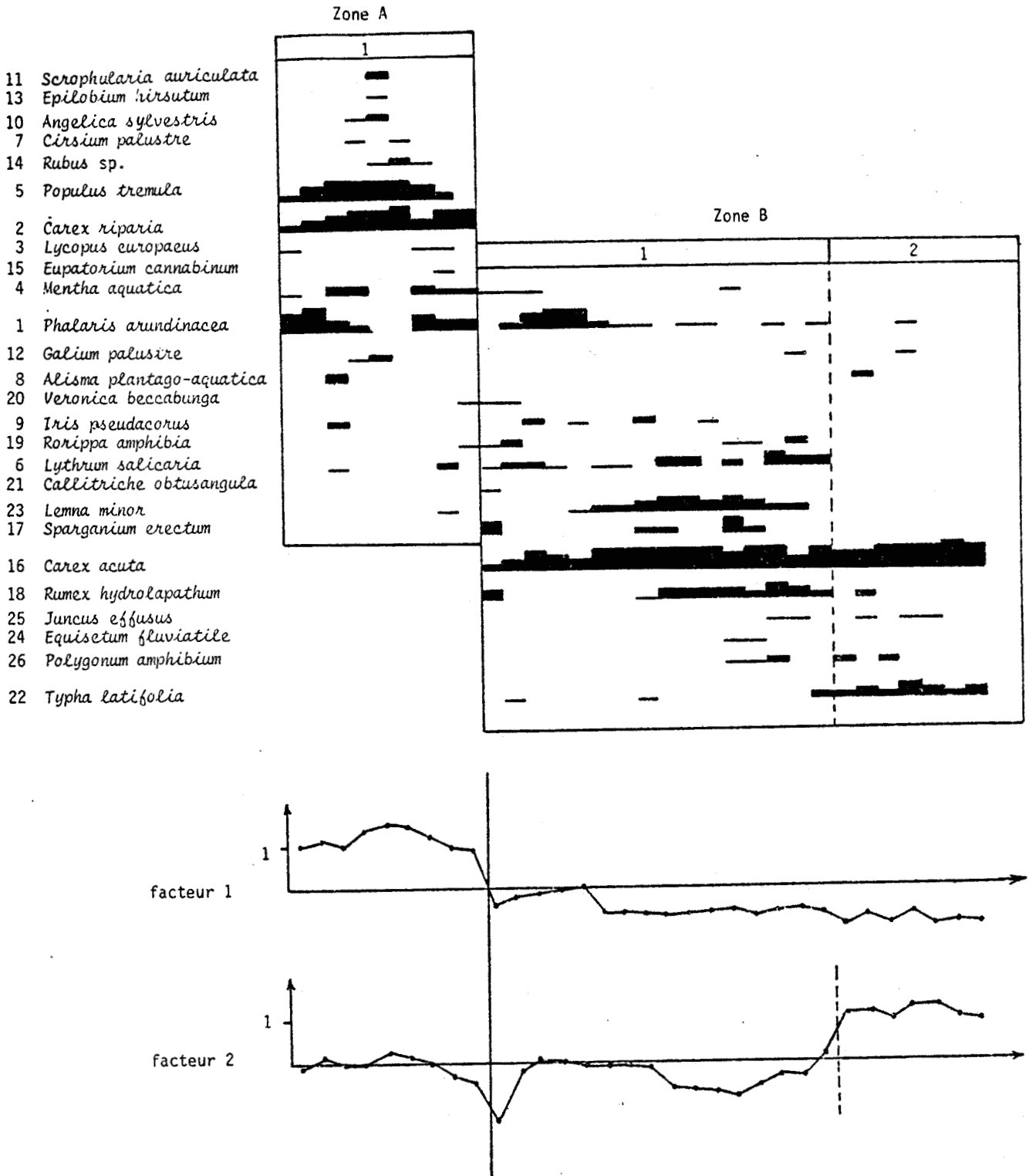
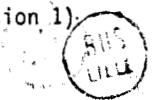
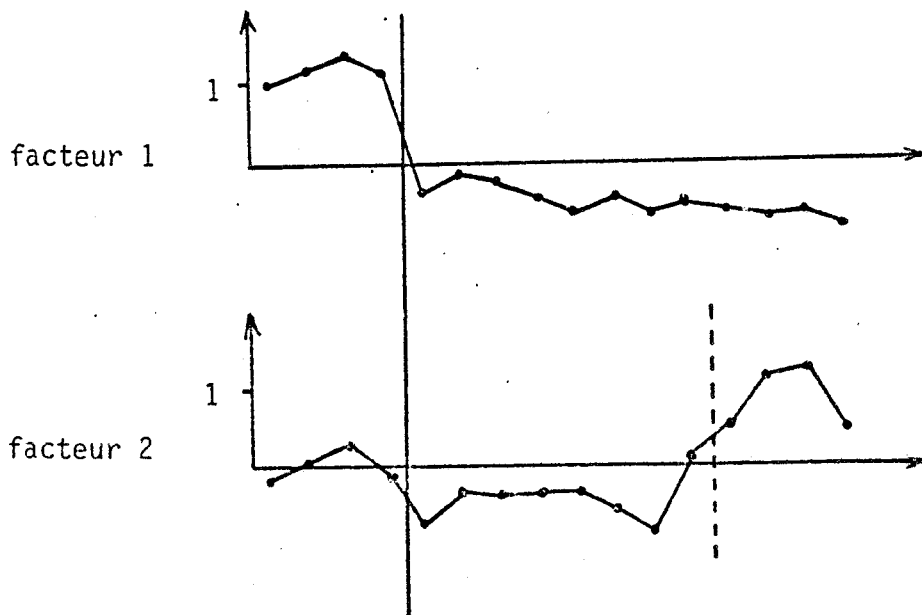
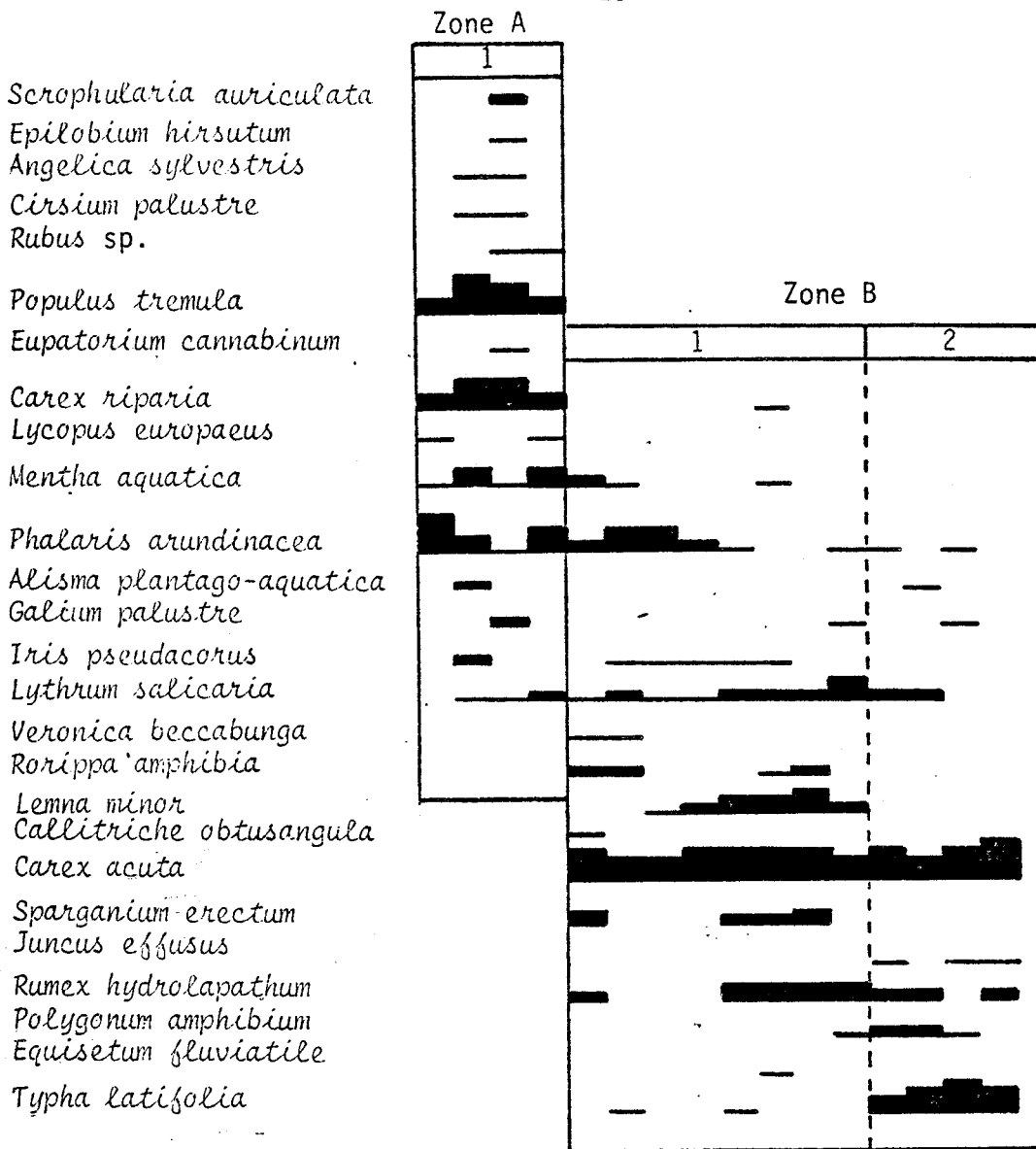


FIGURE 9 - GRAPHE DES ZONES ET PHASES ( profil de l'étang de Bizy : version 1)







BIIS  
LILLE

FIGURE 10 - GRAPHE DES ZONES ET PHASES (PROFIL DE L'ETANG DE BIZY : VERSION 2)

Les résultats des deux analyses aboutissent à un découpage tout-à-fait analogue, ce qui valide, a posteriori, le choix de la longueur de 2 mètres pour les segments des profils.

Si l'on ne prend en considération que les deux premiers facteurs:

- le facteur 1 délimite la végétation terrestre hygrophile et la végétation amphibie;

- le facteur 2 sépare la zone B en deux phases. De plus, il révèle une tendance à la subdivision de la phase 1 de la zone B, plus nette dans la première analyse que dans la seconde: une inflexion du graphe apparaît entre les relevés 17 et 18 (version 1) et entre les relevés 9 et 10 (version 2) séparant un faciès à *Phalaris arundinacea* d'un faciès à *Lythrum salicaria*, *Rumex hydrolapathum* et *Lemna minor* au sein de la ceinture de *Carex acuta*.

A noter que la zone 1 est elle-même hétérogène puisque le facteur 4 de la première analyse la scinde en 3 phases: la partie centrale, occupée par *Populus tremula*, est plus riche en espèces que les marges, notamment du côté externe où domine *Phalaris arundinacea*, en situation plus éclairée.

Le traitement automatique permet en outre de réécrire les espèces dans l'ordre des contributions qu'elles apportent; cet ordre est différent de l'ordre d'écriture lors de la réalisation du relevé mais il concorde dans les deux analyses.

### 3 - HOMOGENEITE DES ZONES ET DES PHASES

Le traitement automatique des relevés des profils amène à situer les coupures optimales. Ainsi sont mises en évidence des ZONES qui appartiennent généralement à des types de végétation différents (exondée, amphibie, aquatique): les coupures ont une signification écologique évidente. A l'intérieur de chaque zone, l'allure du graphe traduit souvent une variation floristique ce qui conduit à délimiter des phases qui correspondent à des groupements distincts. Chaque phase présente un certain degré d'homogénéité qu'il est utile de contrôler. Evidemment, lorsque la variation des facteurs est inexistante dans une phase (tracé horizontal sur le graphe), on peut considérer



qu'il y a homogénéité floristique puisque la partie de végétation considérée "n'offre pas d'écarts de composition floristique appréciables entre ses différents points" (GUINOCHET 1973). La présence de pointes sur le graphe au niveau d'une phase traduit une certaine hétérogénéité due à la façon dont les espèces et leur abondance se trouvent réparties dans le groupement. De nombreuses recherches ont été consacrées à l'étude de l'homogénéité floristique en prenant en considération :

- le mode de dispersion des individus des différentes espèces (CALLEJA, DAGNELIE et GOUNOT 1962 ; CHESSEL, DEBOUZIE , DONADIEU et KLEIN 1975 ; CHESSEL 1978) ;
- la distribution des espèces, seule considérée ici, sur la base de la présence/absence dans les segments successifs.

Utilisant la théorie de l'information, GODRON (1966) a montré que l'information totale apportée par les N espèces d'une zone de S segments a pour valeur :

$$I = \log_2 C_S^a + \log_2 C_S^b + \dots \log_2 C_S^j \quad (\text{relation 1})$$

avec a, b, ...j : nombre de présences des espèces A, B...J

$$\text{et } C_S^a = \frac{S!}{a! (S-a)!}$$

Au niveau de la distribution de chaque espèce, l'homogénéité la plus forte se produit lorsque l'espèce est présente dans tous les segments : l'information est alors nulle. Au contraire, l'information est maximum lorsque l'espèce couvre S/2 segments. Il en résulte qu'au niveau d'un groupement, "l'homogénéité est d'autant plus grande qu'il y a moins d'espèces moyennement fréquentes" (GODRON 1966). L'histogramme des fréquences des espèces sur une zone homogène prend la forme d'un histogramme de RAUNKIAER (en U, en L, en J) dont l'expression mathématique a été donnée à propos de la distribution des fréquences des espèces dans les tableaux phytosociologiques par GUINOCHET (1955) et par DE FOUCAULT (1979). Dans le cas de groupements paucispécifiques ou n'occupant qu'un petit nombre de segments, la construction des histogrammes est délicate sinon impossible (lorsque le groupement se trouve sur un seul segment), alors que le calcul de l'information peut être effectué dans

tous les cas. Cependant, il convient de tenir compte de la différence d'étendue des zones et des phases si l'on veut comparer l'homogénéité entre plusieurs groupements. J'ai été amené à calculer l'information relative apportée par la distribution des présences des espèces au sein des groupements en considérant l'information maximale  $I_{\max}$  qui serait donnée par un groupement dont chaque espèce occuperait  $S/2$  segments de façon aléatoire et qui, de ce fait, présenterait une hétérogénéité maximale.

$$I_{\max} = \log_2 C_S^{S/2} \times N \quad (\text{relation 2})$$

avec  $N$  : nombre d'espèces dans le groupement

L'information relative obtenue par la distribution des espèces d'un groupement prend alors pour valeur :

$IR = I / I_{\max}$ . d'où, à partir des relations 1 et 2 précédentes :

$$IR = \log_2 C_S^a + \log_2 C_S^b + \dots \log_2 C_S^j / \log_2 C_S^{S/2} \times N$$

On voit que l'information relative dépend bien du nombre d'espèces  $N$  de chaque groupement et de l'étendue du groupement car  $\log_2 C_S^{S/2}$  est proportionnel à  $S$ , comme le montre le calcul des paramètres de la droite de régression linéaire se rapportant à ces deux variables ( $\log_2 C_S^{S/2} = 0,96 S - 1,51$  avec un coefficient de corrélation  $r = + 1$ ).

La valeur de l'information relative est comprise entre 0 (homogénéité floristique complète) et 1 (hétérogénéité complète). Le tableau 4 contient des exemples de groupements dont le degré d'homogénéité est représenté à l'aide des histogrammes de RAUNKIAER et du calcul de l'information relative (fig. 11). La comparaison de nombreux groupements<sup>1</sup> permet de constater que les courbes de fréquences sont concaves (n° 1 à 6) lorsque l'information relative  $IR \leq 0,67$  : cette valeur peut être retenue comme seuil d'hétérogénéité floristique, au moins pour les groupements des milieux aquatiques et palustres.

<sup>1</sup> Chaque groupement est désigné par un code qui comporte deux parties :  
 - le numéro du profil ou du relevé qui le renferme (cf. annexe I B et C)  
 - un numéro d'ordre.

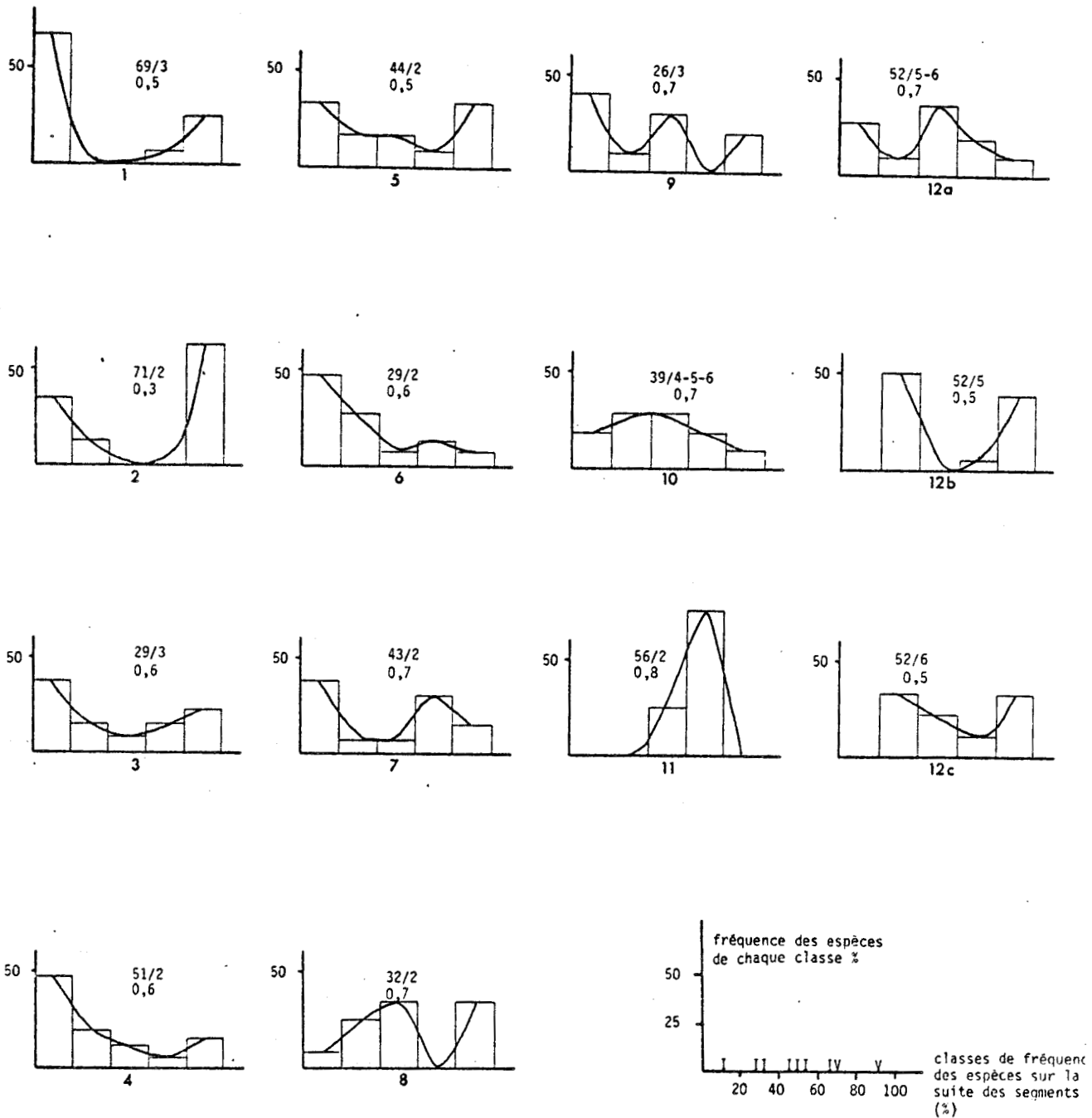


FIGURE 11 - HISTOGRAMMES ET COURBES DES FREQUENCES SPECIFIQUES DANS LES GROUPEMENTS.

Chaque n° de groupement est suivi de la valeur de l'information relative IR.

TABLEAU 4

COMPOSITION FLORISTIQUE DES GROUPEMENTS DONT LES COURBES DE FREQUENCE SONT REPRESENTÉES SUR LA FIGURE 11

1 - 69/3	
<i>Typha angustifolia</i>	3 3 2 3 2
<i>Equisetum fluviatile</i>	1 1 1 + +
<i>Sparganium erectum</i>	+
<i>Oenanthe aquatica</i>	+
<i>Eleocharis palustris</i>	+
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+
<i>Glyceria maxima</i>	+ +
<i>Lemna minor</i>	1
<i>Juncus bulbosus</i>	5 5 5 +
<i>Potamogeton natans</i>	2 1 1 4 5
<i>Nymphaea alba</i>	2
<i>Ranunculus peltatus</i>	1

2 - 71/2	
<i>Carex vesicaria</i>	4 5 5 4 4 4
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+ +
<i>Lythrum salicaria</i>	+
<i>Typha latifolia</i>	+ + + 1 1 2
<i>Sparganium erectum</i>	+ + + 1 1 1
<i>Lemna minor</i>	1 3 2 3 4 2
<i>Riccia fluitans</i>	1 3 3 4 5 5
<i>Ricciocarpus natans</i>	3

3 - 29/3	
<i>Carex vesicaria</i>	+ + +
<i>Equisetum fluviatile</i>	1 2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+
<i>Phragmites australis</i>	2 2 4 4 5 4 3 + +
<i>Lythrum salicaria</i>	+ + + 1
<i>Rorippa amphibia</i>	3 2 1 1 2 2 3 4 1 1 + . +
<i>Hottonia palustris</i>	+ + + 3 1 +
<i>Utricularia australis</i>	+ + 1 + 1 3 1 1
<i>Nymphaea alba</i>	2 2 2 3 3 3 4 4
<i>Lemna minor</i>	1 1 + + +
<i>Scirpus lacustris</i>	3 1 + 1 2 2 2 2 1 2 + +
<i>Riccia fluitans</i>	+
<i>Oenanthe aquatica</i>	+ +

4 - 51/2	
<i>Carex vesicaria</i>	1 2 2 2 2 2 4 3 1 1 2 + 1
<i>Galium palustre</i>	+ 1 + 2 2 1 + + + + 1 +
<i>Lythrum salicaria</i>	+ + + + 1 1 + + 1 +
<i>Mentha aquatica</i>	1 +
<i>Juncus acutiflorus</i>	2 2 1 + 1 +
<i>Calliergon cuspidatum</i>	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	+ + + +
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+ +
<i>Lotus uliginosus</i>	+
<i>Epilobium obscurum</i>	+
<i>Ranunculus flammula</i>	1
<i>Myosotis scorpioides</i>	+ + 1 + + +
<i>Carum verticillatum</i>	++
<i>Alnus glutinosa (j)</i>	+
<i>Leersia oryzoides</i>	+ 1 1
<i>Cardamine pratensis</i>	1 + + + +
<i>Lycopus europaeus</i>	1 1 2 + 2 2
<i>Rumex hydrolapathum</i>	+ + +
<i>Juncus effusus</i>	1 2 2 1 1 +
<i>Carex rostrata</i>	+ 2 1
<i>Equisetum fluviatile</i>	2 3 3 2 2 4 1 2 4 4 3 2 1
<i>Iris pseudacorus</i>	1 + 1 3 + + 2 3 1 + 1
<i>Typha angustifolia</i>	+
<i>Typha latifolia</i>	+
<i>Menyanthes trifoliata</i>	2

5 - 44/2	
<i>Carex vesicaria</i>	1 1 2 2 1 1 1 1 1 1 1 +
<i>Carex rostrata</i>	3 4 3 2 3 3 4 5 4 3 2 2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	3 3 3 3 3 2 2 1 1 +
<i>Lythrum salicaria</i>	+ + + +
<i>Sphagnum inundatum</i>	2 2 1 2
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+
<i>Salix cinerea (j)</i>	+
<i>Lycopus europaeus</i>	+
<i>Carex acuta</i>	+ + 1
<i>Iris pseudacorus</i>	+ + + + + 1 1 2 2 2 2
<i>Phragmites australis</i>	+ + + 1 1 1 2 2 3
<i>Equisetum fluviatile</i>	+ + 1 2 2 2



6 - 29/2	
<i>Carex vesicaria</i>	4 5 5 5 4 5 5 5 4
<i>Lysimachia vulgaris</i>	2 + + + + + +
<i>Phragmites australis</i>	+ + + + + 1 1
<i>Equisetum fluviatile</i>	+ +
<i>Scutellaria galericulata</i>	+ +
<i>Lythrum salicaria</i>	+ +
<i>Galium palustre</i>	+ + +
<i>Rorippa amphibia</i>	+ 1 1 + 1 3
<i>Hottonia palustris</i>	+ +
<i>Utricularia australis</i>	+ +
<i>Iris pseudacorus</i>	+ +
<i>Nymphaea alba</i>	+ 1 1 +
<i>Lemna minor</i>	+ + +
<i>Scirpus lacustris</i>	+ 1 3
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+ +

7 - 43/2	
<i>Carex vesicaria</i>	2 2 2 2 2 1 + + +
<i>Lysimachia vulgaris</i>	2 1 1 1 1 1 +
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	3 2 2 + + + + +
<i>Juncus acutiflorus</i>	1
<i>Calligon cuspidatum</i>	1
<i>Iris pseudacorus</i>	1
<i>Mentha aquatica</i>	+ +
<i>Ranunculus flammula</i>	1 + +
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+ +
<i>Phragmites australis</i>	2 3 3 4 4 4 3 2 3
<i>Lythrum salicaria</i>	2 1 1 2 1 1 + + 1
<i>Scirpus lacustris</i>	2 2 1 1 1 2 2 1 1
<i>Juncus bulbosus</i>	+ 3 2
<i>Potamogeton gramineus</i>	+ 2 2 1 3 1 2
<i>Potamogeton lucens</i>	+ +
<i>Nitella translucens</i>	+ 1 +

8 - 32/2	
<i>Sphagnum inundatum</i>	2 4 2 3 4 5 2
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+ + 2 3 1 2 +
<i>Hypericum elodes</i>	+ 2 2 4 3 5 1
<i>Phragmites australis</i>	+ + 2 1 3 4 4
<i>Molinia caerulea</i>	2 +
<i>Pinus sylvestris (j)</i>	+ +
<i>Eleocharis multicaulis</i>	2 1
<i>Juncus acutiflorus</i>	1 3 3 2
<i>Agrostis canina</i>	2 3 2 1
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+ 1 + 1 +
<i>Lythrum salicaria</i>	+ 1 1
<i>Carex vesicaria</i>	+ 2

9 - 26/3	
<i>Phragmites australis</i>	2 1 +
<i>Lemna minor</i>	1 1
<i>Equisetum fluviatile</i>	+ + + 1 + + +
<i>Glyceria maxima</i>	3 4 5 5 4 4 4 3 3
<i>Typha angustifolia</i>	+ + + 1 +
<i>Scirpus lacustris</i>	+ 1 1 2 2
<i>Sparganium erectum</i>	+ 1

10 - 39/4-5-6	
<i>Equisetum fluviatile</i>	2 2 2 1 1 1 +
<i>Utricularia australis</i>	3 3 1 1 +
<i>Spirogyra sp.</i>	3 3
<i>Lemna trisulca</i>	+ +
<i>Potamogeton lucens</i>	1 1 3 1
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	1 4 3
<i>Najas minor</i>	1 +
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1 1 1
<i>Trapa natans</i>	+ +
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1 2 5 4 5 5 5
<i>Cladophora glomerata</i>	3 3 3

11 - 56/2	
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	2 4 2
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	3 2
<i>Nuphar lutea</i>	1 2 +
<i>Nitella translucens</i>	1 2 3

12 - 52/5-6	
<i>Lythrum salicaria</i>	2 1 2 1 +
<i>Carex acuta</i>	1 + +
<i>Scirpus lacustris</i>	1 + 3 3 +
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+ +
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+ +
<i>Juncus bulbosus</i>	2 2 2 +
<i>Ranunculus flammula</i>	1 1 1 +
<i>Eleocharis ovata</i>	+ +
<i>Veronica scutellata</i>	+ +
<i>Lythrum portula</i>	2 + 1 2 +
<i>Baldellia ranunculooides</i>	1 2 3 2 . 1
<i>Polygonum amphibium</i>	+ +
<i>Eleocharis acicularis</i>	4 4 4 4 3 + 4 4 2
<i>Pilularia globulifera</i>	2 4 3 1
<i>Elatine hexandra</i>	+ + 1 2
<i>Nitella flexilis</i>	1

BHS  
LILLÉ

Chaque groupement est repéré à l'aide du numéro du profil qui le renferme, suivi d'un numéro d'ordre ou à l'aide du numéro du relevé correspondant R... (cf. annexe).

Lorsque la valeur de IR est supérieure au seuil (n° 7 à 11), la courbe de fréquence est très irrégulière ou convexe ce qui correspond à des groupements de transition entre deux zones ou à des groupements complexes susceptibles d'être divisés. L'exemple n°12 montre que, dans le profil P52, la zone B est hétérogène (IR = 0,71) mais cette zone peut être subdivisée comme le confirme le traitement automatique du profil par l'analyse des correspondances : il s'établit une coupure entre les 2 phases adjacentes  $B_1$  et  $B_2$  qui apparaissent alors comme homogènes (IR faible). De cette façon on remarque que l'homogénéité physiologique d'une ceinture peut masquer une hétérogénéité floristique, lorsqu'une espèce dominante pénètre dans des groupements différents.

Le calcul de l'information relative apportée par la fréquence des espèces dans un groupement constitue donc un test d'homogénéité facile à utiliser dans tous les cas.

### C. - STRUCTURE HORIZONTALE ET PHYSIONOMIE

Le découpage obtenu par l'analyse factorielle des correspondances sur les profils<sup>1</sup> P1 à P62, donnés en annexe, fait apparaître :

- les zones, délimitées par des coupures qui prennent une signification écologique évidente dans la plupart des cas puisque ces zones correspondent à des types de végétation différents (exondée, amphibie, aquatique) ;
- les phases, incluses dans les zones, délimitées par des variations floristiques et qui correspondent à des groupements végétaux ;
- les espèces qui caractérisent les phases ou les zones.

La distribution des espèces au sein des groupements et les relations entre les groupements adjacents peuvent être regroupées en quelques types remarquables.

<sup>1</sup>

Chaque profil est désigné par un code qui comporte :

- la lettre P
- un numéro d'ordre (cf. annexe).



Zone A

type	espèces	1	2	Zone B		
				1	2	3
Ph	<i>Salix cinerea</i>	█				
Hc	<i>Carex vesicaria</i>	█				
Cr	<i>Lythrum salicaria</i>	█				
Le	<i>Lemna minor</i>	█				
Hc	<i>Galium palustre</i>	█	█			
Cm	<i>Solanum dulcamara</i>	█				
Cr	<i>Lysimachia vulgaris</i>	█				
Cm	<i>Calliergon cuspidatum</i>	█				
Cr	<i>Lycopus europaeus</i>	█				
He	<i>Scirpus lacustris</i>	█	█			
He	<i>Glyceria maxima</i>	█	█			
Le	<i>Ricciocarpus natans</i>		█			
Ri	<i>Riccia fluitans</i>		█			
Ny	<i>Polygonum amphibium</i>			█		
My	<i>Ranunculus peltatus</i>			█		
Ny	<i>Nuphar lutea</i>			█		
Ny	<i>Nymphaea alba</i>			█	█	
Ny	<i>Trapa natans</i>				█	█

FIGURE 12

STRUCTURE FORMEE PAR DES GROUPEMENTS ADJACENTS DISTINCTS (profil de l'étang Neuf, la Collancelle)

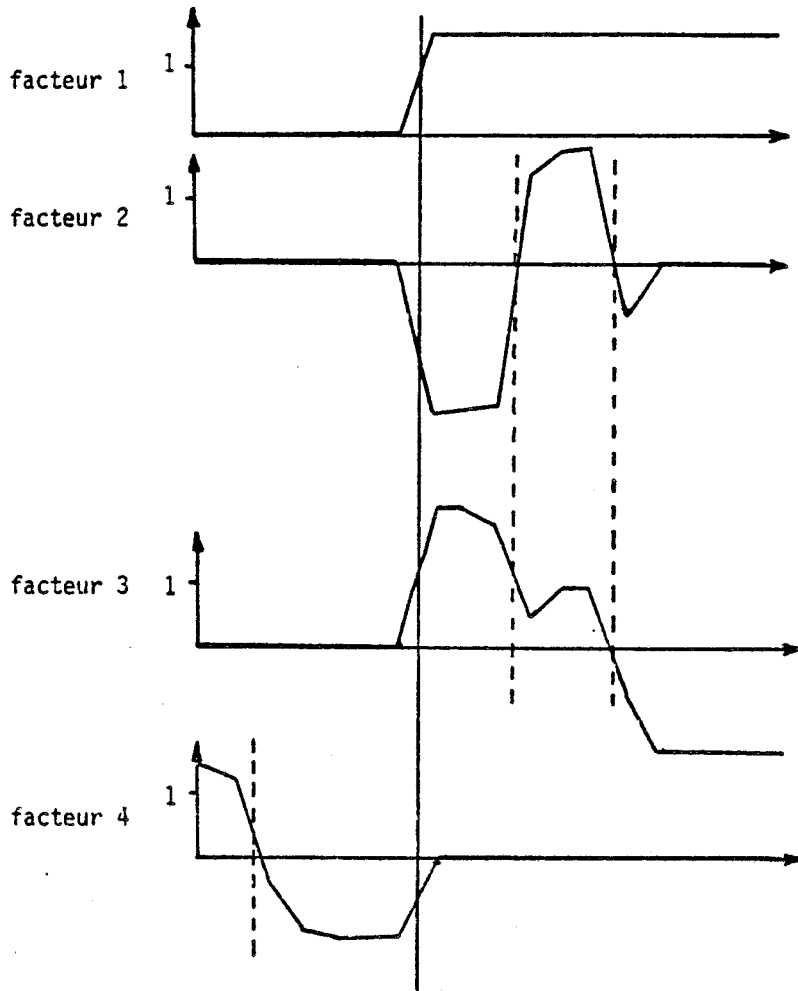
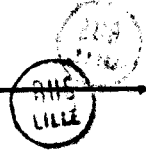
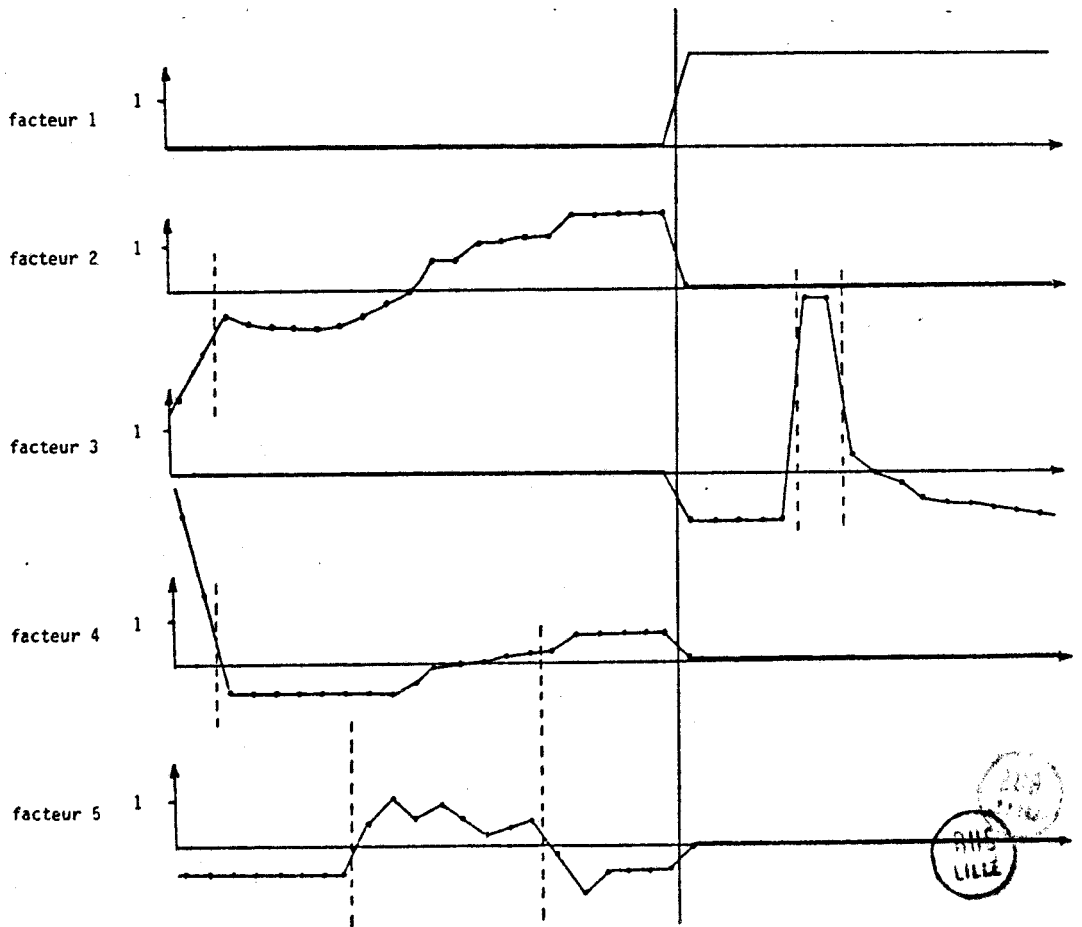
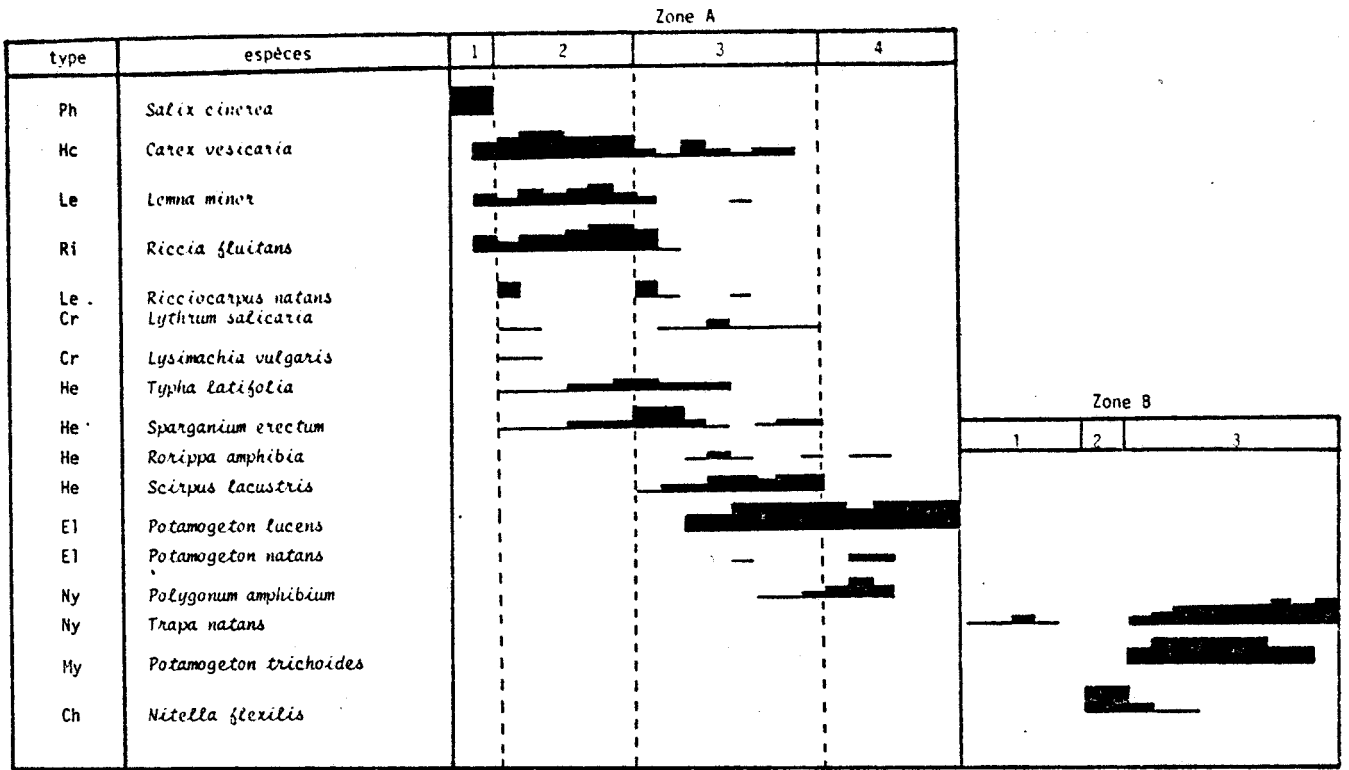


FIGURE 13

STRUCTURE DE GROUPEMENTS EN ECAILLES (profil de l'étang de Saint-Léopardin)



## 1 - ETANG NEUF, LA COLLANCELLE (300 ; P1) (fig. 12)

Toutes les zones et phases sont nettement séparées par des changements brusques des valeurs des facteurs et elles correspondent à des groupements homogènes comme l'indiquent les valeurs de l'information relative. Les limites de ces groupements coïncident avec les limites des ceintures de végétation : en fait, elles sont déterminées par la variation rapide des conditions édaphiques le long du profil (épaisseur de la couche d'eau). Les facteurs exogènes sont les plus sélectifs.

Ce type de structure simple, concordant avec une zonation nette, se retrouve également dans les profils P2 à P12 qui sont donnés en annexe.

## 2 - ETANG DE SAINT-LEOPARDIN (265 ; P21) (fig. 13)

Le facteur 1 et le facteur 2 découpent la végétation en 3 zones. La zone B est caractérisée par une variation progressive du facteur 2 qui reflète une variation continue de la composition floristique (continuum). Cependant, le facteur 5 met en évidence 3 phases au sein de cette zone B. Le facteur 3 montre une interruption nette de la zone C due à une phase dominée par *Nitella flexilis*. L'allure de continuum de la zone B correspond à une superposition en écailles des groupements dont les limites ne sont pas nettes et ne coïncident pas avec celles des ceintures : les ceintures à *Scirpus lacustris* et *Potamogeton lucens* s'interpénètrent au contact de la végétation amphibie et de la végétation aquatique et une stratification se constitue.

Dans cet étang, les unités physionomiques sont bien distinctes sous forme de ceintures déterminées par la distribution des fortes valeurs de l'abondance-dominance de quelques espèces (*Salix cinerea*, *Carex vesicaria*, *Sparganium erectum*, *Scirpus lacustris*, *Potamogeton lucens*) mais la simplicité apparente de la zonation recouvre en réalité une disposition en écailles des groupements adjacents. Cette disposition peut-être considérée comme la traduction d'un équilibre dynamique : chaque espèce tend à se développer là où le milieu offre des conditions qui conviennent à ses exigences et dans la mesure où la concurrence interspécifique ne vient pas trop contrarier l'expression de ses potentialités. Ainsi, *Sparganium erectum* et *Scirpus lacustris* se trouvent juxtaposés et non complètement mêlés car la compétition joue entre ces deux espèces qui possèdent le même type biologique ; par contre, *Potamogeton lucens* coexiste avec *Scirpus lacustris* car la compétition est moins forte en raison de la différence entre les types biologiques.

Zone A

Zone B

type	espèces		1	2	3	4	5
Ph	<i>Salix cinerea</i>	■					
Hc	<i>Carex vesicaria</i>	■					
Hc	<i>Iris pseudacorus</i>	■					
My	<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	■	■		■	■	■
E1	<i>Potamogeton obtusifolius</i>	■	■		■		
Ch	<i>Nitella flexilis</i>	■	■		■	■	■
Ny	<i>Nuphar lutea</i>	■	■	■	■		■
He	<i>Carex elata</i>		■	■	■		■
Ny	<i>Polygonum amphibium</i>					■	
My	<i>Ranunculus peltatus</i>				■	■	■

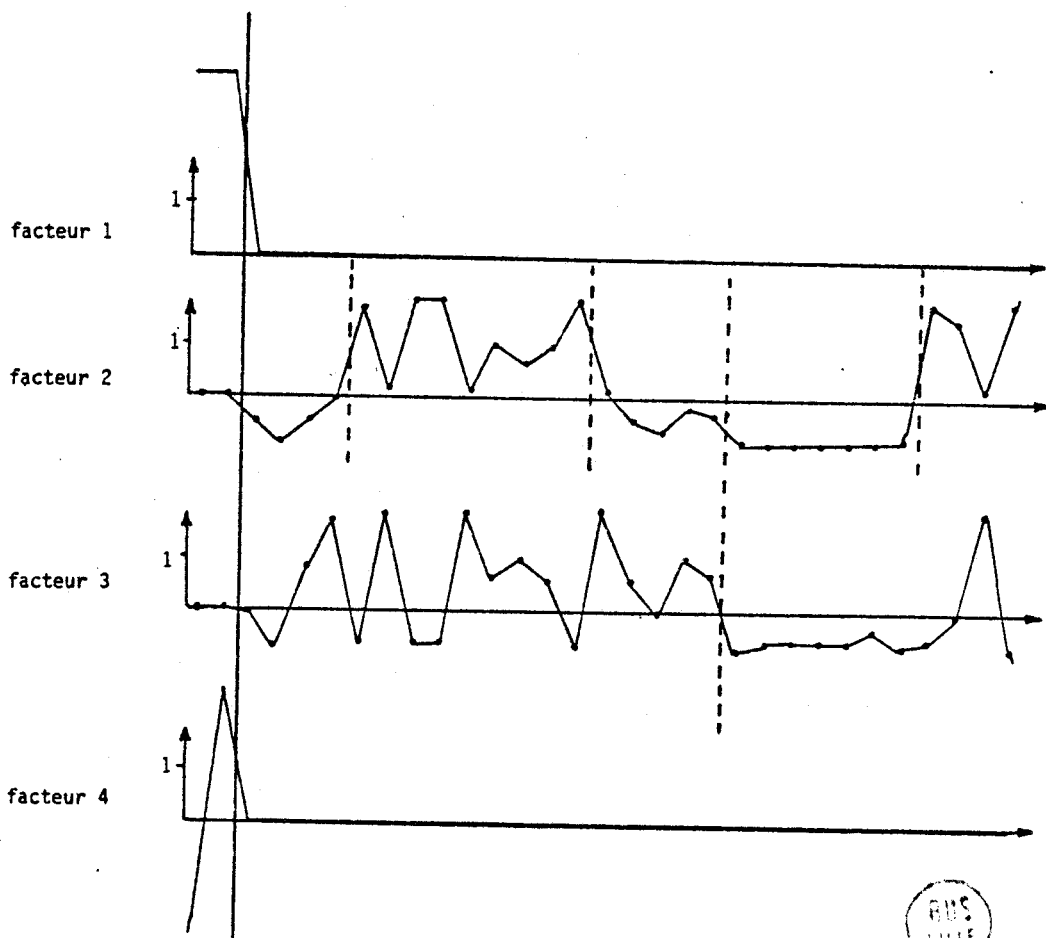


FIGURE 14 - STRUCTURE DE GROUPEMENTS EN MOSAÏQUE (profil de l'étang de Morue)

Dans ce cas, les facteurs endogènes, liés à la présence des espèces, sont plus sélectifs que les facteurs exogènes. Ce type de structure, le plus répandu, qui se retrouve aussi dans les profils suivants (P22 à P50), caractérise des étangs à peuplement assez ancien ou ancien dont les conditions édaphiques s'uniformisent par accumulation du sédiment.

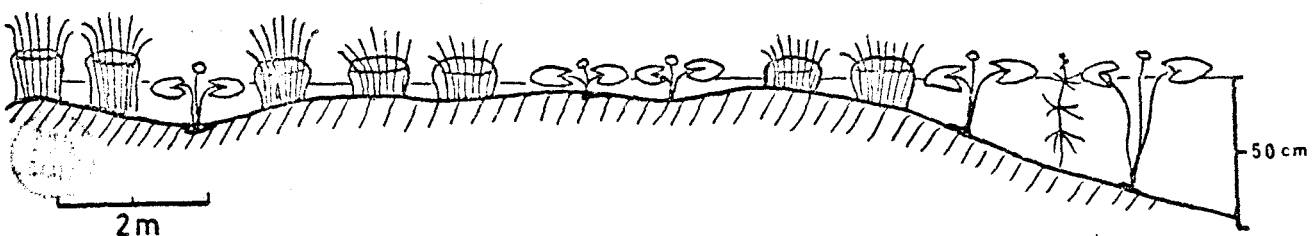
### 3 - ETANG DE MORUE (273 ; P56) (fig. 14)

Le facteur 1 introduit une coupure majeure entre les relevés 2 et 3 délimitant ainsi une zone A (ceinture exondée à *Salix cinerea* et *Carex vesicaria*), et une zone B (végétation amphibie et aquatique). Contrastant avec la simplicité des graphes donnés par le facteur 1 et par le facteur 4, ceux des facteurs 2 et 3 montrent des oscillations et des irrégularités en dents de scie au sein de la zone B. On peut y reconnaître 5 phases :

- phase 1 et phase 3 : elles sont hétérogènes et les espèces déterminent un groupement complexe, stratifié ;
- phase 2 : c'est la plus irrégulière et la plus hétérogène ; les espèces forment une mosaïque : entre les touradons de *Carex elata* s'est installé un peuplement de *Nuphar lutea* (fig. 15).
- phase 4 : l'allure horizontale du graphe correspond au groupement homogène à *Myriophyllum alterniflorum* et *Nitella flexilis* ;
- phase 5 : elle est analogue à la phase 2.

Ce type de structure est marqué par l'hétérogénéité : il est attribué à une mosaïque de groupements qui s'accompagne ici d'une mosaïque de phases : les phases 1 et 3 alternent avec les phases 2 et 5. Il est relativement rare mais le processus d'introduction d'espèces et de surimposition de phases se rencontre dans de nombreux profils.

FIGURE 15 - ILLUSTRATION D'UNE MOSAÏQUE DE GROUPEMENTS



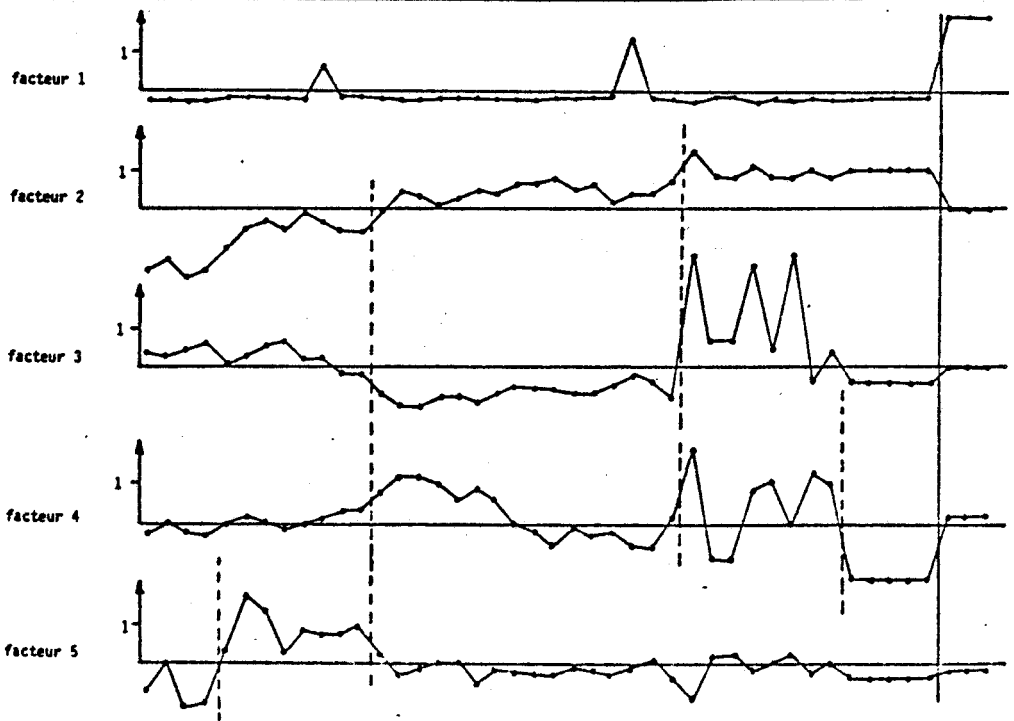
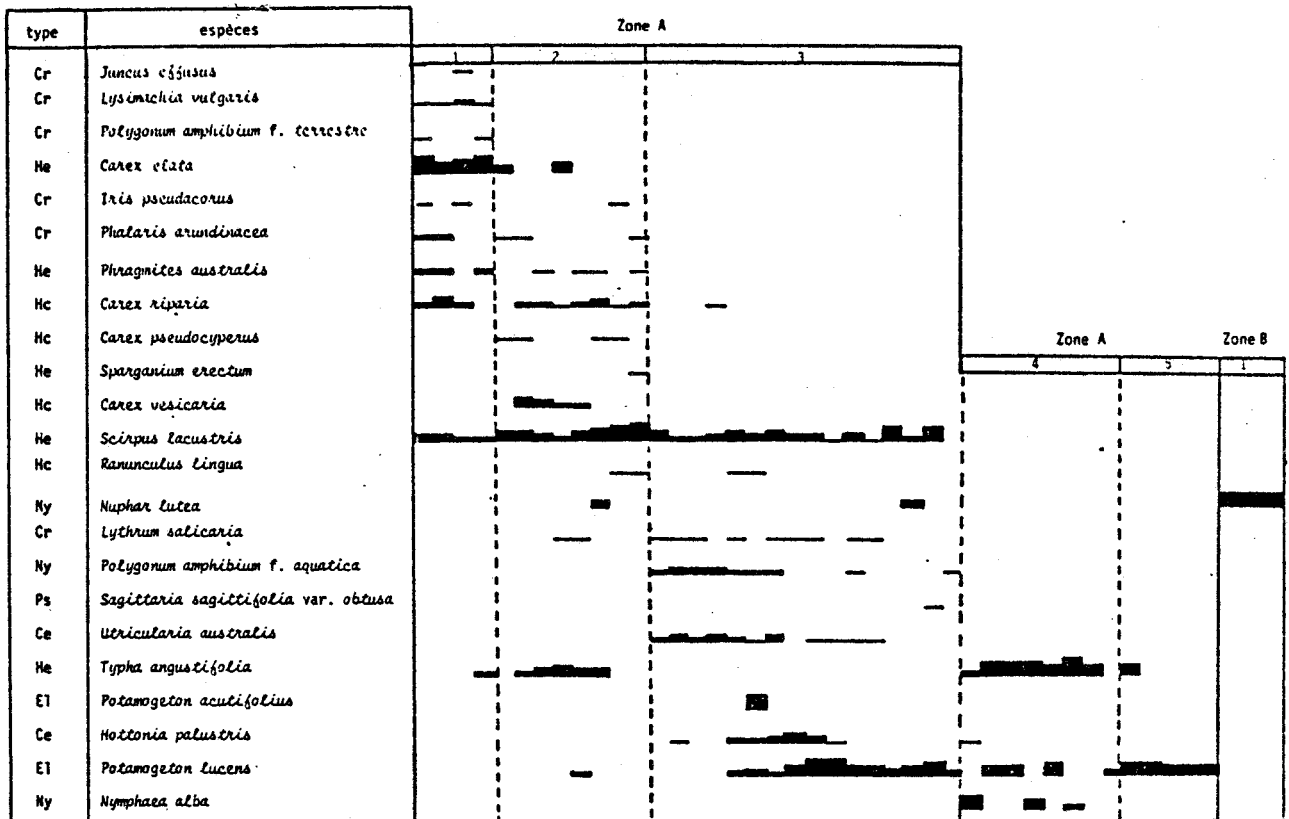


FIGURE 16 - PERTURBATION DE LA STRUCTURE EN ECAILLES (PROFIL DE L'ETANG DE JAVOULET)



Le plus souvent, les irrégularités du graphe sont moins nombreuses et se traduisent seulement par une pointe ou par un accident du tracé au sein d'une zone. Il s'agit, généralement, de l'installation d'une espèce dans un groupement homogène. C'est le cas du profil P58 (étang de Sainte-Colombe, 276) où deux phases à *Carex elata* interrompent la ceinture à *Sparganium erectum*. Le graphe du profil P46 (étang de Javoulet, 240) (fig. 16) en plus d'une remarquable structure en écailles, est caractérisé par une perturbation du facteur 1 due à la présence de *Nuphar lutea* au niveau des relevés 10 et 26 que la simple observation ne permettait pas de mettre en évidence. Le facteur 3 et le facteur 4 montrent une phase en mosaïque où *Nymphaea alba* s'implante dans un vaste peuplement de *Potamogeton lucens*. Cette mosaïque, visible sur le profil, n'apparaît pas dans la physionomie car le développement de *Typha angustifolia* masque les espèces flottantes entre lesquelles la concurrence est particulièrement évidente.

Des situations analogues s'observent sur :

- le profil P31 (étang de Vaux, 297) : une phase à *Salix cinerea* s'implante dans la ceinture herbacée exondée et une phase à *Nymphaea alba* interrompt la ceinture de *Potamogeton lucens* ;
- le profil P62 (étang de Villemenant, 279) où une mosaïque de phases s'est produite dans la zone A par mise en place de *Salix cinerea* dans la ceinture à *Frangula alnus* et dans la ceinture de *Carex vesicaria* ;
- le profil P61 (étang de Garigny, 270) : une phase à *Carex elata* (segment n°10) perturbe une succession d'hélophytes formant un continuum et une phase à *Nymphaea alba* (segments n°16 et 17) s'installe dans le peuplement à *Potamogeton lucens* ;
- le profil P38 (étang Neuf, 176) : la structure en écailles de la zone A est transformée par la phase 4, plus hétérogène. Le groupement à *Potamogeton obtusifolius*, *Najas minor* et *Utricularia australis* de cette phase occupe une position de transition entre la ceinture à *Polygonum amphibium* et la ceinture à *Nuphar lutea*. L'hétérogénéité de cette phase est confirmée par la valeur de l'information relative (IR = 0,70) ;

- le profil P51 (étang de Vauvrière, 331) : la zone A est rendue complexe par le nombre élevé d'espèces dont la distribution le long du profil apparaît très irrégulière. Le groupement correspondant à cette phase comporte des hygrophytes (*Juncus acutiflorus*, *Agrostis stolonifera*, *Lysimachia vulgaris*, *Lotus uliginosus*, *Epilobium obscurum*, *Myosotis scorpioides*, *Carum verticillatum*...) et des phanérophytes jeunes (*Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*) qui s'installent dans une ceinture d'hélophytes. La distribution irrégulière des espèces dans ce groupement, sous une physionomie assez homogène, peut être attribuée à l'effet d'une compétition interspécifique importante liée à une succession de stades.

Tous ces exemples s'appliquent à des structures perturbées par la présence d'espèces qui s'introduisent au sein de groupements déjà équilibrés et qui sont susceptibles de modifier un équilibre dynamique en déclenchant une recrudescence de la compétition interspécifique, notamment lors de la succession de stades dans une série dynamique. Il en résulte la formation de groupements complexes ou l'établissement d'une mosaïque d'espèces et parfois d'une mosaïque de groupements. Dans cette évolution des groupements, on a pu constater, en particulier, la forte capacité colonisatrice de *Nymphaea alba*, de *Carex elata* et de *Salix cinerea*.

#### 4 - ETANG DE LA PERCHETTE (361 ; P55) (fig. 17)

Sur le substrat argileux dégagé par le fort abaissement estival du plan d'eau s'est installé un groupement de thérophytes. L'analyse des correspondances ne permet pas d'établir de coupures car la variation de tous les facteurs se présente sous forme d'irrégularités ou d'oscillations de faible amplitude. Ce type de structure paraît caractériser cette végétation pionnière où l'on discerne, sur le terrain, une superposition et une mosaïque d'espèces. Les espèces dominantes sont *Rumex maritimus* et *Polygonum lapathifolium* qui s'interpénètrent, *Salix triandra* (juvénile) introduisant une certaine distribution répétitive qui marque les limites successives de la nappe aquatique au cours de son abaissement ; *Cyperus michelianus* et *Cyperus fuscus* forment une strate inférieure. L'imbrication des espèces est si étroite que ce groupement possède une homogénéité floristique marquée (IR = 0,57).



type	espèces	Zone A
Hc	<i>Mentha aquatica</i>	
Th	<i>Gnaphalium uliginosum</i>	
Ps	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	
Th	<i>Riccia cavernosa</i>	
Th	<i>Cyperus fuscus</i>	
Th	<i>Eleocharis ovata</i>	
Th	<i>Lindernia procumbens</i>	
He	<i>Denanthe aquatica (j)</i>	
He	<i>Rorippa amphibia</i>	
Ph	<i>Salix triandra (j)</i>	
Th	<i>Rumex maritimus</i>	
Th	<i>Cyperus michelianus</i>	
Th	<i>Polygonum lapathifolium</i>	
Th	<i>Bidens tripartita</i>	
He	<i>Sparganium erectum (j)</i>	
Cr	<i>Lycopus europaeus</i>	

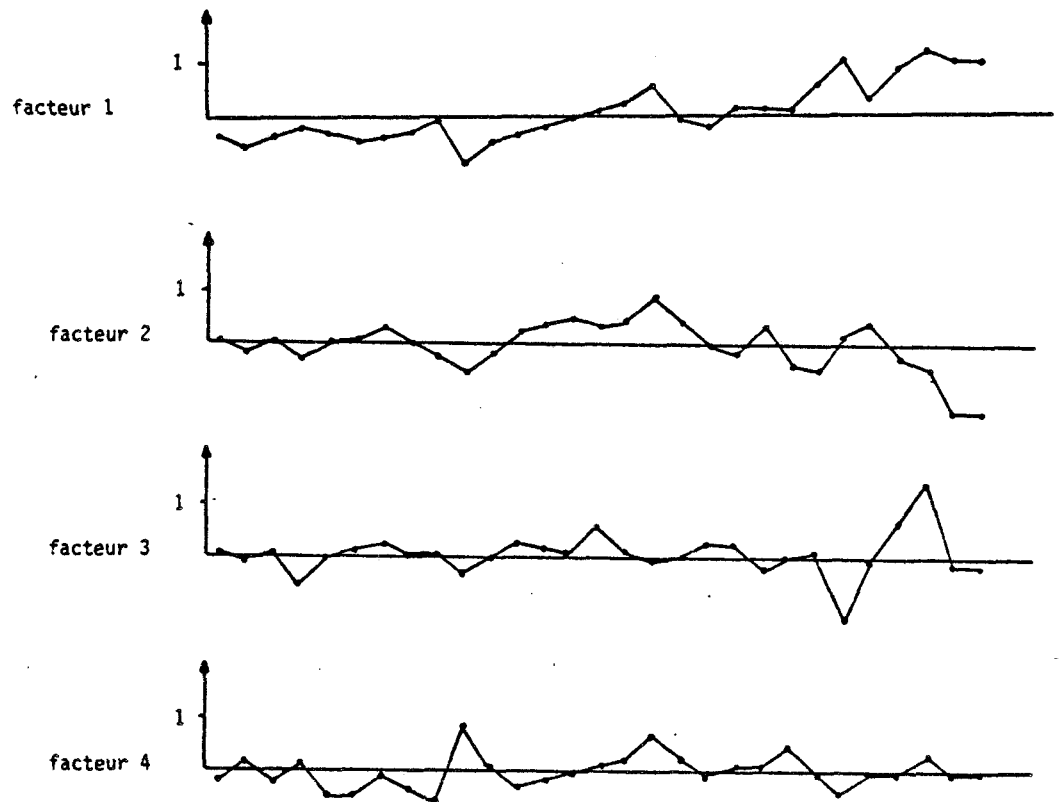


FIGURE 17 - STRUCTURE D'UNE VEGETATION PIONNIERE (profil de l'étang de la Perchette)

On retrouve ce type de graphe pour d'autres profils où des modifications d'une végétation bien installée se sont produites à la suite d'un abaissement du plan d'eau :

- profil P52 (étang Lélou ; 015) : la structure en écailles montre un début de perturbation au niveau de la zone B où la végétation est complexe.
- profils P53, P55 (étang de Vaux ; 297) et profil P54 (étang de la Perchette ; 361) : l'abaissement du plan d'eau a provoqué soit la perturbation de la structure de la végétation déjà installée (P53), soit l'installation de groupements pionniers (P54 et P55).

Il existe d'ailleurs une convergence assez remarquable entre la structure des groupements pionniers et celle des groupements les plus évolués où la structure en écailles est modifiée par l'introduction d'espèces colonisatrices : la complexité de la structure est due à une distribution horizontale très irrégulière des espèces ou à une superposition de mosaïques d'espèces. Dans tous les cas il s'agit d'une végétation fortement transformée soit par des modifications rapides des facteurs exogènes, soit par l'introduction d'espèces colonisatrices dans des groupements âgés où les facteurs endogènes sont prédominants.

## 5 - CONCLUSION

Les facteurs de l'analyse des correspondances utilisés comme des fonctions floristiques deviennent de précieux révélateurs de la structure horizontale de la végétation. Plusieurs types de structures ont été reconnus, apportant des indications sur l'état d'évolution de la végétation dont les principaux aspects sont les suivants :

- une succession de groupements bien délimités, généralement peu étendus, dont les limites sont en concordance avec celles des éléments physiologiques, correspond aux stades juvéniles de la végétation. Beaucoup de stades pionniers sont constitués par des groupements paucispécifiques ou par des peuplements monospécifiques en milieu amphibie et aquatique mais les groupements de thérophytes sur les parties exondées acquièrent rapidement une

structure complexe et une richesse floristique élevée. Ces stades pionniers et juvéniles sont déterminés par des conditions écologiques qui varient nettement le long du profil ;

- progressivement se développe une structure en écailles caractérisée par l'interpénétration d'espèces appartenant à des groupements adjacents. Les groupements, présentent une structure de plus en plus complexe et leurs limites sont de plus en plus difficiles à préciser, en contraste avec une physionomie souvent simple due au développement d'espèces dominantes qui recouvrent parfois plusieurs groupements. Cette structure qui résulte d'une certaine uniformisation des conditions écologiques le long du profil, notamment par accumulation de sédiment d'origine organique, traduit donc le stade de maturité de la végétation. Plusieurs profils montrent l'acquisition de cette structure (P13 à P20) ;

- l'évolution se poursuit par l'acquisition d'une structure en mosaïque qui vient perturber la structure stratifiée en écailles au point de la rendre parfois méconnaissable. Un rôle important revient à certaines espèces colonisatrices qui s'implantent dans les groupements stratifiés. Ces modifications correspondent à un stade sénile de la végétation et elles préparent souvent le remplacement d'un type de végétation par un autre.

Dans ce type de structure, la complexité provient du morcellement de la distribution des espèces, souvent nombreuses dans le groupement, donnant une physionomie irrégulière en mosaïque. Cependant, cette complexité peut être masquée par le développement d'une espèce dominante.

On voit donc que la description physionomique ne peut suffire à exprimer l'état d'évolution de la végétation. Il est nécessaire d'en révéler la structure horizontale en cherchant les limites des groupements à partir des profils. L'évolution, qui ne se fait pas avec la même vitesse dans les différents types de végétation, présente quelques caractères généraux :

- acquisition d'une structure de plus en plus complexe du stade juvénile au stade de maturité :

- . au sein des groupements : augmentation de la richesse floristique et stratification de plus en plus marquée ;
- . interpénétration d'espèces entre groupements adjacents et développement de quelques espèces dominantes transgressives sur les groupements voisins.

- acquisition d'une structure sénile :

- . introduction d'espèces colonisatrices qui deviennent dominantes et augmentation de la complexité de la structure ;
- . diminution de la richesse floristique et du nombre des groupements entraînant une simplification physiologique.

## II. - STRUCTURE DES GROUPEMENTS

Le traitement automatique des profils a mis en évidence des zones et des phases. Chaque phase correspond à un groupement qui comporte un ensemble d'espèces et les groupements floristiquement homogènes peuvent être qualifiés de phytocénoses. Cependant, il existe des groupements hétérogènes, généralement de structure complexe, qui constituent soit des phases de transition entre des groupements voisins soit des stades de transition entre des groupements qui se succèdent dans une série de végétation. Nous avons vu que l'information relative permet de tester le degré d'homogénéité des groupements au moins dans les groupements couvrant plus d'un segment (en effet, si le groupement ne couvre qu'un segment, on ne peut a priori affirmer s'il est homogène ou s'il supporte une phase de transition car l'information relative est égale à 0 : seul l'examen des groupements adjacents permet de lever le doute).

Chaque groupement peut donc être décrit :

- par sa composition floristique, qui dépend d'abord des facteurs exogènes (climatiques, édaphiques, anthropiques) mais aussi de l'his-

toire de la flore et de facteurs endogènes (capacité de dissémination, par exemple) ;

- par sa structure qui intègre un certain nombre de facteurs de nature endogène tels que le mode de groupement des individus, leur vitalité, le type biologique des espèces, la concurrence intraspécifique et la compétition interspécifique. L'abondance-dominance et le recouvrement représentent des paramètres synthétiques aptes à rendre compte utilement de la structure des groupements.

Un groupement végétal est tout à la fois le résultat et le siège d'un tissu d'interactions entre les facteurs exogènes et les facteurs endogènes. En effet, chaque espèce possède un certain nombre de potentialités et d'exigences programmées dans son génotype et qui concernent son habitat, son développement et son mode de reproduction. Chacune occupe donc une place originale dans la biosphère et établit des relations fonctionnelles particulières avec de nombreuses composantes de celle-ci : les valeurs des paramètres et les relations concernant une espèce définissent sa niche écologique.

A travers la structure d'un groupement, qui, à un moment donné, constitue un équilibre dynamique, on peut espérer une connaissance de son état dynamique et de là, de son degré de stabilité.

## A. - DISTRIBUTION DES TYPES BIOLOGIQUES

Au sein d'un groupement, on observe souvent une cohabitation de types biologiques différents qui déterminent la structure du groupement. Il importe de connaître ces types aussi précisément que possible pour interpréter la structure, car ils intègrent de multiples adaptations morphologiques et anatomiques, physiologiques et écologiques.

### 1- LA DIVERSITE DES TYPES BIOLOGIQUES

La classification de RAUNKIAER (1934) convient bien pour les espèces hygrophiles de la végétation exondée. D'après la position des bourgeons par

rapport à la surface du sol pendant la période de vie ralentie (saison hivernale), on peut distinguer :

- les phanérophytes (Ph), pérennantes dont les bourgeons sont placés à 0,30 m, au moins, au-dessus du sol ;
- les chamaephytes (Cm), pérennantes dont les bourgeons sont situés dans les premiers 30 cm au-dessus du sol ;
- les hémicryptophytes (Hc), pérennantes dont les bourgeons sont au ras du sol ;
- les cryptophytes (Cr), pérennantes dont les bourgeons sont au-dessous de la surface du sol ;
- les thérophytes (Th), annuelles.

Certaines espèces peuvent supporter temporairement la submersion et développent alors des formes aquatiques qui demeurent stériles (*Mentha aquatica*, *Polygonum hydropiper*, *Ranunculus flammula*).

RAUNKIAER (1934) considère les plantes aquatiques (hydrophytes) comme des formes particulières de cryptophytes, la couche d'eau étant assimilée à la couche de terre qui protège les bourgeons. Cependant, pour comprendre les relations interspécifiques au sein d'un groupement et devant l'évidente diversité des hydrophytes, il est nécessaire d'envisager divers critères morphologiques et écologiques tels que : la position des organes assimilateurs (aériens, flottants, submergés) et leur structure ; le mode de fixation au substrat et la situation de l'appareil végétatif ; les conditions d'accomplissement du cycle de développement et notamment celles de l'induction de la formation des parties reproductrices. A partir des classifications de DU RIETZ (1921), LUTHER (1949), DEN HARTOG et SEGAL (1964), MÄKIRINTA (1978), il me paraît commode de retenir une classification morphologique et écologique des plantes amphibies et aquatiques comportant les types biologiques suivants :

a) Les amphiphytes<sup>1</sup>, plantes pérennantes ou annuelles enracinées, dont la base au moins se trouve normalement inondée mais qui supportent l'émersion complète. Elles assurent leur reproduction lorsque les parties supérieures sont exondées. Elles possèdent parfois des formes entièrement aquatiques qui sont alors stériles. On y distingue :

- les hélrophytes (He), dont les organes assimilateurs et les parties reproductrices sont dressés au-dessus de la surface de l'eau ; leur taille peut être faible (20 cm) ou très grande (2 à 3 m) ;

- les pleustohélrophytes (Pl), enracinées à l'état jeune en eau peu profonde et qui peuvent se détacher puis dériver à la surface de l'eau en conservant un système racinaire (*Glyceria fluitans*, *Calla palustris*) ;

- les pseudohydrophytes (Ps), souvent complètement submergées mais alors stériles, avec cependant des possibilités de multiplication végétative. La reproduction se fait sur les parties exondées (*Juncus bulbosus*, *Sagittaria sagittifolia*).

b) Les hydrophytes proprement dites, pérennantes ou annuelles, dont la partie végétative est submergée ou flottante et qui nécessitent la submersion pour induire la reproduction sexuée (DEN HARTOG et SEGAL 1964). Elles comportent :

- les rhizophytes (LUTHER 1949), fixées au substrat meuble par pénétration de la base de la partie végétative (racines, rhizoïdes, thalle) où l'on distingue, selon DEN HARTOG et SEGAL (1964) :

. les nymphéïdes (Ny) dont les feuilles flottant à la surface sont longuement pétiolées (*Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton natans*) ;

---

<sup>1</sup> Ce terme a été employé par GADECEAU (1909) et par IVERSEN (1936) dans un sens plus restrictif.

- . les élodéides (El), dépourvues de feuilles flottant au contact de l'air mais dont la tige porte des feuilles submergées entières (*Elodea*, *Najas*, plusieurs *Potamogeton*, ...)
- . les myriophyllides (My) dont toutes les feuilles sont submergées et finement découpées (*Myriophyllum*, *Hottonia palustris*, *Ranunculus peltatus* et *R. circinatus*) ; ce type inclut donc les batrachiidés. J'y ajoute les Potamots à feuilles filiformes (*Potamogeton pectinatus*, *P. pusillus*) ;
- . les isoétides (Is), à tiges ou feuilles raides, dressées, en touffes, portées par un rhizome filiforme ou par une tige courte (*Littorella*, *Pilularia*, *Eleocharis acicularis*) ;
- . les charides (Ch), dont le thalle est fixé par des rhizoïdes (*Chara*, *Nitella*) ;
- . les callitrichides (Ca), type que je propose pour réunir des formes submergées, à tiges feuillées formant des gazons ou des coussins et qui peuvent supporter l'exondation (*Callitriche*, *Elatine hexandra*, *Lythrum portula*) et qui sont rattachées habituellement soit aux élodéides soit aux isoétides.

Plusieurs espèces appartenant à ces types biologiques acceptent plus ou moins durablement l'exondation et développent des accommodats : *Potamogeton gramineus*, *Ranunculus peltatus* et *R. aquatilis*, *Polygonum amphibium*).

- les haptophytes (Ha) (LUTHER 1949), fixées à la surface du substrat, généralement dur (Algues benthiques, quelques Bryophytes) ;

- les planophytes (Pn) (LUTHER 1949), flottant librement et comportant le phytoplancton (planctophytes) et des macrophytes (pleustophytes). Ces dernières ont été subdivisées par DEN HARTOG et



SEGAL (1964) en plusieurs types :

- . les cératophyllides (Ce), submergées, dont les feuilles sont finement divisées (*Ceratophyllum*, *Utricularia*) ;
- . les lemnides (Le) petites et flottant à la surface (*Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Ricciocarpus natans*) ;
- . les ricciellides (Ri), petites et submergées, flottant près de la surface (*Riccia fluitans*, *Lemna trisulca*) ;
- . les hydrocharides (Hy), flottant à la surface et dont les feuilles sont étalées ;
- . les stratiotides (St), flottant à la surface et dont les feuilles sont dressées en partie hors de l'eau ;
- . les algues filamenteuses flottantes (Af) à la surface ou au-dessous de la surface.

## 2 - LES COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES

La végétation des étangs comporte des peuplements monospécifiques et des groupements d'espèces . Les premiers sont surtout répandus dans la végétation aquatique où l'on trouve des peuplements à *Trapa natans* (P12), à *Potamogeton lucens* (P16, P38), à *Myriophyllum alterniflorum* (P27, P63), à *Nymphaea alba* (P58, P64), à *Nitella flexilis* (P9), à *Littorella uniflora* (P64) ; ils sont plus rares dans la végétation amphibie et hygrophile : ce sont, par exemple, les peuplements à *Carex elata* (P57), à *Salix cinerea* (P62), à *Carex acutiformis* (P58).

La plupart des groupements renferment une combinaison d'espèces dont les types biologiques peuvent être semblables ou non.

TABLEAU 5  
EXEMPLES DE SYNUSIES

a - groupement 43/5

Ch <i>Nitella translucens</i>	+ 3 2 ++ 3 3 2 3	
Ch <i>Nitella flexilis</i>	2 1 2 4 4 2 2 2	
Ny <i>Trapa natans</i>	+ +	

d - groupement R12

Is <i>Littorella uniflora</i>	5	
Is <i>Eleocharis acicularis</i>	2	
E1 <i>Potamogeton berchtoldi</i>	+	
Ce <i>Utricularia australis</i>	+	

b - groupement 04/4

Ny <i>Trapa natans</i>	1 2 4 3 3 + + + +	
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	1 2 1 1	
My <i>Myriophyllum spicatum</i>	1 +	

e - groupement 88/1

He <i>Phragmites australis</i>	5 4 2	
He <i>Glyceria maxima</i>	1 3 5	

c - groupement 97/1

My <i>Myriophyllum spicatum</i>	4 4 4 5 5 5 5	
My <i>Potamogeton trichoides</i>	+ 2	
E1 <i>Potamogeton crispus</i>	1	
Ny <i>Potamogeton natans</i>	+ +	
Af <i>Cladophora glomerata</i>	4 2	

f - groupement 76/3

He <i>Typha angustifolia</i>	3 3 3 3 4	
He <i>Scirpus lacustris</i>	2 1 + 1	
He <i>Sparganium erectum</i>	1	

g - groupement 30/4

He <i>Phragmites australis</i>	5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 4 3	
He <i>Scirpus lacustris</i>	+ + + 1 2 2 + +	
He <i>Sparganium erectum</i>	+ + +	
Hc <i>Carex vesicaria</i>	+ +	
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	+ +	

h - groupement 24/3 (partiel)

He <i>Menyanthes trifoliata</i>	5 5 5 5 4 3 4 4 3	
He <i>Equisetum fluviatile</i>	1 1 2 2 1 2 2 3 3	
Hc <i>Carex rostrata</i>	1 1 1 1 1 1 1 +	

i - groupement 24/3 (partiel)

Hc <i>Carex rostrata</i>	3 4 4	
Hc <i>Carex vesicaria</i>	+ 1 1	
Hc <i>Agrostis canina</i>	3 3 2	
Hc <i>Hydrocotyle vulgaris</i>	2	
Hc <i>Molinia caerulea</i>	1 +	
Hc <i>Viola palustris</i>	1 1	
Cr <i>Juncus acutiflorus</i>	2	
Cr <i>Scutellaria minor</i>	+ 1	
Cm <i>Sphagnum palustre</i>	4	
Cm <i>Sphagnum inundatum</i>	2 2	

k - groupement 89/1 (partiel)

Th <i>Bidens tripartita</i>	4 5 3 4 4 4 3 3 2	
Th <i>Eleocharis ovata</i>	5 4 3 4 3 3 4 3 5	
Th <i>Cyperus fuscus</i>	+ 1 + 2 1 + 1	
Th <i>Lindernia procumbens</i>	+ + 1 + + +	
Th <i>Riccia cavernosa</i>	+	
Th <i>Gnaphalium uliginosum</i>	+	
Hc <i>Leersia oryzoides</i>	2 1 3 2 1 + 3 + +	
Ps <i>Alisma plantago-aquatica</i>	1 + 2 3 2 + 1 2 2	
He <i>Oenanthe aquatica</i> (j)	+ + 1 + +	

j - groupement 03/2

Cr <i>Juncus effusus</i>	4 1	
Cr <i>Lysimachia vulgaris</i>	1 2	
Hc <i>Carex vesicaria</i>	+ 4	
Hc <i>Mentha aquatica</i>	+ +	
Hc <i>Galium palustre</i>	1	
Hc <i>Cirsium palustre</i>	+	
R1 <i>Riccia fluitans</i>	1	
Le <i>Lemna minor</i>		



## a) Groupements comportant des espèces de même type biologique

Des espèces appartenant à un même type biologique et occupant un même biotope constituent une synusie (BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1928). On parle parfois de synusie pour les espèces d'une même strate de végétation même si les types biologiques sont différents. Ici, le terme de synusie s'appliquera, au sens strict, pour un groupement d'espèces de même type biologique. Les auteurs scandinaves (MÄKIRINTA 1978, JENSEN 1979) ont établi un système de classification de la végétation des lacs reposant sur les synusies et les combinaisons de synusies. Le système est complexe et présente une grande diversité de variantes au sein des types obtenus. L'étude de la végétation des étangs du Centre de la France montre que les synusies sont en fait très rares si l'on considère les types biologiques rappelés précédemment. Il est évident que si l'on définit les types biologiques de façon moins précise, la possibilité d'identifier des synusies augmente fortement. Ainsi, la réunion, communément admise, dans un même type biologique, celui des isoétides, de *Littorella uniflora*, *Pilularia globulifera*, *Eleocharis acicularis*, *Elatine hexandra*, *Callitriche palustris* et d' *Isoetes lacustris* permet effectivement de décrire des synusies dans certains étangs.

Par contre, en séparant les callitrichides (*Callitriche*, *Elatine*) des isoétides (*Littorella*, *Eleocharis acicularis*, *Pilularia globulifera*), le nombre des synusies diminue.

Le tableau 5 montre un certain nombre d'exemples de synusies observées dans les divers types de végétation :

- dans la végétation aquatique (a : charides ; b : nymphéïdes ; c : élodéïdes et myriophyllides),
- dans la végétation amphibie (d : isoétides ; e, f, g, h : héliophytes),
- dans la végétation exondée (i, j : hémicryptophytes ; k : thérophytes).

L'analyse des groupements révèle, d'après les valeurs de l'abondance-dominance des espèces, que la cohabitation d'espèces de même type biologique se fait difficilement. Au niveau d'un même segment du profil, deux espèces de même type biologique manifestent souvent un état de compé-

tition : si l'une est abondante, l'autre est peu développée et il est rare que les deux espèces soient en proportions égales. Le cas est très net pour les héliophytes (f, g) et pour les nymphéides (b). Cette compétition entre espèces de même type biologique conduit fréquemment à la dominance d'une espèce et à l'élimination progressive des autres, ce qui peut aboutir à un peuplement monospécifique (b : *Trapa natans* devient dominant par rapport à *Polygonum amphibium* ; g : *Phragmites australis* a presque complètement éliminé *Scirpus lacustris* ; c : *Myriophyllum spicatum* est devenu très dominant par rapport à *Potamogeton trichoides*). Cependant, une coexistence d'espèces de même type biologique reste possible si les formes sont différentes (h : *Menyanthes trifoliata* aux rhizomes enchevêtrés en réseau et aux tiges basses laisse la place aux tiges verticales et minces d'*Equisetum fluviatile* ; k : *Bidens tripartita*, dressée et haute, permet le développement des touffes d'*Eleocharis ovata* sur la vase).

Des synusies existent dans les étangs, surtout si les espèces qui les composent présentent des différences de taille, de forme ou de rythme de développement, mais ce sont des groupements relativement rares en raison de la compétition qui s'exerce entre des espèces possédant le même type biologique.

#### b) Groupements comportant des combinaisons de types biologiques différents

D'une façon générale, les groupements sont constitués par des combinaisons d'espèces appartenant à des types biologiques distincts et les synusies elles-mêmes sont accompagnées d'espèces de type biologique différent. L'occupation du biotope est donc effectuée au mieux de cette façon puisque les niveaux superposés (aérien, aquatique superficiel, intra-aquatique et souterrain) peuvent être explorés et utilisés de façon optimale. La disposition spatiale des types biologiques se traduit par la stratification du groupement et on peut penser que, de cette façon, les espèces qui déterminent le groupement réalisent un équilibre dynamique et que la compétition interspécifique se trouve ainsi modérée par la diversité des types biologiques. Il est difficile de proposer une classification des combinaisons des types biologiques tant les possibilités sont grandes.

Le tableau 6 présente des groupements provenant de la végétation aquatique. Les combinaisons les plus fréquentes sont :

- nymphéides - élodéides ou myriophyllides (a, b, c, d),
- nymphéides - charides (e).

Parfois, les groupements sont formés par des combinaisons complexes et la végétation aquatique comporte alors plusieurs strates (f, g, h, i).

Comme cela a été observé dans les synusies, la compétition devient sévère lorsque deux espèces de même type biologique se trouvent dans la même strate. Il se produit alors une *dissociation latérale* partielle (e : *Nitella flexilis* et *Nitella syncarpa* ; c : *Potamogeton natans* et *Nuphar lutea*) ou totale (g : *Polygonum amphibium* et *Nuphar lutea*)

Dans la végétation amphibie, les combinaisons où interviennent les héliophytes sont les plus nombreuses (tab. 7) :

- héliophytes - lemnides et ricciellides (a, b, j),
- héliophytes - cératophyllides (d, k),
- héliophytes - nymphéides (c, i).

Comme on le voit, les élodéides et les charides, les isoétides et les callitrichides sont rarement présentes avec les héliophytes. Elles sont éliminées par le développement de ces dernières comme cela apparaît de façon frappante lorsque la végétation d'héliophytes est détruite, par les rats musqués par exemple : dans les parties dénudées de la ceintures d'héliophytes s'installent alors *Chara braunii* (P2), *Elatine hexandra* et *Juncus bulbosus* (P70).

On rencontre aussi des combinaisons où participent les isoétides (tab. 8) :

- isoétides - pseudohydrophytes ou/et callitrichides (a, b),
- isoétides ou pseudohydrophytes - héliophytes de petite taille (c, d).

TABLEAU 6  
COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION AQUATIQUE)

a - groupement 03/4		
My <i>Myriophyllum spicatum</i>	3 4 4 4 5 5 5 5 5 5 5 5	[REDACTED]
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	2 2 2 3 3 2 1 1 + +	[REDACTED]
El <i>Potamogeton crispus</i>	+ 1 1 +	[REDACTED]
Ny <i>Trapa natans</i>	+	[REDACTED]










b - groupement 84/2-3		
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	1 2 1 2 2 3 3 3 4 3 2 2 2 1	[REDACTED]
Ny <i>Nuphar lutea</i>	1 2 3 2 1 1 +	[REDACTED]
Ny <i>Potamogeton natans</i>	1	[REDACTED]
My <i>Myriophyllum spicatum</i>	+ 1 2 2 3 1 1 1	[REDACTED]
He <i>Equisetum fluviatile</i>	1	[REDACTED]
He <i>Sparganium erectum</i>	+	[REDACTED]

c - groupement 17/4		
Ny <i>Potamogeton natans</i>	3 1 3 3 2 3 4 5 5 5 5	[REDACTED]
Ny <i>Nuphar lutea</i>	1 2 1 1	[REDACTED]
My <i>Ranunculus peltatus</i>	2 4 5 5 5 4 2 1 1	[REDACTED]
He <i>Equisetum fluviatile</i>	1 +	[REDACTED]
He <i>Sparganium erectum</i>	2 1	[REDACTED]







d - groupement 21/6		
Ny <i>Trapa natans</i>	1 2 3 3 3 3 4 3 4	[REDACTED]
My <i>Potamogeton trichoides</i>	3 5 5 5 5 3 3	[REDACTED]
Ch <i>Nitella flexilis</i>	1 + +	[REDACTED]

BUS  
L116


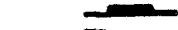




## e - groupement 13/4

Ny <i>Nuphar lutea</i>	. 4 5 4 5 4 4 5 . . 4 4 4 5		
Ch <i>Nitella flexilis</i>	5 3 4 5 4 5 4 5 3 2 2 2 2 3 2		
Ch <i>Nitella syncarpa</i>	2 3 1 2 1 3 4 4 3 4 3 4		
Ch <i>Nitella translucens</i>	1 + 1		
AF <i>Spirogyra bellis</i>	3		




## f - groupement 93/1

My <i>Myriophyllum verticillatum</i>	2 3 3 4	
El <i>Elodea canadensis</i>	2 3 4 3	
Ce <i>Ceratophyllum demersum</i>	3 3 2	
Hy <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	1	
Le <i>Spirodela polyrhiza</i>	+ 1 +	
Le <i>Lemna minor</i>	+ +	

## g - groupement 38/4

Ny <i>Polygonum amphibium</i>	4 2 1	
Ny <i>Nuphar lutea</i>	. 1 3 3 2	
El <i>Potamogeton obtusifolius</i>	2 2 4 3 1 1	
El <i>Najas minor</i>	+ 2 1 2 3 2 1	
Ce <i>Utricularia australis</i>	1 2 1	
My <i>Ranunculus trichophyllus</i>	+	

## h - groupement 36/4

Ny <i>Potamogeton natans</i>	. 2 4 4 4 5	
El <i>Potamogeton obtusifolius</i>	1 1 2 2 1 1	
Ch <i>Nitella flexilis</i>	5 4 1 1	

## i - groupement 42/4








My <i>Hottonia palustris</i>	4 3 2 3	
Ce <i>Utricularia australis</i>	1 2 1 1	
My <i>Potamogeton natans</i>	1 3 4 4	
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	1	
Pl <i>Glyceria fluitans</i>	2	
He <i>Sparganium emersum</i>	2 1	
He <i>Carex vesicaria</i>	2	

TABLEAU 7  
COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION AMPHIBIE)

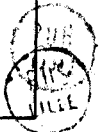
a - groupement 10/3	
He <i>Typha angustifolia</i>	1 2 4 3 2 3
He <i>Sparganium erectum</i>	4 4 3 2 2 1 1
He <i>Scirpus lacustris</i>	++ + 1 2 2 2
He <i>Rorippa amphibia</i>	+ 1 1
Le <i>Lemna minor</i>	3 3 2 2 2 1
Le <i>Spirodela polyrhiza</i>	++
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	+
Cr <i>Lycopus europaeus</i>	+

b - groupement 01/2	
He <i>Glyceria maxima</i>	2 3 2 2 1
He <i>Scirpus lacustris</i>	2 2 3 3 4
Le <i>Ricciocarpus natans</i>	+ 1 2
Le <i>Lemna minor</i>	1
Ri <i>Riccia fluitans</i>	1
Hc <i>Carex vesicaria</i>	1
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	+

c - groupement 09/2 (partiel)	
He <i>Equisetum fluviatile</i>	4 4 4 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 4 4 2
Ny <i>Nymphaea alba</i>	4 5 3 3 3 3 2 2 2 2 1 2 2 2 2 2 2 2 4 4 5

d - groupement 5B/4	
He <i>Sparganium erectum</i>	4 4 4 4 4 4 3
He <i>Typha latifolia</i>	+ 1 1 2 2 +
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	1 1 + + +
Ce <i>Utricularia australis</i>	1 2 3 2 2
Ny <i>Potamogeton nodosus</i>	1 + 1
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	+

e - groupement 51/3	
He <i>Menyanthes trifoliata</i>	3 5 5 5 5 5 5
He <i>Equisetum fluviatile</i>	1 +
Cr <i>Iris pseudacorus</i>	+ 2 + + + 1 1
Hc <i>Potentilla palustris</i>	+ 1 +
Hc <i>Carex rostrata</i>	1
Cr <i>Lycopus europaeus</i>	+
Cr <i>Juncus effusus</i>	+
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	+





f - groupement 60/2

He <i>Phragmites australis</i>	2 4 3 + + 1 +	
He <i>Typha angustifolia</i>	2 3 3 5 5 5 4	
He <i>Sparganium erectum</i>	+	
He <i>Carex elata</i>	4	
Hc <i>Carex riparia</i>	+	
Ce <i>Ceratophyllum demersum</i>	+ +	
Ny <i>Nymphaea alba</i>	3	
Ny <i>Myriophyllum verticillatum</i>	+	

g - groupement 06/2 (partiel)

He <i>Phragmites australis</i>	4 4 4 4 2 2	
He <i>Scirpus lacustris</i>	2 2 1 2 1	
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	1 + +	
Ny <i>Nymphaea alba</i>	+	
Ny <i>Nuphar lutea</i>		
Ny <i>Polygonum amphibium</i>		
Ph <i>Salix cinerea</i> (j)	+ 1	
Ph <i>Salix atrocinerea</i> (j)		

h - groupement 39/3

He <i>Equisetum fluviatile</i>	4 4 5 5 2 2	
He <i>Sparganium erectum</i>	+ 1	
He <i>Typha latifolia</i>	1 1	
He <i>Rorippa amphibia</i>	2	
Le <i>Lemna minor</i>	2 2 + +	
Ri <i>Lemna trisulca</i>	3 3 2 +	
Ri <i>Riccia fluitans</i>	+	
Ce <i>Utricularia australis</i>	+ 3 2 1 3 3	
E1 <i>Potamogeton lucens</i>	+	
E1 <i>Potamogeton obtusifolius</i>	1	
Af <i>Spirogyra</i> sp.	3 3	

i - groupement 75/2





Ny <i>Potamogeton gramineus</i>	5 5 3 3 + +	
He <i>Eleocharis palustris</i>	4 3 1 1 + +	
He <i>Glyceria maxima</i>	1 1 3 4	
He <i>Scirpus lacustris</i>		
Ce <i>Utricularia australis</i>	1 + + + +	
Cr <i>Phalaris arundinacea</i>	2 +	
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	+ + +	
Ph <i>Salix triandra</i> (j)	+ + +	










j - groupement 48/4







He <i>Phragmites australis</i>	3 4 5 5 5 5 4 5 5 5 5 4 3 5 3 5	
He <i>Sparganium erectum</i>	+ +	
He <i>Typha latifolia</i>	+ +	
Hc <i>Carex riparia</i>	2 2 3 4 3 3 4 4 4 3 5 2 4 4 3 +	
Cr <i>Iris pseudacorus</i>	+	
Le <i>Lemna minor</i>		
Ri <i>Lemna trisulca</i>		
Ce <i>Utricularia australis</i>		



TABLEAU 8  
COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION AMPHIBIE)

a - groupement 63/3		
Ps <i>Juncus bulbosus</i>	5 5 5 5 5 5 5 5 5 5	
Is <i>Pilularia globulifera</i>	+ + 1 1 1 1 1 +	
My <i>Myriophyllum alterniflorum</i>	+ + + +	
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	+	

b - groupement 52/6		
Is <i>Eleocharis acicularis</i>	3 + 4 4 2	
Is <i>Pilularia globulifera</i>	2 4 3 1	
Ps <i>Baldellia ranunculoides</i>	3 2 1	
Ca <i>Elatine hexandra</i>	+ + 1 2	
Ca <i>Lythrum portula</i>	2 +	
Ch <i>Nitella flexilis</i>	1	
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	+ 1	
He <i>Scirpus lacustris</i>	+	
Cr <i>Lythrum salicaria</i>	+	

c - groupement 96/1		
He <i>Sparganium emersum</i>	1 2 2 3 4	
Ps <i>Baldellia ranunculoides</i>	5 4 1 1	
Ps <i>Scirpus fluitans</i>	2 3 5 5 2	
Ps <i>Alisma plantago-aquatica</i>	+ + +	
P1 <i>Glyceria fluitans</i>	+	
Ny <i>Potamogeton natans</i>	1 1	







d - groupement 20/2 (partiel)		
He <i>Eleocharis palustris</i>	1 1 1 2 2 1	
Is <i>Littorella uniflora</i>	4 4 5 5 5 1	
He <i>Equisetum fluviatile</i>	+	
Ny <i>Potamogeton natans</i>	1	
Ce <i>Utricularia australis</i>	+ +	
Hc <i>Carex disticha</i>	1 1	



TABLEAU 9

COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION EXONDEE)

a - groupement 65/1						
Hc <i>Carex vesicaria</i>	1	3	4	4	2	
Cr <i>Lysimachia vulgaris</i>	3	2	2	2	2	
Cr <i>Juncus acutiflorus</i>	2	1	1			
Cr <i>Polygonum amphibium</i>					+	

b - groupement 06/1						
Hc <i>Agrostis canina</i>	+	2	2	4	2	
Hc <i>Molinia caerulea</i>	4	1	+			
Hc <i>Hydrocotyle vulgaris</i>					+	
Cm <i>Sphagnum inundatum</i>	4	4	2	3	5	
Cr <i>Juncus acutiflorus</i>		3	4	3	2	
Cr <i>Hypericum elodes</i>					+	
He <i>Phragmites australis</i>				1	1	
Ph <i>Frangula alnus</i>	4		+			
Ph <i>Pinus sylvestris</i> (j)	+					
Ph <i>Quercus robur</i> (j)	+					
Ph <i>Salix cinerea</i> (j)					+	

c - groupement 27/3									
Hc <i>Carex serotina</i>	2	3	4	4	5	4	2	1	
Hc <i>Hydrocotyle vulgaris</i>		+	1	1	+		1	1	
Is <i>Littorella uniflora</i>	1	1	1	1	+	1	1	2	
He <i>Eleocharis palustris</i>						2	3	3	
Cr <i>Lysimachia vulgaris</i>	1	+	+	+					
Cr <i>Lythrum salicaria</i>			+	+					
Hc <i>Molinia caerulea</i>	1	+							
Hc <i>Ranunculus flammula</i>	2								

d - groupement 19/1						
Ph <i>Salix cinerea</i>				3		
Hc <i>Agrostis stolonifera</i>	4	2				
Hc <i>Hydrocotyle vulgaris</i>	1	2				
Hc <i>Calliergon cuspidatum</i>	+					
Cr <i>Juncus acutiflorus</i>	2	4				
Cr <i>Juncus effusus</i>	1	+				
Cr <i>Iris pseudacorus</i>	+	+				

e - groupement 41/1						
Ph <i>Salix cinerea</i>	5	5	4	2	2	
Ph <i>Frangula alnus</i>			+	1		
Cr <i>Lotus uliginosus</i>	+	+	1	2	2	
Cr <i>Lysimachia vulgaris</i>				1	1	
Hc <i>Galium palustre</i>		1	1	2	+	
Hc <i>Carex vesicaria</i>			1	1	1	

La végétation exondée (tab. 9) montre aussi de multiples exemples de combinaisons de types biologiques : la stratification de la végétation est particulièrement nette dans les groupements arborescents (d, e). Dans la végétation herbacée, souvent riche en espèces, on reconnaît aussi des combinaisons de types avec notamment les hémicryptophytes et les cryptophytes dont les formes diversifiées et la disposition des parties souterraines favorisent une cohabitation durable (a, b).

Il apparaît donc que la structure des groupements est déterminée par une combinaison de types biologiques différents qui, par superposition ou disposition en mosaïque, assure une coexistence des espèces au prix d'une compétition permanente ; celle-ci devient très forte entre les espèces qui présentent des types biologiques semblables et elle conduit à l'élimination de certaines espèces au profit de l'une d'elles ; cela se voit dans la distribution des espèces au sein du groupement et dans l'analyse des valeurs des coefficients d'abondance - dominance. De ce fait, également, les synusies sont relativement rares et peu durables.

#### B. - INFORMATION APPORTEE PAR LE RECOUVREMENT DES ESPÈCES

Un groupement est caractérisé par sa composition floristique et nous avons vu (p.32) que l'information calculée à partir du nombre des présences de chaque espèce dans les segments couverts par le groupement permettrait d'apprécier le degré d'homogénéité de ce groupement. Toutefois la physionomie et la structure d'un groupement dépendent de façon évidente de l'abondance des individus et de la dominance des différentes espèces constituan-tes. Or le recouvrement des espèces, au sein de chaque strate et d'une strate à l'autre, est aussi le reflet d'interactions permanentes : évaluer le recouvrement des espèces, c'est aussi une manière de décrire un état de l'évolution du groupement si l'on garde présent à l'esprit que la structure d'un groupement est un équilibre dynamique. Cet aspect est particulièrement net lorsqu'un groupement comporte deux ou trois espèces d'un même type biologique : la compétition interspécifique conduit à la dominance de l'une d'entre elles car, généralement, des espèces susceptibles de posséder le même



espace vital dans un biotope -ce que l'on peut appeler une niche spatiale- n'ont pas les mêmes capacités à le conquérir et à l'occuper pour des causes multiples (vitalité, degré d'adéquation des exigences écophysiologicals et des capacités offertes par le milieu...).

Il paraît donc justifié de tenter de dégager des indications significatives sur l'état dynamique d'un groupement et sur son degré de stabilité en prenant en compte certains paramètres de la structure tels que le nombre d'individus des différentes espèces, le recouvrement ou la biomasse des différentes espèces. Etant donné la difficulté et la lenteur du dénombrement des individus ou de la mesure de la biomasse de chaque espèce au sein des groupements, j'ai utilisé les valeurs du recouvrement obtenues à partir du coefficient d'abondance - dominance habituellement adopté dans la réalisation des relevés phytosociologiques (BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1928), à l'aide de l'échelle de transformation ci-dessous :

		Recouvrement (%)						
		10	25	50	75	100		
Abondance dominance							Recouvrement moyen (%)	
	+	-					0,5	
	1						5,5	
	2						17,5	
	3						37,5	
	4						62,5	
	5							87,5

Plusieurs auteurs ont calculé l'information apportée par l'abondance (donnée par le nombre des individus des espèces), par la biomasse ou par la fréquence spécifique dans les phytocénoses (WHITTAKER 1965, PIELOU 1966) à partir de méthodes mises au point et employées par les zoologistes (PRESTON 1948, HAIRSTON 1959, CANCELA DA FONSECA 1966, DAGET 1976). De la même façon, les valeurs du recouvrement des espèces peuvent être retenues pour évaluer l'information apportée par les espèces d'un groupement quelconque

## 1 - DIVERSITE ET EQUITABILITE

Si l'on note le recouvrement de chacune des espèces séparément, une espèce  $i$  de recouvrement  $r(i)$  (exprimé en % par rapport à la longueur du segment) a un recouvrement relatif  $r_i/R$  ( $R$  : recouvrement total des  $N$  espèces d'un groupement).

Ce recouvrement relatif peut être assimilé à une probabilité : en effet, lorsqu'on ne connaît, a priori, que la présence d'une espèce, sa probabilité de réalisation  $p(i)$  ( $0 < p(i) \leq 1$ ) est indéterminée puisque le recouvrement de l'espèce  $i$  peut prendre une valeur quelconque comprise entre 0 et 100 %. Par contre, l'observation et la notation de son recouvrement apporte une information qui élimine l'incertitude dans laquelle on se trouvait. Or cette quantité d'information peut être évaluée par la quantité d'entropie liée à cette incertitude (GUIASU et THEODORESCU 1971) et mesurée par la formule de SHANNON (1948) :

$$\hat{H} \text{ (binons)} = - \sum p(i) \log_2 p(i)$$

Ainsi, chaque espèce fournit une information spécifique  $h(i)$  :

$$h(i) = - r(i)/R \log_2 r(i)/R$$

et la somme des informations apportée par les  $N$  espèces du groupement constitue un indice de la diversité  $D$  :

$$D = - \sum_{i=1}^N r(i)/R \log_2 r(i)/R$$

Comme la richesse floristique des groupements est très variable, on utilise l'équitabilité  $E$  :

$$E = D/\log_2 N$$

où  $\log_2 N$  représente l'information maximale du groupement dans le cas, théorique, où toutes les espèces auraient le même recouvrement (PIELOU 1966, DAGET 1976).

La valeur de l'équitabilité varie de 0 à 1 : elle est nulle lorsque le groupement correspond à un peuplement monospécifique (il n'y a aucune incertitude puisque  $p(i) = 1$  et  $D = 0$ ) ; elle serait égale à 1 dans

un groupement où toutes les espèces auraient la même probabilité :  $\frac{1}{N}$ . Dans le premier cas, la concurrence interspécifique est évidemment nulle alors que dans le second, elle est forte : l'équitabilité constitue donc une approche de l'état dynamique d'un groupement et comme le calcul ne tient pas compte de l'ordre des espèces dans les segments successifs, on peut le réaliser pour tout relevé effectué sur une séquence de segments ou sur une surface, à l'aide du recouvrement moyen de chaque espèce obtenu par transformation du coefficient d'abondance - dominance (recouvrement moyen = somme des recouvrements/nombre de segments couverts par le groupement).

Exemple 1 : groupement 10/3

	abondance - dominance							recouvrement moyen (%)	p(i)	h(i)
<i>Typha angustifolia</i>	1	2	4	3	2	3	25,43	0,303	0,522	
<i>Sparganium erectum</i>	4	4	3	2	2	1	1	29,79	0,355	0,530
<i>Scirpus lacustris</i>	+	+	+	1	2	2	2	7,71	0,092	0,317
<i>Rorippa amphibia</i>			+	1	1	1,64	0,020	0,113		
<i>Lythrum salicaria</i>					+	0,07	0,001	0,010		
<i>Lycopus europaeus</i>						+	0,07	0,001	0,010	
<i>Lemna minor</i>	3	3	2	2	2	1	19,00	0,227	0,486	
<i>Spirodela polyrhiza</i>				+	+	0,14	0,002	0,018		
N = 8							83,85	1,000	2,006	
D = 2,006							E = 0,669			

Exemple 2 : groupement 22/3

	abondance dominance	recouvrement moyen (%)	p(i)	h(i)
<i>Phragmites australis</i>	5 5 4 2	63,75	0,803	0,254
<i>Typha angustifolia</i>	+ 1 3	14,50	0,183	0,448
<i>Scirpus lacustris</i>	+ + + +	0,50	0,006	0,044
<i>Sparganium erectum</i>	+	0,13	0,002	0,018
<i>Equisetum fluviatile</i>	+	0,13	0,002	0,018
<i>Lemna minor</i>	+ + +	0,38	0,005	0,038
-----				
N = 6		79,39	1,000	0,820
	D = 0,820	E = 0,317		

Dans l'exemple 1, les h elophytes *Typha angustifolia*, *Sparganium erectum* et *Scirpus lacustris* sont en comp etition et sont moyennement abondantes ; l' equitabilit e est nettement plus  elev ee que dans l'exemple 2 o u *Phragmites australis*, dominant, ne se trouve plus en comp etition avec les autres h elophytes, plus ou moins r esiduelles.

Exemple 3 : groupement 59/5

	abondance dominance	recouvrement moyen (%)	p(i)	h(i)
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	4 4 4 4 4 4	62,50	0,401	0,528
<i>Ranunculus circinatus</i>	2 2 3 3 3 3	30,83	0,198	0,462
<i>Ceratophyllum demersum</i>	4 4 4 4 4 4	62,50	0,401	0,528
-----				
N = 3		155,83	1,000	1,518
	D = 1,518	E = 0,958		



Exemple 4 : groupement 25/4

	abondance_ dominance	recouvrement moyen (%)	p(i)	h(i)
<i>Potamogeton lucens</i>	1 2 2 1 1 1 1 + +	7,06	0,176	0,442
<i>Cladophora glomerata</i>	2 3 3 2 2 1 2	16,72	0,416	0,525
<i>Ranunculus circinatus</i>	3 2 1 1 1 1 +	8,61	0,214	0,475
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	+ +	0,11	0,003	0,027
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1 1 1 1 2 2 1 1 +	7,61	0,189	0,455
<i>Chara contraria</i>		+ 0,06	0,001	0,010
-----				
N = 6		40,17	0,999	1,934
	D = 1,934	E = 0,748		

Exemple 5 : groupement 34/6

	abondance_ dominance	recouvrement moyen (%)	p(i)	h(i)
<i>Nymphaea alba</i>	4 5 5 5	81,25	0,495	0,502
<i>Nitella syncarpa</i>	4 5 5 5	81,25	0,495	0,502
<i>Scirpus lacustris</i>	1	1,38	0,008	0,056
<i>Utricularia australis</i>	+	0,13	0,001	0,010
-----				
N = 4		164,01	0,999	1,070
	D = 1,070	E = 0,535		



Les valeurs de l'équitabilité pour les groupements aquatiques ci-dessus sont bien en rapport avec le degré de compétition entre les espèces : la valeur la plus forte caractérise l'exemple 3, où *Myriophyllum verticillatum* et *Ranunculus circinatus*, qui sont formés par le même type biologique (myriophyllides), sont abondants et donc en compétition ; dans l'exemple 4, les espèces appartiennent à des types biologiques différents (*Myriophyllum verticillatum* est à l'état résiduel et il n'y a pas de compétition avec *Ranunculus circinatus*) et, malgré le nombre élevé des strates, l'équitabilité a une valeur plus faible. Enfin dans le dernier groupement, l'équitabilité a une valeur encore plus faible et correspond à deux espèces abondantes (*Nymphaea alba* et *Nitella syncarpa*) dont la compétition est limitée par la différence des types biologiques qui leur permet d'occuper des niches spatiales distinctes sous forme de strates.

Le calcul de la diversité et de l'équitabilité paraît donc représenter un test pour connaître le degré de compétition entre les espèces constituant un groupement. Cependant, il faut beaucoup de prudence pour en dégager des conclusions sur le degré de stabilité et sur l'état d'évolution du groupement (stade pionnier, stade de maturité ou stade sénile). En effet, les travaux effectués dans divers domaines ne donnent pas des résultats convergents, en raison notamment du cadre dans lequel ils ont été réalisés : les problèmes de compétition sont de nature différente selon que l'on étudie les catégories trophiques d'un écosystème, les types biologiques d'une phytocénose ou les espèces d'un groupe taxonomique. C'est ainsi que WHITTAKER (1965) indique qu'il n'y a pas de corrélation entre l'indice de diversité et l'état d'évolution des groupements végétaux (forêts, landes) des Great Smoky Mountain (U.S.A.). ILTIS (1974), étudiant les variations des populations algales du phytoplancton montre que les groupements jeunes, composés d'espèces peu nombreuses, caractérisés par la dominance d'une ou de quelques-unes d'entre elles, et par un taux de multiplication élevé, ont un indice de diversité assez faible alors que des groupements séniles, de composition spécifique complexe, ont une diversité élevée. Ce dernier résultat n'est pas confirmé au niveau de la végétation des étangs puisqu'un groupement pionnier de thérophytes (groupement 89/1) a une équitabilité analogue ( $E = 0,646$ ) à celle d'un groupement complexe résultant de l'évolution d'une structure en écaillés avec introduction d'espèces colonisatrices (groupement 51/2 :  $E = 0,648$ ).

Pourtant la connaissance de l'équitabilité ne saurait suffire pour apprécier le degré de compétition d'après la structure du groupement et le recouvrement des espèces. Sa valeur varie dans des limites trop étroites pour constituer un bon test. En effet, en excluant les peuplements monospécifiques (dont la diversité est égale à 0 et l'équitabilité est égale à 1), le calcul effectué sur 167 groupements donne la distribution suivante des valeurs de l'équitabilité:

équitabilité	nombre de groupements	(%)
0 - 0,200	0	0
0,200 - 0,400	0	0
0,400 - 0,600	38	22,75
0,600 - 0,800	108	64,67
0,800 - 1,00	21	12,57
	---	
	167	

Par ailleurs, le calcul de l'information spécifique  $h(i)$  montre que sa valeur n'est pas proportionnelle au recouvrement  $r(i)$  : elle passe par un maximum  $h(i) \text{ max} = 0,531$  lorsque  $p(i) = R/e$  ( $e$  : nombre népérien)<sup>1</sup> c'est-à-dire lorsque le recouvrement prend pour valeur 36,8 %. De ce fait, une espèce de fort recouvrement apporte une information faible de la même façon qu'une espèce de très faible recouvrement et ce sont les espèces de recouvrement relatif compris entre 25 % et 50 % qui apportent l'information la plus élevée ( $0,5 \leq h(i) \leq 0,531$ ). Il en résulte que l'information apportée par les espèces dominantes dans chaque strate est masquée alors qu'elles ont un rôle déterminant dans la structure et la stabilité du groupement.

Je propose donc de prendre en compte l'information apportée par les espèces qui possèdent le plus fort recouvrement au sein du groupement à l'aide d'un indice de compétition interspécifique.

<sup>1</sup>

La démonstration est donnée dans l'annexe V, B.

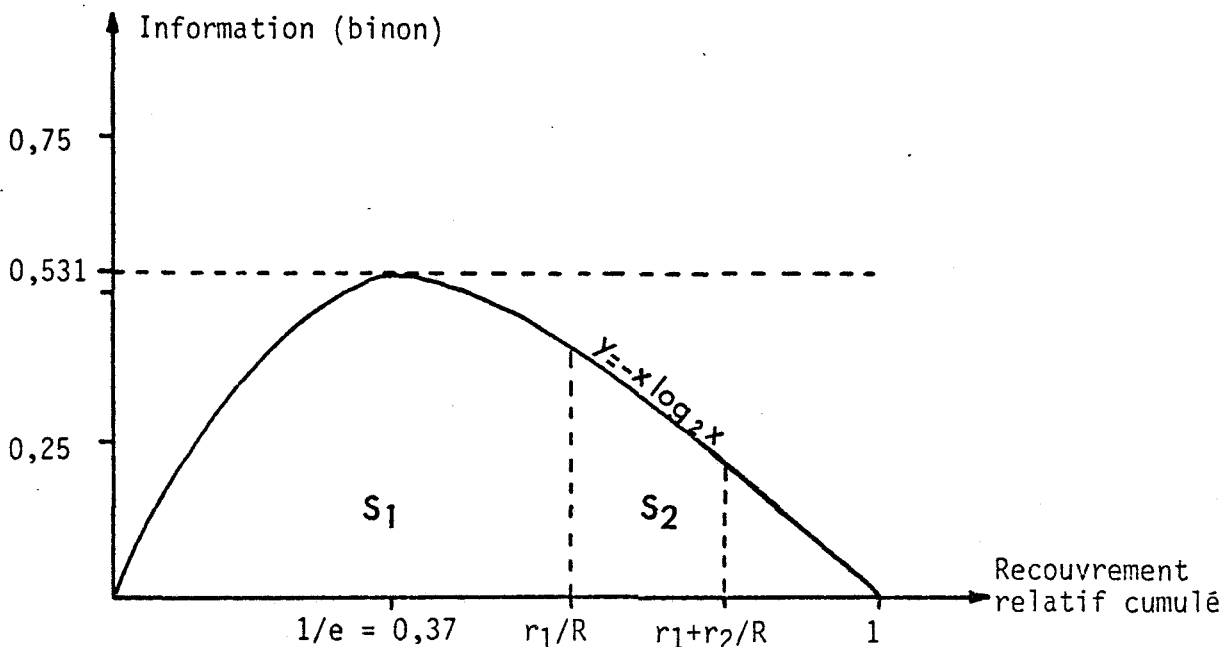
## 2 - DEGRE DE COMPETITION INTERSPECIFIQUE AU SEIN D'UN GROUPEMENT

Le graphe de la variation des valeurs de l'information (calculées à l'aide de la formule de SHANNON) en fonction des *valeurs cumulées* du recouvrement des espèces (rangées selon l'ordre décroissant de leur recouvrement relatif), est défini par la fonction concave :

$$y = -x \log_2 x$$

où  $y$  est l'information donnée par une valeur  $x$  quelconque du *recouvrement relatif cumulé* ( $0 \leq x \leq 1$ ).

FIGURE 18 - COURBE DE LA FONCTION CONCAVE  $y = -x \log_2 x$  ET INFORMATION APPORTEE PAR LE RECOUVREMENT DES ESPECES



La courbe obtenue (fig. 18) délimite une aire  $S$  qui représente l'information totale cumulée apportée par *toutes les espèces* du groupement. La contribution de l'espèce dont le recouvrement est le plus fort correspond à l'aire  $s_1$  ; celle de l'espèce du rang 2 correspond à l'aire  $s_2$ , etc... L'aire  $S$  étant la même pour tous les groupements ( $x = \sum r(i)/R = 1$ ), une expression caractéristique du groupement sera donnée par la relation existant entre  $s_1, s_2, \dots, s(i)$ , ces valeurs n'étant pas proportionnelles aux recouvrements respectifs en raison des particularités de la fonction

concave (l'information maximum y max. est obtenue lorsque x prend la valeur R/e, comme cela a été indiqué pour le calcul de l'information spécifique).

Le calcul des aires  $s_1$  et  $s_2 \dots s(i)$  s'effectue à l'aide d'une primitive de la fonction concave<sup>1</sup> :

$$F(x) = \frac{x^2}{2} \left[ -\log_2 x + \frac{1}{2 \text{Log} 2} \right]$$

ce qui peut s'écrire encore :

$$F(x) = \frac{x^2}{2} \log_2 \frac{\sqrt{e}}{x}$$

Comme la valeur maximum de l'aire est constante (pour  $x = 1$ ,  $S = 0,361$ ), on peut établir deux relations caractéristiques pour un groupement quelconque :

- une relation qui unit les deux espèces les plus abondantes :

$$A = \frac{s_2}{s_1 + s_2}$$

$$\begin{aligned} \text{avec : } \cdot s_1 &= F(x = r_1/R) - F(0) \quad \text{où } F(0) = 0 \\ \cdot s_1 + s_2 &= F(x = r_1 + r_2/R) \\ \cdot s_2 &= F(r_1 + r_2/R) - F(r_1/R) \end{aligned}$$

- une relation qui unit l'espèce la plus abondante à l'ensemble des autres espèces :

$$B = \frac{s_1}{S}$$

avec  $S = 0,361$

Les valeurs A et B sont très fortement corrélées comme le montrent la droite de régression linéaire (fig. 19) et le calcul des paramètres correspondants, pour 200 groupements :

$$\begin{aligned} A &= - 0,76 B + 76,54 \\ r &= - 0,94 \end{aligned}$$

<sup>1</sup>

La démonstration est donnée dans l'annexe V, B.

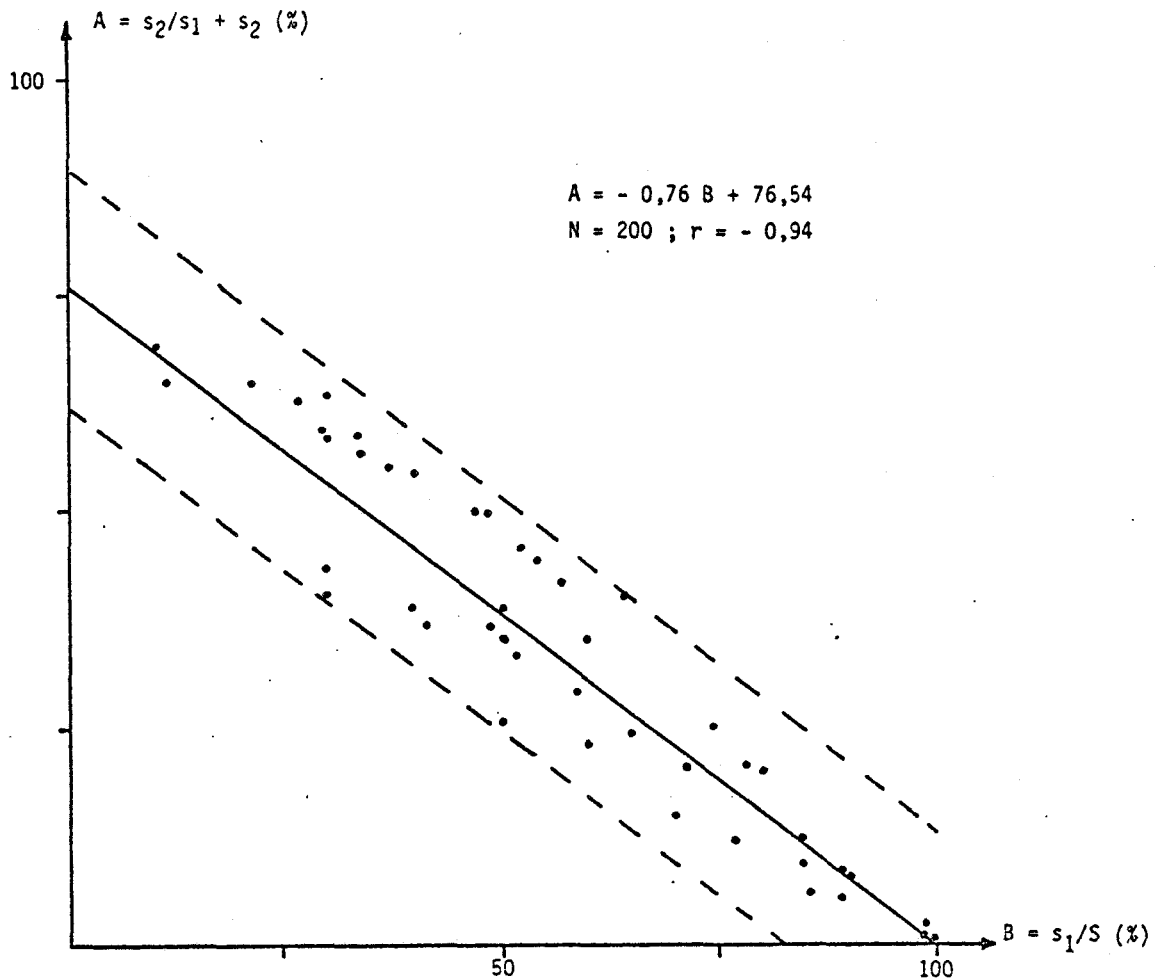


FIGURE 19 - DROITE DE REGRESSION. ENTRE LES PARAMETRES UTILISANT L'INFORMATION APPOURTEE PAR LE RECOUVREMENT DES ESPECES.

45 points seulement ont été reportés sur le graphique. Les droites situées de part et d'autre de la droite de régression correspondent à plus ou moins 2 erreurs-type.

Cette corrélation inverse très significative entre l'aire déterminée par les recouvrements relatifs des deux espèces les plus abondantes d'une part, et l'aire déterminée par le recouvrement relatif de l'espèce la plus abondante d'autre part, met en évidence une relation structurelle particulièrement nette entre les espèces d'un groupement. Cette relation exprimée par l'intermédiaire de la fonction concave et de sa primitive n'apparaît pas en analysant *directement* les recouvrements des espèces.

Pour exprimer cette relation structurelle, le rapport des valeurs A et B précédentes peut être utilisé comme un *indice de compétition interspécifique* au sein du groupement, CI :

$$CI = \frac{s_2 / (s_1 + s_2)}{s_1 / S}$$

$$CI = \frac{-0,361 s_2}{s_1 (s_1 + s_2)}$$

Exemple 1 : groupement 59/4

Si l'on range les espèces selon les valeurs décroissantes du recouvrement (obtenues par la somme des recouvrements relatifs de chaque espèce sur les segments successifs<sup>1</sup>), on obtient le tableau et les résultats suivants :

	abondance-dominance	somme des recouvrements	recouvrement relatif (%)
1 <i>Potamogeton lucens</i>	5 5 5 3 3 5 2 2	460	0,791
2 <i>Nymphaea alba</i>	3 3	75	0,129
3 <i>Trapa natans</i>	1 1 1 + 1 2	40	0,069
4 <i>Myriophyllum verticillatum</i>	+ 1 +	6,5	0,011
		<u>581,5</u>	<u>1,000</u>

$$s_1 = F(0,791) = 0,331$$

$$s_2 = F(0,791 + 0,129) - F(0,791) = 0,025$$

$$CI = 0,08$$

<sup>1</sup> On pourrait aussi utiliser le recouvrement relatif moyen comme dans le calcul de la diversité (p.67). Toutes les valeurs de l'indice CI ont été calculées en effectuant la somme des recouvrements sur les segments successifs, pour chaque espèce.

Exemple 2 : groupement 13/4

---

<i>Nuphar lutea</i>	4 5 4 5 4 4 5	4 4 4 5
<i>Nitella flexilis</i>	5 3 4 5 4 5 4 5 3 2 2 2 2 3 2	
<i>Nitella syncarpa</i>	2 3 1 2 1 3 4 4 3 4 3 4	
<i>Nitella translucens</i>	1	+ 1
<i>Spirogyra bellis</i>	3	

---

$$\underline{CI = 1,16}$$

Exemple 3 : groupement 03/4

---

<i>Myriophyllum spicatum</i>	3 4 4 4 5 5 5 5 5 5 5 5
<i>Polygonum amphibium</i>	2 2 2 3 3 2 1 1 + +
<i>Potamogeton crispus</i>	+ 1 1 +
<i>Trapa natans</i>	+

---

$$\underline{CI = 0,11}$$

Les résultats montrent clairement que lorsque la compétition est forte comme cela se produit entre les *Nitella* de l'exemple 2, espèces de type biologique semblable, l'indice est très élevé ; lorsque les types biologiques ne sont pas en compétition (exemple 3), l'indice est faible.

Pour les groupements aquatiques pris comme exemples pour le calcul de l'équitabilité (p.68 ) l'indice de compétition prend les valeurs suivantes :

groupement 59/5 : 1,12  
 groupement 25/4 : 0,90  
 groupement 34/6 : 0,69

On voit donc que l'indice de compétition diminue, comme l'équitabilité, lorsqu'il y a diminution de la compétition interspécifique dans les groupements retenus. Il en est de même avec les groupements d'hélophytes (p.67 ) :





Groupement	Indice de compétition	Equitabilité
10/3	1,52	0,669
22/3	0,05	0,317

L'analyse des résultats donnés par le calcul de l'indice de compétition interspécifique pour tous les groupements amène plusieurs observations :

- L'indice de compétition interspécifique est plus discriminant que l'équitabilité car il offre une gamme de valeurs plus étendue. Ces deux indices n'ont pas la même signification puisque l'étude de la régression linéaire entre l'indice CI et l'équitabilité E montre qu'il n'existe pas de corrélation significative entre les 2 indices ( $r = + 0,20$  pour 50 groupements).
- L'indice de compétition interspécifique est très variable d'un groupement à l'autre sur un même profil et est indépendant de l'état d'évolution de la végétation à laquelle appartient le groupement, comme le montrent les valeurs de CI mentionnées sur tous les profils figurant dans l'annexe I,B . Par exemple, le groupement pionnier de thérophytes 89/1 a un indice élevé  $CI = 0,79$  dont la valeur est relativement proche de celui d'un groupement sénile à structure complexe dont la richesse floristique est plus élevée (groupement 51/2 :  $CI = 0,97$ ) : dans les deux groupements se manifeste une compétition interspécifique forte en rapport avec une certaine instabilité des groupements : le groupement pionnier de thérophytes a une grande capacité colonisatrice ; le groupement sénile est le siège d'une compétition entre plusieurs espèces de même type biologique et l'introduction des phanérophytes contribue à cette instabilité. On retrouve là une convergence entre groupement pionnier et groupement sénile déjà signalée au cours de l'analyse des graphes donnés par l'utilisation de l'analyse factorielle des correspondances (p.46 ).

- Les valeurs de l'indice de compétition les plus élevées ( $CI > 1$ ) se rencontrent dans deux situations différentes :
  - . dans des groupements appartenant à des étangs anciens dont la végétation est évoluée : les ceintures, bien marquées, possèdent une structure horizontale en écailles où se trouvent généralement en compétition des héliophytes : étang Gouffier (29/3), étang de Vaux (31/3), étang des Ouillères (39/2), étang de la Faisanderie (43/3), étang Neuf à Menetou-Salon (44/3), étang de Javoulet (45/5), étang de Bizy (47/1). Les groupements à indice élevé ont en même temps un indice d'homogénéité moyen ( $IR < 0,67$ ) ;
  - . dans des groupements observés dans des étangs dont l'équilibre dynamique est perturbé par un abaissement du plan d'eau assez prolongé ce qui amène une colonisation de certains groupements par d'autres : il se constitue des *groupements hétérogènes*, comme l'indique la valeur élevée de l'information relative ( $IR > 0,67$ ) : étang de la Perchette (41/2), étang de Saint-Didier-en-Donjon (33/4), étang Lélou (23/1).
- Les valeurs les plus faibles de l'indice de compétition correspondent à des groupements où une espèce est très dominante, même si la richesse floristique est assez grande : étang de Saxi (groupement 50/4) ; étang de Javoulet (groupement 45/3). De plus, les valeurs restent faibles même si deux espèces sont abondantes, mais à condition qu'elles soient de types biologiques différents ce qui leur permet d'occuper des niches spatiales distinctes. C'est ainsi que cohabitent *Trapa natans* et *Potamogeton trichoides* (21/7 :  $CI = 0,33$ ) ; *Potamogeton gramineus* et *Eleocharis palustris* (33/3 :  $CI = 0,08$ ) ; *Equisetum fluviatile*, *Utricularia australis*, *Lemna trisulca* et *Lemna minor* (39/3 :  $CI = 0,31$ ) ; *Phragmites australis* et *Carex riparia* (48/4 :  $CI = 0,25$ ). Plus rarement, les deux espèces qui cohabitent ont le même type biologique mais elles ont alors des formes différentes : *Menyanthes trifoliata* et *Equisetum fluviatile* (24/3 :  $CI = 0,11$ ).
- Il n'existe aucune corrélation significative ( $r = + 0,26$  pour 50 groupements) entre l'indice de compétition interspécifique  $CI$  d'un groupement et son degré d'homogénéité  $IR$ .

Le mode de distribution des espèces le long des segments couverts par un groupement -qui est un caractère de sa structure- est indépendant de la valeur de leur recouvrement relatif.

### 3 - STADES D'EVOLUTION DES GROUPEMENTS

L'indice de compétition interspécifique apporte quelques repères quantitatifs dans les processus d'installation et d'évolution des groupements observés.

#### a) Stade pionnier

La colonisation d'un milieu exondé par les thérophytes donne des groupements à évolution rapide car la compétition est forte entre les espèces de même type biologique (55/1 : CI = 0,80 ; 89/1 : CI = 0,79). En milieu aquatique une espèce à fort pouvoir colonisateur s'implante généralement formant un peuplement où la compétition est nulle ou faible (peuplements à *Littorella*, à *Chara contraria*, à *Myriophyllum spicatum*).

#### b) Stade juvénile

L'introduction de nouvelles espèces dans les groupements pionniers augmente la compétition interspécifique et l'on note de grandes variations de la valeur de l'indice selon le type de végétation. La compétition la plus sévère a lieu dans les groupements les plus riches en espèces qui s'installent sur la partie exondée ainsi que dans la végétation aquatique des eaux les plus minéralisées. Des groupements hétérogènes où la compétition est élevée s'établissent parfois au contact de la végétation terrestre et de la végétation amphibie et au contact de la végétation amphibie et de la végétation aquatique.

#### c) Stade optimal

Le résultat de la compétition se traduit de deux façons :

- l'élimination d'espèces au profit d'une espèce dominante ou d'un très petit nombre d'espèces dominantes qui ont des

- types biologiques différents et qui se disposent en strates ;
- la dissociation latérale d'espèces de même type biologique, ce qui limite leur concurrence.

L'indice de compétition diminue au sein des groupements.

#### d) Stade final ou sénile

Le développement d'une espèce dominante peut être tel qu'il provoque la régression des autres strates : l'indice prend alors une valeur faible ou nulle lorsque le groupement devient un peuplement monospécifique (peuplements à *Potamogeton lucens*, à *Trapa natans*, à *Typha angustifolia*, à *Equisetum fluviatile*). Mais il arrive aussi que la structure reste complexe par suite du mélange de nombreuses espèces présentant des types biologiques différents avec des abondances et une distribution horizontale très inégales. De tels groupements se rencontrent dans les étangs dont la végétation est évoluée. Comme cette évolution des groupements s'accompagne de transformations écologiques du biotope (accumulation de sédiments notamment), de nouvelles espèces, souvent transgressives à partir de groupements adjacents, peuvent s'introduire et il se constitue alors une phase de transition avec un nouveau stade de la série : la compétition devient à nouveau importante.

On voit donc que l'évolution des groupements présente des modalités variées selon les types de milieu. Au cours de la succession des stades, les relations structurelles entre les espèces et la composition floristique des groupements se modifient dans le sens d'une acquisition d'un état de stabilité de plus en plus grand marqué par l'abaissement général de la compétition interspécifique du stade juvénile au stade sénile.

### C. - RÉDUCTION DE LA STRUCTURE À UN MODÈLE MATHÉMATIQUE

L'existence d'une relation structurelle entre les espèces, mise ici en évidence par le calcul de l'indice de compétition, a fait l'objet de multiples recherches et plusieurs modèles mathématiques ont été proposés pour traduire la structure des groupements et des écosystèmes à l'aide de divers paramètres concernant la distribution des individus, l'abondance des

espèces, leur biomasse, ou leur activité. Si, pour un groupement, on représente la distribution des logarithmes des valeurs du recouvrement relatif de chaque espèce en fonction du numéro des espèces rangées selon la valeur décroissante de leur recouvrement relatif, on peut obtenir plusieurs types de distributions définies par des modèles mathématiques (DAGET 1976). La représentation graphique des distributions permet d'en distinguer deux types :

- une distribution pour laquelle les logarithmes des recouvrements sont alignés sur une droite (fig. 20) et qui appartient au modèle *log-linéaire* appelé aussi modèle de MOTOMURA : les recouvrements des espèces forment une progression géométrique de raison  $a$  telle que pour une espèce de rang  $i$  :

$$\log r(i)/R = (i - 1)\log a$$

où  $\log a$ , qui est la pente de la droite, constitue une valeur caractéristique du groupement. On montre que cette droite passe par le point ayant, pour coordonnées, la moyenne des rangs  $N + 1/2$ , en abscisses, et la moyenne des logarithmes, en ordonnées ( $N$  : nombre d'espèces).

- une distribution pour laquelle les logarithmes sont disposés selon une courbe sigmoïde (fig. 21) ou courbe intégrale de GAUSS et qui est déterminée par le modèle *log-normal*, ou modèle de PRESTON : les logarithmes des recouvrements relatifs sont distribués au hasard de part et d'autre de leur moyenne. Cette courbe est définie par les valeurs  $N$  (nombre d'espèces),  $\sigma$  (écart-type) et  $m$  (moyenne arithmétique) : elle représente la surface cumulée en fonction des  $N$  espèces rangées par valeur décroissante des recouvrements. On montre (DAGET 1976) que cette surface a pour valeur  $N + 1$  et une transformation de la courbe sigmoïde en droite de HENRY, ou droite des probits<sup>1</sup>, permet de déterminer les paramètres  $\sigma$  et  $m$  (fig. 22).

<sup>1</sup>

La droite de HENRY est obtenue à l'aide des coordonnées des  $N$  espèces au groupement sur un système d'axe qui comporte :

- en ordonnées, les logarithmes des recouvrements ;
- en abscisses, selon une échelle logarithmique, les valeurs successives (exprimées en %) qui correspondent aux rangs des espèces et calculées à l'aide de la relation :  $(N + 1) - i/N + 1$  ( $i$  = rang d'une espèce).

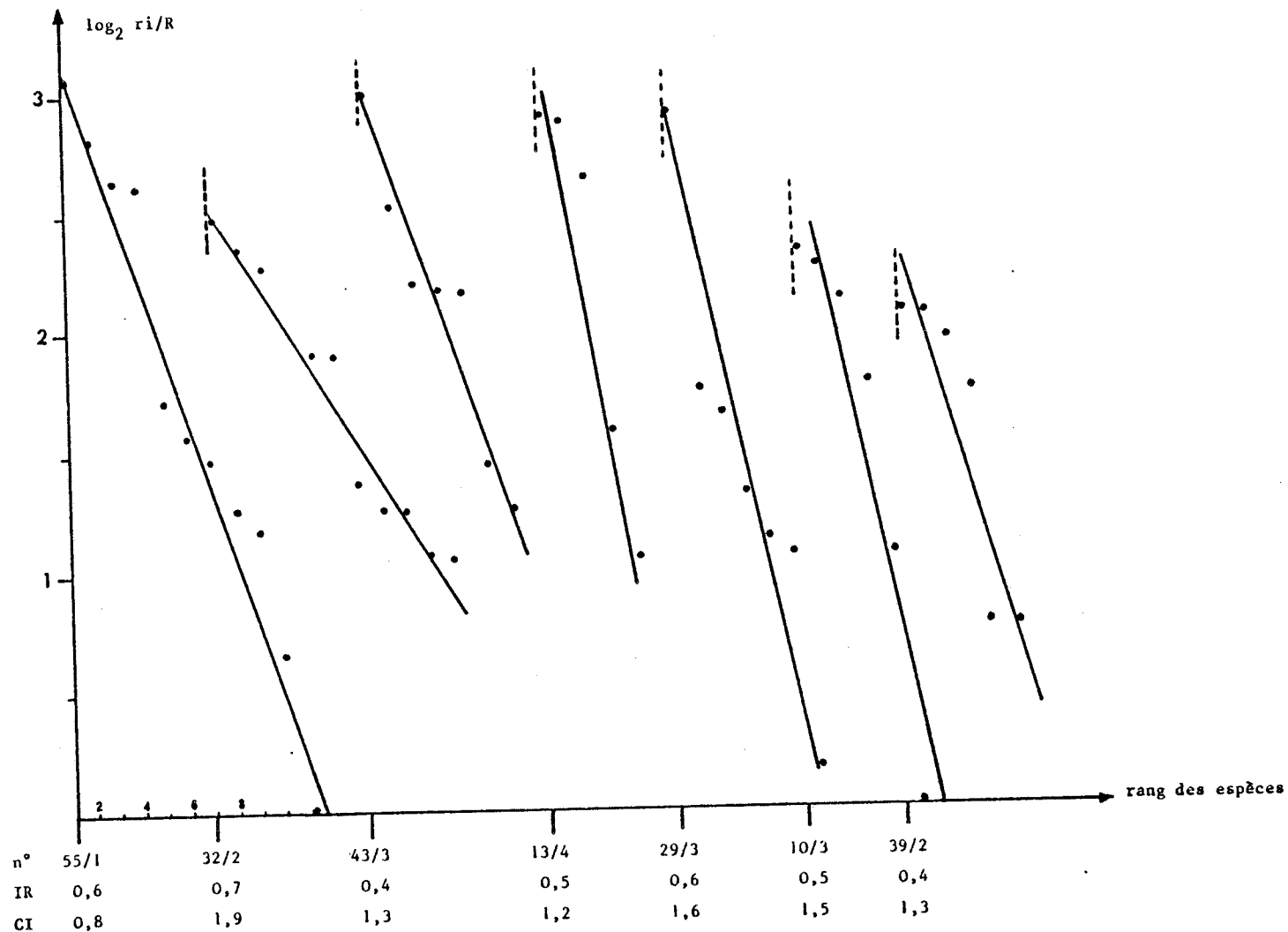


FIGURE 20 - DISTRIBUTION DES RECOUVEREMENTS DES ESPECES SELON LE MODELE LOG-LINEAIRE (de MOTOMURA)

Les logarithmes en base 2 des recouvrements relatifs des espèces sont portés en ordonnées et les rangs des espèces en abscisses. Les rangs sont déterminés par les valeurs décroissantes de  $\log_2 ri/R$ . Une translation de l'axe des ordonnées (tirets) a permis de représenter 7 groupements.

Les numéros des groupements sont accompagnés des valeurs de l'information relative IR et de l'indice de compétition CI. On constate que la compétition est généralement forte.

A la différence du modèle log-normal, l'utilisation des probits ne permet pas d'aligner les espèces sur une droite de HENRY (cf. fig. 22).





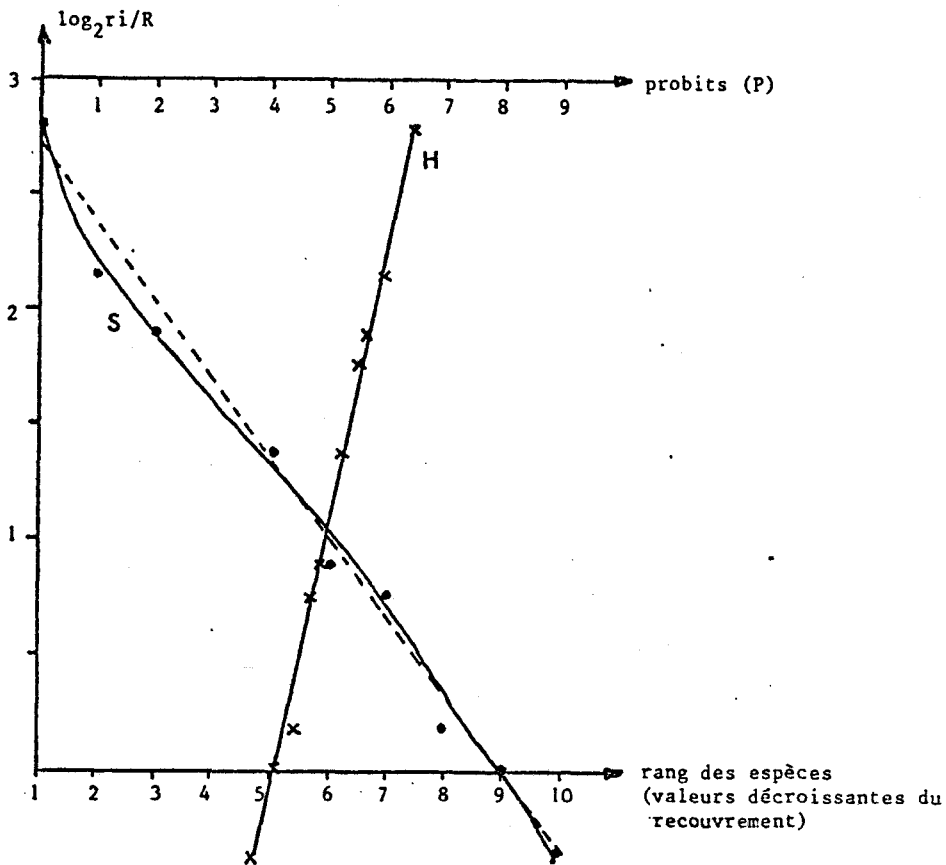


FIGURE 22 - TRANSFORMATION DE LA COURBE SIGMOÏDE D'UNE DISTRIBUTION LOG-NORMALE EN DROITE DE HENRY (OU EN DROITE DES PROBITS)

Les valeurs des logarithmes des recouvrements relatifs des espèces du groupement 13/2 semblent s'aligner sur une droite (tirets) selon une distribution log-linéaire. L'utilisation des probits montrent qu'ils s'ordonnent selon une droite de HENRY (H) : la distribution est donc, en fait, log-normale et la courbe des valeurs des logarithmes des recouvrements est, en réalité, une sigmoïde (S).

La comparaison des groupements qui appartiennent aux deux modèles montre que les groupements où la compétition interspécifique est élevée appartiennent au modèle log-linéaire dans la plupart des cas alors que le modèle log-normal correspond à des groupements dont l'indice de compétition est moyen ou faible. Enfin, les groupements hétérogènes (information relative élevée et indice de compétition fort) n'appartiennent pas à l'un des deux modèles retenus ; leur type de distribution est complexe. DAGET, LECORDIER et LEVEQUE (1972) ont proposé d'appeler *nomocénoses* des groupements d'espèces dont la distribution peut être assimilée à l'un des deux modèles précédents. Comme le montrent les nombreuses recherches faites en écologie animale et aussi les études plus rares faites sur les phytocénoses prairiales (DAGET 1968) et forestières (WHITTAKER 1965), les nomocénoses



représentent un état équilibré vers lequel tendent les groupements lorsque les facteurs écologiques conservent une certaine permanence. Il en résulte que l'identification d'une nomocénose, ayant une structure organisée, implique la réalisation d'un ensemble de facteurs qui caractérisent le biotope qu'elle occupe. Comme la définition de la nomocénose ne fait intervenir aucune hypothèse sur l'abondance des espèces ni sur leur appartenance à un groupe taxinomique donné, ni sur leur répartition spatiale ou temporelle (DAGET, LECORDIER et LEVEQUE 1972), on comprend que des modifications liées à des facteurs biotiques puissent se produire au niveau de l'abondance des espèces comme au niveau de leur nature ou de leur nombre, sans modifier sensiblement l'état de la nomocénose, notamment sous l'action de la concurrence intraspécifique et de la compétition interspécifique. L'indice de compétition constitue l'un des moyens de connaître l'évolution d'une nomocénose, en particulier de caractériser son passage de la forme log-linéaire à la forme log-normale, par suite des modifications internes où la forme biologique et les exigences écophysiological des espèces jouent un rôle fondamental, ainsi que l'attestent les cultures expérimentales (HARPER 1967).

### III. - EVOLUTION DE LA STRUCTURE ET DE LA PHYSIONOMIE DE LA VEGETATION

#### A. - ANALYSE DE PROFILS

Les profils établis dans les différents types de végétation d'un étang représentent une succession de groupements plus ou moins complexes. Très souvent il existe des relations dynamiques et floristiques entre les groupements adjacents ; l'utilisation de l'indice d'homogénéité et de l'indice de compétition conjointement à l'analyse des types biologiques permet une comparaison des groupements d'un même profil et, de là, une interprétation de la structure et de la dynamique de la végétation.

## 1 - ETANG DE MOÛTIERS (020 ; P16, tab. 10)

TABLEAU 10 - PROFIL AVEC ZONES ET PHASES DISTINCTES

type	n° du segments espèces	1					6					11				
		2	3	4	5	7	8	9	10	12	13	14	15	16		
Hc	<i>Mentha aquatica</i>	+														
Cr	<i>Juncus acutiflorus</i>	+														
Cr	<i>Achillea ptarmica</i>	+														
Hc	<i>Filipendula ulmaria</i>	4														
Cr	<i>Iris pseudacorus</i>	+	+													
Cr	<i>Lycopus europaeus</i>	+	+													
Hc	<i>Carex disticha</i>	1	3	+												
Cr	<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	1	+												
Cr	<i>Lythrum salicaria</i>		1	1												
Ph	<i>Salix cinerea (j.)</i>		+													
Hc	<i>Ranunculus flammula</i>		+													
Le	<i>Lemna minor</i>				+	+										
Hc	<i>Carex acuta</i>		2	5	4	3	+									
Cr	<i>Phalaris arundinacea</i>	1	1	1	+	+	2	2								
He	<i>Eleocharis palustris</i>						1	1								
He	<i>Scirpus lacustris</i>						3	4	4	3						
He	<i>Rorippa amphibia</i>						1	1	1	+						
Ny	<i>Polygonum amphibium</i>						1	2	3		+					
E1	<i>Potamogeton lucens</i>										+	4	4	4	4	
IR	indice d'homogénéité	0	0,55				0,85							0,30		
CI	indice de compétition	0,02	0,11				0,26							0		

La structure horizontale, formée par 4 groupements, et la physionomie de la végétation sont simples : la végétation exondée comporte une ceinture formée par *Filipendula ulmaria* puis une ceinture dominée par *Carex acuta* ; la végétation amphibie est marquée par *Scirpus lacustris* mais *Polygonum amphibium* établit une strate flottante ; enfin la végétation aquatique est représentée par un peuplement de *Potamogeton lucens*. Le groupement d'hélophytes a une hétérogénéité forte, provoquée probablement par la présence de *Phalaris arundinacea* qui pénètre aussi dans la ceinture plus externe de *Carex acuta*, ce qui assure une continuité entre les deux groupements. Comme la compétition est forte entre les hélophytes *Scirpus lacustris* et *Phalaris arundinacea* (CI = 0,79 pour les segments 6 et 7) on peut envisager l'évolution ultérieure : soit la formation d'une ceinture à

*Phalaris arundinacea* entre la ceinture de *Carex acuta* et la ceinture de *Scirpus lacustris* si ce dernier est dominé, soit l'élimination de *Phalaris arundinacea* par *Scirpus lacustris* et, au contraire, son développement dans la ceinture de *Carex acuta* qu'il pourra envahir. Dans les deux cas la structure et la physionomie de la végétation seront modifiées.

## 2 - ETANG NEUF, LA COLLANCELLE (300 ; P26, tab. 11)

TABLEAU 11 - DISSOCIATION LATÉRALE D'ESPÈCES DE MÊME TYPE BIOLOGIQUE

type	n° des segments espèces																				
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21			
He	<i>Phragmites australis</i>	3	5	5	5	5	5	2	1	+											
He	<i>Glyceria maxima</i>						+	3	4	5	5	4	4	4	3	3	2	4			
He	<i>Equisetum fluviatile</i>	+	+	+	1	1	+	+	+	+	1	+	+	+							
He	<i>Typha angustifolia</i>								+	+	+	1	+								
He	<i>Scirpus lacustris</i>							+					+	1	1	2	2	1			
He	<i>Sparganium erectum</i>	1												+		1	1	1			
Hc	<i>Carex vesicaria</i>	2	+																		
Hc	<i>Mentha aquatica</i>	1	1																		
Cr	<i>Lysimachia vulgaris</i>	+																			
Cr	<i>Polygonum amphibium</i>	+																			
Le	<i>Lemna minor</i>				+	+	1	1	1												
Ny	<i>Nymphaea alba</i>																		3	1	
IR					0,58							0,72								0,60	
CI					0,01							0,04								0,37	

La compétition au sein de la synusie d'hélophytes a produit une dissociation latérale très nette qui a pour résultat la formation de deux groupements adjacents : le groupement à *Phragmites australis* et le groupement à *Glyceria maxima*. L'indice de compétition est faible en raison de l'importance prise par le recouvrement des espèces dominantes, ce qui laisse les autres hélophytes à l'état de résiduelles.





Ainsi, l'interpénétration, de plus en plus complexe, des groupements de la végétation terrestre, de la végétation amphibie et de la végétation aquatique détermine la formation d'un *écotone* à la limite de l'écosystème terrestre et de l'écosystème aquatique.

## 5 - CONCLUSION

La comparaison de la structure des groupements et l'analyse des relations structurelles entre les groupements des profils de végétation met en évidence la dépendance étroite qui existe entre la compétition interspécifique qui s'accomplit dans chaque groupement et l'évolution de la structure horizontale de la végétation. La figure 23 résume l'effet de la compétition interspécifique et des processus dynamiques qui en découlent :

- formation de *groupements stratifiés*, par combinaison d'espèces de types biologiques différents, où les espèces peuvent se disposer en mosaïque, en écailles (A) ;
- acquisition d'une *structure en écailles* par interpénétration d'espèce appartenant à des groupements adjacents (B) ;
- *apparition et développement d'un écotone* au niveau de la végétation amphibie par interpénétration, de plus en plus complexe, d'espèces provenant de 3 types de végétation (terrestre, amphibie et aquatique) (C).

## B. - STADES D'ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION

Les valeurs des indices d'homogénéité et de compétition diffèrent parfois fortement d'un groupement à l'autre sur un même profil. Cela tient à de multiples facteurs endogènes et exogènes :

- Les groupements évoluent selon la nature de leurs composants. Les espèces possèdent, en effet, dans leur génotype, des potentialités différentes qui concernent leur rythme biologique, leur vitalité, leur sociabilité, leur capacité de résistance aux modifications du

FIGURE 23

A

<i>Nymphaea alba</i>	Ny		5 4 4	3 4 2															
<i>Trapa natans</i>	Ny			1 1 1 1 2 2 3	4 4 3 3 4 4 4 4 4 4														
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	My	5 5 4	1 1 1 2 2																
<i>Ranunculus circinatus</i>	My		1 2 3 1 3 1 2																
<i>Potamogeton trichoides</i>	E1																		
<i>Potamogeton lucens</i>	E1	+ 1																	
<i>Ceratophyllum demersum</i>	Ce	1 1 2	3 3 4	5 3 5 4	4 5 5 5 5 5 5 5 5 5														

B

<i>Salix cinerea</i>	Ph	3 2 1																	
<i>Leptodictyum riparium</i>	Hc		5																
<i>Lythrum salicaria</i>	Cr		+	+	+														
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Cr	2 2 2 1		+															
<i>Carex vesicaria</i>	Hc	3 3 3 4	2 +																
<i>Mentha aquatica</i>	Hc		+ 1 +	1 1															
<i>Polygonum amphibium</i>	Cr																		
<i>Phragmites australis</i>	He		+	+	+	+	2	3 5 5 5 5 5	2 1 +										
<i>Lemna minor</i>	Le																		
<i>Equisetum fluviatile</i>	He																		
<i>Typha angustifolia</i>	He		+																
<i>Glyceria maxima</i>	He																		
<i>Scirpus lacustris</i>	He																		
<i>Sparganium erectum</i>	He																		
<i>Polygonum amphibium</i>	Ny																		
<i>Nymphaea alba</i>	Ny																		
<i>Potamogeton trichoides</i>	E1																		
<i>Potamogeton natans</i>	Ny																		
<i>Ranunculus peltatus</i>	My																		
<i>Nuphar lutea</i>	Ny																		
<i>Trapa natans</i>	Ny																		

C

<i>Lycopus europaeus</i>	Cr		+																
<i>Achillea ptarmica</i>	Cr		+																
<i>Carum verticillatum</i>	Hc		+																
<i>Agrostis stolonifera</i>	Hc	4 2 2 3																	
<i>Juncus acutiflorus</i>	Cr	2 4 4 2	1																
<i>Acrocladium cuspidatum</i>	Hc	2 4 2	1																
<i>Iris pseudacorus</i>	Cr		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mentha aquatica</i>	Hc	1																	
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	Hc		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ranunculus flammula</i>	Hc		+																
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	Ps																		
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Cr		+																
<i>Carex vesicaria</i>	Hc	1 1	2 2 2 2 2 1 + + +																
<i>Phragmites australis</i>	He		+																
<i>Polygonum amphibium</i>	Ny																		
<i>Lythrum salicaria</i>	Cr		+																
<i>Scirpus lacustris</i>	He		3																
<i>Sparganium erectum</i>	He																		
<i>Potamogeton gramineus</i>	E1																		
<i>Juncus bulbosus</i>	Ps																		
<i>Typha angustifolia</i>	He																		
<i>Potamogeton lucens</i>	E1																		
<i>Nitella translucens</i>	Ch																		
<i>Nitella flexilis</i>	Ch																		
<i>Trapa natans</i>	Ny																		

DYNAMIQUE DES GROUPEMENTS ET DE LA VEGETATION

A : étang de Bizy, Parigny-les-Vaux (Nièvre)  
 B : étang Neuf, la Collancelle (Nièvre)  
 C : étang de la Faisanderie, Lurcy-Lévis (Allier)



biotope, leur productivité, etc... La capacité colonisatrice et la dominance de certaines d'entre elles en dépendent directement (BUTTERY, WILLIAMS et LAMBERT 1965 ; DEVILLEZ 1982 ; HASLAM 1970 ; McNAUGHTON 1968).

- Les conditions écologiques sont plus stables pour la végétation aquatique que pour la végétation amphibie, cette dernière étant davantage soumise aux fluctuations saisonnières du niveau de la nappe aquatique et des températures.
- Des perturbations peuvent modifier de façon importante l'évolution des groupements :
  - . action humaine : utilisation de l'eau entraînant des variations de niveau (alimentation de canaux, de moulins, prélèvements agricoles ; faucardage et utilisation de désherbants ; aménagements pour la pêche ou les loisirs) ;
  - . action animale : piétinement par les bovins ; destruction par les rats musqués.

Dans la dition, et jusqu'à ces dernières années, la majorité des étangs visités présentait un degré de conservation très satisfaisant, sinon remarquable, l'impact humain étant limité. Parfois le faucardage est pratiqué pour empêcher l'extension des hélophytes et/ou des nymphéides et faciliter la pêche ou la chasse au gibier d'eau. Les modifications les plus sensibles ont été provoquées par l'arrivée des rats musqués dans les étangs du Centre de la France à partir de 1960 (GUILLOT 1967). Mais l'évolution régressive de la végétation qui a pu en découler a favorisé la réapparition de nombreux groupements caractéristiques du stade juvénile de la végétation. Ce n'est que récemment que j'ai pu noter les effets des polluants d'origine agricole et l'apparition d'un début d'eutrophisation dans certains étangs.

Malgré des différences portant sur la vitesse d'évolution des groupements d'un profil de végétation, l'évolution d'ensemble de cette végétation peut être décrite en s'appuyant à la fois sur la physionomie et sur la structure qui dépendent largement de la combinaison des types biologiques inclus dans les groupements, comme l'a montré PODBIELKOWSKI (1970) en Pologne.



## 1 - STADE PIONNIER OU INITIAL

La colonisation se fait simultanément dans les différents milieux par des espèces qui diffèrent selon les caractères édapho-climatiques et stationnels des biotopes :

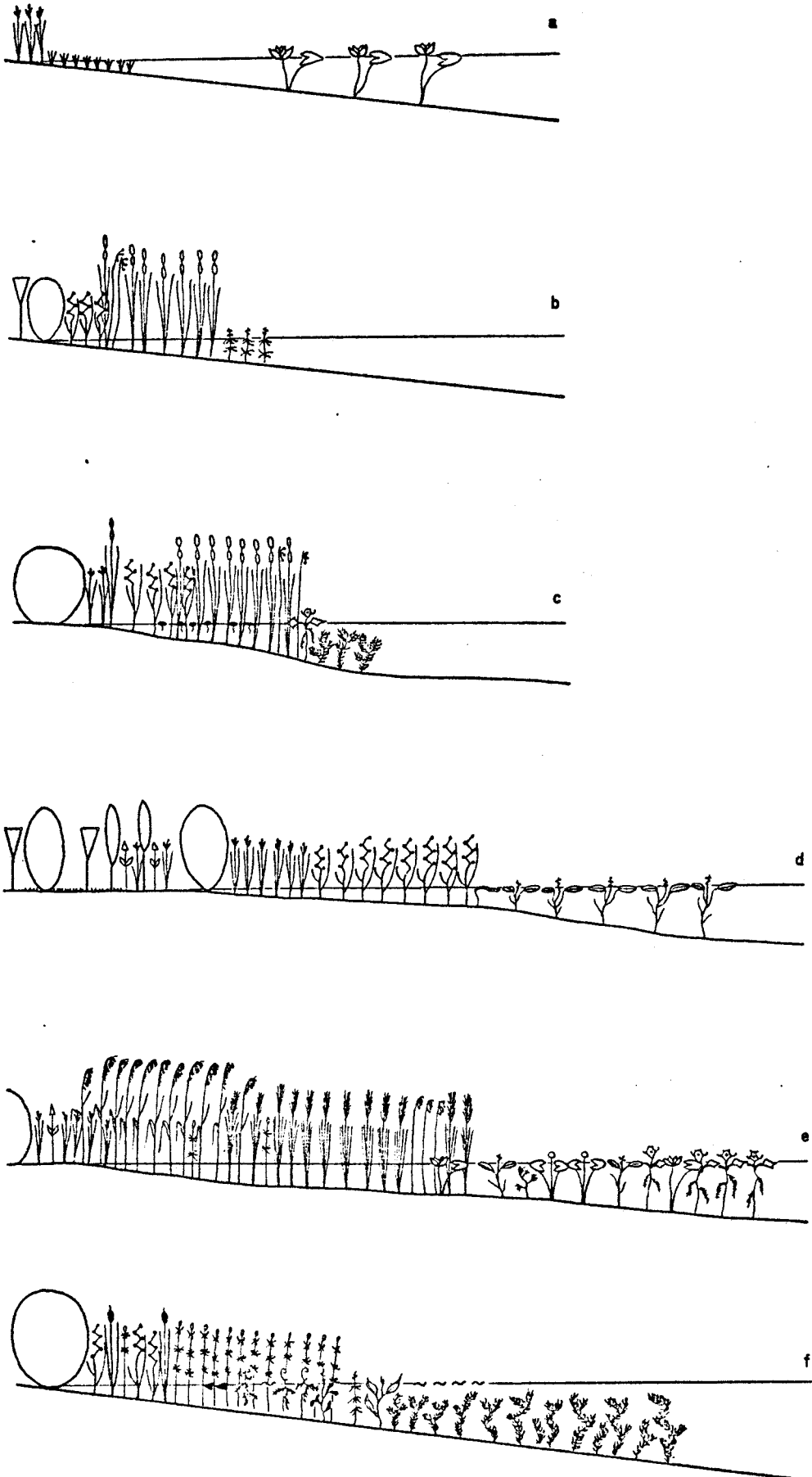
- en milieu aquatique, s'installent des peuplements de charides (*Nitella*, *Chara*), de myriophyllides ou d'élodéides (*Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Najas*) parfois de nymphéides (*Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans*) ;
- sur la partie littorale et sublittorale s'implantent des groupements d'hélophytes (*Eleocharis palustris*, *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*), des peuplements d'isoétides (*Littorella uniflora*, *Eleocharis acicularis*), rarement des cératophyllides (*Utricularia australis*) ;
- sur la partie exondée, des groupements d'hémicryptophytes et de cryptophytes (groupements à *Juncus acutiflorus*, à *Carex vesicaria*) se mettent en place soit directement sur le sol dénudé, soit plus souvent, dans des groupements de thérophytes.

A ce stade, la végétation apparaît très fragmentée et inégalement répartie. Les groupements ou les peuplements en formation constituent autant de foyers d'extension (fig. 24a).

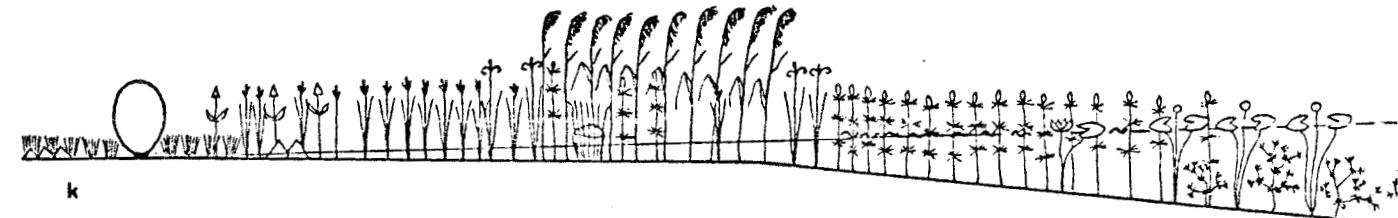
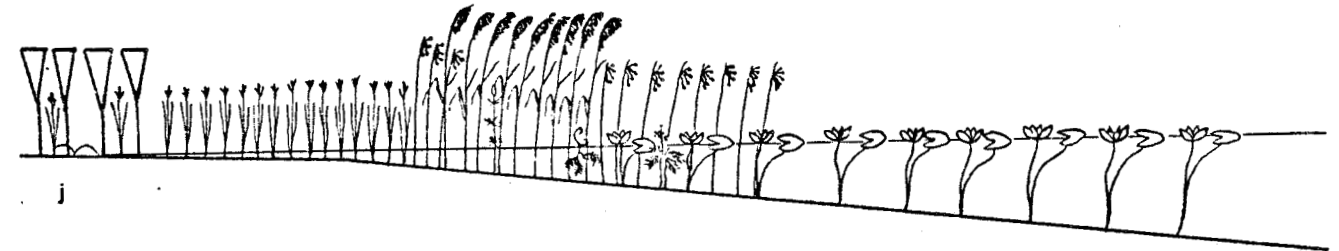
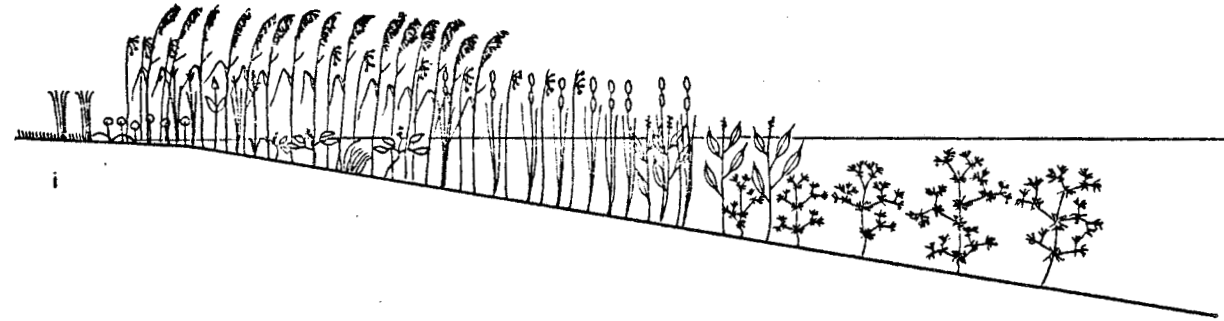
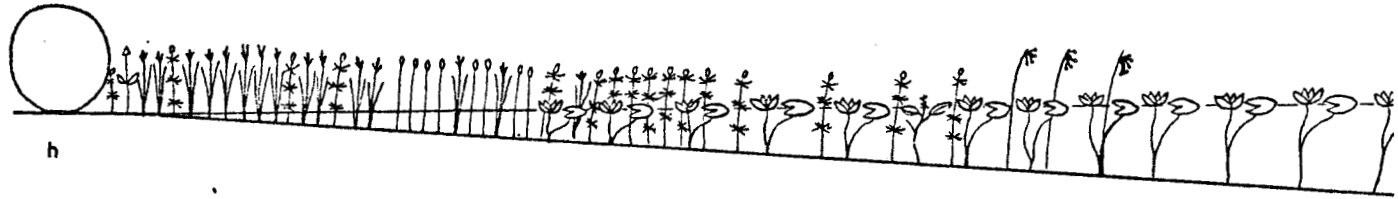
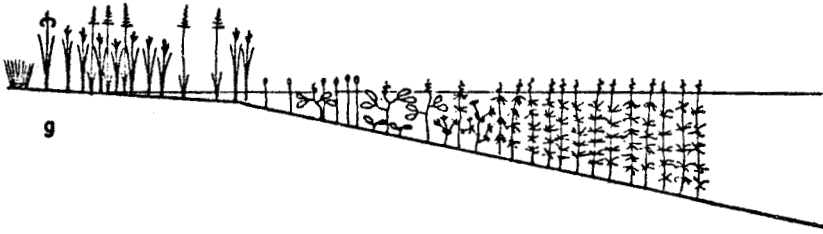
## 2 - STADE JUVENILE

Progressivement se mettent en place des ceintures de végétation, qui se présentent sous forme de synusies ou de groupements stratifiés dans lesquels la compétition est intense. La dissociation latérale des espèces de même type biologique conduit à une augmentation du nombre des groupements (fig. 24b, c, d), l'apparition des hélophytes constitue une étape importante aussi bien dans la physionomie que pour l'évolution ultérieure, en raison de l'apport de matière organique qu'elles fournissent.

FIGURE 24 - EVOLUTION DE LA STRUCTURE HORIZONTALE DE LA VEGETATION



suite de la figure 24



### 3 - STADE DE MATURITE (fig. 24e, f)

La végétation acquiert une structure en écailles marquée par l'interpénétration des groupements en même temps que leur composition biologique se modifie sensiblement :

- en milieu aquatique, les nymphéides et/ou les élodéides - myriophyllides deviennent les éléments essentiels ;
- les ceintures d'hélophytes, généralement bien développées, sont fréquemment accompagnées de lemnides et ricciellides, quelques fois par des cérotophyllides (*Utricularia*) ;
- sur la partie exondée, les phanérophytes (*Salix cinerea*, *Frangula alnus*) prennent place dans les groupements herbacés.

A ce stade la *diversité* des groupements est à son maximum.

### 4 - STADE FINAL

L'interpénétration des groupements se poursuit et renforce la structure en écailles. Cependant, des modifications se produisent dans la composition floristique : les espèces dominantes le deviennent de plus en plus ce qui simplifie généralement la physionomie et accentue la zonation, surtout au niveau de la végétation terrestre et de la végétation amphibie. Dans la végétation aquatique la stratification persiste, avec formation de mosaïques. Le caractère le plus important de ce stade est le développement d'un écotone (fig. 24g, h, i, j, k) où se mêlent des types biologiques qui appartiennent aux différents types de végétation : on y trouve des hémicryptophytes, de jeunes phanérophytes qui s'implantent dans les hélophytes, avec, à la surface de l'eau, des lemnides, des nymphéides, ou dans l'eau, des cérotophyllides. Les élodéides et les charides en sont habituellement exclues en raison de l'accumulation de la matière organique dont la structure est plus ou moins tourbeuse (fen).

Ainsi, l'évolution des groupements se manifeste au niveau de la structure, de la composition floristique et de la physionomie. La végétation évolue vers un état d'équilibre avec les facteurs édapho-climatiques qui constitue le stade climacique. Comme le fait remarquer GAUSSEN (1954), "il y a dans chaque milieu un stade biologique stable". Au niveau des étangs

et des lacs se juxtaposent, en fait, plusieurs milieux si bien que se constitue une série de climax ou *cliserie* (GAUSSEN 1954) selon un gradient de profondeur de la nappe puis d'épaisseur de la couche d'eau. Par exemple, on peut considérer la cliserie, saussaie - roselière - nymphäie, comme la juxtaposition climacique vers laquelle tend l'évolution des groupements.

La complexité de l'évolution temporelle de la végétation est accrue par son évolution spatiale : en effet, les types de végétation s'étendent de façon centripète, notamment par l'effet de la production et de l'accumulation de la matière organique qui a pour conséquence la diminution d'épaisseur de la couche d'eau. C'est le schéma classique du comblement d'un étang : la végétation semi-aquatique, représentée par l'écotone, remplace peu à peu la végétation aquatique qui progresse vers le centre alors que la végétation exondée colonise progressivement la végétation amphibie (fig. 25).

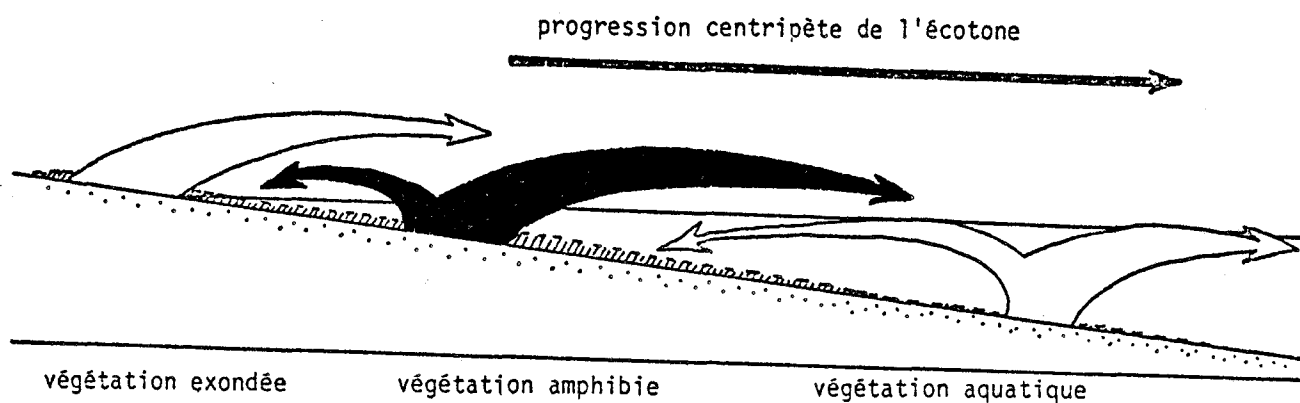


FIGURE 25 - DYNAMIQUE DE LA VEGETATION : FORMATION ET EXTENSION DE L'ECOTONE

Les groupements se différencient à partir de foyers d'expansion, s'interpénètrent, se stratifient. Il se forme un écotone au niveau de la végétation amphibie. La production de matière organique entraîne la progression centripète des types de végétation et l'extension de l'écotone. Ainsi se comble l'étang.

On voit l'importance de la végétation et donc celle des processus phytocinétiques dans sa propre évolution. A une évolution initiale et juvénile de groupements largement influencés par les facteurs externes (*succession allogène*) succède une évolution déterminée par les facteurs biotiques (*succession autogène*). Les types de végétation s'installent et évoluent d'abord de façon autonome et à des vitesses différentes. Ils deviennent ensuite de plus en plus dépendants et, finalement, c'est la végétation tout entière qui évolue de façon homogène par *translation centripète* d'une elisérie.

### C. - ESSAI DE MODÉLISATION

L'acquisition d'une structure en écailles puis la formation et le développement d'un écotone constituent peut-être les aspects les plus caractéristiques de l'évolution de la végétation d'un étang. Pour caractériser l'écotone, je propose d'utiliser la structure et plus précisément le *mode de groupement des types biologiques* au sein des phytocénoses. En effet, on peut réunir les types biologiques des espèces constituant en 3 groupes :

- le groupe des types biologiques des espèces terrestres hygrophiles (TE) qui comporte les phanérophytes, les chaméphytes, les hémicryptophytes, les cryptophytes, les thérophytes ;
- le groupe des types biologiques des espèces amphibies (AM) qui est formé par les hélrophytes, les pseudohélrophytes, les pleustohélrophytes, les isoétides, les callitrichides ;
- le groupe des types biologiques des espèces aquatiques (HY) qui comprend les nymphéides, les élodéides, les myriophyllides, les charides, les cératophyllides, les hydrocharides, les lemnides, les ricciellides.

## 1 - INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE DES GROUPEMENTS

La structure d'un groupement comporte une combinaison de types biologiques qui acquiert un degré de stabilité de plus en plus grand au cours de son évolution. Cela se traduit le plus souvent par une certaine relation entre les recouvrements des espèces au niveau des diverses strates. Si l'on considère maintenant les *groupes de types biologiques* définis ci-dessus, on peut s'attendre à trouver des groupements qui présentent des combinaisons très différentes d'après le nombre des espèces appartenant à ces groupes et aussi des proportions très variables si l'on tient compte du recouvrement. Evidemment, la végétation exondée est caractérisée par la prédominance du groupe TE et la végétation aquatique est dominée par le groupe HY ; quant à la végétation amphibie elle comporte, selon les groupements et selon le degré d'acquisition de la structure en écailles, une proportion variable des 3 groupes : c'est là justement que peut se constituer un écotone. Il est important de remarquer que, indépendamment de la compétition interspécifique qui se manifeste au sein de chaque groupement entre espèces de même type biologique, l'existence d'une combinaison des groupes TE, AM et HY témoigne de l'acquisition d'un niveau de stabilité global du groupement caractérisé par un certain équilibre entre les proportions de leurs recouvrements respectifs. Par analogie, on trouve au niveau du groupement végétal ce qui se produit au niveau d'organisation supérieur constitué par l'écosystème : la structure du groupement tend vers un équilibre entre les groupes TE, AM, HY comme l'écosystème tend vers un équilibre entre producteurs, consommateurs et décomposeurs, ce qui n'exclut pas la compétition interspécifique entre les éléments de chaque groupe surtout s'ils possèdent des niches écologiques (ou des types biologiques) analogues. La différence est que l'équilibre de l'écosystème repose sur le flux d'énergie et sur la production de biomasse alors que, dans le groupement végétal, l'équilibre repose sur les possibilités d'occupation du biotope et d'exploitation des nutriments.

Dans chaque groupement, la somme des recouvrements relatifs des trois groupes TE, AM et HY est égale à 1, ce qui permet d'appliquer la formule de SHANNON (cf. p.66 ) pour calculer l'information apportée par la combinaison des divers types biologiques . On obtient ainsi un indice de la *diversité biologique du groupement* (DB) :

$$DB = - \sum p(t) \log_2 p(t)$$

où  $p(t)$  est la probabilité de l'un des groupes TE, AM, HY obtenue par le recouvrement relatif des espèces de chacun des groupes.

La valeur maximum de cet indice est  $\log_2 3 = 1,585$ , cas où les 3 groupes auraient la même probabilité (1/3).

On peut donc comparer les indices de diversité biologique de tous les groupements d'un étang.

Exemple 1 : étang d'Autry (265 ; P21)

Le profil montre une succession de 7 groupements avec une structure en écailles pour les groupements 2-3-4. Le calcul ci-dessous concerne le groupement 3 dont les espèces ont été ordonnées selon les catégories de types biologiques (tab. 14).

TABLEAU 14

MODE DE CALCUL DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE D'UN GROUPEMENT



groupe de types biologiques	segments n° espèces									recouvrement (%)	recouvrement relatif	
		9	10	11	12	13	14	15	16			
TE	<i>Carex vesicaria</i>	1	+	3	1	+	1	1		60,5	69	0,076
TE	<i>Lythrum salicaria</i>		+	+	1	+	+	+	+	8,5		
AM	<i>Typha latifolia</i>	2	1	1	1	1				39,5	392,5	0,430
AM	<i>Sparganium erectum</i>	4	4	1	+		+	1	1	142		
AM	<i>Rorippa amphibia</i>			+	1	+				7		
AM	<i>Scirpus lacustris</i>	+	1	1	3	3	2	3	3	204		
HY	<i>Lemna minor</i>	1				+				6	452	0,495
HY	<i>Riccia fluitans</i>	4	+							63		
HY	<i>Ricciocarpus natans</i>	3	+			+				38,5		
HY	<i>Potamogeton lucens</i>				3	3	5	5	5	337,5		
HY	<i>Polygonum amphibium</i>						+	+	1	6,5		
HY	<i>Potamogeton natans</i>						+			0,5		
										913,5		1,000

$$DB = - (0,076 \log_2 0,076 + 0,430 \log_2 0,430 + 0,495 \log_2 0,495)$$

$$= 1,31$$



Les valeurs de l'indice de diversité biologique des groupements ont été reportées suivant l'emplacement de ces groupements sur le profil (fig. 26) en tenant compte du nombre des segments.

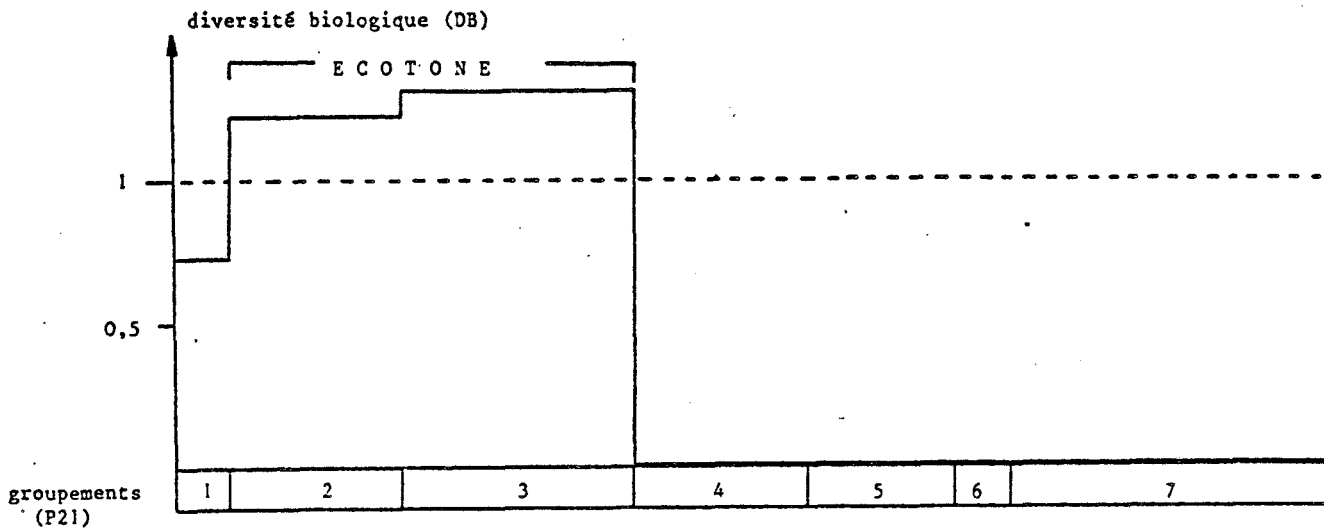


FIGURE 26 - VALEURS DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE DES GROUPEMENTS DU PROFIL DE L'ETANG D'AUTRY

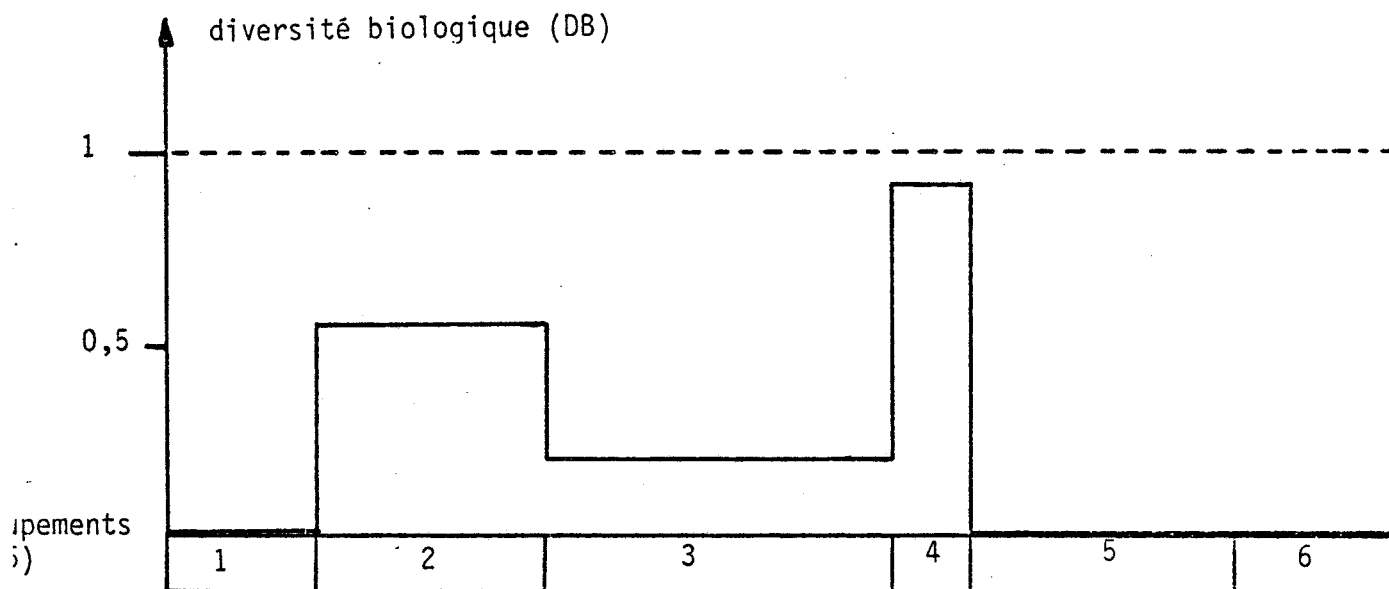
On constate que l'indice prend des valeurs élevées pour les groupements 2 et 3 où se trouvent superposées les espèces appartenant aux trois groupes de types biologiques. En fixant à 1 le seuil qui permet de caractériser l'appartenance à un écotone, on peut déduire que cet étang possède un écotone formé par les groupements 2 et 3.

La valeur du seuil correspond à un groupement pour lequel la combinaison des recouvrements est approximativement de 75 % AM + 12,5 % TE + 12,5 % HY : si le recouvrement dépasse 75 % d'espèces pour le groupe AM, le groupement ne constitue pas un écotone. Par ailleurs cette valeur retenue pour le seuil correspond à la composition de l'écotone le plus simple où cohabitent en proportions analogues deux groupes de types biologiques, généralement AM et HY (50 % AM + 50 % HY), avec, à la limite, deux espèces seulement comme cela se produit dans les étangs oligotrophes avec le groupement *Equisetum fluviatile* - *Nymphaea alba* (ex. P71, groupement 4 : DB = 0,99).

Exemple 2 : étang Neuf de la Collancelle (300 ; P26)

Malgré la constitution d'une structure en écailles, aucun groupement de ce profil n'atteint le seuil de 1. Le groupement 4, réduit, est cependant très proche de cette valeur : on peut admettre qu'un écotone est en voie de constitution à la limite de la végétation amphibie et de la végétation aquatique (fig. 27).

FIGURE 27 - VALEURS DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE DES GROUPEMENTS DU PROFIL DE L'ETANG NEUF, LA COLLANCELLE

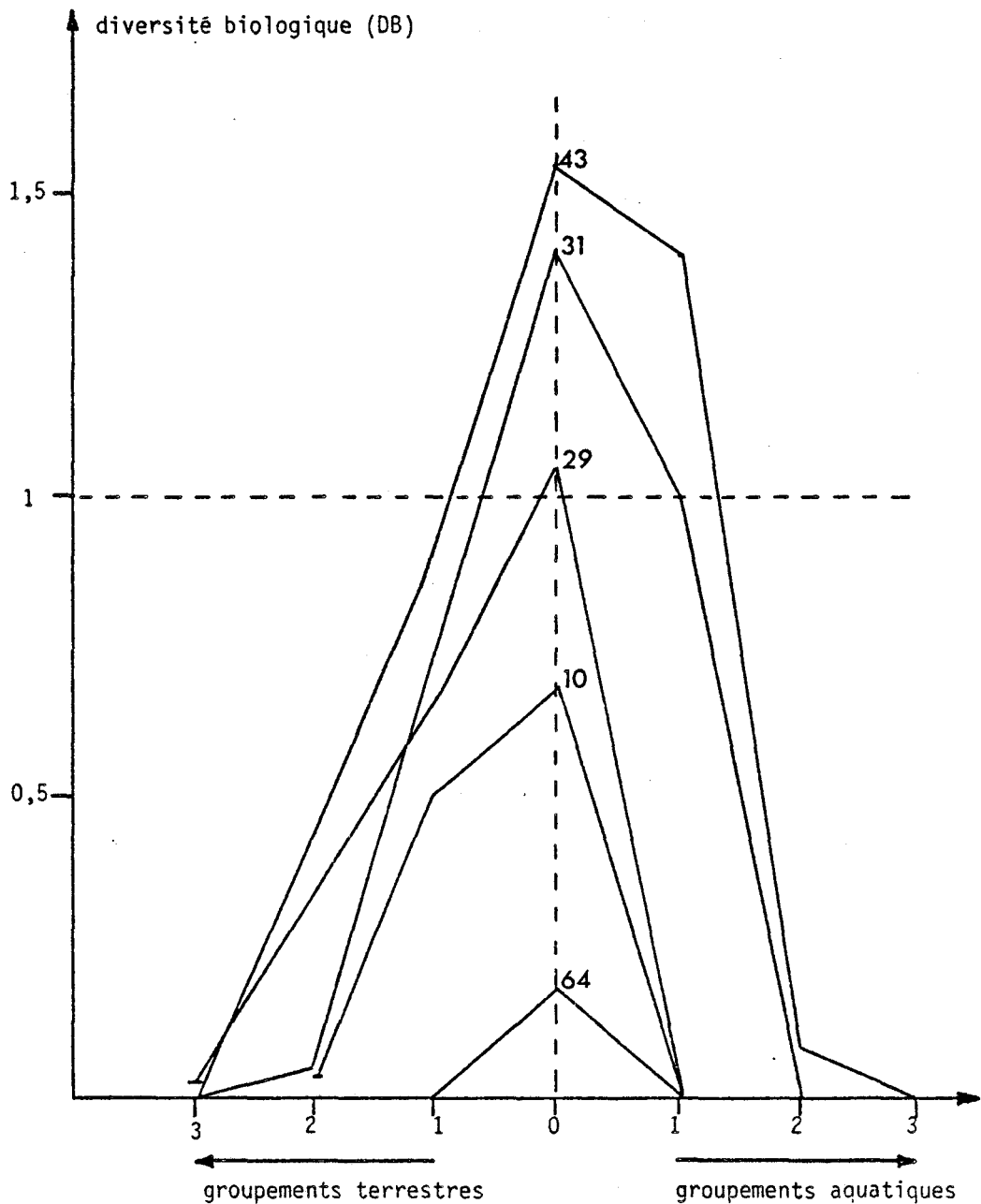


2 - ETAT D'EVOLUTION DE LA VEGETATION - IMPORTANCE DE L'ECOTONE

L'indice de diversité biologique DB peut être retenu comme un paramètre de l'état d'évolution de la végétation. En effet, si on calcule cet indice pour les groupements *suffisamment homogènes* de divers profils ( $IR \leq 0,67$  cf. p.32 ) on constate une proportionnalité directe entre l'état d'évolution de la végétation et la valeur la plus élevée de l'indice des groupements d'un même profil. C'est ce que montre la fig. 28 où ont été superposées les valeurs des indices les plus élevées des groupements provenant de plusieurs profils, ainsi que les indices des groupements adjacents. On

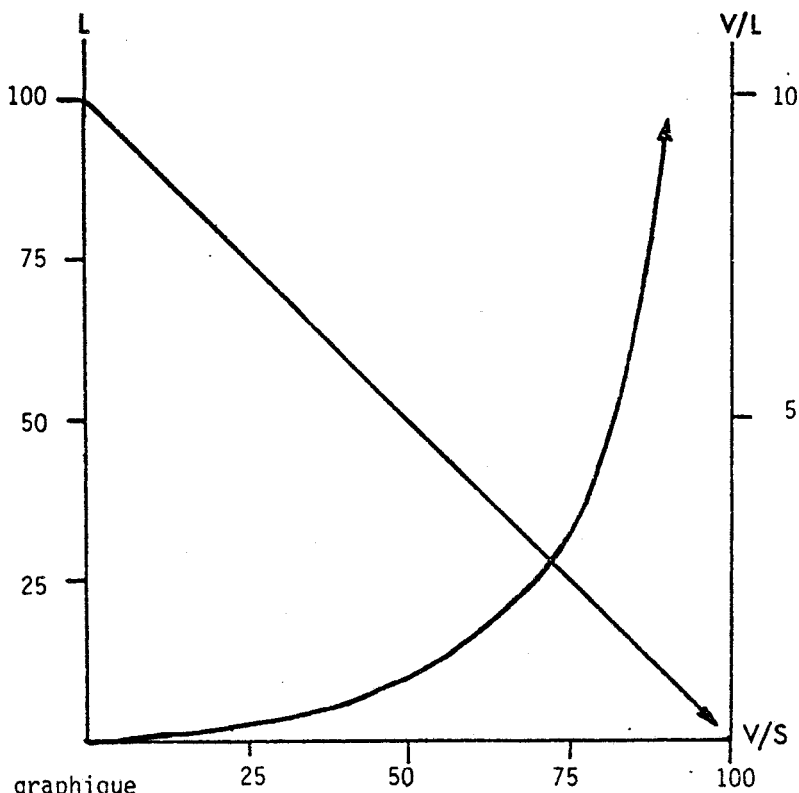
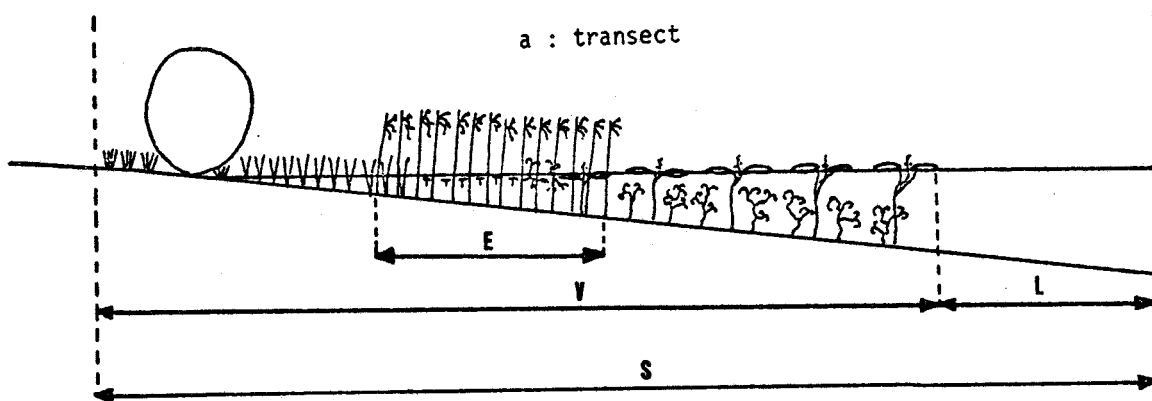
FIGURE 28

RELATION ENTRE LA VALEUR DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE  
DE L'ECOTONE ET LA COMPLEXITE DE LA STRUCTURE DE LA VEGETATION



Le groupement le plus diversifié par sa combinaison de types biologiques (TE, AM, NY) dont l'indice biologique est le plus élevé pour un profil donné a été placé au centre. C'est à son niveau que peut se former un écotone lorsque la diversité biologique est forte ( $DB \geq 1$ ). Plus la végétation est évoluée, plus le nombre de groupements décelables dans la végétation est grand. En abscisses ont été portés les nombres de groupements formés par la végétation de part et d'autre du groupement le plus diversifié. Les numéros portés sur les graphes sont ceux des profils de végétation.

FIGURE 29 - EXTENSION DE L'ECOTONE ET DE LA VEGETATION PAR RAPPORT A LA SURFACE DE L'ETANG ET CELLE DE L'EAU LIBRE



Alors que la réduction de l'eau libre est proportionnelle à l'extension de la végétation par rapport à la surface de l'étang, la progression apparente de la végétation (par rapport à l'eau libre) se fait de façon exponentielle.



voit nettement que plus l'indice est élevé plus celui des groupements adjacents augmente, ce qui est directement en relation avec l'organisation de la végétation comme le permet l'analyse simultanée de la structure des groupements. Au stade initial, lorsque la structure de la végétation est la plus simple, les groupements sont indépendants et formés d'espèces appartenant au même groupe de types biologiques, l'indice DB est nul ou très faible (ex. P64, P65, P76). Ce type d'étang est assez répandu, surtout sur les terrains siliceux, mais en raison de la simplicité de la structure de la végétation, dont l'étude peut se faire par les méthodes habituelles de la phytosociologie, le nombre des profils effectués et présentés a été limité. Progressivement la structure en écailles s'installe (P62, P74), s'étend et souvent se complique par l'intégration d'un nombre de plus en plus grand d'espèces de types biologiques différents (P10, P26, P39). Enfin, l'écotone se différencie (P28, P29, P71) et s'étend à son tour (P31, P33, P43, P44, P45), caractérisant par des groupements à indice élevé, les étangs les plus évolués.

La valeur de l'indice de diversité biologique permet donc de caractériser le degré de structuration de la végétation, la tendance à la formation d'un écotone, l'apparition de celui-ci ( $DB = 1$ ) et son développement. La prise en compte de l'*étendue de l'écotone* permet aussi de préciser le degré d'évolution de la végétation, qui est capable d'occuper toute l'étendue d'un étang<sup>1</sup>, et de là, le degré de comblement de l'étang. Pour cela, considérons des paramètres liés au développement de la végétation (fig. 29a) obtenus à partir des profils :

V : l'étendue de la végétation totale

E : l'étendue de l'écotone

L : l'étendue de l'eau libre (absence de toute végétation, y compris la végétation intraaquatique)

et S : la surface totale et initiale de l'étang obtenue d'après un relevé cartographique

D'après la relation simple  $V + L = S$ , on obtient les valeurs du tableau 15.

---

<sup>1</sup> Cela est aussi vrai pour une mare mais ne l'est pas pour un lac lorsque sa profondeur excède le seuil de possibilité photosynthétique des espèces intraaquatiques.

TABLEAU 15

Profils	Etangs	E/V (%)	V/S (%)	L/S (%)	V/L
(P10)	Neuf, Saxi	18	65	35	1,86
(P28)	Fortier	7	40	60	0,67
(P29)	Gouffier	45	90	10	9,00
(P31)	Vaux, corne W	17	55	45	1,22
(P34)	Notre-Dame	27	80	20	4,00
(P38)	Neuf, Paray	23	70	30	2,33
(P39)	Ouillères	20	80	20	4,00
(P43)	la Faisanderie	35	75	25	3,00
(P44)	Menetou-Salon	41	80	20	4,00
(P45)	Javoulet	16	60	40	1,50
(P65)	Neuf, la Collancelle corne E	42	90	10	9,00

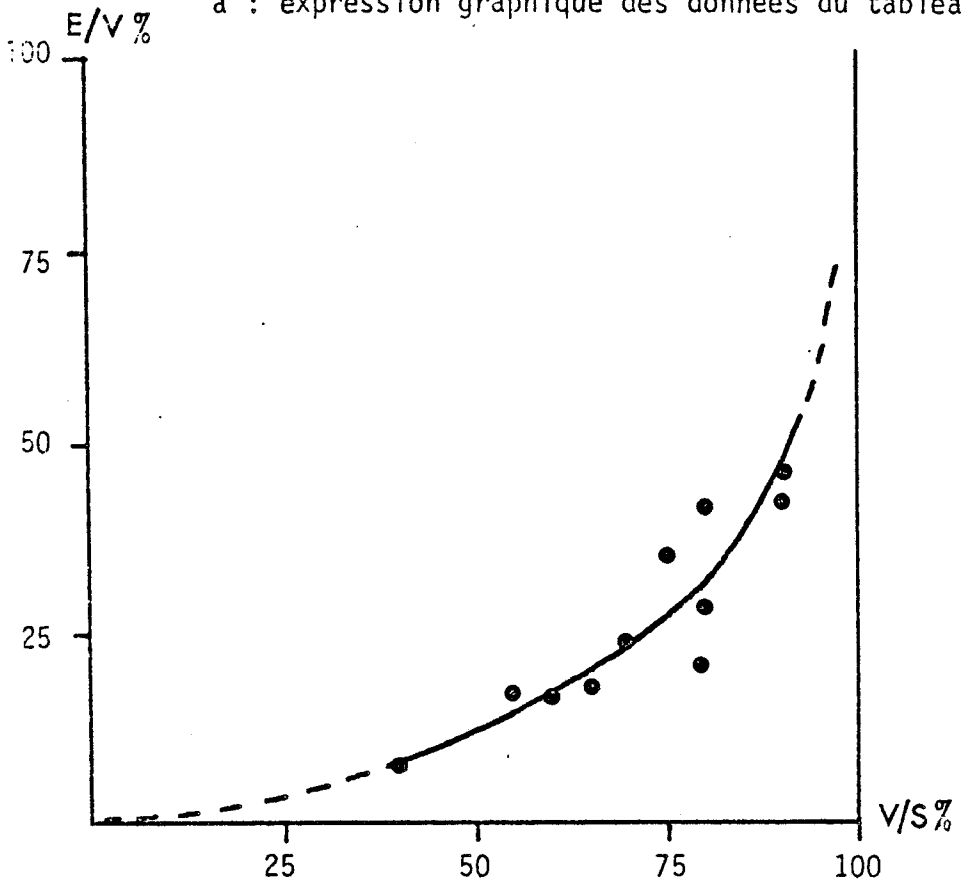
Lorsque la végétation s'installe dans l'étang et s'y développe, la réduction de l'étendue de l'eau libre est évidemment proportionnelle à l'extension de la végétation par rapport à la surface initiale mais le rapport V/L s'accroît de façon exponentielle (fig. 29b). En faisant intervenir le facteur temps, on peut dire que le processus de réduction de l'eau libre par rapport à la végétation et, par suite de la sédimentation d'origine organique, le processus de comblement de l'étang s'accélérent (en admettant que la végétation progresse régulièrement sur la partie libre de l'eau). La figure 30 construite à partir des données du tableau 15 montre que, pour les étangs à écotone, les points qui représentent l'étendue relative de l'écotone en fonction de l'étendue relative de la végétation, se situent sur une courbe qui admet deux limites :

- le début du développement d'une végétation ( $V = 0$ ,  $V/S = 0$ )
- le recouvrement total de l'étang par la végétation ( $V/S = 1$ )

Une transformation logarithmique des données permet de tracer la droite de régression linéaire dont le coefficient de corrélation est très élevé ( $r = + 0,93$ ) et qui a pour équation (fig. 30b) :

$$\log E/V = 2,15 \log \frac{V}{S} - 2,59$$

a : expression graphique des données du tableau 15



b : transformation logarithmique ; limites théoriques de l'écotone

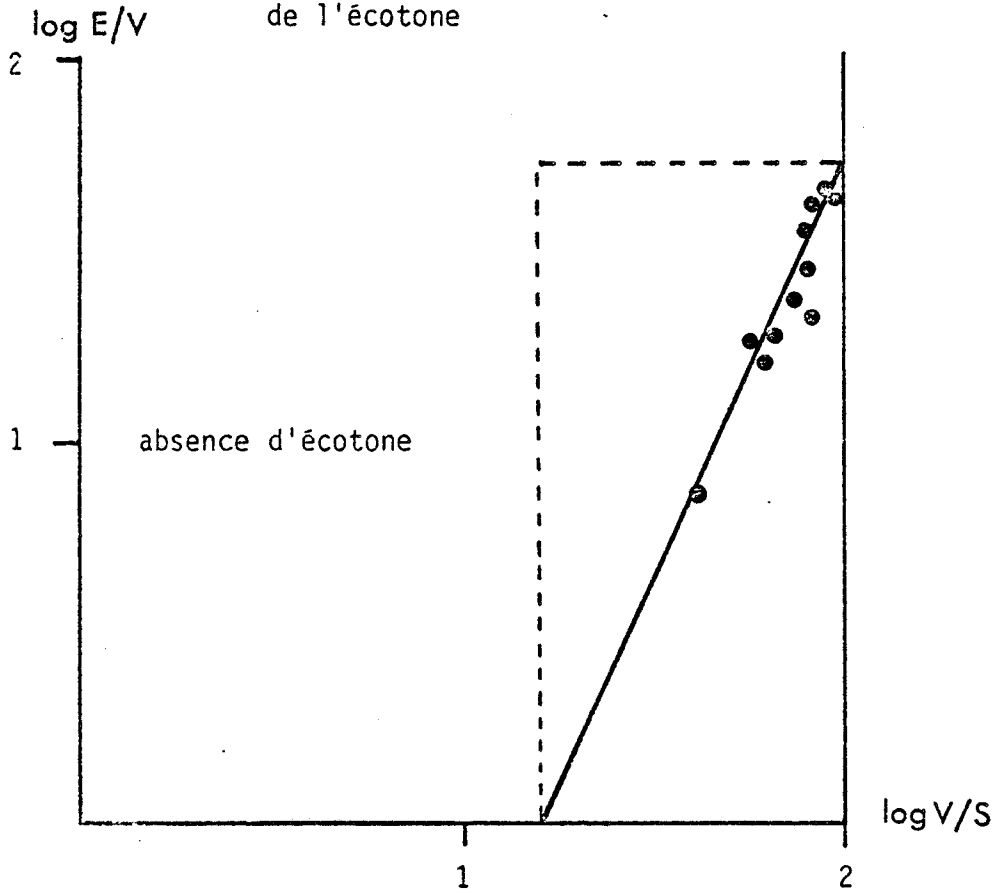


FIGURE 30 - RAPPORT ENTRE L'EXTENSION DE L'ECOTONE ET CELLE DE LA VEGETATION

Sur la figure 30b, on constate que le seuil théorique d'apparition de l'écotone a pour valeur  $\log V/S = 1,20$  (soit  $V/S = 16 \%$ ) et que lorsque l'étang est entièrement occupé par la végétation ( $V/S = 1$ ), l'écotone occupe environ la moitié de l'étendue de la végétation ( $\log E/V = 1,70$  ;  $E/V = 50 \%$ ). Remarquons qu'au cours de la progression de la végétation vers le centre de l'étang, l'écotone progresse aussi mais la végétation terrestre le remplace peu à peu sur sa partie externe<sup>1</sup>. Lorsque l'écotone transgresse sur la végétation aquatique au point de l'occuper complètement, l'étang se transforme rapidement en marécage.

Il en résulte que les processus d'évolution de la végétation et de comblement d'un étang à écotone peuvent être exprimés au moyen d'un indicateur d'évolution (IE) en utilisant :

- soit le degré d'extension de l'écotone par rapport à la végétation totale :

$$IE_1 = \log E/V$$

(avec  $\log E/V < 2$ )<sup>2</sup>

- soit l'étendue de la végétation par rapport à l'étendue de la partie entièrement libre de l'eau :

$$IE_2 = \log V/L$$

L'évolution vers le comblement est d'autant plus poussée que la valeur de l'indicateur est grande.

<sup>1</sup>

Cela concerne les étangs et non les mares où un écotone peut envahir toute la surface. Mais peut-on parler d'écotone étant donné les dimensions réduites d'une mare ?

<sup>2</sup>

Comme la variation de  $\log E/V$  de 0 à 2 exprime la variation de  $E/V$  (en %) de 0 à 100, on peut exprimer directement  $IE_1$  sous la forme  $IE_1 = E/V (\%)$ .

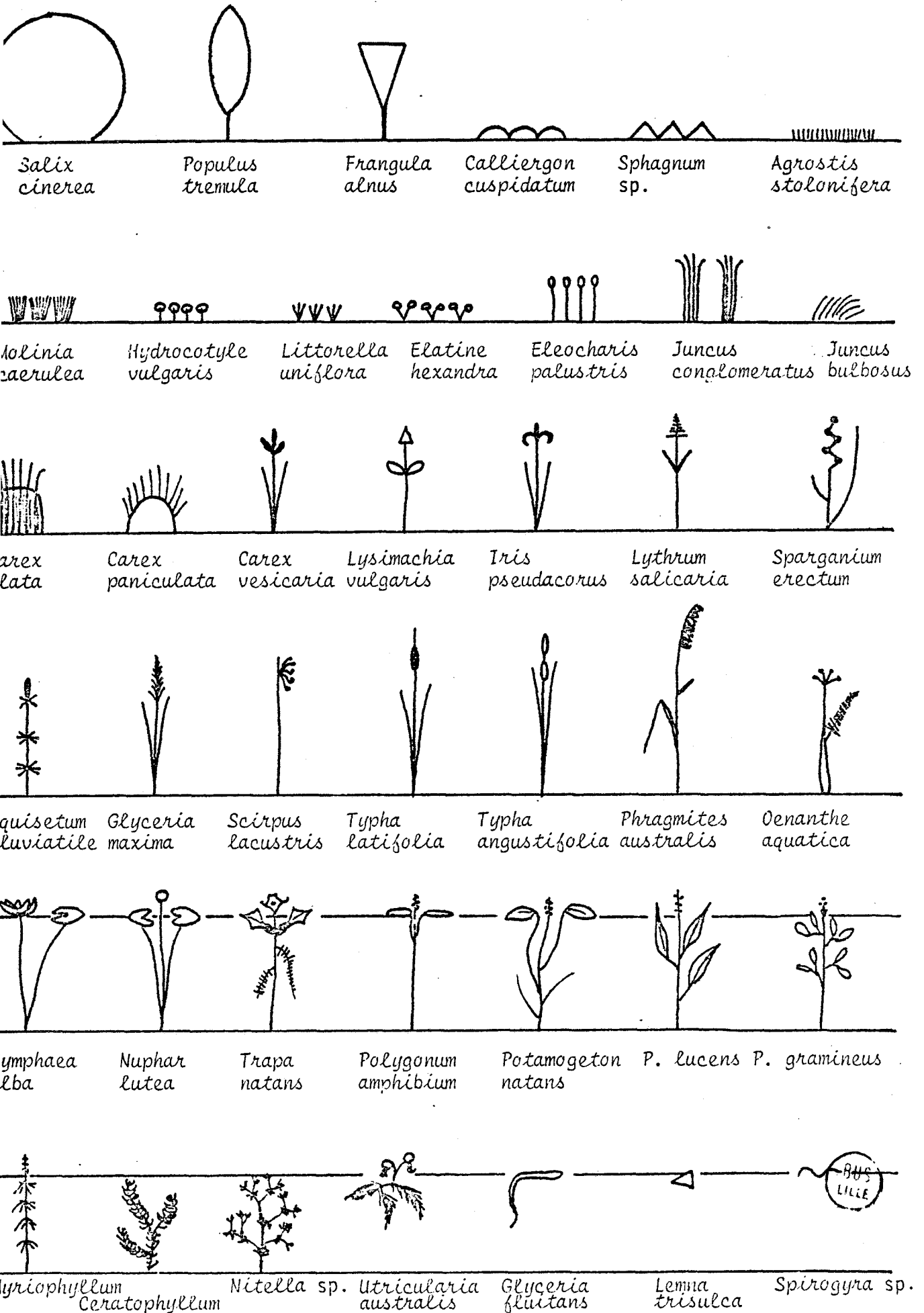




Ainsi, la constitution d'un écotone dans la végétation d'un étang représente une étape essentielle dans les processus dynamiques. La végétation amphibie y joue un rôle particulièrement important puisque l'écotone y trouve son origine. Ce rôle déterminant dépend vraisemblablement de la quantité de matière organique élevée qui est produite, ce qui entraîne une évolution de la sédimentation propice à l'accélération du développement de l'écotone. L'importance de la végétation amphibie est confirmée par le fait que des étangs peuvent avoir une végétation très étendue, particulièrement la végétation aquatique, sans qu'il y ait formation d'écotone : dans ce cas la ceinture d'hélophytes est généralement réduite ou absente (rive à pente trop forte ; variations fréquentes et/ou importantes du niveau de la nappe aquatique). En outre, la pratique du faucardage ou la destruction de la végétation amphibie par les rats musqués s'avèrent efficaces pour freiner ou arrêter la progression du comblement.

Une étude plus précise des mécanismes phytocinétiques au cours de l'acquisition de la structure en écailles et au cours de la formation et de l'extension de l'écotone pourrait être faite en réalisant plusieurs profils par étang placés selon un échantillonnage objectif tel que celui décrit par JENSEN (1977) pour les lacs suédois et en assurant la permanence de ces profils pour y effectuer des observations durant plusieurs années. Cela permettrait, par exemple, de connaître la vitesse de ces mécanismes qui dépend de facteurs biologiques tels que la productivité des espèces et la capacité minéralisatrice du sédiment et de facteurs abiotiques comme les conditions édaphoclimatiques ou l'épaisseur et le volume de la couche d'eau.

Représentation des espèces sur les profils (fig. 24)



C H A P I T R E    I I

COMPOSITION ET IDENTIFICATION

DES PHYTOCENOSES

*"Die Analyse der Wasserpflanzengesellschaften gehört zu den schwierigsten pflanzensoziologischen Problemen"*

R. TÜXEN, 1968.

## I. - PROBLEMES ET METHODES

Les communautés végétales, formées par des combinaisons d'espèces, reconnues sur le terrain ou après traitement des profils de végétation, sont très variées : l'inventaire floristique et phytosociologique des étangs en montre la multiplicité, liée à la diversité des situations édapho-climatiques de la dition. Une typologie des étangs selon une approche physionomique paraît séduisante mais elle s'avère beaucoup trop simplificatrice car elle s'appuie sur la présence de quelques espèces dominantes et elle masque, de ce fait, la diversité floristique et phytosociologique. Une classification reposant sur les synusies, c'est-à-dire sur les groupes de types biologiques, a été utilisée récemment par JENSEN (1979) à l'aide de l'analyse factorielle en composantes principales, pour une classification des lacs en Suède : cette approche phytocénologique intéressante ne peut être utilisée ici en raison de la rareté des synusies. Par contre, les méthodes phytosociologiques basées sur l'analyse floristique conviennent parfaitement. Mises au point par BRAUN-BLANQUET, éprouvées et perfectionnées par les phytosociologues au cours d'une multitude de travaux sur le terrain au niveau des types de végétation les plus variés, clairement présentées par GOUNOT (1969), GUINOCHET (1973), -pour ne citer que des auteurs d'ouvrages français facilement accessibles-, ces méthodes s'appliquent bien à l'analyse et à l'interprétation des relevés effectués le long des profils de végétation. Malgré la complexité de la structure de la végétation des milieux aquatiques, la méthode des relevés sur segments ou carrés successifs le long des lignes placées selon le gradient de profondeur a été rarement employée jusqu'à présent dans les milieux aquatiques (FELZINES 1977a, MÄKIRINTA 1978, JENSEN et VAN DER MAAREL 1980) : c'est pourtant le moyen de saisir les relations synsociologiques et syndynamiques entre les associations. En effet, comme on l'a vu, la structure des groupements végétaux est souvent complexe, en particulier au niveau de la végétation aquatique (voir aussi MERIAUX et GEHU 1978). Les particularités du milieu aquatique conduisent à une diversification des types biologiques et à une spécialisation dans leur distribution verticale et horizontale. Il en résulte souvent une superposition des strates qui peuvent être rapportées à des associations distinctes : une telle phytocénose doit être alors considérée comme appartenant à une

synassociation. Ainsi, les peuplements de *Nitella*, considérés comme des individus d'associations autonomes depuis les travaux de CORILLION (1957), constituent souvent une strate inférieure au sein des phytocénoses aquatiques. Les individus d'association du *Lemnion* sont fréquents dans les individus d'association du *Phragmition* mais ils peuvent se rencontrer aussi isolément. La possibilité d'autonomie ou non des strates semble un critère important pour attribuer l'appartenance d'un groupement à une association (ou à une synassociation). L'éclatement de groupements complexes autrefois pris en compte pour la recherche des associations entraîne évidemment une augmentation du nombre des associations mais, en contrepartie, cela limite le nombre parfois élevé des sous-associations ou des faciès de certaines associations comme le *Myriophyllo-Nupharetum* ou le *Scirpo-Phragmitetum*. Plus délicate est la distinction entre groupement et association pour les peuplements paucispécifiques ou monospécifiques, assez répandus en milieu aquatique.

## A. - ANALYSE PHYTOSOCIOLOGIQUE

### 1 - UTILISATION DES RELEVÉS (fig. 31)

Les relevés sont effectués, pour la plupart, sur les segments des profils : ce sont les relevés élémentaires. Cependant, un certain nombre d'entre eux ont été réalisés sur des carrés, au sein des groupements très homogènes<sup>1</sup>. Dans tous les cas, seul le coefficient d'abondance-dominance a été utilisé selon l'échelle habituelle.

---

<sup>1</sup> Les relevés effectués sur des carrés sont identifiés par la lettre "R" suivie d'un numéro d'ordre. Leur liste est donnée dans l'annexe, à la suite des profils. Dans les tableaux est mentionnée leur surface (en m<sup>2</sup>).

FIGURE 31

## ELABORATION DES TABLEAUX PHYTOSOCIOLOGIQUES A PARTIR DES PROFILS

1ère étape : délimitation des phases par les coupures optimales : traitement automatique (cf. Ch. I, I, B, a)

n° des segments (= relevés élémentaires) et localisation des coupures entre les phases

profil P1 1 / 2 3 4 5 / 6 7 8 / 9 10 11 12 13 / 14 15 .....

profil P2 1 2 3 / 4 5 6 7 / 8 9 10 11 / 12 13 14 15 / .....

profil P3 1/ 2 3 4 5 6 7 / 8 9 / 10 11 12 13 14 / 15 .....

2ème étape : confection des tableaux détaillés à l'aide des suites de relevés élémentaires

espèces	phases = suites de relevés élémentaires	P1/2	P2/1	P3/2	-----
		2 3 4 5	1 2 3	2 3 4 5 6 7	
1	(abondance-dominance)	5 3 4 4	4 4 3	2 3 4 3 3 2	
2					
3					
4					
5					
.					
.					

3ème étape : transformation des tableaux détaillés en tableaux de relevés condensés

espèces	relevés	P1/2	P2/1	P3/2	-----
1	(abondance-dominance moyenne)	4	4	3	
2					
3					
4					
5					
.					
.					

### a) Confection des tableaux détaillés

Ils regroupent des relevés sur carrés et des relevés sur segments, ces derniers comportant souvent une suite de relevés élémentaires dont l'ordre de succession a été respecté afin de faciliter l'interprétation, notamment pour les aspects dynamiques. Toutefois, les relevés élémentaires provenant des groupements de transition entre des zones ou des groupements hétérogènes n'ont pas été retenus sauf si les suites de relevés ont pu être subdivisées en suites de relevés d'homogénéité satisfaisante (cf. p.36 ).

### b) Transformation des tableaux détaillés en tableaux condensés

Chaque suite de relevés élémentaires est alors condensée en un relevé global qui conserve le numéro d'identification de la suite initiale de relevés. Chaque espèce se trouve affectée d'un coefficient d'abondance-dominance *moyen* calculé à partir des coefficients d'abondance-dominance (qu'elle possède dans les relevés élémentaires successifs) qui ont été transformés en pourcentages à l'aide d'une échelle identique à celle utilisée pour les recouvrements (cf. p. 65 ).

### c) Réalisation des tableaux élaborés <sup>1</sup>

Généralement, les tableaux utilisés pour la présentation des associations sont les tableaux condensés qui ont été élaborés par arrangement des colonnes et des lignes. Les espèces autres que les caractéristiques d'associations et les différentielles de sous-associations ont été regroupées selon les grandes unités phytosociologiques auxquelles elles sont rattachées. L'indice de compétition interspécifique CI a été mentionné en bas de chaque relevé condensé.

Etant donné la superposition ou l'interpénétration d'associations dans les phytocénoses complexes, on constatera que certains relevés ont été repris dans des tableaux différents : par exemple, quelques relevés employés pour la mise en évidence des associations du *Lemnon* se retrouvent dans des tableaux du *Phragmition*.

---

<sup>1</sup>

Les tableaux élaborés ont été regroupés dans l'annexe II B.

## d) Tableaux synthétiques

Ils ont été construits à partir des *présences* des espèces dans les relevés des *tableaux détaillés*. Les classes de fréquence correspondent à l'échelle suivante :

fréquence de 1 à 5 %	coefficient de présence r
6 à 10 %	+
11 à 20 %	I
21 à 40 %	II
41 à 60 %	III
61 à 80 %	IV
81 à 100 %	V

L'analyse de tels tableaux fait apparaître les unités phytosociologiques de rang supérieur à l'association et les groupes d'espèces qui les caractérisent.

## 2 - IDENTIFICATION DES UNITES PHYTOSOCIOLOGIQUES

Si l'on se réfère au "Vocabulaire de Sociologie Végétale" de BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD (1928), chaque association, unité sociologique fondamentale et abstraite, "se reconnaît floristiquement par son *ensemble spécifique* (= charakteristische Artenkombination) et principalement par ses *espèces caractéristiques*". Ainsi, c'est une combinaison caractéristique d'espèces qui définit une association. Cet ensemble spécifique comporte "les espèces caractéristiques et les espèces compagnes montrant un degré de présence élevé". Comme cela a été maintes fois souligné, les espèces caractéristiques sont fidèles : elles sont confinées dans un groupement (exclusives) ou elles sont cantonnées dans un groupement déterminé bien que plus ou moins présentes dans d'autres groupements (électives et préférantes).

Un tableau élaboré est formé par des individus d'association provenant de localités appartenant souvent à des secteurs écologiques distincts. Il est donc normal d'y trouver des fluctuations de l'ensemble spécifique qui se traduisent notamment par la présence d'espèces différentielles



particulières et/ou par des variations dans l'abondance de certaines espèces compagnes. On pourra donc définir des sous-associations prenant valeur de races géographiques. Par ailleurs, dans un même secteur géographique, des différences de composition floristique se présentent fréquemment entre les individus d'association, en relation avec des conditions stationnelles ou avec les phases de développement des groupements qui sont soumises sans cesse à l'interaction des facteurs édapho-climatiques et des facteurs biotiques. Ainsi peuvent se définir des sous-associations à caractère dynamique ou stationnel avec éventuellement des variantes et des faciès, ces derniers n'étant marqués que par des différences d'abondance concernant une espèce (ou plusieurs). C'est pour faciliter l'interprétation des tableaux de relevés que j'ai introduit l'indice de compétition interspécifique (cf. p.75) dont la valeur peut renseigner sur la tendance évolutive d'un groupement. En effet, comme le faisaient encore très justement remarquer BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD (1928), l'évolution d'un groupement est provoquée généralement par l'influence particulière de certaines espèces, souvent une seule, qui modifie, par son développement et sa vitalité, la composition du groupement : nous en avons vu la traduction graphique sur les profils de végétation notamment avec l'installation de *Nymphaea alba* dans les groupements aquatiques (cf. Chap. I) ce qui entraîne la formation de mosaïques puis l'élimination d'associations du *Nymphaeion*, du *Potamion* ou du *Nitellion*.

Je pense qu'il convient de conserver le terme d'association aux groupements-types définis à l'aide de tableaux homogènes même s'il n'existe qu'une seule espèce caractéristique : les peuplements monospécifiques représentent alors des individus d'association. D'ailleurs, plusieurs associations reconnues comme telles ne possèdent qu'une seule espèce caractéristique (par exemple : *Hottonietum palustris* Tüxen 37, *Trapaetum natantis* Müll. et Görs 60, *Glycerietum maximae* Hueck 31). Si certains peuplements monospécifiques sont à l'évidence des sociations en raison de leur faible recouvrement ou de la faible vitalité de l'espèce constituante, on doit reconnaître le rang d'association aux peuplements monospécifiques de fort recouvrement et de vitalité spécifique élevée qui présentent un caractère répétitif à l'échelle régionale et qui, de ce fait, permettent l'élaboration de tableaux homogènes (par exemple, les peuplements de *Nymphaea alba*, de *Lemna minor*, de *Phragmites australis*). C'est pourquoi, j'opterai pour le

rang d'association chaque fois que les conditions d'homogénéité, de répétitivité et de recouvrement suffisant seront réunies.

Les unités syntaxonomiques utilisées correspondent pour l'essentiel au synsystème inclus dans la synthèse d'OBERDORFER (1977) pour le sud de l'Allemagne. Il n'a pas été dans mon intention de présenter une étude exhaustive sur la systématique et la chorologie des associations des diverses classes rencontrées dans les étangs de la dition. Cela m'aurait amené à des répétitions inutiles puisque ces aspects sont exposés par divers auteurs à travers toute l'Europe soit par la publication de prodromes soit dans des études régionales. Cependant, je me suis efforcé de rattacher mes observations et de les comparer à celles effectuées dans d'autres régions françaises et parfois dans le reste de l'Europe. Des synthèses me paraissent en effet prématurées en raison des lacunes géographiques considérables qui subsistent, de la variabilité et de la diversité des combinaisons spécifiques ou des combinaisons d'associations et surtout de l'insuffisance des recherches sur les caractères écologiques et dynamiques des associations.

### 3 - TRAITEMENT AUTOMATIQUE DES TABLEAUX DE RELEVÉS CONDENSES

Il m'a paru utile de compléter l'analyse et l'interprétation des tableaux de relevés par une analyse multivariable : l'*analyse factorielle des correspondances*. Ce type d'analyse est devenu d'utilisation courante en phytosociologie (LACOSTE et ROUX 1971, 1972 ; GUINOCHET 1973 ; ROYER 1973 ; BRIANE, LAZARE, ROUX et SASTRE 1974 ; RAMEAU et ROYER 1974 ; DUME 1978 ; COMPS, LETOUZEY et TIMBAL 1980). Elle révèle les affinités entre les relevés et/ou entre les espèces, ce qui met en évidence des relations entre les associations (relations synsociologiques) au sein d'une ou plusieurs alliances. Une analyse hiérarchique complémentaire<sup>1</sup> peut en faciliter l'interprétation : elle représente un tableau de relevés par le même nuage de points que celui traité par l'analyse des correspondances, mais

<sup>1</sup>

Le traitement des données floristiques et écologiques a été réalisé au Centre interuniversitaire de Traitement de l'Information de Lille (C.I.T.I.) avec les programmes TABET (analyse des correspondances) et HIERAR 2 (analyse hiérarchique). Je remercie très vivement Madame l'Ingénieur REMY qui m'a apporté une aide particulièrement précieuse.

au lieu de le projeter selon les axes factoriels, elle cherche à caractériser directement les proximités entre les points du nuage et donc à établir les groupes de relevés ou d'espèces.

## B. - ANALYSE SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE

Elle a pour but de rechercher les combinaisons d'associations soit au sein des groupements soit dans l'ensemble de la végétation. Comme le rappelle GEHU (1977), c'est BRAUN-BLANQUET qui a montré l'existence de *complexes d'associations* (Gesellschaftskomplex) liées entre elles dans des conditions géomorphologiques ou écologiques déterminées et qui se retrouvent plus ou moins identiques en des localités diverses d'un territoire (voir aussi BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1928). Par ailleurs, TÜXEN (1973, 1977) a élaboré une méthodologie pour l'étude des complexes de groupements alors que GEHU (1977) dégagait le concept de *sigmassociation* : c'est une combinaison caractéristique et répétitive de groupements végétaux dans un paysage homogène, d'extension locale et incluse dans une végétation potentielle déterminée.

La végétation complexe des étangs se prête remarquablement bien à la recherche des combinaisons d'associations et elle se trouve facilitée par la réalisation des profils ou des transects. Elle se fait à l'aide de sigmarelevés qui sont disposés en tableaux symphytosociologiques où la liste des espèces est remplacée par celle des unités phytosociologiques identifiées (GEHU 1977, MERIAUX et GEHU 1978, BEGUIN et HEGG 1975).

L'analyse peut se faire d'abord au niveau des groupements complexes, reconnus tant sur les profils que dans les relevés traditionnels effectués sur des carrés. La comparaison des sigmarelevés fait apparaître alors des synassociations, c'est-à-dire des combinaisons d'unités phytosociologiques (peuplement, association, fragment d'association ou d'alliance).

Si on ne tient plus compte de la structure des groupements complexes mais seulement de leur composition sociologique, on peut établir des sigma-relevés pour un type de végétation déterminé ou pour l'ensemble de la végétation de l'étang. La confection des tableaux montre l'existence de combinaisons répétitives d'associations ou de fragments d'associations ou d'alliances : lorsqu'elles concernent une végétation potentielle donnée, il s'agit de sigmassociations ; si elles se rapportent à la végétation globale, qui comporte plusieurs séries potentielles, il s'agit de géosigmassociations<sup>1</sup>. Un problème se pose pour l'appréciation de l'abondance-dominance de chaque unité phytosociologique : facile à partir des profils, elle s'avère délicate au niveau de l'ensemble de l'étang, d'autant plus que des variations annuelles assez importantes sont susceptibles de se produire dans le recouvrement des groupements. J'ai donc évalué cette abondance-dominance à partir du recouvrement des groupements par rapport à la végétation et non par rapport à la surface totale de l'étang, sans toutefois y attacher une importance primordiale.

### C. - UTILISATION DES CARACTÈRES SYNÉCOLOGIQUES

Si la phytosociologie est d'abord l'étude des associations végétales identifiées sur des bases floristiques, il convient d'en dégager aussi leurs autres caractères conformément à la définition adoptée par le VIIIème Congrès international de Botanique (Paris, 1954) : "La phytosociologie est l'étude des communautés végétales du point de vue floristique, écologique, dynamique, chorologique et historique" (*in* GUINOCHE 1973).

A la suite de la description des associations de chaque ordre ou alliance, j'ai présenté quelques considérations synécologiques.

---

<sup>1</sup>

La géosigmassociation ou "*geosigmatum*" (BEGUIN, GEHU et HEGG 1979) intègre donc un complexe de végétation, ce qui lui confère une valeur paysagère dans un cadre régional.

Pour ce faire, j'ai utilisé un certain nombre de données qui ont servi à la construction de profils synécologiques exprimant, sous la forme d'histogrammes, la distribution des fréquences corrigées<sup>1</sup>.

Ces données concernent un certain nombre de facteurs écologiques dont le choix et le rôle seront précisés dans le chapitre III. Au niveau des individus d'association, j'ai retenu parmi les multiples facteurs édapho-climatiques :

- des facteurs thermiques :

- . la moyenne des minimums du mois de mars, en raison des incidences éventuelles du froid sur la végétation à une période où elle reprend son activité ;
- . la moyenne des maximums du mois de juillet, pour tenir compte des effets biologiques de la chaleur dans l'activité des végétaux (maturation des organes reproducteurs, induction des organes de résistance aux conditions hivernales, ...) ;

- des caractères du substrat et du sédiment et de son activité :

- . la granulométrie ;
- . la teneur en matière organique, évaluée par calcination ;
- . le potentiel d'oxydo-réduction, mesuré *in situ* ;

- des caractères de l'eau :

- . l'épaisseur de la couche d'eau ;
- . le degré de minéralisation, évalué par la mesure de la conductivité ;
- . le rapport cationique  $Ca^{2+} + Mg^{2+}/K^+ + Na^+$ .

Bien que la notion de trophie ait été introduite par THIENEMAN (1931) pour caractériser la production des lacs en phytoplancton et en matière organique totale en un temps donné, il est commode de classer les eaux des

<sup>1</sup>

Les données synécologiques figurent dans le tableau de l'annexe III E sous la forme des fréquences corrigées. Le mode de calcul de la fréquence corrigée y est également rappelé ( annexe V A)

étangs en types trophiques (tab. 16) d'après leur minéralisation et leur teneur en hydrogénocarbonates de calcium et de magnésium : ces paramètres sont fortement corrélés (FELZINES 1977a).

TABLEAU 16  
CATEGORIES TROPHIQUES (ESPECES, ETANGS)

Catégories trophiques <sup>1</sup>		Valeurs de la conductivité (en $\mu\text{S}/\text{cm}$ à $20^\circ\text{C}$ )	Teneur en $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$ (en meq/l)
Espèces ou associations	Types d'eau des étangs		
oligotrophe	oligotrophique	$\leq 50$	0 - 0,5
mésotrophe	mésotrophique	50 - 200	0,5 - 2
eutrophe	eutrophique	$> 200$	$> 2$

<sup>1</sup>

Le terme de "polytrophe" peut s'appliquer à une eau dont la composition est perturbée par des apports polluants d'origine agricole, industrielle ou domestique. Le terme de "dystrophe" caractérise une eau enrichie en matières humiques au point de lui donner une teinte brune particulière.

## II. - LES UNITES PHYTOSOCIOLOGIQUES

### A. - VÉGÉTATION AQUATIQUE

Les hydrophytes appartiennent à des types et à des formes biologiques variés qui, au sein de la couche d'eau, occupent et exploitent l'espace au mieux en fonction de leurs adaptations particulières et de leurs exigences écophysiologicals. De ce fait, les espèces constituent des strates que les botanistes ont décrites d'abord par leur physionomie et la nature des espèces prédominantes, ensuite par leur composition floristique. Dès 1902, SCHRÖTER et KIRCHNER, dans leur étude de la végétation du lac de Constance, ont proposé, sans réaliser de relevés phytosociologiques, des dénominations d'associations d'espèces dans les formations végétales aquatiques de macrophytes nageant en surface (*Lemnetum*) ou submergées (*Ceratophylletum*) et dans les formations de macrophytes fixées (*Characetum*, *Potamogetonetum*, *Nupharetum*). C'est à la suite des recherches de KOCH (1926) que la systématique des groupements aquatiques fut précisée et que les associations reconnues furent rapportées à l'alliance du *Potamion eurosibiricum* (ordre des *Potametalia*) et à l'alliance du *Littorellion* (ordre des *Littorelletea*). Selon sa conception, adoptée par ALLORGE et GAUME (1925) et par LEMEE (1937), FROMENT (1953) en France, les espèces des différentes strates d'un groupement étaient les composantes d'une même association. Pourtant, CORILLION (1948, 1949) étudiant les associations végétales des étangs du Bas-Maine armoricain et plus précisément les peuplements de Charophytes, montrait clairement l'autonomie de ces derniers et la possibilité de constituer des associations indépendantes qui sont actuellement regroupées dans la classe des *Charetea*. Pour les mêmes raisons, fut constituée par R. TUXEN (1955) la classe des *Lemnetea*. Quant à l'alliance du *Potamion eurosibiricum* Koch 26, elle a été modifiée et remplacée, selon de nombreux auteurs, par 3 alliances : le *Ranunculion fluitantis* Neuhäusl 59 pour les associations des eaux courantes, et, pour les associations des eaux stagnantes, le *Potamion* (Koch 26) em Oberd. 57 et le *Nymphaeion* Oberd. 57 (cf. OBERDORFER 1977). On note donc une convergence entre les résultats des travaux phytosociologiques et la classification

initiale basée sur les formes biologiques, comme le montre le tableau 17.

TABLEAU 17

## COMPARAISON DES FORMATIONS VEGETALES ET DES UNITES PHYTOSOCIOLOGIQUES

		Formations végétales (in MAGNIN 1904)		Unités phytosociologiques (in OBERDORFER 1977)	
		WARMING	SCHRÖTER et KIRCHNER		
Pleuston (HAECKEL)	[	Hydrocharites émergées	<i>Lemnetum</i>	<i>Lemnetea</i>	]
		Hydrocharites submergées	<i>Ceratophylletum</i>	<i>Potamion</i>	
Phytobenthos (SCHROTER)	Limnées	[	<i>Potamogetonetum</i>	<i>Potamion</i>	] <i>Potametea</i>
			<i>Nupharetum</i>	<i>Nymphaeion</i>	
			<i>Characetum</i>	<i>Charetea</i>	

Il semble donc que les critères écologiques et physiologiques intégrés par les types biologiques aboutissent à une classification convergente avec celle basée sur les critères physionomiques et floristiques utilisés pour la définition des alliances.

## 1 - CLASSE : CHARETEA FRAGILIS (Fukarek 1961) Krausch 1964

Les Characées ont été étudiées de façon remarquable en France par CORILLION (1957, 1975), tant au point de vue écologique que phytosociologique : il a proposé de considérer les groupements de Characées comme des associations, ce qui était justifié par le fait que dans les étangs et les lacs les peuplements de Characées constituent souvent, et indépendamment des Spermatophytes, la strate la plus profonde. La synsystématique a été précisée par KRAUSE (1969) qui a distingué deux ordres correspondant à des exigences écologiques différentes de la part des espèces constituan-tes.



- a) Ordre : NITELLETALIA FLEXILIS Krause 69  
 Alliance : *Nitellion flexilis* (Corill. 57) Krause 69

- *Nitelletum flexilis* Corill. 57 (tab. 18)<sup>1</sup>

Cette association forme de beaux peuplements dans des étangs offrant des conditions mésotrophiques sur substrat argilo-sablonneux. Elle se développe en masse pendant une grande partie de l'année et entre en concurrence parfois avec le *Nitelletum syncarpae* (relevé 13/4). Sa vitalité empêche l'installation des associations du *Potamion* et lui permet de supporter le couvert des espèces à feuilles flottantes du *Nymphaeion* ainsi que l'augmentation de la teneur en matière organique du sédiment au cours de l'évolution de la végétation de l'étang.

- *Nitelletum syncarpae* Corill. 57 (tab. 19)

Beaucoup plus rare que la précédente, l'association se développe dans des conditions analogues mais elle paraît admettre une plus forte teneur en matière organique du sédiment, dans les étangs où les *Nymphaeacées* sont présentes.

- *Nitelletum translucentis* Corill. 57 (tab. 20)

L'association se développe sur un sédiment de type gyttja, admettant la présence d'une strate supérieure (relevé 43/4). Elle peut entrer en concurrence avec le *Nitelletum flexilis* mais elle est moins répandue et dans la région, elle paraît marquer une tendance climatique plus atlantique.

- *Charetum braunii* Corill. 57 (tab. 21)

C'est une association pionnière qui se développe sur les substrats sablonneux ou argileux dans des eaux mésotrophiques et dans des conditions de profondeur assez faibles. Elle entre parfois en concurrence avec *Juncus bulbosus* ssp. *bulbosus* forme *fluitans* et avec *Elatine hexandra* (comme le

---

1

Les tableaux phytosociologiques sont regroupés dans l'annexe II B.

montre le relevé 70/5 où l'indice de compétition est élevé) : ces deux espèces peuvent être considérées comme différentielles d'une sous-association *elatinetosum* qui constitue une phase dynamique et que l'on retrouve dans des relevés effectués en Normandie par CORILLION (1957). Le *Charetum braunii* disparaît lorsque l'accumulation de matière organique devient trop importante, en particulier au contact des ceintures d'hélophytes. En revanche, la destruction des hélophytes par les rats musqués a pu favoriser la réinstallation de l'association dans les parties où le substrat était rendu apparent.

Cette association, inégalement dispersée en France, paraît assez thermophile puisqu'elle est exclue des régions montagneuses ainsi que du nord et de l'est de la France alors qu'elle se trouve dans le domaine ligérien, la Dombes, la Bresse (CORILLION 1957) et en Camargue où elle a colonisé des rizières (GUERLESQUIN et VAQUER 1980).

b) Ordre : CHARETALIA HISPIDAE Sauer 37

Alliance : *Charion fragilis* Sauer 37

- *Charetum contrariae* Corill. 57 (tab. 22)

Cette association pionnière n'a été rencontrée que dans des étangs proches de Nevers sur substrat argilo-calcaire et dans des eaux eutrophiques. Elle forme une végétation dense et durable. *Chara contraria* est la seule Characée<sup>1</sup> mais elle est accompagnée d'Algues filamenteuses qui viennent ensuite flotter en surface, formant alors une strate supérieure que l'on peut assimiler au *Cladophoretum glomeratae* Sauer 37. On peut en faire des différentielles de l'association<sup>2</sup>. D'ailleurs, il semble se produire une succession algale, *Zygnema* sp. succédant à *Cladophora glomerata* à la fin de l'été.

<sup>1</sup> *Nitellopsis obtusa* a été récoltée par F. SURUGUE en 1952 dans l'étang de Bizy (n°280) d'où provient le relevé 25/4 (communication de Mme GUERLESQUIN) mais je ne l'y ai pas revue.

<sup>2</sup> Sans être des caractéristiques, les espèces différentielles sont plus ou moins cantonnées dans une association et elles peuvent être utilisées pour distinguer des associations pauvres en espèces caractéristiques (BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1928).

Le *Charetum contrariae* est généralement remplacé par le *Myriophylletum verticillati* Lemée 37, cependant il peut subsister dans les parties les plus profondes.

Malgré la tendance à rapprocher *Chara contraria* de *Chara vulgaris* (CORILLION 1975), le *Charetum contrariae* se distingue nettement du *Charetum vulgaris* Krause 69 qui se développe en eau moins profonde et de façon moins durable dans les petites pièces d'eau. Le *Charetum contrariae* a été signalé aussi dans le Jura et en Haute-Savoie (CORILLION 1957).

TABLEAU 22

*Charetum contrariae* Corill. 57

N° du relevé	25/4	R28	R22	85/3	47/6	R29
Nombre de segments (ou m2)	4	(16)	(25)	3	7	(25)
Nombre d'espèces	2	4	4	3	1	1
<hr/>						
<u>C</u> <i>Chara contraria</i>	1	5	5	5	3	5
<u>espèces des Algetea</u>						
d <i>Cladophora glomerata</i>	2	4				
d <i>Zygnema</i> sp.				4		
<u>espèces des Potametea</u>						
<i>Potamogeton crispus</i>		+	+			
<i>Myriophyllum verticillatum</i>		+				
<i>Potamogeton pectinatus</i>			1			
<i>Elodea nuttallii</i>			1			
<u>autre compagne</u>						
<i>Equisetum fluviatile</i>				2		
<hr/>						
CI	0,2	0,4	0,2	0,6	0	0
<hr/>						

TABLEAU 23

## TABLEAU SYNTHETIQUE DES CHARETEA

N° de l'association	1	2	3	4	5
Nombre de relevés élémentaires	13	22	99	26	17

caractéristiques des Charetea

*Chara braunii*  
*Nitella translucens*  
*Nitella flexilis*  
*Nitella syncarpa*  
*Chara contraria*

V				
I	V	I		
+	I	V	I	
+		+	V	
				V

espèces des Potametea

*Potamogeton trichoides*  
*Myriophyllum spicatum*  
*Najas minor*  
*Potamogeton lucens*  
*Potamogeton obtusifolius*  
*Potamogeton crispus*  
*Potamogeton pectinatus*  
*Myriophyllum verticillatum*  
*Elodea nuttallii*  
*Trapa natans*  
*Nymphaea alba*  
*Potamogeton natans*  
*Polygonum amphibium*

II	I	r	II	
+	+			
II		r		
	II			
+			I	I
	+			r
				r
I	r	I	+	
	+	r	II	
		II		
		r		

espèces des Algetea

*Cladophora glomerata*  
*Zygnema sp.*

II
I

autres espèces

*Elatine hexandra*  
*Juncus bulbosus f. fluitans*  
*Sagittaria sagittifolia f. obtusa*  
*Utricularia australis*  
*Equisetum fluviatile*  
*Typha angustifolia*  
*Scirpus lacustris*

II	r		
II			
II			
I			r
+			+
	r		
			r

## Ordre des Nitelletalia Krause 69

- Alliance *Nitellion flexilis* (Corill. 57) Krause 69
1. *Charetum braunii* Corill. 57
  2. *Nitelletum translucentis* Corill. 57
  3. *Nitelletum flexilis* Corill. 57
  4. *Nitelletum syncarpae* Corill. 57

## Ordre des Charetalia hispidae Sauer 37

- Alliance *Charion fragilis* Sauer 37
5. *Charetum contrariae* Corill. 57

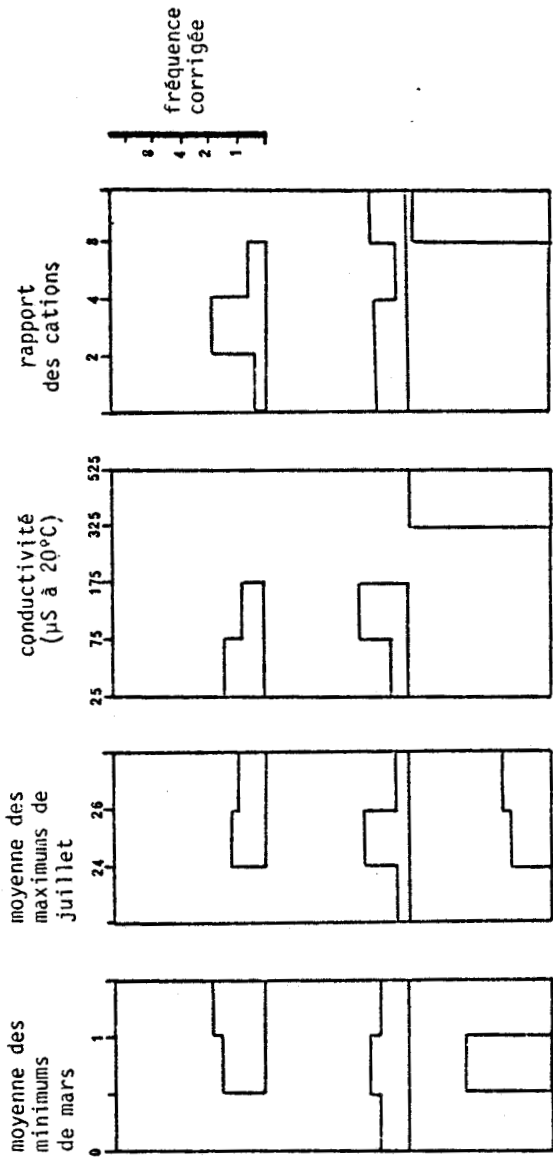


## Synsociologie et synécologie

Le tableau synthétique des *Charetea* (tab. 23) fait apparaître une distinction nette entre les associations du *Nitellion flexilis* et le *Charetum contrariae* qui représente le *Charion asperae*. Elle est renforcée par l'existence d'espèces différentielles telles que *Cladophora glomerata*, *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum verticillatum* pour le *Charion* et *Potamogeton trichoides*, *Najas minor* pour le *Nitellion*. L'absence de nymphéides dans le *Charetum contrariae* est due au caractère pionnier de cette association ; les associations du *Nitellion* ont une durée plus grande dans l'évolution de la végétation ; cependant, le *Charetum braunii* apparaît à un stade initial : la présence d'une sous-association *elatinetosum* reflète la possibilité d'une concurrence avec l'*Elatinetum hexandrae* qui est aussi une association pionnière des substrats sablonneux.

L'analyse des profils écologiques (fig. 32) permet de comparer les 3 associations pour lesquelles les données recueillies étaient en nombre suffisant. On voit bien que le *Charetum contrariae* se localise dans les eaux eutrophiques, riches en cations divalents, sur un sédiment fin, pauvre en matière organique qui est souvent formé par le substrat argilo-calcaire lui-même. Le *Nitelletum flexilis* et le *Charetum braunii* sont des associations mésotrophes et oligotrophes : le *Nitelletum flexilis* est très tolérant vis-à-vis de la valeur du rapport des cations de l'eau et du potentiel d'oxydo-réduction du sédiment ; il se trouve sur un sédiment fin de type gyttja. Le *Charetum braunii* se trouve plus souvent sur un sédiment plus sableux et plus pauvre en matière organique, ce qui confirme son caractère pionnier ; la présence d'une teneur élevée en matière organique grossière est possible au voisinage des héliophytes mais cela entraîne rapidement sa disparition. On remarque aussi que le *Charetum braunii* et le *Charetum contrariae* sont sensibles aux basses températures vernales : leur situation en limite orientale du domaine atlantico-européen indique leur tendance thermique subocéanique ou océanique, avec toutefois une thermophilie estivale plus accusée pour le *Charetum braunii*.

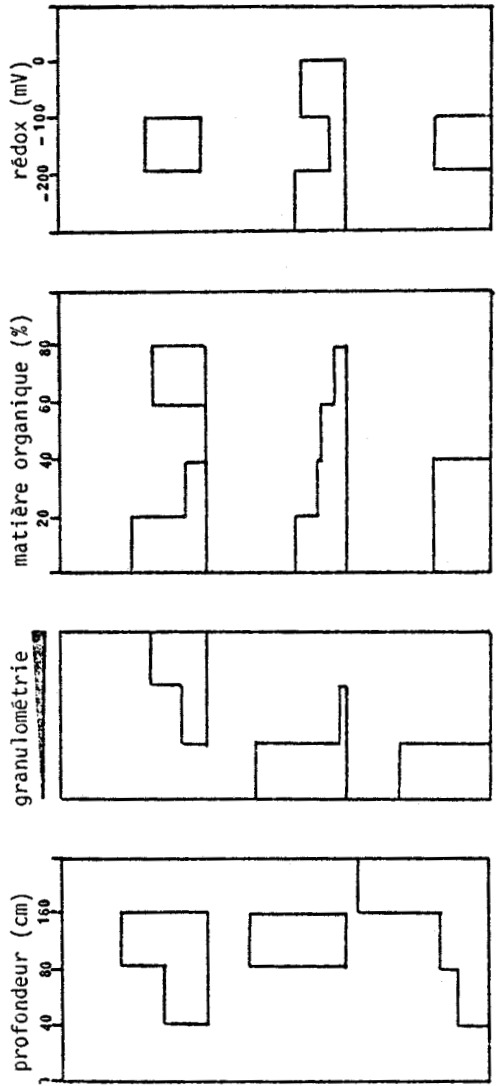




*Charetum braunii*

*Nitelletum flexilis*

*Charetum contrariae*



*Charetum braunii*

*Nitelletum flexilis*

*Charetum contrariae*



## 2 - CLASSE : POTAMETEA Tüxen et Preising 42

Ordre : *Potametalia* Koch 26a) Alliance : *Potamion* Koch 26 em. Oberd. 57

L'alliance regroupe un certain nombre d'associations constituées par les espèces intra-aquatiques des genres principaux suivants : *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Najas*, *Elodea*. Les groupements sont assez pauvres en espèces et, sauf exception, on ne peut identifier les associations par une combinaison caractéristique d'espèces : en effet, une seule espèce constitue généralement la caractéristique de l'association. On peut y voir le résultat du rôle sélectif important du milieu aquatique qui entraîne l'élimination des espèces de même type biologique par le jeu de la concurrence interspécifique.

- *Myriophylletum alterniflori* Lemée 37 (tab. 24)

L'association est localisée en Puisaye et sur le nord du Morvan en conformité avec sa distribution atlantique ; elle a été reconnue dans le Massif armoricain (CORILLION 1949, 1957), le Perche (LEMÉE 1937), la Sologne (GAUME 1924a, ALLORGE et GAUME 1925), les Landes (ALLORGE et DENIS 1923), le Confolentais (CHOUARD 1924). Elle est néanmoins bien caractérisée avec un appauvrissement marqué d'ouest (relevé 56/4 : étang de Morue, Sancerrois) en est (relevé 63/4 : étang de Vernidard, nord du Morvan). L'association décrite par LEMÉE dans le Perche est encore plus riche en espèces du *Nymphaeion*. Dans tous les cas, le *Myriophylletum alterniflori* se développe sur un substrat sablonneux et dans des eaux faiblement minéralisées (conditions oligotrophiques).

Dans un étang du Morvan (étang de Crossaint, près de Saulieu, n°44, R47), j'ai trouvé *Callitriche hamulata* associée à *Myriophyllum alterniflorum*. Ce groupement se rapproche donc du *Callitricho-Myriophylletum alterniflori* Steusloff 39, association du *Ranunculion fluitantis*, qui se rencontre parfois dans les ruisseaux du nord du Morvan et qui se trouve dans cet étang près de l'arrivée du ruisseau d'alimentation, en eau assez profonde.

Elle a été signalée dans les eaux courantes du Limousin (BRUNERYE 1962) et bien étudiée en Allemagne (WEBER-OLDECOP 1967).

TABLEAU 24

*Myriophylletum alterniflori* Lemée 37

N° du relevé	R47	56/4	63/4	27/5
Nombre de segments (ou m <sup>2</sup> )	(25)	11	22	17
Nombre d'espèces	5	6	2	2
c <i>Myriophyllum alterniflorum</i>	3	3	3	4
d <i>Callitriche hamulata</i>	1			
<u>espèces du Potamion et du Nymphaeion</u>				
<i>Potamogeton obtusifolius</i>		+		
<i>Polygonum amphibium</i>	+	+		
<i>Ranunculus peltatus</i>	+	+		
<i>Nuphar lutea</i>		1		
<i>Nymphaea alba</i>			1	
<u>espèce du Nitellion</u>				
<i>Nitella flexilis</i>		4		
<u>autres compagnes</u>				
<i>Elatine hexandra</i>	1			
<i>Lythrum salicaria</i>				+
Indice de compétition	0,1	0,7	0	0

- *Potametum obtusifolii* (Sauer 37) Carstensen 54 (tab. 25)

L'association, assez répandue en Sologne bourbonnaise, occupe des biotopes peu profonds, sur substrat sablonneux souvent enrichi en sédiment organique par les hélophytes proches ; plutôt thermophile, elle a son optimum dans des eaux oligotrophiques et mésotrophiques. Elle ne forme pas des peuplements très vastes et *Potamogeton obtusifolius* entre en concurrence avec d'autres élodéides (*Myriophyllum alterniflorum*, *Najas minor*), avec *Ceratophyllum demersum* et même avec *Nitella flexilis* (relevé 56/4). Le *Potametum*

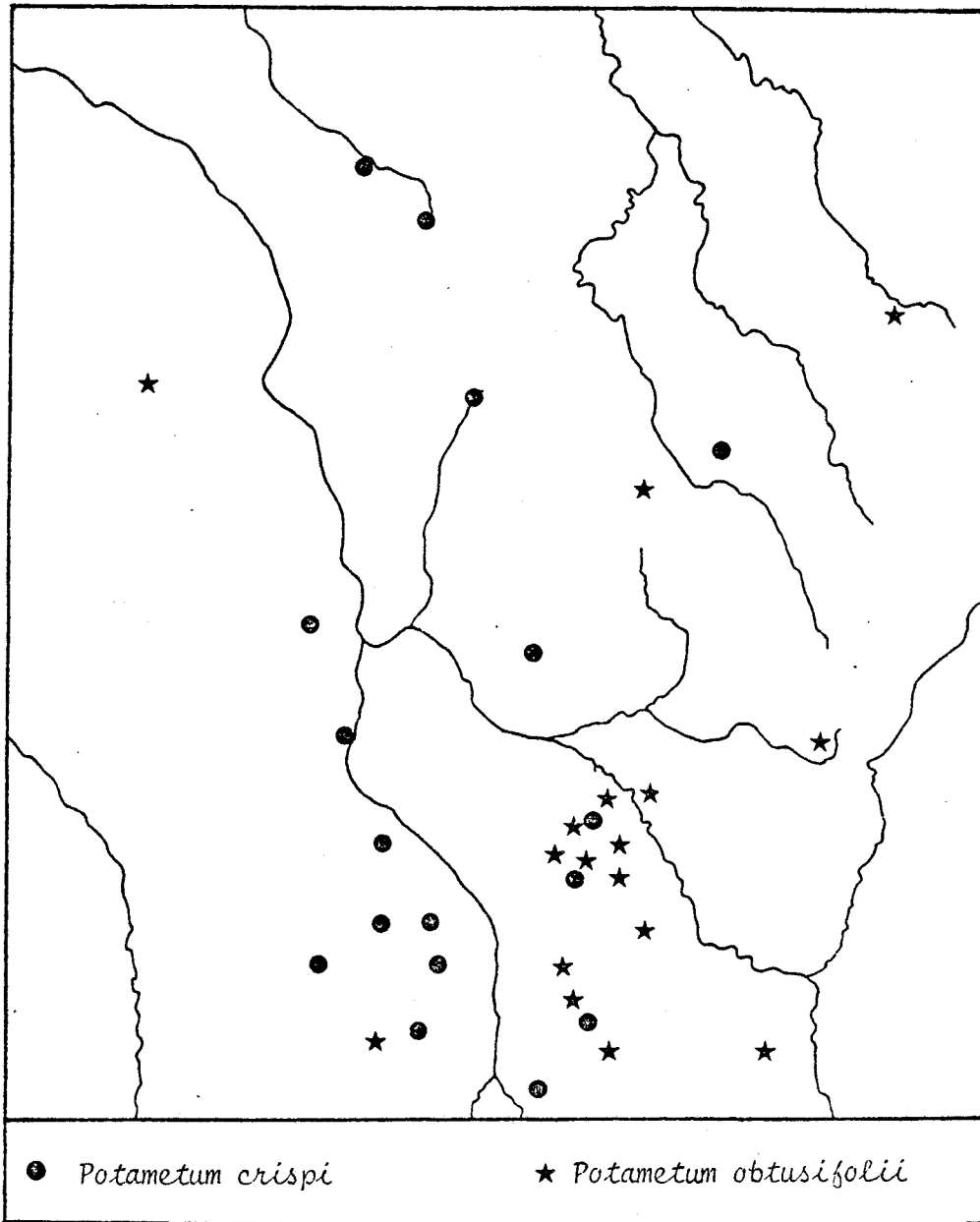


*obtusifolii* a été seulement cité en France par CORILLION (1957) qui l'a rencontré dans la Dombes au contact du *Ceratophylletum demersi*, alors que la distribution de *Potamogeton obtusifolius* est assez large. L'association est aussi présente aux Pays-Bas et en Allemagne du Nord où elle a été initialement décrite par SAUER (1937) sous le nom de *Potametum crispi-obtusifolii* : dans 2 relevés sur 3 de son tableau, *Potamogeton obtusifolius* n'est pas accompagné de *Potamogeton crispus*, ce qui justifie une distinction entre les deux associations. NEUHAUSL (1959) l'a décrite également dans le sud de la Bohême.

- *Potametum crispi* Soo 27 (tab. 26)

*Potamogeton crispus* est une espèce répandue mais qui forme rarement des peuplements étendus ; elle accompagne de nombreux groupements aquatiques. Cela peut s'expliquer par son cycle de développement : son rhizome grêle disparaît à la fin de l'automne et ce sont des hibernacles qui survivent. L'espèce peut donc être disséminée facilement mais elle peut se trouver en compétition sévère pour l'occupation du substrat. Cependant, elle peut être prise comme caractéristique d'une association définie en Hongrie par SOO (1927), le *Potametum crispi*, et SAUER (1937) l'avait aussi retenue pour son *Potametum crispi-obtusifolii*, qu'il convient de scinder. D'ailleurs, dans la dition, la distribution des deux associations, *Potametum obtusifolii* et *Potametum crispi* apparaît complémentaire (carte 3). Le *Potametum crispi* a une amplitude écologique importante puisqu'on le trouve aussi bien dans des mares peu profondes sur un substrat sablonneux que dans des étangs à fond argileux, dont l'eau présente des conditions mésotrophiques où il s'établit en situation plus profonde. L'association est très pauvre en espèces, souvent monospécifique. En France, elle a été reconnue sous forme de peuplements très ouverts, dans des eaux calcaires profondes, par CORILLION (1957) en Anjou et en Normandie, avec une strate inférieure de *Chara vulgaris*.

CARTE 3  
DISTRIBUTION DU POTAMETUM CRISPI ET DU P. OBTUSIFOLII



- *Potamo-Najadetum marinae* Horvatic et Micev 63 (tab. 27)

Cette association se rencontre dans des étangs mésotrophiques ou méso-eutrophiques, sur substrat sablonneux ou argileux. Les peuplements sont assez ouverts et peuvent couvrir des surfaces importantes (étangs de Vaux n°297, et de Baye n°298, Nièvre). *Najas minor* est l'espèce caractéristique la plus abondante et *Najas marina* ne l'accompagne que rarement et en faible quantité. J'ai rencontré une seule fois *Zannichellia palustris* dans cette association (étang Billot n°260, Allier), qui supporte un enrichissement du substrat en matière organique et la superposition des espèces à feuilles flottantes du *Nymphaeion*, notamment *Nuphar lutea*. *Najas minor* peut aussi se trouver en concurrence avec *Nitella flexilis* qui présente une certaine convergence de forme. L'association a été décrite en Alsace par KAPP et SELL (1965) sous le nom de *Parvopotamogeto-Zannichellietum najadetosum* ou *Parvopotamogeto-Najadetum*; par CORILLION (1957) dans la Dombes, le Jura, en Normandie et dans le massif armoricain; par MERIAUX (1978) dans le Nord, dans des eaux parfois riches en hydrogencarbonate et carbonate de calcium : *Najas marina* s'y trouve généralement nettement plus abondante que *Najas minor*, parfois en peuplements monospécifiques. Dans la dition, où *Najas minor* est la plus représentative, l'optimum se trouve dans des eaux moyennement minéralisées, avec un comportement écologique proche du *Najadetum intermediae* (Koch 26) Lang 73 identifié dans le sud de l'Allemagne (in OBERDORFER 1977).

- *Potametum trichoidis* Freitag, Markus et Schwippl 58 (tab. 28)

D'abord décrite en Saxe (FREITAG, MARKUS et SCHWIPPL 1958) où elle a été signalée en plusieurs points (in HILBIG 1971), cette association a été reconnue aussi dans le Harz (WIEGLEB 1979), la Hesse (KNAPP 1967) et la vallée inférieure du Rhin (HIDL 1964). En France, le *Potametum trichoidis* a été identifié dans le Nord (MERIAUX 1978), en Vendée (CORILLION 1957). Dans la dition, j'ai pu observer l'association dans plusieurs étangs caractérisés par des eaux mésotrophiques sur substrat sablonneux ou argileux. Son développement subit des fluctuations annuelles sensibles qui paraissent liées au rythme des variations thermiques saisonnières. Il est remarquable de constater aussi des fluctuations, qui ne sont pas nécessairement simul-

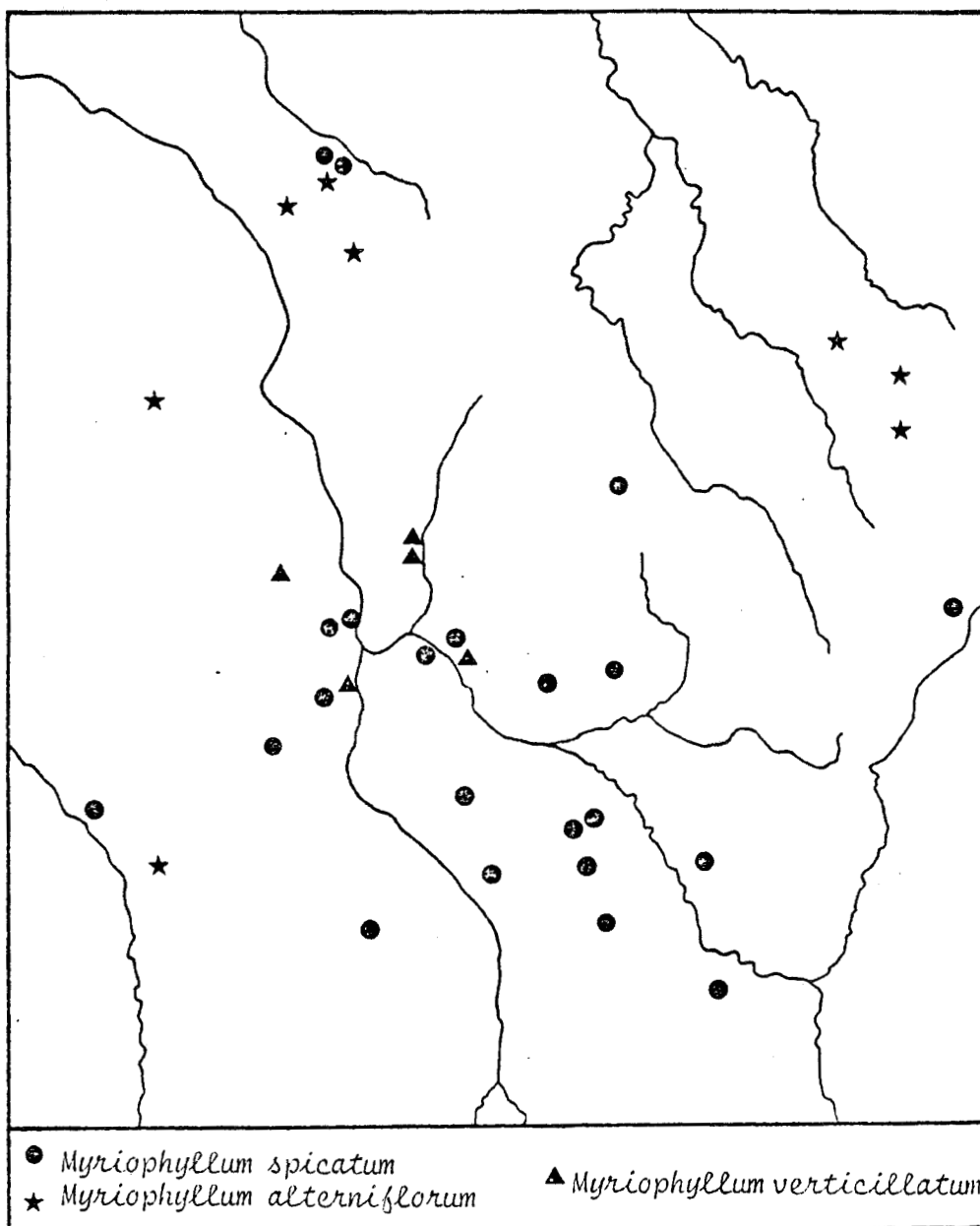
tanées, dans le développement du *Ranunculetum peltati* Sauer 47 et du *Trapetum natantis* Müller et Görs 60 qui trouvent leur optimum dans les mêmes étangs. Le tableau montre bien une synassociation *Trapetum natantis* - *Potametum trichoidis* où la densité du *Potametum trichoidis* diminue lorsque le couvert du *Trapetum* devient trop important. L'association se trouve parfois en concurrence avec les associations du *Nitellion*.

- *Myriophylletum spicati* Soo 27 (tab. 29)

Les peuplements de *Myriophyllum spicatum* sont répandus dans la dition dans des étangs à substrat sablonneux possédant des eaux de type mésotrophique, avec une plus grande fréquence en Sologne bourbonnaise. Ces peuplement souvent très denses ont été tantôt rattachés au *Myriophylletum verticillati* (LEMEE 1937, WATTEZ 1968), tantôt à un faciès du *Myriophyllo-Nupharetum* (MERIAUX 1978). Effectivement, dans l'ouest de la France, *Myriophyllum spicatum* se mêle à *Myriophyllum verticillatum* ou à *Myriophyllum alterniflorum* (CORILLION 1957, LEMEE 1937) alors que dans la dition, en limite orientale du domaine atlantique, les trois espèces sont nettement dissociées (carte 4). Ce fait a été signalé aussi par WATTEZ (1968) dans les marais arrière-littoraux de Picardie où les peuplements à *Myriophyllum spicatum* sont distincts de ceux à *Myriophyllum verticillatum*, ces derniers se comportant en calciphiles comme dans le Nivernais. Le tableau montre encore la présence fréquente d'espèces de la strate supérieure, à feuilles flottantes (*Nuphar lutea*, *Polygonum amphibium*) : il se constitue une synassociation qui correspond au *Myriophyllo-Nupharetum* Koch 26, étudié par de très nombreux auteurs et répandu en Europe, comme le rappelle de façon détaillée WEBER-OLDECOP (1970). La reconnaissance d'une association autonome paraît plus justifiée que le rattachement à un faciès du *Myriophyllo-Nupharetum* sans les espèces du *Nymphaeion* (HILBIG 1971, MERIAUX 1978) ou bien à un *Myriophyllo-Nupharetum* dans lequel les Myriophylles manquent (SAUER 1937, où sur 7 relevés du tableau *Myriophyllum spicatum* et *Myriophyllum verticillatum* ne sont présents qu'une seule fois). De la même façon l'association à *Myriophyllum spicatum* et *Nuphar luteum*, indiquée en Belgique par LEBRUN *et al.* (1949), est une synassociation ; dans ce même pays, *Myriophyllum spicatum* forme une strate inférieure aussi bien dans les végétations à *Nuphar lutea* que dans celles à *Nymphaea alba* (NOIRFALISE et DETHIOUX 1977).

## CARTE 4

DISTRIBUTION DE MYRIOPHYLLUM ALTERNIFLORUM, M. SPICATUM ET M. VERTICILLATUM



Plusieurs observations m'amènent à penser qu'il existe une compétition entre *Myriophyllum spicatum* et *Potamogeton trichoides* car elles se trouvent parfois ensemble<sup>1</sup>, mais avec des abondances différentes, dans des biotopes

RIIS  
LILLE

<sup>1</sup> Une variante à *Myriophyllum spicatum* de l'association à *Potamogeton trichoides* a été décrite par MERIAUX (1974) dans le Nord.

analogues (relevé 33/4 où l'indice de compétition est élevé ; relevé 88/2 du tableau 28). L'effet de la concurrence entre ces deux espèces se retrouve dans la distribution géographique complémentaire du *Potametum trichoidis* et du *Myriophylletum spicati*. (carte 25 , p. 450 ).

- *Potametum graminei* (Corillion 57) Tüxen 75 (tab. 30)

Cette association présente des particularités au niveau de la dition : elle est très pauvre en espèces du *Potamion* mais c'est la plus riche en espèces des *Phragmitetea* où elle forme fréquemment une synassociation avec le *Scirpetum lacustris* ou l'*Eleocharitetum palustris*. *Potamogeton gramineus* est le plus souvent représenté par la forme *heterophyllus* qui apparaît en eau peu profonde et après exondation. L'association a son optimum sur un substrat limoneux et argileux et dans les étangs mésotrophiques qui présentent des variations de niveau de la nappe d'eau (étang de Goule n°237, étang de Vaux n°297, étang de la Perchette n°361). Dans les étangs sablonneux du Bourbonnais (relevés 33/4, 19/3) on peut rencontrer des espèces des *Littorelletea* au sein de l'association (*Elatine hexandra*, *Eleocharis acicularis*, *Juncus bulbosus*). Les mêmes synassociations existent dans la Brenne où RALLET (1935) a recensé *Potamogeton gramineus* associé 10 fois sur 14 avec *Scirpus lacustris* dans la ceinture d'hélophytes et 23 fois sur 26 avec *Littorella uniflora* et *Juncus bulbosus* sur les grèves sableuses ; malheureusement il ne donne pas de relevés phytosociologiques précis. CORILLION (1949, 1957) a décrit des végétations dans le Bas-Maine armoricain associées à l'*Eleocharitetum palustris*, au *Littorelletum* et au *Nitelletum translucentis*. Etant donné la similitude de notre association avec les relevés donnés par CORILLION (1957), je pense qu'il convient d'attribuer à cet auteur l'antériorité de la description du *Potametum graminei* qui me paraît différent du *Potametum panormitano-graminei* Koch 26 em. Görs 77 trouvé autour du lac de Constance, dans le nord de la Suisse (OBERDORFER 1977) et aussi en Saxe (HILBIG 1971), où cette association est rare et plus calciphile. L'association à affinité atlantique du Centre et de l'Ouest de la France ne renferme pas *Potamogeton pusillus*.

- *Potametum lucentis* Hueck 31 (tab. 31)

Présente dans les eaux mésotrophiques à eutrophiques, cette association est répandue dans la dition, aussi bien sur substrat sablonneux que sur substrat argileux, et à des profondeurs variables, avec un optimum vers 0,80 - 1,60 m. Elle forme assez souvent des peuplements monospécifiques ou paucispécifiques, où les espèces du *Potamion* sont peu nombreuses. On peut remarquer la présence de *Potamogeton acutifolius* (relevés 45/6 et 46/3) dans l'étang de Javoulet n°240, seule localité de la dition où cette espèce a été trouvée : on peut considérer cette espèce comme une différentielle de sous-association dont CORILLION (1957) a aussi donné un relevé pour la Dombes.

L'association se mêle rarement aux espèces du *Nymphaeion* avec lesquelles elle semble en compétition, d'autant plus qu'elle s'accommode bien d'un sédiment organique de type gyttja dans lequel *Potamogeton lucens* enfonce profondément son rhizome. Elle résiste assez bien à la progression des hélophytes en constituant alors des synassociations avec le *Scirpetum lacustris* ou l'*Equisetetum fluviatilis*.

Le *Potametum lucentis* est une association répandue en France et en Europe centrale avec une tendance calciphile marquée ; elle est plutôt thermophile. En Alsace, KAPP et SELL (1965) ont identifié une sous-association à *Ranunculus circinatus* qui comporte aussi *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton pectinatus*. Dans le Nord, MERIAUX (1978) cite un groupement assez voisin où se retrouvent *Potamogeton lucens*, *Ranunculus circinatus*, *Myriophyllum spicatum* et une variante à *Potamogeton trichoides*. Dans les relevés de LEMEE (1937) qui ont permis de définir le *Myriophylletum verticillati*, on trouve associés aussi *Potamogeton lucens*, *Myriophyllum spicatum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ranunculus circinatus*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton natans*, *Polygonum amphibium*, *Nymphoides peltata*. Je considère que tous ces groupements forment des synassociations avec le *Potametum lucentis* et d'autres associations du *Potamion*, en particulier le *Myriophyllum verticillati*, souvent décrites comme faciès du *Myriophyllo-Nupharetum*<sup>1</sup>. Un exemple comparable existe dans l'étang de Bizy (n°280) où l'on trouve le groupement suivant (25/4) :

<sup>1</sup> En Europe centrale a été décrit un groupement analogue : le *Myriophyllo-Potamogetonnetum* Soo 34 (in OBERDORFER 1977).

n° des segments (profil P25)		13	14	15	16	17	18	19	20	21
type	espèces									
E1	<i>Potamogeton lucens</i>	1	2	2	1	1	1	1	+	+
My	<i>Ranunculus circinatus</i>	3	2	1	1	1	1	+		
My	<i>Myriophyllum verticillatum</i>	+			+					
Ce	<i>Ceratophyllum demersum</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	+
Af	<i>Cladophora glomerata</i>			2	3	3	2	2	1	2
Ch	<i>Chara contraria</i>									+

Quant à la sous-association à *Potamogeton perfoliatus* identifiée en Alsace par KAPP et SELL (1965), elle ne se trouve pas dans la dition alors qu'elle est répandue en Allemagne du sud et en Europe centrale où elle est décrite aussi sous le nom de *Potametum perfoliati potametosum lucentis* Koch 26 (HORST, KRAUSCH et MÜLLER-STOLL 1966 ; OBERDORFER 1977).

- *Ceratophylletum demersi* Hild 56 (tab. 32)

Fréquemment considérée comme une espèce des eaux eutrophisées par les activités humaines, *Ceratophyllum demersum* est une espèce caractéristique d'une association qui trouve dans la dition des conditions naturelles de développement, généralement dans des étangs méso-eutrophiques à sédiment de type gyttja. *Ceratophyllum demersum* peut se fixer temporairement au stade des hibernacles avant de donner des touffes densément ramifiées et libres, formant alors une végétation intra-aquatique ne laissant que peu de possibilités de développement pour d'autres espèces appartenant au type élodéide ou au type charide, ce dernier présentant une convergence de forme avec le type cératophyllide. *Ceratophyllum demersum* a participé à des titres divers à la définition d'unités phytosociologiques après SCHRÖTER et KIRCHNER (1902) qui avaient proposé un "*Ceratophylletum*" pour caractériser un type de végétation aquatique. Utilisée comme variante du *Myriophyllo-Nupharetum* dans les eaux les plus riches en calcium, l'espèce a été utilisée aussi comme caractéristique d'un groupement à *Ceratophyllum demersum* et *Hydrocharis morsus-ranae* (*Ceratophyllo-Hydrocharitetum* Nedelcu 67). DEN HARTOG et



SEGAL (1964) ont même créé une classe nouvelle (*Ceratophylletea*) avec un seul ordre et une seule alliance (*Ceratophyllion*) comprenant le *Ceratophylletum demersi* et le *Ceratophylletum submersi*.

En fait, comme le montrent le tableau synthétique et l'analyse factorielle (cf. p.144 et p.146), cette association, que HILBIG (1971) avait rangée dans l'*Hydrocharition* Rübél 33, trouve sa place dans le *Potamion*. Elle peut constituer des synassociations avec des associations des *Lemnetea*, des *Algetea* (*Cladophoretum glomeratae*) et des *Potametea* (*Myriophylletum verticillati*, *Trapetum natantis*).

Le *Ceratophylletum demersi* est une association thermophile dont CORILLION (1957) a signalé la présence en Vendée et dans le Jura. On la retrouve aux Pays-Bas (DEN HARTOG et SEGAL 1964), en Belgique, dans les régions de Campine et du Brabant où on l'identifie dans les relevés de NOIRFALISE et DETHIOUX (1977), en Allemagne (HILBIG 1971, HILD 1964, OBERDORFER 1977, WEBER-OLDECOP 1970) où son extension est favorisée par les facteurs d'eutrophisation d'origine anthropique.

- *Elodeetum canadensis* (Pign. 53) Soo 64 (tab. 33)

L'association, très pauvre en espèces, est constituée par des peuplements d'*Elodea canadensis*, parfois très denses mais peu étendus, qui se développent dans des situations écologiques différentes. Assez souvent, l'association se rencontre dans les eaux peu profondes et riches en calcium, au contact du *Charetum contrariae* ou du *Myriophylletum verticillati* : elle se comporte comme un groupement pionnier. On peut rencontrer aussi l'*Elodeetum canadensis* dans des étangs à substrat sablonneux et dans des conditions mésotrophiques, ce qui montre la grande plasticité écologique d'*Elodea canadensis* et explique sa propagation rapide en Europe depuis son introduction au siècle dernier. On peut s'étonner alors de ne pas trouver de vastes et nombreux peuplements. Je pense que la compétition avec les nombreuses espèces indigènes est vive et se fait généralement aux dépens d'*Elodea canadensis*. Cependant, si un créneau écologique se dégage, l'Elodée est capable de l'occuper très rapidement. J'ai observé des modifications très importantes de végétation en quelques années dans deux cas précis : dans l'étang

eutrophe de Sauvigny-les-Bois (n°318), un peuplement considérable d'*Elodea canadensis* et *Potamogeton natans* a remplacé, même en eau profonde de 2 à 3 m, un groupement à *Polygonum amphibium* et *Myriophyllum spicatum* ; dans l'étang mésotrophe des Brandons à Tréban (n°224), le peuplement très dense et étendu de *Potamogeton crispus* a laissé la place à un peuplement d'*Elodea canadensis* (relevé R43) qui forme une ceinture en eau peu profonde. On peut interpréter de tels changements spectaculaires par des modifications même minimales des conditions écologiques comme, par exemple, l'effet cumulatif de fluctuations thermiques annuelles, un excès d'immobilisation de nutriments dans le sédiment ou au contraire leur libération importante dans l'eau par accélération des phénomènes de minéralisation de la matière organique. Ces modifications sont suffisantes pour favoriser une espèce, en l'occurrence *Elodea canadensis*, par rapport à d'autres espèces ayant des exigences écologiques voisines.

*Elodea nuttallii*, récemment découverte près de Nevers (étang du Chazeau à Imphy, n°327) a un comportement écologique et sociologique tout à fait semblable à celui d'*Elodea canadensis* dans les conditions eutrophiques (FELZINES et BONNOT 1981). On peut considérer cette espèce comme caractéristique d'une variante de l'*Elodeetum canadensis* et on doit s'attendre soit à la formation de groupements comportant les deux espèces, mais cela est peu probable en raison de la compétition interspécifique, soit à une distribution géographique complémentaire des deux espèces dans la dition.

En France, les peuplements à *Elodea canadensis*, très rarement signalés dans des étangs (MERIAUX 1978), sont cités en Belgique où NOIRFALISE et DETHIOUX (1977) en font une strate inférieure de plusieurs potamaies, en Allemagne où l'*Elodeetum canadensis* est décrit (HILBIG 1971, WIEGLEB 1979) et en Roumanie (NEDELICU 1973).

- *Myriophylletum verticillati* Lemée 37 (tab. 34)

Dans la dition, cette association ne se rencontre que dans quelques étangs dont les eaux sont riches en calcium. Elle peut former des peuplements étendus et s'intégrer à d'autres groupements pour constituer des synassociations. Curieusement, LEMÉE (1937) a défini cette association dans le Perche à partir de relevés effectués dans des groupements stratifiés

alors qu'il considère par ailleurs qu'on ne peut "distinguer des associations comme le *Characetum*, le *Nymphaetum*...là où n'existent que des strates et des formes biologiques (= "synusies") différentes". Cette association comporte deux espèces caractéristiques, *Myriophyllum verticillatum* et *Ranunculus circinatus*. Elle admet très souvent en strate inférieure le *Ceratophylletum demersum*. Le tableau 34 montre bien deux sous-associations qui correspondent en réalité à deux phases dans l'évolution de l'association :

- le *Myriophylletum verticillati charetosum*, accompagné de *Cladophora glomerata*, qui assure le remplacement du *Charetum contrariae* pionnier par le *Myriophylletum verticillati* typique ;
- le *Myriophylletum verticillati nupharetosum* qui représente une phase plus évoluée, où le groupement est progressivement recouvert et remplacé par la strate des nymphéïdes. Ce groupement stratifié est souvent décrit sous le nom de *Myriophyllo-Nupharetum* Koch 26 qui est en fait une synassociation. On remarquera que *Nuphar lutea* est loin de représenter la nymphéïde la plus fréquente. Par ailleurs, l'association peut être en contact avec l'*Elodeetum canadensis* (relevé 91/3) et avec une association du *Ranunculion fluitantis*, le *Callitrichetum obtusangulae* Seibert 62 rencontré à l'arrivée du ruisseau d'alimentation de l'étang de Palissonnet (n°281, relevé 87/2) et représenté par *Callitriche obtusangula* et *Zannichellia palustris*.

Généralement intégré dans le *Myriophyllo-Nupharetum*, le *Myriophylletum verticillati* est aussi connu en Alsace (KAPP et SELL 1965), le Jura, le Massif armoricain, l'Anjou et le Maine (CORILLION 1957), en Picardie littorale (WATTEZ 1968) : *Myriophyllum verticillatum* et *Myriophyllum spicatum* s'y trouvent parfois ensemble et *Ranunculus circinatus* n'est pas toujours présent. L'association a été aussi décrite en Belgique (NOIRFALISE et DETHIOUX 1977) et en Allemagne comme faciès du *Myriophyllo-Nupharetum* (FREITAG, MARKUS et SCHWIPPL 1958 ; HILBIG 1971) ou du *Ceratophylletum demersi* (OBERDORFER 1977).

Dans la dition, *Ceratophyllum demersum* accompagne souvent le *Myriophylletum verticillati* mais cette espèce, comme on l'a vu précédemment constitue aussi une association autonome. Cette tendance à une distribution géographique différente et complémentaire des deux associations appa-

raît encore dans le tableau du *Myriophyllo-Nupharetum* donné par FREITAG, MARKUS et SCHWIPPL (1958) où *Ceratophyllum demersum* et *Myriophyllum verticillatum* sont les différentielles de deux faciès.

Enfin, il faut indiquer que *Ranunculus circinatus* a été proposé aux Pays-Bas comme caractéristique d'une association, le *Ranunculetum circinatis* Benneman et Westhoff 1943 puis comme différentielle de sous-association du *Myriophyllo-Nupharetum* (WESTHOFF et DEN HELD 1969). *Ranunculus circinatus* forme souvent une strate intra-aquatique dans la synassociation du *Myriophyllo-Nupharetum* comme cela apparaît très nettement dans le tableau donné par NOIRFALISE et DETHIOUX (1977) en Belgique. Il existe effectivement une tendance à la dissociation sociologique entre *Myriophyllum verticillatum* et *Ranunculus circinatus* qui apparaît au sein des relevés du tableau 34 car certains relevés ne comportent que l'une ou l'autre des espèces. Le relevé détaillé suivant, extrait du profil P60, fait apparaître cette tendance à la séparation des deux espèces :

n° des segments	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
espèces												
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	5	5	4	1	1	1	2	2				
<i>Ranunculus circinatus</i>						1	2	3	1	3	1	2
<i>Nymphaea alba</i>				5	4	4			3		4	2
<i>Trapa natans</i>						1	1	1	1	2	2	3
<i>Potamogeton lucens</i>	+	1										
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1	1	2	3	3	4			5	3	5	4

#### Caractères synsociologiques et synécologiques du *Potamion*

Le tableau 35 montre la structure synsociologique du *Potamion* des étangs du Centre de la France. L'alliance est bien caractérisée et distincte du *Nymphaeion* dont les coefficients de présence sont généralement faibles. On y distingue un ensemble caractéristique d'espèces et des espèces

TABLEAU 35

TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE POTAMION Koch 26 em. Oberd. 57

N° de l'association	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Nombre de relevés élémentaires	51	17	24	51	96	59	42	6	9	78	36
Nombre d'espèces	7	18	10	36	24	11	10	3	17	20	14

<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	V	+									
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	r	V	II	r							
<i>Najas minor</i>		+	V							r	r
<i>Najas marina</i>			+								
<i>Potamogeton gramineus</i>				V	r		r				
<i>Potamogeton lucens</i>		+	+	r	V	+	I			I	+
<i>Potamogeton acutifolius</i>					I						
<i>Potamogeton trichoides</i>		r	I		r	V	+	I			II
<i>Myriophyllum spicatum</i>		+	I			+	V	I	II		I
<i>Potamogeton crispus</i>							I	V	I	r	
<i>Elodea canadensis</i>									V	r	
<i>Elodea nuttallii</i>											
<i>Myriophyllum verticillatum</i>				r						IV	+
<i>Ranunculus circinatus</i>										III	+
<i>Ceratophyllum demersum</i>		I								IV	V
<i>Potamogeton pectinatus</i>									II	I	
<i>Zannichellia palustris</i>					+					+	
<i>Callitriche obtusangula</i>										+	
<i>Callitriche hamulata</i>		I								+	

espèces des *Charetea* et *Algetea*

<i>Nitella flexilis</i>	I	III	II	r	r	+					
<i>Nitella translucens</i>				r	+						
<i>Nitella syncarpa</i>						I					
<i>Chara braunii</i>				r		r					
<i>Chara contraria</i>											
<i>Cladophora glomerata</i>						II	r				
<i>Zygnema</i> sp.											
<i>Ulothrix zonata</i>				+							

espèces des *Nymphaeion*

<i>Trapa natans</i>			II	r	II	V	+			I	II
<i>Nuphar lutea</i>	+	I	II		+				II	II	
<i>Nymphaea alba</i>	r	r			I	II				I	
<i>Polygonum amphibium</i>	+			II	+		II		r		
<i>Potamogeton natans</i>				+	r	+	I		r		
<i>Ranunculus peltatus</i>						r					
<i>Ranunculus trichophyllus</i>			r								
<i>Hottonia palustris</i>					+						

espèces des *Lemnetea*

<i>Lemna minor</i>											
<i>Spirodela polyrrhiza</i>											
<i>Wolffia arrhiza</i>											
<i>Utricularia australis</i>			II		II	+					
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>											

espèces des *Phragmitetea*

<i>Scirpus lacustris</i>			I		II	II					
<i>Lythrum salicaria</i>	+	r			II	r					
<i>Eleocharis palustris</i>					III						
<i>Equisetum fluviatile</i>			I			II			I	r	r
<i>Sparganium erectum</i>		+			r	r			I	r	
<i>Glyceria maxima</i>					II						
<i>Typha latifolia</i>									I		
<i>Phragmites australis</i>					+						
<i>Glyceria fluitans</i>					r	r					
<i>Rorippa amphibia</i>					+	r					
<i>Oenanthe aquatica</i>					r	+					
<i>Sagittaria sagittifolia</i>					r	I					

En plus : 2 : *Polygonum hydropiper* +, *Alisma plantago-aquatica* + ; 4 : *Alisma plantago-aquatica* r, *Veronica scutellata* +, *Carex vesicaria* I, *Lysimachia vulgaris* II, *Galium palustre* I, *Ranunculus flammula* r, *Calliargon cuspidatum* r, *Myosotis scorpioides* r, *Mentha aquatica* +, *Bidens tripartita* r, *Lycopus europaeus* r, *Cirsium palustre* r, *Scutellaria galericulata* r, *Hydrocotyle vulgaris* r, *Iris pseudacorus* r ; 5 : *Ranunculus lingua* + ; 8 : *Lythrum portula* I ; 9 : *Lythrum portula* I, *Solanum dulcamara* I.

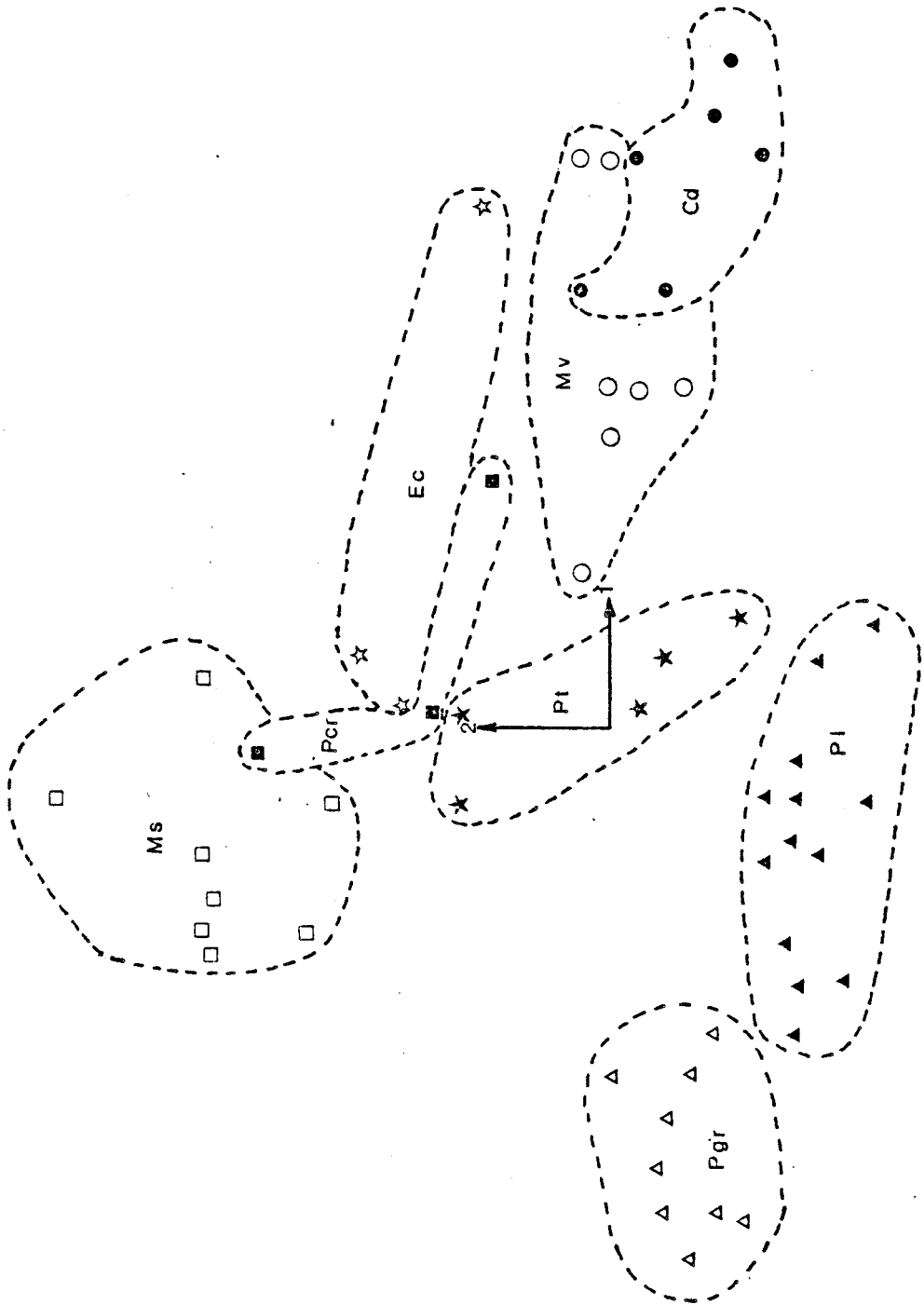
Associations : 1 *Myriophylletum alterniflori* Lemée 37  
 2 *Potametum obtusifolii* (Sauer 37) Carstensen 54  
 3 *Potameto-Najadetum marinae* Horvatic et Micev 63  
 4 *Potametum graminei* (Corill. 57) Tüxen 75  
 5 *Potametum lucentis* Hueck 31  
 6 *Potametum trichoidis* Freitag et al. 58  
 7 *Myriophylletum spicati* Soo 27  
 8 *Potametum crispum* Soo 27  
 9 *Elodeetum canadensis* (Pign. 53) Soo 64  
 10 *Myriophylletum verticillati* Lemée 37

plus caractéristiques de certains groupes d'associations. *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton trichoides*, *Potamogeton lucens*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton gramineus* sont en effet présentes dans la plupart des associations. Un groupe d'associations (1 à 3) est plus particulièrement caractérisé par *Myriophyllum alterniflorum*, à distribution atlantique, *Potamogeton obtusifolius* et *Najas minor* : ces associations se trouvent principalement dans des eaux oligo-mésotrophes et sur substrat sablonneux. Un autre groupe d'associations (9 à 11) est représenté par des espèces des milieux eutrophes, riches en calcium : *Myriophyllum verticillatum*, *Ranunculus circinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus* et *Elodea canadensis*, cette dernière y étant moins nettement localisée. Cette distinction dont la cause est de nature édaphique, est renforcée par les différences de composition floristique au niveau des espèces compagnes : *Chara contraria*, *Cladophora glomerata* et la présence des Lemnacées constituent des espèces différentielles pour le groupe d'associations eutrophes alors que les espèces du *Nitelion*, sont des espèces différentielles des autres associations et plus particulièrement *Nitella flexilis* pour le groupe oligo-mésotrophe sur substrat sablonneux.

Les espèces du *Nymphaeion* sont présentes sans toutefois se montrer fréquentes, excepté *Trapa natans* dans le *Potametum trichoidis*. *Nuphar lutea* possède une fréquence relativement faible ce qui justifie l'éclatement du *Myriophyllo-Nupharetum*. Enfin, le *Potametum graminei*, le *Potametum lucentis* et le *Potametum obtusifolii* s'installent assez souvent dans la ceinture d'hélophytes ou à son contact.

Le diagramme 1 donne les résultats de l'analyse factorielle des correspondances effectuée où sont projetés les relevés des tableaux condensés des associations du *Potamion* décrites précédemment et les espèces caractéristiques des associations. Les données floristiques ont été introduites avec l'abondance-dominance mais les espèces des *Phragmitetea* ont été éliminées. On remarque que l'axe 1 oppose le *Potametum graminei* au *Myriophylletum verticillati* et au *Ceratophylletum demersi* alors que l'axe 2 oppose le *Myriophylletum spicati* au *Potametum lucentis*. La partie centrale est occupée par le *Potametum trichoidis*. On constate aussi la proximité et donc les affinités synsociologiques de l'*Elodeetum canadensis* et du *Potametum crispi*. Il faut utiliser les axes 4 et 5 (diagramme 2) pour faire

DIAGRAMME 1 - ASSOCIATIONS DU PÔTAMON : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 1-2).  
UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES



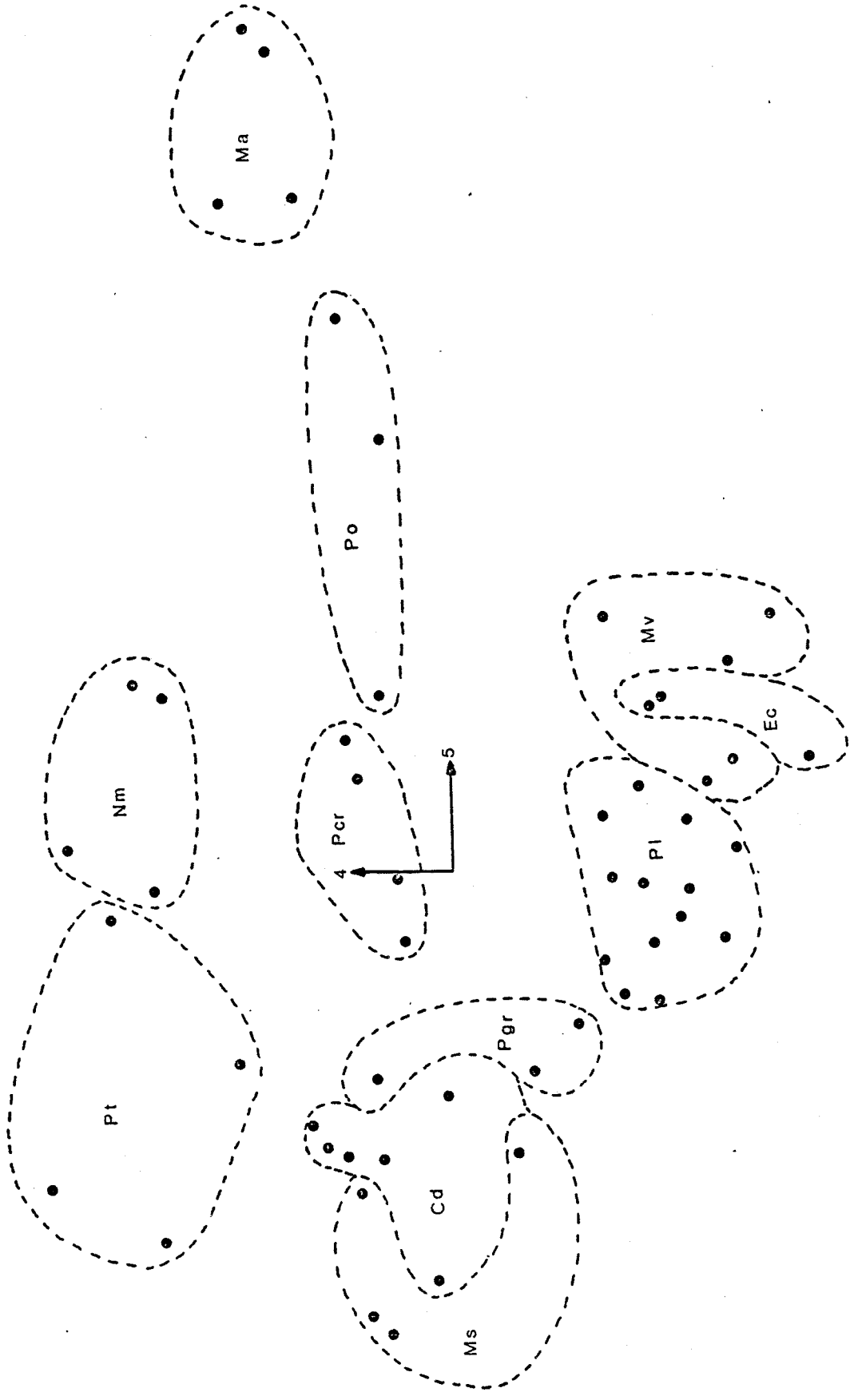


DIAGRAMME 2 - ASSOCIATIONS DU POTAMON : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 4-5).  
UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES





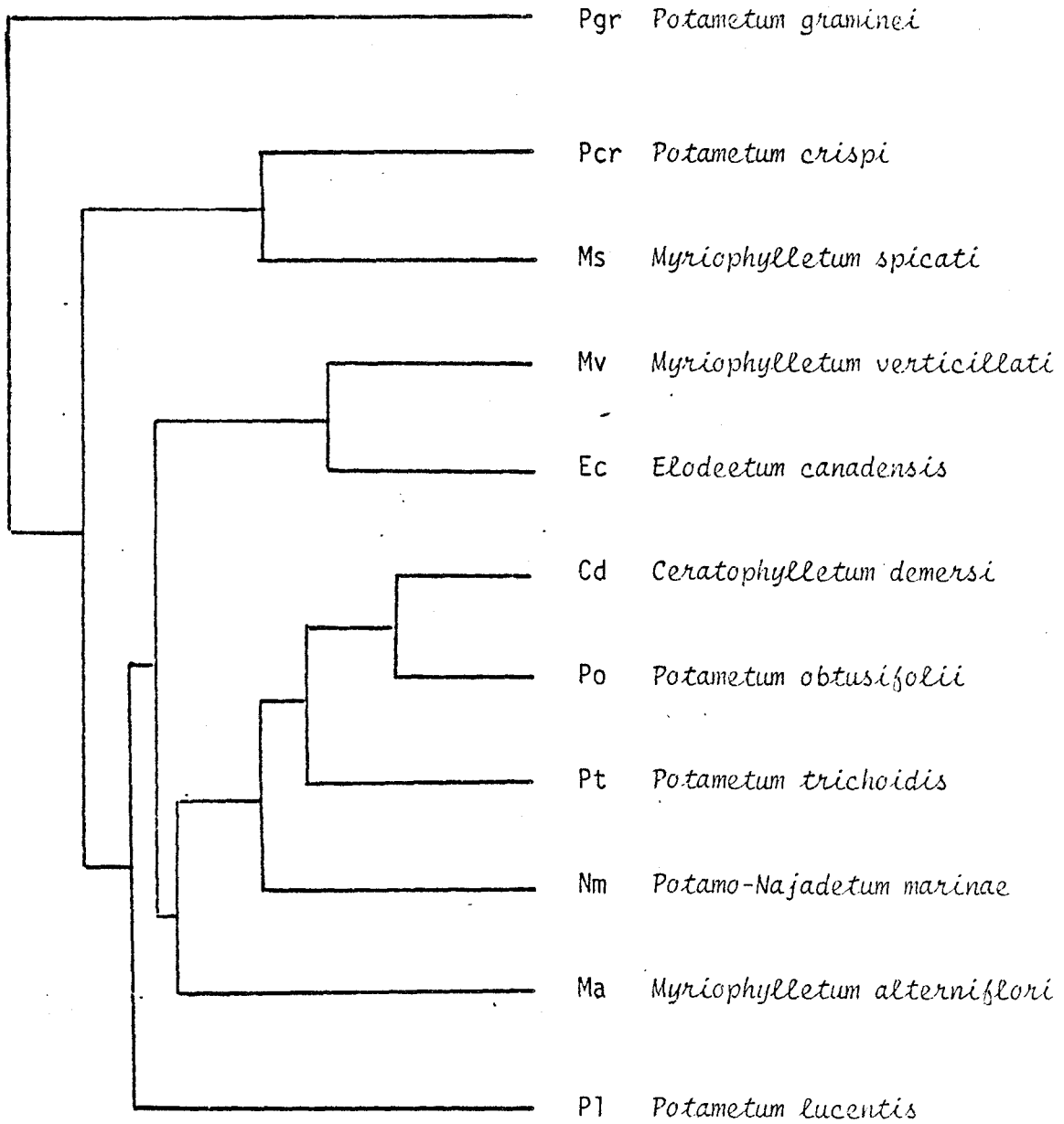


DIAGRAMME 3

ASSOCIATIONS DU POTAMION : AFFINITES SYNSOCIOLOGIQUES  
 D'APRES L'ANALYSE HIERARCHIQUE

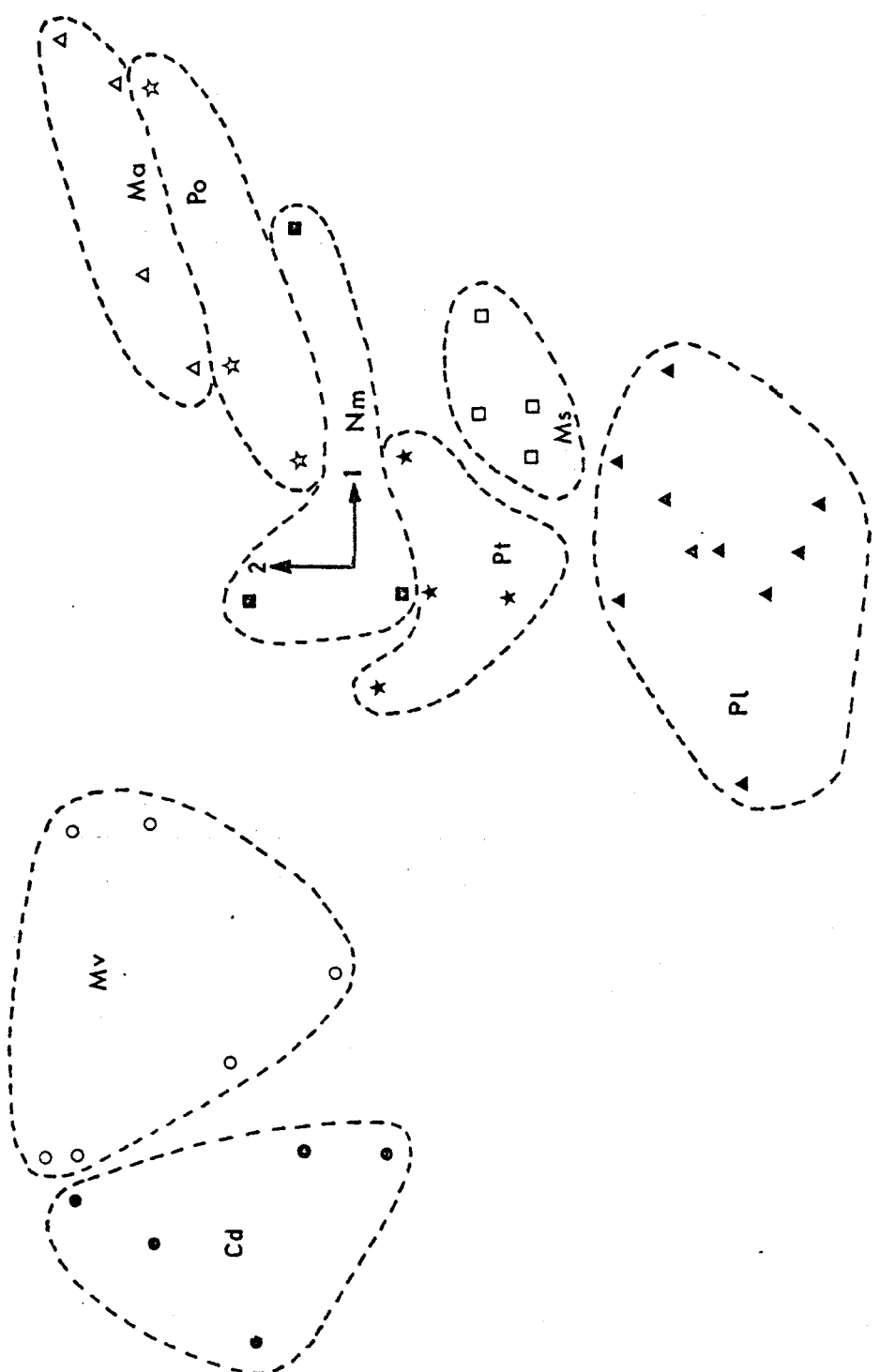
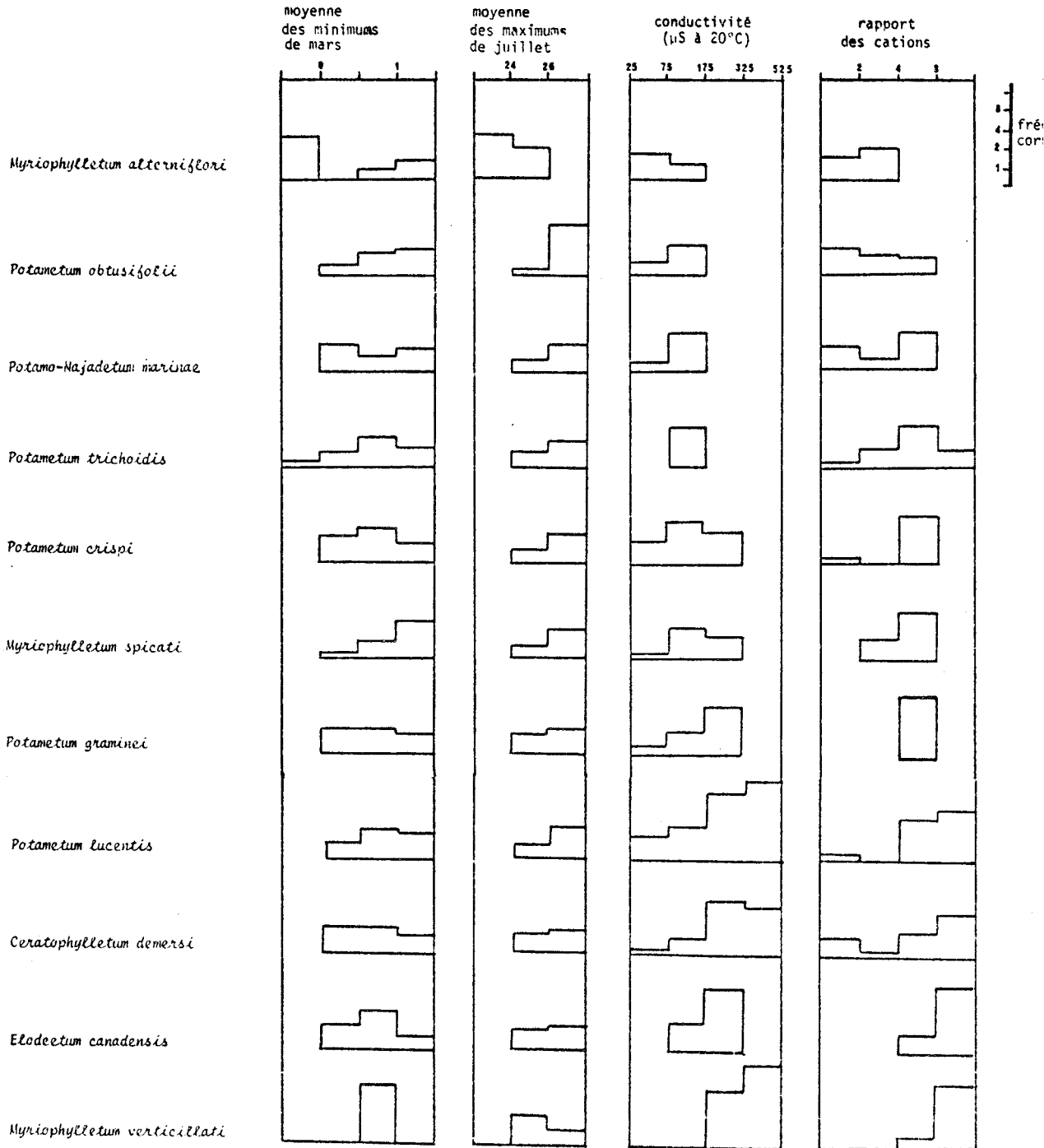


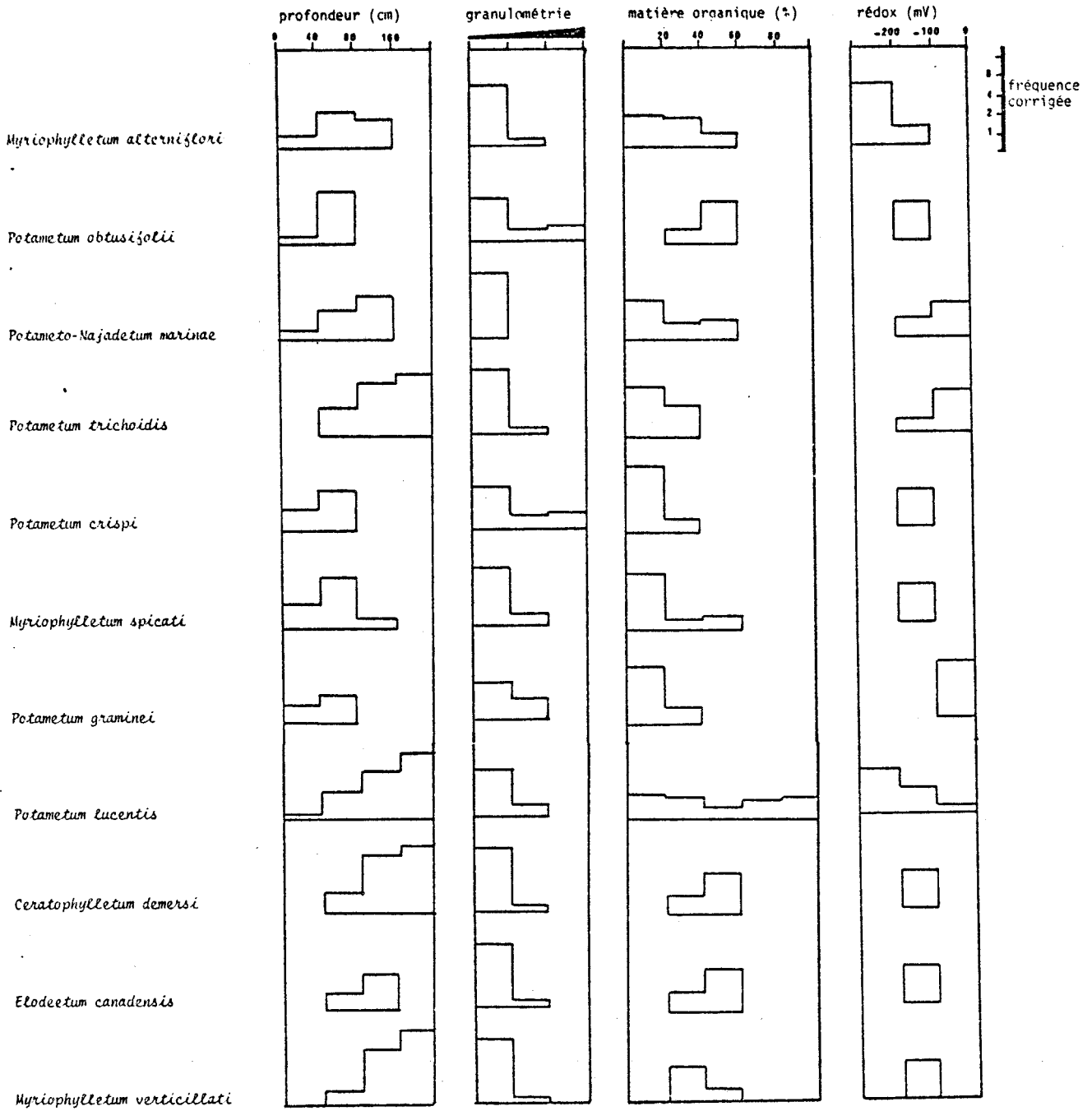
DIAGRAMME 4 - ASSOCIATIONS DU POTAMON : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 1-2).  
UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES



FIGURE 33 - ASSOCIATIONS DU POTAMION : PROFILS SYNECOLOGIQUES



suite de la figure 33



apparaître les affinités du *Myriophylletum alterniflori*, du *Potametum obtusifolii* et du *Potameto-Najadetum marinae*, ces associations étant assez proches du *Potametum trichoidis*. L'analyse hiérarchique complémentaire confirme l'originalité sociologique du *Potametum graminei* et du *Potametum lucentis* et les affinités des associations signalées précédemment (diagramme 3). Dans cette analyse, les relevés du *Ceratophylletum demersi* ont été, en fait, projetés en deux parties, l'une proche du *Potametum obtusifolii* et l'autre mêlée aux relevés du *Myriophylletum verticillati*, ce qui est en accord avec l'amplitude écologique importante de l'association. Le diagramme 4 a été obtenu par l'analyse des correspondances à partir des relevés sans tenir compte de l'abondance-dominance, donc sur la base de la seule présence. Toutefois, n'ont pas été introduits les relevés de l'*Elodeetum canadensis*, du *Potametum crispum* et du *Potametum graminei*. On y retrouve bien les affinités synsociologiques constatées dans le tableau synthétique : dans la partie gauche, un groupe formé par le *Myriophylletum verticillati* et le *Ceratophylletum demersi* qui s'oppose le long de l'axe 1 à un groupe formé par le *Myriophylletum alterniflori* et le *Potametum obtusifolii*. Le *Potametum lucentis* conserve son originalité, le long de l'axe 2.

Les profils synécologiques donnés par la figure 33 permettent de dégager les principales caractéristiques écologiques des associations du Potamion.

On remarque aisément la forte valeur discriminante des facteurs édaphiques, et plus spécialement ceux concernant la minéralisation de l'eau (mesurée par la conductivité et par le rapport cationique) : il existe une série écologique depuis les associations oligotrophes (*Myriophylletum alterniflori*) et oligo-mésotrophes et mésotrophes (*Potamo -Najadetum marinae*, *Potametum trichoidis*) jusqu'aux associations méso-eutrophes (*Potametum crispum*, *Myriophylletum spicatum*, *Potametum graminei*, *Elodeetum canadensis*) et eutrophes (*Potametum lucentis*, *Ceratophylletum demersi* et *Myriophylletum verticillati*). Les associations qui se développent dans la plus forte épaisseur d'eau (> 1,60 m) sont le *Potametum trichoidis*, le *Potametum lucentis*, le *Ceratophylletum demersi* et le *Myriophylletum verticillati*. Le sédiment est généralement de type gyttja, caractérisé par sa finesse et sa teneur en matière organique faible ou moyenne, celle-ci se trouvant incorporée dans un complexe argilo-humique de couleur jaunâtre à grisâtre

et de texture plus ou moins lâche. Le *Potametum lucentis* accepte de fortes teneurs en matière organique et des conditions très réductrices grâce au rhizome de *Potamogeton lucens* qui s'enfonce profondément dans le sédiment et dont le parenchyme lacunaire facilite la circulation de l'oxygène et sa diffusion. Cette possibilité de supporter l'accumulation de matière organique permet à l'association de résister à la progression des héliophytes et de former une strate inférieure dans leur ceinture (étang de Javoulet, n°240). Le *Potametum graminei*, le *Potametum trichoidis* et le *Potamo-Najadetum marinae* sont fixés dans un sédiment à la fois pauvre en matière organique et peu réducteur, en raison, vraisemblablement, de la minéralisation rapide de la matière organique sous l'effet d'une intense activité microbienne.

Enfin, on notera que le comportement des associations vis-à-vis des facteurs thermiques est assez homogène. Seul le *Myriophylletum alterniflori* se démarque nettement par un optimum dans les températures maximales les moins élevées : c'est bien là un caractère de l'influence climatique océanique pour la dition. Le *Myriophylletum spicati* apparaît comme l'association la plus thermophile, ainsi que le *Potametum obtusifolii*, pour les températures estivales.

Les différences de comportement synécologique apportent une aide pour l'interprétation de la distribution géographique des associations. Les aspects chorologiques seront précisés dans le chapitre III.

#### b) Alliance : *Nymphaeion* Oberdorfer 57

Cette alliance comporte une majorité d'associations dont les espèces caractéristiques sont des nymphéides . Elles admettent assez souvent des strates inférieures de myriophyllides ou de cératophyllides si bien qu'il se constitue des groupements stratifiés qui ont été fréquemment analysés comme des individus d'associations à la suite des recherches de KOCH (1926) mais qui peuvent être interprétés comme des synassociations.

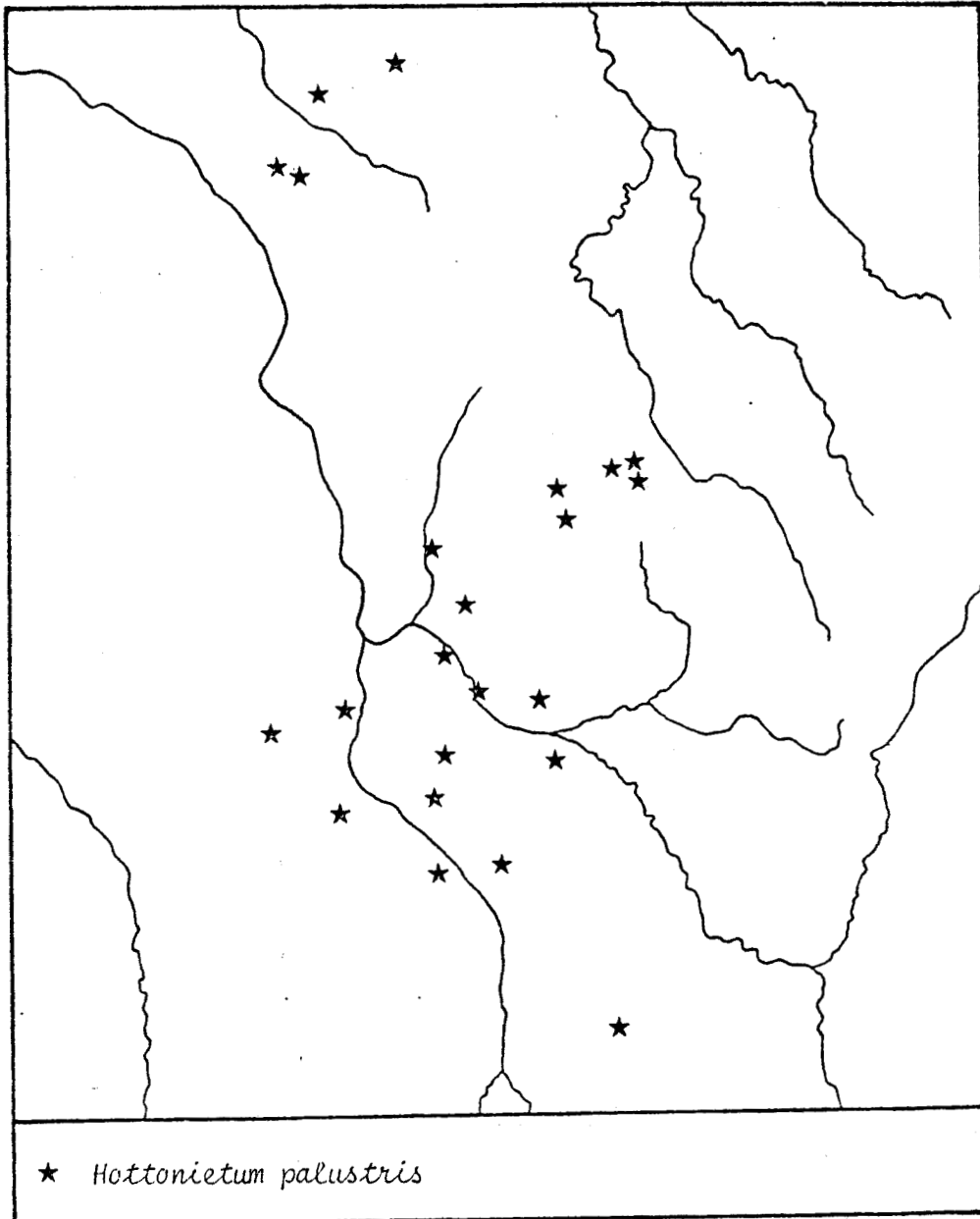
- *Hottonietum palustris* Tüxen 37 (tab. 36)

*Hottonia palustris* forme des peuplements dans un certain nombre d'étangs caractérisés généralement par leurs eaux mésotrophiques ou oligotrophiques. Le plus beau peuplement a été trouvé dans l'étang de Villemenant (n°279) en situation forestière : *Hottonia palustris* y est fixée par des racines adventives sur un substrat d'argile contenant des chailles siliceuses où se déposent des fragments grossiers de feuilles et de brindilles, à l'ombre de *Salix cinerea*. J'ai pu y observer le développement de l'*Hottonietum* : il s'est produit au fur et à mesure de la régression de peuplements très étendus de *Potamogeton natans* et de *Glyceria fluitans*. La carte 5 montre que l'association est bien représentée à proximité des grandes vallées de la Loire et de l'Allier ; cette distribution peut être mise en relation avec les trajets migratoires de nombreuses espèces d'oiseaux fréquentant les zones humides, le transport étant assuré à l'état de bourgeons qui se détachent facilement.

L'association est bien identifiée par *Hottonia palustris*. On peut y reconnaître deux sous-associations :

- une sous-association à *Potamogeton natans*, qui paraît la plus répandue et qui représente un stade d'évolution vers l'association à *Potamogeton natans* ;
- une sous-association à *Potamogeton lucens*, des eaux plus minéralisées et qui constitue un stade d'évolution vers le *Potametum lucentis*.

L'*Hottonietum palustris* a été observé, surtout dans des fossés, dans le nord de la France (GEHU 1959, MERIAUX 1978, WATTEZ 1968) et en Belgique (LEBRUN et coll. 1949), NOIRFALISE et DETHIOUX 1977) avec notamment une sous-association à *Oenanthe aquatica* et *Rorippa amphibia*. A la différence de ce que l'on observe dans la région, les Lemnacées et les Callitriches s'y développent souvent. L'association a été décrite dans le sud de l'Allemagne (OBERDORFER 1977) avec une sous-association à *Nuphar lutea* et dans le nord de l'Allemagne (WEBER-OLDECOP 1970) avec une sous-association à *Potamogeton obtusifolius* des eaux faiblement minéralisées et une sous-association à *Potamogeton crispus* des eaux assez fortement minéralisées. Elle est aussi connue en Allemagne de l'Est (HILBIG 1971) et en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970).

DISTRIBUTION DE L'*HOTTONIETUM PALUSTRIS*

On voit la diversité des sous-associations décrites. Cela montre les possibilités d'adaptation du type biologique particulier d'*Hottonia palustris* qui peut se développer au contact de nombreuses associations et supporter longtemps l'accumulation de sédiment organique. Si l'espèce a pu être prise comme caractéristique d'alliance (*Hottonion* Den Hartog et Segal 64), il apparaît nettement dans le tableau synthétique n°44 que l'*Hottonietum palustris* s'intègre naturellement dans le *Nymphaeion* et plus particulièrement dans un groupe d'associations caractérisé par *Potamogeton natans*. Quant



à *Ranunculus peltatus*, qui a été donné comme caractéristique de l'association par quelques auteurs, on doit le considérer comme caractéristique d'une association distincte.

- *Ranunculetum peltati* Sauer 45 (tab. 37)

*Ranunculus peltatus* Schrank se distingue de *Ranunculus aquatilis* L. avec lequel il a été longtemps confondu, par son nombre chromosomique et par des fleurs plus grandes dont les nectaires sont plus étroits à une extrémité au lieu d'être arrondis. *Ranunculus peltatus* est présent dans de nombreuses mares mais il peut former de beaux peuplements dans quelques étangs offrant des conditions mésotrophiques et un substrat sablonneux ou argileux (étang Neuf n°300, étang de Chassain n°025). Certaines années, ces étangs se recouvrent d'une magnifique nappe blanche due à la floraison vernale et éphémère de la Renoncule qui se développe en eau assez profonde (0,60 à 1 m) : ce spectacle malheureusement sporadique paraît lié à des conditions thermiques particulières.

Le tableau 37 permet de reconnaître :

- une sous-association à *Potamogeton natans*, décrite dans le nord de la France (GEHU 1959), en Allemagne (HORST, KRAUSCH et MÜLLER-STOLL 1966 ; WEBER-OLDECOP 1970) et en Belgique (NOIRFALISE et DETHIOUX 1977) ;
- une sous-association à *Juncus bulbosus* ssp. *bulbosus* var. *fluitans* Fries.

*Potamogeton natans* et *Juncus bulbosus* se développent plus tardivement que *Ranunculus peltatus* ce qui constitue une succession de phases. Cependant, la présence de *Potamogeton natans* semble bien liée aussi à l'enrichissement du sédiment en matière organique. *Glyceria fluitans*, reconnue comme différentielle d'association par GEHU (1961), HORST, KRAUSCH et MÜLLER-STOLL (1966), WIEGLEB (1979) ainsi que des espèces du genre *Callitriche* paraissent caractériser une sous-association des mares de la dition alors que je ne les ai pas rencontrées dans le *Ranunculetum peltati* des étangs : en eau

profonde, *Glyceria fluitans* forme habituellement des peuplements autonomes (cf. *Phragmitetea* p.204). DANGIEN et DECORNET (1977) ont également signalé l'existence du *Ranunculetum peltati* contenant *Glyceria fluitans* dans des mares du nord-est de la France.

TABLEAU 37

*Ranunculetum peltati* Sauer 45

N° du relevé	12/3	26/5	17/3	15/4
Nombre de segments	6	7	11	7
Nombre d'espèces	5	6	4	6
<hr/>				
C <i>Ranunculus peltatus</i>	2	1	3	3
<u>espèces du <i>Nymphaeion</i></u>				
d <i>Potamogeton natans</i>	+	1	4	
<i>Nymphaea alba</i>	3	+		
<i>Trapa natans</i>	1	1		
<i>Nuphar lutea</i>		1	1	
<u>espèce du <i>Potamion</i></u>				
<i>Potamogeton trichoides</i>	1	+		
<u>espèces des <i>Phragmitetea</i></u>				
d <i>Juncus bulbosus</i> var. <i>fluitans</i>				5
<i>Sagittaria sagittifolia</i> f. <i>obtusa</i>				+
<i>Oenanthe aquatica</i>				1
<i>Utricularia australis</i>				1
<hr/>				
CI	0,5	0,8	0,7	0,3

espèces supplémentaires : 15/4 : *Ulothrix zonata* 1 ;

17/3 : *Equisetum fluviatile* 1.

- *Potametum natantis* Soo 27 (tab. 38)

Généralement considéré comme une espèce caractéristique de l'alliance, *Potamogeton natans* a parfois été pris, avec d'autres espèces, pour caractéristique d'associations comme le *Potametum natanto-lucentis* Uhlig 38, le *Polygono-Potametum natantis* Soo 64 (HILBIG 1971) ou le *Potameto-Nupharetum* Müller et Görs 50. L'examen du tableau montre que, dans la dition, les peuplements de *Potamogeton natans* excluent *Potamogeton lucens*, *Nuphar lutea* et *Polygonum amphibium*. Je pense que ces espèces entrent en compétition, ce qui est illustré, pour *Potamogeton natans* et *Polygonum amphibium*, par les relevés de WIEGLEB (1979) effectués dans le Harz où les deux espèces ne cohabitent que rarement. On peut attribuer ces peuplements à une association autonome, le *Potametum natantis* Soo 27. Cette autonomie est confirmée par le tableau donné par CORILLION (1957) qui indique des végétations à *Potamogeton natans* dans le Massif armoricain et dans la Dombes, dans des eaux mésotrophiques à méso-eutrophiques. De telles potamaies ont été aussi décrites en Belgique, notamment en Ardenne belge (NOIRFALISE et DETHIOUX 1977) dans les eaux mésotrophes et elles sont aussi citées en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970). Curieusement, l'association n'est pas indiquée dans le nord de la France : en fait, elle est considérée comme un faciès du *Myriophyllo-Nupharetum* (MERIAUX 1978). Je l'ai principalement rencontrée dans les eaux oligotrophiques à mésotrophiques et souvent dans des étangs soumis à des influences thermiques estivales plutôt fraîches de type submontagnard (Morvan, Nivernais central). L'association vient au contact de l'*Hottonietum palustris* et du *Ranunculetum peltati* auxquels elle paraît succéder assez souvent. Elle se trouve en compétition sévère avec les peuplements de *Nymphaea alba* ou de *Glyceria fluitans*. D'après le tableau, on peut considérer que *Nitella flexilis* constitue une différentielle de sous-association bien qu'il s'agisse en fait d'une synassociation. En Belgique, il semble qu'*Elodea canadensis* constitue aussi une différentielle de sous-association car elle se trouve assez fréquemment en strate inférieure, d'après les relevés de NOIRFALISE et DETHIOUX (1977). J'ai trouvé ce groupement dans l'étang de Sauvigny-les-Bois (n°318) où il a succédé en quelques années à un groupement à *Polygonum amphibium* et *Myriophyllum spicatum* : il s'agit d'un exemple typique de substitution de végétation à la suite de modifications même faibles d'un facteur écologique indéterminé (fluctuations thermiques annuelles ou modifications dans la composition

chimique de l'eau ou du sédiment). L'association paraît cependant plus sensible au facteur thermique qu'à la minéralisation, comme le laisse penser sa distribution dans la plupart des massifs de moyenne altitude de l'Europe centrale et occidentale (Bretagne, Ardenne, Jura Souabe, Harz...) sur des substrats géologiques variés.

- *Nymphaeëtum albae* Vollm. 47 em. Oberd. apud Oberd. et al. 57 (tab. 39)

Les peuplements à *Nymphaea alba* sont répandus dans les étangs oligotrophiques et oligomésotrophiques, en particulier dans les étangs à substrat sablonneux du Morvan où l'espèce s'installe souvent comme pionnière. Cependant, son optimum de développement se produit dans les étangs à sédiment de type gyttja fortement enrichi en matière organique produite par une ceinture d'hélophytes (*Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*). L'association s'implante souvent dans d'autres associations du *Nymphaeion* (*Potametum natantis*) et du *Potamion* et elle constitue des synassociations avec les associations d'hélophytes. Elle représente alors une association de type climacique pour la végétation aquatique : cette évolution, qui se produit dans des étangs installés sur des substrats divers, aboutit à une convergence physiologique renforcée par l'évolution parallèle de la végétation amphibie vers la phragmitaie. *Nymphaea alba* trouve son optimum dans les étangs dystrophiques, enrichis en matière organique et dont les eaux sont brunes. Dans les étangs eutrophiques, riches en hydrogénocarbonate de calcium, la minéralisation de la matière organique est plus rapide et son accumulation est plus limitée : le *Nymphaeëtum albae* est fortement concurrencé par d'autres associations comme le *Myriophyllo-Nupharetum* ou le *Trapaetum natantis* ; il se forme alors des mosaïques durables. Une sous-association à *Utricularia australis* peut être reconnue dans le tableau ; elle a été signalée par HILBIG (1971) en Allemagne centrale. L'association typique a été citée par CORILLION (1957) en bordure du Massif armoricain, où elle n'est pas très répandue et où elle est accompagnée par des associations du *Nitellion* (*Nitelletum translucentis* et *Nitelletum syncarpae*) , ce qui est aussi le cas dans certains étangs du centre de la France (relevé 59/6). Le *Nymphaeëtum albae* a été observé encore en Sologne par ALLORGE et GAUME (1925) où il forme une synassociation avec le *Myriophylletum alterniflori* ; dans le Nord de la France (FROMENT 1953) et en Belgique (NOIRFALISE et

DETHIOUX 1977) où il donne fréquemment des synassociations avec des groupements du Potamion comportant *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*.

- *Myriophyllo-Nupharetum* Koch 26 et *Nupharetum luteae* n.n. (tab. 40)

Bien souvent décrite dans les travaux phytosociologiques en raison de sa large distribution (cf. WEBER-OLDECOP 1970), cette association représente l'exemple d'un groupement complexe. L'examen des tableaux phytosociologiques laisse parfois perplexe : on y trouve tantôt l'association représentée par un faciès à *Myriophyllum spicatum* (MERIAUX 1978) ou à *Myriophyllum verticillatum* (FREITAG, MARKUS et SCHWIPPL 1958), tantôt constituée par une superposition de strates qui constituent à l'évidence une synassociation. De très nombreuses variantes et parfois des associations ont été proposées pour en traduire la diversité phytosociologique. LEMEE (1937), qui considérerait toutes les strates d'un groupement comme les composantes d'un individu d'association, a cependant proposé le *Myriophylletum verticillati* comme association distincte. De la même façon, on trouve un groupement à *Potamogeton obtusifolius* et *Nuphar lutea* cité par WEBER-OLDECOP (1970), un *Potameto-Nupharetum* (Panknin 41) Müller et Görs 50 où *Nuphar lutea* est accompagné par *Potamogeton natans* et un *Nupharetum albo-lutei* Nowinski 28. Pour certains auteurs, il s'agit du *Myriophyllo-(verticillati)-Nupharetum* (SAUER 1937), pour d'autres, d'une association à *Myriophyllum spicatum* et *Nuphar lutea* (LEBRUN et al. 49). FREITAG et al. 58 y reconnaissent plusieurs variantes et faciès (à *Myriophyllum verticillatum*, à *Ceratophyllum demersum*, à *Trapa natans*, à *Salvinia natans*, à *Isolepis fluitans*).

L'examen du tableau 40 montre une situation beaucoup plus simple, si l'on veut bien considérer le *Myriophyllo-Nupharetum* comme une combinaison variable d'associations (synassociation). On y voit une association caractérisée par *Nuphar lutea*. Les relevés 1 à 5 constituent une sous-association des eaux oligo-mésotrophiques qui pourrait être rapprochée du groupement à *Nuphar lutea* et *Potamogeton obtusifolius* cité par WEBER-OLDECOP (1970). Les relevés 6 et 7 constituent la sous-association typique, à *Myriophyllum spicatum*. Le relevé 8 pourrait constituer une sous-association à *Nitella syncarpa*.

Cette association à *Nuphar lutea* ne devrait plus être appelée *Myriophyllo-Nupharetum* Koch. 26 car elle n'en constitue qu'un élément. Je l'appellerai provisoirement *Nupharetum luteae* (Koch. 26) n.n.

D'un point de vue dynamique, cette association apparaît au-dessus des associations du *Potamion* ou du *Nitellion* auxquelles elle succède dans les milieux mésotrophes : par suite de l'accumulation de matière organique, sous forme d'un sédiment de type gyttja, les espèces du *Potamion* ou du *Nitellion* disparaissent progressivement alors que le rhizome du *Nuphar* se développe à la surface de la vase. Lorsque l'accumulation devient plus importante, *Nymphaea alba* s'installe dans le *Nupharetum luteae* grâce à ses rhizomes enfouis dans la vase et des mosaïques peuvent se former : c'est alors le *Nupharetum albo-lutei* Nowinski 28 qui représente en fait une sous-association à *Nymphaea alba*, rarement réalisée en raison de la compétition entre les deux *Nymphaeacées*.

Le *Nupharetum luteae* a été décrit sous le nom de "végétation à *Nuphar luteum*" par CORILLION (1957) dans le Maine et l'Anjou où il ne paraît pas très répandu et dans la Dombes, le Jura et la Haute-Savoie, accompagné soit de *Nitella* diverses soit de *Chara*, selon la teneur de l'eau en hydrogénécarbonate de calcium. L'association est citée dans le nord de la France (FROMENT 1953, GEHU 1959), en Belgique, où l'association se trouve dans les eaux eutrophes du Brabant en compagnie de Lemnacées et d'espèces du *Potamion* (NOIRFALISE et DETHIOUX 1977). Le *Myriophyllo-Nupharetum* Koch. 26 est décrit en Alsace (KAPP et SELL 1965), en de très nombreux secteurs d'Allemagne et d'Europe centrale.

- *Trapa natans* Müller et Görs 60 (tab. 41)

*Trapa natans* est une espèce répandue dans la région où elle forme de beaux peuplements parfois très envahissants. Cependant sa distribution est inégale. La carte (cf. annexe IV B) montre qu'elle est absente sur le nord et le centre du Morvan et qu'elle est peu fréquente en Puisaye ; sur le sud du Morvan, sa présence est sporadique et le développement de peuplements est lié à la réalisation de conditions thermiques suffisantes pour un développement des fruits. L'association possède donc un caractère thermophile évident.

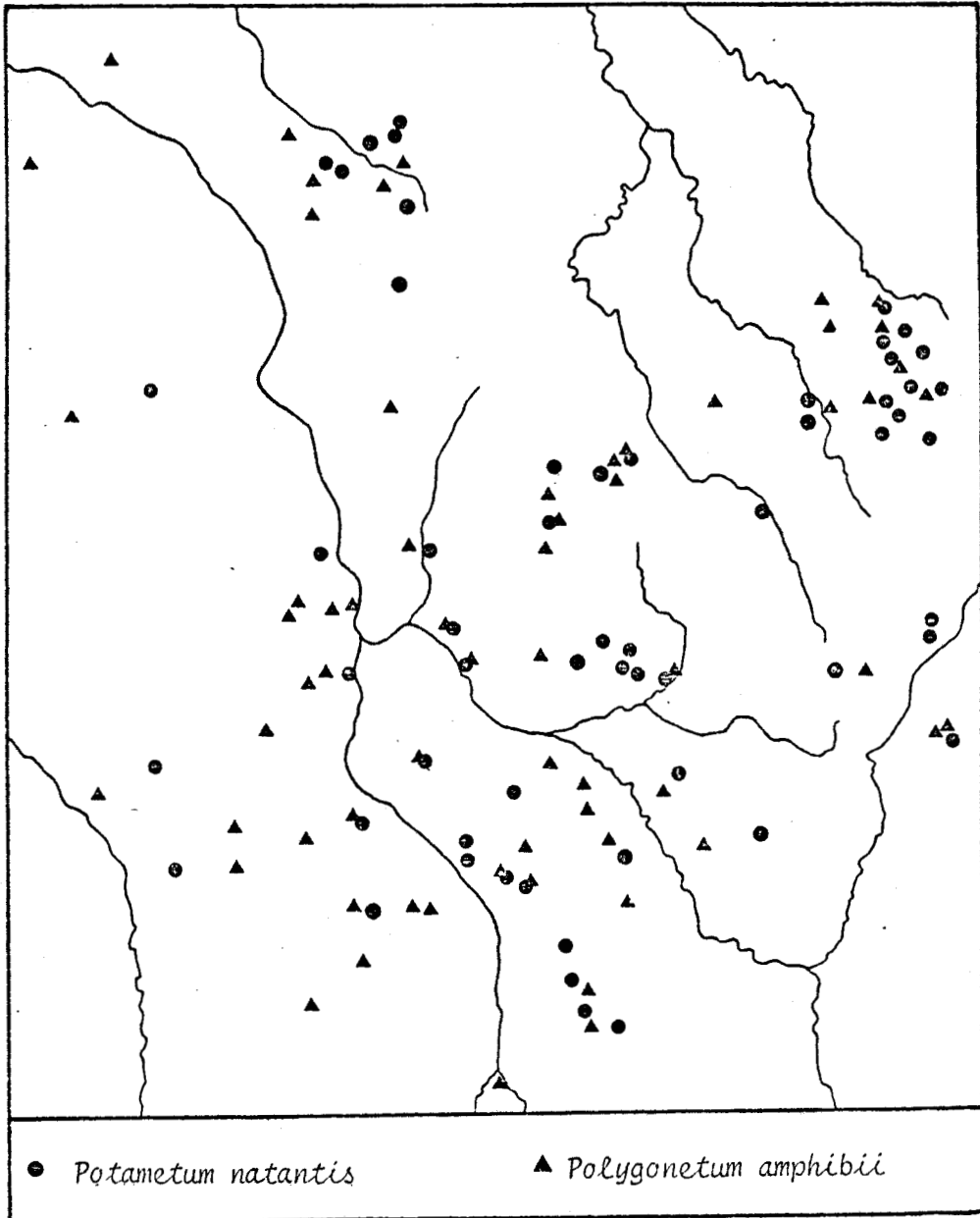
Le tableau 41 révèle la pauvreté de l'association en espèces en raison de la vitalité de la châtaigne d'eau et de son pouvoir couvrant : la juxtaposition des rosettes de feuilles flottantes constitue un écran pour la lumière, ce qui empêche le développement des strates de myriophyllides, de cératophyllides ou de charides lorsque le recouvrement devient trop important. Les autres nymphéides sont évincées par la compétition sauf *Nymphaea alba* qui peut s'installer lorsque la teneur en matière organique du sédiment devient forte. Le *Trapa natans* se rencontre dans les eaux mésotrophiques, sur un gyttja peu évolué, et il s'installe dans les associations du *Nitellion* ou du *Potamion*. Absent du nord de la France, il a été bien identifié par CORILLION (1957) sous le nom de "végétation à *Trapa natans*" : il fournit un tableau de relevés provenant de la Dombes, du Maine armoricain et des Deux-Sèvres alors que l'association n'est pas signalée en Sologne ou dans la Brenne. En Allemagne, elle a été considérée comme une variante à *Trapa natans* du *Myriophyllo-Nupharetum* par FREITAG, MARKUS et SCHWIPPL (1958) qui en ont donné des relevés dans la vallée de l'Elbe. Ces mêmes relevés sont considérés par HILBIG (1971) comme une sous-association à *Nuphar lutea* du *Trapa natans* défini par MÜLLER et GÖRS (1960). L'association a été aussi décrite dans le sud de l'Allemagne par PHILIPPI (1969), HILBIG (1971), OBERDORFER (1977) et en Europe centrale où elle est fréquente (KARPATI 1963, KRAUSCH 1965), ce qui atteste son caractère thermophile.

- *Polygonetum amphibii* (Soo 27) Egger 33 (tab. 42)

*Polygonum amphibium* forme *natans* est fréquent et il constitue parfois de beaux peuplements soit comme espèce pionnière dans des étangs à substrat aussi bien sablonneux qu'argileux, soit comme ceinture de végétation en bordure interne des hélophytes, où il peut pénétrer (cf. *Scirpetum lacustris*, p.216). Le tableau 42 montre la pauvreté spécifique du groupement ; bien qu'il soit considéré généralement comme une association, il est cependant bien autonome et suffisamment répandu pour l'admettre comme une association, d'ailleurs décrite, le *Polygonetum amphibii* (Soo 27) Egger 33. On ne peut regarder ce groupement comme un simple faciès du *Myriophyllo-Nupharetum* Koch 26 et si les Nymphaeacées s'y trouvent de temps à autre, c'est l'indication d'une évolution de l'association à la suite d'une modification du substrat qui s'est recouvert d'un sédiment de type gyttja.

CARTE 6

DISTRIBUTION DU POLYGONETUM AMPHIBII ET DU POTAMETUM NATANTIS





Le groupement a été indiqué par CORILLION (1957) dans le Maine armoricain (2 relevés), dans le nord de la France (MERIAUX 1978, 1 relevé) ce qui est bien peu comparativement à la distribution assez large et à la fréquence de *Polygonum amphibium*.

Le groupement à *Polygonum amphibium* a été cité en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970) et décrit en Allemagne en plusieurs régions (OBERDORFER 1977, qui utilise les relevés de plusieurs auteurs : JESCHKE 1959, HILD 1964, HILBIG 1971, WIEGLEB 1979). HILBIG (1971) rattache des groupements à *Polygonum amphibium* dépourvus de *Potamogeton natans* au *Polygono-Potametum natantis* Soo 64, lequel devrait être nettement dissocié en *Potametum natantis* Soo 27 et en *Polygonetum amphibii* comme SOO l'avait initialement réalisé. En effet, ces deux associations me paraissent concurrentes et il est possible de les rencontrer dans une même dition avec, dans un petit nombre de cas, une coexistence dont le caractère temporaire est souligné par l'inégalité des abondances de *Polygonum amphibium* et de *Potamogeton natans* lorsque ces deux espèces de même type biologique sont présentes ensemble (cf. les relevés de WIEGLEB 1979 et le tableau synthétique du *Nymphaeion* de HILBIG, tableau 4, colonne 11).

J'ai pu constater le résultat de cette compétition dans un changement rapide de végétation qui s'est produit en quelques années dans l'étang de Sauvigny-les-Bois (n°318) où une végétation à *Potamogeton natans* et *Elodea canadensis* a succédé à une végétation à *Polygonum amphibium* et *Myriophyllum spicatum* (donnée par le relevé 84/2 où l'on voit la présence très faible de *Potamogeton natans*). On peut voir aussi l'effet de la concurrence entre le *Potametum natantis* et le *Polygonetum amphibii* sur la carte 6 où la complémentarité de la distribution géographique apparaît, ainsi que dans les indications de WIEGLEB (1979) qui trouve, sur un secteur limité du Harz, les peuplements de *Polygonum amphibium* dans les eaux troubles et peu minéralisées alors que les peuplements à *Potamogeton natans* sont dans les eaux claires et assez fortement minéralisées.

- groupement à *Potamogeton nodosus* (tab. 43)

*Potamogeton nodosus* est plus fréquent dans les eaux courantes riches en hydrogénocarbonate de calcium du Berry et du Nivernais (BOREAU 1857, LE GRAND 1894, GAGNEPAIN 1900a; observations personnelles dans la Nièvre à Nevers et dans le canal entre Apremont et le Guétin, Cher) que dans les eaux calmes des étangs. Je ne l'ai rencontré en effet que dans une "boire" de l'Allier, petit étang naturel formé dans une dépression alluviale et dans l'étang Saint-Pierre (276) créé sur un petit cours d'eau du Nivernais calcaire où l'espèce avait été citée par GAGNEPAIN (1900a). Là (relevés 77/2 et 77/3) elle forme un vaste peuplement, pénétrant jusque dans la ceinture de *Phragmites australis*. L'espèce, malgré son caractère rhéophile, peut donc occuper des eaux calmes. Etant donné les possibilités offertes par plusieurs étangs du Nivernais, il peut paraître surprenant que ce peuplement au caractère eutrophe ne soit pas plus répandu. Il faut peut être voir l'effet de la concurrence du *Polygonetum amphibii*, très tolérant pour la minéralisation de l'eau et la nature du substrat, et celle du *Potametum natantis* que l'on rencontre aussi dans des eaux minéralisées.

TABLEAU 43

Groupement à *Potamogeton nodosus* (*Potametum nodosi* Segal 68)

N° du relevé	R24	77/2	77/3
Nombre de segments (ou m2)	(4)	5	5
Nombre d'espèces	5	5	2
C <i>Potamogeton nodosus</i>	3	3	5
<u>Compagnes</u>			
<i>Ceratophyllum demersum</i>	2		
<i>Spirodela polyrhiza</i>	2		
<i>Lemna minor</i>	1		
<i>Utricularia australis</i>	1		
<i>Phragmites australis</i>		4	+
<i>Scirpus lacustris</i>		1	
<i>Sparganium erectum</i>		1	
<i>Carex acutiformis</i>		+	
CI	0,7	0,5	0

*Potamogeton nodosus* paraît moins apte à se maintenir par son rhizome dont l'extrémité la plus récente subsiste dans le sédiment (ROYER 1881) alors que *Potamogeton natans* et surtout *Polygonum amphibium* y sont fortement fixés par leur rhizome ramifié, parfois très long, capable de bourgeonner sur toute sa longueur. D'ailleurs, dans l'étang Saint-Pierre, le *Polygonetum amphibii* est juxtaposé au groupement à *Potamogeton nodosus* sans qu'il y ait interpénétration (cf. profil P77) : la compétition provoque une dissociation latérale des deux groupements de nymphéïdes :

Ce groupement peut être rattaché au *Potametum nodosi* proposé par SEGAL (1968).

- groupement à *Potamogeton polygonifolius*

*Potamogeton polygonifolius* se rencontre dans les ruisseaux du nord du Morvan mais très rarement dans les étangs. J'ai observé sa présence en quelques points seulement, dans des eaux peu profondes de la bordure plus ou moins tourbeuse d'étangs de la Puisaye (étang de Chassain, n°025) et du nord du Morvan (étang de Vernidard, n°036) et étang Larmier (n°323). L'espèce y est peu abondante et occupe des surfaces restreintes. Le relevé suivant provient de la queue de l'étang Larmier, au contact d'une aunaie à *Carex paniculata* :

- R46 (surface 4 m<sup>2</sup>, 8/8/79) : *Potamogeton polygonifolius* 4 ;  
*Ranunculus peltatus* ? (juvénile) 1 ; *Utricularia* sp. (juvénile) 1 ;  
*Callitriche truncata* ssp. *occidentalis* + ; *Lemna minor* +.

En l'absence de relevés plus nombreux, il est assez délicat de dégager la position synsystématique de ce groupement. On pourrait le rattacher au *Potametum polygonifolii* Segal 65 sans toutefois admettre l'alliance *Potamion polygonifolii* Den Hartog et Segal 64. Je pense plutôt qu'il s'agit d'une variante appauvrie de l'*Hyperico-Potametum oblongi* (Allorge 26) Br. Blanquet et Tüxen 50, association à caractère atlantique que CORILLION (1957) a signalée dans le Massif armoricain sous le nom de "végétation à *Potamogeton polygonifolius*" et qui existe également dans les fossés à Sphaignes de Sologne (ALLORGE et GAUME 1925) ainsi que dans les ruisselets du Limousin (BRUNERYE 1962). Dans ce cas, le groupement peut être inséré

dans l'*Hypericion elodis* de la classe des *Littorelletea*, près du *Scirpetum fluitantis*.

### Caractères synsociologiques et synécologiques du *Nymphaeion*

Le tableau 44 donne une vue d'ensemble sur les associations du *Nymphaeion* de la dition. Elles forment deux groupes distincts :

- un groupe représenté par le *Nymphaeëtum albae*, le *Potametum natantis*, le *Ranunculetum peltati* et l'*Hottonietum palustris*, où *Nymphaea alba* et *Ranunculus peltatus* sont les espèces les plus représentatives ;
- un groupe constitué par le *Nupharetum luteae*, le *Trapetum natantis*, le *Polygonetum amphibii* et le groupement à *Potamogeton nodosus*, marqué par l'absence ou la rareté des espèces du groupe précédent.

Cette différence est accentuée par le fait que le deuxième groupe est fréquemment accompagné par des espèces caractéristiques du *Potamion*, en particulier le *Nupharetum luteae* : la stratification de nymphéides et de myriophyllides prise dans son ensemble est à l'origine de la synassociation complexe décrite communément sous le nom de *Myriophyllo-Nupharetum* Koch 26. Le premier groupe d'associations est accompagné par un lot d'espèces différentes que je rattacherai à un ordre *Glycerio-Sparganion* Br. Bl. et Siss. 42 (cf. p. 201) de la classe *Phragmitetea* qui se développe lorsque les ceintures d'hélophytes sont détruites ou dégradées.

Une analyse des correspondances et une analyse hiérarchique ont été réalisées avec les espèces affectées de leur coefficient d'abondance-dominance ; les hydrophytes seules ont été retenues, avec aussi des hélophytes susceptibles de réaliser des synassociations avec les associations du *Nymphaeion* (*Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*).

TABLEAU 44

TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE NYMPHAEION Oberd. 57

N° de l'association	1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre de relevés élémentaires	121	79	31	25	73	70	46	11
Nombre d'espèces	14	18	12	19	13	20	17	9

espèces caractéristiques du Nymphaeion

<i>Nymphaea alba</i>	V	II	II	I		+		r
<i>Potamogeton natans</i>	I	V	IV	III			r	r
<i>Ranunculus peltatus</i>		+	IV	I		r	r	
<i>Hottonia palustris</i>	+	r		V				
<i>Trapa natans</i>			II	I		V		I
<i>Nuphar lutea</i>			II	r		r	V	I
<i>Polygonum amphibium</i>		r		II		r	r	V
<i>Potamogeton nodosus</i>								V

espèces du Potamion

<i>Potamogeton trichoides</i>			+			+	r	
<i>Myriophyllum spicatum</i>		r				r	I	I
<i>Najas minor</i>						+	I	r
<i>Potamogeton lucens</i>				II		I	+	
<i>Potamogeton obtusifolius</i>						+		r
<i>Ranunculus trichophyllus</i>							r	
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>							r	
<i>Callitriche hamulata</i>							r	
<i>Elodea canadensis</i>		r					r	
<i>Ceratophyllum demersum</i>							I	
<i>Ranunculus circinatus</i>							+	
<i>Potamogeton acutifolius</i>					I			

espèces des Nitelletea, Algetea, Lemnetea

<i>Nitella syncarpa</i>	II						I	
<i>Nitella flexilis</i>		+				r	II	
<i>Spirogyra bellis</i>							r	
<i>Spirogyra decimina</i>								r
<i>Ulothrix zonata</i>			r				r	r
<i>Lemna minor</i>								+
<i>Spirodela polyrhiza</i>								+

espèces des Phragmitetea

<i>Utricularia australis</i>	II		+	III		r		+
<i>Oenanthe aquatica</i>	+	r	r	r				
<i>Rorippa amphibia</i>	+							+
<i>Sagittaria sagittifolia</i>			r	II				
<i>Glyceria fluitans</i>		+		r				
<i>Juncus bulbosus</i> var. <i>fluitans</i>		+	II					
<i>Alisma plantago-aquatica</i>		r						

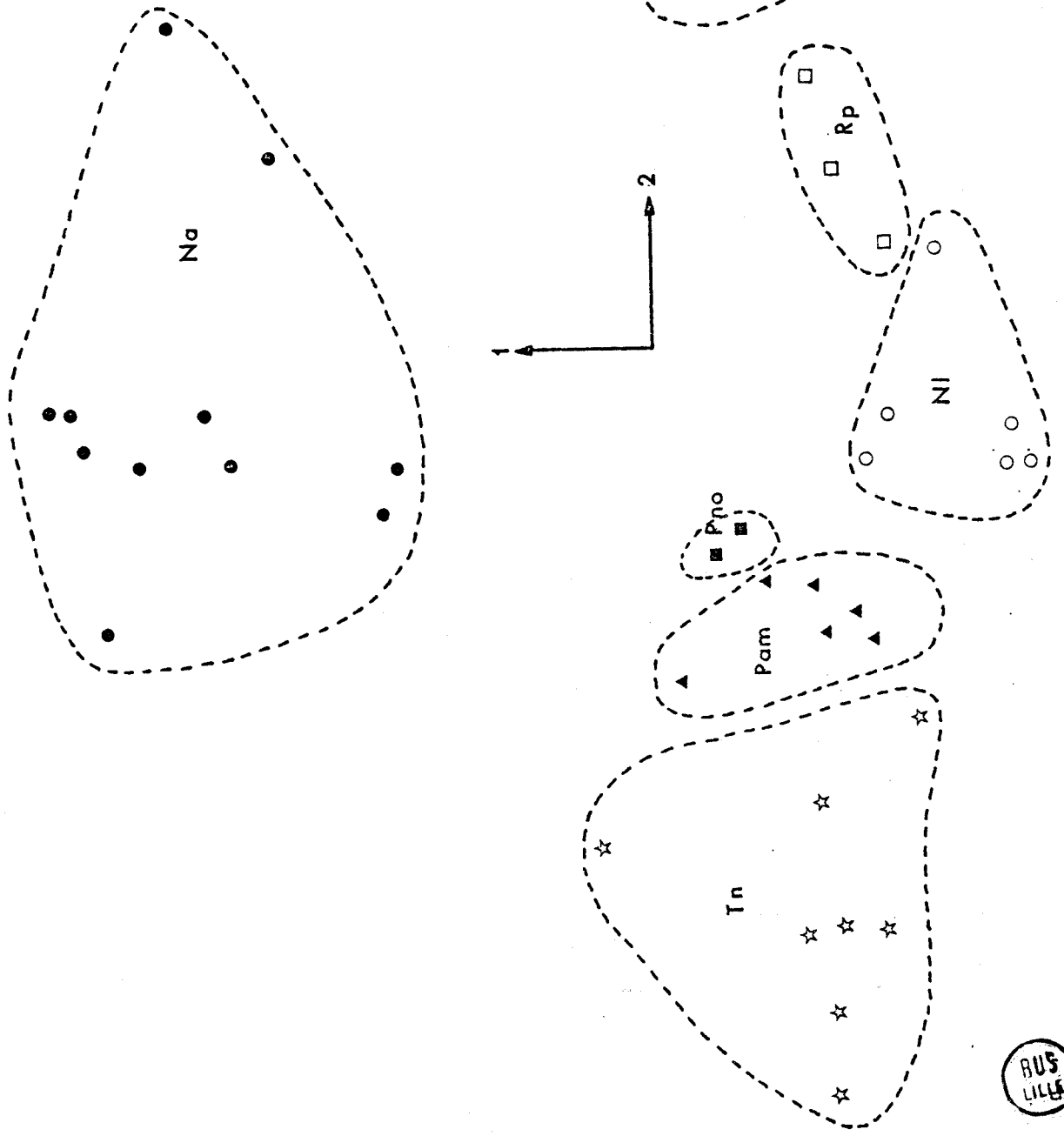
  

<i>Equisetum fluviatilis</i>	- I	II	+	I		r	+	
<i>Scirpus lacustris</i>	+	+		II				II
<i>Sparganium erectum</i>		r		I				II
<i>Phragmites australis</i>	+							III
<i>Lythrum salicaria</i>	+			I			+	
<i>Carex elata</i>	+					I		
<i>Typha latifolia</i>						r	+	

Espèces supplémentaires : 1 : *Carex lasiocarpa* I, *Carex vesicaria* + ; 2 : *Typha angustifolia* +, *Glyceria maxima* r, *Eleocharis palustris* r ; 4 : *Ranunculus lingua* +, *Carex vesicaria* r ; 7 : *Rumex hydrolapathum* r, *Eleocharis palustris* +, *Carex acuta* + ; 8 : *Carex acutiformis* +.

Associations : 1 *Nymphaetum albae* Vollm. 47 em Oberd. 67  
 2 *Potametum natantis* Soo 27  
 3 *Ranunculetum peltati* Sauer 45  
 4 *Hottonietum palustris* Tüxen 37  
 5 *Trapetum natantis* Müller et Görz 60  
 6 *Nupharetum luteae* (Koch 26) nov. nom.  
 7 *Polygonetum amphibii* (Soo 27) Eggler 33  
 8 groupement à *Potamogeton nodosus*

DIAGRAMME 5 - ASSOCIATIONS DU NYMPHAEION : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 1-2).  
UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES



L'analyse des correspondances (diagramme 5) montre l'individualité des associations décrites et notamment l'indépendance du *Nymphaeëtum albae* et du *Nupharetum luteae*, ce dernier ayant des affinités synsociologiques avec le *Polygonetum amphibii*. On remarque également les affinités entre le *Potametum natantis*, le *Ranunculetum peltati* et le *Hottonietum palustris*. En raison de la complexité des interactions des facteurs écologiques, il est difficile de déceler, à travers cette analyse floristique, les tendances écologiques exprimées par ces associations. Cependant, on peut considérer que le long de l'axe 1 les associations se disposent selon un gradient en rapport avec la teneur en matière organique du sédiment, celle-ci augmentant du *Trapetum natantis* au *Nymphaeëtum albae*; l'axe 2 pourrait avoir une signification climatique, le *Potametum natantis* étant l'association la moins thermophile et le *Trapetum natantis* possédant un caractère thermophile accentué, comme le montre l'analyse synécologique. Le diagramme 6, donné par l'analyse hiérarchique, confirme les résultats de l'analyse des correspondances et ceux de l'analyse phytosociologique avec deux groupes d'associations :

- *Potametum natantis*, *Hottonietum palustris*, *Ranunculetum peltati* ;
- *Nupharetum luteae*, *Polygonetum amphibii*, groupement à *Potamogeton nodosus*.

Le *Trapetum natantis* et le *Nymphaeëtum albae* sont indépendants l'un de l'autre, ce qui n'exclut pas des relations synsociologiques avec les autres associations du *Nymphaeion*, notamment au sein de séries dynamiques. Il est clair, en effet, que le *Nymphaeëtum albae* se substitue souvent à d'autres associations en même temps que se produit l'évolution de la végétation de l'étang en liaison avec l'évolution du sédiment.

Les profils synécologiques (fig. 34) permettent de comparer les comportements écologiques des associations du *Nymphaeion*. On remarque le caractère oligotrophe de l'*Hottonietum palustris* dans la dition et le caractère mésotrophe du *Ranunculetum peltati*, du *Potametum natantis* et du *Trapetum natantis*, ce dernier étant plus tolérant pour une minéralisation élevée. Le *Nupharetum luteae* et le *Polygonetum amphibii*, plus euryioniques,

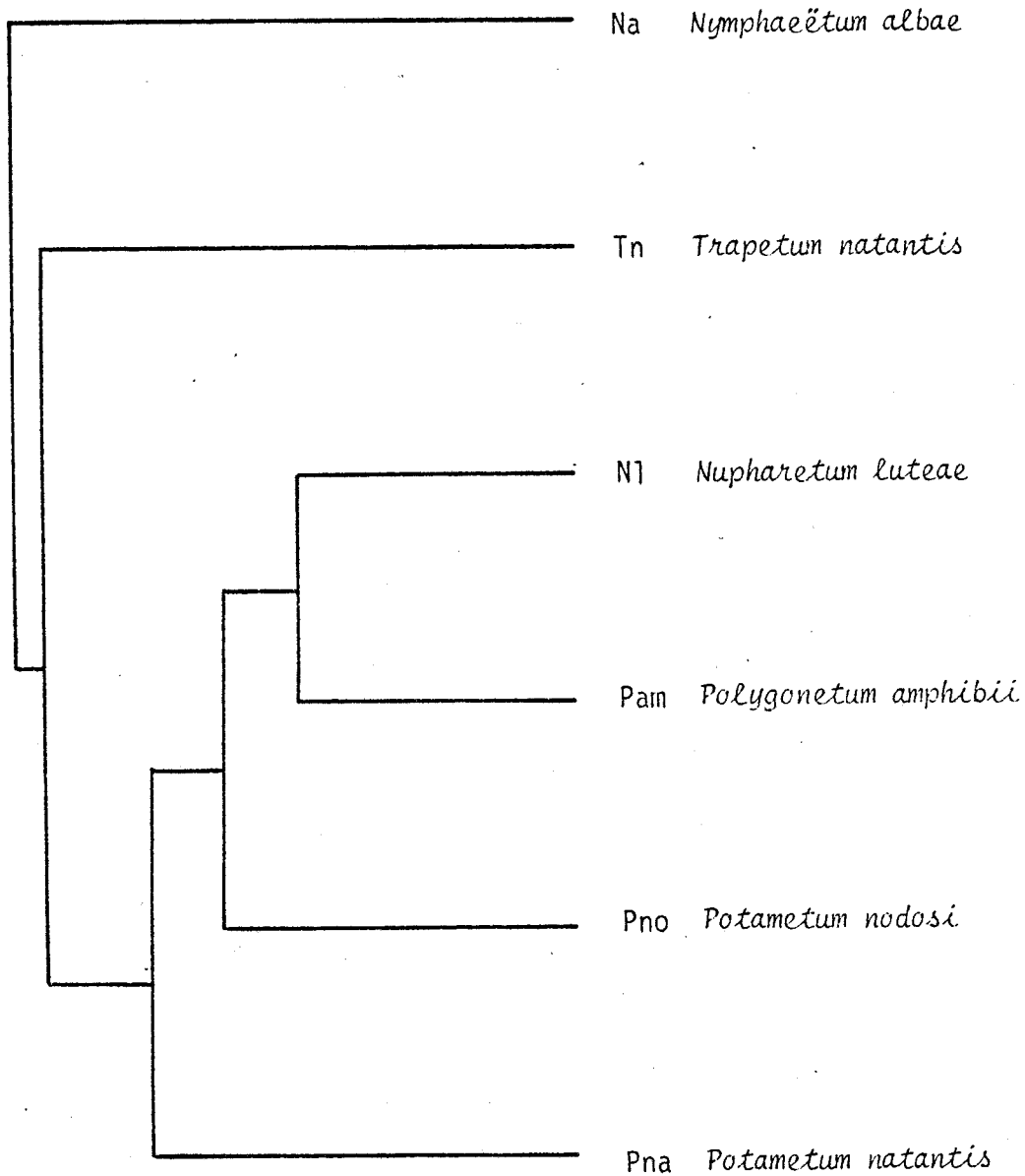


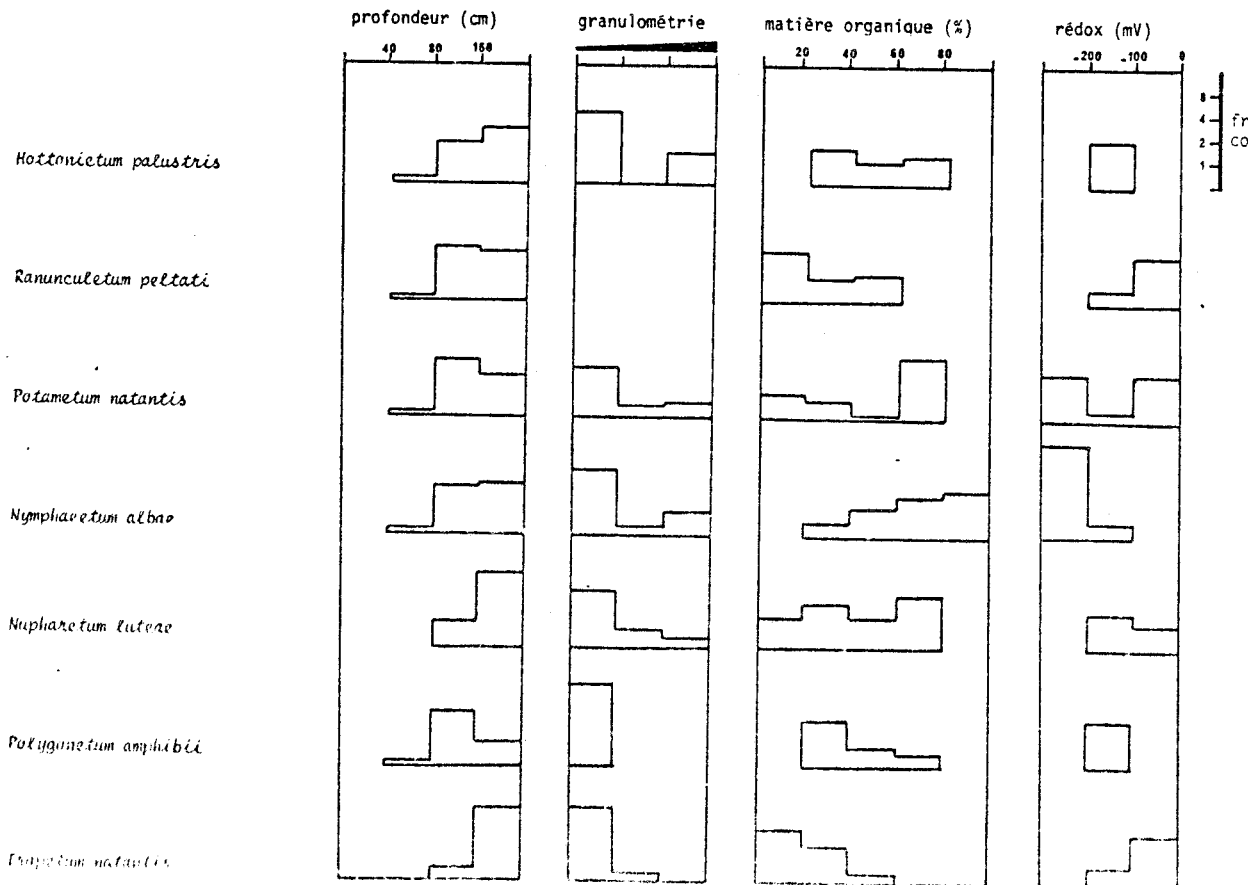
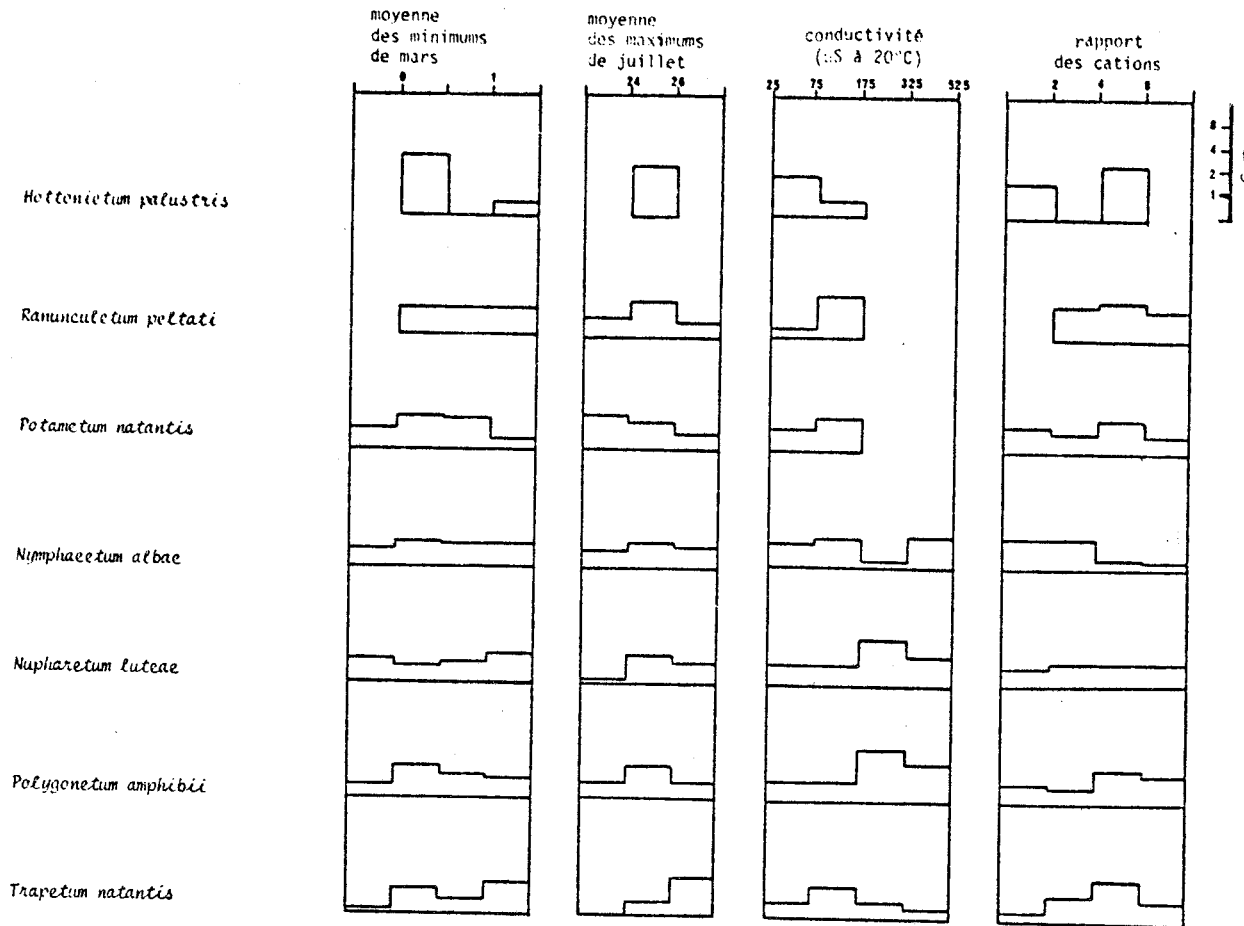
DIAGRAMME 6

ASSOCIATIONS DU NYMPHAEÏON :  
 AFFINITES SYN SOCIOLOGIQUES D'APRES L'ANALYSE HIERARCHIQUE





FIGURE 34 - ASSOCIATIONS DE NYMPHAEION : PROFILS SYNECOLOGIQUES



ont cependant un caractère méso-eutrophe marqué. C'est le *Nymphaeëtum albae* qui possède l'amplitude la plus large avec un minimum qui coïncide avec l'optimum écologique du *Nupharetum luteae* : il faut y voir probablement l'effet de la concurrence entre les deux Nymphaeacées qui ne se rencontrent que rarement dans les mêmes étangs (cf. cartes , en annexe). Par ailleurs, le *Nymphaeëtum albae* a une préférence marquée pour les eaux dont le rapport cations bivalents/cations monovalents est assez faible, même si les concentrations sont parfois fortes.

La nature du sédiment est caractérisée par sa finesse : il s'agit d'une vase de type gyttja dont la teneur en matière organique varie beaucoup selon les associations et permet de les caractériser. Le *Ranunculetum peltati*, le *Trapaetum natantis* et le *Polygonetum amphibii* s'installent souvent sur un substrat argileux ou sur un gyttja de faible épaisseur, peu réducteur et l'accumulation de matière organique les fait régresser. Ils se trouvent principalement dans des étangs dont la végétation en est au stade initial ou bien dans des étangs dont la végétation d'hélophytes n'est pas trop évoluée (groupements à *Scirpus lacustris*, à *Typha angustifolia*) : la matière organique produite est assez rapidement minéralisée. Par contre, le *Nupharetum luteae*, le *Potametum natantis* et surtout le *Nymphaeëtum albae* indiquent un sédiment fortement enrichi en matière organique. Le *Nymphaeëtum albae* résiste bien à l'accumulation grâce à l'enfouissement de ses rhizomes dans le sédiment épais et très réducteur : il supprime les autres associations du *Nymphaeion* ou du *Potamion* ou parfois du *Nitellion* dans les étangs les plus évolués et cette association peut être considérée comme climacique pour la végétation aquatique.

Enfin, vis-à-vis des facteurs thermiques, on remarque le caractère eurytherme de plusieurs associations. Pourtant, la thermophilie du *Trapaetum natantis* est bien marquée alors que le *Potametum natantis* préfère les secteurs où les températures estivales sont relativement fraîches, ce qui dénote une tendance submontagnarde. L'*Hottonietum palustris* et le *Ranunculetum peltati* sont exclus des secteurs les plus froids et leur comportement mésothermophile indique un caractère subatlantique au niveau de la dition.



DIAGRAMME 7 - PROJECTION DES ESPECES CARACTERISTIQUES DU POTAMION ET DU NYMPHAEION (AXES 1-2)

Des espèces du *Potamion* (étoiles), du *Nymphaeion* (cercles noirs) et des *Charetea* (cercles blancs) sont représentées par leurs numéros (cf. liste donnée en annexe).

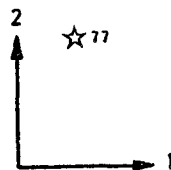
● 69

☆ 25

● 107

174

○ 117



☆ 64

☆ 77

☆ 89

● 42

○ 26

● 88

☆ 76

☆ 75

☆ 35

● 74

● 68

☆ 63

○ 67

● 78

- Analyse factorielle portant sur les relevés des *Potametea* et des *Charetea*

Un tableau de 148 relevés comportant 53 espèces avec prise en compte de l'abondance-dominance a été soumis à l'analyse des correspondances (diagramme 7). La projection sur les axes factoriels 1 et 2 des espèces caractéristiques des associations décrites précédemment permet de distinguer sans ambiguïté le *Potamion* (partie droite) du *Nymphaeion* (partie gauche). A l'intérieur du *Potamion* se projette également *Chara contraria* dont nous avons vu le caractère pionnier, alors que *Nitella flexilis* et *N. syncarpa* se situent parmi les espèces du *Nymphaeion*, en rapport avec leur maintien sur un sédiment enrichi en matière organique. Notons encore que l'axe 2 oppose *Nymphaea alba* à *Potamogeton natans* et *Trapa natans* à *Nuphar lutea*.

Les résultats de cette analyse justifient donc la subdivision de la classe des *Potametea* et la conception selon laquelle les strates de la végétation aquatique sont déterminées par des combinaisons d'associations.



- 3 - CLASSE : LEMNETEA MINORIS Tüxen 55 em. Schwabe et Tüxen 81  
 Ordre : *Lemnetalia minoris* Tx. 55 em. Schwabe et Tüxen 81

Malgré une identification physiologique aisée des groupements d'hydrophytes flottantes, leur synsystème s'avère particulièrement délicate si l'on considère le nombre de remaniements opérés par divers auteurs. C'est R. TUXEN (1955) qui a reconnu les groupements d'hydrophytes flottantes comme des associations autonomes et qui a proposé ultérieurement la subdivision de l'ordre des *Lemnetalia* en deux alliances, confirmées récemment par Mlle SCOPOLLA (1982) :

- le *Riccio* (*fluitantis*) - *Lemnion trisulcae* Schwabe et Tüxen 81,
- le *Lemnion gibbae* Tüxen et Schwabe 72.

Bien que *Lemna gibba* soit absente de la dition<sup>1</sup>, j'opte pour cette transformation de l'alliance *Lemnion minoris* retenue initialement par TUXEN (1955) et maintenue par MÜLLER, in OBERDORFER (1977) ; en effet, *Wolffia arrhiza*, caractéristique du *Lemnion gibbae*, forme des peuplements dans la dition.

Comme le proposent OBERDORFER *et al.* (1957), puis PASSARGE (1964), HILBIG (1971), je distinguerai au sein des *Lemnetalia* l'alliance *Hydrocharition* Rübél 33 mais je pense qu'il faut en détacher l'*Utricularietum australis* qui trouve mieux sa place dans le *Glycerio-Sparganion* (cf. p.203 ).

---

<sup>1</sup> Je n'ai rencontré *Lemna gibba* que deux fois : dans une mare de la vallée de l'Allier à *Wolffia arrhiza* à Vary, commune de Langeron (Nièvre) et dans un fossé près du château de Souis, commune de St-Menoux (Allier).

a) Alliance : *Riccio-Lemnion trisulcae* Schwabe et Tüxen 81- *Riccietum fluitantis* Slavnic 56 em. Tüxen 74 (tab. 45)

L'association est assez fréquente dans les parties calmes des étangs oligo-mésotrophiques, notamment au sein de la cariçaie à *Carex vesicaria*, dans les groupements d'hélophytes à *Scirpus lacustris* et *Glyceria maxima* et plus spécialement dans les parties dégradées où s'installent les espèces du *Glycerio-Sparganion*. *Riccia fluitans* est toujours accompagnée par *Lemna minor*. *Ricciocarpus natans*, souvent considéré comme une caractéristique de l'association doit plutôt être pris comme différentielle de sous-association ; il caractérise une autre association, le *Ricciocarpetum natantis* (Segal 63) em. Tüxen 74 des eaux eutrophiques, que je n'ai vue qu'une seule fois dans un trou d'eau d'une roselière à *Phragmites australis* et *Carex riparia* aujourd'hui drainée (source d'Ousseline, près de la Charité-sur-Loire, Nièvre).

Le *Riccietum fluitantis* a été décrit dans le nord et le nord-ouest de la France (FRILEUX 1977, MERIAUX 1978), on le trouve aussi en Allemagne, dans le sud de la Norvège et de la Finlande où de nombreux auteurs l'ont signalé (in WEBER-OLDECOP 1970 et HILBIG 1971), ainsi qu'en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970) et en Roumanie (NEDELICU 1973).

- *Lemnetum trisulcae* (Kelhofer 15) Knapp et Stoffers 62 (tab. 45)

Souvent donnée comme différentielle de sous-association dans plusieurs associations des *Lemnetalia*, *Lemna trisulca* est une espèce caractéristique d'une association peu répandue dans la dition mais bien représentée par les relevés 39/3 et 48/3 du tableau 45. Cette association a été décrite dans le nord de la France (MERIAUX 1978) et citée en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970), aux Pays-Bas (DEN HARTOG et SEGAL 1964). On peut aussi la reconnaître dans la sous-association à *Lemna trisulca* des associations *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* (Kelhofer 15) Koch 54 em. Müller et Görs 60 et *Lemnetum minoris* (Oberd. 57) Müller et Görs 60 qui ont été indiquées en Alsace et en Allemagne (MÜLLER et GÖRS 1960, KAPP et SELL 1965, HILBIG 1971). En fait, l'attribution d'un relevé au *Lemnetum trisulcae* ou à une

sous-association du *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* peut s'avérer délicate en l'absence de *Lemna gibba* ou de *Riccia fluitans* puisque la première est considérée comme caractéristique du *Lemnion gibbae* et la seconde comme caractéristique du *Riccio-Lemnetum trisulcae*.

b) Alliance : *Lemnion gibbae* Tüxen et Schwabe 72

- *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* (Kelhofer) Koch 54 em. Müller et Görs 60 (tab. 45)

Même si elle s'installe parfois dans les peuplements de *Sparganium erectum*, l'association à *Spirodela polyrhiza* et *Lemna minor* présente un caractère héliophile et thermophile marqué : elle se trouve à la surface des mares et des "boires"<sup>1</sup> des vallées de la Loire et de l'Allier. Elle forme parfois une synassociation avec le *Ceratophylletum demersi*.

*Wolffia arrhiza* peut être considérée comme différentielle de sous-association : je l'ai trouvée en 1969 dans l'étang du Moulin Neuf à Saxis-Bourdon, Nièvre (293) où elle s'est maintenue pendant quelques années (relevé 74/4), ainsi que dans l'étang du Grand-Puyet à Saint-Voir, Allier (127). Je n'ai pas pu retrouver et noter *Azolla filiculoides* dans les relevés R24 et 91/1 provenant de la "boire" d'Apremont, Cher (252) où je l'y avais vue en 1970 : cette espèce, d'apparition épisodique, a migré dans la vallée de l'Allier depuis la Limagne et le Jardin botanique de Clermont-Ferrand, où elle avait été introduite en 1887 (CHASSAGNE 1956-57).

L'association a été décrite dans le nord et le nord-ouest de la France (WATTEZ 1968, FRILEUX 1977, MERIAUX 1978), en Alsace (KAPP et SELL 1965). On la retrouve (synonyme : *Spirodelo-Lemnetum minoris* Müller et Görs 60)

---

<sup>1</sup> "boire", "crot", "fouilles", "ganche" désignent des dépressions remplies d'eau, dont le niveau peut varier plus ou moins, et qui jalonnent l'ancien emplacement du lit de la Loire ou de l'Allier ; elles sont parfois creusées ou remaniées lors des crues.

en Belgique (NOIRFALISE et DETHIOUX 1977) et en Allemagne (HORST, KRAUSCH et MÜLLER-STOLL 1965, HILBIG 1971, WEBER-OLDECOP 1970) où la sous-association à *Lemna trisulca* est assez fréquente.

- *Wolffietum arrhizae* Miyawaki et J. Tüxen 60

*Wolffia arrhiza*, espèce thermophile dont CHASSAGNE (1956-57) a bien montré la migration et le caractère instable dans diverses localités de la Limagne, n'avait été signalée que deux fois dans la région et plus précisément dans la vallée de la Loire par JUTTIN en 1892 (in LE GRAND 1894) près de Léré (Cher) et par DELARUE (1932) près de Nevers. J'ai rencontré de beaux peuplements, en plus des deux mentionnés précédemment, dans des mares (mare de la ferme des Gallons, à Lavau, Yonne, en Puisaye ; mare de Vary, à Langeron, Nièvre, vallée de l'Allier ; mare de Reugny, à Cossaye, Nièvre, à proximité de la vallée de la Loire). *Wolffia arrhiza* y couvre densément toute la surface avec de très rares individus de *Lemna minor* (mare de Reugny : surface du relevé 25 m<sup>2</sup> ; *Wolffia arrhiza* 5, *Lemna minor* +) et exceptionnellement *Lemna gibba* (mare de Vary). De tels peuplements peuvent être rapportés au *Wolffietum arrhizae*, association thermophile d'Europe centrale et méridionale qui se rencontre en quelques localités d'Allemagne du Nord (WEBER-OLDECOP 1970) et de Pologne (PODBIELKOWSKI 1970). Le caractère fugace et la dispersion de cette association sont certainement sous la dépendance des fluctuations thermiques annuelles et du transport de *Wolffia arrhiza* par les oiseaux migrateurs.

c) Alliance : *Hydrocharition* Rübél 33

- *Hydrocharitetum morsus-ranae* van Langendonck 35 (tab. 46)

WEBER-OLDECOP (1970) a donné une très bonne mise au point chorologique et systématique sur cette association, d'abord considérée comme un faciès du *Myriophyllo-Nupharetum* Koch 26, puis rattachée au *Lemnion* par PASSARGE (1957), MÜLLER et GÖRS (1960) avant de retrouver sa place dans l'*Hydrocharition*, défini par RÜBEL (1933), que celui-ci mettait dans un ordre



*Hydrocharitetalia* au sein de la classe des *Potametea* alors qu'aujourd'hui l'*Hydrocharition* est inclus dans la classe des *Lemnetea* et l'ordre des *Lemnetalia* à la suite d'OBERDORFER et al. (1957) et de PASSARGE (1964).

TABLEAU 46

*Hydrocharitetum morsus-ranae* van Langendonck 35

N° du relevé	R39	R37	R42	R38	R35	R40	R41	R25
Surface (m2)	4	16	4	16	4	4	4	4
Nombre d'espèces	3	3	5	2	3	5	3	3
<hr/>								
C <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	3	3	3	5	4	3	3	4
<u>espèces du Lemnion</u>								
<i>Lemna minor</i>	2	2	1					
<i>Spirodela polyrhiza</i>		2	3					
<i>Lemna trisulca</i>			1					
<u>espèces des Phragmitetea</u>								
d <i>Utricularia australis</i>			1	+	2	1		
<i>Sparganium erectum</i>						1	3	
<i>Typha latifolia</i>							1	
<i>Equisetum fluviatile</i>						2		
<i>Carex vesicaria</i>						+		
<i>Iris pseudacorus</i>	4							
<u>espèces des Potametea et Charetea</u>								
<i>Myriophyllum verticillatum</i>								3
<i>Ceratophyllum demersum</i>								2
<i>Nitella flexilis</i>					1			
<hr/>								
CI	0,5	0,5	1,1	0	0,1	0,4	0,8	0,5

Le tableau de présence des *Lemnetea* (tab. 47) montre la pauvreté de l'*Hydrocharitetum morsus-ranae* en espèces des *Lemnetea*, ce qui justifie le maintien d'une alliance distincte.

Sur le territoire prospecté, l'association est localisée entre Loire et Allier (Sud-Nivernais, Sologne bourbonnaise) où elle occupe des eaux calmes, souvent ombragées, de nature mésotrophique ou méso-eutrophique (carte 7). *Hydrocharis morsus-ranae* n'est jamais accompagnée par *Stratiotes aloides*, absent de la dition, et qui a une distribution plus septentrionale et orientale, la limite méridionale de son aire de distribution partant de la Flandre belge vers le delta du Danube à travers l'Allemagne centrale. Par contre, *Utricularia australis* s'y trouve assez fréquemment au point de constituer une différentielle de sous-association vicariante d'une sous-association à *Utricularia vulgaris* identifiable dans le nord de la France (CORILLION 1949, MERIAUX 1978), aux Pays-Bas (WESTHOFF et DEN HELD 1969), en Allemagne (OBERDORFER 1957 ; HORST, KRAUSCH et MÜLLER-STOLL 1966, HILBIG 1971).

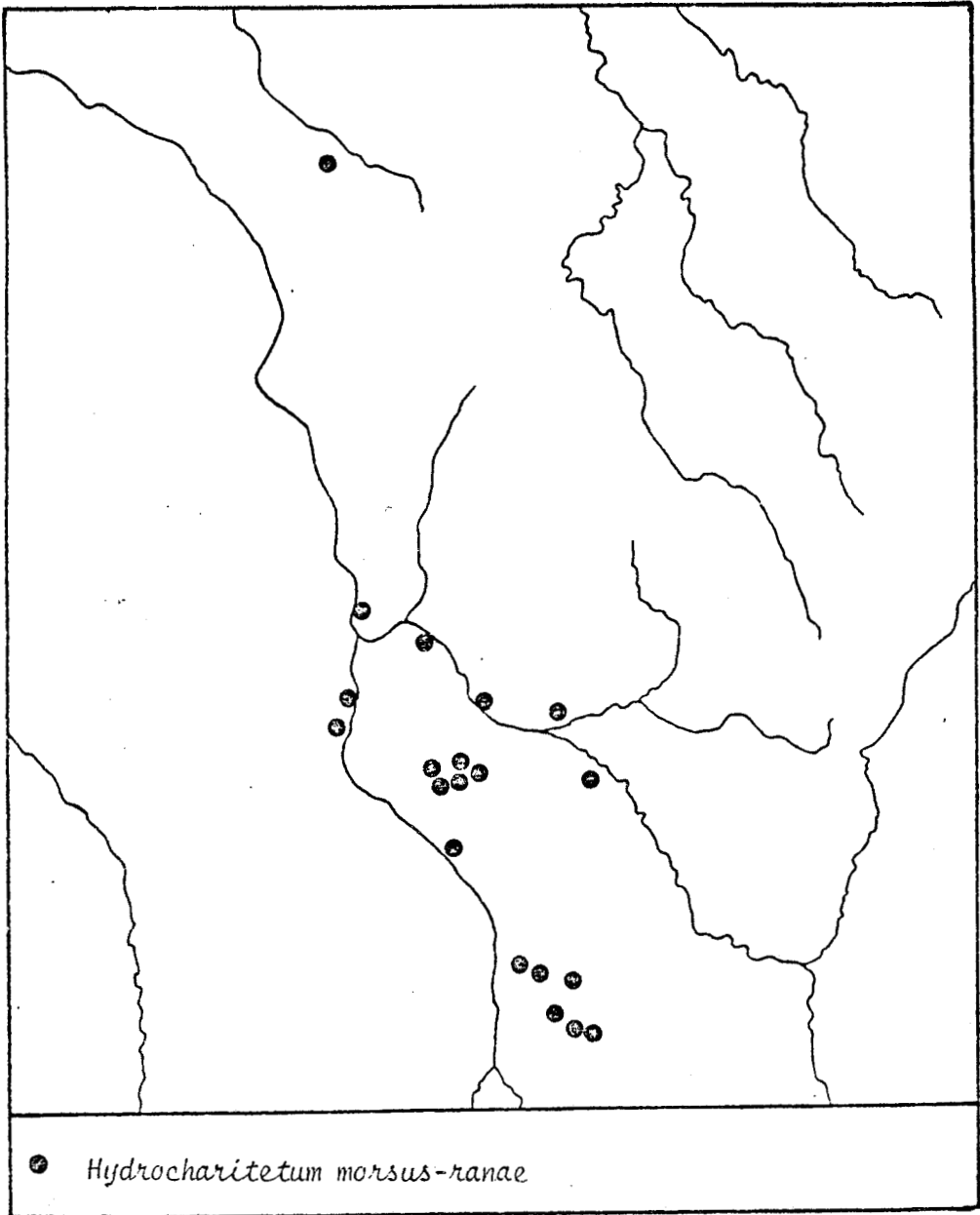
L'*Hydrocharitetum* sans *Stratiotes aloides*, d'abord décrit en Belgique par VAN LANGENDONCK (1935), se retrouve dans d'autres régions françaises : dans le nord de la France (GEHU 1959, FROMENT 1953, WATTEZ 1968, MERIAUX 1978), dans l'Ouest (GADECEAU 1909, CORILLION 1949), en Alsace (KAPP et SELL 1965), dans la Dombes (REYNAUD-BEAUVERIE 1965).

### Synsociologie et synécologie

L'examen du tableau synthétique (tab. 47) fait apparaître la distinction entre les 3 alliances des *Lemnetea*. Les associations des *Lemnetea* pénètrent souvent à l'intérieur des associations des *Phragmitetea* formant ainsi des synassociations. On note la fréquence d'*Utricularia australis* qui est considérée comme caractéristique d'une association des *Lemnetea* par OBERDORFER *et al.* 1977 alors que DEN HARTOG et SEGAL (1964) en font la caractéristique d'une alliance, d'un ordre et d'une classe particuliers (comme ils le font d'ailleurs pour *Hydrocharis morsus-ranae*). Pour ma part, je place *Utricularia australis* parmi les caractéristiques du

CARTE 7

DISTRIBUTION DE L'HYDROCHARITETUM MORSUS-RANAE



BUS  
LILLE

TABLEAU 47

## TABLEAU SYNTHETIQUE DE LA CLASSE DES

LEMNETEA MINORIS Tüxen 55 em. Schwabe et Tüxen 81

N° de l'association	1	2	3	4
Nombre de relevés élémentaires	35	7	42	8
Nombre d'espèces	19	11	16	13
<u>espèces caractéristiques des associations</u>				
<u>du Riccio-Lemnon trisulcae</u>				
<i>Riccia fluitans</i>	V	I		
<i>Ricciocarpus natans</i>	II			
<i>Lemna trisulca</i>		V		
<u>espèces caractéristiques des associations</u>				
<u>du Lemnon gibbae</u>				
<i>Spirodela polyrhiza</i>			V	II
<i>Wolffia arrhiza</i>			I	
<u>espèce caractéristique de l'Hydro-</u>				
<u>Charition</u>				
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>			I	V
<u>espèce caractéristique des Lemnetea</u>				
<i>Lemna minor</i>	V	V	V	II
<u>espèces du Glycerio-Sparganion</u>				
<i>Utricularia australis</i>	II	V	+	III
<i>Rorippa amphibia</i>	+	I	I	
<i>Oenanthe aquatica</i>	+			
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	I			
<u>autres espèces des Phragmitetea</u>				
<i>Sparganium erectum</i>	III	II	II	II
<i>Typha latifolia</i>	II	II	I	I
<i>Lythrum salicaria</i>	IV		I	
<i>Scirpus lacustris</i>	III		III	
<i>Phragmites australis</i>	I			
<i>Equisetum fluviatile</i>	II			+
<i>Carex vesicaria</i>	IV	III		+
<i>Lysimachia vulgaris</i>	III	III	+	
<u>espèces des Potametea</u>				
<i>Myriophylletum verticillatum</i>	+			I
<i>Ceratophylletum demersum</i>			III	I
<i>Elodea canadensis</i>			I	

espèces supplémentaires : 1 : *Glyceria maxima* II, *Nymphaea alba* +,  
*Hottonia palustris* r ;  
 2 : *Potamogeton lucens* I, *Carex riparia* I ;  
 3 : *Typha angustifolia* II, *Trapa natans* +,  
*Potamogeton natans* + ;  
 4 : *Iris pseudacorus* I, *Ranunculus sceleratus* I,  
*Nitella flexilis* I.

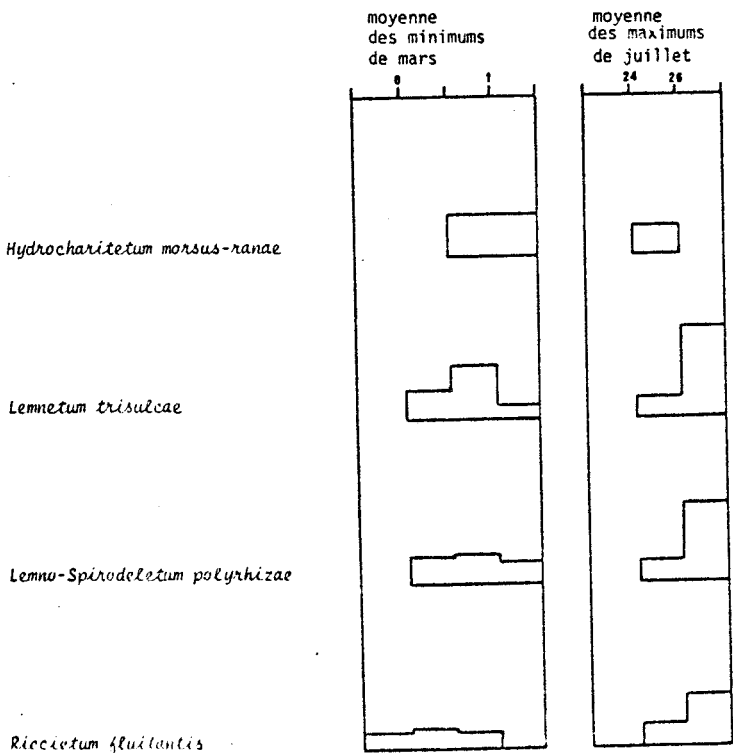
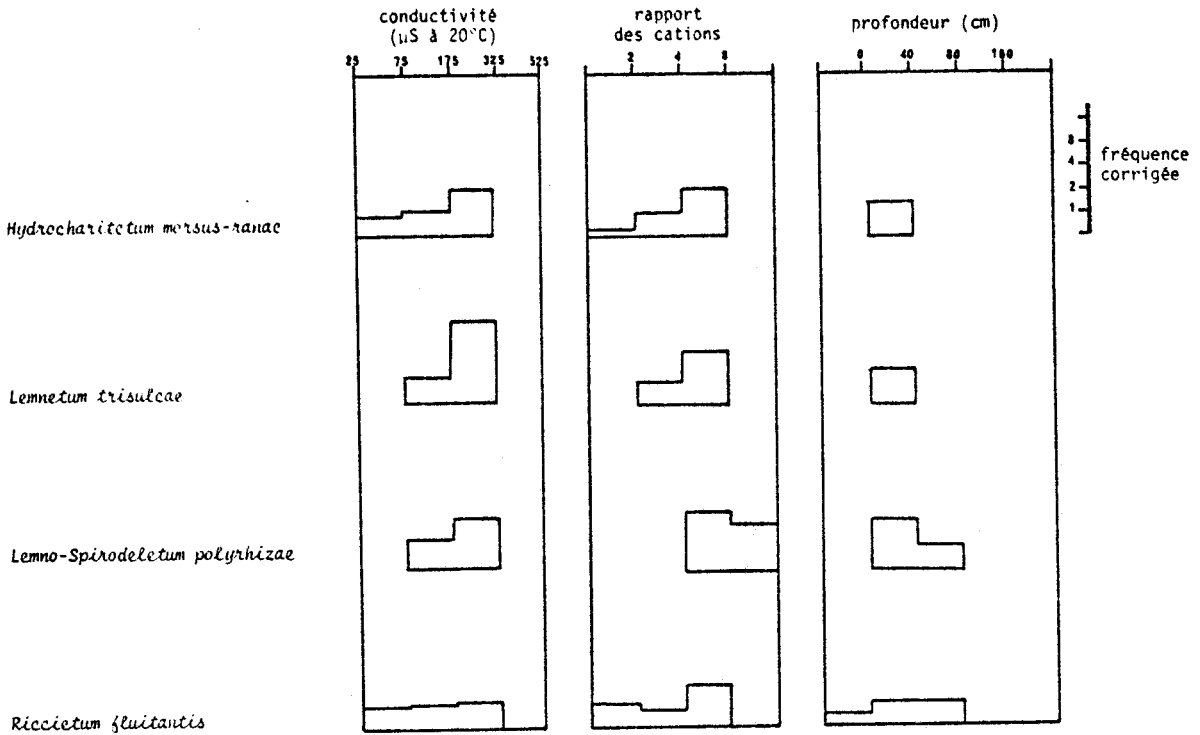
associations : 1 : *Riccietum fluitantis* (Slavnic 56) em. Tüxen 74  
 2 : *Lemnetum trisulcae* (Kelhofer 15) Knapp et  
 Stoffers 62  
 3 : *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* (Kelhofer 15) Koch  
 54 em. Müller et Görs 60  
 4 : *Hydrocharitetum morsus-ranae* van Langendonck 35



*Glycerio-Sparganion* au sein des *Phragmitetea*. On remarque enfin la rareté des espèces des *Potametea* et des *Charetea* qui sont éliminées par le développement des héliophytes et, dans certains cas, par la densité des hydrophytes flottantes qui forment un écran vis-à-vis de la lumière pour les strates intra-aquatiques.

La figure 35 permet une comparaison des profils synécologiques. Les 4 associations se développent dans des biotopes caractérisés par une faible épaisseur de la couche d'eau (optimum entre 0 et 0,40 m), le *Riccietum fluitantis* supportant une exondation temporaire sur la vase humide. Elles sont mésotrophes et méso-eutrophes, avec une tendance oligotrophique pour le *Riccietum fluitantis* et pour l'*Hydrocharitetum morsus-ranae* qui se retrouve dans le profil relatif au rapport des cations. Il apparaît nettement que, dans la dition, ces associations ne fréquentent pas les eaux les plus minéralisées, chargées d'hydrogencarbonate de calcium. C'est le *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* qui accepte le mieux les teneurs relatives les plus élevées en  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$ . Cela est en accord avec la valeur indicatrice des associations des *Lemnetea* vis-à-vis de la trophie du milieu, montrée par TÜXEN (1955), vérifiée par FRILEUX (1977), MERIAUX (1978), SCOPPOLA (1982) : le *Riccietum fluitantis* est l'association la plus oligotrophe, le *Lemnetum trisulcae* est mésotrophe et le *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* est méso-eutrophe. Le *Ricciocarpetum natantis* est susceptible de se développer dans les eaux eutrophiques mais sa rareté ne permet pas d'en définir le profil écologique. Vis-à-vis des facteurs thermiques, c'est la sensibilité aux températures basses qui permet de différencier les associations du *Lemnion* qui se comportent comme des thermophiles estivales : le *Riccietum fluitantis* supporte mieux les basses températures que les associations de Lemnacées. L'*Hydrocharitetum morsus-ranae* est une association typiquement mésothermophile qui trouve ces conditions en plaine et en limite du domaine climatique océanique comme le traduit sa distribution générale (carte 7). Le *Wolffietum arhizae*, malgré l'absence de profil, semble une association à la fois héliophile et thermophile.

FIGURE 35 - ASSOCIATIONS DES LEMNETEA : PROFILS SYNECOLOGIQUES



## B. - VÉGÉTATION AMPHIBIE ET HYGROPHILE

Les groupements exondés sont étudiés avec ceux de la végétation amphibie car la limite entre les deux types de végétation est délicate à définir. Des groupements normalement exondés de façon permanente dans certains étangs peuvent être temporairement inondés et inversement, des groupements normalement aquatiques peuvent se trouver momentanément exondés. Les conditions particulières liées aux fluctuations du niveau de la nappe entraînent la formation de groupements dont les espèces appartiennent à des types biologiques variés. On peut considérer que les groupements de la végétation amphibie sont capables de supporter des périodes alternatives de submersion et d'émer-sion ou des variations d'épaisseur de la couche d'eau, sans que cela représente pour autant une nécessité. On y trouve les amphiphytes, représentées par les héliophytes et par les pseudohydrophytes mais aussi des hydrophytes fixées au substrat (isoétides) ou non (*Utricularia australis*). La végétation normalement exondée est représentée surtout par des groupements de cryptophytes et d'hémicryptophytes et aussi par quelques groupements de phanérophytes. Les groupements de thérophytes, temporaires, seront étudiés séparément (partie C).

A la suite de SCHROETER et KIRCHNER (1902), MAGNIN (1904) et GADECEAU (1909) ont utilisé une classification biologique et physiologique avec cependant des acceptions différentes des termes désignant les types biologiques. Pour SCHROETER et KIRCHNER comme pour MAGNIN, les "héliophytes" désignaient la formation des grands *Carex* = "*Magnocaricetum*" alors que les "roselières" représentaient la phragmitaie et la scirpaie. GADECEAU distinguait dans la zone marginale ou palustre du lac de Grandlieu les "héliophytes" qui formaient "le *Scirpetum*, le *Phragmitetum*, le *Typhetum*" et les "distrophytes" qui participaient à la composition de plusieurs formations telles que "le *Magnocaricetum*, le *Juncetum*, l'*Agrostitetum*, le *Filicaricetum*, le *Myricetum*" ; quant au terme "d'amphiphytes", il s'appliquait aux types biologiques caractéristiques d'un certain nombre de groupements dénommés "l'*Heleocharetum*" comportant *Eleocharis acicularis*, *Eleocharis palustris*, *Scirpus fluitans* et même *Rorippa amphibia* ; "le *Littorelletum*" ; "l'*Heterophylletum*", avec *Potamogeton gramineus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*.

Les travaux des phytosociologues sont venus clarifier une situation quelque peu ambiguë en dégageant une classification reposant sur des bases floristiques.

Les associations reconnues dans la dition peuvent être rangées dans 4 classes :

- *Littorelletea* Braun-Blanquet et Tüxen 43
- *Phragmitetea* Tüxen et Preising 42
- *Molinio-Juncetea* Braun-Blanquet 47
- *Alnetea glutinosae* Braun-Blanquet 43

Les deux premières renferment les associations amphibies (et quelques groupements aquatiques ou exondés) alors que les deux autres contiennent des associations hygrophiles.

#### 1 - CLASSE : *LITTORELLETEA* Braun-Blanquet et Tüxen 43

##### Ordre : *LITTORELLETALIA* Koch 26

L'unique alliance du *Littorellion* définie initialement par KOCH a été scindée par OBERDORFER (1957), PIETSCH (1966, 1977) et DIERSSEN (1975) mais la synsystème de cette classe n'est pas encore définitivement fixée.

Les groupements des *Littorelletea* ne se rencontrent, sur le territoire étudié, qu'en bordure des étangs oligotrophiques à mésotrophiques, sur substrat généralement sablonneux (parfois sur l'argile à silex). Ils ont un caractère atlantique marqué mais leur situation à la limite orientale du domaine floristique atlantico-européen entraîne cependant un certain appauvrissement par rapport aux groupements décrits dans l'ouest de la France, comme l'a fait remarquer ROYER (1969) : c'est ainsi que manquent totalement les *Isoetes* qui parviennent jusqu'en Sologne (ALLORGE et DENIS 1925) et dans le Berry (LE GRAND 1894), qu'on peut aussi trouver en Auvergne (CHASSAGNE 1956-57), dans les Vosges et la Forêt Noire (OBERDORFER 1977) et qui sont très largement répandues en Europe septentrionale (LOHAMMAR 1938, MAKIRINTA 1978).



Les associations identifiées peuvent toutes être rattachées à une même alliance : l'*Eleocharition acicularis*.

a) Alliance : *Eleocharition acicularis* Pietsch 66 em. Dierssen 75

- *Eleocharitetum acicularis* (Baumann 11) Koch 26 (tab. 48)

L'association est assez fréquente dans les étangs sablonneux et argileux de la Puisaye et du Bourbonnais mais elle n'occupe jamais de vastes étendues. Elle peut pénétrer dans les parties dégradées de la scirpaie où *Juncus bulbosus* la concurrence parfois. Elle se développe aussi bien dans l'eau que sur les parties exondées.

L'*Eleocharitetum acicularis* a une grande extension en Europe septentrionale et occidentale puisqu'il est signalé en Finlande (MÄKIRINTA 1978), en Suède (ALMQUIST 1929, LOHAMMAR 1938), en Pologne, Danemark, Pays-Bas, Belgique, Allemagne (DIERSSEN 1975, OBERDORFER 1977, WIEGLEB 1979). En France, l'association a été d'abord incorporée dans le "*Littorelletum*" par GADECEAU (1909) au lac de Grandlieu ainsi que par CHOUARD (1924) dans le Confolentais (= association à *Littorella uniflora* et *Eleocharis acicularis*), dans les Vosges par MALCUIT (1929) (= *Littorello-Eleocharitetum acicularis*), par LEMEE (1937) dans le Perche et par CORILLION (1949, 1957) dans le Maine, qui la situe à la partie supérieure du "*Littorelletum*". Dans la dition, l'*Eleocharitetum acicularis* est distinct du groupement à *Littorella uniflora*, ce qui a été admis et proposé par divers auteurs depuis longtemps : JOUANNE (1927), GEHU (1959), WATTEZ (1968) dans le nord de la France, RALLET (1935) dans la Brenne. Je pense que cette association ne peut être considérée comme un faciès du *Littorello - Heleocharitetum* Malcuit 29 ni comme un stade de dégradation comme le fait DUVIGNEAUD (1971). L'*Eleocharitetum acicularis* et les peuplements à *Littorella uniflora* sont en fait concurrents, ce qui entraîne leur dissociation suivant le gradient de profondeur ou selon la nature du sédiment, s'ils cohabitent dans un même étang.

- *Littorelletum lacustris* Corill. 57 (tab. 49)

C'est CORILLION (1957) qui a montré l'autonomie des peuplements à *Littorella uniflora* et en a présenté un tableau pour le Massif armoricain et la Maine. Ces peuplements, qu'il a appelés *Littorelletum lacustris*, étaient jusqu'alors généralement rattachés à ceux d'*Eleocharis acicularis* sous le nom de *Littorello-Heleocharitetum acicularis* Malcuit 29. Le tableau 49 montre que dans le centre de la France existe la même association, où *Eleocharis acicularis* manque presque complètement. On peut y reconnaître une sous-association à *Carex serotina*, rencontrée en Puisaye (relevés 23/1 et 27/3) et sur le petit massif granitique de Saint-Saulge, Nièvre (étang du Merle, 291). WATTEZ (1968) a également décrit des peuplements à *Littorella* dans les marais du littoral picard qu'il a distingués des peuplements à *Eleocharis acicularis* sous le nom identique de *Littorelletum lacustris* mais qu'il faut rapporter au *Samolo-Littorelletum* Westhoff 43 (GEHU 1973) en raison de la présence de *Samolus valerandi*, absent de notre dition ; d'ailleurs, une sous-association à *Carex serotina* (et à *Carex trinervis*) est reconnaissable dans le tableau 7 de WATTEZ.

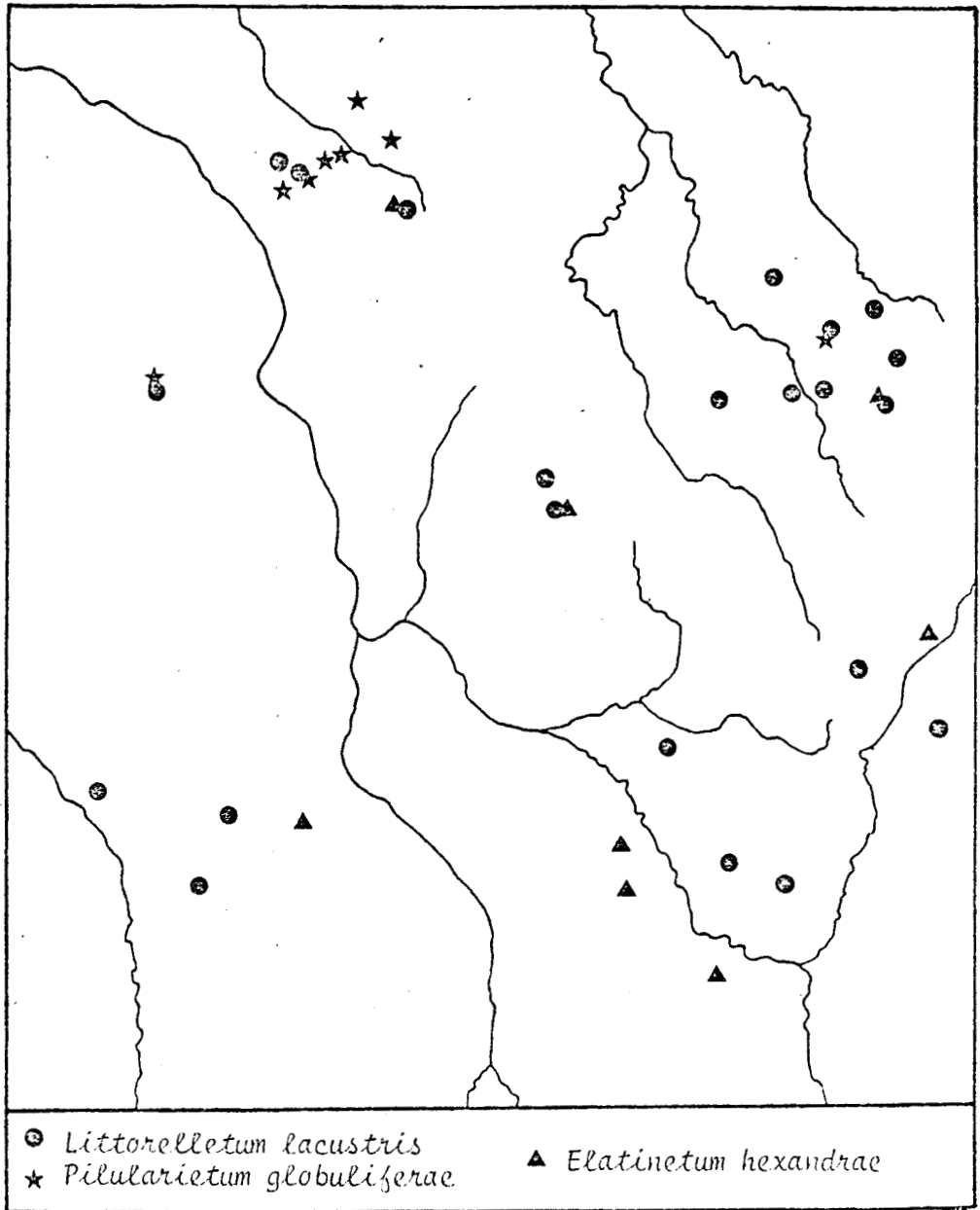
Le *Littorelletum lacustris* présente un caractère subatlantique marqué. Il se rencontre sur la marge sablonneuse, parfois argilo-caillouteuse (argile à silex), de plusieurs étangs de la Puisaye, du Morvan et de la partie occidentale du Bourbonnais (carte 8). Malheureusement, l'association est en régression en raison du piétinement des berges de certains étangs fréquentés pour les loisirs. Comme le montre le tableau 49, il se produit aussi une colonisation progressive de l'association par l'*Eleocharitetum palustris* formant ainsi une synassociation<sup>1</sup>, ou par des héliophytes.

Le *Littorelletum lacustris*, signalé en Puisaye par ROYER (1969), peut être aisément reconnu dans le "*Littorelletum*" du lac de Grandlieu décrit par GADECEAU (1909) et dans les groupements mentionnés dans le Confolentais (CHOUARD 1924), dans le Massif armoricain et ses confins (LEMEE 1937, CORILLION 1949, 1957, LENOIR 1958), en Auvergne (BRAUN-BLANQUET et DENIS 1926)

<sup>1</sup> LEMEE (1937) décrit ce groupement sous le nom d'*Heleochareto - Littorelletum atlanticum* mais l'examen de son tableau montre bien l'existence de deux associations distinctes correspondant au *Littorelletum lacustris* et à l'*Eleocharitetum palustris*.

## CARTE 8

DISTRIBUTION DE L'ELATINETUM HEXANDRAE, DU  
LITTORELLETUM LACUSTRIS ET DU PILULARIETUM GLOBULIFERAE



et dans la Dombes (REYNAUD-BEAUVERIE 1966). L'association est aussi indiquée en Allemagne, dans le Harz par WIEGLEB (1979) (avec une sous-association à *Ranunculus flammula*) et dans l'Eifel, le Palatinat, par KORNECK (in OBERDORFER 1977). On peut considérer le *Littorelletum lacustris* comme une association vicariante du *Samolo-Littorelletum* Westhoff 43 et de l'*Isoëto-Lobelietum* (Koch 26) Tüxen 37 qui existe en Belgique (LEBRUN, NOIRFALISE et HEINEMANN 1949), dans le nord-ouest de l'Allemagne, aux Pays-Bas, au Danemark, en Suède méridionale, en Norvège et dans les Iles britanniques (DIERSSEN 1975, PIETSCH 1977, MÄKIRINTA 1978) et aussi en France puisque CORILLION (1957) en donne 3 relevés en Bretagne et que ALLORGE et DENIS (1923) l'ont cité dans les lacs des Landes, en synassociation avec le *Myriophylletum alterniflori*.

- *Elatinatum hexandrae* (Corill. 57) n. nov. (tab. 50)

Curieusement, les peuplements à *Elatine hexandra*, pourtant assez répandus, n'ont pas encore été considérés comme appartenant à une association. Je n'ai trouvé que deux mentions pour ces groupements :

- un groupement à *Nitella batrachosperma* et *Elatine hexandra* dont VANDEN BERGHEN (1969) donne deux relevés réalisés dans le sud-ouest de la France (étangs des Landes) et qui renferment en plus des deux espèces citées, *Isoetes boryana*, *Juncus bulbosus* et *Scirpus americanus* ;
- des relevés donnés par CORILLION (1957) provenant du Massif armoricain et de la Dombes où *Elatine hexandra* se présente soit en strate inférieure dans des groupements du *Potamion* et du *Nymphaeion*, soit comme un peuplement distinct.

Le tableau 50 confirme l'existence d'une association particulière avec comme espèce caractéristique *Elatine hexandra*. *Juncus bulbosus*, présent aussi dans les relevés de CORILLION et de VANDEN BERGHEN, et *Littorella uniflora* sont des caractéristiques de la classe des *Littorelletea*. L'association comporte des espèces comme *Najas minor*, *Chara braunii*, *Nitella translucens* qui figurent également dans les relevés de CORILLION. Il est

difficile d'en extraire des différentielles de sous-associations. J'ai signalé toutefois la possibilité d'une compétition entre l'*Elatinetum hexandrae* et le *Charetum braunii* (cf. p.125 ).

L'*Elatinetum hexandrae* se développe dans la plupart des cas sur le substrat sablonneux des étangs oligotrophiques à mésotrophiques à des profondeurs variables, le maximum observé étant de 0,60 à 0,80 m (étang Bordot, 068, près de Saulieu, sur le Morvan). Je l'ai rencontré généralement sur la marge interne de la ceinture de *Scirpus lacustris*, parfois de *Phragmites australis*, ou dans les trouées des ceintures d'hélophytes provoquées par les rats musqués qui ont décapé la couche de sédiment et la rhizosphère mettant alors à nu le substrat. L'association paraît en régression dans la dition où *Elatine hexandra* était assez fréquentedans les étangs du Bourbonnais (MIGOUT 1890).

- *Pilularietum globuliferae* Tüxen 55 em Müller et Görs 50 (tab. 51)

Cette association, devenue rare, n'a été vue qu'en Puisaye et à l'étang de Vernidard (036) sur la partie nord du Morvan. Elle semble avoir disparu du Bourbonnais et du sud de la Nièvre où *Pilularia globulifera* était autrefois présente (MIGOUT 1890). Le tableau 51 montre deux sous-associations. Une sous-association à *Juncus bulbosus* représente une phase terminale où *Pilularia globulifera* est dominée par *Juncus bulbosus*. Une autre sous-association, à *Eleocharis acicularis*, peut être retenue : elle a été déjà décrite en Allemagne du Sud (OBERDORFER *et al.* 1977, DIERSSEN 1975, PIETSCH 1977) et en Finlande (MÄKIRINTA 1978). On peut même y reconnaître une race géographique à *Elatine hexandra* qui se retrouve dans les relevés de CORILLION (1957). Dans les deux sous-associations, la compétition est forte entre les espèces du type isoétide.

Cette association des étangs oligotrophiques occupe des surfaces réduites et se développe en eau peu profonde, sur un substrat sablonneux ou argileux. Son caractère subatlantique est indiqué par sa répartition dans la dition. En France, le *Pilularietum globuliferae* a été décrit par CORILLION (1957), qui en a donné des relevés pour la Bretagne, le Maine et la Dombes et par PHILIPPI (1969), dans le sud de l'Alsace.

- *Scirpetum fluitantis* (Allorge 22) Lemée 37 (tab. 52)

TABLEAU 52

*Scirpetum fluitantis* (Allorge 22) Lemée 37

N° du relevé	96/1	95/2	R16
Nombre de segments (ou m2)	5	3	(9)
Nombre d'espèces	6	12	8
<hr/>			
C <i>Scirpus fluitans</i>	3	3	5
<u>espèces des Littorelletea</u>			
<i>Baldellia ranunculoides</i>	3		
<i>Ranunculus flammula</i>		1	1
d <i>Juncus bulbosus</i>		3	+
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>			3
<u>espèces des Phragmitetea</u>			
<i>Sparganium emersum</i>	3		
<i>Eleocharis palustris</i>		2	2
<i>Tris pseudacorus</i>		1	+
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	1	+
<i>Glyceria fluitans</i>	+	+	
<hr/>			
CI	0,8	1,9	0,4

espèces supplémentaires : 96/1 : *Potamogeton natans* 1 ; 95/2 : *Juncus acutiflorus* 1, *Calliargon cuspidatum* 1, *Sparganium erectum* +, *Lysimachia vulgaris* +, *Lycopus europaeus* 1 ; R16 : *Juncus effusus* +.

J'ai rencontré le groupement à *Scirpus fluitans* dans un étang de la Puisaye (étang des Atrées, 016) d'où proviennent les 3 relevés du tableau 52 ; sa présence avait été signalée en Puisaye et dans le Gâtinais par GAUME (1929) et l'espèce caractéristique se trouve là à sa limite orientale de son aire atlantique. Le groupement, peu étendu, se développe soit sur la grève sablonneuse en contiguïté avec le *Pilularietum globuliferae* (95/2, R16) soit dans une profondeur d'eau de 0,20 à 0,40 m (96/1). LEMÉE (1937) a le premier reconnu l'autonomie du *Scirpetum fluitantis* en donnant un tableau de 4 relevés effectués dans le Perche (en fait l'un de ces relevés appartient au *Ranunculo-Juncetum bulbosi*). Auparavant, ALLORGE

(1921) avait décrit une association à *Scirpus fluitans* et *Potamogeton polygonifolius* dans les mares siliceuses du Vexin qu'il indiquait comme un faciès de "l'*Heleocharetum multicaulis*". Le *Scirpetum fluitantis* a été reconnu dans les marais du littoral picard par WATTEZ (1968) où *Apium inundatum* est considérée comme caractéristique ; en Bretagne (LENOIR 1958, STRULU 1970) et dans le Maine (CORILLION 1948) ; dans les Landes avec *Ludwigia palustris* comme caractéristique (VANDEN BERGHEN 1969) ; en Auvergne (BRAUN-BLANQUET et DENIS 1926) ; en Sologne (ALLORGE et GAUME 1925). On peut remarquer, enfin, que l'association cohabite facilement avec les peuplements d'*Eleocharis palustris* et de *Sparganium emersum*.

- *Ranunculo-Juncetum bulbosi* Oberd. 57 (tab. 53)

Les espèces de ce groupement ont été longtemps incluses dans diverses formations ou associations telles que l'"*Heleocharetum*" de GADECEAU (1909), l'association à "*Heleocharis palustris*" (GAUME 1924), l'"*Heleocharetum multicaulis*" (ALLORGE et GAUME, 1925) ou encore le groupement a été considéré comme un faciès de l'"*Heleochareto-Litorelletum atlanticum*" (LEMEE 1937). Après l'avoir rangé dans l'"*Heleocharetum*", CORILLION (1957) fait du groupement à *Juncus bulbosus* une "végétation à *Juncus supinus*" distincte. En fait, c'est OBERDORFER (1957) qui a proposé de l'ériger en une association mais ensuite il l'a ramenée au niveau de groupement (1977). Pour ma part, je pense qu'il y a lieu de conserver l'association même si *Ranunculus flammula* ne peut être retenue comme une espèce caractéristique dans le centre de la France. Par contre, ainsi que le montre le tableau 53, *Hydrocotyle vulgaris*, qui a son optimum dans le *Juncion silvatici*, constitue une bonne différentielle d'association. D'ailleurs, le *Ranunculo-Juncetum bulbosi* est l'association de l'*Eleocharition acicularis* qui comporte le plus d'espèces des *Molinietales*. On peut y reconnaître une sous-association à *Pilularia globulifera* qui représente une phase initiale et une sous-association à *Agrostis canina* qui indique une évolution vers les groupements du *Juncion acutiflori*. C'est dans cette dernière qu'on trouve, en bordure de l'étang des Bruyères à Toury-sur-Jour (Nièvre, 198), *Hypericum elodes* et *Eleocharis multicaulis* (signalés par BOREAU en 1857) considérés comme caractéristiques d'une autre alliance des *Littorelletea*, l'*Hypericion elodis* Braun-Blanquet et Tüxen 42, qui n'est pas représentée dans la dition.

Le *Ranunculo-Juncetum bulbosi* est resté longtemps méconnu et a été incorporé dans d'autres groupements, y compris dans la dition (ROYER 1969). On le trouve dans quelques relevés de LEMEE (1937), CORILLION (1957) et bien caractérisé dans WATTEZ (1968) et MERIAUX (1978) qui l'ont identifié dans le nord de la France, où il est également représenté par *Juncus bulbosus* ssp. *kochii*. Il se retrouve dans les Vosges, en Forêt Noire, dans le Palatinat (OBERDORFER et al. 1977), dans le nord-ouest de l'Allemagne (PASSARGE 1964, WIEGLEB 1979) où la sous-espèce *bulbosus* du *Juncus bulbosus* semble relayer la sous-espèce *kochii*.

Dans la dition, la forme *fluitans*, que je crois rapporter à la sous-espèce *bulbosus*, est assez fréquente mais participe comme différentielle à des groupements distincts appartenant au *Nymphaeion* ou bien elle se rencontre dans des parties dégradées de la scirpaie à *Scirpus lacustris* (tab. 54) : on n'y trouve pas d'espèces des *Littorelletea*.

### Synsociologie et synécologie

L'analyse factorielle des correspondances (réalisée en prenant en compte l'abondance-dominance) fait apparaître l'autonomie des associations décrites (diagramme 8) ; on remarque en particulier les affinités de l'*Eleocharitetum acicularis* et du *Littorelletum lacustris* qui se retrouvent dans le tableau synthétique (tab. 55). Il n'apparaît pas utile de distinguer une alliance *Hydrocotylo-Baldellion* comprenant le *Pilularietum globuliferae* (in OBERDORFER 1977) d'autant plus que *Hydrocotyle vulgaris*, bien qu'assez fréquent dans les associations des *Littorelletea*, est une caractéristique de la classe des *Molinio-Juncetea*. En l'absence de l'*Hypericion elodis* Br.-Bl. et Tüxen 42 et de l'*Isoetion lacustris* Nordh 37, l'*Eleocharition acicularis* représente donc la seule alliance des *Littorelletea* pour la dition. En plus des caractéristiques d'associations, on reconnaît comme caractéristiques d'ordre et de classe : *Juncus bulbosus* ssp. *kochii*, *Ranunculus flammula*, *Baldellia ranunculoides*.

Le caractère amphibie des associations apparaît dans la présence de nombreuses espèces des *Phragmitetea* et des *Potametea*. Les tendances dynamiques et les caractères écologiques sont reflétées également dans le



TABLEAU 55

## TABLEAU SYNTHETIQUE DE LA CLASSE LITTORELLETEA

N° de l'association	1	2	3	4	5	6
Nombre de relevés élémentaires	14	37	20	14	9	37
Nombre d'espèces	24	25	16	23	17	44
<u>espèces caractéristiques des Littorelletea</u>						
<i>Eleocharis acicularis</i>	V	+	I	II		
<i>Littorella uniflora</i>		V	I			r
<i>Elatine hexandra</i>			V	III		
<i>Pilularia globulifera</i>				V		I
<i>Scirpus fluitans</i>					V	
<i>Juncus bulbosus</i>	III	II	II	II	II	V
<i>Ranunculus flammula</i>	III	I		II	II	II
<i>Baldellia ranunculoidea</i>	II	I			II	I
<i>Alisma lanceolatum</i>	I					r
<i>Carex serotina</i>		II				
<i>Hypericum elodes</i>						+
<i>Eleocharis multicaulis</i>						r
<i>Apium inundatum</i>						r
<u>espèces des Molinietalia</u>						
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	II	II			I	III
<i>Agrostis canina</i>		+		+		II
<i>Juncus acutiflorus</i>					+	I
<i>Sphagnum inundatum</i>						II
<i>Molinia caerulea</i>		+				
<i>Carex panicea</i>						+
<u>espèces des Isoëto-Nanojuncetea et des Bidentetalia</u>						
<i>Peplis portula</i>	II	+		II		
<i>Eleocharis ovata</i>	r					r
<i>Juncus tenageia</i>						r
<i>Cicendia pusilla</i>		+				
<i>Gnaphalium luteo-album</i>		r				
<i>Gnaphalium uliginosum</i>		r				
<i>Bidens tripartita</i>	r	r				
<u>espèces des Phragmitetea</u>						
<i>Eleocharis palustris</i>	+			II	I	II
<i>Sparganium emersum</i>				+	III	
<i>Lythrum salicaria</i>	II	I		+		I
<i>Scirpus lacustris</i>	III	I		+		+
<i>Iris pseudacorus</i>				+	+	II
<i>Carex vesicaria</i>	+					II
<i>Carex acuta</i>	II					
<i>Lysimachia vulgaris</i>	II	I			r	III
<i>Equisetum fluviatile</i>		+	II			r
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	r				III	
<i>Oenanthe aquatica</i>				II		
<i>Rorippa amphibia</i>				I		
<i>Glyceria fluitans</i>					+	r
<i>Veronica scutellata</i>	r	+				r
<i>Utricularia australis</i>		r	I	+		
<u>espèces des Potametea et Charetea</u>						
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+			+		
<i>Potamogeton gramineus</i>	II		I			+
<i>Najas minor</i>			I			
<i>Potamogeton crispus</i>	+		+	+		
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>		+				+
<i>Polygonum amphibium</i>		r		II		r
<i>Potamogeton natans</i>			I		I	
<i>Chara braunii</i>	I		II			r
<i>Nitella translucens</i>			r			r
<i>Nitella flexilis</i>	II		r	II		r

espèces supplémentaires : 1 : *Calliergon cuspidatum* r, *Sagittaria sagittifolia* r ;  
 2 : *Carex disticha* +, *Mentha aquatica* I, *Potamogeton bertholdi* r ;  
 3 : *Potamogeton obtusifolius* I, *Trapa natans* + ; 4 : *Typha angustifolia* +, *Galium palustre* +, *Potentilla palustris* + ; 5 : *Juncus effusus* r, *Acrocladium cuspidatum* +, *Sparganium erectum* r, *Lycopus europaeus* + ; 6 : *Potamogeton lucens* r, *Potamogeton obtusifolius* r, *Typha angustifolia* r, *Phragmites australis* II, *Galium palustre* r, *Myosotis scorpioides* r, *Lotus uliginosus* I, *Lycopus europaeus* r, *Acrocladium cuspidatum* r, *Carex hirta* r, *Comarum palustre* r, *Carex rostrata* r, *Eriophorum angustifolium* r.

associations : 1 *Eleocharitetum acicularis* (Baumann 11) Koch 26  
 2 *Littorelletum lacustris* Corill. 57  
 3 *Elatinum hexandrae* (Corill. 57) n. n.  
 4 *Pilularietum globuliferae* Tüxen 55  
 5 *Scirpetum fluitantis* (Allorge 22) Lemée 37  
 6 *Ranunculo-Juncetum bulbosi* Oberdorfer 57

DIAGRAMME 8 - ASSOCIATIONS DES LITTORALLETEA : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 1-2).  
UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES

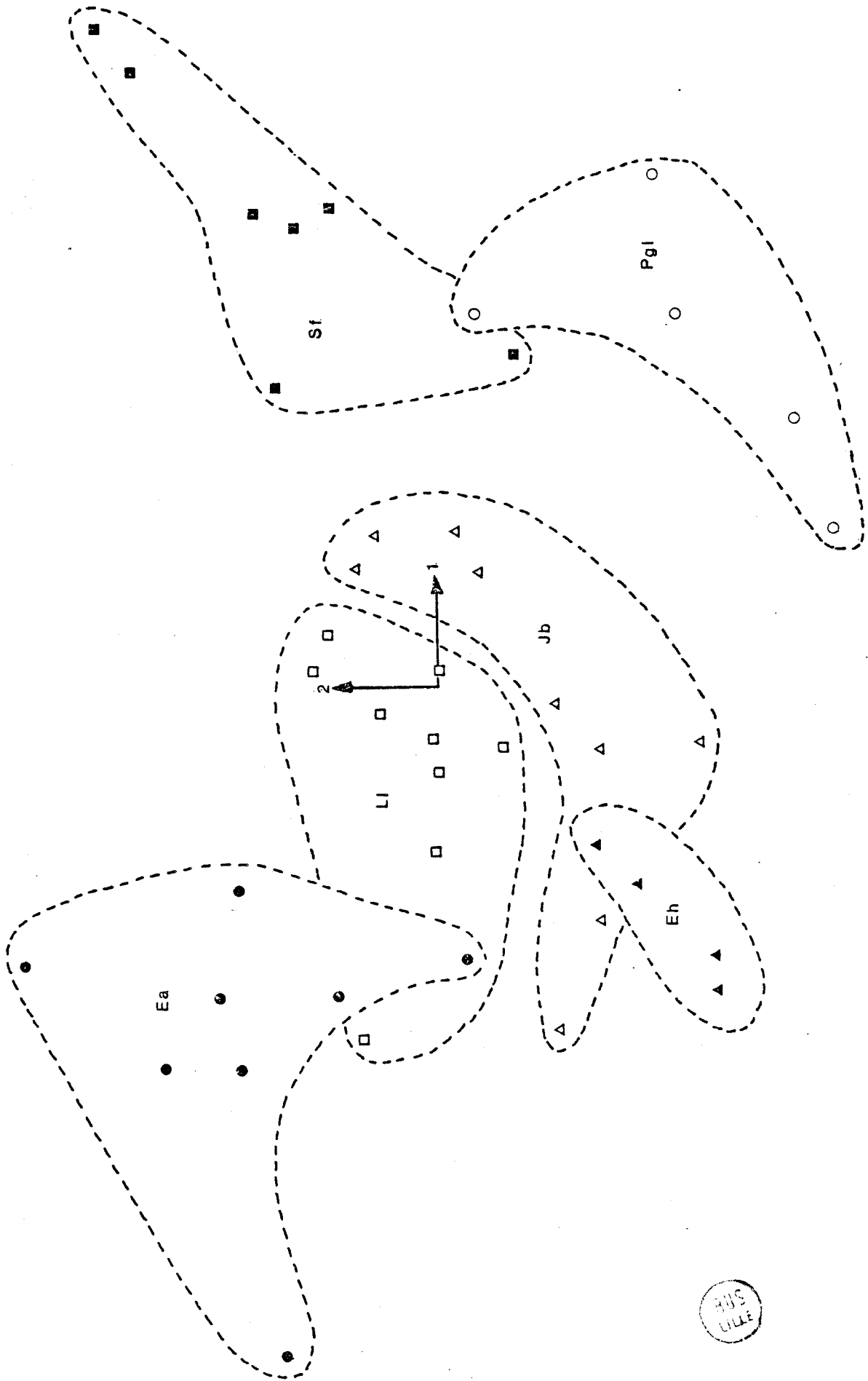


tableau : l'*Elatinium hexandrae* est l'association la plus pauvre en espèces et aussi celle qui comporte le plus d'hydrophytes avec lesquelles elle peut se trouver en compétition (*Chara braunii*, *Najas minor*). L'*Eleocharitetum acicularis* et le *Littorelletum lacustris* entrent en concurrence avec les groupements de thérophytes de l'*Isoeto-Nanojuncetea* qu'ils parviennent à dominer ; le *Ranunculo-Juncetum bulbosi* est assez souvent en compétition avec les groupements du *Juncion silvatici* ou du *Magnocaricion* et lui-même envahit d'autres associations de l'*Eleocharition acicularis* comme le montre l'exemple de l'étang Lélou, en Puisaye (015), illustré par le profil du tableau 56 : on voit l'installation de l'*Eleocharitetum acicularis* (segments 1-3) sur la vase humide puis son remplacement par le *Ranunculo-Juncetum bulbosi* (segments 4-5) sur la vase plus sèche, lui-même envahi progressivement par le *Caricetum gracilis* (segment 6).

TABLEAU 56

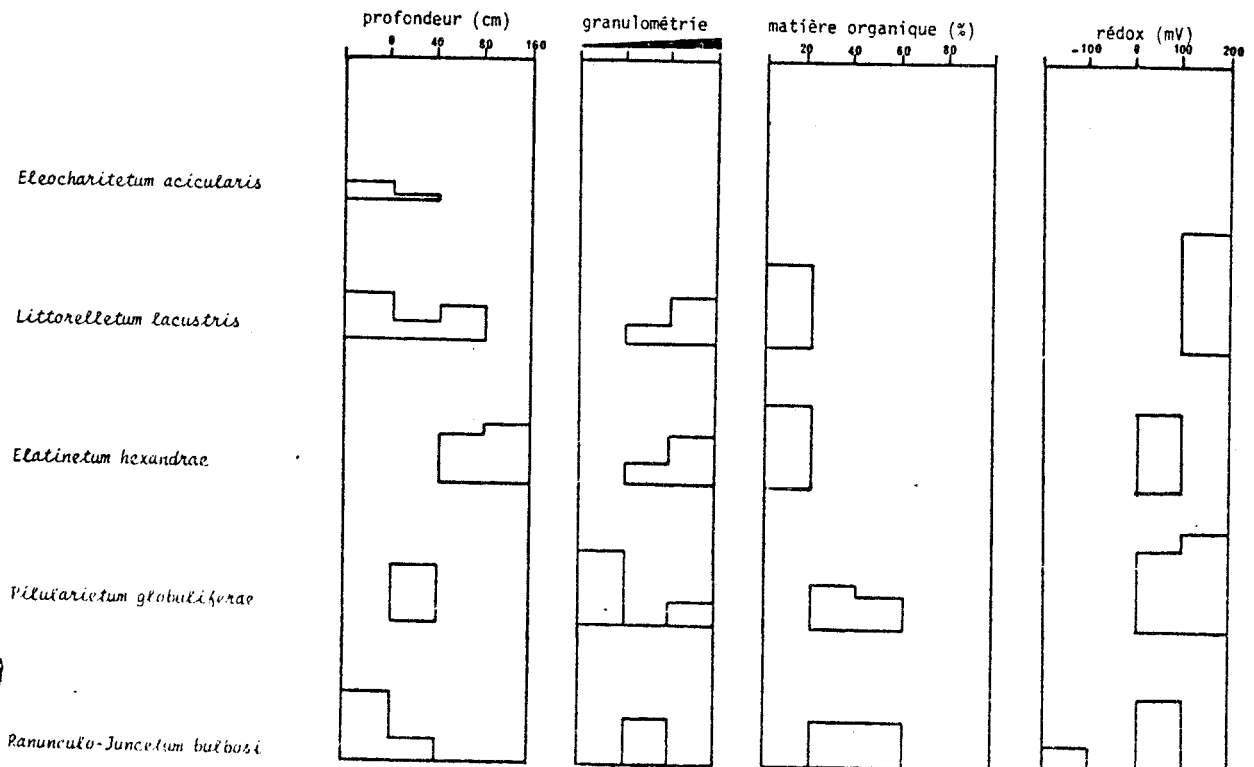
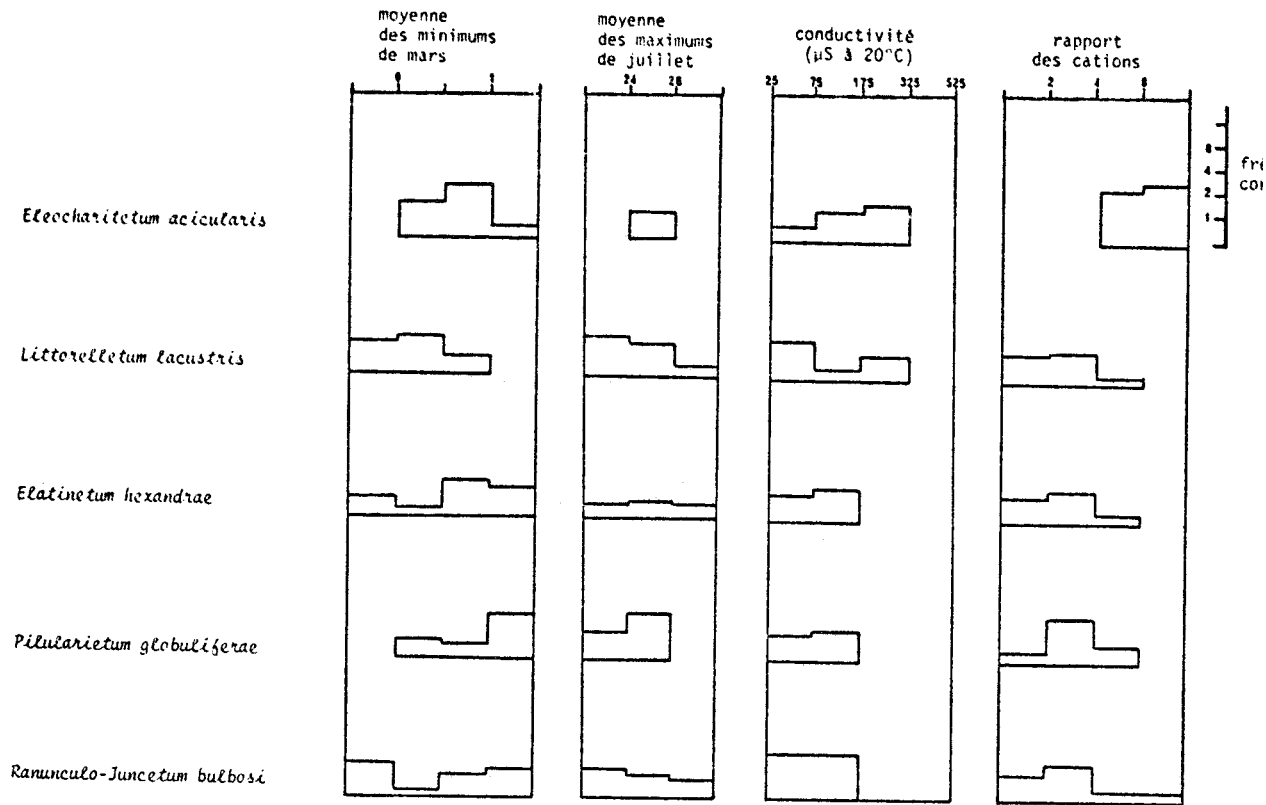
PROFIL MONTRANT LA COMPETITION ENTRE ASSOCIATIONS DE L'ELEOCHARITION

N° des segments (longueur 1 m)	1	2	3	4	5	6
<i>Eleocharis acicularis</i>	5	4	4	2		
<i>Baldellia ranunculoides</i>	1	1	2			
<i>Juncus bulbosus</i> ssp. <i>kochii</i>	2	1	2	4	4	4
<i>Carex acuta</i>					1	3
<i>Lysimachia vulgaris</i>					+	+
<i>Eleocharis ovata</i>			+			
<i>Gnaphalium uliginosum</i>			+	+		
<i>Lythrum portula</i>				+		
<i>Riccia cavernosa</i>						1
<i>Lythrum salicaria</i>	1	2	1		+	+
<i>Veronica scutellata</i>	1					
<i>Alisma plantago-aquatica</i>			+	1	2	
<i>Eleocharis palustris</i>				2		
<i>Mentha pulegium</i>					+	
CI	0,1	0,2	0,3	0,3	0,2	0,4

L'analyse des profils écologiques (fig. 36) fait apparaître une particularité des associations des *Littorelletea* : elles se développent sur un substrat caractérisé par des valeurs du potentiel d'oxydo-réduction positives (qui peuvent atteindre + 400 mV dans le *Littorelletum*) ce qui traduit une forte oxygénation au niveau de la rhizosphère. Toutes ces associations se rencontrent dans des conditions oligotrophiques et mésotrophiques, l'*Eleocharitetum acicularis* acceptant même des conditions méso-eutrophiques. Des différences concernent la nature du substrat et sa teneur en matière organique : le *Littorelletum lacustris* et l'*Elatinetum hexandrae* ont leur optimum sur les substrats sablonneux et très pauvres en matière organique. Le *Pilularietum globuliferae* et aussi l'*Eleocharitetum acicularis* (dont le profil n'est pas représenté en raison de données insuffisantes) recherchent les substrats argileux de préférence ; le *Ranunculo-Juncetum bulbosi* et le *Pilularietum* supportent des teneurs en matière organique assez élevées. Le *Littorelletum* présente une bonne tolérance par rapport aux variations de niveau de la nappe aquatique ; l'*Elatinetum* n'est que très rarement exondé et il peut même s'installer jusqu'à une profondeur de 0,80 m. Par contre, l'*Eleocharitetum acicularis* et surtout le *Ranunculo-Juncetum bulbosi* sont souvent exondés.

Vis-à-vis des conditions thermiques, l'amplitude du *Ranunculo-Juncetum* est la plus grande. Le *Littorelletum* est l'association la moins thermophile ce qui est le reflet de sa distribution : les données utilisées pour les profils concernent un certain nombre de stations du Morvan, où les autres associations sont absentes ou rarement représentées. L'*Eleocharitetum* est mésothermophile comme le *Pilularietum* mais ce dernier est, en outre, plus exigeant pour les conditions hivernales, ce qui est en relation avec son caractère atlantique plus accusé. La carte 8 traduit des différences de distribution du *Pilularietum*, de l'*Elatinetum* et du *Littorelletum* en rapport avec leur sensibilité aux températures minimales qui s'abaissent d'ouest en est.

FIGURE 36 - ASSOCIATIONS DES LITTORELLETES : PROFILS SYNECOLOGIQUES



## 2 - CLASSE : PHRAGMITETEA Tüxen et Preising 42

Les nombreux groupements de cette classe reflètent la diversité des conditions écologiques offertes par la zone littorale sur laquelle s'exercent avec le plus d'effet les variations de niveau de la nappe aquatique libre. Ces fluctuations saisonnières, par leur rôle sélectif important, permettent l'installation de types biologiques particuliers (hélrophytes, pseudohydrophytes réunis sous la dénomination d'amphiphytes). Cependant, même sur le rivage des étangs dont le niveau reste stable, on voit se développer une végétation zonée assurant une transition entre le domaine terrestre et le domaine aquatique ; elle comporte des groupements caractéristiques des marais et des roselières avec, le plus souvent, une ceinture externe marécageuse, exondée une grande partie de l'année et occupée par des cariçaies, puis une ceinture interne, rarement exondée, formée par une ceinture d'hélrophytes.

Les recherches phytosociologiques se rapportant à la classe des *Phragmitetea* sont nombreuses et, malgré la reconnaissance relativement aisée des associations, la position systématique de certaines d'entre elles peut prêter encore à discussion. Divers remaniements synsystématiques ont fait éclater l'ordre unique des *Phragmitetalia* défini initialement par KOCH (1926) et encore retenu par OBERDORFER (1977). Compte-tenu de la structure floristique et des conditions écologiques d'installation et de développement des groupements et des associations, il me paraît nécessaire, comme l'ont fait WESTHOFF et DEN HELD (1969), d'adopter la subdivision de la classe des *Phragmitetea* en 3 ordres, proposée par PIGNATTI (1953) :

- *Phragmitetalia* (Koch 26) Pign. 53
- *Magnocaricetalia* Pign. 53
- *Nasturtio-Glycerietalia* Pign. 53

L'ordre des *Nasturtio-Glycerietalia* est formé d'associations que l'on ne rencontre pas au bord des étangs.

8115  
LILLE

8115  
LILLE

2<sub>1</sub> - Ordre : *Phragmitetalia* (Koch 26) Pign. 53

a) Alliance : *Glycerio-Sparganion* Br.-Bl. et Sissingh 42

- *Oenanthro-Rorippetum* (Soo 27) Lohmeyer 50 (tab. 57)

Le groupement à *Oenanthe aquatica* et à *Rorippa amphibia* s'installe dans les parties dégradées de la scirpaie où il est fréquemment accompagné par *Utricularia australis* et par *Lythrum salicaria* ce qui lui confère une physionomie colorée lors de la floraison. J'ai pu l'observer dans son optimum aux étangs de Vaux. Cependant, il arrive souvent, comme le montre le tableau 57, que les deux espèces caractéristiques ne coexistent pas : *Rorippa amphibia* se rencontre de préférence dans les roselières et principalement dans la scirpaie, surtout s'il y a eu faucardage ou destruction par les rats musqués, alors que *Oenanthe aquatica* se développe bien dans certains étangs à fond argilo-sableux et dans les "crots" des vallées de la Loire et de l'Allier. La richesse floristique de l'association dépend du fait que l'*Oenanthro-Rorippetum* est en compétition habituelle avec d'autres associations comme le *Scirpetum lacustris* ou bien fait partie d'une synassociation où l'on retrouve l'*Utricularietum australis* ou le *Polygonetum amphibii*. Cette complexité et le dynamisme se traduisent par une valeur élevée de l'indice de compétition dans plusieurs relevés : c'est le résultat de l'instabilité des conditions de milieu déterminée par les fluctuations de la nappe et les interventions anthropiques et animales.

L'association comportant les deux espèces est rarement signalée. Dans la vallée de l'Oise, elle occupe des fossés et des mares (BOURNERIAS *et al.* 1978) ; elle se développe dans les mardelles de Touraine (COUDERC 1980) et du Bassigny (DANGIEN et DECORNET 1977) : ces auteurs rapportent ce groupement à l'*Oenanthetum aquaticae* Soo 27. WATTEZ (1968) décrit une roselière à *Rorippa amphibia* dans les fossés des marais littoraux de la plaine picarde d'où *Oenanthe aquatica* est complètement exclue mais qui comporte *Oenanthe fistulosa* (dans 5 relevés sur 7). Par contre, l'association est bien connue en Allemagne où PHILIPPI (*in* OBERDORFER 1977) a réalisé de nombreux relevés dans la partie supérieure de la vallée du Rhin. HILBIG (1971) cite plusieurs auteurs qui ont effectué, comme lui, des relevés en divers secteurs de l'Allemagne de l'Est et il mentionne l'existence de l'associa-

tion en Pologne, en Roumanie et en Tchécoslovaquie. SOO (1927) avait signalé la présence d'un *Oenanthe aquatica* en Hongrie mais c'est LOHMEYER (1951) qui a décrit une association à *Rorippa amphibia* et *Oenanthe phellandrium* (= *Oenanthe-Rorippetum*) puis un *Rorippetum amphibiae* distinct, considéré comme un faciès du précédent par PASSARGE (1964). Il semble donc que la coexistence des deux espèces caractéristiques ne soit pas constante. Dans le centre de la France, on remarque nettement une tendance à la dissociation des deux espèces dans leur répartition géographique (tab. 57) mais aussi stationnelle comme le fait apparaître le relevé suivant (tab. 58) provenant de l'étang de Vaux (297), grand étang servant de réservoir pour l'alimentation du canal du Nivernais et subissant d'importantes variations de niveau estivales : dans la ceinture de *Scirpus lacustris* dégradée et faucardée s'est développé un groupement complexe en compétition avec les espèces des *Potamoetea*. En 1976, lors de la baisse progressive du niveau de cet étang en vue de sa vidange, une ceinture de *Rorippa amphibia* monospécifique s'est développée de façon extraordinaire sur des kilomètres de sa périphérie.

TABLEAU 58

DISSOCIATION DE RORIPPA AMPHIBIA ET D'OENANTHE AQUATICA LE LONG D'UN PROFIL

N° des segments (profil P31)	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Scirpus lacustris</i>	2	3	3	2	3	1	+	+				
<i>Lythrum salicaria</i>	+	1	+	1	2							
<i>Rorippa amphibia</i>	2	4	4	2								
<i>Oenanthe aquatica</i>			+	+	+	1	2		2	2	1	1
<i>Utricularia australis</i>			+	+		+					+	
<i>Polygonum amphibium</i>	+	+	+	+	2							
<i>Sparganium erectum</i>		2		1	2							
<i>Carex vesicaria</i>	2											
<i>Veronica scutellata</i>		+		+	+							
<i>Lysimachia vulgaris</i>		+										
<i>Potamogeton lucens</i>			1	1	+	1	2		3	3	2	+
<i>Nymphaea alba</i>					5	1		5				1
<i>Sagittaria sagittifolia</i>						1			2		4	3
<i>Glyceria fluitans</i>						1	2			1		+
<i>Trapa natans</i>									+	1		4
<i>Potamogeton nodosus</i>												+
	—————faucardage—————											



Comme on le voit sur les tableaux 57 et 58, le faciès à *Rorippa amphibia* se développe surtout dans la ceinture de *Scirpus lacustris* et à moindre profondeur que le faciès à *Oenanthe aquatica*.

Je suis donc enclin à penser qu'une compétition existe entre les deux héliophytes, ce qui justifierait un maintien de la distinction de l'*Oenanthe-aquaticae* Soo 27 et du *Rorippetum amphibiae* Lohm. 50 mais cette concurrence n'est pas très intense, en raison des formes biologiques assez différentes, si bien que l'exclusion mutuelle des deux espèces est incomplète. Leur coexistence peut même être assez fréquente dans certaines régions pour justifier l'existence de l'*Oenanthe-Rorippetum*. Une étude détaillée de la distribution géographique des deux espèces et de leur abondance dans des relevés provenant de régions diverses devrait permettre une réponse plus précise.

- *Utricularietum neglectae* Müller et Görs 60 (tab. 59)

Les peuplements d'*Utricularia australis* sont très répandus dans la dition où je n'ai jamais rencontré *Utricularia vulgaris* ; il semble que les deux espèces aient été fréquemment confondues dans le passé. Ces peuplements se trouvent dans les mares et les "boires" aussi bien que dans les étangs, les plus beaux ayant été observés dans l'étang de Vaux (297) et l'étang de la Perchette (361) dont le niveau de la nappe présente des fluctuations assez importantes<sup>1</sup>. Leur optimum se situe dans les ceintures très dégradées d'héliophytes, et plus particulièrement sur les emplacements du *Scirpetum lacustris* où croissent, en outre, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton gramineus*, *Lythrum salicaria* mais il n'est pas rare de voir l'*Utricularietum neglectae* occuper les trouées faites dans la cariçaie à *Carex vesicaria* lorsque celle-ci a sa base inondée. L'association, qui est héliophile, recherche les endroits calmes où l'échauffement de l'eau est assez rapide. Elle flotte dans des eaux mésotrophiques de profondeur variable, généralement faible (0,20 à 0,40 m) mais je l'ai vue ancrée dans la vase par des

---

<sup>1</sup> A la suite de travaux effectués en 1977, ces étangs, qui ont été créés pour l'alimentation du canal du Nivernais, présentent actuellement un plan d'eau beaucoup plus stable.

racines adventives grêles, à la façon de *Ceratophyllum demersum*, dans des eaux plus profondes (0,80 à 1 m : étangs de Vaux) ou, à l'inverse, fixée dans le sable sous quelques cm d'eau (étang de Saint-Augustin, 395).

Le tableau 59 et le tableau synthétique rendent évidente, dans la dition, l'appartenance de l'*Utricularietum neglectae* au groupe d'associations du *Glycerio-Sparganion* : on y trouve un ensemble caractéristique d'espèces qui comporte *Lythrum salicaria*, *Eleocharis palustris* et aussi *Glyceria fluitans*, *Oenanthe aquatica*. Bien que la plupart des auteurs allemands placent l'*Utricularietum neglectae* dans la classe des *Lemnetea* (HILBIG 1971, MÜLLER in OBERDORFER 1977), je pense qu'il convient d'en faire une caractéristique d'association au sein du *Glycerio-Sparganion* car *Lemna minor* et la plupart des espèces caractéristiques des *Lemnetea* ne sont pas dans les peuplements d'*Utricularia australis*. Par contre, l'Utriculaire constitue une bonne espèce différentielle de sous-association dans les associations de *Lemnetea*. L'association a été placée initialement au sein du *Nymphaeion* par MÜLLER et GÖRS (1960), suivis par MERIAUX (1978) ; DEN HARTOG et SEGAL (1964) ont créé une alliance et une classe particulière pour la ranger : toutes ces vicissitudes montrent bien la difficulté de trouver la véritable position synsystématique de l'*Utricularietum neglectae*. D'autres recherches restent à faire, notamment en France : l'association n'a été étudiée que dans le Nord, où elle est rare (MERIAUX 1978); elle paraît totalement absente des régions de l'Ouest.

- *Glycerietum fluitantis* (Braun-Blanquet 25) Wilzek 35 (tab. 60)

*Glyceria fluitans* est une espèce répandue dans la dition où elle participe à plusieurs groupements. Il arrive parfois qu'elle constitue des peuplements très denses n'admettant que peu d'espèces excepté des héliophytes comme *Sparganium erectum* et *Iris pseudacorus* qui s'implantent au stade final de l'évolution du groupement et qui peuvent être utilisés comme des espèces différentielles d'une sous-association. Par ailleurs, les peuplements de *Glyceria fluitans* qui se développent dans les parties calmes et peu profondes des étangs oligo-mésotrophiques constituent un facteur de comblement important par la production d'une matière organique abondante. Le *Glycerietum fluitantis* apparaît comme un concurrent sérieux de l'*Hottonietum palustris* ainsi que j'ai pu l'observer dans l'étang Neuf, à la

Collancelle (300) : *Hottonia* ne subsiste que par des pieds isolés çà et là au milieu des touffes largement étalées de la Glycérie ; dans l'étang de Villemenant, à Guérigny (279) j'ai pu suivre le résultat de cette compétition entre les deux associations : en 1970, *Glyceria fluitans* recouvrait presque entièrement l'étang<sup>1</sup>, même en eau profonde, formant d'épaisses plaques flottantes et ne laissait subsister que quelques pieds d'*Hottonia palustris* en bordure et des touffes de *Potamogeton natans* au centre. Progressivement, le peuplement de Glycérie a régressé laissant la place au *Potametum natantis* (qui a pratiquement disparu ensuite) et à l'*Hottonietum palustris* qui présente aujourd'hui un très beau développement en bordure de l'étang, où il pénètre dans la ceinture de *Salix cinerea*, supportant alors une exondation temporaire.

Le *Glycerietum fluitantis* est assez méconnu : il a été décrit sous le nom de *Sparganio-Glycerietum fluitantis* Br.-Bl. 25 par BRAUN-BLANQUET (1926) en Auvergne et par REYNAUD-BEAUVERIE (1935) dans la Dombes où *Sparganium emersum* accompagne *Glyceria fluitans*, ce qui n'est pas le cas dans la dition. C'est aussi sous cette dénomination que le groupement à *Glyceria fluitans* a été étudié par HILBIG (1971) qui, dans un tableau synthétique regroupant ses relevés et ceux d'autres auteurs allemands, met en évidence l'existence d'une sous-association à *Potamogeton natans* (avec *Sparganium emersum*) et d'une sous-association à *Calla palustris* (dépourvue de *Sparganium emersum*). Quant au tableau du *Sparganio-Glycerietum fluitantis* donné par HORST et al. (1966) pour la vallée de l'Elbe, il ne comporte même pas *Sparganium emersum*. Il convient mieux de considérer les peuplements à *Glyceria fluitans* comme une association autonome comme l'ont fait PHILIPPI (in OBERDORFER 1977, tableau 47, p. 160) et WIEGLEB (1979), distincte de l'association à *Sparganium emersum*. Les peuplements à *Glyceria fluitans* des étangs du centre de la France comme ceux des mardelles de Touraine (COUDERC 1980) et du Bassigny (DANGIEN et DECORNET 1977) correspondent bien au *Glycerietum fluitantis* (Br.-Bl. 25) Wilzek 35. Quant aux groupements à *Glyceria fluitans* et *Sparganium erectum* dominant, il est préférable de les rattacher au *Glycerio-*

---

<sup>1</sup> D'après des renseignements fournis par le garde-forestier du secteur, l'étang avait reçu antérieurement un apport de scories et il semble que l'excès de phosphore ait favorisé le développement considérable de la Glycérie.

*Sparganietum neglecti* Koch 26 où *Glyceria fluitans* peut alors être considéré comme différentielle d'une sous-association (cf. PHILIPPI, in OBERDORFER 1977, tableau 28, p. 129).

- *Sparganietum simplicis* Tüxen 58 (tab. 61)

Les peuplements de *Sparganium emersum* sont rares dans la dition, je ne les ai vus que dans le Sancerrois (étang de Morue, 273), en Puisaye (étang des Atrées, 016) et sur le nord du Morvan (étang de Vernon, 038) : cette distribution présente un caractère atlantique net. Pourtant, de tels peuplements ne sont pas cités dans l'ouest de la France, excepté un relevé de CORILLION (1948). Il se peut que l'*Eleocharitetum palustris* si répandu dans l'ouest soit une association concurrente. WATTEZ (1968) mentionne une association à *Sagittaria sagittifolia* et *Sparganium simplex* dans la plaine littorale picarde et GEHU (1959) la signale dans le bassin de la Sambre française. En fait, WATTEZ distingue deux faciès, l'un à *Sagittaria*, l'autre à *Sparganium simplex*. Par ailleurs, TUXEN (1958) a proposé un *Sparganietum simplicis* en plus du *Sagittario-Sparganietum emersi* qu'il avait défini en 1953. Je pense que les relevés du tableau 61 doivent être rattachés au *Sparganietum simplicis* (= *Sagittario-Sparganietum emersi* sous-association typique, sans *Sagittaria sagittifolia* !) que PHILIPPI, in OBERDORFER 1977, décrit dans la Forêt Noire. Enfin, dans les mêmes conditions oligotrophiques que dans le centre de la France, WIEGLEB (1979) a trouvé une association à *Sparganium emersum* dans le Harz, où manque la Sagittaire mais qui renferme *Glyceria fluitans*.

Je n'ai pas rencontré le groupement à *Sagittaria sagittifolia* dans les étangs bien qu'il soit présent dans les rivières calmes et aux eaux calcaires du Nivernais. Ce groupement existe en Allemagne (FREITAG et al. 1958, PHILIPPI in OBERDORFER 1977). Je pense qu'il est concurrent du *Sparganietum simplicis*. Si la compétition est moins vive dans certaines régions (en raison de la combinaison différente des conditions écologiques, par exemple) il se peut qu'une certaine cohabitation soit possible et que les relevés qui y sont effectués amènent à reconnaître le *Sagittario-Sparganietum emersi*.

- *Eleocharitetum palustris* Schennikow 19 (tab. 62)

Les "brosses" à *Eleocharis palustris* peuvent prendre une grande extension dans les étangs soumis à des fluctuations du niveau de la nappe aquatique, en particulier sur un substrat argileux ou limoneux (étang de Goule, 237 ; étang de Vaux 297) : de ce fait, elles peuvent subir une exondation temporaire. Elles se forment aussi sur l'emplacement du *Scirpetum lacustris* détruit ou piétiné, en eau peu profonde, sur substrat argileux et sablonneux. L'optimum de développement a lieu dans des étangs mésotrophiques.

On peut distinguer une sous-association à *Potamogeton gramineus* forme *heterophyllus* et *Polygonum amphibium* très bien développée à l'étang de Vaux et une sous-association à *Potamogeton natans* et *Juncus bulbosus* forme *fluitans*. Sur les parties plus longtemps exondées, le *Caricetum vesicariae* devient concurrent (relevés 21/2 et 36/2).

L'*Eleocharitetum palustris* apparaît comme une association à distribution subatlantique. Peu souvent signalée en Allemagne (HILBIG 1971, WIEGLEB 1979, OBERDERFER *et al.* 1977), cette association occupe au contraire une place importante dans la physionomie de nombreux étangs de l'ouest de la France où elle a été longtemps incluse dans un groupement complexe, l'"*Heleocharetum*" (GADECEAU 1909) terme des plus ambigus puisqu'il englobait les peuplements à *Eleocharis acicularis*, les peuplements à *Eleocharis palustris* et ceux à *Eleocharis multicaulis* ! CHOUARD (1924) et LEMEE (1937) ont fait d'*Eleocharis palustris* une caractéristique de l'*Heleochareto-Littorelletum atlanticum* mais le tableau de LEMEE montre que le rapprochement des peuplements de *Littorella uniflora* et d'*Eleocharis palustris* est artificiel. GAUME (1924) a décrit un *Heleocharetum palustris* dans l'Orléanais, mais l'antériorité revient à SCHENNIKOW.

L'*Eleocharitetum palustris* est présent sur le massif armoricain et sa bordure orientale où l'on peut identifier une sous-association à *Littorella uniflora* et *Elatine hexandra* qui existe aussi dans les Landes (ALLORGE et DENIS 1923). CORILLION cite aussi l'association dans la Dombes où elle paraît rare puisque Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1935) inclut *Eleocharis palustris* dans l'association à *Glyceria fluitans* et *Sparganium simplex*. Enfin, il est intéressant de noter que WATTEZ a rapporté à l'*Heleochareto-Hippuridetum*, défini par PASSARGE (1955) en Allemagne de l'Est, un groupement à *Eleocharis*

*palustris* et *Hippuris vulgaris* qui se développe dans les trous d'eau et les mares de la plaine littorale de Picardie, dans des conditions eutrophiques.

- *Butometum umbellati* Konczak 68 (tab. 63)

Les stations de *Butomus umbellatus* sont rares dans la dition. Le seul peuplement que j'ai pu observer est situé à la queue de l'étang de Goule, Allier (237) dans une partie soumise aux variations hydrostatiques où peuvent se développer, sur un substrat limoneux, de très vastes peuplements d'*Eleocharis palustris* et la cariçaie à *Carex vesicaria*. Par endroits, l'*Eleocharitetum palustris* laisse la place à un peuplement de *Butomus umbellatus* où *Polygonum amphibium* forme *terrestre* est bien développé (tab. 63).

TABLEAU 63

*Butometum umbellati* Konczak 68

N° du relevé	R65	R66	R67
Surface en m <sup>2</sup>	10	10	25
Nombre d'espèces	6	4	5
<hr/>			
C <i>Butomus umbellatus</i>	4	4	3
<u>espèces des Phragmitetea</u>			
<i>Eleocharis palustris</i>	1	1	2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	2		
<i>Lythrum salicaria</i>			+
<u>autres espèces</u>			
<i>Polygonum amphibium</i> f. <i>terrestre</i>	2	2	2
<i>Bidens tripartita</i>	+	+	+
<i>Potentilla anserina</i>	3		
<hr/>			
CI	0,8	0,2	0,5

On peut rattacher ce groupement au *Butometum umbellati* décrit en Allemagne par KONCZAK (1968) dans le Brandebourg et par PHILIPPI (1973) dans la vallée du Rhin. L'association est signalée également aux Pays-Bas

(WESTHOFF et DEN HELD 1969) ; en France, WATTEZ (1968) a décrit un groupement à *Butomus umbellatus* et *Galium palustre* dans les fossés du Marquenterre où l'on trouve également *Polygonum amphibium* forme terrestre.

### Aspects synsociologiques et synécologiques

Le tableau synthétique (tab. 64) montre les affinités des associations décrites et particulièrement celle de l'*Utricularietum australis* avec l'*Oenanthro-Rorippetum*. La pauvreté floristique du *Butometum umbellatum* peut s'expliquer par sa rareté dans la dition. On remarque aussi les affinités avec la scirpaie et la typhaie ainsi que la fréquence de *Polygonum amphibium* sous sa forme nageante dans les associations aquatiques et sous sa forme terrestre dans les associations qui supportent l'émersion (*Eleocharitetum* et *Butometum*). C'est le *Glycerietum fluitantis* qui est l'association la plus pauvre en espèces du *Glycerio-Sparganion* : en raison de la vitalité de *Glyceria fluitans*, les autres espèces sont éliminées plus ou moins complètement exceptées les grandeshélrophytes.

L'analyse factorielle des correspondances (diagramme 9) confirme l'étroite affinité floristique entre les relevés de l'*Oenanthro-Rorippetum* et ceux de l'*Utricularietum neglectae*. La réalisation d'une synassociation est rendue possible par les types biologiques différents des espèces caractéristiques. Le long de l'axe 1, l'*Eleocharitetum palustris* s'étire entre le *Butometum umbellati* et le *Sparganietum emersi* ; la sous-association à *Potamogeton natans* est proche de ce dernier alors que la sous-association à *Polygonum amphibium* et *Potamogeton gramineus* est au contact de l'*Utricularietum*. Enfin, la place du *Glycerietum fluitantis* à côté du *Sparganietum emersi* témoigne aussi d'une certaine affinité qui se retrouve dans la synassociation qui se constitue parfois, favorisée par la différence des types biologiques de *Sparganium emersum* et de *Glyceria fluitans*.

La comparaison des profils écologiques (fig. 37) montre le caractère euryionique de l'*Eleocharitetum palustris* et de l'*Utricularietum australis*. Le *Sparganietum emersi* et l'*Oenanthro-Rorippetum* sont oligotrophes alors que le *Glycerietum fluitantis* est mésotrophe. Vis-à-vis des caractères du sédiment, l'*Oenanthro-Rorippetum* et l'*Eleocharitetum palustris* se dévelop-

TABLEAU 64

## TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE GLYCERIO-SPARGANTON

N° de l'association	1	2	3	4	5	6
Nombre de relevés élémentaires	11	51	47	8	31	3
Nombre d'espèces	17	29	26	20	25	6

espèces caractéristiques du Glycerio-Sparganion

<i>Sparganium emersum</i>	V					
<i>Oenanthe aquatica</i>	+	III	+	I		
<i>Rorippa amphibia</i>	+	IV	r		I	
<i>Utricularia australis</i>	II	IV	V		I	
<i>Glyceria fluitans</i>	II	II	+	V	+	
<i>Eleocharis palustris</i>	+	+	II		V	5
<i>Butomus umbellatus</i>					r	5
<i>Lythrum salicaria</i>			I	IV	I	II
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	III	+		+	r	2
<i>Sagittaria sagittifolia</i>					+	

espèces du Phragmition et du Magnocaricion

<i>Typha angustifolia</i>	II	II				
<i>Carex elata</i>	II					
<i>Scirpus lacustris</i>		III	II	I	+	
<i>Sparganium erectum</i>		+	I	II	+	
<i>Iris pseudacorus</i>		+	r	II	r	
<i>Carex vesicaria</i>		I	I	I	I	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	+	r		II	2
<i>Myosotis scorpioides</i>	+				+	
<i>Equisetum fluviatile</i>		+	+			
<i>Phragmites australis</i>		I				
<i>Solanum dulcamara</i>				I		
<i>Galium palustre</i>					II	

espèces des Potametea

<i>Polygonum amphibium</i> (t : forme terrestre)		II	IV	I	It	5t
<i>Potamogeton gramineus</i>		+	II		III	
<i>Potamogeton natans</i>	II				I	
<i>Potamogeton lucens</i>		I	r			
<i>Nymphaea alba</i>		I	r		r	
<i>Hottonia palustris</i>		+	+	II		
<i>Ranunculus peltatus</i>	+		r	+	r	
<i>Trapa natans</i>		I	II			

espèces des Lemnetea

<i>Lemna minor</i>	+	I		I		
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>				+		

espèces des Littorelletea

<i>Baldellia ranunculoides</i>	I				I	
<i>Scirpus fluitans</i>	II					
<i>Ranunculus flammula</i>					I	
<i>Juncus bulbosus</i>					II	
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>					I	

espèces supplémentaires : 2 : *Veronica scutellata* +, *Typha latifolia* +, *Potamogeton nodosus* r, *Rumex hydrolapathum* r, *Carex acuta* r, *Alopecurus aequalis* r ;  
 3 : *Typha latifolia* I, *Potamogeton obtusifolius* r, *Potamogeton acutifolius* r, *Carex riparia* r, *Mentha aquatica* r, *Nitella flexilis* r, *Spirogyra decimina* r ; 4 : *Lycopus europaeus* +, *Carex acutiformis* +, *Juncus effusus* I, *Spirogyra* sp. I.  
 6 : *Potentilla anserina* I.

associations

- 1 *Sparganietum simplicis* TÜxen 58
- 2 *Oenanthro-Rorippetum* (Soo 27) Lohm. 50
- 3 *Utricularietum neglectae* Müller et Görs 60
- 4 *Glycerietum fluitantis* (Br.-B1. 25) Wilzek 35
- 5 *Eleocharitetum palustris* Schennikow 19
- 6 *Butometum umbellati* Konczak 68





DIAGRAMME 9 - ASSOCIATIONS DU GLYCERIO-SPARGANTON : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 1-2).  
UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES.

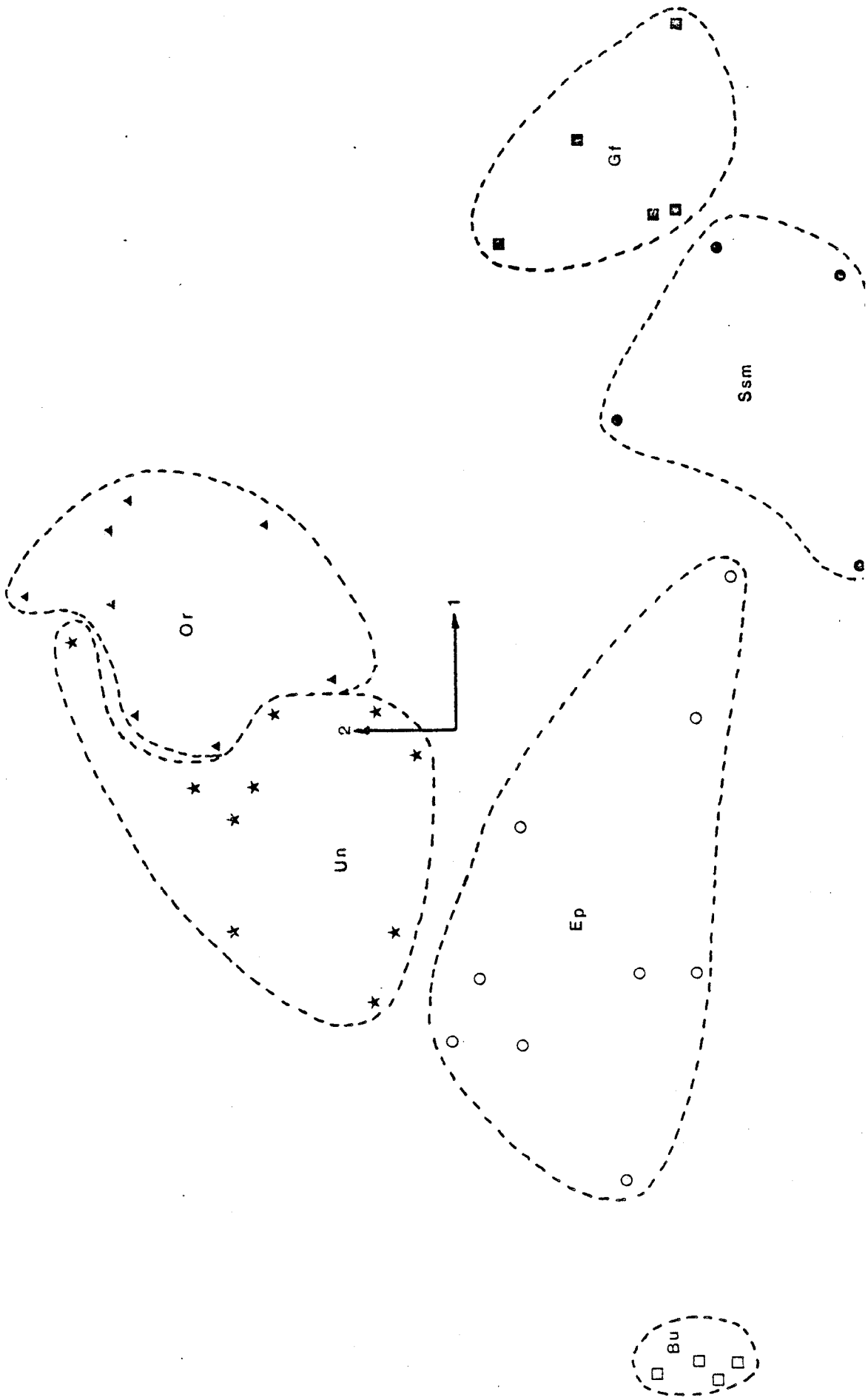
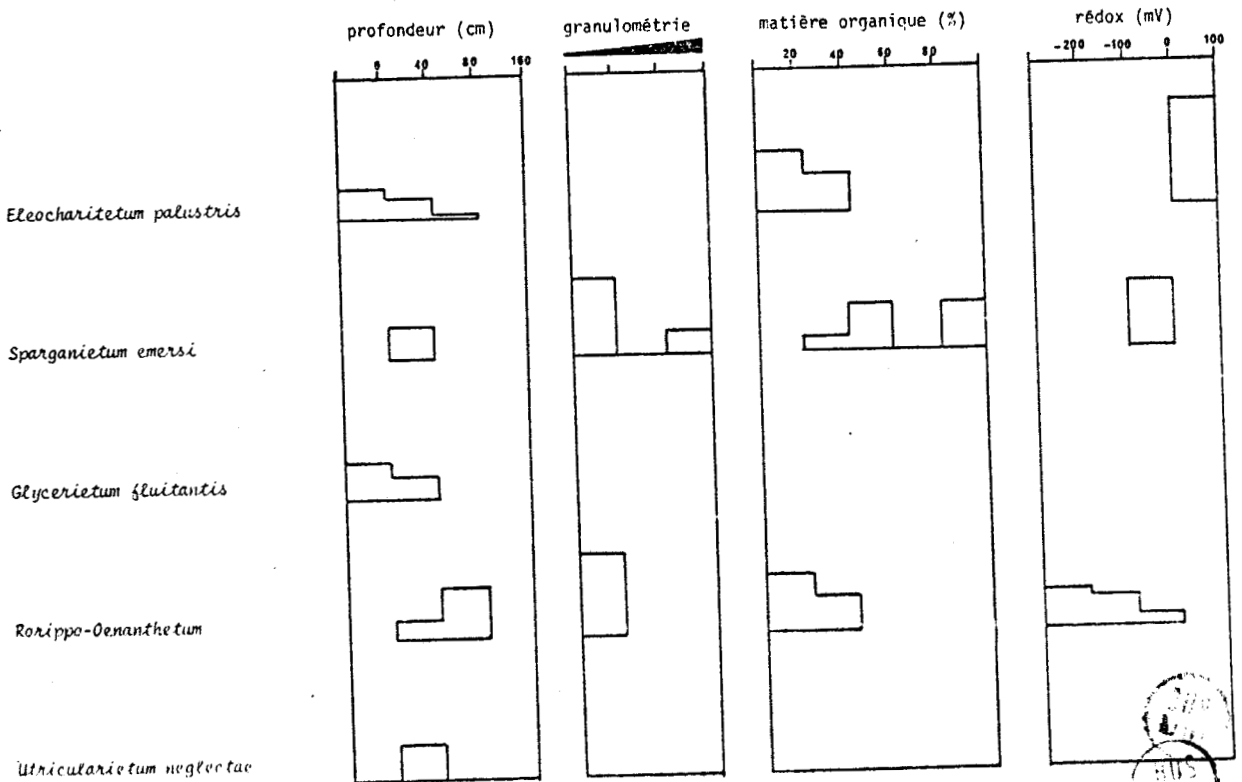
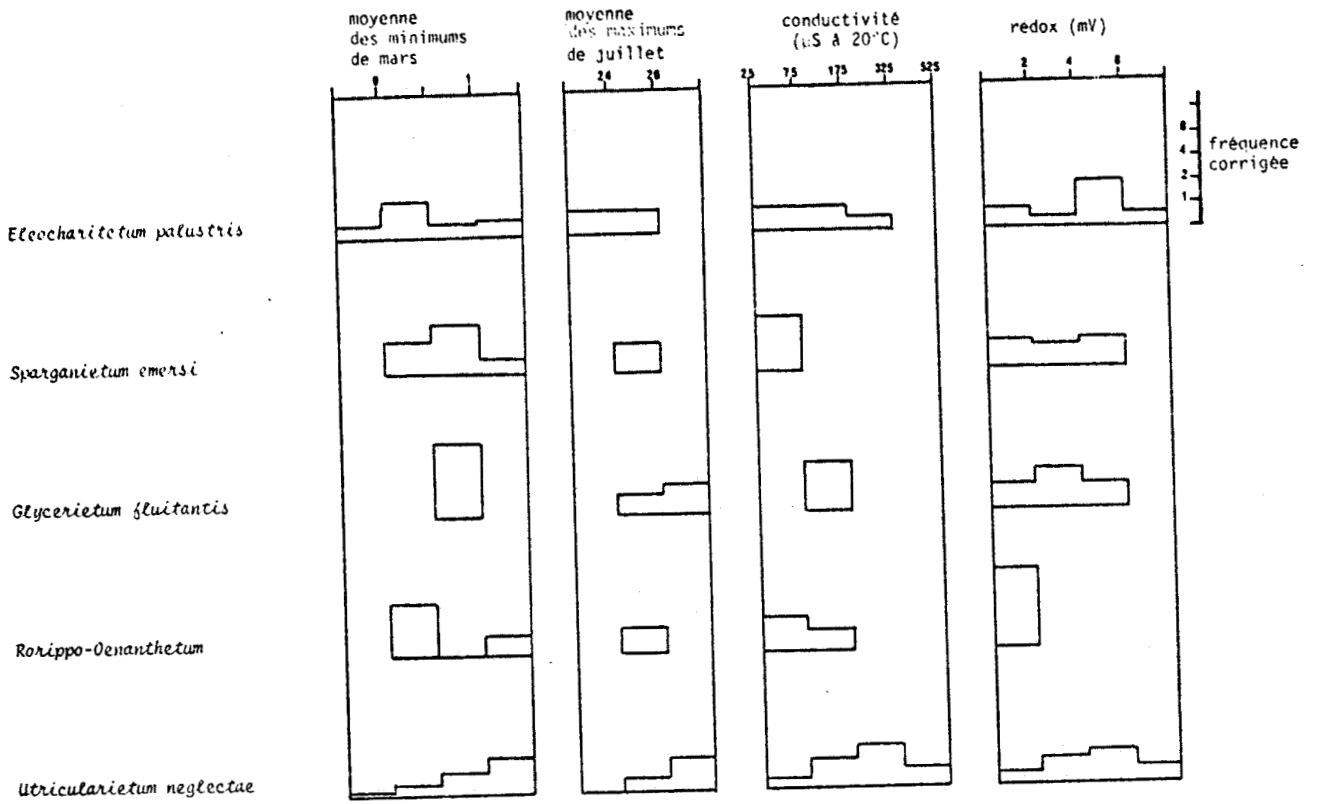


FIGURE 37 - ASSOCIATIONS DU GYNERIO SPARGANIUM : PROFILS SYNÉCOLOGIQUES



pent sur un substrat pauvre en matière organique mais une divergence se manifeste dans la valeur du potentiel d'oxydo-réduction : l'*Eleocharitetum* a ses parties souterraines dans un substrat oxygéné alors que celles de l'*Oenanthro-Rorippetum* sont dans un milieu réducteur. Enfin, pour les conditions climatiques, l'*Utricularietum* apparaît comme l'association la plus thermophile, suivi par le *Glycerietum fluitantis* ; l'*Eleocharitetum* est l'association la moins exigeante.

b) Alliance : *Phragmition* Koch 26 em. Balatova-Tulackova 63

Les associations du *Phragmition* ont fait l'objet de nombreuses études. La plupart jouent un rôle physiognomique important en formant des roselières. A la suite de SCHROETER et KIRCHNER (1902), MAGNIN (1904) reconnaissait, dans les lacs du Jura, des associations végétales dans la ceinture littorale et plus précisément dans "la zone phragmitétifère", avec notamment, la phragmitaie (association du *Phragmitetum*) et, plus interne, la scirpaie (association du *Scirpetum*) ; il signalait la possibilité d'inversion, de mélange et aussi de substitution par d'autres associations (typhaie à *Typha latifolia*, équisétaie à *Equisetum limosum*, mariscaie à *Cladium mariscus*, strictaie à *Carex stricta*). De même, pour le lac de Grandlieu, dans l'ouest de la France, GADECEAU (1909) décrivait, dans la végétation d'hélophytes, un *Scirpetum* avec une sous-association du *Sparganietum*, un *Phragmitetum* passant parfois à un *Glycerietum* (à *Glyceria aquatica*) ou à un *Marescirpetum* (à *Scirpus maritimus*), un *Typhetum* (à *Typha angustifolia*).

Pourtant, à la suite des travaux de KOCH (1926) en Suisse, les diverses formations de grandes hélophytes ont été souvent considérées comme des faciès d'une seule association, le *Scirpo-Phragmitetum* Koch 26. Il s'agit en fait d'un complexe d'associations qui correspondent aux différents faciès du *Scirpo-Phragmitetum* comme l'ont reconnu depuis longtemps divers phytosociologues et comme cela se dégage des observations phytosociologiques que j'ai effectuées.

- *Phragmitetum communis* (Gams 27) Schmale 39 (tab. 65)

Par leur développement important et leur densité, les peuplements de *Phragmites* donnent à certains étangs une physionomie bien particulière ; ce sont généralement des étangs au niveau stable, dont la création est ancienne et dans lesquels la végétation a pu se développer et évoluer, atteignant un stade climacique (cf. étang Gouffier, fig. 4, p. 14). Le tableau 65 montre le caractère dynamique de l'association : elle se substitue aux peuplements d'hélophytes déjà installés dans l'étang et notamment, elle succède au *Scirpetum lacustris* en l'envahissant progressivement ; comme le Scirpe résiste assez bien, il se constitue une sous-association à *Scirpus lacustris* longtemps considérée comme un faciès du *Scirpo-Phragmitetum*, à la suite de KOCH (1926). Grâce à ses rhizomes traçants, le Phragmite progresse du côté externe où il s'implante dans la cariçaie et l'on peut ainsi reconnaître une sous-association à *Carex vesicaria* sur substrat mésotrophique et une sous-association à *Carex riparia* sur substrat calcaire. Enfin, le Phragmite peut émettre de longs rhizomes flottants et ainsi s'avancer sur la surface de l'eau libre prenant peu à peu la place de la végétation aquatique représentée assez fréquemment par le *Nymphaeëtum albae* ; il peut même se former des plaques flottantes de Phragmite au-dessus de 0,80 à 1 m d'eau : elles se détachent et vont coloniser d'autres parties de l'étang (comme c'est le cas à l'étang Gouffier).

L'association est parfois en concurrence avec *Glyceria maxima* (relevé 88/1), avec *Carex elata* (relevé 44/3) et avec l'*Equisetetum fluviatilis*. Elle colonise divers types de substrat : l'arène granitique (étang des Maraudeurs, 097 ; étang du Maupas, 290), les dépôts fluviatiles siliceux (étang des Bruyères, 1980 ; Billot, 260), les argiles (Gouffier, 296) ou sur les supports argilo-calcaires (étang de Pain, 251 ; la Croix d'Or, 253 ; Garigny, 270). La phragmitaie peut s'établir comme roselière pionnière ainsi que je l'ai constaté sur les terrains granitiques mais habituellement elle s'implante en même temps que d'autres peuplements d'hélophytes ou postérieurement et elle entre alors en compétition avec eux. RALLET (1935) a laissé des cartes de la végétation de nombreux étangs de la Brenne qui constituent de précieux documents car ils montrent bien l'extension et l'emprise physionomique de la phragmitaie dans la végétation des étangs.

On y voit la phragmitaie s'installer dans les anses ou les queues d'étangs (étang du Sault, étang des grandes Fourdines), parfois en juxtaposition latérale avec des peuplements à *Scirpus lacustris* ou à *Typha angustifolia* (étang de Migné, étang Boisdion) et sa progression se fait au détriment des autres peuplements d'hélophytes, ne laissant subsister que des îlots résiduels (étang Purais, étang de Bellebouche) jusqu'à envahir presque entièrement l'étang (étang des Vigneaux, étang Rochefort, étang de Beaufour). Une telle dynamique peut être pressentie en comparant les cartes de végétation de l'étang Neuf et de l'étang Gouffier données en introduction du chapitre I : on remarque l'implantation du Phragmite dans la ceinture d'hélophytes (à *Glyceria maxima*, à *Typha angustifolia* et à *Scirpus lacustris*) et on comprend que leur colonisation par *Phragmites australis* puisse évoluer vers un type physiologique tout à fait différent tel que celui de l'étang Gouffier situé à proximité immédiate, dans les mêmes conditions édapho-climatiques initiales. On voit donc que le *Phragmitetum communis* représente le terme de l'évolution de la végétation amphibie : il peut être considéré comme une association climacique. Il joue un rôle important dans l'extension de l'écotone et dans la transformation de l'étang en marécage, par suite d'un énorme apport de matière organique qui constitue une tourbe : lorsque la phragmitaie se développe, l'eau de l'étang se charge en matières humiques et prend une coloration brune caractéristique du type dystrophique. L'évolution de la roselière se poursuit alors soit par l'installation de buissons de *Salix cinerea* ou de *Salix atrocinerea* (group.06/2), lorsque la nappe phréatique reste proche de la surface, soit vers un faciès sec de la phragmitaie à *Solanum dulcamara* et *Calystegia sepium*.

Le *Phragmitetum communis* possède une très large répartition en Europe : HILBIG (1971) et OBERDORFER (1977) citent de nombreux auteurs pour l'Allemagne, où une sous-association à *Phalaris arundinacea* est reconnue alors qu'elle paraît absente dans le centre de la France ; la phragmitaie couvre d'immenses étendues dans le lac Balaton en Hongrie. L'association est indiquée aussi en Belgique (LEBRUN *et coll.* 1949) et dans le nord de l'Europe jusqu'en Suède (LOHAMMAR 1938) et en Finlande (MÄKIRINTA 1978). Pour ne considérer que son extension en France, signalons qu'elle a été décrite dans le nord de la France soit comme *Phragmitetum* (FROMENT 1950) soit comme faciès du *Scirpo-Phragmitetum* (GEHU 1959, MERIAUX 1974, WATTEZ 1968). Dans

l'Ouest, elle est indiquée également comme faciès du *Scirpo-Phragmitetum* par LEMEE (1937) ou comme *Phragmitetum* par GADECEAU (1909), RALLET (1935), CORILLION (1948), LENOIR (1958). Dans l'est de la France, MAGNIN (1904) a mentionné le *Phragmitetum* dans les lacs du Jura et Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1965) l'a rencontré dans quelques étangs de la Dombes où il est peu répandu en raison de la mise "en assec" périodique de beaucoup d'étangs de ce secteur. Enfin, l'association se voit dans les vallées des Alpes et dans les plaines alluviales du Languedoc.

- *Scirpetum lacustris* (Allorge 22) Schmale 39 (tab. 66)

Les peuplements de *Scirpus lacustris* constituent la ceinture d'hélophytes la plus fréquente dans la dition : ils s'implantent le mieux sur le substrat sablonneux des étangs mésotrophiques jusqu'à une profondeur d'eau de 0,80 m environ. Les caractères morphologiques du Scirpe font que les peuplements ne sont pas d'une grande densité, ce qui permet le développement d'autres hélophytes comme *Sparganium erectum* dans des parties peu profondes et enrichies en matières organiques. Les parties de la scirpaie qui sont atteintes par le faucardage ou ravagées par les rats musqués hébergent des espèces caractéristiques des faciès dégradés comme *Lythrum salicaria* et *Rorippa amphibia*. Dans les zones les plus profondes plusieurs hydrophytes héliophiles viennent constituer une strate flottante inférieure : *Utricularia australis*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton lucens*. En fait, il se constitue une synassociation entre la scirpaie et les associations des hydrophytes mais la compétition interspécifique y est souvent vive (relevés 31/3, 46/3, 21/3).

Le *Scirpetum lacustris* a été depuis longtemps reconnu comme une formation autonome plus interne que le *Phragmitetum* (SCHROETER et KIRCHNER 1902, MAGNIN 1904, GADECEAU 1909). Il a été érigé en association par ALLORGE (1922) qui l'a décrit dans le Vexin ; il a été ensuite identifié comme tel dans les Landes (ALLORGE et DENIS 1923), dans le Confolentais (CHOUARD 1924), dans l'Orléanais et en Sologne (GAUME 1924, ALLORGE et GAUME 1925), dans la Brenne (RALLET 1935), dans le Massif armoricain (CORILLION 1948 et 1957, LENOIR 1958). Par contre, dans le Perche voisin, LEMEE (1937) le considère comme un faciès du *Scirpo-Phragmitetum* Koch 26, point de vue longtemps

adopté par la plupart des phytosociologues du nord de la France, de Belgique et d'Allemagne dont les tableaux montrent pourtant une réelle autonomie phytosociologique de l'association (WATTEZ 1968 ; FREITAG, MARKUS et SWIPPL 1958 ; HORST, KRAUSCH et MÜLLER-STOLL 1966). Cependant, le *Scirpetum lacustris* est considéré actuellement comme une association (HILBIG 1971, OBERDORFER 1977).

- *Typhetum angustifoliae* (Allorge 22) Pignatti 53 (tab. 67)

Comme les peuplements de *Scirpus lacustris*, les peuplements de *Typha angustifolia* sont bien distincts de ceux de *Phragmites australis* dans les étangs de la région, où ils sont assez répandus. On les trouve parfois dans les mêmes étangs que le *Scirpetum lacustris* auquel ils peuvent se juxtaposer latéralement (étang de la Brosse, 185 ; étang Neuf de la Collancelle, 300) ou succéder en ceinture plus interne (étang de Souis, 269 ; étang de Javoulet, 240 ; étang du Moulin Neuf à Saxi, 293). Cependant, dans beaucoup d'étangs, les deux associations ne cohabitent pas : leur dissociation latérale selon le gradient de profondeur et leur dispersion géographique dans des étangs distincts, qui apparaissent très nettement dans la cartographie des étangs de la Brenne (RALLET 1935), peuvent être attribuées à l'effet de la concurrence entre les deux grandes hélrophytes. Cela n'exclut pas la rencontre des deux espèces en mélange dans certains relevés effectués sur le front de compétition mais il n'est pas utile de distinguer un *Typho-Scirpetum lacustris* comme l'a fait PASSARGE (1964) dans le nord de l'Allemagne.

Le *Typhetum angustifoliae* est bien représenté dans les étangs mésotrophiques, excepté sur le Morvan ce qui semble montrer son caractère thermophile vis-à-vis des températures estivales. Cela semble confirmé par le fait que *Typha angustifolia* se trouve, en Suède, dans le sud du pays et plus précisément dans les étangs eutrophiques (LOHAMMAR 1938), à la différence de *Scirpus lacustris* et de *Phragmites australis* qui atteignent des régions plus septentrionales. L'absence dans les étangs du Morvan peut s'interpréter aussi par le résultat d'une compétition avec *Typha latifolia* qui y est fréquent et qui est moins exigeant en chaleur : les deux espèces ne cohabitent jamais dans les mêmes groupements.

Le tableau montre, par la variation floristique, l'existence de 3 groupes de relevés qui correspondent à des épaisseurs différentes de la couche d'eau. Un groupe de relevés où *Phragmites australis* et des espèces du *Magnocaricion* sont présents indique le faciès le moins profond et la tendance à la pénétration du Phragmite dans l'association ; un autre groupe renferme *Sparganium erectum* : il correspond à un faciès enrichi en matière organique et un peu plus profond (0,40 à 0,60 cm) ; le dernier groupe comporte des hydrophytes dans les parties où la couche d'eau est plus épaisse. Il paraît difficile d'en dégager des différentielles de sous-associations.

Le *Typhetum angustifoliae*, a été reconnu comme une formation ou une association particulière dans l'ouest de la France où il est plus répandu que le *Typhetum latifoliae* (GADECEAU 1909, RALLET 1935, CORILLION 1948, LENOIR 1958), mais CHOUARD (1924) et LEMEE (1937) en font un faciès du *Scirpetum lacustris* ou du *Scirpo-Phragmitetum*. Dans le nord de la France, où il est plus rare, WATTEZ (1968) et MERIAUX (1974) considèrent les peuplements de *Typha angustifolia* comme un faciès du *Scirpo-Phragmitetum*. L'association paraît absente du Jura et de la Dombes mais elle est bien individualisée dans le sud de l'Allemagne (vallée du Rhin, lac de Constance) avec les mêmes caractères écologiques et floristiques que dans le centre de la France (OBERDORFER *et al.* 1977). Elle est décrite comme faciès du *Scirpo-Phragmitetum* par FREITAG *et al.* (1958) et par HORST *et al.* (1966) dans les vallées de l'Elbe et de ses affluents.

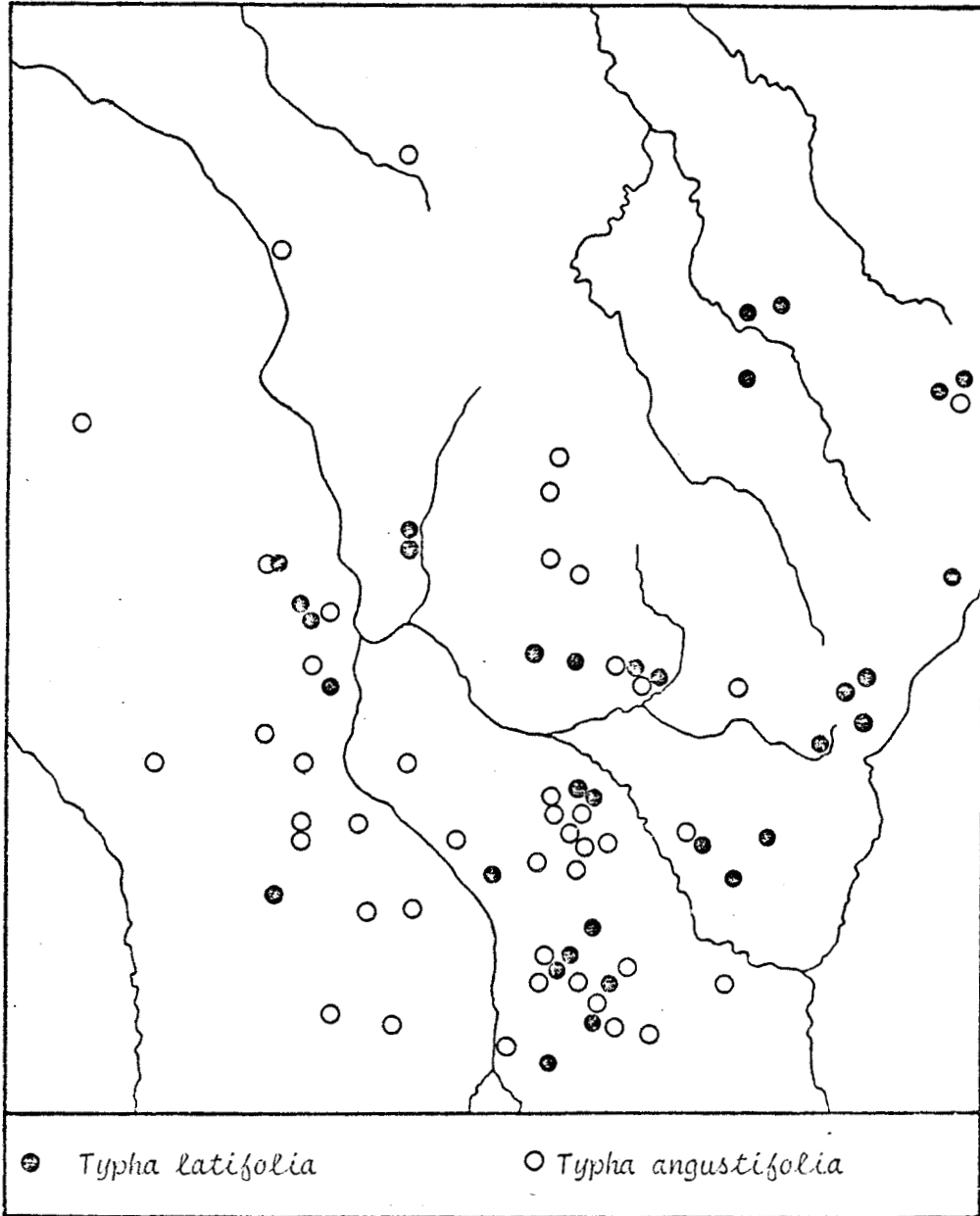
- *Typhetum latifoliae* (Soo 27) Lang 73 (tab. 68)

Les peuplements de *Typha latifolia* occupent généralement des biotopes distincts de ceux de *Typha angustifolia* : on les rencontre surtout dans les queues d'étangs où ils colonisent les atterrissements à l'arrivée des ruisseaux d'alimentation ou encore les parties marécageuses dues au comblement par l'accumulation de matière organique. A cette écologie différente soulignée par WATTEZ (1968) s'ajoute une distribution géographique distincte car il est rare de trouver *Typha angustifolia* et *Typha latifolia* dans les mêmes étangs (carte 9) ; j'ai signalé précédemment que *Typha latifolia* se trouve dans plusieurs étangs du Morvan d'où *Typha angustifolia* est exclue. Il arrive aussi qu'une ceinture de *Typha latifolia* se mette en place, en particulier dans quelques étangs eutrophiques (étang de Bizy, 280 ; étang de



Palissonet, 281). On voit donc que les peuplements de *Typha latifolia* possèdent une large amplitude écologique et on peut penser qu'ils ne se développent bien que là où *Typha angustifolia*, plus thermophile, mésotrophe et supportant moins les variations hydrostatiques, ne peut les concurrencer.

CARTE 9 - DISTRIBUTION COMPLEMENTAIRE DE *TYPHA ANGUSTIFOLIA* ET DE *T. LATIFOLIA*



Le tableau 68 montre le nombre élevé des espèces du *Glycerio-Sparganion* et du *Caricion gracilis* et la rareté des espèces des *Potametea*, à la différence du tableau du *Typhetum angustifoliae*: c'est le reflet de la plus faible épaisseur de la couche d'eau au niveau de l'association. *Equisetum fluviatile* et *Sparganium erectum* accompagnent *Typha latifolia* dans quelques relevés : il y a concurrence entre ces héliophytes comme le montre l'indice de compétition élevé et dans ce cas il est difficile de retenir ces espèces comme différentielles d'une sous-association. D'ailleurs *Equi-*

*setum fluviatile* constitue parfois une ceinture plus interne et une certaine cohabitation se produit dans la zone de contact, d'autant mieux que la morphologie de *Typha latifolia* et d'*Equisetum fluviatile* est différente. Néanmoins, la présence de la prêle dénote la tendance submontagnarde du *Typhetum latifoliae* dans la région où il est bien représenté sur le Morvan et dans certains étangs de plaine où se manifestent des conditions microclimatiques froides. Cette remarque s'accorde bien avec le tableau d'OBERDORFER *et al.* (1977, tableau 24, 3b, p. 122) où l'on peut reconnaître une sous-association à *Equisetum fluviatile* à caractère submontagnard dans le sud de l'Allemagne.

En dehors de la région, il semble bien que la distribution du *Typhetum latifoliae* soit également complémentaire de celle du *Typhetum angustifoliae*. Décrite généralement comme un faciès du *Scirpo-Phragmitetum*, l'association est rare dans l'ouest de la France (COUDERC 1980, LEMEE 1937) mais plus fréquente dans le Nord (FROMENT 1953, GEHU 1959, WATTEZ 1968) et dans l'Est, où elle est citée dans les mardelles du Bassigny (DANGIEN et DECORNET 1977) ; dans les lacs du Jura (*Typhetum* de MAGNIN 1904), dans la Dombes (CORILLION 1957). L'association paraît répandue en Allemagne (FREITAG *et al.* 1958, HILBIG 1971, WIEGLEB 1979). Bien que reconnaissant la disjonction des deux espèces de *Typha*, HILBIG rattache ses relevés au *Typhetum angustifolio-latifoliae* (Egglar 33) Schmale 39, ce qui n'est pas justifié en raison de la compétition entre les deux *Typha*. En Pologne est indiquée une association à *Typha latifolia* et *Glyceria maxima* (PODBIELKOWSKI 1970) et rappelons que c'est en Hongrie que SOO (1927) a érigé les peuplements de *Typha latifolia* en association autonome.

- *Sparganietum erecti* Roll 38 (tab. 69)

Les peuplements de *Sparganium erectum* sont répandus au bord des étangs mais ils n'occupent que rarement de vastes étendues. On les trouve le plus souvent à la limite interne des groupements hygrophiles (cariçaie à *Carex vesicaria*) dans les parties de faible profondeur (0,10 à 0,40 cm) où se produit une accumulation de matière organique biologiquement très active et qui dégage une odeur putride. Le tableau 69 montre l'existence d'une sous-association à *Sagittaria sagittifolia* et *Alisma plantago-aquatica* et

d'une sous-association à *Typha latifolia*. *Typha latifolia* s'implante souvent dans le *Sparganietum erecti* et se développe à sa marge interne en un *Typhe-tum latifoliae* ; parfois l'association se développe entre la cariçaie et la scirpaie et il peut y avoir pénétration de *Sparganium erectum* dans le *Scirpetum lacustris* (cf. tab. 66).

Les peuplements de *Sparganium erectum* ont été généralement considérés comme des faciès du *Scirpo-Phragmitetum* Koch 26 ou comme sous-association du *Scirpetum* (GADECEAU 1909). La distinction entre la sous-espèce *erectum* et la sous-espèce *neglectum* ne semble pas avoir été faite par les auteurs français. Pour ma part, j'ai constaté la large suprématie de la sous-espèce *erectum* dans la végétation des étangs ; les relevés comportant la sous-espèce *neglectum* proviennent de deux étangs établis sur un substrat argilo-calcaire où le Rubanier s'installe en pionnier. Il ne m'a pas semblé nécessaire de distinguer deux associations différentes, caractérisées par chacune des deux sous-espèces. Comme l'a fait HILBIG (1971) en Allemagne de l'Est, je considère que les peuplements de *Sparganium erectum* s.l. de la région doivent être rapportés au *Sparganietum erecti* Roll 38.

L'association est assez répandue dans l'Ouest puisqu'on peut la retrouver dans le *Scirpetum* de GADECEAU (1909) (qui indique son comportement pionnier et colonisateur dans le lac de Grandlieu), de CHOUARD (1924), GAUME (1924), ALLORGE et GAUME (1925), CORILLION (1948) et dans le *Scirpo-Phragmitetum* de LEMEE (1937). Elle est présente aussi dans le nord de la France, dans le Valois (JOVET 1949), dans le Vermandois (FROMENT 1953), l'Avesnois (GEHU 1959), la Picardie (WATTEZ 1968).

Dans la Dombes, Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1965) indique la présence du *Glycerio-Sparganietum neglecti* avec la sous-espèce *neglectum*. Cette association, identifiée en Suisse par KOCH (1926), connue aussi sous le nom d'association à *Glyceria plicata* et *Sparganium neglectum* a été scindée en un *Glycerietum plicatae* Oberd. 54 du bord des petits cours d'eau (inclus dans le *Glycerio-Sparganion*) et en un *Glycerio-Sparganietum neglecti* (Koch 26) Philippi 73 (in OBERDORFER 1977). D'ailleurs PHILIPPI (1973) distingue, dans le sud de l'Allemagne deux associations différentes, le *Glycerio-Sparganietum neglecti* avec *Sparganium erectum* ssp. *neglectum* comme espèce caractéristique et le *Glycerio-Sparganietum erecti* Philippi 73 avec

la sous-espèce *erectum* comme caractéristique, cette dernière association étant en fait le *Sparganietum erecti* Roll 38. Les deux associations paraissent vicariantes mais leur distribution et leur écologie restent à préciser, en France et en Europe centrale.

- *Equisetetum fluviatilis* Steffen 31 (tab. 70)

Il est assez surprenant de constater une certaine hésitation pour reconnaître le statut d'association aux peuplements d'*Equisetum fluviatile*. S'il est vrai que l'espèce possède une grande amplitude écologique (comme *Phragmites australis*), et que, de ce fait, elle pénètre dans un certain nombre d'associations du *Phragmition*, sa composition floristique et ses caractères écologiques permettent assurément de reconnaître une association autonome comme l'avait déjà vu GADECEAU (1909) en proposant le terme de "*Limosequisetum*", correspondant à la "limosequisetaie" de MAGNIN (1904).

L'amplitude écologique de l'association apparaît dans le tableau 70. On peut y reconnaître :

- une sous-association à *Carex vesicaria* et *Iris pseudacorus* des parties exondées ou temporairement inondées, que l'on trouve fréquemment dans les queues d'étangs transformées en marécage (étang Gouffier, 296, fig. ) ;
- une sous-association à *Typha latifolia* et *Sparganium erectum* des faciès peu profonds en voie d'atterrissement ;
- une sous-association à *Potamogeton natans* et *Nymphaea alba* qui représente en fait une synassociation fréquente dans les étangs du Morvan.

L'*Equisetetum fluviatilis* présente un caractère submontagnard marqué. Cette association est en effet répandue sur le massif du Morvan mais elle se rencontre aussi dans les autres secteurs de la dition souvent en compétition avec le *Phragmitetum communis*, ou le *Scirpetum lacustris*. Elle se réfugie alors dans les parties de l'étang les plus froides ou dans des étangs soumis à des conditions microclimatiques froides : le gel élimine le Phragmite ou d'autres héliophytes, surtout lorsqu'il se manifeste tardivement au prin-

temps comme cela se produit assez souvent dans les régions basses, en raison de la fréquence des inversions de température (FELZINES 1977b, 1978).

Les peuplements d'*Equisetum fluviatile* ont été parfois signalés dans l'Ouest (GADECEAU 1909, GAUME 1924b, LEMEE 1937), et dans le Nord (GEHU 1959, WATTEZ 1968) ; ils existent aussi dans le Jura (MAGNIN 1904) et dans les Vosges (CHOUARD 1921). C'est en Allemagne que l'association a été définie et reconnue en diverses régions : HILBIG (1971), qui cite plusieurs auteurs, mentionne une sous-association à *Nymphaea alba* et une sous-association à *Solanum dulcamara* ; OBERDORFER *et al.* (1977) lui attribuent un caractère montagnard ; WIEGLEB (1979) la signale assez fréquente dans le Harz. L'association existe aussi en Tchécoslovaquie (HEJNY 1960) et en Pologne où PODBIELKOWSKI (1970) indique une association à *Equisetum fluviatile* et *Carex rostrata*. En Scandinavie les peuplements d'*Equisetum fluviatile* sont très répandus, ce qui confirme le caractère boréal de l'association, et ils forment une synassociation avec les peuplements de *Potamogeton natans* et *Nuphar lutea*, d'après les données de LOHAMMAR (1938) et MÄKIRINTA (1978).

- *Glycerietum maximae* Hueck 31 (tab. 71)

Les peuplements de *Glyceria maxima* ne se rencontrent que dans les régions basses où ils paraissent thermophiles vis-à-vis des températures estivales : on les observe dans quelques étangs du Bourbonnais mais ils sont surtout présents dans les mares et les "boires" des grandes vallées de l'Allier et de la Loire. On en trouve aussi en bordure des étangs de Vaux (Nièvre), où la présence du canal du Nivernais n'a probablement pas été étrangère à la dissémination de *Glyceria maxima*. Cette espèce, d'amplitude écologique large résiste bien à l'exondation prolongée et aux variations de niveau, comme j'ai pu l'observer à l'étang de Vaux (297, P37). Le tableau 71 montre qu'elle peut se trouver en concurrence avec le *Scirpetum lacustris* (relevé 01/2) ou parfois avec l'*Equisetum fluviatilis*. La compétition avec *Phragmites australis* bien étudiée par BUTTERY et LAMBERT (1965) se produit également comme l'indique le relevé suivant effectué en bordure d'un étang peu après sa mise en eau (étang des Réaux, 244 ; 88/1) :

N° des segments	1	2	3
<i>Phragmites australis</i>	<u>5</u>	4	2
<i>Glyceria maxima</i>	1	3	<u>5</u>

Cela conduit alors à une dissociation latérale des deux espèces telle qu'elle est réalisée dans l'étang Neuf de la Collancelle (300 ; P26/2 et 3).

Le *Glycerietum maximae* a été rarement décrit en France dans la végétation des étangs. GADECEAU (1909) signale des peuplements de *Glyceria maxima* dans le lac de Grandlieu et Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1966) dans la Dombes (étang de Montcroissant). La plupart des autres relevés du *Glycerietum maximae* ont été effectués dans la végétation des fossés ou des mares (GEHU 1959, WATTEZ 1967 et 1968) ou le long des grandes rivières du nord de la France (BOURNERIAS *et al.* 1978, JOVET 1949). L'association apparaît nettement médio-européenne lorsqu'on considère sa fréquence dans les plaines et grandes vallées de l'Allemagne de l'Est, où HILBIG (1971) a analysé les relevés de nombreux auteurs, reconnaissant une sous-association à *Sparganium erectum* et une sous-association à *Carex acuta* (qui comporte aussi *Phalaris arundinacea* et *Agrostis stolonifera*). Dans le sud de l'Allemagne elle est également bien représentée et elle peut se trouver dans des conditions sub-montagnardes puisqu'une sous-association à *Comarum palustre* a été décrite (OBERDORFER *et al.* 1977). Signalons encore sa présence en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970) et en Roumanie (NEDELUCU 1967).

### Considérations synsociologiques et synécologiques

Le tableau 72 rassemble les associations du *Phragmition* reconnues dans la dition. Les affinités floristiques sont fortes entre elles mais on y distingue plus précisément 3 groupes :

- *Glycerietum maximae*, *Phragmitetum communis* et *Typhetum angustifoliae*
- *Scirpetum lacustris* et *Equisetetum fluviatilis*
- *Sparganietum erecti* et *Typhetum latifoliae*

TABLEAU 72

TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE PHRAGMITION

N° de l'association	1	2	3	4	5	6	7
Nombre de relevés élémentaires	55	87	66	97	165	42	24
Nombre d'espèces	30	34	38	42	43	31	23
<b>espèces caractéristiques du Phragmition</b>							
<i>Glyceria maxima</i>	V	r	r				
<i>Phragmites australis</i>	+	V	II	r	r		
<i>Typha angustifolia</i>	+	+	V	+	r		
<i>Scirpus lacustris</i>	II	II	II	V	+		
<i>Equisetum fluviatile</i>	III	I	+	II	V	II	III
<i>Sparganium erectum</i>	II	+	I	II	+	V	II
<i>Typha latifolia</i>		r		r	I	II	V
<b>espèces du Glycerio-Sparganion</b>							
<i>Lythrum salicaria</i>	I	I	II	III	I	I	+
<i>Rorippa amphibia</i>	r	+	r	II	r		II
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	r	r	r	+	r	I	+
<i>Utricularia australis</i>	+	I	r	II	+	I	
<i>Oenanthe aquatica</i>	+		r	r	r	r	
<i>Sagittaria sagittifolia</i>				r	r	I	
<i>Glyceria fluitans</i>				r		I	
<b>espèces du Magnocaricion</b>							
<i>Carex vesicaria</i>	r	II	I	I	I	+	r
<i>Lysimachia vulgaris</i>	r	+	+	+	+	r	
<i>Galium palustre</i>	+	r	+	r	+		I
<i>Lycopus europaeus</i>	r	r	+	r		+	I
<i>Iris pseudacorus</i>		I	I	r	I	I	
<i>Carex elata</i>		+	r	r			
<i>Scutellaria galericulata</i>	+	r	r				
<i>Carex acutiformis</i>		+	r				
<i>Carex riparia</i>		II	r	+			
<i>Carex pseudocyperus</i>			r	r		r	
<i>Carex rostrata</i>		+		r	+		
<i>Rumex hydrolapathum</i>					r	r	r
<i>Ranunculus lingua</i>					+	r	
<i>Phalaris arundinacea</i>					r	r	r
<i>Carex acuta</i>					r	r	+
<b>espèces des Potamoetea</b>							
<i>Polygonum amphibium</i>	I		+	II	r	r	I
<i>Nymphaea alba</i>	r	r	+	r	I	r	
<i>Potamogeton natans</i>	+		+	r	I	I	
<i>Hottonia palustris</i>	r	r	r	+	r	+	
<i>Potamogeton lucens</i>			I	I	r	r	r
<i>Potamogeton gramineus</i>	+		+	+	r		
<i>Ranunculus peltatus</i>			r	r			+
<b>espèces des Lemnetae</b>							
<i>Lemna minor</i>	I	I	+	r	+	+	I
<i>Riccia fluitans</i>	+	r		r	r		
<i>Ricciocarpus natans</i>	+			r			
<i>Spirodela polyrrhiza</i>			r			r	
<i>Lemna trisulca</i>		r			r	r	r
<b>autres espèces</b>							
<i>Solanum dulcamara</i>		+	r		r	+	
<i>Salix cinerea</i>	r	r			r	r	
<i>Alnus glutinosa</i>					r	r	r
<i>Mentha aquatica</i>	r				r	r	r
<i>Epilobium parviflorum</i>					+		II
<i>Juncus bulbosus</i>				+	r		
<i>Ranunculus flammula</i>					r	r	
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>		r	+				
<i>Sphagnum inundatum</i>		r	r				
<i>Calliergon cuspidatum</i>			r			r	
<i>Juncus acutiflorus</i>		I				r	

**espèces supplémentaires** : 1 : *Lotus uliginosus* r, *Hypericum quadrangulum* r, *Epilobium hirsutum* r, *Cirsium palustre* ; 2 : *Potamogeton nodosus* r, *Salix atrocinerea*+, *Polygonum amphibium* f. terrestre r ; 3 : *Trapa natans* r, *Ceratophyllum demersum* r, *Myriophyllum verticillatum* r ; 4 : *Potamogeton obtusifolius* +, *Potamogeton trichoides* r, *Veronica scutellata* +, *Amblystegium riparia* r, *Alopecurus aequalis* r ; 5 : *Potamogeton acutifolius* +, *Juncus effusus* r, *Menyanthes trifoliata* r, *Agrostis stolonifera* r, *Lotus uliginosus* r, *Loversia oryzoides* r, *Myosotis scorpioides* r ; 6 : *Wolffia arrhiza* r, *Elodea canadensis* r, *Potamogeton nodosus* + ; 7 : *Juncus effusus* r, *Cardamine pratensis* r, *Carum verticillatum* r, *Scirpus sylvaticus* r, *Spirogyra setifera* +.

**associations**

- 1 *Glycerietum maximae* Hueck 31
- 2 *Phragmitetum communis* Schmale 39
- 3 *Typhetum angustifoliae* (Allorge 22) Pign. 53
- 4 *Scirpetum lacustris* (Allorge 22) Schmale 39
- 5 *Equisetetum fluviatilis* Steffen 31
- 6 *Sparganietum erecti* Roll 38
- 7 *Typhetum latifoliae* (Soo 27) Lang 73



L'analyse factorielle des correspondances faite (diagramme 10) qui a pris en compte toutes les espèces et leur abondance montre des affinités quelques peu différentes. L'axe 1 oppose le *Phragmitetum communis* à un ensemble formé par l'*Equisetetum fluviatilis*, le *Typhetum latifoliae* et le *Sparganietum erecti*. L'axe 2 isole le groupe formé par *Typhetum angustifoliae* et *Scirpetum lacustris*. Quant au *Glycerietum maximae*, c'est l'axe 3 qui l'individualise très nettement.

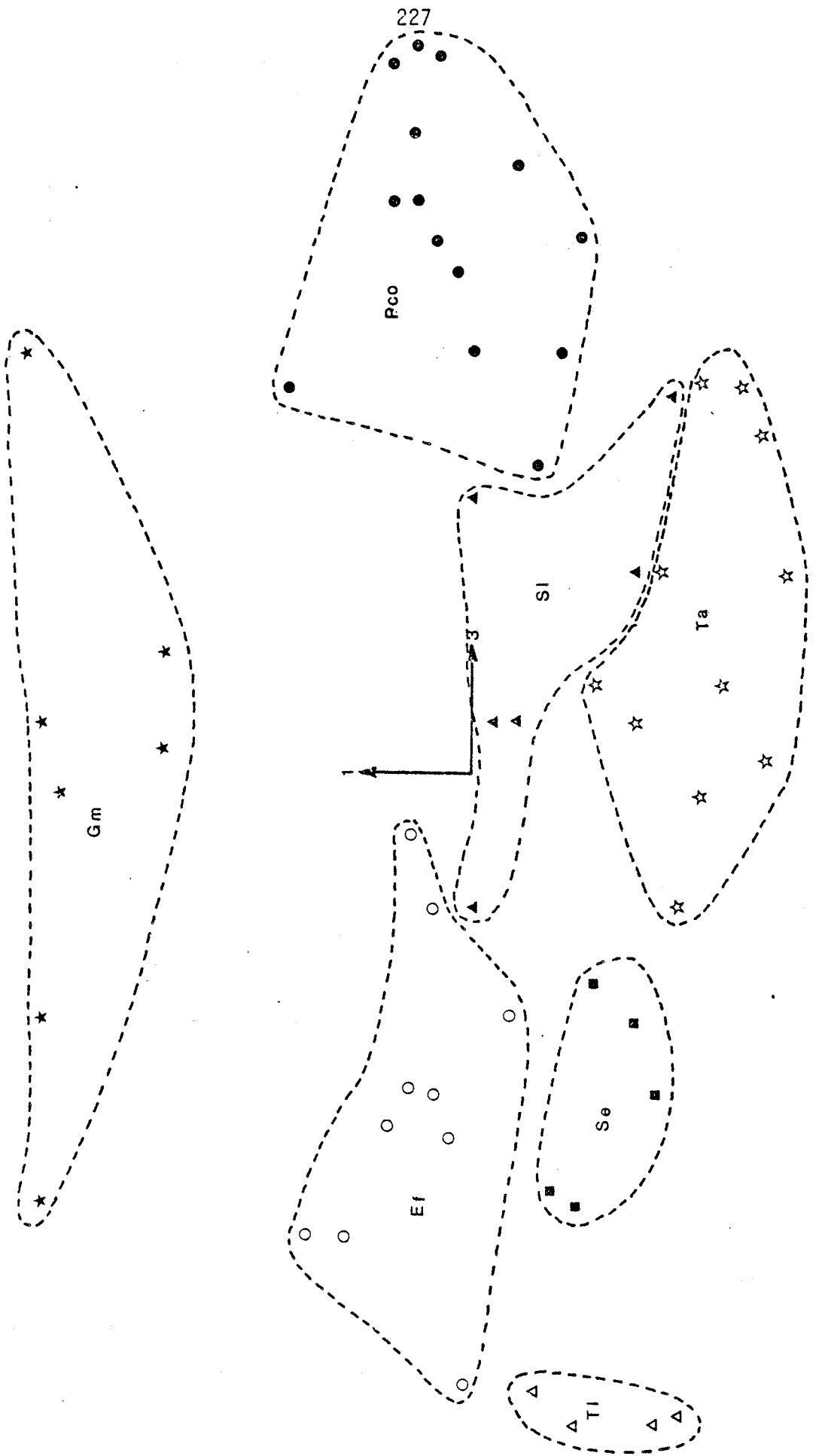
Dans les deux types de résultats, le *Phragmitetum* apparaît bien comme une association distincte.

La figure 38 donne les profils écologiques des associations. Leur optimum de développement a lieu dans une couche d'eau épaisse de 0,40 à 0,80 m.; le *Phragmitetum* et le *Typhetum latifoliae* sont capables de coloniser les zones exondées. La plupart des associations du *Phragmition* sont euryioniques avec cependant un caractère eutrophique bien marqué pour le *Glycerietum maximae*, le *Sparganietum erecti* et le *Typhetum latifoliae*. Les groupements d'hélophytes sont généralement de gros producteurs de matière organique en raison de la biomasse élevée que représentent les hélophytes. Ainsi, le *Phragmitetum*, l'*Equisetetum* et le *Typhetum angustifoliae* produisent un sédiment riche en matière organique qui se décompose lentement puisque la granulométrie est élevée : il en résulte une sorte de tourbe appelée *fen*; toutefois, la décomposition de la fraction grossière est plus rapide au niveau du *Typhetum angustifoliae*. Le *Scirpetum lacustris* se développe fréquemment sur un substrat pauvre en matière organique et dont la teneur granulométrique en fraction fine est forte. La mesure du potentiel d'oxydo-réduction du sédiment révèle son caractère relativement riche en oxygène pour le *Glycerietum maximae* et, dans une moindre proportion, pour le *Phragmitetum* et l'*Equisetetum* alors que le sédiment qui supporte les typhaies est nettement réducteur.

Enfin, vis-à-vis des facteurs thermiques, on note le caractère eurytherme du *Scirpetum lacustris* et du *Typhetum latifoliae*. Le *Glycerietum maximae* est nettement thermophile mais la tendance se remarque bien pour le *Sparganietum erectum* et pour le *Typhetum angustifoliae*. En revanche, le caractère submontagnard de l'*Equisetetum* se traduit par un optimum dans les faibles valeurs thermiques.

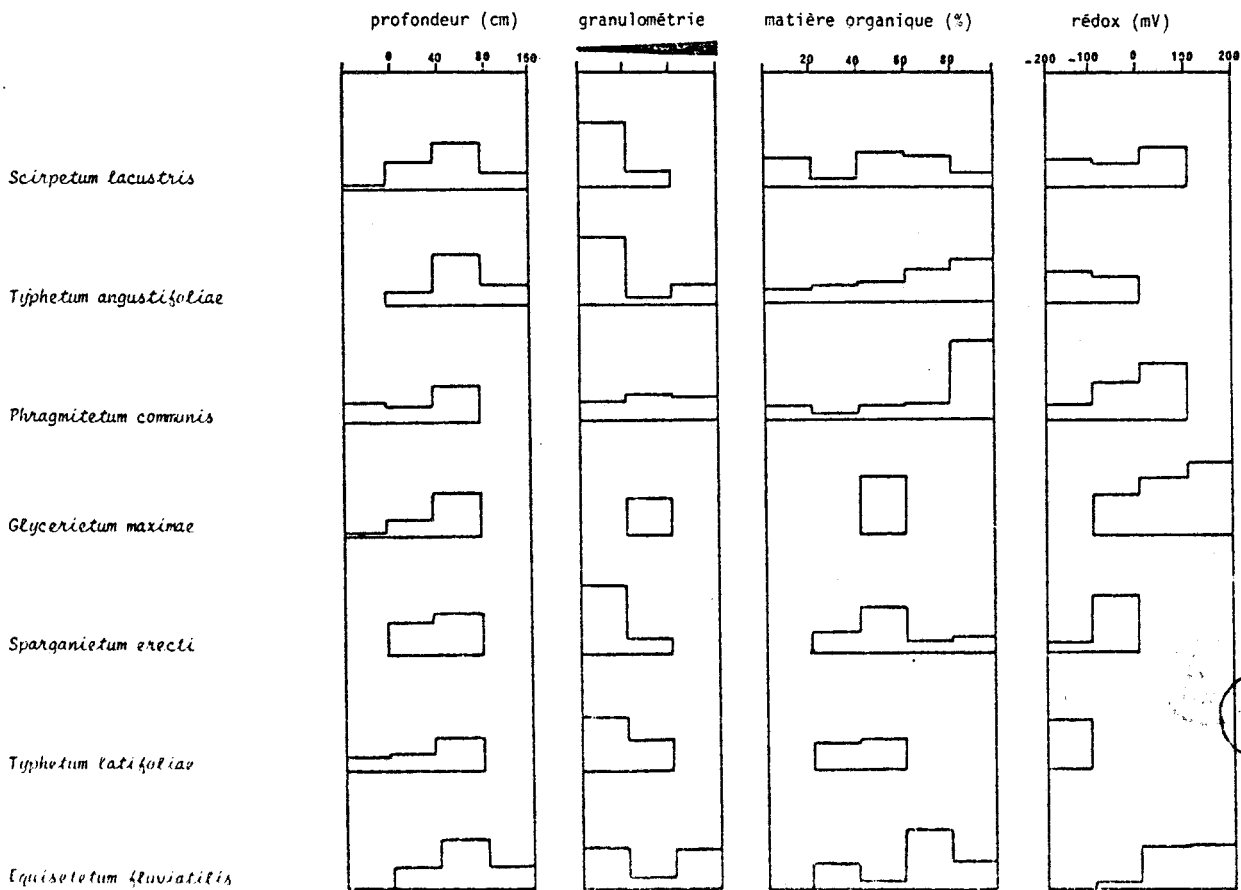
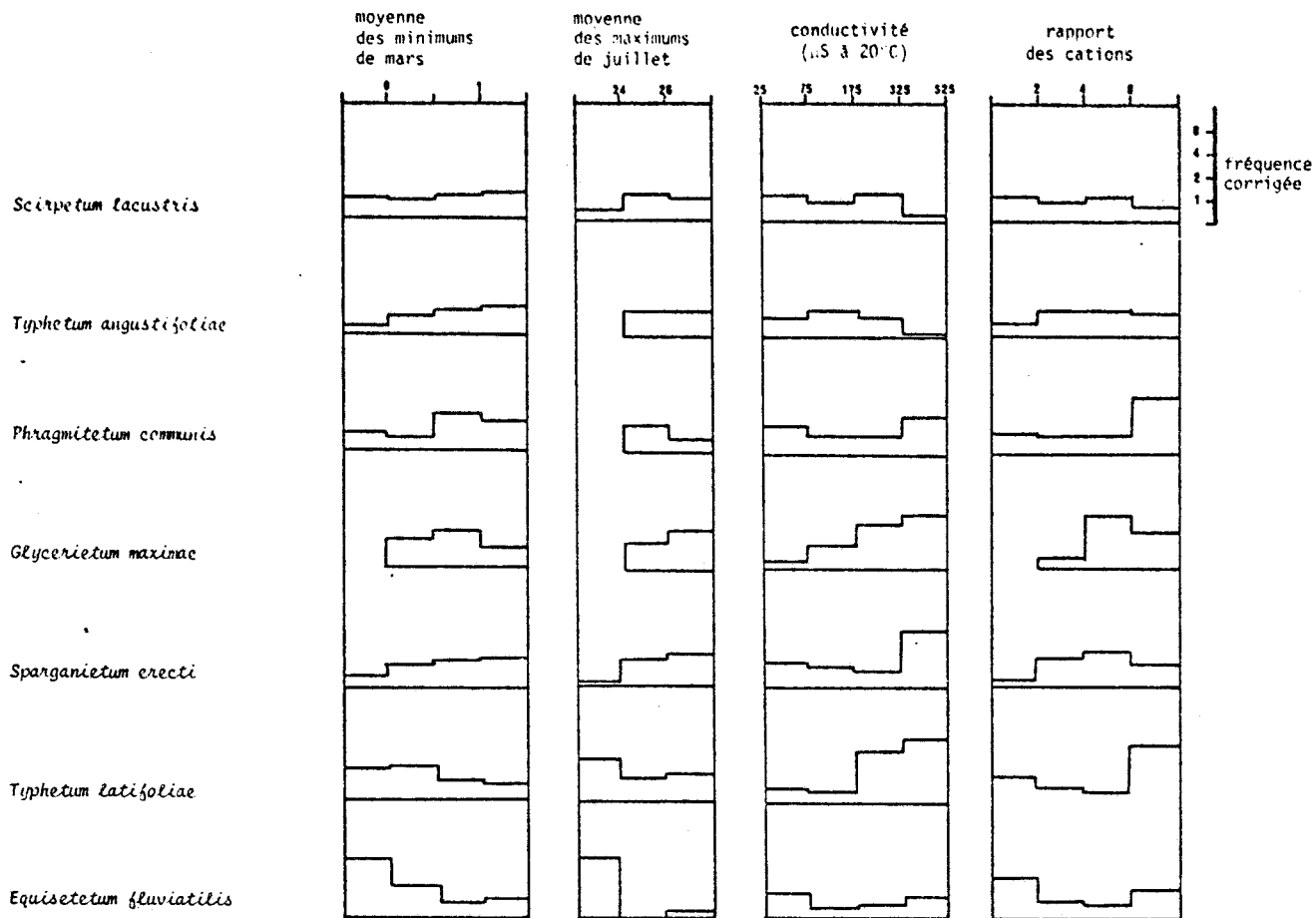


DIAGRAMME 10 - ASSOCIATIONS DU PHRAGMITION : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 1-3).  
 UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES.



BUS  
LILLE

FIGURE 38 - ASSOCIATIONS DU PHRAGMITON : PROFILS SYNECOLOGIQUES



BUS LILLE

Etant donné l'amplitude écologique assez large de plusieurs associations du *Phragmition*, on devrait s'attendre à trouver fréquemment des groupements complexes où se mélangeraient les peuplements d'hélophytes. Or il n'en est pas ainsi : il existe des juxtapositions latérales dans la ceinture d'hélophytes ou des juxtapositions de ceintures selon le gradient de profondeur, ce qui a conduit à considérer assez souvent ces associations du *Phragmition* comme des faciès du *Scirpo-Phragmitetum*. On peut y voir l'effet de la compétition entre des groupements de type biologique semblable, ce qui les amène à occuper des créneaux écologiques et à utiliser de minimes variations des facteurs écologiques, soit dans un même étang soit dans des étangs différents.

## 2<sub>2</sub> - Ordre : *Magnocaricetalia* Pignatti 53

De belles cariçaies se rencontrent autour de nombreux étangs de la dition. Caractérisés le plus souvent par la dominance d'une seule espèce, les peuplements de *Carex* sont considérés depuis longtemps comme des associations distinctes, conception qui s'accorde tout à fait avec la position adoptée précédemment pour la végétation aquatique, avec la différence que les associations de *Carex* sont en général plus riches en espèces que les associations aquatiques.

BALATOVA-TULACKOVA (1963) a distingué deux alliances :

- le *Caricion gracilis* Géhu 61 em. Bal.-Tul. 63,
- le *Caricion rostratae* Bal.-Tul. 63.

Le tableau 73 rassemble de manière synthétique l'ensemble des associations reconnues : la distinction entre les deux alliances apparaît nettement. Cependant, on pourra s'étonner de trouver dans le tableau des associations considérées habituellement comme incluses dans la classe des *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Nordh. 36) Tüxen 37 qui comporte une alliance *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen ap. Lebrun et al. 49 bien distincte de l'alliance *Caricion nigrae* Koch 26 em. Klika 34, selon les synsystèmes

d'OBERDORFER (1977) et de DIERSSEN (1980)<sup>1</sup>. A côté du *Caricetum rostratae* et du *Caricetum paniculatae*, j'ai placé en effet le *Caricetum nigrae*, le *Caricetum lasiocarpae* et le *Menyanthetum trifoliatae* pour montrer les affinités de ces associations avec le *Caricion rostratae*. Mais en fait, ce rapprochement apparemment satisfaisant, qui pourrait conduire à l'incorporation de ces associations dans l'ordre des *Magnocaricetalia*, ne doit pas être maintenu. Il résulte des conditions écologiques régionales qui permettent l'installation d'associations fragmentaires des *Scheuchzerio-Caricetea* au bord de certains étangs du Morvan, dans une végétation où dominent les associations des *Magnocaricetalia*. Les associations des *Scheuchzerio-Caricetea* sont mieux représentées dans les tourbières du Morvan et ce sont les espèces à large amplitude écologique comme *Menyanthes trifoliata*, *Potentilla palustris*, *Carex lasiocarpa* ou *Carex nigra* qui s'introduisent çà et là en bordure des étangs.

En définitive, je conserverai la subdivision des *Magnocaricetalia* proposée par BALATOVA-TULACKOVA (en rattachant toutefois le *Caricetum elatae* au *Caricion gracilis*) et j'introduirai séparément les associations des *Scheuchzerio-Caricetea*.

a) Alliance : *Caricion gracilis* (Géhu 61) Bal. Tul. 63

- *Caricetum elatae* Koch 26 (tab. 74)

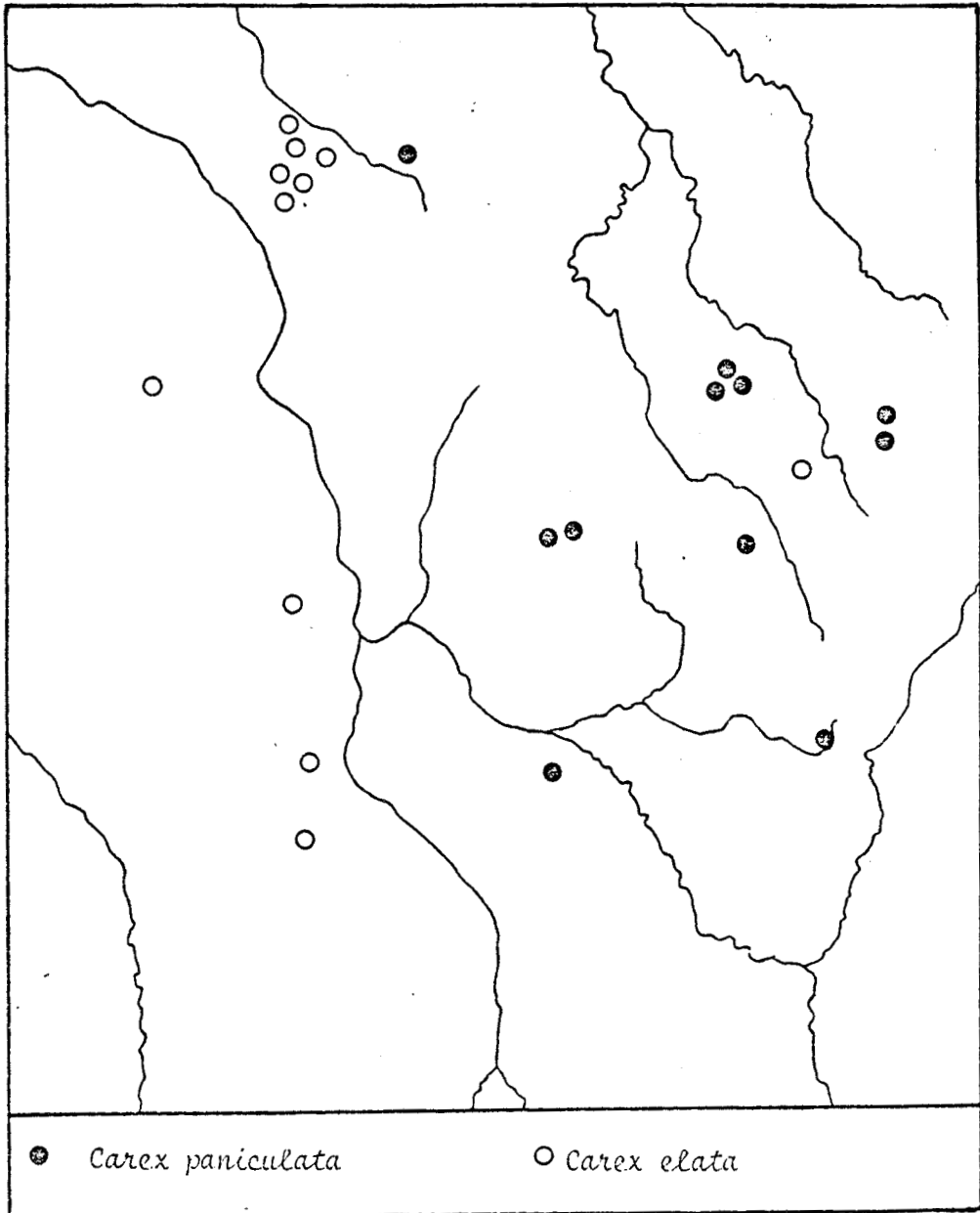
*Carex elata* , avec ses "touradons" forme des peuplements dans la partie occidentale de la région (Berry, Puisaye, ouest du Nivernais) ce qui pourrait laisser croire à une distribution à caractère atlantique (carte 10). Cependant, il est absent de la Sologne bourbonnaise et du Morvan<sup>2</sup>. Il se

<sup>1</sup> L'unanimité n'est pas encore faite pour la position synsystématique de certaines associations. Ainsi le *Caricetum rostratae* généralement rangé dans les *Magnocaricetalia* est placé dans les *Scheuchzerio-Caricetea* par DIERSSEN (1980).

<sup>2</sup> Une exception est constituée par le très beau peuplement de l'étang de la Passée, à Ouroux (Morvan) en plein coeur du massif granitique. *Carex elata* y forme des touradons au feuillage vert-bleuâtre et il pourrait s'agir d'un écotype ou d'une variété. Il est remarquable, en effet, de constater que cette station offre des conditions édaphiques et climatiques si différentes de celles du Berry. A signaler que *Carex elata* est présent dans les tourbières acides du Haut-Doubs (ROYER et al. 1980) et qu'en Finlande existe la sous-espèce *omskiana* (MAKIRINTA 1978).

## CARTE 10

## DISTRIBUTION DE CAREX ELATA ET DE C. PANICULATA



pourrait que des processus de compétition restreignent l'aire de ce *Carex* et l'éliminent de la partie orientale.

Comme on le voit dans le tableau 74, le *Caricetum elatae* forme tantôt des peuplements denses qui sont très pauvres en espèces, tantôt des groupements très ouverts lorsqu'il s'implante parmi les héliophytes ou en eau plus profonde ; alors des nymphéides ou *Utricularia australis* se développent entre les touradons formant une mosaïque de groupements (cf. profil P37). Sur les touradons, il n'est pas rare de trouver *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*, *Myosotis scorpioides* et même *Carex pseudocyperus*. L'association vit très bien sur les substrats enrichis en calcaire (Berry oriental et ouest du Nivernais) mais elle peut aussi se développer sur les substrats argileux et acides de la Puisaye.

Bien installé sur les bords tourbeux des étangs de la Brenne (RALLET 1935), le *Caricetum elatae* est présent aussi en Touraine et dans l'Orléanais (GAUME 1924, COUDERC 1980) alors qu'il n'est pas décrit dans le massif armoricain, sauf à sa périphérie (GADECEAU 1909, LEMEE 1937). WATTEZ (1968) signale que l'association constitue une formation caractéristique des bords des fossés des marais basiclines du littoral picard et FROMENT (1953) l'indique dans les vallées à fond tourbeux du Laonnois et du Vermandois sur substrat crayeux. Le *Caricetum elatae* est connu dans la Dombes (REYNAUD-BEAUVERIE 1965), en Lorraine (DUVIGNEAUD J. 1958), en Alsace (CARBIENER 1978, ISSLER 1942). L'association est décrite en Belgique (LEBRUN *et al.* 1949), en Allemagne (HORST *et al.* 1966, OBERDORFER *et al.* 1977, SAUER 1937), en Pologne (DENISIUK 1978, PODBIELKONWSKI 1970) et jusque dans la partie méridionale de la Scandinavie (LOHAMMAR 1938, MÄKIRINTA 1978).

- *Caricetum acutiformis* Soo 27 (tab. 75)

Les peuplements de *Carex acutiformis* sont disséminés et peu étendus (carte 11). Ils se développent en général sur un substrat sablonneux qu'ils enrichissent en matière tourbeuse et on peut les trouver aussi sur un substrat argileux. Ces peuplements sont héliophiles mais ils supportent bien, à l'état stérile, le couvert de *Salix cinerea* ou d'*Alnus glutinosa* lorsque ces espèces s'implantent dans la cariçaie ; on peut leur attribuer une certaine thermophilie puisqu'ils se localisent surtout dans les grandes

vallées ou la dépression liasique du Bazois.

TABLEAU 75  
*Caricetum acutiformis* Soo 27

N° du relevé	58/2	67/1	04/2
Nombre de segments	7	2	3
Nombre d'espèces	3	3	4
<hr/>			
C <i>Carex acutiformis</i>	5	5	5
<u>espèces du Magnocaricion</u>			
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	+	
<i>Galium palustre</i>		1	
<u>espèces du Phragmition</u>			
<i>Lythrum salicaria</i>	+		
<i>Equisetum palustre</i>			+
<i>Sparganium erectum</i>			1
<u>autre espèce</u>			
<i>Salix cinerea</i>			2
<hr/>			
CI	0	0	0,1
<hr/>			

Le groupement à *Carex acutiformis* est paucispécifique et il a d'abord été associé au groupement à *Carex riparia* dans le *Caricetum ripario-acutiformis* Kobendza 30 avec une sous-association *Caricetosum acutiformis* Soo 57 et une sous-association *Caricetosum ripariae* Soo 57. En fait, ces deux sous-associations apparaissent comme des associations bien distinctes même en Roumanie (cf. tableau de GRIGORE et COSTE 1978)<sup>1</sup>. L'indépendance du *Caricetum acutiformis* est indirectement attestée par sa présence dans une autre combinaison le *Caricetum acutiformo-paniculatae* Vlioger et von Zinderen-Baker indiqué en Belgique (LEBRUN *et al.* 1949) et en Lorraine (DUVIGNEAUD 1958) : je pense qu'il y a, en réalité, compétition entre les

<sup>1</sup> Toutefois, *Carex riparia* et *Carex acutiformis* sont bien associés dans des relevés de la vallée de l'Oise attribués au *Caricetum ripariae* Soo 28 par BOURNERIAS *et al.* (1978).

deux associations. TÜXEN (1937) et WATTEZ (1968) considèrent que les peuplements de *Carex acutiformis* et de *Carex riparia* constituent des faciès du *Caricetum gracilis* et SAUER (1937) en fait une sous-association *Caricosum acutiformis* du *Caricetum elatae*<sup>1</sup>.

Pour ma part, d'après les données régionales, je crois que l'autonomie du *Caricetum acutiformis* ne fait aucun doute. Absente de l'ouest de la France, cette association a été signalée dans le nord et l'est de la France (BOURNERIAS *et al.* 1978, qui décrivent un groupement à *Carex acutiformis* et *Oenanthe fistulosa* ; DUVIGNEAUD 1958 ; GEHU 1959 ; LERICQ 1965 ; MERIAUX 1974 ; WATTEZ 1967 et 1968). Elle est présente en Belgique, en Allemagne (OBERDORFER *et al.* 1977), en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970), en Hongrie (SOO 1927, 1957) et en Roumanie (GRIGORE et COSTE 1978).

- *Caricetum ripariae* Soo 28 (tab. 76)

Comme on vient de le voir, les peuplements à *Carex riparia* ont été souvent réunis à ceux de *Carex acutiformis*. Il s'agit de deux associations vicariantes et concurrentes : dans la dition, en effet, le groupement à *Carex riparia* est exclusivement calcicole et ce sont les facteurs édaphiques qui disjoignent les deux types de peuplements dont la distribution apparaît alors comme complémentaire (carte 11).

L'association, nettement héliophile, comporte un plus grand nombre d'espèces que la précédente et supporte la présence d'une faible épaisseur d'eau au-dessus du sol. Elle se laisse pénétrer facilement par les héliophytes (*Phragmites australis*, *Carex elata* , *Equisetum fluviatile*).

Malgré une distribution large de *Carex riparia*, l'association est assez méconnue en France. On la trouve citée dans le Perche (LEMEE 1937), dans les marais littoraux de Picardie (WATTEZ 1968) où elle est peu développée ; dans la vallée de l'Oise (BOURNERIAS *et al.* 1978) et celle de la Meuse (DUVIGNEAUD 1958). SAUER (1937) l'a indiquée dans le nord de l'Allemagne

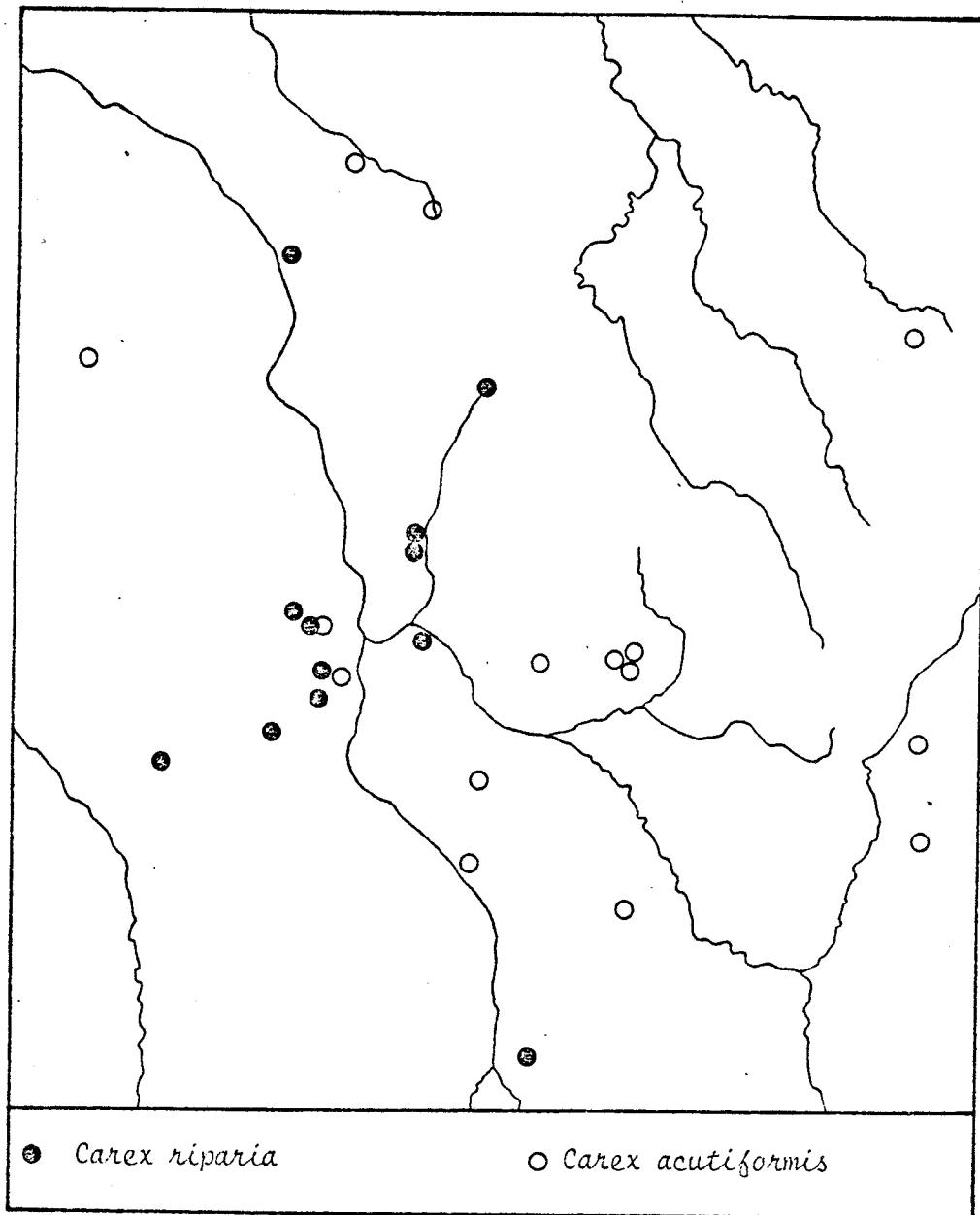
<sup>1</sup>

C'est à SAUER que l'on attribue le nom d'auteur de l'association mais j'ai cherché vainement un relevé dans sa publication où *Carex acutiformis* n'est pas mentionné dans le tableau du *Caricetum elatae*. En fait, l'antériorité paraît revenir à SOO (1927).



CARTE 11

DISTRIBUTION DE CAREX ACUTIFORMIS ET DE C. RIPARIA



comme sous-association du *Caricetum inflato-vesicariae* Koch 26 mais elle est plus répandue dans le centre et le sud du pays (KNAPP et STOFFERS 1962, OBERDORFER *et al.* 1977). Enfin, le *Caricetum ripariae* existe en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970), en Hongrie (SOO 1928) et en Roumanie (GRIGORE et COSTE 1978).

- *Caricetum gracilis* (Graebn. et Hueck 31) Tüxen 37 (tab. 77)

La cariçaie à *Carex acuta* appartient à une association identifiée depuis longtemps où l'on remarque *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus* et *Lysimachia vulgaris* ; la floraison jaune de cette dernière et les hampes violettes de *Lythrum salicaria* agrémentent le peuplement pendant la période estivale. *Phalaris arundinacea* s'implante dans le groupement avec des Lemnacées : on peut considérer cette espèce comme différentielle d'une sous-association représentant un stade final dans l'évolution du *Caricetum gracilis*. *Galium palustre* peut être prise comme différentielle d'une autre sous-association dans les parties les plus sèches.

Le *Caricetum gracilis* se rencontre en bordure des étangs mésotrophiques à substrat sablonneux ou argileux : il est répandu en Puisaye et sur la bordure nord du Morvan, à basse altitude (Avalonnais). On le trouve çà et là dans le Nivernais et le Bourbonnais et il est tout à fait absent des parties hautes du Morvan. L'association présente donc un caractère mésothermophile et elle paraît en compétition avec les peuplements de *Carex vesicaria* : la coexistence des deux *Carex* est rare et lorsqu'elle a lieu, *Carex acuta* se trouve dans des faciès plus secs que *Carex vesicaria*, formant alors une ceinture plus externe.

Le *Caricetum gracilis* semble rare dans l'ouest de la France. Je ne l'ai trouvé mentionné que par GADECEAU (1909) au bord du lac de Grandlieu et par LEMEE (1937) dans le Perche ; cet auteur l'incorpore au *Magnocaricetum vesicariae* mais, dans le tableau présenté, les peuplements de *Carex vesicaria* et de *Carex acuta* sont tout à fait distincts. Dans le nord de la France, l'association, très rare dans la partie occidentale (WATTEZ 1967) est plus fréquente dans la partie orientale (GEHU 1959) et on la retrouve en Lorraine (DANGIEN et DECORNET 1977, DUVIGNEAUD 1958), en Alsace (RASTETTER 1963) et en Belgique (SOUGNEZ 1955). J'ai pu l'observer dans le

Massif Central (lac de Souverols, Aubrac) avec sa sous-association à *Phalaris arundinacea*. En Allemagne, le *Caricetum gracilis* semble fréquent dans le sud (OBERDORFER *et al.* 1977) ; WIEGLEB (1979) donne un tableau pour le Harz où l'on voit un mélange fréquent de *Carex vesicaria* et de *Carex acuta* avec cependant des relevés où ne figure que l'un ou l'autre des deux *Carex* : cet exemple illustre la compétition entre les deux espèces de même type biologique mais la concurrence n'est pas assez forte pour les dissocier toujours en des stations distinctes dans cette région. Le *Caricetum gracilis* est également indiqué en Allemagne orientale dans les vallées de l'Oder et de l'Elbe (FREITAG, MARKUS et SCHWIPPL 1958 ; HORST, KRAUSCH et MÜLLER 1960) où existe une sous-association à *Comarum palustre* (cf. notre relevé 94/2), ainsi qu'en Pologne où il est largement représenté (DENISIUK 1978, qui note l'exclusion mutuelle de *Carex vesicaria* et de *Carex acuta* ; KOBENDZA 1948). On note l'association en Roumanie (GRIGORE et COSTE 1978) ; par contre, elle est absente des pays scandinaves. La distribution du *Caricetum gracilis* est donc typiquement médio-européenne et, dans la dition, elle possède sa plus haute présence à la limite du domaine atlantique et du domaine médio-européen.

- *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 31 (tab. 78)

Les peuplements de *Phalaris arundinacea* sont peu étendus en bordure des étangs ; ils pénètrent dans les cariçaies, à *Carex acuta* et à *Carex riparia* principalement, auxquelles ils succèdent dans un stade d'assèchement plus avancé mais ils sont généralement concurrencés par les roselières à *Phragmites australis*. Ils peuvent être attribués au *Phalaridetum arundinaceae* et au *Caricion gracilis* ; comme FREITAG *et al.* (1958), PHILIPPI (*in* OBERDORFER 1977), je pense que la distinction d'un *Phalaridion* Kopecky 61 est superflue.

La mention de l'association apparaît peu dans la littérature phytosociologique probablement en raison du rattachement fréquent des peuplements de *Phalaris* au *Scirpo-Phragmitetum*. Signalée en Touraine (COUDERC 1980), sa présence se déduit des observations de CORILLION (1948) et LENOIR (1958) sur le *Phragmitetum* du Massif armoricain mais elle paraît assez rare dans l'Ouest. Dans le nord et l'est de la France, par contre, le *Phalaridetum*

est plus fréquent (GEHU 1959, WATTEZ 1967, BOURNERIAS 1978, DANGIEN et DECORNET 1977, DUVIGNEAUD *in* discussion de la communication de SCHUMACKER 1978) notamment dans les grandes vallées. Il en est de même dans la vallée de la Saône (DUVIGNEAUD *ibid.*) et dans la Dombes, où Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1935) montre la transformation du *Caricetum elatae* en prairie à *Phalaris*, par suite de l'assèchement du substrat.

Dans le sud de l'Allemagne, le *Phalaridetum* a été étudié par de nombreux auteurs comme le montre le tableau donné par OBERDORFER *et al.* (1977) ; il n'est pas rare d'y trouver *Phragmites australis* et la présence d'une sous-association du *Phragmitetum communis* à *Phalaris arundinacea* confirme la fréquence de la coexistence des deux héliophytes dans les mêmes groupements de cette région, ce qui n'est pas le cas dans le centre de la France. Dans le Harz (WIEGLEB 1979), où le *Phalaridetum* est bien développé, il n'y a pas non plus de mélange avec *Phragmites*, ni dans la partie orientale de l'Allemagne où l'association est décrite par FREITAG *et al.* (1958) qui signalent ses affinités avec le *Caricetum gracilis*. Enfin, le *Phalaridetum* est présent en Pologne, où il est également rangé avec les associations de *Carex* par PODBIELKOWSKI (1970) et en Roumanie (GRIGORE et COSTE 1978) où il est associé à *Carex acuta*. On voit donc les affinités sociologiques et dynamiques du *Caricetum gracilis* et du *Phalaridetum arundinaceae* à travers l'Europe.

- *Caricetum vesicariae* Br.-Bl. et Denis 26 (tab. 79)

Les peuplements de *Carex vesicaria* sont les plus répandus au bord des étangs oligotrophiques et mésotrophiques de la dition excepté sur les parties hautes du Morvan où ils sont remplacés par *Carex rostrata*. Ils forment la ceinture herbacée externe d'un grand nombre d'étangs et occupent parfois de vastes étendues notamment dans les queues d'étangs transformées en marécages.

L'association, outre *Carex vesicaria*, comporte *Lysimachia vulgaris* et très souvent *Iris pseudacorus* qui peut former localement des peuplements purs généralement peu étendus dans les petites dépressions ou sur la marge interne de la cariçaie. Son optimum de développement se trouve dans les étangs dont le niveau hydrostatique subit peu de variations ; le groupement

supporte facilement d'avoir sa base inondée une partie de l'année sur quelques centimètres de hauteur. On peut reconnaître :

- une sous-association à *Lemna minor* et *Riccia fluitans* qui en fait est une synassociation entre le *Caricetum vesicariae* et le *Riccietum fluitantis* ;
- une sous-association à *Juncus bulbosus* et *Hydrocotyle vulgaris* qui reflète l'existence d'une compétition avec les espèces du *Juncetum acutiflori* qui forme une ceinture plus externe, ou avec les espèces du *Juncetum bulbosi* auquel succède le *Caricetum vesicariae*.

La vitalité de *Carex vesicaria* permet à l'association de résister à l'installation des héliophytes ou de s'introduire dans leurs groupements au fur et à mesure de l'accumulation de matière organique. Cependant, *Phragmites australis* est capable d'envahir le *Caricetum vesicariae*. Comme l'association est héliophile, elle régresse rapidement lorsque les buissons de *Salix cinerea* et de *Frangula alnus* y prennent place.

Le *Caricetum vesicariae* est assez répandu dans l'ouest de la France (GAUME 1924, RALLET 1935, LEMEE 1937, CORILLION 1948, LENOIR 1958). On le trouve aussi en Auvergne où BRAUN-BLANQUET et DENIS (1926) l'ont décrit. Par contre, l'association paraît rare dans le nord de la France (WATTEZ 1968, n'en donne qu'un seul relevé pour les marais littoraux de Picardie) ainsi que dans l'Est (DANGIEN et DECORNET 1977) et en Belgique, où le *Caricetum gracilis* et le *Caricetum rostratae* sont des associations concurrentes. Cette distribution médio-européenne relativement thermophile est renforcée par l'absence de l'association en Scandinavie et par sa distribution en Allemagne : rare dans le nord du pays (où domine le *Caricetum rostratae*) et dans la partie orientale mais nettement plus répandue dans les régions méridionales (OBERDORFER *et al.* 1977) où une sous-association à *Carex rostrata* paraît fréquente. Il en est de même en Suisse où KOCH (1926) avait défini initialement le *Caricetum inflato-vesicariae* qui est en fait une association hétérogène : elle montre néanmoins la coexistence des deux types d'associations dans cette partie de l'Europe centrale. Enfin, elle est signalée en Roumanie (GRIGORE et COSTE 1978) et en Pologne (DENISIUK 1978, PODBIELKOWSKI 1970).

- Association à *Carex ovalis* prov. (tab. 80)

J'ai rencontré en bordure de deux étangs méso-eutrophiques du Berry oriental (Garigny, 270 ; Javoulet, 240) un groupement peu étendu situé en bordure externe c'est-à-dire dans les parties les plus sèches des divers types de cariçaie (à *Carex vesicaria*, à *Carex acuta*, à *Carex riparia*). La compétition avec *Carex vesicaria* y est particulièrement forte comme le montrent les valeurs élevées de l'indice.

TABLEAU 80  
*Caricetum ovalis* prov.

N° du relevé	61/1	59/1	45/2
Nombre de segments	3	1	4
Nombre d'espèces	10	7	9
<hr/>			
C <i>Carex ovalis</i>	3	2	4
<u>espèces du Caricion gracilis</u>			
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1	1	1
<i>Iris pseudacorus</i>	1	+	1
<i>Phalaris arundinacea</i>	1	+	
<i>Carex vesicaria</i>	3	2	
<i>Mentha aquatica</i>	2	2	
<i>Lycopus europaeus</i>	1		
<i>Carex riparia</i>		1	
<i>Carex acuta</i>			1
<i>Scutellaria galericulata</i>			+
<u>espèces des Phragmitetalia</u>			
<i>Ranunculus lingua</i>	+		1
<i>Eleocharis palustris</i>	+		
<i>Phragmites australis</i>			1
<u>autres espèces</u>			
<i>Juncus conglomeratus</i>			1
<i>Cirsium palustre</i>			+
<i>Veronica scutellata</i>	+		
<hr/>			
CI	1,8	2,2	0,2

Ce groupement dont la composition floristique est riche en espèces du *Caricion gracilis* n'a été signalé, à ma connaissance, que par Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1965) qui indique l'existence d'une zone de végétation relativement sèche à "*Carex leporina* - *Carex hirta*" en bordure de certains étangs de la Dombes

Je pense qu'il détermine une association particulière mais d'autres observations restent à faire dans d'autres régions.

b) Alliance : *Caricion rostratae* Bal.-Tul. 63

- *Caricetum rostratae* Rüb. 12 (tab. 81)

KOCH (1926) avait créé un *Caricetum inflato-vesicariae* à la suite de ses observations faites en Suisse. Dans la dition, les peuplements de *Carex vesicaria* ont une distribution différente de ceux de *Carex rostrata*. Ces derniers se rencontrent dans des conditions submontagnardes ou montagnardes (massif du Morvan) et parfois à basse altitude à la faveur de situations microclimatiques froides : alors des peuplements de *Carex rostrata* s'enclavent dans le *Caricetum vesicariae* (étang de Menetou-Salon, 274). A l'inverse, j'ai constaté un exemple remarquable de la spécialisation des deux *Carex* (étang Bordot, près de Saulieu sur le nord du Morvan, 068) où dans les petites anses de la rive nord, bien abritées et ensoleillées, le groupement à *Carex vesicaria* et *Hydrocotyle vulgaris* se substitue à la ceinture de *Carex rostrata* développée autour de cet étang.

Les peuplements à *Carex rostrata* de la dition se rattachent au *Caricetum rostratae* et l'on peut y reconnaître une sous-association à caractère submontagnard marqué avec *Potentilla palustris*, espèce qui devient parfois dominante.

L'association se trouve fréquemment au contact des groupements des *Molinio-Juncetea* où elle s'enrichit de *Sphagnum inundatum* ; *Equisetum fluviatile* pénètre assez facilement dans l'association.

Dans la dition, le *Caricetum rostratae* présente un caractère oligotrophique net mais cela tient à la nature granitique du substrat et aux conditions submontagnardes offertes par le Morvan. L'association possède

en réalité une amplitude écologique plus large vis-à-vis des facteurs édaphiques puisque WATTEZ (1968) l'indique dans les marais tourbeux neutro-alcalins du littoral de Picardie.

En France, l'association est connue dans le Limousin (CHOUARD 1924, BRUNERYE 1962). Elle doit être assez répandue en Auvergne car CHASSAGNE (1956-57) indique *Carex rostrata* commune mais elle peut participer à d'autres groupements comme ceux des *Scheuchzerietalia*. Très rare dans l'Ouest (LEMEE 1937, en donne un seul relevé inclus dans le *Magnocaricetum vesicariae*), le *Caricetum rostratae* est plus répandu dans le nord de la France (GEHU 1959, WATTEZ 1968), en Belgique (LEBRUN *et al.* 1949), dans le nord de l'Allemagne (SAUER 1937, dont le *Caricetum inflato-vesicariae* correspond pour l'essentiel au *Caricetum rostratae*), dans le massif du Harz, où il est fréquent sans *Potentilla palustris*, mais avec *Glyceria fluitans*, *Phalaris arundinacea*, *Equisetum fluviatile* (WIEGLEB 1979). Dans le sud de l'Allemagne, le *Caricetum rostratae* présente des caractères analogues à ceux observés dans le centre de la France (OBERDORFER *et al.* 1977). PODBIELKOWSKI (1970) mentionne sa présence en Pologne et l'association paraît très répandue dans les pays scandinaves (LOHAMMAR 1938, MÄKIRINTA 1978) ce qui montre son caractère circumboréal et explique sa distribution submontagnarde et montagnarde en Europe centrale.

- *Caricetum paniculatae* Wangerin 16 (tab. 82)

Les "touradons" de *Carex paniculata* déterminent un peuplement bien reconnaissable qui supporte aisément l'installation de *Salix cinerea* et d'*Alnus glutinosa*; d'ailleurs, un certain nombre d'espèces des *Alnetea* accompagnent les espèces des *Magnocaricetalia*. Cette cariçaie incluse depuis longtemps dans le *Magnocaricetum* des anciens auteurs, constitue le *Caricetum paniculatae* Wang. 16 dont la physionomie se rapproche de celle du *Caricetum elatae*. Cependant, la distribution des deux associations est bien différente.

Le *Caricetum paniculatae* a une distribution submontagnarde (carte 10) et on le trouve surtout en bordure de petits étangs oligotrophiques sur substrat sablonneux (Morvan, petit massif de Saint-Saulge). Toutefois, on peut rencontrer le groupement à basse altitude (Puisaye, Sologne bourbon-



naise) mais il semble fortement concurrencé par le *Caricetum elatae*, en particulier sur les substrats riches en calcium où *Carex paniculata* ne se rencontre qu'exceptionnellement. Il n'en est pas partout ainsi puisque dans le nord de la France et en Belgique, le *Caricetum paniculatae* s'installe dans des milieux eutrophiques. (GEHU 1959, JOVET 1949, FROMENT 1953, WATTEZ 1967, LEBRUN *et al.* 1949). Cependant, des conditions écologiques à celles du Morvan se retrouvent dans les Ardennes où l'association a été étudiée (DE SLOOVER, DUMONT et LEBRUN 1979).

TABLEAU 82  
*Caricetum paniculatae* Wangerin 16

N° du relevé	99/1	R01	98/1	98/2
Nombre de segments (ou m2)	2	(25)	2	3
Nombre d'espèces	9	9	7	3
<hr/>				
C <i>Carex paniculata</i>	2	5	4	5
<u>espèces des Magnocaricetalia</u>				
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	1		
<i>Carex rostrata</i>	+			
<i>Potentilla palustris</i>	1			
<i>Galium palustre</i>		1	1	+
<i>Scutellaria galericulata</i>			+	+
<u>espèces des Alnetea</u>				
<i>Betula pubescens</i>	3			
<i>Frangula alnus</i>	2			
<i>Sphagnum palustre</i>	5			
<i>Angelica silvestris</i>		+	1	
<i>Alnus glutinosa</i>		3	3	
<i>Populus tremula</i>		2		
<i>Salix cinerea</i>		1		
<i>Athyrium filix-femina</i>		1		
<i>Sphagnum plumulosum</i>		+		
<i>Polystichum aculeatum</i>			1	
<u>autres espèces</u>				
<i>Juncus effusus</i>	1		1	
<i>Juncus acutiflorus</i>	2			
<hr/>				
CI	0,7	0,5	0,5	0
<hr/>				

Outre les régions citées, le *Caricetum paniculatae* se reconnaît dans les études de CORILLION (1948) dans le Maine, de CHOUARD (1924) et de BRUNERYE (1962) dans le Limousin. Il paraît absent dans l'est de la France puisqu'il n'est pas mentionné ni dans la Dombes ni dans le Jura. L'association est présente dans le sud-ouest et le sud de l'Allemagne (OBERDORFER *et al.* 1977), dans le Harz (WIEGLEB 1979) et plus au nord dans le Schleswig-Holstein (SAUER 1937). PODBIELKOWSKI (1970) la signale en Pologne mais elle semble manquer dans les pays scandinaves alors que le *Caricetum elatae* s'y trouve.

Au total, la distribution du *Caricetum paniculatae* apparaît plus restreinte que celle du *Caricetum elatae* probablement à cause d'exigences plus strictes du premier vis-à-vis des facteurs thermiques. Le *Caricetum paniculatae* se comporte comme une association à distribution submontagnarde-subatlantique.

### 3 - CLASSE : SCHEUCHZERIO-CARICETEA (NIGRAE) (Nordhagen 36) Tüxen 37

Comme je l'ai indiqué p. 230, conformément aux schémas généralement adoptés, je conserve dans cette classe 3 associations dont la composition floristique présente, dans mes relevés, plus d'affinités avec les *Magnocaricetalia*. En réalité, il s'agit de fragments d'associations localisées au massif du Morvan, et en bordure d'étangs dont l'altitude ne dépasse pas 700 m. Par contre, dans les tourbières, plus élevées, on peut observer des associations mieux caractérisées analogues à celles décrites par BONNOT (1954) dans la partie orientale du Massif Central.

a) Alliance : *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen *apud*  
Lebrun *et al.* 49

- *Caricetum lasiocarpae* (Koch 26) Duv. 44 (tab. 83)

*Carex lasiocarpa* est localisé en bordure de quelques étangs du nord du Morvan où il forme des peuplements parfois étendus (étang Fortier, 321 ; étang Bouquin, 059, au contact d'une tourbière ; étang de la Creuse, 058). A noter une exception remarquable en Sologne bourbonnaise où j'ai observé un très beau peuplement (étang des Chêneaux, 141) dans des conditions qui

pourraient indiquer l'existence d'un microclimat froid comme cela arrive fréquemment dans ce secteur.

TABLEAU 83

*Caricetum lasiocarpae* (Koch 26) Duvigneaud 44

N° du relevé	28/3	R04	28/4
Nombre de segments (ou m2)	5	(4)	4
Nombre d'espèces	7	9	3
C <i>Carex lasiocarpa</i>	4	1	3
<u>espèces des Magnocaricetalia</u>			
<i>Carex vesicaria</i>	1		
<i>Potentilla palustris</i>	+	2	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1	1	
<i>Scutellaria galericulata</i>	+		
<i>Carex rostrata</i>			1
<i>Iris pseudacorus</i>		2	
<i>Galium palustre</i>		1	
<u>autres espèces</u>			
<i>Equisetum fluviatile</i>	1	+	1
<i>Betula pubescens</i>	+		
<i>Filipendula ulmaria</i>		4	
<i>Caltha palustris</i>		+	
<i>Cirsium palustre</i>		+	
CI	0,1	0	0,2

Le tableau réduit présenté ici montre la rareté des caractéristiques de la classe (*Potentilla palustris*) et la fréquence des espèces des *Magnocaricetalia*. DUVIGNEAUD et VANDEN BERGHEN (1945) puis VANDEN BERGHEN (1952), qui ont étudié l'association en Belgique, ont montré l'existence de sous-associations à caractère édaphique et la grande amplitude écologique du *Caricetum lasiocarpae*. Dans notre dition, l'association n'apparaît que sur un substrat sablonneux acide et elle produit une tourbe abondante qui contribue au comblement des queues d'étangs (étang Fortier). Elle est ensuite envahie par les Sphaignes et évolue vers la tourbière lorsque le plan d'eau est stable (SCHUMAKER 1978) : c'est ce qui se produit aussi à

l'étang Bouquin où la tourbière s'enrichit de *Viola palustris*, *Eriophorum angustifolium*, *Oxycoccus quadripetala* donnant un groupement analogue à celui décrit par RASTETTER (1963) dans les Vosges, par ROYER *et al.* dans les tourbières acides du Haut-Doubs (1978) et en bordure des lacs-tourbières de l'Aubrac (ALLORGE et DENIS 1927) où j'ai revu le *Caricetum lasiocarpae* en compagnie du Prof. E.-J. BONNOT en 1979 (lac de Salhiens). Par contre, dans les tourbières basses du littoral picard, WATTEZ (1968) a montré l'existence d'une sous-association à *Scorpidium scorpioides* caractéristique des conditions basiclines ou eutrophiques. En Allemagne, l'association est présente dans le sud-ouest et le sud du pays (Palatinat, Forêt-Noire, Préalpes) à l'étage submontagnard, rarement en plaine (OBERDORFER *et al.* 1977). Enfin, elle est signalée en Pologne (PODBIELKOWSKI 1970) et elle paraît répandue en Suède d'après les indications floristiques et photographiques de LOHAMMAR (1938), mais seulement au bord des étangs oligotrophiques de la partie méridionale du pays.

- *Menyanthetum trifoliatae* Soo 38 (tab. 84)

Le trèfle d'eau, *Menyanthes trifoliata*, forme des peuplements dans plusieurs étangs oligotrophiques du Morvan et exceptionnellement en Sologne bourbonnaise, dans des stations relictuelles où se manifestent des conditions microclimatiques froides (étang de Vauvrière, 331). La composition floristique du groupement donnée par le tableau montre une proportion élevée d'espèces des *Magnocaricetalia* mais on y trouve aussi des espèces des *Scheuchzerio-Caricetalia* : *Potentilla palustris*, *Viola palustris*, *Sphagnum contortum*. Malgré les hésitations de quelques auteurs, je ne vois pas d'obstacle à ranger les peuplements dans le *Menyanthetum trifoliatae* défini par SOO (1938). *Equisetum fluviatile* accompagne fréquemment le groupement : des interpénétrations se produisent entre l'*Equisetetum fluviatilis* et le *Menyanthetum trifoliatae* car les tiges de la prêle peuvent traverser les rhizomes entrelacés du trèfle d'eau ; il se constitue alors une synassociation, de la même façon qu'une synassociation peut se former entre l'*Equisetetum fluviatile* et le *Nymphaeëtum albae*. Elle correspond au *Menyantho - Equisetum limosi* de WATTEZ (1968). L'accumulation de tourbe, produite par les deux espèces, est un facteur du comblement des petits étangs.

Probablement en raison de la difficulté à situer la position systématique des peuplements à *Menyanthes*, l'association a été rarement citée. Elle peut être identifiée dans le faciès flottant décrit par BRUNERYE (1962) dans le Limousin et qu'il rapporte au *Rhynchosporetum albae* : après comblement, le peuplement se transforme en *Rhynchosporetum* et, si l'assèchement se produit, en *Molinietum*, où le trèfle d'eau subsiste çà et là. En fait, la plasticité écologique et la résistance à la concurrence avec les systèmes souterrains d'autres espèces font que le trèfle d'eau entre dans la composition de plusieurs groupements des tourbières. Un groupement à *Menyanthes* et *Comarum palustre* est signalé en Normandie (CORILLION 1957) et dans les Vosges (CHOUARD 1921). Le groupement à *Menyanthes* et *Equisetum fluviatile* a été décrit dans le nord de la France (WATTEZ 1968), en Belgique (VANDEN BERGHEN 1952) et dans les lacs de Suède (LOHAMMAR 1938, JENSEN 1979).

b) Alliance : *Caricion fuscae* Koch 26 em. Klika 34

- *Caricetum fuscae* Braun-Blanquet 15 (tab. 85)

Je peux rattacher à cette association montagnarde, quelques relevés provenant de la végétation herbacée exondée de 3 étangs du nord du Morvan (la Cheteau, 070 ; Montéchos, 063 ; Vernon, 038). Il s'agit de fragments d'association puisque manquent les espèces caractéristiques du *Caricion fuscae* alors que les espèces des *Magnocaricetalia* dominant. Ces petits peuplements de *Carex nigra* sont au contact du *Caricetum vesicariae* ou du *Menyanthetum trifoliatae*. Sur le Morvan, l'association est mieux représentée dans les tourbières. Il est intéressant de noter que dans le Harz, WIEGLEB (1979) l'indique aussi en bordure des étangs, mais elle y est enrichie en espèces caractéristiques de l'alliance et de l'ordre des *Caricetalia fuscae* Koch 26 em. Nordhagen 37.

## Aspects synsociologiques et synécologiques

Le *Caricion gracilis* se distingue du *Caricion rostratae* par un ensemble d'espèces qui leurs sont particulières. Le tableau 73 révèle en effet que le *Caricion gracilis* est caractérisé par *Carex riparia*, *Carex acutiformis*, *Carex elata*, *Carex ovalis*, *Carex acuta* et *Phalaris arundinacea*; les espèces des *Phragmitetalia* y sont fréquentes et celles des *Lemnetea* s'y trouvent parfois alors qu'elles manquent dans le *Caricion rostratae*. Cette dernière alliance, caractérisée par *Carex rostrata* et *Carex paniculata* se différencie aussi par la fréquence de *Menyanthes trifoliata*, de *Potentilla palustris* et de *Carex lasiocarpa*, qui peuvent être prises comme espèces différentielles; on note la rareté des espèces des *Phragmitetalia* excepté *Equisetum fluviatile* qui peut aussi servir d'espèce différentielle.

L'analyse factorielle des correspondances (diagramme 11) fait apparaître les affinités floristiques des associations du *Caricion rostratae* avec les associations (fragmentaires) des *Scheuchzerio-Caricetea* décrites. On note une nette divergence entre le *Caricetum vesicariae*, le *Caricetum gracilis* et le *Caricetum rostratae*. L'individualité de ces associations est tout à fait évidente, de même que celle du *Caricetum ripariae* et du *Caricetum acutiformis*.

Les profils synécologiques (fig. 39) montrent que les associations des *Magnocaricetalia* ont leur optimum de développement sur la partie exondée de la zone littorale et que la plupart acceptent de croître dans une couche d'eau atteignant 0,40 m; en particulier, le caractère moins hygrophile du *Caricetum gracilis* et du *Caricetum rostratae* par rapport au *Caricetum vesicariae* apparaît bien. Vis-à-vis de la minéralisation de l'eau, des différences nettes se manifestent: aux associations oligotrophes (*Caricetum rostratae*, *Caricetum paniculatae*) on peut opposer les associations à optimum méso-eutrophe et eutrophe (*Caricetum elatae*, *Caricetum ripariae*); malgré une amplitude large, le *Caricetum acutiformis* est à tendance eutrophe, surtout visible dans le profil des cations; le *Caricetum vesicariae* est oligo-mésotrophe et le *Caricetum gracilis* méso-eutrophe. La plupart des associations se développent sur un substrat riche ou très riche en matière organique: les *Carex* fournissent une tourbe acide (fen) dont la décomposition est assez lente; le potentiel

TABLEAU SYNTHETIQUE DES MAGNOCARICETALIA Pagn. 53

N° de l'association	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Nombre de relevés élémentaires	17	40	22	8	10	61	145	10	29	10	36	8
Nombre d'espèces	7	23	25	13	14	46	56	23	27	19	16	16

Espèces du Caricion gracilis

<i>Carex acutiformis</i>	V											
<i>Carex elata</i>	V	r										
<i>Carex riparia</i>	+	V	I		r							
<i>Carex ovalis</i>		+	V									
<i>Phalaris arundinacea</i>	+	III	III	V	I	+						
<i>Carex acuta</i>		II	II	II	V		II	+				
<i>Carex vesicaria</i>	+	I	III	III	I	V	II	III	II		I	

espèces du Caricion rostratae et des Scheuchzerio-Caricetea

<i>Carex nigra</i>						r	+	V				
<i>Carex rostrata</i>								II	V	II	IV	
<i>Carex lasiocarpa</i>								I	r	V		
<i>Menyanthes trifoliata</i>								II	r	III	V	+
<i>Comarum palustre</i>			I	I		r	r	I	II	I	III	I
<i>Carex paniculata</i>												V

espèces des Magnocaricetalia

<i>Lysimachia vulgaris</i>	I	II	II	V	I	IV	III	II	IV	II	II	III
<i>Iris pseudacorus</i>		I	III	V	I	II	II	II	+	+	II	
<i>Galium palustre</i>	+		r		I	II	I	II	r	+	I	III
<i>Lycopus europaeus</i>			I	III	+	II	I	II	+		III	
<i>Scutellaria galericulata</i>			r		+							
<i>Mentha aquatica</i>			II	III				+	I		+	II
<i>Rumex hydrolapathum</i>			II					r	r			r
<i>Polygonum amphibium f. terrestre</i>		r	+			I	+			+		

espèces des Phragmitetalia

<i>Equisetum fluviatile</i>	II		I		+	II	II	III	III	V	IV	
<i>Phragmites australis</i>		+	I	III		I	I					
<i>Scirpus lacustris</i>		I	II			I	II					
<i>Sparganium erectum</i>	II	I	II			I	+					
<i>Typha angustifolia</i>		r			I	r						
<i>Typha latifolia</i>	I	r	II		+	II	III				+	
<i>Eleocharis palustris</i>				II		r	r			I		
<i>Epilobium parviflorum</i>						+	r					+
<i>Solanum dulcamara</i>						r	r					
<i>Ranipia amphibia</i>						r	r					
<i>Alisma plantago-aquatica</i>						+	r					
<i>Utricularia australis</i>	II					+						
<i>Sparganium emersum</i>	I					r						

espèces des Molinio-Juncetea

<i>Juncus acutiflorus</i>		r					I	III	r	r		I
<i>Juncus effusus</i>		r		+		r	I	II		II	II	III
<i>Sphagnum inundatum</i>						+	+	II	II			
<i>Cirsium palustre</i>				+		+	+	II		+		
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>		r					I					
<i>Lotus uliginosus</i>					+	+	r				r	
<i>Agrostis canina</i>					I	r	r	I				
<i>Ranunculus flammula</i>						+	+	I				
<i>Juncus subuliflorus</i>				II		r						
<i>Veronica scutellata</i>				+		r	r		r			
<i>Myosotis scorpioides</i>		r					r					
<i>Angelica silvestris</i>							r					II

espèces des Alnetea glutinosae

<i>Salix cinerea</i>	+					r	r		r		+	I
<i>Alnus glutinosa</i>							r		r			III
<i>Betula pubescens</i>										I		II
<i>Frangula alnus</i>						r						I
<i>Agrostis stolonifera</i>		r					+					
<i>Calligon cuspidatum</i>		r		I		+	+	+	+			

espèces des Lemnetea

<i>Lemna minor</i>			+		+	I	+					
<i>Spirodela polyrhiza</i>					I	r						
<i>Riccia fluitans</i>							+					
<i>Ricciocarpus natans</i>							+					

espèces supplémentaires : 2 : *Salix atrocinerea* r, *Nuphar lutea* I, *Nymphaea alba* I ; 3 : *Juncus inflexus* I, *Rumex conglomeratus* r, *Carex struoea* r ; 6 : *Bidens tripartita* r, *Elodea canadensis* r, *Zannichellia palustris* r, *Filipendula ulmaria* r, *Athyrium filix-femina* r, *Carex disticha* r, *Eleocharis acicularis* r ; 7 : *Potamogeton natans* r, *Hottonia palustris* r, *Juncus bulbosus* +, *Sagittaria sagittifolia* r, *Leersia oryzoides* r, *Cardamine pratensis* r, *Carum verticillatum* r, *Oenanthe aquatica* r, *Potamogeton gramineus* +, *Nitella translucens* r, *Eleocharis ovata* r, *Potamogeton lucens* r, *Glyceria fluitans* r ; 8 : *Bidens tripartita* I, *Carex disticha* + ; 9 : *Calltha palustris* r, *Eriophorum angustifolium* r, *Viola palustris* r, *Holinia caerulea* r, *Scutellaria minor* r, *Marchantia polymorpha* r ; 10 : *Filipendula ulmaria* +, *Calltha palustris* +, *Sphagnum plumulosum* +, *Sphagnum palustre* II, *Polystichum aculeatum* I ; 12 : *Athyrium filix-femina* I, *Leersia oryzoides* r, *Sphagnum contortum* +.

associations du Caricion gracilis : 1 *Caricetum acutiformis* Soo 27  
2 *Caricetum elatae* Koch 26  
3 *Caricetum ripariae* Soo 28  
4 *Caricetum ovalis* prov.  
5 *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 31  
6 *Caricetum gracilis* (Graebn. et Hueck 31) Tx. 37  
7 *Caricetum vesicariae* Br.-Bl. et Denis 26  
9 *Caricetum rostratae* Rübél 12  
12 *Caricetum paniculatae* Wang. 16

associations des Scheuchzerio-Caricetea :

8 *Caricetum fuscae* Br.-Bl. 15  
10 *Caricetum lasiocarpae* (Koch 26) Duvigneaud 44  
11 *Menyanthetum trifoliatae* Soo 38



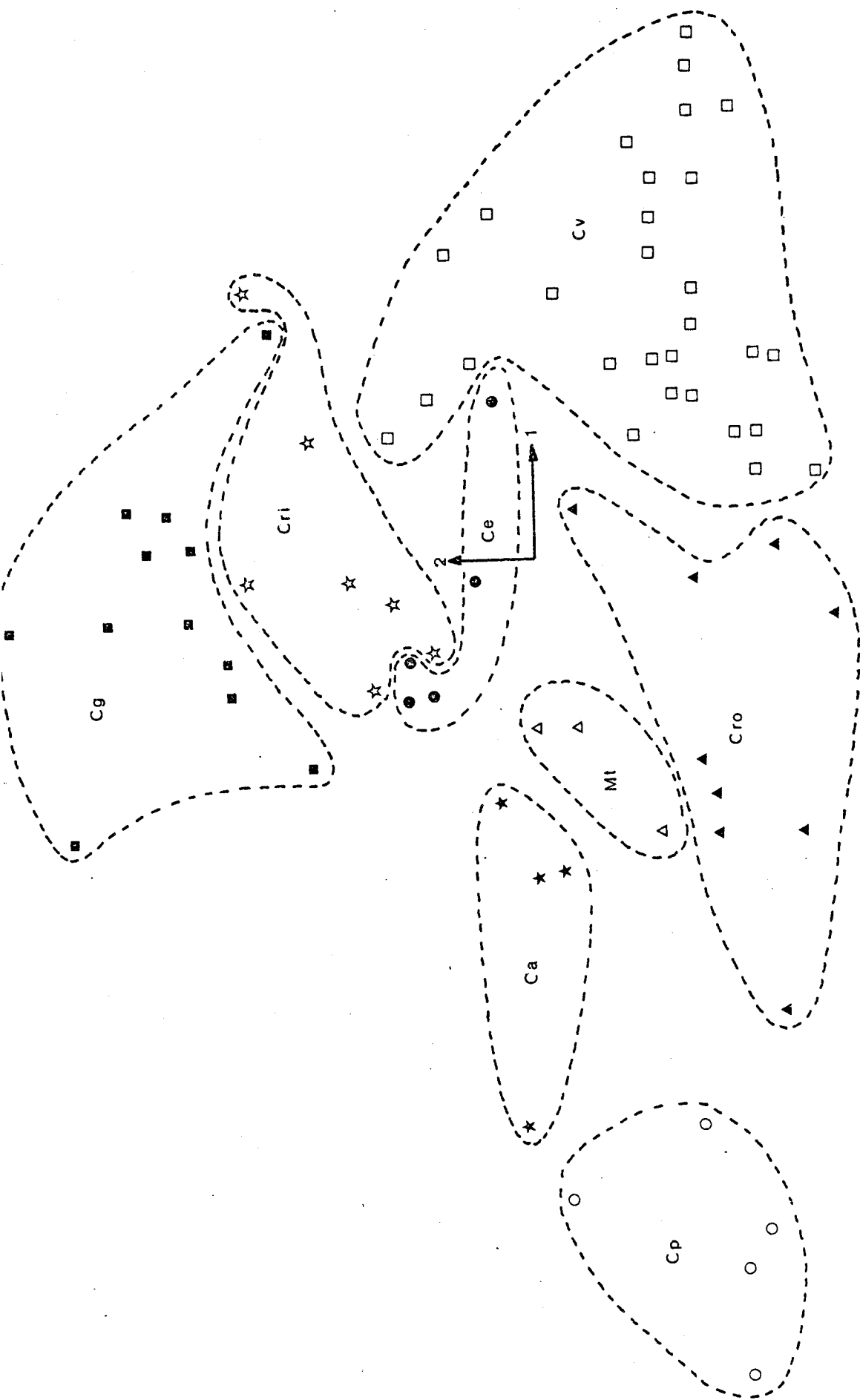
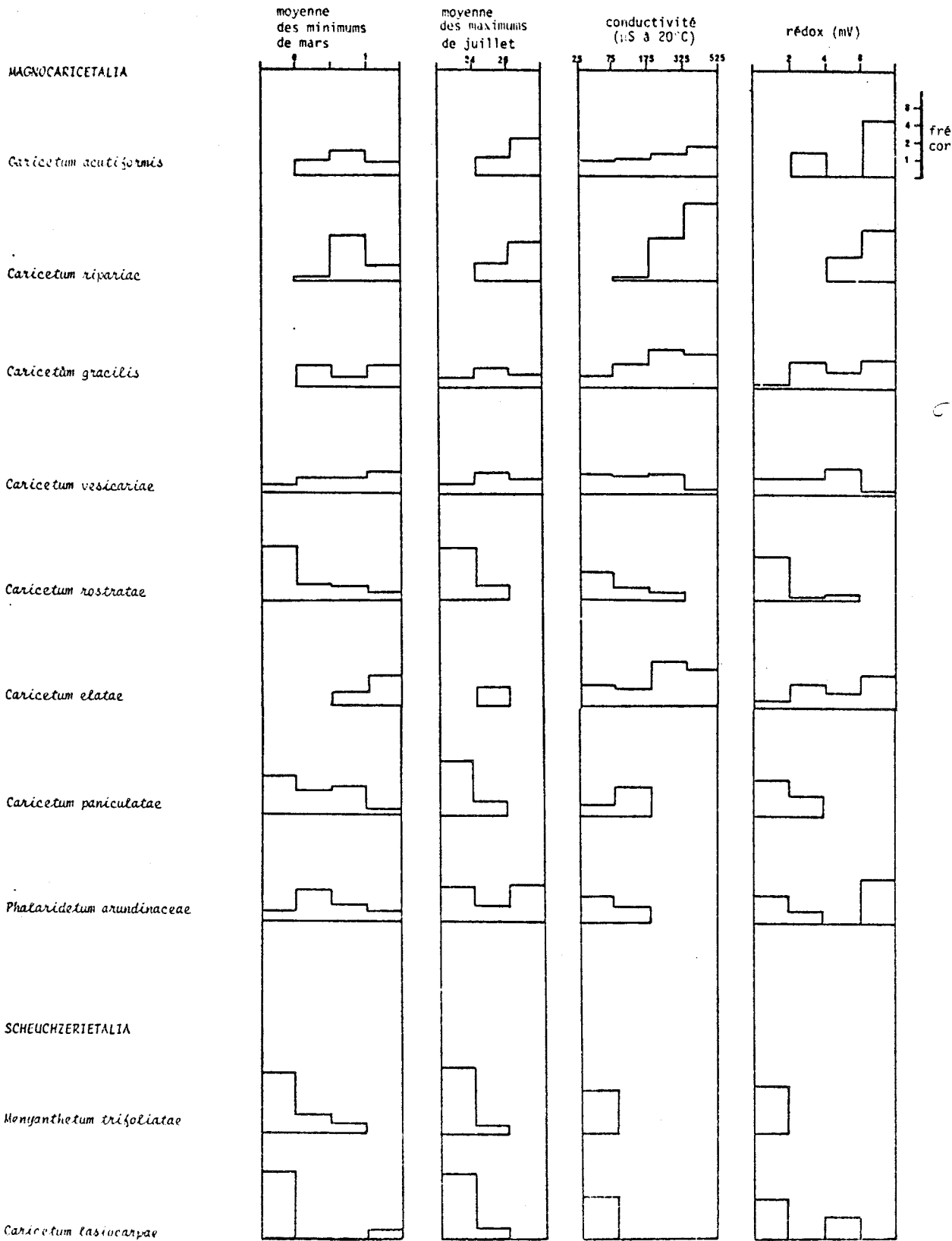


DIAGRAMME 11 - ASSOCIATIONS DES MAGNOCARTICETALIA ET DES SCHEUCHZERIETALIA : PROJECTION DES RELEVÉS (AXES 1-2).  
UTILISATION DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPÈCES

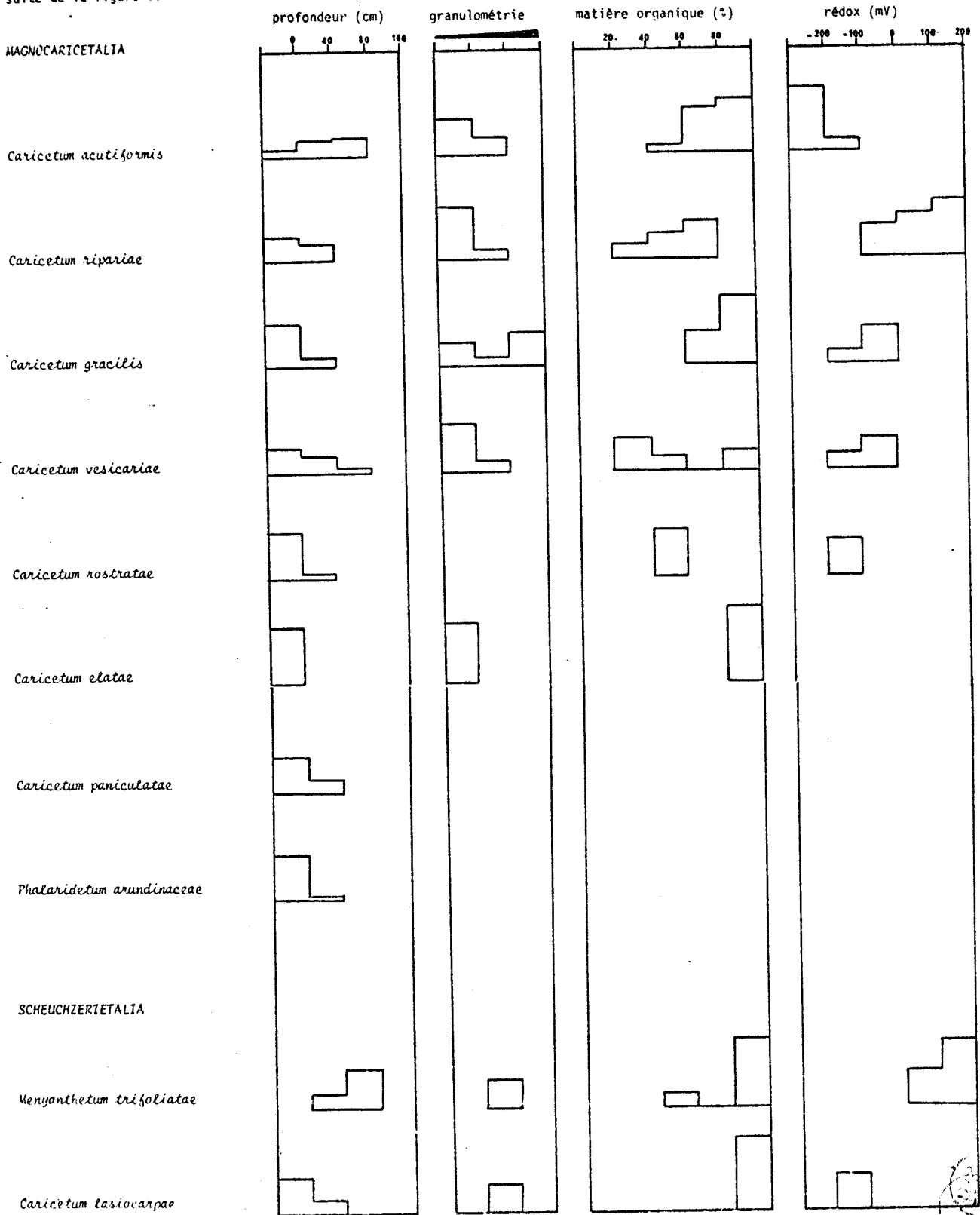
MUS  
LILLE



FIGURE 39 - ASSOCIATIONS DES MAGNOCARICETALIA ET DES SCHEUCHZERTETALIA : PROFILS SYNECOLOGIQUES



suite de la figure 39



d'oxydo-réduction y indique un milieu très réducteur pour le *Caricetum ripariae* et le *Caricetum acutiformis* mais franchement oxygéné pour le *Caricetum gracilis*, alors qu'il se situe à un niveau intermédiaire pour les autres associations. Le comportement thermique présente aussi des variations importantes : les associations les plus thermophiles sont le *Caricetum acutiformis* et le *Caricetum ripariae* alors que le caractère submontagnard du *Caricetum rostratae* et du *Caricetum paniculatae* (à un degré moindre) ressort. Le *Caricetum elatae* est assez exigeant pour les températures minimales, mais il est seulement mésothermophile pour les températures estivales. Enfin, le *Caricetum vesicariae*, le *Caricetum gracilis* et le *Phalaridetum arundinaceae* ont une amplitude thermique plus large.

A titre de comparaison ont été donnés les profils des associations des *Scheuchzerio-Caricetea*. Leur convergence édapho-climatique est forte : ce sont des associations oligotrophiques et oligothermiques à caractère montagnard ; cette convergence provient de leur localisation géographique sur le massif cristallin du Morvan : les profils ne font que traduire ici des conditions écologiques régionales et même locales qui ne sont pas en rapport avec l'amplitude écologique réelle de ces associations, qui est beaucoup plus large pour les facteurs édaphiques. Ce sont des associations productrices de matière organique abondante ; le *Menyanthetum trifoliatae* a l'originalité de pouvoir se développer dans l'eau et d'oxygéner le substrat organique à l'aide de ses rhizomes pourvus de lacunes aërifères nombreuses.

#### 4 - CLASSE : MOLINIO-JUNCETEA Braun-Blanquet 47

##### Ordre : MOLINIETALIA Koch 26

L'analyse floristique des relevés réalisés dans la ceinture hygrophile herbacée m'a conduit à retenir le schéma synsystématique proposé par BRAUN-BLANQUET et qui comporte une classe des *Molinio-Juncetea* distincte de la classe des *Arrhenatheretea*, faisant éclater ainsi la classe des *Molinio-Arrhenatheretea* Tüxen 37 : en effet, les groupements naturels qui se développent en bordure des étangs ne possèdent pas d'espèces prairiales.

a) Alliance : *Juncion silvatici* Br.-Bl. 47

Deux formations de physionomie bien différente peuvent être rangées dans l'alliance : le groupement à *Juncus acutiflorus* et le groupement à *Molinia caerulea*. Une remarquable synthèse a été faite récemment par DE FOUCAULT et GEHU (1980) qui permet de clarifier la synsystématique des *Molinietales*.

- *Juncetum acutiflori* Braun-Blanquet 15 (tab. 86)

Les prairies à *Juncus acutiflorus* sont fréquentes à la périphérie des étangs lorsque la ceinture arborescente et arbustive fait défaut ; leur caractère héliophile apparaît ainsi. Situées à l'extérieur de la cariçaie, elles sont souvent modifiées par l'action humaine (fauchage) ; le piétinement du bétail favorise le développement de *Juncus effusus* et entraîne l'appauvrissement du groupement. Je n'ai pas systématiquement prospecté ces biotopes et mon tableau ne renferme que les relevés obtenus sur les profils de végétation : il laisse de côté des groupements plus riches aperçus en Sologne bourbonnaise ou sur le Morvan.

Le groupement présenté dans le tableau peut être attribué au *Juncetum acutiflori* Br.-Bl. 15, placé dans la sous-alliance *Junco-Molinienon* (Westh. 69) De Foucault et Gehu 80. Cette association subatlantique relaie le *Caro verticillati* - *Molinietum caeruleae* (Lemée 37) Géhu 76 sous-association *Juncetosum acutiflori* (= *Juncetum silvatici* Lemée 37 = association à *Agrostis canina* et *Carum verticillatum* Chouard 24) dont le caractère atlantique est marqué par la présence de *Carum verticillatum*, *Scutellaria minor*, *Anagallis tenella*, *Wahlenbergia hederacea*, *Hypericum elodes*, *Lobelia urens*, espèces caractéristiques de la sous-alliance *Caro* - *Juncenion*. La présence d'*Hypericum elodes* dans le relevé 32/2 (étang des Bruyères, 198) et celle de *Carum verticillatum* dans le relevé 43/1 (étang de la Faisanderie, 261) ne saurait évidemment suffire pour affirmer la présence du *Caro verticillati* - *Molinietum caeruleae* mais la jonçaie à *Carum verticillatum* est plus répandue en Sologne bourbonnaise que ne le laisse apparaître mon tableau. Je pense que c'est dans l'ouest du Bourbonnais que s'effectue le passage du *Caro verticillati* - *Molinietum*, bien implanté dans le Limousin (BRUNERYE 1962, CHOUARD 1924) au *Juncetum acutiflori* de la dition. De plus, le *Caro verticillati* - *Molinietum* est présent à la périphérie des tourbières

et dans les dépressions humides du Morvan : Mlle GUEUGNON (1967) a rangé la jonçaille à *Juncus acutiflorus* dans le *Crepido - Juncetum acutiflori* mais sa composition floristique permet de l'attribuer au *Caro verticillati - Molinietum* (fréquence de *Carum verticillatum*, rareté de *Crepis paludosa*). De la même façon un passage de l'association atlantique à l'association subatlantique se produit entre la Sologne et la Puisaye : ALLORGE et GAUME (1925) ont donné, en Sologne, la composition floristique de l'association à *Agrostis canina* et *Juncus silvaticus* Gaume 24 (= *Agrostitetum* de Gadeceau 1909) et l'on y retrouve les éléments du *Caro verticillati - Molinietum* alors que dans le Gâtinais et la Puisaye on constate un appauvrissement floristique des espèces du cortège atlantique (CHOUARD 1933).

Enfin, l'observation du tableau montre que l'indice de compétition est particulièrement élevé pour un certain nombre de relevés (partie gauche) riches en espèces des *Molinietalia* et des *Phragmitetea* représentées par des cryptophytes et des hémicryptophytes. La concurrence est vive en effet au sein de la jonçaille surtout lorsqu'elle est intercalée entre la cariçaie et la moliniaie.

- *Junco - Molinietum caeruleae* Tüxen et Preising 51 (tab. 87)

A la périphérie de certains étangs à substrat sablonneux ou argileux acide dont le niveau hydrostatique est relativement stable, se développe une moliniaie. On peut y reconnaître une sous-association à *Carex panicea*, que je n'ai rencontrée qu'en Puisaye (mais elle existe aussi dans les tourbières du Morvan) et une sous-association à *Sphagnum inundatum*, plus répandue, où il est fréquent de voir s'installer *Frangula alnus* ; cette dernière correspond donc à un stade d'évolution vers une association du *Salicion*. D'ailleurs, la moliniaie subsiste bien sous le couvert de *Salix cinerea* ou de *Betula pubescens* ; *Sphagnum inundatum* est alors remplacé le plus souvent par *Sphagnum palustre*. L'absence des espèces atlantiques permet de ranger ce groupement dans le *Junco - Molinietum caeruleae*, c'est-à-dire au voisinage du *Juncetum acutiflori* qu'il accompagne assez souvent et dont la composition floristique est proche. Cette association subatlantique remplace, dans la dition, une association plus atlantique, le *Caro verticillati - Molinietum caeruleae* sous-association *Molinietosum caeruleae* (= *Molinietum caeruleae atlanticum* Lemée 37 s.st.), comme l'indiquent les cartes données par DE FOUCAULT et GEHU (1980).

Enfin, il est intéressant de signaler qu'en Puisaye et dans les tourbières du Morvan j'ai pu observer des moliniaies à *Cirsium dissectum* ce qui laisse prévoir la présence dans la dition du *Cirsio dissecti - Molinietum caeruleae* Sissingh. et de Vries (42) 46 qui existe dans le Gâtinais voisin (CHOUARD 1933).

b) Alliance : *Calthion palustris* Tüxen 37 em Tx. et Preising 51

- *Scirpetum silvatici* (Maloch 35) Schwickerath 44 (tab. 88)

Le groupement à *Scirpus sylvaticus* se rencontre çà et là en bordure de quelques étangs au niveau de suintements ou de petites dépressions mais il n'occupe que de faibles étendues. Il est plus fréquent dans les vallons humides et les "mouillères" du Morvan. Ce groupement héliophile est souvent dégradé par le piétinement des troupeaux. Au contact de la jonçaie à *Juncus acutiflorus* ou de la cariçaie, il renferme un nombre assez élevé d'espèces. *Scirpus sylvaticus* et *Angelica sylvestris* sont deux espèces caractéristiques de l'alliance *Calthion* et le groupement peut être attribué au *Scirpetum silvatici*, rarement cité. GHESTEM et VILKS (1978) en donnent 2 relevés pour le Limousin (dont un comportant *Valeriana officinalis*) et on peut le reconnaître dans la liste floristique des "mouillères" du Cantal donnée par DAGET et POISSONET J. et P. (1978). SCHUMACKER (1978) le décrit dans les vallées de la Haute-Ardenne belge et il est mentionné par PEDROTTI (in discussion de la communication de CELINSKI *et al.* 1978) dans les Alpes italiennes du Trentin.

5 - CLASSE : *ALNETEA GLUTINOSAE* Braun-Blanquet et Tüxen 43

Ordre : *SALICETALIA AURITAE* Doing 62 em. Westhoff 68

Bien que les aulnaies soient présentes parfois à la périphérie des étangs, elles se développent en réalité non pas en liaison avec la nappe aquatique mais aux points d'arrivée des ruisselets ou ruisseaux qui alimentent les étangs. Elles ne constituent donc pas des ceintures ou des fragments de ceintures à la différence des taillis de Saules ou de Bour-

daine. Je n'aborde pas l'étude des aulnaies qui font partie de l'ordre des *Alnetalia glutinosae* Tüxen 37 mais seulement celle des groupements des *Salicetalia*.

Alliance : *Salicion cinereae* Müller et Görs 58

- *Alno - Salicetum cinereae* (Allorge 22) Doing 62 em. Westh. 68 (tab. 89)

*Salix cinerea* constitue fréquemment une ceinture arbustive autour des étangs et plus particulièrement en milieu forestier. Il n'est pas rare de constater l'implantation des buissons de *Salix cinerea* dans la cariçaie ou la moliniaie, parfois dans la phragmitaie, en bordure des étangs dont le peuplement végétal est ancien et qui présentent peu de variations hydrostatiques. Il se forme ainsi une ceinture très dense et large qui devient une saulaie parfois difficile à pénétrer lorsqu'elle constitue un taillis tourbeux.

*Salix cinerea* peut être remplacé par *Salix atrocinerea* dans les secteurs où l'influence climatique atlantique se manifeste (Bourbonnais, Puisaye et nord du Morvan) mais la physionomie et la composition floristique sont conservées. Le groupement peut être attribué à l'*Alno - Salicetum cinereae* décrit initialement par ALLORGE et qui est répandu. Dans la dition, on peut reconnaître une sous-association à *Carex elongata*, peu fréquente, que je n'ai rencontrée que sur substrat d'arène granitique. La strate herbacée et muscinale comporte des espèces des groupements antérieurs qui ont été envahis par la saulaie, notamment *Carex vesicaria* et *Lysimachia vulgaris*, qui deviennent stériles lorsque le couvert des saules est important. Le transect donné par le profil ci-après illustre un exemple typique de la sous-association à *Carex elongata*.

## Etang de la Chapelle (201) - longueur des segments : 2 m

<i>Salix cinerea</i>	5	5	5	5	5	3	4	4	4	5	5	5	5	5	3	1
<i>Alnus glutinosa</i>			+			2	1	2	2						3	4
<i>Carex elongata</i>	+	1	3	2	1	2	4	3	3	2	1	+	3	3	+	2
<i>Lysimachia vulgaris</i>			1	+		+	1	1	1		+	+	1	1	+	1
<i>Lycopus europaeus</i>	1	+	1			+	1	+								
<i>Potentilla palustris</i>			+		+	+	1	+								
<i>Pleurozium schreberi</i>	+	3	3			1		1	+	+						
<i>Calliergon cuspidatum</i>			2	2			1	1						3		
<i>Myosotis scorpioides</i>	+										+					
<i>Carex acutiformis</i>							1	+	1	+			+		+	1
<i>Mentha aquatica</i>					+	1	1	+	+	+		+	1			
<i>Lysimachia nemorum</i>					1						+	+				
<i>Iris pseudacorus</i>				+											+	
<i>Galium palustre</i>				+												
<i>Agrostis stolonifera</i>										+						
<i>Equisetum fluviatile</i>										+						
<i>Frangula alnus</i>														+		
<i>Dryopteris carthusiana</i>														1		
<i>Athyrium filix-femina</i>																2
<i>Lophocolea bidentata</i>			1	+		3	2	+	+					3		

- *Frangulo - Populetum tremulae* ass. nov. (tab. 90)

J'ai observé ce groupement en bordure de plusieurs étangs forestiers de la dition où il forme une étroite ceinture à l'extérieur de la ceinture de *Salix cinerea*. Il s'implante dans la jonçaille à *Juncus acutiflorus*, dans la moliniaie ou plus souvent dans la cariçaie à *Carex vesicaria*. La strate herbacée et muscinale est bien représentée par *Calliergon cuspidatum* et *Agrostis stolonifera*. Sa physionomie est caractérisée par le développement de *Populus tremula* qui forme une strate arborescente alors que *Frangula alnus* n'occupe que la strate arbustive et ne prend qu'exceptionnellement une forme buissonnante. Je pense que ce groupement, dont je n'ai pas trouvé mention, peut être élevé au rang d'association et je propose de le nommer *Frangulo-Populetum tremulae* ; le relevé 62/1 le caractérise bien (étang de Villemenant, 279).



- *Sphagno palustris* - *Betuletum pubescentis* (Pass. et Hofm. 68) Mériaux  
et al. 78

Sur la marge la plus externe de quelques étangs, j'ai pu noter une  
boulaie à Sphaignes dont je n'ai pas approfondi l'étude. Le relevé suivant  
(99/1) provient du nord du Morvan :

*Betula pubescens* 3 ; *Sphagnum palustre* 4 ; *Frangula alnus* 2 ;  
*Carex paniculata* 2 ; *Juncus acutiflorus* 2 ; *Potentilla palustris* 1 ;  
*Juncus effusus* 1 ; *Lysimachia vulgaris* + ; *Carex rostrata* +.

Je pense que ce groupement correspond au *Sphagno palustris* - *Betuletum*  
*pubescentis* qui peut être rangé dans le *Sphagno-Betulion* Doing 62, et qui  
a été décrit par MERIAUX et al. (1980).

#### C. - GROUPEMENTS DE THÉROPHYTES

Les groupements de thérophytes qui colonisent les vases exondées sont  
assez rares car la plupart des étangs ont une destination piscicole et,  
de ce fait, sont peu soumis à des variations hydrostatiques importantes et  
durables. Quelques étangs, cependant, ont été créés au siècle dernier pour  
servir de réservoirs d'alimentation des canaux de navigation et leur nappe  
aquatique peut présenter de fortes baisses estivales. On les trouve en  
Puisaye où ROYER (1974) a fait des observations précieuses pendant plu-  
sieurs années consécutives sur l'installation et l'évolution de thérophy-  
tes. J'ai pu moi-même observer de tels groupements en bordure des étangs  
de Vaux qui alimentent en partie le canal du Nivernais.

1 - CLASSE : ISOËTO-NANOJUNCETEA Braun-Blanquet et Tüxen 43

Ordre : NANOCYPERETALIA FUSCI Klika 35

TABLEAU 91  
 SUPERPOSITION DU LEERSIO-BIDENTETUM ET DE  
 L'ELEOCHARITO-LINDERNIETUM (profil P89)

<u>espèces de l'Eleocharito-Lindernietum</u>																		
<i>Eleocharis ovata</i>	5	4	3	4	3	3	4	3	5	5	5	4	3	4	2	1	+	+
<i>Lindernia procumbens</i>	+	+	1	+			++					+					+++	
<u>espèces du Nanocyperion</u>																		
<i>Cyperus fuscus</i>	+	1	+	2	1			+	1	+	+	+						
<i>Cyperus michelianus</i>														+	2	1	1	1
<i>Gnaphalium uliginosum</i>								+				+						+
<i>Riccia cavernosa</i>							+											
<u>espèces du Leersio-Bidentetum</u>																		
<i>Bidens tripartita</i>	4	5	3	4	4	4	3	3	2	2	2	2	1	+	+	+	+	+
<i>Leersia oryzoides</i>	2	1	3	2	1	+	3	+										
<u>espèces du Glycerio-Sparganion</u>																		
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1	+	2	3	2	+	1	2	2	2	1	+	1	+	+			+
<i>Oenanthe aquatica (juv.)</i>				+	+	1		+	1	1	+	3	2	2	2	2	1	1
<i>Rorippa amphibia</i>														+				

TABLEAU 92  
 EVOLUTION DU GROUPEMENT COMPLEXE PRECEDENT (profil P54)

<u>espèces de l'Eleocharito-Lindernietum</u>																										
<i>Eleocharis ovata</i>												2	2	3	5	5	5	5	5	3	2	1	1			
<i>Lindernia procumbens</i>	3	4	2		2	4	4	4	5	5	5	5	3	1	+							3	4	5	5	
<i>Lindernia dubia</i>					1	2	1	1																		
<u>espèces du Nanocyperion</u>																										
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	+	1						+		1	1	2	1	+	+	+										
<i>Cyperus fuscus</i>																							+	+		
<u>espèces du Leersio-Bidentetum</u>																										
<i>Bidens tripartita</i>	1	1	+	1	+	1	1	1	1	1	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	1	1		
<i>Leersia oryzoides</i>	+	1	+	+	+	+	+	+							+	1	1	1	1	1	1	1	1	+		
<u>espèces du Bidention</u>																										
<i>Alopecurus aequalis</i>	3	3	2		1	3	3	3	3	2	1	+	+	+												
<i>Polygonum lapathiifolium</i>			1	+						+	+	+														
<i>Rumex maritimus</i>																+										
<u>espèces du Glycerio-Sparganion</u>																										
<i>Oenanthe aquatica</i>	+	+	+	1	+	+	+	+	+	1	1	1	1	+	+	+	1					1	+	1	+	
<i>Alisma plantago-aquatica</i>									+	+				+	2	1	1	1	1	1	1	1	3	2	1	2
<i>Eleocharis palustris</i>	+			+	1																					
<u>autres espèces</u>																										
<i>Lotus uliginosus</i>	+	1	+	1	1	1	+			+	+															
<i>Agrostis canina</i>	1	2	3	1	2																					
<i>Polygonum amphibium f. terrestre</i>		+	+	+																				+		
<i>Ranunculus peltatus</i>																								+		

Alliance : *Nanocyperion flavescens* Koch 26

- *Eleocharito-Lindernietum* Pietsch 73 (tab. 91 et 92)

Les relevés présentés ont été effectués sur des profils (P89 et P54) réalisés avec des segments de 1 m, sur les berges du petit étang de Vaux (= étang de la Perchette, 361) pendant l'été 1976 où le niveau avait été abaissé pour réaliser la vidange de l'étang.

Le tableau 91 montre un groupement formé par *Eleocharis ovata* et *Lindernia procumbens*<sup>1</sup> qui constitue une association du *Nanocyperion*, l'alliance étant caractérisée en outre par *Cyperus fuscus*, *Gnaphalium uliginosum* et *Cyperus michelianus*, ce dernier localisé sur la vase récemment exondée. On remarque bien l'installation des espèces du *Bidention* à partir de la zone exondée la première (partie gauche). La colonisation se fait simultanément par *Alisma plantago-aquatica* et *Oenanthe aquatica* ; cette dernière existait avant la baisse du niveau de l'eau mais de nombreuses germinations ont lieu sur les parties exondées.

Le tableau 92 fait apparaître le même groupement du *Nanocyperion* mais à un stade plus évolué ; par suite de l'abaissement continu du niveau de l'eau, la vase s'est desséchée et par le jeu de la concurrence entre espèces de même type biologique (thérophytes) une dissociation s'est produite selon les exigences spécifiques donnant une physionomie zonée ; il se forme alors de nouveaux groupements, par la combinaison d'espèces appartenant à des alliances différentes. L'analyse de la dynamique de ces groupements permet de mieux les interpréter.

Au sein du groupement à *Eleocharis ovata* et *Lindernia procumbens* (qui domine *Lindernia dubia*, présente aussi), une dissociation latérale s'est produite entre les deux espèces qui semblent bien se concurrencer fortement. Je suis même enclin à penser que *Lindernia procumbens* forme un peuplement pionnier supplanté par le peuplement d'*Eleocharis ovata* et dans ce cas elle devrait être incluse dans le *Cyperetum michelianii*.

Cette association est proche de l'*Eleocharito - Caricetum bohemicae* Klika 35 reconnue par ROYER (1974) en Puisaye et de l'*Eleocharitetum ovatae* Hayek 23 de Sologne.

<sup>1</sup> *Lindernia procumbens* et *L. dubia* correspondent respectivement à *Ilysanthes attenuata* et *I. gratioloides* indiquées dans la flore de FOURNIER (1961). Ces espèces, d'origine nord-américaine, ont supplanté *Lindernia pyxidaria* par une migration qui a remonté les vallées de la Loire et de l'Allier et qui se poursuit encore (DELARUE 1932, CHASSIGNOL 1937, CHASSAGNE 1956, DESCHATRES 1968).

-*Cyperetum micheliani* Corillion 71

Le tableau 91 montre un peuplement à *Cyperus michelianus* qui colonise la vase récemment exondée. A la même époque, j'ai pu observer près de l'extrémité ouest de la digue du grand étang de Vaux (297) un très beau peuplement de *Cyperus michelianus* constituant la strate inférieure d'une association du *Bidention*, le *Ranunculo-Rumicetum maritimi*. Le tableau 93 représente un profil (P55) fait avec des segments de 1 m de longueur.

*Cyperus michelianus* se développe sur la vase protégé de la dessiccation par le couvert de *Rumex maritimus* et de *Polygonum lapathifolium* et, parmi les espèces du *Nanocyperion*, on reconnaît *Eleocharis ovata* et *Lindernia procumbens* à l'état relictuel.

CHOUARD (1933) a mentionné un peuplement de *Cyperus michelianus* dans le Gâtinais (étang du Pin), limitrophe de la Puisaye, où ROYER en a observé un à l'étang de la Grande Rue (1969). DELARUE (1932) a indiqué l'abondance de *Cyperus michelianus* sur les parties limoneuses des berges de la Loire, juste en amont du Bec d'Allier, associé à *Ludwigia palustris* et *Littorella uniflora*. LOISEAU et BRAQUE (1972 a) en ont retrouvé des peuplements dans le Val de Loire. L'autonomie des peuplements à *Cyperus michelianus* est suffisante pour les attribuer au *Cyperetum micheliani*, association décrite par CORILLION (1971) sur les alluvions de la Loire, en Anjou.

- *Cyperetum flavescens* Koch 26 em. Aich. 33

J'ai effectué le relevé suivant sur la rive sablonneuse de l'étang de Villerin (041) sur le nord du Morvan (R09 ; 1m2) :

*Cyperus fuscus* 4 ; *Lythrum portula* 1 ; *Riccia cavernosa* + ;  
*Apium inundatum* 2 ; *Galium palustre* 1 ; *Juncus effusus* 1 ;  
*Myosotis scorpioides* + ; *Alisma plantago-aquatica* 1 ;  
*Sparganium neglectum* (juv.) 1 ; *Callitriche hamulata* (juv.) 1.

L'abondance de *Cyperus fuscus* et la présence des caractéristiques des *Cyperetalia*, *Lythrum portula* et *Riccia cavernosa* me permet d'inclure ce relevé dans le *Cyperetum flavescens*.



TABLEAU 93

SUPERPOSITION DU CYPERETUM MICHELIANI ET DU RANUNCULO-RUMICETUM MARITIMI

espèce du *Cyperetum micheliani*

*Cyperus michelianus* 3 3 3 2 4 4 5 4 4 3 5 5 5 3 3 4 3 3 3 3 2 1 1 + 1

espèces du *Nanocyperion*

*Eleocharis ovata* + + 1 + 2 1 1  
*Lindernia procumbens* + 1 + + 1 1  
*Cyperus fuscus* + + + + + + + +  
*Gnaphalium uliginosum* + + +  
*Riccia cavernosa* +

espèce du *Ranunculo-Rumicetum maritimi*

*Rumex maritimus* 2 2 2 4 3 3 2 3 3 3 3 2 1 2 1 + 4 3 2 3 3 + 1 1 1 1 1 + +

espèces du *Bidention*

*Polygonum lapathifolium* 3 3 3 3 2 3 3 3 2 3 2 + + 2 + 1 + + + 1 2 1  
*Bidens tripartita* 1 + 2 1 +

espèces du *Glycerio-Sparganion*

*Korippa amphibia* 1 1 1 + + + + + + + + 1 1 1 1 1 +  
*Oenanthe aquatica* + + + + + + + + + +  
*Alisma plantago-aquatica* + 1 + + + 1 + + + +

autres espèces

*Salix triandra* (juv.) + + + 1 2 1 1 1 + + + + 4 4 3 4 1 2 4 3 2 1 1 + 1  
*Lycopus europaeus* +  
*Sparganium erectum* (juv.) +  
*Mentha aquatica* +

2 - CLASSE : *BIDENTETEA TRIPARTITI* Tx., Lohm. et Prsg. 50

Ordre : *BIDENTETALIA TRIPARTITI* Br.-Bl. et Tx. 43

Comme on vient de le voir, les groupements de thérophytes peuvent présenter des structures complexes en raison de la superposition, de l'intrication et de la succession des peuplements qui résulte des modifications des conditions édaphiques et du cycle de développement rapide des espèces. La compétition y est vive et il se forme une végétation complexe où les combinaisons d'associations sont fréquentes. C'est ainsi que se constituent des synassociations entre groupements des *Isoëto-Nanojuncetea* et des groupements des *Bidentetea*.

Alliance : *Bidention tripartiti* Nordh. 40

- *Leersio-Bidentetum* (Koch 26) Poli et J. Tüxen 60 (tab. 94)

Les tableaux 91 et 92 montrent que des espèces du *Bidention* s'installent en même temps que les associations du *Nanocyperion* sur la vase exondée. *Bidens tripartita* puis *Leersia oryzoides* constituent la strate plus élevée que l'on peut rattacher au *Leersio-Bidentetum* ; *Alopecurus aequalis* se dissocie de ces deux espèces et se maintient sur les parties les plus desséchées (tab. 92) : il se forme ainsi un peuplement qui correspond peut-être à une association distincte, ce qui paraît justifié par la description d'un groupement à *Alopecurus aequalis* indépendant du *Leersio-Bidentetum* observée dans le Harz par WIEGLEB (1979).

En dehors des étangs de Vaux, j'ai retrouvé l'association en bordure de l'étang de Goule, lui aussi soumis à des variations de la nappe aquatique. Les relevés sont groupés dans le tableau 94. L'association n'occupe que des surfaces restreintes car les parties exondées sont peuplées par l'*Eleocharitetum palustris*, le *Butometum umbellati* ou par un peuplement à *Potentilla anserina* de l'alliance *Agropyro-Rumicion* (classe des *Plantaginetea* Tüxen et Preising 50).

Dans la dition, LERICQ (1971) a donné 2 relevés de l'association effectués après la vidange du lac-réservoir de Pannesière où *Bidens tripartita* est remplacée par *Bidens cernua* et elle y a décrit un abondant groupement à *Bidens radiata*, *Polygonum lapathifolium*, *P. persicaria* et *Corrigiola litoralis*. Quant à ROYER (1974) il a proposé d'élever au rang d'association (*Bidentetum radiata* prov.) des peuplements observés en Puisaye.



TABLEAU 94

*Leersio-Bidentetum* de l'étang de Goule (237)

N° du relevé	R75	R78	R76	R77
Surface en m <sup>2</sup>	4	2	1	4
Nombre d'espèces	6	8	7	10
<hr/>				
C <i>Bidens tripartita</i>	1	2	1	2
C <i>Leersia oryzoides</i>	3	2	+	4
<u>espèces du Bidention</u>				
<i>Polygonum lapathifolium</i>				1
<i>Alopecurus bulbosus</i>		2		
<u>espèces du Nanocyperion</u>				
<i>Gnaphalium uliginosum</i>		1	2	+
<i>Cyperus fuscus</i>		1		
<i>Illecebrum verticillatum</i>			1	
<u>autres espèces</u>				
<i>Polygonum amphibium</i> f. <i>terrestre</i>	1	1	+	+
<i>Potentilla anserina</i>	1	1	2	2
<i>Eleocharis palustris</i>		1	1	
<i>Veronica scutellata</i>	1			
<i>Equisetum fluviatile</i>	1			2
<i>Lysimachia vulgaris</i>				1
<i>Mentha aquatica</i>				+
<i>Calystegia sepium</i>				+
<hr/>				
CI	0,2	2,4	1,6	0,4

- *Ranunculo-Rumicetum maritimi* Sissingh (46) 66

Le tableau 93 montre un groupement à *Rumex maritimus*, *Polygonum lapathifolium* et *Bidens tripartita*, espèces caractéristiques du Bidention. Il recouvre le peuplement à *Cyperus michelianus* et renferme de nombreux individus jeunes de *Salix triandra* qui ont germé en masse en plusieurs bandes marquant les niveaux successifs occupés par la nappe aquatique lors de son abaissement. La floraison de la renouée et de la patience donne au groupement une physionomie particulièrement originale. La place systématique du groupement me paraît être le *Ranunculo-Rumicetum maritimi* malgré l'ab-

sence de *Ranunculus sceleratus*, espèce présente mais rare aux étangs de Vaux. A signaler l'existence d'une association *Polygono-Bidentetum tripartiti* (Koch 26) Lohmeyer 50 décrite en Allemagne qui pourrait constituer une association vicariante.

#### D. - CONCLUSION

L'analyse de la végétation au moyen de transects s'avère efficace pour une étude phytosociologique. Malgré les regroupements nécessaires des relevés élémentaires effectués sur des suites de segments successifs, il n'y a pas de perte d'information sur la *composition floristique* des groupements, à condition que ceux-ci aient été correctement délimités au préalable. Une analyse de la végétation à l'aide de profils est même souhaitable dans le cas d'une végétation complexe ou d'un complexe de végétations afin de reconnaître les zones homogènes et les zones de transition. La réalisation de relevés sur segments est donc tout à fait compatible avec les techniques phytosociologiques usuelles de traitement des relevés. A l'aide de tableaux contenant aussi bien des relevés provenant de profils (les plus nombreux) que des relevés effectués sur des carrés, j'ai pu retrouver un grand nombre d'associations définies selon les méthodes classiques. Cela n'est pas surprenant car l'utilisation d'approches quelque peu différentes pour l'étude d'une même réalité biologique au même niveau d'organisation ne peut que mener à des résultats convergents. Cependant, l'utilisation des profils pour effectuer des relevés permet de reconnaître les relations existant entre groupements adjacents et de mieux entrevoir la signification de la présence et/ou de l'abondance des espèces dans une phytocénose. La présentation des tableaux selon la structure synsystématique que j'ai adoptée est une modalité parmi d'autres, pas nécessairement la meilleure ; cependant, j'y trouve au moins deux avantages :

- 1) elle constitue un canevas pour effectuer les regroupements des espèces et en déterminer les combinaisons les plus caractéristiques. En effet, plusieurs possibilités de combinaisons sont offertes généralement dans un tableau. Or les synthèses phytosociologiques, qui conduisent à l'élaboration d'un synsystème selon un processus



inductif, font apparaître que les espèces caractéristiques d'une association végétale se retrouvent très généralement incluses dans une même unité systématique d'ordre supérieur et que les espèces d'un même groupe synsystématique ont nécessairement plus d'affinités entre elles qu'avec n'importe quel autre groupe. Cela n'exclut pas les compétitions entre espèces de même type biologique ni la coexistence d'espèces appartenant à des groupes systématiques différents ;

- 2) elle permet de situer l'association au sein de la classe et elle révèle les affinités synsociologiques avec des unités systématiques appartenant à d'autres classes. C'est ainsi que se dégagent des relations structurales et syndynamiques. La coexistence fréquente d'une association avec d'autres associations (ou avec des fragments d'associations) amène à reconnaître des synassociations qui se traduisent par l'existence d'une mosaïque ou d'une phytocénose stratifiée : un exemple a été donné avec l'étude des groupements de thérophytes. La présence d'une association résiduelle peut aider à reconstituer la série évolutive de même que l'analyse des sous-associations, dont certaines ont une signification dynamique.

L'indice de compétition interspécifique constitue un indicateur de l'état dynamique et donc du degré de stabilité du groupement : il est souvent élevé pour les associations en rapport avec des conditions écologiques instables (associations du *Glycerio-Sparganion*, du *Nanocyperion*, du *Bidention*) ; par contre il est faible pour les associations de type climacique où l'espèce caractéristique est largement dominante (*Alno-Salicetum cinereae*, *Phragmitetum communis*, *Nymphaeëtum albae*).

Comme on a pu le constater, à quelques exceptions près, les associations étudiées sont définies par une seule espèce caractéristique. J'ai déjà indiqué au début de ce chapitre qu'il me paraît préférable de considérer comme associations autonomes des sous-associations et des faciès d'associations complexes, notamment pour la végétation aquatique. Je n'ai fait qu'étendre une tendance apparue depuis longtemps déjà au niveau des classes (autonomie des *Charetea*, des *Lemnetea*) et même au niveau des

associations (éclatement du *Scirpo-Phragmitetum*, du *Magnocaricetum*). Malgré cela, le concept d'association ne disparaît pas puisqu'une association reste définie par son *ensemble spécifique* qui comporte, outre l'espèce caractéristique, les espèces compagnes montrant un degré de présence élevé (notamment celles des unités systématiques supérieures) et, parfois des espèces différentielles (cf. BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1928). De plus l'association est non seulement définie par sa combinaison spécifique mais par sa signification écologique : elle intègre un ensemble de facteurs en fonction des exigences écophysologiques des espèces constituantes, comme l'ont montré les différents profils synécologiques. On peut même considérer que l'existence d'une seule espèce caractéristique résulte bien souvent de la spécialisation des types biologiques et des conditions particulières offertes par les biotopes aquatiques et palustres. La spécialisation simplificatrice de la structure des associations aquatiques et amphibies permet cependant des combinaisons d'associations relativement stables ou synassociations, assurant ainsi une occupation optimale du milieu dans l'espace, parfois dans le temps (associations vernales et estivales de Characées, d'Algues filamenteuses). Il en résulte des phytocénoses complexes<sup>1</sup>.

Comme le récapitule la liste ci-après, le nombre d'associations reconnues dans la dition est élevé et encore tous les étangs n'ont pas été prospectés si bien que des groupements ou des associations ont pu échapper à mes investigations. Cette diversité phytosociologique est explicable par plusieurs causes :

- la conception simplificatrice de l'association qui a été adoptée ;
- la complexité de la végétation des étangs qui comporte en fait 3 types : aquatique, amphibie, hygrophile ; cette complexité est accentuée par une dynamique assez rapide qui se produit parallèle-

---

<sup>1</sup> Par analogie, le concept de "fleur" ne disparaît pas lorsqu'on est en présence d'un ensemble reproducteur dépourvu de sépales et de pétales et de surcroît unisexué ; sa fonction suffit à justifier le maintien du concept. De plus, par évolution pseudocyclique, des fleurs régressées peuvent s'associer en inflorescences.

ment au niveau des phytocénoses et au niveau des facteurs édaphiques ;

- la diversité des conditions édapho-climatiques et en particulier la situation de la dition en limite du domaine atlantique et du domaine médio-européen, où s'introduisent des nuances submontagnardes ;
- la conservation relativement bonne de la qualité écologique des étangs jusqu'à ces dernières années : la pression humaine est, dans l'ensemble, restée modérée, parfois nulle (cependant, la fréquentation excessive de certains étangs de Puisaye provoque la disparition des groupements des *Littorellatea*) : Pourtant, on observe actuellement les effets indirects des pratiques agricoles par suite du lessivage des engrais répandus dans les cultures et les pâturages : l'appauvrissement des groupements de Characées devient sensible ; à l'inverse, l'extension des rats musqués dans les étangs du Centre de la France a provoqué des mécanismes de régression dans la dynamique des phytocénoses et ainsi la diversification des groupements dans plusieurs étangs.

#### Liste des associations décrites

## - Végétation aquatique

- C1. - *Charetea fragilis* (Fukarek 61) Krausch 64  
 0 - *Nitellotalia flexilis* Krause 69  
 A1. - *Nitellion flexilis* (Corill. 57) Krause 69  
 . *Nitelletum flexilis* Corill. 57  
 . *Nitelletum syncarpae* Corill. 57  
 . *Nitelletum translucentis* Corill. 57  
 . *Charetum braunii* Corill. 57
- 0 - *Charetalia hispidae* Sauer 37  
 A1. - *Charion fragilis* 37  
 . *Charetum contrariae* Corill. 57
- C1. - *Potametea* Tx. et Preis. 42  
 0 - *Potametalia* Koch 26  
 A1. - *Potamion* Koch 26 em. Oberd. 57  
 . *Myriophylletum alterniflori* Lemée 37  
 . *Potametum obtusifolii* (Sauer 37) Carst. 54  
 . *Potametum crispum* Soo 27  
 . *Potameto-Najadetum marinae* Horv. et Micev 63  
 . *Potametum trichoidis* Freit., Markus et Schw. 58  
 . *Potametum graminei* (Corill. 57) Tx. 75  
 . *Myriophylletum spicati* Soo 27  
 . *Potametum lucentis* Hueck 31  
 . *Ceratophylletum demersi* Hild 56  
 . *Elodeetum canadensis* (Pign. 53) Soo 64  
 . *Myriophylletum verticillati* Lemée 37
- A1. - *Nymphaeion* Oberd. 57  
 . *Hottonietum palustris* Tx. 37  
 . *Ranunculetum peltati* Sauer 45  
 . *Potametum natantis* Soo 27  
 . *Nymphaeëtum albae* Voll. 47 em. Oberd. 57  
 . *Nupharetum luteae* (Koch 26) n.n.  
 . *Trapetum natantis* Müll. et Görs 60  
 . *Polygonetum amphibii* (Soo 27) Eggler 33  
 . *Potametum nodosi* Segal 68  
 . groupement à *Potamogeton polygonifolius*
- C1. - *Lemnetea minoris* Tx. 55 em. Schwabe et Tx. 81  
 0 - *Lemnetalia minoris* Tx. 55 em. Schw. et Tx. 81  
 A1. - *Riccio-Lemnion trisulcae* Schw. et Tx. 81  
 . *Riccietum fluitantis* Slavnic 56 em. Tx. 74  
 . *Lemnetum trisulcae* (Kehl. 15) Knapp et Stoffers 62
- A1. - *Lemnion gibbae* Tx. et Schw. 72  
 . *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* (Kehl. 15) Koch 54 em.  
 Müll. et Görs 60  
 . *Wolffietum arrhizae* Miyaw. et J. Tüx. 60
- A1. - *Hydrocharition* Rübél 33  
 . *Hydrocharitetum morsus-ranae* V. Langend. 35

## - Végétation amphibie et hygrophile

C1. - *Littorelletea* Br.-Bl. et Tx. 43O - *Littorelletalia* Koch 26A1. - *Eleocharition acicularis* Pietsch 66 em. Dierssen 75

- . *Eleocharitetum acicularis* (Baumann 11) Koch 26
- . *Littorelletum lacustris* Corill. 57
- . *Elatinum hexandrae* (Corill 57) n.n.
- . *Pilularietum globuliferae* Tx. 55 em. Müller et Görs 60
- . *Scirpetum fluitantis* (All. 22) Lemée 37
- . *Ranunculo-Juncetum bulbosi* Oberd. 57

C1. - *Phragmitetea* Tx. et Preis. 42O - *Phragmitetalia* (Koch 26) Pign. 53A1. - *Glycerio-Sparganion* Br.-Bl. et Siss. 42

- . *Oenanthro-Rorippetum* (Soo 27) Lohm. 50
- . *Utricularietum neglectae* Müll. et Görs 60
- . *Glycerietum fluitantis* (Br.-Bl. 25) Wilzek 35
- . *Sparganietum simplicis* Tx. 58
- . *Eleocharitetum palustris* Schenn. 19
- . *Butometum umbellati* Konczak 68

A1. - *Phragmition* Koch 26 em. Bal. Tul. 63

- . *Phragmitetum communis* (Gams 27) Schmale 39
- . *Scirpetum lacustris* (All. 22) Schmale 39
- . *Typhetum angustifoliae* (All. 22) Pign. 53
- . *Typhetum latifoliae* (Soo 27) Lang 73
- . *Sparganium erecti* Roll 38
- . *Equisetetum fluviatilis* Steffen 31
- . *Glycerietum maximae* Hueck 32

O - *Magnocaricetalia* Pign. 53A1. - *Caricion gracilis* Géhu 61 em. Bal.-Tul. 63

- . *Caricetum elatae* Koch 26
- . *Caricetum acutiformis* Soo 27
- . *Caricetum ripariae* Soo 28
- . *Caricetum gracilis* (Graeb. et Hueck 31) Tx. 37
- . *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 31
- . *Caricetum vesicariae* Br.-Bl. et Denis 26
- . association à *Carex ovalis* prov.

A1. - *Caricion rostratae* Bal.-Tul. 63

- . *Caricetum rostratae* Rübél 12
- . *Caricetum paniculatae* Wang. 16

C1. - *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* (Nordh. 36) Tx. 37O - *Scheuchzerietalia palustris* Nordh. 36A1. - *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen apud Lebrun et al. 49

- . *Caricetum lasiocarpae* (Koch 26) Duv. 44
- . *Menyanthetum trifoliatae* Soo 38

- 0 - *Caricetalia fuscae* (Koch 26) Nordh. 36
  - A1. - *Caricion fuscae* Koch 26 em. Klika 34
    - . *Caricetum fuscae* Br.-B1. 15
  
- C1. - *Molinio-Juncetea* Br.-B1. 47
  - 0 - *Molinietalia* Koch 26
    - A1. - *Juncion silvatici* Br.-B1. 47
      - . *Juncetum acutiflori* Br.-B1. 15
      - . *Junco-Molinietum caeruleae* Tx. et Preis. 51
    - A1. - *Calthion palustris* Tx. 37 em. Tx. et Preis. 51
      - . *Scirpetum silvatici* (Maloch 35) Schwick. 44
  
- C1. - *Alnetea glutinosae* Br.-B1. et Tx. 43
  - 0 - *Salicetalia auritae* Doing 62 em. Westh. 68
    - A1. - *Salicion cinereae* Müll. et Görs 58
      - . *Alno-Salicetum cinereae* (A11. 22) Doing 62 em. Westh. 68
      - . *Frangulo-Populetum tremulae* ass. nov.
    - A1. - *Sphagno-Betulion* Doing 62
      - . *Sphagno palustris* - *Betuletum pubescentis* (Pass. et Hofm. 68) Meriaux et al. 78
  
- Végétation de thérophytes
  - C1. - *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-B1. et Tx. 43
    - 0 - *Nanocyperetalia fusci* Klika 35
      - A1. - *Nanocyperion flavescens* Koch 26
        - . *Eleocharito-Lindernietum* Pietsch 73
        - . *Cyperetum micheliani* Corill. 71
        - . *Cyperetum flavescens* Koch 26 em. Aich 33
  
  - C1. - *Bidentetea tripartiti* Tx., Lohm. et Preis. 50
    - 0 - *Bidentetalia tripartiti* Br.-B1. et Tx. 43
      - A1. - *Bidention tripartiti* Nordh. 40
        - . *Leersio-Bidentetum* (Koch 26) Poli et J. Tüx. 60
        - . *Ranunculo-Rumicetum maritimi* Siss. (46) 66

### III. - LES COMBINAISONS D'ASSOCIATIONS : APPROCHE SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE

Les nombreuses associations qui constituent les types de végétation des étangs (aquatique, amphibie, terrestre) sont représentées par des combinaisons caractéristiques d'espèces et à leur tour elles déterminent, par le jeu de la compétition et de la dynamique des populations, des combinaisons dont le résultat se traduit par la formation de phytocénoses complexes. Au cours du chapitre I, l'étude de la structure nous a révélé l'importance des phénomènes compétitifs et celle de la structure biologique des espèces. L'analyse phytosociologique précédente vient de mettre en évidence les associations végétales et les groupes d'espèces qui les caractérisent, c'est-à-dire celles qui réalisent le plus grand nombre de co-présences dans la multitude de combinaisons possibles. Or nous avons constaté que dans la plupart des associations ne figurent pas seulement les espèces caractéristiques de l'alliance, de l'ordre ou de la classe ; d'autres espèces appartenant à d'autres classes les accompagnent. La réalisation des transects met en évidence des superpositions et des inter-pénétrations d'associations ou de peuplements au sein des phytocénoses et l'ensemble des phytocénoses d'un étang réalise un *complexe de groupements*, notion dégagée par BRAUN-BLANQUET initialement : "le *Complexe* est une mosaïque de groupements (alliances, associations ou fragments d'associations), déterminée surtout par la diversité locale des facteurs géomorphologiques et se répétant plus ou moins identiquement en des localités diverses" (BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1928). Des exemples concernant la végétation aquatique ont été présentés par MERIAUX et GEHU (1978).

Une fois les associations identifiées, il devient possible de les utiliser dans la description et la caractérisation des complexes de groupements.

## A. - LES SYNASSOCIATIONS

A plusieurs reprises au cours de l'analyse phytosociologique, j'ai signalé l'existence de *synassociations*. On constate, en effet, que les phytocénoses représentent assez souvent des groupes d'associations : cela est particulièrement net dans la végétation stratifiée ; parfois il se forme une mosaïque d'associations (*Caricetum elatae* - *Nupharetum luteae*, par exemple). A la différence d'une *synusie* qui est un groupement d'espèces de même type biologique, rarement réalisé dans les milieux étudiés, la *synassociation* représente une combinaison de deux ou plusieurs associations dont les espèces caractéristiques, qui sont dans beaucoup de cas les plus abondantes sinon dominantes, appartiennent généralement à des types biologiques distincts. Alors qu'au sein d'une association pluri-stratifiée les strates inférieures sont dépendantes des strates supérieures, les associations d'une *synassociation* sont capables d'*autonomie*. Elles représentent des combinaisons répétitives, au moins à l'échelle régionale, ainsi que l'analyse de la composition *synsociologique* des phytocénoses le fait apparaître. Comme ces groupements d'associations ont un caractère durable, cela permet d'éliminer les superpositions partielles ou temporaires qui se produisent dans les zones de transition où la compétition est très forte : l'utilisation des indices d'homogénéité et de compétition interspécifique s'avère alors pratique pour reconnaître les zones trop hétérogènes.

A partir des profils et des groupements utilisés pour la recherche des associations, j'ai analysé leur composition *synsociologique* afin de repérer les associations ou les peuplements qui y sont rattachés ainsi que les fragments d'associations et parfois les fragments d'alliances. Chaque groupe phytosociologique reconnu au sein d'un groupement a été condensé et affecté d'un coefficient d'abondance-dominance moyen qui est celui de l'espèce la mieux représentée, généralement l'espèce caractéristique.

Comme toutes les associations réunies dans une phytocénose n'ont pas toujours le même recouvrement, il m'a paru utile de faire suivre la valeur du coefficient d'abondance-dominance moyen par un signe . lorsque le recouvrement est inférieur à 25 % et : lorsqu'il est compris entre 25 et 75 % ; aucun signe n'est utilisé lorsque le recouvrement est supérieur à 75 %.



Ainsi chaque groupement comportant *plus d'une* unité phytosociologique (association, fragment d'association, peuplement, fragment d'alliance) devient un relevé symphytosociologique.

Exemple : analyse du profil P07 (étang Neuf, la Collancelle)

Après regroupement des espèces selon leur position synsystématique (tab. 95), on constate que le profil comporte une succession d'unités phytosociologiques (associations, peuplements) et que des superpositions d'associations se produisent. On reconnaît, dans les différentes phases successives du profil :

- 1e *Frangulo-Populetum tremulae*
- 1e *Caricetum vesicariae*
- 1e *Glycerietum maximae*
- un groupement complexe comprenant un fragment du *Glycerio-Sparganion*, 1e *Potametum natantis*, 1e *Nymphaeëtum albae*, 1e *Potametum trichoidis* et un peuplement de *Trapa natans*
- 1e *Trapetum natantis*
- 1e *Nitelletum flexilis*

TABLEAU 95

<i>Frangula alnus</i>	4					
<i>Populus tremula</i>	1					
<i>Agrostis stolonifera</i>	2					
<i>Calliergon cuspidatum</i>	2	2				
<i>Carex vesicaria</i>	+ 3	3				
<i>Iris pseudacorus</i>	1					
<i>Lythrum salicaria</i>	+					
<i>Glyceria maxima</i>		3 4 3 3 3 3				
<i>Equisetum fluviatile</i>	+ +	1 + 1 1 +				
<i>Sparganium erectum</i>		1 2 1 1				
<i>Oenanthe aquatica</i>		2 1				
<i>Sagittaria sagittifolia</i>			2 +			
<i>Utricularia australis</i>			1			
<i>Potamogeton natans</i>			1 1	+ 1	2 2 1 +	
<i>Hottonia palustris</i>				+ 1		
<i>Ranunculus peltatus</i>				+ +		
<i>Nymphaea alba</i>					3 2 4 + 5	
<i>Potamogeton trichoides</i>					5 5 5 5	1 2 5 5 1 5 5 + 3
<i>Potamogeton crispus</i>						+
<i>Trapa natans</i>					1 2 3 3 2 2 1 1 3 1	4 3 3 5 4 4 5 5 5 4 3 2 1 1
<i>Nuphar lutea</i>						1 + 1
<i>Nitella flexilis</i>						+ 1 2 2 3 3
Nombre d'unités phytosociologiques	1	1	1	5	1	1

TABLEAU 95 - DELIMITATION DES UNITES SYNSYSTEMATIQUES SUR UN PROFIL

Le groupement complexe est le seul qui soit formé par plus d'une association ; après condensation, il constitue le relevé suivant :

unité phytosociologique	abondance-dominance moyenne et recouvrement relatif
fragment du <i>Glycerio-Sparganion</i>	1.
<i>Potametum natantis</i>	1:
<i>Nymphaeëtum albae</i>	3:
<i>Potametum trichoidis</i>	4
peuplement de <i>Trapa natans</i>	2

Une nouvelle analyse de l'ensemble des groupements délimités sur les profils selon la méthode qui précède m'a permis de reconnaître ainsi des synassociations.

## 1 - SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AQUATIQUE (tab. 96)

Le tableau montre l'existence de plusieurs synassociations qui rendent compte de la structure stratifiée de la végétation aquatique.

### a) Synassociation *Myriophylletum verticillati* - *Ceratophylletum demersi*

Les synassociations de ce groupe caractérisent les eaux eutrophiques, riches en hydrogénocarbonates. L'association flottante à *Cladophora glomerata* y est fréquemment associée au *Charetum contrariae*, au *Myriophylletum spicati* et à la synassociation caractéristique : *Myriophylletum verticillati*/*Ceratophylletum demersi*.



TABLEAU 96 - SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AQUATIQUE

277

N° du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47											
Nombre de segments																																																										
Nombre d'associations (ou de fragments)																																																										
<i>Charetum contrariae</i>	3	1	5	3	2	2	3	3	5	4																																																
<i>Myriophylletum verticillati</i>	+	4	2	3	2	3	3	4	5	3	5																																															
<i>Ceratophylletum demersi</i>	1	3	3	4	4																																																					
<i>Myriophylletum spicati</i>																																																										
assoc. à <i>Cladophora glomerata</i>	2	4	2	3		1	4	3	3	4																																																
group. à <i>Zamichellia palustris</i>																																																										
<i>Etodeetum canadensis</i>	2																																																									
<i>Trapeetum nanantis</i>					3	4																																																				
<i>Potamoetum trichoides</i>	1																																																									
<i>Nitelletum syncarpae</i>																																																										
<i>Nitelletum flexilis</i>																																																										
<i>Nupharacetum lutense</i>																																																										
<i>Myriophylletum alterniflori</i>																																																										
<i>Potamoetum obtusifolii</i>	2																																																									
peuplt. à <i>Catlerache hamulata</i>																																																										
<i>Potamoetum moenchiae</i>																																																										
<i>Potamoetum nanantis</i>																																																										
<i>Renunculeetum peltati</i>																																																										
peuplt. à <i>Juncus bulbosus</i> f. <i>gluitans</i>																																																										
<i>Hottonietum palustris</i>																																																										
<i>Nymphaeetum altae</i>																																																										
<i>Potamoetum lucentis</i>																																																										
fragment du <i>Glycerio-Sparganion</i>																																																										
<i>Utricularietum neglectae</i>																																																										
<i>Scirpsetum tucustris</i>																																																										
<i>Sparganietum erecti</i>																																																										
<i>Equisetetum fluvialitis</i>																																																										
<i>Typhetum angustifoliae</i>																																																										

Origine des relevés : 1 : 47/6 ; 2 : 25/5 ; 3 : R28 ; 4 : 87/2 ; 5 : 25/3 ; 6 : 91/1 ; 7 : 47/5 ; 8 : 60/3 ; 9 : 59/5 ; 10 : 14/3 ; 11 : 25/2 ; 12 : 74/4 ; 13 : 10/4 ; 14 : 39/5 ; 15 : 97/1 ; 16 : 88/2 ; 17 : 37/5 ; 18 : 07/4 ; 19 : 12/3 ; 20 : 02/4 ; 21 : 82/4 ; 22 : 34/6 ; 23 : 34/5 ; 24 : 21/5 ; 25 : 70/7 ; 26 : 13/4 ; 27 : 44/5 ; 28 : 15/6 ; 29 : 56/4 ; 30 : 56/2 ; 31 : 81/2 ; 32 : 81/3 ; 33 : 38/4 ; 34 : 22/5 ; 35 : 23/3 ; 36 : 36/3 ; 37 : 20/4 ; 38 : 08/4 ; 39 : 26/4 ; 40 : 17/4 ; 41 : 15/5 ; 42 : 67/3 ; 43 : 37/4 ; 44 : 31/3 ; 45 : 61/5 ; 46 : 59/4 ; 47 : 46/4.

b) Synassociation *Potametum trichoidis* - *Trapetum natantis*

L'association caractéristique est le *Potametum trichoidis*. Dans les étangs mésotrophiques, il est associé au *Trapetum natantis*, au *Nitelletum syncarpae* ou au *Nitelletum flexilis*.

c) Synassociation *Nupharetum luteae* - *Nitelletum flexilis*

Ce groupe, que l'on trouve dans les étangs mésotrophiques, comporte des associations du *Potamion* qui peuvent ainsi constituer autant de variantes (*Myriophylletum alterniflori*, *Potametum obtusifolii* et le peuplement à *Callitriche hamulata*) ; l'une de ces variantes est formée par la synassociation du *Nupharetum luteae* et du *Potameto-Najadetum marinae* qui se substitue au *Nitelletum flexilis*.

d) Synassociation *Potametum natantis* - *Ranunculetum peltati*

Proche du précédent avec lequel il peut se trouver, ce groupe également mésotrophe ou oligo-mésotrophe se rencontre dans des étangs plus riches en matières humiques ; le peuplement à *Juncus bulbosus* forme *fluitans* s'y développe.

e) Synassociation *Potametum lucentis* - *Nymphaeëtum albae*

Elle se rencontre dans des étangs mésotrophiques à eutrophiques dont la végétation est liée à un sédiment de type gyttja. Il semble que cette synassociation ait une signification dynamique, *Nymphaea alba* prenant place dans le *Potametum lucentis*. Ce caractère est attesté par la plus grande abondance des héliophytes qui s'installent dans la végétation aquatique.

## 2 - SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AMPHIBIE (tab. 97)

a) Groupe d'associations de l'*Eleocharition acicularis*

Les associations de l'*Eleocharition*, excepté le *Littorelletum lacustris*, réalisent certaines combinaisons peu répandues où intervient également le *Charetum braunii*. Il s'agit plus souvent de synusies que de synassociations étant donné que la plupart des espèces sont des isoétides. On les rencontre sur le fond sablonneux des étangs oligotrophiques et oligomésotrophiques.

b) Synassociation *Potametum graminei* - *Eleocharitetum palustris*

Le *Potametum graminei* forme une strate flottante ou exondée à la base de l'*Eleocharitetum palustris* dans quelques étangs à substrat argileux où se produisent des variations estivales du niveau de la nappe aquatique (étangs de Vaux, Goule). Une variante est formée par le remplacement de l'*Eleocharitetum* par le *Scirpetum lacustris* (l'*Eleocharitetum* résulte souvent de la régression du *Scirpetum*).

c) Synassociation *Scirpetum lacustris* - *Utricularietum neglectae*

Il est fréquent de trouver une strate d'Utriculaire à la base des tiges du Scirpe. Il s'y mêle soit un peuplement de *Rorippa amphibia*, en particulier lorsque la scirpaie est dégradée, soit le *Potametum lucentis* qui correspond à une variante à caractère dynamique, résultat de la pénétration progressive du *Scirpetum* dans la végétation aquatique.

d) Groupe d'associations des *Lemnetea* et des *Phragmitetea*

Les associations flottantes du Lemnion se mettent assez souvent à l'abri des hélrophytes. Il se forme ainsi plusieurs synassociations. La plus répandue est formée par le *Caricetum vesicariae* et le *Riccietum fluitantis* que l'on voit dans les eaux très peu profondes et mésotrophiques.



Les peuplements de *Lemna minor*, dont certains peuvent être rapportés au *Lemnetum trisulcae*, s'observent dans les parties du *Phragmitetum communis* qui s'avancent dans l'eau libre. A signaler aussi une synassociation entre le *Sparganietum erecti* et le *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, que l'on retrouve aussi dans beaucoup de mares.

e) Groupe *Equisetetum fluviatilis* - associations du Potamion

Des synassociations à caractère submontagnard et oligotrophe dans la dition sont formées par l'*Equisetetum fluviatilis* soit avec le *Nymphaeëtum albae*, soit avec le *Potametum natantis* ; une synassociation avec le *Menyanthetum trifoliatae* est rendue possible par la forme différente des deux héliophytes, *Menyanthes* et *Equisetum*.

### 3 - SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION EXONDEE

Excepté une synassociation entre l'*Alnetum glutinosae* et le *Caricetum paniculatae*, les groupements d'associations sont rares parmi la végétation hygrophile. Bien que la superposition de l'*Alno-Salicetum cinereae* et du *Caricetum vesicariae* soit fréquente, il ne semble pas qu'on doive en faire une synassociation en raison du caractère franchement héliophile du *Caricetum vesicariae* : le *Carex* subsiste un certain temps à l'état stérile sous le couvert de la saulaie qui envahit la cariçaie.

Nous avons vu, par contre, des exemples de synassociations dans les groupements de thérophytes où des groupements se font entre associations du *Nanocyperion* et du *Bidention* (tab. 91, 92 et 93).

## B. - LES SIGMAASSOCIATIONS

Pour chaque étang, on peut dresser une liste des unités phytosociologiques (sigmarelevé) dont la seule présence apporte une information. Les sigmarelevés de 213 étangs ont été regroupés en tableaux symphytosociologiques et traités selon les techniques usuelles afin de dégager les sigmassociations (et les géosigmassociations éventuellement<sup>1</sup>). Une telle démarche paraît adaptée à la complexité de la végétation.

Le tableau synthétique 98 rassemble les sigmassociations et les géosigmassociations reconnues dans les étangs de la région à partir des tableaux de sigmarelevés donnés plus loin. Le regroupement des associations en associations aquatiques d'une part, amphibies et hygrophiles d'autre part, révèle très nettement l'importance des associations aquatiques dans la définition d'unités supérieures (sigmalliances).

### 1 - SIGMALLIANCE : MYRIOPHYLLO ALTERNIFLORI - ELEOCHARITION

ACICULARIS *sigmion* prov. (tab. 98, col. 1 à 4)

Dans un certain nombre d'étangs oligotrophiques et oligomésotrophiques de la Puisaye, du Morvan et de la Sologne bourbonnaise, on remarque la prédominance des associations de l'*Eleocharition acicularis* auxquelles s'ajoutent le *Myriophylletum alterniflori* et le *Charetum braunii*. Les associations du *Potamion* y sont rares et celles des *Lemnetea* tout à fait absentes. Le *Nitelletum flexilis* et les associations du *Nymphaeion* sont fidèles sans toutefois y être très fréquentes. On remarque la forte présence d'associations de la végétation amphibie et hygrophile : *Sparganietum*

<sup>1</sup> Malgré une certaine lourdeur de la nomenclature, il est commode d'utiliser les suffixes *sigmetum* et *geosigmetum* ajoutés au nom d'une (ou de l') association caractéristique d'une sigmassociation ou d'une géosigmassociation ; de même les suffixes *sigmion* et *geosigmion* ont été employés pour les sigmalliances et les géosigmalliances, selon les propositions de PIGNATTI et TUXEN (*in* BEGUIN, GEHU et HEGG 1979). J'ai simplifié ou modifié un certain nombre de noms que j'avais proposés antérieurement (FELZINES 1982a) pour les mêmes unités symphytosociologiques que celles décrites ci-après.



emersi, l'*Eleocharitetum palustris*, le *Caricetum elatae* et le *Junco-Molinietum*. A noter l'absence du *Sparganietum erecti* et du *Glycerietum maximae*.

J'ai distingué 4 sigmassociations d'hydrophytes (tab. 99)<sup>1</sup>. Cependant des associations d'hélophytes peuvent être utilisées comme différentielles.

a) *Littorelletum uniflorae sigmetum* prov.

Cette sigmassociation de caractère submontagnard, présente sur le Morvan, est caractérisée par sa pauvreté en éléments de l'*Eleocharition* ; le *Littorelletum lacustris* est largement dominant ; on y trouve associé le *Polygonetum amphibii* et l'*Equisetetum fluviatilis* qui peuvent être considérés comme des associations différentielles.

b) *Myriophylletum alterniflori sigmetum* prov.

Le caractère subatlantique de la combinaison d'associations *Myriophylletum alterniflori* - *Littorelletum uniflorae* est renforcé par la présence du *Pilularietum globuliferae*, du peuplement à *Callitriche hamulata* et du *Sparganietum emersi* ; elle se trouve en Puisaye et sur le nord du Morvan.

c) *Elatino - Eleocharitetum acicularis sigmetum* prov.

Cette sigmassociation possède un caractère thermophile assez marqué : elle se développe surtout dans les étangs du Bourbonnais. Sa richesse synfloristique est élevée et on y observe la fréquence des associations d'hélophytes (*Typhetum angustifoliae*, *Scirpetum lacustris*) qui marquent la physionomie ; par contre les associations du *Nymphaeion* sont assez rares.

---

<sup>1</sup>

Les tableaux symphytosociologiques sont regroupés dans l'annexe II,C.

TABLEAU 98 : SIGMAASSOCIATIONS ET SIGMALLIANCES DES ETANGS DU CENTRE DE LA FRANCE

N° des sigmassociations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Nombre de sigmarelevés	10	6	5	10	6	12	9	8	5	10	6	6	10	11	14	15	14	17	14	22
Nombre d'associations	24	27	22	31	34	26	24	16	22	33	25	27	20	23	22	19	23	21	22	30

<i>Littorelletum lacustris</i>	V	IV		IV																	
<i>Myriophylletum alterniflori</i>		V		+																	
<i>Pilularietum globuligerae</i>		II	V	+																	
<i>Ranunculo-Juncetum bulbosi</i>		IV	V	IV	I	+															+
<i>Elacinetum hexandrae</i>		I		V	I																
<i>Eleocharitetum acicularis</i>	+		III	IV			II			I											
<i>Charitetum braunii</i>		I	I	II	I																+
<i>Potametum trichoidis</i>					V																
<i>Potamo - Najadetum marinae</i>					+	III				I											
<i>Potametum obtusifolii</i>		I		+	I					V											+
<i>peuplt. à Callitriche hamulata</i>		I																			
<i>Myriophylletum spicati</i>								V	I	II		I									
<i>Potametum crispi</i>				I				II	V												
<i>Elodeetum canadensis</i>										V											III
<i>Potametum graminei</i>				I	+					I		II									+
<i>Potametum lucentis</i>										I		V	III								
<i>Ceratophylletum demersi</i>	+												V	IV							+
<i>Myriophylletum verticillati</i>														V							
<i>Charitetum contrariae</i>																					III
<i>Hydrocharitetum morsus-ranae</i>																					
<i>Lemno-Spirodeletum polyrhizae</i>																					+
<i>Lemnetum trisulcae</i>																					+
<i>peuplt. à Juncus bulbosus f. fluitans</i>																					+
<i>Hottonietum palustris</i>														III	II						
<i>Glycerietum fluitantis</i>														V	I						
<i>Riccietum fluitantis</i>																					+
<i>Utricularietum neglectae</i>																					+
<i>Polygonetum amphibii</i>	III																				+
<i>Nupharetum luteae</i>	I	I	II	+	II	III															+
<i>Trapetum natantis</i>	+	I			II	IV															+
<i>Nymphaeetum aebae</i>	III	IV	II	II	IV	II	II	II	II	III		IV									+
<i>Potametum natantis</i>	I	I	II	+	II	+	II	I	I												III
<i>Ranunculetum peltati</i>																					+
<i>Nitelletum flexilis</i>	+	I	I	I	IV	I															
<i>Nitelletum translucens</i>					II																
<i>Nitelletum syncarpae</i>																					I
<i>Sparganietum simplicis</i>																					
<i>Caricetum elatae</i>			III	II	+																
<i>Juncus-Molinietum</i>			II	II	I	II															+
<i>Eleocharitetum palustris</i>			I	III	I	II															+
<i>Caricetum ripariae</i>																					+
<i>Caricetum acutiformis</i>																					+
<i>Glycerietum maxinae</i>																					+
<i>Sparganietum erecti</i>																					+
<i>Equisetetum fluviatilis</i>	III																				+
<i>Typhetum latifoliae</i>	I	II																			+
<i>Typhetum angustifoliae</i>	+	II		I	III	IV	IV	IV	II	I	V	I									+
<i>Scirpetum lacustris</i>	II				III	IV	III	III	II	III	III										+
<i>Phragmitetum communis</i>	+				III	IV			II	I	IV										+
<i>Phalaridetum arundinaceae</i>	+																				+
<i>Caricetum gracilis</i>	+	I	III	I	II																+
<i>Caricetum vesicariae</i>	III	II	I	V	V	V	V	IV	II	V	II										+
<i>Juncetum acutiflori</i>	II	II	III	III	I	II	III	II	I	II	I										+
<i>Alno-Salicetum cinereae</i>	II	V	IV	III	IV	II	III	II	III	III											+
<i>Frangulo-Populetum tremulae</i>	+																				+
<i>Caricetum paniculatae</i>																					+
<i>Alnetum glutinosae</i>	I	I																			+
<i>Scirpetum silvatici</i>																					+
<i>Caricetum rostratae</i>	I	II																			+
<i>Menyanthetum trifoliatae</i>																					+
<i>Caricetum lasiocarpae</i>																					+
<i>Caricetum nigrae</i>																					+



I Sigmalliance : *Myriophyllo alterniflori* - *Eleocharition acicularis*  
*sigmion* (colonnes 1 à 4)

sigmassociations :

- 1 - *Littorelletum uniflorae* sigmetum
- 2 - *Myriophylletum alterniflori* sigmetum
- 3 - *Junco bulbosi* - *Pilularietum globuliferae* sigmetum
- 4 - *Elatino* - *Eleocharitetum acicularis* sigmetum

II Sigmalliance : *Lemno* - *Potamion sigmion* (colonnes 5 à 12)

sigmassociations :

- 5 - *Najado* - *Potametum trichoidis* sigmetum
- 6 - *Potametum obtusifolii* sigmetum
- 7 - *Myriophylletum spicati* sigmetum
- 8 - *Potametum crispum* sigmetum
- 9 - *Elodeetum canadensis* sigmetum
- 10 - *Potametum lucentis* sigmetum
- 11 - *Lemno trisulcae* - *Ceratophylletum demersi* sigmetum
- 12 - *Charo* - *Myriophylletum verticillati* sigmetum

III Sigmalliance : *Glycerio* - *Utricularion sigmion* (colonnes 13-14)

sigmassociations :

- 13 - *Hottonio* - *Glycerietum fluitantis* sigmetum
- 14 - *Utriculario* - *Riccietum fluitantis* sigmetum

IV Sigmalliance : *Nymphaeion sigmion* (colonnes 15 à 18)

sigmassociations :

- 15 - *Polygonetum amphibii* sigmetum
- 16 - *Trapetum natantis* sigmetum
- 17 - *Nupharetum luteae* sigmetum
- 18 - *Nymphaeetum albae* sigmetum

V

sigmassociations :

- 19 - *Caricetum paniculatae* sigmetum
- 20 - *Equiseto* - *Caricetum rostratae* sigmetum

Dans le tableau, les associations des *Isoeto* - *Nanojuncetea* et des *Bidentetea* n'ont pas été mentionnées en raison de leur caractère fugace.

d) *Junco bulbosi* - *Pilularietum globuliferae sigmetum* prov.

Cette sigmassociation à caractère subatlantique est rare ; elle est dépourvue du *Littorelletum lacustris* et de l'*Elatinetum hexandrae* ; son optimum se trouve dans des étangs à substrat argileux (argile à silex de Puisaye) où la sédimentation de la matière organique est faible en raison de l'absence ou de la rareté des ceintures d'hélophytes.

Les sigmassociations qui viennent d'être décrites constituent un ensemble qui peut être assimilé à une sigmalliance (*Myriophyllo alterniflori* - *Eleocharition acicularis sigmion* prov.) et si l'on considère les différents types de végétation, elles s'intègrent dans une géosigmalliance (*Molinio* - *Eleocharition acicularis geosigmion* prov.).

2 - SIGMALLIANCE : LEMNO - POTAMION *sigmion* (tab. 98, col. 5 à 12)

Les associations du *Potamion* sont représentées par de nombreuses élodéides qui limitent le développement des isoétides et des charides, caractéristiques du groupe précédent. La compétition forte qui règne au sein même des espèces du *Potamion* entraîne une dispersion géographique et une spécialisation des associations qui leur permet d'exploiter les multiples possibilités édaphiques concernant tant la minéralisation de l'eau que la richesse du sédiment en matière organique. Les associations du *Potamion* cohabitent avec les associations du *Nymphaeion*, assez fréquentes, et avec des associations des *Lemnetea* qui trouvent un abri dans les ceintures d'hélophytes généralement développées. Il en résulte des sigmassociations que l'on peut regrouper au sein d'une sigmalliance (*Lemno* - *Potamion sigmion* prov.) dont les associations les plus caractéristiques sont le *Potametum lucentis*, le *Myriophylletum spicati*, le *Ceratophylletum demersi*, l'*Hydrocharitetum morsus-ranae*, le *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*. Le *Caricetum ripariae*, le *Caricetum acutiformis* et le *Glycerietum maximae* y sont fréquents mais il me paraît difficile de les utiliser comme caractéristiques d'une géosigmalliance.

a) *Najado - Potametum trichoidis sigmetum* prov. (tab. 100, A)

Dans les étangs oligo-mésotrophiques et mésotrophiques et plus particulièrement sur substrat sablonneux recouvert de vase, se développe une végétation caractérisée par sa richesse symphytosociologique. Le *Potametum trichoidis* est parfois accompagné par le *Potamo-Najadetum marinae* auquel il livre une concurrence assez forte. Des liens existent avec les sigmassociations du *Myriophylletum alterniflori - Juncetum bulbosi sigmion*, décelables par la présence du *Charetum braunii* et la fréquence élevée du *Nitelletum flexilis* ; le *Nitelletum syncarpae* s'y trouve à son optimum. La richesse de cette sigmassociation en associations du *Nymphaeion* et du *Phragmition* est à noter.

b) *Potametum obtusifolii sigmetum* prov. (tab. 100, B)

Cette sigmassociation des étangs oligo-mésotrophes peu envasés est de composition plus pauvre que la précédente : les associations du *Nymphaeion* ne sont pas très fréquentes et parmi celles du *Phragmition*, seules le *Typhetum angustifoliae* et le *Scirpetum lacustris* sont bien représentées.

Un autre groupe de sigmassociations, très proches par leur composition symphytosociologique, se rencontre dans les conditions mésotrophiques, sur substrat peu évolué.

c) *Myriophylletum spicati sigmetum* prov. (tab. 101, B)

Le *Myriophylletum spicati* accompagné fréquemment de l'*Eleocharitetum palustris* trouve son optimum dans les étangs à substrat sablonneux. Les associations des *Charetea* font défaut mais les associations de nymphéides et d'hélophytes y prennent une part assez importante.

d) *Elodeetum canadensis sigmetum* prov. (tab. 101, C)e) *Potametum crispum sigmetum* prov. (tab. 101, A)

Ces deux dernières sigmassociations présentent une grande analogie de composition puisqu'elles ne diffèrent que par l'association prise comme caractéristique. C'est l'un des avantages des tableaux de sigmarelevés que de faire apparaître les affinités entre sigmassociations : on peut penser que, dans ce cas, des associations caractéristiques de sigmassociations différentes qui ont en commun un lot d'associations avec lesquelles elles sont combinées, doivent occuper des biotopes analogues et donc entrer en compétition. Les indications synécologiques ont montré des ressemblances nettes entre les profils écologiques du *Potametum crispi* et de l'*Elodeetum canadensis* (cf. p. 151).

f) *Potametum lucentis sigmetum* prov. (tab. 102, C)

Assez répandu dans les étangs mésotrophes à eutrophes, le *Potametum lucentis* est accompagné par le *Typhetum angustifoliae* et par le *Phragmitetum communis*, ce qui reflète la richesse en matière organique du sédiment, de type gyttja. Les associations du *Nymphaeion* sont assez fréquentes, en particulier le *Trapetum natantis* qui, avec le *Potametum graminei*, détermine une variante. On notera la rareté du *Nymphaeëtum albae*, qui est bien installé dans d'autres étangs, où se développent également des roselières à *Phragmites*. La bonne représentation du *Glycerietum maximae* indique une sigmassociation thermophile.

g) *Lemno trisulcae - Ceratophylletum demersi* prov. (tab. 102, B)

Cette sigmassociation se rencontre dans quelques étangs méso-eutrophes. On note la rareté des associations du *Nymphaeion*, excepté le *Trapetum natantis* ; le *Typhetum latifoliae* et l'*Equisetetum fluviatilis* sont des différentielles du *Phragmition* qui me paraissent liées à des conditions microclimatiques assez froides dans certains milieux, ce qui n'exclut pas la possibilité de développement d'associations thermophiles dans des biotopes voisins (*Lemnetum trisulcae*, *Trapetum natantis*).

h) Charo - *Myriophylletum verticillati sigmetum* (tab. 102, A)

Dans les étangs les plus eutrophes de la dition, établis sur substrat calcaire, on trouve une végétation complexe et diversifiée : de nombreuses associations y constituent des strates. Les associations caractéristiques sont le *Myriophylletum verticillati* qui succède habituellement au *Charetum contrariae* ; l'*Elodeetum canadensis* s'y rencontre aussi avec le *Ceratophylletum demersi* : on peut les considérer comme des associations différentielles. On remarque la fréquence du *Nupharetum luteae*, dont la combinaison avec le *Myriophylletum verticillati* était généralement dénommée *Myriophyllo-Nupharetum*. Cette sigmassociation est accompagnée d'une association tout à fait caractéristique des sols riches en calcaire, le *Caricetum ripariae*, ce qui laisse la possibilité de définir une géosigmassociation (*Myriophyllo verticillati - Caricetum ripariae geosigmetum*) propre aux étangs établis sur les terrains calcaires. Corrélativement, semble-t-il, le *Salicetum cinereae* et le *Juncetum acutiflori*, si répandus habituellement, sont absents. A noter aussi la présence caractéristique des peuplements à *Juncus inflexus* dans les prairies hygrophiles plus externes.

3 - SIGMALLIANCE : GLYCERIO - UTRICULARION *sigmion* (tab. 98, col. 13 et 14)

Deux sigmassociations originales d'où sont exclues les associations des *Littorelletea* et du *Potamion* sont visibles dans des étangs mésotrophes et d'assez faible étendue. Les associations du *Nymphaeion* y sont rares mais les associations des *Lemnetea* sont bien représentées à côté du *Glycerietum fluitantis* et de l'*Utricularietum neglectae* qui sont à leur optimum. Ces deux sigmassociations peuvent être réunies dans une sigmalliance, le *Glycerio - Utricularion sigmion* prov. La fréquence du *Sparganietum erecti* fait de cette association une bonne différentielle de la sigmalliance.

a) *Hottonio - Glycerietum fluitantis sigmetum* prov. (tab. 103)

Ce groupement d'associations, où *Glycerietum fluitantis* et *Hottonietum palustris* paraissent en compétition, se rencontre dans des étangs et dans des mares à substrat argileux du Nivernais et aussi dans quelques "crots" de la vallée de la Loire.

b) *Utriculario - Riccietum fluitantis sigmetum* prov. (tab. 104)

Bien que l'*Utricularietum neglectae*, soit une association incluse dans plusieurs sigmassociations, il forme avec le *Riccietum fluitantis* une combinaison caractéristique qui s'observe dans les biotopes peu profonds où croissent le *Caricetum vesicariae*, *Sparganietum erecti* et le *Scirpetum lacustris*. Les héliophytes et les nymphéides sont un peu plus fréquentes que dans la sigmassociation précédente ce qui peut être mis en relation avec un enrichissement en matière organique du sédiment des étangs peuplés par cette sigmassociation.

4 - SIGMALLIANCE : *NYMPHAEION sigmion* (tab. 98, col. 15 à 18)

De nombreux étangs possèdent une végétation aquatique où dominent les nymphéides. Les associations elles-mêmes sont paucispécifiques, souvent réduites à des peuplements purs. On peut y voir les étapes d'une évolution de la végétation marquée par l'appauvrissement de la composition symphytosociologique au niveau de la végétation aquatique et, à l'inverse, la fréquence et le développement des héliophytes. Il en résulte une production et une accumulation de matière organique qui élimine les isoétides, les élodéides et les charides pendant que les héliophytes forment une végétation amphibie de plus en plus étendue.



a) *Polygonetum amphibii* sigmetum prov. (tab. 105, A)

Plusieurs étangs à substrat sablonneux, parfois argileux, présentent une physionomie caractéristique marquée par le *Polygonetum amphibii* qui s'implante au contact du *Scirpetum lacustris*. Le *Polygonetum amphibii* dénote souvent un caractère pionnier aussi bien en milieu oligotrophe qu'en milieu eutrophe, mais la sigmassociation a son optimum dans les étangs oligo-mésotrophes et mésotrophes.

b) *Trapetum natantis* sigmetum prov. (tab. 105, B)

Cette sigmassociation possède une grande analogie de composition avec la précédente ce qui laisse présumer une concurrence entre le *Trapetum natantis* et le *Polygonetum amphibii* pour l'occupation d'étangs possédant des similitudes écologiques, mais elle est plus thermophile. La sigmassociation se développe le mieux dans les étangs mésotrophes et, comme pour la précédente, le *Scirpetum lacustris* peut être pris comme association différentielle.

c) *Nupharetum luteae* sigmetum prov. (tab. 106, A)

Le *Nupharetum luteae*, assez fréquemment associé au *Typhetum angustifoliae* s'établit sur un substrat assez riche en matière organique. Cette sigmassociation succède assez souvent aux sigmassociations du *Lemno - Potamion sigmion*. Elle est elle-même remplacée par la sigmassociation suivante.

d) *Nymphaeëtum albae* sigmetum prov. (tab. 106, B)

Les étangs à *Phragmites australis* et *Nymphaea alba* montrent une physionomie apparemment simple et bien caractéristique. Dans les eaux oligotrophes et mésotrophes, l'accumulation de matière organique produite par le développement des héliophytes entraîne la formation d'un gyttja épais devenant plus ou moins tourbeux et la très forte teneur de l'eau en acides humiques lui donne une coloration brune caractéristique des étangs dystrophes. Cette accumulation provoque un effet sélectif sur les groupements

végétaux dans les associations des *Potametea* et dans les associations des *Phragmitetea*. C'est ainsi que le *Phragmitetum communis* se développe aux dépens des autres associations d'hélophytes et envahit même la cariçaie pendant que le *Nymphaeëtum albae* s'introduit dans les associations du *Potamion* et du *Nymphaeion*, se substituant progressivement à elles.

L'examen des tableaux des sigmaliences montre que le *Nymphaeëtum albae sigmetum* s'établit dans les divers types d'étangs qui viennent d'être définis. Cette sigmassociation représente donc le terme d'une évolution de la végétation qui se réalise de façon convergente dans des séries différentes. On peut même alors considérer qu'il s'est formé une géosigmassociation le *Phragmito - Nymphaeëtum albae geosigmetum* prov. Dans quelques cas d'étangs oligotrophes, l'installation du *Nymphaeëtum albae* et du *Phragmitetum communis* est cependant primaire. Il peut arriver que, pour des raisons topographiques (rive à forte pente) ou anthropiques (faucardages), les hélophytes ne s'implantent pas : le *Nymphaeëtum albae* se développe seul. A l'inverse, quelques étangs sont envahis totalement par la phragmitaie après l'élimination du *Nymphaeëtum albae* : c'est le terme ultime de l'évolution de l'étang qui par colmatage se trouve alors transformé en marécage.

## 5 - SIGMASSOCIATIONS A CARACTERE SUBMONTAGNARD (tab. 98, col. 19 et 20)

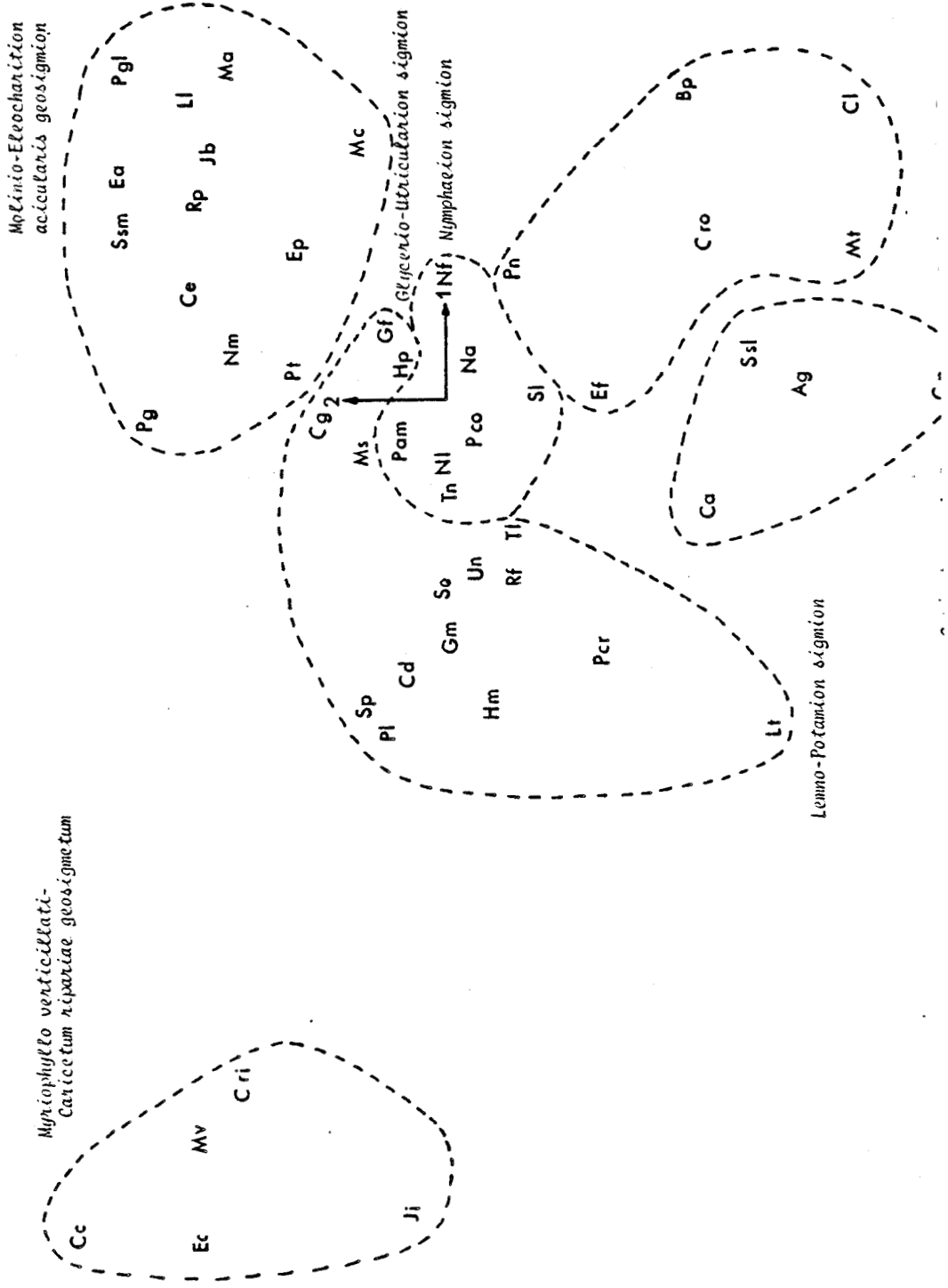
On les trouve dans des étangs marqués par les conditions climatiques submontagnardes qui se manifestent sur le Morvan et çà et là en plaine, à la faveur de microclimats froids. Les substrats sont sablonneux et les eaux présentent généralement un caractère oligotrophique.

### a) *Caricetum paniculatae sigmetum* prov. (tab. 107)

Bien repérable par sa physionomie, cette sigmassociation est caractérisée par le *Caricetum paniculatae* qui peut être conquis par l'*Alnetum glutinosae* ou par l'*Alno-Salicetum cinereae* ; la végétation aquatique est essentiellement constituée par le *Nymphaeëtum albae*, qui est une association différentielle.

DIAGRAMME 12 - COMPOSITION SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE DES ETANGS : PROJECTION DES ASSOCIATIONS PAR L'ANALYSE DES CORRESPONDANCES (AXES 1-2).  
 UTILISATION DE LA PRESENCE DES ASSOCIATIONS. (La signification des abréviations figure dans l'annexe II A).

BUS  
LILLE



b) *Equiseto - Caricetum rostratae sigmetum* prov. (tab. 108)

Cette sigmassociation est caractérisée par le *Caricetum rostratae*, allié à des associations d'hélophytes : le *Menyanthetum trifoliatum*, le *Typhetum latifoliae* et l'*Equisetetum fluviatilis* qui se trouve ici à son optimum. Une certaine exclusion compétitive se manifeste entre le *Menyanthetum* et le *Typhetum latifoliae*. On peut reconnaître une variante qui comporte des associations des *Scheuchzerio - Caricetea* (*Caricetum lasiocarpae*, *Caricetum nigrae*) et des associations du *Nymphaeion* (*Nymphaeëtum albae*, *Potametum natantis*).

Le diagramme 12 présente le résultat du traitement des données symphytosociologiques précédentes à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances. Bien que seule la présence des associations dans les sigmarelevés ait été prise en considération, on remarque une convergence avec les résultats du tableau synthétique (tab. 98) ; de plus, les affinités entre sigmassociations et/ou sigmallyances apparaissent. Dans la partie gauche, on reconnaît, isolé, le *Charo-Myriophylletum verticillati sigmetum* (inclus dans le *Myriophyllo verticillati - Caricetum ripariae geosigmetum*) caractéristique des étangs eutrophes, sur substrat calcaire. Plus près de la partie centrale se trouvent des sigmassociations du *Lemno-Potamion sigmion* et du *Glycerio-Utricularion sigmion* qui passent, au voisinage de l'origine des axes, aux sigmassociations du *Nymphaeion sigmion* ; on y voit les affinités du *Potametum lucentis sigmetum*, du *Lemno trisulcae - Ceratophylletum demersi sigmetum* et de l'*Utriculario - Riccietum fluitantis sigmetum* qui sont accompagnés par le *Lemno - Spirodeletum polyrhizae*, l'*Hydrocharitetum morsus-ranae* et par des associations d'hélophytes comme le *Sparganietum erecti*, le *Typhetum latifoliae* et le *Glycerietum maximae*. Les sigmassociations du *Nymphaeion sigmion* sont bien groupées ; l'*Hottonio - Glycerietum fluitantis sigmetum* s'en rapproche et se trouve ici séparé de l'*Utriculario - Riccietum fluitantis sigmetum* ; le *Najado-Potametum sigmetum*, accompagné par le *Potametum graminei*, assure une transition vers le *Molinio - Eleocharition acicularis geosigmion*. Cette géosigmallyance, qui occupe la partie droite, renferme les sigmassociations oligotrophes du *Myriophyllo alterniflori - Juncetum bulbosi sigmion*. Enfin, dans la partie inférieure, le long de l'axe 2, on reconnaît les deux sigmassociations submontagnardes, le *Caricetum paniculatae sigmetum* et l'*Equiseto - Caricetum rostratae sigmetum*.

## C. - INTÉRÊT DE L'ÉTUDE SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE

### 1 - ELEMENTS D'UNE TYPOLOGIE DES ETANGS

Lors de mes premières études sur le terrain, j'ai tenté d'établir une typologie des étangs à partir de critères physiologiques, en particulier en effectuant le recensement des groupements des ceintures de végétation en tenant compte de leur position relative. Je me suis rapidement aperçu de la complexité de la structure de la végétation due aux variations latérales de faciès, aux interpénétrations et aux superpositions liées au dynamisme des groupements parfois aux inversions qui se produisent dans leur position. De plus, comme on l'a vu dans le chapitre I, l'utilisation des critères physiologiques repose sur la dominance de quelques espèces et néglige des groupements subordonnés variés et dignes d'intérêt.

La réalisation des profils de végétation offre l'avantage considérable de connaître la structure de la végétation et celle des groupements, de traduire la physiologie et de permettre l'analyse phytosociologique et symphytosociologique, en particulier dans les végétations complexes. Par le moyen des tableaux, j'ai donc pu dégager les sigmassociations qui reflètent la diversité du peuplement végétal des étangs. Cette méthode d'analyse de la végétation n'accorde pas la priorité aux critères physiologiques mais à la composition floristique, aux combinaisons caractéristiques d'espèces que sont les associations et les synassociations, intégrées à leur tour dans les sigmassociations, parfois dans des géosigmassociations. Les résultats montrent alors que, au niveau régional, les groupements de l'écosystème "étang" les plus importants dans la physiologie et qui constituent des ceintures nettes (cariçaie à *Carex vesicaria*, scirpaie à *Scirpus lacustris*, saulaie à *Salix cinerea*, jonçaie à *Juncus acutiflorus*) n'ont pas une valeur suffisante pour servir de repères dans une classification car ils sont trop répandus. Par contre, les associations et sigmassociations aquatiques, en raison de leurs spécialisations, représentent des éléments précieux pour établir une typologie des étangs, même si leur rôle physiologique est quelquefois faible. On peut donc reconnaître :

a) des étangs caractérisés par les sigmassociations du *Myriophyllo-Eleocharition sigmion*, où se conjuguent des conditions oligotrophiques et oligomésotrophiques et des conditions climatiques à tendance atlantique marquée :

- étangs avec *Juncetum bulbosi - Pilularietum globuliferae sigmetum* ;
- étangs avec *Elatino - Eleocharitetum acicularis sigmetum* ;
- étangs avec *Myriophylletum alterniflori sigmetum* ;
- étangs avec *Littorelletum uniflorae sigmetum*, à caractère submontagnard ;

b) des étangs peuplés par les sigmassociations du *Lemno - Potamion sigmion* et du *Glycerio - Utricularion sigmion* :

- étangs avec *Najadetum - Potametum trichoidis sigmetum* ou avec *Potametum obtusifolii sigmetum*, dans des conditions oligo-mésotrophiques et subatlantiques ;
- étangs avec *Myriophylletum spicati sigmetum* ou *Potametum crispum sigmetum* ou *Elodeetum canadensis sigmetum*, à caractère mésotrophe et méso-eutrophe et à végétation peu évoluée ;
- étangs avec *Potametum lucentis sigmetum* ou *Lemno trisulcae - Ceratophylletum demersi sigmetum*, à sédiment assez évolué de type gyttja dans les eaux mésotrophes et méso-eutrophes ;
- étangs avec *Charo - Myriophylletum verticillati sigmetum*, eutrophes ;
- étangs avec *Hottonio - Glycerietum fluitantis sigmetum* ou *Utriculario - Riccietum fluitantis sigmetum*, oligo-mésotrophes à mésotrophes ;

c) des étangs comportant des sigmassociations du *Nymphaeion sigmion* ;

- étangs avec *Polygonetum amphibii sigmetum* ou *Trapetum natantis sigmetum*, où le *Scirpetum lacustris* joue un rôle physiologique important, oligo-mésotrophes à eu-mésotrophes ;
- étangs avec *Nupharetum luteae sigmetum* ou *Nymphaeëtum albae sigmetum*, à sédiment enrichi en matière organique mais présentant une large gamme de conditions trophiques et climatiques ;

d) des étangs à caractère submontagnard et oligotrophe (dans la dition) :

- étangs avec *Caricetum paniculatae sigmetum* ou *Equiseto - Caricetum rostratae sigmetum*.

Une approche parallèle a été réalisée récemment en Scandinavie : elle est basée sur l'analyse des groupements d'espèces de même type biologique ou synusies, les relevés étant effectués également le long de transects et de profils. Ainsi MÄKIRINTA (1978), dans sa belle étude de la végétation du lac Kukkia (sud de la Finlande) a établi un synsystème suivant une classification hiérarchique des combinaisons de synusies dont il définit 10 types, eux-mêmes regroupés en 3 formations :

- la formation des Isoétides, représentée par un type à *Isoetes* et *Pilularia*, un type à *Isoetes* et *Lobelia*, un type à *Eleocharis acicularis* ;
- la formation des Hélophytes et des Nymphéides qui est constituée par un type à *Nuphar* et *Elodea canadensis*, un type à *Nuphar* et *Potamogeton perfoliatus*, un type à *Nuphar* et *Utricularia vulgaris* et un type "roselière", avec *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris* ;

- la formation des Elodéïdes qui est dominée par *Ranunculus peltatus* et qui possède 2 types : un type à *Ranunculus peltatus* et *Potamogeton obtusifolius* et un type à *Ranunculus peltatus* et *Myriophyllum alterniflorum*, où se trouvent aussi des *Nitella* et des Bryophytes.

Une convergence certaine apparaît donc entre l'approche de MÄKIRINTA et celle que j'ai utilisée puisque les formations et les types définis peuvent être mis en correspondance respectivement avec les signaliances et les sigmassociations. On remarque, dans les deux cas, l'importance prise par les groupements d'hydrophytes. Les différences dans le nombre et la nature des types et des sigmassociations sont évidemment liées aux différences géographiques et au fait que MÄKIRINTA a étudié la végétation d'un grand lac offrant des biotopes divers alors que mon étude porte sur de nombreux étangs dispersés et soumis à des conditions édapho-climatiques différentes.

Par un traitement automatique des données concernant les lacs de Suède, JENSEN (1979) a réalisé 3 ordinations à partir des types biologiques des macrophytes distribués en 3 groupes : héliophytes ; nymphéïdes ; ensemble élodéïdes + lemniodes + isoétides. De leur confrontation, précisée par le calcul d'un indice de similarité, il identifie 3 types de lacs qui sont en relation avec la trophie :

- un type oligotrophe caractérisé par les isoétides (*Isoetes lacustris*, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*) auxquelles s'ajoutent *Myriophyllum alterniflorum*, *Nitella* sp., *Utricularia intermedia*, *U. minor* ; on y observe la fréquence de *Carex lasiocarpa* et d'*Equisetum fluviatile* ;
- un type mésotrophe, dépourvu d'isoétides et riche en nymphéïdes (*Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*, *Potamogeton natans*) et en héliophytes (*Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*) ;
- un type eutrophe marqué par la fréquence des élodéïdes (*Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *Ranunculus circinatus*) et des lemniodes (*Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*) auxquelles s'adjoignent *Chara*



sp, *Glyceria maxima*, *Sparganium erectum*, *Sium latifolium*, *Butomus umbellatus* et *Carex elata* ; *Phragmites australis* y est fréquent mais les nymphéides sont plus rares sinon absentes.

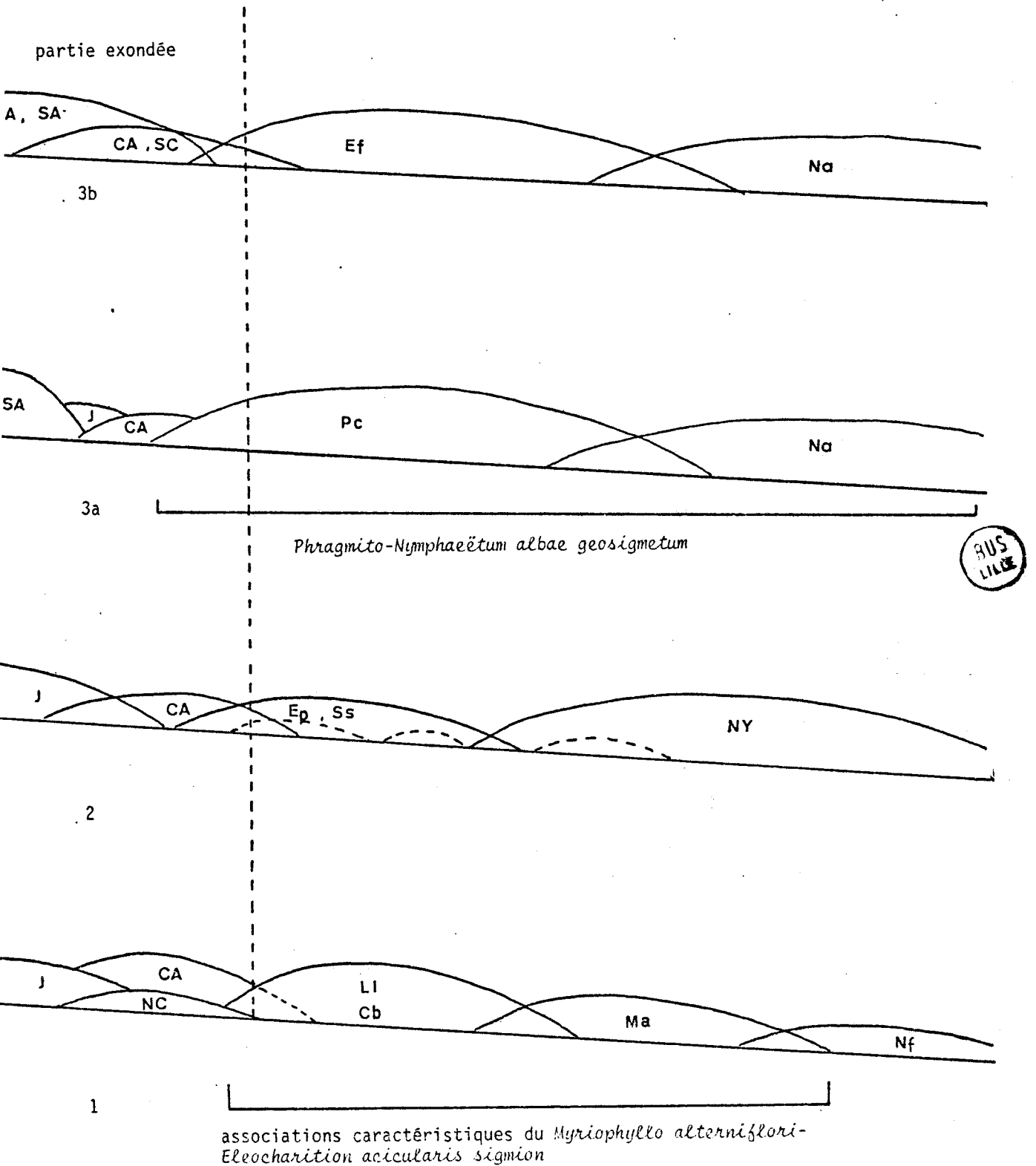
On y retrouve là encore des résultats convergents. JENSEN et VAN DER MAAREL (1980) ont ensuite effectué un traitement automatique non plus sur les espèces groupées selon leurs types biologiques mais à partir des synusies et des communautés de macrophytes : ils ont constaté que cette approche phytocoenotique présentait plus de difficultés pour définir une typologie et une synthèse complète n'a pu être effectuée.

L'utilisation des méthodes phytosociologiques définies par BRAUN-BLANQUET, perfectionnées par les phytosociologues et étendues à la symphytosociologie s'avèrent donc efficaces tant pour la description des groupements que pour celle des écosystèmes. Il est vrai que la convergence des résultats de l'approche symphytosociologique que j'ai utilisée avec ceux des auteurs scandinaves est accentuée par la simplicité de la composition floristique de beaucoup d'associations aquatiques et, de ce fait, les espèces dominantes et les caractéristiques d'association sont souvent les mêmes. Dans tous les cas, il ressort nettement que les combinaisons d'espèces et d'associations se font sur la base des types biologiques et elles intègrent ainsi les potentialités génétiques des espèces (exigences éco-physiologiques, adaptations anatomiques et biologiques), les possibilités édapho-climatiques du biotope et les effets de la compétition interspécifique.

## 2 - MISE EN EVIDENCE DES RELATIONS SYNDYNAMIQUES

A travers les résultats de l'étude symphytosociologique, on voit aussi se dessiner des relations syndynamiques qui sont confirmées par les observations écologiques recueillies sur le terrain lors de la réalisation des profils.

FIGURE 40 - SYNDYNAMIQUE DE LA VEGETATION DES ETANGS  
(série du *Myriophyllo-Eleocharition*  
*acicularis sigmion*)



Signification des abréviations  
(fig. 40-41-42)

Alliance, ordre ou classe :

A	:	<i>Alnion glutinosae</i>
CA	:	<i>Magnocaricetalia</i>
CH	:	<i>Charetea</i>
G	:	<i>Sparganio-Glycerion</i>
J	:	<i>Juncion silvatici</i>
LE	:	<i>Lemnetalia</i>
LI	:	<i>Littorelletea</i>
NC	:	<i>Nanocyperion</i>
NY	:	<i>Nymphaeion</i>
PH	:	<i>Phragmition</i>
PO	:	<i>Potamion</i>
SA	:	<i>Salicetalia auritae</i>
SC	:	<i>Scheuchzerio-Caricetea</i>

Associations :

Cb	:	<i>Charetum braunii</i>
Ef	:	<i>Equisetetum fluviatilis</i>
Ep	:	<i>Eleocharitetum palustris</i>
Ma	:	<i>Myriophylletum alterniflori</i>
Nf	:	<i>Nitelletum flexilis</i>
Na	:	<i>Nymphaeëtum albae</i>
Pc	:	<i>Phragmitetum communis</i>
Pn	:	<i>Potametum natantis</i>
Rp	:	<i>Ranunculetum peltati</i>
Se	:	<i>Sparganietum erecti</i>
Ss	:	<i>Sparganietum simplicis</i>



A travers la multiplicité des combinaisons d'associations et malgré le rôle physionomique uniformisateur de certaines associations répandues, on peut reconnaître les séries suivantes :

a) Série du *Myriophyllo-Ellecharition sigmion* (fig. 40)

Les associations des *Littorelletea* et du *Nitellion* colonisent le substrat généralement sablonneux ; le *Myriophylletum alterniflori* vient parfois s'y placer (1). Des associations du *Glycerio-Sparganion* (*Ellecharitetum palustris*, *Sparganietum simplicis*) s'implantent et déterminent des synassociations. L'accumulation progressive de sédiment d'origine biologique fait évoluer la végétation vers les sigmassociations du *Nymphaeion sigmion* (2) puis vers le *Phragmito-Nymphaeëtum geosigmion* (3a) ou, si les conditions submontagnardes existent, vers l'*Equiseto-Caricetum rostratae sigmetum* (3b).

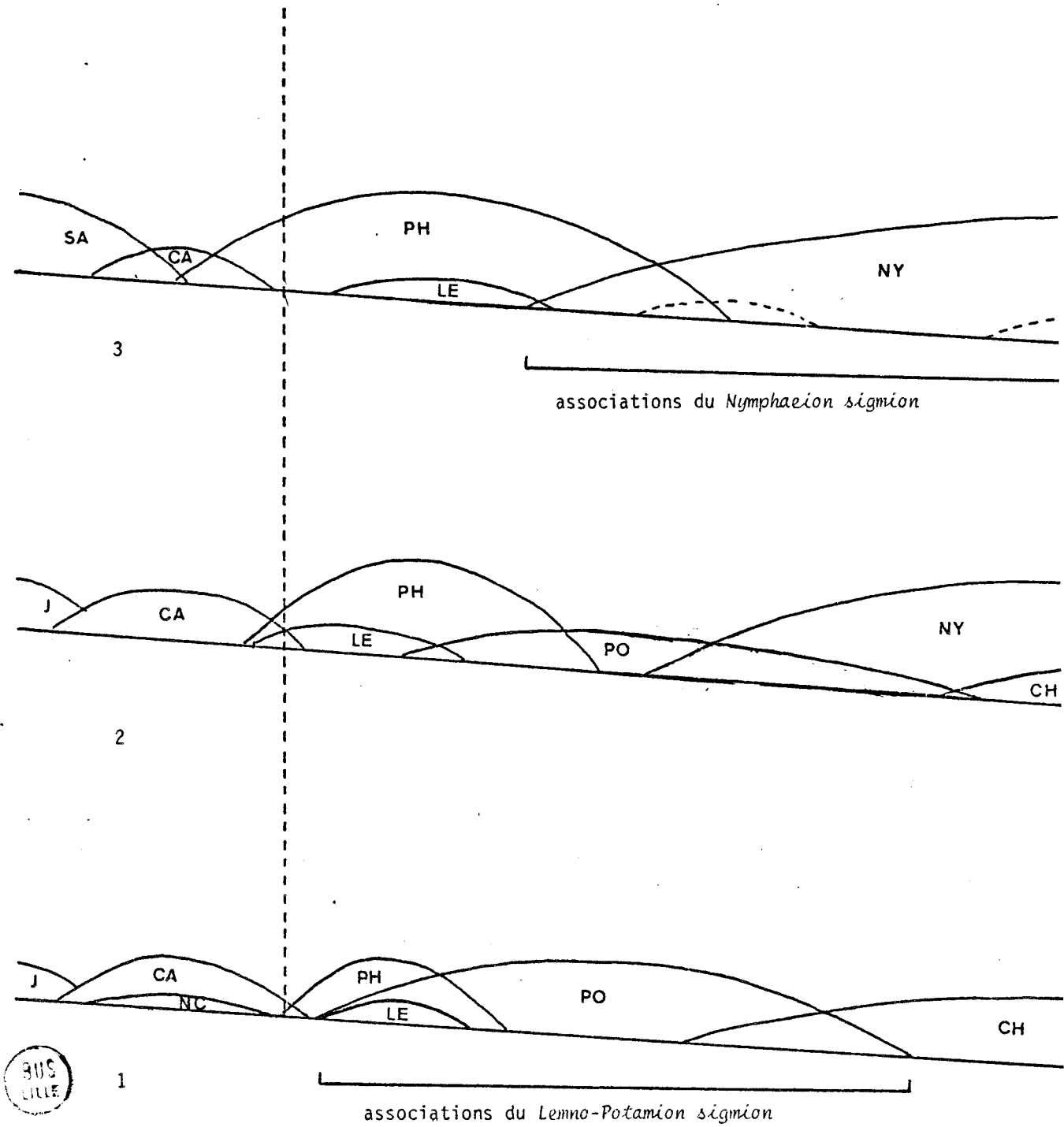
Sur la partie exondée, diverses associations des *Magnocaricetalia* peuvent se développer mais ce sont les associations du *Juncion silvatici* qui sont les plus caractéristiques. Elles sont remplacées par des formations arbustives et arborescentes des *Alnetea*.

b) Série du *Lemno-Potamion sigmion* (fig. 41)

Surtout développée dans les étangs mésotrophes, cette série se caractérise par la diversité des associations du *Potamion* qui sont aptes à coloniser ces étangs en fonction des nuances édapho-climatiques et de la compétition interspécifique.

Les associations du *Potamion* s'installent concurremment avec celles des *Charetea* et des *Phragmitetea* (1), puis dans la partie aquatique prennent place des associations du *Nymphaeion* qui contribuent à former des synassociations. Le développement parallèle de la végétation aquatique et de la végétation amphibie (2) mène à une végétation caractéristique du *Nymphaeion sigmion* (3) après élimination des associations du *Potamion* alors que celles du *Lemnion* subsistent dans les héliophytes. Par convergence, cette série, comme la précédente, se termine par le *Phragmito-Nymphaeëtum albae*

FIGURE 41 - SYNDYNAMIQUE DE LA VEGETATION DES ETANGS  
(série du Lemno-Potamion sigmion)



*geosigmatum* où les associations du *Salicion* viennent s'adjoindre après avoir envahi les associations herbacées.

Dans les étangs eutrophes, l'évolution à partir du *Charo-Myriophylletum verticillati sigmetum* est plus lente en raison de la minéralisation accélérée de la matière organique en présence des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{Mg}^{++}$  abondants et adsorbés par l'argile.

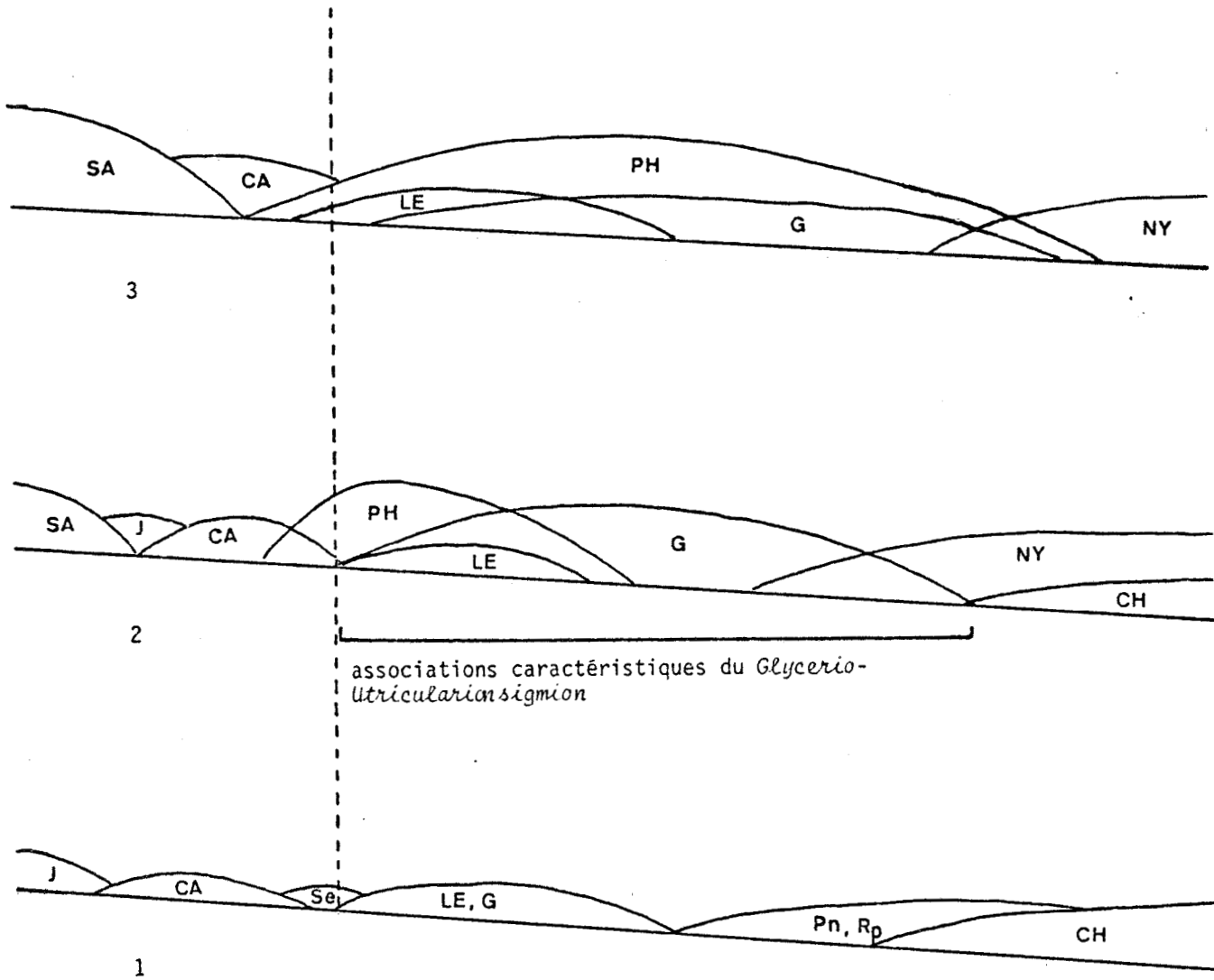
c) Série du *Glycerio-Utricularion sigmion* (fig. 42)

Assez proche de la précédente (cf. tab. 98 et diagramme 12), cette série se développe soit dans des étangs forestiers, ombragés, soit dans des petits étangs, peu profonds, dont les caractères se rapprochent de ceux des mares.

Les associations du *Potamion* sont remplacées par les associations d'hydrophytes du *Sparganio-Glycerion* qu'accompagnent des associations du *Nymphaeion* (*Potametum natantis*, *Hottonietum palustris*) et des *Lemnetea* (*Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Riccietum fluitantis*). A la limite de la partie exondée, le *Sparganietum erecti* et des peuplements d'*Iris pseudacorus* s'installent rapidement (1). L'évolution est marquée par l'extension des associations (2). C'est le *Potametum natantis* qui représente souvent le *Nymphaeion* et les hélrophytes sont *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Equisetum fluviatile*. A la différence des séries précédentes, le *Phragmitetum communis* et le *Nymphaeëtum albae* ne s'implantent qu'exceptionnellement et les associations caractéristiques du *Glycerio-Utricularion sigmion* persistent (3).

La figure 43 résume les principales relations syndynamiques dégagées par l'analyse symphytosociologique. En réalité, cette représentation schématique recouvre une très grande diversité de combinaisons d'associations, ce qui montre la variabilité des phytocénoses.

FIGURE 42 - SYNDYNAMIQUE DE LA VEGETATION DES ETANGS  
(série du *Glycerio-Utricularion sigmion*)



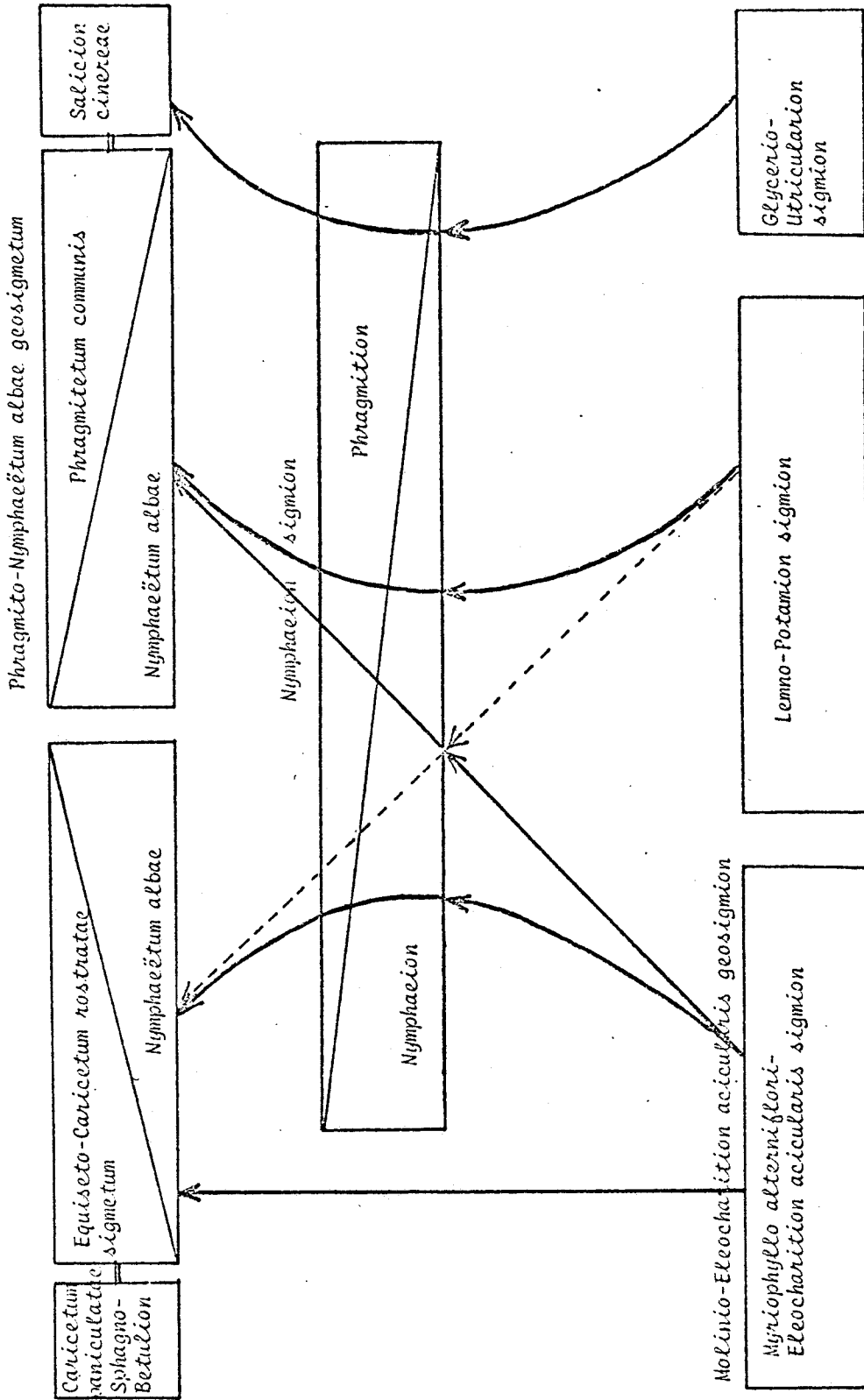


FIGURE 43 - SCHEMA DES RELATIONS SYNDYNAMIQUES

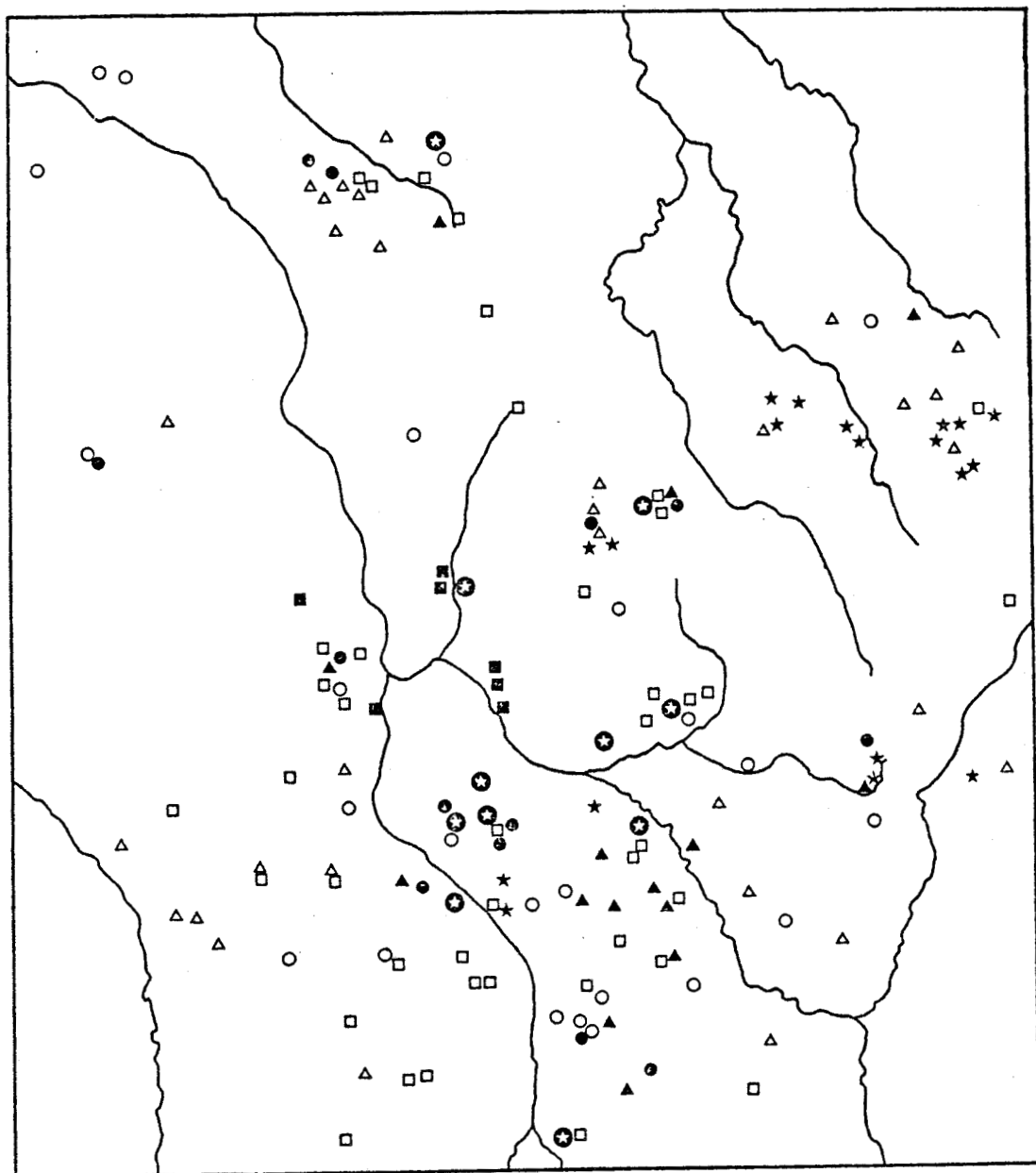
On peut reconnaître 3 types principaux d'étangs d'après les combinaisons d'associations qui les colonisent. L'évolution de la végétation et du sédiment modifie la composition symphytosociologique et on observe une convergence vers un 4ème type où dominent les associations du *Nymphaeion sigmion*. L'évolution se poursuit vers une forme climacique, le *Phragmito-Nymphaeetum geosigmatum* qui possède une variante montagnarde et oligotrophique où le *Phragmitetum communis* est remplacé par l'*Equisetetum fluviatilis*.





## 3 - CONTRIBUTION A L'ETUDE PHYTOGEOGRAPHIQUE REGIONALE

La carte 12 fait apparaître la distribution géographique des principaux types d'étangs reconnus d'après les sigmaliences. Les étangs caractérisés par le *Myriophyllo alterniflori - Eleocharition acicularis sigmion* sont bien représentés en Puisaye, sur les sables albiens et sur les argiles à silex du Crétacé supérieur ; on les trouve aussi sur les arènes granitiques du Morvan et du Bourbonnais occidental ainsi que çà et là sur les sables fluviatiles tertiaires et quaternaires du Bourbonnais et du pays de Fours. Les étangs peuplés par les sigmassociations du *Lemno - Potamion sigmion* sont les plus nombreux aussi bien sur les substrats argileux du Berry et du Nivernais que sur les substrats sablonneux du Bourbonnais et la diversité des peuplements est liée à la gamme étendue des conditions édapho-climatiques. On remarque, en particulier, que les étangs renfermant le *Najado - Potametum trichoidis sigmetum* et le *Potametum obtusifolii sigmetum* -c'est-à-dire les sigmassociations qui ont le plus d'affinité avec le *Myriophyllo alterniflori - Eleocharition acicularis sigmion*-, relaient vers l'est du Bourbonnais (Sologne bourbonnaise) les sigmassociations du *Myriophyllo - Eleocharition*, traduisant ainsi l'atténuation des conditions atlantiques d'ouest en est à travers le Bourbonnais. Par ailleurs, le *Charo - Myriophylletum verticillati* se cantonne dans les étangs les plus riches en hydrogénocarbonate de calcium. Les sigmassociations submontagnardes se rencontrent essentiellement dans les étangs du Morvan et çà et là en Sologne bourbonnaise à la faveur de conditions microclimatiques froides. Enfin, on observe que les étangs où se développe le *Phragmito-Nymphaëtum geosigmetum* se rencontrent parmi les étangs de tous les types précédents dans les secteurs qui ne sont pas fortement marqués par les conditions submontagnardes : cela est en accord avec le fait que leur peuplement représente un stade climacique vers lequel convergent les autres types symphytosociologiques. La figure 44 donne les proportions des 4 types d'étangs décrits plus haut dans les divers secteurs. On voit que les spectres symphytosociologiques sont différents, ce qui rend compte, sous une autre forme, plus synthétique, des relations qui unissent la végétation et les facteurs édaphoclimatiques ; on retrouve, en particulier, le caractère atlantique de la Puisaye par rapport au Bourbonnais. Cependant, cette représentation ne rend pas compte de la diversité du peuplement végétal des étangs.



CARTE 12 - DISTRIBUTION DES ETANGS D'APRES LEUR APPARTENANCE SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE

type 1



Sigmassociations du *Myriophyllo alterniflori* - *Eleocharition acicularis* sigmion

type 2



*Najado-Potametum trichoidis* sigmetum et *Potametum obtusifolii* sigmetum



*Charo-Myriophylletum verticillati* sigmetum



Autres sigmassociations du *Lenno-Potamion* sigmion



Sigmassociations du *Glycero-Utricularion* sigmion

type 3



*Phragmito-Nymphaeëtum albae* geosigmetum



Autres associations du *Nymphaeion* sigmion

type 4



*Equiseto-Caricetum rostratae* sigmetum et *Caricetum paniculatae* sigmetum



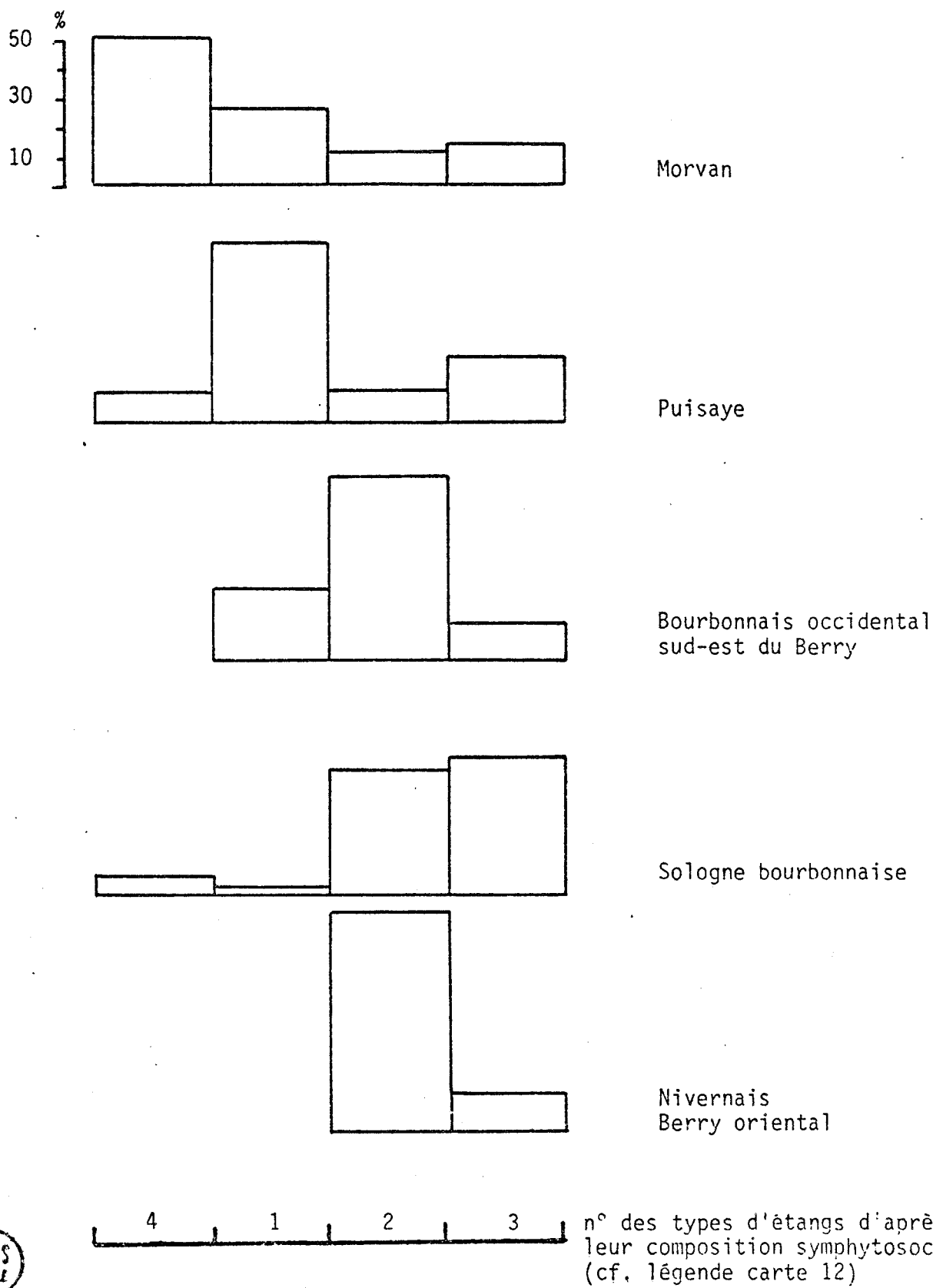


FIGURE 44 - SPECTRES SYMPHYTOSOCIOLOGIQUES DES SECTEURS GEOGRAPHIQUES DE LA DITION

## 4 - APPRECIATION DE LA VALEUR DE LA VEGETATION

Les sigmarelevés qui servent de base à l'analyse symphytosociologique des étangs donnent une information non seulement sur la physionomie et donc sur leur incidence dans le paysage mais aussi sur la valeur écologique de l'écosystème "étang". A vrai dire, il est nécessaire de prendre en considération la finalité de la connaissance de la valeur écologique d'un étang. Par exemple, les possibilités offertes pour l'avifaune (abri, nourriture, site de reproduction ou d'hivernage) par les étangs appartenant au *Nymphaeion sigmion* ou au *Lemno-Potamion sigmion* lorsque les roselières sont développées, ne présentent pas nécessairement le même intérêt pour l'élevage des poissons, dont les exigences varient selon les espèces ; dans ce cas, les étangs peuplés par le *Lemno-Potamion sigmion* et par le *Myriophyllo-Eleocharition sigmion* conviennent bien lorsque leurs sigmasociations offrent une végétation intraaquatique favorable à l'installation des frayères ; la détermination de la valeur écologique des étangs sera alors avantageusement complétée par des études portant sur le phyto-plancton et le zooplancton.

Par ailleurs, la valeur symphytosociologique d'un étang dépend de sa richesse en associations et de leur degré de rareté.

A la façon de WIEGLEB (1979) qui a classé les espèces des eaux courantes de Basse-Saxe d'après leur réaction écologique, leur degré de rareté et leur type biologique<sup>1</sup>, j'ai établi un classement des associations des étangs (tab. 109) à partir des résultats de l'analyse synécologique et de leur degré de rareté, ce dernier étant apprécié à l'aide du tableau des sigmarelevés donné en annexe.

Pour connaître l'indice symphytosociologique d'un étang il suffit de faire la somme des valeurs affectées aux associations du sigmarelevé.

<sup>1</sup>

WIEGLEB a utilisé les 3 règles suivantes :

- les espèces rares ont une valeur supérieure à celle des espèces communes ;
- les espèces oligotrophes et mésotrophes ont une valeur supérieure à celle des espèces eutrophes ;
- les hydrophytes ont une valeur supérieure à celle des hélrophytes et des autres types biologiques amphibies ou hygrophiles.

TABLEAU 109 - VALEUR PHYTOSOCIOLOGIQUE DES ASSOCIATIONS DES ETANGS DU CENTRE DE LA FRANCE

associations à <i>Isoetes</i>	10	Bu <i>Butometum umbellati</i> Cd <i>Ceratophylletum demersi</i> Ep <i>Eleocharitetum palustris</i> Sp <i>Lemno-Spirodeletum polyrhizae</i> Mt <i>Menyanthetum trifoliatae</i> associations du <i>Nanocyperion</i> Tn <i>Trapetum natantis</i> Un <i>Utricularietum neglectae</i>
Ch groupement à <i>Callitriche hamulata</i> Cb <i>Charetum braunii</i> Eh <i>Elatinetum hexandrae</i> Ll <i>Littorelletum lacustris</i> Ma <i>Myriophylletum alterniflori</i> Pgl <i>Pilularietum globuliferae</i> Sf groupement à <i>Potamogeton polygonifolius</i> <i>Scirpetum fluitantis</i>	9	groupement à <i>Carex elongata</i> Cn <i>Caricetum nigrae</i> Co <i>Caricetum paniculatae</i> Ec <i>Elodeetum canadensis</i> Gf <i>Glycerietum fluitantis</i> Nl <i>Nupharetum luteae</i> Or <i>Oenanthro-Rorippetum</i> Pam <i>Polygonetum amphibii</i> Pna <i>Potametum natantis</i> groupement à <i>Sagittaria sagittifolia</i> peuplement de <i>Salix atrocinerea</i> peuplement de <i>Salix aurita</i> Bo <i>Sphagno-Betuletum pubescentis</i>
Pgr groupement à <i>Potamogeton acutifolius</i> Nm <i>Potamo-Najadetum marinae</i> Pno <i>Potametum nodosi</i> Po <i>Potametum obtusifolii</i> Rf <i>Ricciotum fluitantis</i> Wa groupement à <i>Ricciocarpus natans</i> <i>Wolffietum arrhizae</i>	8	Ca <i>Caricetum acutiformis</i> Ce <i>Caricetum elatae</i> groupement à <i>Carex otrubae</i> Cri <i>Caricetum ripariae</i> Cro <i>Caricetum rostratae</i> Fp <i>Frangulo-Populetum tremulae</i> Gm <i>Glycerietum maximae</i> Mc <i>Junco-Molinietum caeruleae</i> Ji groupement à <i>Juncus inflexus</i> Na <i>Nymphaeetum albae</i> Par <i>Phalaridetum arundinaceae</i> Pco <i>Phragmitetum communis</i> Ssl <i>Scirpetum silvatici</i> Se <i>Sparganietum erecti</i>
Cc groupement à <i>Callitriche obtusangula</i> Hp <i>Hottonietum palustris</i> Hm <i>Hydrocharitetum morsus-ranae</i> groupement à <i>Hypericum elodes</i> Mv <i>Myriophyllum verticillati</i> Ns <i>Nitelletum syncarpae</i> Nt <i>Nitelletum translucentis</i> Pt <i>Potametum trichoidis</i> Jb <i>Ranunculo-Juncetum bulbosi</i> groupement à <i>Zannichellia palustris</i>	7	Ag <i>Alnetum glutinosae</i> Cg <i>Caricetum gracilis</i> Cv <i>Caricetum vesicariae</i> Ef <i>Equisetetum fluviatilis</i> Ja <i>Juncetum acutiflori</i> Sl <i>Scirpetum lacustris</i> Ta <i>Typhetum angustifoliae</i> Tl <i>Typhetum latifoliae</i>
C1 <i>Caricetum lasiocarpae</i> Ea <i>Eleocharitetum acicularis</i> Lt <i>Lemnetum trisulcae</i> Ms <i>Myriophylletum spicati</i> Nf <i>Nitelletum flexilis</i> Pcr <i>Potametum crispi</i> Pl <i>Potametum lucentis</i> Rp <i>Ranunculetum peltati</i> Ssm <i>Sparganietum simplicis</i>	6	associations de l' <i>Agropyro-Rumicion</i> Sc <i>Alno-Salicetum cinereae</i> associations du <i>Bidention</i>

Les abréviations des associations sont celles qui sont utilisées sur les diagrammes et dans le tableau des (cf. annexe IIA).



Exemple : étang des Ouillères (n°179)

Associations	Valeur phytosociologique des associations
<i>Caricetum vesicariae</i>	2
<i>Caricetum gracilis</i>	2
<i>Sparganietum erecti</i>	3
<i>Equisetetum fluviatilis</i>	2
<i>Typhetum latifoliae</i>	2
<i>Lemnetum trisulcae</i>	6
<i>Ceratophylletum demersi</i>	5
<i>Trapetum natantis</i>	5
	27

Le calcul de l'indice symphytosociologique des 220 étangs du tableau 109 montre que les valeurs suivent approximativement une distribution de POISSON (moyenne : 26,1 ; écart-type : 27,7).

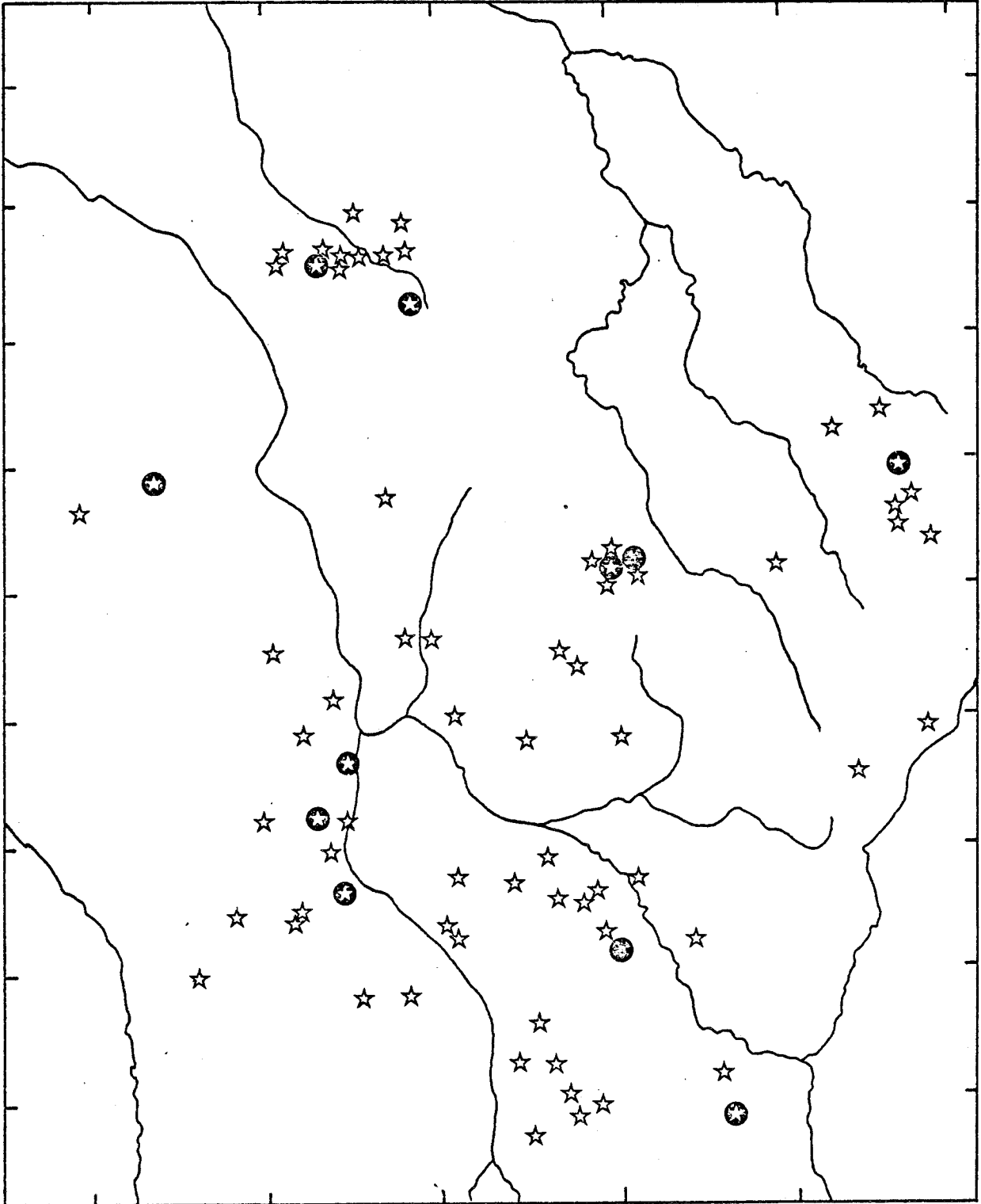
Je propose de considérer <sup>1</sup> 4 catégories d'étangs en fonction de leur indice symphytosociologique :

catégories et nombre d'étangs	indices symphytosociologiques	valeur symphytosociologique
I (145)	1-25	faible
II (64)	26-50	élevée
III (9)	51-75	très élevée
IV (2)	≥ 76	exceptionnelle

Les étangs de haute valeur symphytosociologique (catégories III et IV), c'est-à-dire ceux pour lesquels des mesures de protection et de gestion sont indispensables, représentent 5 % des étangs prospectés.

<sup>1</sup>

Ces catégories ont été délimitées à partir de la valeur moyenne de l'indice symphytosociologique. On voit que les étangs de la catégorie III sont ceux qui ont un indice supérieur au double de la valeur moyenne et ceux de la catégorie IV ont un indice supérieur au triple de la valeur moyenne.



CARTE 13 - LOCALISATION DES ETANGS DE VALEUR SYMPHYTOSOCIOLOGIQUE ELEVEE A EXCEPTIONNELLE

☆ catégorie II

●☆ catégorie III

●○☆ catégorie IV

Remarquons que la valeur phytosociologique d'un étang évolue avec les transformations de la végétation : des interventions évitant le franchissement de seuils (formation de l'écotone) ou limitant l'emprise des héliophytes sur des associations pionnières seraient à envisager pour maintenir la diversité écologique de certains étangs. En ce sens, l'arrivée des rats musqués dans la région a constitué, pour beaucoup d'étangs du Bourbonnais, un facteur de diversification des groupements végétaux car des associations du *Potamion* et parfois du *Nitellion* ou de l'*Eleocharition acicularis* ont pu s'installer à la place des ceintures d'héliophytes détruites.

La carte 13 localise les étangs des catégories II, III et IV. On constate qu'ils sont distribués dans tous les secteurs géographiques. Cependant, le Bourbonnais occidental et le sud du Morvan, aux conditions édapho-climatiques homogènes, sont peu pourvus en étangs dont la richesse mérite d'être notée. Il est évident que la présence des associations des *Littorelletea*, en raison de leur valeur phytosociologique élevée, renforcent l'intérêt phytosociologique des étangs du Morvan et de la Puisaye mais c'est la diversité des associations du *Potamion* qui caractérise la Sologne bourbonnaise et le Berry oriental et le Nivernais. On peut penser, à la lumière des observations des ornithologues<sup>1</sup>, que la forte fréquentation des vallées de la Loire et de l'Allier et celles des étangs de la Sologne bourbonnaise et du Nivernais par les oiseaux liés aux milieux aquatiques n'est pas étrangère à la richesse floristique et phytosociologique des étangs du Centre-Est de la France.

<sup>1</sup> Voir les données ornithologiques fournies par la Station ornithologique du Bec d'Allier et les observations publiées dans la *Revue scientifique du Bourbonnais et du Centre de la France* et dans le *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun*.



C H A P I T R E    I I I

ANALYSE PHYTOECOLOGIQUE

ET CHOROLOGIQUE

*"L'évidence première n'est pas une vérité fondamentale"*

BACHELARD, 1949.

## I. - GENERALITES

Après avoir analysé quelques aspects de la structure et de l'évolution des phytocénoses puis identifié les combinaisons d'espèces et d'associations, nous pouvons nous interroger sur le déterminisme de la diversité des groupements et sur celui de leur distribution.

L'étude causale est rendue très délicate par la multiplicité des facteurs physico-chimiques de nature abiotique et biotique qui se manifestent et par la complexité des interactions qui se créent d'une part entre la biocénose, l'eau et le sédiment et, d'autre part, au sein de la biocénose. Pourtant, une approche écologique doit être tentée dans le but de découvrir des éléments d'interprétation tant pour la structure et la dynamique des phytocénoses que pour la chorologie des espèces et des associations. A plusieurs reprises, j'ai fait appel à la compétition interspécifique entre des types et des formes biologiques analogues comme moyen explicatif ; encore faut-il montrer que les bases écologiques de cette concurrence existent : il paraît logique, en effet, de penser que la compétition est d'autant plus vive entre deux espèces que leurs exigences écologiques sont semblables et que les conditions écologiques offertes par le biotope se rapprochent des exigences spécifiques.

Il conviendrait donc de déterminer, parmi l'ensemble complexe des facteurs susceptibles d'intervenir sur la végétation, la combinaison des facteurs actifs pour chaque espèce et pour chaque association ainsi que les limites de tolérance parmi les valeurs qu'ils prennent. Cela impliquerait à la fois l'expérimentation au laboratoire et l'étude comparée du comportement écologique des espèces (et des associations) sur un nombre aussi élevé et diversifié que possible de secteurs écologiques et géographiques. Cela revient aussi à rechercher quels sont les facteurs déterminants, c'est-à-dire ceux qui conditionnent la réalisation de l'une des étapes du cycle vital d'une espèce ou le développement d'une association. Un facteur est déterminant lorsqu'il prend une valeur proche d'une limite de tolérance, soit par sa valeur moyenne soit par l'existence de fluctuations trop importantes ; dans un ensemble de facteurs actifs pour une espèce ou pour une association, celui qui est le moins favorable devient prépondérant (loi du minimum).

A défaut de pouvoir préciser les exigences écologiques, on essaiera de déterminer le comportement écologique des espèces et des associations vis-à-vis d'un certain nombre de facteurs afin de mieux connaître les valeurs et les combinaisons de ceux qui permettent la vie et la reproduction d'une espèce (= niche écologique) ou le développement et le maintien d'une association (= domaine écologique). Il faut donc déterminer l'amplitude écologique et l'optimum écologique des espèces (ou des associations), ce qui peut se faire à l'aide des profils écologiques (ou synécologiques).

#### A. - DES PROFILS ÉCOLOGIQUES (ET SYNÉCOLOGIQUES) AUX GROUPES ÉCOLOGIQUES (ET SYNÉCOLOGIQUES)

Chaque étang représente un milieu où l'on note la présence d'un certain nombre d'espèces et d'associations ainsi que la réalisation des états de plusieurs facteurs écologiques ; chaque état observable ou mesurable d'un facteur peut être introduit dans une classe de ce dernier. La distribution des fréquences d'une espèce (ou d'une association) dans les différentes classes d'un facteur constitue son profil écologique (ou synécologique) : les fréquences sont les fréquences relatives (GOUNOT 1969) ou les fréquences corrigées (GODRON 1968, GUILLERM 1971) ; j'ai utilisé la fréquence corrigée qui est le rapport de la fréquence relative dans une classe du facteur et de sa fréquence relative dans l'ensemble des observations<sup>1</sup>, car elle prend en considération l'abondance ou la rareté des espèces ou des associations. A signaler la possibilité de réaliser des profils écologiques indicés où le degré de signification du nombre de présences de chaque espèce dans chaque classe du facteur est testé (GAUTHIER, GODRON, HIERNAUX et LEPART 1977). Il est important de remarquer que les profils obtenus ont une signification régionale : ils ont été établis dans le cadre de la dition, dans les limites des valeurs ou des états des facteurs étudiés. C'est ainsi

---

<sup>1</sup>

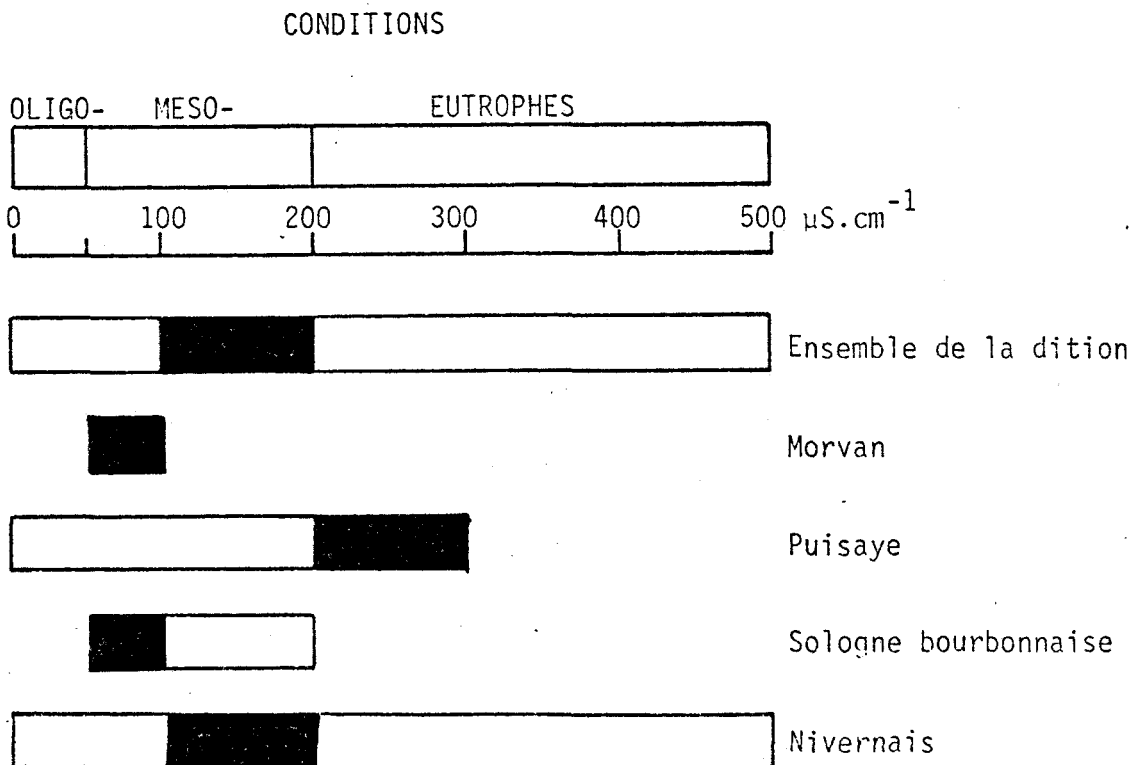
Le mode de calcul de la fréquence corrigée est rappelé dans l'annexe V A. Les valeurs des fréquences corrigées sont codées selon une échelle logarithmique (0-1 : 1 ; 1-2 : 2 ; 2-4 : 3 ; 4-8 : 4 ; 8-16 : 5) pour le traitement automatique, pour le tracé des histogrammes et pour le calcul d'un indice-profil permettant le classement des profils.

que, sur le territoire prospecté, les substrats siliceux et les substrats argilo-calcaires sont présents au-dessous de 450 m d'altitude mais les derniers sont inexistant au-dessus.

Ici se pose la question de savoir dans quelle mesure le profil écologique obtenu se rapproche des potentialités d'une espèce (profil génotypique). La figure 45 montre des variations de l'allure des profils en fonction du nombre et de l'origine des données recueillies. Pour *Trapa natans*, le profil global concernant le degré de minéralisation de l'eau (réduit ici à l'indication de l'amplitude écologique et à la position de l'optimum écologique) est différent des profils partiels obtenus sur des secteurs différents et plus homogènes : les profils réalisés avec les données de la Puisaye, de la Sologne bourbonnaise sont tronqués et l'optimum est différent par suite de la rareté des milieux eutrophes ; le profil obtenu avec les données du Morvan est encore plus réduit parce que des conditions thermiques insuffisantes éliminent *Trapa natans* de la plupart des étangs de ce secteur où manquent aussi des conditions eutrophes.

FIGURE 45

## PROFIL ECOLOGIQUE GLOBAL ET PROFILS PARTIELS DE TRAPA NATANS



Cela justifie le choix d'une dition marquée par l'hétérogénéité édapho-climatique et le nombre élevé d'étangs prospectés. Dans ces conditions, on peut considérer que le profil écologique présente un caractère probabiliste : les fréquences relatives sont assimilées à des probabilités et il est logique de supposer qu'une espèce rare dans une région a la plus grande probabilité d'apparaître dans les conditions qui lui sont les plus favorables ; à la limite, une seule présence parmi un nombre élevé d'observations, constitue une information sur le comportement régional de l'espèce. Cependant cela n'implique pas que ce comportement corresponde aux potentialités, surtout si la dition occupe une position marginale dans l'aire de l'espèce. La synthèse d'observations écologiques recueillies dans d'autres régions apporterait alors une meilleure connaissance du comportement écologique et du profil génotypique des espèces et des associations.

Le classement des profils conduit à la constitution de groupes ou de catégories d'espèces (ou d'associations) qui présentent des similitudes écologiques entre elles : ce sont des groupes écologiques (ou synécologiques) lorsque l'on compare les éléments issus d'un même type de végétation (aquatique, amphibie ou terrestre) ; ce sont des catégories écologiques (ou synécologiques) si l'on se réfère à l'ensemble de la végétation. L'ordination des profils montre que le passage d'un groupe (ou catégorie) à l'autre se fait souvent par une série de profils de transition : le classement peut être alors facilité par l'emploi d'un indice-profil (cf. annexe VA).

La constitution des groupes et des catégories *monofactoriels* ainsi obtenus entraîne la recherche de leurs limites. Elles ont été établies en tenant compte des limites communes au plus grand nombre d'espèces (ou d'associations) car il est vraisemblable que les limites obtenues grâce à cet effet cumulatif possèdent la signification de *seuils écologiques* (tab. 110).

TABLEAU 110  
EXEMPLE DE RECHERCHE DE SEUILS ECOLOGIQUES

Classes de conductivité ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ à 20°C)	0-50	50-100	100-200	200-300	300-500	
Nombre d'étangs (total : 154)	25	64	41	12	12	
limites de classes (a priori)	0	50	100	200	300	500
nombre d'espèces dont une limite coïncide avec une limite de classe (nombre total d'espèces : 79)	51	15	3	20	12	32

Les classes 50-100 et 100-200 ont été regroupées a posteriori car trop peu d'espèces ont une limite commune pour la valeur 100 : la limite de classe 50 possède une signification écologique plus importante. On remarque que si la limite 0 est une limite absolue, la limite 500 n'est qu'apparente car, dans la dition, la conductivité de l'eau des étangs n'excède pas cette valeur ; pour plusieurs espèces, la limite réelle est certainement supérieure. Au total, 3 catégories d'espèces peuvent donc être constituées d'après leur réponse à la minéralisation de l'eau :

- espèces oligotrophiques (optimum compris entre 0 et 50 $\mu\text{S}$ )
- espèces mésotrophiques (optimum entre 50 et 200  $\mu\text{S}$ )
- espèces eutrophiques (optimum supérieur à 200  $\mu\text{S}$ )

Au niveau des groupes monofactoriels, une possibilité de comparer la valeur indicatrice des espèces (ou des associations) pour un facteur donné est offerte par le calcul de l'information mutuelle espèce (ou association)-facteur (GODRON 1968, GUILLERM 1971)<sup>1</sup>.

Une approche plus complète et plus synthétique consiste à établir des catégories ou des groupes *plurifactoriels* à partir des différents profils se rapportant à une espèce ou à une association. Quelques auteurs ont abordé cette phase ; ainsi, des méthodes statistiques ont été utilisées par GOUNOT (1958, 1969) dans son étude des groupements messicoles et rudéraux de Tunisie et par CORRE (1977) dans l'analyse phytoécologique des milieux littoraux languedociens. Cependant, comme l'a bien montré LACOSTE (1975),

<sup>1</sup> Les formules permettant le calcul de l'information mutuelle sont données dans l'annexe V A.

une analyse multidimensionnelle comme l'analyse des correspondances est particulièrement adaptée à ce type de problème complexe. J'ai donc utilisé les profils écologiques ou les profils synécologiques (dont les valeurs des fréquences corrigées ont été codées, cf. infra. p. 316) comme données d'une matrice espèces x facteurs ou d'une matrice associations x facteurs ; à ma connaissance, l'utilisation globale des profils n'avait pas encore été tentée. Comme on le verra à travers les résultats, loin d'établir une partition de plus en plus fine entre les espèces (ou les associations), la prise en compte de facteurs multiples rapproche souvent des espèces (ou des associations) qui appartiennent à des groupes monofactoriels distincts, comme si certains facteurs déterminants lorsqu'ils sont pris isolément, s'estompaient en présence des autres facteurs ; peut-être est-ce là une conséquence de la loi du minimum. Ainsi se trouve posé le problème de la hiérarchie des facteurs qui n'est pas la même pour toutes les espèces et que l'analyse factorielle permet d'appréhender. L'identification de groupes plurifactoriels m'est apparue fondamentale pour comprendre le mécanisme de la compétition : une similitude du comportement écologique global de deux espèces (niches écologiques semblables) ou de deux associations (domaines écologiques analogues) devrait les amener à exploiter les mêmes parties d'un biotope au niveau d'un étang ou des biotopes de même nature sur un territoire homogène. La compétition inévitable qui en résulte peut avoir au moins deux conséquences :

- 1) si les types biologiques sont semblables, il peut se produire soit une dominance soit l'exclusion totale d'une espèce (ou d'une association) par l'autre ; cela peut se traduire, en particulier, par une disjonction spatiale à la faveur de facteurs différentiels pour lesquels les éléments concurrents prennent une valeur indicatrice. On peut ainsi interpréter en partie le mécanisme de la compensation et du remplacement des facteurs ou mettre en évidence des facteurs de déplacement (OZENDA 1964, GOUNOT 1969) ;
- 2) si les types biologiques sont différents, la compétition sera atténuée et une cohabitation deviendra alors possible soit au sein d'un groupement soit au sein de l'écosystème. Il faut donc s'attendre, en corollaire, à ce que les espèces d'une phytocénose aient des niches écologiques différentes et/ou des types biologiques

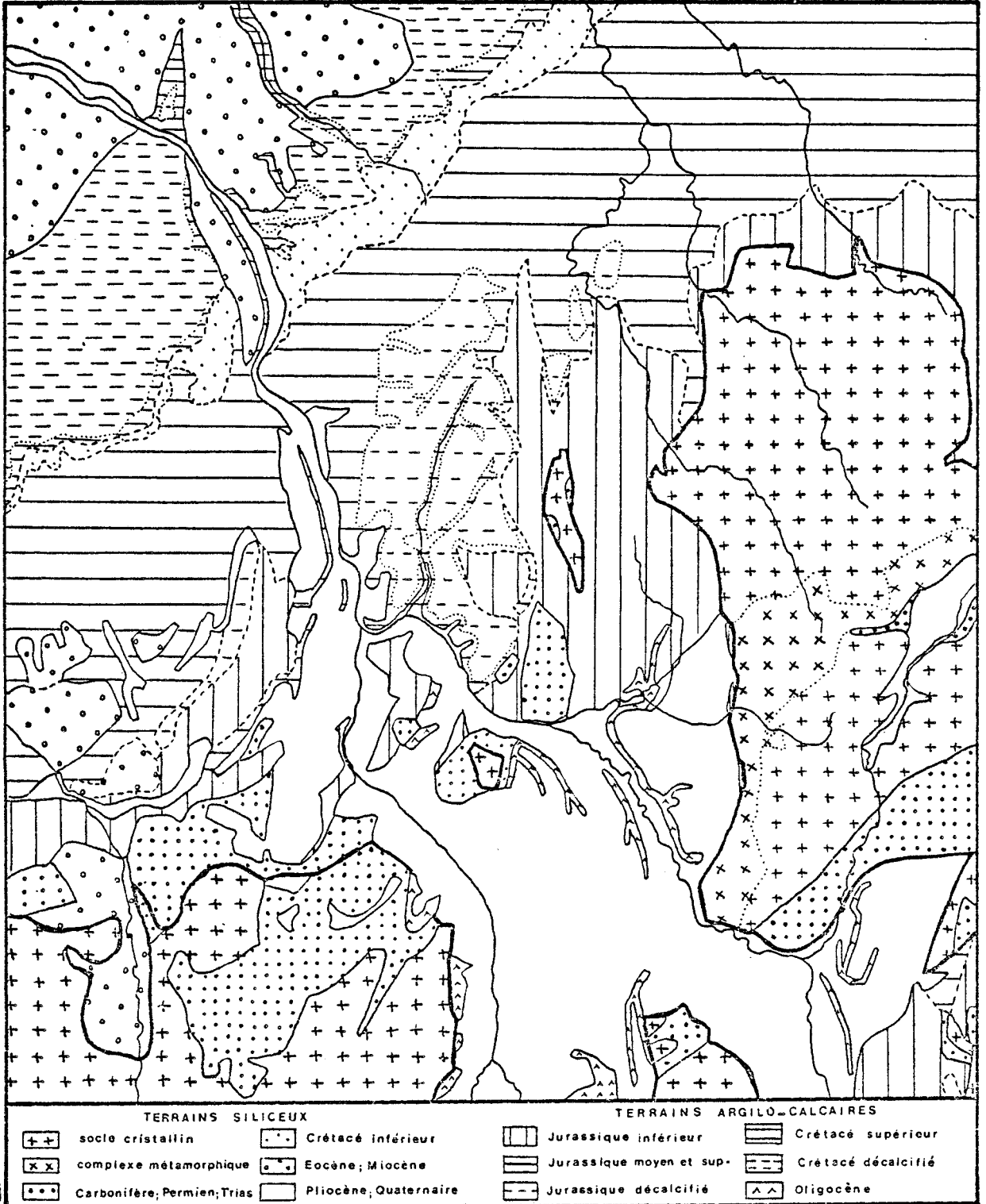
distincts. Ce dernier point a été en partie démontré par l'étude de la structure des groupements (chap. I) et se trouve confirmé par la rareté des synusies.

## B. - SITUATION PHYTOGÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE LA RÉGION

Situé au contact des terrains d'âge secondaire du Bassin parisien d'une part, du socle cristallin du Massif Central (Morvan inclus) d'autre part, le territoire prospecté présente une grande hétérogénéité géologique (carte 14), renforcée par l'existence de fractures méridiennes qui délimitent des zones d'effondrement (elles-mêmes caractérisées par un remplissage lacustre et fluviatile d'âge tertiaire et quaternaire : Sologne bourbonnaise, Pays de Fours, Val de Loire) et des horsts (Morvan, massif de Saint-Saulge) ; de plus, ces failles ont favorisé l'érosion différentielle dans les terrains jurassiques du Nivernais et des dépressions argileuses se sont constituées (Amognes, Bazois). Sur la bordure même du socle cristallin hercynien, des bassins houillers et permo-triasiques ont été dégagés par l'érosion (Bourbonnais occidental). Pourtant, cette hétérogénéité est atténuée par une convergence lithologique qui concerne des formations d'âge différent. Les altérites du socle cristallin (Morvan, horst de Saint-Saulge, partie du Bourbonnais comprise entre Cher et Allier), les dépôts argilo-gréseux carbonifères et permo-triasiques (horst de la Machine, bassins de Bourbon l'Archambault et de Cosne d'Allier, contact Bourbonnais-Berry dans le massif forestier de Tronçais, extrémité du bassin de Blanzay dans la vallée de l'Arroux, bassin d'Autun), les sables et grès de l'auréole du Crétacé inférieur (Puisaye, nord-est du Berry), les placages siliceux éocènes et les importants dépôts de graviers, sables et argiles d'âge miopliocène et quaternaire (Sologne bourbonnaise, Vallées de la Loire et de l'Allier), toutes ces formations constituent des substrats à dominante siliceuse où circulent et stagnent des eaux plus ou moins acides. Même les plateaux calcaires du Nivernais (Jurassique supérieur) et ceux, crayeux, de la Puisaye (Crétacé supérieur), sont en grande partie recouverts d'un manteau parfois très épais d'argile décalcifiée, à chailles ou à silex, donnant des substrats acides. Par contre, les affleurements argileux ou argilo-



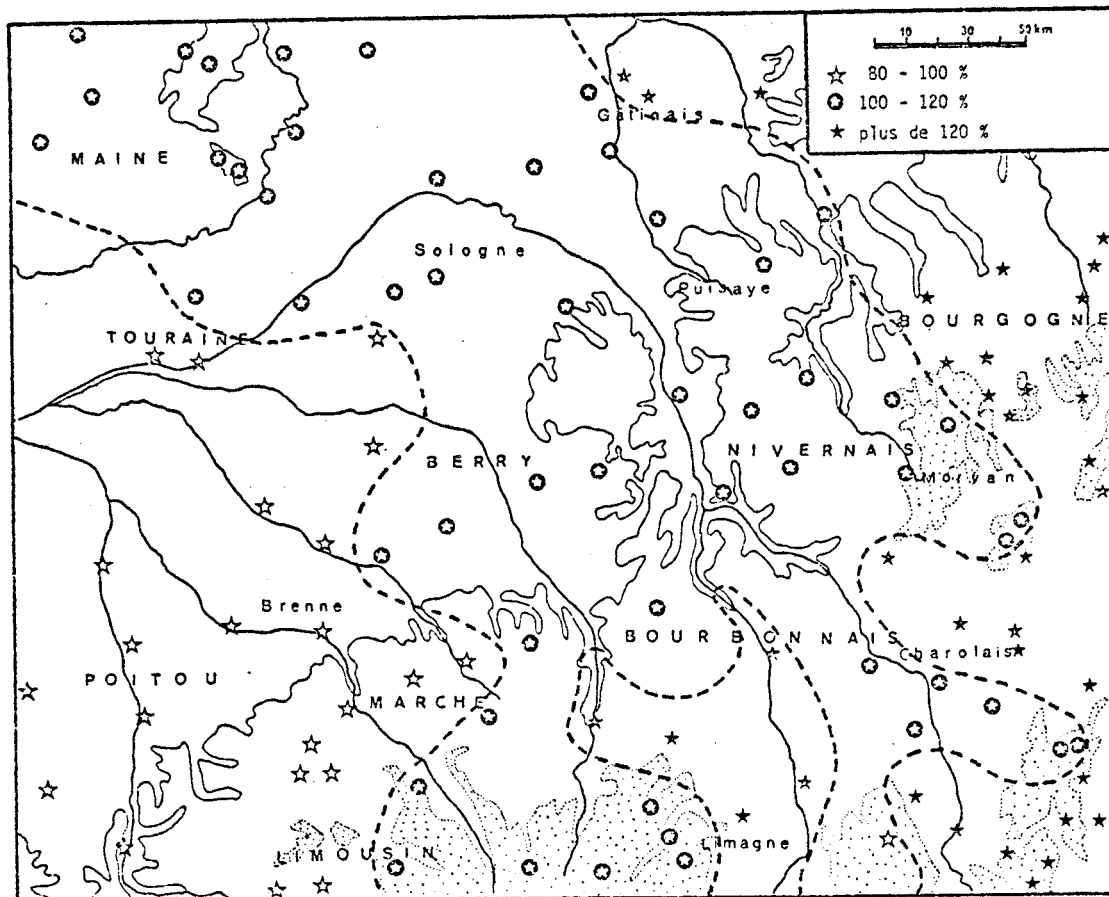
## CARTE 14 - CARTE GEOLOGIQUE



calcaires du Lias (Bazois, Terre-Plaine prolongée par l'Auxois au nord du Morvan, sud-est du Berry) et les affleurements marneux ou marno-calcaires du Jurassique moyen et supérieur (Nivernais, Berry) introduisent une certaine diversité, mais les étangs y sont en nombre beaucoup plus réduit.

A cette diversité édaphique s'ajoute une hétérogénéité climatique. A partir des données de GARNIER (1967), le calcul du quotient du total des pluies d'été par le total des pluies de printemps indique une atténuation régulière de l'influence océanique : inférieur à 100 au centre du Bassin ligérien, il devient supérieur à 120 en Bourgogne orientale et en Champagne, la diton (Berry, Puisaye, Nivernais, Morvan et Bourbonnais) occupant une position intermédiaire, avec cependant une continentalité plus accusée au sud du Bourbonnais au débouché des fossés d'effondrement constitués par les Limagnes (carte 15).

CARTE 15 - REGIME PLUVIOMETRIQUE



Malgré cela, les phytogéographes ont situé la limite entre le domaine floristique atlantique et le domaine médioeuropéen de façon divergente. FLAHAULT (1901) place le Nivernais dans le secteur armorico-ligérien du domaine atlantique tout en reconnaissant que : "il est malaisé dans l'état actuel de nos connaissances de préciser les affinités phytogéographiques du

Nivernais et du Berry" ; quant au Morvan, il est placé dans le secteur du Massif Central appartenant au domaine des plaines et basses montagnes de l'Europe occidentale, comme les vallées de la Loire, de l'Allier et le Bourbonnais. GAUSSEN (1938) repousse la limite du domaine atlantico-européen à la bordure orientale du Morvan qui appartient ainsi, comme le Nivernais, au sous-secteur ligérien du vaste secteur franco-atlantique englobant les bassins de la Seine et de la Loire, la Bretagne et le Massif Central ; il note aussi un mélange d'éléments médioeuropéen, atlantique et montagnard sur le Morvan, une flore atlantique en Sologne bourbonnaise, la présence d'un élément atlantique moins caractérisé et celle de l'élément subméditerranéen en Nivernais. ROISIN (1969) propose un tracé proche de celui de FLAHAULT, la partie occidentale du Nivernais et la Puisaye étant rattachée au secteur ligérien du domaine atlantique, le reste du Nivernais, le Morvan, la Sologne bourbonnaise, les vallées de la Loire et de l'Allier en étant dissociés.

L'analyse des publications des botanistes qui ont parcouru la région (BOREAU 1835, 1857 ; BRAQUE et LOISEAU 1972 ; CHATEAU ET CHASSIGNOL 1926-35 ; DELARUE 1930, 1932 ; DESCHATRES 1968, 1970 ; DHEN 1951, 1960 ; FELZINES 1977 c et d ; GAGNEPAIN 1900b, 1921 ; GAUME 1929 ; LE GRAND 1894 ; LERICQ 1975-76 ; LOISEAU 1976-77 ; LOISEAU et BRAQUE 1966, 1972 a,b ; MIGOUT 1890 ; RAVIN 1883 ; ROYER 1969, 1970), la lecture des cartes de la Végétation et des cartes de distribution d'espèces<sup>1</sup>, mes observations sur la flore des étangs, m'ont aidé à préciser la limite du domaine atlantique dans la région (FELZINES 1978). Il couvre la Puisaye, le Berry, la partie occidentale du Nivernais, le sud du Nivernais entre Loire et Allier, le pays de Fours, le massif du Morvan et le Bourbonnais ; les parties basses sont incluses dans le secteur ligérien alors que le Morvan doit être rattaché au secteur du Massif Central en raison des affinités floristiques qu'il présente avec ce dernier (BUGNON 1979). De ce fait, la partie centrale du Nivernais, le Bazois et la Basse-Bourgogne calcaire appartiennent au domaine médio-européen, ce qui n'exclut pas la présence d'espèces subméditerranéennes

---

<sup>1</sup>

Des cartes de distribution d'espèces atlantiques ont été publiées par DUPONT (1962) et le Laboratoire de Botanique et d'Ecologie de l'Université de Dijon a établi des cartes provisoires de distribution d'espèces pour la Champagne et la Bourgogne, sous la direction du Professeur BUGNON.

lorsque se réalisent des conditions édaphiques et topographiques favorables, ni celle d'espèces submontagnardes à la faveur de conditions thermiques et hygriques particulières.

Alors qu'on devrait s'attendre à une atténuation générale d'ouest en est des conditions thermiques océaniques sur l'ensemble de la région comme cela se produit en Puisaye, sur le Berry et le Bourbonnais occidental, l'analyse des données thermiques<sup>1</sup> concernant le Nivernais, le Morvan et la Sologne bourbonnaise révèle des anomalies caractérisées par des inversions de température nocturne en relation avec un compartimentage topographique dû à l'existence de dépressions et de grandes vallées orientées nord-sud (carte 16). Alors que la moyenne mensuelle des maximums reste normalement en corrélation négative avec l'altitude, celle des minimums n'est plus corrélée de façon significative du printemps à l'automne : la valeur du coefficient de corrélation devient même positive (tab. 111 et fig. 46).

TABLEAU 111

VALEURS DES COEFFICIENTS DE CORRELATION ENTRE L'ALTITUDE ET LES TEMPERATURES

---

- la moyenne mensuelle des <i>minimums</i> <sup>a</sup> de janvier à décembre :
- 0,51 ; - 0,41 ; - 0,33 ; - 0,22 ; - 0,15 ; - 0,15 ; + 0,18 ; + 0,10 ; + 0,36 ; + 0,21 ; - 0,52 ; - 0,61
- la moyenne mensuelle des <i>maximums</i> de janvier à décembre :
- 0,68 ; - 0,76 ; - 0,79 ; - 0,52 ; - 0,66 ; - 0,59 ; - 0,59 ; - 0,62 ; - 0,66 ; - 0,72 ; - 0,75 ; - 0,68.

---

<sup>1</sup> Les données thermiques (annexe III C) proviennent de 39 postes d'observation répartis dans la région. Elles couvrent la période 1961-1973. Les séries incomplètes ont été ajustées en prenant la station de Nevers comme référence. Je remercie très vivement les Directeurs des Stations météorologiques de Nevers, Auxerre, Bourges, Mont-Saint-Vincent et Vichy qui ont mis leurs documents à ma disposition.



CARTE 16 - RELIEF



FIGURE 47 - REGIME THERMIQUE DES STATIONS DE LA DITION

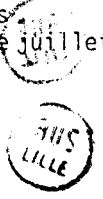
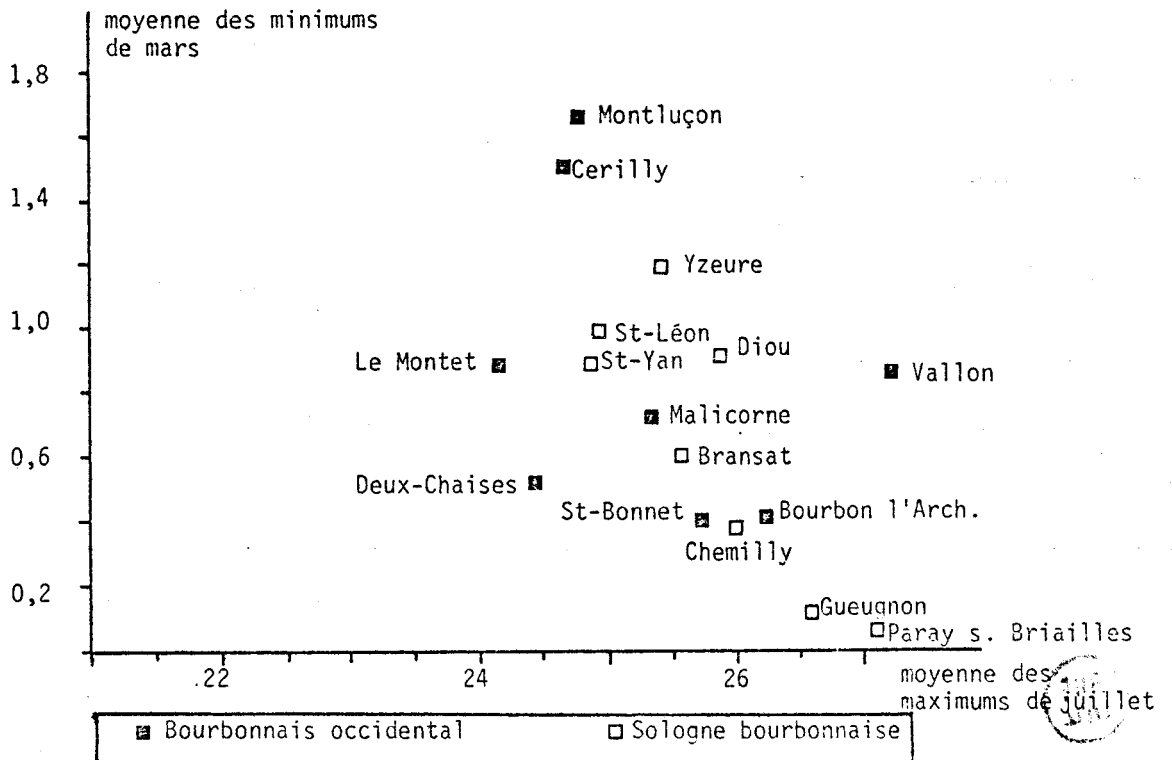
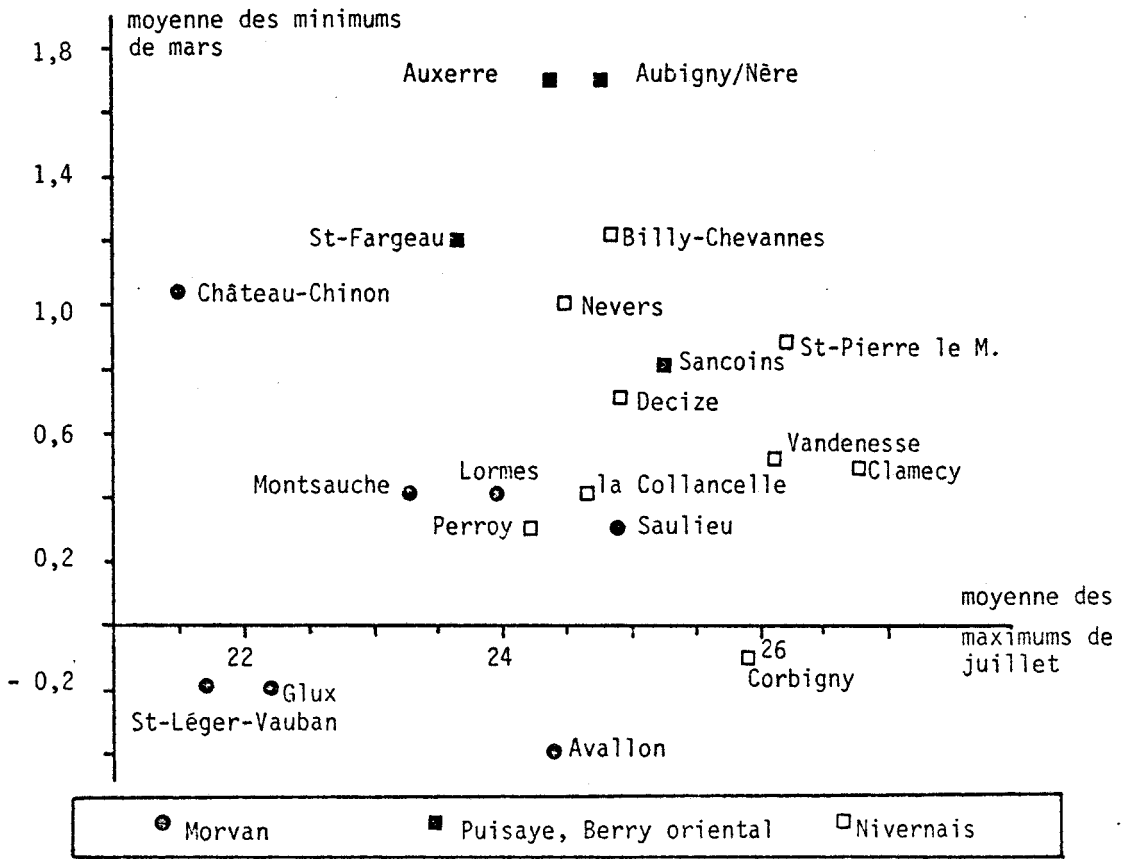
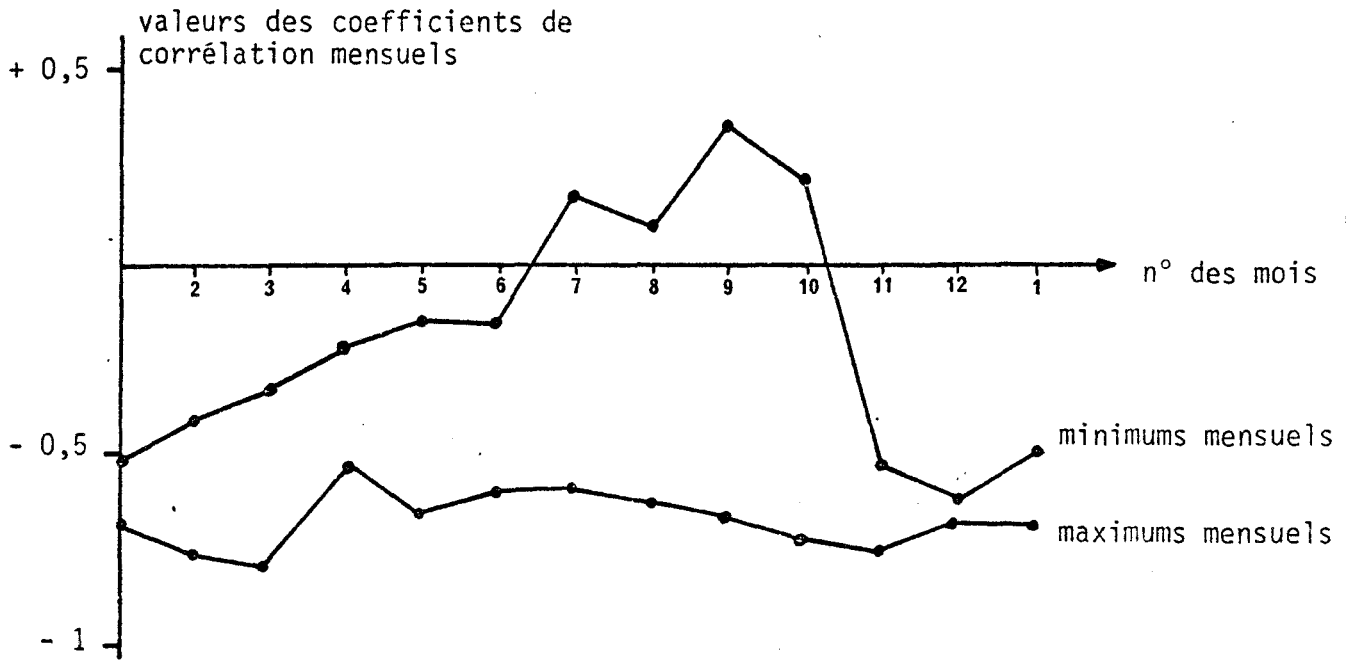


FIGURE 46

VARIATION ANNUELLE DU COEFFICIENT DE CORRÉLATION ENTRE  
LES TEMPERATURES MENSUELLES ET L'ALTITUDE



Ces inversions de température nocturnes, qui se manifestent par des gelées tardives au printemps et par des gelées précoces en automne dans les dépressions et les vallées sont un facteur d'élimination des espèces atlantiques et elles accentuent les écarts thermiques nycthéméraux. La fig. 47 illustre nettement la situation thermique des stations de la dition et fait ressortir la diversification mésoclimatique, signalée également par BRAQUE (1978) dans le Nivernais. En plus des causes topographiques, la présence de grands massifs forestiers dans le Nivernais contribue à cette hétérogénéité thermique par un enrichissement diurne de l'air en humidité en période de végétation (BRAQUE 1978) ; il en est de même vraisemblablement dans le Bourbonnais et en Puisaye : des conditions microclimatiques et mésoclimatiques favorables à la présence à basse altitude d'espèces submontagnardes sont ainsi créées.

On voit donc que les conditions édapho-climatiques et la situation phytogéographique de la dition introduisent une diversité propice à l'établissement des profils écologiques et des profils synécologiques.

Afin de tenir compte des facteurs écologiques qui se combinent au niveau de chaque étang, j'ai effectué une analyse globale, à l'aide de l'analyse des correspondances, à partir d'une matrice de données concernant 130 étangs et 17 facteurs qui, *a priori*, étaient susceptibles d'exercer une influence sur la végétation des macrophytes et de caractériser la situation écologique des étangs. Les facteurs retenus sont :

- des facteurs d'ordre géographique et phytogéographique :

- . les coordonnées géographiques (latitude, longitude) ;
- . la valeur du quotient pluviométrique (E/P) qui augmente avec la continentalité ;
- . l'altitude qui intègre des variations pluviométriques et thermiques d'ordre régional ;
- . la moyenne des températures minimales du mois de mars et celle des températures maximales du mois de juillet en raison des incidences biologiques qu'elles sont susceptibles d'entraîner ;

- des facteurs concernant les étangs :

- . l'orientation et le degré de protection par rapport aux vents dominants d'ouest (par une forêt par exemple), intervenant pour l'agitation de l'eau ;
- . la nature lithologique et l'âge géologique du substrat ;
- . le type d'alimentation, apparent ou non ;
- . le degré d'artificialisation des rives et des parties environnantes (boisées, pâturées, cultivées) ;
- . le degré de minéralisation de l'eau et un certain nombre de paramètres qui s'y rattachent : conductivité ; titre alcalimétrique complet (T.A.C.) ; cations  $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$  ;  $\text{Na}^+ + \text{K}^+$  ; rapport cationique  $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} / \text{Na}^+ + \text{K}^+$ .

Les observations et les mesures ont été codées selon les indications du Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu (GODRON *et al.* 1968).

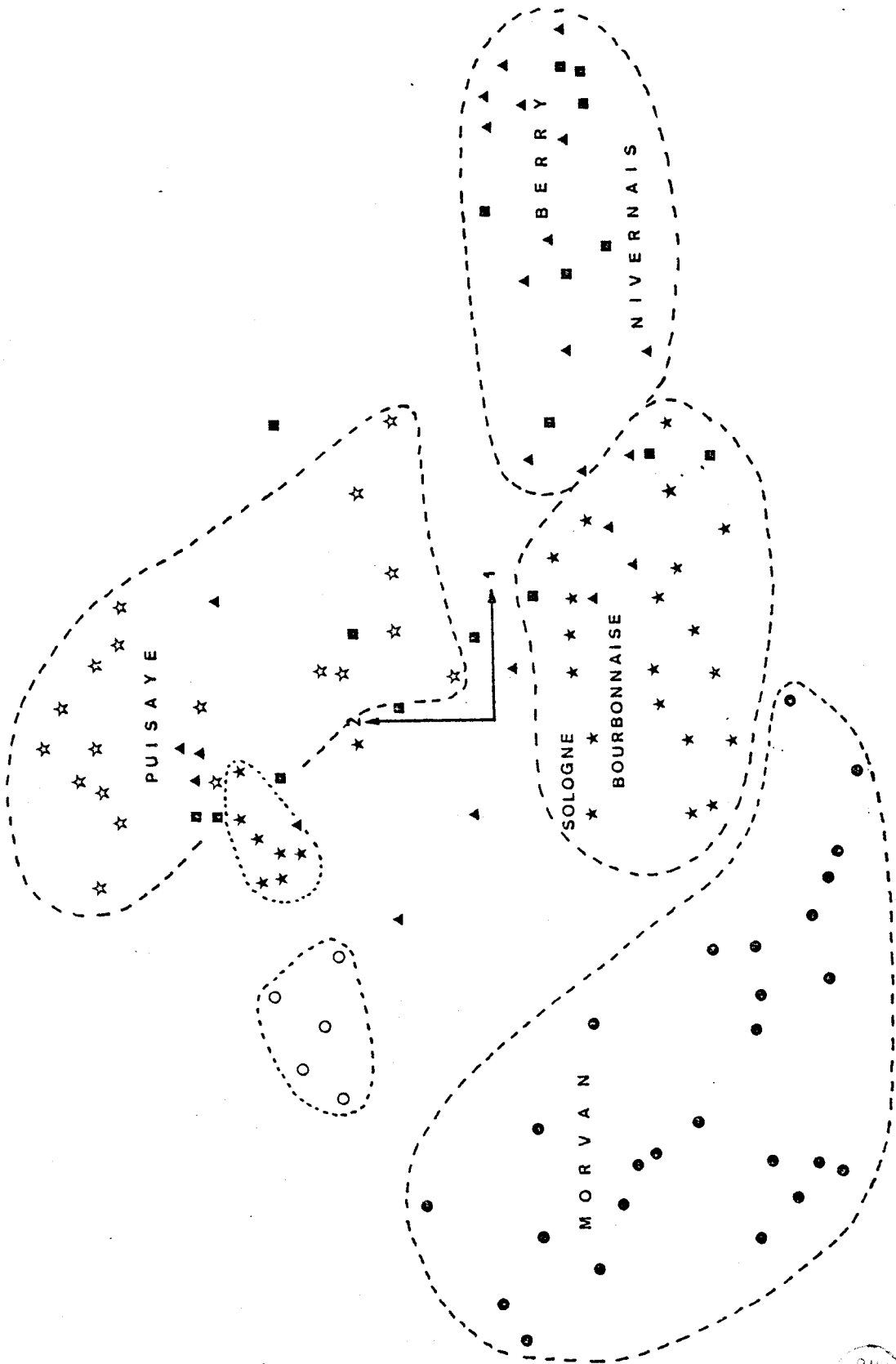


La projection de la matrice des données milieux x facteurs dans le plan factoriel 1-2 (diagramme 13) montre l'importance de ces deux axes qui représentent 52,4 % du taux d'inertie (7 axes ont été extraits). L'interprétation des axes est facilitée par l'analyse des contributions absolues (tab. 112).

TABLEAU 112  
VALEURS DES CONTRIBUTIONS ABSOLUES POUR LES AXES

Variables	Axe 1	Axe 2
Conductivité	98	5
Ca + Mg	51	0
Rapport cationique	48	0
T.A.C.	46	6
Nature du substrat	65	7
Age des terrains	26	9
Na + K	0	1
Altitude	68	35
Latitude	4	59
Longitude	25	45
Températures minimales	18	49
Températures maximales	5	5
E/P (continentalité)	1	13
Protection par rapport au vent	22	175
Degré d'artificialisation	13	88
Orientation	0	0
Surface	0	5

L'axe 1 oppose des étangs du Morvan dont les eaux sont peu minéralisées (conditions oligotrophiques) à un certain nombre d'étangs du Nivernais et du Berry oriental dont les eaux sont riches en hydrogénocarbonates et en carbonates de calcium et de magnésium (conditions eutrophiques). La signification édaphique de cet axe est confirmée par la valeur élevée des contributions absolues des paramètres édaphiques.



BUS  
FILE

DIAGRAM 13 - ANALYSE FACTORIELLE - REGION PROTOCOLE 1971

L'axe 2 oppose les étangs de la Puisaye à la plupart des étangs de la Sologne bourbonnaise bien que leur minéralisation soit analogue (conditions mésotrophiques). Les contributions absolues accordent une part prépondérante à des facteurs susceptibles de modifier les conditions mésoclimatiques et microclimatiques tels que le degré de protection vis-à-vis du vent, le degré d'artificialisation, la moyenne des minimums de mars ; il s'agit donc d'un axe à signification climatique synthétique. De fait, la Puisaye est soumise aux conditions océaniques les plus marquées dans la région ainsi que la partie occidentale du Bourbonnais. Les étangs de la Sologne bourbonnaise sont davantage soumis à des conditions continentales, d'abord par la proximité de la Limagne où ces conditions sont bien connues, et aussi par suite de la transformation du paysage rural qui s'est produite depuis un siècle : ce secteur, autrefois boisé et marécageux, réputé malsain, a été progressivement déboisé et drainé ; les landes ont disparu, beaucoup d'étangs ont été asséchés au profit des cultures, ce qui a modifié le mésoclimat et a entraîné la disparition ou la raréfaction de plusieurs espèces subatlantiques assez répandues (*Ulex minor*, *Erica cinerea*, *Erica tetralix*, *Pilularia globulifera*). Une preuve me paraît donnée par la présence, sur le diagramme, de la projection des étangs du pays de Fours et de la forêt du Perray (sud Nivernais) au voisinage des étangs de la Puisaye : ce sont des secteurs limitrophes de la Sologne bourbonnaise mais qui ont encore conservé les caractères paysagers, mésoclimatiques et floristiques qui devaient être présents jadis dans la majeure partie de la Sologne bourbonnaise.

Les étangs du Nivernais apparaissent très dispersés ; cela traduit la diversité des conditions édaphiques et mésoclimatiques déjà signalées (BRAQUE 1978, CHARRIER 1981) ; on remarque en particulier, sur la gauche du diagramme, un groupe d'étangs caractérisé par des conditions oligotrophiques et subocéaniques : ce sont les étangs du petit horst granitique de Saint-Saulge ; il s'oppose au groupe d'étangs du secteur argilo-calcaire des environs de Nevers et du Berry oriental ; enfin, d'autres étangs du Nivernais et du Bazois sont en situation intermédiaire.

Au total, on constate donc que ce sont les facteurs édapho-climatiques qui peuvent servir de base à un classement purement écologique des étangs, avec une prépondérance des facteurs édaphiques ; la surface et l'orientation n'interviennent pratiquement pas. Malgré une certaine redondance de plusieurs facteurs, une telle analyse aboutit à la mise en évidence de secteurs et de sous-secteurs écologiques. Le diagramme 14 obtenu par une analyse hiérarchique à partir de la même matrice de données montre la diversité des secteurs écologiques de la dition et leurs affinités.

## II. - LES COMPORTEMENTS AUTO-ÉCOLOGIQUES ET SYNECOLOGIQUES ET LEURS IMPLICATIONS

### A. - RELATIONS AVEC LES FACTEURS ÉDAPHIQUES

Du point de vue éco-physiologique, on peut considérer que les facteurs édaphiques ont un rôle primordial : la permanence ou non de l'eau et sa profondeur déterminent la distribution des types biologiques ; la nature et la quantité des nutriments minéraux et gazeux interviennent dans le métabolisme et donc sur les possibilités de développement et de reproduction. Certains facteurs sont relatifs au support solide de la plante (substrat, sédiment) lorsqu'elle est fixée par un système racinaire ; les autres concernent le support liquide et paraissent essentiels pour les espèces libres, qu'elles soient flottantes ou intra-aquatiques. Ces facteurs agissent par leur nature physique (épaisseur de la couche d'eau, turbidité de l'eau, puissance et granulométrie du sédiment), par leur nature chimique (composition minérale de l'eau et de la solution du sédiment, pH, teneur en matière organique, potentiel d'oxydo-réduction), ou indirectement par les transformations biologiques qu'ils provoquent (activité microbienne au sein du sédiment).

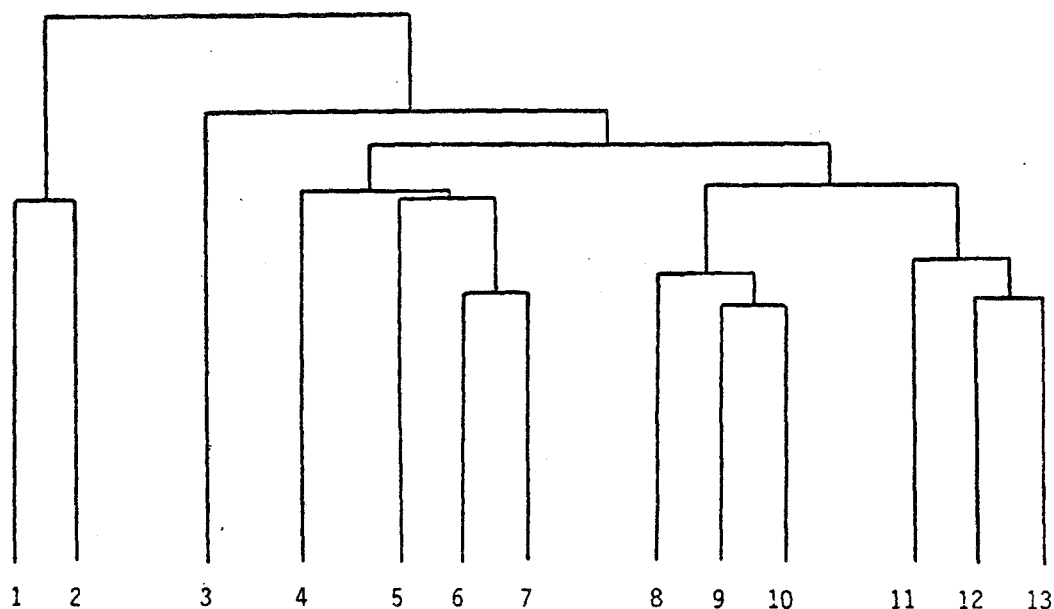


DIAGRAMME 14 - DETERMINATION DES SECTEURS ECOLOGIQUES PAR L'ANALYSE HIERARCHIQUE

1. Morvan-Nord (conditions oligotrophiques).
2. Morvan Nord (conditions mésotrophiques)
3. Nivernais (calcaire) ; Val de Loire, Est-Berry (conditions eutrophiques)
4. Puisaye : étangs Bourdon, Cahauderie, Moûtiers, Petit Bouza, St-Martin-des Champs.
5. Pays de Fours.
6. Nivernais : étangs de Vaux.
7. Morvan-Sud.
8. Bazois.
9. Val d'Allier ; Sologne bourbonnaise : Lucenay, Paray-le-Frésil, St-Voir.
10. Bourbonnais-Nord et Berry-Sud : St-Léopardin, Lurcy-Levis ; Sologne bourbonnaise : Chapeau, Neuilly-le-Réal, Toulon.
11. Nivernais central : St-Saulge.
12. Puisaye (la plupart des étangs).
13. Sologne bourbonnaise : étangs du Perray, Azy-le-Vif, Montbeugny ; Bourbonnais-Nord et Berry-Sud-Est : forêt de Tronçais, Sancoins.

On remarque que le Morvan-Nord est nettement séparé de tous les autres secteurs (et en particulier du Morvan-Sud) : des conditions submontagnardes et montagnardes s'y manifestent.

Ensuite, ce sont les secteurs argilo-calcaires qui se détachent au sein des secteurs situés aux basses altitudes.

On reconnaît enfin en Sologne bourbonnaise, en Bourbonnais et dans le sud du Berry, des sous-secteurs à influence subatlantique (qui se retrouvent en Puisaye et dans le Nivernais central) et des sous-secteurs à influence continentale (qui se manifestent aussi dans le Bazois).



## 1 - FACTEURS CONCERNANT L'EAU

## a) pH

La mesure du pH est très pratiquée en écologie depuis CHODAT (1924) surtout pour l'étude des groupements terrestres. Divers auteurs l'ont aussi utilisée pour les groupements aquatiques et palustres avec des résultats parfois divergents (BEAUVÉRIE et MARTIN-ROSSET 1925, IVERSEN 1929, LOHAMMAR 1938, IVERSEN et OLSEN 1943, FROMENT 1949, NEUHÄUSL *et al.* 1965, SPENCE 1967) ; d'autres ont souligné ses inconvénients (DUSSART 1966, BARBIER 1969) : la mesure doit se faire *in situ* car le pH est instable après prélèvement et les variations nycthémerales et saisonnières sont parfois importantes, en relation avec le métabolisme du phytoplancton et des hydrophytes (VIVIER 1952) et avec les variations thermiques. Cela m'a conduit à négliger ce paramètre.

## b) Degré de minéralisation et composition ionique

Les eaux douces acquièrent très rapidement leur minéralisation dès le début du ruissellement et lors de l'infiltration à travers le premier mètre de terrain (HAUBERT 1975). Leur conductivité reflète leur degré de minéralisation (RUTTNER 1921, OLSEN 1950) ; il existe, en effet, une relation linéaire entre la conductivité et la concentration ionique (LABRIQUE 1960, GEHU 1963).

Les analyses<sup>1</sup> de 125 prélèvements d'eau effectués pendant la période hivernale, à un moment où la composition de l'eau de l'étang est homogénéisée et en l'absence d'activité végétale, font apparaître une très forte corrélation positive entre la conductivité et la teneur en cations ( $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+ + \text{Na}^+$ ) : cela me paraît bien indiquer l'absence de pollu-

1

Les analyses des échantillons d'eau ont été réalisées au moyen de l'absorption atomique au Centre de Recherches Géodynamiques de Thonon par Madame NOIR sous la direction de Monsieur OLIVE. Je leur exprime toute ma gratitude.

tion par des nutriments phosphatés et azotés d'origine agricole à l'époque où les mesures ont été faites (1970). Le diagramme 15 fait apparaître la relation entre la conductivité et la teneur en calcium et magnésium qui existe dans l'eau des étangs de la dition. Le tableau 113 montre en outre une très forte corrélation avec l'alcalinité mesurée par le titre alcalimétrique complet (T.A.C.) ; elle n'est pas autant liée aux ions  $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$  que la conductivité car sa valeur intègre aussi les variations de la teneur en ions hydrogénocarbonates et carbonates et donc la réserve en  $\text{CO}_2$  sensible au métabolisme de l'écosystème. On remarque, par contre, l'absence de corrélation entre la conductivité (ou l'alcalinité) et la teneur en ions  $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ .

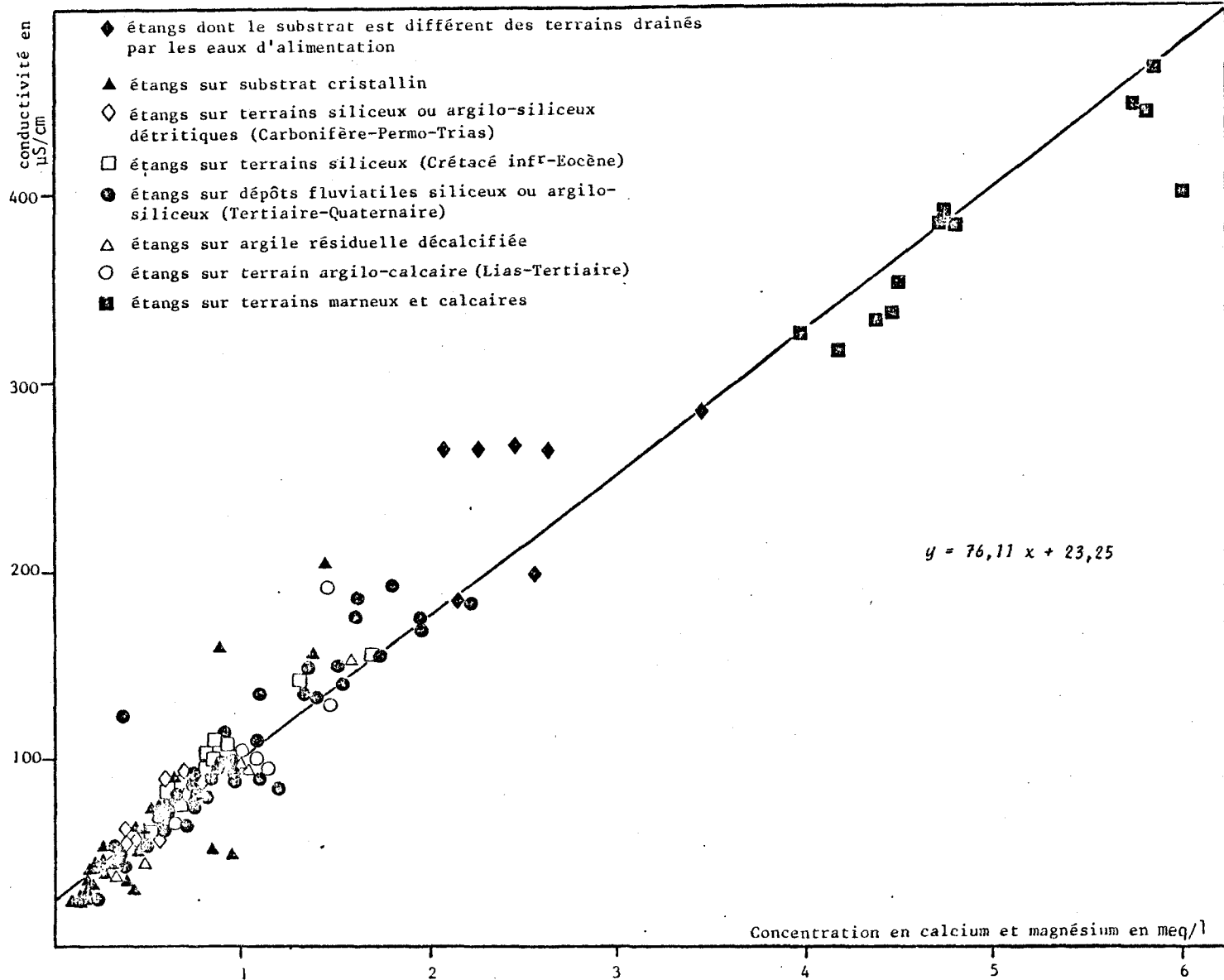
TABLEAU 113

VALEURS DES COEFFICIENTS DE CORRELATION ENTRE LA CONDUCTIVITE ET LA TENEUR EN IONS

	$\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{Na}^+ + \text{K}^+$	$\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$	$\text{Na}^+ + \text{K}^+$	alcalinité
Conductivité	+ 0,95	+ 0,94	+ 0,29	+ 0,96
Alcalinité	+ 0,99	+ 0,70	+ 0,09	

Le tableau 114 donne une évaluation de la conductivité moyenne des eaux des étangs pour les différents types de substrats présents dans la dition, la gamme des valeurs étant comprise entre 25  $\mu\text{S}/\text{cm}$  et 425  $\mu\text{S}/\text{cm}$ .

DIAGRAMME 15 - RELATION ENTRE LA CONDUCTIVITE DE L'EAU ET SA CONCENTRATION EN CALCIUM ET MAGNESIUM



505  
LITE



TABLEAU 114  
VALEUR DE LA CONDUCTIVITE D'APRES LES TYPES DE SUBSTRAT

Terrains	Conductivité ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ à $20^\circ\text{C}$ )	
	Valeur moyenne	Ecart-type
Granites et roches métamorphiques	48	18,0
Sables, grès, argiles (Permo-Trias)	95	38,5
Alluvions tertiaires et quaternaires	98	38,5
Sables et grès (Crétacé inférieur, Eocène)	100	23,4
Argiles résiduelles décalcifiées	102,5	41,0
Argiles liasiques	96	39
Marnes et calcaires jurassiques	375	56

On remarque des résultats convergents pour des eaux accumulées sur des formations géologiques différentes : les formations sédimentaires siliceuses d'origine fluviatile et marine fournissent des eaux moyennement minéralisées (conditions mésotrophiques) dont la conductivité est semblable à celle des eaux présentes sur substrat argileux ; les terrains cristallins portent des eaux peu minéralisées (conditions oligotrophiques) alors que les terrains argilo-calcaires minéralisent fortement l'eau (conditions eutrophiques). Il n'y a pas de terrains permettant la formation d'eaux dont la minéralisation aurait une valeur moyenne comprise entre 140 et 300  $\mu\text{S}/\text{cm}$  et cependant plusieurs étangs, que l'on peut qualifier de "polygéniques" possèdent une conductivité comprise dans cet intervalle : ce sont des étangs alimentés par des eaux qui ont drainé des terrains différents de celui de leur substrat. Un cas remarquable est donné par l'étang du Moulin Neuf de Saxi-Bourdon (293) établi sur l'arène granitique du massif de Saint-Saulge mais alimenté par une rivière qui traverse les terrains sédimentaires liasiques : il en résulte une conductivité assez élevée et la présence d'une flore aquatique méso-eutrophe (*Potamogeton lucens*, *Ceratophyllum demersum*). De même, plusieurs "boires" ou "crots" de la vallée de la Loire (Port des Bois, 316) et de l'Allier (Apremont,

252) creusés dans les alluvions siliceuses sont alimentés en partie par des eaux qui se sont infiltrées dans les alluvions après avoir ruisselé le long des versants marneux où elles se sont enrichies en calcium. La mesure de la conductivité présente donc l'avantage de déceler rapidement ce type d'anomalie.

La conductivité est un paramètre facile à mesurer et sa valeur conserve une grande stabilité pendant une longue période ; sa mesure peut donc se faire au laboratoire et les corrections de températures à l'aide d'une table (GOLTERMAN 1969) sont aisées. De plus, les variations sont faibles d'un point à l'autre d'un étang comme l'indiquent les deux cas suivants :

Mesures effectuées pendant la période hivernale ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  à 20°C) :

- Etang sur argile résiduelle décalcifiée (Villemenant, 279)

. à la bonde : 28

. autres mesures : 28, 30, 29, 28

- Etang sur terrain argilo-calcaire (Palissonnet, 281)

. à la bonde : 260

. autres mesures : 250, 275, 260, 265

Les multiples mesures effectuées *in situ* ont aussi montré que l'eau de la nappe phréatique possède généralement une minéralisation analogue à celle de la nappe libre voisine, ce qui permet d'attribuer aux groupements et aux espèces exondés les valeurs de la conductivité obtenues au niveau de l'eau libre et donc d'en calculer le profil écologique.

Exemples : (valeurs exprimées en  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  à 20°C)

- étang Neuf, la Collancelle (300) : *Potametum obtusifolii*, 122 ;

*Nupharetum lutlae* 124 ; *Potametum lucentis*, 123 ;

- étang de la Faisanderie (261) : *Typhetum angustifoliae*, 95 ;

*Potametum lucentis*, 95 ;

- étang de Javoulet (240) : *Phragmitetum communis*, 245 ; *Typhetum angustifoliae*, 250 ; *Potametum lucentis*, 262 ;
- étang Michot (313) : *Trapetum natantis*, 104 ; *Caricetum acutiformis*, 106 ;
- étang de Moûtiers (020) : *Potametum lucentis*, 191 ; *Caricetum gracilis*, 201.

Toutes les valeurs de la conductivité utilisées pour les profils écologiques sont celles de la période hivernale afin de limiter les effets perturbateurs d'origine biologique. En effet, malgré une stabilité générale de la conductivité au cours de l'année puisque les fluctuations saisonnières n'excèdent pas  $\pm 10\%$  dans la plupart des cas (ce qui est du même ordre de grandeur que la précision des mesures), j'ai pu constater des variations estivales dans quelques étangs (fig. 48).

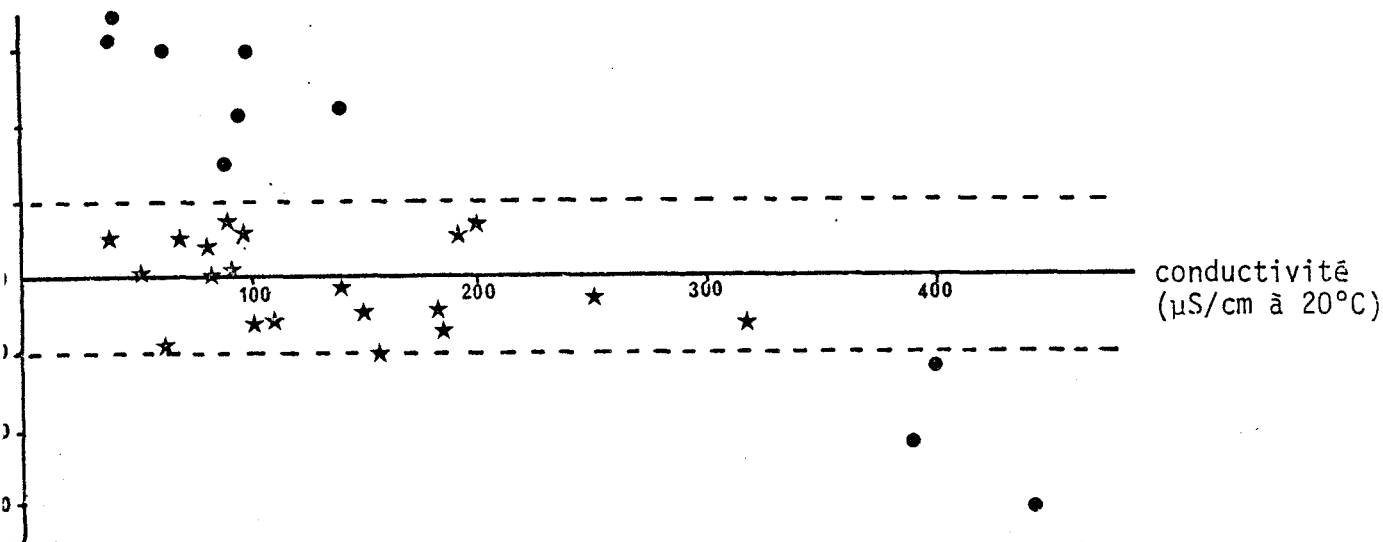
Elles sont de deux types :

- dans les étangs les plus minéralisés, la conductivité peut baisser sensiblement : on doit y voir la conséquence d'une précipitation chimique des carbonates sous l'effet de l'échauffement de l'eau et d'une précipitation biochimique par suite de l'activité photosynthétique des groupements intra-aquatiques densément développés dans ces milieux ;
- dans quelques étangs peu minéralisés, au contraire, on remarque une augmentation relativement forte de la conductivité qui peut être attribuée à une intensification des processus microbiens de la minéralisation de la matière organique, ce qui enrichit l'eau en ions. La prolifération estivale des Cyanophycées dans ces étangs (en particulier sur les substrats granitiques du Morvan et du Bourbonnais) paraît bien en relation avec une minéralisation plus intense des eaux lorsque l'échauffement est rapide ou durable.

FIGURE 48

FLUCTUATION SAISONNIERE DES VALEURS DE LA CONDUCTIVITE.  
(dans la plupart des cas, la variation ne dépasse pas  $\pm 10\%$ )

variation estivale (%)



Enfin, j'ai calculé les valeurs du rapport cationique  $Ca + Mg/Na + K$  à partir des résultats des analyses d'échantillons d'eau puisque l'influence des teneurs relatives entre les cations divalents et monovalents a pu être montrée aussi bien pour la végétation algale (SYMOENS 1957) que pour les macrophytes (SPENCE 1967).

Je n'ai pas effectué de dosages pour les autres éléments, notamment pour le phosphore et l'azote dont l'importance a pu être soulignée dans divers travaux concernant la productivité du phytoplancton et la régulation de l'écosystème lacustre (OLIVE 1972), le métabolisme du sédiment (MORTIMER 1941) ou les processus d'eutrophisation des eaux courantes (KOHLER 1976). Les recherches de LOHAMMAR (1938, 1965) sur l'incidence de ces nutriments dans la distribution et la productivité des macrophytes mériteraient d'être complétées.

La détermination du degré de minéralisation de l'eau des étangs permet de les situer selon une échelle trophique exprimant les possibilités nutritives (cf. p.319). L'analyse des profils de végétation montre en effet que les groupements des étangs les moins minéralisés, et particulièrement ceux du Morvan, sont moins riches en espèces que les

étangs dont les eaux sont plus minéralisées (tab. 115) : les faibles teneurs en nutriments ont un effet limitant.

TABLEAU 115

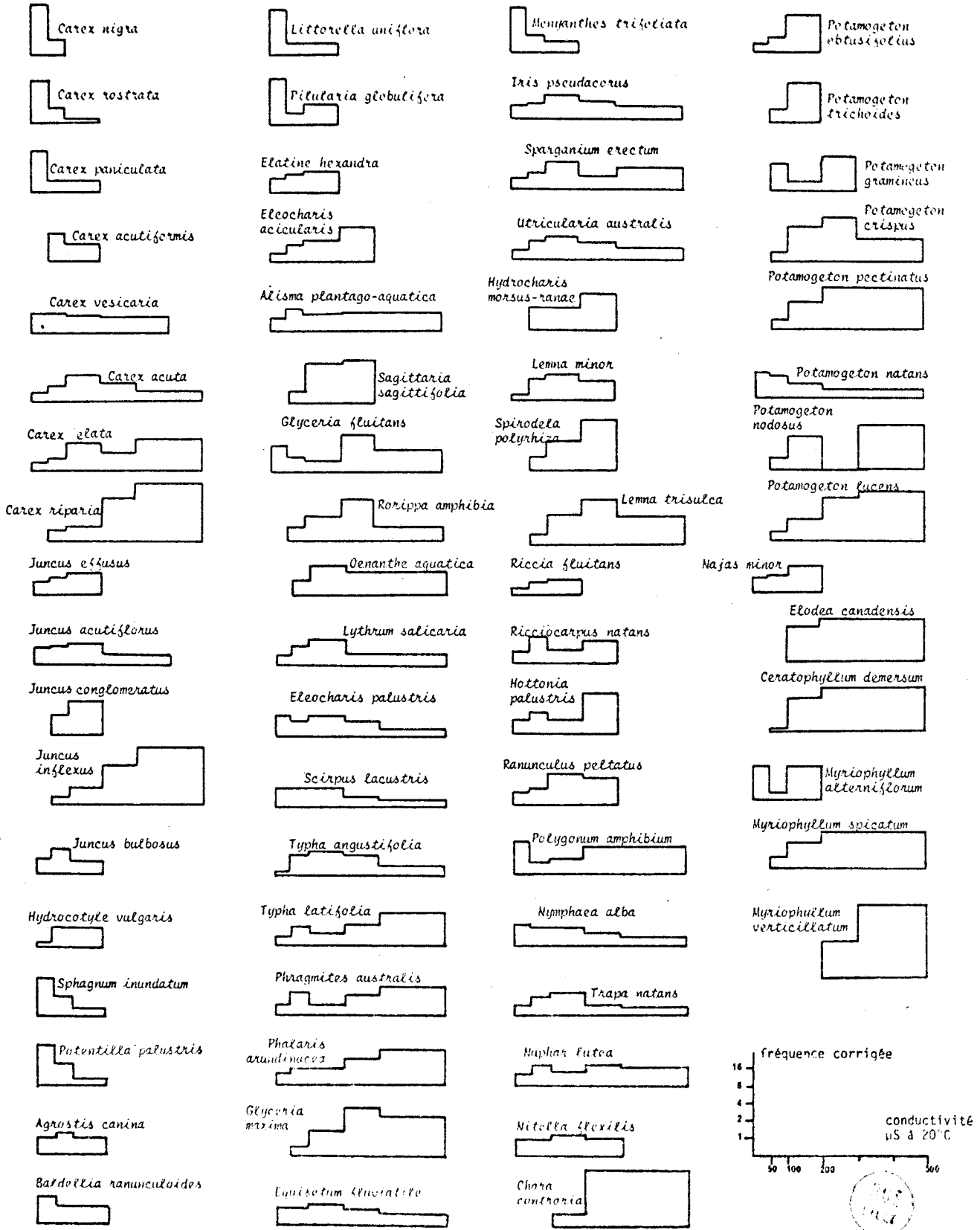
RELATION ENTRE LA RICHESSE SPECIFIQUE ET LA MINERALISATION DE L'EAU DES ETANGS

Richesse spécifique des groupements	Valeurs de la conductivité en $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ à 20°C			
	< 50	50-100	100-200	> 200
nombre de groupements analysés	29	42	27	24
valeur moyenne du nombre d'espèces par groupement	2,7	5,7	5,9	6,0
écart-type	± 1,5	± 2,9	± 3,3	± 3,3

#### - Profils écologiques

Les profils écologiques des espèces relatifs à la minéralisation ont été regroupés d'après les types biologiques et les genres dans la figure 49. La grande majorité des profils présente une allure unimodale, qu'il y ait ou non symétrie par rapport à la valeur modale. Les espèces oligotrophes (optimum compris entre 0 et 50  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) ont un profil dissymétrique en raison de la limite absolue que représente la valeur nulle théorique de la conductivité alors que, pour les espèces eutrophes (optimum compris entre 200 et 500  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ), la dissymétrie est due, le plus souvent, à la méconnaissance de la limite supérieure de leur intervalle écologique en l'absence de milieux plus minéralisés. Lorsqu'un profil présente une allure bimodale, ce qui est assez rare (*Polygonum amphibium*, *Phragmites australis*, *Glyceria fluitans*, et moins fortement, *Typha latifolia*, *Carex elata*, *Nuphar lutea*, *Ricciocarpus natans*), il s'agit vraisemblablement d'une distribution qui porte la marque d'une concurrence interspécifique plutôt que d'une adaptation physiologique sous forme d'écoclines comme

FIGURE 49 - PROFILS ECOLOGIQUES DES ESPECES PAR RAPPORT A LA MINERALISATION DE L'EAU APPRECIEE PAR LA MESURE DE LA CONDUCTIVITE



j'en avais émis l'hypothèse antérieurement (FELZINES 1977a) : je pense, en effet, que lorsque deux espèces de même type biologique et d'exigences analogues sont en concurrence, l'une d'elles peut éliminer l'autre d'un certain nombre de milieux, ce qui entraîne une baisse de la fréquence relative dans certaines classes pour l'une et un optimum dans les mêmes classes pour l'autre ; les profils deviennent ainsi complémentaires. Ce pourrait être le cas pour *Trapa natans* et *Nuphar lutea*, pour *Typha angustifolia* et *Typha latifolia*.

On constate que les profils des espèces d'un même genre et possédant le même type biologique (*Carex*, *Potamogeton*, Lemnacées) se recouvrent en écailles ce qui traduit une spécialisation écophysiological, leur permettant d'occuper des biotopes différents. Ainsi, *Carex paniculata* (oligotrophe) et *Carex elata* (mésotrophe) constituent des formations de physionomie analogue dans des milieux distincts par leur conductivité ; c'est le cas aussi pour *Carex acutiformis* (mésotrophe) et *Carex riparia* (eutrophe), pour *Potamogeton natans* (oligo-mésotrophe) et *Potamogeton nodosus* (eutrophe), pour *Myriophyllum alterniflorum* (oligotrophe) et *Myriophyllum spicatum* (eutrophe), pour *Juncus effusus* (mésotrophe) et *Juncus inflexus* (eutrophe). Bien qu'appartenant à des genres différents, les profils écologiques de *Nitella flexilis* (mésotrophe) et de *Chara contraria* (eutrophe) sont complémentaires.

Alors que la grande amplitude écologique du profil de certaines espèces reflète leur caractère eury-ionique (*Phragmites australis*, *Utricularia australis*, *Nymphaea alba*), un profil de faible amplitude ne traduit pas nécessairement des exigences sténo-ioniques, car il peut être tronqué si les conditions régionales n'offrent pas une gamme suffisante de possibilités écologiques.

Le tableau 116 présente les catégories et les groupes écologiques relatifs à la minéralisation globale. Dans chaque groupe, les espèces sont rangées par ordre décroissant de la valeur de l'information mutuelle espèce-facteur (exprimée en binon). Les espèces mésotrophes sont les plus nombreuses et les espèces oligotrophes sont les moins nombreuses. On pourrait penser que c'est la conséquence de la prédominance des étangs de type mésotrophique dans la dition, mais le test du  $\chi^2$  révèle l'indé-

TABLEAU 116 - GROUPEMENT DES ESPECES EN CATEGORIES TROPHIQUES ET VALEUR INDICATRICE (EN BINON)

Oligotrophes		Mésotrophes		Eutrophes			
0,113	<i>Carex rostrata</i> +	0,104	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> +	0,028	<i>Carex acutiformis</i>	0,115	<i>Myriophyllum verticillatum</i> +
0,113	<i>Sphagnum inundatum</i> +	0,101	<i>Juncus effusus</i> +	0,028	<i>Scirpus lacustris</i>	0,118	<i>Carex riparia</i> +
0,083	<i>Littorella uniflora</i> +	0,094	<i>Carex vesicaria</i> +	0,027	<i>Ranunculus peltatus</i>	0,099	<i>Potamogeton lucens</i> +
0,072	<i>Potentilla palustris</i> +	0,065	<i>Salix cinerea</i> +	0,022	<i>Nitella flexilis</i>	0,096	<i>Ceratophyllum demersum</i> +
0,071	<i>Salix acuminata</i> +	0,065	<i>Typha angustifolia</i> +	0,022	<i>Ranunculus flammula</i>	0,078	<i>Elodea canadensis</i> +
0,064	<i>Carex nigra</i> +	0,065	<i>Utricularia australis</i> +	0,021	<i>Iris pseudacorus</i>	0,065	<i>Juncus inflexus</i> +
0,054	<i>Polygonum amphibium</i>	0,060	<i>Juncus bulbosus</i>	0,021	<i>Oenanthe aquatica</i>	0,061	<i>Chara contraria</i> +
0,052	<i>Salix cinerea</i>	0,048	<i>Juncus acutiflorus</i>	0,020	<i>Calliergon cuspidatum</i>	0,058	<i>Potamogeton crispus</i> +
0,047	<i>Carum verticillatum</i>	0,047	<i>Lysimachia vulgaris</i>	0,018	<i>Ricciocarpus natans</i>	0,054	<i>Myriophyllum spicatum</i>
0,041	<i>Carex paniculata</i>	0,046	<i>Sparganium erectum</i>	0,016	<i>Lythrum salicaria</i>	0,051	<i>Glyceria maxima</i>
0,034	<i>Menyanthes trifoliata</i>	0,043	<i>Lemna minor</i>	0,014	<i>Carex acuta</i>	0,041	<i>Rorippa amphibia</i>
0,018	<i>Carex serotina</i>	0,040	<i>Potamogeton obtusifolius</i>	0,014	<i>Carex panicea</i>	0,038	<i>Carex pseud-cyperus</i>
0,016	<i>Pilularia globulifera</i>	0,040	<i>Riccia fluitans</i>	0,013	<i>Najas minor</i>	0,035	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>
0,016	<i>Potamogeton natans</i>	0,038	<i>Scutellaria galericulata</i>	0,010	<i>Elatine hexandra</i>	0,034	<i>Typha latifolia</i>
0,013	<i>Baldellia ranunculoides</i>	0,037	<i>Trapa natans</i>	0,008	<i>Equisetum fluviatile</i>	0,032	<i>Lemna trisulca</i>
0,007	<i>Eleocharis palustris</i>	0,032	<i>Agrostis canina</i>	0,005	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	0,032	<i>Spirodela polyrhiza</i>
		0,032	<i>Juncus conglomeratus</i>			0,031	<i>Carex otrubae</i>
		0,031	<i>Potamogeton trichoides</i>			0,030	<i>Phragmites australis</i>
						0,026	<i>Hottonia palustris</i>
						0,026	<i>Sagittaria sagittifolia</i>
						0,021	<i>Potamogeton gramineus</i>
						0,019	<i>Potamogeton pectinatus</i>
						0,018	<i>Eleocharis acicularis</i>
						0,017	<i>Carex elata</i>
						0,015	<i>Phalaris arundinacea</i>
						0,014	<i>Nuphar lutea</i>
						0,011	<i>Glyceria fluitans</i>

Les espèces ont été groupées d'après la position de leur optimum écologique pour la minéralisation de l'eau mesurée par la conductivité. Dans chaque catégorie, elles sont rangées selon la valeur décroissante de l'information mutuelle espèce-facteur. Les espèces possédant une valeur indicatrice élevée sont marquées d'une croix.





pendance des deux distributions (tab. 117).

TABLEAU 117

DISTRIBUTION DES CATEGORIES TROPHIQUES D'ESPECES ET RICHESSE  
FLORISTIQUE EN FONCTION DES TYPES D'ETANGS

	types trophiques				
	oligo-	més-		eutrophique	
conductivité ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ à 20°C)	0-50	50-100	100-200	200-300	300-500
types d'étangs (% du total)	16,2	41,6	26,6	7,8	7,8
catégories d'espèces d'après leur distribution modale (% du total des espèces)	21,9	13,7	31,5	21,9	10,9
richesse floristique (% du total des espèces)	73,9	97,2	97,2	64,3	47,9

Si l'on considère le nombre total d'espèces présentes dans l'ensemble des étangs, on constate que les milieux mésotrophiques peuvent héberger la presque totalité des espèces ; les milieux oligotrophiques en excluent environ 25 % ; les milieux eutrophiques sont les plus sélectifs puisqu'ils éliminent 35 à 50 % des espèces, selon le degré de minéralisation. On peut y retrouver l'influence déterminante des ions divalents, du calcium en particulier, ce qui détermine une partition des espèces en calcicoles et calcifuges. Selon des travaux physiologiques récents (SALSAC 1980, GUERRIER 1980), les espèces calcicoles contrôlent mieux la pénétration du calcium que les calcifuges en *milieu riche en calcium* et à pH alcalin : ces dernières, ne pouvant assimiler l'excès de calcium, subiraient alors une intoxication calcique par inhibition de certaines activités enzymatiques ; par contre, en *milieu acide*, pauvre en calcium, les calcicoles perdent leur calcium membranaire alors que les calcifuges le retiennent mieux ; le rôle protecteur du calcium contre  $\text{H}^+$  et  $\text{Al}^{3+}$  permet à ces calcifuges de se maintenir alors que la déficience calcique interne des calcicoles et les perturbations du métabolisme qui en résultent provoquent une intoxication par les oligo-éléments et par  $\text{H}^+$  et  $\text{Al}^{3+}$ . Il n'est

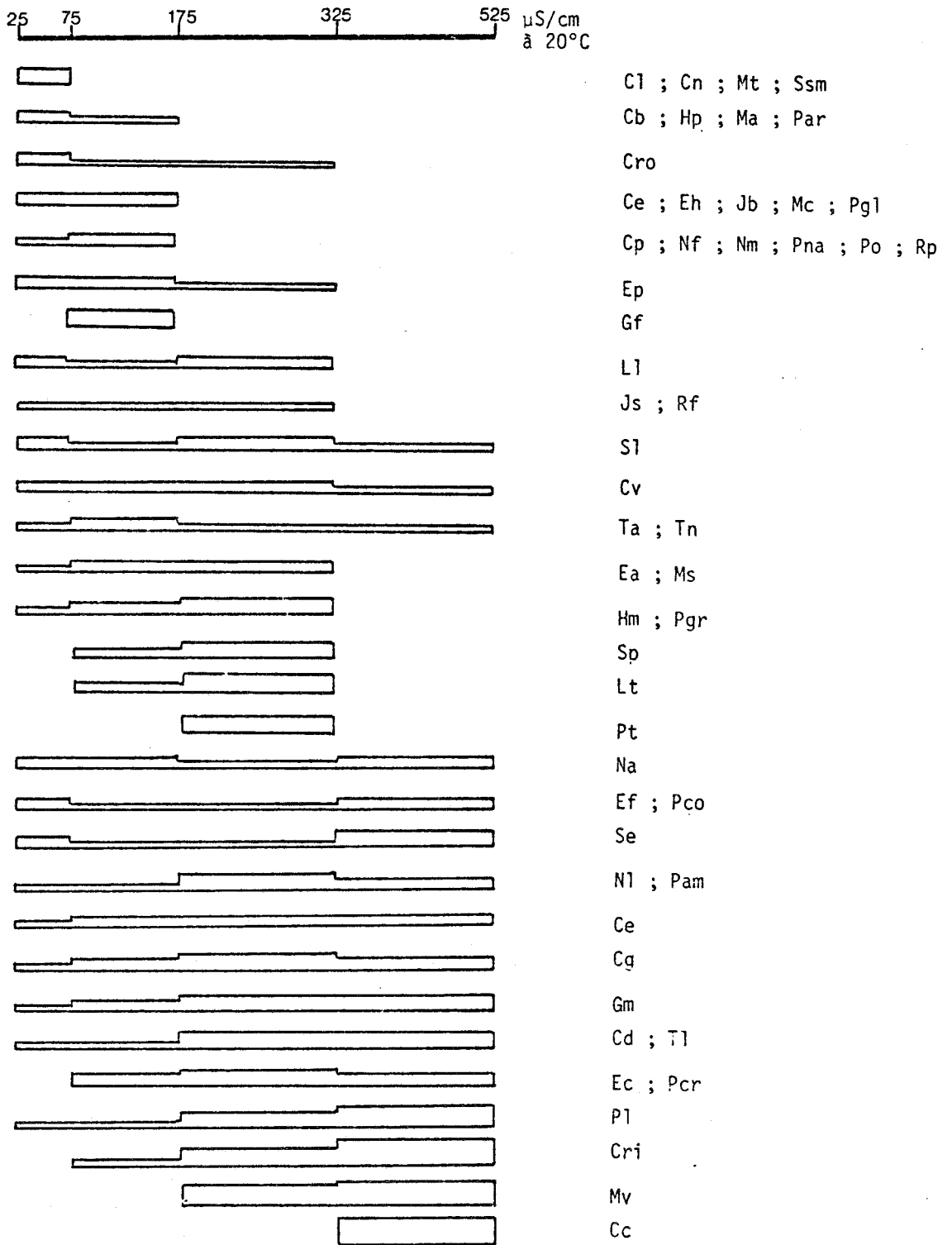
pas exclu cependant que des adaptations enzymatiques se produisent en interaction avec d'autres facteurs, par exemple, la température, puisque des espèces reconnues calcicoles dans certaines régions peuvent croître dans des conditions oligotrophiques dans d'autres : il y aurait là une autre cause de déplacement de facteur.

Le calcul de l'information mutuelle espèce-facteur permet quelques remarques (tab. 116). Si l'on attribue une valeur indicatrice aux 25 % d'espèces qui possèdent la plus forte information mutuelle, on constate que ce sont des espèces de fréquence absolue assez élevée ce qui en fait des indicatrices facilement repérables. Malgré leur richesse floristique, ce sont les milieux mésotrophiques qui en sont relativement les plus pauvres, alors que les milieux oligotrophiques sont bien pourvus (probablement en raison de l'influence sélective des facteurs thermiques dont les valeurs sont liées à une altitude moyenne plus élevée de ces milieux). En prenant l'ensemble des espèces, ce ne sont pas les espèces flottantes (Lemnacées, Hépatiques) qui sont les meilleures indicatrices de la minéralisation comme on aurait pu le supposer ; par contre, plusieurs hygrophiles et amphiphytes sont de bonnes indicatrices régionales, notamment parmi les *Carex*.

#### - Profils et groupes synécologiques

La réaction des associations au degré de minéralisation est connue par l'établissement des profils synécologiques (fig. 50), ce qui permet de les ranger en catégories et groupes synécologiques monofactoriels. D'une façon générale, l'amplitude écologique d'une association est plus restreinte que celle de l'espèce caractéristique, ce qui ne peut surprendre puisque l'association implique la réalisation de conditions qui permettent un bon développement de l'espèce caractéristique. Cette dernière, par contre, a une amplitude plus large parce qu'elle peut s'introduire comme différentielle ou comme compagne dans d'autres associations dont les domaines écologiques sont différents. On constate enfin que dans la plupart des cas, l'optimum écologique de l'association concorde avec celui de l'espèce caractéristique.

FIGURE 50 - PROFILS SYNECOLOGIQUES D'APRES LA MINERALISATION DE L'EAU APPRECIEE PAR LA MESURE DE LA CONDUCTIVITE

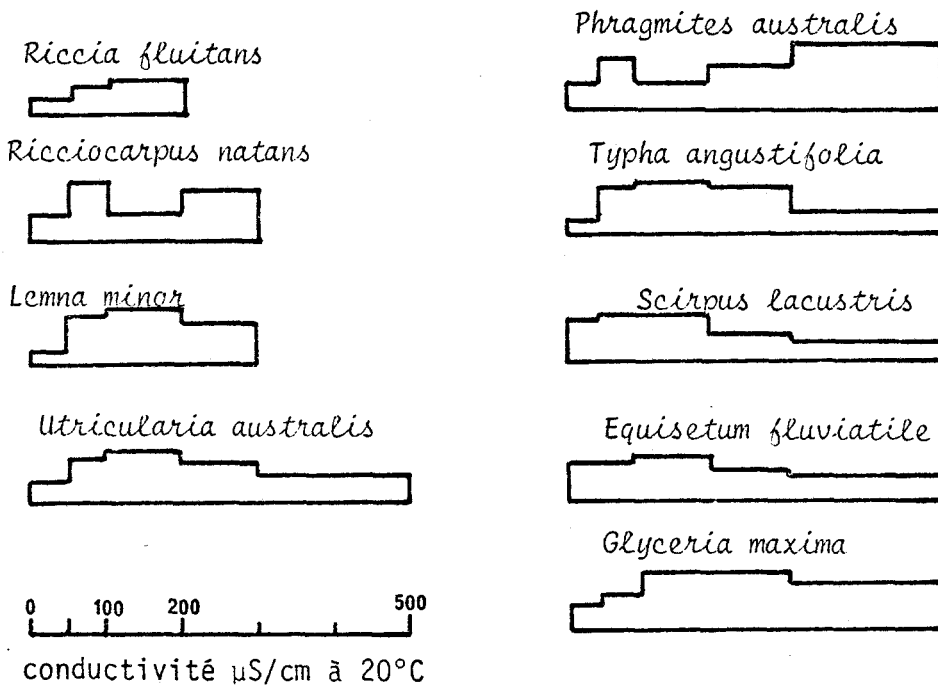


(Les abréviations sont celles des associations, cf. Annexe II A)



Si l'on considère maintenant l'ensemble des espèces représentées dans une association, on voit qu'elles appartiennent souvent à des groupes écologiques différents. La figure 51 illustre ce fait par des exemples se rapportant au *Ricciétum fluitantis* et au *Phragmitetum communis*.

FIGURE 51 - PROFILS ECOLOGIQUES COMPARES (MINERALISATION) POUR LES ESPECES DU RICCIETUM FLUITANTIS ET CELLES DU PHRAGMITETUM COMMUNIS

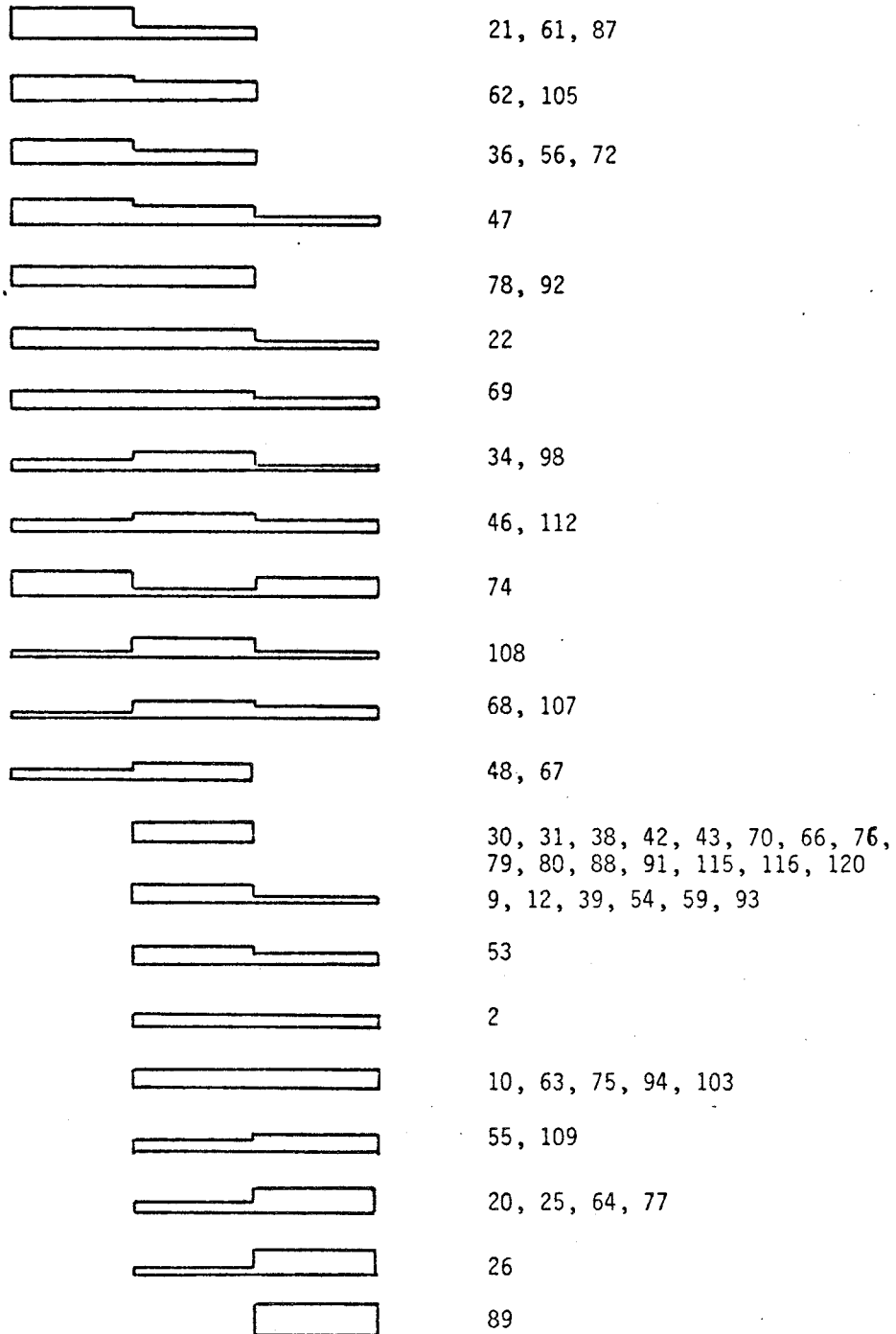


- Autres paramètres liés à la minéralisation

Divers auteurs (LOHAMMAR 1938, SYMOENS 1957, SPENCE 1967) pensent que le rapport des concentrations ioniques pourrait avoir de l'importance, plus que la valeur globale de la minéralisation. Etant donnée l'absence de corrélation entre la conductivité et la somme des cations  $\text{K}^+ + \text{Na}^+$ , j'ai établi aussi les profils écologiques et les profils synécologiques à partir des valeurs du rapport cationique  $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} / \text{Na}^+ + \text{K}^+$  afin de faciliter la comparaison (fig. 52 et fig. 53). Le classement des espèces n'est presque pas modifié et la partition entre calcicoles (rapport  $> 8$ ) et calcifuges (rapport  $< 2$ ) apparaît nettement, la majorité des

FIGURE 52

PROFILS ECOLOGIQUES D'APRES LE RAPPORT DES CATIONS  $(Ca^{2+} + Mg^{2+}/Na^{+} + K^{+})$



(Les numéros sont ceux des espèces, cf. Annexe I A)



FIGURE 53 : PROFILS SYNECOLOGIQUES D'APRES LE RAPPORT DES CATIONS

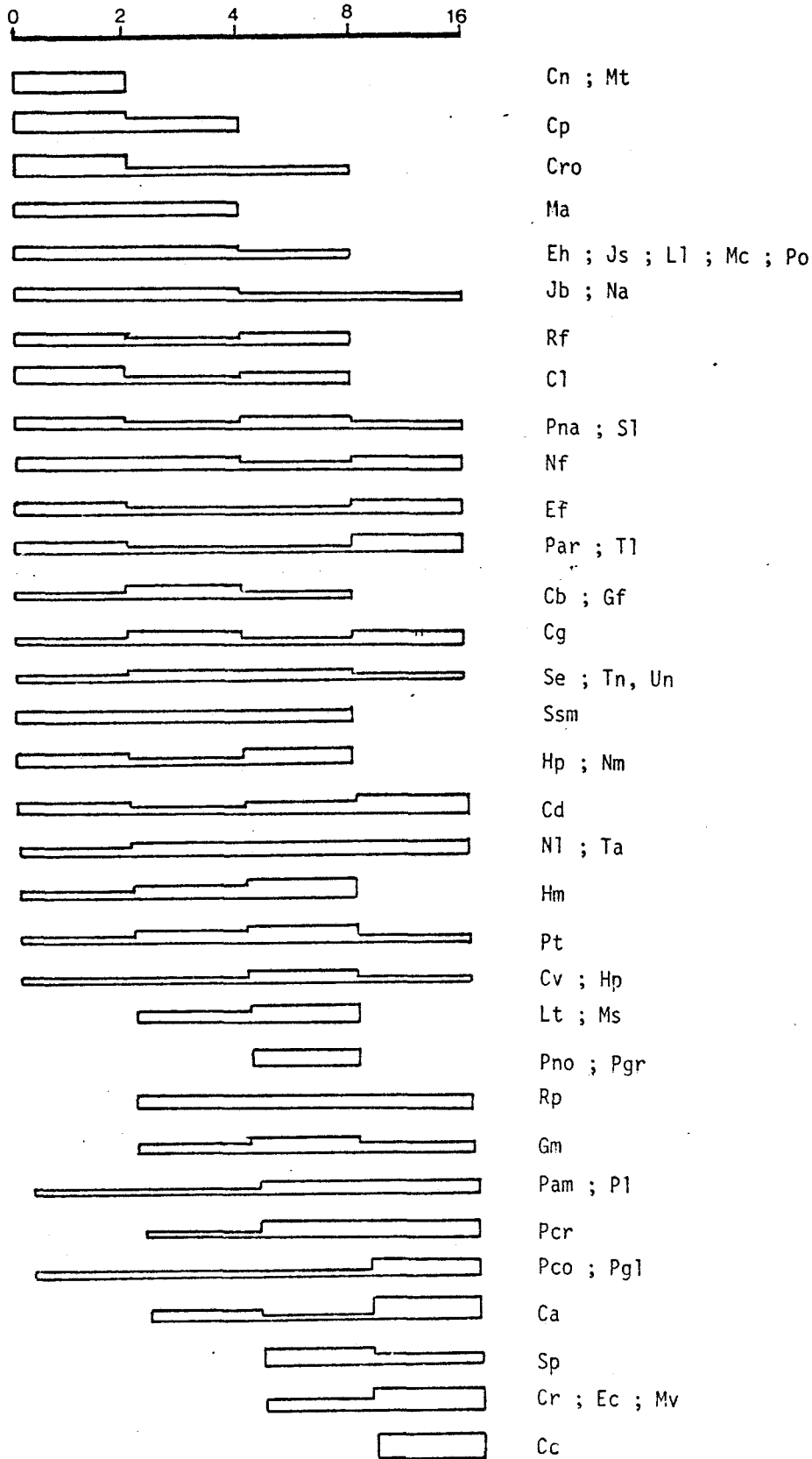


DIAGRAMME 16 - GROUPEMENT DES ASSOCIATIONS EN CATEGORIES TROPHIQUES A PARTIR DES PROFILS SYNECOLOGIQUES (VEGETATION AQUATIQUE)

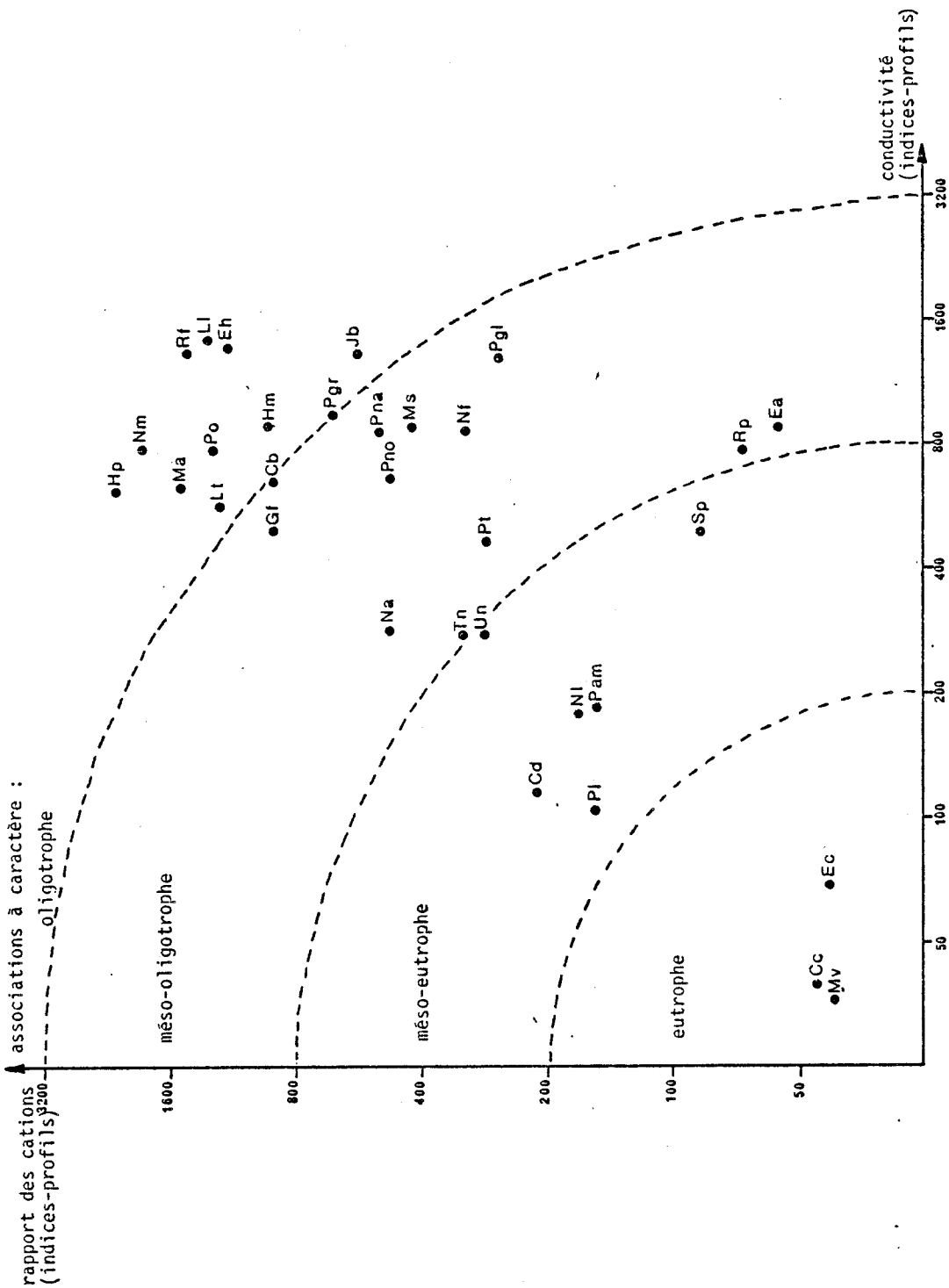
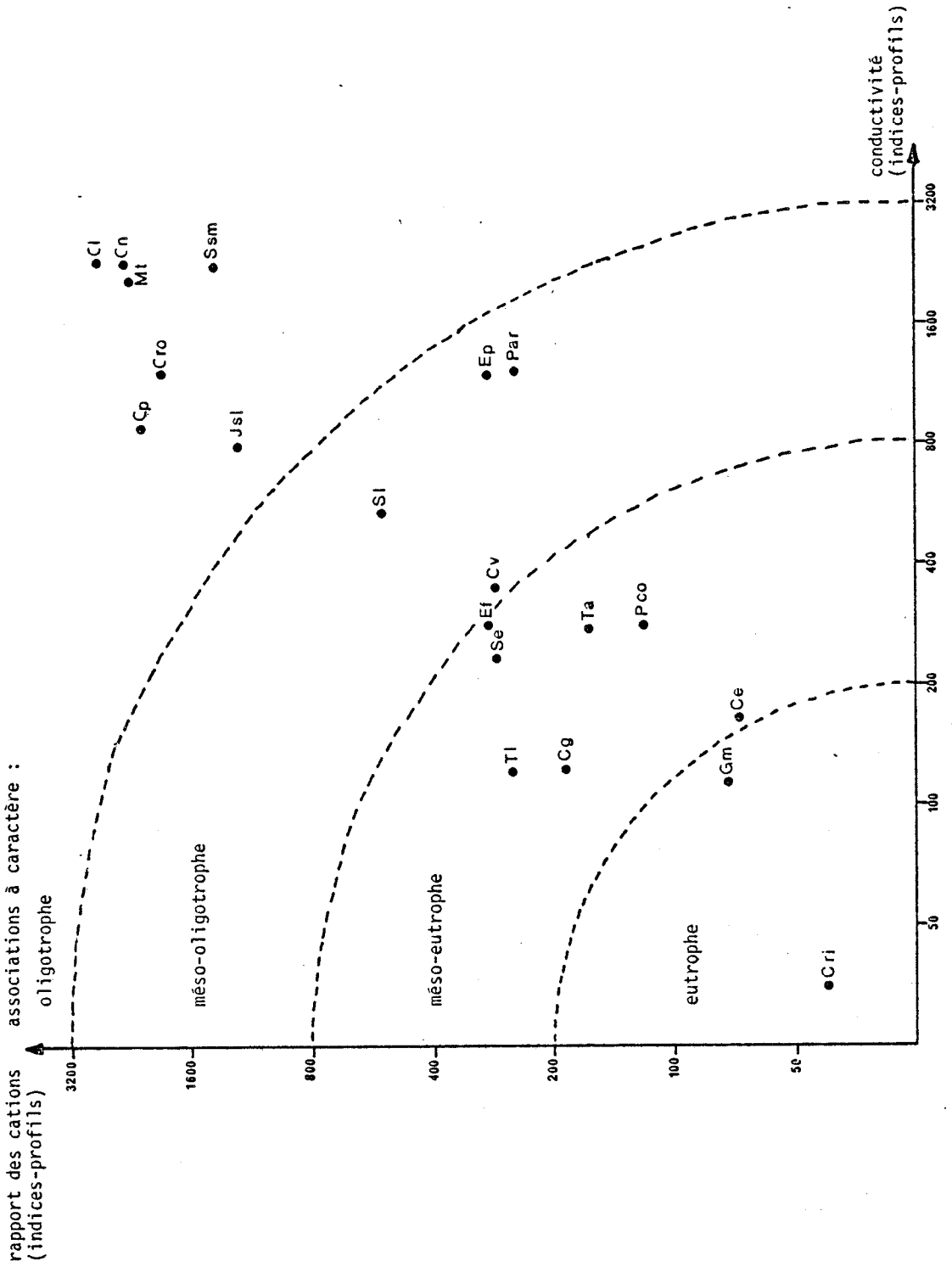


DIAGRAMME 17 - GROUPEMENT DES ASSOCIATIONS EN CATEGORIES TROPHIQUES A PARTIR DES PROFILS SYNECOLOGIQUES (VEGETATION AMPHIBIE ET EXONDEE)





espèces occupant une position intermédiaire. Il en est de même pour les associations.

En réalisant une transformation assez simple des profils synécologiques en valeurs numériques (indices-profils) aussi bien pour la minéralisation globale que pour le rapport cationique, le statut ionique des associations des divers types de végétation peut être comparé (diagrammes 16 et 17). Malgré le caractère assez empirique du mode d'expression, on peut reconnaître facilement 3 catégories d'associations dans la minéralisation de l'eau : eutrophe, mésotrophe et oligotrophe, la catégorie mésotrophe pouvant être subdivisée en méso-eutrophe et méso-oligotrophe.

LOHAMMAR (1938) en Suède, IVERSEN et OLSEN (1943) au Danemark ont utilisé les valeurs de la conductivité mais les résultats sont difficilement comparables entre eux et avec ceux que j'ai obtenus en raison des différences dans les conditions climatiques et dans les méthodes de traitement des résultats. OLSEN (1950) a déterminé les amplitudes écologiques d'un nombre élevé d'espèces sans donner l'optimum écologique : d'une façon générale, ces amplitudes sont beaucoup plus larges que celles que j'ai observées, ce qui s'explique par le fait que OLSEN a pu étudier la distribution des espèces dans les eaux saumâtres. D'autres différences dans les profils peuvent être notées : alors que dans le Centre de la France, *Myriophyllum alterniflorum* est oligomésotrophe et possède une amplitude complémentaire de celle de *Myriophyllum verticillatum*, eutrophe, au Danemark les deux espèces ont la même amplitude écologique, incluse dans celle de *Myriophyllum spicatum*. En Allemagne, PIETSCH (1972) et WIEGLEB (1978) ont aussi recherché des relations entre les macrophytes et la composition chimique de l'eau. Le tableau 118 et le diagramme 18 permettent de comparer les résultats de WIEGLEB et les miens à partir de la valeur moyenne de la composition ionique, de la teneur en calcium et de la teneur en Na + K de l'eau se rapportant à quelques associations. D'une façon générale, la conductivité de l'eau où se trouvent ces associations est nettement plus élevée en Allemagne; la plus forte teneur en calcium que l'on y observe ne suffit pas à expliquer les différences de conductivité entre les deux séries de mesures. Les eaux de Basse-Saxe paraissent en voie d'eutrophisation : leur teneur en sodium et en nitrates y est plus élevée que celle de nos étangs

(6,84 mg/l.NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en moyenne pour les mesures de WIEGLEB ; 1,70 mg/l.NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en moyenne pour 58 analyses d'eaux d'étangs de la dition)<sup>1</sup>.

conductivité  
(μS/cm)

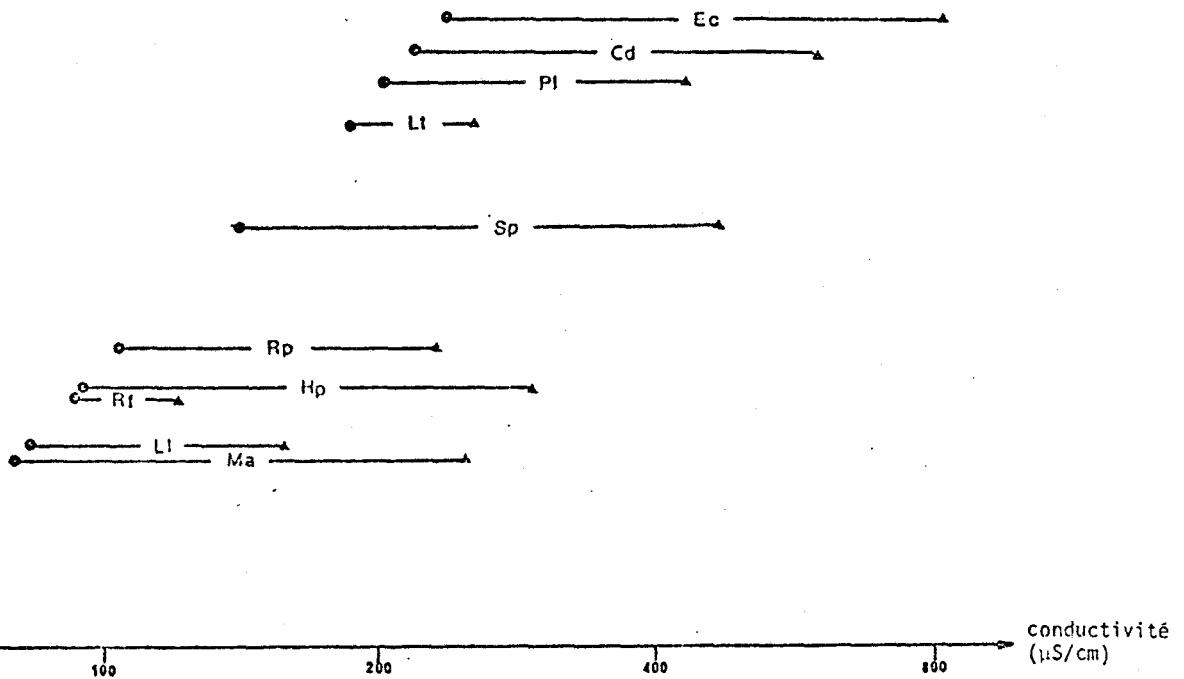


DIAGRAMME 18 - VARIABILITE DES CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT DES ASSOCIATIONS AQUATIQUES

Les valeurs moyennes de la conductivité pour 10 associations d'hydrophytes obtenues en Allemagne (triangles) et en France (cercles) ont été reportées sur un diagramme dont les 2 axes représentent le même gradient de conductivité. Pour faciliter la lisibilité, les triangles ont été projetés seulement le long de l'axe horizontal.

A travers l'amplitude de variation plus ou moins grande des conditions de développement se manifeste la *plasticité synécologique* de ces associations. Cependant, dans l'ensemble la position relative des associations est maintenue.

<sup>1</sup> Il faut rappeler que les étangs de la dition n'ont pas été perturbés par les pollutions d'origine agricole au moins jusque vers 1975, date à partir de laquelle j'ai pu soupçonner leurs effets dans quelques étangs, d'après la variation de la conductivité de l'eau et des changements dans la végétation. En ce sens, les mesures de la composition de l'eau que je donne en annexe pourront servir de référence pour des comparaisons avec des observations ultérieures. Toutefois, la tendance à l'eutrophisation reste limitée pour le moment et paraît surtout liée à des valeurs élevées du rapport N/P (OLIVE 1972).

TABLEAU 118  
 VALEUR MOYENNE DE QUELQUES PARAMETRES CONCERNANT  
 L'EAU OU SE DEVELOPPENT DES ASSOCIATIONS D'HYDROPHYTES

associations	nombre d'observations	conductivité, à 20°C ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	Ca mval/l	Na mval/l	K mval/l
<i>Littorelletum lacustris</i>					
W	12	165	0,85	0,39	0,05
F	13	71,5	0,52	0,25	0,04
<i>Myriophylletum alterniflori</i>					
W	2	272	1,45	0,43	0,14
F	4	80	0,52	0,20	0,04
<i>Ranunculo-Juncetum bulbosi</i>					
W	4	263	1,60	0,61	0,10
F	11	68	0,48	0,23	0,03
<i>Ranunculetum peltati</i>					
W	4	245	1,55	0,52	0,11
F	6	106	1,00	0,15	0,06
<i>Hottonietum palustris</i>					
W	5	310	1,60	1,09	0,11
F	6	94	0,65	0,16	0,07
<i>Elodeetum canadensis</i>					
W	2	812	7,35	0,52	0,06
F	5	249	3,12	0,18	0,04
<i>Potametum lucentis</i>					
W	9	453	3,00	0,78	0,08
F	13	208	2,43	0,20	0,07
<i>Ceratophylletum demersi</i>					
W	8	632	4,50	1,13	0,10
F	7	238	3,06	0,20	0,07
<i>Lemnetum trisulcae</i>					
W	6	269	1,35	0,96	0,08
F	3	188,5	1,77	0,22	0,13
<i>Lemno-Spirodeletum polyrhizae</i>					
W	9	444	2,70	0,83	0,10
F	4	153,5	1,43	0,16	0,07
<i>Riccietum fluitantis</i>					
W	4	129	0,60	0,39	0,06
F	11	91	0,81	0,18	0,06

W : données de WIEGLEB pour la Basse-Saxe

F : données personnelles



La mesure de la conductivité, si précieuse pour estimer la minéralisation globale de l'eau, ne suffit donc pas pour établir des comparaisons d'une région à l'autre. Il serait souhaitable, pour cela, que les recherches ultérieures sur les eaux douces comportent des analyses des teneurs en calcium, magnésium, potassium, sodium mais aussi en sulfates, nitrates et phosphates pour expliciter la signification de la conductivité et pour tenir compte des modifications de la composition de l'eau liées aux activités humaines. Cette comparaison révèle aussi que le comportement écologique des espèces et des associations vis-à-vis des facteurs chimiques présente une certaine *plasticité* à l'intérieur du profil écologique potentiel défini de manière génétique par les exigences éco-physiologiques<sup>1</sup>. Les variations régionales des combinaisons des facteurs et la compétition interspécifique au sein des phytocénoses imposent des contraintes qui se manifestent par le déplacement des seuils écologiques et/ou de l'optimum écologique des espèces quand on compare leur comportement d'une région à l'autre.

### c) Profondeur

La profondeur où croissent les macrophytes constitue, apparemment, un paramètre important puisqu'elle détermine la distribution des espèces et des groupements selon un gradient et la formation de ceintures de végétation : il s'agit d'un paramètre d'ordre stationnel facile à mesurer lors de la réalisation des transects et des profils. Ces mesures concernent l'épaisseur totale de la couche d'eau jusqu'à la surface du sédiment. Pour les plantes exondées, je n'ai pas tenu compte de leur position par rapport au niveau de la nappe libre et je les ai regroupées dans une même classe du facteur. Il est clair que la connaissance de la seule épaisseur de la couche d'eau ne suffit pas pour caractériser précisément la réaction écologique des espèces : la turbidité de l'eau peut varier d'un étang à l'autre pour une profondeur donnée (apports de matières humiques, présence d'argile en suspension) et retentir ainsi sur le métabolisme des macrophytes (photosynthèse) ; de plus, dans une zone de profondeur déterminée, les organes assimilateurs des différentes espèces n'occupent pas tous la même tranche d'eau (stratification). Il serait peut-être utile, dans des études ultérieures, de prendre en compte ces aspects complémen-

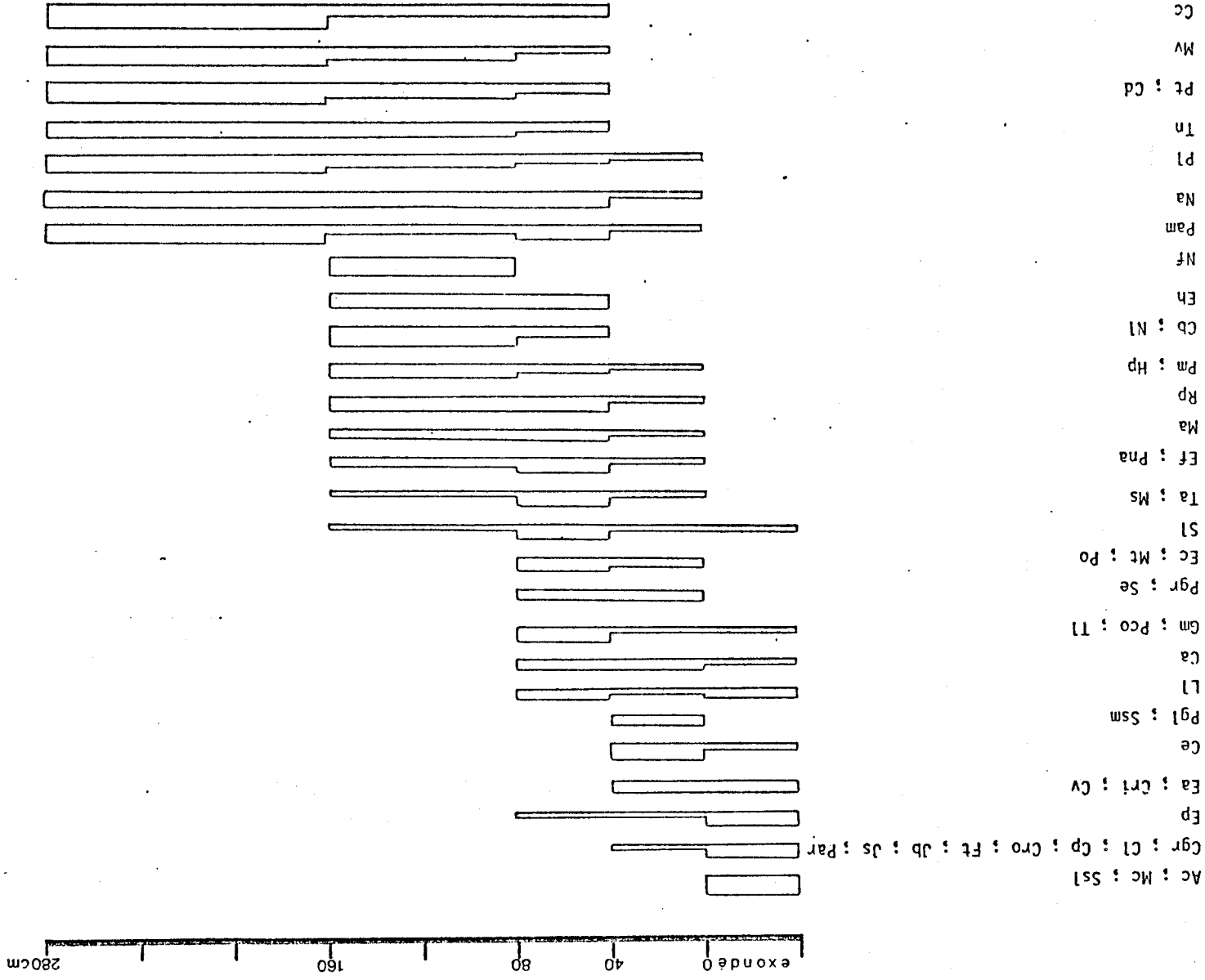
<sup>1</sup> Ce fait important vient d'être confirmé tout récemment par une étude de KADONO (1982) sur les macrophytes aquatiques du Japon.

taires. Néanmoins, dans le cadre de la dition et de la nature des milieux étudiés ( étangs) des comparaisons peuvent être tentées à l'aide des profils écologiques. La méthode s'applique bien à ce type de paramètre : les mesures sont distribuées en classes et, malgré les variations de niveau saisonnières qui ne permettent pas de repère fixe, leur nombre est suffisant pour que les résultats obtenus par le traitement statistique soient utilisables.

La figure 54 fait apparaître les profils synécologiques d'après la profondeur : on y retrouve une disposition en écailles caractéristique due à l'existence d'un gradient. En particulier, les espèces d'un même genre ou d'un même type biologique peuvent s'ordonner, par enchaînement, en une *série écologique* (WHITTAKER 1970) : c'est le cas pour les Potamots où, selon une profondeur croissante se succèdent *Potamogeton gramineus*, *P. obtusifolius*, *P. crispus*, *P. lucens*. Certaines associations des *Charetea* et la plupart des associations du *Nymphaeion* supportent une couche d'eau plus épaisse que la plupart des associations du *Potamion* et ce sont les associations des *Littorelletea* et des *Lemnetea* qui sont les plus externes.

Par comparaison avec l'extension réelle des espèces et des associations observée au sein des phytocénoses, le long des transects, on s'aperçoit que l'amplitude écologique donnée par les profils écologiques est plus importante ; autrement dit, dans un étang donné pourvu d'un gradient de profondeur, les potentialités écologiques vis-à-vis de cette dernière ne sont pas complètement exprimées ; la compétition entre les espèces et les groupements limite leur extension. On conçoit alors que cette compétition est d'autant plus vive entre deux espèces qu'elles possèdent le même type biologique et le même profil écologique pour la profondeur ; c'est notamment le cas pour *Nuphar lutea* et *Nymphaea alba* qui ne se rencontrent qu'exceptionnellement en peuplements bien développés dans les mêmes étangs. VAN DER VOO et WESTHOFF (1961) ont aussi montré que ces deux nymphéides ne présentent pas d'affinité sociologique malgré une similitude des conditions de profondeur dans lesquelles elles se développent dans les rivières. Nous avons vu (chapitre I) combien l'observation de la distribution des espèces et de leur abondance en fonction de la profondeur pouvait être riche d'enseignements pour interpréter la dynamique des groupements.

FIGURE 54 - PROFILS SYNECOLOGIQUES EN FONCTION DU GRADEMENT DE L'INDIVIDU



## 2 - CARACTERES DU SUBSTRAT ET DU SEDIMENT

Dans toute pièce d'eau, dès sa création, commence un processus de sédimentation allochtone à partir de particules minérales et organiques apportées par le vent ou par l'eau d'alimentation, qui s'accompagne d'une sédimentation autochtone comportant des éléments minéraux (détachés des berges ou du fond par l'agitation de l'eau, par les activités animales...) et surtout des matériaux organiques provenant de la biocénose qui s'installe et évolue. Ainsi, progressivement, le substrat, dont la nature lithologique et la texture sont variables, se recouvre d'une boue dont les proportions en fraction minérale et en fraction organique, la composition chimique et la granulométrie déterminent les propriétés. Cette boue est le siège d'une activité biologique complexe où se produisent des transformations aérobies et anaérobies qui dégradent la matière organique et assurent la synthèse de composés humiques complexes servant de liant, à la façon des processus biochimiques qui se produisent dans les sols terrestres (DUCHAUFOR 1965). Le résultat est la formation d'une vase, complexe physico-chimique et biologique (WURTZ 1962) ; une expression de l'activité biologique et des conditions dans lesquelles elle s'effectue est donnée globalement par la mesure du potentiel d'oxydo-réduction.

On peut penser, comme BAUDIERE (1970) l'a montré pour les végétaux des landes, que le support physique du dispositif fixateur et nutritif des végétaux joue un rôle important et possède une action sélective au même titre que les caractères chimiques et que les facteurs qui agissent au niveau des autres parties de l'appareil végétatif. Seulement, l'étude en est malaisée en milieu aquatique et les observations sont assez rares. Profitant de l'analyse de la végétation au moyen des profils, je me suis attaché à rechercher les relations entre les macrophytes amphibies et aquatiques et leur support. Pour cela, j'ai effectué des observations et des mesures *in situ* (profils pédologiques à la faveur de la vidange de quelques étangs ; mesure du potentiel d'oxydo-réduction) et j'ai prélevé de nombreux échantillons soit directement soit à l'aide de tubes emboîtés maniés à partir d'un bateau pneumatique. Les traitements pratiqués au laboratoire ont nécessité un grand nombre de manipulations afin de déterminer la teneur en matière organique (par calcination), le spectre granulométrique sommaire

(par tamisage), la présence ou l'absence de carbonate de calcium et, pour un certain nombre, le rapport C/N<sup>1</sup>. Plutôt que de réaliser quelques analyses sophistiquées, dont la précision est bien souvent illusoire, j'ai préféré m'en tenir à des traitements simples mais dont les résultats étaient susceptibles d'une exploitation statistique.

#### a) Analyse de profils pédologiques : considérations sur la pédogenèse des sols aquatiques

La comparaison des profils pédologiques réalisés sur les transects de végétation d'étangs établis sur des substrats de nature lithologique diverse apporte des éléments d'interprétation sur l'évolution pédogénétique des sols subaquatiques dont une classification a été donnée par KUBIENA (1953) puis reprise par NEUHAÜSL, MORAVEC, NEUHAULOVA-NOVOTNA (1965) et par DUSSART (1966).

. formation de sols tourbeux à *fen* et de sols à *anmoor* (fig. 55)

##### profil 1 (étang des Bruyères, 198)

Sur la bordure interne de la phragmitaie qui se développe sur un substrat sablonneux, les débris de *Phragmites australis* s'accumulent en un horizon A<sub>0</sub> peu épais de matière organique grossière qui se décompose à sa base et qui vient s'incorporer progressivement au sable ; ce dernier prend une teinte grise (horizon A/C). L'ensemble présente des conditions réductrices.

##### profil 2 (étang de Menetou-Salon, 274)

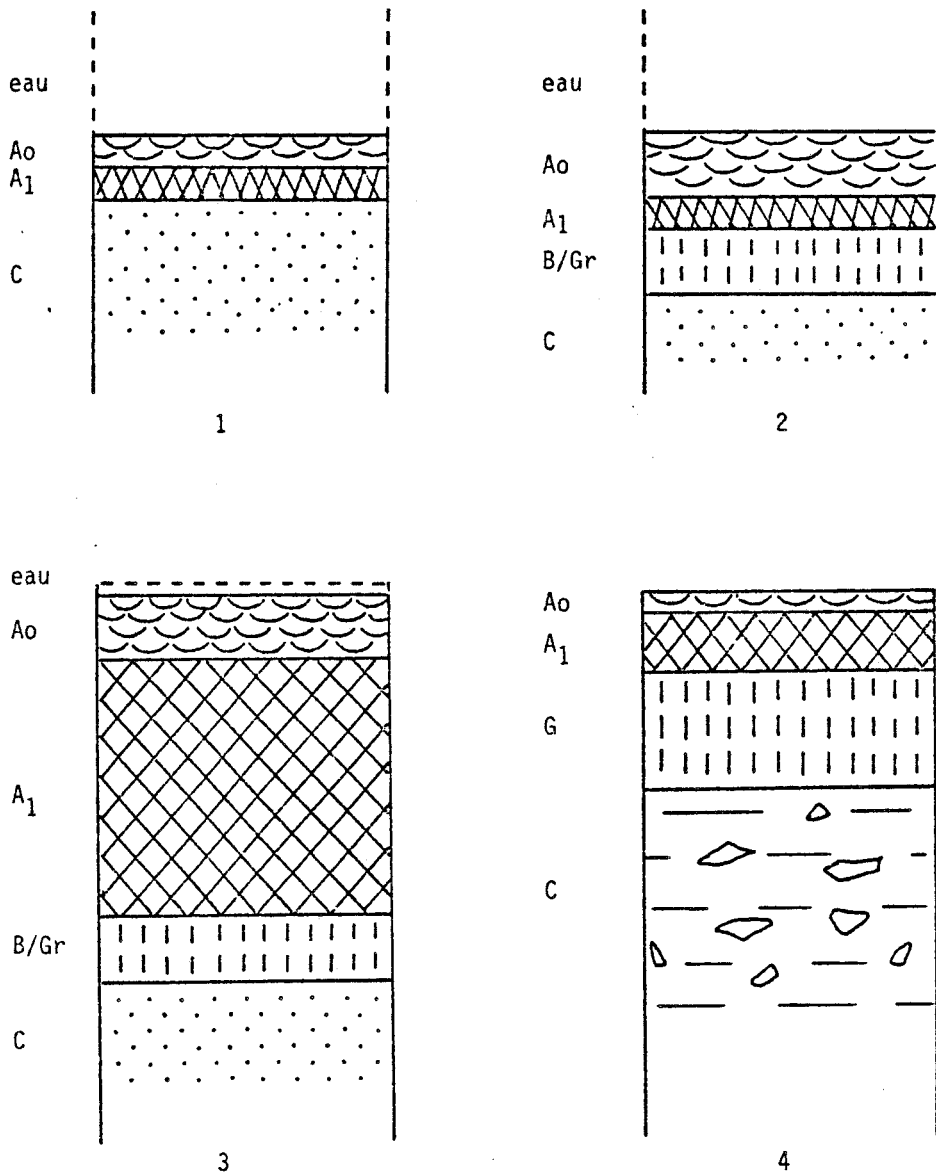
La structuration du profil est plus nette ; à la marge interne de la phragmitaie se dépose de la matière organique (horizon A<sub>0</sub>) qui se fragmente, se transforme fortement et se mélange à de l'argile (horizon A<sub>1</sub>) ; une accumulation d'argile grise enrichie en fer ferreux se produit au contact du substrat sablonneux : cet horizon a l'apparence d'un gley réduit et je l'appellerai B/Gr. L'ensemble du profil est peu réducteur.

<sup>1</sup>

L'analyse de la teneur en carbone et en azote a été réalisée pour 58 échantillons selon la méthode ANSTETT (in DUCHAUFOR 1965) par Monsieur SAJOT, Ingénieur agricole à Nevers, auquel j'exprime mes très vifs remerciements.



FIGURE 55  
FORMATION DES SOLS TOURBEUX



1-2-3 : formation d'un sol à fen

4 : sol à anmoor



horizons	teneur en matière organique (%)	fraction très fine (%) (< 0,125 mm)	fraction grossière (%) (> 2 mm)	potentiel d'oxydo-réduction (mV)
A <sub>0</sub> (10 cm)	53,1	54,1	13,4	- 10
A <sub>1</sub> (5 cm)	9,3	71,4	1,6	0
B/Gr (10 cm)	2,4	83,7	0,5	- 10

profil 3 (étang de Menetou-Salon, 274)

Réalisé au sein même de la phragmitaie, sous une très faible épaisseur d'eau (1 cm), ce profil est caractérisé par l'épaisseur des horizons humifères qui constituent une sorte de tourbe fibreuse appelée *fen*. On remarque que l'horizon A<sub>0</sub> où se situent les rhizomes de *Phragmites australis* présente un potentiel positif (conditions d'oxydation) ; l'épaisseur de l'horizon A<sub>1</sub> est accentuée par la présence du chevelu des racines (rhizosphère) qui ne pénètrent pas dans l'horizon argileux B/Gr.

horizons	teneur en matière organique (%)	fraction très fine (%)	fraction grossière (%)	potentiel d'oxydo-réduction (mV)
A <sub>0</sub> (10 cm)	86,2	18,3	42,3	+ 60
A <sub>1</sub> (40 cm)	66,7	12,2	27,4	0
B/Gr (10 cm)	14,2	95,9	0,3	- 30

Des sols analogues se forment dans certaines cariçaies (cariçaies à *Carex vesicaria*, à *Carex elata* ) et dans les marécages à *Equisetum fluviale*.

profil 4 (étang de Villemenant, 279)

Dans les parties exondées de façon prolongée ou en permanence mais alors soumises à l'action des variations de niveau de la nappe phréatique, se constituent des sols hydromorphes à gley plus ou moins oxydé (taches rouilles) et à *anmoor* : la matière organique forme un horizon A<sub>1</sub> épais,

compact en noir, réducteur alors que l'horizon  $A_0$  est peu épais. Ce type de sol est fréquent sur les substrats acides, dans les aulnaies, les taillis de *Salix cinerea*, dans certaines cariçaies (*Carex rostrata*, *Carex acutiformis*).

. formation des sols à *gyttja* et à *dy*<sup>1</sup> (fig. 56)

Le substrat des étangs est généralement meuble : il constitue un *régosol* (DUCHAUFOR 1965) s'il est de nature sablonneuse et un *protopédon* (KUBIENA 1953) s'il est de nature argileuse, carbonaté ou non. Des groupements pionniers s'installent selon la nature du substrat (profil 1, étang Billot, 260 ; profil 2, étang du Chazeau, 327). Ces sols non évolués sont généralement oxydés surtout si la fraction grossière prédomine : cela favorise la minéralisation de la matière organique provenant de la décomposition des végétaux qui s'y installent, généralement dépourvus ou presque de tissus lignifiés ; la présence de carbonates a également une action favorisante. Cependant, il peut arriver que de la matière organique s'accumule devenant alors un *sapropel* noir ou brun, malodorant : ce type de sédiment, rare dans un étang, se rencontre dans les mares et les fossés où abondent les Lemnacées et les Algues filamenteuses.

Parallèlement au développement de la végétation de l'étang, la production de matière organique augmente, surtout si des héliophytes apparaissent. Des débris et des particules de matière organique sont entraînés vers le centre de l'étang et sédimentent en même temps que des colloïdes et suspensoïdes argileux. Ainsi, même en l'absence d'hydrophytes sur toute l'étendue du fond d'un étang, se constitue un horizon  $A_1$  plus ou moins riche en matière organique qui s'épaissit progressivement (profil 3, étang Michot, 313 ; profil 4, Palissonnet, 281).

---

<sup>1</sup> Les termes de *gyttja* et de *dy* ont été introduits par VON POST (1862) (*in* HANSEN 1959 qui en a précisé le sens et les caractères).

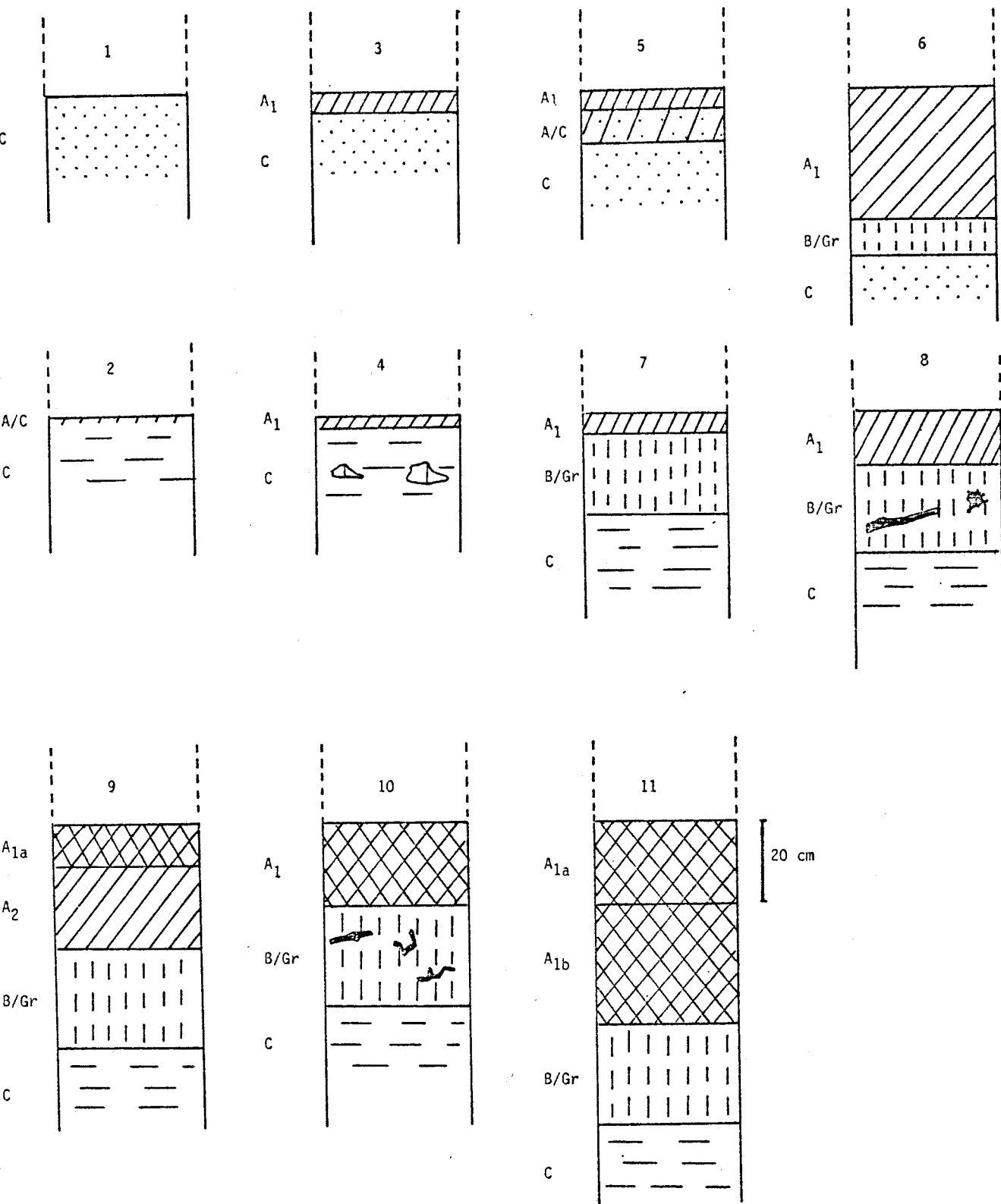


FIGURE 56 - FORMATION DES SOLS AQUATIQUES A GYTTJA ET A DY

1-3-5-6 : formation d'un sol à gyttja sur régosol  
 2-4-7-8 : formation d'un sol à gyttja sur protopédon  
 9-10-11 : évolution d'un sol à gyttja en sol à dy



	horizons	teneur en matière organique (%)	fraction très fine (%)	fraction grossière (%)	potent d'oxyd. réduction
Michot	A <sub>1</sub> (5 cm)	33,0	53,0	1,2	- 130
	C	7,4	37,3	2,6	- 100
Palissonnet	A <sub>1</sub> (2 cm)	17,8	96,0	1,4	- 80
	C	9,9	94,4	1,5	- 110

Les processus de minéralisation de la matière organique se déroulent au sein de l'horizon A<sub>1</sub> pendant que la sédimentation se poursuit. Il en résulte soit une migration de l'argile et du fer réduit dans le substrat s'il est sablonneux (horizon A/B du profil 5, étang du Merle, 291), soit un résidu argileux dont la coloration grise est due à l'accumulation du fer à l'état réduit : c'est l'horizon B/Gr<sup>1</sup> (profil 6, étang Neuf à Paray-le-Frésil, 172). L'horizon A<sub>1</sub>, dont l'épaisseur peut atteindre quelques dizaines de cm, constitue le *gyttja*, sur lequel s'implantent de nombreux groupements d'hydrophytes des *Potametea* et des *Charetea*. L'épaisseur de l'horizon B/Gr peut devenir importante si les processus de minéralisation sont rapides, en particulier dans les étangs dont les eaux sont riches en calcium (profil 7, étang de Garigny, 270). Ainsi, l'épaisseur de l'horizon B/Gr augmente avec le temps jusqu'à masquer tout à fait la nature initiale du substrat. On y rencontre parfois des restes incomplètement décomposés de rhizomes d'hélophytes en place ou de fruits de *Trapa natans* (profil 8, étang de Javoulet, 240) : c'est la preuve que cet horizon B/Gr provient de la transformation du *gyttja* par destruction de la matière organique, excepté pour quelques fragments qui se trouvent ainsi fossilisés.

<sup>1</sup>

L'horizon B/Gr est beaucoup plus pauvre en eau que l'horizon A<sub>1</sub> probablement à cause du tassement produit sous l'effet du poids de la vase. Après déshydratation complète au laboratoire, les échantillons présentent souvent une texture poreuse et une certaine friabilité consécutives à la disparition de la matière organique ; ces caractères distinguent l'argile de l'horizon B/Gr de celle du protopédon qui est compacte et cassante après déshydratation.

Les résultats des analyses faites dans les horizons superposés montrent bien cette évolution pédogénétique (tab. 119).

Lorsque l'apport en matière organique devient très important, ce qui se produit en présence d'une végétation bien développée d'hélophytes édificatrices (*Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, *Carex lasiocarpa*, *Carex elata*), la vitesse de sédimentation devient trop élevée par rapport à la vitesse de minéralisation de la matière organique. De la matière humique colloïdale et en suspension colore l'eau en brun (conditions dystrophiques) et sa sédimentation donne une vase brune, à texture spongieuse ou floconneuse appelée *dy*<sup>1</sup>. Le gyttja est peu à peu remplacé par le dy. L'horizon A<sub>1</sub> s'enrichit en matière organique (profil 9, étang Gouffier, 296) : sa couleur passe du gris au marron et la partie supérieure est formée par un sédiment brun-noirâtre et très fin, réducteur. L'ensemble surmonte l'horizon B/Gr. Lorsque la charge de l'eau en matière organique s'élève encore, il se produit une formation de dy (profil 10, étang de Javoulet, 240) au sein duquel peuvent se différencier des sous-horizons (profil 11, étang de Javoulet).

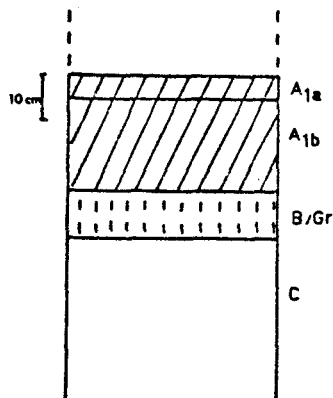
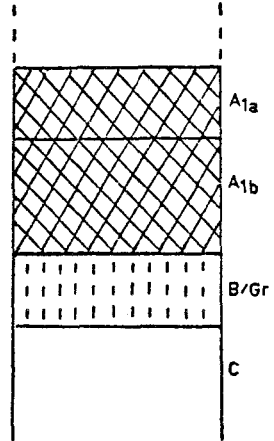
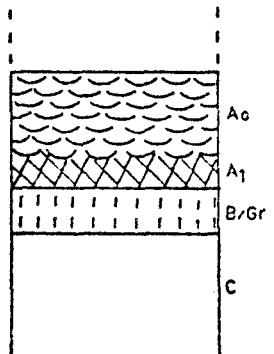
Le dy est un sédiment riche en matière organique (plus de 50 % du poids sec) ce qui est mal supporté par la plupart des hydrophytes, du *Potamion* et des *Charatea*. *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton lucens*, *Nymphaea alba* peuvent y enfouir leur rhizome et parmi les hélophytes, *Typha angustifolia* paraît s'adapter plus facilement à l'accumulation de matière organique que *Scirpus lacustris*. Le tableau 119 donne les résultats des analyses se rapportant aux horizons d'un sol à dy où un peuplement à *Nymphaea alba* s'est substitué à un peuplement à *Nuphar lutea*, le premier étant probablement favorisé par son rhizome enfoui alors que le second possède un rhizome superficiel. On constate la très forte teneur en matière organique du dy mais la fraction fine n'est pas prédominante : cela est dû à la sédimentation, en plus de la matière humique colloïdale ou en suspension, de fragments végétaux divers (débris de feuilles, fragments de tiges décomposés). Par ailleurs, il n'existe pas de passage progressif du dy à l'horizon

---

<sup>1</sup>

Le dy est un sédiment très riche en eau qui devient compact et cassant après déshydratation.

TABLEAU 119 - COMPARAISON DES PRINCIPAUX TYPES DE SOLS AQUATIQUES D'ORIGINE BIOLOGIQUE

Sol à GYTJA		Etang Neuf, la Collancelle, n°300 ; groupement à <i>Typha angustifolia</i> ; épaisseur d'eau : 60 cm					
	horizons	teneur en matière organique (% poids sec)	teneur en eau (%)	fraction > 2 mm (%)	fraction < 0,125 mm (%)		
	A <sub>1a</sub>	35,2	75,1	17,7	63,6		
	A <sub>1b</sub>	28,8	78,1	5,9	77,1		
	B/Gr	15,9	48,6	0,2	94,1		
	C	7,4	40,7	1,2	94,5		
		horizons	C %	N %	C/N	pH	potentiel d'oxydo-réduction (mV)
		A <sub>1a</sub>	114,4	8,8	13	6,1	- 80
		A <sub>1b</sub>	105,8	8,4	12,6	6,1	- 35
		B/Gr	44,1	3,9	11,3	6,1	- 60
		C	9,8	1,6	6,1	6,8	- 110
<p>Au sein du gyttja la fragmentation et la minéralisation de la matière organique ; au terme du processus l'argile résiduelle enrichie en fer ferreux constitue un horizon B/Gr sur le substrat argileux C</p>							
Sol à DY		Etang Gouffier, la Collancelle, n°296 ; groupement à <i>Nuphar lutea</i> ; épaisseur d'eau : 60 cm					
	horizons	teneur en matière organique (% poids sec)	teneur en eau (%)	fraction > 2 mm (%)	fraction < 0,125 mm (%)		
	A <sub>1a</sub>	65,9	90,6	14,5	39,4		
	A <sub>1b</sub>	62,2	89,5	5,6	37,5		
	B/Gr	9,6	52,7	0	95,5		
	C	9,3	47,0	3,1	94,0		
		horizons	C %	N %	C/N	pH	potentiel d'oxydo-réduction (mV)
		A <sub>1a</sub>	270,6	21,4	12,6	6,4	- 90
		A <sub>1b</sub>	307,6	21,5	14,3	6,1	- 130
		B/Gr	12,9	1,8	7,2	6,5	- 20
		C	-	-	-	6,5	- 120
<p>Il n'existe pas de transition entre A<sub>1b</sub> et B/Gr ; l'accumulation de la matière organique l'emporte sur la minéralisation.</p>							
Sol à FEN		Etang Gouffier, la Collancelle, n°296 ; groupement à <i>Phragmites australis</i> ; épaisseur d'eau : 20 cm					
	horizons	teneur en matière organique (% poids sec)	teneur en eau (%)	fraction > 2 mm (%)	fraction < 0,124 mm (%)		
	A <sub>0</sub>	63,4	86,7	46,1	29,4		
	B/Gr	16,5	52,7	0	95,5		
	C	9,3	47,0	3,1	94,0		
		horizons	C %	N %	C/N	pH	potentiel d'oxydo-réduction (mV)
		A <sub>0</sub>	282,9	22,8	12,4	5,7	- 30
		B/Gr	42,0	4,8	8,8	6,1	- 120
		C	-	-	-	6,5	- 120

Un exemple démonstratif de cette évolution et de l'existence de paliers et de seuils est donné par la comparaison de la végétation et du sédiment des étangs de la Collancelle (Nièvre) : étangs de Vaux, étang Neuf, étang Gouffier (fig. 1 et 2; tab. 119) établis sur le même type de substrat argileux. Sur le protopédon des étangs de Vaux s'implantent le *Caricetum vesicariae*, l'*Eleocharitetum palustris*, le *Scirpetum lacustris*, diverses associations du *Potamion* (*Potametum graminei*, *Potamo -Najadetum marinae*). Un gyttja se forme, colonisé par le *Trapetum natantis*. L'évolution a été plus rapide dans l'étang Neuf, moins vaste et dont les variations de niveau sont faibles : les ceintures d'hélophytes ont pris de l'extension ; l'accumulation du fen s'est produite dans les parties colmatées et envahies par la cariçaie. Dans la partie interne, l'accumulation du gyttja est devenue importante avec, parallèlement, l'implantation du *Nitelletum flexilis* et plusieurs associations du *Nymphaeion* et du *Potamion* : la diversité des associations et la richesse floristique sont à leur maximum et l'évolution paraît lente (palier). Un seuil a été franchi dans l'étang Gouffier avec l'installation du *Phragmitetum communis* qui, par son développement, produit une grande quantité de matière organique ; le sédiment de type fen s'accumule accentuant le colmatage ; la matière humique surabondante a transformé le gyttja en dy favorable à l'extension du *Nymphaeëtum albae*.

#### b) Relations entre les caractères du sol et la végétation

S'il nous est apparu que certains groupements sont bien liés à un type de sol déterminé (le *Phragmitetum communis* produit un sol à fen, le *Charetum contrariae* s'installe sur un protopédon, le *Littorelletum communis* s'établit sur un régosol), la connaissance de la nature du sol ne semble pas suffisante pour interpréter l'influence des facteurs édaphiques sur la distribution des espèces et des associations : le gyttja, par exemple, sert de support à de nombreuses associations des *Potametea* et des *Charetea*. J'ai donc analysé leur comportement écologique vis-à-vis d'un certain nombre de facteurs caractérisant les divers sols aquatiques.



Comme les prélèvements ont été faits au niveau des groupements, cette étude a un caractère synécologique ; toutefois, on peut en tirer des conclusions sur le comportement auto-écologique des espèces dominantes dans la mesure où, elles sont des espèces fondamentales (BAUDIERE 1970) aussi bien pour la physionomie que pour la dynamique de la végétation et du sédiment. La plupart des profils synécologiques ont été déjà présentés lors de la description des unités phytosociologiques (chap. II). Il est évident que se trouvent exclues les espèces et les associations indépendantes du substrat et du sédiment.

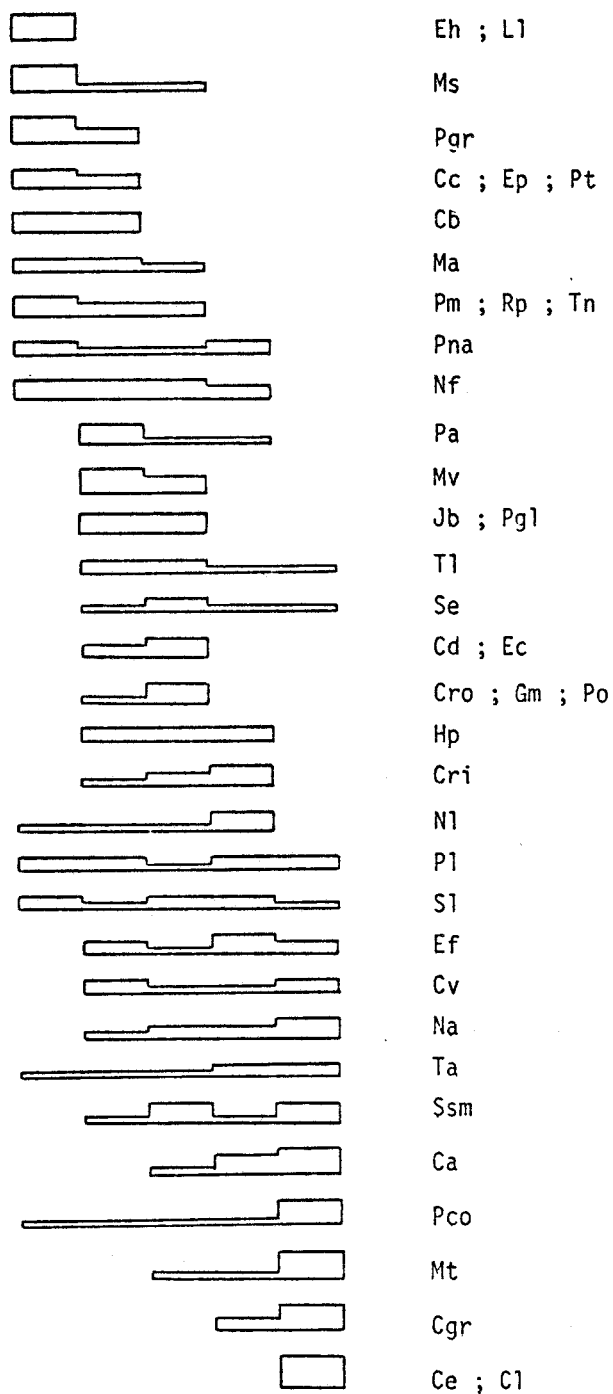
### - Teneur en matière organique

Elle a été évaluée en calcinant les échantillons pendant 20 mn à 600°C. Les valeurs obtenues par la mesure de la différence pondérale (perte au feu) donnent la teneur en matière organique avec une bonne approximation bien que les résultats soient en excès par suite de la libération d'eau de constitution de certains minéraux. Pour 66 échantillons analysés, le coefficient de corrélation entre la perte au feu et la teneur en matière organique est très significatif ( $r = + 0,93$ ) et la droite de régression de la teneur en carbone (exprimée en %) fonction de la teneur en matière organique (exprimée en %) obtenue par perte au feu à 600°C a pour paramètres :  $y = 0,4 x + 5,2$ .

L'examen des profils synécologiques permet la constitution de 3 groupes (fig. 57) :

- des associations de milieu pauvre en matière organique (oligo-humiques) où l'on trouve les associations qui s'implantent sur les régosols (associations des *Littorelletea* et quelques associations des *Potametea* comme le *Myriophylletum alterniflori*, le *Ranunculetum peltati*) et sur les protopédons (associations des *Charetea* et des associations des *Potametea*) ;
- des associations de milieu moyennement riche en matière organique (mésohumiques) : elles s'installent sur un gyttja ; ce sont les plus nombreuses ;

FIGURE 57 - PROFILS SYNECOLOGIQUES ; EN FONCTION DE LA TENEUR EN MATIERE ORGANIQUE



0 20 40 60 80 100 %



- des associations qui se rencontrent sur les milieux riches ou très riches en matière organique tel que le fen et le dy (polyhumiques) qu'elles contribuent souvent à former ou à entretenir. Ces associations édifiatrices sont principalement composées par des héliophytes ; seul le *Nymphaeëtum albae* appartient à la végétation d'hydrophytes. On remarque, cependant, que ces associations sont très tolérantes pour les teneurs en matière organique et elles peuvent même coloniser des supports dépourvus de matière organique ; leur optimum est déplacé vers les fortes teneurs car elles sont capables de les supporter sans subir la concurrence des autres associations.

#### - Granulométrie

L'introduction de ce paramètre m'apparaît indispensable puisque la dimension des éléments organiques et surtout minéraux du substrat et du sédiment est susceptible de jouer un rôle important aussi bien pour la fixation et la nutrition minérale des macrophytes que pour l'activité biologique des microorganismes, en relation avec la facilité de circulation plus ou moins élevée des gaz dissous et des ions (WURTZ 1962). Cette analyse granulométrique permet non seulement de distinguer les régosols et les protopédons : elle introduit un élément de discrimination au sein des horizons enrichis en matière organique (gyttja, dy, fen) d'autant plus important que c'est à leur niveau que s'étale l'appareil végétatif souterrain.

J'ai donc réalisé l'analyse granulométrique des échantillons par une méthode sommaire de lavage sur une colonne de tamis choisis non pas dans le cadre d'une étude de sédimentologie mais dans un contexte biologique ; pour cela j'ai considéré :

- la fraction grossière (éléments dont la taille dépasse 2 mm),
- la fraction moyenne (0,5 - 2 mm),
- la fraction fine (0,5 - 0,125 mm),

- la fraction très fine (particules de taille inférieure à 0,125 mm) ; cette dernière comporte donc les sables très fins, les limons et les argiles ainsi que de la matière organique.

Un sol ou un horizon peut donc être caractérisé par son spectre granulométrique.

La nature des particules étant minérale ou organique, l'étude granulométrique seule conduit à rassembler dans un même groupe caractérisé par la prédominance de la fraction grossière, les profils synécologiques<sup>1</sup> des associations des sols sablonneux (*Littorelletum*, *Elatinetum*) et ceux des associations des sols à fen (*Phragmitetum communis*, *Caricetum gracilis*), ce qui n'est guère satisfaisant. La prise en compte simultanée de la teneur en matière organique et du spectre granulométrique, et plus précisément la proportion de la fraction très fine, est beaucoup plus significative quant à la représentation des caractères édaphiques puisqu'elle permet de distinguer les différents types de sols (fig. 58). Le diagramme 19 obtenu par la projection des nombreux échantillons analysés en tenant compte de ces deux paramètres met en évidence les types de sols aquatiques et leurs relations pédogénétiques. Une série est constituée par les protopédons, les sols à gyttja, les sols à dy et les sols à fen : elle est marquée par l'accroissement de la teneur en matière organique et la diminution de la fraction très fine ; une autre série a pour départ les régosols (sableux et argilo-sableux) et, par l'intermédiaire des sols à gyttja, elle converge aussi vers les sols à fen. L'horizon B/Gr résultant de la minéralisation de la matière organique du gyttja et de l'accumulation d'argile et de fer réduit se projette dans le groupe des protopédons, constituant ainsi un néo-substrat dans lequel la rhizosphère ne pénètre que très rarement. Les principaux caractères des sols aquatiques peuvent donc se déduire de ce diagramme (tab. 120).

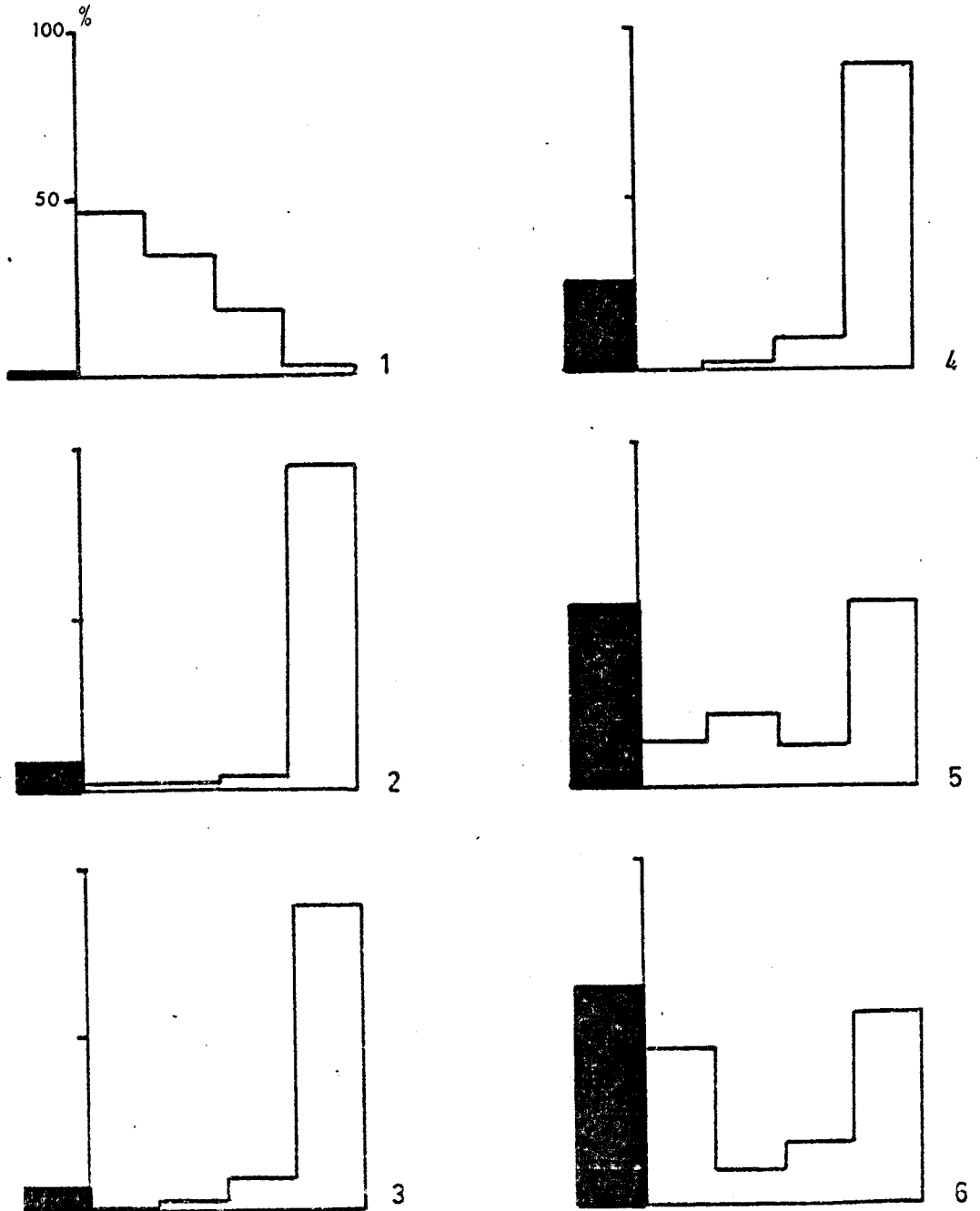
<sup>1</sup>

La détermination des profils synécologiques à partir des spectres granulométriques nécessite une série de transformations après codage des valeurs des 4 classes des spectres selon l'échelle suivante : 0-10 % : 1 ; 10-25 % : 2 ; 25-50 % : 3 ; 50-75 % : 4 ; 75-90 % : 5 ; 90-100 % : 6. Un exemple est donné dans l'annexe V A.

FIGURE 58

COMPARAISON DES DIFFERENTS TYPES DE SOLS AQUATIQUES D'APRES :

- la teneur en matière organique (en noir)
- la proportion des fractions granulométriques (la fraction la plus fine est à droite de chaque histogramme)



1. régosol  
2. protopédon  
3. horizon B/Gr

4. gyttja  
5. dy  
6. fen

DIAGRAMME 19 - TYPES DE SOLS AQUATIQUES DEFINIS PAR LA TENEUR EN MATIERE ORGANIQUE ET PAR LA PROPORTION DE LA FRACTION TRES FINE

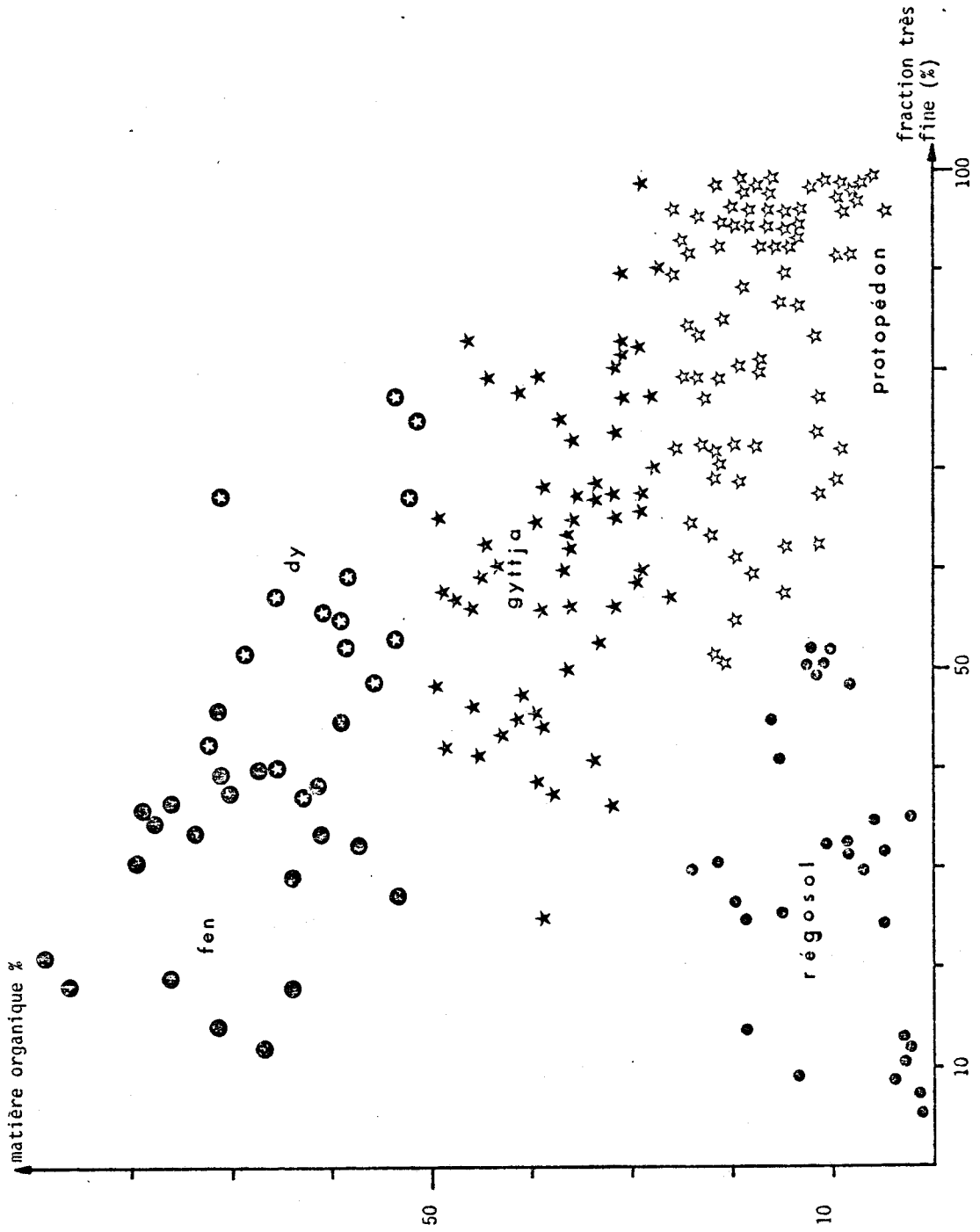


TABLEAU 120  
TENEUR EN MATIERE ORGANIQUE ET PROPORTION DE  
LA FRACTION TRES FINE DANS LES SOLS AQUATIQUES

sols ; horizons	matière organique % (par perte au feu à 600°)	fraction très fine % ( < 0,125 mm)
régosol (sableux ; argilo-sableux)	< 25	< 50
protopédon ; horizon B/Gr	< 25	> 50
gyttja	25 - 50	> 25
dy	50 - 75	25 - 75
fen	> 50	< 50

Le diagramme 20 représente la dispersion des associations d'hydrophytes caractérisées par les échantillons prélevés au niveau de l'horizon où se situe leur appareil souterrain. Pour des raisons de lisibilité n'ont été représentés que les points moyens des associations indiqués dans le tableau 121 ; les signes distinguent les alliances phytosociologiques dont font partie les associations.

On remarque que :

- les régosols sont occupés par des associations de l'*Eleocharition acicularis* ;
- les protopédons sont colonisés par la plupart des associations du *Potamion*, du *Nitellion* et par des associations du *Nymphaeion* comme le *Trapetum natantis*, le *Polygonetum amphibii* ;
- les sols à gyttja portent le *Potametum lucentis* et les associations du *Nymphaeion* représentées par le *Potametum natantis*, le *Nupharetum luteae* et le *Nymphaeetum albae*, cette dernière s'installant sur le dy.

Le diagramme 21 distribue les échantillons correspondant aux associations de la classe des *Phragmitetea* : elles constituent une série écologique en fonction de la teneur en matière organique du sédiment.

Chaque signe correspond à l'analyse d'un échantillon appartenant à une association d'hydrophytes. Les valeurs moyennes ont été désignées. Par comparaison avec le diagramme 19, on remarque que les associations des *Littorelletea* (Eh, LI) occupent les régosols ; que la plupart des associations du *Potamion* et du *Nymphaeion* sont installées soit sur des protopédons soit sur des sols à gyttja. Les associations de *Nymphaeacées* (N1, Na) se trouvent plus fréquemment sur les sols à dy.

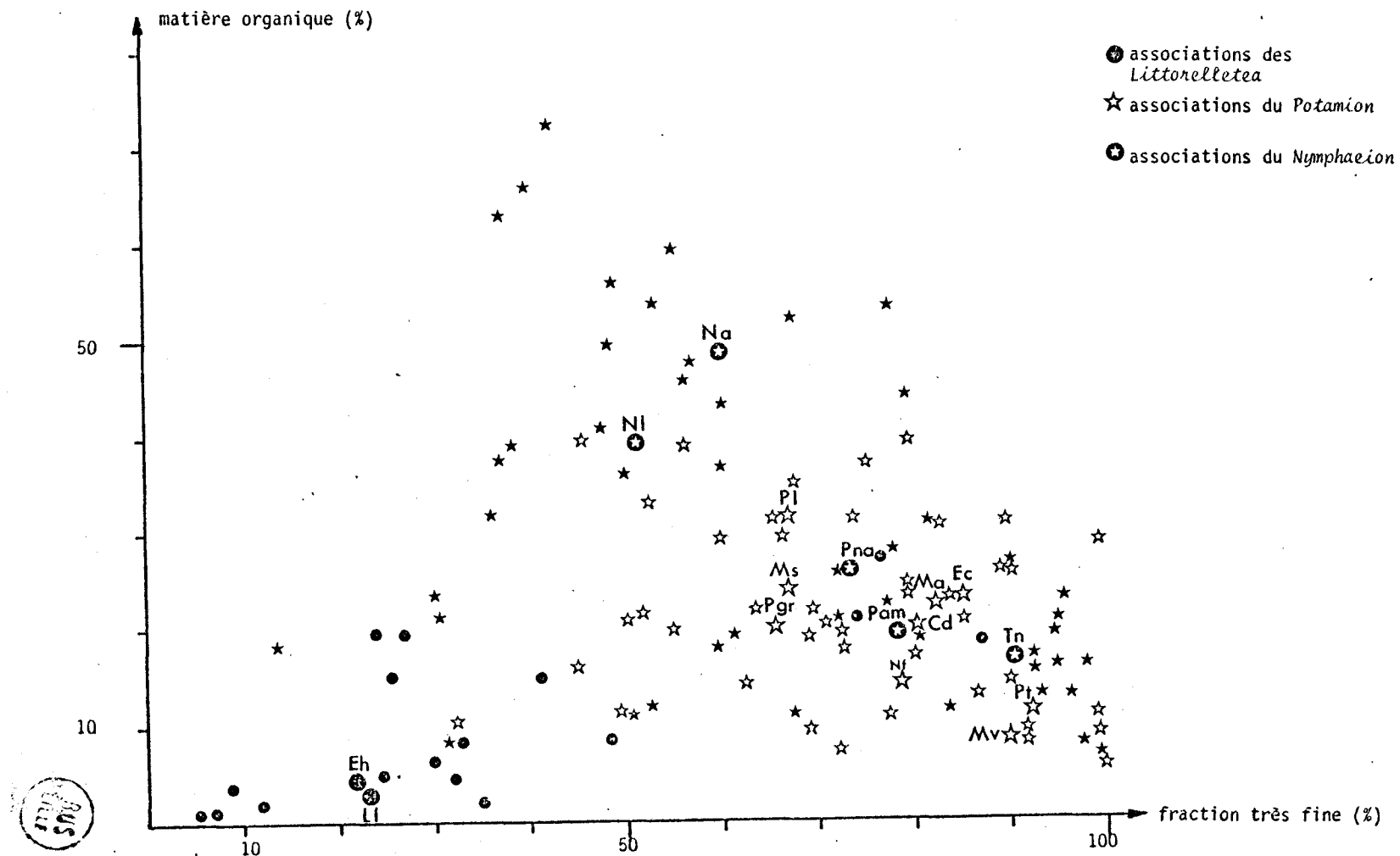


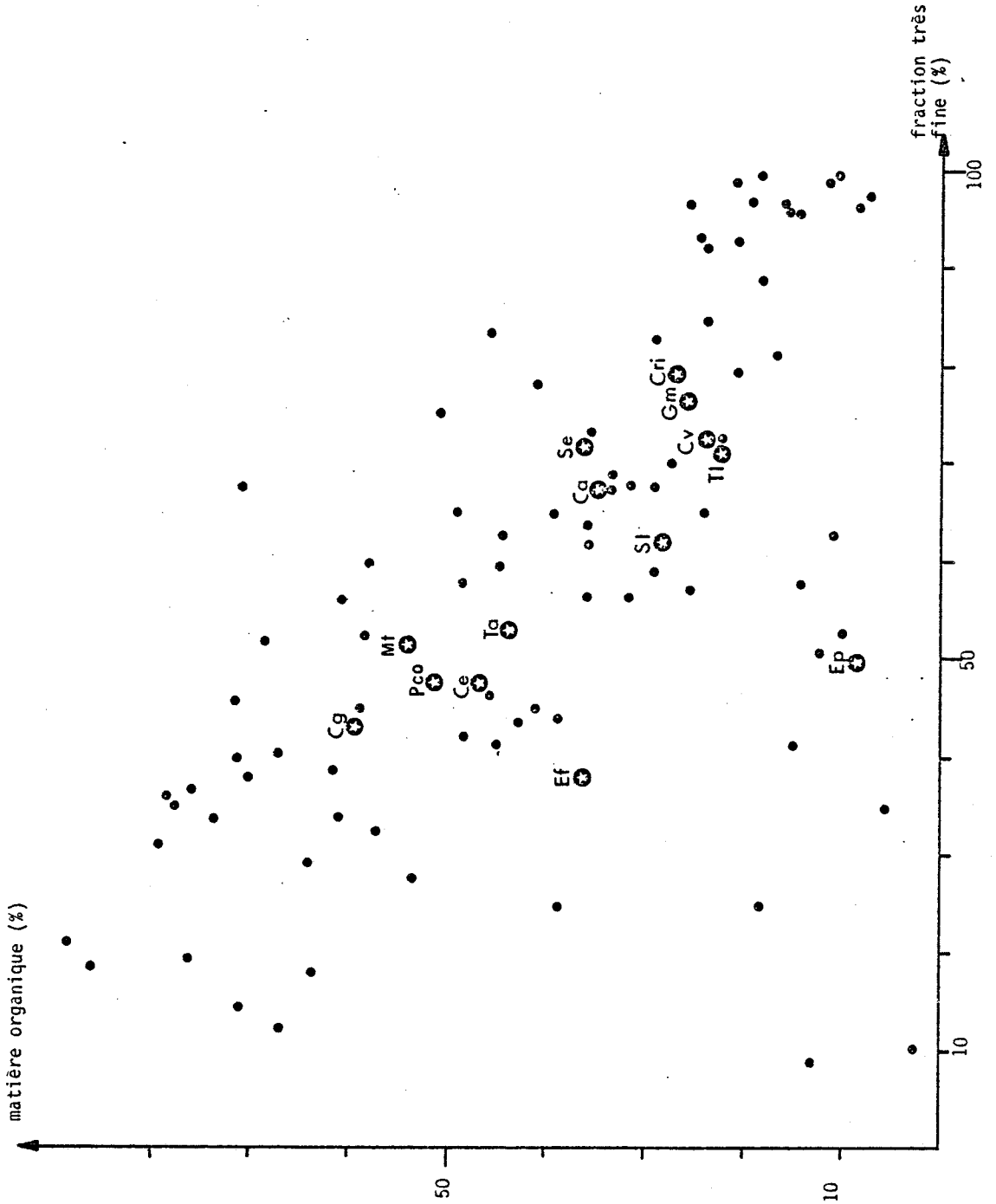


TABLEAU 121  
TENEUR EN MATIERE ORGANIQUE ET PROPORTION DE LA FRACTION  
TRES FINE DANS L'HORIZON QUI SUPPORTE LES ASSOCIATIONS

Associations et abréviations	Nombre d'échantillons analysés	teneur moyenne en matière organique %	proportion moyen de la fraction t fine %	
<i>Caricetum acutiformis</i>	Ca	2	33,1	66,3
<i>Caricetum gracilis</i>	Cg	5	59,3	43,8
<i>Caricetum elatae</i>	Ce	6	49,7	47,1
<i>Caricetum ripariae</i>	Cri	6	26,6	78,9
<i>Caricetum vesicariae</i>	Cv	6	22,0	71,3
<i>Eleocharitetum palustris</i>	Ep	2	8,5	49,9
<i>Equisetum fluviatilis</i>	Ef	5	35,9	37,7
<i>Glycerietum maximae</i>	Gm	3	25,4	75,5
<i>Menyanthetum trifoliatae</i>	Mt	3	55,8	49,9
<i>Phragmitetum communis</i>	Pco	8	53,0	46,9
<i>Scirpetum lacustris</i>	Sl	10	27,5	61,9
<i>Sparganietum erecti</i>	Se	11	35,3	73,8
<i>Typhetum angustifoliae</i>	Ta	6	45,8	51,3
<i>Typhetum latifoliae</i>	Tl	3	21,0	73,9
<i>Ceratophylletum demersi</i>	Cd	5	20,0	79,7
<i>Charetum braunii</i>	Cb	2	8,9	17,3
<i>Elodeetum canadensis</i>	Ec	7	22,1	83,6
<i>Elatinetum hexandrae</i>	Eh	3	4,3	23,4
<i>Littorelletum lacustris</i>	Ll	7	4,0	23,5
<i>Myriophylletum alterniflori</i>	Ma	3	21,8	80,3
<i>Myriophylletum spicati</i>	Ms	3	22,6	66,2
<i>Myriophylletum verticillati</i>	Mv	4	19,7	89,5
<i>Nitelletum flexilis</i>	Nf	9	14,4	78,0
<i>Nupharetum luteae</i>	Nl	15	38,8	51,0
<i>Nymphaeetum albae</i>	Na	9	48,4	59,8
<i>Pilularietum globuliferae</i>	Pgl	4	21,3	65,3
<i>Polygonetum amphibii</i>	Pa	9	20,4	77,1
<i>Potametum lucentis</i>	Pl	8	30,1	66,7
<i>Potamo -Najadetum marinae</i>	Pm	4	21,4	73,2
<i>Potametum natantis</i>	Pn	9	25,7	72,2
<i>Potametum trichoidis</i>	Pt	3	9,2	90,6
<i>Trapetum natantis</i>	Tn	9	16,1	89,3



Excepté l'*Eleocharitetum palustris* (Ep) qui préfère les régosols, la plupart des associations des *Phragmitetea* se développent sur un sol à gytja, enrichi en matière organique mais aussi sur les protopédons qu'elles commencent à coloniser. On remarque, par comparaison avec le diagramme 19, que certaines associations sont productrices de fen (Cg, Mt, Pco, Ce).



Plusieurs colonisent un substrat de type protopédon qu'elles contribuent à transformer par enrichissement en matière organique ; d'autres se développent sur un gyttja ou sur un dy ; les associations dont la capacité édificatrice est la plus forte produisent un fen. Seul l'*Eleocharitetum palustris* se distingue par son aptitude à coloniser les régosols mais le *Scirpetum lacustris* s'y trouve souvent.

Il existe donc une relation entre la constitution du sédiment et la nature des associations végétales : leur évolution est liée. Ainsi se trouve confirmée l'esquisse dynamique présentée à l'issue de l'étude symphytosociologique (p.306 ).

#### - Rapport carbone-azote (C/N)

Le rapport C/N est un indicateur précieux de la vitesse de minéralisation de la matière organique et donc de l'activité biologique du sédiment puisque ce processus fait augmenter la teneur relative en azote (DUCHAUFOR 1965). Combiné avec la teneur en matière organique, il constitue un bon critère du degré de minéralisation dans un horizon déterminé. Le tableau 122 donne les valeurs moyennes obtenues après analyse des échantillons.

TABLEAU 122  
VALEUR DU RAPPORT C/N POUR LES SOLS AQUATIQUES

type de sol	nombre d'échantillons	teneur moyenne en matière organique %	C/N moyen
fen	9	64,6	14,2
dy	11	57,7	14,5
gyttja	11	22,7	11,2
protopédon	12	10,0	10,4
horizon B/Gr	3	21,1	12,8

Le fen et le dy présentent un rapport C/N élevé ; l'activité minéralisatrice y est faible et on comprend l'importance des espèces édifiatrices de fen lors de la formation d'un écotone : l'accumulation de matière organique, en s'accélégrant, aboutit à l'envasement par le dy puis au comblement de l'étang par le fen, lorsque la succession des groupements n'est pas entravée. Le gyttja est un sédiment biologiquement actif et la minéralisation s'y fait en équilibre avec l'accumulation de matière organique puisque l'horizon argileux B/Gr peut être considéré comme le terme de l'évolution du gyttja. Dans cet horizon, plus réducteur, où ne pénètre pas le système racinaire, la remontée du rapport C/N dénote une diminution de l'activité biologique. Dans les protopédons, colonisés par de nombreuses espèces, l'activité biologique est la plus intense puisque la matière organique produite par les végétaux y est maintenue à un taux faible.

Le nombre insuffisant d'analyses ne m'a pas permis d'établir les profils synécologiques.

#### - Le potentiel d'oxydo-réduction

L'eau libre et le sédiment sont colonisés par des êtres vivants : des transformations et des échanges incessants s'y produisent. Un équilibre dynamique s'établit entre les constituants à l'état oxydé et les constituants à l'état réduit, aussi bien dans les êtres vivants eux-mêmes que dans leur milieu ambiant. Cela se traduit par des échanges d'électrons (mesurés par le potentiel d'oxydo-réduction) et par des échanges de protons (mesurés par le pH) : les deux activités sont liées et interviennent dans les oxydo-réductions.

L'activité électronique est définie selon la Convention de Stockholm (1953) (*in* MORGAN et STUMM 1970) par :

$$pE = \frac{F}{2,3RT} E_H^1$$

<sup>1</sup> F : le faraday (96500 coulombs) ; R : constante des gaz parfaits (8,21.10<sup>7</sup> erg/degé) ; T : température absolue ; E<sub>H</sub> : potentiel de l'électrode placée dans l'hydrogène moléculaire sous une pression de 1 atmosphère (10<sup>-5</sup> pascal) ; E<sub>m</sub> : valeur mesurée avec un appareil à électrode au calomel à concentration normale de KCl (appareil HEITO PP26) ; E<sub>réf.</sub> : électrode de référence au calomel dont le potentiel a pour valeur + 0,28 V.

avec  $E_H = E_m + E_{\text{réf.}}$  (en volt)

$F/2,3RT = 1/0,057$  (à 15°C)

$$\text{d'où} \quad p\epsilon = \frac{E_m + 0,28}{0,057}$$

Des valeurs nettement positives de  $p\epsilon$  indiquent une faible activité électronique et donc des conditions oxydantes alors que des valeurs faibles ou négatives sont liées à une grande activité électronique et à des conditions réductrices<sup>1</sup>. D'après les belles recherches expérimentales de MORTIMER (1941, 1942) sur les échanges entre le sédiment et l'eau, on peut situer la limite d'oxydation au niveau de l'isovolt  $E_H = + 0,24V$  (pour  $pH = 7$ ), soit  $E_m = - 0,04V$ . Comme le  $pH$  du sédiment est généralement voisin de 6 et que la baisse d'une unité de  $pH$  correspond à une augmentation de  $+ 0,058 V$  (DUSSART 1966, GOLTERMAN 1969) on voit donc que, dans nos mesures, la valeur 0 correspond assez bien à la limite entre milieu réducteur (valeurs négatives) et milieu oxydé (valeurs positives) et dans ce cas  $p\epsilon = + 4,7$ . Les observations d'ARMSTRONG (1967) faites dans des sols marécageux sont concordantes : en mesurant la diffusion de l'oxygène dans le sol, cet auteur montre que des traces d'oxygène apparaissent à partir de  $E_m = 0$  Volt à  $pH$  6 et que l'accroissement du potentiel d'oxydo-réduction est lié à l'accroissement de la diffusion de l'oxygène libre.

Toutes les mesures ( $E_m$ ) ont été faites *in situ* pendant la période végétative. Pour l'eau, les valeurs du potentiel d'oxydo-réduction, toujours positives, présentent cependant une assez grande variabilité non seulement d'un étang à l'autre mais aussi d'un groupement à l'autre pour un même étang, sans qu'il soit possible d'établir une corrélation ni avec la profondeur de l'eau ni avec la nature du groupement végétal. Les valeurs obtenues en surface s'échelonnent entre  $+ 30$  mV et  $+ 280$  mV, la plupart étant comprises entre  $+ 75$  mV et  $+ 225$  mV.

<sup>1</sup>

Dans l'eau douce en équilibre avec l'atmosphère, à  $pH = 7$ , à 15°C,  $E_H = 800$  mV et donc  $p\epsilon = + 13,6$ . La pression partielle de l'oxygène (exprimée en atmosphères) peut être calculée à partir de la relation :  $\log p O_2 = - 83,1 + 4 pH + 4 p\epsilon$  (MORGAN et STUMM 1970).

Exemples :

## - étang Bouchard (n°255) : mésotrophique

associations	profondeur de l'eau (cm)	potentiel (mV)
<i>Caricetum vesicariae</i>	5	+ 200
<i>Elatinetum hexandrae</i>	80	+ 200
<i>Trapetum natantis et Nitelletum flexilis</i>	140	+ 80

## - étang de Bizy (n°280) : eutrophique

<i>Caricetum gracilis</i>	20	+ 40
<i>Polygonetum amphibii</i>	35	+ 110
<i>Myriophylletum verticillati</i>	110	+ 140

## - étang Gouffier (n°296) : mésotrophique dystrophique

<i>Phragmitetum communis</i>	15	+ 150
<i>Scirpetum lacustris</i>	35	+ 100
<i>Nymphaeëtum albae</i>	50	+ 80

Au niveau du sédiment, les valeurs obtenues sont pour la plupart négatives, excepté pour les sols supportant les associations des *Littorelletea* et quelques associations exondées (*Caricetum vesicariae*, *Juncetum acutiflori*). L'interface eau-sédiment constitue une limite entre un milieu oxydé (l'eau) et un milieu réducteur (la vase), au moins pendant la durée de la saison végétative. Il existe donc au sein du sédiment une consommation d'oxygène plus rapide que sa diffusion à partir de l'eau. La consommation est en liaison avec l'activité biologique au sein du sédiment, non seulement celle de la faune et des microorganismes aérobies mais aussi celle des microorganismes anaérobies, ces derniers étant capables d'abaisser le potentiel d'oxydo-réduction plus encore que les microorganismes aérobies, comme l'ont montré les travaux en laboratoire de plusieurs auteurs (cités par BARBIER 1969). A la suite des recherches de MORTIMER, HUTCHINSON (1957) propose de considérer la présence ou l'absence d'une

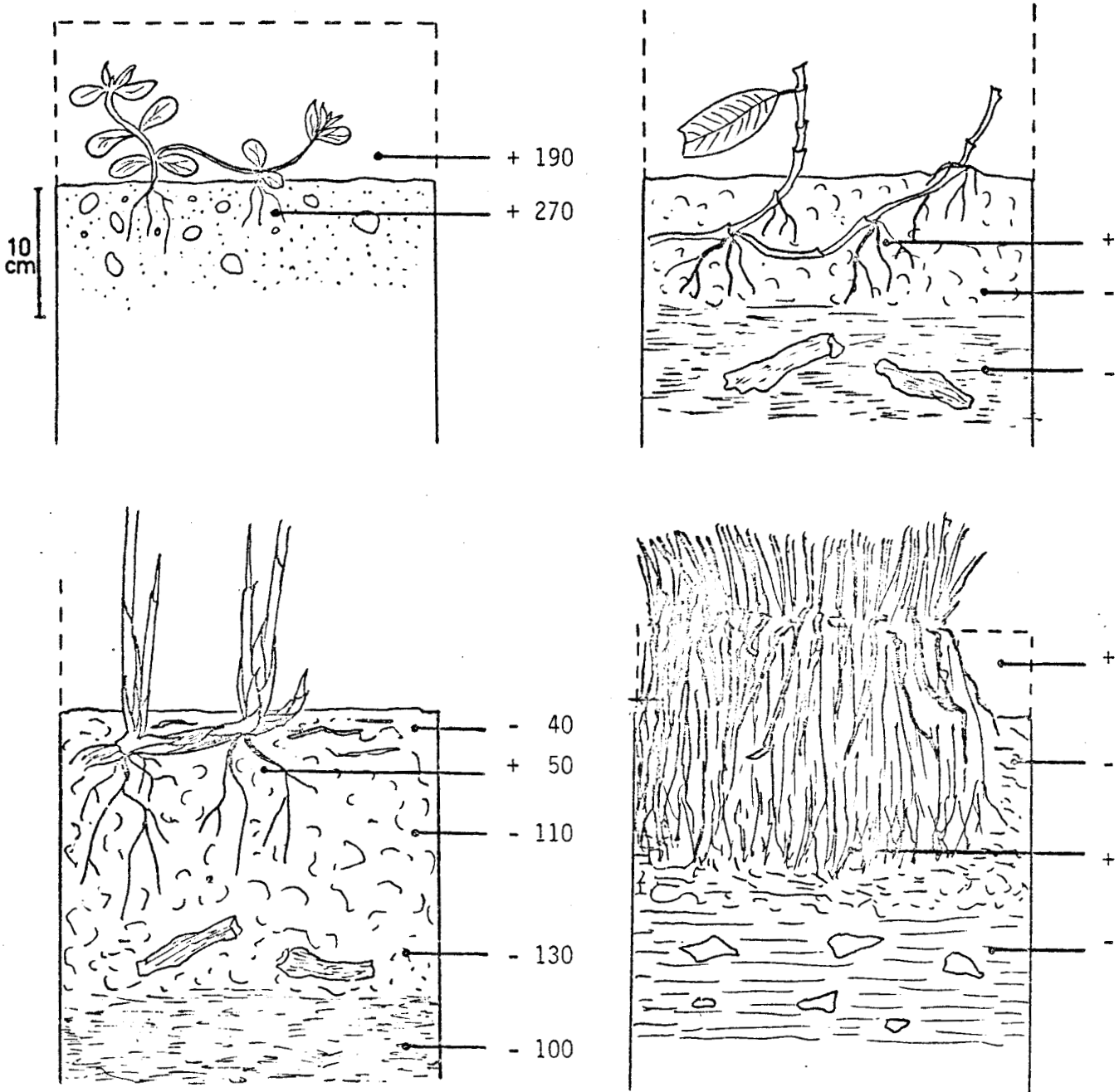


FIGURE 59

MODIFICATIONS DU POTENTIEL D'OXYDO-REDUCTION  
DU SEDIMENT PAR L'ACTIVITE DES MACROPHYTES

Une élévation du potentiel d'oxydo-réduction se produit dans la rhizosphère par suite de la diffusion d'oxygène à partir de l'appareil fixateur. Les mesures sont exprimées en millivolts (mV).



couche réduite à la surface du sédiment comme un critère essentiel pour la classification des lacs, notamment en raison des types de stratification thermique de l'eau et des incidences sur la teneur en oxygène. BERTRU (1975) pense que, dans les étangs, la formation de la zone réductrice dans la partie superficielle du sédiment est plus sous la dépendance des propriétés de l'eau et du métabolisme de la biocénose que de l'activité biologique du sédiment. Pourtant, en raison de l'épaisseur relativement faible de l'eau, son oxygénation est assurée jusqu'au niveau du sédiment et, sur un même transect, on ne remarque pas de relation directe entre le potentiel d'oxydo-réduction de l'eau et celui du sédiment.

Exemple : étang du Perray (n°200) : valeurs du potentiel d'oxydo-réduction (mV)

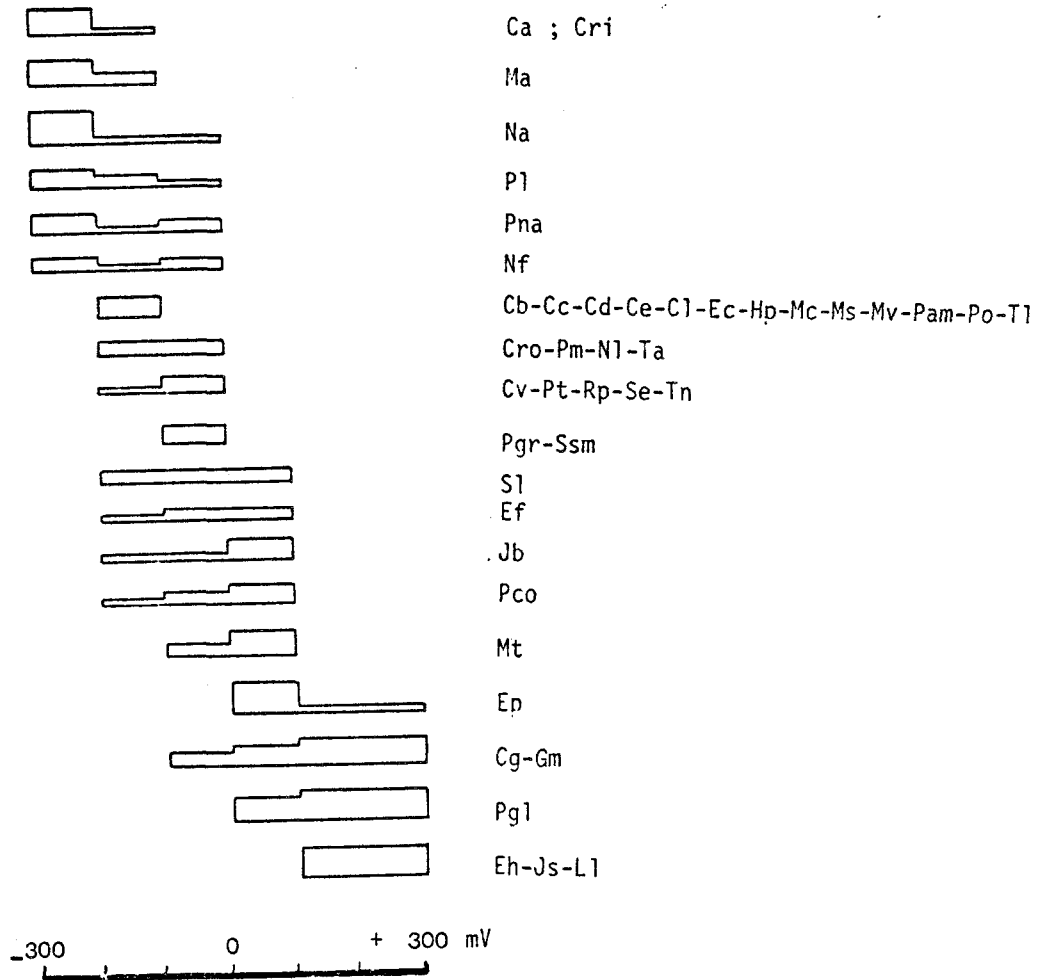
Association épaisseur de la couche d'eau	<i>Caricetum vesicariae</i> (20 cm)	<i>Scirpetum lacustris</i> (60 cm)	<i>Nitelletum flexilis</i> (160 cm)
eau	+ 130	+ 80	+ 100
sédiment	- 100	- 80	- 110

L'étude des variations des valeurs du potentiel d'oxydo-réduction dans les différents horizons d'un même profil pédologique et au sein d'un horizon donné a mis en évidence l'influence du système souterrain de plusieurs espèces : le potentiel d'oxydo-réduction est modifié au niveau de la rhizosphère et se trouve ramené localement à des valeurs positives. Cela se produit même dans la rhizosphère des associations des *Littorelletea*, où le potentiel normalement positif dans le substrat, atteint des valeurs bien supérieures à celles de l'eau qui les surmonte (fig. 59). Il se produit en effet une diffusion d'oxygène à partir du rhizome ou des racines richement pourvus en lacunes aërifères, comme ARMSTRONG (1967) l'a montré pour les rhizomes de *Menyanthes trifoliata*. On peut y voir une forme de résistance aux conditions réductrices du sédiment.

Les profils synécologiques ont été, cependant, établis à partir des mesures effectuées en dehors de la rhizosphère mais au sein de l'horizon exploré par le système souterrain de la phytocénose (qui ne s'enfonce qu'exceptionnellement dans l'horizon argileux B/Gr). La figure 60 montre 3 groupes d'associations :



FIGURE 60 - PROFILS SYNECOLOGIQUES D'APRES LE POTENTIEL  
D'OXYDO-REDUCTION DU SEDIMENT OU DU SUBSTRAT



Les associations peuvent être réparties en 3 catégories :

- catégorie des sols très oxydés (potentiel > + 100 mV)
- catégorie des sols réducteurs à faiblement oxydés (- 200 à + 100 mV)
- catégorie des sols très réducteurs (< - 200 mV)

- . les associations des *Littorelletea* et l'*Eleocharitetum palustris* qui se développent sur des sols aquatiques oxydés ; ce sont souvent des sols sablonneux ce qui facilite la diffusion de l'oxygène. A signaler que plusieurs groupements exondés se développent dans des conditions d'oxydation soit que l'oxygène de l'air diffuse dans le sol soit qu'un écoulement même lent d'une nappe proche de la surface se produise : c'est le cas pour le *Juncetum acutiflori*, qui ne résiste pas au piétinement, asphyxiant le sol, à la différence des peuplements de *Juncus effusus*, moins exigeants en oxygène (BONNOT 1954, GUEUGNON 1967). J'ai trouvé également des conditions d'oxydation du sol au niveau du *Caricetum vesicariae*, du *Caricetum gracilis*<sup>1</sup>, du *Phalaridetum*, de l'*Alno-Franguletum* et du *Molinietum*. Les valeurs les plus élevées du potentiel d'oxydo-réduction ont été enregistrées au niveau du *Littorelletum lacustris* (+ 350 mV) ;
- . les associations qui acceptent des substrats fortement réducteurs : *Caricetum acutiformis*, *Caricetum ripariae*, *Myriophylletum alterniflori*, *Potametum lucentis*, *Potametum natantis*, *Nitelletum flexilis* ; la valeur la plus faible a été notée dans le *Nymphaeëtum albae* (- 260 mV) ;
- . les associations qui se développent sur des sols moyennement à faiblement réducteurs et même légèrement oxydés (conditions oligoréductrices) : ce sont les plus nombreuses.

#### - Résultat de l'analyse multifactorielle

L'ensemble des données relatives à l'analyse des échantillons a été soumis à l'analyse des correspondances<sup>2</sup>. Les valeurs des contributions

<sup>1</sup> J'ai pu observer des nodosités sur les racines de *Carex acuta* à l'étang Lélou (n°15) ce qui, à ma connaissance, n'avait jamais été constaté sur un *Carex*.

<sup>2</sup> Les 4 fractions du spectre granulométrique ont été considérées comme tant de facteurs distincts dans cette analyse.



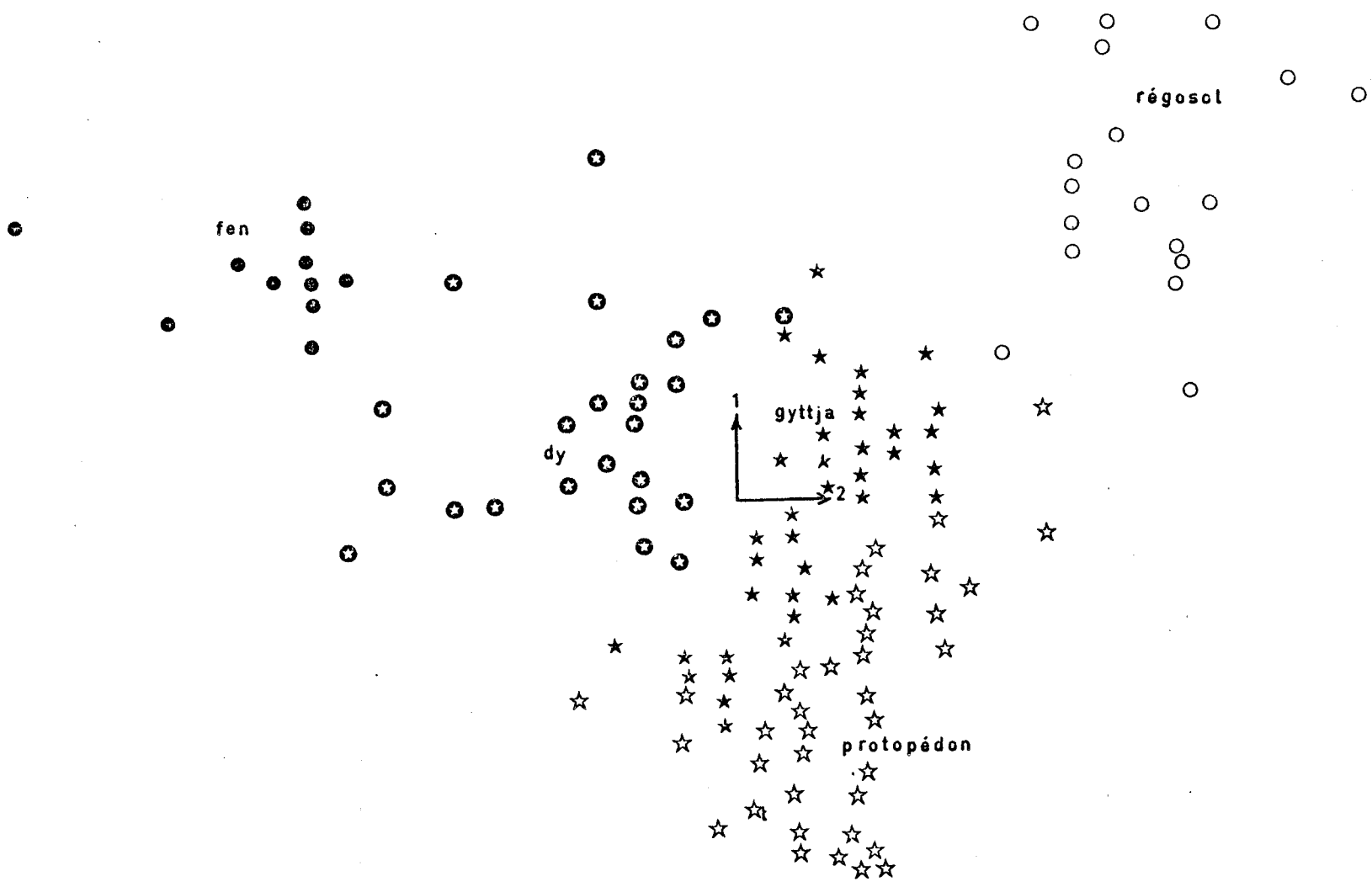


DIAGRAMME 22 - ANALYSE FACTORIELLE "TYPES DE SEDIMENT x CARACTERES DES SEDIMENTS" : PROJECTION DES TYPES DE SEDIMENT

absolues accordent la plus grande importance à la proportion de la fraction très fine (axe 1) puis à la teneur en matière organique (axe 2), ce qui confirme les résultats précédemment obtenus. Le potentiel d'oxydo-réduction caractérise l'axe 3 et la teneur en calcaire (axe 4) ne paraît pas déterminante. La projection du nuage des points (diagramme 22) met en évidence la convergence du groupe des régosols et du groupe des protopédons vers la partie centrale du diagramme où se trouvent les sols enrichis en matière organique (à gyttja et à dy).

Si l'on rapporte les échantillons aux associations dont ils proviennent, on retrouve une relation nette entre la nature des associations et leur support :

- les régosols sont conquis par le *Littorelletum lacustris*, l'*Elatinetum hexandrae*, le *Charetum braunii* mais on y trouve aussi le *Potametum obtusifolii* et le *Scirpetum lacustris*. Cette dernière association se comportant en pionnière dans quelques étangs ;
- les protopédons sont colonisés par plusieurs associations du Potamion, par le *Trapetum natantis* et le *Polygonetum amphibii*, et aussi par le *Sparganietum erecti* et le *Caricetum vesicariae* ;
- sur le gyttja on trouve le *Nitelletum flexilis*, le *N. syncarpae*, le *Nupharetum luteae*, le *Potametum natantis* et le *Typhetum angustifoliae* y est à son optimum ;
- sur le dy se développent le *Nymphaeëtum albae* et bon nombre d'associations d'hélophytes : *Caricetum elatae*, *Equisetum fluviatilis*, *Glycerietum maximae*, *Menyanthetum trifoliatae*, *Phragmitetum communis* ;
- le fen sert essentiellement de support au *Caricetum gracilis*, au *C. lasiocarpae* et au *Phragmitetum communis* dont il est aussi le produit.

Cette analyse révèle l'interaction entre sol et végétation. L'ensemble des facteurs édaphiques initiaux détermine l'installation des phytocénoses. Celles-ci, au cours de leur développement, produisent de la matière organique qui sédimente en partie et oriente la pédogenèse à un point tel que les facteurs édaphiques initiaux les plus marquants (granulométrie, teneur en calcaire) se trouvent atténués et même totalement masqués. En conséquence, les groupements végétaux se relaient et, par l'uniformisation des conditions édaphiques due à l'accumulation de matière organique, une convergence dynamique se réalise vers une végétation marquée par le développement d'un écotone, lequel accélère le processus édificateur de sédiment organique. Cette double évolution pédologique et biocénotique conduit au comblement de l'étang et à sa transformation en marécage.

## B. - RELATIONS AVEC LES FACTEURS THERMIQUES

L'existence de variations thermiques d'ordre mésoclimatique et microclimatique sur la dition rend la distribution des températures beaucoup plus irrégulière que celle du régime pluviométrique.

Par suite de l'absence de données thermiques au niveau des étangs, des ajustements ont été effectués à partir des observations provenant des postes les plus proches, en tenant compte, pour chaque étang, de sa situation topographique et de son environnement. Le traitement appliqué aux données autorisait cette approche puisque le gradient de température a été divisé en classes admettant une tolérance de quelques dixièmes de degrés dans les estimations<sup>1</sup>.

La réalisation des profils écologiques montre que, dans le cadre de la dition, plus de 60 % des espèces des étangs sont indifférentes vis-à-vis

---

<sup>1</sup>

L'étendue des classes est de 1°C pour les températures maximales moyennes de juillet et de 0,5°C pour les températures minimales moyennes de mars.

des températures basses (moyenne des minimums de mars) mais seulement un peu plus de 25 % le sont pour les températures estivales. La chaleur estivale agit sur toutes les espèces pendant la période végétative et pendant la période de reproduction. C'est à l'aide de ce paramètre qu'ont été définies les catégories d'espèces présentées dans le tableau 123 : elles sont rangées selon la valeur décroissante de l'information mutuelle espèce-facteur et n'ont été retenues que les espèces dont la valeur indicatrice est la plus élevée. Parmi les espèces les plus sensibles au froid et qui sont absentes des étangs où la moyenne des minimums de mars est inférieure à 0°C, notons : *Carex elata*, *C. pseudo-cyperus*, *Sparganium emersum*, *Baldellia ranunculoides*, *Chara braunii*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Myriophyllum spicatum*, *Pilularia globulifera*, *Potamogeton gramineus*, *P. lucens*, *P. trichoides*.

TABLEAU 123

## DEGRE DE THERMOPHILIE DES ESPECES

espèces oligothermophiles <sup>1</sup>	espèces mésothermophiles	espèces euthormophiles
<i>Carex rostrata</i>	<i>Trapa natans</i>	<i>Typha angustifolia</i>
<i>Potentilla palustris</i>	<i>Utricularia australis</i>	<i>Butomus umbellatus</i>
<i>Salix aurita</i>	<i>Juncus bulbosus</i>	<i>Sparganium erectum</i>
<i>Carex nigra</i>	<i>Hottonia palustris</i>	<i>Spirodela polyrhiza</i>
<i>Menyanthes trifoliata</i>	<i>Nuphar lutea</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i>
<i>Sphagnum inundatum</i>	<i>Carex elata</i>	<i>Lythrum salicaria</i>
<i>Carex paniculata</i>	<i>Potamogeton obtusifolius</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i>
<i>Equisetum fluviatile</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Alisma plantago-aquatica</i>
<i>Littorella uniflora</i>	<i>Carex acuta</i>	<i>Glyceria maxima</i>
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	<i>Baldellia ranunculoides</i>	
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	<i>Lemna minor</i>	
	<i>Glyceria fluitans</i>	
	<i>Ranunculus peltatus</i>	
	<i>Potamogeton lucens</i>	
	<i>Riccia fluitans</i>	

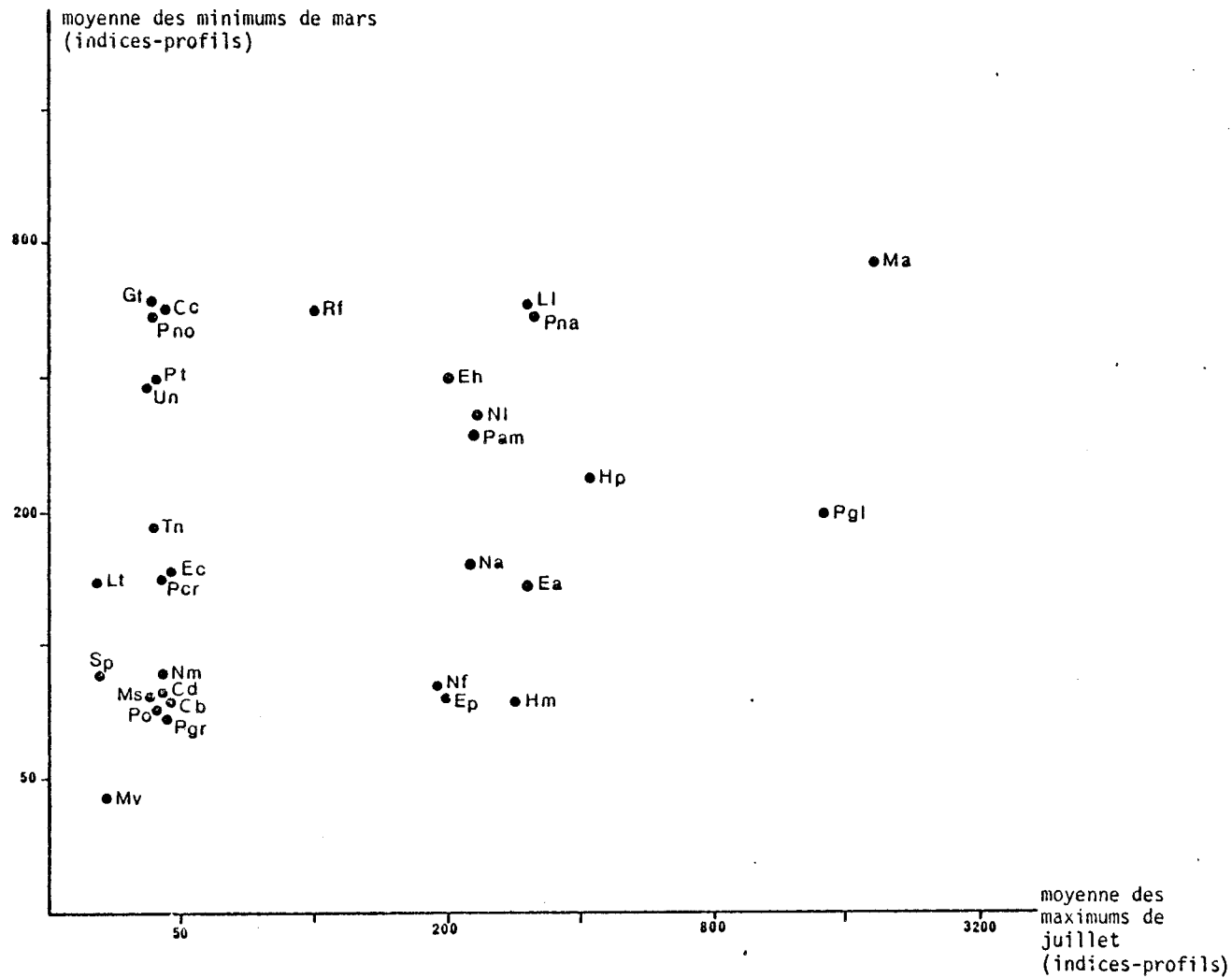
<sup>1</sup>

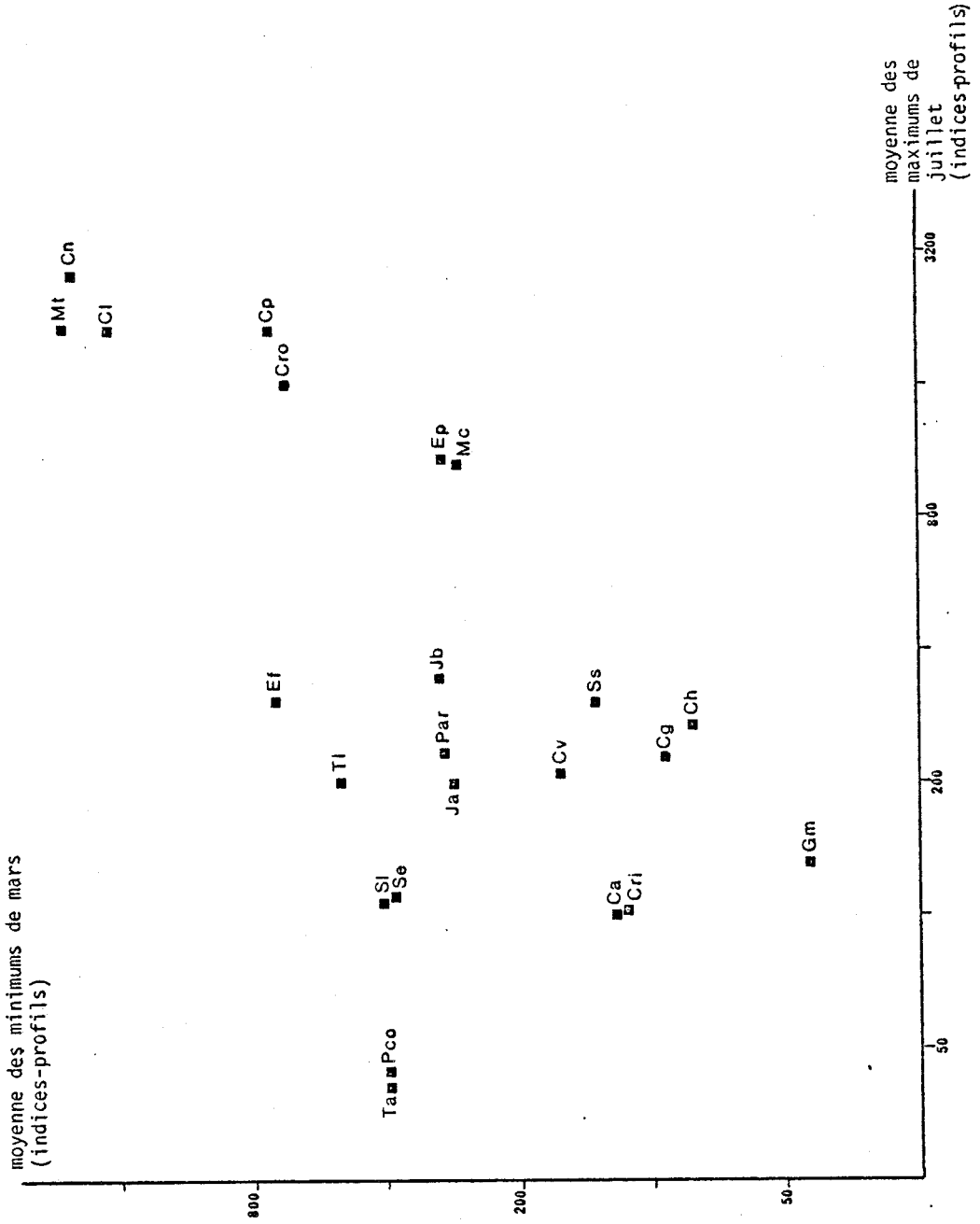
Le degré de thermophilie est relatif. Les espèces qualifiées de mésothermophiles sont celles dont l'optimum est compris entre 24° et 26°C pour la moyenne des maximums de juillet.



DIAGRAMME 23 - PROJECTION DES ASSOCIATIONS AQUATIQUES EN FONCTION DES PARAMETRES THERMIQUES

(Les abréviations des associations sont celles de la liste donnée dans l'annexe II A)







A partir des indices-profils correspondants aux profils synécologiques, j'ai établi les diagrammes 23 et 24 afin de comparer le comportement des associations de la végétation aquatique et celui des associations de la végétation amphibie et exondée *vis-à-vis des deux paramètres thermiques*.

Les associations d'hydrophytes se disposent principalement selon le gradient des températures estivales, les associations les plus thermophiles se situant dans la partie gauche. L'influence des températures basses est plus marquée sur les associations des ceintures amphibies et exondées : l'occupation des biotopes de bordure les rend plus sensibles au gel qui atteint les parties végétatives en début de croissance ; la sélection par le froid est plus sévère hors de l'eau que dans l'eau.

### C. - DES CATÉGORIES ÉDAPHO-CLIMATIQUES AUX SECTEURS PHYTO-ÉCOLOGIQUES

Les profils écologiques ne font apparaître que le comportement des espèces vis-à-vis des facteurs pris séparément et l'importance relative de ces derniers n'est pas connue. Pour connaître la réaction des espèces à *l'ensemble des facteurs* pris en considération, des analyses globales ont été réalisées.

#### - Analyse multifactorielle espèces-facteurs (analyse éco-floristique)

Une mise en correspondance de 107 espèces avec les 18 facteurs<sup>1</sup> (cf. p.329) caractérisés par la valeur codée de la classe où se situe l'optimum écologique et une analyse hiérarchique ont permis de dégager 5 catégories d'espèces (tab. 124) : ce sont des catégories édaphoclimatiques.

<sup>1</sup>

Un dédoublement des données concernant les facteurs a été réalisé lors du codage afin de faciliter l'interprétation des axes (BENZECRI 1973, GUIGOU 1973).

DIAGRAMME 25 : ANALYSE FACTORIELLE DES PROFILS ECOLOGIQUES DES ESPECES : CATEGORIES EDAPHO-CLIMATIQUES

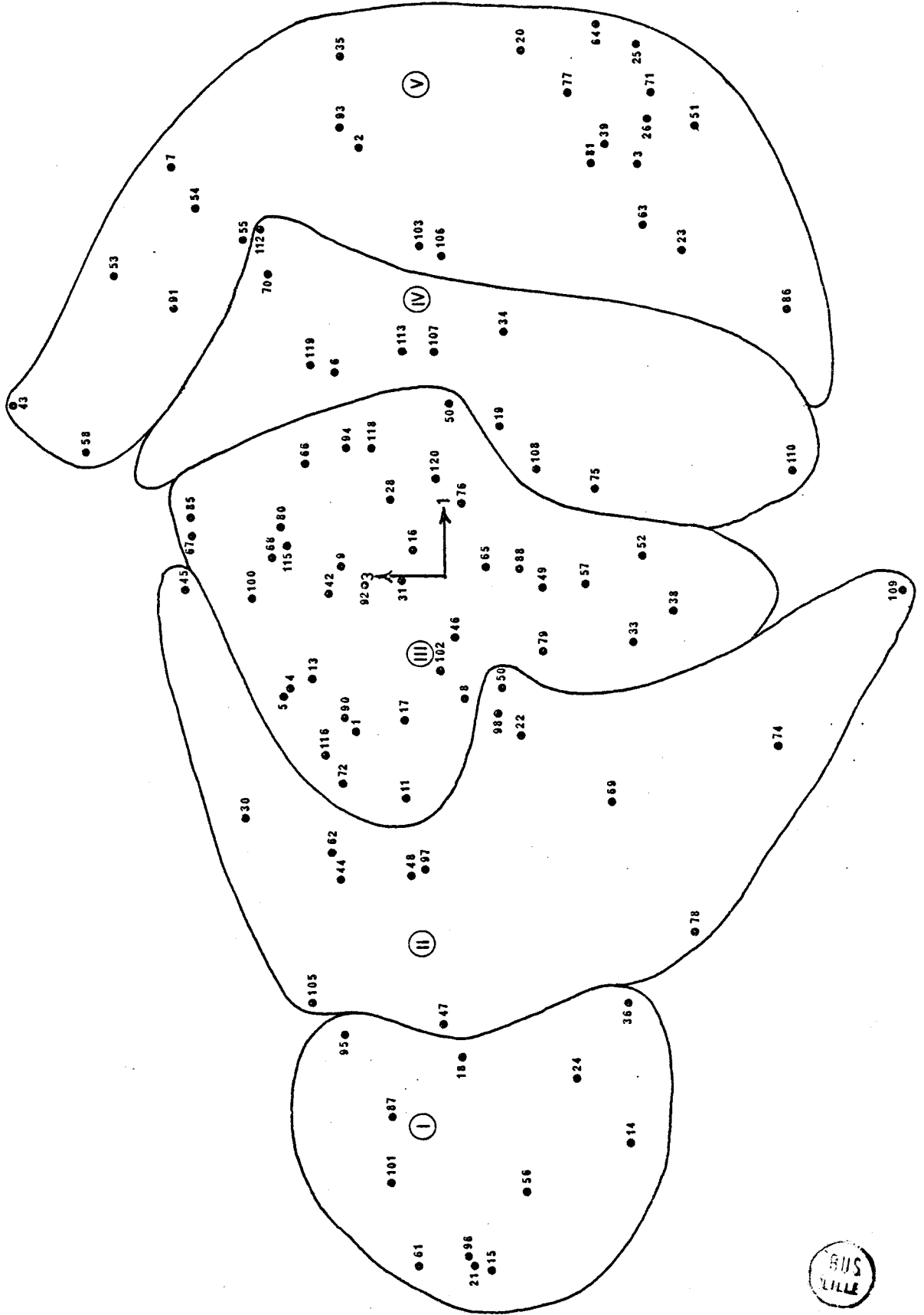


TABLEAU 124 - CLASSEMENT DES ESPECES EN CATEGORIES EDAPHO-CLIMATIQUES

## I Espèces oligothermophiles - oligotrophes

14	<i>Carex lasiocarpa</i>	56	<i>Littorella uniflora</i> (x)
15	<i>Carex nigra</i>	61	<i>Menganthus trifoliata</i>
18	<i>Carex paniculata</i> (+)	87	<i>Potentilla palustris</i>
21	<i>Carex rostrata</i>	95	<i>Salix atrocinerea</i> (x)
24	<i>Carum verticillatum</i> (x)	96	<i>Salix aurita</i>
36	<i>Equisetum fluviatile</i> (+)	101	<i>Scutellaria galericulata</i>

(+) espèces plus tolérantes pour les conditions trophiques

(x) espèces plus tolérantes pour les conditions thermiques

## II Espèces oligomésothermophiles - oligomésotrophes

30	<i>Elatine hexandra</i>	48	<i>Juncus bulbosus</i>
44	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	62	<i>Myriophyllum alterniflorum</i>
45	<i>Hypericum elodes</i>	105	<i>Sphagnum inundatum</i>
47	<i>Juncus acutiflorus</i>		

Les espèces suivantes sont plus tolérantes pour les facteurs thermiques :

8	<i>Calliargon cuspidatum</i>	69	<i>Nymphaea alba</i>
16	<i>Carex ovalis</i>	78	<i>Potamogeton natans</i>
22	<i>Carex vesicaria</i>	97	<i>Salix cinerea</i>
31	<i>Eleocharis acicularis</i>	98	<i>Scirpus lacustris</i>
50	<i>Juncus effusus</i>		
57	<i>Lysimachia vulgaris</i>		

Les espèces suivantes sont plus tolérantes pour les conditions trophiques :

74	<i>Polygonum amphibium</i>	109	<i>Typha latifolia</i>
92	<i>Ricciocarpus natans</i>	110	<i>Phalaris arundinacea</i>

## III Espèces mésothermophiles mésotrophes

1	<i>Agrostis canina</i>	49	<i>Juncus conglomeratus</i>
5	<i>Baldellia ranunculoides</i>	52	<i>Leersia oryzoides</i>
9	<i>Carex acuta</i>	59	<i>Lythrum salicaria</i>
10	<i>Carex acutiformis</i>	66	<i>Najas minor</i>
11	<i>Carex serotina</i>	69	<i>Nuphar lutea</i>
12	<i>Carex elata</i>	72	<i>Pilularia globulifera</i>
13	<i>Carex elongata</i>	76	<i>Potamogeton gramineus</i>
17	<i>Carex panicea</i>	80	<i>Potamogeton obtusifolius</i>
33	<i>Eleocharis ovata</i>	85	<i>Potamogeton trichoides</i>
38	<i>Glyceria fluitans</i>	88	<i>Ranunculus peltatus</i>
42	<i>Hottonia palustris</i>	90	<i>Ranunculus flammula</i>
46	<i>Iris pseudacorus</i>	94	<i>Sagittaria sagittifolia</i>
		118	<i>Veronica scutellata</i>

## IV Espèces euthermophiles - mésotrophes

6	<i>Bidens tripartita</i>	107	<i>Trapa natans</i>
19	<i>Carex pseudocyperus</i>	108	<i>Typha angustifolia</i>
34	<i>Eleocharis palustris</i>	112	<i>Utricularia australis</i>
67	<i>Nitella flexilis</i>	113	<i>Wolffia arrhiza</i>
70	<i>Oenanthe aquatica</i>	115	<i>Chara braunii</i>
75	<i>Potamogeton crispus</i>		
100	<i>Scirpus sylvaticus</i>		

## V Espèces euthermophiles - mésoeutrophes et eutrophes

Les espèces suivantes sont plus sensibles aux conditions thermiques :

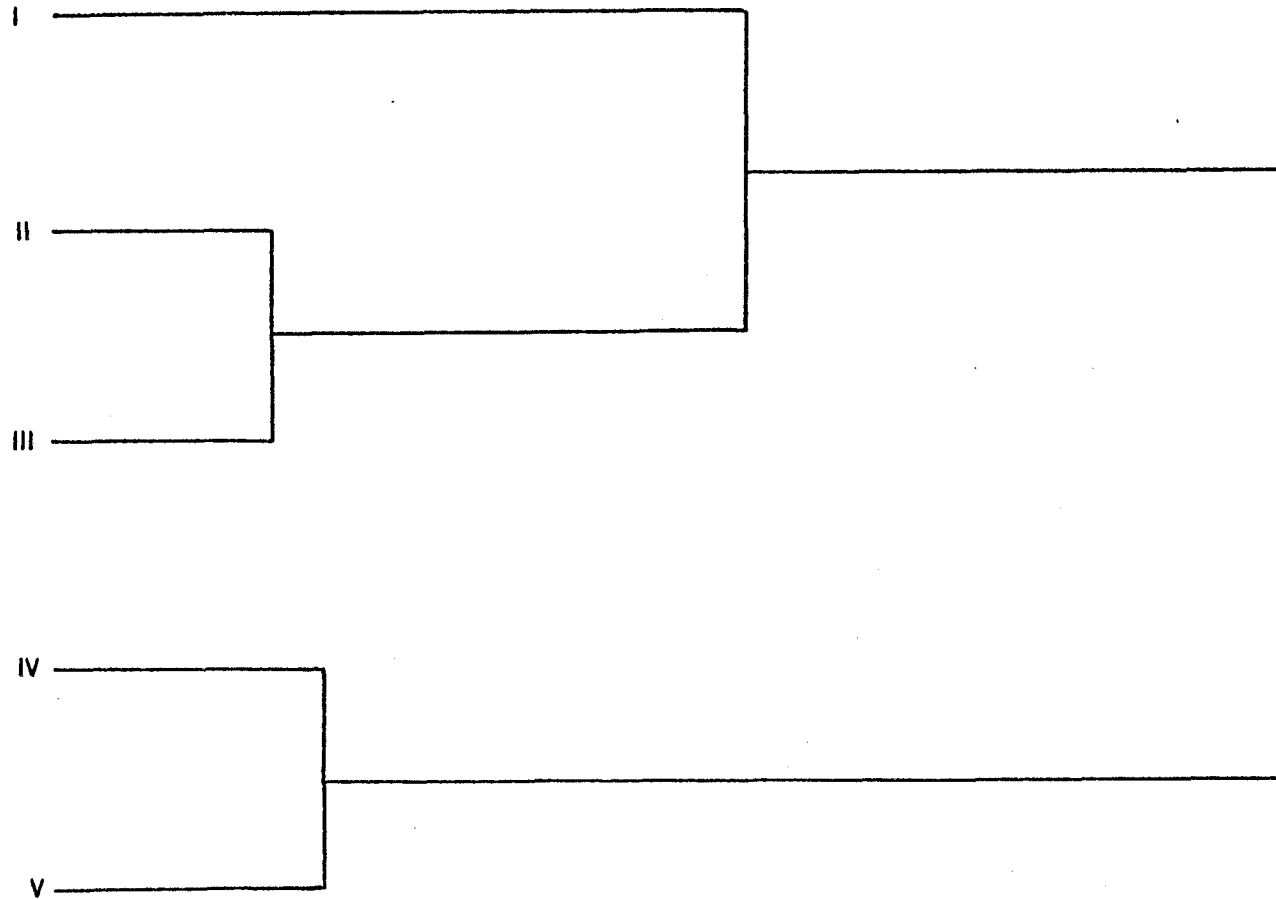
2	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	58	<i>Lythrum portula</i>
7	<i>Butomus umbellatus</i>	86	<i>Potentilla anserina</i>
43	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	91	<i>Riccia fluitans</i>
53	<i>Lemna minor</i>	103	<i>Sparanium erectum</i>
54	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	106	<i>Spirogyna crassa</i>
55	<i>Lemna trisulca</i>		

Les espèces suivantes sont plus sensibles aux conditions trophiques :

3	<i>Alopecurus aquaticus</i>	63	<i>Myriophyllum spicatum</i>
20	<i>Carex riparia</i>	64	<i>Myriophyllum verticillatum</i>
23	<i>Carex otrubae</i>	71	<i>Phragmites australis</i>
25	<i>Ceratophyllum demersum</i>	77	<i>Potamogeton lucens</i>
26	<i>Chara contraria</i>	81	<i>Potamogeton pectinatus</i>
35	<i>Elodea canadensis</i>	89	<i>Ranunculus circinalis</i>
39	<i>Glyceria maxima</i>	93	<i>Potamogeton amphibia</i>
51	<i>Juncus inflexus</i>	119	<i>Rumex hybridus</i>



DIAGRAMME 26 - DENDROGRAMME DES CATEGORIES EDAPHO-CLIMATIQUES



L'analyse hiérarchique des profils écologiques des espèces pour un ensemble de facteurs a donné un regroupement en 5 catégories édapho-climatiques dont la composition est celle du tableau 124



Le diagramme 25 représente la projection du nuage des espèces selon les axes factoriels 1 et 3 (ce dernier apporte une contribution plus élevée que l'axe 2 pour l'explication des points). Le dendrogramme fourni par l'analyse hiérarchique (diagramme 26) montre les affinités entre les catégories II et III d'une part (formées par des espèces oligo- à mésothermophiles et mésotrophes) et les catégories IV et V d'autre part (comprenant les espèces euthormophiles mésotrophes à eutrophes), le groupe I comporte les espèces à affinités submontagnardes, oligothermophiles et oligotrophes.

Ainsi, l'analyse globale révèle l'influence simultanée des facteurs thermiques et édaphiques et la signification synthétique des axes factoriels.

#### - Spectres phytoécologiques des étangs

Lorsqu'on attribue à toutes les espèces observées dans un étang le numéro de la catégorie édapho-climatique à laquelle elles appartiennent, on constate que plusieurs catégories sont représentées. Cela peut s'expliquer par la juxtaposition de plusieurs biotopes ou par l'existence de variations microclimatiques déterminées par la topographie ou par la végétation elle-même. Il en découle une diversité écologique du peuplement végétal de l'étang. La distribution de la fréquence corrigée<sup>1</sup> des espèces en fonction des catégories édaphoclimatiques constitue le spectre phytoécologique de l'étang puisqu'il intègre l'analyse floristique et le comportement écologique des espèces.

---

<sup>1</sup>

Il est préférable d'utiliser la fréquence corrigée pour tenir compte de l'inégalité des nombres des espèces dans les étangs et dans les catégories édapho-climatiques (cf. annexe V,A).

Exemple : spectre phytoécologique de l'étang de Bizy (n°280)

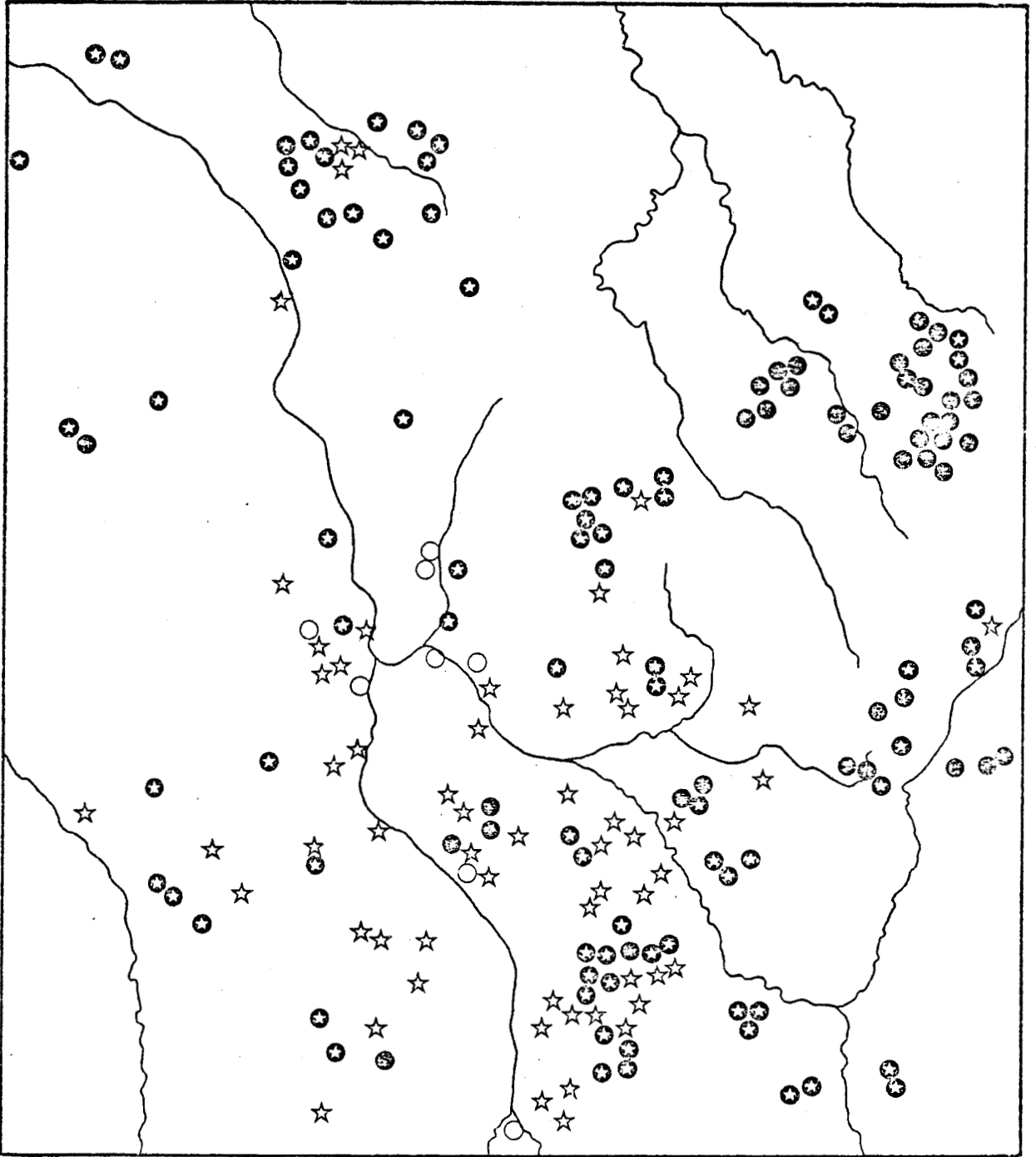
Espèces	Catégories édapho-climatiques					
	I	II	III	IV	V	
<i>Alisma plantago-aquatica</i>					+	
<i>Carex acuta</i>			+			
<i>Carex pseudocyperus</i>				+		
<i>Carex riparia</i>					+	
<i>Ceratophyllum demersum</i>					+	
<i>Chara contraria</i>					+	
<i>Eleocharis palustris</i>					+	
<i>Elodea canadensis</i>					+	
<i>Equisetum fluviatile</i>	+					
<i>Iris pseudacorus</i>				+		
<i>Juncus inflexus</i>					+	
<i>Lythrum salicaria</i>			+			
<i>Myriophyllum verticillatum</i>					+	
<i>Nuphar lutea</i>			+			
<i>Nymphaea alba</i>		+				
<i>Polygonum amphibium</i>		+				
<i>Potamogeton lucens</i>					+	
<i>Potamogeton pectinatus</i>					+	
<i>Ranunculus circinatus</i>				+		
<i>Rorippa amphibia</i>					+	
<i>Sparganium erectum</i>					+	
<i>Trapa natans</i>				+		
<i>Typha latifolia</i>		+				
Total	: 23	1	3	3	4	12
Fréquence (%)	: 100	4,3	13,0	13,0	17,4	52,3



On voit donc que, dans l'exemple ci-dessus, l'étang est caractérisé par des espèces euthorphiles-mésotrophes et eutrophes (catégorie V).

#### - Secteurs phyto-écologiques

La carte 17 représente la distribution des étangs à partir de leurs spectres phytoécologiques : chaque étang est désigné par le numéro de la catégorie édapho-climatique la mieux représentée (l'étang de Bizy cité en exemple, est donc désigné par V). Ainsi se trouvent mis en évidence des secteurs phyto-écologiques obtenus à partir de l'analyse éco-floristique de la végétation des étangs :



CARTE 17 - DISTRIBUTION DES ETANGS D'APRES LEUR SPECTRE PHYTOECOLOGIQUE

Chaque étang est caractérisé par une liste d'espèces qui appartiennent à l'une ou l'autre des 5 catégories édapho-climatiques du tableau 24. Le spectre phyto-écologique est constitué par la distribution de la fréquence des 5 catégories d'espèces et la catégorie dominante détermine l'un des types dont fait partie l'étang. On constate que la catégorie III qui comporte de nombreuses espèces n'est jamais prédominante (cf. note 1, p. 402).

- |    |   |    |
|----|---|----|
| ●  | type I où domine la catégorie édapho-climatique I |    |
| ●* | type II " " " "                                   | II |
| ☆  | type IV " " " "                                   | IV |
| ○  | type V " " " "                                    | V  |

- un secteur où dominant les espèces oligothermophiles-oligotrophes et caractérisé par des conditions submontagnardes : c'est le massif cristallin du Morvan. Quelques étangs de régions basses (Pays de Fours, Sologne bourbonnaise) renferment aussi ces espèces à la faveur de conditions microclimatiques froides maintenues principalement par le couvert forestier ;
- des secteurs où les espèces oligothermophiles-oligomésotrophes sont bien représentées<sup>1</sup>; ce sont des secteurs où les conditions climatiques subocéaniques sont les plus marquées, sur des terrains formés de sables et d'argiles : les limites du Sancerrois et de la Sologne, la Puisaye, le centre du Nivernais (massif de Saint-Saulge), le sud du Morvan, la partie centrale et orientale de la Sologne bourbonnaise, l'ouest du Bourbonnais et le sud du Berry ;
- des secteurs caractérisés par les espèces euthormophiles-mésotrophes : le Bazois, le sud du Nivernais, une partie de la Sologne bourbonnaise (vallées de l'Acolin, de la Besbre ; abords des vallées de la Loire et de l'Allier), une partie du Bourbonnais (bassin de Bourbon-l'Archambault), la limite orientale du Berry (vallée de l'Aubois) et un petit secteur de la Puisaye proche de la vallée du Loing ;
- des secteurs où se rencontrent les étangs peuplés en majorité par des espèces euthormophiles-mésotrophes et eutrophes : ils se trouvent à proximité des vallées de la Loire et de l'Allier, principalement aux alentours de Nevers.

Dans des conditions mésotrophiques comparables, on voit donc que le Bourbonnais et la Sologne bourbonnaise comportent des secteurs plus riches en espèces thermophiles que la Puisaye. De même, à des altitudes com-

<sup>1</sup> Ce sont aussi les secteurs où se trouvent le plus grand nombre d'espèces de la catégorie III mais, curieusement, les étangs caractérisés, sur la carte, par la catégorie III sont pratiquement inexistantes bien que cette catégorie soit la plus riche en espèces. Cela peut s'expliquer par le fait que la catégorie II renferme plusieurs espèces très répandues dans la région et leur présence dans la composition floristique d'un étang masque, le plus souvent, l'existence d'espèces de la catégorie III moins répandues mais plus caractéristiques. Nous verrons que l'analyse des correspondances révèle de façon plus significative le rôle des espèces de la catégorie III (diagrammes 27 et 28).



parables, les espèces à affinités submontagnardes sont plus nombreuses sur le nord du Morvan que sur sa partie méridionale.

L'intrication des secteurs marqués par les espèces oligothermophiles et des secteurs caractérisés par les espèces thermophiles est particulièrement nette en Sologne bourbonnaise : elle reflète les conditions écologiques qui s'y manifestent (cf. p. 332).

La diversité des conditions écologiques de la dition apparue lors de l'analyse écologique se retrouve dans la diversité du peuplement végétal des étangs que révèle l'analyse éco-floristique. Des variations même faibles des facteurs édaphiques et climatiques sont intégrées, révélées et amplifiées par les combinaisons d'espèces.

#### - Analyse multifactorielle milieux - espèces (analyse floristique)

Une validation des résultats précédents a été réalisée en soumettant la composition floristique de 313 étangs à l'analyse multifactorielle des correspondances, en codant les 74 espèces retenues sur la base de leur présence - absence.

#### . Projection des espèces (diagramme 27)

Cette projection, qui se fait dans l'hyperespace des étangs, intègre donc l'ensemble des conditions géographiques et écologiques sans que les facteurs aient été définis a priori. L'axe 1 oppose un groupe d'espèces appartenant à la catégorie édapho-climatique I (affinités submontagnardes) à un groupe d'espèces appartenant aux catégories IV et V, alors que l'axe 2 entraîne dans la partie inférieure, les espèces des groupes II et III. On voit donc se superposer de façon remarquable les résultats de l'analyse floristique et ceux de l'analyse phytoécologique. Autrement dit, la composition floristique générale de la végétation intègre au mieux l'action conjuguée et complexe des facteurs écologiques.

Les espèces qui jouent un rôle physionomique important et qui sont les plus fréquentes (*Carex vesicaria*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*, *Phragmites australis*, *Salix cinerea*, *Scirpus lacustris*) ont des contribu-



DIAGRAMME 28 - ANALYSE FACTORIELLE "MILIEUX-ESPECES" : PROJECTION DES ETANGS (VERSION AVEC LA PRESENCE DES ESPECES)

(Les signes utilisés différencient les secteurs géographiques, cf. diagramme 13).



tions faibles et leur projection se fait au voisinage de l'origine des axes, probablement en raison de leur amplitude écologique importante. Signalons aussi que le même type de traitement effectué avec les espèces codées selon leur abondance-dominance s'est avéré très décevant par suite de l'interpénétration confuse des différentes catégories phytoécologiques car les espèces dominantes sont privilégiées.

. *Projection des étangs (diagramme 28)*

L'axe 1 oppose les étangs du Morvan, représentés par les espèces de la catégorie I, aux étangs des vallées de la Loire et de l'Allier, du Berry oriental, du Nivernais et de la Sologne bourbonnaise, caractérisés par les catégories IV et V alors que ceux de la Puisaye, des confins du Bourbonnais et du Berry et du pays de Fours se projettent le long de l'axe 2 avec quelques étangs de la Sologne bourbonnaise et du Nivernais, accompagnés par les espèces des catégories II et III, celles de la catégorie III étant plus caractéristiques (cf. p. 402 infra).

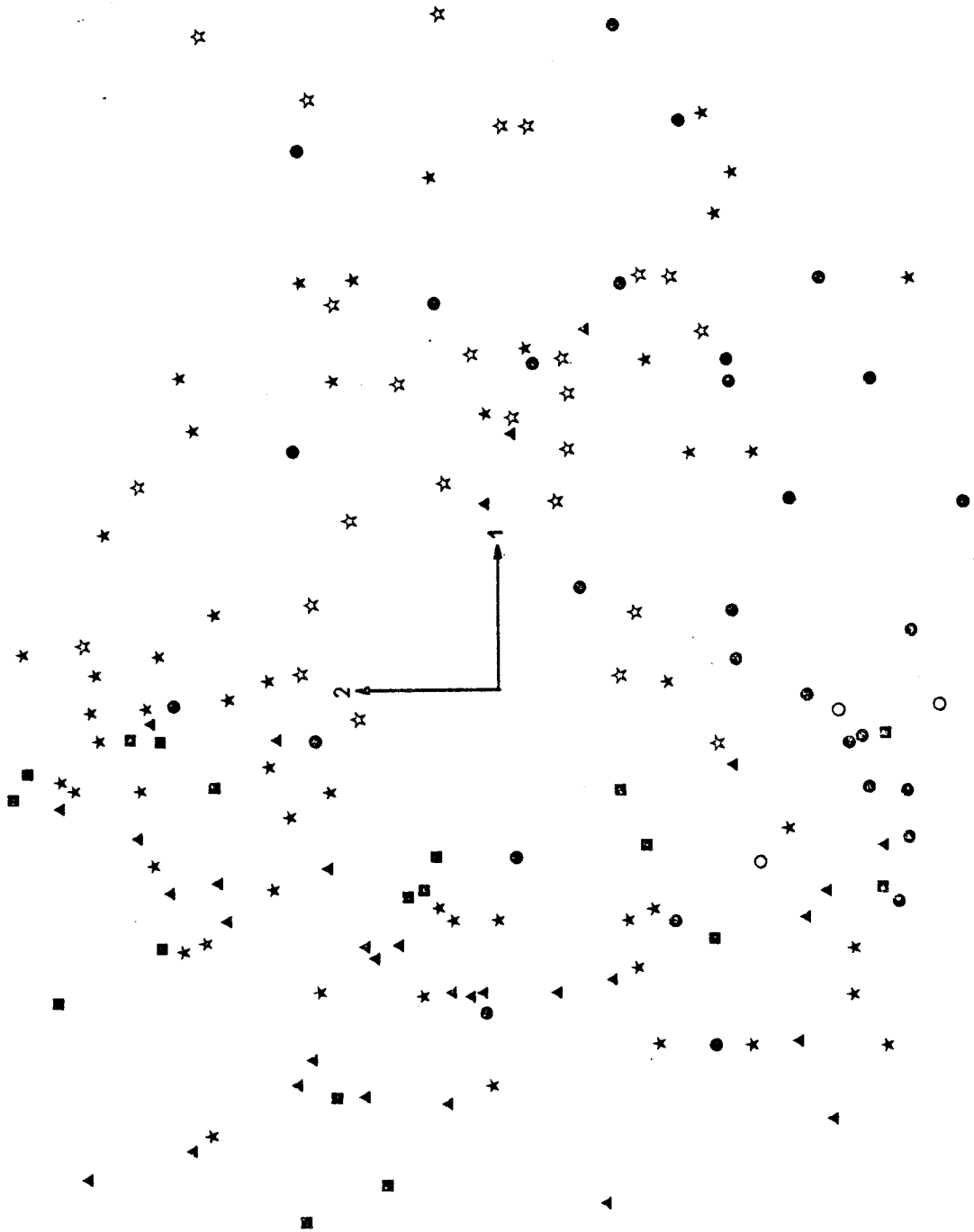
La comparaison de cette projection avec celle obtenue par la seule caractérisation des étangs par les facteurs qui s'y exercent (cf. diagramme 13) montre une grande analogie dans les résultats, ce qui ne fait que confirmer une fois encore la dépendance de la flore et des facteurs édapho-climatiques. Remarquons cependant que la projection des étangs d'après les similitudes floristiques est plus floue que celle effectuée en ne considérant que les similitudes écologiques. Il faut probablement y voir la marque du dynamisme de la végétation dont l'évolution modifie les conditions édaphiques initiales et la rend ainsi moins dépendante des facteurs édaphiques mais davantage soumise à l'influence des conditions climatiques<sup>1</sup>. Cette évolution dynamique transparaît plus nettement si l'on effectue le traitement milieux-espèces en prenant en compte l'abondance-dominance : les facteurs édaphiques s'effacent puisque des étangs provenant de secteurs géologiques distincts se trouvent projetés ensemble (diagramme 29). Les facteurs climatiques deviennent prépondérants pour l'interprétation : dans la

<sup>1</sup>

Cela semble confirmé par la prépondérance que prennent les facteurs climatiques pour interpréter les résultats de l'analyse milieux-espèces alors que dans l'analyse milieux-facteurs l'axe 1 avait une nette signification édaphique.

DIAGRAMME 29 : ANALYSE FACTORIELLE "MILIEUX-ESPECES" : PROJECTION DES ETANGS  
(VERSION TENANT COMPTE DE L'ABONDANCE-DOMINANCE DES ESPECES)

La projection est plus floue que sur le diag. 28. La séparation entre les secteurs écologiques s'estompe probablement en raison de l'influence des espèces dominantes qui sont aussi les plus répandues dans tous les secteurs : l'abondance-dominance les privilégie.



partie gauche se trouvent les étangs des secteurs soumis à des conditions climatiques semi-continentales marquées par la chaleur estivale et des variations thermiques plus fortes que dans les secteurs où se localisent les étangs de la partie droite, ces derniers subissant des conditions subatlantiques et submontagnardes<sup>1</sup>.

A l'aide d'une démarche analogue, on pourrait utiliser les profils synécologiques ce qui constituerait une méthode rapide pour déterminer les profils phytoécologiques à condition, toutefois, de bien identifier au préalable les associations. Cela n'a pas été fait dans cette étude ; il est probable que l'introduction des paramètres stationnels concernant le sédiment rendrait plus difficile la constitution des catégories d'associations. De plus, une partie de l'information serait perdue car un certain nombre d'associations sont, en fait, identifiées à l'aide d'espèces dont l'abondance-dominance est forte.

## D. - NICHES ET DOMAINES ÉCOLOGIQUES

### 1 - DIVERSITÉ ÉCOLOGIQUE D'UNE PHYTOCÉNOSE

La réalisation des spectres phytoécologiques fait apparaître la diversité écologique des éléments des phytocénoses qui vient s'ajouter à la diversité des types biologiques. Cette diversité est rendue encore plus évidente par la comparaison des profils écologiques et synécologiques.

---

<sup>1</sup> On retrouve ici encore une séparation nette entre les étangs de la partie centrale de la Sologne bourbonnaise et ceux de la partie périphérique, ces derniers étant soumis à des conditions thermiques estivales plus accentuées.



Exemple 1 : Composition floristique et profils écologiques des espèces de l'étang de Villemenant (n°279)

Espèces	Profils écologiques (fréquences corrigées) <sup>1</sup>											
	Conductivité				Chaleur estivale				Profondeur			
<i>Calliergon cuspidatum</i>	1,0	1,1	0,9	0	0	1,0	2,7	4,8	0,4	0	0	0
<i>Agrostis canina</i>	1,5	0,9	0	0	0,6	0,9	1,6	2,9	0,5	0	0	0
<i>Carex acuta</i>	0,5	1,3	1,5	0,6	0	1,1	0,8	2,5	1,5	0,1	0	0
<i>Carex vesicaria</i>	1,1	1,1	0,8	0	1,3	2,0	0,6	2,2	1,6	0,1	0	0
<i>Glyceria fluitans</i>	1,2	0,8	1,0	1,2	0	1,1	0	0,3	1,0	1,5	1,2	0
<i>Hottonia palustris</i>	0,9	1,0	1,9	0	0	1,1	0,7	0,7	1,2	1,8	0	0
<i>Iris pseudacorus</i>	0,8	1,3	0,7	0,9	0,9	1,0	0,9	2,5	1,6	0,1	0	0
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1,1	1,1	0,7	0	0,8	1,1	0,2	3,0	1,2	0,1	0	0
<i>Potamogeton natans</i>	1,3	0,9	1,1	0	1,2	1,0	0,4	0,1	1,3	1,7	0,6	0
<i>Salix cinerea</i>	1,1	1,0	0,9	0	0,9	1,0	0,8	3,2	1,2	0	0	0
<i>Scirpus lacustris</i>	0,9	1,2	0,9	0,2	1,0	1,0	0,8	0,7	1,4	1,4	0,2	0
<i>Sphagnum inundatum</i>	2,0	0,2	0	0	1,8	1,0	0,4	3,8	1,0	0	0	0
<i>Sparganium erectum</i>	0,7	1,2	1,1	1,4	0,2	1,0	1,7	0,7	1,7	1,0	0	0

Il est normal de constater des différences dans les profils relatifs à la profondeur puisque la végétation est prise dans son ensemble ; cela se traduit dans la distribution spatiale des types biologiques sous forme de ceintures de végétation.

Il est plus surprenant d'observer la présence d'espèces différentes par leur comportement écologique vis-à-vis de la minéralisation de l'eau et de la chaleur estivale, paramètres qui s'exercent de façon homogène sur toute l'étendue de l'étang. Si la réaction globale des espèces indique des conditions oligo-mésotrophiques, par contre l'hétérogénéité des profils est plus grande pour le facteur thermique si l'on considère la position de l'optimum ; la végétation comporte un mélange d'espèces thermophiles, oligothermophiles et mésothermophiles (avec prédominance de ces dernières).

<sup>1</sup>

Les profils des espèces et des associations représentent les fréquences corrigées lues dans les classes des facteurs retenus. Les valeurs des limites de classes sont celles qui sont indiquées dans l'annexe III, D et E (conductivité) ; 54 (profondeur) ; 57 (matière organique) ; pour la chaleur estivale, la classe médiane a pour limites 24 et 26°C.

Exemple 2 : Composition phytosociologique de la végétation de l'étang des  
Ouillères (n°179) et profils synécologiques

Associations	Profils synécologiques (fréquences corrigées)											
	Conductivité				Chaleur estivale			Matière organique				
<i>Salicetum vesicariae</i>	1,1	1,0	1,1	0,2	0,5	1,1	0,8	0	1,9	0,9	0	1,2
<i>Satophylletum demersi</i>	0,3	0,9	3,6	3,1	0	1,1	1,2	0	1,0	2,3	0	0
<i>Salicetum fluviatilis</i>	1,3	0,6	0,7	1,1	3,4	0,8	1,3	0	1,2	0,4	2,9	1,2
<i>Smetum trisulcae</i>	0	1,1	6,0	0	0	0,9	7,7	-	-	-	-	-
<i>Sametum obtusifolii</i>	0,7	1,6	0	0	0	0,4	1,8	0	0,8	2,6	0	0
<i>ro-Salicetum cinereae</i>	1,1	1,0	1,2	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>rganietum erecti</i>	1,0	0,9	0,7	2,6	0,2	1,1	1,4	0	1,6	1,7	0	0
<i>metum natantis</i>	0,7	1,4	0,7	0,5	0	0,6	1,6	2,5	1,6	0,4	0	0
<i>ircularietum neglectae</i>	0,5	1,3	1,8	0,8	0	0,7	1,5	-	-	-	-	-

La diversité des profils relatifs à la teneur en matière organique est compréhensible lorsqu'on sait que la structure et la composition du sol peuvent varier d'une partie à l'autre de l'étang par suite d'une accumulation et d'une transformation inégales de la matière organique, en fonction notamment de la proximité plus ou moins grande des groupements d'hélophytes.

Par contre, les conditions chimiques de l'eau et les conditions thermiques sont les mêmes et, cependant, on note la coexistence d'associations dont les profils synécologiques vis-à-vis de ces paramètres sont différents.

Exemple 3 : Composition floristique d'un groupement (21/3) et profils  
écologiques des espèces (étang d'Autry, n°265)

Espèces et types biologiques	Ab.-Dom. moyenne	Profils écologiques (fréquences corrigées)									
		Conductivité					Chaleur estivale				
He <i>Scirpus lacustris</i>	3	0,9	1,2	0,9	0,2	1,0	1,0	0,8			
He <i>Sparganium erectum</i>	3	0,7	1,2	1,1	1,4	0,2	1,0	1,7			
He <i>Typha latifolia</i>	1	0,9	1,0	0,8	2,4	1,2	1,0	0,8			
He <i>Lythrum salicaria</i>	1	0,7	1,3	1,2	0,6	0	1,0	1,3			
He <i>Rorippa amphibia</i>	1	0,4	1,0	3,3	1,0	0	1,0	1,8			
Hc <i>Carex vesicaria</i>	1	1,1	1,1	0,8	0	1,2	1,0	0,6			
Ri <i>Riccia fluitans</i>	1	0,8	0,7	0,5	0	0	1,1	1,1			
Le <i>Ricciocarpus natans</i>	1	0,8	1,1	1,7	0	0	1,0	1,3			
Le <i>Lemna minor</i>	+	0,9	0,4	3,9	0	0	0,8	4,8			
E1 <i>Potamogeton lucens</i>	3	0,2	0,9	3,2	3,9	0	1,1	0			
Ny <i>Polygonum amphibium</i>	1	0,1	0,1	0,2	0,2	1,5	1,0	0,9			
Ny <i>Potamogeton natans</i>	+	1,3	0,9	1,1	0	1,2	1,0	0,4			



Au sein du groupement, alors que les conditions édaphiques sont communes à toutes les espèces (épaisseur de la couche d'eau, nature du sédiment) les profils des espèces associées ne sont pas tous identiques. Pour les espèces libres flottantes, on remarque que *Riccia fluitans* et *Ricciocarpus natans*, dont les types biologiques sont voisins, ont des profils différents pour la conductivité et que *Lemna minor* et *Ricciocarpus natans*, qui ont les mêmes types biologiques et les mêmes profils sont en concurrence puisque *Lemna minor* est très faiblement représentée. D'autre part, la cohabitation des 5 hélrophytes est facilitée par des différences de comportement écologique (reflétées par leurs profils écologiques) et par des différences de forme de leur appareil végétatif.

L'association d'espèces qui diffèrent par leur comportement écologique et donc par leur niche écologique semble être la règle générale. Un tel groupement ne paraît pas fortuit : la compétition entre des espèces trop semblables par leur type biologique et par leur niche écologique est telle que ne peuvent cohabiter de façon durable que des espèces qui présentent quelques différences éco-morphologiques.

## 2 - LES GROUPES ECOLOGIQUES ET SYNECOLOGIQUES PLURIFACTORIELS

### a) Détermination et comparaison des niches écologiques des espèces

C'est un problème assez délicat car on ne peut prétendre connaître tous les facteurs susceptibles d'agir sur les espèces ni déterminer toutes les exigences de ces dernières. Cependant, il semble probable que le nombre des facteurs actifs est relativement faible comme l'a révélé l'utilisation des catégories phytoécologiques constituées sur des bases édaphiques et thermiques, où quelques facteurs prennent une part prépondérante. LACOSTE (1972, 1975) a également montré qu'il existait, dans un ensemble de facteurs, des variables fondamentales que l'analyse multifactorielle est en mesure d'extraire. Par ailleurs, cette recherche de la niche écologique n'a pu être faite qu'à partir des réactions des espèces

à une combinaison de facteurs, traduites dans les profils écologiques : il ne s'agit donc que d'une approche. Remarquons toutefois que, dans le cadre d'une dition, la comparaison des niches écologiques demeure une démarche cohérente si l'on ne perd pas de vue leur relativité.

A la différence de ce qui vient d'être fait pour la mise en évidence des catégories phytoécologiques, c'est la *totalité des profils écologiques* (et non seulement la valeur de la classe correspondant à l'optimum) qui a été prise en compte dans l'analyse multifactorielle. De plus, j'ai traité séparément les espèces aquatiques et les espèces amphibies ou hygrophiles puisque les différences de types biologiques et de biotopes, qui intègrent des influences des facteurs écologiques, représentent des éléments de ségrégation assez évidents pour qu'on puisse les écarter d'emblée de l'analyse factorielle.

- Analyse multifactorielle appliquée aux profils des hydrophytes (diagramme 30)<sup>1</sup>

Ce traitement par l'analyse des correspondances concerne les profils codés de 37 espèces et 5 facteurs (profondeur, minéralisation, rapport des cations, chaleur estivale, sensibilité au froid). Les caractères du sédiment n'ont pas été pris en compte car les profils se rapportant aux espèces n'ont pas pu être déterminés, les échantillons ayant été prélevés au niveau des groupements et non au niveau des espèces prises séparément. Il s'agit donc d'une approche partielle portant sur les facteurs édaphoclimatiques. Néanmoins, la projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 permet de constituer des groupes écologiques plurifactoriels.

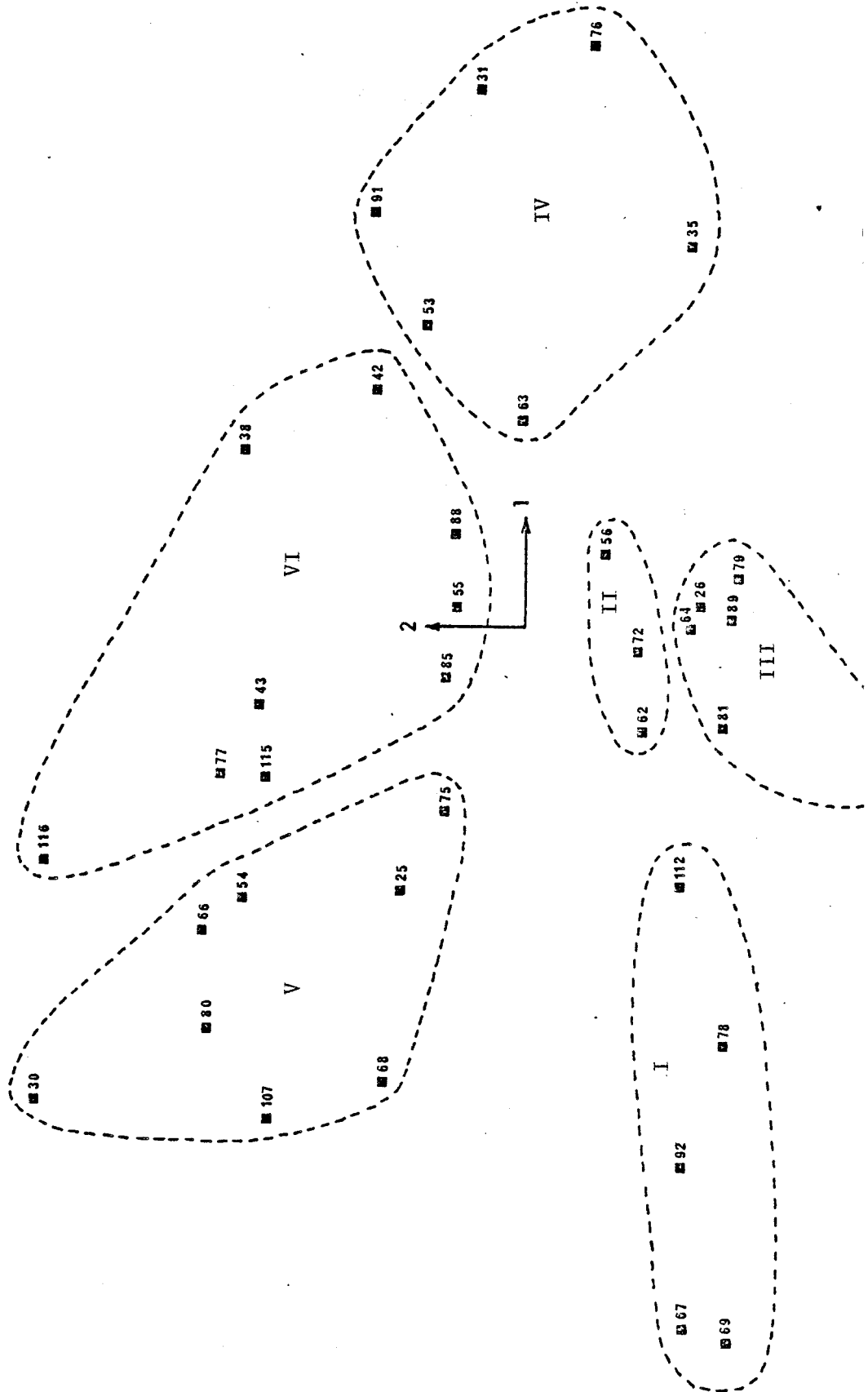
L'analyse des contributions révèle que l'axe 1, qui extrait plus des 2/3 de l'information, possède une signification très synthétique : les 5 facteurs y participent dans des proportions analogues, avec une influence de la profondeur un peu plus marquée ; l'axe 2 est nettement en rapport avec la minéralisation de l'eau.

<sup>1</sup>

A ma connaissance, l'analyse globale de profils ou de distributions de fréquences n'avait pas encore été utilisée.

DIAGRAMME 30 - ANALYSE FACTORIELLE DES PROFILS ECOLOGIQUES : LES GROUPES ECOLOGIQUES PLURIFACTORIELS DES HYDROPHYTES

(Les numéros des espèces sont ceux de la liste donnée dans l'annexe I A)



La composition des groupes obtenus avec l'aide de l'analyse hiérarchique est instructive surtout si l'on tient compte du type biologique des espèces (tab. 125).

TABLEAU 125  
GROUPES ECOLOGIQUES PLURIFACTORIELS (HYDROPHYTES)

Groupe I :			Groupe V :		
69	Ny	<i>Nymphaea alba</i>	80	E1	<i>Potamogeton obtusifolius</i>
78	Ny	<i>Potamogeton natans</i>	66	E1	<i>Najas minor</i>
67	Ch	<i>Nitella flexilis</i>	75	E1	<i>Potamogeton crispus</i>
112	Ce	<i>Utricularia australis</i>	30	Is	<i>Elatine hexandra</i>
92	Le	<i>Ricciocarpus natans</i>	107	Ny	<i>Trapa natans</i>
Groupe II :			68	Ny	<i>Nuphar lutea</i>
56	Is	<i>Littorella uniflora</i>	54	Le	<i>Spirodela polyrhiza</i>
72	Is	<i>Pilularia globulifera</i>	25	Ce	<i>Ceratophyllum demersum</i>
62	My	<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	Groupe VI :		
Groupe III :			77	E1	<i>Potamogeton lucens</i>
74	Ny	<i>Polygonum amphibium</i>	85	My	<i>Potamogeton trichoides</i>
79	Ny	<i>Potamogeton nodosus</i>	116	Ch	<i>Nitella translucens</i>
64	My	<i>Myriophyllum verticillatum</i>	115	Ch	<i>Chara braunii</i>
89	My	<i>Ranunculus circinatus</i>	43	Le	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>
81	E1	<i>Potamogeton pectinatus</i>	55	Ri	<i>Lemna trisulca</i>
26	Ch	<i>Chara contraria</i>	88	My	<i>Ranunculus peltatus</i>
Groupe IV :			42	My	<i>Hottonia palustris</i>
76	E1	<i>Potamogeton gramineus</i>	38	Ps	<i>Glyceria fluitans</i>
35	E1	<i>Elodea canadensis</i>			
63	My	<i>Myriophyllum spicatum</i>			
54	Le	<i>Lemna minor</i>			
91	Ri	<i>Riccia fluitans</i>			
31	Is	<i>Eleocharis acicularis</i>			

Le groupe II est projeté à proximité du groupe III malgré des comportements écologiques très différents mais ces deux groupes sont séparés nettement par une projection dans le plan factoriel 1-3.

Chaque groupe comporte des types biologiques variés, et, de ce fait, la compétition entre espèces de même niche écologique se trouve atténuée ; cela peut se traduire par une stratification de la phytocénose. Par contre, la concurrence risque d'être vive entre les espèces d'un même groupe qui possèdent le même type biologique : un exemple, donné par ailleurs (FELZINES 1982b), est repris dans le tableau 126 : *Nymphaea alba* et *Potamogeton*

TABLEAU 126 - DISTRIBUTION DE NYMPHAEA ALBA ET DE POTAMOGETON NATANS DANS LES RELEVÉS

BUS  
FILE

Types	Espèces	Groupements et nombre de segments (ou m2)															
		61/5 2	71/3 4	05/5 20	72/4 13	64/3 8	29/5 8	18/4 12	12/3 6	26/4 7	72/3 11	20/4 10	08/4 15	R52 (25)	17/4 5	68/3 8	62/4 11
Ny	<i>Nymphaea alba</i>	5	5	5	3	2	4	3	3	+	2	2	+	+	+	+	4
Ny	<i>Potamogeton natans</i>							+			2	2	3	5	5	5	4
Ny	<i>Trapa natans</i>							2	1	1				+			
Ny	<i>Nuphar lutea</i>								1	1					+		
Ny	<i>Polygonum amphibium</i>																+
My	<i>Potamogeton trichoides</i>							1	+								
E1	<i>Potamogeton crispus</i>													+			
E1	<i>Elodea canadensis</i>																5
My	<i>Ranunculus peltatus</i>							2	1					2		1	
My	<i>Myriophyllum spicatum</i>																+
My	<i>Hotttonia palustris</i>													1			
Ch	<i>Nitella flexilis</i>										4						+
Ce	<i>Utricularia australis</i>																
Ps	<i>Sagittaria sagittifolia</i>																2
Pl	<i>Glyceria fluitans</i>																
He	<i>Equisetum fluviale</i>																+
He	<i>Scirpus lacustris</i>																+

Les espèces sont affectées de leur coefficient d'abondance-dominance moyen au sein de chaque groupement. *Nymphaea alba* et *Potamogeton natans* appartiennent au même groupe multifactoriel. La similitude de leur niche écologique et de leur type biologique ne leur permet pas de cohabiter durablement dans un groupement. *Nymphaea alba* peut se développer sur un sédiment riche en matière organique et évince *Potamogeton natans* lorsque les deux espèces se trouvent dans un même étang.

TABLEAU 127 - DISTRIBUTION DES ESPECES DU GENRE POTAMOGETON DANS LES ETANGS DU BOURBONNAIS ET SES CONFINS

Etangs n°	226	149	164	200	227	229	222	172	221	169	178	136	177	166	170	137	219	121	118	113	127	337	173	260	265	344	269	261	255	237	240	175	268	239	114	179		
<i>P. crispus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+								+																
<i>P. obtusifolius</i>														+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+													+	
<i>P. trichoides</i>																						+	+	+	+													
<i>P. lucens</i>																									+	+												+
<i>P. gramineus</i>																										+	+											
<i>P. acutifolius</i>																																						
<i>P. natans</i>																				+				+			+											

Les espèces de *Potamogeton* ne sont mentionnées que par leur présence. D'autres étangs renfermant *Potamogeton natans* seul n'ont pas été indiqués : cette espèce appartient à un type biologique différent de celui des autres espèces et son comportement écologique les en éloigne également.



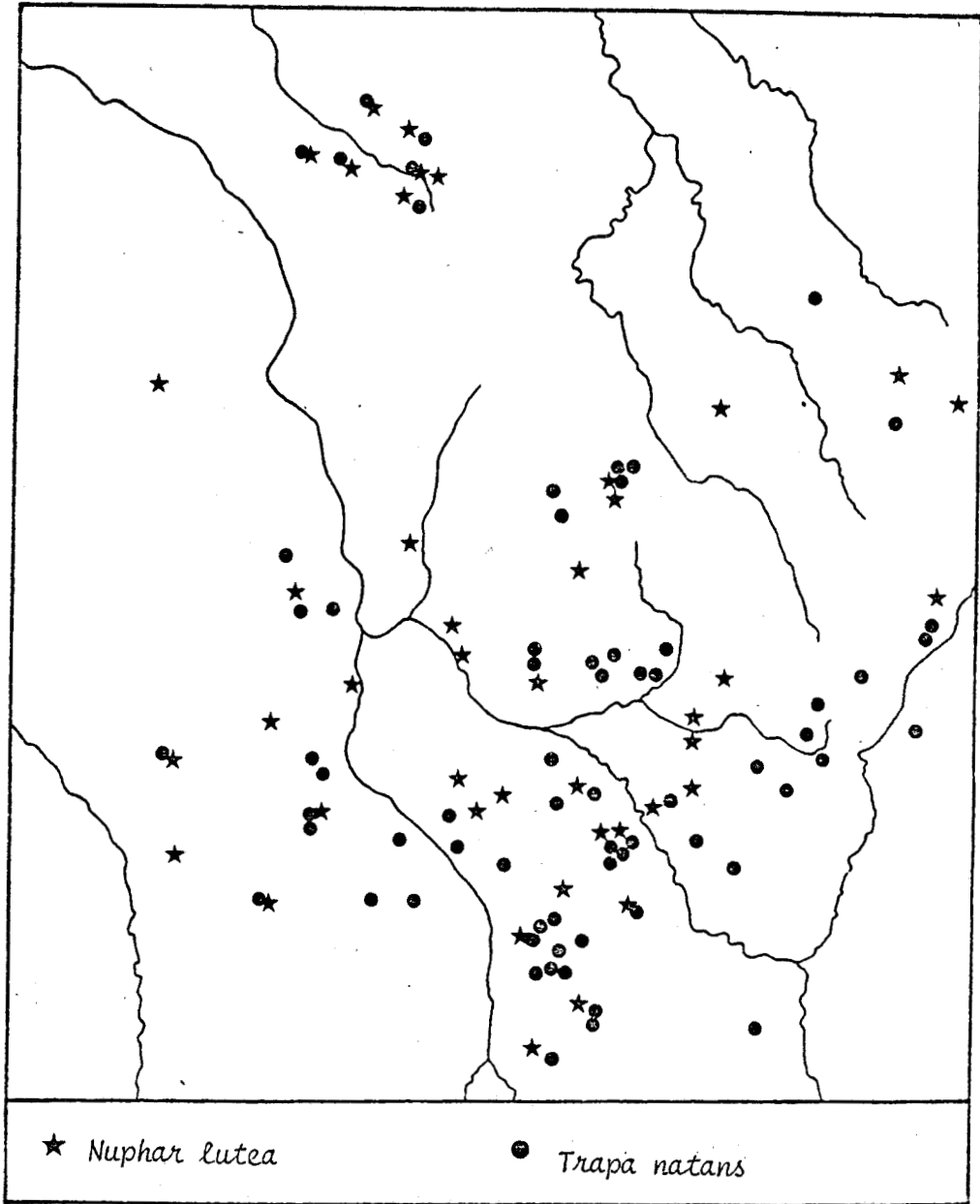
*ton natans* ne cohabitent que rarement dans un même groupement : les cas de co-présence expriment généralement la dynamique au sein d'une série lorsque *Nymphaea* s'installe dans des peuplements de *Potamogeton natans*. Nous avons vu maints cas de dissociation latérale au sein d'un groupement (cf. tab. 12) ; cela peut aller jusqu'à l'implantation dans des étangs distincts de deux espèces de niche écologique analogue : la distribution de *Trapa natans* et de *Nuphar lutea* le montre bien (carte 18) et les quelques cas de co-présence dans un même étang traduisent justement l'antagonisme pour l'occupation du biotope. J'ai donné aussi des exemples pour le genre *Potamogeton* dans le Bourbonnais (FELZINES 1981) dont la distribution des espèces est indiquée dans le tableau 127 : on remarque que *Potamogeton crispus* et *P. obtusifolius* qui appartiennent au même groupe plurifactoriel (groupe V) ne coexistent pratiquement pas (cf. carte 3, p.133), de même *Potamogeton lucens* et *P. trichoides* (groupe VI) (carte 19). Par contre, des espèces appartenant à des groupes distincts se rencontrent dans les mêmes étangs où elles s'installent dans des biotopes différents exploitant les caractères du milieu préférentiels : c'est le cas de *Potamogeton obtusifolius* (groupe V) et de *P. trichoides* (groupe VI), ce dernier occupant un biotope plus profond ; c'est aussi le cas de *P. gramineus* (groupe IV) et de *P. lucens* (groupe VI), le premier se fixant sur protopédon et en eau peu profonde, soumise à des fluctuations du niveau parfois importantes, alors que le second prend place sur gyttja et en eau plus profonde.

- Analyse multifactorielle appliquée aux profils des espèces amphibies et exondées (diagramme 31)

Les profils codés de 52 espèces ont été traités avec les 5 facteurs de nature édaphique et thermique de l'analyse précédente. La projection des espèces dans le plan factoriel déterminé par les axes 1 et 2 dont la signification est très synthétique (contribution importante de tous les facteurs) fait apparaître, avec l'aide de l'analyse hiérarchique, 4 groupes écologiques multifactoriels :

CARTE 18

DISTRIBUTION DE NUPHAR LUTEA ET DE TRAPA NATANS

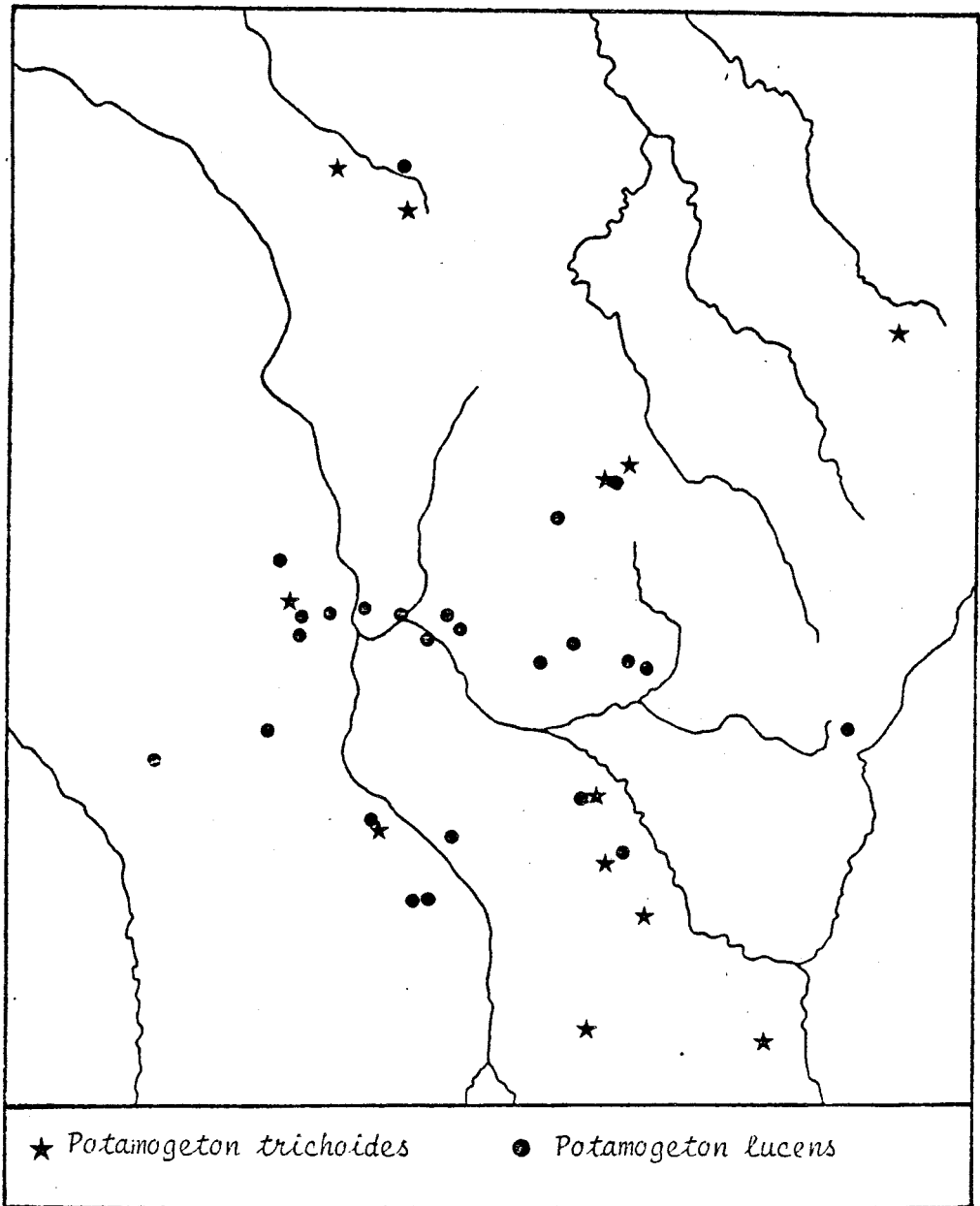


9115  
11111



## CARTE 19

DISTRIBUTION DE POTAMOGETON LUCENS ET DE P. TRICHOIDES



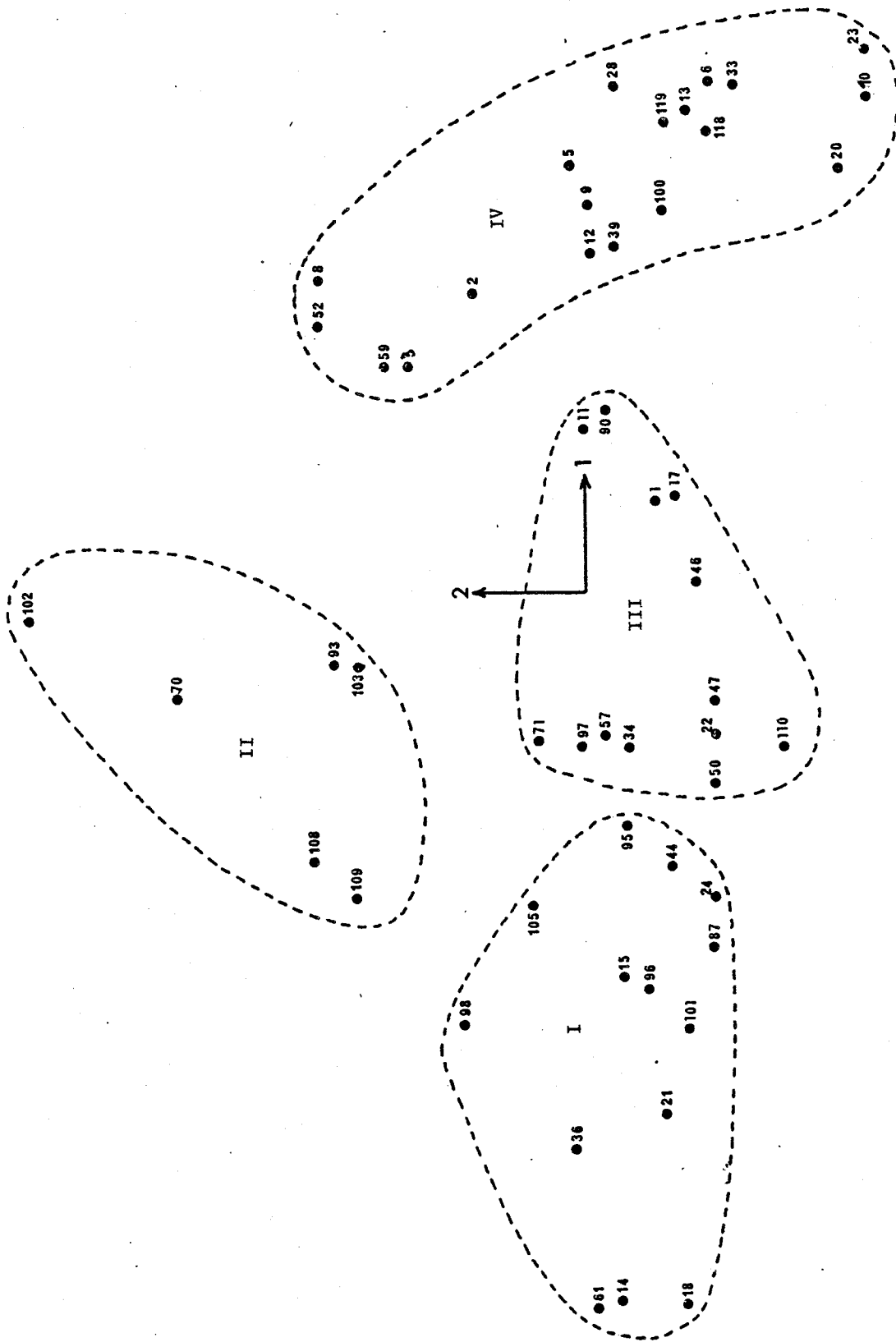


DIAGRAMME 31 - ANALYSE FACTORIELLE DES PROFILS ECOLOGIQUES : LES GROUPES ECOLOGIQUES PLURIFACTORIELS D'ESPECES AMPHIBIENS ET EXONDEES



## Groupe I :

14	<i>Carex lasiocarpa</i>	44	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>
15	<i>Carex nigra</i>	61	<i>Menyanthes trifoliata</i>
18	<i>Carex paniculata</i>	95	<i>Salix atrocinerea</i>
21	<i>Carex rostrata</i>	96	<i>Salix aurita</i>
24	<i>Carum verticillatum</i>	98	<i>Scirpus lacustris</i>
87	<i>Potentilla palustris</i>	101	<i>Scutellaria galericulata</i>
36	<i>Equisetum fluviatile</i>	105	<i>Sphagnum inundatum</i>

On y retrouve donc les espèces à affinités submontagnardes. Les similitudes des comportements écologiques de *Carex lasiocarpa* et de *Carex rostrata* expliquent que les deux espèces soient en compétition sur le Morvan, au profit de la seconde (carte 20). On constate l'appartenance au même groupe de *Scirpus lacustris* et d'*Equisetum fluviatile* : cela peut surprendre car on ne trouve pas habituellement les deux héliophytes ensemble dans les groupements et même dans les étangs mais c'est justement la compétition qui les sépare comme le montre la complémentarité de leur distribution dans la dition, *Equisetum fluviatile* se développant dans les conditions thermiques les plus fraîches (cf. cartes de l'annexe IV B).

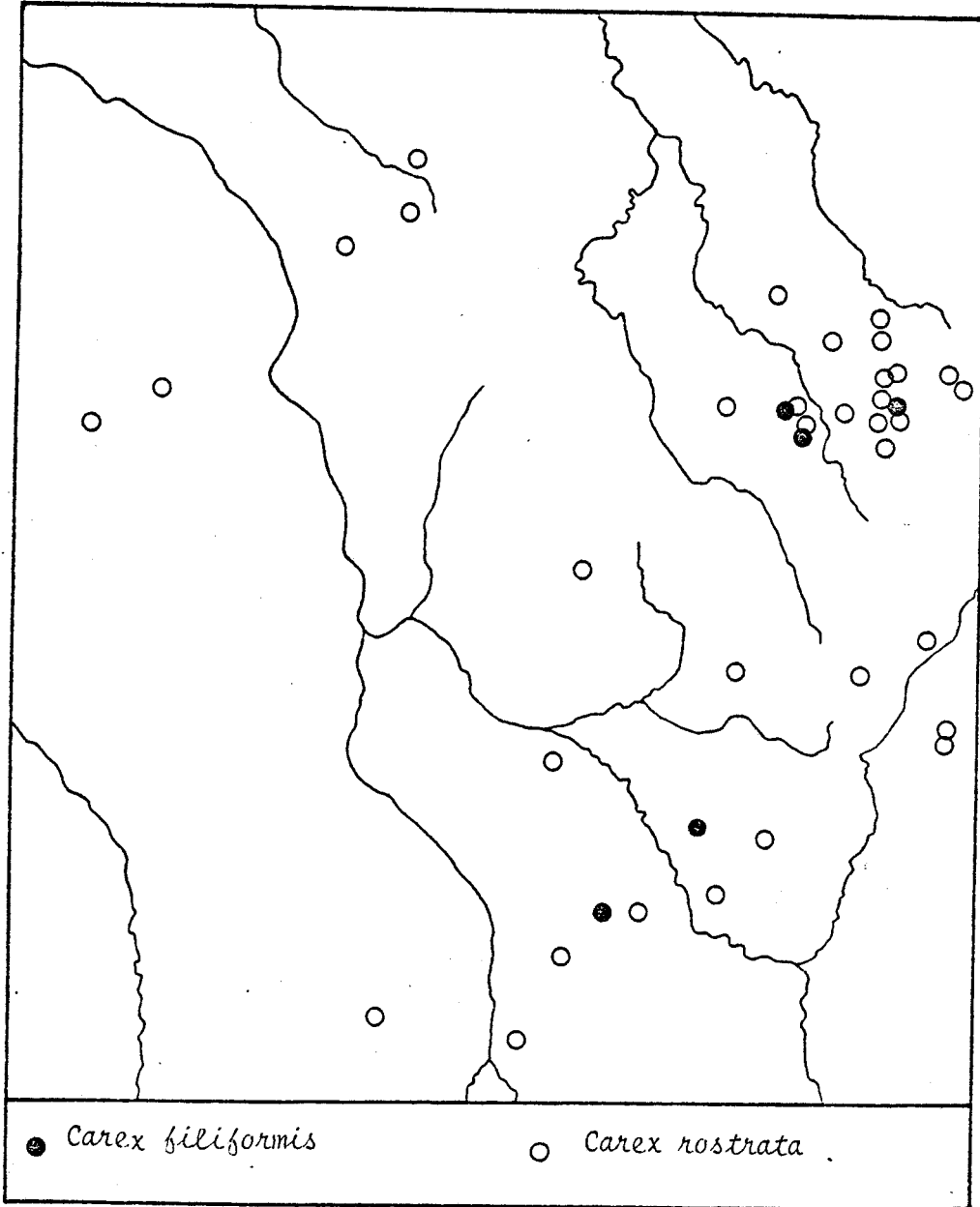
## Groupe II :

70	<i>Oenanthe aquatica</i>	103	<i>Sparganium erectum</i>
93	<i>Rorippa amphibia</i>	108	<i>Typha angustifolia</i>
102	<i>Sparganium emersum</i>	109	<i>Typha latifolia</i>

Ce groupe, formé par des héliophytes, illustre bien l'existence d'une tendance à la dispersion des espèces de même niche écologique, d'autant plus nette que la forme biologique est proche. C'est ainsi que nous avons signalé dans l'étude phytosociologique l'absence de cohabitation de *Typha angustifolia* et de *Typha latifolia* d'une part, de *Sparganium erectum* et de *Sparganium emersum* d'autre part. La ségrégation est moins nette entre *Oenanthe aquatica* et *Rorippa amphibia* puisque un *Oenanthe-Rorippetum* a été décrit par les phytosociologues mais j'ai signalé l'existence d'une dissociation des deux espèces au sein des groupements et envisagé la possibilité de distinguer deux associations (cf. p. 202), ce que semble confirmer la distribution géographique dans la dition (carte 21).

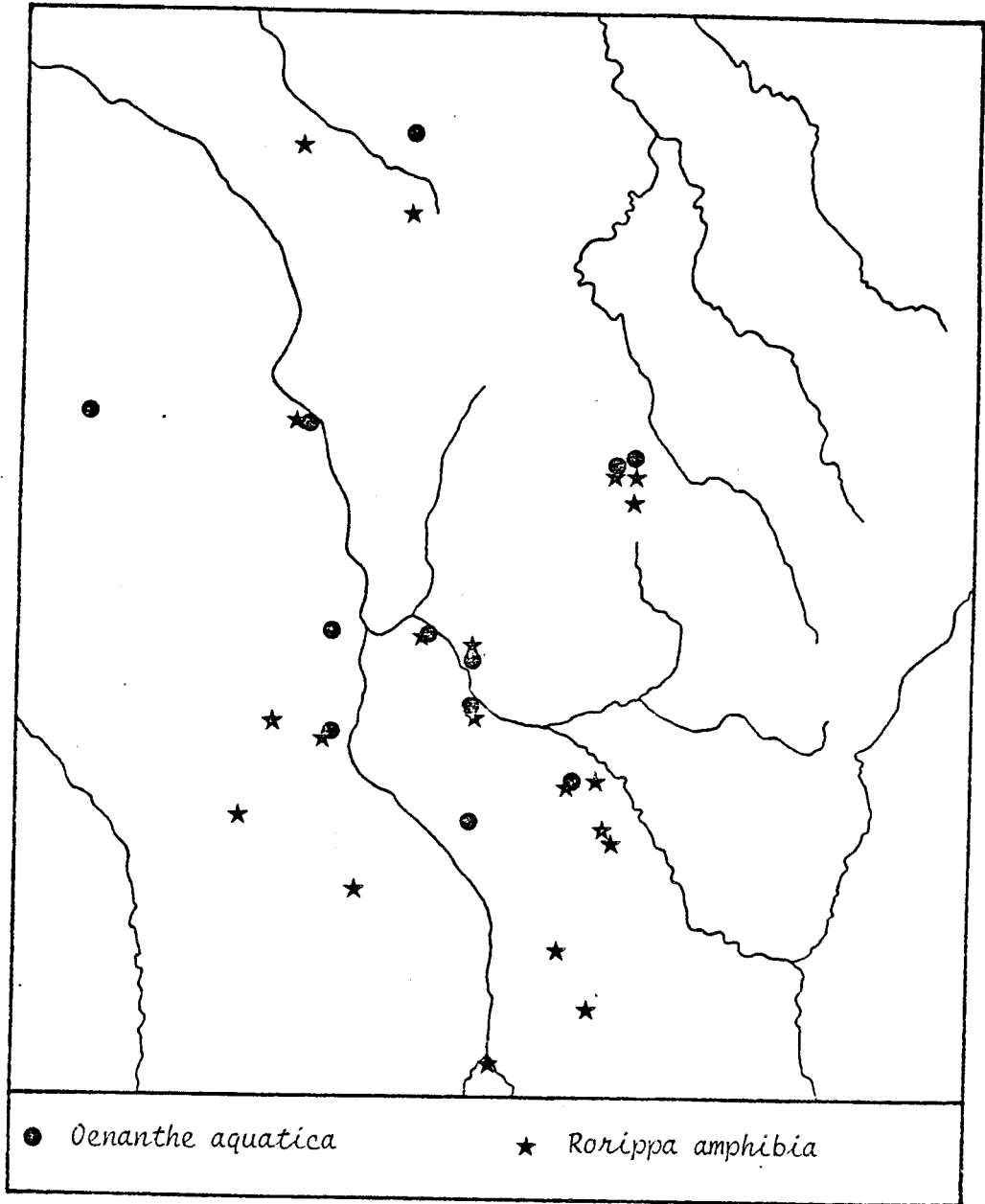
CARTE 20

DISTRIBUTION DE CAREX FILIFORMIS ET DE C. ROSTRATA



CARTE 21

DISTRIBUTION D'OENANTHE AQUATICA ET DE RORIPPA AMPHIBIA



## Groupe III :

1	<i>Agrostis canina</i>	50	<i>Juncus effusus</i>
17	<i>Carex panicea</i>	57	<i>Lysimachia vulgaris</i>
11	<i>Carex serotina</i>	71	<i>Phragmites australis</i>
22	<i>Carex vesicaria</i>	90	<i>Ranunculus flammula</i>
34	<i>Eleocharis palustris</i>	97	<i>Salix cinerea</i>
46	<i>Iris pseudacorus</i>	110	<i>Phalaris arundinacea</i>
47	<i>Juncus acutiflorus</i>		

Il s'agit, pour la plupart, d'espèces exondées, et la possibilité d'explorer plusieurs niveaux du sol limite la compétition : cela a pour effet de laisser associées certaines d'entre elles comme *Carex vesicaria*, *Lysimachia vulgaris* et *Iris pseudacorus* dans le *Caricetum vesicariae*. Rappelons toutefois l'exclusion de *Juncus acutiflorus* et de *Juncus effusus* au sein d'un même groupement. Il est possible que la rareté des peuplements de *Phalaris arundinacea* dans la dition soit le fait de la dominance de *Phragmites australis*, toutes deux présentant des comportements écologiques et des types biologiques analogues.

## Groupe IV :

2	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	20	<i>Carex riparia</i>
3	<i>Alopecurus aequalis</i>	23	<i>Carex otrubae</i>
5	<i>Baldellia ranunculoides</i>	28	<i>Cyperus michelianus</i>
6	<i>Bidens tripartita</i>	33	<i>Eleocharis ovata</i>
8	<i>Calliargon cuspidatum</i>	39	<i>Glyceria maxima</i>
9	<i>Carex acuta</i>	52	<i>Leersia oryzoides</i>
10	<i>Carex acutiformis</i>	59	<i>Lythrum salicaria</i>
12	<i>Carex elata</i>	100	<i>Scirpus sylvaticus</i>
13	<i>Carex elongata</i>	118	<i>Veronica scutellata</i>
16	<i>Carex ovalis</i>	119	<i>Rumex hydrolapathum</i>

Ce groupe est hétérogène car il comprend à la fois des espèces sensibles aux variations de niveau de la nappe aquatique et des espèces thermophiles mésotrophes à eutrophes. Cela tient probablement au petit nombre de facteurs introduits dans l'analyse et la prise en considération de paramètres supplémentaires amènerait vraisemblablement un éclatement en sous-groupes. Cependant, en considérant des types biologiques analogues, on constate l'absence de cohabitation et la séparation dans l'espace de *Carex acutiformis* et *Carex riparia*. De même nous avons constaté la dissociation, dans les groupements de thérophytes, d'*Alopecurus aequalis* et de *Leersia oryzoides* (cf. p. 264).



Il ressort de l'analyse multifactorielle appliquée aux profils écologiques qu'il n'y a guère d'association durable entre les espèces si elles possèdent des niches écologiques et des types biologiques semblables : c'est l'effet le plus net de la compétition interspécifique. En contre-partie, une association d'espèces sera facilitée par des différences dans les types biologiques et/ou dans les exigences écologiques. Cette concurrence sera d'autant plus sévère que les facteurs entraînant des comportements similaires et pris en compte pour établir les affinités écologiques seront plus nombreux. On peut penser aussi que l'analyse appliquée aux profils synécologiques mettra en évidence plus nettement encore de telles compétitions au niveau des associations car elles intègrent le comportement commun de plusieurs espèces pour un ensemble complexe de facteurs.

b) Détermination et comparaison des domaines écologiques<sup>1</sup> des associations

- Analyse multifactorielle appliquée aux profils synécologiques des associations de la végétation aquatique (diagramme 32)

Cette analyse concerne 30 associations et 8 facteurs, les caractères du sédiment ayant été utilisés, en plus des facteurs des analyses précédentes.

La projection dans le plan factoriel 1-2 dont les axes sont expliqués essentiellement par quelques facteurs édaphiques (teneur en matière organique et potentiel d'oxydo-réduction du sédiment, profondeur) qui estompent l'influence de la minéralisation de l'eau (axe 3) et surtout les facteurs thermiques.

On reconnaît plusieurs groupes synécologiques plurifactoriels :

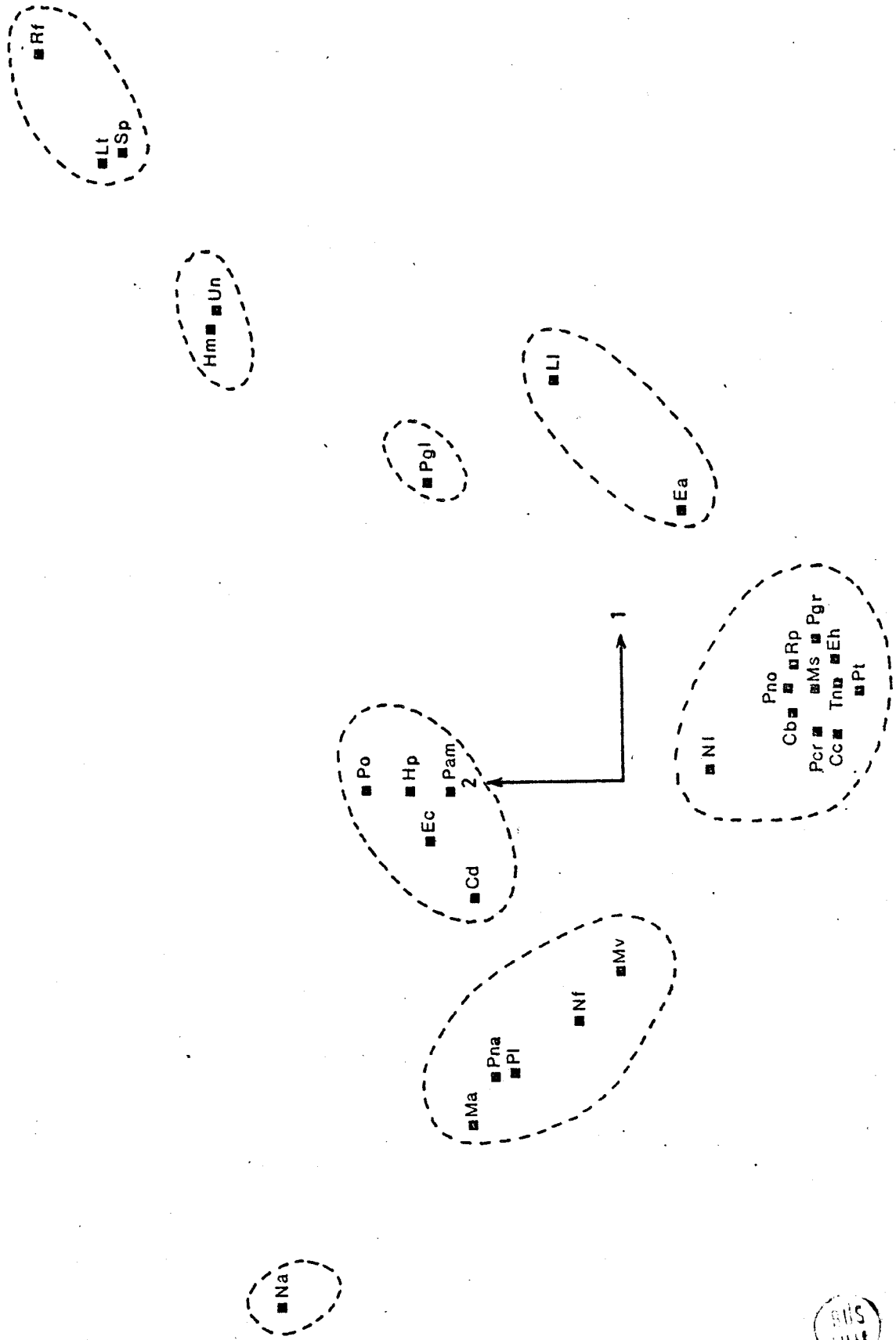
---

<sup>1</sup>

Le domaine écologique de l'association intègre les niches écologiques de l'ensemble caractéristique des espèces de l'association. GOUNOT (1969) ayant utilisé ce terme pour qualifier l'intervalle écologique plurifactoriel d'une espèce dont elle est indicatrice (ce qui correspond approximativement à sa niche écologique), on peut aussi parler d'espace écologique de l'association (FELZINES 1982b).

DIAGRAMME 32 : ANALYSE FACTORIELLE DES PROFILS SIMÉTRIQUES . LES UNITÉS SIMÉTRIQUES PLURIFACTORIELLES DES ASSOCIATIONS DE LA VÉGÉTATION AQUATIQUE.

(Les abréviations des associations sont celles de la liste donnée en annexe II A)





## Groupe I :

Ma	<i>Myriophylletum alterniflori</i>	P1	<i>Potametum lucentis</i>
Mv	<i>Myriophylletum verticillati</i>	Pna	<i>Potametum natantis</i>
Nf	<i>Nitelletum flexilis</i>		

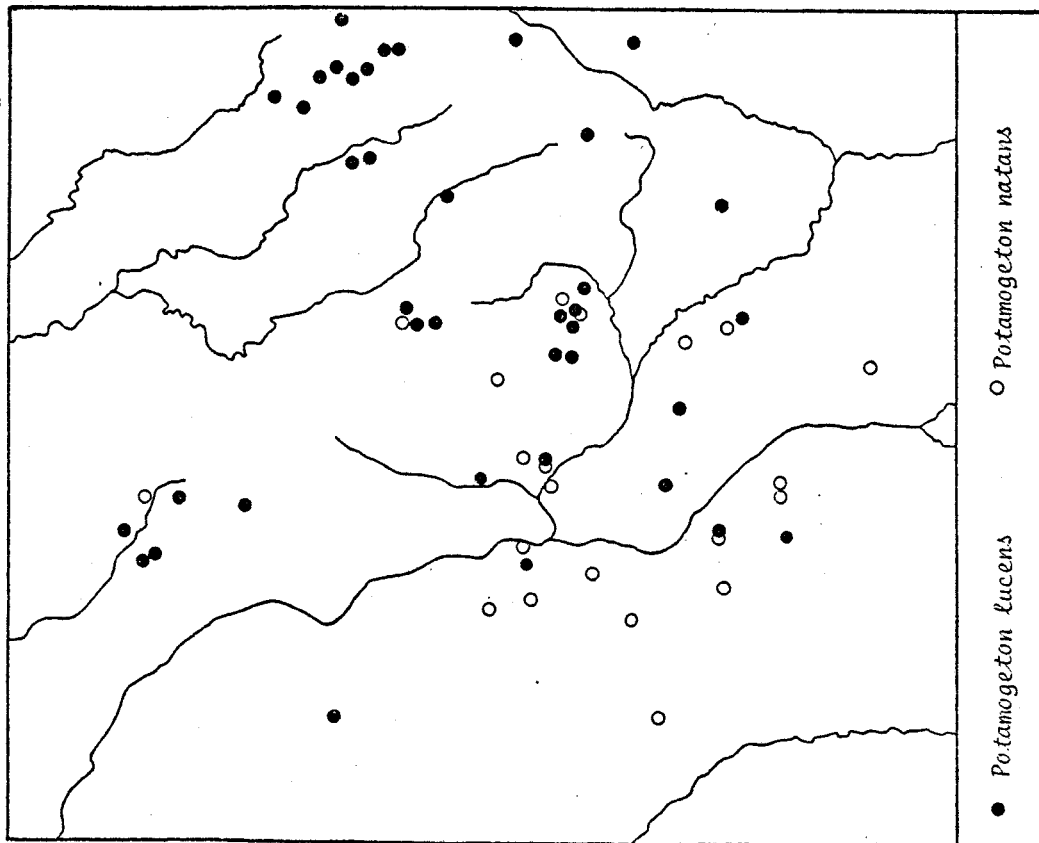
et à l'écart, *Nymphaeëtum albae* Na.

Il peut paraître surprenant de constater la convergence des domaines écologiques des 2 associations de Myriophylle d'une part, et des deux associations de Potamot d'autre part car leur distribution géographique est tout à fait différente (cartes 22 et 23) : nous avons vu que le *Myriophylletum verticillati* et le *Potametum lucentis* ont leur optimum dans les conditions eutrophiques alors que le *Myriophylletum alterniflori* et le *Potametum natantis* sont dans des étangs oligo-mésotrophes. J'y vois là encore l'effet d'une compétition entre associations qui les a conduites à se disjoindre géographiquement et, par suite d'une plasticité écologique, à s'adapter à des conditions très différentes ; les profils synécologiques ne traduisent que le résultat de cette compétition. Cette interprétation, paradoxale est cependant justifiée par le fait que dans d'autres régions, *Myriophyllum verticillatum* et *Myriophyllum alterniflorum* se développent dans des conditions analogues (CORILLION 1948<sup>1</sup>, LOHAMMAR 1938). A partir des données de LOHAMMAR, j'ai établi les profils écologiques de *Myriophyllum alterniflorum* et de *M. verticillatum* en Suède d'une part, de *Potamogeton natans* et de *P. lucens* d'autre part ; la comparaison avec les profils obtenus à partir des données recueillies dans la dition est tout à fait éloquent (fig. 61) : la plasticité écologique des espèces est beaucoup plus importante qu'on aurait pu le supposer, comme le montre l'amplitude du déplacement de l'optimum d'une dition à l'autre.

<sup>1</sup>

CORILLION écrit en effet : "Il y a lieu de distinguer un *Myriophylletum alterniflori* présent dans les eaux à caractère dystrophe et oligotrophe et un *Myriophylletum verticillati*, présent dans les eaux à caractère eutrophe. Les eaux mésotrophes voient souvent un mélange des espèces appartenant à ces deux types de *Myriophylletum*".

CARTE 22 - DISTRIBUTION DE POTAMOGETON LUCENS ET P. NATANS



CARTE 23 : DISTRIBUTION DU MYRIOPHYLLUM ALTERNIFLORUM ET M. VERTICILLATUM

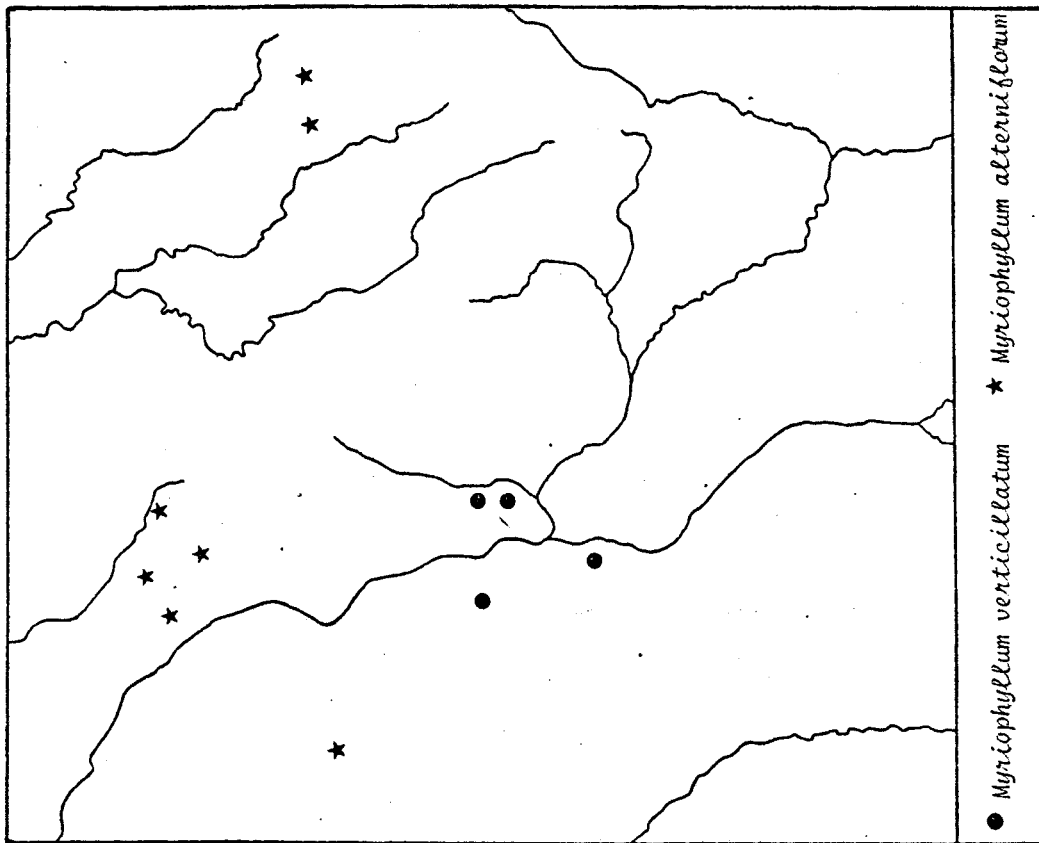
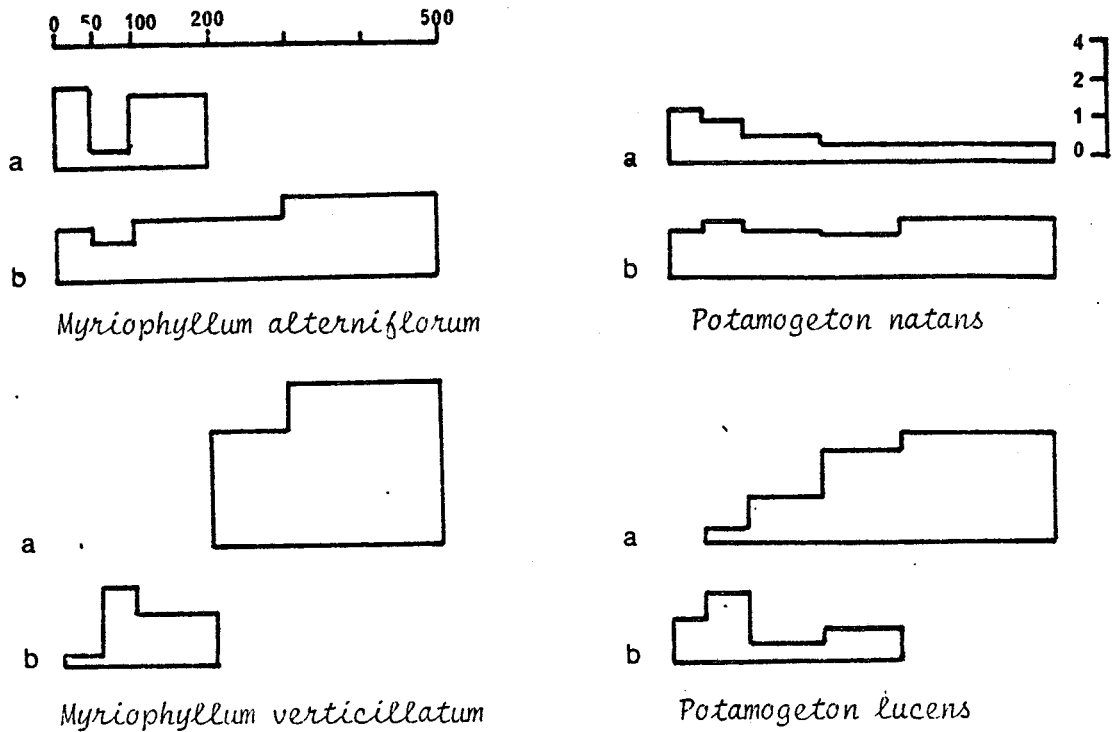


FIGURE 61 - COMPARAISON DES PROFILS ECOLOGIQUES DE 4 HYDROPHYTES  
D'APRES LES VALEURS DE LA CONDUCTIVITE DE L'EAU DES  
ETANGS DE LA DITION (a) ET DE SUEDE (b)



Groupe II :

Ce *Ceratophylletum demersi*  
Po *Potametum obtusifolii*  
Ec *Elodeetum canadensis*

Pam *Polygonetum amphibii*  
Hp *Hottonietum palustris*

Groupe III :

Cb *Charetum braunii*  
Cc *Charetum contrariae*  
Eh *Elatinetum hexandrae*  
Ms *Myriophylletum spicati*  
Pt *Potametum trichoidis*  
Pcr *Potametum crispum*  
Pgr *Potametum graminei*

Pno *Potametum nodosi*  
Rp *Ranunculetum peltati*  
Nl *Nupharetum luteae*  
Tn *Trapetum natantis*

Ce groupe renferme plusieurs associations du Potamion. Nous avons déjà souligné la compétition entre le *Myriophylletum spicati* et le *Potametum trichoidis* (cf. p.136) dont les espèces caractéristiques ont des formes biologiques convergentes. De même, la similitude des domaines écologiques du *Nupharetum luteae* et du *Trapetum natantis* peut expliquer leur distribution complémentaire (cf. carte 18).

## CARTE 24

## DISTRIBUTION DES ASSOCIATIONS DES LEMNETALIA

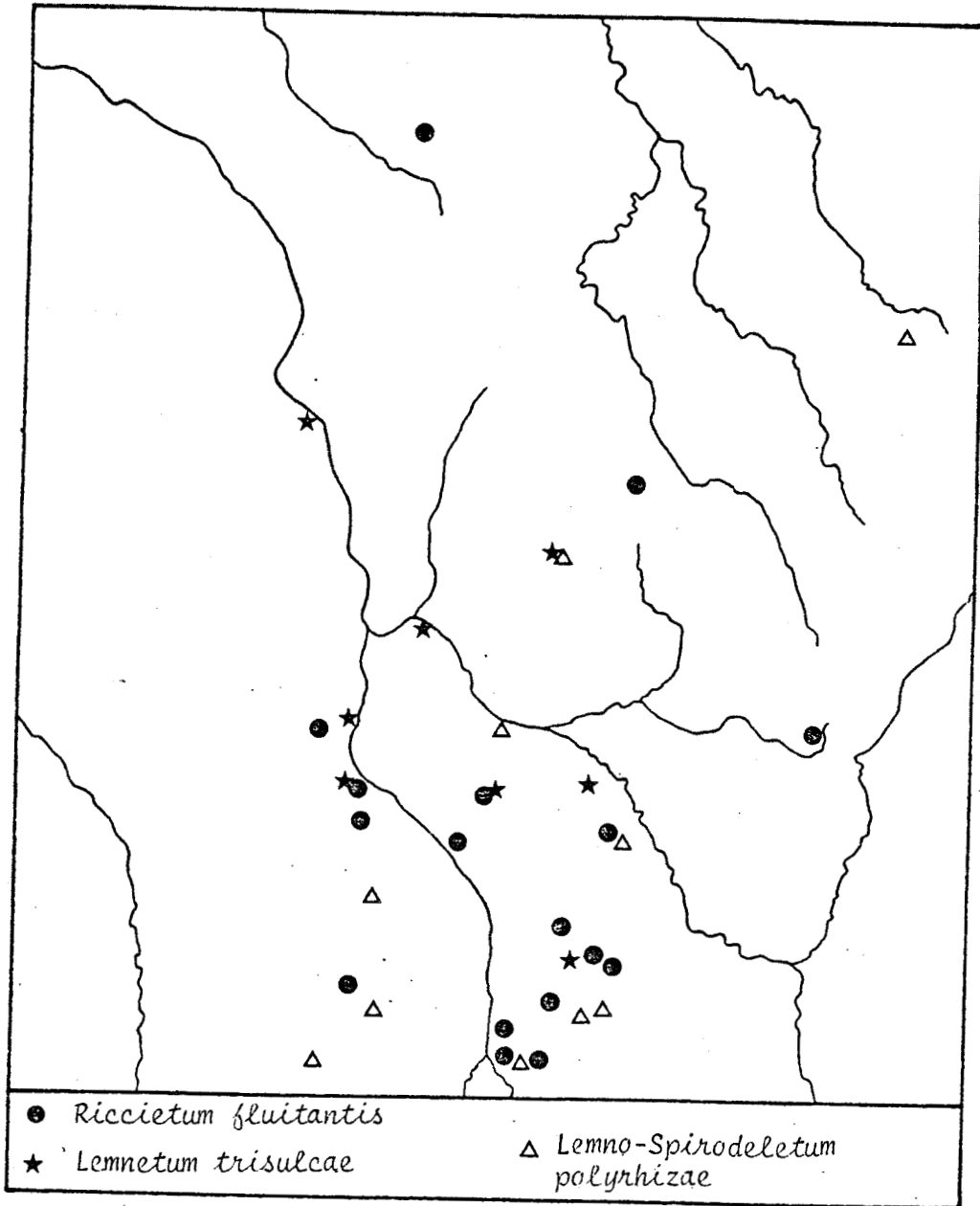
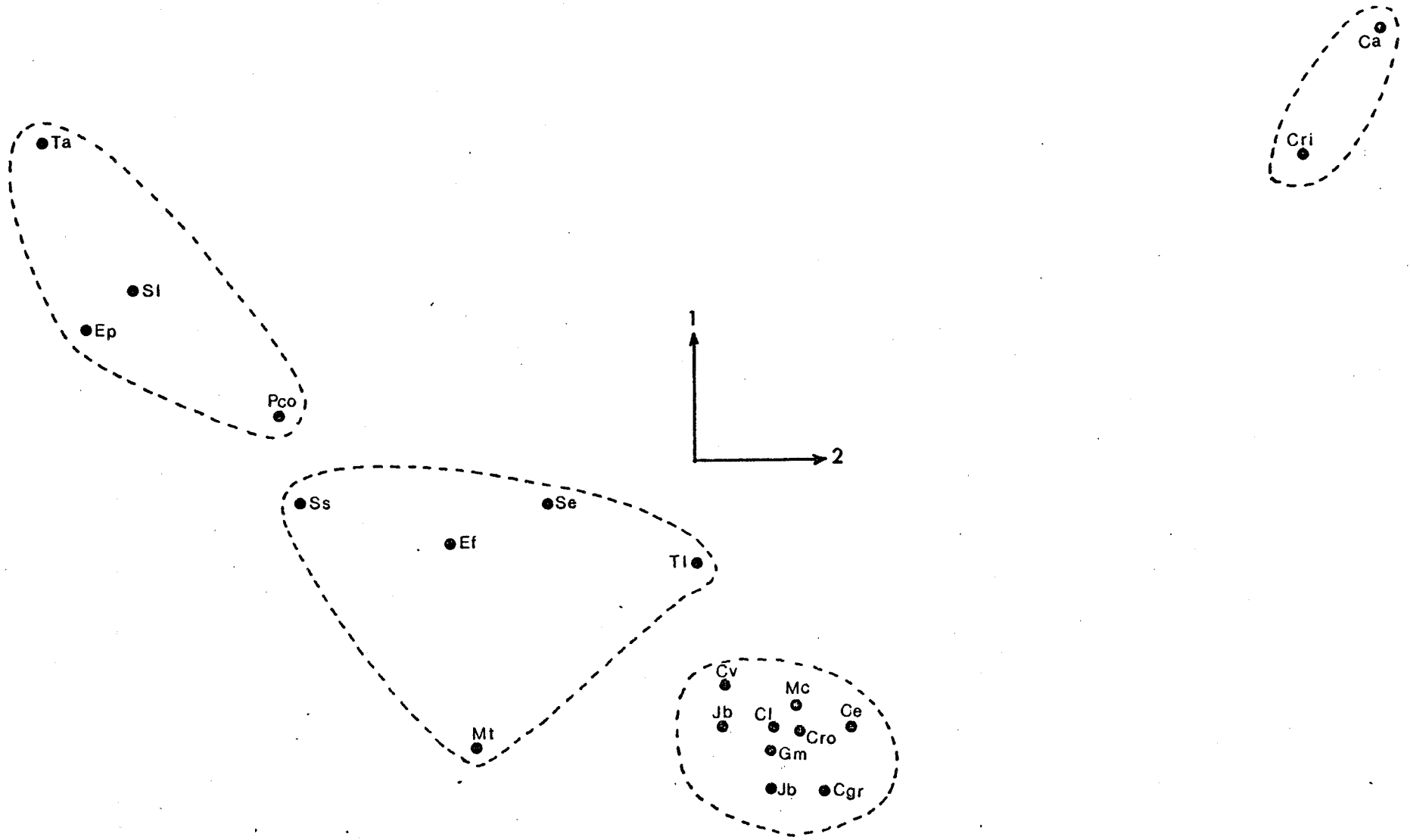




DIAGRAMME 33 - ANALYSE FACTORIELLE DES PROFILS SYNECOLOGIQUES ; LES GROUPES SYNECOLOGIQUES PLURIFACTORIELS DES ASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AMPHIBIE ET HYGROPHILE.



## Groupe VII

Ef *Equisetetum fluviatilis*  
 Mt *Menyanthetum trifoliatae*  
 Se *Sparganietum erecti*

Ss *Sparganietum simplicis*  
 Tl *Typhetum latifoliae*

## Groupe VIII

Ce *Caricetum elatae*  
 Cg *Caricetum gracilis*  
 Cl *Caricetum lasiocarpae*  
 Cro *Caricetum rostratae*  
 Cv *Caricetum vesicariae*

Gm *Glycerietum maximae*  
 Ja *Juncetum acutiflori*  
 Jb *Juncetum bulbosi*  
 Mc *Junco-Molinietum caeruleae*

Toutes ces associations supportent une exondation plus ou moins durable, parfois complète ; elles sont alors soumises aux fluctuations de la nappe phréatique. Elles sont très tolérantes pour la teneur en matière organique puisque certaines peuvent s'installer en pionnières sur un protopédon puis, par leur production organique, constituer un sol à fen. La similitude des domaines écologiques des associations de *Carex* de ce groupe est inattendue étant données les répartitions géographiques différentes qu'elles présentent : tout se passe comme si la prise en compte globale des facteurs actifs révélait les similitudes des potentialités en effaçant les divergences que présentent les comportements écologiques vis-à-vis des facteurs considérés séparément.

## Groupe IX

Ca *Caricetum acutiformis*

Cri *Caricetum ripariae*

La similitude synécologique de ces deux associations, réduites souvent à des peuplements monospécifiques de même type biologique, se traduit, dans la dition, par une distribution géographique distincte (cf. carte 11).

## c) Conclusion

Les résultats des traitements des profils écologiques et des profils synécologiques ne se superposent pas exactement en ce sens que le contenu des groupes écologiques n'est pas toujours le même que celui des groupes synécologiques lorsqu'on compare les affinités entre les associations d'une part, et les affinités entre les espèces qui les caractéri-

sent d'autre part. Cela tient à deux causes principales :

- l'analyse multifactorielle concernant les espèces utilise des facteurs édapho-climatiques d'ordre régional alors que celle concernant les associations inclut, en outre, les facteurs stationnels se rapportant au substrat ;
- les profils synécologiques des associations ne se superposent pas avec les profils écologiques de leurs espèces caractéristiques.

L'analyse multifactorielle des correspondances intègre l'ensemble des comportements des espèces ou des associations et, dans le système complexe et multidimensionnel constitué par les espèces ou les associations et les facteurs écologiques, elle met en évidence la nature synthétique de la niche écologique et du domaine écologique<sup>1</sup>. On constate alors que, loin de séparer les espèces ou les associations en leur attribuant des niches ou des domaines écologiques spécialisés, l'analyse des correspondances révèle des affinités écologiques ou synécologiques en regroupant des espèces ou des associations ; elles peuvent présenter, cependant, des différences nettes vis-à-vis d'un facteur particulier. Cela laisse entrevoir une plasticité écologique des espèces et des associations, notamment sous la forme du déplacement de leur optimum écologique.

### 3 - GROUPES ECOLOGIQUES ET ASSOCIATIONS

On ne retrouve pas, au sein d'une association ou d'une sous-association, deux ou plusieurs espèces d'un même groupe écologique<sup>2</sup> et cela

<sup>1</sup> Au contraire, la comparaison visuelle des profils écologiques et synécologiques, en privilégiant les différences, conduit à une discrimination d'autant plus poussée que le nombre de facteurs retenus est élevé. En l'absence de critères permettant la hiérarchisation des facteurs, la constitution de groupes plurifactoriels tombe rapidement dans le domaine de la subjectivité.

<sup>2</sup> Elles peuvent appartenir à des associations distinctes d'une même synassociation en particulier si le milieu est très sélectif par suite de l'influence d'un facteur limitant ou de plusieurs facteurs limitants : c'est le cas pour les espèces du groupe V des milieux riches en hydrogéné-carbonate de calcium.



d'autant plus nettement que leurs types biologiques sont semblables. A l'inverse, il faut donc s'attendre à ce que les espèces caractéristiques d'une association appartiennent à des groupes écologiques distincts, cohabitation renforcée par une différence dans les types biologiques. Ceci peut être illustré par la sous-association à *Ricciocarpus natans* du *Riccietum fluitantis* : *Riccia fluitans* et *Ricciocarpus natans* appartiennent à des groupes écologiques et à des types biologiques distincts. *Spirodela polyrhiza* et *Lemna minor* ont le même type biologique mais des niches écologiques distinctes : elles peuvent s'associer dans le *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* ou former une sous-association de l'*Hydrocharitetum morsus-ranae*, *Hydrocharis morsus-ranae* appartenant à un autre groupe écologique et possédant une forme biologique de grande taille qui la fait considérer comme un type biologique particulier (cf. p.53 ). Pour la végétation amphibie, *Scirpus lacustris* admet d'autres héliophytes incluses dans des groupes écologiques différents : *Sparganium erectum*, *Lythrum salicaria*, *Rorippa amphibia*, qui sont autant de différentielles de sous-associations (*Rorippa amphibia* et *Sparganium erectum*, dont les niches écologiques sont semblables, ne coexistent pas). Pour les associations des biotopes exondés, les possibilités de combinaisons sont plus nombreuses car l'exploitation du substrat peut se faire à plusieurs niveaux et les paramètres édaphiques sont plus variables. Des espèces d'un même groupe écologique ayant des types biologiques différents peuvent plus facilement cohabiter ; c'est le cas pour *Carex vesicaria*, *Lysimachia vulgaris* et *Iris pseudacorus*, caractéristiques du *Caricetum vesicariae*. Remarquons aussi que des sous-associations, définies sur une base purement floristique, se révèlent en fait comme des phases de transition dans une série dynamique ; la coexistence d'espèces de types biologiques et de niches écologiques analogues traduit alors une compétition : c'est le cas pour *Potamogeton natans* que l'on peut considérer comme différentielle d'une sous-association du *Nymphaeëtum albae* ; cette sous-association concerne en réalité des relevés qui montrent le passage du *Potametum natantis* au *Nymphaeëtum albae*.

Cette divergence entre les résultats de l'analyse phytoécologique et ceux de l'analyse phytosociologique apparaît comme fondamentale. Elle se retrouve dans les diagrammes de WIEGLEB (1978 a et b) qui compare les groupes sociologiques (obtenus par le traitement d'une matrice de liaisons

interspécifiques entre 47 macrophytes aquatiques au sein de 3 000 relevés) et les groupes écologiques (résultant de la prise en compte de 14 paramètres hydrochimiques). Alors qu'il attribue cette distorsion entre les résultats des deux analyses au fait qu'un certain nombre de paramètres n'ont pas été utilisés (profondeur, température, agitation de l'eau, etc...), je l'interprète comme la conséquence normale de la compétition qui s'installe entre des espèces dont les affinités écologiques sont trop grandes et qui, de ce fait, se disjointent dans des groupements distincts.

Utilisant l'analyse des correspondances, LACOSTE et ROUX (1972) ont montré que l'analyse globale, d'une manière générale, donne de moins bons résultats que l'analyse floristique. Cela provient du fait que l'analyse floristique des relevés, définis au préalable par leur appartenance phytosociologique, intègre tout à la fois les comportements écologiques des espèces et la compétition entre elles. La prise en compte conjointe des données écologiques, constitue une redondance qui estompe la compétition avec pour effet de faire apparaître davantage les affinités écologiques et les corrélations avec les facteurs que les affinités phytosociologiques.

Sur le plan méthodologique, il ne paraît donc pas souhaitable de traiter simultanément les données phytosociologiques et les données phyto-écologiques : cela revient à mêler les résultats de deux analyses rendus, dans une certaine mesure, antinomiques par la compétition interspécifique. Cependant l'analyse phytoécologique et l'analyse sociologique constituent deux approches complémentaires puisque l'identification des groupes écologiques plurifactoriels éclaire la formation des associations.

En résumé :

- 1) Le groupe écologique plurifactoriel renferme l'ensemble des espèces d'un type de végétation donné qui, indépendamment de leur type biologique, possèdent des niches écologiques très semblables. Par suite de la compétition qui disjoint les espèces qui le constituent, le groupe écologique ne se reconnaît que rarement sur le terrain<sup>1</sup>. Cependant, si des espèces du groupe ont des types biologiques différents elles peuvent cohabiter dans un groupement.

<sup>1</sup> C'est ce que GOUNOT (1969) dénomme "le groupe écologique statistique" dont le critère est l'indépendance statistique des espèces.

- 2) L'association est une combinaison d'espèces dont les niches écologiques sont plus ou moins différentes<sup>1</sup> mais qui présentent une partie commune, le domaine écologique. Elle intègre au mieux l'action conjuguée des facteurs d'un biotope et la compétition interspécifique. C'est une entité identifiable sur le terrain car sa présence résulte d'un équilibre dynamique plus ou moins durable entre des éléments de la flore et une combinaison de facteurs écologiques : "elle est l'expression de la concurrence vitale et de l'adaptation au milieu d'un groupe d'espèces" (DUVIGNEAUD 1946). La détermination statistique de sa composition floristique en fait une unité phytosociologique.

Des conclusions analogues se dégagent au niveau des associations et de leurs combinaisons. Le rapprochement des résultats de l'analyse symphytoécologique de ceux de l'analyse symphytosociologique (cf. tab. 98, p. 284) montre que des associations dont les espèces caractéristiques appartiennent à des types biologiques semblables ne se rencontrent pas de façon régulière dans les mêmes étangs : outre les exemples déjà cités à propos des groupes synécologiques, c'est le cas pour le *Myriophylletum spicati* et le *Potametum trichoidis* (groupe III), le *Littorelletum lacustris* et l'*Eleocharitetum acicularis* (groupe IV), le *Lemnetum trisulcae* et le *Riccietum fluitantis* (groupe V), le *Sparganietum erecti* et le *Sparganietum simplicis* (groupe VII), le *Caricetum gracilis* et le *Caricetum vesicariae* (groupe VIII). Cependant, la participation à une même phytocénose reste possible par un moyen qui limite la compétition : elles se disposent en strates formant alors des synassociations : *Nupharetum luteae* - *Myriophylletum*

<sup>1</sup> DUVIGNEAUD (1946) indique clairement que "l'association, qui se manifeste sur le terrain par sa physionomie, nous apparaît donc comme la somme d'un certain nombre de groupes écologiques intriqués les uns dans les autres dans des conditions de milieu déterminées ; le groupe le plus favorisé, et qui est en général dominant, forme le noyau caractéristique de l'association...". Les groupes écologiques ou socioécologiques de DUVIGNEAUD comportent "des espèces ayant entre elles une affinité écologique plus ou moins grande, marquée par une tendance à se rassembler dans un biotope déterminé" ; on peut donc les assimiler à des espèces qui appartiennent à un même groupe écologique monofactoriel et dont les liaisons interspécifiques sont fortes, en rappelant que les espèces d'un groupe monofactoriel n'ont pas obligatoirement la même niche écologique.

*spicati* (groupe III) ; *Trapaetum natantis* - *Potametum trichoidis* (groupe III) ; *Hydrocharitetum morsus-ranae* - *Utricularietum neglectae* (groupe V) ; elles se disjoignent latéralement au niveau des ceintures de végétation : *Scirpetum lacustris* - *Typhetum angustifoliae* (groupe VI) ; *Sparganietum erecti* - *Typhetum latifoliae* ; *Juncetum acutiflori* - *Caricetum vesicariae* (groupe VIII). A l'inverse, on retrouve dans un même étang des associations qui sont issues de groupes synécologiques distincts : beaucoup de phytocénoses et de sigmassociations représentent donc des combinaisons d'associations dont les domaines écologiques sont différents.

Que ce soit au niveau des espèces ou au niveau des associations, la compétition est la règle. Elle a pour conséquence de diversifier les combinaisons d'espèces et d'associations en séparant celles qui sont trop semblables et en rapprochant celles qui présentent quelques différences dans leurs exigences écologiques et/ou dans leur type biologique.

### III. - ASPECTS PHYTOGEOGRAPHIQUES ET CHOROLOGIQUES

#### A. - ANALYSE DES CARTES DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES

La distribution géographique de nombreuses espèces aquatiques et amphibies observées dans les étangs de la région ainsi que celle de quelques espèces hygrophiles figure sur les cartes données en annexe. La répartition des étangs est inégale puisqu'elle dépend de la nature lithologique du substrat, de la topographie et des utilisations anthropiques : les parties calcaires du Berry et du Nivernais et les parties les plus élevées du Morvan en sont presque dépourvues. On tiendra donc compte de ce fait pour l'interprétation chorologique.

Afin de faciliter les comparaisons, l'ordre de présentation des cartes correspond aux différents types de répartition géographique suivants qui paraissent en relation avec les facteurs climatiques, thermiques principalement (cf. annexe IV, B).

- Espèces principalement localisées sur le Morvan (avec quelques stations éparses dans les régions basses).

Elles sont en situation oligotrophique en raison de la nature cristalline du massif si bien qu'aucune indication ne peut être donnée, au niveau de la dition, sur leur comportement sur substrat calcaire à altitude équivalente. Ce sont : *Carex lasiocarpa* (rare), *Carex nigra*, *Carex rostrata*, *Potentilla palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Salix aurita*. Les espèces à affinités submontagnardes ont des distributions inégales : *Menyanthes* est rare sur le sud du massif alors que *Potentilla palustris* et *Carex rostrata* y sont présentes. *Equisetum fluviatile* est fréquente aux basses altitudes mais c'est sur le Morvan qu'elle trouve son optimum de développement.

- Espèces présentes sur le Morvan, la Puisaye, la Sologne bourbonnaise, les confins du Berry - Bourbonnais et le pays de Fours

C'est une distribution de type subatlantique représentée par *Carum verticillatum* et *Hypericum elodes* (rare) mais aussi par plusieurs espèces qui sont en réalité des pseudo-subatlantiques car leur aire est plus étendue que celle des subatlantiques (DUPONT 1962) : *Baldellia ranunculoides*, *Elatine hexandra*, *Eleocharis acicularis*, *Littorella uniflora*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Pilularia globulifera*, *Potamogeton gramineus*, *P. obtusifolius*, *P. polygonifolius*, *Salix atrocinnerea*, *Scirpus fluitans*. Plusieurs sont en régression sensible si l'on se réfère aux observations antérieures de BOREAU (1857), GAGNEPAIN (1900) et MIGOUT (1890) : c'est le cas pour *Elatine hexandra* et *Pilularia globulifera* et même *Littorella uniflora*. On peut noter le caractère plus thermophile d'*Elatine hexandra* et de *Potamogeton obtusifolius*. Un cas remarquable est donné par *Carex elata* qui se trouve en Puisaye et dans le Berry mais qui est absente du Morvan sauf pour un étang (cf. p.230 infra).

- Espèces présentes dans tous les secteurs, excepté sur les parties les plus élevées du Morvan mais avec des fréquences variables.

Pour la plupart, elles participent grandement à la physionomie de la végétation des étangs (espèces dominantes) : *Carex vesicaria*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *Nymphaea alba*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans*. Ces espèces paraissent posséder une grande plasticité écologique vis-à-vis des facteurs édapho-climatiques. Un cas particulier est présenté par *Carex paniculata* dont la plus grande fréquence sur le Morvan lui confère des affinités submontagnardes mais qui, en réalité, se retrouve dispersée dans les autres secteurs y compris sur substrat calcaire.

- Espèces rares ou absentes sur le Morvan mais présentes dans tous les autres secteurs

Leur caractère plus thermophile est évident puisque le substrat paraît avoir peu d'influence sur leur distribution. Ce sont : *Carex acuta*, *Carex acutiformis*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*, *Hottonia palustris*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton trichoides*, *Riccia fluitans*, *Ranunculus peltatus*, *Spirodela polyrhiza*, *Trapa natans*, *Utricularia australis*.

- Espèces rares ou absentes du Morvan et de la Puisaye et donc réparties dans la moitié méridionale de la région, aux basses altitudes (Nivernais, Berry, Bourbonnais)

Ce sont : *Butomus umbellatus*, *Carex riparia*, *Glyceria maxima*, *Sagittaria sagittifolia*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Najas minor*, *Potamogeton lucens*, *P. nodosus*, *Ricciocarpus natans*, *Ranunculus circinatus*. Quelques unes sont liées aux conditions eutrophiques, en particulier *Carex riparia*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ranunculus circinatus*.

On peut penser que plusieurs de ces espèces doivent leur distribution à un transport par les oiseaux aquatiques car les grandes vallées

de la Loire et de l'Allier, les étangs de la Sologne bourbonnaise et les étangs de Vaux (Nivernais)<sup>1</sup> sont situés sur des axes de migration et constituent des zones d'hivernage pour de nombreuses espèces nordiques. C'est ainsi que pourrait s'expliquer l'introduction récente d'*Elodea nuttallii* (FELZINES et BONNOT 1981), la présence de *Wolffia arrhiza* et la distribution de *Hydrocharis morsus-ranae*, entre autres cas. Il est probable que la propagation de plusieurs espèces appartenant à l'un des groupes précédents est aussi facilitée par les oiseaux (*Hottonia*, *Riccia*, *Utricularia australis*, etc...) ; les "boires" de la Loire et de l'Allier constituent des foyers de dissémination pour les thérophytes et les hydrophytes. Il n'est pas exclu que la création des canaux de navigation dans le passé ait favorisé la dissémination de plusieurs espèces (par exemple *Glyceria maxima* aux étangs de Vaux) et une propagation anthropique involontaire par les pêcheurs existe (en particulier pour *Elodea canadensis*).

Il n'en reste pas moins vrai que le maintien et le développement des espèces, dont le pouvoir colonisateur par des moyens variés est considérable (comme le montre l'installation de la végétation dans les pièces d'eau nouvellement créées), nécessitent des conditions mésologiques favorables et impliquent que, le plus souvent, une résistance à la concurrence faite par d'autres espèces.

---

<sup>1</sup>

L'avifaune des étangs de Vaux a été étudiée par CLAVIER (1977) ; pour ma part, j'ai trouvé dans le gésier de canards tués à l'étang Neuf de nombreuses graines de *Potamogeton natans* et de *Polygonum amphibium* ; LOHAMMAR (1954) a montré le rôle éminemment favorable de la température sur la germination des graines de *Potamogeton natans* lors de leur passage dans le tube digestif.

## B. - ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYTOGÉOGRAPHIQUE ET CHOROLOGIQUE

### 1 - CONSIDERATIONS PHYTOGEOGRAPHIQUES

Les résultats de l'analyse chorologique concordent avec ceux obtenus par l'étude du comportement écologique des espèces qui sont exprimés par la carte 17 (p.401). La distribution géographique des espèces reflète les principales conditions édapho-climatiques de la région<sup>1</sup> et, malgré la répartition ponctuelle et irrégulière des étangs, elle met en évidence l'interpénétration d'influences climatiques subocéaniques et subcontinentales, teintées d'une tonalité submontagnarde sur le Morvan.

L'impression la plus nette est celle de la présence de deux courants d'espèces subatlantiques et pseudo-subatlantiques qui convergent sur le massif du Morvan, l'un par la Puisaye, dans le prolongement de la Sologne, l'autre par le Bourbonnais, dans le prolongement de la Marche et du Limousin. L'analyse phytosociologique a mis en évidence la présence d'associations particulières, à caractère subatlantique, en Puisaye, sur le Morvan et sur une partie du Bourbonnais.

L'atténuation de l'influence océanique d'ouest en est apparaît lorsqu'on prend en compte le contenu floristique et phytosociologique des régions situées plus à l'ouest de la nôtre (Brenne, RALLET 1935 ; Sologne, ALLORGE et GAUME 1931). C'est ainsi que manquent totalement les *Isoetes*, *Lobelia dortmanna*, *Myrica gale* et que sont très rares les stations avec *Eleocharis multicaulis*, *Hypericum elodes*, *Ranunculus hololeucos* ; au niveau des associations, on constate très nettement un appauvrissement en associations des *Littorelletea* (absence de l'*Hypericion elodis* Br.B1. et Tx. 43,

---

<sup>1</sup> Il est évident que l'étude des zones humides ne peut montrer toutes les caractéristiques phytogéographiques de la région. Ainsi, les pénétrations laté-méditerranéennes qui se manifestent dans le Berry et le Nivernais où convergent et s'atténuent un courant bourguignon et un courant aquitain (ROYER 1970, BRAQUE 1978) sont inapparentes.



de l'*Isoëtion lacustris* Nordh. 37). Un autre exemple de cette atténuation de l'élément floristique atlantique<sup>1</sup> se manifeste à travers la vicariance des associations du *Juncion silvatici* Br.Bl. 47 (cf. p. 254).

La recrudescence des conditions océaniques sur le Morvan (FELZINES 1978, BUGNON 1979) est marquée par la fréquence d'un certain nombre d'espèces atlantiques et subatlantiques (au sens de DUPONT 1962) qui sont, tous milieux confondus : *Carex laevigata*, *Carum verticillatum*, *Digitalis purpurea*, *Endymion non-scriptum* (abondante), *Erica tetralix* (rare), *Genista anglica*, *Hypericum elodes*, *Meconopsis cambrica*, *Scutellaria minor*, *Ulex europaeus*, *Wahlenbergia hederacea*. Ce phénomène, qui se manifeste aussi sur la bordure nord du Massif Central, est, certes, lié aux conditions ombrothermiques généralement plus favorables (fraîcheur estivale et humidité atmosphérique plus importante) ; de plus, l'altitude plus forte provoque un retard dans le départ de la végétation en raison des températures plus basses si bien que les effets des gelées néfastes aux espèces atlantiques et subatlantiques sont atténués, d'autant plus que les inversions de températures nocturnes ne s'y produisent pas.

On pourrait penser que l'absence des espèces subatlantiques dans les parties centrale et orientale du Nivernais est due à la présence des terrains calcaires des auréoles du Jurassique et du Crétacé du sud du Bassin parisien, entre les deux axes de pénétration indiqués précédemment, mais les espèces subatlantiques ou pseudo-subatlantiques y sont rares (*Carum verticillatum* à l'étang Gouffier), y compris sur le petit horst granitique de Saint-Saulge ; parmi les espèces terrestres, *Carduncellus mitissimus* reste localisé dans la partie occidentale du Nivernais. Par contre, la fréquence d'espèces à affinités submontagnardes est anormalement élevée à des altitudes relativement faibles (par exemple, *Poa chaixii* dont la répartition a été précisée par LOISEAU et BRAQUE 1966, dans le Nivernais) : il faut y voir l'influence du couvert forestier qui introduit

<sup>1</sup> L'appauvrissement de l'élément atlantique dans la diton se traduit, bien entendu, au niveau de la flore des milieux terrestres. Plusieurs autres espèces eu-atlantiques et subatlantiques trouvent leur limite orientale en Puisaye ou en Sologne bourbonnaise (*Erica cinerea*, *E. tetralix*, *E. vagans* (disparue, MIGOUT 1890), *E. ciliaris* (observée près de Meillant, Cher, en 1981), *Euphorbia hibernica*, *Peucedanum gallicum* (qui s'avance jusqu'au bassin d'Autun), *Lobelia urens*).

ainsi des nuances mésoclimatiques notamment par le maintien d'une forte humidité atmosphérique estivale. Pour la même raison, on observe la présence de *Carex rostrata*, *Potentilla palustris*, *Equisetum fluviatile* et beaucoup plus rarement de *Menyanthes trifoliata* et *Carex lasiocarpa* dans le pays de Fours, le sud-Nivernais et la Sologne bourbonnaise bien qu'une régression semble se manifester (cf. carte de *Carex rostrata*). Ces espèces sont donc, à basse altitude, de précieuses indicatrices du maintien de conditions microclimatiques ou mésoclimatiques particulières.

Le reste de la région est soumis à des conditions subcontinentales plus marquées dans l'Avallonnais, le Bazois, le sud de la Sologne bourbonnaise et les grandes vallées, principalement en raison des inversions de température nocturnes, ce qui me paraît un facteur d'élimination important pour les espèces atlantiques et subatlantiques.

L'étude chorologique et l'étude du comportement écologique des espèces des étangs contribuent donc à montrer l'hétérogénéité de la région. La limite phytogéographique entre le domaine atlantico-européen et le domaine médio-européen<sup>1</sup> est rendue imprécise parce que de faibles variations d'ordre topographique suffisent à introduire une variation importante des conditions écologiques, ce qui crée une mosaïque de mésoclimats, parfois de microclimats, où les facteurs thermiques jouent un rôle sélectif important en devenant des facteurs limitants. Il faut rappeler que les modifications floristiques observées depuis un siècle environ paraissent se faire dans le sens de la régression des espèces subatlantiques et des submontagnardes aux basses altitudes, sous l'effet probable d'une accentuation des conditions subcontinentales à la suite des défrichements, drainages et déboisements.

---

<sup>1</sup> Constater l'existence de secteurs appartenant au domaine atlantique et au domaine médio-européen ne signifie pas que leur flore est totalement différente. Comme le fait remarquer GAUSSEN (*in* ROISIN 1969) "quand on distingue un domaine atlantico-européen, on ne veut pas dire que la flore comprend en majorité des plantes atlantiques, on veut simplement indiquer que la flore se différencie des flores plus orientales par la présence d'un lot plus ou moins important de plantes atlantiques".

## 2 - OBSERVATIONS CHOROLOGIQUES

Si l'on prend en considération l'aire des espèces, d'après les cartes et les indications de HULTEN (1950), de DUPONT (1962), pour l'Europe principalement, quelques remarques s'imposent :

- 1) beaucoup d'espèces ont une aire très vaste et pourtant elles n'occupent que certains secteurs de la dition, ce qui rejoint les conclusions de GAUSSEN<sup>1</sup> ;
- 2) à l'inverse, quelques espèces à aire vaste, sont absentes de la dition mais se rencontrent dans les régions voisines (*Cladium mariscus*, *Nymphoides peltata*, *Potamogeton perfoliatus*) ;
- 3) plusieurs espèces possédant une aire commune et présentes dans les mêmes secteurs de la dition ne cohabitent pas dans les mêmes étangs si elles sont de même type biologique : *Carex elata* et *C. paniculata*, *Carex rostrata* et *C. vesicaria*, *C. acutiformis* et *C. riparia*, *Myriophyllum alterniflorum*, *M. spicatum* et *M. verticillatum*, *Nuphar lutea* et *Nymphaea alba*, *Typha angustifolia* et *T. latifolia*.

Il est certain que la seule connaissance de l'aire ne peut suffire pour rechercher des interprétations sur la distribution des espèces dans une région donnée puisque, à l'évidence, tous les étangs ne possèdent pas la même composition floristique à un stade donné de leur évolution. On peut proposer deux causes principales de ségrégation des espèces qui sont applicables, par voie de conséquence, aux associations qu'elles déterminent.

### a) L'influence des facteurs limitants

Si les régions où la présence d'une espèce est constatée comportent des secteurs écologiques distincts, des facteurs mésologiques sont susceptibles de devenir limitants. C'est ainsi que, dans la dition, les conditions thermiques deviennent limitantes pour les espèces eu-atlantiques et subatlantiques. Par contre, ce sont les facteurs édaphiques, et plus particulièrement la teneur en hydrogénocarbonate de calcium, qui distribuent dans des étangs de secteurs différents *Chara contraria*

<sup>1</sup> "L'espèce n'occupe pas toute l'aire que sa biologie lui permettrait d'occuper" (GAUSSEN 1954, p. 44).

et *Nitella flexilis* qui sont toutes les deux cosmopolites mais dont les niches écologiques sont distinctes.

On peut penser qu'il en est souvent ainsi pour les espèces de même type biologique dont les niches écologiques sont très différentes (*Potamogeton gramineus* et *Potamogeton obtusifolius* ; *Myriophyllum spicatum* et *Myriophyllum verticillatum* ; *Carex vesicaria* et *Carex riparia*) et pour les associations qui ont des domaines écologiques distincts (*Littorelletum lacustris* et *Elatinetum hexandrae* ; *Trapaetum natantis* et *Nymphaeëtum albae*).

#### b) L'incidence de la compétition interspécifique

La compétition doit être maximale lorsque deux espèces possèdent une aire commune, un type biologique et une niche écologique semblables, leur permettant d'occuper des biotopes analogues dans une région déterminée<sup>1</sup>.

Mais, en raison de la variabilité fondamentale qui se manifeste dans le génotype des individus d'une espèce, une certaine plasticité écologique existe et il ne peut y avoir, dans la réalité, de superposition parfaite des niches écologiques de deux espèces et encore moins de recouvrement exact des domaines écologiques de deux associations. C'est justement la variabilité dans les exigences et dans le comportement écologique vis-à-vis de tel ou tel facteur qui peut être exploitée par deux espèces en compétition dont les niches écologiques sont très semblables. On peut s'attendre à l'exclusion totale ou partielle des deux espèces d'un étang, d'un secteur écologique ou même d'une dition selon le degré de compétition, qui dépend alors de la combinaison complexe des facteurs écologiques qui s'y trouve réalisée. Si un facteur écologique place l'une des espèces en situation d'infériorité physiologique pour sa croissance, elle est élimi-

<sup>1</sup> Remarquons cependant que si les similitudes anatomo-morphologiques et écophysiologiques étaient complètes, une cohabitation des individus des deux espèces pourrait se produire réduisant la concurrence à une compétition entre individus. Cela impliquerait une convergence exceptionnelle dans un milieu hypersélectif (ce qui paraît peu probable au niveau des macrophytes) et une association dont la composition serait celle d'un groupe écologique plurifactoriel.

née d'un biotope ou d'un étang mais elle peut, au contraire, rencontrer des conditions lui conférant la supériorité dans un étang proche, à la faveur de minimales variations de ce facteur ou d'un autre qui devient alors *différentiel*. De cette façon, dans un secteur géographique déterminé, deux espèces deviennent *vicariantes* et une observation statistique de leur distribution et de leur comportement écologique conduit à les placer dans des groupes écologiques *monofactoriels* distincts alors que, originellement, leur niche écologique est semblable.

Si la compétition affecte la capacité de reproduction ou de dissémination d'une espèce, elle se trouve exclue d'un secteur donné et, en l'absence de contrôle expérimental, il est parfois difficile de dire si la limite observée est due à l'action d'un facteur limitant ou à la compétition. Cependant l'examen des limites de l'aire des espèces concurrentes peut apporter des éléments de réponse<sup>1</sup>.

Les exemples suivants illustrent cette interprétation qui peut être étendue à la compétition entre les associations.

#### - Distribution des *Carex* et de leurs associations

. *Carex elata* et *Carex paniculata* sont deux espèces de même type biologique qui possèdent une aire ouest-européenne à médio-sibérienne (HULTEN 1950) : les conditions thermiques nécessaires à leur développement sont, dans l'ensemble communes. Or, dans la répartition, les deux espèces ont une répartition complémentaire (cf. carte 10, p231) telle que *C. elata* apparaît comme une mésotrophe-mésothermophile et *C. paniculata* comme une oligomésothermophile-oligomésotrophe. Il faut voir là le résultat d'une compétition entre les deux espèces qui les amène à se comporter comme des vicariantes en occupant des secteurs différents de la répartition. Ici, il

<sup>1</sup> Rappelons que le degré de compétition entre deux espèces de même niche écologique est atténué par des différences dans leur type biologique ; une cohabitation peut même se produire dans un biotope. Si les conditions écologiques sont suffisamment uniformes pour deux espèces dont les niches et les types écologiques sont proches et si elles se trouvent dans la partie centrale de leur aire commune, on peut alors concevoir que les deux espèces ne puissent s'exclure mutuellement et coexistent dans certains secteurs. Cela expliquerait l'existence d'associations telles que le *Caricetum ripariae - acutiformis*, le *Rorippo - Oenanthetum*, le *Potametum natantio - lucentis* décrits en Europe centrale.

semble que ce sont les facteurs thermiques qui servent de facteurs différentiels puisque *Carex paniculata* peut occuper quelques stations eutrophiques du Nivernais et du Berry et que *Carex elata* ., thermophile, ne se rencontre qu'exceptionnellement sur le Morvan (cf. p.230) : l'espèce la plus exigeante (*C. elata* .), la plus combattive aux basses altitudes, a refoulé l'espèce la plus tolérante (*C. paniculata*) dans un secteur où les conditions sont plus sélectives pour la première.

. On peut interpréter de la même façon la complémentarité de la distribution de *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. rostrata* et *C. lasiocarpa*. Dans la dition, les deux dernières se comportent comme des espèces submontagnardes, oligotrophiques et oligothermiques. En réalité, elles possèdent une aire vaste qui est commune, en Europe, avec les aires de *Carex acuta* et de *C. vesicaria*. L'examen des cartes de HULTEN montre cependant quelques différences dans leurs limites septentrionales en Scandinavie : *Carex rostrata* et *C. lasiocarpa* dépassent le cercle polaire arctique (67°,5 N) alors que les deux autres ne l'atteignent pas tout à fait. Par ailleurs, la présence à basse altitude de *Carex rostrata* et de *C. lasiocarpa* en Picardie (WATTEZ 1968) et de *Carex lasiocarpa* dans la vallée du Rhône (PAUTOU 1982) sur des substrats neutro-alcalins montre la grande plasticité écologique de ces espèces. Leur localisation sur le Morvan apparaît donc comme l'effet d'une compétition entre *C. rostrata* et *C. lasiocarpa* d'une part, *C. vesicaria* et *C. acuta* d'autre part, ces dernières, plus thermophiles ayant refoulé les deux premières dans le secteur le plus froid<sup>1</sup>. De plus, une compétition s'est instaurée entre *Carex lasiocarpa* et *Carex rostrata* qui ne colonisent pas les mêmes étangs ou qui forment des ceintures distinctes. De même, une compétition plus nette s'est produite aux plus basses altitudes dans les secteurs oligo-mésotrophiques et eutrophiques entre *Carex vesicaria* et *Carex acuta* : cette dernière, dont l'aire est plus centrée sur l'ouest de l'Europe, résiste le mieux dans les secteurs soumis aux conditions subocéaniques (Puisaye, nord du Morvan).

<sup>1</sup> *Caricetum inflato-vesicariae* décrit en Suisse, en Roumanie et en Pologne (p.239) me paraît refléter la compétition entre *Carex vesicaria* et *Carex rostrata* en Europe centrale où se situe le centre de leur aire.

Ce sont donc les facteurs thermiques qui ont encore une fois joué le rôle de facteurs différentiels.

. *Caricetum ripariae* et *Caricetum acutiformis*

L'analyse multifactorielle a fait ressortir la similitude de leur domaine écologique (cf. diagramme 33) confirmée par la complémentarité de leur distribution. La ségrégation compétitive entre les deux *Carex*, qui selon HULTEN ont la même aire, s'est faite d'après les facteurs édaphiques, le *Caricetum ripariae* se localisant dans les biotopes eutrophiques.

- Distribution des associations des *Phragmitetalia*

Une interprétation fondée sur la compétition entre des associations d'hélophytes ayant des domaines écologiques semblables peut-être illustrée.

. *Sparganietum erecti* et *Sparganietum simplicis*

Nous avons noté la distribution de type subatlantique du *Sparganietum simplicis* alors que le *Sparganietum erecti* est plus largement répandu dans la dition, avec un caractère thermophile plus marqué. Les facteurs thermiques semblent ici différentiels puisque l'aire de *Sparganium erectum* est plus méridionale que celle de *Sparganium emersum* (HULTEN).

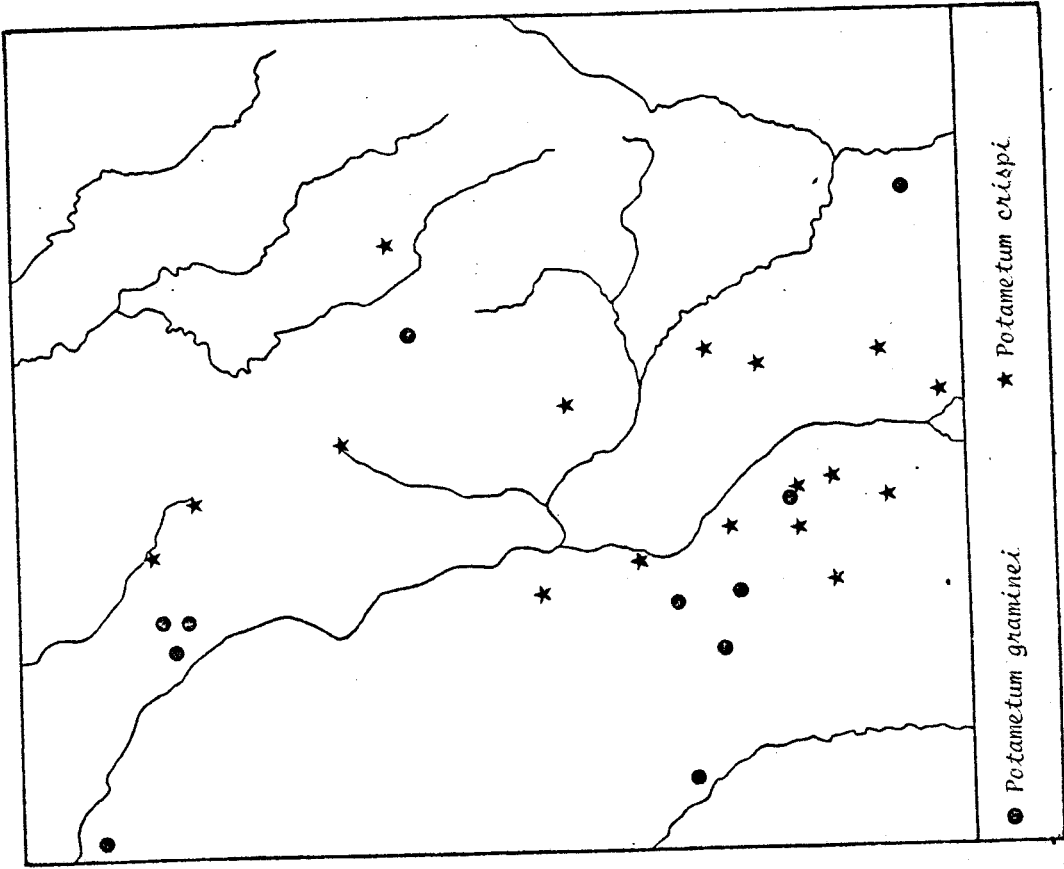
. *Scirpetum lacustris*, *Typhetum angustifoliae* et *Phragmitetum communis*

Ces associations dont la plasticité écologique et les aires sont grandes ont des domaines écologiques analogues. Ce sont les facteurs édaphiques et la profondeur de la couche d'eau qui ont un rôle différentiel amenant leur séparation soit dans un même étang sous forme de ceintures distinctes, soit dans des étangs différents d'un même secteur.

- Distribution des hydrophytes et de leurs associations

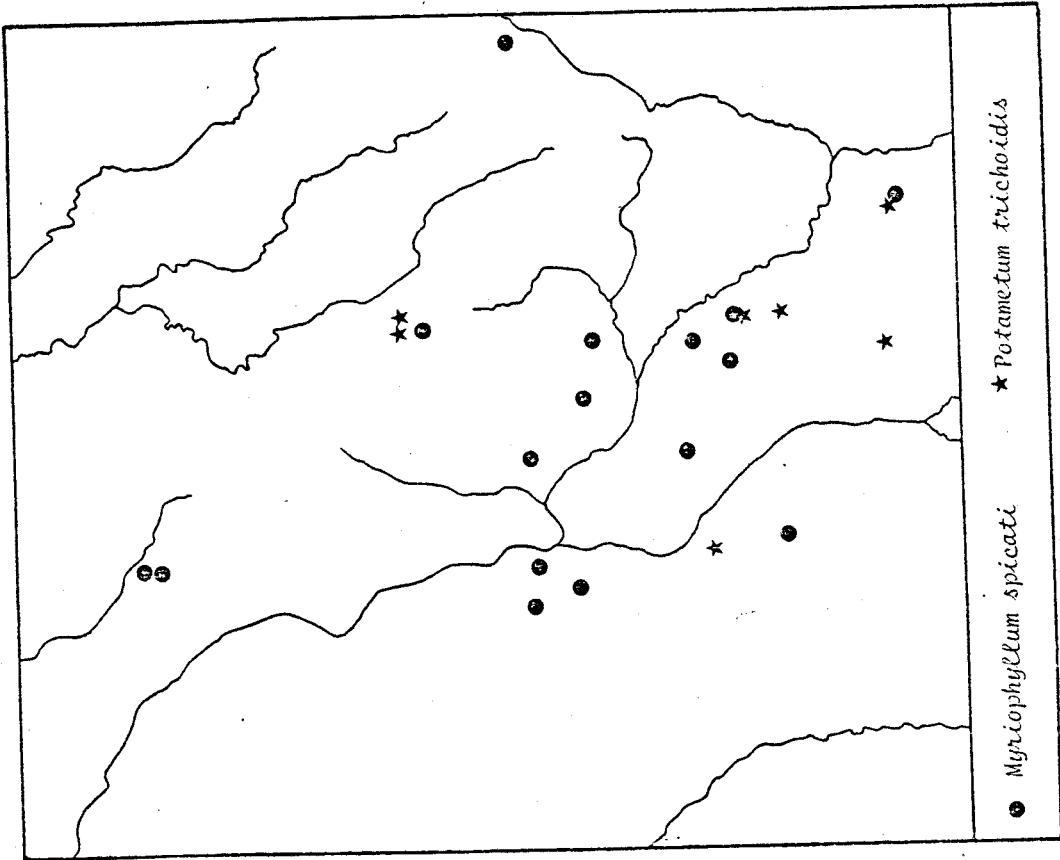
Lors de la prospection floristique des étangs de secteurs géographiques apparemment homogènes, dont le stade d'évolution était comparable, j'ai été frappé par la diversité des groupements de la végétation aquatique d'un étang à l'autre. En effet, on peut y trouver soit un *Trape-*

CARTE 26 - DISTRIBUTION DU POTAMETUM CRISPI ET DU P. GRAMINEI



● *Potametum gramineum*  
 ★ *Potametum crispum*

CARTE 25 - DISTRIBUTION DU MYRIOPHYLLUM SPICATI ET DU POTAMETUM TRICHOIDIS

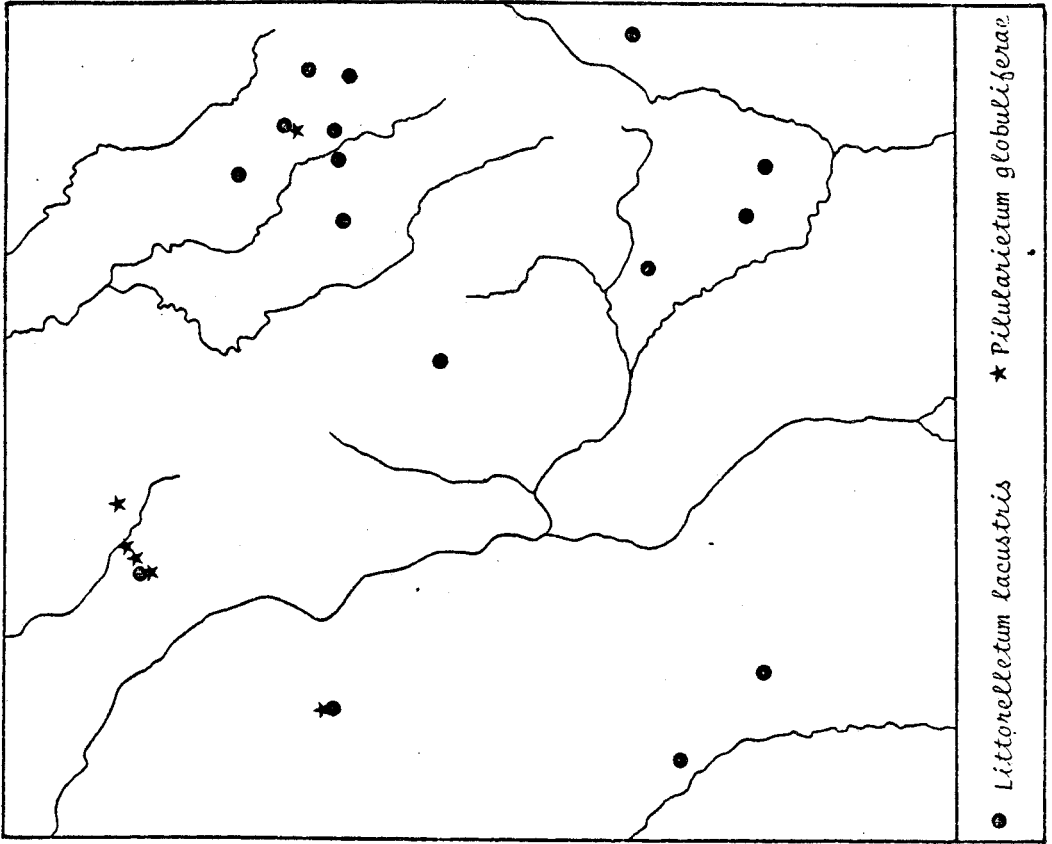


● *Myriophyllum spicatum*  
 ★ *Potametum trichoides*

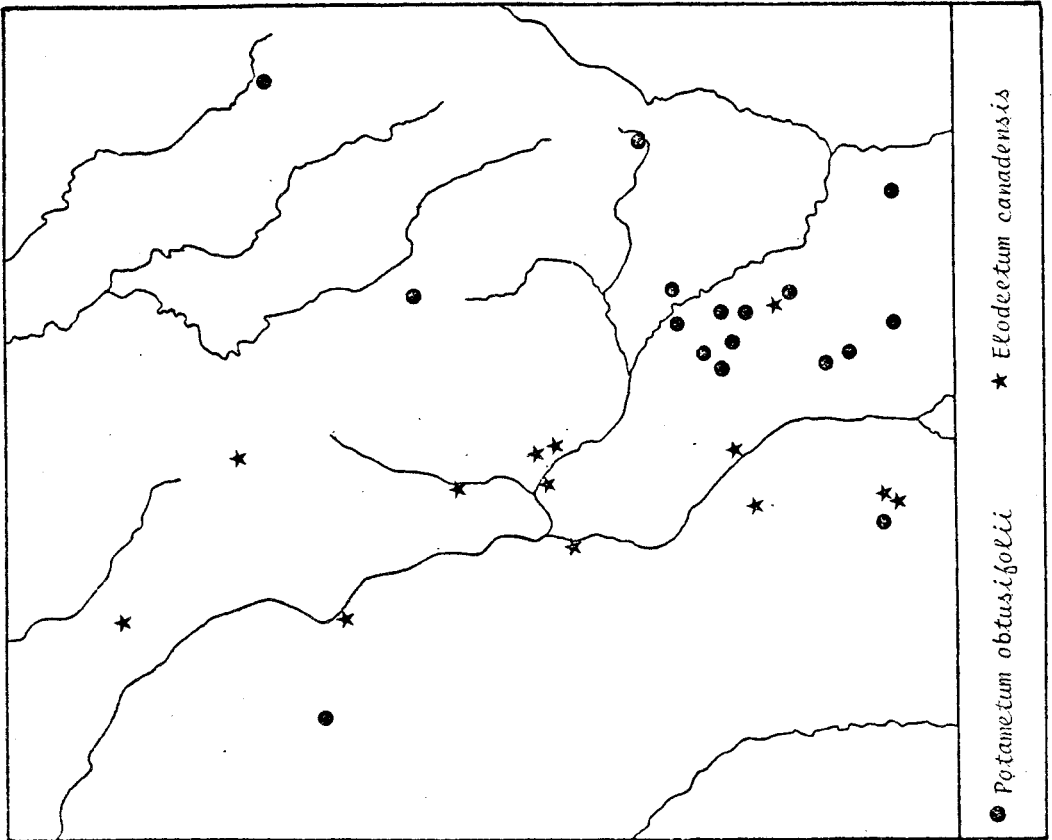




CARTE 28 - DISTRIBUTION DU LITTORELLETUM LACUSTRIS ET DU  
PILULARIETUM GLOBULIFERAE



CARTE 27 - DISTRIBUTION DE L'ELODEETUM CANADENSIS ET DU  
POTAMETUM OBTUSIFOLII



BUS  
LILLE

*tum natantis*, soit un *Nupharetum luteae*, soit un *Potametum trichoidis*, soit un *Myriophylletum spicati*, etc... sans que transparaissent des différences notables dans les conditions mésologiques. Si l'on tient compte des possibilités de compétition entre espèces ou associations dont les niches écologiques ou les domaines écologiques sont semblables, on peut comprendre cette distribution particulière. Des exemples ont été donnés pour interpréter la distribution du *Myriophylletum verticillati* et de *Myriophylletum alterniflori* qui ont des domaines écologiques analogues mais que la concurrence disjoint dans des secteurs écologiques distincts au point qu'elles en deviennent caractéristiques au niveau régional. Seules l'analyse multifactorielle et la comparaison des profils écologiques des espèces dans d'autres régions révèlent qu'il s'agit en fait du résultat d'un déplacement divergent de leur optimum écologique. Il en est de même pour *Potametum natantis* et le *Potametum lucentis* (cf. p.429). Dans les deux cas, le facteur différentiel est la minéralisation de l'eau et plus particulièrement la teneur en hydrogénocarbonate de calcium.

Il est évidemment tentant de considérer aussi comme des associations vicariantes, les associations suivantes dont l'analyse multifactorielle a donné les affinités synécologiques :

- . le *Myriophylletum spicati*, le *Potametum trichoidis* (carte 25)
- . le *Potametum graminei* et le *Potametum crispi* (carte 26)
- . le *Potametum obtusifolii* et l'*Elodeetum canadensis* (carte 27)
- . le *Pilularietum globuliferae* et le *Littorelletum lacustris* (carte 28)

La comparaison des cartes de distribution des espèces qui caractérisent ces couples d'associations montre effectivement la complémentarité de distribution et la rareté des co-présences dans un même étang. On observe que cette complémentarité se manifeste souvent pour des étangs très proches, appartenant à un même secteur écologique. En l'absence de variation notable de tel ou tel facteur écologique, on pourrait penser soit à une spécialisation très étroite des exigences écologiques des espèces et des associations par rapport aux valeurs d'un ou plusieurs paramètres à rechercher (teneur en éléments chimiques particuliers, par exemple), soit à une occupation en mosaïque des biotopes favorables du secteur. Cette dernière hypothèse me paraît de beaucoup la plus probable car elle est en accord avec la plasticité écologique des espèces.



Ainsi, la vicariance apparaît comme un fait répandu dans les milieux aquatiques et, bien que résultant de la compétition interspécifique, elle permet à des espèces et à des associations dont les exigences écologiques sont proches de se maintenir dans un secteur écologique. Si la règle "une espèce par niche écologique" s'applique bien au niveau d'un biotope, on constate que tous les biotopes analogues d'un secteur écologique ne sont pas occupés par la même espèce. En réalité, on peut supposer que ces biotopes ne sont pas strictement identiques et ce sont justement les nuances écologiques qui sont exploitées au mieux par des espèces capables de moduler leur comportement écologique dans des limites plus ou moins larges.

### c) Quelques absences remarquables

A la lumière des interprétations précédentes, il devient plus commode de proposer des explications sur l'absence de quelques espèces.

- *Cladium mariscus* est totalement absent des bordures d'étangs et des marais de la dition. Cette espèce qui forme de vastes peuplements dans les marais du littoral picard (WATTEZ 1968) a été signalée dans les vallées du nord de la France (FROMENT 1953) et çà et là dans le Perche (LEMEE 1937) et les marais basiclines du Berry (LE GRAND 1894). Elle est connue par ailleurs en bordure des lacs du Jura, de Savoie et du Dauphiné (MAGNIN 1904) et aussi dans la vallée du Rhône (PAUTOU 1982), dans le sud de l'Allemagne (OBERDORFER 1977). L'absence de cette espèce subcosmopolite dans presque tout le centre et l'ouest de la France pourrait s'expliquer, au moins dans les secteurs marqués par la présence de terrains calcaires, par son élimination au profit de *Phragmites australis* ou de *Carex elata*, mais seule l'écologie comparée des trois héliophytes dans les régions où elles coexistent permettrait d'apporter une confirmation.

- *Nymphoides peltata* est une hydrophyte répandue dans plusieurs régions françaises. Elle a été signalée dans l'Ouest (CORILLION 1957, GADECEAU 1909, LEMEE 1937) et dans l'Est (Dombes : CORILLION 1957, REYNAUD-BEAUVERIE 1965 ; Jura : MAGNIN 1904), ainsi que dans le sud de l'Allemagne (OBERDORFER 1977). Je n'ai jamais rencontré cette espèce dans les étangs de la région où sa présence fugace n'a été signalée qu'exceptionnellement dans des "boires" des vallées de l'Allier et de la Loire (BOREAU 1857, GAGNEPAIN 1900).

En raison du caractère thermophile de cette espèce et de son aire commune avec celle de *Trapa natans*, fréquent dans la région, je pense que l'absence de *Nymphoides peltata* illustre de façon remarquable un cas d'exclusion par compétition entre deux espèces dont le type biologique, sans être identique, est tout de même convergent. Un argument en faveur de cette interprétation est donné par la description d'un *Trapo-Nymphoidetum* Oberd. 57 dans des secteurs où la compétition est moins vive (Dombes, sud de l'Allemagne) qui a été disjoint en *Nymphoidetum peltatae* (All. 22) Bellot 51 et *Trapetum natantis* Müll. et Görs. 60 (in OBERDORFER 1977).

- *Potamogeton perfoliatus*. Citée dans quelques étangs de l'Ouest (CORILLION 1957), cette espèce est présente dans les lacs de l'est de la France (Jura : MAGNIN 1904 ; Léman : observation personnelle). Dans la région, je ne l'ai récoltée qu'une seule fois dans un "crot" de la vallée de la Loire (à Cuffy, Cher) alors qu'elle croît dans les eaux courantes des rivières calcaires du Nivernais et du Berry<sup>1</sup>. Son élimination des étangs paraît être le résultat d'une compétition avec *Potamogeton lucens*, bien implantée dans plusieurs étangs méso-eutrophiques et eutrophiques.

Enfin, je signalerai l'absence presque totale de *Lemna gibba* (cf. p.176), d'*Hippuris vulgaris* (observé une seule fois, à l'étang de Javoulet, n°240), de *Cicuta virosa* (indiquée sur le sud du Morvan par CHATEAU et CHASSIGNOL 1927-36, mais non retrouvée) et celle de plusieurs espèces de Callitriches et de Characées dont le statut écologique et les relations avec les autres espèces de même type biologique restent à préciser.

<sup>1</sup> Un cas analogue se produit pour *Potamogeton nodosus*, qui est cependant présent dans quelques étangs où il se trouve en compétition avec *Polygonum amphibium*.

C O N C L U S I O N S

Convaincu de l'existence de rapports étroits entre les groupements végétaux et les facteurs du milieu et de la valeur indicatrice de nombreuses espèces, je pensais, à priori, qu'il me serait assez commode de les mettre en évidence en prospectant un territoire diversifié par ses conditions édapho-climatiques, les étangs constituant eux-mêmes, par le gradient de profondeur de l'eau, des objets d'étude appropriés.

Dès les premières prospections, deux constatations se sont imposées :

- 1) il existe bien des différences de composition floristique d'un secteur géographique à l'autre mais tous les étangs d'un même secteur ne présentent ni la même physionomie ni la même flore ; des similitudes physionomiques et floristiques sont observées parfois entre des étangs de secteurs différents ;
- 2) dans un étang, la variation de profondeur entraîne bien une distribution des espèces selon leur type biologique, ce qui détermine la physionomie et la structure de la végétation, caractérisées par la zonation et par la stratification ; cependant, des interpénétrations fréquentes se produisent entre les groupements : elles expriment certains aspects de la dynamique des phytocénoses.

La diversité et la complexité apparaissent donc comme les caractères majeurs de la végétation des étangs et sont devenus, pour cette raison, l'objet de la recherche des causalités.

## I - LA DIVERSITE DU PEUPEMENT VEGETAL : UN REFLET DE LA DIVERSITE DES CONDITIONS ECOLOGIQUES

La situation est marquée par une double hétérogénéité édaphique et climatique. Sa situation au contact de massifs cristallins et de terrains sédimentaires divers offre des possibilités variées quant à la nature lithologique du substrat et la composition chimique de l'eau. A cela s'ajoute une

atténuation d'ouest en est des conditions climatiques océaniques mais l'existence d'inversions fréquentes des températures nocturnes constitue un facteur d'élimination des espèces atlantiques et subatlantiques ; enfin, la persistance de vastes massifs forestiers vient accentuer la diversification mésoclimatique et microclimatique.

Chaque étang présente une diversité de biotopes en raison d'un gradient de profondeur ; des fluctuations du niveau de la nappe aquatique ; de la nature et de la vitesse de la sédimentation, largement influencée par la nature et l'évolution de la végétation ; de l'environnement végétal et de son degré d'artificialisation ; des actions anthropiques et animales ; etc...

A la diversité des conditions régionales s'ajoute donc la diversité locale des conditions stationnelles : cela se traduit dans la distribution géographique des espèces et dans l'organisation et la composition des phytocénoses.

#### A. - DIVERSITE FLORISTIQUE

L'inventaire du peuplement macrophytique des étangs, outre une contribution à la connaissance floristique de la région (FELZINES 1977 c, d) a permis de préciser la distribution régionale d'un certain nombre d'espèces. L'analyse des cartes de distribution met en évidence des espèces à affinités submontagnardes principalement localisées sur le Morvan ; des espèces subatlantiques réparties sur le Morvan, en Puisaye et dans le Bourbonnais ; des espèces médioeuropéennes plus ou moins thermophiles dans les grandes vallées de la Loire et de l'Allier et dans les dépressions périphériques du Morvan ; des espèces préférant les eaux calcaires du Berry et du Nivernais. Pourtant, la distribution d'autres espèces ne peut être interprétée simplement par des facteurs thermiques ou édaphiques.

De la comparaison des résultats de l'analyse floristique des étangs avec ceux de l'analyse écologique des facteurs qui s'y exercent - résultats obtenus par le moyen de l'analyse des correspondances -,

il ressort que :

- 1) la composition floristique *globale* des étangs reflète les conditions édapho-climatiques qui s'y manifestent. Si l'on utilise l'abondance-dominance, on observe un effacement de la signification édaphique des axes factoriels au profit d'une signification climatique, principalement thermique ; cela s'explique par l'intégration de phénomènes dynamiques à travers la dominance de certaines espèces : par l'abondance de la matière organique qui est élaborée, le sédiment biologique masque la nature lithologique du substrat et, globalement, la végétation reflète alors davantage les influences climatiques ;
- 2) les secteurs géographiques comportent des sous-secteurs écologiques auxquels correspondent des sous-secteurs floristiques que les deux analyses mettent en évidence de façon convergente. Il faut y voir surtout la marque des nuances mésoclimatiques, en particulier sur la Sologne bourbonnaise et le Nivernais, où les facteurs biotiques (couvert forestier, évolution des activités agricoles) conjugent leurs effets avec ceux des facteurs topographiques. Toutefois, la juxtaposition en mosaïque des sous-secteurs écologiques en Nivernais et en Bourbonnais rend délicat le tracé d'une limite phytogéographique nette entre domaine atlantique et domaine médioeuropéen.

## B. - DIVERSITÉ PHYTOSOCIOLOGIQUE

L'analyse phytosociologique a été conduite selon les techniques sigmatistes à partir de relevés effectués, pour la plupart, sur des *profils de végétation* réalisés selon la méthode des transects. La recherche des *coupures optimales* permettant de délimiter des phases dans les zones de végétation a fait appel à un traitement automatique où les axes factoriels de l'analyse des correspondances sont considérés comme des fonctions floristiques (ESTEVE 1978, CHESSEL et GAUTIER 1979). Le calcul de l'*information relative*, utilisant l'information apportée par la distribution des espèces sur les segments successifs d'une phase (GODRON 1966) a été proposé comme test d'homogénéité.



Les étangs de la dition, qui n'avaient été l'objet d'aucune recherche particulière (excepté pour les associations de thérophytes en Puisaye, ROYER 1974) présentent une grande diversité phytosociologique. Cela tient en partie seulement à la conception, imposée par les faits, selon laquelle des groupements paucispécifiques ou des peuplements monospécifiques représentent des associations végétales dans la mesure où des conditions d'homogénéité, de répétitivité, de recouvrement suffisant et d'autonomie permettent l'élaboration de tableaux homogènes. Cette richesse reflète surtout la diversité des conditions édapho-climatiques régionales et stationnelles ainsi que la dynamique de la végétation. A noter que la disposition des espèces dans les tableaux phytosociologiques suivant leur appartenance aux diverses unités synsystématiques met en relief des groupes d'espèces qui indiquent souvent des phénomènes dynamiques et/ou des influences édaphiques, microclimatiques, biotiques, ce qui rejoint la conception de DUVIGNEAUD (1946) selon laquelle on peut reconnaître, au sein d'une association, une combinaison de groupes socio-écologiques dont l'un est caractéristique. Cela est beaucoup plus net pour les associations de la végétation amphibie et exondée que pour celles de la végétation aquatique. D'une façon générale, les associations de la végétation amphibie et de la végétation aquatique ne possèdent qu'une seule espèce caractéristique qui est en même temps dominante. On peut y voir la conséquence de la sélectivité élevée du milieu aquatique et de la diversité des adaptations morpho-physiologiques (types biologiques) qui en résulte. Des superpositions d'associations sous forme de strates sont fréquemment réalisées au sein des phytocénoses : elles constituent des *synassociations*.

Un inventaire des associations de nombreux étangs à l'aide de sigma-relevés (GEHU 1977) a conduit à proposer des sigmassociations réunies en sigmalliances et à élaborer une typologie symphytosociologique des étangs où les associations aquatiques sont les plus caractéristiques. Ainsi, dans la dition, les étangs peuvent être caractérisés par des sigmassociations :

- du *Myriophyllo alterniflori* - *Eleocharition acicularis* sigmion
- du *Lemno* - *Potamion* sigmion
- du *Glycerio* - *Utricularion* sigmion
- du *Nymphaeion* sigmion

Leur distribution géographique reflète les caractères édapho-climatiques régionaux.

L'analyse symphytosociologique est bien adaptée à la description des *complexes de végétation* et elle fait apparaître des relations syndynamiques : l'évolution de la végétation se fait, par des séries convergentes, vers une géosigmassociation, le *Nymphaeo - Phragmitetum geosigmatum*. Enfin, la valeur phytosociologique de la végétation d'un étang a été appréciée à l'aide d'un *indice de valeur* des associations.

### C. - L'EXPRESSION DES RELATIONS ENTRE LES ESPÈCES OU LES ASSOCIATIONS ET LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

La mise en relation des données écologiques avec les données floristiques et phytosociologiques a été réalisée par l'intermédiaire des *profils écologiques* (espèces) et des *profils synécologiques* (associations) obtenus en calculant leurs fréquences corrigées vis-à-vis des facteurs pris séparément (GODRON 1968) : ainsi apparaissent, de façon statistique, l'optimum écologique et l'amplitude de chaque espèce ou de chaque association pour un facteur déterminé.

Le regroupement des profils selon leur similitude (position de l'optimum écologique) aboutit à l'obtention de groupes écologiques ou synécologiques *monofactoriels*. On constate alors l'existence de *séries écologiques* (WHITTAKER 1970) constituées par des espèces d'un même groupe taxonomique (genre *Carex*, genre *Potamogeton*, Lemnacées) dont les profils forment un enchaînement le long d'un gradient (minéralisation de l'eau, température...) ; les associations forment aussi des *séries synécologiques*, le cas le plus net étant leur comportement vis-à-vis de la profondeur dont les conséquences sont la zonation et la stratification de la végétation.

L'examen des profils fait apparaître la *plasticité écologique* de la plupart des espèces confirmée par les déplacements de l'optimum écologique que l'on peut constater à partir de données provenant d'autres ditions.

L'intervalle écologique représenté par un profil n'est souvent qu'apparent car il peut varier d'un secteur géographique à l'autre ; la connaissance des valeurs limitantes impliquerait la confrontation des données de nombreuses régions et des recherches expérimentales. Ce sont, en fait, les *comportements écologiques relatifs* qui sont observés. Aucun intervalle de valeurs d'un facteur ne reste inoccupé et, au contraire, plusieurs espèces sont susceptibles de se développer dans un intervalle donné, ce qui est source de compétition, surtout si elles possèdent le même type biologique. Il en est de même pour les associations.

La comparaison des profils écologiques des espèces qui peuplent un étang déterminé montre que, pour un facteur donné, toutes les espèces ne présentent pas le même comportement écologique. Cela pourrait s'expliquer par la pluralité des biotopes mais on le constate aussi bien pour les facteurs d'ordre régional qui s'exercent sur toute l'étendue de l'étang, que pour les facteurs stationnels au niveau d'une phytocénose ou d'une association. *A la diversité des types biologiques s'ajoute une diversité des comportements écologiques des espèces présentes dans une phytocénose.*

On peut avancer qu'il s'agit là d'un fait fondamental qui permet la cohabitation des espèces en limitant la compétition et en exploitant au mieux le biotope.

Une analyse phytoécologique des étangs peut être faite :

- 1) soit en calculant la fréquence corrigée des espèces d'un étang d'après leur appartenance aux groupes écologiques monofactoriels : on obtient ainsi un profil phytoédaphique ou un profil phytoclimatique de l'étang (FELZINES 1979) ;
- 2) soit en calculant les fréquences corrigées des espèces d'un étang selon la *catégorie édapho-climatique* dont elles dépendent : leur distribution constitue le *spectre phyto-écologique* de l'étang. Ces catégories édapho-climatiques, à caractère synthétique, ont été dégagées par l'analyse des correspondances en confrontant l'*optimum écologique* des espèces calculé pour chacun des 18 facteurs de nature géographique, topographique, climatique, lithologique, hydrochimique et biotique disponibles (à l'exception des

facteurs concernant le sédiment et la profondeur). La distribution des étangs d'après leur spectre phyto-écologique fait apparaître des *secteurs phyto-écologiques* qui se superposent aux secteurs écologiques et floristiques précédemment reconnus. Ainsi se trouve validée a posteriori l'approche phyto-écologique adoptée. On voit donc que la diversité floristique, phytosociologique, écologique des espèces et des associations et leur distribution dans la dition sont liées à la diversité des conditions édapho-climatiques mais l'intervention de mécanismes complexes liés à la compétition interspécifique transparait dans la diversité des combinaisons de types biologiques, de groupes socio-écologiques et d'associations que met en évidence l'analyse phytosociologique et symphytosociologique des phytocénoses. Ces mécanismes deviennent évidents lorsqu'on analyse la structure et l'évolution de la végétation.

## II. - LA STRUCTURE ET LA DYNAMIQUE DE LA VEGETATION, REVELATEURS DE LA COMPETITION INTERSPECIFIQUE

Selon un schéma classique, la végétation d'un étang est caractérisée par sa zonation due à la juxtaposition de ceintures de végétation dont la physionomie est souvent rendue homogène par la dominance d'une espèce. Chacune de ces ceintures constitue un *phytofaciès* (BAUDIERE 1975) cartographiable. Or l'utilisation systématique des profils de végétation, comportant des relevés effectués sur des segments successifs selon le gradient de profondeur de la nappe aquatique, montre que l'organisation horizontale et verticale de la végétation est le plus souvent rendue complexe par des interpénétrations d'espèces entre groupements adjacents et par des interpénétrations de strates appartenant à des phytocénoses contiguës. Les profils de végétation représentent donc le moyen privilégié pour l'étude des groupements complexes et des complexes de groupements. Malgré l'absence d'installation de lignes d'observation permanentes dans la végé-

tation pour suivre son évolution au fil des années, l'analyse de son organisation et les multiples observations faites tant sur la végétation que sur les processus de sédimentation dans de nombreux étangs, ont permis de déduire les principales étapes phytocinétiques des étangs et leurs mécanismes.

#### A. - STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES GROUPEMENTS

L'utilisation de l'analyse des correspondances, en prenant en compte l'abondance-dominance des espèces, a permis de *situer les coupures optimales* le long des profils de végétation et de délimiter ainsi des phases (ou groupements d'espèces) au sein de zones qui correspondent aux principaux types de végétation : aquatique, amphibie, exondée hygrophile.

Les limites d'un groupement ne coïncident pas obligatoirement avec celles d'un phytofaciès, d'un individu d'association ou d'une synassociation. En effet, un phytofaciès peut comporter plusieurs groupements et un groupement est formé assez souvent par deux ou plusieurs associations végétales disposées en strates. Il existe même des groupements de transition entre deux phytofaciès où il n'est pas possible de distinguer des associations. L'information relative apportée par la distribution des espèces sur les segments successifs d'une phase permet de tester le *degré d'homogénéité* ou d'hétérogénéité floristique d'un groupement.

En dehors du cas assez fréquent, dans la végétation aquatique, des peuplements monospécifiques, les groupements apparaissent, d'une façon générale, comme *des combinaisons de types biologiques* ; les synusies, réunissant des espèces de même type biologique (BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1928, p. 13) sont rares par suite de la compétition entre ces espèces. De multiples observations montrent que lorsque deux espèces de même type biologique se trouvent dans un même groupement, il se produit une élimination progressive de l'une d'elles (ce qui se traduit par une disproportion entre leur abondance-dominance) ou une atténuation de la concurrence par une dissociation latérale des deux espèces au sein du groupement ; cela

conduit à leur pénétration dans des groupements adjacents ou parfois à la différenciation de deux groupements contigus. De cette façon se constitue une *stratification* du groupement où des espèces possédant des types biologiques distincts peuvent cohabiter de façon plus ou moins durable, au sein d'un biotope.

Cependant, le groupement est en *équilibre dynamique* plus ou moins instable car les espèces ou les associations des différentes strates demeurent soumises à une certaine compétition qui se manifeste par des fluctuations du nombre des individus et du recouvrement des espèces.

Pour apprécier le degré de compétition au sein d'un groupement, j'ai défini un *indice de compétition* à partir de l'*information apportée par le recouvrement relatif des deux espèces les plus abondantes*. J'ai montré, en effet, qu'il existe une relation structurelle entre les espèces qui peut être ramenée à un modèle mathématique : au cours de l'évolution d'un groupement, la distribution des abondances des espèces passe d'un modèle log-linéaire à un modèle log-normal pendant que la valeur de l'indice de compétition s'abaisse. Passant d'un stade pionnier et juvénile où la compétition est forte, le groupement devient plus stable ce qui se traduit dans la structure, lors du stade optimal et du stade final, par l'acquisition d'une stratification et, ensuite par le développement prédominant d'une espèce qui réduit le nombre des strates.

## B. - STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE L'ENSEMBLE DE LA VÉGÉTATION

Lors d'un stade pionnier, la colonisation d'un étang nouvellement créé se fait à partir de *foyers indépendants* inégalement répartis sur la zone littorale et sublittorale ainsi que dans la partie aquatique. La structure des groupes pionniers est très variable : elle est souvent complexe sur la partie exondée où se constituent des synusies et des mosaïques d'associations ; la compétition y est intense alors que dans la partie aquatique les peuplements monospécifiques sont plus fréquents. Progressivement se met en place une structure horizontale, par juxtaposition des groupements, notamment à la suite de la dissociation latérale des espèces de même type biolo-

gique, et ainsi se réalise une stratification verticale (stade juvénile). L'analyse des profils de végétation montre que l'évolution se poursuit par l'acquisition d'une structure en écailles due à l'interpénétration de groupements adjacents où la compétition entre espèces de même type biologique poursuit la dissociation latérale : la diversité phytosociologique et la richesse floristique sont à leur maximum (stade de maturité).

En traitant, par l'analyse des correspondances, plusieurs paramètres concernant les nombreux échantillons de sédiment prélevés et analysés, j'ai pu montrer une évolution parallèle du sédiment : un *gyttja* se forme sur un régosol ou sur un protopédon puis évolue vers un *dy*, lorsque l'accumulation de matière organique l'emporte sur les processus de minéralisation, notamment avec l'apparition d'espèces édificatrices (grandes héliophytes). Par une suite d'interactions, la modification des conditions édaphiques provoque la modification de la composition des groupements : à une succession allogène, largement influencée par les facteurs externes, se substitue une succession autogène déterminée par les facteurs biotiques.

L'interpénétration de plus en plus complexe des groupements aboutit normalement à la formation d'un *écotone* à la limite de l'écosystème terrestre et de l'écosystème aquatique : là se mêlent des types biologiques appartenant aux différents types de végétation. Les espèces amphibies et principalement les héliophytes jouent un rôle déterminant aussi bien dans la physionomie que dans la production de matière organique dont l'abondance peut conduire à la formation d'un *fen* et à l'apparition de conditions dystrophiques de plus en plus sélectives. Les espèces dominantes le deviennent de plus en plus, si bien que la physionomie se simplifie, masquant la complexité de la structure. Ainsi par une série de paliers, la végétation évolue vers un stade final ou climacique où se juxtaposent trois phytocénoses qui représentent le terme de l'évolution des trois types de végétation de l'étang (exondée hygrophile, amphibie et aquatique). On peut leur superposer, de l'extérieur vers l'intérieur : l'*Alno - Salicetum cinereae*, le *Phragmitetum communis*, le *Nymphaeëtum albae* (avec une variante submontagnarde où l'*Equisetetum fluviatilis* remplace le *Phragmitetum communis*).

Par la suite, l'écotone envahit progressivement la partie aquatique et cette extension provoque le comblement de l'étang et sa transformation en marécage, pendant que, par un mécanisme de *translation centripète*, la végétation terrestre hygrophile progresse sur l'écotone.

J'ai suggéré de modéliser les étapes phytocénétiques décrites à l'aide d'un *indice de diversité biologique* : il prend en compte le recouvrement relatif des trois groupes de types biologiques qui caractérisent les trois types de végétation ; il permet de fixer un seuil d'apparition d'un écotone au sein d'un groupement et d'en connaître l'extension. Un *indicateur d'évolution*, déterminé à l'aide des profils de végétation et formé par le rapport entre l'étendue de l'écotone et celle de la végétation, a été proposé pour apprécier l'intensité du processus de comblement de l'étang.

On voit donc que les caractères dynamiques, structuraux et physiologiques de la végétation d'un étang résultent de la *compétition interspécifique* qui se produit au sein des groupements, et tout particulièrement entre les espèces de même type biologique. A travers le recouvrement des espèces on peut aussi reconnaître l'existence de relations structurelles entre les espèces qui s'organisent en *nomocénoses* (DAGET, LECORDIER et LEVEQUE 1973) : l'analyse phytosociologique en montre la diversité et la succession ; l'analyse phytoécologique dégage l'intervention des facteurs édapho-climatiques dans leur composition floristique et phytosociologique.



### III. - ESSAI D'INTERPRETATION GLOBALE

#### A. - COMPLÉMENTARITÉ DE L'ANALYSE PHYTODYNAMIQUE, DE L'ANALYSE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET DE L'ANALYSE PHYTOÉCOLOGIQUE

L'analyse phytodynamique fait ressortir l'importance de la compétition entre les espèces de même type biologique pour l'interprétation de la structure verticale et horizontale de la végétation. L'analyse phytosociologique, en identifiant les combinaisons d'espèces et les combinaisons d'associations au sein des phytocénoses, démontre qu'elles ne sont pas aléatoires. L'analyse phytoécologique révèle le comportement écologique des espèces et des associations : elles doivent trouver les conditions particulières nécessaires à leur installation et à leur maintien ; de plus, elle conduit à constater que toutes les espèces ou associations d'une phytocénose ne possèdent pas le même comportement écologique.

Il en résulte que les *affinités sociologiques et synsociologiques* ne semblent pas liées à des *similitudes morpho-physiologiques* ni à des *similitudes écologiques et synécologiques globales*.

Ces conclusions en partie paradoxales sont confirmées par la recherche du *comportement écologique global* des espèces et des associations. En l'absence de données expérimentales permettant de déterminer les exigences des espèces et les facteurs limitants, on peut penser que la connaissance de leur comportement écologique par rapport à un *ensemble de facteurs* constitue une approche de leur niche écologique. Pour cela, j'ai traité par l'analyse des correspondances tous les profils écologiques disponibles en prenant en compte les *profils complets* mais en séparant les espèces de la végétation aquatique de celles de la végétation amphibie et exondée. Des *groupes écologiques plurifactoriels* ont ainsi été constitués réunissant les espèces dont les similitudes de comportement écologique *global* sont les plus fortes. De la même façon, une approche du domaine (ou espace) écologique des associations a pu être tentée par le traitement des profils synécologiques complets des associations ;

des groupes synécologiques plurifactoriels ont été dégagés. A noter que l'analyse est plus synthétique pour les associations, car elle intègre les profils des paramètres se rapportant au sédiment.

A l'issue de cette analyse phytoécologique globale deux remarques s'imposent :

- 1) des espèces qui appartiennent à des groupes écologiques monofactoriels distincts sont regroupées dans un même groupe écologique plurifactoriel. Cela tient au principe même de l'analyse multidimensionnelle qui donne la *position relative* des espèces dans l'hyperespace des facteurs écologiques, donc de façon très synthétique, alors que la *prise en compte successive des facteurs* aboutirait à la pulvérisation des groupes monofactoriels, avec, à la limite, l'obtention (subjective) de groupes monospécifiques indicateurs de conditions très précises. Le comportement privilégié d'une espèce vis-à-vis d'un facteur isolé se trouve estompé, compensé par d'autres facteurs, lorsqu'on intègre l'ensemble des comportements de cette espèce pour tous les facteurs et lorsqu'on confronte son comportement global à celui des autres espèces. En définitive, tout se passe comme si l'analyse des correspondances, à partir des *comportements relatifs des espèces (ou des associations)* faisait apparaître leurs *affinités écologiques fondamentales* et donc les similitudes et les différences entre les niches écologiques (ou les domaines écologiques) ;
- 2) les espèces d'un groupe écologique plurifactoriel, dont les similitudes écologiques sont fortes, se dispersent dans des associations distinctes qui occupent des biotopes différents d'un même étang ou des biotopes semblables dans des étangs séparés. Cette dispersion stationnelle ou géographique est renforcée par la similitude des types biologiques. Elle s'effectue aussi pour les associations qui possèdent le même comportement synécologique : la dispersion géographique est parfois si marquée que la distribution des associations apparaît complémentaire, dans des secteurs écologiques distincts, au lieu d'être en mosaïque dans un secteur donné.

A l'inverse, les espèces d'une association ou d'un groupement appartiennent souvent à des groupes écologiques plurifactoriels différents mais des espèces d'un même groupe peuvent cohabiter si leurs types biologiques sont dissemblables.

L'analyse phytoécologique met donc en évidence des groupes écologiques plurifactoriels où les espèces sont réunies d'après la similitude de leur comportement écologique global : ces groupes ne sont pas identifiables sur le terrain en raison de la compétition qui sépare des espèces trop semblables. L'analyse phytosociologique distingue des associations et des synassociations d'après la similitude floristique des combinaisons d'espèces ; ces groupes d'espèces, constitués d'après les affinités sociologiques, se repèrent sur le terrain où ils peuvent être utilisés pour déceler les biotopes et les étapes de l'évolution des phytocénoses. Ces deux approches, dont les résultats paraissent antinomiques et exclusifs, sont en réalité tout à fait complémentaires ; les résultats de l'analyse phytoécologique apportent des éléments d'interprétation pour l'analyse phytosociologique, pour l'analyse phytodynamique et pour la distribution des espèces et des associations.

## B. - MODALITÉS ET EFFETS DE LA COMPÉTITION

Il est assez paradoxal de constater qu'un groupement bien caractérisé par sa composition floristique (association, synassociation) et par sa physionomie, liée à la nature et à l'abondance-dominance des espèces (phytotrope, phytofaciès, BAUDIERE 1975) comporte des espèces qui n'ont pas toutes le même type biologique, la même chorologie ni le même comportement écologique global alors que leur réunion dans un biotope exprime une affinité sociologique et une valeur indicatrice collective des conditions écologiques complexes de ce biotope. Quant à la stabilité (plus ou moins durable) de ce groupement, elle constitue en fait un équilibre dynamique par le jeu de la compétition interne, intraspécifique et interspécifique, et des réactions aux variations externes, y compris celles d'origine biotique. Les observations faites dans la végétation des étangs

rejoignent donc les conceptions de DUVIGNEAUD (1946) pour lequel :

- 1) les groupements végétaux sont la somme d'un plus ou moins grand nombre de "groupes d'espèces réunies par une similitude d'appétance pour certaines conditions de milieu déterminées" (p. 108) ;
- 2) l'association végétale est "la somme d'un certain nombre de groupes écologiques intriqués les uns dans les autres dans des conditions de milieu déterminées" (p. 110). Cela explique la variabilité des associations et leur remplacement dans l'espace et dans le temps lorsque les conditions écologiques viennent à changer.

Ainsi, la *cohésion dans la diversité* apparaît comme le résultat d'affinités communes et d'une compétition interspécifique.

La compétition se manifeste surtout entre des espèces qui sont amenées en présence les unes des autres et qui possèdent de *trop grandes similitudes dans leurs exigences écologiques et dans leurs caractères biologiques*.

Chaque étang constitue un laboratoire de terrain particulièrement adapté à l'observation des effets de la compétition interspécifique. Nombreuses, en effet, sont les espèces susceptibles d'être apportées sous diverses formes dans un étang nouvellement créé, à partir de foyers de dissémination plus ou moins éloignés. Le hasard n'intervient pas seul : les potentialités floristiques sont variables d'une région à l'autre et il existe des adaptations physiologiques ou morphologiques remarquables pour assurer la reproduction et la dissémination. Une première sélection par les facteurs limitants empêche la germination ou la croissance d'un grand nombre d'entre elles. Les autres s'installent dans les biotopes où les conditions de développement sont réunies. Il se constitue ainsi des foyers d'implantation et d'extension de groupements pionniers qui se présentent sous forme soit de peuplements monospécifiques (en particulier dans la zone profonde), soit le plus souvent de synusies (groupements de thérophytes). Les espèces ainsi réunies par une *sélection édapho-climatique initiale* entrent en compétition parfois très vive entraînant une élimination de certaines d'entre elles ou leur dissociation latérale en groupements juxtaposés, pendant qu'un apport continu d'espèces nouvelles se fait : elle entrent à leur tour en compétition avec celles déjà installées.

Par le jeu de cette *sélection biologique*, les espèces ayant les mêmes exigences écologiques mais des types biologiques distincts peuvent cohabiter en occupant des strates différentes, ou s'intriquent en mosaïques, alors que celles qui ont le même type biologique se disjoignent dans des groupements différents : par un *déplacement de leur optimum écologique* concernant l'un des facteurs, elles se mêlent à des espèces qui occupent des biotopes voisins et qui ont donc des comportements écologiques plus ou moins dissimilaires.

Des espèces appartenant initialement à des groupes écologiques plurifactoriels distincts, utilisant un *facteur différentiel* au sein de leur niche écologique grâce à leur plasticité écologique, peuvent aussi se trouver réunies par convergence et former un *groupe socio-écologique*. Leur comportement vis-à-vis des autres facteurs reste suffisamment divergent pour que la compétition soit atténuée ; on peut observer ainsi des cohabitations d'espèces possédant des types biologiques semblables mais qui appartiennent à des groupes plurifactoriels distincts.

On voit donc que pour des raisons diverses, -préférence commune pour un facteur donné ; convergence par déplacement de l'optimum écologique sous l'effet de la compétition ; compensation des facteurs-, des espèces peuvent se retrouver dans un même *groupe écologique monofactoriel* établi sur la similitude de leur réaction apparente vis-à-vis d'un facteur déterminé.

Ainsi se diversifient et s'organisent des groupements où l'on peut reconnaître plusieurs unités physiologiques et phytosociologiques.

Les mêmes mécanismes se déroulent au niveau des associations. Dans les étangs, elles sont souvent représentées par un petit nombre d'espèces dont l'une, dominante, imprime sa physiologie et sert de caractéristique phytosociologique : cela s'explique par la sélectivité du milieu aquatique qui, *pour les macrophytes*, se traduit par une spécialisation des types biologiques. La compétition ne maintient que rarement ensemble plusieurs espèces de même type biologique. Là encore, les associations peuvent se dissocier latéralement, se disposer en strates et, en s'interpénétrant, former des phytocénoses complexes.

La compétition se produit aussi dans le temps. L'installation et la dynamique des groupements s'accompagne de modifications des conditions écologiques, en particulier au niveau de la sédimentation. Par une suite d'interactions, l'évolution du sédiment entraîne à son tour une évolution de la végétation : les modifications progressives du biotope favorisent l'implantation d'espèces nouvelles qui se substituent peu à peu aux espèces placées en situation physiologique déficiente lorsqu'un déplacement d'optimum écologique ne leur permet plus de résister ou qu'un facteur limitant est apparu.

Des mécanismes de même nature se produisent dans tous les étangs. En fonction des conditions particulières à chacun d'eux, les groupements comportent des combinaisons d'espèces et d'associations différentes et l'évolution, qui ne se fait pas toujours au même rythme, est marquée parfois par des stades de régression. Tout cela augmente la diversité et la complexité mais ne suffit pas pour interpréter la distribution des espèces et des associations.

La dissociation des espèces de même type écologique et de comportement écologique global analogue observée au sein d'un groupement peut être telle que les espèces concurrentes ne coexistent plus dans un même étang. A la faveur de minimes différences qui apparaissent d'un étang à l'autre, elles peuvent se séparer totalement et occuper des biotopes analogues dans des étangs différents : il y a alors *vicariance écologique*. Plusieurs cas de distribution complémentaire en mosaïque et apparemment aléatoire dans un même secteur écologique ou géographique peuvent s'interpréter de cette façon. La divergence peut être telle que les distributions deviennent totalement distinctes : la vicariance est alors géographique. Cela implique une grande plasticité écologique des espèces : par un mécanisme de régulation interne ou par la sélection de populations génétiques mieux adaptées, il se produit un *déplacement de l'optimum écologique* pour l'un des facteurs ou une *compensation entre plusieurs facteurs*, dont des exemples ont été décrits par REY (1960) pour les espèces forestières. La distribution des associations présente aussi plusieurs cas de vicariance.

On remarque que les observations faites sur le terrain ne montrent que le résultat des interactions sélectives entre les conditions écologiques et les potentialités génotypiques des espèces. Il est parfois difficile, en effet, de savoir si des espèces ou des associations se retrouvent dans un même groupe écologique ou synécologique monofactoriel parce qu'elles expriment leurs exigences réelles ou parce qu'elles ont subi un déplacement d'optimum écologique à cause de la compétition. De même, il peut être délicat de distinguer si la limite d'une espèce ou d'une association dans une dition est due à l'action d'un facteur limitant (édaphique ou climatique) ou si elle est la conséquence de la compétition. La connaissance des potentialités des espèces et des associations à travers leur comportement écologique global permet de lever ces ambiguïtés et même d'expliquer des absences d'espèces et d'associations.

Enfin, à travers l'étude phytosociologique qui nous a amené hors des limites de la dition pour envisager la distribution des associations, il s'est avéré que des associations ayant un domaine écologique semblable, bien que séparées géographiquement dans la dition, pouvaient avoir une aire générale commune et parfois coexister dans d'autres régions. L'intervention des mécanismes de spéciation et les migrations d'espèces révélées par l'histoire de la flore lors des vicissitudes climatiques du Quaternaire sont des éléments d'interprétation essentiels (GAUSSEN 1933, 1954, REY 1960) : ils reposent vraisemblablement aussi sur la compétition.

En résumé, la *compétition* représente un moyen d'interprétation remarquable aussi bien au niveau stationnel qu'au niveau régional, pour la compréhension :

- 1) de l'organisation et de la dynamique des groupements et de la végétation ;
- 2) de la distribution écologique et géographique des espèces et des associations.

### C. - ULTIMES RÉFLEXIONS

La compétition est une manifestation tout à fait générale au sein d'une communauté : elle commence entre les individus d'une population. Toutefois, au niveau cellulaire existent déjà des interactions complexes entre une collection de gènes différents et les conditions physico-chimiques du milieu extracellulaire et du milieu intracellulaire ; il en résulte une unité et un équilibre dynamique. Des mécanismes d'autorégulation de la croissance et de la multiplication cellulaires empêchent la compétition entre les cellules à moins que l'on ne considère la différenciation tissulaire comme l'effet d'une compétition entre l'activité des gènes.

Au niveau d'une population, les relations entre les individus sont marquées par la nécessité de trouver, dans un biotope, une place conforme à leurs exigences : la compétition s'instaure au sein de la population locale constituée par une communauté génétique où se réalisent des échanges de gènes et apparaissent des mutations (BINDER 1967, WALTERS et GRIGGS 1969). Cette population, par sa capacité reproductrice, tend à occuper tout l'espace disponible tant qu'un facteur limitant abiotique ou biotique (y compris la présence des autres espèces) ne l'arrête. Par ailleurs, la spécialisation et la variabilité des conditions stationnelles offertes par les milieux d'eau douce stagnante et leur dispersion sur un territoire (où se produisent toujours des variations édaphiques et climatiques) sont des facteurs de sélection très actifs qui portent sur deux types de caractères :

- 1) des caractères morphologiques et biologiques : ainsi apparaissent des accommodats, des formes biologiques diversifiées ;
- 2) des caractères écophysiologiques qui aboutissent à la différenciation d'écotypes, de races géographiques.

Cette évolution diversificatrice est en rapport avec la plasticité écologique des espèces.

Au cours de l'histoire de la flore, une telle évolution s'est accomplie, souvent à des vitesses inégales, pour les deux séries de caractères, aboutissant à la spéciation et à la diversification de types biologiques et/ou de séries écologiques, comme dans les genres *Carex* et *Potamogeton*.



Mais l'évolution d'une population au sein d'un biotope ne lui permet pas d'occuper totalement l'espace disponible : par suite de la mort de certains individus, de l'action des consommateurs et de la modification des caractères écologiques du biotope par la population elle-même, des espèces d'origines, de types biologiques, d'exigences et de potentialités écologiques diverses tentent de s'installer. Alors intervient une compétition interspécifique d'autant plus forte que les exigences écologiques et les types biologiques des espèces en présence se ressemblent. Finalement réussissent à cohabiter des espèces qui possèdent un comportement commun vis-à-vis de l'un ou l'autre des facteurs du biotope mais qui présentent par ailleurs des différences dans leur type biologique et leur comportement écologique global.

Ainsi, on voit que la compétition s'exerce à tous les degrés d'organisation des communautés, aussi bien au niveau stationnel qu'au niveau régional.

Au terme de cette étude sur la végétation des étangs, il apparaît que ces milieux diversifiés et limités offrent un champ d'investigations multiples sur les interactions entre les facteurs écologiques et les potentialités génotypiques des espèces qui déterminent la "logique et dynamique du peuplement végétal", pour reprendre l'excellente formule que GUINOCHE (1955) a retenue pour le titre de l'un de ses ouvrages. La diversité physionomique, structurale et phytosociologique des phytocénoses résulte de la complexité des mécanismes qui assurent la dynamique des groupements et la distribution des espèces et des associations.

B I B L I O G R A P H I E

- ALLORGE P., 1921-1922. - Les associations végétales du Vexin français. *Rev. gén. Bot.* 33-34 : 342 p.
- ALLORGE P. et M. DENIS, 1923. - Une excursion phytosociologique aux lacs de Biscarosse (Landes). *Bull. Soc. bot. Fr.* 70 : 693-717.
- ALLORGE P. et M. DENIS, 1927. - Notes sur les complexes végétaux des lacs-tourbières de l'Aubrac. *Arch. Bot.* 1 (1) : p. 17.
- ALLORGE P. et R. GAUME, 1925. - Esquisse phytogéographique de la Sologne. *Bull. Soc. bot. Fr.* 72 : 5-59.
- ALMQUIST E., 1929. - Upplands vegetation och flora. *Acta Phytogeogr. Suec.* 1 : 1-624.
- ARMSTRONG W., 1967. - The relationship between oxidation-reduction potentials and oxygen-diffusion levels in some waterlogged organic soils. *J. Soil Sc.* 18 (1) : 27-34.
- BACHACOU J. et D. CHESSEL, 1979. - Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. III - Dispersion interspécifique et analyse des correspondances. *Oecol. Plant.* 14 (3) : 345-409.
- BALATOVA-TULACKOVA E., 1963. - Zur Systematik der europäischen Phragmitetea. *Preslia* 35 : 118-122.
- BARBIER J., 1969. - Le pH et le potentiel d'oxydo-réduction, la reproduction sexuée et asexuée d'une Sapro-légniée ; interaction organisme-milieu. *Ann. Sc. nat., Bot.* 10 : 473-564.
- BAUDIERE A., 1970. - Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif Central français (Les Monts de l'Espinouze). *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Perpignan*, 565 p. (2 v. + 1 v. pl.).
- BAUDIERE A., 1975. - Les callunaies des Monts de l'Espinouze (Cévennes occidentales) et leurs relations avec les groupements sylvatiques. *Coll. Phytosoc.* II, Lille 1973 : Les Landes, 97-126.
- BEAUVÉRIE J. et MARTIN-ROSSET , 1925. - Le marais des Echets (Ain). Contribution à l'étude de l'influence de la concentration en ions hydrogène sur la flore des terrains marécageux. *Bull. Soc. bot. Fr.* 72 : 1045-1051.

- BEGUIN C., J.M. GEHU et O. HEGG, 1979. - La symphytosociologie : une approche nouvelle des paysages végétaux. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, IV : 49-68.
- BEGUIN C. et O. HEGG, 1975. - Quelques associations d'associations (sigmasociations) sur les anticlinaux jurassiens recouverts d'une végétation naturelle potentielle (essai d'analyse scientifique du paysage). *Doc. Phytosoc.* 9-14 : 9-18.
- BENZECRI J.P., 1973. - L'analyse des données. T. I : la taxinomie ; T. II : l'analyse des correspondances. Ed. Dunod, Paris, 2 vol., 615 et 619 p.
- BERTRU G., 1975. - Etude physico-chimique et microbiologique des échanges sédiment-eau : influence sur la trophie du système et la périodicité du phytoplancton. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes*, 243 p.
- BIDAULT M. et F. BUGNON, 1967. - Remarque sur la végétation des réservoirs asséchés de Bourgogne. *Bull. Féd. Fr. Soc. Sc. nat.* 6 (24) : 11-13.
- BINDER E., 1967. - La génétique des populations. *Collection Que sais-je ?* n°1283, éd. P.U.F., Paris, 126 p.
- BONNOT E.-J., 1954. - Contribution à l'étude des groupements turficoles (classe *Sphagno-Caricetea fuscae* Nordh. 36 em. Duv. 49) dans l'Est du Massif Central. *D.E.S., Université de Lyon*, 99 p.
- BOREAU A., 1835. - *Herbarium nivernense* ou Collection des plantes recueillies dans le département de la Nièvre. Bibliothèque municipale de Nevers, 8 vol.
- BOREAU A., 1857. - Flore du Centre de la France et du Bassin de la Loire. Ed. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 3ème édit., 2 vol.
- BOURNERIAS M., R. DELPECH, A. DORIGNY, J.-M. GEHU, A. LECOINTE, J. MAUCORPS, M. PROVOST, J.-L. SOLAU, P. TOMBAL et J.-R. WATTEZ, 1978. - Les groupements de prairies et leurs satellites dans la vallée inondable de l'Oise (Département de l'Aisne, France). *Coll. Phytosoc. V*, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 89-138.
- BRAQUE R., 1978. - La forêt et ses problèmes dans le Sud du Bassin Parisien (Berry-Nivernais). Etude de géographie physique. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Clermont-Ferrand II*, 7 tomes.

- BRAQUE R. et J. LOISEAU, 1972. - Flore et groupements végétaux du lit fluvial de la Loire moyenne. *Etudes ligériennes* 11 : 99-168.
- BRAUN-BLANQUET J. et M. DENIS, 1926. - L'évolution de la végétation au lac des Esclauzes (Monts Dore). *Arvernia* 2 : 53-56.
- BRAUN-BLANQUET J. et J. PAVILLARD, 1928. - Vocabulaire de Sociologie végétale. Ed. Roumegous et Dehau, Montpellier, 3ème édit., 23 p.
- BRIANE J.P., J.J. LAZARE, G. ROUX et C. SASTRE, 1974. - L'analyse factorielle des correspondances et l'arbre de longueur minimum ; exemples d'application. *Adansonia*, sér. 2, 14 (1) : 111-137.
- BRUNERYE L., 1962. - Les Marais des Monédières (Haute-Corrèze). Etude phytosociologique et évolution de la végétation. Ed. Delondre, Paris, 244 p.
- BUGNON F., 1979. - La flore du Morvan. *Acad. du Morvan* 10 : 2-15.
- BUTTERY B.R. et J.M. LAMBERT, 1965. - Competition between *Glyceria maxima* and *Phragmites communis* in the region of Surlingham Broad. I - The competition mechanism. *J. Ecol.* 53 : 163-181.
- BUTTERY B.R., W.T. WILLIAMS et J.M. LAMBERT, 1965. - Competition between *Glyceria maxima* and *Phragmites communis* in the region of Surlingham Broad. II - The fen gradient. *Ibid.* 53 : 183-195.
- CALLEJA M., P. DAGNELIE et M. GOUNOT, 1962. - Etude statistique d'une pelouse à *Brachypodium ramosum*. *Bull. Serv. Carte Phytogéog. (C.N.R.S.)*, B, 7 (1) : 49-109 et 7 (2) : 149-210.
- CANCELA DA FONSECA J.P., 1966. - Théorie de l'information et diversité spécifique. *Bull. Mus. Hist. nat.* 38 (6) : 961-968 ; 1966 (1967).
- CARBIENER R., 1978. - Un exemple de prairie hygrophile primaire juvénile : l'*Oenanthe lachenalii* - *Molinietum* de la zonation d'atterrissement rhénane résultant des endiguements du 19e siècle en moyenne Alsace. *Coll. Phytosoc. V*, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 13-40.
- CELINSKI F., S. WIKA et S. CABALA, 1978. - Les prairies marécageuses à *Juncus acutiflorus* en Silésie (Pologne). *Ibid.*, 205-214.
- CHARRIER J.B., 1981. - Le Nivernais : les paysages, les hommes et les activités. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Dijon*, 6 vol. (327 + 359 + 357 + 366 + 248 + 358 p.).

- CHASSAGNE M., 1956-57. - Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins. Ed. Lechevalier, Paris, 2 vol., XL + 458 p. et 542 p.
- CHATEAU E. et F. CHASSIGNOL, 1926-1935. - Catalogue des plantes de Saône-et-Loire et des cantons limitrophes. *La Physiophile*. Ed. Gauthier J., Montceau-les-Mines.
- CHESSEL D., 1978. - Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. *Biométrie et Ecologie* 1 : 45-135.
- CHESSEL D., D. DEBOUZIE, P. DONADIEU et D. KLEIN, 1975. - Introduction à l'étude de la structure horizontale en milieu steppique. I - Echantillonnage systématique par distance et indice de régularité. *Oecol. Plant.* 10 (1) : 25-42.
- CHESSEL D. et N. GAUTIER, 1979. - La description des communautés végétales : exemples d'utilisation de deux techniques statistiques adaptées aux mesures sur grilles ou transects. *Actes 7ème Colloque Informatique et Biosphère 1979 - Informatique et Biosphère*, 87-101, Paris.
- CHOUARD P., 1921. - Quelques notes sur la végétation des étangs. *Bull. Soc. bot. Fr.* 68 : 472-480.
- CHOUARD P., 1924. - Monographies phytosociologiques. La région de Brigueuil-1'Ainé (Confolentais). *Ibid.* 71 : 1130-1160.
- CHOUARD P., 1933. - La flore des étangs du Gâtinais français aux environs de Domats (Yonne et Loiret) et le repeuplement végétal du nouvel étang de Grand-Galetas. *Bull. Ass. Nat. Vallée Loing* 16 : 51-74.
- CLAVIER J.L., 1977. - Les étangs de Vaux, richesse naturelle de la Nièvre. L'avifaune. *Bourgogne Nature* 3-4 : 36-55.
- COMPS B., J. LETOUZEY et J. TIMBAL, 1980. - Essai de synthèse phytosociologique sur les hêtraies collinéennes calcicoles du domaine atlantique français. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, V : 177-211.
- CORILLION R., 1948-1949. - Les associations des étangs et de leurs ceintures dans le Bas-Maine Armoricain. *Bull. Soc. Mayenne Sci.* : Végétation vasculaire, 101-126 (1948) et 66-73 (1949) ; Charophycées 1-8 (1949).

CORILLION R., 1957. - Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Sci. Bretagne* 32 : 5-499.

CORILLION R., 1971. - Observations sur les végétations des sables du lit mineur de la Loire en Anjou - Basse-Loire. *Bull. Soc. Mayenne Sci.*, 1970-71 : 143-175.

CORILLION R., 1975. - Flore et Végétation du Massif armoricain. T. IV : Flore des Charophytes (Characées) du Massif armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale. Ed. Jouve, Paris, 216 p.

CORRE J.J., 1977. - Etude phytoécologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. II - Groupes écologiques du bord des lagunes languedociennes. *Vie et Milieu* 27 (1) : 1-49.

COUDERC J.M., 1980. - Les mardelles de Touraine et leurs groupements végétaux. *Coll. Phytosoc. VII*, Lille 1978 : La végétation des sols tourbeux, 35-60.

CZURDA P., 1932. - Die Susswasser. *Flora Mitteleuropas* 9 : Zygnemales. Ed. Fischer, Iena, 222 p., 226 fig.

DAGET J., 1976. - Les modèles mathématiques en écologie. *Coll. Ecologie* 8, éd. Masson, Paris, 172 p.

DAGET J., C. LECORDIER et C. LEVÊQUE, 1972. - Notion de nomocénose : ses applications en Ecologie. *Bull. Soc. Ecol.* 3(4) : 448-462.

DAGET Ph., 1978. - Quelques remarques sur les distributions de fréquences spécifiques dans les phytocénoses. *Oecol. Plant.* 3 : 299-312.

DAGET Ph., J. POISSONET et P. POISSONET, 1978. - Prairies humides et inondables des plateaux basaltiques de l'Ouest du Cantal. *Coll. Phytosoc. V*, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 167-180.

DAGNELIE P., 1960. - Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. *Bull. Serv. Carte Phytogéog. (C.N.R.S.)*, B, 5 : 7-71 et 93-195.

DANGIEN B. et J.M. DECORNET, 1977. - Aperçu phytosociologique des groupements aquatiques et semi-aquatiques des mardelles du Bassigny. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, I : 51-70.

DE FOUCAULT B., 1979. - Eléments pour une théorie statistique du tableau phytosociologique homogène. *Vegetatio* 40 (3) : 163-174.

- DE FOUCAULT B. et J.M. GEHU, 1980. - Essai synsystématique et chorologique sur les prairies à *Molinia coerulea* et *Juncus acutiflorus* de l'Europe occidentale. *Coll. Phytosoc.* VII, Lille 1978 : La végétation des sols tourbeux, 135-164.
- DE LANGHE J.E., L. DELVOSALLE, J. DUVIGNEAUD, J. LAMBINON et C. VANDEN BERGHEN, 1973. - Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). Edition du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, 1 vol., XCVII + 821 p., 20 pl. coul. h.t., Bruxelles.
- DELARUE P., 1930. - Etude sur la flore nivernaise de quelques plantes rares ou nouvelles pour le département. *Mém. Soc. Acad. Nivernais* 32 : 43-56.
- DELARUE P., 1932. - Seconde étude sur la flore nivernaise (Val de Loire et canaux). *Ibid.* 34 : 43-63.
- DEN HARTOG C. et S. SEGAL, 1964. - A new classification of the water-plant communities. *Acta Bot. Neerlandica* 13 : 367-393.
- DENIZIUK Z., 1978. - Les Cariçaies humides et inondables de la Grande Pologne. Leur écologie et leur valeur économique. *Coll. Phytosoc.* V, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 227-244.
- DESCHATRES R., 1956-61, 1963, 1968, 1970, 1974, 1978, 1981. - Notes floristiques (I à XVI). *Rev. sc. Bourbonnais et Centre Fr.*
- DE SLOOVER J., J.M. DUMONT et J. LEBRUN, 1979. - Les groupements à *Carex paniculata* L. en Ardenne. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, IV : 903-916.
- DEVILLEZ F., 1982. - Ecologie de la régénération de *Cladium mariscus*. *Coll. Phytosoc.*, Lille 1981 : Les milieux aquatiques (sous presse).
- DHIEN R., 1951. - La flore du Morvan. *Le Monde des Plantes* 274-275 : 7-9.
- DHIEN R., 1960. - Contribution à la connaissance de la flore nivernaise. *Bull. Soc. linn. Lyon* 29 (10) : 285-287.
- DIERSSEN K., 1975. - *Littorelletea uniflorae* Br.-Bl. et Tx. 1943. In : TÜXEN R. (éd.), *Prodomus der europäischen Pflanzengesellschaften* 2 : 1-149.



- DIERSSEN K., 1980. - Some aspects of the classification of oligotrophic and mesotrophic mire communities in Europe. *Coll. Phytosoc.* VII, Lille 1978 : Sols tourbeux, 399-423.
- DISMIER G., 1927. - Flore des Sphaignes de France. *Arch. Bot.* I (1) : 64 p., 39 fig.
- DUCHAUFOUR Ph., 1965. - Précis de Pédologie. Ed. Masson, Paris, 2ème édit., 481 p., 23 pl. h.t.
- DUME G., 1978. - Application de l'analyse factorielle des correspondances à une synthèse phytosociologique provisoire de forêts à chêne et à charme du Bassin parisien *sensu lato*. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, II : 127-156.
- DUPIAS G. *et coll.*, 1974. - *Carte de la Végétation de la France* : Moulins n°46. C.N.R.S., Toulouse.
- DUPONT P., 1962. - La flore atlantique européenne - Introduction à l'étude de la flore du secteur Ibéro-atlantique. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Toulouse et Doc. Cart. Prod. vég.*, 414 p.
- DU RIETZ G.E., 1921. - Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. *Akad. Abh. Uppsula*, p. 421-728.
- DUSSART B., 1966. - Limnologie. L'étude des eaux continentales. Ed. Dunod, Paris, 677 p., 29 pl. h.t.
- DUVIGNEAUD J., 1958. - Contribution à l'étude des groupements prairiaux de la plaine alluviale de la Meuse lorraine. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 91 (1) : 7-79.
- DUVIGNEAUD J., 1971. - L'association à *Littorella uniflora* et *Eleocharis acicularis* dans l'Entre-Sambre-et-Meuse. *Ibid.* 104 : 235-252.
- DUVIGNEAUD P., 1946. - La variabilité des associations végétales. *Ibid.* 78 : 107-133.
- DUVIGNEAUD P. et C. VANDEN BERGHEN, 1945. - Associations tourbeuses en Campine occidentale. *Biol. Jaarb.* 12 : 53.
- ESTEVE J., 1978. - Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion. *Biométrie et Ecologie* 1 : 223-250. Ed. I.N.R.A., Jouy-en-Josas.

- FELZINES J.-C., 1977a. - Analyse des relations entre la minéralisation des eaux douces stagnantes et la distribution des végétaux qui les peuplent. *Ann. Sc. nat., Bot.* 18 : 221-250.
- FELZINES J.-C., 1977b. - Apports de la flore des étangs à la connaissance écologique du Bourbonnais. *Rev. sc. Bourbonnais et Centre Fr.*, p. 7-24.
- FELZINES J.-C., 1977c. - Observations floristiques sur le peuplement des étangs du Morvan, du Nivernais et de la Puisaye. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun* 48 : 11-25
- FELZINES J.-C., 1977d. - Stations présumées nouvelles d'espèces palustres et aquatiques du Bourbonnais et de ses confins. *Rev. sc. Bourbonnais et Centre Fr.*, p. 25-35.
- FELZINES J.-C., 1977e. - Les étangs de Vaux, richesse naturelle de la Nièvre. La végétation. *Bourgogne Nature* 3-4 : 4-35.
- FELZINES J.-C., 1978. - La flore et la végétation du Nivernais et du Morvan dans leurs relations avec le climat. *Act. Cong. Ass. bourg. Soc. sav. ; Soc. Acad. Niv.*, p. 31-40.
- FELZINES J.-C., 1979. - L'analyse factorielle des correspondances et l'information mutuelle entre les espèces et les facteurs du milieu : application à l'écologie des macrophytes aquatiques et palustres. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 32 (3-4) : 39-63.
- FELZINES J.-C., 1981. - Observations sur la distribution et l'écologie des Potamots dans les étangs du Bourbonnais. *Rev. sc. Bourbonnais et Centre Fr.*, p. 20-27.
- FELZINES J.-C., 1982a. - Contribution à l'étude symphytosociologique des groupements végétaux des étangs du Centre de la France. *Studies on Aquatic Vascular Plants*, p. 284-289 ; éd. par J.J. SYMOENS, S.S. HOOPER et P. COMPERE, Soc. Roy. Bot. Belgique, Bruxelles.
- FELZINES J.-C., 1982b. - Un traitement des profils écologiques des macrophytes des eaux douces stagnantes et de leurs associations à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances et de l'analyse hiérarchique. *Ibid.*, p. 241-248.

- FELZINES J.-C., 1982c. - Les groupements de l'alliance *Potamion* : aspects phytosociologiques et écologiques. *Coll. Phytosoc.*, Lille 1981 : Les milieux aquatiques (sous presse).
- FELZINES J.-C. et E.-J. BONNOT, 1981. - *Elodea nuttallii* (Planch.) St.-John, espèce nouvelle pour le département de la Nièvre. *Bull. Soc. linn. Lyon* 50 (4) : 119-121.
- FLAHAULT Ch., 1901. - Introduction à la flore et la végétation de la France. In : Flore descriptive et illustrée de la France de H. COSTE. Ed. Librairie des Sciences et des Arts, tome I : 52 p.
- FLORA EUROPAEA, 1964 à 1980. - Ed. Cambridge Univ. Press, 5 vol.
- FOURNIER P., 1961. - Les quatre flores de France. Ed. Lechevalier, Paris.
- FREITAG H., C.M. MARKUS et I. SCHWIPPL, 1958. - Die Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften in Magdeburger Urstromtal südlich des Fläming (Elbe-Elster Gebiet um Torgau und Herzberg). *Wiss. z. pädagog. Hochsch. Postdam, math. nat.* 4 : 65-92.
- FRESCO L.M.F., 1972. - A direct quantitative analysis of vegetational boundaries and gradients. In : Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie ; *Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde, Rinteln 1970*, 99-111, Junk, Den Haag.
- FRILEUX P.N., 1977. - Les groupements végétaux du Pays de Bray (Seine-Maritime et Oise, France). Caractérisation, écologie, dynamique. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rouen*, 2 vol. (texte : 209 p, tableaux).
- FRILEUX P.N., 1978. - Aperçu phytosociologique sur les prairies hygrophiles du Pays de Bray (Seine-Maritime et Oise, France). *Coll. Phytosoc. V*, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 303-318.
- FROMENT P., 1949. - Contribution à l'étude du pH des milieux aquatiques de différentes vallées tourbeuses du Nord de la France. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 11 (3) : 89-92.
- FROMENT P., 1950. - Milieux aquatiques du Laonnois - Vallée de la Souche, du Valois, de la Beine. *Ibid.* 3 : 34-40.

- FROMENT P., 1953. - Recherche sur la flore, le développement des végétaux et leurs groupements dans les vallées du Laonnois, du Vermandois (Souche, Ardon, Somme). *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Lille*, 280 p., 17 pl.
- GADECEAU E., 1909. - Le lac de Grandlieu. Monographie phytogéographique. Ed. Dugas, Nantes, V + 155 p. - 13 pl. h.t. - 1 carte.
- GAGNEPAIN F., 1900a. - Espèces rares ou nouvelles pour la Nièvre : Plantes vasculaires et Champignons (4e Note). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 47 : 209-221.
- GAGNEPAIN F., 1900b. - Topographie botanique des environs de Cercy-la-Tour (Nièvre). *Bull. Soc. Hist. nat. Autun* 13 : 127-302.
- GAGNEPAIN F., 1921. - Essai floristique sur la région de Varzy (Nièvre). *Mém. Soc. acad. Nivernais* 9 : 3-30.
- GARNIER M., 1967. - Climatologie de la France. Sélection de données statistiques. *Mémorial de la Météorologie nationale* 50 : 291 p., 1 carte coul. h.t., Paris.
- GAUME R., 1924a. - Les Associations végétales de la forêt de Preuilly (Indre-et-Loire). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 71 : 58-74 et 158-171.
- GAUME R., 1924b. - Aperçu sur quelques associations végétales de la forêt d'Orléans (Loiret). *Ibid.* 71 : 1194-1207.
- GAUME R., 1929. - Deux jours d'herborisation autour de Saint-Sauveur-en-Puisaye. *Bull. Assoc. Nat. Vallée Loing* 12 : 34-41.
- GAUSSEN H., 1933. - L'histoire post-glaciaire de la végétation dans le sud-ouest de l'Europe. *Rev. gén. Sc. pures et appl.* 44 : 307-312.
- GAUSSEN H., 1938. - Carte floristique de la France. *Ann. Géogr.* 267 : 237-256.
- GAUSSEN H., 1954. - Géographie des plantes. Ed. A. Colin, Paris, 2ème éd., 223 p.
- GAUTHIER B., M. GODRON, P. HIERNAUX et J. LEPART, 1977. - Un type complémentaire de profil écologique : le profil "indicé". *Canad. J. Bot.* 55 (23) : 2859-2865.

- GEHU J.-M., 1959. - Les groupements végétaux du Bassin de la Sambre française (Avesnois, Département du Nord, France). *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Lille II ; Vegetatio*, 1961, 10 : 69-148, 161-208, 257-372.
- GEHU J.-M., 1963. - Note sur la conductivité électrique des eaux du sud-est du département du Nord et de ses corrélations avec la végétation aquatique. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 16 : 77-89.
- GEHU J.-M., 1973. - Unités taxonomiques et végétation potentielle naturelle du Nord de la France. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, 4 : 1-22.
- GEHU J.-M., 1977. - Le concept de sigmassociation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques françaises. *Vegetatio* 34 (2) : 117-125.
- GHESTEM A. et A. VILKS, 1978. - Premières données phytosociologiques sur les formations prairiales hygrophiles du Limousin et de la Marche (Nord-Ouest du Massif Central - France). *Coll. Phytosoc. V*, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 153-165.
- GODRON M., 1966. - Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Oecol. Plant.* 2 (1) : 187-197.
- GODRON M., 1968. - Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Ibid.* 3 (3) : 185-212.
- GODRON M. et A.M. BACOU, 1975. - Sur les limites "optimales" séparant deux parties d'une biocénose hétérogène. *Ann. Univ. Abidjan, E*, VIII (1) : 317-324.
- GODRON M., Ph. DAGET, L. EMBERGER, G. LONG, E. LE FLOC'H, J. POISSONET, Ch. SAUVAGE et J.P. WACQUANT, 1968. - Code pour le relevé méthodique de la Végétation et du Milieu. Principes et transcription sur cartes perforées. Ed. C.N.R.S., Paris, 292 p.
- GOLTERMAN H.L., 1969. - Methods for Chemical Analysis of Fresh waters. Ed. IBP, 8, 172 p., Oxford et Edimburg.
- GOUNOT M., 1969. - Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Ed. Masson, Paris, 314 p.

- GRIGORE S. et I. COSTE, 1978. - Contribution à l'étude des associations des *Magnocaricetalia* Pign. 1953 dans le Banat (Roumanie). *Coll. Phytosoc.* V, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 79-87.
- GUERLESQUIN M. et A. VAQUER, 1980. - Quelques observations biologiques et floristiques sur les rizières de Camargue : biotopes à Characées. *Bull. Soc. Ecol.* 11 (2) : 113-124.
- GUERRIER G., 1980. - Effets du pH et de la concentration en aluminium sur la nutrition d'espèces calcicoles et calcifuges. *Rev. gén. Bot.* 87 : 73-83.
- GUEUGNON S., 1967. - Recherches phytosociologiques sur les jonçaiies et spha-gnaies de quelques tourbières du Haut-Morvan. *D.E.S., Université de Dijon*, 65 p.
- GUIASU S. et R. THEODORESCU, 1971. - Incertitude et information. Ed. Presses Univ. Laval, Québec, 330 p.
- GUIGOU J.L., 1973. - Analyse des données et choix à critères multiples. Ed. Dunod, Paris, 214 p.
- GUILLEM J.L., 1971. - Calcul de l'information fournie par un profil écolo-gique et valeur indicatrice des espèces. *Oecol. Plant.* 6 : 209-225.
- GUILLOT L., 1967. - Le Rat musqué dans l'Allier. *Rev. Sc. Bourbonnais et Centre Fr.*, p. 167-171.
- GUILLOT-CHENE J., 1979. - Le flottage en Morvan. Du bois pour Paris. Ed. Garnier, Paris, 95 p.
- GUINOCHET M., 1955. - Logique et dynamique du peuplement végétal (phyto-géographie, phytosociologie, biosystématique, applications agronomi-ques). Ed. Masson, Paris, 143 p., 32 fig., 4 pl. h.t.
- GUINOCHET M., 1973. - Phytosociologie. *Coll. Ecologie 1*, éd. Masson, Paris, 227 p., 9 tab. + 1 carte phytosoc. h.t.
- HAIRSTON N.G., 1959. - Species abundance and community organization. *Ecology* 40 (3) : 404-416.
- HANSEN K., 1959. - The terms gyttja and dy. *Hydrobiologia* 13 (4) : 309-315.
- HARPER J.L., 1967. - A Darwinian approach to plan ecology. *J. Ecol.* 55 : 247-270.

- HASLAM S.M., 1971. - Community regulation in *Phragmites communis* Trin.  
I : Monodominant stands - II : Mixed stands. *The Journal of Ecology*  
59 (1) : 65-75 et 75-89.
- HAUBERT M., 1975. - Bilan hydrochimique d'un bassin versant de moyenne  
montagne : la Dranse de Bellevaux (ou Brevon), Haute-Savoie. *Thèse de*  
*3ème Cycle, Université P. et M. Curie, Paris, 331 p.*
- HEJNY S., 1960. - Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen  
in den slovakischen Tiefebene. Ed. Donau und Theissgebiet, Bratislava,  
487 p.
- HILBIG W., 1971. - Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen  
Teiles der DDR. I - Die Wasserpflanzengesellschaften ; II - Die  
Röhrichtgesellschaften. *Hercynia, N.F., 8 (1) : 4-33 ; 8 (4) : 256-285.*
- HILD J., 1964. - Vegetationskundliche Untersuchungen an einigen  
niederrheinischen Meeren. *Ber. deutsch. bot. Ges. 77 : 301-312.*
- HORST K., H.D. KRAUSCH et W.R. MÜLLER-STOLL, 1966. - Die Wasser- und  
Sumpfpflanzengesellschaften im Elb-Havel Winkel. *Limnologica 4 : 101-*  
*163.*
- HULTEN E., 1950. - Atlas of the distribution of vascular plants in NW  
Europe. Stockholm, 512 p.
- HUTCHINSON G.E., 1957. - A Treatise on Limnology. Vol. I : Geography, Phy-  
sics and Chemistry. Ed. Wiley J., New-York, 1015 p.
- ILTIS A., 1974. - Phytoplankton des eaux natronées du Kanem (Tchad). VII -  
Structure des peuplements. *Cah. ORSTOM ; Hydrobiol. 8 (4) : 51-76.*
- ISSLER E., 1942. - Vegetationskunde der Vogesen. *Pflanzensoziologie 5 :*  
*192 p.*
- IVERSEN J., 1929. - Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer  
und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation. *Bot. Tidsskrift*  
*40 ; 277-331.*
- IVERSEN J., 1936. - Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der  
Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur ökologischen Charakterisierung  
und Anordnung der Pflanzengesellschaften. *Thèse, Copenhagen, 224 p.*

- IVERSEN J. et S. OLSEN, 1943. - Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers. *Bot. Tidsskrift* 46 : 136-145.
- JENSEN S., 1977. - An objective method for sampling the macrophyte vegetation in lakes. *Vegetatio* 33 : 107-118.
- JENSEN S., 1979. - Classification of lakes in Southern Sweden on the basis of their macrophyte composition by means of multivariate methods. *Ibid.* 39 : 129-146.
- JENSEN S. et E. VAN DER MAAREL, 1980. - Numerical approaches to lake classification with special reference to macrophyte communities. *Ibid.* 42 : 117-128.
- JESCHKE L., 1959. - Pflanzengesellschaften einiger Seen bei Feldberg in Mecklenburg. *Beitr. z. Vegetationskunde* 3, *Feed. Repert. Beih.* 138 : 161-214.
- JOUANNE P., 1927. - Essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne. III - Les marais calcaires. *Bull. Soc. bot. Fr.* 74 : 858-869.
- JOVET P., 1949. - Le Valois. Phytosociologie et Phytogéographie. Ed. S.E.D.E.S., Paris, 389 p., 79 fig., 28 cartes.
- KADONO Y., 1982. - Occurrence of aquatic macrophytes in relation to pH, alkalinity,  $Ca^{++}$ ,  $Cl^{-}$  and conductivity. *Jap. J. Ecol.* 32 : 39-44.
- KAPP E. et Y. SELL, 1965. - Les associations aquatiques d'Alsace. 1ère partie : Strasbourg et ses environs. *Bull. Ass. Philom. Als.-Lorr.* 12 (1) : 66-78.
- KARPATI V., 1963. - Die zöologischen und ökologischen Verhältnisse der Wasservegetation des Donau-Überschwemmungsraumes in Ungarn. *Act. Bot. Acad. Sc. Hungar* 9 : 323-385.
- KNAPP R., 1967. - Die Vegetation des Landes Hessen. *Ber. Oberhess. Ges. Natur- u- Heilkunde N.F. Naturwiss Abt.* 35 : 93-148.
- KNAPP R. et A.L. STOFFERS, 1962. - Über die Vegetation von Gewässern und Ufern im mittleren Hessen. *Ibid.* 32 : 90-141.
- KOBENDZA R., 1948. - Kilka zespołow bagiennych w dojlidach dolnych pod Bialymstokiem. *Acta Soc. Bot. Polon.* 19 : 1-24.



- KOCH W., 1926. - Die Vegetationseinheiten der Linthebene Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. *Jahrb. St. Gall. natur. Ges.* 61 (2) : 1-146.
- KOHLER A., 1976. - Makrophytische Wasserpflanzen als Bioindikatoren für Belastungen von Fließgewässer-Ökosystemen. *Verh. Gesel. Ökol.*, Wien, p. 255-276.
- KONCZAK P., 1968. - Die Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften der Havelseen um Postdam. *Limnologica* 6 : 147-201.
- KRAUSCH H.D., 1965. - Vegetationskundliche Beobachtungen im Donaudelta. *Ibid.* 3 : 271-313.
- KRAUSE W., 1969. - Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. *Arch. Hydrob., Suppl.*, 35 : 202-253.
- KUBIENA W.L., 1953. - The Soils of Europe, Illustrated diagnosis and Systematics. Ed. Murby, London, 317 p.
- LABRIQUE J.P., 1960. - La mesure écologique de la conductivité électrique des eaux. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 92 : 136-145.
- LACOSTE A., 1975. - La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Application de l'analyse multidimensionnelle aux données floristiques. *Phytocoenologia* 3 : 83-345.
- LACOSTE A. et M. ROUX, 1971. - L'analyse multidimensionnelle en Phytosociologie et en Ecologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes maritimes. I - L'analyse des données floristiques. *Oecol. Plant.* 6 : 353-369.
- LACOSTE A. et M. ROUX, 1972. - L'analyse multidimensionnelle en Phytosociologie et en Ecologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes maritimes. II - L'analyse des données écologiques et l'analyse globale. *Ibid.* 7 : 125-146.
- LEBRUN J., A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN et C. VANDEN BERGHEN, 1949. - Les associations végétales de Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 82 : 105-207.
- LE GRAND A., 1894. - Flore du Berry. Ed. Renaud, Bourges, 430 p. 2ème édit.

- LEMEE G., 1937. - Recherches écologiques sur la végétation du Perche. *Thèse de Doctorat d'Etat, Paris*, éd. Lib. gén. Enseig., Paris, 388 p., 108 tab., 19 pl. h.t., 35 fig.
- LENOIR M., 1958. - Les ceintures de la végétation vasculaire des étangs de la région de Paimpont (Ille et Vilaine). *Bull. Soc. Sc. Bretagne* 33 : 97-133.
- LERICQ R., 1965. - Contribution à l'étude des groupements végétaux du bassin français de l'Escaut. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Lille*, 153 p.
- LERICQ R., 1971. - La végétation du barrage exondé de Pannesière-Chaumard. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 1-2 : 103-109.
- LERICQ R., 1975-76. - La végétation ripuaire des plans d'eau artificiels du Morvan. *Ibid.* 28-29 (3-4) : 39-49.
- LOHAMMAR G., 1938. - Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. *Symb. Bot. Uppsal.* 3 (1) : 1-254.
- LOHAMMAR G., 1954. - Matsmältningens inverkan pa Potamogetonfrönas groning. *Fauna och Flora* 1-2 : 17-32.
- LOHAMMAR G., 1965. - The Vegetation of Swedish Lakes. *Acta Phytogeog. Suecica* 50 : 1-48.
- LOHMEYER W., 1951. - Die Pflanzengesellschaften der Eilenriede bei Hannover. 1 carte 1/10 000e de LOHMEYER et H. ELLENBERG. *Angewandte Pflanzensoziologie* 3, Stolzenau/Weser.
- LOISEAU J.E., 1976-1977. - Contribution à l'étude de la flore et de la végétation alluviales de la Loire moyenne et de l'Allier. *Le Monde des Plantes* 387 : 1-4 et 389 : 5-8.
- LOISEAU J. et R. BRAQUE, 1966. - Contribution à l'étude de la flore du Centre de la France (Nivernais, Berry). *Rev. Sc. nat. Auvergne* 32 : 3-15.
- LOISEAU J.E. et R. BRAQUE, 1972a. - Flore et groupements végétaux du lit fluvial dans le bassin de la Loire moyenne (environs de La Charité-Nièvre). *Etudes ligériennes* 11 : 99-167.
- LOISEAU J.E. et R. BRAQUE, 1972b. - Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Centre de la France. *Rev. Sc. nat. Auvergne* 38 : 27-33.

- LUTHER H., 1949. - Vorschlag zu einer ökologischen Grundenteilung der Hydrophyten. *Acta Bot. Fennicae* 44 : 3-15.
- MAC NAUGHTON S.J., 1968. - Autotoxic feedback in the regulation of *Thypha* populations. *Ecology* 49 : 367-369.
- MAGNIN A., 1904. - Monographies botaniques de 74 lacs jurassiens suivies de considérations générales sur la végétation lacustre. Les Lacs du Jura. Ed. Klincksieck, Paris, 426 p.
- MÄKIRINTA U., 1978. - Die Pflanzensoziologische Gliederung der Wasservegetation im See Kukkia, Südfinnland. *Acta Univ. Ouluensis, A*, 75 (5) : 1-157.
- MALCUIT G., 1929. - Contributions à l'étude phytosociologique des Vosges méridionales saonnoises. Les associations végétales de la vallée de la Lanterne. *Arch. Bot.* 2 (1928), *Mém.* 6 : 1-211.
- MERIAUX J.L., 1974. - Etude de la végétation de la Mare à Goriaux (Parc Naturel Régional de St-Amand - Raismes). D.E.A., Université de Lille, 56 p., 7 tab. 1 carte.
- MERIAUX J.L., 1978. - Etude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et marais du Nord de la France (Vallée de la Sensée et Bassin houiller du Nord - Pas-de-Calais). Aspects physionomique, floristique, systématique, chorologique et écologique. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, III : 1-244, 4 tab. h.t.
- MERIAUX J.L. et J.M. GEHU, 1978. - De l'analyse symphytosociologique des complexes de végétation à celle des végétations complexes. Exemples des groupements aquatiques et subaquatiques. In : Assoziationkomplexe (Sigmeten). *Bericht. Intern. Symposium*, 1977 in Rinteln, 97-116.
- MERIAUX J.L., R. SCHUMACKER, P. TOMBAL et Ph. DE ZUTTERE, 1980. - Contribution à l'étude des boulaies à Sphaignes dans le Nord de la France, l'Ile de France et les Ardennes. *Coll. Phytosoc. VII*, Lille 1978 : La végétation des sols tourbeux, 477-494.
- MIGOUT A., 1890. - Flore du département de l'Allier et des cantons voisins. Ed. Fudez Frères, Moulins (2e éd.).
- MORGAN J.J. et W. STUMM, 1970. - Aquatic Chemistry : An introduction emphasizing chemical equilibria in natural water. Ed. Wiley Interscience, New-York, 583 p.

- MORTIMER C.H., 1941-1942. - The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.* 29 : 280-329 et 30 : 147-201.
- MÜLLER Th. et S. GÖRS, 1960. - Pflanzengesellschaften stehender Gewässer in Baden-Württemberg. *Beitr. naturkundl. Forsch. Südwestdeutschl.* 19 (1) : 60-100.
- NEDELICU G.A., 1967. - Beiträge zum phytosoziologischen Studium des Cernica Sees. *Vegetatio* 15 : 33-50.
- NEDELICU G.A., 1973. - Soziologische und ökologische Studien über Wasser- und Sumpfpflanzen einiger Wasserbecken der rumänischen Ebene. *Dissert. botanicae* 21 : 1-220.
- NEUHÄUSL R., 1959. - Die Pflanzengesellschaften des südöstlichen Teiles des Wittingauer Beckens. *Preslia* 31 : 115-147.
- NEUHÄUSL R., J. MORAVEC et Z. NEUHÄUSLOVA-NOVOTNA, 1965. - Vegetation der Röhrichte und der sublitoralen Magnocariceten in Wittingauer Becken. Synökologische Studien über Röhrichte, Wiesen und Auenwälder. *Vegetace CSSR A1 - Tsch. Ak. Wiss.*, 1-177.
- NOIRFALISE A. et M. DETHIOUX, 1977. - Synopsis des végétations aquatiques d'eau douce en Belgique. *Comm. Centre Ecol. forest. et rurale* 14 : 1-25.
- OBERDORFER E., 1957. - Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie* 10 : 546 p.
- OBERDORFER E., 1977. - Süddeutsche Pflanzengesellschaften. I - Fels- und Mauergesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften. Ed. Fischer G., Stuttgart - New-York, 311 p., 75 tab.
- OLIVE Ph., 1972. - Evolution de facteurs biotiques (transparence et oxygène) et abiotiques (azote minéral et phosphore total) dans le Léman de 1957 à 1972. - Equilibre biogéochimique de l'écosystème. *Coll. sur la Pollution et la Protection des Eaux de la Région Rhône-Alpes*, déc. 1972, 9 p.
- OLSEN S., 1950. - Aquatic plants and hydrospheric factors. I - Aquatic plants in SW Jutland, Denmark - II - The hydrospheric types. *Svensk. Bot. Tidsskrift* 44 : 1-34 et 44 : 332-373.

- OZENDA P., 1964. - Biogéographie végétale. Ed. Doin, Paris, 374 p.
- PASSARGE H., 1964. - Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. *Pflanzensoziologie* 13 : 324 p.
- PAUTOU G., 1982. - Les associations à base de *Cladium mariscus* dans la plaine alluviale du Rhône entre Genève et Lyon. *Coll. Phytosoc.*, Lille 1981 : Végétation des milieux aquatiques (sous presse).
- PETIT P., 1880. - *Spirogyra* des environs de Paris. Ed. Lechevalier, Paris, 1 vol., 38 p. 12 pl.
- PHILIPPI G., 1969. - Zur Verbreitung und Soziologie einiger Arten von Zwergbinsen- und Strandlingsgesellschaften im badischen Oberrheingebiet. *Mitt. bad. Landesver. Naturkunde und Naturschutz*, N.F., 10 : 139-172.
- PHILIPPI G., 1973. - Zur Kenntnis einiger Röhrichtgesellschaften des Oberrheingebietes. *Beitr. Naturk. Forsch. Südw-Deutschl.* 32 : 53-95.
- PIELOU E.C., 1966. - The Measurement of Diversity in Different Types of Biological collections. *J. Theoret. Biol.* 13 : 131-144.
- PIETSCH W., 1966. - Bemerkung zur Gliederung der *Littorelletea*- Gesellschaften Mitteleuropas. *Ber. Arb. gem. sächs. Bot.* 7 (1965) : 239-245.
- PIETSCH W., 1972. - Ausgewählte Beispiele für Indikatoreigenschaften höherer Wasserpflanzen. *Arch. Nat. Landsch.* 12 (2) : 121-151.
- PIETSCH W., 1977. - Beitrag zur Soziologie und Ökologie der europäischen *Littorelletea*- und *Utricularietea* Gesellschaften. *Feddes Repert.* 88 (3) : 141-245.
- PIGNATTI S., 1953. - Introduzione allo studio fitisociologico della pianura Veneta orientale con particolare riguardo alla vegetazione litoranea. *Atti Inst. bot. Univ. Pavia* 5 (11) : 92-258.
- PODBIELKOWSKI Z., 1970. - Die Vegetation unter Verlauf des Verwachsungsprozesses der künstlichen Wasserbecken und Wasserläufe der Mazowsze-Niederung. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 39 : 63-114.
- PRESTON F.W., 1948. - The commonness and rarity of species. *Ecology* 41 : 611-627.
- RALLET L., 1935. - Etude phytogéographique de la Brenne. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest*, 5ème série, V : 280 p.

- RAMEAU J.C. et J.M. ROYER, 1974. - Les forêts acidophiles du sud-est du Bassin parisien. *Coll. Phytosoc. III*, Lille 1974 : Les forêts acidiphiles, 320-340.
- RASTETTER V., 1963. - Contribution à l'étude de la végétation du Haut-Rhin. Les étangs du Sundgau. *Bull. Soc. bot. Fr.* 110 (3/4) : 242-247.
- RAUNKIAER C., 1934. - The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Ed. Oxford Univ. Press, Oxford, 632 p.
- RAVIN E., 1883. - Flore de l'Yonne. Ed. Lanier G., Auxerre, 3ème édit.
- REY P., 1960. - Essai de Phytocinétique biogéographique. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Toulouse*, 399 p.
- REYNAUD-BEAUVERIE M.A., 1935. - Les différents modes d'atterrissement des étangs de la Dombes : conséquences pratiques, remèdes proposés. *Bull. Soc. bot. Fr.* 82 : 359-375.
- REYNAUD-BEAUVERIE M.A., 1965. - Actes de la Réserve Biologie de la Dombes (1963-64). *Compte-rendu botanique. Bull. Soc. Nat. et Arch. Ain* 79 : 29-47.
- REYNAUD-BEAUVERIE M.A., 1966. - Actes de la Réserve de la Dombes (1964-65). *Compte-rendu botanique. Ibid.* 80 : 21-23.
- ROISIN P., 1969. - Le domaine phytogéographique atlantique d'Europe. Ed. Duculot, Gembloux, 262 p.
- ROYER Ch., 1881. - Flore de la Côte d'Or. Paris, 848 p. 1 vol.
- ROYER J.M., 1969. - Note sur la flore de la Puisaye. *Le Monde des Plantes* 364 : 20-23.
- ROYER J.M., 1970. - Etudes sociologiques sur les espèces à affinités méditerranéennes de Basse-Bourgogne (Auxerrois et Clamecycois). *Bull. Féd. Soc. Hist. nat. Franche-Comté* 72 (1) : 1-8.
- ROYER J.M., 1973. - Essai de synthèse sur les groupements végétaux de pelouses, éboulis et rochers de Bourgogne et Champagne méridionale. *Thèse de 3ème Cycle, Université de Besançon*, 188 p.
- ROYER J.M., 1974. - Etude phytosociologique des groupements des étangs asséchés de Puisaye. *Doc. Phytosoc.*, Lille, 6 : 1-15.

- ROYER J.M., J.C. VADAM, F. GILLET, J.P. AUMONIER et M.F. AUMONIER, 1980. - Etude phytosociologique des tourbières acides du Haut-Doubs. Réflexions sur leur régénération et leur genèse. *Coll. Phytosoc. VII*, Lille 1978 : La végétation des sols tourbeux, 295-343.
- RÜBEL E., 1933. - Versuch einer Übersicht über die Pflanzengesellschaften der Schweiz. *Ber. Geobot. Inst. Rübel*, p. 19-30.
- RUTTNER F., 1921. - Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einflusse submerser Gewächse. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien*, p. 1-130.
- SALSAC L., 1980. - L'absorption du calcium par les racines des plantes calcicoles ou calcifuges. *Bull. Assoc. fr. ét. sol. 1* : 45-77.
- SAUER F., 1937. - Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. *Arch. f. Hydrobiol., Suppl.*, 6 : 431-592.
- SCHRÖTER C. et O. KIRCHNER, 1896-1902. - Die Vegetation des Bodensees. *Schrift. Ver. Ges. Bodensees*, p. 25-31, Lindau.
- SCHUMACKER R., 1978. - Bref aperçu des groupements végétaux des fonds de vallées inondables en Haute Ardenne orientale. *Coll. Phytosoc. V*, Lille 1976 : La végétation des prairies inondables, 249-258.
- SCOPPOLA A., 1982. - Sur les groupements des *Lemnetea* de l'Italie centrale. *Coll. Phytosoc.*, Lille 1981 : Végétation des milieux aquatiques (sous presse).
- SEGAL S., 1968. - Ein Einteilungsversuch der Wasserpflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologische Systematik. Bericht Int. Symp. Stolzenau/Weser 1964*, 191-211. *Int. Verein. Vegetationskunde*, Den Haag.
- SHANNON C.E., 1948. - A mathematical theory of communication. *Bell System Techn. J.* 27 : 379-423 ; 623-656.
- SMITH A.J.E., 1978. - The Moss Flora of Britain and Ireland. Ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 706 p.
- SÖÖ R., 1927. - Geobotanische Monographie von Kolbzsvar (Klausenburg). *Mitt. Komm. f. Heimatk.* 4 : 1-151.
- SÖÖ R., 1928-38. - Zur Systematik und Soziologie der Phanerogamenvegetation der ungarischen Binnengewässer. *Arch. Balatonicum 2* und *Magy. Biol. Int. Munk* 20.

- SOO R., 1957. - Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften. *Acta bot. Acad. Sci. Hung.* 3 : 317-373.
- SOUGNEZ N., 1955. - Sur la flore et la végétation du territoire belge de la Basse-Meuse. III - La végétation non forestière. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 87 : 172-194.
- SPENCE D.H.N., 1967. - Factors controlling the distribution of freshwater macrophytes with particular reference to the lochs of Scotland. *J. Ecol.* 55 (1) : 147-149.
- STRULU D.G., 1970. - Aperçu floristique et écologique sur la végétation de l'étang de Poulguidou (Sud Finistère). *Botan. Rhedonica*, A, 8 : 73-94.
- SYMOENS J.J., 1957. - Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines : les milieux et leur végétation algale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 89 : 111-314.
- THIENEMANN A., 1931. - Der Produktionsbegriff in der Biologie. *Arch. Hydrobiol.* 22 : 616-622.
- THOMAS G., 1832. - Annuaire administratif et commercial du département de la Nièvre pour l'année 1833.
- TUTIN T.G., V.H. HEYWOOD, N.A. BURGESS, D.H. VALENTINE, S.N. WALTERS et D.A. WEBB, 1964-1980. - *Flora Europaea*. Ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 5 vol. (1964 à 1980).
- TÜXEN R., 1937. - Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt. Fl.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen* 3 : 1-170.
- TÜXEN R., 1953. - *Sagittaria sagittifolia* - *Sparganium simplex* Ass. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem.*, NF, 4 : 14.
- TÜXEN R., 1955. - Das System der Nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. *Ibid.* 5 : 155-176.
- TÜXEN R., 1958. - Pflanzengesellschaften oligotropher Heidetümpel Nordwestdeutschlands. *Veröff. Geob. Inst. Rübél* 33 : 207-231.
- TÜXEN R., 1973. - Vorschläge zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Bot. Acad. Sc. Hungar.* 19 (1-4) : 379-384.



- TÜXEN R., 1977. - Zur Homogenität von Sigmassoziationen, ihrer syntaxonomischen Ordnung und ihrer Verwendung in der Vegetationskartierung. *Doc. Phytosoc.*, N.S., Lille, I : 321-327.
- VANDEN BERGHEN C., 1952. - Contribution à l'étude des bas-marais de Belgique. *Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles* 22 : 1-64.
- VANDEN BERGHEN C., 1969. - La végétation amphibie des rives des étangs de la Gascogne. *Bull. Cent. Et. Rech. Sc. Biarritz* 7 (4) : 893-963.
- VAN DER VOO E.E. et V. WESTHOFF, 1961. - An autecological study of some limnophytes and helophytes in the area of the large Rivers. *Wentia* 5 : 163-258.
- VAN LANGENDONCK H.J., 1935. - Etude sur la flore et la végétation des environs de Gand. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 68 : 117-180.
- VIVIER P., 1952. - La vie dans les eaux douces. Ed. P.U.F., Paris.
- WALTERS M. et D. BRIGGS, 1969. - Les Plantes : variation et évolution. *L'Univers des Connaissances*, éd. Hachette, Paris, 256 p.
- WATTEZ J.R., 1967. - Les associations végétales du Pays de Montreuil. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 20 (3) : 1-128.
- WATTEZ J.R., 1968. - Contribution à l'étude de la végétation des Marais arrière-littoraux de la plaine alluviale picarde. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Lille II*, 378 p. + 65 tab. phytosoc.
- WEBER-OLDECOP D.W., 1967. - Zur Vegetation einiger Fließgewässer der Oberpfalz und des Bayerischen Waldes. *Mitt. Flor. soz. Arbeitsgem.*, N.F., 11/12 : 25-27.
- WEBER-OLDECOP D.W., 1970-1971. - Wasserpflanzengesellschaften im östlichen Niedersachsen. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 55 : 913-963 ; 56 : 79-122.
- WESTHOFF V. et A.J. DEN HELD, 1969. - Plantengemeenschappen in Nederland. Ed. Thieme, Zutphen, 324 p.
- WHITTAKER R.H., 1965. - Dominance and diversity in Land Plant Communities. Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* 147 : 250-260.
- WHITTAKER R.H., 1970. - The population structure of vegetation. *Ber. Int. Symp., Rinteln 1966 ; Int. Ver. Vegetationskunde*, Den Haag.

- WIEGLEB G., 1978a. - Vergleich ökologischer und soziologischer Artengruppen von Makrophyten des Süßwassers. *Verhand. Gesellsch. f. Ökologie*, p. 243-249.
- WIEGLEB G., 1978b. - Der soziologische Konnex der 47 häufigsten Makrophyten der Gewässer Mitteleuropas. *Vegetatio* 38 : 165-174.
- WIEGLEB G., 1979. - Vegetation und Umweltbedingungen der Oberharzer Stauteiche heute und in Zukunft. Vorläufige Übersicht über die Pflanzengesellschaften der niedersächsischen Fließgewässer. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* 10 : 119 p.
- WURTZ A., 1945. - Recherches écologiques sur les lacs, tourbières et étangs d'Auvergne. *Ann. Stat. Cent. Hydrol. appl.* I : 89-166.
- WURTZ A., 1958. - Peut-on concevoir la typification des étangs sur les mêmes bases que celles des lacs ? *Verh. int. Ver. Limnol.* 13 : 381-393.
- WURTZ A., 1962. - Mesures physico-chimiques ou chimiques dans la vase et dans l'eau des étangs. *Ann. Stat. Cent. Hydrol. appl.* 9 : 247-267.

## INDEX ALPHABÉTIQUE

L'index renvoie aux pages du texte et aux annexes. D'autres références se trouvent dans la liste des diagrammes, figures, tableaux et cartes.

### Analyse

- des correspondances : 22, 117, 320, 330, 434 ; V<sub>C</sub>
- éco-floristique : 395-402
- floristique : 403-405
- hiérarchique : 177 ; V<sub>C</sub>

An moor : 363

### Association

- autonomie : 112, 158, 222
- définition : 115-116, 268, 437
- liste : 270-272 ; II<sub>B</sub>
- synécologie : 119

Carbone/Azote (rapport) : 381

### Catégorie

- écologique : voir Groupe
- édapho-climatique : 395
- synécologique : voir Groupe
- trophique : 121

Compétition interspécifique : 320, 446, 468

- indice de — : 75, 77-78, 267, 463

### Complexe

- d'associations : 118, 213
- de groupements : 273

Conductivité : voir Minéralisation

<u>Continuum</u>	: 39
<u>Correspondances (analyse des —)</u>	: voir Analyse
<u>Coupure optimale</u>	: 22, 457
<u>Déplacement d'optimum</u>	: 357, 427, 434, 470, 471
<u>Dissociation latérale d'espèces</u>	: 57, 87, 88, 143, 202, 217, 224, 260
<u>Distribution complémentaire</u>	: 218, 235, 429-430, 433, 447-449
<u>Diversité</u>	
- biologique	: 99-100, 104, 465
- indice de —	: 66, 70
<u>Domaine écologique</u>	: 316, 425
<u>Dy</u>	: 367, 378, 381
<u>Ecailles</u>	
- profils en —	: 344
- structure en —	: 26, 42, 47, 89, 91
<u>Ecotone</u>	: 16, 91, 97, 101, 104, 109, 464
<u>Equitabilité</u>	: 67, 70
<u>Espace écologique</u>	: 425 infra
<u>Etang (typologie)</u>	: 295-299
<u>Evolution</u>	
- indicateur d' —	: 108
- stade d' —	: voir Stade
<u>Facteur différentiel</u>	: 320, 434, 470
<u>Fen</u>	: 363, 378, 381
<u>Fonction concave</u>	: 72 ; V <sub>B</sub>
<u>Fréquence corrigée</u>	: 316 ; III <sub>D</sub> , E ; V <sub>A</sub>
<u>Géosigmassociation</u>	: 119
<u>Granulométrie</u>	: 373
<u>Groupe écologique</u>	
- monofactoriel	: 318, 470
- plurifactoriel	: 319, 412-419, 420, 424, 436, 466
<u>Groupe socio-écologique</u>	: 470

<u>Groupe synécologique</u>	
- monofactoriel	: 318
- plurifactoriel	: 319, 425, 433, 467
<u>Gyttja</u>	: 366, 378, 381
<u>Histogramme de RAUNKIAER</u>	: 31
<u>Homogénéité floristique</u>	: 30
<u>Indicateur d'évolution</u>	: 108
<u>Indice</u>	
- de compétition interspécifique	: voir Compétition
- de diversité biologique	: voir Diversité biologique
- symphytosociologique	: 310-312
<u>Indice-profil</u>	: 354 ; VA
<u>Information</u>	
- mutuelle	: 344, 347
- relative	: 32, 457
- spécifique	: 71
<u>Inversion de température</u>	: 328
<u>Minéralisation (de l'eau)</u>	: 335
<u>Modèle</u>	
- log-linéaire (de MOTOMURA)	: 81
- log-normal (de PRESTON)	: 81
<u>Mosaïque</u>	
- d'espèces	: 40, 44
- de groupements	: 40, 47
<u>Niche écologique</u>	: 316, 411
<u>Nomocénose</u>	: 84, 465
<u>Pédogenèse</u>	: 361-370
<u>pH</u>	: 335
<u>Phase</u>	: 26, 30, 36
<u>Phytofaciès</u>	: 461
<u>Plasticité écologique</u>	: 357, 427, 434, 459
<u>Potentiel d'oxydo-réduction</u>	: 382
<u>Profil de végétation</u>	: 18, 85 ; IB

<u>Profil</u>	
- écologique	: 316, 409, 410 ; III <sub>D</sub>
- pédologique	: 361-363
- synécologique	: 316, 410 ; III <sub>E</sub>
<u>Profondeur</u>	: 357
<u>Protopédon</u>	: 364, 378, 381
<u>Rapport</u>	
- des cations	: 349
- C/N	: 381
<u>Recouvrement des espèces</u>	: 65-66
- information apportée par le —	: 63, 66, 72 ; V <sub>B</sub>
- relatif cumulé	: 72
<u>Régosol</u>	: 363, 378
<u>Relevé</u>	: I <sub>B</sub> , C
- réalisation	: 112
- traitement automatique	: 117
<u>Remplacement de végétation</u>	: 141
<u>Secteur</u>	
- écologique	: 334
- phytoécologique	: 400, 461
<u>Sédiment</u>	: 360 et suivantes
<u>Segment (relevé sur)</u>	: 18, 20, 112
<u>Série écologique</u>	: 150, 459
<u>Seuil</u>	
- d'hétérogénéité floristique	: 32
- écologique	: 318-319
<u>Sigmarelevé</u>	: 118
<u>Sigmassociation</u>	: 118, 284-294
<u>Spectre</u>	
- phyto-écologique	: 399, 460
- symphytosociologique	: 308
<u>Stade d'évolution</u>	
- de la végétation	: 91
- d'un groupement	: 79-80
<u>Stratification</u>	: 56, 91, 168
<u>Synassociation</u>	: 112, 135, 160, 274-281, 458

<u>Syndynamique</u>	: 299-306
<u>Synusie</u>	: 54-55, 462
<u>Tableau phytosociologique</u>	
- réalisation	: 114
- traitement	: 117
<u>Tableau symphytosociologique</u>	: 118
<u>Tableau synthétique</u>	: 115
<u>Transect</u>	: voir Profil de végétation
<u>Type</u>	
- biologique	: 49-53, 98
- trophique	: 121
<u>Typologie des étangs</u>	: 295-299
<u>Valeur indicatrice</u>	: 319, 347
<u>Valeur phytosociologique (des étangs)</u>	: 314
<u>Vase</u>	: 360
<u>Vicariance</u>	: 447, 452-453, 471
<u>Zonation</u>	: 16-17
<u>Zone</u>	: 23, 30, 36

## TABLE DES TABLEAUX

		PAGES
TABLEAU	1 - RELEVES EFFECTUES SUR DES SURFACES EMBOITEES DE SUPERFICIE CROISSANTE .....	20
TABLEAU	2 - EXEMPLE DE RELEVES EFFECTUES SUR UN PROFIL DE VEGETATION (ETANG NOTRE-DAME) AVANT DELIMITATION DES ZONES ET DES PHASES .....	23
TABLEAU	3 - PROFIL DONT LES RELEVES ONT ETE FAITS SUR DES SEGMENTS DE 1 METRE PUIS SUR DES SEGMENTS DE 2 METRES (ETANG DE BIZY) .....	27
TABLEAU	4 - COMPOSITION FLORISTIQUE DES GROUPEMENTS DONT LES COURBES DE FREQUENCES SPECIFIQUES SONT REPRESENTEES SUR LA FIGURE 11 .....	34-35
TABLEAU	5 - EXEMPLES DE SYNUSIES .....	54
TABLEAU	6 - COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION AQUATIQUE)	58-59
TABLEAU	7 - COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION AMPHIBIE)	60-61
TABLEAU	8 - COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION AMPHIBIE)	62
TABLEAU	9 - COMBINAISONS DE TYPES BIOLOGIQUES (VEGETATION EXONDEE).	63
TABLEAU	10 - PROFIL AVEC ZONES ET PHASES DISTINCTES .....	86
TABLEAU	11 - DISSOCIATION LATERALE D'ESPECES DE MÊME TYPE BIOLOGIQUE	87
TABLEAU	12 - PROFIL MONTRANT UNE DISSOCIATION LATERALE ET LA STRATIFICATION DANS UN GROUPEMENT AQUATIQUE (ETANG DE GARIGNY) .....	88
TABLEAU	13 - PROFIL MONTRANT L'INTERPENETRATION DES GROUPEMENTS ET LA STRUCTURE EN ECAILLES DANS UNE VEGETATION COMPLEXE (ETANG GOUFFIER) .....	89
TABLEAU	14 - MODE DE CALCUL DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE D'UN GROUPEMENT .....	100
TABLEAU	15 - PARAMETRES CONCERNANT LE DEGRE DE DEVELOPPEMENT DE LA VEGETATION D'UN ETANG .....	106
TABLEAU	16 - CATEGORIES TROPHIQUES (ESPECES, ETANGS) .....	121
TABLEAU	17 - COMPARAISON DES FORMATIONS VEGETALES ET DES UNITES PHYTOSOCIOLOGIQUES .....	123
TABLEAU	18 - <i>NITELLETUM FLEXILIS</i> Corill. 57 .....	A.IIB <sup>1</sup>
TABLEAU	19 - <i>NITELLETUM SYNCARPAE</i> Corill. 57 .....	A.IIB
TABLEAU	20 - <i>NITELLETUM TRANSLUCENTIS</i> Corill. 57 .....	A.IIB

<sup>1</sup> Tableaux se trouvant dans les ANNEXES.



TABLEAU	21 - CHARETUM BRAUNII Corill. 57 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	22 - CHARETUM CONTRARIAE Corill. 57 .....	A.II <sub>B</sub> - 12
TABLEAU	23 - TABLEAU SYNTHETIQUE DES CHARETEA .....	127
TABLEAU	24 - MYRIOPHYLLETUM ALTERNIFLORI Lemée 37 .....	A.II <sub>B</sub> - 13
TABLEAU	25 - POTAMETUM OBTUSIFOLII (Sauer 37) Carst. 54 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	26 - POTAMETUM CRISPI Soo 27 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	27 - POTAMO - NAJADETUM MARINAE How. et Micev 63 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	28 - POTAMETUM TRICHOIDIS Freitag et al. 58 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	29 - MYRIOPHYLLETUM SPICATI Soo 27 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	30 - POTAMETUM GRAMINEI (Corill. 57) Tx. 75 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	31 - POTAMETUM LUCENTIS Hueck 31 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	32 - CERATOPHYLLETUM DEMERSI Hild. 56 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	33 - ELODEETUM CANADENSIS (Pign. 53) Soo 64 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	34 - MYRIOPHYLLETUM VERTICILLATI Lemée 37 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	35 - TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE POTAMION Koch 26 em. Oberd. 57 .....	144
TABLEAU	36 - HOTTONIETUM PALUSTRIS Tx. 37 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	37 - RANUNCULETUM PELTATI Sauer 45 .....	A.II <sub>B</sub> - 15
TABLEAU	38 - POTAMETUM NATANTIS Soo 27 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	39 - NYMPHAEËTUM ALBAE Voll. 47 em. Oberd. 57 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	40 - NUPHARETUM LUTEAE (Koch 26) n.n. ....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	41 - TRAPETUM NATANTIS Müller et Görs 60 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	42 - POLYGONETUM AMPHIBII (Soo 27) Eggler 33 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	43 - GROUPEMENT A POTAMOGETON NODOSUS (POTAMETUM NODOSI Segal 68) .....	A.II <sub>B</sub> - 16
TABLEAU	44 - TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE NYMPHAEION Oberd. 57 .....	168
TABLEAU	45 - ASSOCIATIONS DU RICCIO - LEMNION TRISULCAE Schw. et Tx. 81 ET DU LEMNION GIBBAE Tx. et Schw. 72 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	46 - HYDROCHARITETUM MORSUS-RANAE v. Langend. 35 .....	A.II <sub>B</sub> - 180
TABLEAU	47 - TABLEAU SYNTHETIQUE DE LA CLASSE DES LEMNETEA MINORIS (Tx. 55) em. Schw. et Tx. 81 .....	183
TABLEAU	48 - ELEOCHARITETUM ACICULARIS (Baumann 11) Koch 26 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	49 - LITTORELLETUM LACUSTRIS Corill. 57 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	50 - ELATINETUM HEXANDRAE (Corill. 47) n. nov. ....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	51 - PILULARIETUM GLOBULIFERAE Tx. 55 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	52 - SCIRPETUM FLUITANTIS (Allorge 22) Lemée 37 .....	A.II <sub>B</sub> - 193
TABLEAU	53 - RANUNCULO - JUNCETUM BULBOSI Oberd. 57 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	54 - GROUPEMENT A JUNCUS BULBOSUS f. FLUITANS .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	55 - TABLEAU SYNTHETIQUE DE LA CLASSE LITTORELLETEA .....	195 <sup>bis</sup>

TABLEAU	56 - PROFIL MONTRANT LA COMPETITION ENTRE ASSOCIATIONS DE L'ELEOCHARITION .....	197
TABLEAU	57 - OENANTHO - RORIPPETUM Lohm. 50 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	58 - DISSOCIATION DE RORIPPA AMPHIBIA ET D'OENANTHE AQUATICA LE LONG D'UN PROFIL .....	202
TABLEAU	59 - UTRICULARIETUM NEGLECTAE Müller et Görs 60 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	60 - GLYCERIETUM FLUITANTIS (Br.-Bl. 25) Wilzek 35 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	61 - SPARGANIETUM SIMPLICIS Tx. 58 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	62 - ELEOCHARITETUM PALUSTRIS Schenn. 19 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	63 - BUTOMETUM UMBELLATI Konczak 68 .....	A.II <sub>B</sub> - 208
TABLEAU	64 - TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE GLYCERIO - SPARGANION	210
TABLEAU	65 - PHRAGMITETUM COMMUNIS Schmale 39 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	66 - SCIRPETUM LACUSTRIS (Allorge 22) Schmale .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	67 - TYPHETUM ANGUSTIFOLIAE (Allorge 22) Pign. 53 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	68 - TYPHETUM LATIFOLIAE (Soo 27) Lang 73 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	69 - SPARGANIETUM ERECTI Roll. 38 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	70 - EQUISETETUM FLUVIATILIS Steffen 31 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	71 - GLYCERIETUM MAXIMAE Hueck 31 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	72 - TABLEAU SYNTHETIQUE DE L'ALLIANCE PHRAGMITION .....	225
TABLEAU	73 - TABLEAU SYNTHETIQUE DES MAGNOCARICETALIA Pign. 53 .....	249
TABLEAU	74 - CARICETUM ELATAE Koch 26 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	75 - CARICETUM ACUTIFORMIS Soo 27 .....	A.II <sub>B</sub> - 233
TABLEAU	76 - CARICETUM RIPARIAE Soo 28 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	77 - CARICETUM GRACILIS (Graebn. et Hueck 31) Tx. 37 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	78 - PHALARIDETUM ARUNDINACEAE Libbert 31 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	79 - CARICETUM VESICARIAE Br.-Bl. et Denis 26 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	80 - CARICETUM OVALIS prov. ....	A.II <sub>B</sub> - 240
TABLEAU	81 - CARICETUM ROSTRATAE Rübel 12 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	82 - CARICETUM PANICULATAE Wang. 16 .....	A.II <sub>B</sub> - 243
TABLEAU	83 - CARICETUM LASIOCARPAE (Koch 26) Duv. 44 .....	A.II <sub>B</sub> - 245
TABLEAU	84 - MENYANTHETUM TRIFOLIATAE Soo 38 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	85 - CARICETUM FUSCAE Br.-Bl. 15 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	86 - JUNCETUM ACUTIFLORI Br.-Bl. 15 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	87 - JUNCO - MOLINIETUM CAERULEAE Tx. et Preisg. 51 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	88 - SCIRPETUM SILVATICI (Maloch 35) Schwick. 44 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	89 - ALNO - SALICETUM CINEREAЕ (Allorge 22) Doing 62 em. Westh. 68 .....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	90 - FRANGULO - POPULETUM TREMULAE ass. nov. ....	A.II <sub>B</sub>
TABLEAU	91 - SUPERPOSITION DU LEERSIO - BIDENTETUM ET DE L'ELEOCHARITO - LINDERNIETUM (PROFIL P89) .....	260

TABLEAU 92	- EVOLUTION DU GROUPEMENT COMPLEXE PRECEDENT (PROFIL P54)	260
TABLEAU 93	- SUPERPOSITION DU <i>CYPERETUM MICHELIANI</i> ET DU <i>RANUNCULO - RUMICETUM MARITIMI</i> .....	263
TABLEAU 94	- <i>LEERSIO - BIDENTETUM</i> DE L'ETANG DE GOULE .....	A.IIB - 261
TABLEAU 95	- DELIMITATION DES UNITES SYNSYSTEMATIQUES SUR UN PROFIL.	275
TABLEAU 96	- SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AQUATIQUE .....	277
TABLEAU 97	- SYNASSOCIATIONS DE LA VEGETATION AMPHIBIE .....	280
TABLEAU 98	- SIGMAASSOCIATIONS ET SIGMALLIANCES DES ETANGS DU CENTRE DE LA FRANCE .....	284
TABLEAU 99	- SIGMAASSOCIATIONS DU <i>MYRIOPHYLLO ALTERNIFLORI - ELEOCHARITON ACICULARIS SIGMION</i> prov. ....	A.IIC
TABLEAU 100	- SIGMAASSOCIATIONS DU <i>LEMNO - POTAMION SIGMION</i> prov. (1).	A.IIC
TABLEAU 101	- SIGMAASSOCIATIONS DU <i>LEMNO - POTAMION SIGMION</i> prov. (2).	A.IIC
TABLEAU 102	- SIGMAASSOCIATIONS DU <i>LEMNO - POTAMION SIGMION</i> prov. (3).	A.IIC
TABLEAU 103	- <i>HOTTONIO - GLYCERIETUM FLUITANTIS SIGMETUM</i> prov. ....	A.IIC
TABLEAU 104	- <i>UTRICULARIO - RICCIETUM FLUITANTIS SIGMETUM</i> prov. ....	A.IIC
TABLEAU 105	- SIGMAASSOCIATIONS DU <i>NYMPHAEION SIGMION</i> prov. (1) ....	A.IIC
TABLEAU 106	- SIGMAASSOCIATIONS DU <i>NYMPHAEION SIGMION</i> prov. (2) ....	A.IIC
TABLEAU 107	- <i>CARICETUM PANICULATAE SIGMETUM</i> prov. ....	A.IIC
TABLEAU 108	- <i>EQUISETO - CARICETUM ROSTRATAE SIGMETUM</i> prov. ....	A.IIC
TABLEAU 109	- VALEUR PHYTOSOCIOLOGIQUE DES ASSOCIATIONS DES ETANGS DU CENTRE DE LA FRANCE .....	311
TABLEAU 110	- EXEMPLE DE RECHERCHE DE SEUILS ECOLOGIQUES .....	319
TABLEAU 111	- VALEURS DES COEFFICIENTS DE CORRELATION ENTRE L'ALTITUDE ET LES TEMPERATURES .....	325
TABLEAU 112	- VALEURS DES CONTRIBUTIONS ABSOLUES POUR LES AXES .....	330
TABLEAU 113	- VALEURS DES COEFFICIENTS DE CORRELATION ENTRE LA CONDUCTIVITE ET LA TENEUR EN IONS .....	336
TABLEAU 114	- VALEUR DE LA CONDUCTIVITE D'APRES LES TYPES DE SUBSTRAT	338
TABLEAU 115	- RELATION ENTRE LA RICHESSE SPECIFIQUE ET LA MINERALISATION DE L'EAU DES ETANGS .....	342
TABLEAU 116	- GROUPEMENT DES ESPECES EN CATEGORIES TROPHIQUES ET VALEUR INDICATRICE (EN BINON) .....	345
TABLEAU 117	- DISTRIBUTION DES CATEGORIES TROPHIQUES D'ESPECES ET RICHESSE FLORISTIQUE EN FONCTION DES TYPES D'ETANGS ...	346
TABLEAU 118	- VALEUR MOYENNE DE QUELQUES PARAMETRES CONCERNANT L'EAU OU SE DEVELOPPENT DES ASSOCIATIONS D'HYDROPHYTES.	356
TABLEAU 119	- COMPARAISON DES PRINCIPAUX TYPES DE SOLS AQUATIQUES D'ORIGINE BIOLOGIQUE .....	368
TABLEAU 120	- TENEUR EN MATIERE ORGANIQUE ET PROPORTION DE LA FRACTION TRES FINE DANS LES SOLS AQUATIQUES .....	377
TABLEAU 121	- TENEUR EN MATIERE ORGANIQUE ET PROPORTION DE LA FRACTION TRES FINE DANS L'HORIZON QUI SUPPORTE LES ASSOCIATIONS .....	379

TABLEAU 122 - VALEUR DU RAPPORT C/N POUR LES SOLS AQUATIQUES .....	381
TABLEAU 123 - DEGRE DE THERMOPHILIE DES ESPECES .....	392
TABLEAU 124 - CLASSEMENT DES ESPECES EN CATEGORIES EDAPHO- CLIMATIQUES .....	397
TABLEAU 125 - GROUPES ECOLOGIQUES PLURIFACTORIELS (HYDROPHYTES) .....	414
TABLEAU 126 - DISTRIBUTION DE <i>NYMPHAEA ALBA</i> ET DE <i>POTAMOGETON NATANS</i> DANS LES RELEVES .....	415
TABLEAU 127 - DISTRIBUTION DU GENRE <i>POTAMOGETON</i> DANS LES ETANGS DU BOURBONNAIS ET SES CONFINS .....	416

## TABLE DES FIGURES

	PAGES
FIGURE 1 - PROFIL DE VEGETATION (ETANG DE VILLEMENANT) .....	10
FIGURE 2 - PROFIL DE VEGETATION (ETANG DE PALISSONNET) .....	11
FIGURE 3 - VEGETATION DE L'ETANG NEUF, LA COLLANCELLE .....	13
FIGURE 4 - VEGETATION DE L'ETANG GOUFFIER, LA COLLANCELLE .....	14
FIGURE 5 - SCHEMA DE LA ZONATION MACROPHYTIQUE D'UN ETANG .....	17
FIGURE 6 - CROQUIS DU MATERIEL UTILISE (GRAPPIN, TUBE A PRELEVEMENT DE VASE) .....	19
FIGURE 7 - SURFACES EMBOITEES DE SUPERFICIE CROISSANTE ET POSITION DU SEGMENT SUR LESQUELS ONT ETE REALISES LES RELEVES DU TABLEAU 1 .....	21
FIGURE 8 - GRAPHE DES ZONES ET PHASES (PROFIL DE L'ETANG NOTRE-DAME)	25
FIGURE 9 - GRAPHE DES ZONES ET PHASES (PROFIL DE L'ETANG DE BIZY : VERSION 1) .....	28
FIGURE 10 - GRAPHE DES ZONES ET PHASES (PROFIL DE L'ETANG DE BIZY : VERSION 2) .....	29
FIGURE 11 - HISTOGRAMMES ET COURBES DE FREQUENCES SPECIFIQUES DANS LES GROUPEMENTS .....	33
FIGURE 12 - STRUCTURE FORMEE PAR DES GROUPEMENTS ADJACENTS DISTINCTS (PROFIL DE L'ETANG NEUF, LA COLLANCELLE) .....	37
FIGURE 13 - STRUCTURE DE GROUPEMENTS EN ECAILLES (PROFIL DE L'ETANG D'AUTRY, SAINT-LEOPARDIN) .....	38
FIGURE 14 - STRUCTURE DE GROUPEMENTS EN MOSAIQUE (PROFIL DE L'ETANG DE MORUE) .....	40
FIGURE 15 - ILLUSTRATION D'UNE MOSAIQUE DE GROUPEMENTS .....	41
FIGURE 16 - PERTURBATION DE LA STRUCTURE EN ECAILLES (PROFIL DE L'ETANG DE JAVOULET) .....	42
FIGURE 17 - STRUCTURE D'UNE VEGETATION PIONNIERE (PROFIL DE L'ETANG DE LA PERCHETTE) .....	45
FIGURE 18 - COURBE DE LA FONCTION CONCAVE $y = -x \log_2 x$ ET INFORMATION APPORTEE PAR LE RECOUVREMENT DES ESPECES ....	72
FIGURE 19 - DROITE DE REGRESSION ENTRE LES PARAMETRES UTILISANT L'INFORMATION APPORTEE PAR LE RECOUVREMENT DES ESPECES ..	74
FIGURE 20 - DISTRIBUTION DU RECOUVREMENT DES ESPECES SELON LE MODELE LOG-LINEAIRE (DE MOTOMURA) .....	82
FIGURE 21 - DISTRIBUTION DU RECOUVREMENT DES ESPECES SELON LE MODELE LOG-NORMAL (DE PRESTON) .....	83
FIGURE 22 - TRANSFORMATION DE LA COURBE SIGMOIDE D'UNE DISTRIBUTION LOG-NORMALE EN DROITE DE HENRY (OU DROITE DES PROBITS) ..	84
FIGURE 23 - DYNAMIQUE DES GROUPEMENTS ET DE LA VEGETATION .....	91
FIGURE 24 - EVOLUTION DE LA STRUCTURE HORIZONTALE DE LA VEGETATION ..	94-95

FIGURE 25 - DYNAMIQUE DE LA VEGETATION : FORMATION ET EXTENSION D'UN ECOTONE .....	97
FIGURE 26 - VALEURS DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE DES GROUPEMENTS DU PROFIL DE L'ETANG D'AUTRY .....	101
FIGURE 27 - VALEURS DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE DES GROUPEMENTS DU PROFIL DE L'ETANG NEUF, LA COLLANCELLE .....	102
FIGURE 28 - RELATION ENTRE LA VALEUR DE L'INDICE DE DIVERSITE BIOLOGIQUE DE L'ECOTONE ET LA COMPLEXITE DE LA STRUCTURE DE LA VEGETATION .....	103
FIGURE 29 - EXTENSION DE L'ECOTONE ET DE LA VEGETATION PAR RAPPORT A LA SURFACE DE L'ETANG ET A CELLE DE L'EAU LIBRE .....	104
FIGURE 30 - RAPPORT ENTRE L'EXTENSION DE L'ECOTONE ET CELLE DE LA VEGETATION .....	107
FIGURE 31 - ELABORATION DES TABLEAUX PHYTOSOCIOLOGIQUES A PARTIR DES PROFILS .....	113
FIGURE 32 - ASSOCIATIONS DES CHARETEA : PROFILS SYNECOLOGIQUES .....	129
FIGURE 33 - ASSOCIATIONS DU POTAMION : PROFILS SYNECOLOGIQUES .....	150-151
FIGURE 34 - ASSOCIATIONS DU NYMPHAEION : PROFILS SYNECOLOGIQUES .....	172
FIGURE 35 - ASSOCIATIONS DES LEMNETEA : PROFILS SYNECOLOGIQUES .....	185
FIGURE 36 - ASSOCIATIONS DES LITTORELLETEA : PROFILS SYNECOLOGIQUES ..	199
FIGURE 37 - ASSOCIATIONS DU GLYCERIO-SPARGANION : PROFILS SYNECOLOGIQUES .....	212
FIGURE 38 - ASSOCIATIONS DU PHRAGMITION : PROFILS SYNECOLOGIQUES ....	228
FIGURE 39 - ASSOCIATIONS DES MAGNOCARICETALIA ET DES SCHEUCHZERIETALIA : PROFILS SYNECOLOGIQUES .....	251-252
FIGURE 40 - SYNDYNAMIQUE DE LA VEGETATION DES ETANGS (SERIE DU MYRIOPHYLLO - ELEOCHARITION SIGMION) .....	300
FIGURE 41 - SYNDYNAMIQUE DE LA VEGETATION DES ETANGS (SERIE DU LEMNO - POTAMION SIGMION) .....	303
FIGURE 42 - SYNDYNAMIQUE DE LA VEGETATION DES ETANGS (SERIE DU GLYCERIO - UTRICULARION SIGMION) .....	305
FIGURE 43 - SCHEMA DES RELATIONS SYNDYNAMIQUES .....	306
FIGURE 44 - SPECTRES SYMPHYTOSOCIOLOGIQUES DES SECTEURS GEOGRAPHIQUES DE LA DITION .....	309
FIGURE 45 - PROFIL ECOLOGIQUE GLOBAL ET PROFILS PARTIELS DE TRAPA NATANS .....	317
FIGURE 46 - VARIATION ANNUELLE DU COEFFICIENT DE CORRELATION ENTRE LES TEMPERATURES MENSUELLES ET L'ALTITUDE .....	328
FIGURE 47 - REGIME THERMIQUE DES STATIONS DE LA DITION .....	327
FIGURE 48 - FLUCTUATION SAISONNIERE DES VALEURS DE LA CONDUCTIVITE ..	341
FIGURE 49 - PROFILS ECOLOGIQUES DES ESPECES PAR RAPPORT A LA MINERALISATION DE L'EAU APPRECIEE PAR LA MESURE DE LA CONDUCTIVITE .....	343
FIGURE 50 - PROFILS SYNECOLOGIQUES D'APRES LA MINERALISATION DE L'EAU APPRECIEE PAR LA MESURE DE LA CONDUCTIVITE .....	348

## RÉSUMÉ

Un traitement automatique des transects réalisés dans la végétation des étangs a facilité la délimitation des groupements de macrophytes. L'analyse des combinaisons de types biologiques met en évidence l'importance de la compétition interspécifique dans l'organisation horizontale et verticale de la végétation. Un indice de compétition, utilisant l'information apportée par le recouvrement des espèces a été proposé. L'apparition et l'extension d'un écotone représentent un stade important dans l'évolution de la végétation qui se trouve en interaction avec l'évolution du sédiment.

La diversité des groupements est marquée par un nombre élevé d'associations qui se combinent en synassociations et en sigmassociations. L'analyse phytosociologique, appuyée par l'utilisation de l'analyse factorielle des correspondances, a conduit à établir une typologie des étangs fondée sur les associations d'hydrophytes. Des relations syndynamiques sont dégagées et un moyen d'apprécier la valeur phytosociologique des milieux étudiés est indiqué.

L'étude phytoécologique, permettant d'établir les relations entre les espèces (ou les associations) et les facteurs édaphiques et thermiques, repose sur la réalisation et l'utilisation des profils écologiques. Leur traitement par l'analyse des correspondances a permis de constituer des groupes écologiques monofactoriels et plurifactoriels réunissant les espèces ou les associations qui possèdent des similitudes de comportement écologique global. Il n'y a pas identité entre les résultats de l'analyse phytosociologique et ceux de l'analyse phytoécologique en raison de la compétition qui est forte entre des espèces de même type biologique et dont les exigences sont similaires. L'effet le plus net de cette compétition est une dispersion des espèces concurrentes, grâce à leur plasticité écologique, soit dans des groupements ou des étangs différents, soit dans des secteurs écologiques distincts, ainsi que le montre l'étude chorologique qui a été faite.

### Mots-clés

- MACROPHYTE AQUATIQUE. COMPETITION
- ETANG. PHYTOSOCIOLOGIE
- GROUPEMENT VEGETAL AQUATIQUE. DYNAMIQUE
- VEGETATION AQUATIQUE. PROFIL
- SEDIMENT AQUATIQUE. VASE