

## **COMMENT PREVOIR LA VÉGÉTATION ALLUVIALE ET SA DYNAMIQUE ?**

**Synthèse des différentes approches et modèles existants.**



**D.E.S.S. Ingénierie des Hydrosystèmes Continentaux en Europe**

**Année Universitaire 2004-2005**

***PROJET INDIVIDUEL***

**David MÉHEUST**

**Tutrice : Sabine GREULICH – Université de Tours**

## REMERCIEMENTS

Cette étude bibliographique est pour moi le premier exercice de ce genre. J'y ai pris beaucoup de plaisir et j'ai enrichi mes connaissances, aussi modestes soient-elles encore aujourd'hui. Pour cela, je tiens à remercier Sabine Greulich qui a proposé ce sujet passionnant et qui a su m'épauler tout au long de ce travail.

L'indispensable outil que représente l'ordinateur pour rédiger un mémoire est un bon moyen d'enrichir son vocabulaire de noms d'oiseaux lorsque cette bestiole nous lâche sans prévenir. J'ai la chance de connaître Denis Ormière et sa gentillesse qui ont évités à la décharge publique la plus proche de chez moi de grossir encore un peu plus ; merci à lui pour ces compétences en informatique et sa disponibilité.

Je tiens également à remercier Eric Bonis pour ses connaissances très affûtées sur les cours d'eau et pour ses goûts qu'il m'a communiqué, notamment en matière de botanique. Les nombreuses heures que nous passons ensemble à discuter sont le reflet d'une amitié que je tiens à lui exprimer ici.

Enfin, je pense à Muriel et à mes trois enfants, Eliaz, Matis et Yvan ; j'aurai l'occasion de les remercier plus longuement au cours des nombreuses années à venir que je souhaite partager pleinement avec eux.

## TABLE DES MATIERES

<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>0</b>
<b>TABLE DES MATIERES .....</b>	<b>2</b>
<b>LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX .....</b>	<b>4</b>
<b>RESUME.....</b>	<b>6</b>
<b>1 INTRODUCTION.....</b>	<b>8</b>
1.1 CONTEXTE.....	8
1.2 DEFINITION DE L'ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE .....	8
1.3 OBJECTIFS DE L'ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE.....	9
<b>2 GENERALITE .....</b>	<b>11</b>
2.1 PRINCIPES DE L'ORGANISATION DE LA VEGETATION ALLUVIALE .....	11
<i>2.1.1 Principaux facteurs qui structurent la composition floristique.....</i>	<i>12</i>
<i>2.1.2 Outils utilisés pour l'étude de la végétation .....</i>	<i>14</i>
2.2 INTERETS DE L'ETUDE DE LA VEGETATION ALLUVIALE .....	15
<b>3 LES CONCEPTS DE BASE.....</b>	<b>17</b>
3.1 LA VEGETATION ALLUVIALE : PARTIE INTEGRANTE DE L'HYDROSYSTEME .....	17
<i>3.1.1 Le « river continuum concept » :.....</i>	<i>17</i>
<i>3.1.2 Le « flood pulse concept » :.....</i>	<i>18</i>
<i>3.1.3 Le concept d'hydrosystème : .....</i>	<i>20</i>
3.2 LES DIFFERENTES APPROCHES DE LA DYNAMIQUE DE LA VEGETATION..	22
<i>3.2.1 La notion de zonation végétale .....</i>	<i>23</i>
<i>3.2.2 La notion de succession .....</i>	<i>26</i>
<i>3.2.3 La notion de mosaïques.....</i>	<i>27</i>
3.3 LES STRATEGIES ADAPTATIVES DES VEGETAUX.....	29
<i>3.3.1 Les stratégies biodémographiques r et K.....</i>	<i>30</i>
<i>3.3.2 Le modèle C-S-R de Grime .....</i>	<i>31</i>
<i>3.3.3 Les relations interspécifiques dans les communautés végétales .....</i>	<i>32</i>
<b>4 MODELISATION DE LA VEGETATION ALLUVIALE.....</b>	<b>35</b>

4.1 GENERALITES .....	35
4.1.1 <i>Qu'est-ce qu'un modèle ?</i> .....	35
4.1.2 <i>A quoi sert un modèle ?</i> .....	35
4.2 LES MODELES APPLIQUES A LA VEGETATION ALLUVIALE .....	35
4.2.1 <i>Généralités</i> .....	35
4.2.2 <i>Exemple d'un modèle conceptuel : modélisation de la végétation alluviale de Loire Moyenne</i> .....	36
4.2.3 <i>Exemples de modèles numériques de dynamique des populations végétales</i> .....	38
4.2.3.1 <i>Généralités</i> .....	38
4.2.3.2 <i>Les modèles par trouée</i> .....	38
4.2.3.2.1 <i>Principes</i> .....	38
4.2.3.2.2 <i>Les modèles individuels</i> .....	39
4.2.3.2.3 <i>Les modèles de classes</i> .....	41
4.2.3.3 <i>Autres types de modèles</i> .....	41
5 DISCUSSION .....	44
5.1 <i>Intérêts et limites des modèles</i> .....	44
5.2 <i>Evolution des modèles à venir</i> .....	45
6 CONCLUSION .....	47
7 BIBLIOGRAPHIE .....	48

## LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

<i>Figure 1 – Principaux paramètres influençant la composition floristique (d'après Agence de l'eau Rhin-Meuse, 2000).....</i>	<i>13</i>
<i>Figure 2 – Les actions anthropiques majeures intervenant sur le fonctionnement de l'écocomplexe (d'après Pautou et al., 1996).....</i>	<i>14</i>
<i>Figure 3 – Les flux unidirectionnels et la dimension longitudinale des systèmes fluviaux illustrés schématiquement par : A) la zonation de Schumm (1977) ; B) le concept de continuum fluvial (d'après Vannote et al., 1980).....</i>	<i>18</i>
<i>Figure 4 – Représentation schématique du flood pulse concept illustrant cinq états de la plaine alluviale et de sa végétation au cours d'une année (d'après Capon, 2003).....</i>	<i>19</i>
<i>Figure 5 – Relations hypothétiques entre perturbations, ressources et biodiversité (d'après Ward et al., 1999).....</i>	<i>20</i>
<i>Figure 6 – Représentation des facteurs dominant (biotiques ou abiotiques) en fonction de la fréquence des inondations (d'après Capon, 2003).....</i>	<i>20</i>
<i>Figure 7 - Une communauté végétale au sein de l'hydrosystème, sous de multiples influences (d'après Cornier, 2002).....</i>	<i>22</i>
<i>Figure 8 – Modification longitudinale de la ripisylve en fonction de l'augmentation du rang du cours d'eau, le long du Tech, France (d'après Pinay et al., 1990).....</i>	<i>23</i>
<i>Figure 9 – Profil en travers représentant l'évolution de la saulaie galerie du bras Chilia dans le delta du Danube (d'après Schneider, 2003).....</i>	<i>24</i>
<i>Figure 10 – Modèle d'évolution des groupements végétaux dans les corridors fluviaux (d'après Ruffinoni et Pautou, modifié, 1996).....</i>	<i>27</i>
<i>Figure 11 – Modèle du "Patch Dynamics Concept" (d'après Townsend, 1989).....</i>	<i>29</i>
<i>Figure 12 – Les stratégies biodémographiques <math>r</math> et <math>K</math> (d'après Barbault, 1987).....</i>	<i>30</i>
<i>Figure 13 – Triangle de Grime décrivant les équilibres entre compétition, stress et perturbation. Localisation des différentes stratégies (d'après Grime, 1977).....</i>	<i>32</i>
<i>Figure 14 – Capacité offensive (C.O.E.) des principales espèces ligneuses (à gauche) et herbacées (à droite) (d'après Pautou et Manneville, 1995).....</i>	<i>34</i>
<i>Figure 15 – Organisation des communautés végétales dans le lit endigué de la Loire (d'après Cornier, 2002).....</i>	<i>37</i>
<i>Figure 16 – Caractérisation des communautés végétales du val inondable et dynamique dans le temps (d'après Cornier, 2002).....</i>	<i>38</i>

<i>Figure 17 – Aperçu du logiciel CAPSIS (d’après site Coligny, 2005) .....</i>	<i>40</i>
<i>Figure 18 – Modèle conceptuel général de Brookes et al. (2000). ....</i>	<i>42</i>
<i>Figure 19 – Exemple d’entrée (a) et de sortie (b) d’un module de végétation lors d’une simulation après 10 ans. Simulation à partir des conditions climatiques mais pas à partir des évènements hydrauliques (d’après Brookes et al., 2000). ....</i>	<i>43</i>
<i>Tableau 1 – Evolution de quelques communautés végétales de la Loire Moyenne en fonction des fluctuations annuelles du débit (d’après Maman, 1998). ....</i>	<i>12</i>
<i>Tableau 2 – Répartition des groupements de bois tendre et de bois dur le long du continuum fluvial du Danube depuis sa source jusqu’à son embouchure. Quatre tronçons homogènes ont été distingués (d’après Schneider, 2003). ....</i>	<i>25</i>

## RESUME

Les plaines alluviales sont des milieux où les niveaux d'eau fluctuent de façon importante dans le temps. La force des courants varie avec l'intensité des crues mais aussi graduellement en fonction de l'éloignement par rapport au chenal principal. La qualité du substrat est liée à ces conditions d'écoulement. Elle influence le niveau de la nappe alluviale ainsi que la quantité des ressources en nutriments disponible pour les plantes. L'ensemble de ces habitats génère une diversité spécifique importante au sein des communautés végétales comparée aux écosystèmes terrestres. Cette diversité est accentuée par les conditions précaires que rencontrent les plantes à la recherche d'un équilibre. On parle alors "d'équilibre dynamique" de la végétation.

Pour prévoir la dynamique de la végétation, les scientifiques ont d'abord étudié la croissance des plantes à travers les stratégies de reproduction et de compétition. Les phénomènes de perturbation et de stress liés aux habitats ont ensuite été pris en considération.

De ces modèles génériques ont découlé d'autres modèles plus opérationnels et généralement appliqués à des échelles locales.

Les modèles conceptuels abordent la dynamique de la végétation de façon schématique et qualitative. Ce type de modèle permet d'avoir une vue synthétique de l'organisation des différentes communautés végétales dans l'espace et dans le temps. L'inondabilité, la texture du substrat, et les ressources en nutriments sont, par exemple, les paramètres structurants retenus par Cornier pour développer un modèle prédictif de la végétation du val inondable de la Loire Moyenne.

Conçus à partir de modèles conceptuels et d'algorithmes, les modèles numériques travaillent avec des données quantitatives et permettent de simuler l'état de la végétation dans le temps. Les modèles de trouée (GAP Models) sont de ce type. Ils permettent de prévoir la végétation arborescente à partir des perturbations que subit chaque individu au sein de la forêt alluviale.

Les modèles prédictifs de la végétation alluviale, conceptuels ou numériques, sont de plus en plus fiables car ils intègrent de mieux en mieux l'influence des différents compartiments de l'hydrosystème sur celui de la végétation. Ils sont par conséquent de plus en plus opérationnels et deviennent de façon inéluctable d'excellents outils d'aide à la décision pour les gestionnaires de cours d'eau.

## SUMMARY

The floodplains are environments where the water levels fluctuate in a significant way in time. The force of currents varies with the intensity of flood but also gradually according to the distance from the main channel. The quality of the substrate is related to these conditions of flow. It influences the level of the alluvial sheet as well as the quantity of nutrients resources available for plants. These habitats as a whole generate a specific and significant diversity within vegetable communities compared with terrestrial ecosystems. This diversity is accentuated by the precarious conditions that the plants encounter when searching for a nutritious balance. This is known as "dynamic balance" of vegetation.

To foresee the dynamics of vegetation, the scientists initially studied the growth of plants through the strategies of reproduction and competition. The phenomena of disturbance and stresses related to the habitats were then taken into account.

Other more operational models originated from these generic models. They were generally applied to local scales. Conceptual models usually deal with the dynamics of vegetation in a diagrammatic and qualitative way. This type of model makes it possible to get a synthetic sight of the organization of the various vegetable communities in space and time.

The inondability, the texture of the substrate, and the nutrients resources are, for example, the structuring parameters retained by Cornier to develop a predictive model of the dynamics of vegetation in the dammed up bed of the Middle Loire. Conceived from conceptual models and algorithms, digital models work with quantitative information and make it possible to simulate the state of the vegetation in time. The GAP models are of this type. They allow to predict the arborescent vegetation knowing the disturbances that each individual is confronted to in the alluvial forest.

The predictive models of the floodplain vegetation, conceptual or numerical models, are increasingly reliable because they better and better integrate the influence of the different compartments of the hydrosystems on the one of the vegetation. They are consequently more and more operational and become, in an ineluctable way, excellent tools of decision-making aid for the river managers.

## 1 INTRODUCTION

### 1.1 CONTEXTE

Les cours d'eau ont un fonctionnement très varié qui est lié aux fluctuations de débits. Ils modèlent leur structure physique intrinsèque et par conséquent influencent les ensembles vivants qui leur sont attachés. Les caractéristiques physiques d'un cours d'eau évoluent de la source vers l'embouchure mais également de façon transversale d'une rive à l'autre et sur l'ensemble de la plaine alluviale. Les populations vivantes notamment végétales, sont tributaires de ces évolutions et leur répartition est intimement liée aux conditions que leur offre le cours d'eau. Ces conditions particulières sont à l'origine d'une grande diversité et d'une certaine originalité au niveau de la flore par rapport aux écosystèmes<sup>1</sup> terrestres.

Les différentes communautés végétales se distribuent suivant les axes longitudinal et transversal du cours d'eau. Elles cherchent un équilibre dans un rapport de force opposant l'eau et le sol.

Cette recherche d'équilibre est permanente et elle est fonction des crues qui modifient les conditions du milieu par le remaniement des substrats notamment.

### 1.2 DEFINITION DE L'ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Que représente la végétation alluviale et quelles sont ses limites ?

La végétation alluviale est définie en fonction de l'extension du cours d'eau. Le niveau des crues les plus importantes conditionne alors sa limite extrême qui est représenté par le lit majeur du cours d'eau.

En retenant la définition de l'International Glossary of Hydrology (Glossaire International d'Hydrologie en ligne réalisé sous l'égide de l'UNESCO), le lit majeur est "la partie adjacente au chenal, inondée en cas de crue" et représente "l'espace que les eaux peuvent recouvrir et tapisser d'alluvions fines". Les alluvions fines ne se déposent normalement pas dans le chenal principal mais en revanche on les retrouve dans la zone où les espèces de bois tendre<sup>2</sup> sont présentes et par conséquent dans le lit mineur (espace colonisé par la forêt de bois tendre).

<sup>1</sup> Ensemble écologique constitué par un milieu (biotope) et une communauté d'êtres vivants (biocénose), liés par des relations énergétiques, trophiques, etc.

<sup>2</sup> Les essences de bois tendres sont par exemple les saules, les peupliers noirs et blancs et les aulnes.

Selon ce raisonnement, la végétation alluviale s'étend du chenal principal jusqu'à la limite extrême du lit majeur (espace colonisé par la forêt de bois tendre et de bois dur<sup>3</sup>).

Cette définition est complétée par celle de Junk et al (1989) qui précise que *"les plaines alluviales sont des secteurs inondés périodiquement (habituellement et annuellement) par le débordement latéral des rivières, par les précipitations directes ou par les eaux souterraines. Les facteurs physico-chimiques de l'environnement engendrent une réponse biologique par des adaptations morphologiques, anatomiques, physiologiques, phénologiques et/ou éthologiques<sup>4</sup>, et une production de structures de communautés caractéristique"*.

Notre étude concerne la végétation alluviale. Nous respecterons les définitions précédemment citées en ne prenant pas en compte dans notre étude la végétation aquatique du chenal principal.

Les différentes approches qui suivent ne se limitent pas à un type de végétation alluviale particulier : nous évoquerons aussi bien la végétation herbacée que la végétation ligneuse arbustive et arborescente.

## 1.3 OBJECTIFS DE L'ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Le domaine traité dans notre étude concerne la végétation alluviale et sa dynamique. La végétation jouant un rôle important dans le fonctionnement des hydrosystèmes<sup>5</sup>, elle suscite un intérêt majeur de la part des scientifiques et des gestionnaires de cours d'eau. Mieux la comprendre et prévoir son évolution, cela contribue à connaître les réactions futures du cours d'eau. La modélisation de la végétation alluviale intervient alors naturellement comme un outil d'aide à la connaissance des écosystèmes des cours d'eau : elle est utile à la prévision des changements qui interviennent au sein des communautés végétales.

L'objet de ce mémoire est de présenter une synthèse des différentes approches scientifiques de la dynamique de la végétation alluviale et des modèles conceptuels et numériques appliqués à ce domaine. Après la définition et la présentation des différents concepts permettant d'approcher le fonctionnement de la végétation et sa dynamique, la genèse ainsi que le fonctionnement de quelques modèles y est développé. Le descriptif prend en compte

---

<sup>3</sup> Les essences de bois durs sont par exemple les frênes, les ormes, les chênes et les érables.

<sup>4</sup> Adaptation de la forme externe des organismes à leur milieu, de leurs tissus et de leurs organes, des mécanismes qui règlent le fonctionnement des organes et les échanges qui ont lieu dans les tissus des êtres vivants. Adaptation également du comportement des organismes dans leur milieu naturel et notamment par rapport au climat.

<sup>5</sup> Le concept d'hydrosystème est défini dans le paragraphe 3.1.3.

l'évolution des modèles depuis les années 1970, période qui grâce à l'avènement de l'informatique, a vu naître les premiers modèles numériques.

## 2 GENERALITE

### 2.1 PRINCIPES DE L'ORGANISATION DE LA VEGETATION ALLUVIALE

On observe que la végétation s'échelonne de façon progressive du chenal principal vers la plaine inondable.

En première approche, on distingue deux zones principales définies par la végétation de bois tendre et la végétation de bois dur qui pour les écologues différencient le lit mineur du lit majeur des cours d'eau (Pautou *et al.*, 2003) (tab. 1).

La végétation de bois tendre est caractéristique des zones régulièrement inondées. Sur la Loire Moyenne par exemple, sa limite est fixée par Cornier (2003) et Maman (1998) (tab. 1) à un niveau des eaux correspondant à une submersion supérieure à 10 jours par an. Les espèces ligneuses présentes dans le lit mineur sont adaptées morphologiquement et physiologiquement aux inondations fréquentes et durables (croissance rapide, port végétal souple). Elles peuvent avoir une influence sur la morphologie du cours d'eau en accentuant les phénomènes de sédimentation. Dans les cas extrêmes, des exhaussements successifs peuvent engendrer la formation d'îles où la végétation sera alors plus proche des caractéristiques de la forêt de bois dur.

La végétation de bois dur est soumise à des inondations moins fréquentes car elle est située plus en hauteur par rapport aux espèces de bois tendre. Les espèces de bois tendre ne peuvent coloniser naturellement ces milieux car la lumière et les conditions hygrométriques sont insuffisantes lors de leur stade juvénile. Ainsi les espèces de bois durs plus compétitives et longévives l'emportent sur les espèces pionnières.

Direction verticale	Niveau d'eau	Durée de submersion moyenne par an	Communautés végétales
Lit majeur	Très haut	Très rarement un jour	Chênaie à chêne pédonculé, pelouses xérophiles
	Haut	Quelques jours	Frênaie-ormie, prairies mésophiles à mésoxérophiles
Lit mineur	Moyen en hiver	10-15 jours	Forêt de bois tendres à saule blanc et peuplier noir
	Moyen au printemps	Plusieurs semaines	Saulaies arbustives à saules à 3 étamines, des vanniers et pourpres
	Moyen en été	Au moins 6 mois	Végétations semi-aquatiques à hautes herbes à baldingère, bidents, grandes laïches, etc.
	Permanent hors été	Environ 10 mois	Végétations d'herbacées pionnières annuelles
	Niveau d'été	Permanente	Sans végétation dans le lit ou hydrophytes dans les boires

**Tableau 1** – Evolution de quelques communautés végétales de la Loire Moyenne en fonction des fluctuations annuelles du débit (d'après Maman, 1998).

Une des caractéristiques des plaines alluviales est la régénération annuelle de la strate herbacée<sup>6</sup> située dans le lit mineur. Cette ouverture systématique du milieu liée aux crues permet aux communautés pionnières herbacées de recoloniser les espaces libres lors des périodes d'été<sup>7</sup>. Les variations importantes du niveau de l'eau au cours de l'année engendrent ainsi une biodiversité<sup>8</sup> élevée qui peut être accentuée par des températures importantes sur les grèves (Cornier, 2002). Ainsi, sur la Loire, des espèces d'origine tropicale (exemple, le Souchet de Micheli, *Cyperus michelianus*) viennent compléter une végétation déjà très riche.

Ceci est une première approche de l'organisation de la végétation des plaines alluviales car beaucoup d'autres paramètres modulent la distribution des espèces végétales.

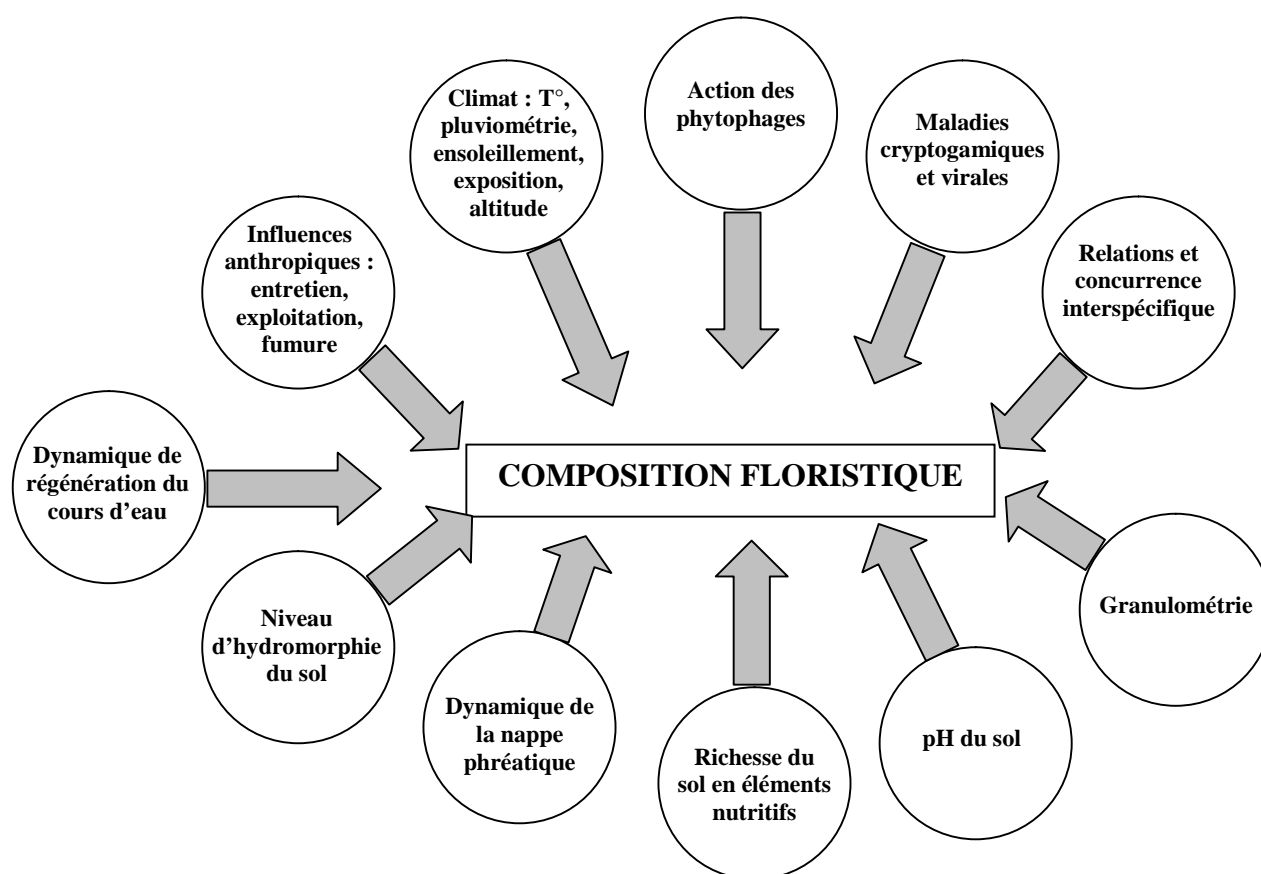
### 2.1.1 Principaux facteurs qui structurent la composition floristique

La croissance et la répartition spatiale des plantes dépendent de nombreux facteurs. Ces facteurs plus ou moins liés interagissent les uns sur les autres (fig.1).

<sup>6</sup> Végétation qui a l'apparence ou la structure de l'herbe.

<sup>7</sup> Niveau d'eau le plus bas d'un cours d'eau au cours de l'année.

<sup>8</sup> Biodiversité signifie ici qu'il existe une diversité spécifique élevée (nombre d'espèces important).



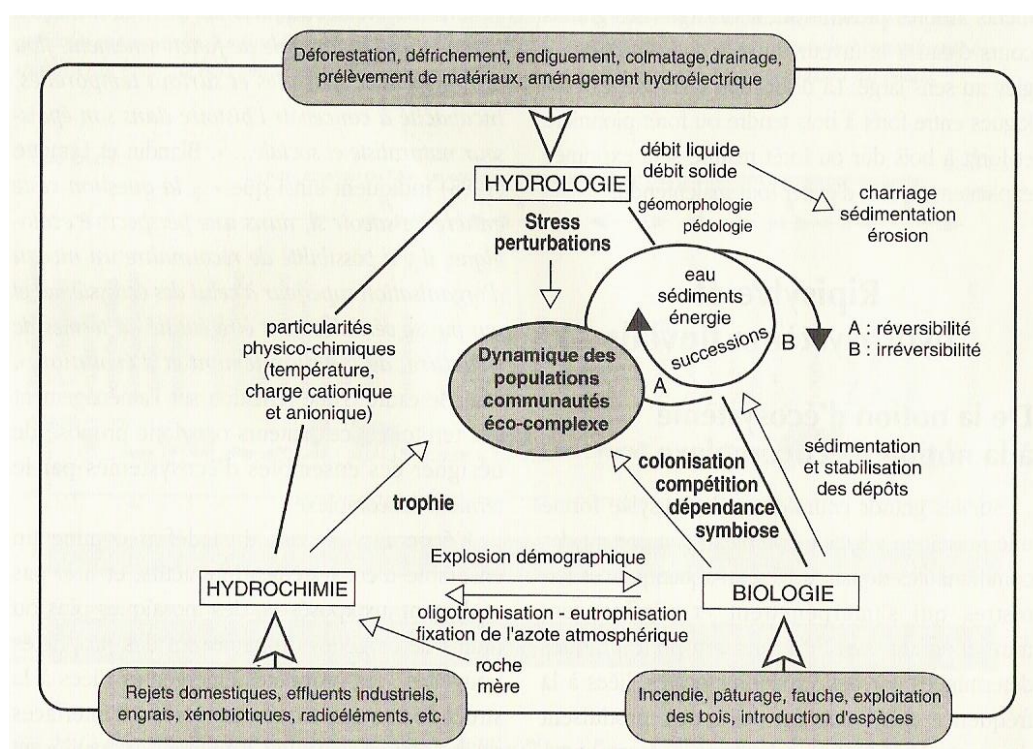
**Figure 1** – Principaux paramètres influençant la composition floristique (d’après Agence de l’eau Rhin-Meuse, 2000)

L’eau au travers des écoulements de la rivière, des infiltrations et de la dynamique de la nappe alluviale a des conséquences importantes sur cette répartition. La topographie conditionne l’accès à l’eau du système racinaire des plantes (Cornier, 2002). Cela dit, d’autres facteurs ne sont pas à négliger. La composition granulométrique est le paramètre le plus cité après les facteurs hydrauliques (Pautou *et al.*, 2003, Cornier, 2002, Amoros *et al.*, 1993). Son rôle est essentiel dans la répartition spatiale des communautés végétales. Plus généralement, on considère que les facteurs édaphiques<sup>9</sup> que sont principalement l’humidité, la composition chimique et la structure du sol, sont primordiaux dans l’étude de la végétation (Cornier, 2002). Le climat (température, pluviométrie, ensoleillement, exposition, altitude) est également prépondérant et les modèles contemporains le prennent en compte pour notamment évaluer l’influence du réchauffement climatique sur les communautés végétales. A tous ces facteurs s’ajoutent les actions non négligeables des relations et concurrences interspécifiques,

<sup>9</sup> Relatif au sol : les principaux facteurs édaphiques sont l’humidité, la composition chimique et la structure du sol.

des phytophages<sup>10</sup> et des maladies cryptogamiques<sup>11</sup> et virales (fig. 2) (Agence de l'eau Rhin-Meuse, 2000).

Enfin, il ne faut pas négliger les facteurs anthropiques qui ont une réelle influence sur l'ensemble des différents paramètres cités précédemment et par conséquent une influence sur les groupements de végétation. Les perturbations engendrées par l'Homme peuvent être liées à l'épandage d'engrais dans les cultures du lit majeur (Pinay et Labroue, 1986), au drainage des parcelles cultivées, aux modifications, aux aménagements et à l'entretien des cours d'eau (endiguement, aménagement hydroélectrique, déforestation, défrichement, prélèvement de matériaux (Pautou. *et al.*, 2003).



**Figure 2** – Les actions anthropiques majeures intervenant sur le fonctionnement de l'écocomplexe (d'après Pautou *et al.*, 1996)

### 2.1.2 Outils utilisés pour l'étude de la végétation

Les outils de qualification et de quantification de la végétation reposent sur la botanique. La botanique comprend la systématique et l'écologie des plantes et est à la base d'autres concepts d'études de la végétation que sont par exemple, la paléobotanique, la palynologie, la phytogéographie, la phytosociologie, la dendrochronologie, l'analyse spatio-temporelle (SIG) etc.

<sup>10</sup> Animaux qui se nourrissent de substances végétales.

<sup>11</sup> Maladie due à un champignon parasite.

La phytosociologie étudie les "associations végétales". On constate, par de nombreux relevés de terrain et d'études statistiques, que certaines espèces sont plus souvent ensemble qu'avec d'autres. On définit une association végétale comme étant ce groupe de plantes qui apparaissent plus souvent ensemble.

En phytosociologie, l'association végétale est la résultante des conditions du milieu (climat, ressources du sol). C'est un concept de groupe au même titre que l'espèce en botanique. L'unité de base est l'individu d'association et elle est comparable en systématique florale à l'individu de plante (Cornier, 2004).

La phytosociologie née en Europe continentale est très utilisée sur ce territoire mais beaucoup moins par les scientifiques anglais et américains. Cornier (2002) s'est appuyé sur des relevés de phytosociologie pour élaborer une typologie des communautés végétales du lit endigué de la Loire moyenne. D'après Delpech (1989), la conception "individualiste" de Gleason (1917) a fortement marqué la pensée anglo-saxonne qui discute l'existence de communautés plurispécifiques en relation étroite avec les habitats (Th. Cornier, com. pers, 2005). Pourtant, Clements (1905) qui a publié des études aux Etats-Unis supposait avant Gleason que les communautés naissent, se développent, meurent et sont à rapprocher de la vie de "superorganismes" (Vanpeene, 1998) d'où le nom de sa théorie "organiciste".

## 2.2 INTERETS DE L'ETUDE DE LA VEGETATION ALLUVIALE

La végétation fait partie des facteurs de contrôle qui agissent sur le fonctionnement des écosystèmes d'eau courante au même titre que l'hydrologie et la morphologie. Les activités anthropiques peuvent modifier chacun de ces trois facteurs de contrôles (Maridet, 1994).

On sait aujourd'hui que la végétation joue un rôle déterminant au sein des hydrosystèmes (Pautou *et al.*, 2003). Sa dynamique est étroitement liée aux facteurs abiotiques<sup>12</sup> (flux hydriques, topographie de la nappe, facteurs édaphiques) mais elle exerce également en retour de multiples actions sur de nombreux compartiments de l'hydrosystème (Amoros *et al.*, 1993, Pautou *et al.*, 2003, Cornier, 2002). Par exemple, l'influence de la ripisylve<sup>13</sup> sur la régulation des écoulements est certaine. Elle l'est également sur la morphologie du cours d'eau et notamment sur la tenue des berges.

<sup>12</sup> Facteurs physiques et/ou chimiques par opposition à "facteurs biotiques" qui ont un lien avec les êtres vivants.

<sup>13</sup> Forêt riveraine des cours d'eau délimitant le milieu aquatique du milieu terrestre (Pautou *et al.*, 2003).

Ainsi, la végétation alluviale a de très nombreuses fonctions (Agence de l'eau, 1999) :

- apport de matières organiques,
- filtre lumineux permettant la réduction des proliférations algales (Madiret, 1995),
- contrôle de la température de l'eau (Madiret, 1995),
- filtre épurateur pour les eaux de ruissellement et/ou d'infiltration chargées de nutriments provenant des épandages d'engrais dans les cultures du lit majeur (Pinay et Labroue, 1986, Madiret, 1995),
- effet de peigne pour les matières en suspension (frein du courant et donc dépôt de sédiments fins),
- participation à la création de zones de ralentissement du courant favorables à la dénitrification (Ruffinoni *et al.*, 1994, Madiret, 1995),
- contrôle des phénomènes d'érosion des berges (stabilité des berges, rôle des racines) (Madiret, 1995),
- orientation des écoulements et contrôle de la vitesse de crue par augmentation de la rugosité du lit mineur et majeur (Madiret, 1995),
- abri pour les organismes vivants terrestres (Madiret, 1995),
- diversification des habitats piscicole (troncs couchés, emcombres) (Madiret, 1995),
- structuration des échanges thermiques et hydriques avec l'atmosphère (création d'un microclimat particulier, tamponné) (Tabacchi et Tabacchi, 1994),
- effet lisière (écotone) où la biodiversité est élevée et où un sanctuaire d'espèces spécialisées existe (Tabacchi et Tabacchi, 1994, Madiret, 1995),
- effet couloir (où rôle de corridor) dont le rôle est important comme vecteur de propagation des espèces,
- rôle d'étape pour les oiseaux sur les voies de migration que constituent les cours d'eau, structuration du paysage,
- fonction récréative et paysagère (Madiret, 1995).

La liste des fonctions de la végétation est importante. Cela montre l'impact fort qu'elle a dans le fonctionnement des différents écosystèmes et l'intérêt majeur de la prendre en compte dans la gestion des cours d'eau.

Il faut tout de même signaler que ces fonctions peuvent varier d'un milieu à un autre suivant par exemple les conditions climatiques, édaphiques et le type de végétation (Madiret, 1995).

Etudier la végétation alluviale, c'est par conséquent mieux comprendre le fonctionnement des hydrosystèmes.

### 3 LES CONCEPTS DE BASE

#### 3.1 LA VEGETATION ALLUVIALE : PARTIE INTEGRANTE DE L'HYDROSYSTEME

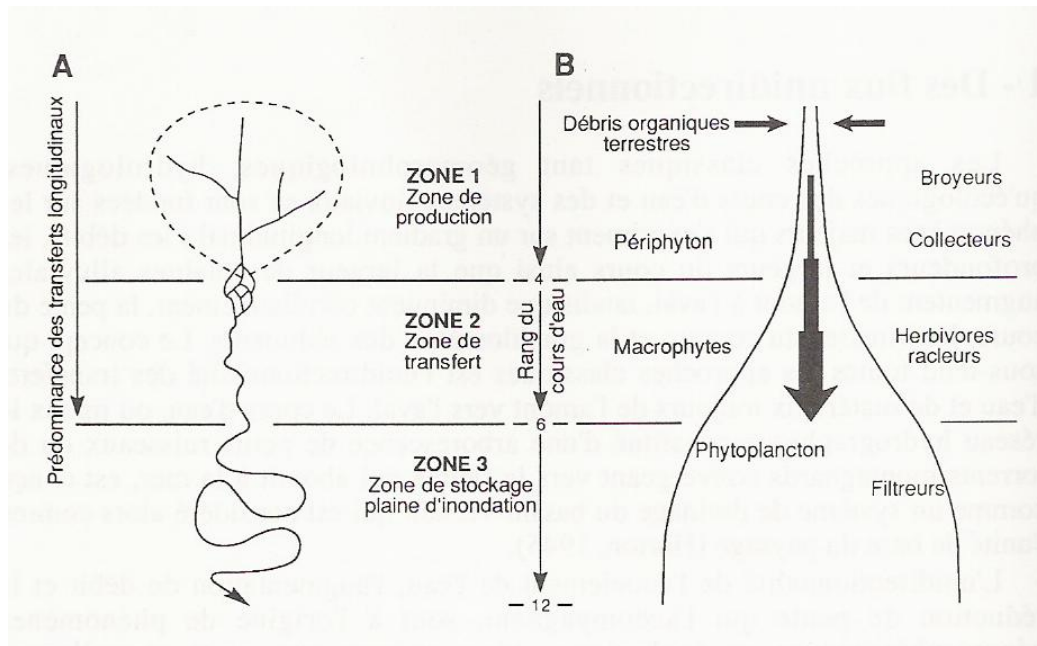
Selon Pautou *et al.* (2003), c'est au cours des années 1970 que l'explication du fonctionnement des rivières sous forme de systèmes est apparue.

Une première approche (années 70) privilégiait les théories basées sur le fonctionnement longitudinal du cours d'eau c'est-à-dire de l'amont vers l'aval. Une deuxième approche la complète ensuite (années 80) en intégrant l'aspect transversal (d'une rive à l'autre de la rivière) qui influence également le fonctionnement des écosystèmes. Ces approches sont résumées respectivement dans le "river continuum concept" et le "flood pulse concept". Nous présentons ces deux concepts dans le paragraphe qui suit et nous abordons également le concept d'hydrosystème qui fédère les différents courants de pensée à la fin des années 80.

##### 3.1.1 Le « river continuum concept » :

Les travaux de Schumm (1977) basés sur la zonation<sup>14</sup> longitudinale du cours d'eau ont servi à Vannote et al (1980) pour définir le « river continuum concept» (Fig. 3). Ce concept utilisable dans les régions tempérées du nord, établit que les cours d'eau ont une structure longitudinale qui dépend d'un gradient de forces physiques évoluant de façon prévisible de l'amont vers l'aval du cours d'eau (Barry *et al.*, 1995). Les biocénoses s'adaptent au milieu en fonction des modifications du système physique de la rivière engendrées par les facteurs hydriques (débits liquide et solide, qualité des eaux). Ce concept est très bien résumé par Pautou *et al.* (2003) qui le définissent comme un continuum de gradients physiques à ajustement biotique.

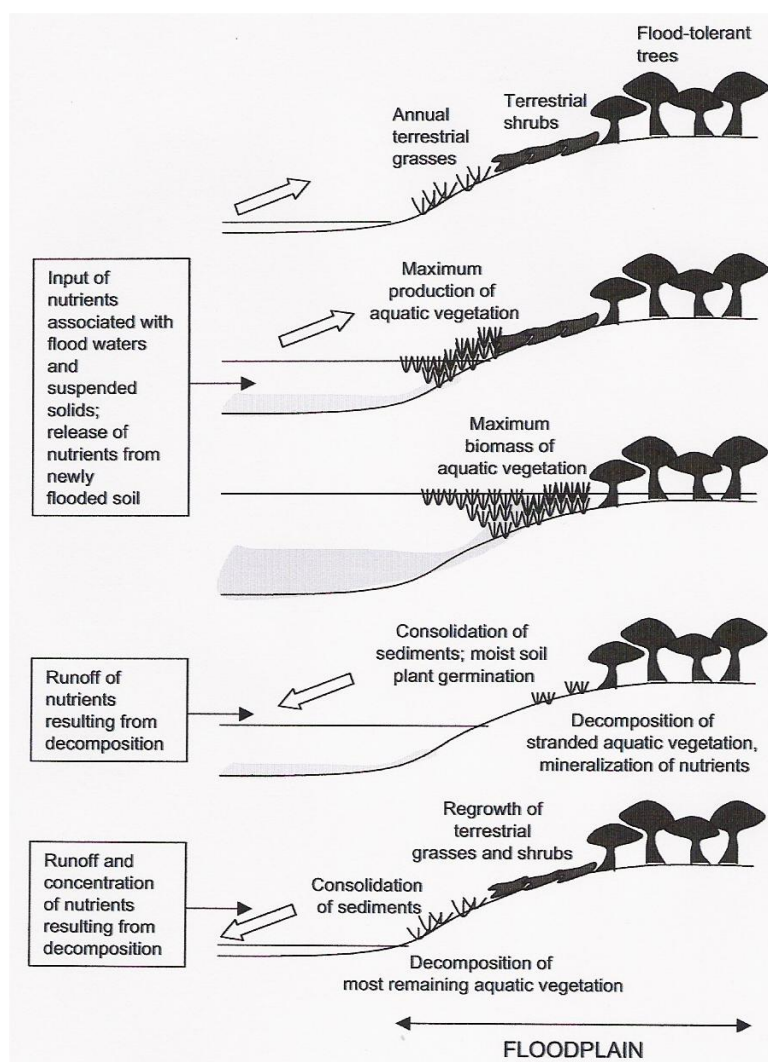
<sup>14</sup> Nous abordons cette notion dans le paragraphe 3.2.1.



**Figure 3** – Les flux unidirectionnels et la dimension longitudinale des systèmes fluviaux illustrés schématiquement par : A) la zonation de Schumm (1977) ; B) le concept de continuum fluvial (d'après Vannote *et al.*, 1980)

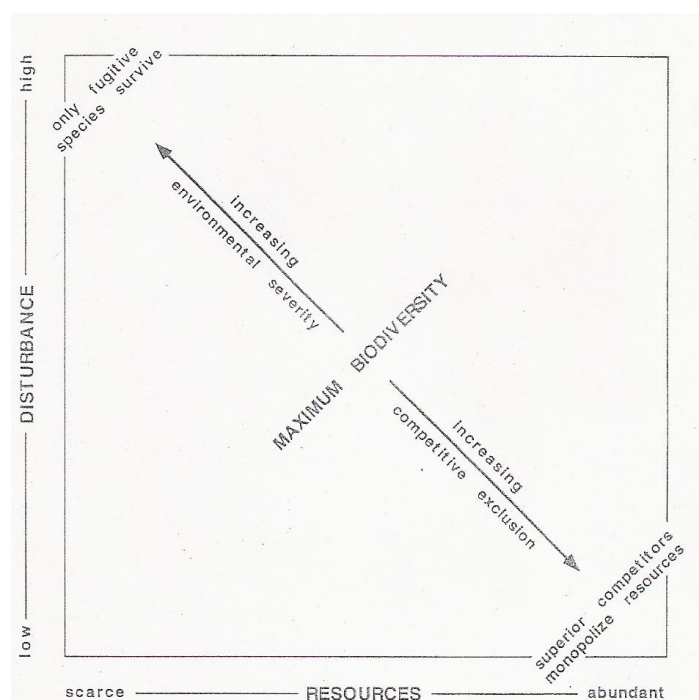
### 3.1.2 Le « flood pulse concept » :

Au précédent concept s'ajoute celui de « flood pulse concept» (Junk. et al, 1989) qui repose sur une vision transversale et bidirectionnelle des flux d'énergie véhiculés par l'eau liant ainsi le chenal principal à la plaine alluviale mais aussi à une variété d'habitats comme les bras et les îles (Barry *et al.*, 1995) (Fig. 4).

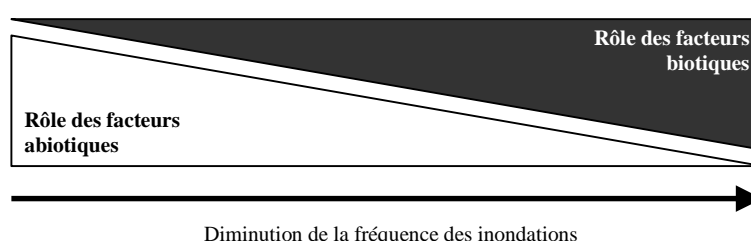


**Figure 4** – Représentation schématique du flood pulse concept illustrant cinq états de la plaine alluviale et de sa végétation au cours d’une année (d’après Capon, 2003)

Ce concept est utilisable dans les régions tempérées mais également dans les régions tropicales (Junk *et al.*, 1989). Ce concept considère les battements de niveau d’eau (flood pulse) liés à des inondations régulières comme un facteur essentiel et source de biodiversité (Décamps *et al.*, 1988, Salo *et al.*, 1986) au sein des biocénoses animales et végétales des lits majeur et mineur (Fig. 5). Selon ce concept, les communautés notamment végétales trouvent un équilibre dynamique avec les paramètres physiques liés aux variations de niveau d’eau et à leur fréquence (Barry *et al.*, 1995) (Fig. 6).



**Figure 5** – Relations hypothétiques entre perturbations, ressources et biodiversité (d'après Ward *et al.*, 1999)



**Figure 6** – Représentation des facteurs dominant (biotiques ou abiotiques) en fonction de la fréquence des inondations (d'après Capon, 2003)

### 3.1.3 Le concept d'hydrosystème :

C'est à partir du river continuum concept et du flood pulse concept qu'a été développé le concept d'hydrosystème (Cornier, 2002).

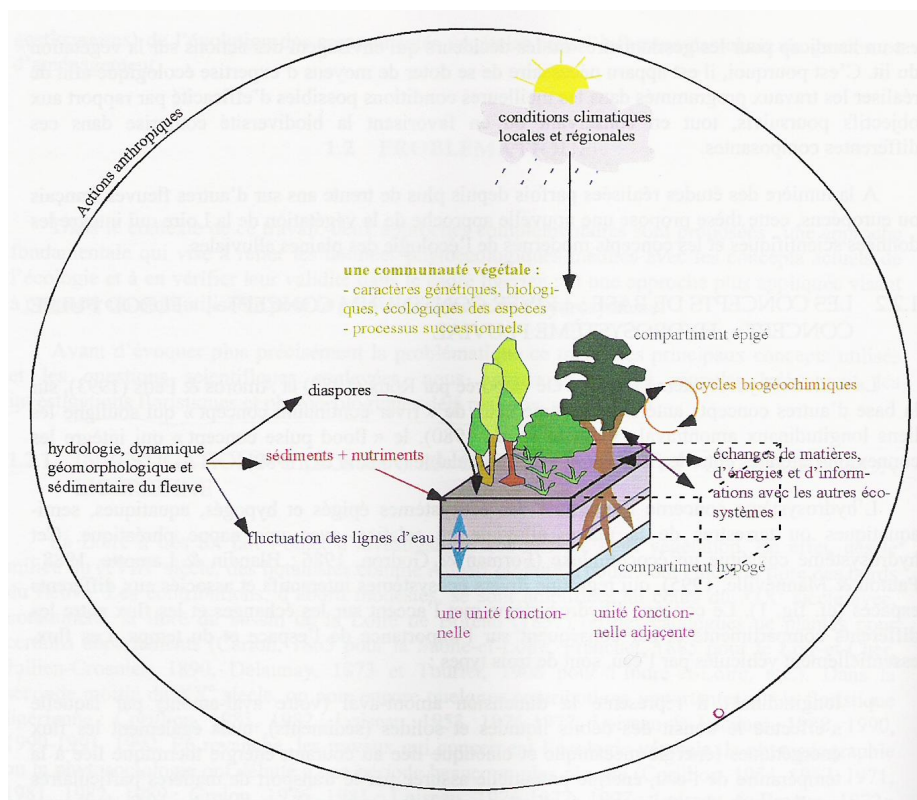
Ce concept d'hydrosystème est défini comme un écosystème comprenant l'ensemble des systèmes interactifs liés directement ou indirectement à la rivière (Amoros *et al.*, 1988). L'eau dans sa dynamique spatio-temporelle régit donc le fonctionnement de ce système (Piégay *et al.*, 2003).

Par conséquent, les dimensions qui caractérisent l'hydrosystème sont de quatre types dont les trois premiers correspondent à des dimensions spatiales (Amoros et Petts, 1993) :

- dimension longitudinale : prend en compte les paramètres influencés par les flux unidirectionnels évoluant de l'amont vers l'aval du cours d'eau. Elle est à rapprocher du river continuum concept,
- dimension transversale : comme défini dans le flood pulse concept, elle représente les liens étroits qui existent en terme de flux bidirectionnels horizontaux entre le chenal principal et la plaine alluviale comprenant également les annexes hydrauliques,
- dimension verticale : elle correspond aux interactions et aux échanges entre les phénomènes de surfaces et les phénomènes souterrains,
- dimension temporelle : cette dimension donne tout son sens au concept d'hydrosystème. La durée et la fréquence des événements (crues) influencent les actions des paramètres liées aux dimensions longitudinale, transversale et verticale. On constate effectivement que les crues régulières annuelles n'ont pas le même effet sur les communautés que les crues exceptionnelles (Amoros et Petts, 1993, Barry et al 1995). Dans le premier cas, les échanges suivant la dimension transversale sont importants (eau et sédiments suffisants) et une durée suffisante de tels événements permet aux communautés d'accomplir leur cycle vital (Barry *et al.*, 1995).

Il faut souligner que le concept d'hydrosystème s'applique plutôt aux grands cours d'eau ayant une plaine alluviale suffisamment vaste pour permettre la création de la mosaïque d'écosystèmes (Malavoi, 2002).

La végétation fait partie intégrante de l'hydrosystème. Elle est soumise aux quatre dimensions qui le caractérisent. Les communautés végétales trouvent un équilibre caractéristique de leur écologie fondamentale et s'adaptent aux conditions qui régissent l'hydrosystème (voir fig. 7).



**Figure 7** - Une communauté végétale au sein de l'hydrosystème, sous de multiples influences (d'après Cornier, 2002)

Les concepts que nous venons de définir constituent la base sur laquelle s'appuient les modèles pour décrire ou prévoir le fonctionnement de la végétation alluviale.

C'est toujours en gardant à l'esprit le concept d'hydrosystème que sont définis les trois notions fondamentales appliquées à la végétation riveraine des cours d'eau : la notion de zonation végétale, de succession végétale et de mosaïque. De ces trois notions dérivent également les modèles dont nous parlerons plus loin (chapitre 4).

### 3.2 LES DIFFERENTES APPROCHES DE LA DYNAMIQUE DE LA VEGETATION

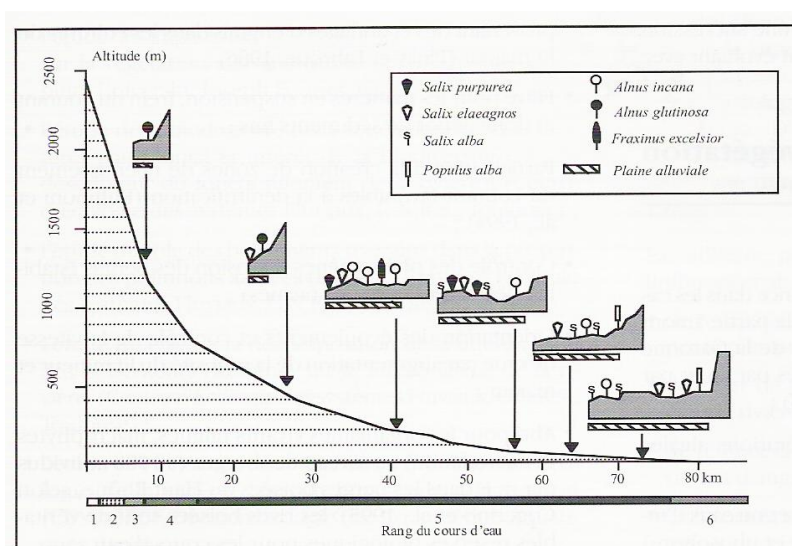
Pour comprendre l'organisation des communautés végétales, les scientifiques ont commencé à étudier la dynamique de la végétation dès la fin du 19<sup>ème</sup> siècle (Deléage, 1991). Différentes approches vont naître opposant notamment Clements (1905) à Gleason (1917) par rapport à la nature des communautés végétales. Whittaker (1953) s'appuie sur les deux théories (organicisme et individualisme) élaborées par ces deux scientifiques pour définir la communauté végétale comme un continuum de végétation (Vanpeene, 1998) lié à l'écologie des espèces mais reconnaît aussi l'existence d'assemblages d'espèces reproductibles. Il introduit

également deux notions importantes que sont l'histoire du milieu et les perturbations qui influencent la dynamique de la végétation (Vanpeen, 1998). Ces deux éléments sont pris en compte dans les notions de zonation, de succession et de mosaïque qui s'appliquent à des échelles spatiales et temporelles différentes.

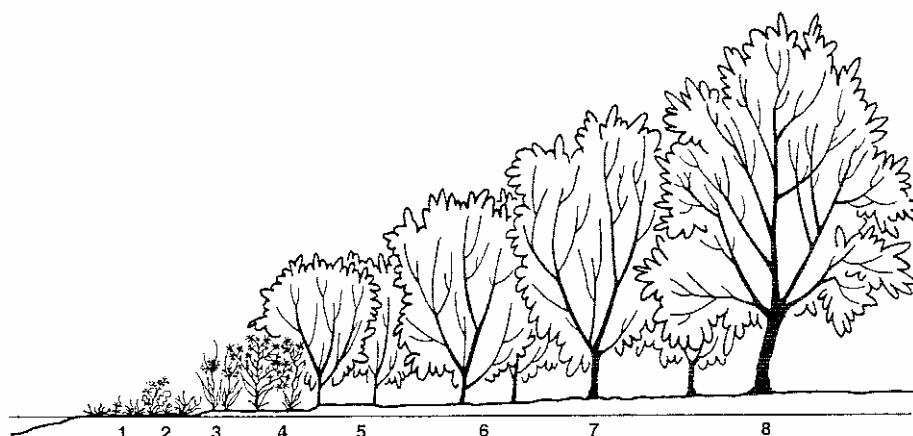
### 3.2.1 La notion de zonation végétale

La végétation alluviale est soumise à de nombreuses perturbations de la part du cours d'eau. Pour une zone particulière, les communautés végétales s'adaptent aux conditions du milieu qui varient en fonction de ces perturbations. Les paramètres abiotiques que sont par exemple la fréquence et l'intensité des crues, la topographie du lit, la nature du substrat et la dynamique de la nappe alluviale sont les principaux critères qui structurent l'organisation de la végétation d'un cours d'eau. La végétation se modifie suivant les dimensions longitudinale et transversale du cours d'eau (Amoros et Petts, 1993) : on parle de zonation longitudinale et de zonation transversale qui illustrent les principes développés par le river continuum concept et par le flood pulse concept (voir chap. 3.1).

La zonation végétale est une représentation conceptuelle communément rencontrée dans la littérature scientifique. En effet, la distribution de la végétation en fonction de paramètres majeurs (climat, fréquence des crues, nature du substrat, etc.) peut être facilement représentée par des profils longitudinaux (Fig. 8) et transversaux (Fig. 9) du cours d'eau.



**Figure 8** – Modification longitudinale de la ripisylve en fonction de l'augmentation du rang du cours d'eau, le long du Tech, France (d'après Pinay *et al.*, 1990)



1. groupements pionniers (alliance *Nanocyperion*) moins évolués au niveau de l'étiage,
2. groupement pionniers bien établis (alliance *Nanocyperion*),
3. groupements à *Chlorocyperus serotinus*,
4. groupements herbacés dominés par *Aster lanceolatus*,
- 5, 6, 7, 8. groupements de saule blanc à 4 stades différents de leur développement.

**Figure 9** – Profil en travers représentant l'évolution de la saulaie galerie du bras Chilia dans le delta du Danube (d'après Schneider, 2003)

Pour illustrer la zonation longitudinale, on peut également décrire littéralement la végétation le long du cours d'eau. L'exemple qui suit concerne le Danube (tab. 2).

Répartition des groupements de bois tendre et de bois dur dans les différents tronçons du Danube	Danube supérieur	Danube moyen	Danube inférieur	Delta du Danube
<b>Végétation buissonnante</b>				
<i>Salici - Myricarietum</i>				
ass. <i>Salix incana</i> - <i>Hippophae rhamnoides</i>				
<i>Salicetum purpureae</i>				
<i>Tamaricetum ramosissimae</i>				
ass. <i>Hippophae</i> - <i>Elaeagnus angustifolia</i>				
<i>Salicetum triandrae</i>				
<b>Forêts de bois tendre</b>				
<i>Alnetum incanae</i>				
ass. <i>Alnus incana</i> - <i>Salix alba</i>				
ass. <i>Salix alba</i> - <i>Populus nigra</i> - <i>Alnus incana</i> (Szigetköz)				
<i>Salici albae - Populetum nigrae</i>				
<i>Populetum nigrae - albae</i>				
<i>Salicetum albae</i> (incl. <i>Salicetum albae - fragilis</i> )				
<b>Transition des bois tendres aux bois durs</b>				
ass. <i>Alnus incana</i> - <i>Fraxinus excelsior</i>				
<b>Forêts de bois dur</b>				
<i>Quercu - Ulmetum</i> ( <i>Fraxino - Ulmetum</i> )				
<i>Galio - Carpinetum</i>				
<i>Fraxino pannonicae - Ulmetum</i>				
<i>Leucojo - Fraxinetum angustifoliae</i>				
<i>Genisto elatae - Quercetum robori</i>				
<i>Quercetum pedunculiflorae</i> / <i>Asparago - Quercetum pedunculiflorae</i>				
<i>Fraxinus pallisae</i>				

**Tableau 2** – Répartition des groupements de bois tendre et de bois dur le long du continuum fluvial du Danube depuis sa source jusqu'à son embouchure. Quatre tronçons homogènes ont été distingués (d'après Schneider, 2003).

La zonation de la végétation ne suffit généralement pas pour expliquer le mécanisme de la répartition des communautés végétales. En effet, cette approche conceptuelle s'appuie essentiellement sur des facteurs abiotiques (flux hydriques, granulométrie, topographie, etc.). D'autres concepts complètent cette première approche en intégrant les facteurs liés à la végétation elle-même c'est-à-dire les facteurs biotiques (croissance, compétition interspécifiques et intraspécifiques, mortalité). La dynamique de la végétation et les stratégies adaptatives sont introduites par la notion de succession végétale.

### **3.2.2 La notion de succession**

L'étude diachronique d'une communauté végétale sur une surface définie permet de mettre en évidence une évolution irrémédiable de sa composition floristique si aucun facteur perturbateur n'intervient (actions anthropiques, crue, etc.). Ce phénomène pour lequel la dimension temporelle est très importante (Vanpeen, 1998, Cornier 2003) est appelé "succession végétale". Les successions sont une description des changements de la végétation dans l'espace au cours du temps (Vanpeen, 1998).

Suivant les événements liés à la dynamique fluviale (processus allogènes) et à la vie des plantes (processus autogènes), la succession ira ou non jusqu'à maturité (climax) (Amoros et al 1995, Guide AERM).

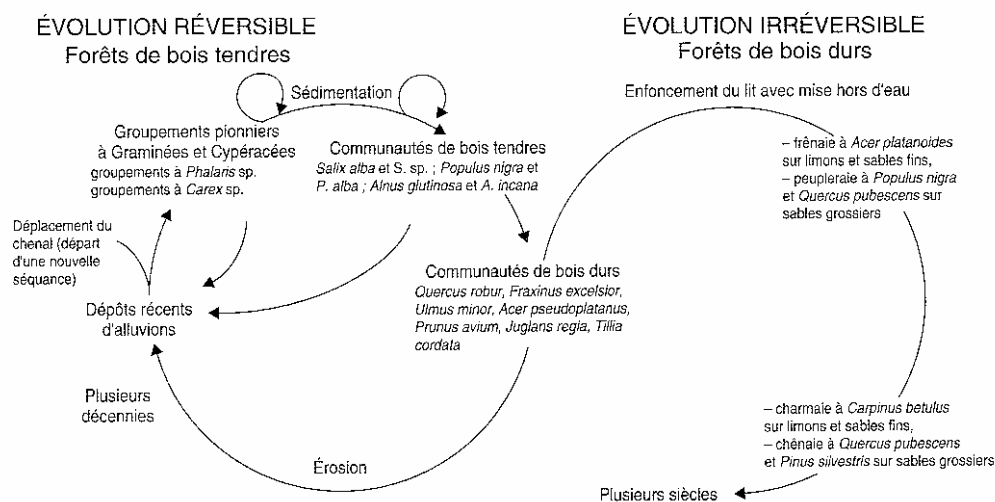
Ainsi, sur une surface rarement inondée, en prenant l'exemple d'alluvions fraîchement déposées suite à une crue dévastatrice, on verra apparaître une succession de cet ordre (Agence de l'eau Rhin-Meuse, 2000) :

**Dépôts de sédiments → herbacées pionnières → saulaie → aulnaie → frênaie**

Dans ce cas précis, on parle de succession primaire : la végétation pousse sur un sol nu, vierge de tous autres végétaux. Il n'y a que dans les plaines alluviales (de la Loire notamment), les fronts de retrait de glaciers, les glissements de terrains et les coulées de laves que se rencontre ce type de succession (Malavoi 2003, Amoros et Petts, 1993).

La succession est dite secondaire lorsqu'elle débute sur un sol déjà occupé par un type de végétation (Amoros et Petts, 1993).

Le modèle de Ruffinoni et Pautou (Fig.10) décrit les types de successions végétales rencontrées en milieu alluvial.



**Figure 10** – Modèle d'évolution des groupements végétaux dans les corridors fluviaux (d'après Ruffinoni et Pautou, modifié, 1996)

Ce modèle met en évidence l'évolution des groupements végétaux vers les deux groupes principaux d'associations (Pautou *et al.*, 2003) que sont les associations de bois tendres (saules, peupliers noirs et blancs, aulnes) et les associations de bois durs (chênes, frênes, érables). Les associations caractéristiques du lit mineur (des formations pionnières jusqu'aux forêts de bois tendres) sont soumises à des rajeunissements périodiques liées aux processus allogènes (crues essentiellement). En revanche, en considérant une échelle de temps humaine, les formations de bois durs du lit majeur sont principalement influencées par des modifications autogènes (Pautou *et al.*, 2003).

L'étude de la végétation alluviale et de sa dynamique ne peut être envisagée sans prendre en compte la notion de succession. Les modèles de prévision de la végétation intègrent tous cette notion fondamentale.

### 3.2.3 La notion de mosaïques

Cette notion est utilisée par les sciences de l'écologie des paysages.

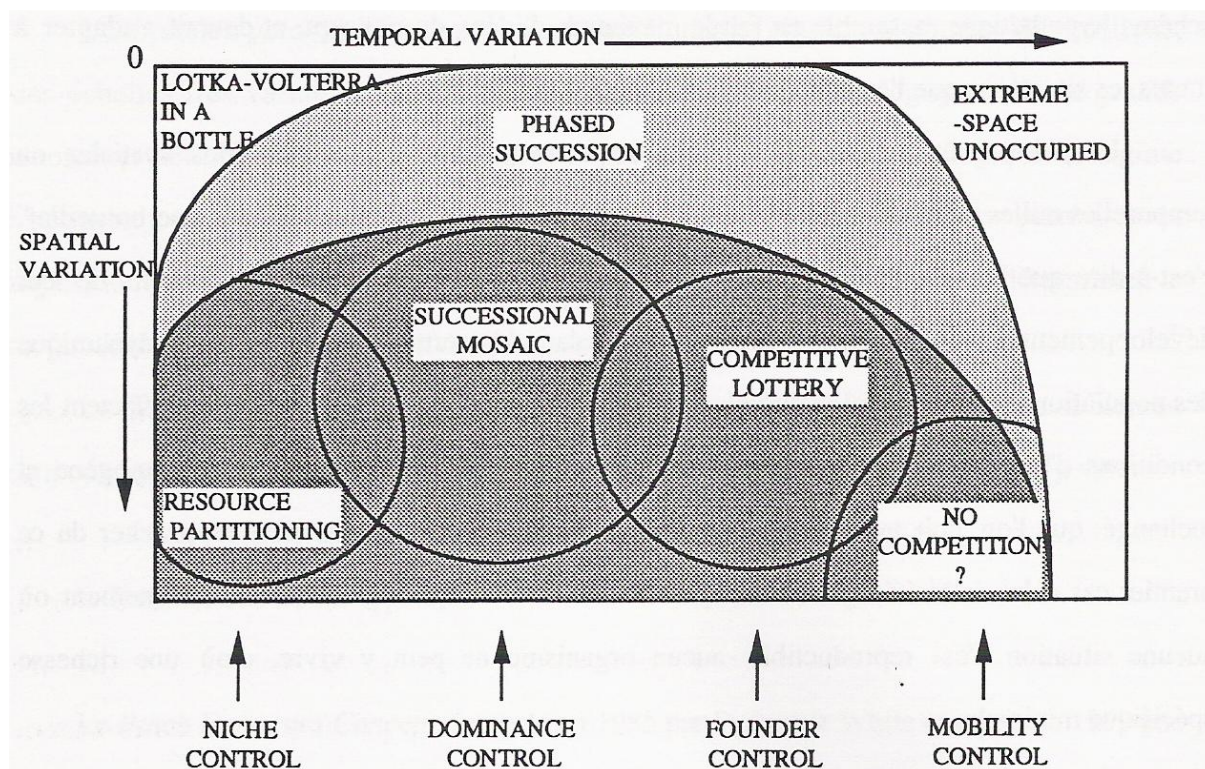
D'un point de vue général, les paysages sont constitués d'un ensemble de mosaïques hétérogènes (Barrat-Segretain, 1995). La dynamique des systèmes fluviaux, influence la structure du cours d'eau (érosion et sédimentation) à différentes échelles spatiales. Les mosaïques sont définies en fonction des caractères géomorphologiques (sédimentation et érosion) des cours d'eau (Bravard *et al.*, 1993, p98) qui jouent un rôle déterminant dans la constitution des communautés végétales.

La répartition en mosaïque (patch en anglais) s'explique par la combinaison spatiale des groupements végétaux qui sont régulièrement modifiés ou renouvelés par les crues.

La notion de mosaïque met en évidence les liens étroits qui existent entre les conditions du milieu imposées par la dynamique du cours d'eau (perturbations) et la dynamique des peuplements végétaux qui se développent sur ce milieu.

La théorie du Patch Dynamics Concept intègre tous ces phénomènes complexes pour expliquer l'organisation des communautés végétales.

Townsend (1989) a traduit cette théorie par un graphique (Fig. 11). Ce graphique se lit à partir du repère "0" depuis lequel partent deux axes qui représentent la variation des perturbations dans le temps et dans l'espace. Les conditions proches du "0" ne sont reproductibles qu'en laboratoire suivant un modèle dit "dans une bouteille". La richesse spécifique rencontrée est alors très faible tout comme pour les variations temporelles extrêmes où les perturbations sont très fréquentes. Entre ces deux extrêmes, la notion de succession idéale (phased succession) apparaît lors de variations spatiales faibles à modérées. Celle-ci n'existe pas en réalité car des perturbations interviennent toujours dans l'environnement. Les différents facteurs dominants (stratégies de reproduction, de compétition, etc.) qui interviennent dans la structuration des communautés végétales en fonction des variations spatiales et temporelles servent à Townsend pour définir des ensembles caractéristiques. De ces ensembles découlent différents types de communautés comme par exemple celle dont « l'habitat est maîtrisé » (niche controlled). Dans ce cas précis, les variations temporelles et spatiales créent une diversité d'habitats suffisant pour que de nombreuses espèces cohabitent (Townsend, 1989). La richesse spécifique est également élevée pour les autres types de communautés mais leur structure est d'abord définie par les capacités compétitives, reproductives et colonisatrices des espèces présentes (dominance controlled, founder controlled). Ces dernières stratégies ont moins d'importance pour la dernière catégorie communautaire dite "mobility controlled" car c'est avant tout la capacité à se disperser qui prime dans un environnement en perpétuel changement (Barrat-Segretain, 1995).



**Figure 11** – Modèle du "Patch Dynamics Concept" (d'après Townsend, 1989)

### 3.3 LES STRATEGIES ADAPTATIVES DES VEGETAUX

Nous avons vu que les successions végétales et les mosaïques dépendent de la dynamique de la végétation. La structure des communautés végétales est influencée par la dynamique des populations. Cette dynamique est notamment caractérisée par les processus de croissance et de reproduction des espèces et par les perturbations<sup>15</sup> et le stress<sup>16</sup> qu'elles subissent.

Les modèles qui suivent ont une approche au niveau des populations et les développements mathématiques de ces modèles que nous n'aborderons pas ici s'appuient sur des données agrégées caractéristiques des populations comme par exemple leur densité. L'individu dispose de ressources limitées qui l'obligent à adopter des stratégies d'allocation de ressources qui reposent sur des compromis que prennent en considération les modèles r-K et C-S-R que nous allons expliquer. Nous évoquons également des concepts plus récents qui décrivent les relations interspécifiques dans les communautés végétales (Vanpeene, 1998).

<sup>15</sup> Phénomènes physiques de grande ampleur qui détruisent les populations (crues dévastatrices, feux, chablis).

<sup>16</sup> Le stress est lié à des conditions qui limitent la production, dues par exemple aux manques de lumière, d'eau, de nutriments ou à des températures inadaptées (Grime, 1977).

### 3.3.1 Les stratégies biodémographiques r et K

Ce modèle qui s'applique aussi bien à la faune qu'à la flore est apparu dans les années 1970.

La stratégie d'allocation de ressource mise en évidence par ce modèle repose sur le compromis entre "*privilégier la construction d'un individu plus ou moins pérenne et favoriser sa reproduction*" (Vanpeen, 1998).

Par conséquent, on distingue deux types de stratégies (Fig. 12) :

- la stratégie de type r est adoptée par les espèces qui favorisent la reproduction (haut taux de reproduction, croissance rapide, maturité sexuelle précoce, durée de vie courte, etc.) (Vanpeen S., 1998). Elle s'exerce sur les populations de faible densité (LETT C., 1999, Barrat-Segretain, 1995)
- la stratégie de type K est acquise par les espèces qui privilégient la maintenance de l'individu (grande taille, croissance lente, longue durée de vie, maturité sexuelle tardive, etc.) (Vanpeen, 1998). Elle prévaut sur les populations de forte densité (LETT C., 1999, Barrat-Segretain, 1995) et favorise une meilleure utilisation des ressources.

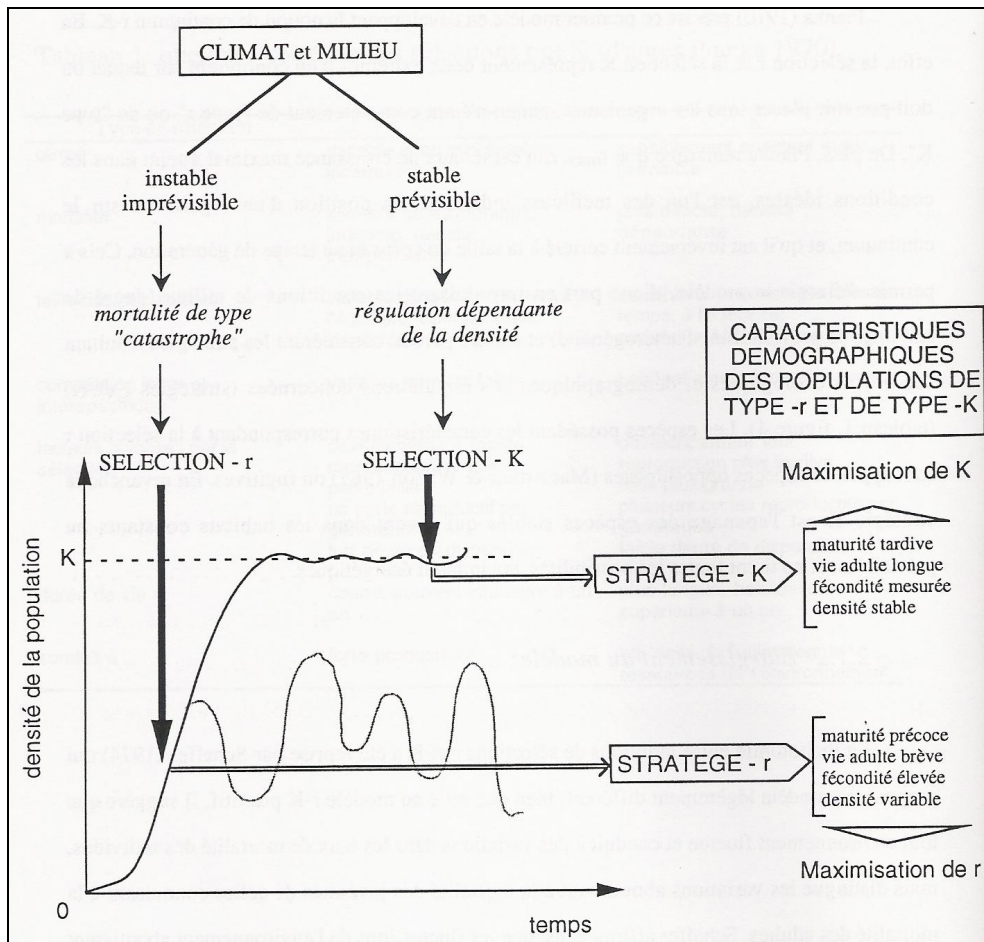


Figure 12 – Les stratégies biodémographiques r et K (d'après Barbault, 1987)

On retrouve ces types de stratégies dans les espèces qui composent la végétation alluviale. Les communautés pionnières des grèves ont plutôt une stratégie de type r et les espèces des forêts de bois durs une stratégie de type K.

En fait, la plupart des espèces n'adoptent pas totalement la stratégie r ou seulement la stratégie K, elles se situent entre les deux le long du gradient r-K plus réaliste (Barrat-Segretain, 1995).

Les espèces qui adoptent plutôt une stratégie de type r résident dans des habitats à caractères instables et sont nommées "espèces opportunistes". Les populations de type K vivent dans des habitats stables et par conséquent exploitent beaucoup plus les ressources énergétiques (Barrat-Segretain, 1995).

Ceci nous amène à développer le modèle de Grime (1977) qui prend en compte des facteurs liés aux habitats pour classer les espèces (Vanpeen, 1998).

### 3.3.2 Le modèle C-S-R de Grime

L'habitat des plantes est caractérisé par des phénomènes (fréquences des inondations, taux d'éclairement, quantité de nutriments disponibles, etc.) qui influencent la répartition des espèces. Grime a pris en compte les phénomènes de perturbation et de stress liés à l'habitat pour classer les végétaux suivant leur adaptation à ces deux phénomènes. Les perturbations engendrent une destruction de la végétation (suite à une crue dévastatrice par exemple) alors que le stress (ou contrainte) est caractéristique d'un manque de ressources (lumière, eau, nutriments, température) (Vanpeen, 1998) ou de difficultés de croissance liées à la végétation elle-même (Barrat-Segretain, 1995).

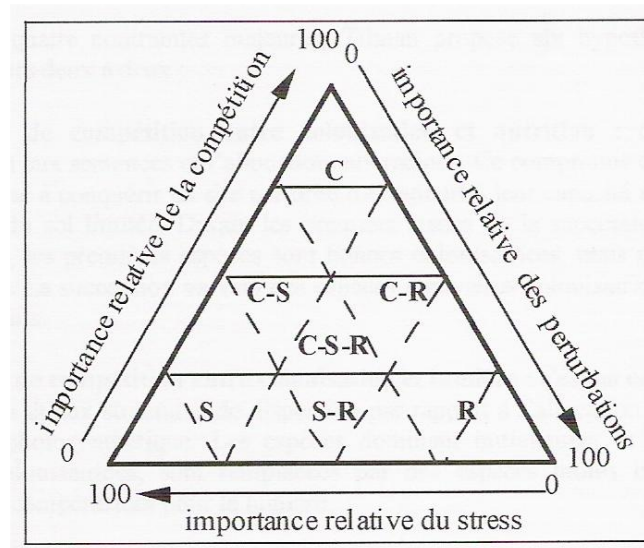
Pour Grime, l'habitat peut être défini selon trois critères dont découlent trois types de stratégies extrêmes des plantes (Barrat-Segretain, 1995, Vanpeen, 1998) :

- un milieu peu perturbé et peu stressant favorise l'émergence des espèces dites "compétitives" qui développent une stratégie de type C (Competitive plants)
- un milieu peu perturbé et fortement stressant donne lieu à des espèces tolérantes aux stress qui adoptent une stratégie de type S (Stress-tolerant plants)
- un milieu fortement perturbé et peu stressant implique une sélection des espèces dites « rudérales » caractéristiques d'une stratégie de type R (Ruderal plants)

Aucune stratégie n'existe pour un milieu fortement perturbé et fortement stressé car de telles conditions ne permettent pas à la végétation de se développer.

A l'instar du classement des espèces en fonction des stratégies r-K, le classement des espèces suivant les stratégies extrêmes C, S et R ne peut se faire que suivant un gradient C-S-R.

C'est la raison pour laquelle Grime représente les stratégies C, S et R aux sommets d'un triangle entre lesquels il existe des stratégies intermédiaires fonction de l'importance relative de la compétition, des perturbations et du stress (Fig.13).



**Figure 13** – Triangle de Grime décrivant les équilibres entre compétition, stress et perturbation. Localisation des différentes stratégies (d'après Grime, 1977)

Selon Grime, les bryophytes<sup>17</sup> sont essentiellement de type S-R (Stress-tolerant Ruderals), les lichens<sup>18</sup> de type S (Stress-tolerant), les herbacées annuelles de type R (Ruderal), les ligneux de type C-S (Stress-tolerant Competitors) et les herbacées vivaces de type C-S, C-R (Competitive Ruderals) et C-S-R (Barrat-Segretain, 1995).

### 3.3.3 Les relations interspécifiques dans les communautés végétales

La dynamique des populations donne lieu aux successions et donc à la répartition des espèces à un instant donné. Les espèces se répartissent en fonction des conditions physico-chimiques de l'habitat (modèle de Grime) et des relations qui existent entre les espèces elles-mêmes. Les mécanismes qui régissent les relations interspécifiques sont complexes mais font l'objet de travaux de recherches très anciens notamment par Clements en 1916 (Vanpeene, 1998). Ces

<sup>17</sup> Mousses végétales aquatiques.

<sup>18</sup> Végétal résultant de l'association symbiotique d'un champignon et d'une algue.

mécanismes peuvent être décrit par les phénomènes de colonisation<sup>19</sup>, de facilitation<sup>20</sup> et de compétition<sup>21</sup> (Vanpeene, 1998).

Ces phénomènes qui caractérisent les capacités d'adaptation d'une espèce parmi d'autres ne peuvent être évalués séparément et de façon générale car pour une même espèce ils varient suivant les conditions physico-chimiques du milieu (Callaway et Walker, 1997) (Vanpeene, 1998).

Une classification récente des végétaux des plaines alluviales en fonction de leurs capacités offensive (C.O.E.) et défensive (C.D.E.) est développée par Pautou et Manneville (1995) (Vanpeene, 1998).

Une espèce qui s'implante massivement dans de nombreux habitats a une capacité offensive élevée. Une espèce qui résiste à la capacité offensive d'une espèce concurrente a une forte capacité défensive (Vanpeene, 1998).

Ces deux capacités sont calculées par Pautou et Manneville (1995) qui classent ainsi les végétaux en fonction de l'efficacité de la stratégie des espèces de la plaine alluviale du Rhône (Fig. 14).

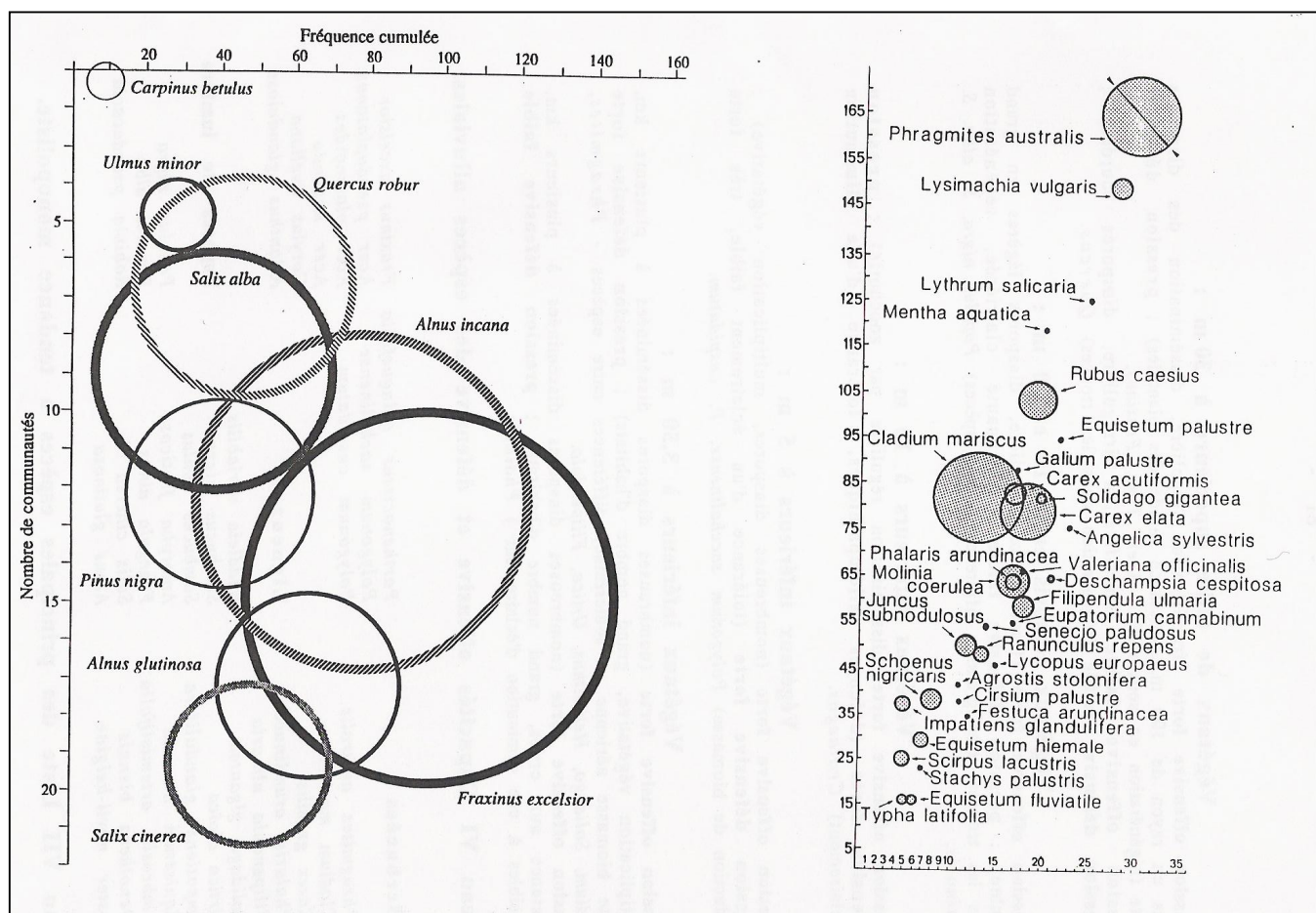
Sur la figure 14, l'abscisse définit la capacité de l'espèce à tolérer une plus ou moins grande variabilité des paramètres écologiques par sa présence dans un nombre plus ou moins grand de sous-systèmes. L'ordonnée correspond aux fréquences moyennes cumulées ; plus ce nombre est élevé, plus l'espèce est présente dans la plaine alluviale. Le diamètre du cercle correspond aux coefficients moyens d'abondance-dominance<sup>22</sup> cumulés ; plus il est grand, plus l'espèce occupe de vastes surfaces dans la plaine d'inondation.

<sup>19</sup> Capacité d'une espèce à s'implanter sur un site.

<sup>20</sup> Capacité d'une espèce à modifier le milieu et permettre à une autre population de s'installer.

<sup>21</sup> Capacité d'une espèce à exploiter les ressources disponibles.

<sup>22</sup> C'est le taux de recouvrement de chacune des espèces présentes.



**Figure 14 – Capacité offensive (C.O.E.) des principales espèces ligneuses (à gauche) et herbacées (à droite) (d'après Pautou et Manneville, 1995)**

## **4 MODELISATION DE LA VEGETATION ALLUVIALE**

### **4.1 GENERALITES**

#### **4.1.1 Qu'est-ce qu'un modèle ?**

Un modèle est une représentation simplifiée de la réalité. Il utilise les paramètres majeurs qui conditionnent le fonctionnement d'un système pour représenter, analyser, évaluer ou prévoir une ou des situations particulières liées à ce système. Les paramètres qui ne sont pas retenus dans le modèle introduisent des biais dont l'influence est minime s'ils sont suffisamment négligeables ou de moindre importance dans le fonctionnement du système (LETT C., 1999). La validation du modèle est une étape importante avant sa mise en service. Cette étape vise à vérifier si le modèle est bien calé par rapport au système étudié (LETT C., 1999).

#### **4.1.2 A quoi sert un modèle ?**

Un modèle est conçu pour répondre à différents objectifs qui peuvent parfois se cumuler. Ainsi, il peut constituer un outil pédagogique, un outil de prévision, et/ou un outil de recherche (LETT C., 1999).

Les modèles pédagogiques sont généralement définis sous le terme de « modèles conceptuels ». Ils montrent un aspect qualitatif et fonctionnel des systèmes. Dépourvus d'unité, ils s'adressent plutôt à l'intelligibilité (Thom, 1984).

Les modèles de prévision et de recherche sont habituellement des modèles basés sur une approche mathématique. Lorsque ceux-ci sont dématérialisés, ils deviennent des outils informatiques que nous nommerons ici sous le terme générique de "modèles numériques". Un modèle numérique est généralement conçu à partir d'un ou plusieurs modèles conceptuels et à partir de plusieurs équations mathématiques plus souvent appelées algorithmes dans le langage des informaticiens.

### **4.2 LES MODELES APPLIQUES A LA VEGETATION ALLUVIALE**

#### **4.2.1 Généralités**

Nous l'avons vu, les facteurs qui influencent l'état de la végétation sont très nombreux. Par conséquent, il est difficile de prévoir instinctivement son évolution dans le temps et dans l'espace.

Pour résoudre ce problème, les scientifiques observent l'organisation des communautés végétales et proposent des fonctionnements schématiques de la dynamique de la végétation, c'est-à-dire des modèles conceptuels. C'est le cas de Cornier (2002) dont les modèles conceptuels sont présentés plus loin.

Des connaissances scientifiques sur le comportement des individus sont aujourd'hui acquises (croissance, compétition, interaction, mort). Une deuxième approche se concentre alors sur la vie des organismes et consiste à simuler la réponse des végétaux à différents phénomènes biotiques et abiotiques. Ainsi, il est possible de reconstituer virtuellement la mosaïque végétale à différents stades et en fonction de diverses perturbations. Cette deuxième approche a été mise en œuvre à partir des années 70 (Glenz, 2001) quand l'informatique a permis de traiter un nombre important de données. Elle a ainsi donné lieu aux modèles numériques.

Nous abordons dans ce chapitre ces deux types de modèles à travers deux exemples (modèle de Cornier et modèles de trouée) qui représentent des outils d'aide à la décision pour les gestionnaires de cours d'eau.

## **4.2.2 Exemple d'un modèle conceptuel : modélisation de la végétation alluviale de Loire Moyenne**

Les modèles conceptuels sont très utilisés dans le domaine de l'environnement. Ils concernent une multitude de disciplines et d'échelles (locales ou globales) (modélisation pour l'environnement, 1996). Leur nombre et leur variété montrent l'intérêt qu'ils offrent : ils nous aident à mieux comprendre les systèmes complexes et à mieux les gérer.

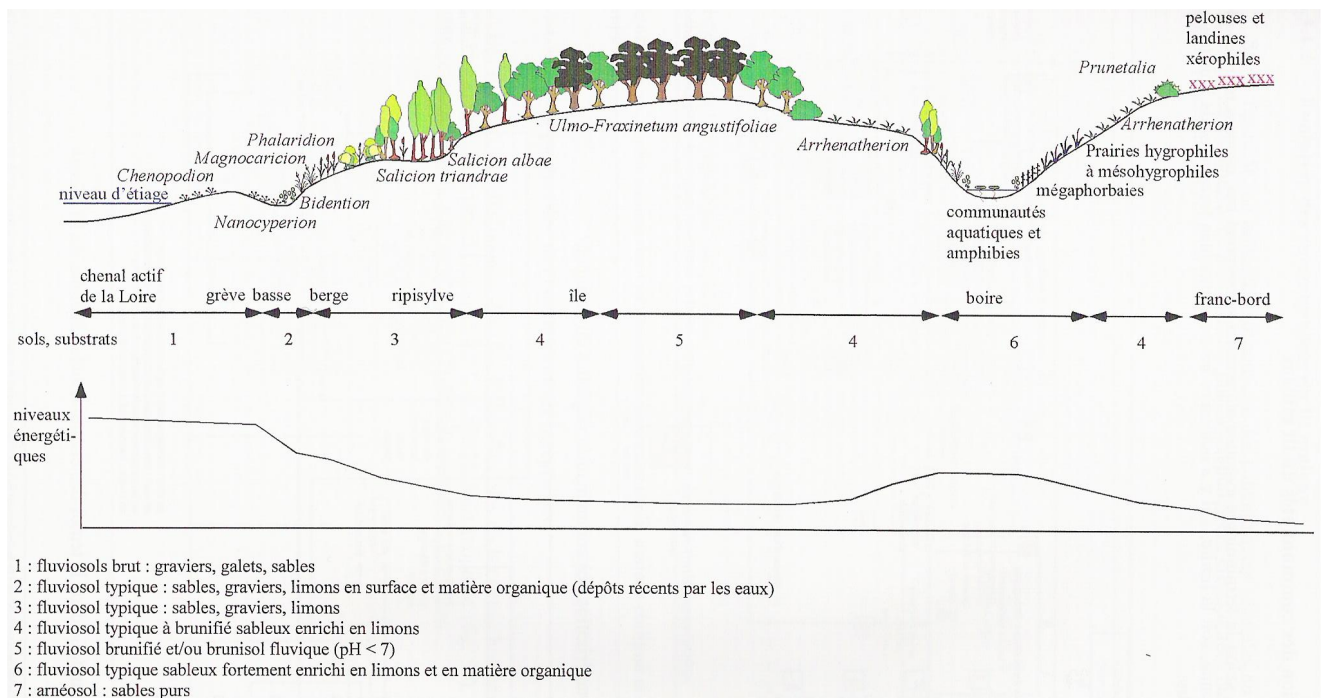
Il existe tout d'abord des modèles conceptuels représentatifs d'une échelle globale : par exemple pour montrer la place et l'influence de la végétation au sein des hydrosystèmes.

La simple description d'un système en fonction d'un paramètre est déjà en soi un modèle conceptuel : par exemple, lorsque nous décrivons l'évolution de la végétation alluviale en fonction de la distance par rapport au chenal principal, cela correspond à un modèle conceptuel caractéristique d'une échelle locale.

A cette même échelle, la complexité du modèle croît avec le nombre de paramètres pris en compte. Mais plus le nombre de paramètres est important, plus le modèle sera réaliste (Lett, 1999).

Les nombreux relevés phytosociologiques réalisés par Cornier (2002) lui ont permis de réaliser une typologie des communautés végétales du lit endigué de la Loire Moyenne en fonction des paramètres structurants que représentent l'inondabilité, la texture du substrat et

les ressources en nutriments. Ce travail lui a permis de proposer un modèle prédictif de la végétation alluviale. Ce modèle s'appuie sur plusieurs représentations conceptuelles permettant d'avoir une vue synthétique de l'organisation des différentes communautés végétales dans l'espace et dans le temps. Suivant ses observations, l'auteur schématise l'organisation des communautés végétales du lit endigué de la Loire selon la figure 15.

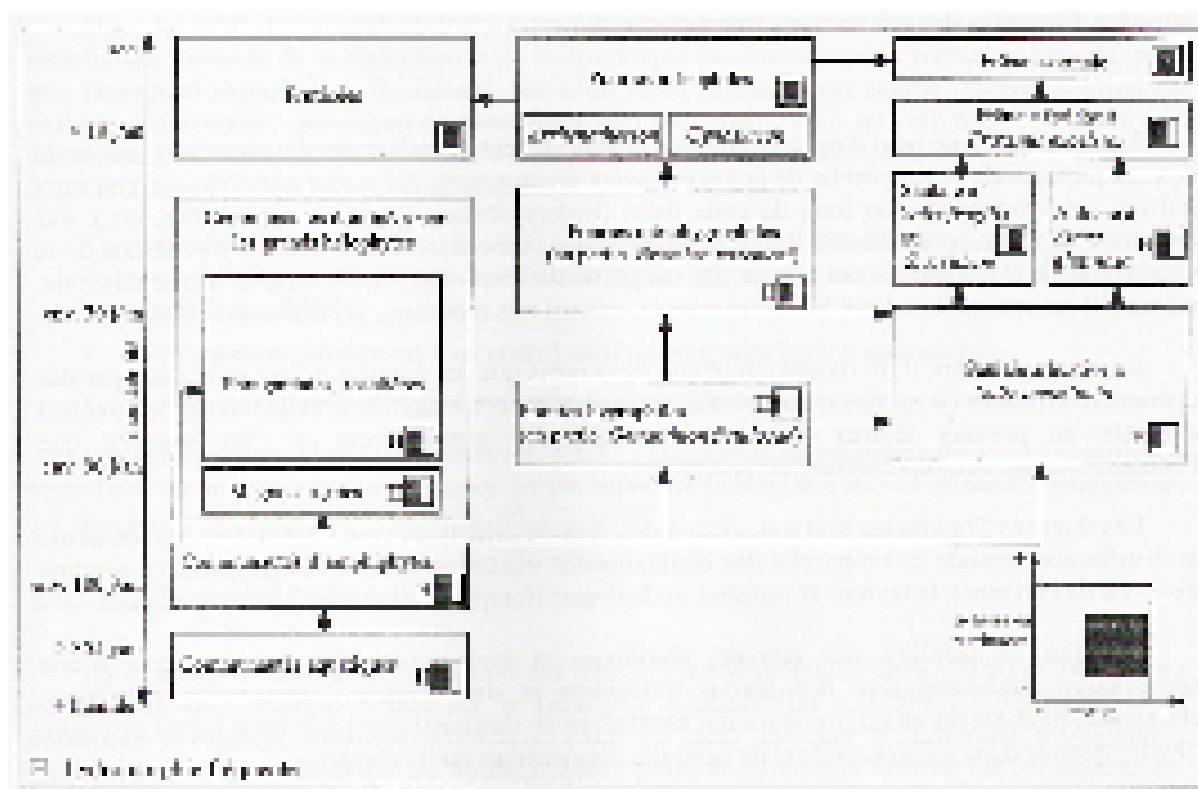


**Figure 15** – Organisation des communautés végétales dans le lit endigué de la Loire (d'après Cornier, 2002)

Sur ce schéma, la texture du substrat est issue d'une estimation visuelle de l'aspect superficiel du sol. Les niveaux énergétiques représentent l'influence énergétique de l'eau en terme de puissance mais aussi de ressource.

Il complète ces informations par une caractérisation des communautés végétales en fonction de l'inondabilité, l'hydromorphie des sols, la texture des substrats et la richesse en nutriments qu'il a mesuré.

Cornier propose ensuite un modèle global qui caractérise les communautés végétales du val inondable et leur dynamique (Fig. 16) en fonction des paramètres déjà cités plus haut.



**Figure 16** – Caractérisation des communautés végétales du val inondable et dynamique dans le temps (d’après Cornier, 2002)

#### 4.2.3 Exemples de modèles numériques de dynamique des populations végétales

##### 4.2.3.1 Généralités

Les premiers modèles numériques apparaissent avec l’avènement de l’informatique dans les années soixante-dix (Glenz, 2001). Leur succès est lié à leur capacité de traiter rapidement un nombre important de données et de permettre la visualisation graphique et l’évolution dans le temps d’un couvert végétal. Contrairement aux modèles conceptuels, un de leur intérêt est de travailler à partir de données quantitatives mesurées et pourvues d’unités physiques (Lett, 1999).

##### 4.2.3.2 Les modèles par trouée

###### 4.2.3.2.1 Principes

Si on prend l’exemple d’une forêt mature, les individus qui constituent une végétation homogène naissent, grandissent et meurent à des périodes différentes. Un arbre mort crée dans cet espace uniforme des ouvertures dans la végétation qui sont plus communément

appelées des trouées. Une trouée (gap en anglais) permet à la lumière de pénétrer jusqu'au sol auparavant ombragé. Des espèces profitent de cette modification de l'environnement pour s'y développer. Petit à petit, leur croissance entraîne un développement foliaire de plus en plus important qui diminue l'apport de lumière au sol et qui favorise à nouveau l'apparition des espèces ligneuses plus compétitives. Ce cycle se perpétue et entraîne une régénération continue de la végétation forestière (Lett, 1999). Le principe des trouées permet de comprendre pourquoi il existe différentes strates ligneuses au sein d'une forêt pourtant mature.

Les modèles de trouée (GAP models en anglais) exploitent ce principe pour prévoir la dynamique des milieux forestiers. Les modèles JABOWA (Botkin *et al.*, 1972) et FORET (Shugart *et al.*, 1977) furent les premiers GAP models.

On différencie deux type de GAP models : les modèles individuels (individual-based GAP models en anglais) dont les calculs de simulation reposent sur les caractéristiques de l'individu (dimensions par exemple) et les modèles de classes basés sur des ensembles d'espèces.

Les modèles par trouée simulent la dynamique de la végétation arborescente mais ne sont pas adaptés pour la végétation herbacée car les phénomènes de trouée ne sont pas aussi apparents dans cette strate et la durée de vie des espèces pionnières est mal définie (destruction éventuelles lors d'inondations, clonage possible) (Brookes, 2000, Glenz, 2001).

#### 4.2.3.2.2 Les modèles individuels

Dans le chapitre 2, nous avons abordé la dynamique des communautés végétales. Les concepts que nous avons évoqués (modèle r-K par exemple) s'appuient sur des données agrégées caractéristiques des populations comme par exemple la densité.

Nous développons dans ce chapitre les modèles individuels (individual-based GAP models) de dynamique des populations végétales. Ces modèles sont centrés sur l'individu qui possède un certain nombre d'attributs (espèce, diamètre, hauteur, surface foliaire ...). A partir de ces attributs, des conditions de lumière, de température, d'humidité et de fertilité, ces modèles permettent de prévoir les processus de naissance, de croissance, de compétition et de mortalité des individus (Lett, 1999) et par conséquent de prévoir la dynamique des populations végétales.

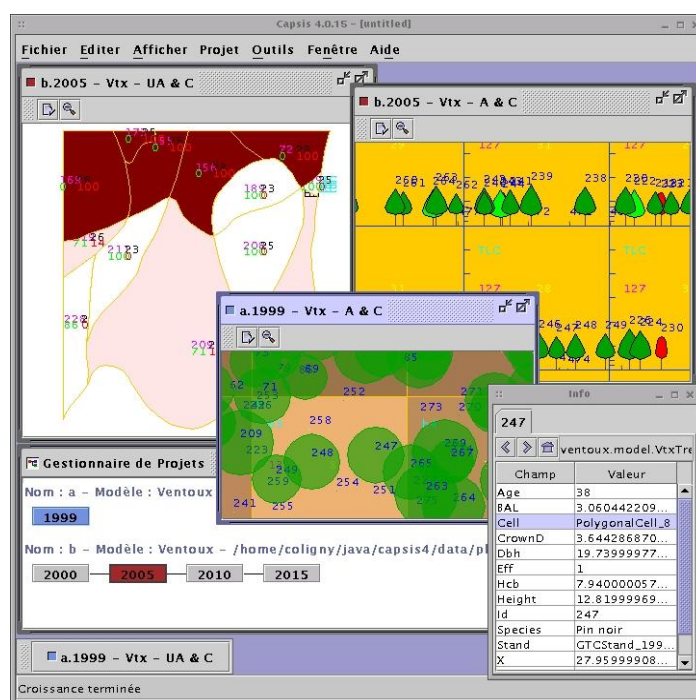
Les différents modèles individuels de simulation de la dynamique forestière sont tous comparable au niveau du principe : ils font naître, grandir et mourir des arbres à l'intérieur d'une parcelle de petite taille (environ  $1/12^{\text{ème}}$  d'hectare : zone d'influence d'un arbre ayant

atteint sa taille optimale) (Chiarello et al, 1997, Glenz, 2001, Lett, 1999). La mosaïque végétale est ensuite reconstituée virtuellement par assemblage des différentes parcelles ou cellules.

Les modèles individuels déterminent la dynamique de la végétation à partir de la réponse individuelle des plantes dans leur environnement, des modifications que les plantes entraînent sur cet environnement et des perturbations (mortalité liée à la sénescence ou à des phénomènes physico-chimiques) qu'elles subissent (Glenz, 2001).

Les modèles JABOWA et FORET sont les premiers modèles à avoir intégré ce type de simulation de la dynamique forestière. Ce sont des modèles de trouée qui ont donné lieu à beaucoup d'autres modèles forestiers que nous ne détaillerons pas ici (ZELIG, SPACE, DRYADES, SORTIE, CAPSIS ...) (Lett, 1999, Glenz, 2001, Coligny, com. pers., 2005).

Les GAP models de type JABOWA-FORET sont également à la base d'autres modèles développés pour répondre à une problématique locale précise. Il existe aujourd'hui des modèles qui intègrent notamment l'influence des feux, du réchauffement climatique, de la pollution atmosphérique sur la dynamique des forêts et sur la végétation en général. Par exemple, un module d'extension est en projet pour le modèle CAPSIS (Fig. 17) pour simuler les conséquences des tempêtes sur les forêts (site Internet du CIRAD Montpellier, 2005). Il n'est pas envisagé pour l'instant d'introduire dans CAPSIS un modèle de dynamique des forêts alluviales. Cependant, des nouveaux projets d'intégration démarrent régulièrement (plusieurs par an) et cela reste possible (Coligny, com. pers., 2005).



**Figure 17** – Aperçu du logiciel CAPSIS (d'après site Coligny, 2005)

#### 4.2.3.2.3 Les modèles de classes

Les modèles de classes fonctionnent sur le même principe que les modèles individuels : les modèles SWAMP (Phipps, 1979) et FORFLO (Pearlstone et al, 1985) sont des évolutions des modèles du type JABOWA (Glenz, 2001). Ce sont les deux seuls modèles opérationnels capables de simuler la végétation arborescente des zones humides et des plaines alluviales (Glenz, com. pers., 2005, Glenz, 2001).

Dans les modèles de classes, le regroupement d'individus sous forme de classes (par rapport à l'espèce par exemple) (Chiarello, 1998, Glenz, com. Pers., 2005) permet de simplifier l'approche de la dynamique des trouées. Les relevés de terrains moins contraignants entraînent une mise en œuvre plus aisée des modèles de classes par rapport aux modèles individuels.

Malgré leur intérêt certain, ces modèles ne prennent que partiellement en compte les phénomènes d'inondation et de hauteur de la nappe alluviale (Glenz, 2001). Les travaux en cours dans le cadre de la 3<sup>ème</sup> correction du Rhône en Suisse (Glenz, 2001) mettent en avant la nécessité de concevoir un modèle de prédiction de la végétation arborescente des plaines alluviales qui permette d'intégrer les processus hydrauliques mais aussi géomorphologiques.

#### 4.2.3.3 Autres types de modèles

Un programme de recherche sur les impacts de la désertification (au sens paysagé) liés au réchauffement climatique et aux activités humaines a été mis en oeuvre à l'échelle européenne (MEDALUS : Mediterranean Desertification and Land Use). Plus particulièrement, les modifications en cours sur les rivières et notamment leurs plaines inondables sont concernées par ce programme. C'est dans ce cadre que Brookes *et al.* ont récemment développé un modèle qui s'intéresse à la végétation alluviale. En effet, la végétation est très sensible au réchauffement climatique et aux activités humaines. La modéliser et simuler son évolution, c'est pouvoir ensuite évaluer son influence sur les processus d'inondation, d'érosion et de sédimentation qui à leur tour permettront de prévoir l'évolution générale des cours d'eau.

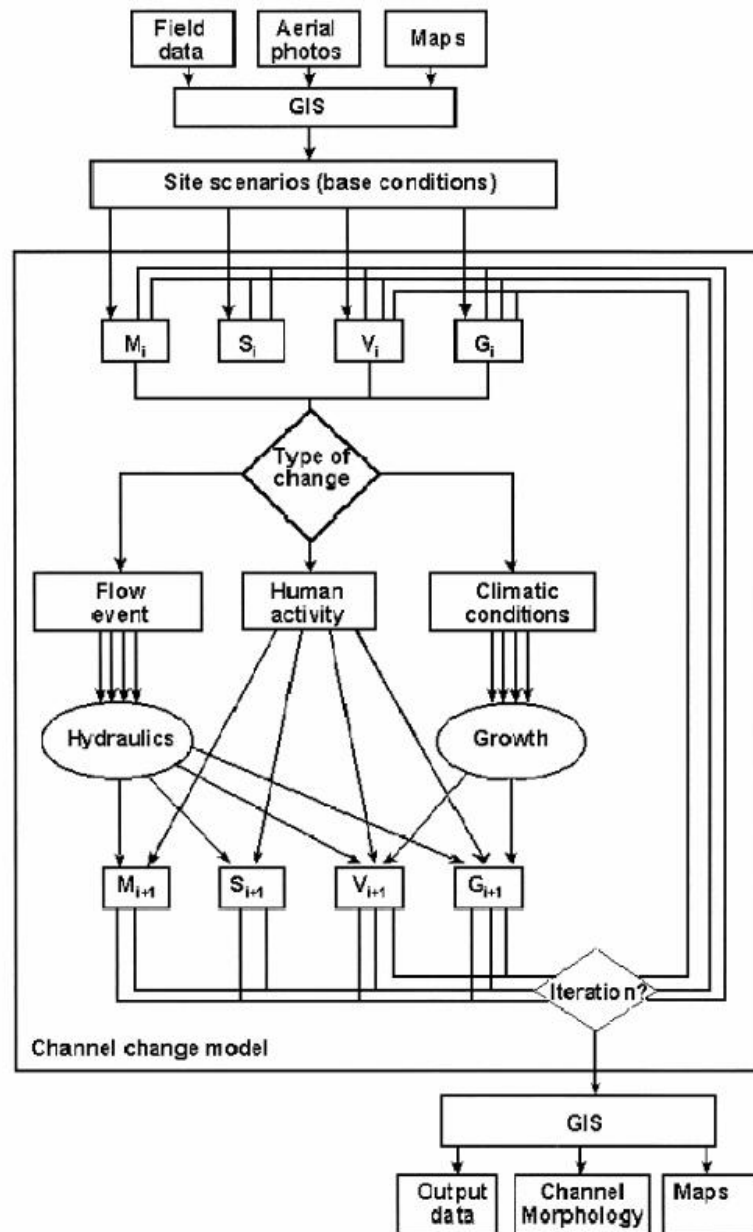
Ce modèle numérique s'appuie sur plusieurs modèles conceptuels (Fig. 18). Il permet de prévoir la végétation des strates herbacée et arbustive des vallées sur plusieurs décennies (Brookes *et al.*, 2000). Pour cela, le modèle fonctionne par itérations d'intervalles mensuels<sup>23</sup> et utilise une approche basée sur les automates cellulaires à l'aide d'une série de règles de transition<sup>24</sup> (Brookes *et al.*, 2000).

<sup>23</sup> Calculs successifs à partir de données mensuelles.

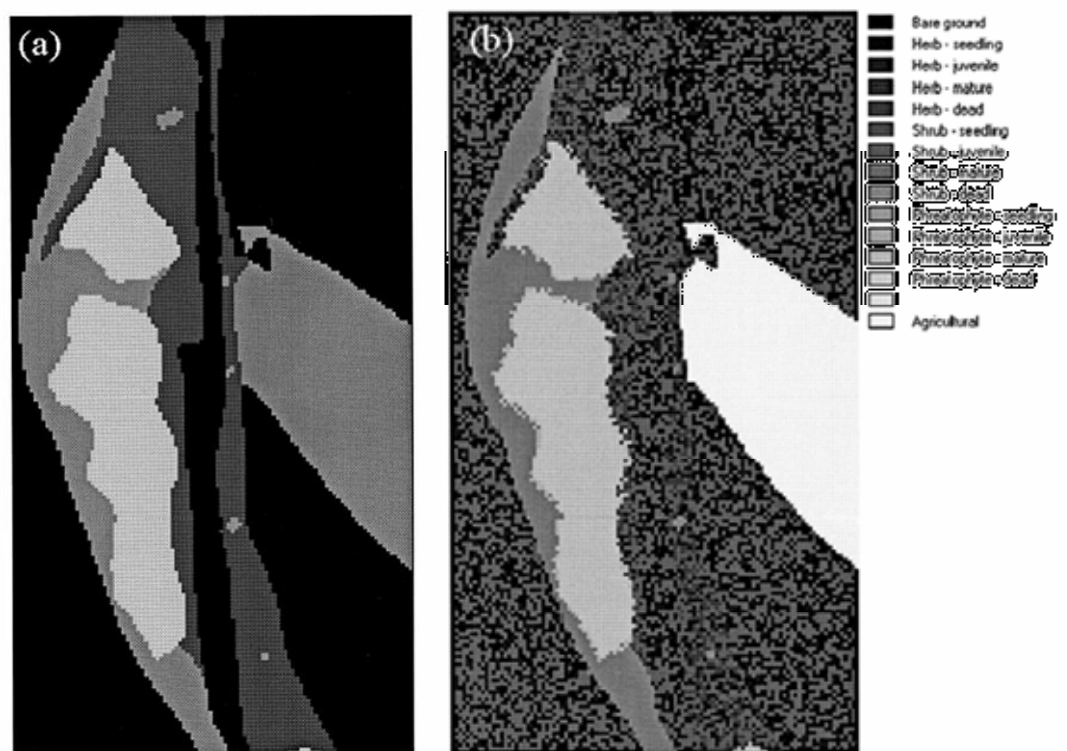
<sup>24</sup> Voir note de bas de page n°26.

Le modèle simule les processus de croissance, de mortalité, de germination et de stress dus aux conditions d'humidité ou de température (Fig. 19). Ce modèle simule également l'influence de la végétation sur l'hydraulique du cours d'eau et sa capacité à réduire les phénomènes d'érosion (Brookes *et al.*, 2000).

Une interface SIG\* permet d'entrer les données et de récupérer les simulation.



**Figure 18** – Modèle conceptuel général de Brookes *et al.* (2000).



**Figure 19** – Exemple d’entrée (a) et de sortie (b) d’un module de végétation lors d’une simulation après 10 ans. Simulation à partir des conditions climatiques mais pas à partir des évènements hydrauliques (d’après Brookes *et al.*, 2000).

## 5 DISCUSSION

### 5.1 Intérêts et limites des modèles

L'intérêt majeur des modèles de trouée est de constituer un bon outil de prévision de la dynamique végétale en fonction de conditions environnementales qui peuvent varier (lumière, température, humidité ...) (Lett, 1999, Glenz, 2001). Cela dit, pour que les simulations soient de qualité, il faut collecter beaucoup de données de terrain ce qui est contraignant et consommateur de temps (repérage et mesure des individus) (Chiarello *et al.*, 1998, Lett, 1999, Glenz, 2001). Cet inconvénient est moins apparent pour les modèles de trouée de dernière génération dont les calculs s'effectuent à partir de regroupement d'espèces sous forme de classes (Chiarello *et al.*, 1998).

Les GAP models sont généralement développés pour répondre à des problématiques locales ce qui ne permet pas de comparer leurs résultats (Lett, 1999). Dans leur forme d'origine, les modèles de trouée du type JABOWA-FORET simulent la végétation forestière à partir de parcelles indépendantes dont les interactions ne sont pas prises en compte. On dit alors que ces modèles ne sont pas spatialisés. Ils sont par conséquent inadaptés pour simuler des phénomènes comme les maladies qui se propagent dans l'espace (Lett, 1999). Les modèles spatialisés centrés individu<sup>25</sup> et les réseaux d'automates cellulaires<sup>26</sup> (apparus dans les années 90) permettent de supprimer cet inconvénient (Lett, 1999).

Les modèles de trouée appliqués aux forêts alluviales sont encore peu nombreux à être opérationnels. En dépit d'un intérêt certain, ils ne prennent que partiellement en compte les échanges directs avec la géomorphologie et l'hydraulique (Glenz, 2001). De plus, les phénomènes de submersion des plantes (anoxie), de ressources (nutriments) et de fluctuation de la nappe alluviale (Glenz, com. Pers., 2005, Glenz, 2001) ne doivent pas être négligés face aux processus allogènes classiques (inondations). Aucun modèle n'intègre aujourd'hui tous ces paramètres (Glenz, com. pers., 2005). Cependant, Glenz a partiellement répondu à cette

<sup>25</sup> Les modèles spatialisés centrés individu sont des Gap models qui reprennent les mêmes principes que les automates cellulaires mais les individus sont affectés de coordonnées (x, y) et les interactions avec les autres individus sont fonction d'une distance calculée (Lett, 1999).

<sup>26</sup> Les réseaux d'automates cellulaires sont des trames informatiques constituées de cellules dont chacune représente un individu. Chaque cellule a un état particulier (par exemple « vie » ou « mort »). Cet état est fonction de l'état des cellules voisines qui l'entourent et est défini par une règle de transition qui peut être déterministe (par exemple, si une cellule « vie » n'est entourée que par des cellules « vie », elle passe à l'état « mort ») ou stochastique (l'état de la cellule est fonction de probabilités). La trame est ainsi balayée suivant des pas de temps définis pour simuler la dynamique de la végétation (Lett, 1999).

demande en couplant un modèle hydraulique bidimensionnel<sup>27</sup> (2D) à un modèle écologique<sup>28</sup>. Le couplage avec un modèle géomorphologique n'est pas réalisé à ce jour (Glenz, com. pers., 2005).

Une autre discipline ayant un lien avec les méthodes numériques se développe. Les évolutions techniques importantes de ces dernières années en matière de télédétection (imagerie aéroportée et satellitale) laisse présager de nouvelles voies pour la modélisation de la végétation alluviale (Hotyat *et al.*, 2003). Néanmoins, comme pour les autres modèles numériques, la végétation herbacée sera difficile à prévoir.

On voit que les modèles numériques sont très complexes et qu'ils répondent à des objectifs bien précis. Ils restent l'affaire de spécialistes.

Une approche souvent plus abordable, est celle développée par les modèles conceptuels qui sont élaborés à partir de l'observation de la végétation (relevés phytosociologiques par exemple).

L'approche des modèles conceptuels est généralement plus fondamentale qu'opérationnelle. Ils répondent moins souvent à des besoins particuliers comparé aux modèles numériques et aident plutôt à comprendre les phénomènes de dynamiques des populations dans leur ensemble. Ils sont moins performants en terme de prévision de la végétation mais sont indispensables à l'élaboration des modèles numériques.

## 5.2 Evolution des modèles à venir

Les gestionnaires de cours d'eau voient dans les modèles en général des outils d'aide à la décision. C'est le cas à Valais en Suisse où les gestionnaires avec l'aide de scientifiques ont souhaité développer des modèles pour évaluer l'impact de leurs décisions dans le cadre de la 3<sup>ème</sup> correction du Rhône (prédictions à long terme jusqu'à 100 ans) (Glenz, 2001).

La modélisation de la végétation est un support pour comprendre d'autres phénomènes qui touchent particulièrement les gestionnaires comme par exemple l'évolution de la morphologie des cours d'eau. C'est ce besoin qui a entre autre motivé l'approche du fonctionnement de la végétation sous forme de modèles. Ces modèles ont dans un premier temps concernés la végétation arborescente car c'est elle qui logiquement paraît avoir le plus d'influence sur le comportement physique des cours d'eau comparée à la végétation herbacée. Il a été démontré

<sup>27</sup> Les modèles unidimensionnels (1D) travaillent avec un seul sens d'écoulement alors que les modèles 2D prennent en considération des vecteurs de courants ayant des sens qui peuvent être différents.

<sup>28</sup> Par exemple, un GAP model.

au milieu des années 90 que la végétation arborescente influence la qualité des eaux de surface (Ruffinoni *et al.*, 2003). La végétation arborescente est par conséquent bien étudiée et son rôle au sein des hydrosystèmes est aujourd'hui reconnu. Le rôle de la strate herbacée l'est en revanche beaucoup moins et les formations pionnières des plaines alluviales ne font pas ou très peu l'objet de modèles conceptuels et encore moins de modèles numériques. Pourtant, son influence sur le fonctionnement des hydrosystèmes est certaine tout autant que la végétation arborescente.

D'après Coffin et Urban (1993) le mode de compétition de la végétation pionnière est essentiellement lié aux ressources souterraines (eau des nappes et nutriments) et la végétation arborescente à la lumière ce qui entraîne des dynamiques totalement différentes. Cette différence est encore accentuée par le fait que la strate herbacée de plus petite taille influence l'humidité des sols et par conséquent l'environnement des espèces dominantes voisines (Bugmann *et al.*, 1996). C'est pourquoi la végétation alluviale exige deux types de modélisations différents : un pour la végétation herbacée et l'autre pour la végétation arborescente. Les modèles devront en plus tenir compte de l'influence des deux strates de végétation l'une sur l'autre.

On voit ainsi qu'une interdépendance et des liens existent entre des espèces mêmes très différentes et que la dynamique de la végétation alluviale n'a de sens que si elle est étudiée dans son ensemble : ceci est une retranscription du concept d'hydrosystème fluvial et les modèles quels qu'ils soient devront tendre vers cette exhaustivité pour apporter des outils efficaces d'aide à la gestion des cours d'eau.

## **6 CONCLUSION**

La végétation alluviale est un compartiment majeur des hydrosystèmes indispensable au bon fonctionnement des cours d'eau. L'étude de sa dynamique est nécessaire pour comprendre comment se composent, se distribuent et comment évoluent les communautés végétales dans le temps. Cette approche n'est possible que si l'on prend en considération les interactions avec les autres compartiments de l'hydrosystème (influence des niveaux d'eau par exemple). Comprendre le fonctionnement de la végétation alluviale, c'est renforcer dans les esprits son rôle sur les autres écosystèmes : il est nécessaire d'intégrer la végétation alluviale (strates arborescente et herbacée) au cœur des politiques de gestion des cours d'eau. Pour cela, les modèles sont de véritables outils utiles aux gestionnaires des cours d'eau pour comprendre, respecter et favoriser la dynamique naturelle des différentes communautés végétales.

## 7 BIBLIOGRAPHIE

- Agence de l'eau Rhin-Meuse, 2000 - Guide de gestion de la végétation des bords de cours d'eau. 54 p.
- Agences de l'eau, 1999 - La gestion intégrée des rivières, Graie, Vol 1/3, 252 pp
- Amoros, C. & Petts, G.E. (sous la direction de), 1993 – Hydrosystèmes fluviaux. Ed. Masson, Collection écologie, 300 p.
- Amoros, C., Bravard, J.P., Reygrobellet, J.L., Pautou, G., Roux, A.L., 1988 – Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écosystèmes. Bulletin d'écologie, 19, p. 531-546.
- Barbault, R., 1997 – Ecologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. 4<sup>ème</sup> édition. Masson, Paris.
- Barrat-Segretain, M.H., 1995 – Patch dynamics concept et végétation aquatique : stratégies de recolonisation de zones perturbées dans les anciens chenaux fluviaux. Thèse de l'Université Lyon 1, texte : 255 p.
- Botkin, D. B., Janak, J. F., *et al.*, 1972 - Some ecological consequences of a computer model on forest growth. Journal ecol. **60**: 849-872.
- Brookes, C.J., Hooke, J.M., Mant, J., 2000 - Modelling vegetation interactions with channel flow in river valleys of the Mediterranean region. Catena pp. 93–118
- Bugmann, H., Xiaodong, Y., *et al.*, 1996 - A comparison of forest GAP models: model structure and behaviour. Climate Change **34**: 289-313.
- Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997 - Competition and facilitation : a synthetic approach to interactions in plant communities, Ecology 78 : 1958-1965
- Capon, J.C., 2003 – Flow variability and vegetation dynamics in large arid floodplain : Cooper creek, Australia. Thesis of doctorate of Griffith University, 225 p.
- Chariello, E., Amoros, C., Pautou, G., Jolion, J.M., 1998 – Succession modeling of river floodplain landscapes. Environmental Modelling & Software 13, 75-85.
- Clements, F.E., 1905 - Research methods in ecology, University Publishing Company, Lincoln
- Clements, F.E., 1916 - Plant succession : an analysis of the development of vegetation, Carnegie Institute Publication, Washington, 242 : 1-512
- Coffin, D. P., Urban, D.L., 1993 - Implications of natural history traits to system-level dynamics: comparison of a grassland and a forest. Ecological Modelling **67**: 147-178.

- Cornier, T., 2002 – La végétation alluviale de la Loire entre le Charolais et l’Anjou : essai de modélisation de l’hydrosystème. Thèse de doctorat de l’Université de Tours, Tome 1, texte : 229 p., Tome 2, annexes : 241 p.
- Cornier, T., 2004 – Mémento d’initiation à la phytosociologie sigmatiste. Université de Tours, texte : 25 p
- Décamp, H., Fortuné, M., Gazelle, F., Pautou, G, 1998 – Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecol.* 1: 163-173
- Deléage, J.P., 1991 - Une histoire de l’écologie, La Découverte, collection Points Sciences, Paris, 330 p.
- Delpech, R., Dumé, G., Galmiche, P. & Timbal, J., 1985 – Typologie des stations forestières, vocabulaire. Institut pour le développement Forestier, Paris, 243 p.
- Gleason, H.A., 1917 - The structure and development of the plant association, *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44 : 463-481
- Glenz, C., 2001 - Predicting floodplain vegetation development considering ecological, geomorphological and hydrolic processes : case of 3rd Rhône Correction in Valais., 13 p.
- Grime, J.P., 1977 - Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionnary theory, *American Naturalist* 111 (982) : 1169-1194
- Hotyat, M., Liège, F., 2003 – De nouveaux outils pour une analyse des ripisylves à différentes échelles spatiales. In : *Les forêts riveraines des cours d’eau*. Institut pour le Développement Forestier, Paris. 1<sup>ère</sup> édition 2003. pp. 188-203.
- Johnson, B.L., Richardson, W.B., Naimo, T.J., L., 1995 – Past, present, and future concepts in large river ecology. *Bioscience* **45**(3) : 134-141.
- Junk, W., Bayley, P. B., *et al.*, 1989 - The flood pulse concept in river-flood-plain systems. *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **106**: 110-127.
- Lachat, B., Adam, Ph., Frossard, P.A., Marcaud, R., 1994 - Guide de protection des berges de cours d’eau en techniques végétales, Ministère de l’Environnement, D.I.R.EN. Rhône-Alpes : 143 p.
- Lett, C., 1999 – Modélisation et simulation de la dynamique des écosystèmes forestiers : des modèles agrégés aux modèles individuels spatialisés. Thèse de doctorat de l’Université de Strasbourg 1, texte : 234 p.
- Madiret, L., 1994 – La végétation rivulaire, facteur de contrôle du fonctionnement écologique des cours d’eau : influence sur les communautés benthiques et hyporhéiques et sur

les peuplements de poissons dans trois cours d'eau du Massif Central. Thèse de doctorat de l'Université de Lyon I, texte : 117 p.

-Madiret, L., 1995 – Rôle des formations végétales riveraines. Recommandations pour une gestion régionalisée. CEMAGREF de Lyon et Ministère de l'environnement. Rapport final – Convention 1/94, texte : 59 p.

-Malavoi, J.R., 2002 – Hydrologie et géomorphologie fluviale. In Bouchardy (ed.). La Loire. Delachaux et Niestlé, Paris, pp. 77-99

-Maman, L., 1998 – Témoin du fonctionnement écologique de la Loire : la végétation alluviale. La Loire et ses terroirs, N° 27, p. 29-32.

-Naiman, R.-J. et Décamps, H. - The Ecology and Management of Aquatic Terrestrial Ecotones, Unesco, Paris et Parthenon, p. 141-169.

-Pautou, G., Manneville, O., 1995 - Les éco-complexes : structure, fonctionnement, dynamique et gestion ; l'exemple de la plaine alluviale du Rhône entre Genève et Lyon, Centre de télé-enseignement universitaire de l'université Joseph Fourier, tome 61, maîtrise de sciences naturelles, unité de valeur 18, Grenoble : 1-233

-Pautou, G., Piégay, H., Ruffinoni, Ch., 2003 – Forêts riveraines, ripisylves ou forêts alluviales : un compartiment complexe de l'hydrosystème. In : Les forêts riveraines des cours d'eau. Institut pour le Développement Forestier, Paris. 1<sup>ère</sup> édition 2003. pp. 10-28.

-Pearlstine, L., H. McKellar, *et al.*, 1985 - Modelling the impacts of a river diversion on bottomland forest communities in the Santee river floodplain. *Ecological Modelling* **29**: 283-302.

-Phipps, R. L., 1979 - Simulation of wetlands forest dynamics. *Ecological Modelling* **7**: 257-288.

-Pinay, G., Décamps, H., Chauvet, H., 1990 – Functions of ecotones in fluvial systems, In : Bravard, J.P., Gilvear, D.J., 1993 – Structure hydro-géomorphologique des hydrosystèmes. In : Amoros C. & Petts G.E. (sous la direction de), 1993 – Hydrosystèmes fluviaux. Ed. Masson, Collection écologie, pp. 83-103.

-Pinay, G., Labroue, L., 1986 – Une station d'épuration naturelle des nitrates transportés par les nappes alluviales : l'aulnaie glutineuse. C.R. Acad. Sc., Paris 1986, 302, série III, 17, pp. 629-632.

-Ruffinoni, Ch., Pautou, G., 1996 – Ripisylves et forêts alluviales, des boisements d'avenir. Forêt Entreprise, 112, pp. 57-59.

- Ruffinoni, Ch., Trémolières, M., Sanchez-Pérez, J.-M., 2003 – Végétation alluviale et flux de nutriments : des liens interactifs. In : Les forêts riveraines des cours d'eau. Institut pour le Développement Forestier, Paris. 1<sup>ère</sup> édition 2003. pp. 135-154.
- Ruffonini, C., Gazelle, F., Deconchat, M., 1994 – Rôle des boisements riverains dans la prévention des pollutions azotées diffuses. Revue de l'agence de l'eau Adour-Garonne, Ecologie et gestion, pp. 39-44
- Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M., Cley, P.D., 1986- River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. Nature (Lond.) 322 : 254-486.
- Schumm, S.A., 1971 – Fluvial geomorphology ; channel adjustments and river metamorphosis. In River Mechanics, Shen H.W. ed., Vol. 1, Fort Collins, Colorado, 5.1-5.22.
- Shugart, H.H., West, D.C., 1977 – Development of an appalchian deciduous forest succession model an dits application to assessment of the impact of the chestnut blight. Journal of Environmental Management 5, p. 161-179.
- Tabacchi, E., Tabacchi, A.M., 1994 - La végétation riveraine et la gestion des systèmes fluviaux. Revue de l'agence de l'eau Adour-Garonne, Ecologie et gestion, p. 31-38.
- Thom, R., 1984 – Modèles physiques et biologiques de la singularité. Querelle de modèles. Cahiers S.T.S. Science – Technologie – Société. Editions du CNRS.
- Townsend, C.R., 1989 - The patch dynamics concept of stream community ecology. J. N. Am. Benthol. Soc. 8 : 36-50.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E., 1980– The river continuum concept. Can. J. Fish Aquat. Sci. **37**, 130-137
- Vanpeen-Bruhier, S., 1998 – Transformation des paysages et dynamique de la biodiversité végétale des écotones : un concept clé pour l'étude des végétations post-culturelles. L'exemple de la commune d'Aussois (Savoie). Thèse de Docteur de l'ENGREF, CEMAGREF Rhône Alsace et Franche-Comté : 168 p.
- Whittaker, R.H., 1953 - A consideration of climax theory : the climax as a population and pattern, Ecological Monographs 23 (1) : 41-78