Les inondations : facteur allogène évolutif d'un écosysteme riverain et ses influences sur les peuplements d'Invertébrés

Autor(en): **Mulhauser, Blaise**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **119 (1996)**

PDF erstellt am: **01.06.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-89444

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

LES INONDATIONS: FACTEUR ALLOGÈNE ÉVOLUTIF D'UN ÉCOSYSTEME RIVERAIN ET SES INFLUENCES SUR LES PEUPLEMENTS D'INVERTÉBRÉS.

EXEMPLE DE LA RIVE SUD-EST DU LAC DE NEUCHATEL (SUISSE)

BLAISE MULHAUSER

Muséum d'histoire naturelle. Rue des Terreaux 14, 2000 Neuchâtel, Suisse.

Mots-clés: Ecosystème riverain. Evolution allogène. Inondation. Invertébrés. Araignées. Carabes. Cloportes. Diplopodes.

Key-words: Lakeshore ecosystem. Allogenous evolutionary. Inundation. Invertebrates. Spiders. Ground-beetles. Woodlouse. Millipedes (Diplopoda).

Résumé

Née à la suite de la première correction des eaux du Jura suisse (1868-1888), la Grande Cariçaie, située sur la rive sud-est du lac de Neuchâtel, est le plus grand écosystème riverain naturel de Suisse. Refuge pour de nombreuses espèces animales et végétales rares, cette zone humide mérite d'être protégée. En juin 1987, une inondation importante, due à une série continue de précipitations, a noyé la moitié de la surface terrestre. Cette inondation, similaire au type d'inondations antérieures à la deuxième correction des eaux, fut une véritable aubaine pour comparer les situations dynamiques passée et actuelle. En observant les comportements d'adaptation des invertébrés des prairies et forêts marécageuses pendant cette période extraordinaire, il a été possible d'expliquer les différences entre ces situations. La conclusion du travail propose quelques scénarios d'évolution et leurs conséquences probables sur les peuplements d'invertébrés.

Summary: Inundations: allogenous evolutionary factors of a lakeshore ecosystem and it's influence on the invertebrate population. The example of the south-east shore of the lake of Neuchâtel (Switzerland).

The "Grande Cariçaie", the largest natural lakeshore ecosystem in Switzerland, is located on the south-east shore of the lake of Neuchâtel and was formed as a consequence of the first water correction that took place in the Swiss Jura (1868-1888). Place of refuge for numerous rare animal and plant species these wetlands deserve to be protected. In june of 1987 an important inundation due to a series of precipitations flooded half of the terrestrial surface. This inundation, similar to those anterior to the second water correction, was a true godsend permitting the comparison of the past dynamic situation to the present one. By observing, during this exeptional period, the behavioural adaptations of the invertebrates of the grass-land's and the riparian forests it was possible to understand the differences between these situations. The conclusion of the paper proposes some evolutionary scenarii and there probable consequences on the invertebrate population.

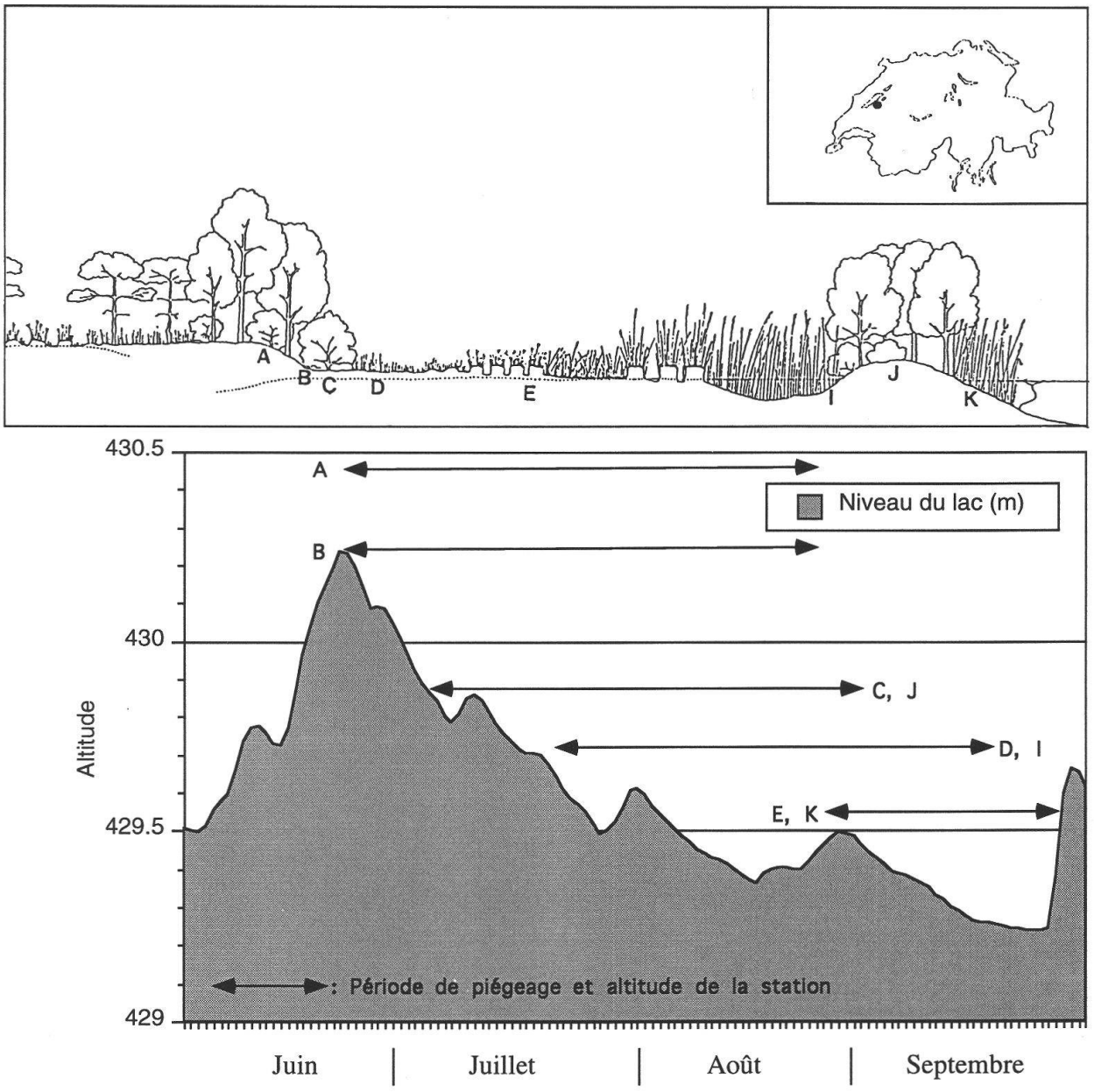
INTRODUCTION

La grande Cariçaie, vaste zone humide située sur la rive sud-est du lac de Neuchâtel (fig.1), au pied des premiers contreforts jurassiens, est un écosystème jeune, né à la fin du XIX ème siècle, à la suite d'une intervention humaine d'envergure qui modifia le régime des eaux de la partie jurassienne du bassin versant du Rhin. Cette première correction des eaux du Jura (1868-1888) fut réalisée afin de mettre en culture toute la région entourant les trois lacs subjurassiens, soit plus de 400 km2 de marécages (le Grand Marais). Bien que les populations animales et végétales s'effondrèrent, la plupart des espèces chassées du Grand Marais purent coloniser la grande Cariçaie qui venait d'être créée fortuitement. En effet, pour drainer les futures terres cultivables, les artisans de la correction des eaux durent abaisser le niveau général moyen de 2,7 m. Sur la rive sud-est du lac de Neuchâtel, cet abaissement suffit à exonder une première série de hauts-fonds constitués soit par des bancs de molasse d'eau douce inférieure, soit par des matériaux d'accumulation provenant des falaises molassiques à l'amont.

Entre 1888 et 1965, les prairies marécageuses ont connu un développement prospère, grâce aux inondations régulières que l'homme ne pouvait contrôler. C'est justement afin d'éliminer les causes de ces inondations que celui-ci perfectionna son système de régulation des débits lors de la deuxième correction des eaux du Jura (1965-1973). Aujourd'hui, l'amplitude moyenne des variations est inférieure à 0,8 m (période 1973-1991), tandis qu'elle se situait aux alentours du mètre et demi entre les deux corrections (1889-1964). La conséquence de ce nouveau régime est l'accélération du processus d'embroussaillement dans les parties les plus atterries du marais. Comme d'autre part le processus d'érosion, débuté au lendemain de la première correction, ne semble pas se stopper sans mesures de gestion, le marais non boisé est entamé par les deux bouts et sa biocénose menacée de disparition à moyen terme.

On remarque que depuis sa naissance, l'écosytème riverain a subi une évolution constante, mue par des processus naturels (embroussaillement et érosion) liés aux activités humaines. Cela contribue à modifier constamment la physionomie du paysage. Par une approche systémique portant sur l'hydrologie, la nature du sol et des plantes, l'homme a découvert un système remarquablement diversifié malgré sa jeunesse (BUTTLER & GOBAT, 1991; BUTTLER, 1992). Dans la première étape de cette étude, deux modèles de succession autogène de la végétation ont pu être définis (BUTTLER, 1987), selon qu'on se situe sur de la molasse ou sur des sédiments lacustres. Ces modèles semblent être des images assez fidèles du reste des composantes biocénotiques (MULHAUSER, 1989). Cependant, malgré la complexité de la recherche, ils restent modestes, ne permettant de ne relever que certains stades de l'hydrosère. Si nous voulons poursuivre nos investigations pour une meilleure compréhension de la dynamique de l'écocomplexe (but pratique: comprendre pour mieux protéger), il faut se rendre à l'évidence que le facteur autogène évolutif de la végétation est subordonné au facteur allogène (non généré par le système palustre) de l'hydrodynamisme lacustre. Il est par conséquent délicat de présenter des modèles dissociés de succession autogène et succession allogène du milieu.

En juin 1987, une inondation exceptionnelle s'est produite sur la rive sud du lac de Neuchâtel, présentant des caractères similaires aux inondations observables avant la deuxième correction. Ce fut une aubaine



Sol et végétation des stations:

A	Aulnaie blanche (*Alnetum incanae*) sur gley oxydé peu humifère
B	Aulnaie blanche (*Alnetum incanae*) sur gley oxydé peu humifère
C	Aulnaie blanche (*Alnetum incanae*) sur gley oxydé peu humifère
D	Prairie à choin (*Orchio-Schoenetum nigricantis*) sur gley oxydé humifère à hydromull
E	Prairie à laîche élevée (*Caricetum elatae*) sur gley réduit à anmoor
I	Roselière (*Scirpo-Phragmitetum communis*) sur gley tourbeux réduit à anmoor
J	Saulaie blanche (*Salicetum albae*) sur dune de sable
K	Plage de sable nue à proximité d'une roselière lacustre (*Scirpo-Phragmitetum communis*)

Fig. 1: Localisation de la zone d'étude, description des conditions hydrologiques en été 1987 et description du sol et de la végétation des stations prospectées.

permettant d'apprécier les capacités d'adaptation à l'inondation des invertébrés des différents milieux ou, autrement dit, de comprendre l'importance d'un facteur allogène sur la dynamique et l'évolution d'une biocénose.

MÉTHODES DE TRAVAIL

A. Méthode de récolte des données:

Les investigations sur les invertébrés se sont faites grâce à l'utilisation d'un piège d'activité du type Barber (Pitfall traps: UETZ & UNZICKER, 1976; ADIS, 1978). Au paroxysme de l'inondation (23 juin 1987: fig. 1), nous avons instauré en forêt une station de piégeage (B) constituée de 7 pièges d'interception disposés en ligne, en bordure non inondée de la limite séparant le domaine aquatique du domaine terrestre. Plus en amont, une autre station de piégeage constituait la référence (A). Au fur et à mesure de la baisse du niveau de l'eau, 6 autres stations ont été placées sur le transect de rive palustre (C, D, E, I, J, K) jusqu'au bord du lac (K). En outre, la plupart de ces stations (C, D, E, J) ont fait l'objet de piégeages réguliers durant plusieurs mois **avant et après** l'inondation. Des résultats comparatifs ont ainsi pu mettre en évidence des différences (fig. 3). Enfin, des observations "in situ" (species counting in situ: SOUTHWOOD, 1978) ont permis de compléter les données.

B. Méthode d'analyse des données:

Les résultats des piégeages ont été exploités par différentes méthodes d'analyse statistique courantes telles que analyse factorielle des correspondances (AFC: BENZECRI, 1973), groupement à liens complets d'espèces (LEGENDRE & LEGENDRE, 1979) et contrôle de la validité de certaines valeurs quantitatives. Les analyses se basent sur la présence ou l'absence des espèces dans les différents sites. Toutefois, les espèces piégées sporadiquement n'ont pas été retenues, afin d'atténuer l'effet trompeur du double zéro (LEGENDRE & LEGENDRE, 1979). Les codes des présences tels qu'ils sont présentés dans le tableau 1 tiennent compte de la proximité existant entre l'invertébré et la zone inondée. Ainsi, le code "Zéro" indique que l'espèce est présente dans le secteur d'inondation immédiat (entre 0 et 2 mètres). Dans l'analyse factorielle, sa valeur discriminante est plus élevée que l'absence d'une espèce.

DESCRIPTION DU SITE D'ÉTUDE

Depuis la deuxième correction des eaux du Jura, la courbe du niveau des nappes passe par un maximum entre mi-mai et début juillet et par un minimum en hiver. La courbe moyenne des niveaux, calculée durant la période 1973-1990, situe son maximum à l'altitude de 429,45 m. Cette situation ne permet plus d'inonder périodiquement les parties atterries du système marécageux - les forêts par exemple ne sont qu'exceptionnellement inondées par des eaux d'origine lacustre. L'une des ces exceptions s'est produite au printemps 1987, suite à une série de fortes précipitations entre mai et juillet (écart par rapport aux valeurs normales: +40% en mai, +110% en juin et +80% en juillet). L'homme - malgré des moyens techniques importants - n'ayant pas réussi à contrôler les débits des eaux du Jura, la montée de la nappe s'est produite très rapidement depuis le 3 juin (fig. 1). Elle a atteint un premier pic situé à 429,75 m d'altitude à la mi-juin, puis un second à 430,25 m dans la nuit du 22 au 23 juin. Dès cette date, le niveau est descendu assez progressivement pendant un mois, avant d'atteindre sa position normale au début du mois d'août.

En outre l'écart entre le niveau minimal du lac (428,98 m le 26 janvier) et le niveau maximal (430,25 m le 23 juin) en 1987 est égal à 1,27 m, ce qui correspond à une variation annuelle tout à fait banale de la période précédant la deuxième correction des eaux du Jura.

RÉSULTATS

Les groupements d'espèces dans les milieux

Le tableau 1 donne un premier aperçu sur l'occupation des différents milieux de l'écocomplexe riverain par les Araignées, les Carabes et les Cloportes. En période d'inondation, lorsque les forêts sont noyées (stations B, C, J: fig. 1), les espèces forestières s'enfuient (*Agroeca brunnea, Pardosa lugubris, Trochosa terricola, Abax ater, Armadillidium opacum*, etc.). Elles sont remplacées par des espèces des prairies marécageuses telles que *Pardosa prativaga, Arctosa leopardus, Pirata piraticus, Pirata latitans, Antistea elegans, Oodes helopioides, Agonum moestum, Agonum thoreyi, Carabus granulatus*. Après la baisse des nappes et malgré l'isolement de l'écosystème riverain (bande de 40 km de long bordée à l'est par une falaise de molasse et à l'ouest par le lac), quelques espèces pionnières euryèces des prairies à végétation peu dense peuvent venir sporadiquement s'installer dans les zones non boisées (*Erigone atra* et *Oedothorax fuscus* au mois d'août). D'autres euryèces telles que *Pachygnatha clercki, Erigone dentipalpis, Oedothorax apicatus* ou *Oedothorax fuscus* préfèrent se cantonner à la zone de battement des vagues sur la plage de sable, à proximité de la roselière.

Après élimination des espèces capturées de façon trop sporadiques, un groupement à liens complets des Araignées, Carabes et Cloportes (fig. 2b) permet d'affiner le jugement apporté sur le comportement migratoire des espèces. Au niveau 1,25 de l'échelle de similarité utilisée (scission selon un choix subjectif), 11 groupes d'espèces se distinguent.

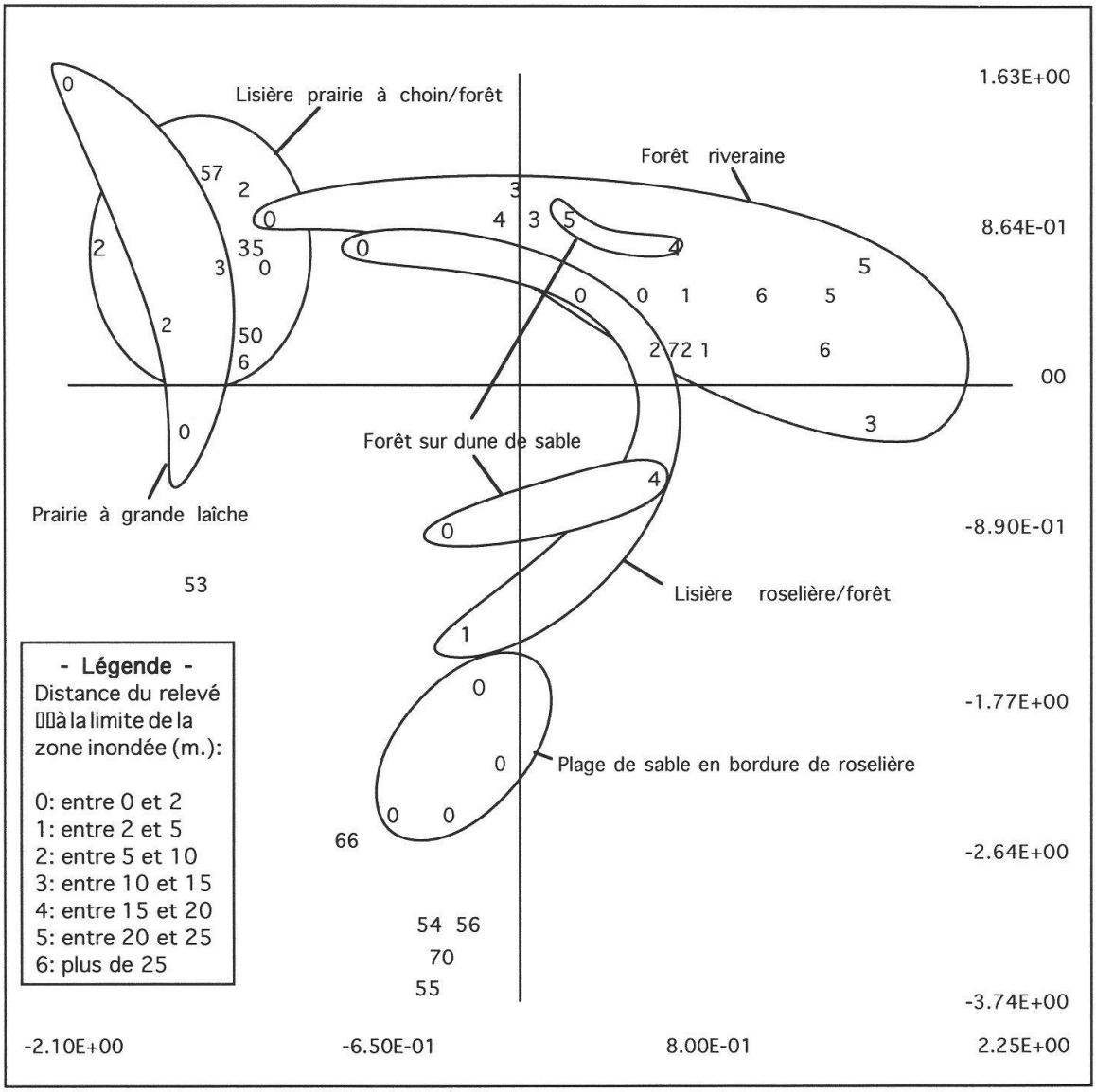
Il s'agit tout d'abord, depuis le haut de la figure, de deux groupes d'espèces forestières (34/35/59 et 73/72/74) qui subissent l'inondation subitement. Ces espèces restent dans le milieu jusqu'à ce que l'eau vienne l'inonder. Le premier groupe est constitué de deux Araignées et un Carabe ne vivant pas dans la forêt sur dune de sable. Leur possibilité de déplacement rapide leur permet de fuir au dernier moment, ce qui n'est pas le cas des Cloportes constituant le deuxième groupe (voir ci-dessous et figure 3).

Le troisième groupe (61/50/57/35/44/67) comporte des espèces du marais non boisé qui suivent le battement de la nappe. Elles peuvent donc coloniser temporairement les milieux boisés et sans doute, le cas échéant s'y reproduire. Plusieurs de ces espèces sont des Lycosidés (Araignées) dont les femelles portent leur cocon au bout de leurs filières, puis leurs jeunes sur le dos. Cette caractéristique éthologique permet de sauver ponte et jeunes en cas d'inondation subite.

Le quatrième groupe (47/46/40/45/60/39/48/37/36/38) est constitué d'espèces exclusivement forestières qui ne supportent pas l'inondation (c'est par exemple le cas pour *Trochosa terricola*). Il en va de même pour *Platynus obscurus* (65) et *Leptyphantes flavipes* (49) qui sont des espèces forestières de lisière (groupe 7).

Les groupes 5 (64/43/62/41) et 6 (58/42) sont formés par des espèces ubiquistes, qui peuvent, selon les conditions d'inondation, occuper indifféremment les marais non boisés, la lisière boisée ou la forêt.

Le huitième groupe (52/51) est composé de deux espèces des prairies qui supportent bien l'inondation: durant la période délicate, *Bathyphantes gracilis* reste cantonnée dans les hautes herbes des prairies à grande laîche et *Pirata piscatorius* chasse à la surface de l'eau ou sous l'eau. Les espèces du neuvième groupe supportent également très bien l'inondation, mais préfèrent les zones de substrat nu ou à herbe rase plutôt que les prairies à végéta-



Espèces les plus discriminantes:

35 *Pardosa prativaga* (Araignée)
50 *Antistea elegans* (Araignée)
53 *Pirata tenuitarsis* (Araignée)
54 *Pachygnatha clercki* (Araignée)
55 *Erigone dentipalpis* (Araignée)
56 *Trochosa ruricola* (Araignée)
57 *Pirata sp.* immatures (Araignée)
66 *Platynus ruficornis* (Carabe)
70 *Chlaenius vestivus* (Carabe)
72 *Ligidium hypnorum* (Cloporte)

Fig. 2a: Analyse factorielle des correspondances des relevés par type d'habitat et vision de l'effet de dislocation des groupes forestiers dû à l'inondation. Groupements à liens complets des espèces et indication des dix espèces les plus discriminantes.
NB: les numéros précédants les noms d'espèces sont des codes utilisés pour les analyses et qui sont repris dans le texte.

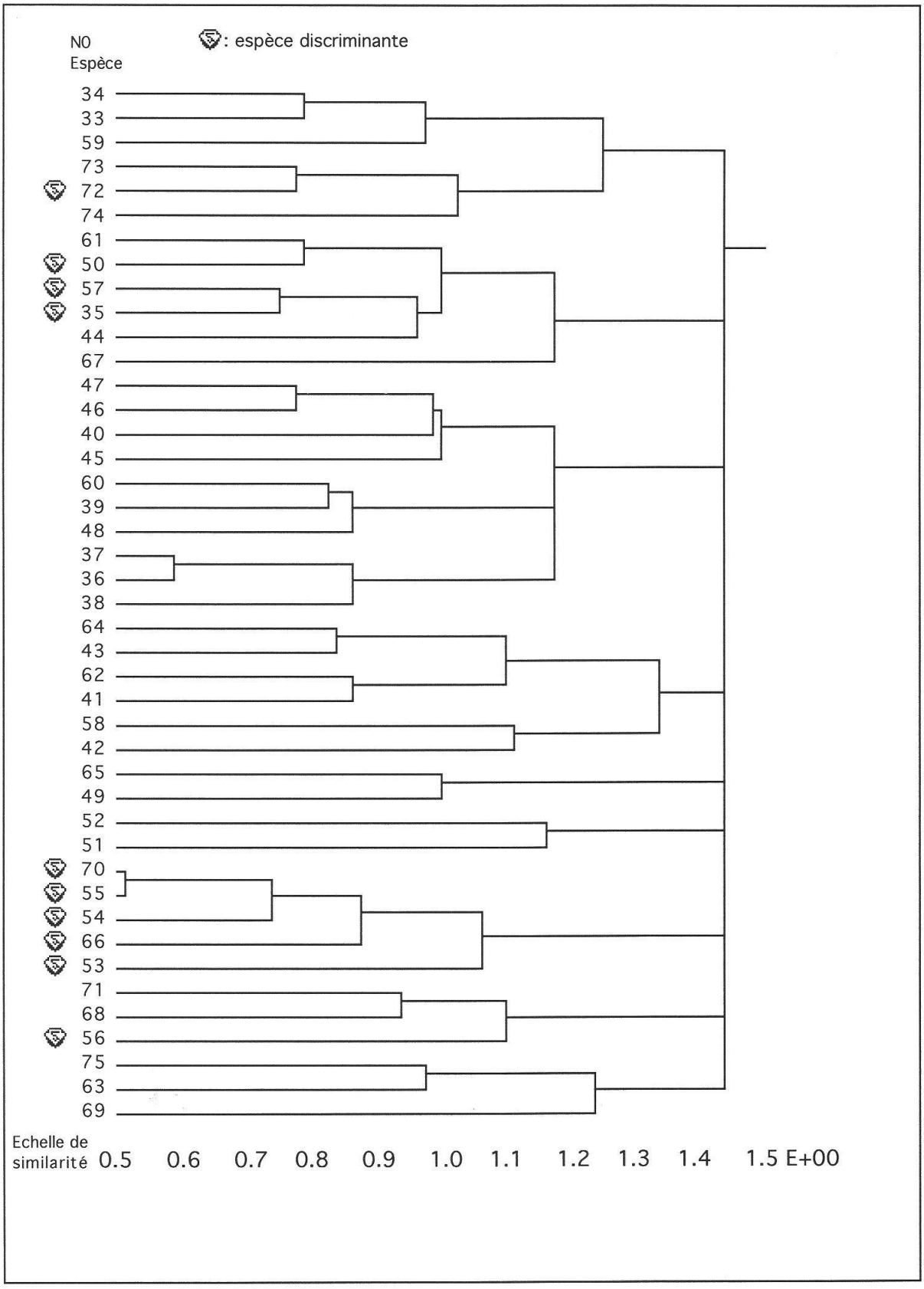


Fig. 2b: Groupements à liens complets selon la matrice de ressemblance calculée par produit croisé sans centrage.

tion dense. Ces espèces de Carabes (70/66) et d'Araignées errantes (55/54/53) chassent en courant derrière leurs proies. Dans la Grande Cariçaie, elles se sont spécialisées dans la capture des insectes imprudents vivant sur les plages de sable et blessés par le ressac des vagues. Quelques espèces des groupes 10 et 11 (*Trachelipus rathkei* et *Porcelio scaber*) constituent d'ailleurs des proies potentielles du groupe 9.

ADAPTABILITÉ DES DIFFÉRENTS GROUPES À L'INONDATION

L'analyse factorielle des correspondances des groupements d'espèces (fig. 2a) entérine les différentes réponses des groupes vis-à-vis d'une inondation prolongée. On obtient une image très parlante des effets de l'inondation sur les peuplements d'invertébrés en dessinant les limites des ensembles de chaque station; c'est-à-dire en regroupant les prélévements par milieu. Les petits ensembles ovales contiennent des peuplements stables, alors que les ensembles en forme de banane allongée (ou pire, divisés en deux) montrent un changement des peuplements.

Les peuplements d'invertébrés des prairies à laîche et à choin ainsi que les peuplements d'invertébrés des plages de sable restent stables pendant toute la période de piégeage. Par contre, nous observons une forte dislocation dans la composition des peuplements d'invertébrés forestiers durant l'inondation. Lors de cet événement, l'image du peuplement vivant dans la forêt est presque semblable à celui existant dans la prairie: la plupart des espèces strictement forestières ont disparu (voir aussi tableau 1). Ainsi donc, à la suite d'un événement allogène, un milieu à végétation stable n'offre plus la même image biocénotique qu'auparavant.

Les graphiques de la figure 3 montrent l'évolution (avant et après l'inondation) des effectifs des espèces d'invertébrés les plus représentatifs de trois milieux: la saulaie sur dune de sable (station J), la prairie à choin sur gley oxydé (station D) et l'aulnaie blanche sur gley oxydé (station B). Lors de l'inondation de 1987, la dune de sable se retrouve entièrement sous l'eau. La forêt est isolée; aucun contact boisé n'existe avec d'autres zones forestières à l'amont. Quelques groupes d'animaux survivent tant bien que mal en grimpant aux arbres (Fourmis, Mollusques) ou s'enfuient par la voie des airs (certains Carabes, Insectes volants). Les espèces typiquement terrestres ont beaucoup plus de peine. Ainsi, dans la station J que l'on peut considérer comme une île forestière entre le lac et les prairies marécageuses, les peuplements d'espèces découpeuses de litière qui étaient abondants avant la montée des eaux, disparaissent dès l'immersion totale du milieu. Trois mois après le retour à la normale du niveau de l'eau, aucune donnée n'atteste la présence de ces espèces de Diplopodes et Cloportes dont certaines sont rares à l'échelle du pays (*Ophyiulus pilosus* notamment). Même les peuplements d'Araignées présentent des difficultés de recolonisation. Bien que les données ne soient que très partielles, Collemboles, Acariens et larves d'Insectes subissent des pertes très importantes. La biocénose du milieu est bouleversée.

Dans la prairie à choin, l'histoire n'est pas pareille: les espèces caractéristiques étant capables de réagir de manière plus favorable à une période d'inondation prolongée. C'est particulièrement vrai pour les espèces d'Araignées errantes (*Pirata sp., Pardosa prativaga, Antistea elegans*) et les Carabes. Par contre les quelques Diplopodes sporadiques venus de la forêt avoisinante disparaissent.

Enfin dans l'aulnaie blanche, le scénario est très différent de celui présenté pour les peuplements vivant dans la saulaie sur

Stations	AAAABBBBCCCCDDDDEEEEIIIIJJJJKKKK
Série de piégeage	12341234234534564567345623454567
Araignées:	
33.*AGROECA BRUNNEA*	1...0..6...5.....
34.*ZORA SPINIMANA*	1...0.....
35.*PARDOSA PRATIVAGA*	1...02..0...0226.0230.....
36.*PARDOSA LUGUBRIS*	13.60....3.....0...
37.*TROCHOSA TERRICOLA*	13.60..6.....0...
38.*EURYOPIS FLAVOMACULATA*	13.....
39.*AGRAECINA STRIATA*	.35.02.....0..4....
40.*CICURINA CICUR*	.3..0.....
76.*ZELOTES PEDESTRIS*	....0.....
41.*ARCTOSA LEOPARDUS*	.3..02..03....26..23.0.....0.
42.*PIRATA PIRATICUS*	....0.....02...1.0.....
43.*PIRATA HYGROPHILUS*	....02..0..5.....0.....
44.*PIRATA LATITANS*	....0...0....226...30....3.....
77.*WALCKENAERIA OBTUSA*	....0.....
45.*WALCKENAERIA ATROTIBIALIS*	.3....5.....
46.*MYRMARACHNE FORMICARIA*	.3.....0.
47.*SEGESTRIA SENOCULATA*	.3.....
48.*DIPLOCEPHALUS LATIFRONS*	.3...2.....
78.*AGELENA LABYRHINTICA*	.3.....
49.*LEPTYPHANTES FLAVIPES*	.....2.....4.....
79.*DIPLOSTYLA CONCOLOR*	.....2.....1.....0000
50.*ANTISTEA ELEGANS*	.....0..5.226.023....0.....00
80.*ZELOTES LUTETIANUS*	.....0.....
81.*TROCHOSA SPINIPALPIS*	.....0.....
51.*PIRATA PISCATORIUS*	.....6.0..0.....0..
52.*BATYPHANTES GRACILIS*	.....2.0.....
82.*LEPTYPHANTES PALLIDUS*	.....5.....
53.*PIRATA TENUITARSIS*	.....2....2.....00.0
83.*ERIGONE ATRA*	.....2.....
84.*OEDOTHORAX FUSCUS*	.....0.....
85.*MICRONETA VIARIA*	.....4.....
54.*PACHYGNATHA CLERCKI*	.....1.....000.
55.*ERIGONE DENTIPALPIS*	.....000.
86.*OEDOTHORAX APICATUS*	.....0...
87.*OEDOTHORAX RETUSUS*	.....0..
88.*CLUBIONA PHRAGMITIS*	.....0..
89.*PARDOSA HORTENSIS*	.....2.....
56.*TROCHOSA RURICOLA*	00
90.*PHRUROLITUS FESTIVUS*	.....0.
91.*SINGA HAMATA*	0
57.*PIRATA IMM*	1.....03...22.00230.....
Carabes:	
58.*OODES HELOPIOIDES*	1...0.....0..6.....0...0...
59.*ABAX ATER*	1.5.025..3.5.....
60.*PTEROSTICHUS STREENUS*	.3..02.....2.....03.....
61.*AGONUM MOESTUM*	....02.603.50226.02300110..40000
62.*AGONUM THOREYI*	....0...0.4...2.....0.....00.
63.*CARABUS GRANULATUS*	....0...0.....6...3..1....4.0.0
64.*CHLAENIUS TIBIALIS*	....0...0.....
65.*PLATYNUS OBSCURUS*	.....256..4.....344.0..
92.*PTEROSTICHUS OVOIDEUS*	.....2.....
93.*PTEROSTICHUS MINOR*	.....0...0.....0.....4.....
66.*PLATYNUS RUFICORNIS*	.....0.....0...0000
67.*PTEROSTICHUS VERNALIS*	.....34..22.....
68.*PTEROSTICHUS ANTHRACINUS*	.....0..4..0.
94.*LORICERA PILICORNIS*	.....3.....
95.*ABAX OVALIS*	.....4.....
96.*PTEROSTICHUS NIGER*	.....2.....
69.*TRECHUS SECALIS*	.....5.....4....
97.*CHLAENIUS TRISTIS*	.....0.....
98.*BADISTER PELTATUS*	.....1.....
70.*CHLAENIUS VESTIVUS*	0000
99.*AGONUM LUCENS*	.....0...
100.*ANISODACTYLUS BINOTATUS*	.....0..
Cloportes:	
71.*TRACHELIPUS RATHKEI*	13...2.....6.....0.440.00
72.*LIGIDIUM HYPNORUM*	1.56025..345.....0011.3.40.00
73.*ARMADILLIDIUM OPACUM*	13560256.....0.11...4...0
74.*TRICHONISCUS PUMILLUS*	1..6.....00.....0
75.*PORCELLIO SCABER*	.3.....4.0.0
101.*PORCELLIUM CONSPERSUM*	.....4.....

Légende:

Code des stations:

voir fig.1-

Codes des séries de piégeage:

1 23-25.6
2 2-4.7
3 20-22.7
4 25-27.8
5 31.8-2.9
6 18-20.9
7 23-25.9

(N.B.: par station, 4 séries de piégeage ont été effectuées, se situant dans la période d'étude définie par une flèche ◄──► dans la fig.1-)

Codes des présences (de 0 à 6) selon la distance du relevé à la limite de la zone inondée:

0 de 0 à 2 m.
1 de 2 à 5 m.
2 de 5 à 10m.
3 de 10 à 15m.
4 de 15 à 20m.
5 de 20 à 25m.
6 plus de 25m.

Tab. 1: Présence codifiée des espèces d'araignées (Aranea), de carabes (Carabidae) et de cloportes (Isopoda) dans les différentes stations en fonction de leur distance à la limite de la zone inondée.

dune de sable. Bien que le milieu soit inondé pendant une longue période, il existe toujours une zone forestière de contact, située en amont et qui reste non immergée durant toute l'année. Cette zone constitue de toute évidence un refuge pour les espèces qui fuient l'inondation. Par conséquent, la recolonisation du milieu par les peuplements respectifs est assez rapide.

DISCUSSION

Peu d'études ont été menées concernant les effets de l'inondation sur la biocénose d'un écosystème riverain et plus particulièrement sur les peuplements d'Invertébrés. Cela provient essentiellement du fait de l'imprévisibilité de la montée des eaux. Nous pouvons toutefois citer les références de quelques articles sur les Araignées (SUDD, 1972; ROVNER, 1986; ROVNER, 1987; DECLEER, 1988), les Carabes (ANDERSEN, 1968; ZULKA, 1989), les Cloportes (VERHOEFF, 1920; HEROLD, 1925; ZULKA, 1989; ZULKA, 1991) et les Diplopodes (VERHOEFF, 1926; VAITILINGHAM, 1960; HEYDEMANN, 1967; ZULKA, 1989; ZULKA, 1991).

Bien qu'étudiant les Araignées d'un marais salant, SUDD (1972) livre d'intéressantes remarques sur quelques espèces présentes aussi dans la Grande Cariçaie. Il note ainsi que, parmi les espèces euryèces des prairies à végétation peu dense (roselières, zones fauchées, agroécosystèmes) *Oedothorax fuscus* s'adapte bien aux conditions fluctuantes de la nappe d'eau, tout comme l'espèce diplochrone *Pachygnatha clercki* et *Oedothorax apicatus*, quoiqu'il n'existe aucune corrélation significative avec la fréquence de l'inondation. En testant en laboratoire la submersion prolongée de plusieurs espèces, DECLEER (1988) s'est rendu compte que, parmi les espèces citées ci-dessus, seule *Pachygnatha clercki* pouvait survivre à un bain forcé de plusieurs jours. Les espèces plus caractéristiques des zones marécageuses (*Pirata piraticus* et *Antistea elegans* notamment) pouvaient également supporter une longue période d'inondation, Parmi les espèces les mieux adaptées, il faut citer *Allomengea vidua* dont les effectifs augmentent après chaque inondation. Cette espèce est du reste citée comme caractéristique des prairies humides inondables (MULHAUSER, 1989). Par contre, si un entretien (fauchage) s'effectue presque simultanément à la montée des eaux, ce cataclysme entraîne une chute des effectifs chez *Pachygnatha clercki* et *Allomengea vidua*, mais n'a pas d'incidence sur des espèces vivant à la surface du sol, en bordure de la zone inondée, telles que *Antistea elegans, Pirata piraticus, Pirata hygrophilus* (MULHAUSER, 1993; DECLEER, 1988). Dans les zones humides en contact avec des zones agricoles, cette situation profite à des espèces pionnières euryèces telles que *Erigone atra, Oedothorax fuscus, Pardosa amentata* et *Batyphantes gracilis*. DECLEER (1988) n'a pas fait d'étude sur les espèces forestières, faute de milieu d'observation propice. Par contre, SUDD (1972) démontre qu'il existe une corrélation entre la chute des effectifs de l'araignée sciaphile *Trochosa terricola* et la fréquence des inondations.

Chez les Carabes, la plupart des espèces ne semblent pas affectées par les périodes d'inondation. *Platynus obscurus*, *Bembidion spp.* ou *Agonum spp.* sont des espèces très mobiles qui quittent les lieux durant la période de hautes eaux et réapparaissent lorsque le niveau de la nappe a suffisamment baissé (ZULKA, 1989). Quant aux larves, pupes et oeufs, ils survivent à de longues périodes de submersion (ANDERSEN, 1968). Lorsque l'eau est froide (4-8 C°), c'est aussi le cas de quelques adultes (*Dyschirius globosus, Bembidion spp.*).

Concernant Cloportes et Diplopodes, ZULKA (1991; 1992) a remarqué que - dans un écosystème fluvial - il existait une

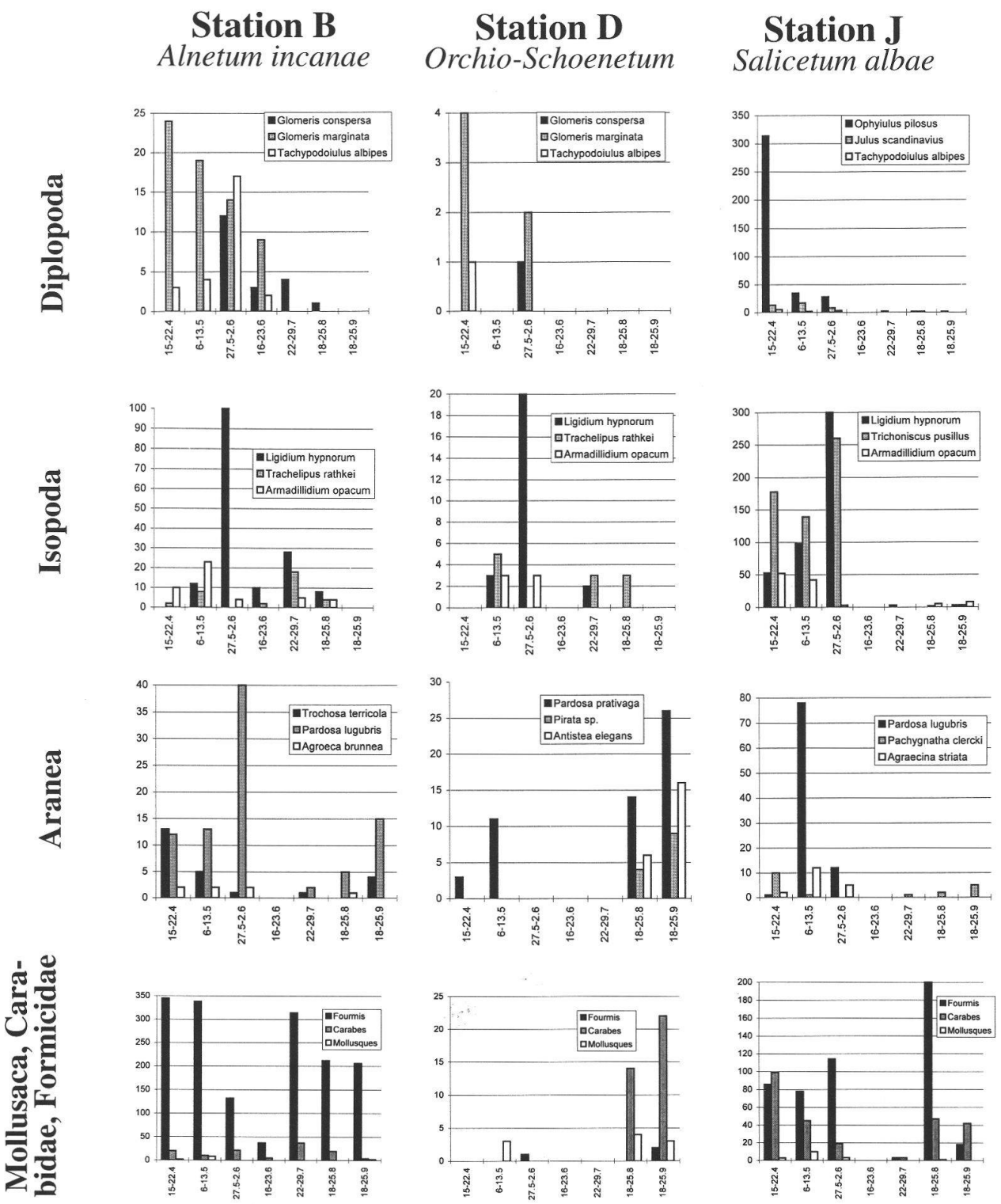


Fig. 3: Evolution des effectifs de différents groupes et espèces d'invertébrés au cours du temps (effet de l'inondation de juin).
En abcisse sur les histogrammes: périodes de piégeage (7 jours); en ordonnée: nombre d'individus capturés à l'aide de 9 pièges d'interception. Attention! les échelles sont variables.

faune typique des forêts alluviales régulièrement inondées (*Salicetum albae / Auengley* et *Leucojo-Fraxinetum / Auengley*) très différente de celles des forêts soustraites au régime fluctuant de la nappe; que le sol soit asséché (*Querco-Ulmetum carpinetosum/Tchernosem*) ou qu'il soit constamment gorgé d'eau (*Alnetum glutinosae* Torf). Ainsi, *Polydesmus denticulatus* (Diplopode), *Leptoiulus minutus* (Diplopode), *Hyloniscus riparius* (Isopode) et *Trachelipus rathkei* (Isopode) sont des espèces supportant une longue période d'inondation au contraire de *Ophyiulus pilosus* (Diplopode), *Julus scandinavius* (Diplopode) ou *Armadillidium sp.* (Isopode) [illegible]ents dans la forêt sur dune de sable de la Grande Cariçaie. Les expériences menées en laboratoire rapportent (pour différentes températures et teneur en oxygène de l'eau) une tolérance à la submersion totale pouvant atteindre un mois et demi chez *Polydesmus denticulatus, Leptoiulus minutus* et *Trachylipus rathkei* (à une température idéale se situant entre 4 et 8C°) (HEROLD, 1925; ZULKA, 1991), alors qu'elle ne dépasse pas deux semaines chez *Ophyiulus pilosus* (HEYDEMANN, 1967). Or, la submersion de la dune de sable a duré 18 jours en 1987. Durant ce laps de temps, la température moyenne de l'eau se situait vers 15 C° (selon des mesures ponctuelles).

Les résultats de ZULKA (1991) confirment la plupart des observations faites lors de notre recherche, mais apportent également des renseignements très intéressants sur les peuplements d'invertébrés caractéristiques des forêts alluviales. Dans son terrain d'étude, la forêt de saule blanc (*Salicetum albae*) subit des inondations périodiques fréquentes. Les peuplements d'invertébrés fragmenteurs de litière sont adaptés à ce phénomène et supportent des submersions prolongées. Les espèces qui ne le supporteraient pas sont cantonnées dans des types forestiers où le niveau d'eau dans le sol est assez constant. Ainsi *Ophyiulus pilosus* et *Julus scandinavius* se complaisent-ils dans les forêts très humides mais subissant rarement de fortes inondations (*Alnetum glutinosae*). Or, que dans la Grande Cariçaie, ces espèces soient justement présentes dans la saulaie blanche sur dune de sable (*Salicetum albae*) souligne **l'état de vieillissement précoce de ce peuplement forestier caractéristique**. Le manque d'inondation (en neuf ans, le niveau d'eau du lac n'a atteint que quatre fois la cote 429, 85 (niveau du sol dans la station J) et durant des périodes de deux-trois jours (à l'exception de la période de dix-huit jours en juin 1987)) conditionne une évolution accélérée se marquant d'abord par un changement des peuplements d'invertébrés, les organismes litiéricoles "amphibies" disparaissant au profit d'espèces exclusivement terrestres.

Comme nous le faisons remarquer dans le chapitre consacré aux résultats, "à la suite d'un événement allogène, un milieu à végétation stable n'offre plus la même image biocénotique qu'auparavant". Cette constatation peut paraître triviale et banale; les organismes vivant à l'intérieur d'un écosystème climacique (ou qui est considéré comme tel) supportent mal les bouleversements du biotope. Elle est pourtant très importante lorsqu'il s'agit de réfléchir à une protection à long terme d'une biocénose dont l'environnement est, dès sa naissance, tributaire d'une gestion humaine. Faut-il favoriser l'implantation d'espèces caractéristiques des forêts alluviales rares à l'échelle d'un pays, au détriment du maintien de zones ouvertes, ou au contraire, est-il nécessaire d'assurer la pérennité du système marécageux prairial?

En comparant la réponse des peuplements d'invertébrés des milieux prairiaux et forestiers face à une inondation subite et longue, nous serions tentés de promouvoir une régulation stricte du niveau de l'eau durant toute l'année, afin d'éviter une

noyade des peuplements d'invertébrés rares vivant sur la dune de sable boisée. Or, cette situation, qui prévaut actuellement pour des raisons économiques et civiles, est sans doute la cause de la régression de certaines espèces de plantes, d'oiseaux, de poissons et d'invertébrés des prairies inondées. La régulation hydrique due à la deuxième correction des eaux du Jura (1965-1973) serait ainsi la cause de la disparition d'espèces des marais non boisés telles que les libellules *Sympetrum depressiusculum* et *Sympetrum flaveolum* qui pondent de préférence dans des prairies marécageuses asséchées en automne et inondées au printemps (MULHAUSER, 1990).

CONCLUSION: SCÉNARIOS POSSIBLES

L'inondation d'un écosystème riverain naturel est un élément fonctionnel primordial. Quoique allogène, donc extérieure au système, cette amenée d'eau joue un rôle important pour l'avenir d'une zone humide telle qu'elle se présente sur la rive sud du lac de Neuchâtel. Elle alimente tout le système, le dynamise par ses flux et reflux importants et permet aux espèces spécialisées des zones inondables de subsister. De plus, elle est favorable aux prairies marécageuses car elle constitue un moyen de lutte efficace contre l'embroussaillement. Lorsque, d'une manière ou d'une autre, une régulation forte de la dynamique des eaux empêche l'inondation fréquente de cet écosystème riverain, celui-ci évolue très vite vers un état d'équilibre climacique: la forêt. Selon la dynamique éolienne environnante, cet état d'équilibre peut être à son tour supplanté par un second état d'équilibre: la remise en eau du système par érosion.

Actuellement, la dynamique d'érosion est amorcée avant même que le stade climacique soit installé partout. Il est beaucoup trop tôt pour affirmer que la deuxième correction des eaux du Jura soit un facteur accélérant le processus d'érosion (RAEMY & HUBER, 1990) de la rive sud du lac de Neuchâtel. De plus, de récentes études ont démontré que les flux souterrains du lac vers le marais influençaient ce dernier au plus dans les 50 premiers mètres, le reste étant soumis à des précipitations directes, des flux et ruissellements provenant de l'arrière-pays (BUTTLER *et al.*, 1995).

Il est donc difficile de prétendre qu'une plus grande fluctuation du niveau d'eau annuel avec une période d'inondation printanière soit plus favorable à long terme pour l'écosystème riverain que la forte régulation qui est pratiquée actuellement. **Par contre, il est maintenant certain qu'à moyen terme, l'inondation périodique du milieu favorise l'expansion des espèces d'invertébrés des marais non boisés et des forêts alluviales inondées** (scénario 1). Cet hydrodynamisme stoppe l'avancée de la forêt. Il pourrait même, dans certains cas localisés, la faire régresser. Cela entraînerait malgré tout la disparition de certaines espèces caractéristiques rares (notamment celles qui sont localisées sur la dune de sable). A l'opposé, une trop longue période d'assèchement des marais porte préjudice aux peuplements prairiaux (scénario 2). MULHAUSER (1989) a montré que **dans des zones peu ou pas inondées et où l'absence d'entretien ne lutte pas contre l'atterrissement, les peuplements d'invertébrés préfigurent déjà l'installation de la forêt car ils sont composés en majorité par des espèces sciaphiles**. Sans entretien, l'évolution du paysage tend d'abord à l'enforestation complète de la rive, puis à la disparition des terres émergées par érosion. Un troisième scénario est envisageable: il s'agit de celui qui s'applique actuellement. Le défaut d'inondation - entraînant une accélération du processus d'atterrissement et d'embroussaille-

ment - est palié par un entretien régulier des prairies marécageuses (fauchage et débroussaillement fréquents). Le paysage paraît alors un peu plus artificiel (parcelles carrées marquées par des hauteurs différentes de la végétation, transitions de lisière parfois un peu abruptes), mais la diversité des milieux est garantie et la survie de certaines espèces assurée. Cette manière de procéder comporte certains risques: nous avons par exemple vu que le manque de fluctuations du niveau d'eau entraînait la disparition de plusieurs espèces. L'idéal serait donc de pouvoir accepter périodiquement une période d'inondation assez longue qui redynamise le système. Dans cette optique, l'inondation de 1987 fut providentielle.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Mme Dr A. Pedroli-Christen qui a déterminé les Diplopodes échantillonnés lors de cette étude, ainsi que Mme S. Pearson qui a traduit le résumé en anglais.

BIBLIOGRAPHIE

ADIS, J. 1978. Problems of Interpreting Arthropod Sampling with Pitfall Traps. *Zool. Anz. Jena.* 202 (3/4) : 177-184.

ANDERSEN, J. 1968. The effect of inundation and choice of hibernation sites of Coleoptera living on river banks. *Norsk. ent. Tidsskr.* 15 : 115-133.

BENZECRI, J.-P. 1973. Analyse des données. 2. L'analyse des correspondances. *Bordas, Paris.*

BUTTLER, A. 1987. Etude écosystémique des marais non boisés de la Rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse): phytosociologie, pédologie, hydrodynamique et hydrochimie, production végétale, cycles biogéochimiques et influence du fauchage sur la végétation. *Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.*

BUTTLER, A. 1992. Hydrochimie des nappes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel. *Bull. Ecol.* T. 23 (1-2) : 35-47.

BUTTLER, A. & GOBAT, J.-M. 1991. Les sols hydromorphes des prairies humides de la Rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). *Bull. Ecol.* T.22 (3-4) : 405-418.

BUTTLER, A., CORNALI, P. & BUECHE, M. 1995. Etude des effets de la régulation des lacs subjurassiens sur la végétation et le milieu. Rapport final. *Mandat de l'Office fédéral de l'environnement, de la forêt et du paysage (OFEFP).*

DECLEER, K. 1988. Temporary inundation as a determing factor for spider communities of marshland habitats. *Comptes rendus du XIème Coll. Europ. Arachn., Berlin. TUB-Dokumentation* : H. 38: 161-166.

HEROLD, W. 1925. Untersuchung zur Ökologie und Morphologie einiger Landasseln. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **4** : 337-415.

HEYDEMANN, B. 1967. Die biologische Grenze Land-Meer im Bereich der Salzwiesen. *Franz Steiner Verlag, Wiesbaden.*

LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1979. Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. *Masson, Paris.*

MULHAUSER, B. 1989. Les peuplements d'arthropodes épiédaphiques de la Rive sud-est du lac de Neuchâtel (Suisse). *Travail de licence, Université de Neuchâtel.*

MULHAUSER, B. 1990. Les Odonates de la «Grande Cariçaie» (Rive sud-est du lac de Neuchâtel). *Bull. Rom. Entomol.* 8 : 1-54.

MULHAUSER, B. 1993. Effet de l'entretien des lisières sur les peuplements d'orthoptères, de papillons diurnes et d'araignées. Résultats de 1989-1991. *Rapport de gestion N°19. Ed. GEG, Grande Cariçaie, Cheseaux-Noréaz.*

RAEMY, F. & HUBER, A. 1990. Erosion de la rive sud du lac de Neuchâtel. *Wasser, Energie, Luft - eau, énergie, air* 82. 10 : 286-290.

ROVNER, J.-S. 1986. Spider hairiness: air store and low activity enhance flooding survival in inland terrestrial species. *Acts X Congr. Int. Aracnol. Jaca/Espana*, I : 123-129.

ROVNER, J.-S. 1987. Nests of terrestrial spiders maintain a physical gill: flooding and the evolution of silk constructions. *J. Arachnol.*, 14 : 327-337.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. Ecological Methods with particular references to the study of insect populations. 2th edition. *Chapman and Hall. London-New-York.*

SUDD, J-H. 1972. The Distribution of spiders at Spurn Head (E. Yorkshire) in relation to flooding. *J. Anim. Ecol.* 40 : 63-70.

UETZ, G.-W. & UNZICKER, J.-D. 1976. Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. *J. Arachnol.* 3 : 101-111.

VAITILINGHAM, S. 1960. The ecology of the centipedes of some Hampshire woodlands. *M. Sc. thesis, Univ. of Southampton.*

VERHOEFF, K-W. 1920. Über die Amtung des Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entstehung der Landtiere. *Z. wiss. Zool.* **118** : 365-447.

VERHOEFF, K.-W. 1926. Vom Einflusse unbewegten Wassers auf Tausendfüssler. 104. Diplopoden-Aufsatz. *Zool. Anz.* 68 (7/8) : 193-201.

ZULKA, K.-P. 1989. Einfluss der Hochwässer auf die epigäische Arthropodenfauna im Überschwemmungsbereich der March (Niederösterreich). *Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Entomol.* **7** : 74-75.

ZULKA, K.-P. 1991. Überflutung als ökologischer Faktor: Verteilung, Phänologie und Anpassungen der Diplopoda, Lithobiomorpha und Isopoda in den Flussauen der March. *Doktorat Thesis., Universität Wien.*

ZULKA, K.-P. 1992. Myriapods from a Central European River Floodpain. *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck Suppl.* 10 : 189 (Résumé).