Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 26 (1971)

Heft: 2

Artikel: Contribution à l'étude écologique du genre Eleocharis R. Br. en Suisse : II. Ecologie et phytoscociologie

Autor: Thiébaud, Marc-André

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880314

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 06.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Candollea 26/2: 383-411. 1971.

Contribution à l'étude écologique du genre Eleocharis R. Br. en Suisse. II. Ecologie et phytoscociologie[1]

MARC-ANDRÉ THIÉBAUD

RÉSUMÉ

L'auteur met en évidence les différentes associations dans lesquelles est représenté le genre *Eleocharis*. Il décrit un groupement nouveau, nommé association à *Eleocharis pauciflora*, qu'il rattache au Caricion davallianae (= Eriophorion latifoliae). Il relève les différents facteurs écologiques conditionnant le développement de la végétation. Les *Eleocharis* se développent dans des stations alternativement immergées ou émergées, toujours directement liées au réseau hydrographique. Leurs organes souterrains prennent une expansion considérable; ils servent à la multiplication végétative qui, selon les conditions écologiques, supplante souvent la reproduction sexuée. Les *Eleocharis* supportent mal l'asséchement de la station et une concurrence végétale (Graminées, Cypéracées) trop abondante. Ils ne se développent que sur des sols à pH proche de la neutralité.

SUMMARY

The author ennumerates the various association in which the genus *Eleocharis* figures. He describes a new one, the *Eleocharis pauciflora* association belonging to the Caricion davallianae (= Eriophorion latifoliae). He underlines the various ecological factors that contribute to the development of the vegetation. *Eleocharis* develope in stations that are alternately immersed or emergent; always directly associated with the hydrographic network. Their underground organs are greatly developed; they serve for vegetative propagation, a means of reproduction which may replace the sexual one in certain ecological conditions. *Eleocharis* are vulnerable to the dessication of their stand and also to excessive plant competition (from Gramineae and Cyperaceae). They thrive only on soils of near-neutral PH.

ZUSAMMENFASSUNG

Verfasser bespricht die Pflanzengesellschaften, in welchen die Gattung *Eleocharis* vertreten ist. Er beschreibt eine neue Gemeinschaft, die er als *Eleocharis pauciflora*-Association bezeichnet und dem Caricion davallianae (= Eriophorion latifoliae) zuordnet. Er nennt die verschiedenen

[1] La première partie de ce travail, consacrée à la localisation géographique des *Eleocharis*, a été publiée dans le "Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles" 94: 55-65. (Thiébaud 1971b).

Umweltfaktoren, welche die Entwicklung der Vegetation beeinflussen. Die *Eleocharis*-Arten gedeihen an abwechselnd überfluteten und trockenliegenden Standorten, welche stets direkt mit dem Gewässernetz in Verbindung stehen. Ihre unterirdischen Teile sind stark entwickelt; sie dienen der vegetativen Vermehrung, welche oft, nach Massgabe der Umweltbedingungen die geschlechtliche Fortpflanzung der Standorts und gegen die Konkurrenz einer üppigen Gramineen- und Cyperaceen-Vegetation. Sie gedeihen auf mehr oder weniger neutralen Böden.

Après avoir relevé les nombres chromosomiques des *Eleocharis* du canton de Neuchâtel (Thiébaud 1970), et mis en évidence quelques éléments d'anatomie comparée en fonction du milieu aquatique (Thiébaud 1971a), il nous paraît judicieux d'examiner un peu plus en détails les conditions écologiques et phytosociologiques qui règnent sur les bords lacustres et palustres de la rive droite du lac de Neuchâtel. Toutes les stations citées appartiennent à la zone A, décrite précédemment (Thiébaud 1971b).

Méthode de travail

Les relevés phytosociologiques ont été réalisés selon les méthodes classiques de Braun-Blanquet; ils proviennent de régions où les *Eleocharis* présentaient leur optimum écologique. Ils ne sont donc pas établis en fonction d'une association seulement, mais d'une espèce végétale; ils peuvent ainsi en premier lieu montrer les relations entre les *Eleocharis* et les autres espèces végétales.

Nous avons adopté dans ce travail quelques noms nouveaux de taxons, tels *Phragmites australis (= P. communis), Carex serotina (= C. oederi),* etc.; de plus, comme nous l'avons toujours fait, nous gardons le genre *Schoenoplectus* pour les espèces *lacustris* et *tabernaemontani.* Cependant, tous les noms d'association végétales correspondant aux anciens noms de taxons, nous n'avons pas voulu modifier ici la nomenclature phytosociologique, et valider des termes tels que Schoenoplectetum ou Phragmitetum australis.

Physiographie

Sur la rive droite du lac de Neuchâtel, les conditions physiographiques du milieu sont très constantes. Le relief de cette région est typique du bassin molassique; ce qui implique une unité pétrographique: toutes les roches appartiennent au groupe des molasses; une unité de structure: toutes les couches de molasse sont superposées

à peu près horizontalement, exception faite de quelques endroits où les couches ont été relevées lors des plissements du Jura; et enfin une unité de climat.

Période	*Moyenne des températures durant les années 1967/1968*	*1967*	*1968*
Hiver	+ 1.1°C		
Printemps	+ 9.3°C		
Mai		+13.1°C	+13.0°C
Juin		+16.6°C	+17.1°C
Eté	+18.1°C		
Juillet		+21.3°C	+18.9°C
Août		+18.7°C	+16.5°C
Septembre		+14.8°C	+14.4°C
Automne	+ 9.8°C		

Tableau 1. — Températures moyennes approximatives de l'air durant les saisons et les mois relatifs à ce travail.

Ces températures sont données comme indication seulement, et n'ont qu'une valeur relative; elles sont basées sur nos propres mesures, effectuées régulièrement chaque semaine, et proviennent des marais situés dans notre station 2, sous Gletterens (FR) (Thiébaud 1971b). Pour les moyennes établies durant les saisons froides, nous nous sommes servi des données météorologiques enregistrées par l'observatoire de Neuchâtel (Schuler 1968, 1969).

L'été 1967 a été caractérisé par de faibles précipications et une insolation très importante. En revanche, durant l'été 1968, malgré un mois de juin peu humide, les précipitations tombées pendant les mois de juillet et août ont été si abondantes que la saison fut caractérisée par une pluviosité nettement supérieure à la moyenne habituelle.

D'après la classification des lacs d'eau douce (Forel 1892, 1893), le lac de Neuchâtel correspond au type de lacs tempérés. Il possède donc une stratification thermique alternante, toujours directe en été, et inverse en hiver; en outre, il fait partie de la classe des lacs à grande profondeur, avec des régions abyssales d'une profondeur supérieure à 100 m, où la température de l'eau se situe presque invariablement aux environs de + 4°C. La rive droite du lac peut être considérée comme caractéristique d'un lac véritable, ou lac à beine (Magnin 1904); elle est donc à un stade de maturité, et possède une étendue assez grande pour que l'action des vagues détermine une "beine" d'érosion sur le bord primitif, suivie d'une "beine" d'alluvion, constituant "monts" et "talus" en bordure de la "plaine centrale". Un ancien niveau du lac est marqué par la falaise molassique du bassin tertiaire, située à quelques centaines de mètres au sud-est du niveau actuel de l'eau.

Ce profil nous montre tout d'abord un talus pas très caractéristique, à pente douce, puis une beine sableuse, vaseuse, extrêmement développée, représentant les conditions idéales à l'établissement d'une zone littorale marécageuse où se développe une couverture végétale de Cypéracées et de Graminées. La beine est aussi constituée localement par un sol ferme, résistant, composé surtout de sédiments de craie

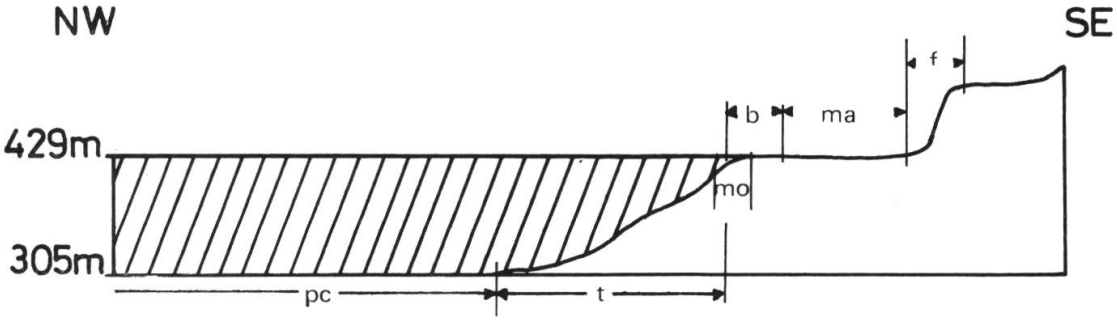


Fig. 1. – Profil bathymétrique transversal de la rive droite du lac de Neuchâtel, (passant à 715 m au SW du point 463 de Champmartin, d'après la carte "Avenches", feuille 242).
Echelle longitudinale, 1:50.000; échelle altitudinale, 1:10.000; *pc* = plaine centrale; *t* = talus; *mo* = mont; *b* = beine; *ma* = marais; *f* = falaise.

lacustre; ailleurs, cette beine est formée de matériaux meubles, sableux, vaseux, ou limoneux; dans ce dernier cas, les dimensions de la beine peuvent avoir une influence notable sur la végétation qui peut alors se développer fortement et prendre une grande expansion; espèces pionnières d'abord, suivies graduellement par toute une série de limnophytes et d'hélophytes s'adaptant et évoluant moins rapidement que les premières dans ce milieu. La végétation gagne donc du terrain sur les eaux, et tend à envahir les beines favorables à leur développement. Comme les beines se modifient sous l'influence combinée des conditions pédologiques et météorologiques d'une part, de la végétation d'autre part, l'équilibre "beine/végétation" ne sera jamais atteint définitivement; nous avons donc là un véritable phénomène en constante évolution.

Le sol, presque toujours immergé, est plus ou moins imperméable à l'air, ce qui empêche les débris végétaux de se décomposer complètement; ils s'y accumulent donc, et le sol s'enrichit en humus, c'est la formation du bas marais alcalin. En général, le bas marais, qui est infra-aquatique, s'arrête à ce stade, un certain équilibre est alors atteint. Cet équilibre est maintenu par l'alimentation continuelle du marais en eaux d'origine tellurique, provenant toujours de la nappe phréatique; ces eaux sont en effet chargées de matières minérales dissoutes, et surtout de calcaires qui vont neutraliser les acides humiques du sol. C'est pourquoi toute la converture végétale du bas marais sera caractérisée par des espèces neutrophiles ou même légèrement calciphiles.

Phytosociologie

Les végétaux qui se développent sur les bords du lac peuvent être répartis en trois types différents: les limnophytes, les amphiphytes et les hélophytes (Thiébaud 1971b). Gadeceau (1909) classe les limnophytes à racines nulles ou rudimentaires dans le sous-groupe des "oligorhizées", qui comporte des genres tels que *Ceratophyllum, Elodea,* etc. Cet auteur distingue encore au sein des hélophytes le groupe des "distrophophytes", qui est composé d'espèces pouvant s'adapter aux sols plus ou moins tourbeux (*Iris pseudacorus, Lythrum salicaria, Glyceria fluitans, Molinia coerulea, Agrostis alba,* et les grands *Carex* du Magnocaricion).

C. Potamogetonetea

O. Potamogetonetalia

Al. Potamogetonion
Nymphaeion

As. Myriophyllo-Nupharetum (Potamogetono-Nupharetum)
Nymphaeetum albae

C. Littorelletea

O. Littorelletalia

Al. Littorellion

As. Littorello-Eleocharitetum acicularis

C. Phragmitetea

O. Phragmitetalia

Al. Phragmition

As. Scirpetum lacustris
Phragmitetum communis
Cladietum marisci
Scirpetum tabernaemontani

Al. Eleocharito-Sagittarion

As. Eleocharitetum palustris

Al. Magnocaricion

As. Caricetum elatae

C. Scheuchzerio-Caricetea fuscae

O. Caricetalia davallianae (Tofieldietalia)

Al. Caricion davallianae (Eriophorion latifoliae)

As. Orchio-Schoenetum nigricantis
Association à Eleocharis pauciflora

C. Molinio-Arrhenatheretea

O. Molinietalia

Al. Molinion

As. Molinietum

Tableau 2. — Systématique phytosociologique des stations lacustres et palustres.
C. = classe; *O.* = ordre; *Al.* = alliance; *As.* = associations.

L'écologie et la phytosociologie de nos stations aquatiques sont à première vue d'une telle uniformité, que les associations semblent se présenter sous un aspect particulièrement homogène. Toutefois sur les grèves, où les conditions écologiques sont parfois très complexes, les associations palustres ou amphibies peuvent se chevaucher et prendre une infinité de formes intermédiaires. Cependant les groupements végétaux se présentent généralement en séries plus ou moins continues: ils constituent une véritable zonation. Nous rappelons à titre indicatif (cf. tableau 2) la systématique phytosociologique des stations lacustres et palustres, dont les associations les plus importantes seront analysées sommairement ci-dessous.

Remarques

Les alliances Potamogetonion et Nymphaeion groupent des associations de macrolimnophytes; les uns à feuilles nageantes *(Nuphar)*, les autres entièrement submergés *(Elodea, Myriophyllum, Hippuris, Potamogeton)*. Ces associations n'existent souvent qu'à l'état fragmentaire, certains limnophytes s'y décomposent en effet rapidement dès la saison chaude, et déterminent une importante sédimentation organique, qui contribue par l'augmentation de l'épaisseur du fond à un assèchement progressif de la station. L'association limnophytique primitive s'appauvrit graduellement au profit d'hélophytes tels que *Schoenoplectus lacustris, Phragmites australis, Typha angustifolia, T. latifolia,* etc., dont les organes de multiplication végétative rencontrent des conditions particulièrement favorables à leur développement. Lorsque la profondeur de l'eau de ces stations ne dépasse plus 30-50 cm, quelques espèces, dont la plasticité écologique s'accommode des conditions nouvelles, viennent s'ajouter aux précédentes, toutefois sans s'y mélanger; il s'agit principalement de *Nymphaea alba, Eleocharis palustris, Alisma plantago aquatica,* et parfois, s'il se trouve des bords sablonneux, *Eleocharis acicularis* et les espèces habituelles du **Littorellion uniflorae.**

Quelques petits groupements à *Juncus subnodulosus* ont pu être observés, en mosaïque, au sein d'autres associations, mais nous ne les avons rencontrées que très rarement, et souvent à l'état fragmentaire.

Le Nymphaeetum albae

Les Nymphaeetum albae et Myriophyllo-Nupharetum (Potamogetono-Nupharetum), peu fréquents sur les bords du lac de Neuchâtel, se trouvent généralement à l'abris derrière une dune de sable, un Scirpo-Phragmitetum (pl. IIa), ou plus souvent encore à l'intérieur d'une petite baie naturelle, si caractéristique de la rive droite du lac, entre Cudrefin et Chevroux (Thiébaud 1971b).

L'Eleocharitetum palustris

Les associations à *Eleocharis palustris* sont très rares dans ces marais lacustres; ils se présentent d'ailleurs dans des conditions toujours semblables: régions abritées des vagues et des courants, fond vaseux, eau profonde d'au moins 40 cm, au milieu

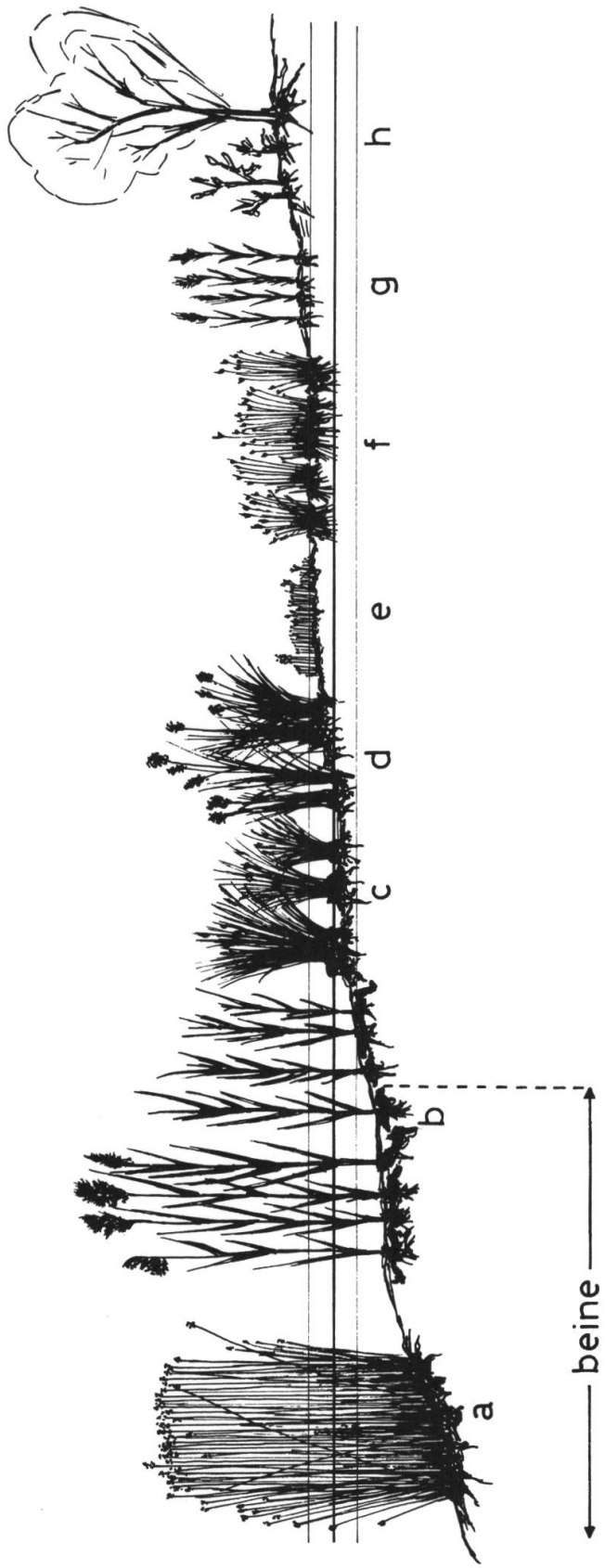


Fig. 2. – Zonation schématique des associations végétales sur la rive droite du lac de Neuchâtel.

a = Scirpetum lacustris
b = Phragmitetum communis
c = Caricetum elatae
d = Cladietum marisci
e = Association à *Eleocharis pauciflora*
f = Orchio-Schoenetum nigricantis
g = Molinietum coeruleae
h = Stations primaires de buissons

— Niveau moyen du lac
— Niveaux moyens en hautes eaux et en basses eaux

d'une zone sans concurrence végétale, si ce n'est parfois quelques *Potamogeton, Myriophyllum,* ou *Nymphaea,* auxquels il ne s'associe d'ailleurs jamais franchement.

L'Eleocharitetum acicularis

L'*Eleocharis acicularis* est inclus dans l'alliance du Littorellion uniflorae, caractéristique des zones littorales; d'après Malcuit (1929), il fait partie du Littorello-Eleocharitetum acicularis, qui se développe sur les grèves de sable fin (ayant parfois un substrat quelque peu vaseux), fortement exposées aux vents et aux vagues, et dont la végétation, alternativement immergée ou émergée est particulièrement bien adaptée aux variations du niveau hydrostatique. Il s'agit d'un des groupements les mieux individualisé, constitué presque exclusivement par des espèces amphibies. Les conditions écologiques y sont très variables du fait de l'alternance des périodes d'émersion et d'immersion.

L'Eleocharitetum acicularis se présente soit, le plus souvent sous forme d'un peuplement pur d'*Eleocharis acicularis* constituant un gazon parfois si dense, qu'il forme un véritable petit tapis, soit sous forme d'association simple comprenant les *Eleocharis acicularis* et *Littorella uniflora,* ces deux espèces étant caractéristiques de l'association; nous avons également rencontré des groupements plus complexes, que l'on peut assimiler aux associations à *Carex serotina* et *Schoenoplectus tabernaemontani,* auxquelles se joignent, selon la profondeur de l'eau, les *Juncus alpinus, J. alpinus* var. *fusco-ater, Equisetum variegatum* et *Agrostis "alba",* ces deux dernières étant toutefois plus rares au sein de ces groupements, et se trouvant dans les zones les moins inondées; toutes ces espèces ne sont présentes que si l'émersion et même l'assèchement de la station sont suffisants. Par endroit, lorsque les conditions sont favorables, l'*Eleocharis acicularis* peut pénétrer légèrement dans les zones frontière du Caricetum elatae.

Le Scirpo-Phragmitetum

L'association hélophytique qui s'avance le plus profondémment sur la beine est le Scirpo-Phragmitetum. Il comprend des peuplements purs de *Schoenoplectus lacustris,* s'enracinant dans la vase jusqu'à 2-3 m sous l'eau, puis en s'approchant des bords, par un peuplement de *Phragmites australis.* Ces deux peuplements se trouvent fréquemment côte-à-côte et parfois même dans l'ordre inverse (pl. Ia).

Le Caricetum elatae

Lorsque le fond remonte, de nombreuses espèces appartenant au Magnocaricion se joignent aux roseaux: c'est le domaine du *Carex elata.* Si la limite entre ces deux associations peut être fort difficile à établir, elle est parfois aussi très nette, en particulier lorsque la profondeur de l'eau diminue rapidement; cette limite peut alors être marquée par la présence de quelques *Typha angustifolia* faisant encore partie de la phragmitaie, et qui brusquement cèdent la place au Caricetum elatae (pl. Ib, IIb). Cette association est caractéristique des bas-marais lacustres; elle se développe sur les grèves vaseuses, exondées au moins pendant la saison sèche; elle est principalement

	Relevés		
	1	*2*	*3*
Altitude en m	430	430	430
Pente en %	0	0	0
Recouvrement en %	90	80	30
Surface du relevé en m^2	5	10	50
Hauteur de la végétation en m (non compris les *Phragmites* et les *Schoenoplectus*)	0.5	0.6	0.2-0.5
Caractéristiques d'association			
Carex elata	3.3	3.3	1.2
C. riparia	–	+	–
Scutellaria galericulata	+	1.1	–
Senecio paludosus	–	1.1	+
Caractéristiques d'alliance et d'ordre			
Phalaris arundinacea	1.1	1.1	–
Phragmites australis	1.1	2.1	1.1
Eleocharis uniglumis	2.2	1.2	1.1
Schoenoplectus tabernaemontani	1.1	+	1.1
Iris pseudacorus	r	+	–
Peucedanum palustre	+	+	–
Lycopus europaeus	–	(+)	–
Mentha aquatica	2.1	1.1	1.1
Galium palustre	+	1.1	–
Compagnes			
Typha angustifolia	(+)	(+)	–
T. latifolia	(+)	(+)	–
Agrostis "alba"	1.2	+	1.1
Molinia coerulea	–	–	+
Poa trivialis	+	+	–
Carex disticha	(+)	(+)	–
C. lasiocarpa	+	+	–
C. serotina	–	–	1.2
C. panicea	+	+	–
Juncus alpinus	–	–	1.1
J. alpinus var. *fusco-ater*	1.1	(+)	1.1
Salix alba	–	–	1.1
Cardamine pratensis agg.	(+)	(+)	–
Lathyrus paluster	(+)	(+)	–
Euphorbia palustris	(+)	(+)	–
Lythrum salicaria	1.1	+	+
Epilobium palustre	–	+	–
Hydrocotyle vulgaris	(+)	(+)	–
Sium erectum	(+)	(+)	–
Lysimachia vulgaris	+	1.1	–
Symphytum officinale	(+)	(+)	–
Myosotis palustris	–	+	–
Stachys palustris	1.1	+	+
Pedicularis palustris	(+)	(+)	–

Tableau 3. — Relevés phytosociologiques du Caricetum elatae.

Les deux premiers relevés correspondent à un Caricetum elatae normal. Le dernier au contraire, représente les "lacunes" du Caricetum elatae, avec introduction d'espèces appartenant à des groupements caractéristiques de biotopes moins aquatiques.

formée par les grosses touffes très denses du *Carex elata,* et s'enrichit de nombreuses espèces (pl. Ib), parmi lesquelles il faut relever l'*Eleocharis uniglumis,* dans sa partie la moins humide (cf. tableau 3).

Le Cladietum marisci

Le Cladietum marisci, comme l'a très justement noté Berset (1949-50), est beaucoup mieux développé dans la partie ouest de la rive droite du lac. Dans les régions qui nous ont principalement intéressé, nous n'avons observé cette association qu'à l'état fragmentaire, où elle semble parfois faire la transition entre le Caricetum elatae et le Schoenetum nigricantis ou les groupements à *Eleocharis pauciflora;* on la rencontre encore en mosaïque au sein du Caricetum elatae. Elle ne comprend pratiquement qu'une seule espèce très sociable, le *Cladium mariscus,* qui se développe en grande masse dans de petites dépressions inondées (Richard 1969). Aucun *Eleocharis* ne s'y rencontre, si ce n'est dans les zones de transition; l'*E. uniglumis* vers le Caricetum elatae, l'*E. pauciflora* vers l'association qu'il caractérise.

L'association à Carex oederi (= C. serotina) et Scirpus tabernaemontani (= Schoenoplectus tabernaemontani)

En s'éloignant du lac, dans le bas-marais proprement dit, l'eau n'est jamais profonde, et la couverture végétale se trouve souvent à sec durant l'été et l'automne. Le sol y est riche en calcaire et en débris organiques. Berset (1949-1950) a fort bien décrit une importante association qui s'y trouve, qu'il a nommée association à *Carex oederi* et *Scirpus tabernaemontani,* et qu'il a divisée selon la composition du sol en:

- sous-association typique sur sol sablonneux et caillouteux, se distinguant généralement par l'absence de l'*Eleocharis pauciflora;*

- sous-association à *Eleocharis pauciflora,* sur sol vaseux, parfois recouvert d'une croûte calcaire.

Cette dernière sous-association est parfois comprise dans le Schoenetum nigricantis (Koch 1925), ou dans le Schoenetum eleocharetosum pauciflorae (Zobrist 1935). Nous pensons qu'il faut en faire une association propre, appartenant au Caricion davallianae, d'autant plus que le *Schoenoplectus tabernaemontani* fait déjà partie d'une association incluse dans le Phragmition: le Scirpetum tabernaemontani, qui n'est représenté qu'à l'état fragmentaire sur les rives du lac de Neuchâtel.

L'association à Eleocharis pauciflora

Nous avons pu maintes fois remarquer que l'amplitude écologique de l'*E. pauciflora* est très étroite et que cette plante (sténoïque) se rencontre toujours en compagnie des mêmes espèces, liées au Caricion davallianae. Six relevés phytosociologiques concernant cette association (cf. tableau 4) ont été mis en évidence dans la station 3,

	Relevé					
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
Altitude en m	430	430	430	430	430	430
Pente en %	0	0	0	0	0	0
Recouvrement en %	45	60	60	65	45	45
Surface du relevé en m^2	5	5	3	2	5	5
Hauteur de la végétation en m	0.1	0.2	0.25	0.2	0.5-1	0.2-1
Caractéristiques d'association						
Eleocharis pauciflora	3.4	3.3	3.3	3.4	–	1.1
Juncus alpinus var. *fusco-ater*	+	1.2	+.2	1.1	1.1	2.2
Caractéristiques d'alliance, d'ordre et de classe						
Equisetum variegatum	–	1.2	–	–	–	–
Triglochin palustris	–	+	+	+	–	1.1
Schoenus nigricans	–	+.2	+	(+)	–	+
Carex serotina	+	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
C. hostiana	–	+	+	+	–	–
Juncus alpinus	+	+	1.1	+	1.1	+
Compagnes						
Agrostis "alba"	–	+	(+)	–	+.1	+
Phragmites australis	–	+	–	–	+.1	+
Molinia coerulea	–	+.1	+.1	+.1	+	(+)
Cladium mariscus	–	+	(+)	–	–	1.1
Eleocharis uniglumis	–	+	(+)	+	+.1	1.1
Schoenoplectus tabernaemontani	–	–	–	–	1.1	–
Carex elata	–	(+.2)	(+)	–	+.2	+.2
C. panica	–	+	+	+	–	–
C. flacca	–	+	+	+	–	–
Salix alba	–	–	(+)	–	(+)	(+)
Lythrum salicaria	–	+	+	–	+	–
Mentha aquatica	–	r	(+)	+*	1.1	1.1
Senecio paludosus	–	–	–	–	(+)	–

*Vitalité réduite.

Tableau 4. — Relevés phytosociologiques de quelques associations à *Eleocharis pauciflora.*

Le premier relevé provient d'un petit groupement presque pur d'*Eleocharis pauciflora.* Les deux suivants ont été réalisé chacun au centre d'un groupement à *Eleocharis pauciflora* dont le développement était optimum. Le relevé 4 a été établi dans une association bien développée, mais à un stade encore juvénile. Le relevé 5 provient d'une association intermédiaire, caractérisée par un chevauchement des groupements à *Eleocharis pauciflora* et *Carex elata.* Enfin, le relevé 6 a été réalisé dans une association mixte comprenant en mosaïque des groupements à *Eleocharis pauciflora, Carex elata* et *Cladium mariscus.* Il est très important de remarquer que les relevés 2, 3 et 4, qui contiennent déjà un nombre d'espèces plus élevé, proviennent de lieux assez éloignés du lac, et appartiennent nettement au Caricion davallianae. Au contraire, les deux derniers relevés sont beaucoup plus complexes, ils constituent des associations intermédiaires, se rapprochant sensiblement du Magnocaricion. Ces groupements sont d'ailleurs plus proches du lac que les précédents.

sous Chabrey (Thiébaud 1971b). L'écologie de ces groupements est exposée plus loin (cf. p. 397).

Le Schoenetum nigricantis

Cette association, parfois dénommée Orchio-Schoenetum nigricantis, est fort bien représentée sur la rive droite du lac de Neuchâtel; cependant, comme seule l'espèce *uniglumis* du genre *Eleocharis* y est présente, et en quantité si restreinte, nous n'y avons fait aucun relevé de végétation.

Le Molinietum coeruleae

En remontant encore à travers le marais, le niveau de la nappe phréatique s'éloigne de plus en plus de la surface du sol, et les stations à *Eleocharis* ou à *Schoenus,* cèdent la place au genre *Molinia*, qui forme par endroit de véritables prairies constituant le Molinietum coeruleae. Cette association peut faire immédiatement suite au Caricetum elatae si la saturation en eau du sol diminue rapidement.

Entre les associations palustres et la forêt, se trouve une frange intermédiaire à groupements dits de lisière, représentant la station primaire de nombreux buissons (Richard 1969).

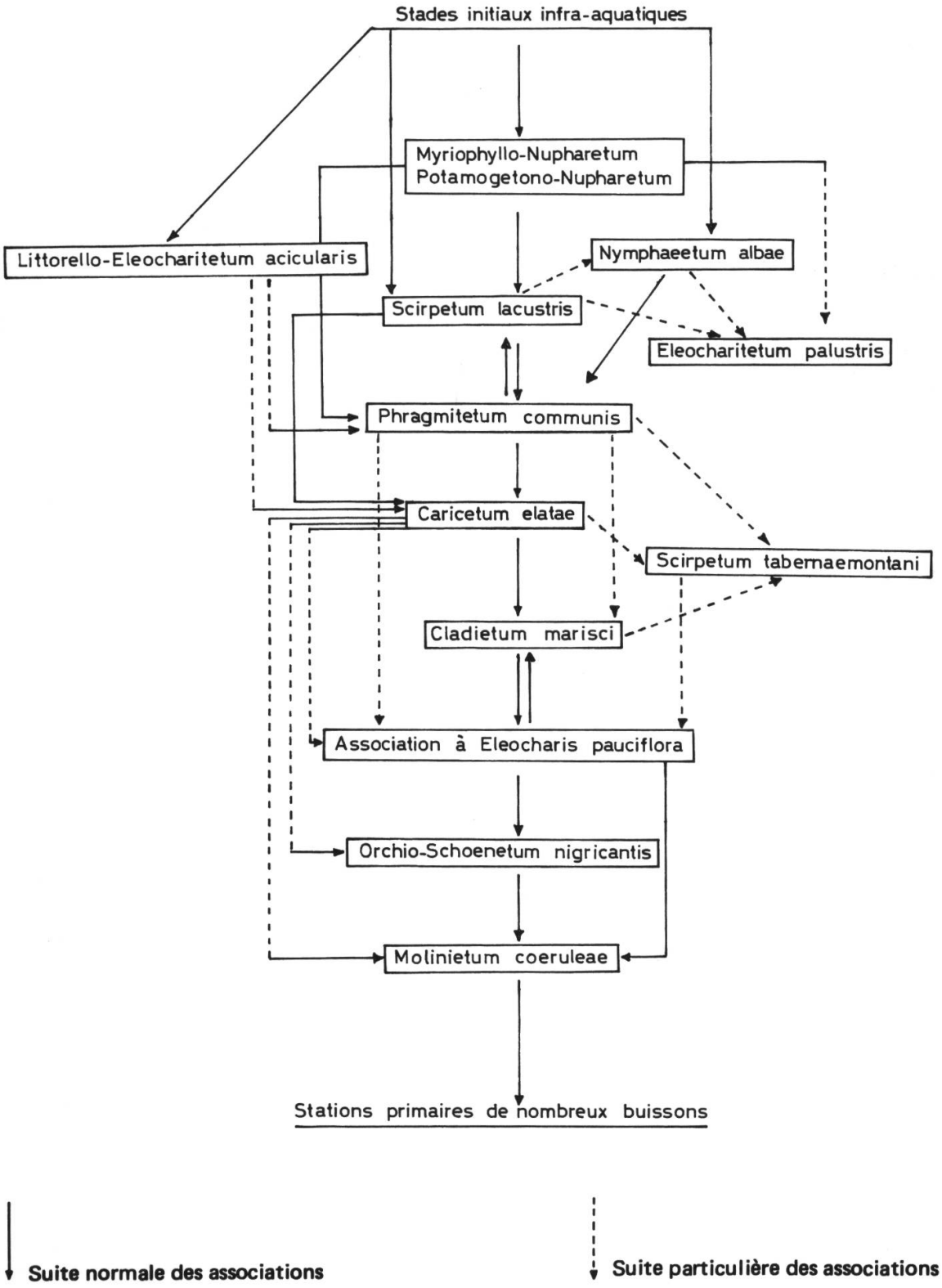
La zonation des associations végétales de la rive droite du lac de Neuchâtel peut être résumée par le schéma figurant à la page 395.

Ecologie

Durant les deux années 1967 et 1968, si différentes l'une de l'autre au point de vue météorologique, les conditions écologiques qui en ont résulté se sont avérées extrêmement différentes aussi, et ont entraîné d'importantes modifications dans le développement de la végétation.

La rive droite du lac de Neuchâtel, qui dans son ensemble a gardé son aspect originel, présente par endroits encore une végétation primaire; toutefois, à la fin du siècle passé, la première correction des eaux du Jura a été réalisée, et le niveau du lac abaissé de plus de deux mètres, faisant apparaître des terrains auparavant inondés. Des peuplements végétaux s'y sont établis graduellement, et les associations ont pu évoluer en fonction des modifications du biotope.

Le lac et ses bords représentent un phénomène complexe, dont l'évolution se poursuit constamment. Actuellement, l'eau a tendance à se retirer légèrement au profit de la terre ferme. Les courants et les brassages de l'eau entraînent sur les beines une sédimentation de vase argileuse (dont la teneur en humus est très variable) qui se dépose en couches constituant un substrat pouvant devenir assez riche pour permettre à des espèces telles que *Schoenoplectus lacustris,* ou *Phragmites australis* de prendre pied. De plus, bon nombre d'espèces palustres contribuent à l'atterris-


Stades initiaux infra-aquatiques
Myriophyllo-Nupharetum
Potamogetono-Nupharetum
Littorello-Eleocharitetum acicularis
Nymphaeetum albae
Scirpetum lacustris
Eleocharitetum palustris
Phragmitetum communis
Caricetum elatae
Scirpetum tabernaemontani
Cladietum marisci
Association à Eleocharis pauciflora
Orchio-Schoenetum nigricantis
Molinietum coeruleae
Stations primaires de nombreux buissons
Suite normale des associations
Suite particulière des associations

sement du marais, ce sont notamment les *Carex elata, Cladium mariscus, Schoenus nigricans,* etc.

Les Eleocharis au sein des biotopes palustres et amphibies

Entre les zones aquatiques et terrestres, se trouvent de vastes régions palustres ou amphibies qui sont souvent occupées par une mosaïque parfois extrêmement variée, voire confuse, d'associations à *Carex elata, Schoenoplectus lacustris, Phragmites australis, Eleocharis pauciflora, Schoenus nigricans, Cladium mariscus* et même *Molinia coerulea.* Deux espèces d'*Eleocharis,* l'*E. uniglumis* ainsi que l'*E. pauciflora* se rencontrent dans ces zones. Une association à *E. pauciflora* présentant plusieurs stades de transformation a pu être observée derrière une prairie à *Typha angustifolia* séparant la phragmitaie du Caricetum elatae. Le *Carex elata* y était beaucoup plus petit, et en quantité nettement inférieure à celle qu'il atteint dans sa propre association, toutefois il représentait encore l'espèce dominante. Les groupements de ce type présentent souvent des touffes sériées, délimitant des couloirs ouverts, où l'on peut voir le *Carex serotina* par groupements importants, et l'*Eleocharis uniglumis,* ce dernier restant petit, puisqu'il ne dépasse pas 15 cm, alors que dans la même zone, il s'y trouve également, mais accolé aux touffes de *Carex elata* où il semble bien protégé, et où il atteint une stature de 40 cm. Nous avons donc à faire à un Caricetum elatae très aéré, en général complètement à sec dès la mi-juin, que chevauche partiellement une association à *Carex serotina* et *Schoenoplectus tabernaemontani.* De plus, le *Salix alba* est en train de s'implanter régulièrement. Les conditions écologiques sont très strictes et ne permettent à aucune autre espèce de s'y développer. Un profil pédologique de l'association intermédiaire entre le Caricetum elatae et l'association à *Carex serotina* montre en surface 10 cm de vase et de limon, contenant une forte proportion de squelette moyen (galets plats de 2-15 cm) constitué par des dépôts morainiques mélangés et cimentés dans la vase, formant une sorte de dallage. En profondeur, nous pouvons noter la présence de sable compact (fig. 3). Durant l'été, l'évaporation est très importante, tout est sec, et ces blocs, formant le dallage, émergent de la vase; ils se chauffent au soleil, et rendent ces terrains plus secs encore, ce qui nuit fortement au *Carex elata,* au profit du *Carex serotina.*

Les *Eleocharis uniglumis* peuvent s'y maintenir même durant la période sèche, car ils ne sont jamais très éloignés de la nappe phréatique. Ils semblent toutefois préferer les lieux moins fortement exposés au rayonnement solaire (autour des touffes à *Carex elata* et *Salix alba* par exemple, qui gardent toujours un certain degré d'humidité) où ils possèdent d'ailleurs une stature nettement plus élevée.

Le facteur concurrence semble également être déterminant. La concurrence du *Carex elata* est très supportable pour l'*Eleocharis uniglumis;* le *Carex serotina* au contraire n'est fortement représenté que dans les zones aérées, où le *Carex elata* est absent; il n'a d'ailleurs pas son aspect habituel car il s'est adapté aux conditions nouvelles et atteint alors une stature dépassant 30 cm, bien qu'il n'arrive jamais à cette grandeur dans son association propre; il semble donc trouver son amplitude écologique maximale dans les bords extérieurs du Caricetum elatae.

Si l'*Eleocharis pauciflora* ne supporte pas ce milieu, c'est qu'il est incapable de s'adapter à ces nouvelles conditions, et en particulier d'augmenter sa taille, comme le *Carex serotina,* pour ne pas être enfoui au milieu des autres espèces à stature nettement plus élevée. Au contraire de l'espèce *uniglumis,* l'*E. pauciflora* ne

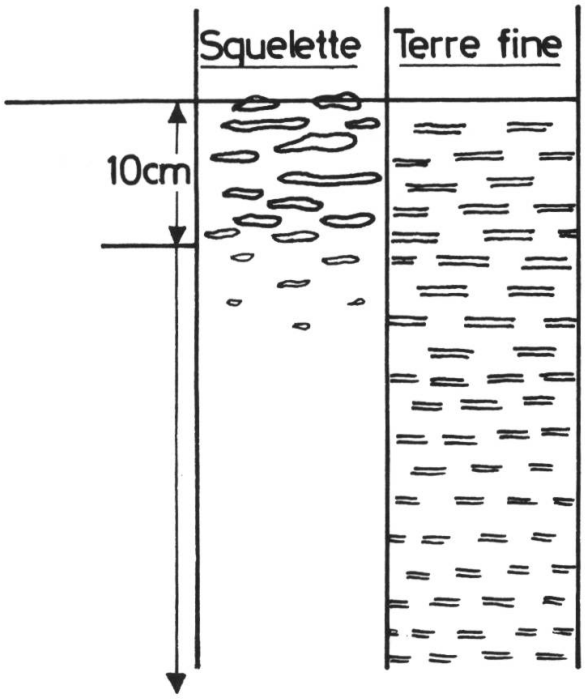


Fig. 3. – Profil pédologique d'une association intermédiaire entre le Caricetum elatae et l'association à *Eleocharis pauciflora.* En surface, 10 cm de vase et de limon, contenant une forte proportion de squelette moyen (2-15 cm) constitué par des dépôts morainiques, sous forme de galets plats, formant une sorte de dallage, mélangés et cimentés dans la vase, et déposés à l'étiage. En profondeur, présence de sable compact.

recherche pas l'ombre, mais bien le soleil, de même que les zones les moins inondées.

Dans sa partie la moins aquatique, le Caricetum elatae peut être très aéré, non seulement sur de petits couloirs tels que nous venons de les décrire, mais sur de grandes surfaces, s'asséchant rapidement, où la végétation reste faible, et forme des sortes de "lacunes", dans lesquelles s'imbriquent des peuplements intermédiaires entre le Caricetum elatae et l'association à *Carex serotina* et *Schoenoplectus tabernaemontani.* Ces "lacunes" semblent être propices à l'*Eleocharis uniglumis,* qui s'y développe dès la fin du mois de mai, si les conditions ne sont pas trop aquatiques, alors que le recouvrement végétal est encore très faible. Le profil pédologique de ces endroits est semblable au précédent; la couche de vase y est toutefois légèrement plus mince. Les conditions écologiques sont moins strictes, et un nombre plus grand d'espèces va pouvoir s'y développer (cf. tableau 3).

Le développement des végétaux est parfois très tardif, en particulier lorsque ces stations sont inondées jusqu'à la fin du mois de juin, ou plus tard encore. Certaines espèces ne poussent d'ailleurs pas chaque année, suivant les conditions.

Il va sans dire que ces zones, dont les conditions physiographiques, paraissent propices au développement de l'*Eleocharis pauciflora,* offrent une concurrence végétale beaucoup trop forte pour que cette espèce puisse même y végéter.

L'association à Eleocharis pauciflora (Thiébaud 1971)

Cette association est toujours beaucoup plus éloignée de l'eau; elle est en général située à plus de 50 m, du lac. Durant tout l'été, la station est à sec, et la surface du sol devient craquelée et fissurée. La hauteur de la végétation n'y est

jamais très élevée; à titre indicatif, le *Carex serotina* n'y excède pas 15 cm. Par conséquent, les espèces composant cette association sont bien exposées au soleil et doivent supporter une forte luminosité.

Dans cette association, les conditions écologiques sont assez régulières et surtout moins extrêmes que pour les *E. acicularis* et *palustris*. L'*Eleocharis pauciflora* et le *Carex serotina* dominent très nettement (cf. tableau 3), puis on trouve régulièrement *Carex panicea, Juncus alpinus* var. *fusco-ater, J. alpinus, Molinia coerulea, Schoenus nigricans, Triglochin palustris,* et *Mentha aquatica* (cette dernière ayant une vitalité réduite).

Malgré la fine couche de vase en surface (fig. 4), ce sol est filtrant, et beaucoup moins spongieux que le précédent. La zone d'enracinement des végétaux est d'environ 5-10 cm.

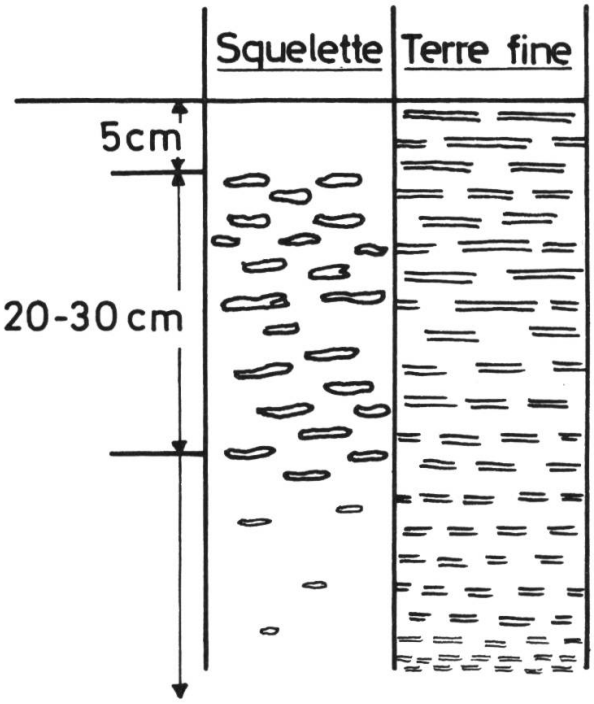


Fig. 4. – Profil pédologique de l'association à *Eleocharis pauciflora*. En surface, le sol est toujours vaseux et limoneux, sans squelette, sur plus de 5 cm. Puis vient un squelette moyen, moins important que dans le profil précédent, s'étendant sur une hauteur de 20-30 cm mélangé à la vase qui devient très sableuse. A partir de 40 cm il n'y a plus que du sable, qui devient de plus en plus compact en profondeur.

L'*Eleocharis pauciflora* ne semble supporter que très mal la concurrence des autres espèces végétales, c'est pourquoi soit il végète sans pouvoir s'implanter résolument, soit au contraire, il se trouve en grande abondance et constitue presque à lui tout seul l'association qu'il caractérise. Nous pensons qu'un facteur anthropogène joue un rôle important dans cette distribution si inégale de l'*Eleocharis pauciflora* au sein de son association.

Nous avons constaté une analogie avec le Lolio plantaginetum: association caractéristique des endroits piétinés. Il nous semble que le groupement à *Eleocharis pauciflora* possède la même particularité, mais avec un substrat et des conditions écologiques différents. Cette première observation a été faite sous Chabrey, dans une région encore naturelle, très sauvage, mais d'un accès facile et particulièrement engageant. Les groupements à *Eleocharis* les plus remarquables se trouvent en effet

sur d'anciens chemins qui servaient au transport de la litière, et sur les petites prairies marécageuses, à végétation faible, permettant le passage le plus facile aux bords du lac.

Nous avons essayé de démontrer, qu'il ne s'agissait pas là d'une simple coïncidence, et que les conditions écologiques étaient pareilles dans d'autres endroits, où pourtant les groupements à *Eleocharis pauciflora* faisaient totalement défaut. Ces endroits correspondent en général parfaitement aux zones non piétinées, d'accès difficile ou sans intérêt pour l'homme, et où seules des Graminées et des *Carex,* principaux concurrents des *Eleocharis,* peuvent se développer.

Notre hypothèse semble donc confirmée dans la majorité des cas.

Le Littorello-Eleocharitetum acicularis (Malcuit 1929)

Cette association correspond à un groupement d'espèces pionnières. Dans notre station 2, (Thiébaud 1971b), une petite crique entièrement envahie par un peuplement très dense de *Phragmites australis,* a été défrichée, autant dans l'eau que sur la grève, pour permettre un accès au lac et créer une plage de sable. Quelques saisons plus tard, une végétation pionnière s'est installée sur les berges inondables; nous pouvons citer notamment quelques espèces amphibies dont le *Littorella uniflora* et l'*Eleocharis acicularis.* Cette dernière a commencé de se développer à la fin du mois de juillet 1967, sur le sable humide, situé à 80 cm du bord de l'eau; toutes les vagues venant déferler sur cette plage atteignaient directement le fin tapis d'*Eleocharis.* Cette situation, si proche de l'eau était privilégiée pour une végétation aussi frêle et souple que celle-là, car le sable seul constitue un milieu nutritif pauvre, alors que chaque vague apporte des dépôts sédimentaires, dont les matériaux sont en partie organiques.

Cette plage est restée méconnue durant quelques années, après quoi, des plaisanciers et des baigneurs sont venus piétiner régulièrement ces grèves sableuses durant toute la belle saison. L'*Eleocharis acicularis* et le *Littorella uniflora* n'ont pas pu résister à ces conditions et ont lentement succombé. Quelques espèces nouvelles essaient de s'y installer actuellement; il s'agit principalement du *Phragmites australis,* qui prend pied sur le sable, indépendamment des conditions aquatiques ou terrestres, mais qui reste cependant petit; il s'agit encore des espèces telles que *Juncus alpinus* et sa variété *fusco-ater,* et *Schoenoplectus tabernaemontani,* respectivement dans cet ordre en s'éloignant du lac.

Particularités écologiques propres aux Eleocharis

Les différents modes de propagation des *Eleocharis* sont caractéristiques des hydrophytes en général; en plus des facteurs de dissémination habituels: transport du pollen, des fruits ou des graines par l'air, l'eau ou les animaux, ces plantes produisent des rhizomes et des stolons: organes végétatifs croissant en milieu aquatique et caractéristique de ce milieu; ils servent d'une part à la propagation de l'espèce, et d'autre part, ils emmagasinent d'importantes réserves. Sur les stolons se développent de nouveaux pieds, restant liés parfois très longtemps avec celui d'où ils tirent leur origine. Le rôle de ces organes, lié à celui de l'eau, est spécifique de la multiplication des *Eleocharis* aquatiques. Les stolons, soutenus par l'eau, peuvent s'allon-

ger beaucoup plus que sur terre, où leur accroissement peut en outre être perturbé par une végétation très dense des bords de zones palustres. Dans le milieu aquatique, le développement de la plante s'effectue parfois subitement, et l'allongement peut être rapide et important. Les nouveaux bourgeons ne se situent pas seulement à l'extrémité du stolon, mais se répartissent sur toute sa longueur, du moins lorsqu'il se propage en rampant sur le fond (pl. IIc). Chez les *Eleocharis palustris* et *acicularis,* plus franchement aquatiques que les autres, cette multiplication végétative semble nettement prédominer par rapport à la reproduction sexuée. On rencontre en effet de nombreux épis qui restent minuscules, à l'état d'ébauche, et dont les fleurs n'atteignent jamais la maturité. Fréquemment aussi nous avons pu observer des tiges absolument stériles, se terminant en pointe, suivant la structure type de la tige (Thiébaud 1971a), et sans aucune trace d'épillet ou de fleur.

Dans ce milieu aquatique, après avoir atteint la maturité, les épis de l'*Eleocharis palustris,* à l'arrivée de la saison froide, sèchent avec la tige; cette dernière finit par se casser ou se coucher sous l'influence du vent et des intempéries. Si l'on contrôle les fleurs au début de ce stade de fanaison, on peut constater qu'elles sont souvent intactes: la reproduction sexuée n'a pas eu lieu. Les bractées des épis sont encore très fortement imbriquées les unes sur les autres, empêchant toute sortie des stigmates et des étamines. En enlevant une bractée, on voit que les filets des étamines sont recroquevillés, déjà tout bruns et cassants, alors que les anthères sont encore chargées de pollen; quant aux fleurs femelles, de couleur brun-gris, parfois presque noir, elles sont toutes contractées et plissées sous l'effet de la dessication; les stigmates sont souvent cassés.

Au contraire, chez les *Eleocharis* à écologie plus terrestre *(E. pauciflora* et *uniglumis)*, la reproduction sexuée est le principal mode de multiplication; la reproduction végétative peut même ne plus exister, on trouve en effet des pieds de l'*Eleocharis pauciflora* tout à fait isolés des autres, sans aucun stolon. Par contre, toutes les fleurs se développent très rapidement; les bractées s'écartent et laissent sortir étamines et stigmates, la fécondation a lieu tôt dans la saison (dès le mois de mai), et la fructification s'étend de juin à août. Dès la fin du mois d'août, alors que la tige est encore verte et fonctionnelle, les fleurs sèchent et tombent pièce par pièce, toutes éparpillées, en même temps que se fait la dissémination des graines. Il y a naturellement des exceptions à l'évolution saisonnière de ces plantes. Suivant les conditions écologiques, il est possible d'observer d'importantes fluctuations dans la vie et le développement des *Eleocharis.*

Facteurs déterminants ou influents, dans l'écologie des Eleocharis

Le climat

Les *Eleocharis* ont une amplitude climatologique très variable.

L'espèce *acicularis* n'a jamais pu être observée ailleurs que sur les grèves du lac. De même, nous n'avons localisé l'espèce *pauciflora* que dans les régions palustres bordans le lac, alors qu'il y a quelques décennies seulement, il était encore cité au Val de Ruz, à une altitude bien supérieure (Spinner 1918). L'*Eleocharis uniglumis* est moins strict, nous l'avons rencontré dans des conditions aquatiques et terrestres au bord du

lac, et retrouvé à 500 m d'altitude, à la marnière d'Hauterive, dans un milieu différent (station 7, Thiébaud 1971b). Quant à l'*Eleocharis palustris,* il a une amplitude climatologique très élevée; on le rencontre en effet au bord du lac de Neuchâtel à 430 m d'altitude, ainsi que dans les dolines du haut Jura, à 1370 m (Thiébaud 1971b). Il est bien évident que le développement de cette espèce est fonction du climat, et en l'occurence de l'altitude de son habitat. Lorsqu'au mois de mai, certaines dolines du Jura sont encore entièrement comblées de neige, les *Eleocharis* du lac de Neuchâtel sont déjà développés, et montrent même leurs épis à un stade plus ou moins avancés, bien qu'encore juvéniles.

La période de végétation est donc plus longue dans un microclimat plus tempéré; elle est au contraire plus courte mais plus rapide en climat plus rude.

Les conditions météorologiques

Ce facteur, qui est plus ou moins dépendant du précédent, est peut-être le plus important puisqu'il régit la plupart des autres. Durant l'année 1967, qui fut très ensoleillée et toutefois assez humide, du moins pendant une partie de l'été, le développement des *Eleocharis* à écologie la moins aquatique, s'est fait très rapidement, et la maturité a été atteinte beaucoup plus tôt que durant l'année 1968, très fraîche et pluvieuse. En 1968, toute la végétation amphibie et palustre a été retardée et parfois même empêchée dans sa croissance, par l'abondance de précipitations qui ont été à l'origine d'inondations trop importantes pour que le "départ" du bourgeonnement de certaines plantes puisse se déclencher.

Le milieu aquatique

Nous avons montré dans une note antérieure (Thiébaud 1971a) que ce facteur a une grande importance dans l'anatomie des *Eleocharis* puisqu'il peut déterminer des modifications de structure grâce auxquelles ces plantes pourront s'adapter à de nouvelles conditions.

D'autre part, le milieu aquatique absorbe une partie importante des radiations lumineuses, ce qui diminue fortement l'éclairage. Les *Eleocharis*, qui ne sont jamais des limnophytes exclusifs, ne sont pas capables de supporter une obscurité, ni une pression trop forte, c'est pourquoi leur développement est parfois longuement retardé, tant que la hauteur de l'eau recouvrant le sol est trop imposante. Cet affaiblissement de l'éclairage joue également un rôle important dans la prolifération des organes végétatifs, au détriment des reproducteurs.

Le niveau de l'eau et le degré d'humidité

Ce facteur est en général dépendant des conditions météorologiques qui peuvent être à l'origine de graves inondations, ayant des répercussions sur toute la flore palustre. Il joue donc un rôle capital dans l'écologie des *Eleocharis.*

En 1967, nous avons pu observer plusieurs stations à *Eleocharis acicularis,* dans lesquelles cette espèce présentait son optimum écologique. Ces mêmes stations, vers la fin du mois de mars 1968, lors de la première montée importante des eaux, furent complètement recouvertes de sable. A la fin du mois de mai, le niveau du lac redescendit de plus de 40 cm, et jusqu'en juillet le niveau n'accusa pas de variations supérieures à 20 cm, ce qui permit à l'alluvionnement précédent de se dissiper partiellement. Dès la fin du mois de juillet, après une légère baisse du niveau de l'eau, les conditions étaient idéales au développement des *Eleocharis acicularis,* qui ont formés de petits tapis très fins et très denses, atteignant rapidement un à deux centimètres de hauteur. Le mois d'août s'est caractérisé par une montée extraordinaire des eaux (augmentation de plus de 70 cm en vingt jours); les gazons d'*Eleocharis* furent recouverts par 50 cm d'eau environ. Cette augmentation du niveau s'est effectuée en deux étapes; au cours de la deuxième étape, un violent orage s'est abattu sur cette région, et tous les *Eleocharis* furent ensevelis par une masse de sable impressionnante, apportée par les vagues sur la grève. Ainsi les *Eleocharis* furent non seulement immergés, mais encore enfouis dans le sable, où ils disparurent pour toute la saison 1968, sans avoir pu fleurir; la durée de vie des *Eleocharis acicularis* en 1968 ne fut donc que de quelques jours...

Les *Eleocharis* les plus terrestres, telle l'espèce *uniglumis,* sont aussi tributaires du niveau des eaux. Au début de la saison, alors que le niveau est encore relativement élevé, ils commencent de se développer dans des zones inondées, parfois assez éloignées du lac, devenant exondées très tôt dans la saison. Ces espèces, qui doivent achever leur développement hors de l'eau, cessent rapidement de grandir et gardent une taille plus petite (15-25 cm ou moins). Plus tard dans la saison, le niveau de l'eau baisse, et d'autres stations, généralement plus proche du lac, vont devenir propices à la croissance de l'*E. uniglumis* qui aura alors des conditions de vie plus uniformes grâce à un milieu restant longuement aquatique. Ces *Eleocharis* à développement tardif mais constamment aquatique, dépassent rapidement une stature de 30-60 cm. Ces différentes conditions de croissance sont à l'origine des différences morphologiques et anatomiques chez les *Eleocharis* (Thiébaud 1971a).

L'*Eleocharis uniglumis* est un hélophyte, il se contente par conséquent d'une base périodiquement mouillée, à condition que le sol contienne suffisamment de sels minéraux nutritifs. Cet *Eleocharis* succède à l'espèce *palustris,* (qui se rapproche davantage du groupe des limnophytes), dès que les inondations deviennent moins constantes, moins fréquentes, et surtout moins prolongées. Malgré son caractère hélophytique, l'*E. uniglumis* supporte bien une longue exondation, à condition que cette période soit précédée d'une inondation importante, nuisant aux espèces végétales moins bien adaptées à la vie aquatique.

Le niveau de l'eau a donc une grande importance, bien que variable, selon les espèces. Lorsque ce niveau détermine une trop grande profondeur d'eau, il s'ensuit une diminution de la fertilité chez les *Eleocharis.* L'assimilation chlorophyllienne peut devenir insuffisante et toutes les matières nutritives sont utilisées au développement des organes souterrains et des tiges, ces dernières restent alors jaunâtres et prennent parfois dans ces conditions une extension très considérable.

Si l'augmentation de la profondeur est trop forte ou trop subite, la croissance peut être complètement inhibée, et la plantule peut rester dans un état stationnaire jusqu'à ce que les conditions redeviennent plus favorables.

La température de l'eau

Dans le milieu aquatique, l'eau agit comme un thermostat, rendant les conditions écologiques plus homogènes; les variations de température y sont beaucoup plus faibles et plus lentes que dans le milieu aérien. Ce facteur n'est pas primordial dans la vie des *Eleocharis* qui ne sont jamais des limnophytes exclusifs puisqu'ils possèdent toujours une partie aérienne. Cependant, comme pour tous les Phanérogames aquatiques, la croissance ne peut débuter que lorsque la température du milieu atteint un certain degré. En outre, la température de l'eau joue un rôle important dans la proportion des gaz dissous du milieu aquatique; en effet, plus elle est élevée, plus la quantité de gaz dissous est faible. Certaines espèces du Littorellion-Eleocharitetum acicularis semblent être sensibles à ce facteur; elles ont alors besoin de l'agitation régulière du lac, qui contribue à diminuer la température des bords, donc à favoriser le renouvellement des gaz dissous, et par conséquent à augmenter le potentiel respiratoire et photosynthétique de ces végétaux.

La composition chimique de l'eau

Ce facteur n'a qu'une influence secondaire, donc peu notable, sur le développement des *Eleocharis.* L'eau est plus riche en gaz carbonique et plus pauvre en oxygène que l'air. Les plantes aquatiques, en décomposant le gaz carbonique, utilisent le carbone pour leur métabolisme et rendent à l'eau l'oxygène; elles contribuent ainsi à l'équilibre du biotope lacustre.

L'exposition à la lumière

Nous pensons que ce facteur a aussi son importance sur la répartition des *Eleocharis.* L'espèce *palustris,* qui croît toujours dans l'eau, au bord des lacs, des étangs ou des mares, est en général bien développée sur les rives nord à est qui sont mieux exposées au soleil. Les dolines du Jura situées en pleine forêt, donc toujours abritées des rayons solaires, sont exemptes d'*Eleocharis;* si une doline est particulièrement ombragée, par un versant abrupt, par de gros arbres, une maison, etc., les *Eleocharis* ne se développent que faiblement ou sont parfois même totalement absents. L'espèce *palustris* semble donc rechercher les stations ensoleillées. Il en est de même pour l'*E. pauciflora,* qui forme de petits gazons, grandement ouverts à la lumière solaire. Les végétaux qui ne supportent pas la concurrence des espèces à taille élevée s'y donnent également rendez-vous. L'*E. acicularis,* de par sa situation sur les grèves de sable fin, se trouve presque toujours fortement exposé au rayonnement solaire. Quant à l'espèce *uniglumis,* comme nous avons déjà eu l'occasion de le noter, elle se développe de préférence dans les endroits ombragés ou en tout cas pas trop fortement exposés au soleil.

La proximité du rivage

Ce facteur nous paraît être sans grande importance dans notre étude écologique. Comme les *Eleocharis* sont des hélophytes, ils font plus ou moins partie de la

végétation des rivages, et sont adaptés aux deux milieux aquatique et terrestre; ils peuvent d'ailleurs passer de l'un à l'autre lorsque le niveau de l'eau varie considérablement. Les individus aquatiques, les plus éloignés du rivage, possèdent un certain nombre de caractères, accentués par l'influence du milieu. Chez la plupart des plantes amphibies, les organes les plus variables suivant les conditions du milieu, aquatique ou terrestre, sont les feuilles, qui, chez certains limnophytes peuvent acquérir des formes et une structure propre.

La nature du sol

Les variations édaphiques peuvent avoir une importance capitale et déterminer par endroits des zones optimales pour certaines espèces. En effet, suivant l'épaisseur de la vase, sa teneur en limon, suivant la cohésion des grains de sable, des graviers et des galets, la présence de débris organiques ou d'un sol, on peut mettre en évidence un certain nombre de faciès correspondant aux conditions écologiques optimales de certaines espèces.

La nature du sol joue donc un rôle important dans la composition floristique des groupements à *Eleocharis;* certaines espèces végétales sont caractéristiques des fonds sableux ou vaseux, d'autres au contraire se développent indépendamment du substrat, pour autant que ce dernier soit recouvert par une couche suffisante de substances ou de débris organiques. La vase, qui constitue un sol riche en matières nutritives est beaucoup plus propice au développement végétal que le sable; de plus, les fonds vaseux ou limoneux contribuent fortement à la prolifération végétative, aux dépens de la reproduction sexuée. L'allongement des tiges de l'*Eleocharis palustris* peut donc être dû en partie, au potentiel élevé de croissance que produit un sol vaseux ou limoneux.

La nature du sol peut avoir dans certains cas une influence sur l'ensemble des conditions écologiques. L'*E. pauciflora,* qui peut se rencontrer dans des zones n'étant pas à proximité immédiate du lac, se développe généralement sur des terrains vaseux, mais parfois aussi limoneux ou sableux, ainsi que sur tous les intermédiaires possibles. Dès le printemps 1968, très pluvieux, nous avons pu observer des zones planes ou même légèrement concaves à substrat vaseux, recouvertes d'eau sous l'effet des précipitations, et qui formaient de grandes flaques suffisamment profondes (>20 cm) pour retarder la croissance des *Eleocharis.* A quelques mètres de là, une autre station de l'*E. pauciflora* a commencé de se développer dès le tout début de la saison, et dans un milieu que nous avions considéré en 1967 comme identique au précédent. Une coupe pédologique nous montra que le sol était ici limono-sableux en surface, et que la proportion de sable augmentait très rapidement en profondeur, rendant ce substrat beaucoup plus perméable, et permettant ainsi à l'eau de s'écouler immédiatement par infiltration jusqu'au niveau de la nappe phréatique. Le sol, bien que très humide, n'était ainsi jamais immergé, ce qui permit aux *Eleocharis* de se développer; leur croissance, débutée en temps normal, n'a pas été favorisée par les conditions météorologiques, et s'est poursuivie faiblement durant plusieurs semaines. Alors que dans l'autre station, ayant été retardée par les inondations résultant de l'imperméabilité du sol, les *Eleocharis* ont commencé de se développer très brusquement: réaction provoquée par quelques jours durant lesquels la température fut plus douce; leur croissance s'est accomplie en un laps de temps extrêmement court, pendant

lequel les jeunes pousses ont dû franchir les quelques centimètres d'eau restant encore à la surface du sol.

Il est intéressant de remarquer que dans ce dernier cas, l'*Eleocharis pauciflora* semble s'être adapté à son nouveau milieu plus aquatique. En effet, durant la période latente d'inondation, les organes souterrains se sont accrus, les racines multipliées, beaucoup plus que dans les conditions habituelles. Plus tard, l'aspect morphologique de la tige allait être légèrement différent du type le plus courant; cet organe s'est présenté sous une couleur plus mate, il possédait une section agrandie, et une structure moins compacte, tendant à acquérir des caractères plus franchement "aquatiques" (Thiébaud 1971a).

Nous pouvons donc remarquer que, de tous les *Eleocharis* observés, seule l'espèce *acicularis* semble s'être adaptée à un milieu essentiellement sableux. L'*E. palustris* a son optium écologique sur les sols vaseux et limoneux. L'*E. pauciflora* est moins exigeant, il n'est caractéristique ni des stations sableuses, ni vaseuses, mais d'un intermédiaire où la teneur des deux constituants est capable de varier, à conditions toutefois qu'un minimum d'élément vaseux soit présent. L'*E. uniglumis* est encore moins exigeant, il peut se développer tout au bord de l'eau, sur un sol très sableux, où beaucoup plus éloigné de l'eau, sur un sol organique à substrat limono-sableux.

Les *Eleocharis* sont en général caractéristiques des biotopes à pH neutre ou légèrement basique. Nous donnons à titre indicatif (fig. 5), l'amplitude moyenne approximative des différentes espèces d'*Eleocharis,* au sein de leurs associations respectives, en fonction du pH des sols sur lesquels nous avons pu les observer.

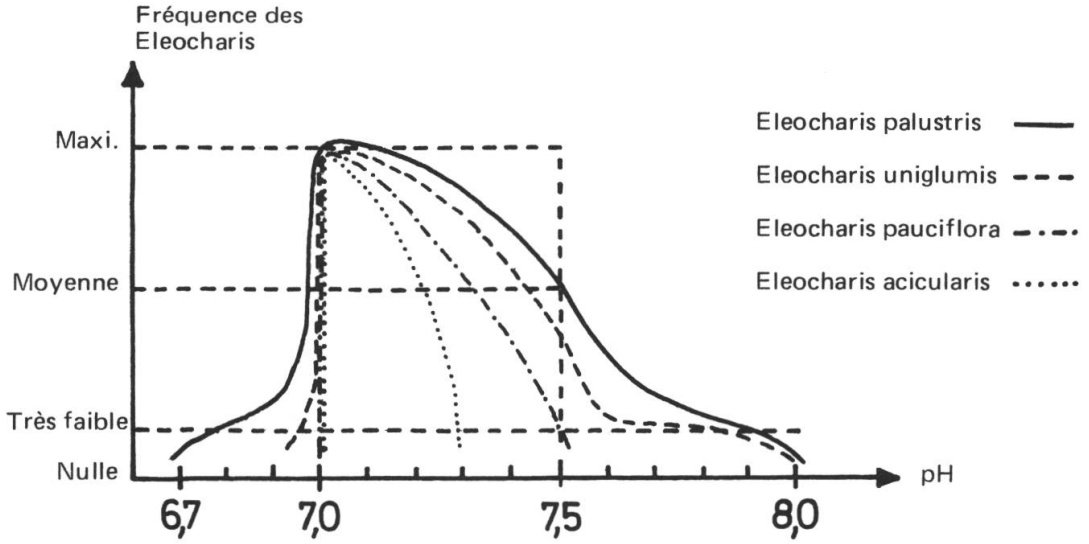


Fig. 5. – Fréquence de développement des *Eleocharis* en fonction du pH du sol.

La concurrence végétale

Ce facteur est extrêmement important dans l'écologie des *Eleocharis;* les espèces les plus aquatiques *(E. palustris* et *acicularis),* sont tout particulièrement sensibles

à la concurrence des autres végétaux. Les Graminées et les grands *Carex* sont généralement les plantes les plus redoutées des *Eleocharis,* tout d'abord par le fait que leur nombre s'accroît dès que le degré d'assèchement augmente, mais aussi par l'importance que prennent les Graminées lorsqu'elles constituent un peuplement.

L'*E. acicularis* ne supporte normalement aucune concurrence, il se présente en général sous forme de peuplements purs constituant des petits tapis très denses. L'*E. palustris,* qui se développe dans une zone bien déterminée, peut croître dans des régions moins profondes, plus extérieures au lac, à condition toutefois que la place soit libre; c'est précisément là qu'intervient la concurrence vitale; les hydrophytes caractéristiques de cette nouvelle zone, et qui ne peuvent vivre dans une zone plus extérieure, s'emparent du terrain et obligent les *Eleocharis* à quitter les lieux et à se réfugier dans des régions plus profondes, où quelques espèces seulement peuvent continuer de vivre et de se multiplier. L'*E. pauciflora,* comme nous l'avons déjà relevé plus haut, est très sensible à la concurrence des espèces à taille élevée. Quant à l'*E. uniglumis*, c'est de tous les *Eleocharis,* celui qui souffre le moins de la présence d'autres plantes; toutefois, lorsqu'il en a la place, il a également tendance à s'isoler: c'est pourquoi nous l'avons souvent rencontré soit en bordure d'associations, soit encore au bord des touffes de *Carex elata.*

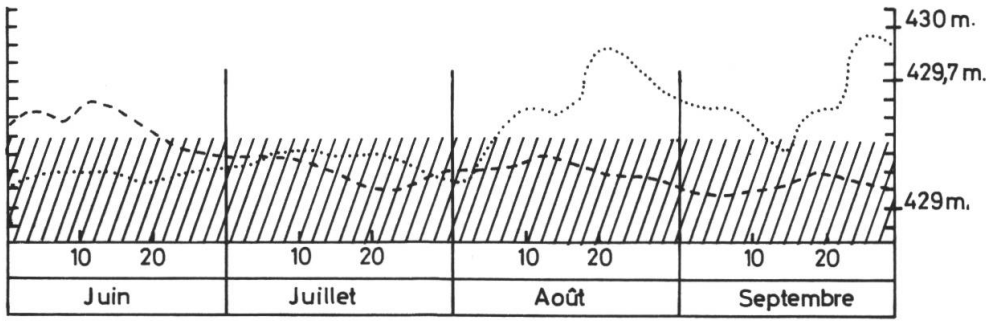
Les arbres des associations palustres ont un effet variable sur les différents *Eleocharis;* tout d'abord, ils ne peuvent se développer auprès des espèces *palustris* et *acicularis,* le milieu étant presque toujours trop aquatique. Pour l'*E. pauciflora,* tous les arbres sont en général très éliminateurs, par contre, pour l'*E. uniglumis,* les saules ne deviennent éliminateurs que s'ils sont groupés. Quant aux genres *Betula* et *Populus,* ils ne semblent pas engendrer d'importantes modifications dans les groupements à *Eleocharis:* il faut d'ailleurs préciser que ces associations ne contiennent qu'exceptionnellement ces deux genres, et que, s'ils sont présents, ce ne sont vraisemblablement jamais des arbres adultes, de plus, les *Eleocharis* s'y tiennent toujours plus ou moins à l'écart.

Influences humaines

Les interventions humaines peuvent aboutir à des modifications et à des bouleversements considérables dans le biotope palustre ou amphibie, allant parfois jusqu'à sa destruction la plus totale; presque toutes les régions marécageuses du canton de Neuchâtel ont bientôt disparu.

La plupart des berges de la rive droite du lac gardent encore leur physionomie caractéristique. Cependant, lorsque les rivages sont quelque peu modifiés, il est possible d'observer une réaction de la nature, qui est capable de rompre l'équilibre normal de la végétation. Un groupement végétal peut se constituer, et envahir une région au détriment des espèces qui l'habitaient; ainsi de nombreuses associations intermédiaires peuvent se présenter. Nous avons observé par exemple, les effets du drainage sur un Schoenetum nigricantis; cette prairie s'est très rapidement desséchée, et les conditions sont devenues insupportables pour le *Schoenus nigricans,* en revanche, le *Molinia coerulea* s'est immédiatement développé, et a proliféré si abondamment qu'il s'y est formé un véritable Molinietum coeruleae.

Presque toutes les Joncacées et Cypéracées, dont le genre *Eleocharis* ne fait pas exception, souffrent terriblement du drainage et des traitements chimiques effectués par l'homme; ces modifications leurs sont néfastes au profit des Graminées.

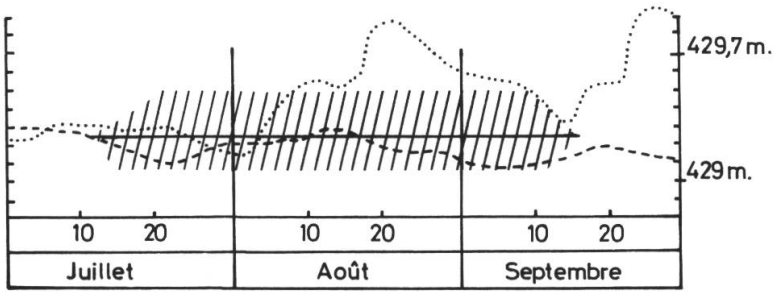


------ Niveau du lac durant l'été 1967
..... Niveau du lac durant l'été 1968
//////// Niveau et période de croissance de l'*E. palustris*

Tableau 5. — Amplitude écologique de l'*Eleocharis palustris* (hélophyte presque exclusivement aquatique) en fonction du niveau du lac.

La tranche hypsométrique, favorable au développement de l'*Eleocharis palustris* est très générale, et peut varier énormément suivant les années, en fonction du niveau de l'eau; il est par conséquent impossible de mettre en évidence un chiffre correspondant au niveau moyen optimum pour cette espèce.

Cette espèce n'a pas un optimum écologique très strict; elle est liée au milieu aquatique d'une façon absolue, sans être aussi sensible aux variations du niveau de l'eau que l'*Eleocharis acicularis,* à condition toutefois que ce niveau soit assez élevé. Elle atteint son développement maximum sur un substrat vaseux, entre 428.75 m et 429.35 m d'altitude au bord du lac de Neuchâtel, et sans distinction d'altitude dans les autres régions, pour autant qu'elle soit située sur une nappe d'eau permanente, en général neutrophile. Sa période végétative s'étend, indépendamment des régions géographiques considérées, de mi-mai à mi-octobre en général.

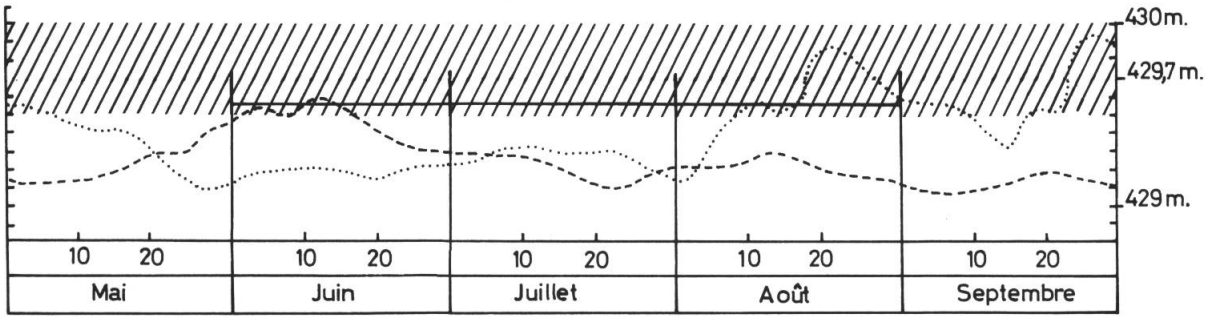


- - - - - Niveau du lac durant l'été 1967
..... Niveau du lac durant l'été 1968
/////// Niveau et période de croissance de l'*E. acicularis*
——— Niveau optimum du développement de l'*E. acicularis*

Tableau 6. — Amplitude écologique de l'*Eleocharis acicularis* (amphiphyte) en fonction du niveau du lac.

La tranche hypsométrique, favorable au développement de l'*Eleocharis acicularis* est très précise, et ne peut varier dans des proportions telles que pour l'espèce précédente. Les grandes variations du niveau de l'eau peuvent entraîner une inadaptation de cette espèce aux conditions écologiques nouvelles. L'été 1968, exceptionnel, quant à sa quantité de précipications, a entraîné une absence totale d'*Eleocharis acicularis* sur toutes les rives du lac. Pour cette espèce, à écologie très stricte, il a été possible de déceler le niveau optimum à son développement; ce niveau correspond à l'altitude de 429.24 (±0.02) m.

Cette espèce a son optimum écologique dans les faciès à sable fin et humide, durant le mois d'août, et à l'altitude de 429.24 m (±0.02 m). Toutefois, sa période végétative s'étend en général de mi-juillet à mi-septembre, et l'altitude de l'association peut varier suivant les fluctuations du niveau de l'eau, de 429.05 m à 429.50 m.



- - - - - Niveau du lac durant l'été 1967
..... Niveau du lac durant l'été 1968
/////// Niveau et période de croissance des *E. uniglumis* et *pauciflora*
——— Niveau optimum probable du développement des *E. uniglumis* et *pauciflora*

Tableau 7. — Amplitude écologique des *Eleocharis uniglumis* et *pauciflora* (hélophytes) en fonction du niveau du lac.

La tranche hypsométrique, favorable au développement des *Eleocharis uniglumis* et *pauciflora,* est beaucoup moins nette que pour l'espèce *acicularis.* Les conditions écologiques ont été si variables d'une année à l'autre, que nous n'avons pu mettre en évidence un niveau moyen optimum correspondant à une altitude fixe pour ces espèces. Ce niveau paraissant toutefois se rapprocher sensiblement de 429.50 m, nous l'avons tout de même indiqué par un trait plein.

Ces deux espèces, bien qu'ayant une écologie assez différente l'une de l'autre, comme nous l'avons montré plus haut, peuvent être réunies dans ce graphique ci; elles sont en effet toutes les deux beaucoup moins liées au milieu aquatique; elles appartiennent au bas marais lacustre, et se développent sur des sols en général vaseux, la plupart du temps exondés, exceptions faites des périodes de crues du lac. La durée de leur végétation s'étend de mai à septembre, et leur altitude habituelle au bord du lac de Neuchâtel, varie de 429.50 m à 430 m. En outre, l'*Eleocharis uniglumis* se trouve souvent beaucoup plus près du lac que l'*Eleocharis pauciflora,* et il atteint son optimum écologique dans les zones nouvellement exondées, où le lac, en se retirant, a laissé une importante quantité de débris organiques. Rappelons encore que l'*Eleocharis pauciflora* semble particulièrement bien adapté aux zones piétinées, où la végétation reste de stature peu élevée. Bien qu'il soit parfois en mosaïque avec le Caricetum elatae (Magnocaricion), son association propre peut être rattachée à l'alliance du Caricion davallianae.

C'est probablement la raison primordiale pour laquelle tant de stations d'*Eleocharis,* citées il y a quelques décennies seulement, ont été éliminées du canton de Neuchâtel.

Remarques finales

Compte tenu de l'ensemble des facteurs écologiques ayant une influence sur la vie des *Eleocharis,* nous avons essayé de faire un résumé mettant en évidence les zones optimales au développement des différentes espèces. Le résumé est présenté sous forme de tableaux (tableaux 5, 6 et 7).

Ce travail ayant été réalisé à l'Institut de botanique de l'Université de Neuchâtel et au Conservatoire botanique de Genève, nous tenons à exprimer ici notre plus vive reconnaissance aux professeurs C. Favarger et J. Miège, qui nous ont soutenu et encouragé tout au long de nos recherches, et spécialement au professeur J.-L. Richard qui a bien voulu relire notre manuscrit, et nous faire bénéficier de sa riche expérience en phytosociologie.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Berset, J. (1949-1950) La végétation de la réserve de Cheyres et des rives avoisinantes du lac de Neuchâtel. *Bull. Soc. Fribourg. Sci. Nat.* 40: 65-94.

Forel, F-A. (1892) *Le Léman. Monographie limnologique.* Lausanne.

Gadeceau, E. (1909) *Le lac de Grand-Lieu. Monographie phytogéographique.* Nantes.

Koch, W. (1925) Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. *Jahrb. St. Gallischen Naturwiss. Ges.* 61: 1-146.

Magnin, A. (1904) *La végétation des lacs du Jura. Monographies botaniques de 74 lacs jurassiens, suivies de considérations générales sur la flore lacustre.* Paris.

Malcuit, G. (1929) Les associations végétales de la vallée de la Lanterne. *Arch. Bot. Mém.* 2/6: 1-211.

Richard, J.-L. (1969) Quelques notes sur la flore et la végétation de la réserve de Cudrefin. *Schweizer Naturschutz – Protect. Nat.* 35: 133-135.

Schuler, W. (1968, 1969, 1970) Observations météorologiques faites en 1967, 1968, 1969, à l'observatoire cantonal de Neuchâtel. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 91: 149-157, 92: 81-89, 93: 195-203.

Spinner, H. (1918) La distribution verticale et horizontale des végétaux vasculaires dans le Jura neuchâtelois. *Mém. Univ. Neuchâtel* 2: 1-197.

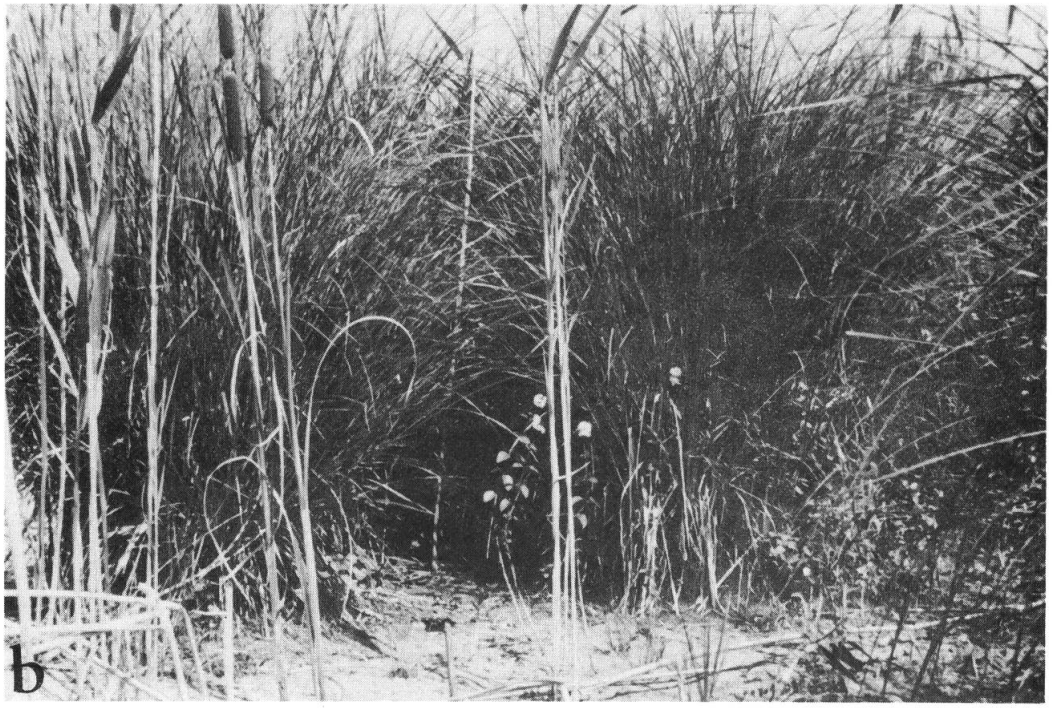
Thiébaud, M.-A. (1970) Contribution à l'étude caryologique du genre Eleocharis R. Br. en Suisse. *Candollea* 25: 209-219.

– (1971a) Contribution à l'étude anatomique du genre Eleocharis R. Br. en Suisse. *Candollea* 26: 183-189.

– (1971b) Contribution à l'étude écologique du genre Eleocharis R. Br. en Suisse. I. Phytogéographie. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 94: 55-65.

Zobrist, L. (1935) Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchung des Schoenetum nigricantis im nordostschweizerischen Mittellande. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 18: 1-144.

Adresse de l'auteur: Conservatoire botanique, route le Lausanne 192, CH-1202, Genève.



a, Scirpetum lacustris (au premier plan), côte à côte avec le Phragmitetum communis, dans la station 1, sous Autavaux (Thiébaud 1971b).
b, Caricetum elatae en période de basses eaux. En plus du grand *Carex,* nous pouvons observer les *Eleocharis uniglumis, Phragmites australis, Typha angustifolia* et *Mentha aquatica.*

a, Nymphaeetum albae abrité derrière un Scirpetum lacustris, à l'intérieur d'une petite baie naturelle.

b, Caricetum elatae en période de hautes eaux. Seul le *Phragmites australis* accompagne le grand *Carex*.

c, important développement des organes souterrains, qui servent à la multiplication de l'espèce chez l'*Eleocharis palustris*.