

Etude d'une zone alluviale à l'étage subalpin dans le Vallon de Nant



Photo : Randin 2001

Christophe RANDIN

sous la direction de **Pascal Vittoz**



RÉSUMÉ.....	3
INTRODUCTION.....	4
MATERIEL ET METHODE.....	5
SITUATION GENERALE DE LA ZONE ALLUVIALE.....	5
METHODE DE TRAVAIL.....	6
<i>Cartographie.....</i>	6
<i>Relevés.....</i>	7
<i>Analyses.....</i>	7
Discriminante.....	7
Groupes phytosociologiques au sein des relevés.....	8
Représentation des relevés sur le plan factoriel (AFC).....	8
Calcul de la moyenne des indices Landolt par relevé.....	8
Représentation des relevés et des indices de Landolt sur le plan factoriel (AFC).....	9
RESULTATS.....	9
<i>Cartographie.....</i>	9
<i>Relevés.....</i>	9
<i>Analyses.....</i>	10
Discriminante.....	10
Groupes phytosociologiques au sein des relevés.....	11
Représentation des relevés sur le plan factoriel (AFC).....	12
Calcul de la moyenne des indices Landolt par relevé.....	13
Représentation des relevés et des indices de Landolt sur le plan factoriel (AFC).....	14
DISCUSSION.....	15
Appartenance des relevés aux groupements phytosociologiques.....	15
Structuration et dynamique de la zone alluviale.....	18
CONCLUSION.....	20
BIBLIOGRAPHIE.....	22



Résumé

Cette étude a été réalisée sur une lentille alluviale dans le fond du vallon de Nant à 1580 m d'altitude. Il a été tenté de discerner des séries dynamiques de végétation dans un système alluviale subalpin qui sont des milieux encore peu étudiés. Il a aussi été essayé de mettre en évidence si le processus de conquête des espaces nus par les végétaux pionniers était un phénomène répétitif ou aléatoire.

Pour répondre à ces questions, une cartographie de la zone alluviale a été réalisée conjointement à des relevés de végétation. La relation entre la position d'un relevé sur la lentille et sa composition en espèces a pu être aussi observée.

L'analyse discriminante et les analyses factorielles sur les relevés montrent que les surfaces colonisées par les végétaux évoluent vers un subclimax de Melezein, lorsque celles-ci sont suffisamment affranchies des perturbations du torrent. L'allocation des ressources hydriques et la granulométrie des dépôts alluviaux sont aussi des facteurs déterminants pour la répartition des différentes espèces. Dans les stades pionniers, l'occupation de l'espace semble plutôt conditionné par les contraintes hydrodynamiques que par une stratégie de conquête ou un phénomène aléatoire. Une étude polychronique serait plus appropriée pour mettre en évidence cette dernière tendance.

Mots clés : zone alluviale subalpine, végétation, cartographie, AFC, discriminante.



Introduction

Ce travail porte sur l'observation de la végétation d'une zone alluviale du Torrent des Martinets, à l'étage subalpin du vallon de Nant. Ce type de milieu est principalement conditionné par l'eau, le climat étant le principal moteur de ce fluide.

Le vallon se situe dans le secteur des Alpes externes, soumis à une influence atlantique. Il reçoit donc des précipitations importantes, avoisinant annuellement les 1800 mm (Dutoit 1983), mais le facteur déterminant reste l'allocation de l'eau au fil des saisons. Cette eau peut être complètement retenue sous forme de glace ou libérée en un mince filet lors des périodes d'étiages. Elle peut aussi être libérée violemment et en grandes quantités durant la fonte des neiges au printemps ou pendant les fréquents orages estivaux, sans oublier l'effet synergique de la fonte et de la pluie. Ce dernier scénario permet également d'illustrer l'influence de l'étage alpin lorsqu'il existe, sur la zone subalpine dans les Préalpes vaudoises.

Le type de matière véhiculée par l'eau influence aussi de manière considérable les berges des systèmes alluviaux. Ainsi, le Torrent des Martinets charrie-t-il continuellement en aval les roches du cône d'éboulis sur lequel il repose en amont.

Le climat, l'eau et les roches de charriage se combinent en trois grands types de perturbations, influençant l'évolution des zones alluviales.

Les perturbations naturelles, telles que les crues et l'érosion hydraulique font partie des phénomènes rajeunissant les systèmes alluviaux. La dynamique qui s'exerce à différentes intensités sur les compartiments du système alluvial constitue donc un frein en direction du climax (Roulier 1998).

Il existe aussi des perturbations qui accélèrent la dynamique vers le climax. La sédimentation qui se produit à l'occasion des crues affranchit progressivement les stations de l'effet de la rivière (Roulier 1998).

Enfin, il arrive que le cours d'eau détruise l'ensemble de la phytocénose. Le système alluvial tend alors à nouveau vers un stade initial de banc de sédiments nus (Roulier 1998).

Un système alluvial subalpin, comme celui du Vallon de Nant, est donc un milieu qui subit de fortes contraintes d'origines hydraulique, thermique et mécanique.

Dans cette zone d'éboulis soumis à une dynamique alluviale, ce sont les premiers végétaux arrivant sur un terrain nu qui colonisent cette surface (Begon & al. 1996). Ces végétaux s'ordonnent tout d'abord en une mosaïque fragmentée d'associations pionnières (Wilmanns 1973) et s'organisent ensuite en formations arbustives. A l'étage subalpin, une grande partie de ces formations arbustives pionnières ont des valeurs de subclimax (Ozenda 1985). Enfin, cette évolution peut se poursuivre jusqu'à l'association subalpine du *Larici-Piceetum*. Cette formation se retrouve en ubac à des altitudes comprises entre 1400 et 1900 m (Ozenda 1985).

Le long d'un gradient altitudinal, la richesse spécifique des plantes vasculaires diminue (Odland & Birks 1999). De plus, l'organisation des systèmes alluviaux ainsi que leurs séries dynamiques se simplifient lorsqu'on traverse les différents étages altitudinaux. (Roulier 1998).



On peut alors se demander si, dans les zones alluviales subalpines qui sont des milieux peu connus, le processus de transitions des espèces vers un climax est la conséquence d'une stratégie de conquête répétitive ou aléatoire.

Est-il aussi possible de définir des séries dynamiques dans un système alluvial subalpin sur la base d'une cartographie et de relevés d'espèces ?

Matériel et méthode

Situation générale de la zone alluviale

La zone alluviale est située entre deux bras du Torrent des Martinets au fond du Vallon de Nant dans le Canton de Vaud (carte nationale 1 : 25000 n° 1305, coordonnées GPS 573'700 – 119'000). Cette surface d'alluvions, comprise entre 1575 et 1580 m d'altitude, s'étend sur une longueur de 140 m du sud vers le nord en suivant l'orientation du vallon. La lentille formée par les deux bras du torrent a une largeur maximale d'environ 40 m et une pente régulière d'environ 10°.

La totalité de la surface d'alluvions repose sur le chevauchement de deux cônes d'éboulements. L'un descend du fond du vallon au sud alors que l'autre s'étend sous la face ouest de la Pointe d'Aufalle.

Le Torrent des Martinets se forme entre 2100 et 2200 m sous le glacier du même nom qui surplombe le vallon. C'est donc essentiellement de l'eau de fonte qui alimente ce cours d'eau durant la belle saison.

En août 1998, le bras gauche du torrent a été comblé (Fig. 1). De grandes quantités de cailloux furent charriées après la rupture d'une poche d'eau sous le glacier des Martinets. Cette partie de la rivière reste donc la plupart du temps inactive, sauf lors de la fonte printanière, des grandes chaleurs de l'été et des fortes pluies d'automne. Les roches véhiculées par le torrent ou descendant des cônes d'éboulis proviennent en majorité des couches de sédiments calcaires.



Figure 1 La rive gauche de la lentille est comblée par un apport récent d'alluvions. Ce bras du torrent reste la plupart du temps inactif.



Méthode de travail

Cartographie

Une cartographie complète de la zone alluviale et de son bras mort a été réalisée à l'échelle 1 : 200 entre le 22 juillet et le 12 septembre 2001. Celle-ci reprend la même zone étudiée par Annelise Dutoit en 1979. La surface cartographiée durant l'été 2001 est restreinte et s'arrête au-dessus du nouveau chemin pédestre qui traverse la partie inférieure de la lentille.

Les mesures sont réalisées à l'aide de ficelles de nylon, tendues à l'aide de bambous, le long d'axes nord-sud parallèles et distants de dix mètres les uns des autres. Des repères sont placés sur ces cordes à intervalles réguliers de deux mètres. Ils permettent de tirer deux chevillères perpendiculairement aux transects nord-sud. Il est ainsi possible de générer des carrés de deux mètres de côté en déplaçant des doubles mètres le long des deux chevillères et celles-ci le long des ficelles. Deux couleurs sont utilisées pour distinguer les repères qui se suivent et permettre de garder les deux chevillères perpendiculaires aux transects et parallèles l'une avec l'autre.

Sur la carte au 1 : 200, la microtopographie (reliefs de plus de 20 cm d'amplitude) et les cailloux (de plus de 20 cm de diamètre) sont représentés. A cela, les différents stades de colonisation de l'îlot d'alluvions sont ajoutés et définis selon la thèse de doctorat de Dutoit (1983).

Stade 0 Sol sans végétation.

Stade 1 Les plantes pionnières représentent 90% de la végétation sur les dépôts d'alluvions récents. L'absence ou l'intervention discrète des espèces ligneuses sous forme de semis, de même qu'un recouvrement minime des bryophytes, différencient ce premier stade des suivants.

Les touffes d'*Epilobium fleischeri*, *Petasites paradoxus*, *Hieracium staticifolium* simulent localement une végétation luxuriante. *Saxifraga aizoides*, *Euphrasia salisburgensis*, *Agrostis alba*, *Gypsophila repens*, *Saxifraga oppositifolia*, *Campanula cochleariifolia*, beaucoup moins exubérants, se joignent aux précédents.

Stade 2 Trois nouveaux éléments principaux annoncent les secteurs du stade 2.

Les plaques de mousses s'étendent et recouvrent plus de 5% de la surface.

Le nombre et la taille des arbustes augmentent. On repère rarement moins de trois espèces différentes (*Salix appendiculata*, *Salix foetida*, *Larix decidua*, *Picea abies*, etc.).

Dryas octopetala et *Globularia cordifolia* prennent de l'importance : leurs tapis atteignent 10 cm de diamètre.

Stade 3 Son aspect de pelouse faiblement boisée distingue nettement le stade 3. Les espèces ligneuses prennent de l'importance : *Larix decidua* atteint 3 à 5 m de hauteur. *Dryas octopetala* et *Globularia cordifolia* recouvrent maintenant de grandes surfaces. Le sol plus stable et plus riche permet le développement important de *Carex sempervirens*, *Sesleria coerulea* et *Calamagrostis varia*, qui constituent un véritable gazon.



Relevés

La majorité des déterminations a été faite pendant la floraison, de mi-juillet à mi-août. Les espèces printanières ainsi que certaines plantes vivaces n'ont pu être déterminées que par les critères morphologiques de leur appareil végétatif.

Les relevés ont été effectués entre le premier et le 21 août 2001. Les sites de chaque relevé ont ensuite été visités à plusieurs reprises afin de ne pas manquer les végétaux à développement tardif (floraison au mois de septembre).

L'identification et la nomenclature des espèces s'appuient sur les critères d'Aeschimann & Burdet (1994). Les conifères et les saules sont classés dans la catégorie « Buisson » lorsque leur taille est en dessous de 150 cm et dans la catégorie « Arbuste » quand leur hauteur excède cette limite. Toutes les autres espèces appartiennent à la strate herbacée.

Les espèces de chaque relevé reçoivent un indice d'abondance-dominance selon Braun-Blanquet (1964). L'abondance et le recouvrement des espèces sont codés de la manière suivante :

- r rare, 1-2 individus
- + recouvrement et abondance faibles
- 1 recouvrement de 1 à 5 % ou espèce abondante
- 2 recouvrement de 5 à 25 % ou espèce très abondante
- 3 recouvrement de 25 à 50 %, abondance quelconque
- 4 recouvrement de 50 à 75 %, abondance quelconque
- 5 recouvrement de 75 à 100 %, abondance quelconque

Les emplacements des relevés effectués sur l'îlot sont identiques à ceux réalisés par Annelise Dutoit 1979. Cependant, si la composition végétale n'est pas restée homogène pendant le laps de temps qui sépare les deux études, la surface d'un relevé peut alors être réduite.

Pour les besoins du traitement informatique, les strates buissonnante et arbustive sont distinguées de la strate herbacée dans le cas des espèces ligneuses.

Le pH est mesuré sur le terrain avec un réactif liquide Hellige, une à trois fois au sein de chaque relevé. La précision est d'une unité. La moyenne des mesures est finalement retenue pour chacun des relevés.

Enfin, les zones de relevés sont géoréférencées à l'aide d'un GPS à 12 canaux avec une précision de 4 m et photographiées dans la perspective d'un monitoring. La localisation des relevés figure aussi sur la carte au 1 : 200.

Un tableau d'abondance des espèces dans chaque relevé est créé. La valeur du pH est ajoutée en tant que facteur de site pour tous les relevés.

Analyses

Discriminante

Le traitement informatique des données est réalisé avec le logiciel MULVA- 5 (Wildi 1994). Le tableau brut est tout d'abord importé puis ouvert sans transformation dans le programme.



Une matrice de ressemblance (routine RESEMB) permet de calculer la similarité entre les objets des classes « relevés » et « espèces ». Les coefficients de Van der Maarel sont utilisés comme indices de similarités entre objets. Cette analyse permet l'ordination des espèces et des relevés pour le clustering de ces deux classes.

La routine CLUSTER de MULVA-5 construit les dendrogrammes des objets des deux classes regroupés par la méthode des liens complets. Ces dendrogrammes permettent par la suite de définir des groupes de relevés pour l'analyse discriminante. Pour la classe des espèces, le dendrogramme n'est pas utilisé pour la clusterisation car son interprétation s'avère trop complexe. Le nombre de groupe d'espèces est alors donné par le dix pour cent de la somme des espèces dans tous les relevés.

Pour ne plus travailler indépendamment avec les groupes d'espèces et de relevés, les résultats précédents sont diagonalisés avec la routine CONCENT.

Finalement, la routine DISCRIM est utilisée pour séparer les espèces différentielles au sein d'un ou plusieurs groupes de relevés. L'option 2 de cette routine (Janceys ranking upon F-values) est choisie pour le classement des espèces. Le tableau ainsi obtenu est exporté dans le programme Exel.

Les objets des deux classes sont ordonnés selon des critères purement mathématiques par le programme MULVA-5 ; c'est pourquoi les espèces au sein du tableau sont réorganisées une seconde fois selon leur valeur différentielle.

Groupes phytosociologiques au sein des relevés

L'appartenance de chaque espèce à un niveau phytosociologique est ajoutée dans le tableau de sortie de l'analyse discriminante. La classification s'appuie sur celle de Ellenberg & al. (1991). Un graphique du nombre d'espèces appartenant aux différents groupes phytosociologiques pour chaque relevé est créé. Il permet de rattacher les relevés à un ou plusieurs taxons phytosociologiques et de déceler des phénomènes de transitions ou d'évolutions des milieux grâce à la position relative des relevés sur la lentille alluviale.

Représentation des relevés sur le plan factoriel (AFC)

Le fichier de données brutes est à nouveau ouvert mais en effectuant une transformation sur les vecteurs pour une analyse factorielle de correspondance. La routine RESEMB peut alors être lancée avec les produits croisés comme indice de similarité. Le calcul de la matrice est réalisé uniquement avec les relevés. COMPOD est une routine qui permet le choix entre une ACP et l'AFC. Cette dernière option est retenue sans effectuer de pondération.

Les résultats de cette analyse sont exportés vers le programme Excel afin de réaliser une représentation le long des deux premiers axes factoriels.

Calcul de la moyenne des indices Landolt par relevé

Le fichier de donnée brut est ouvert. Les indices moyens de Landolt par relevé sont calculés dans la routine DATA . Cette moyenne permet de refléter une partie des conditions écologiques dans les relevés. L'option 2 qui permet une pondération par l'abondance des espèces a été retenue pour cette analyse.



Les indices F, L, T, K, R, N, H et D ont été sélectionnés afin de pouvoir mettre en évidence une éventuelle transition entre les relevés.

Représentation des relevés et des indices de Landolt sur le plan factoriel (AFC)

Le fichier *multda* créé précédemment dans la routine DATA est ouvert en effectuant à nouveau une transformation pour une AFC sur les vecteurs. Les mêmes routines RESEMB et COMPORD sont utilisées avec les mêmes options. Lors de l'exportation de ces résultats vers Excel, deux jeux de coordonnées doivent être créés. Le premier donne la position des relevés et le second la position des indices de Landolt F, L, T, K, R, N, H et D sur les plans factoriels.

Résultats

Cartographie

La carte de la lentille alluviale figure dans l'annexe 1. Sur le côté gauche, on observe une bande continue avec un stade de colonisation zéro. De nombreux arbres sont couchés le long de cette bande. Les autres surfaces qui la bordent sont surélevées, sauf en amont de la lentille.

Sur les deux rives, des arbres abîmés et couchés sont tangents aux espaces nus des extrémités de la lentille. On constate cependant que de nombreux arbres ont été aussi endommagés au centre de l'île.

Les zones de végétaux pionniers à valeurs 0-1 et 1 sont pauvres en ligneux. Seuls *Salix appendiculata*, *Salix foetida* et des Mélèzes de petites tailles y sont représentés. Ces surfaces sont situées en bordure de la lentille.

Sur les surfaces plus élevées en altitude, à valeurs 1-2, 2, 2-3 et 3, la densité des ligneux est plus importante. La taille des Mélèzes est en moyenne plus élevée. Les Epicéas font leur apparition dès le stade 2-3.

La partie centrale de l'île est à un stade de colonisation 3. C'est aussi la surface la plus élevée de la lentille. Les Mélèzes de la strate arbustive y sont représentés avec une forte densité. De plus, tous les Epicéas dont la hauteur dépasse 50 cm sont localisés dans cette zone. Cependant, il existe une surface totalement nue en plein cœur de cette zone 3.

Relevés

Le tableau brut des indices d'abondance des espèces pour chaque relevé se trouve dans l'annexe 2. Les valeurs de pH et la localisation GPS y sont indiquées.



Analyses

Discriminante

Le dendrogramme de la routine CLUSTER (Fig. 2), effectué avec les relevés, montre la possibilité de former 4 groupes au sein de cette classe. Durant la clusterisation des espèces, 10 groupes ont été retenus. Le nombre d'espèces différentielles retenues est de 45 sur les 74 au total.

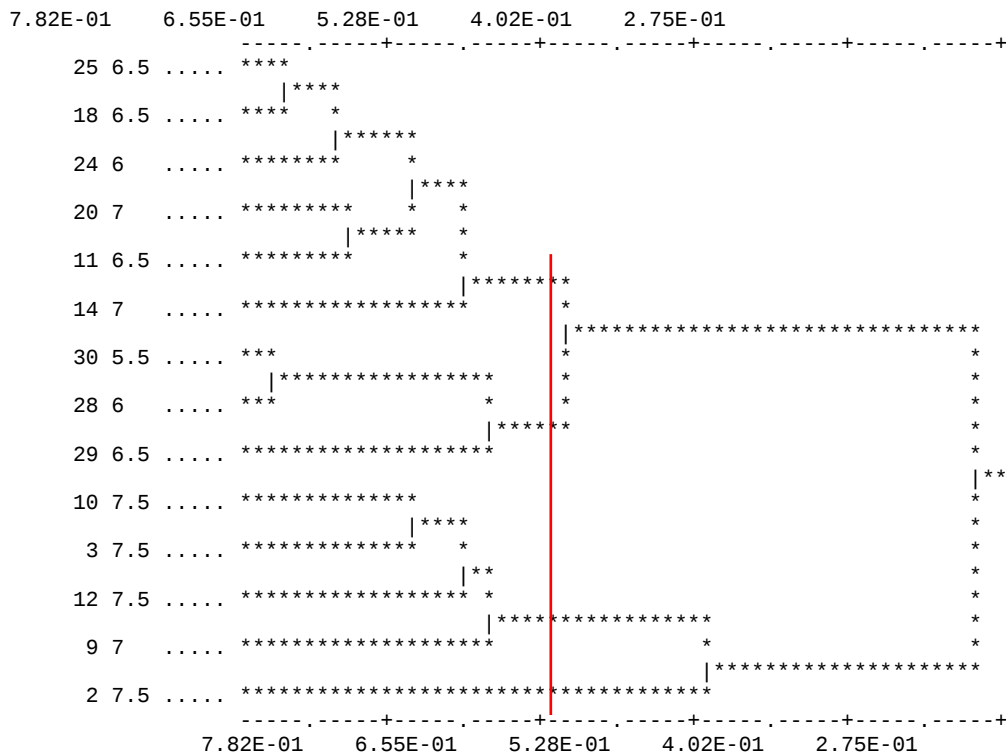


Figure 2 Dendrogramme après clusterisation des relevés. La bande rouge indique les distances entre les quatre groupes sélectionnés pour la discriminante.

La mise en relation des classes d'espèces et de relevés par la diagonalisation de la routine CONCENT donne un coefficient de contingence des carrés moyens de 0.196. Sur le tableau final de l'analyse discriminante (Annexe 3), on observe que le relevé 2 est classé seul dans un groupe. La moyenne des pH de ce relevé a une tendance basique. Les relevés 9, 12, 3 et 10, qui forment le groupe 2, ont un pH qui montre une tendance neutre à basique. Celle-ci est inversée dans le groupe 3, ses relevés ayant des pH s'étalant du neutre vers l'acide. Les pH sont légèrement acides dans le groupe 4.

Les espèces différentielles sont mises en évidence par un fond vert. Dans le relevé 2, on distingue deux espèces abondantes, *Saxifraga aizoides* et *Hieracium staticifolium*. Celles-ci sont déjà moins présentes dans le groupe 2 et ensuite inexistantes dans les deux autres groupes. *Solidago virgaurea* est faiblement représenté dans le groupe 2 uniquement.



Globularia cordifolia, *Dryas octopetala*, *Anthyllis vulneraria* et *Bartsia alpina* ont une présence constante dans les groupes 2, 3 et 4 mais sont absentes dans le relevé 2.

Prunella grandiflora se cantonne principalement au sein du groupe 3 alors que *Pinguicula alpina* se limite aux relevés 20 et 24 dans ce groupe. *Aster bellidiastrum* est faiblement représenté dans les relevés à pH neutre à acide des groupes 3 et 4. Il en est de même pour *Gentiana clusii*.

Carex sempervirens, *Selaginella selaginoides*, *Larix decidua* dans la strate buissonnante, *Tofieldia calyculata*, *Gentiana ciliata* et *Picea abies* se trouvent uniquement dans les relevés des groupes 3 et 4 de tendance neutre à acide.

Erica herbacea est représentée dans les relevés à pH acide. *Carlina acaulis* se trouve en faible abondance dans les relevés du groupe 4. Bien que présents dans les relevés 14 et 25, les arbustes de *L. decidua* ont une abondance plus importante dans les relevés 28 et 30.

Calamagrostis varia et *Petasites paradoxus* sont bien représentés dans l'ensemble des relevés.

Groupes phytosociologiques au sein des relevés

Le tableau d'abondance des espèces par relevé avec leur appartenance phytosociologique selon Ellenberg figure dans l'annexe 4.

Le graphique (Fig. 3) est une synthèse visuelle des proportions des différents groupes phytosociologiques représentés par les espèces dans chaque relevé.

L'alliance du *Cratoneurion commutati* est seulement présente dans les relevés 2, 9, 12, 3 et 10. Conjointement, on trouve une plus grande proportion d'espèces appartenant à la classe du *Thlaspietea* dans ces mêmes relevés. Aucune espèce appartenant à l'ordre du *Tofieldietalia* n'est présente dans le relevé 2. De plus, les proportions sont faibles dans les relevés 9, 3 et 10.

Il en va à peu près de même pour les classes de l'*Erico-Pinetea* et du *Vaccinio-Piceetea*. Il n'y a pas d'espèces appartenant à ces deux groupes dans le relevé 2. Les proportions sont surtout élevées dans les relevés 14, 18, 25, 28 et 30. Elles sont très importantes dans le relevé 28.

Les proportions d'espèces appartenant à la classe du *Festuco-Brometea* sont comparables pour les relevés 9, 12, 3, 10 et 25 ainsi que les relevés 14, 11, 20, 24, 18, 28, 29 et 30.

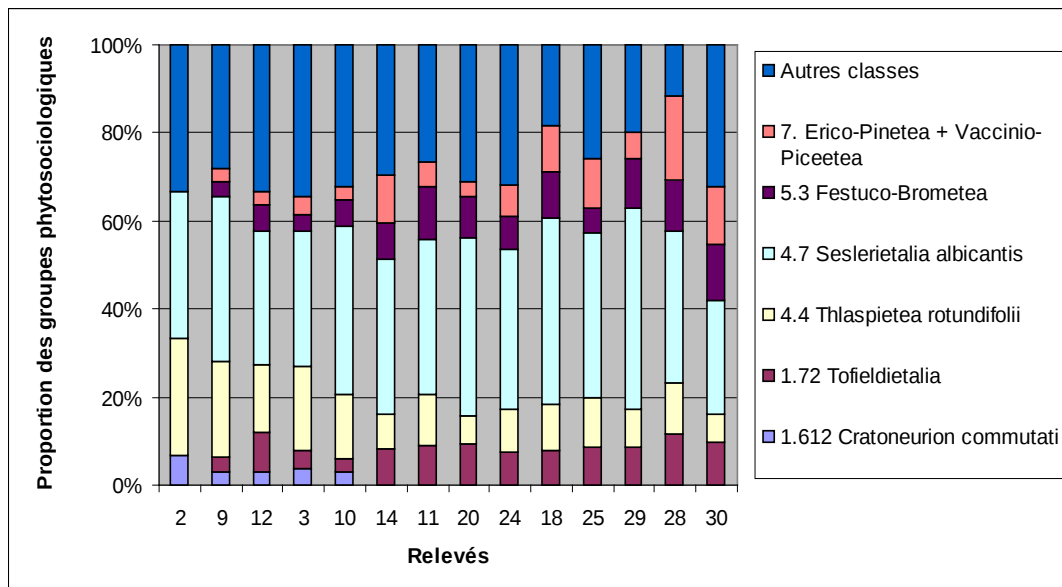


Figure 3 Représentation des différents groupements phytosociologiques au sein des relevés. Les proportions sont données par le nombre d'espèces rattachées à un groupe phytosociologique par rapport au nombre d'espèces totales de chaque relevé.

Représentation des relevés sur le plan factoriel (AFC)

L'axe 1 du plan factoriel (Fig. 4) n'explique que 22% de la variance totale. Les axes 2 et 3 expriment tous deux une variance de 11 %. L'axe 3 n'a pas été utilisé pour l'analyse car il n'apporte pas d'informations supplémentaires.

Le plan factoriel du graphique permet de distinguer trois grands groupes de relevés selon le premier axe : les relevés 9, 12 et 10 ; les relevés 11, 14, 18, 24 et 25 ; les relevés 28 et 30. Les relevés 2, 3 et 29 sont un peu en retrait de ces trois agrégations.

Seuls les relevés 10, 28, 29 et 30 se démarquent nettement selon le deuxième axe. Les autres relevés sont faiblement discriminés les uns des autres.

D'un point de vue plus global, on peut aussi distinguer deux grands groupes (11, 14, 18, 20, 24 et 25 ainsi que 2, 3, 9, 10 et 12) différenciés selon l'axe 1. Ceux-ci montrent alors une forte variation intra-groupe selon l'axe 2. Le groupe des relevés 28 et 30 apparaît alors bien démarqué des deux autres groupes. Sa discrimination intra-groupe est faible. Le relevé 29 a une position marginale mais reste proche du grand groupe à gauche.

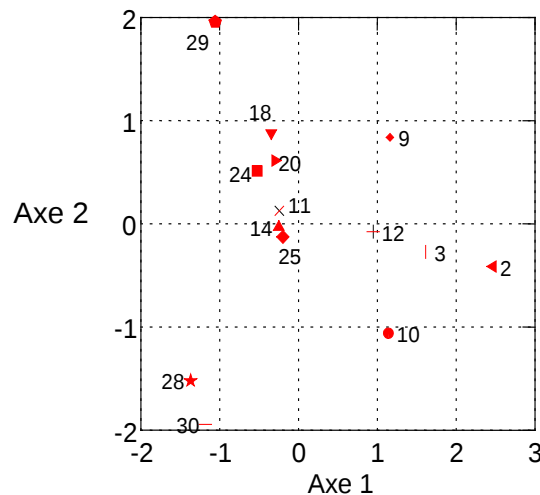


Figure 4 Répartition des 14 relevés selon les axes 1 et 2 d'une AFC. Les axes représentent respectivement 22 % et 11 % de la variance totale.

Calcul de la moyenne des indices Landolt par relevé

Le tableau 2 permet de visualiser les valeurs moyennes des indices de Landolt F, L, T, K, R, N, H, et D sur les sites des 14 relevés. On peut constater que les variations entre relevés sont faibles pour les indices F, L, T et K, mais pas pour R (pH du sol), l'indice du relevé 9 se démarquant fortement des autres valeurs.

Tableau 1 Moyenne des indices de Landolt (F, L, T, K, R, N, H, et D) par relevé. Les valeurs sont données par la moyenne pondérée des indices des espèces présentes au sein des relevés.

	2	9	12	3	10	14	11	20	24	18	25	29	28	30
F	2.84	2.66	2.70	2.67	2.58	2.57	2.58	2.58	2.62	2.49	2.66	2.49	2.37	2.53
L	4.05	3.95	3.94	3.97	4.03	3.92	3.94	4.02	3.91	4.00	3.97	3.95	3.85	3.78
T	2.45	2.41	2.41	2.55	2.40	2.38	2.42	2.41	2.31	2.35	2.33	2.40	2.37	2.43
K	3.18	3.27	3.15	3.17	3.22	3.22	3.25	3.25	3.27	3.25	3.21	3.28	3.39	3.32
R	3.62	2.33	3.62	3.62	3.75	3.68	3.70	3.70	3.72	3.72	3.72	3.79	3.71	3.69
N	2.37	2.33	2.30	2.33	2.32	2.29	2.29	2.22	2.21	2.22	2.23	2.14	2.2	2.16
H	2.5	2.75	2.74	2.7	2.62	2.84	2.91	2.87	2.94	2.90	2.83	2.94	2.91	2.86
D	2.77	2.91	2.94	2.80	2.88	3.06	3.08	3.13	3.2	3.13	3	3.26	3.03	3.15

Le graphique (Fig. 5) montre que l'indice N, qui caractérise la teneur du sol en éléments nutritifs, diminue dans les relevés affranchis du torrent. Cette baisse est encore plus marquée pour l'indice d'humidité du sol F. Par contre, les valeurs H et D qui caractérisent la teneur du sol de la station en humus et la taille des éléments du sol (dispersité) ont une tendance à augmenter régulièrement.

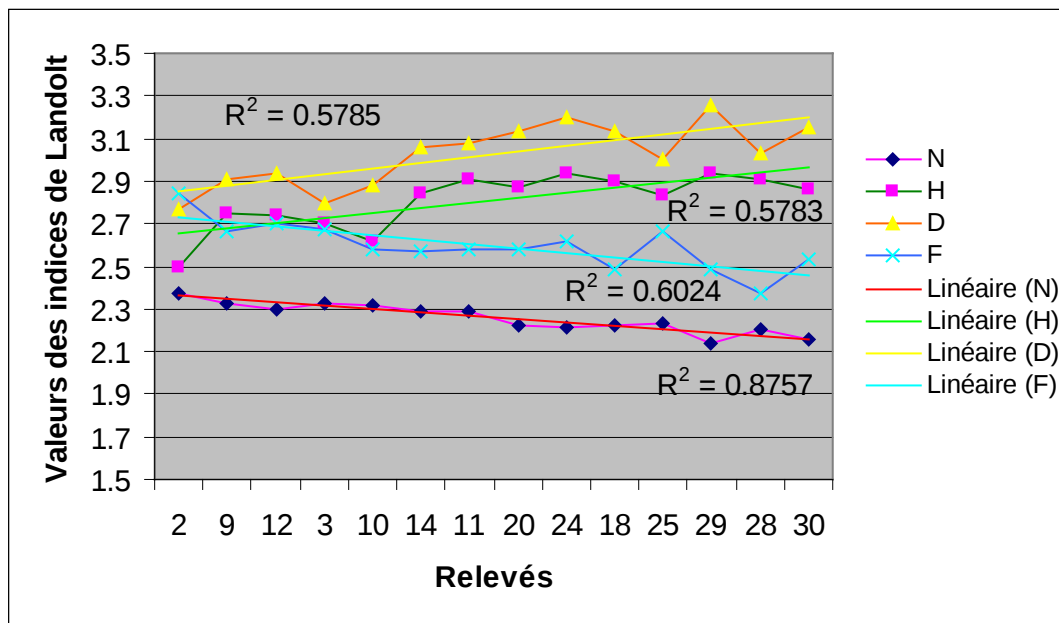


Figure 5 Evolution des indices de Landolt N, H, D et F dans les sites des relevés. Les indices D et H augmentent entre les relevés 2 et 30 alors que N diminue régulièrement. L'indice F, qui est le premier indice à considérer dans ce type de milieu, diminue fortement. Les droites de régression et les coefficient de corrélation R^2 confirment cette tendance. L'ordination des relevés suit le classement mathématique de l'analyse discriminante.

Représentation des relevés et des indices de Landolt sur le plan factoriel (AFC)

Le premier axe de l'AFC (Fig. 6) explique 71% de la variance, contre seulement 9% pour le deuxième. Les remarques et observations qui suivent se focalisent donc uniquement sur l'axe 1.

Les relevés 18, 24, 28, 29 et 30 affichent les valeurs d'humus (H) et de dispersité (D) les plus élevées. Les sols de ces relevés seraient plutôt riches en humus et composés de particules fines. En revanche, les relevés 2, 3, 9, 10 et 12 seraient alors caractérisés par des sols bruts et des rochers de grosse taille.

Cette dernière série est aussi proche de l'indice F d'humidité moyenne du sol, ce qui correspond à des valeurs plus élevées. Les sites de ces relevés seraient donc plus mouillés, voire épisodiquement inondés. Les valeurs de F indiqueraient une tendance à des sols secs dans les relevés 18, 24, 28, 29 et 30.

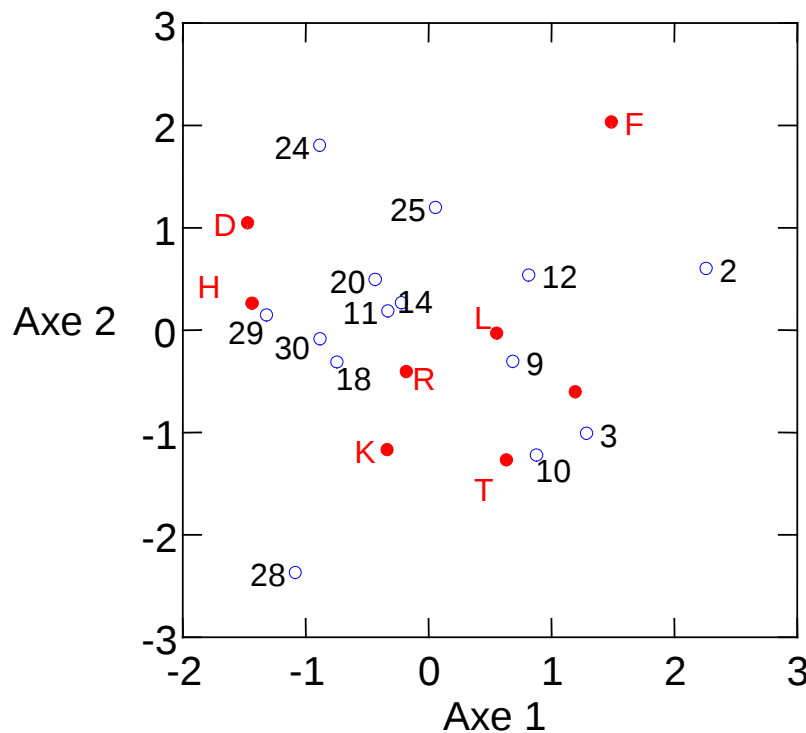


Figure 6 AFC des relevés sur les moyennes des indices écologiques de Landolt. L'axe 1 explique 71% de la variance totale et l'axe 2 seulement 9%.

Discussion

Appartenance des relevés aux groupements phytosociologiques

La structure superficielle du sol du relevé 2 est composée de blocs de tailles variables. Ceux-ci semblent avoir été déposés récemment par le torrent. Le pH élevé et la composition floristique corroborent cette hypothèse. En effet, *Saxifraga aizoides*, *Hieracium staticifolium* et *Epilobium fleischeri* sont les premiers à coloniser ce type d'espaces nus en milieux alpin et subalpin (Dutoit 1983; Burga 1999).

La présence de *Petasites paradoxus* et *Euphrasia salisburgensis* côtes à côtes dans le même relevé semble montrer des conditions environnementales opposées. On retrouve cette Euphrase dans des milieux secs s'apparentant à la classe du *Mésobromion* (Delarze & al. 1998). Quand à *P. paradoxus*, il préfère les cônes de déjection du *Petasition paradoxi* (Delarze 1998) ou les bords de rivières, ces deux types de milieux devant bénéficier d'une bonne alimentation en eau (Oberdorfer 1990).

L'effet drainant des cailloux ne permet qu'aux espèces thermophiles résistantes à la sécheresse de coloniser superficiellement cette zone. La stratégie alternative consiste à développer son système racinaire comme *P. paradoxus*. Ainsi ce type de végétaux pallie cette carence hydrique en puisant l'eau d'infiltration du torrent entre les gros blocs qui composent la base de la lentille alluviale.



Sur le plan des alliances, les espèces du *Cratoneurion* (Delarze & al. 1998 ; Ellenberg 1991) telles que *Saxifraga aizoides* et des rives et prairies humides comme *Agrostis stolonifera* (Delarze & al. 1998 ; Oberdorfer 1990) s'opposent à nouveau à celles du *Seslerion* (Delarze & al. 1998) comme *Scabiosa lucida* et *Hieracium villosum*. Ceci renforce la vision paradoxale de deux séries de végétaux nécessitant des régimes hydriques différents.

Les espèces du *Thlaspietea rotundifolii* peuvent coloniser des surfaces de rochers plus compacts. De plus, ces végétaux supportent aussi très bien la contrainte mécanique, ce qui peut aussi signifier que la zone du relevé 2 est réapprovisionnée ponctuellement en nouveaux dépôts par le torrent lors de fortes crues, par exemple.



Figure 7 Relevé 2 situé sur la rive droite de la lentille alluviale. Les espèces présentes ont des exigences écologiques paradoxales. Des espèces du *Petasition paradoxus* côtoient des végétaux du *Mésobromion*. On peut distinguer les fleurs roses d'*Epilobium fleischeri* et les larges feuilles de *Petasites paradoxus*.

Les relevés 9, 12, 3 et 10 occupent des surfaces un peu plus affranchies de l'eau. Les espèces du *Tofieldetalia* qui ne supportaient pas les conditions d'humidité du relevé 2 ont pu s'installer dans ces quatre sites. Le relevé 3 est protégé par la zone centrale en amont et le relevé 10 par le dépôt d'alluvions du relevé 2. Les relevés 9 et 12 sont surélevés. Mais il faut remarquer que *Dryas octopetala* n'est pas représentée dans le relevé 9 et *Globularia cordifolia* encore peu abondante. Le fait qu'un pionnier vivace (Oberdorfer 1990) tel que *D. octopetala* n'a pas la possibilité de s'installer sur cette lentille secondaire peut montrer une activité occasionnelle du bras mort.



Agrostis stolonifera, espèce des graviers, des rives et des prairies humides (Oberdorfer 1990 ; Lauber & Wagner 2000), est maintenant représentée en quantité plus importante. Cependant il est étonnant que cette espèce ne prolifère pas dans le relevé 2, car cette pionnière est aussi capable de résister aux perturbations mécaniques (Delarze & al. 1998). *Bartsia alpina* appartient au groupement pionnier des bords de torrent (Delarze & al. 1998). Cette espèce devrait aussi trouver son optimum dans cette zone. Son absence témoigne sans doute du stress hydrique causé par le rayonnement thermique intense des cailloux nus de cette surface.

Il faut encore noter la présence de *Solidago virgaurea*. Cette espèce des rives ou des brousses d'arbustes nains peut mettre en évidence l'évolution des relevés 9, 12 et 3 vers une tendance plus neutre et mésophile. Il est tout de même surprenant que cette plante se limite à ces trois zones, son optimum se situant vers des milieux plus acides. *Hieracium bifidum* qui appartient à l'alliance du *Seslerion* et *Anthyllis vulneraria* du *Mésombromion* semblent confirmer cette évolution vers des milieux plus secs (Ellenberg & al. 1991; Delarze & al. 1998).

Dans le reste des relevés (14, 11, 20, 24, 18, 25, 29, 28 et 30), les espèces pionnières du *Cratoneurion* ont disparu, et les colonisateurs des éboulis du *Thlaspietea rotundifolii* sont devenus rares. Sur la carte, on observe la position centrale de ces surfaces sur la lentille alluviale. De plus, cette zone est surélevée par rapport aux bords de l'île. Cette situation évite donc le rajeunissement par catastrophe de ces surfaces. La matière organique peut ainsi s'accumuler, permettant à des espèces plus climaciques de concurrencer les pionnières.

L'abondance d'espèces du *Seslerion*, comme *Carex sempervirens*, *Sesleria caerulea*, *Aster bellidiastrum* et *Globularia cordifolia*, dans ces relevés démontre qu'en plus d'être protégés, ces relevés sont encore plus affranchis de l'eau que la série 2 à 10. *Pinguicula alpina*, que l'on trouve dans les formations du *Seslerion* ou du *Cratoneurion* (Oberdorfer 1990), est uniquement représenté au sein des relevés 20 et 24. Ces deux sites ont en commun leur position par rapport au centre de l'île et leur exposition ouest. Celle-ci les démarque des autres relevés qui ont une exposition nord. Leur configuration en talus à pente forte est aussi particulière. De plus, les informations fournies par la carte au 1:200 ne montrent qu'une faible présence d'arbustes de petites tailles dans ces deux relevés, pourtant classés au stade 3. Ces deux surfaces peuvent donc recevoir le soleil couchant, beaucoup plus fort que celui du matin (Dutoit 1973), sans être gênées par l'ombre de grands Mélèzes ou Epiceas. Cette tendance à l'aridité est confirmée, dans le relevé 24, par la présence de *Carex firma*, caractéristique des pelouses calcaires sèches et de *Prunella grandiflora*, rattachée au *Cirsio-Brachypodion*, qui a son maximum d'abondance dans ce relevé (Ellenberg & al. 1991; Delarze & al. 1998). Elle est en revanche nuancée pour les deux relevés par la représentation de *Carex ferruginea*, espèce des pelouses calcaires fraîches affectionnant les pentes peu ensoleillées (Delarze & al. 1998). On peut donc admettre que ces deux sites sont des pôles plus thermophiles que les autres relevés, même si les proportions d'espèces du *Seslerion* ne sont pas plus importantes.

Les espèces du *Tofieldietalia* font leur apparition dans le relevé 9 et sont présentes ensuite tous les relevés. Au vu du large spectre écologique des trois espèces concernées (Ellenberg & al. 1991), la présence de ces espèces est difficilement interprétable.



Dans les relevés 18 à 30, la présence et l'abondance des espèces du *Vaccinio-Piceetea* et de l'*Erico-Pinetea* augmentent légèrement car il ne s'agit que d'un petit groupe d'espèces. En revanche, *Erica herbacea*, typique du Mélèzein (Delarze 1998), est particulièrement bien représenté au sein des relevés 29, 28 et 30. La zone où sont localisées ces trois surfaces est la plus élevée de toute la lentille. C'est donc aussi l'endroit le moins perturbé. Et comme cité précédemment, les zones les moins soumises aux perturbations du torrent permettent d'accueillir durablement des végétaux et ainsi d'accumuler la matière organique. Celle-ci permet le développement des grands arbustes et particulièrement des Mèlèzes dont la litière d'aiguilles favorise le développement de la bruyère par acidification du milieu.

On observe aussi dans le groupe 4 la disparition d'*Epilobium fleisheri*. Ce pionnier de la première heure ne peut pas faire face à la concurrence d'espèces de pelouse comme *Carex sempervirens*, qui forme un tapis quasi continu dans la strate herbacée.

Des espèces des milieux alcalins, telles que *Carlina acaulis*, *Anthyllis vulneraria*, *Calamagrostis varia*, *Globularia cordifolia* et *Hippocrepis comosa* semblent trouver leur optimum dans les relevés du groupe 4, et cela malgré une tendance à l'acidification de ces milieux. D'autres végétaux comme *Prunella grandiflora* et *Hieracium bifidum* ont déserté ce groupe. On peut supposer que dans le cas de *Carlina acaulis* ou de *Petasites paradoxus*, leurs racines profondes permettent de garder un contact avec le sous-sol alcalin et les ressources en eau et de se maintenir ainsi sur toute la lentille sans distinction. De plus, *C. acaulis* n'est pas une espèce calciphile stricte (Ellenberg & al. 1991). En ce qui concerne les autres espèces, le patchwork entre les affleurements de roches calcaires et les accumulations locales de matières organiques suffit à expliquer cette répartition aléatoire. Leur présence en abondance au sein des relevés du groupe 4 est certainement favorisée par les conditions stables et plus sèches qui règnent au centre de l'île.

Salix foetida, très présent dans les relevés 12 et 3, se raréfie dans les relevés du groupe 3. Il n'est absolument pas représenté au sein du groupe 4. Cet arbuste préfère les milieux alimentés en eau et les substrats pauvres en matière nutritive (Delarze & al. 1998). On comprend donc aisément sa répartition sur les bords de la lentille. Cependant, en se référant à la carte, on constate qu'il est encore bien présent dans le stade de colonisation 2-3 qui entoure le centre de l'île. La quantité de matière organique n'est donc pas forcément le facteur limitant, mais plutôt l'ombre généré par les grands conifères.

Structuration et dynamique de la zone alluviale

La carte au 1:200 ainsi que l'analyse par relevé permet d'expliquer une partie de la dynamique de cette zone alluviale.

Pour les surfaces qui bordent les deux bras du torrent, les valeurs des stades de colonisation s'échelonnent entre 0 et 1. Leur topographie est régulièrement remodelée par les roches transportées par les eaux de crues. Ainsi, la végétation de ces zones est-elle composée en partie de pionniers des éboulis, supportant les contraintes mécaniques. Les apports d'alluvions créent un sol drainant en surface permettant aux espèces thermophiles du *Seslerion* de s'implanter.



La proximité de l'eau permet aussi à quelques espèces du *Cratoneurion* de se développer. Les relevés 2, 10 et 11 sont représentatifs de ces milieux.

l'eau permet aussi à quelques espèces du *Cratoneurion* de se développer. Les relevés 2, 10 et 11 sont représentatifs de ces milieux.

Si les surfaces tangentes aux bras du torrent sont suffisamment surélevées, cette configuration évolue vers des stades de colonisation supérieurs. C'est le cas des relevés 9 (Fig. 7) et 12, ainsi que des relevés 14 et 20, situés en contrebas du relevé 25.



Figure 8 Dès qu'une surface se trouve protégée du torrent, la végétation peut évoluer vers des stades de colonisation plus élevés. Ici, le relevé 9.

Plus on s'approche du centre de la lentille, plus les valeurs des stades de colonisation sont élevées. Plus que n'importe quels autres facteurs, c'est l'absence de perturbations liées au torrent qui permet l'évolution d'un milieu vers le climax. En revanche, l'évolution vers un type de végétation va être influencée par les ressources hydriques. Le sous-sol drainant du centre de l'île et sa distance par rapport au torrent vont permettre aux espèces des pelouses sèches du *Seslerion* et du *Festuco-Brometea* de former un tapi continu et de concurrencer les pionniers.

C'est ensuite l'absence de perturbations conjuguée à l'accumulation de matière organique qui va permettre aux Epicéas d'atteindre de grandes tailles au centre de la lentille. On observe ce phénomène dans les relevés 28, 29 et 30. En revanche, le Mélèze, qui est un très bon colonisateur, n'a pas vraiment besoin d'humus pour se développer. Sa grande taille va donc être atteinte en parallèle au développement de l'humus et en l'absence de perturbations importantes.



Cette succession est confirmée par la représentation des relevés sur le plan factoriel. Il existe une assez bonne corrélation entre la localisation des relevés par rapport au centre de l'île et leur disposition le long du premier axe factoriel : les formations pionnières (2, 10, 3, 9 et 12), les formations intermédiaires buissonnantes (11, 18,

14, 20, 24 et 25) et le Mélézein (28, 29 et 30). Les analyses des indices de Landolt par relevés n'entrent pas non plus en contradiction avec l'ordre de cette succession. De sols bruts, riches en éléments nutritifs, les milieux évoluent vers des sols à tendance acide, riche en humus et à granulométrie fine.

Conclusion

Tous les milieux de la lentille alluviale qui s'affranchissent des perturbations occasionnées par le torrent devraient donc évoluer vers le Mélézein. Cependant, cette formation n'a qu'une valeur de subclimax. En effet, si le Méléze a son optimum à l'étage subalpin, il ne forme des groupements purs que dans les stades pionniers ou il est faiblement concurrencé par l'Epicéa (Ozenda 1985). Dans des milieux stables, la formation climacique des Préalpes vaudoises devrait alors ressembler à une pessière (Delarze & *al.* 1998). Toutefois, certains indices laissent présager le contraire. Le nombre élevé de Mélézes endommagés au centre de la zone alluviale semble indiquer que les avalanches occasionneraient aussi des dommages. Ce sont donc ces perturbations hivernales qui maintiendraient la forêt de Mélézes dans le fond du vallon. On peut encore se demander si le pâturage des chèvres et des moutons, répandus dans tout le vallon jusque dans les années 70, n'a pas aussi limité l'évolution vers le climax.

S'il est possible de définir une succession d'ensembles dynamiques pour ce milieu et de catégoriser de grandes étapes, il est en revanche plus difficile de discerner une ou plusieurs stratégies de colonisation d'une conquête aléatoire du territoire au sein de ces ensembles de transitions. Même si le choix des occupants est réduit dans cette région subalpine, l'implantation d'une espèce est avant tout conditionnée par les contraintes hydrodynamiques. Afin de distinguer la part du hasard des stratégies végétales, il faudrait donc s'appuyer sur des données plus nombreuses et sur une période de temps plus longue.



Figure 9 *Une formation de conifères maintenue par des conditions extrêmes ?*



Bibliographie

- Aeschimann, D. & Burdet, H.M. (1994). *Flore de la Suisse*. Ed. Du Griffon, Neuchâtel.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. (1996). *Ecology*. 3rd ed., Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Braun-Blanquet, J. (1964). *Pflanzensociologie*. 3. Aufl. Springer, Wien – New York.
- Burga, C.A. (1999). Vegetation development on the glacier forefield Morteratsch (Switzerland). *Applied Vegetation Science* 2: 17-24.
- Delarze, R, Gonseth, Y & Galland, P. (1998). *Guide des milieux naturels de Suisse*. Delachaux & Niesté, Lausanne.
- Dutoit, A. (1983). *La végétation de l'étage subalpin de Vallon de Nant*. Section protection de la nature et des sites et Conservation de la faune du canton de Vaud, Lausanne.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. (1991). *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Erich Goltze KG Verlag. Göttingen.
- Oberdorfer, E. (1990). *Pflanzensoziologische Exkursions Flora*. E. Ulmer, Stuttgart.
- Odland, A & Birks, H.J.B. (1999). The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography* 22: 548-566.
- Ozenda, P. (1985). *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Roulier, C. 1998. Typologie et dynamique de la végétation des zones alluviales de Suisse. *Geobotanica Helvetica* 72.
- Wildi, O. 1994. *Data analysis with Mulva-5*. Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf.
- Wilmanns, O. 1989. *Ökologische Pflanzensociologie*. Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg – Wiesbaden.