4.5

Phytocoenologia	18 (1)	129 - 158	Berlin-Stuttgart, December 8, 1989

Phytosociologie des prairies humides de la rive sud du Lac de Neuchâtel (Suisse) et modèle de succession autogène

par A. BUTTLER et J.-D. GALLANDAT, Neuchâtel

avec 4 figures et 4 tableaux

Abstract. The phytosociology of the main wet meadows (Caricetum elatae, Cladietum marisci, Orchio-Schoenetum nigricantis and Molinietum coeruleae) of the south shore of lake Neuchâtel is specified by means of the factorial correspondence analysis (Fig. 1 and 2) and a vegetation table (Table 2). The calculation of the mean ecological indicator values for relevé groups (Table 3) as well as for species groups created by the cluster analysis (Table 4) allows a better understanding of the vegetation dynamic. An evolutionary model of the autogenous vegetation succession (hydrosere) is drawn up for the entire wetland ecosystem (Fig. 3).

An environmental system with deep-lying loose sediments and another one with impermeable sandstone are described. In both cases, two distinct evolutionary series are recognized, depending on the initial hydrological conditions of the soil. The Caricetum elatae is limited to loose sediments, whereas the Cladietum marisci, the Orchio-Schoenetum nigricantis and the Molinietum coeruleae are found in both systems. The autogenous succession model allows for a direct evolution of Magnocaricion communities to woodland. Transitional stands between Magnocaricion and Caricion davallianae communities are rather the consequence of allogenous succession processes or simply of zonation (Fig. 4). The Cladietum marisci constitutes a peculiar community (association ?) resulting from an invasion, by *Cladium mariscus*, of dry Caricetum elatae or wet Orchio-Schoenetum nigricantis communities.

1 Introduction

Les milieux naturels de la rive sud du lac de Neuchâtel constituent une des préoccupations majeures des instances de la protection de la nature, et des efforts constants sont entrepris depuis quelques années pour maintenir cet écosystème exceptionnel, l'objectif visé étant de le conserver dans ses dimensions actuelles et de lui garder sa diversité écologique. Le contexte historique de ces marais créés il y a une centaine d'années à la suite de la Correction des eaux du Jura est donné par BUTTLER et al. (1985). Plusieurs articles sont consacrés aux problèmes de gestion de ces milieux. On peut citer en particulier OFFICE FÉDÉRAL DES FORÊTS (1976), MÜLLER et al. (1977), LSPN/WWF (1980 et nombreux rapports d'études), ANTONIAZZA et al. (1980a, b), GOBAT et al.

0340-269X/89/0018-0129 $ 7.50
· Bor aeger D-1000 Berlin · D-7000 Stuttgart

(1980), RICHARD et al. (1982), SERVICE DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE DES CANTONS DE VAUD ET FRIBOURG (1982) et BUTTLER (1983). Quelques travaux scientifiques font également état de la richesse de la zone riveraine du lac de Neuchâtel et on peut citer les travaux de BERSET (1949/50), KELLER (1969/70) et ROULIER (1983) qui concernent plus spécialement la végétation.

Une bonne gestion d'un milieu naturel passe inévitablement par la connaissance de son fonctionnement écologique, ce qui nécessite une démarche systémique qui tienne compte des différents compartiments de l'écosystème (végétation, productivité, nappe d'eau, sol, etc.). L'étude des formes homogènes de chaque compartiment (p. ex. les associations végétales) suivie de l'étude des interactions à l'intérieur de chaque compartiment (p. ex. la dynamique de la végétation) et entre les compartiments (p. ex. relations associations végétales-sols) permet de modéliser le système (écosystème) et d'établir des lois d'évolution.

Dans ce travail nous précisons le statut phytosociologique des principales prairies humides de la zone riveraine au sud du lac de Neuchâtel (*Magnocaricion*, *Caricion davallianae* et *Molinion*) et proposons un modèle évolutif de la végétation (succession autogène) qui tient compte des connaissances écologiques récemment acquises (BUTTLER 1987).

Nous tenons à remercier de leur collaboration MM. J.-L. RICHARD, J.-M. GOBAT et F. KLÖTZLI, professeurs, ainsi que MM. Ph. CORNALI, M. BUECHE et Chr. ROULIER. Ce travail a été partiellement subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

2 Méthodes

La végétation a été étudiée au moyen de relevés phytosociologiques. Le souci d'obtenir un maximum d'informations sur la nature, la structure et la dynamique de la végétation nous a conduits à adapter la méthode sigmatiste[1]:

1) Les relevés ont été choisis de façon à rendre au mieux tout changement dans la composition floristique et/ou la physionomie de la végétation (p. ex. les transitions); dans ces conditions il se peut que la notion d'aire minimale et d'homogénéité (GOUNOT 1956, GOUNOT & CALLEJA 1962) ne puisse être appliquée valablement.

2) L'échelle d'estimation des recouvrements de la méthode Braun-Blanquet a été affinée pour satisfaire aux objectifs fixés, en nous inspirant des propositions de LONDO (1975) et des croquis de GEHLKER (1977) (Tabl. 1).

Les relevés de terrain ont été effectués avec l'échelle des pourcentages, mais l'intérêt du codage des données pour varier le poids des espèces et, corollairement, celui des relevés (JENSEN 1970, VAN DER MAAREL 1979) nous a amenés à faire l'analyse des données avec 3 échelles différentes: 1) pourcentage, 2) codage de 1 à 9, 3) codage en présence/absence. Cette dernière méthode facilite en outre la comparaison avec les relevés d'auteurs.

---

[1] De S.I.G.M.A., Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, à Montpellier, fondée par J. Braun-Blanquet.

Tableau 1. Echelle pour l'estimation du recouvrement de la végétation et pour le codage des données.

ECHELLE DES POURCENTAGES		CODAGE 1 A 9			CODAGE BRAUN-BLANQUET		CODAGE PRESENCE/ ABSENCE
DOMINANCE	ABONDANCE	BORNES	INTERVALLE	CODE	BORNES	CODE	
0 %	absent	0 %		0	0 %	0	0
1	rare		1,5 %	1		+/r	1
		1,5			1,5		
2	occasionnel		1,5	2			1
		3,0				1 (2,5 %)	
4	fréquent		4,0	3			1
5	nombreux				5,0		1
		7,0					
8	très nombreux						1
10			10,5	4		2 (15 %)	1
15							1
		17,5					
20			17,5	5	25,0		1
30							1
		35,0				3 (37,5 %)	
40			20,0	6			1
50					50,0		1
		55,0					
60			17,5	7		4 (62,5 %)	1
70							1
		72,5			75,0		
80			12,5	8			1
		85,0				5 (87,5 %)	
90			15,0	9			1
100		100,0			100,0		1

L'analyse des données a été effectuée à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances et du groupement hiérarchique agglomératif, au moyen du programme «Management and multivariate analysis of vegetation data» de

WILDI & ORLOCI (1983). La nomenclature des plantes supérieures est établie selon HESS & LANDOLT (1976/77/80), celle des quelques mousses selon AUGIER (1966). Le statut phytosociologique des espèces est donné selon OBERDORFER (1979).

3 Résultats

3.1 Analyse factorielle des correspondances

Les Fig. 1 et 2 représentent les analyses des relevés de végétation effectués respectivement avec des données codées de 1 à 9 et avec celles codées en présence/absence. Les nuages de points-relevés ont été identifiés au moyen de l'interprétation conjointe des plans factoriels 1/2 et 1/3.

A l'aide du tableau de végétation (Tabl. 2), on peut identifier les associations végétales suivantes: le Caricetum elatae (groupes I, II et III), le Cladietum marisci (groupes V et VI), l'Orchio-Schoenetum nigricantis (groupes VII, VIII,IX, X et XI). Une quatrième association végétale, le Molinietum coeruleae (groupe XII), a été isolée lors d'une analyse factorielle précédente effectuée avec l'ensemble des relevés de végétation. Dans l'analyse de la Fig. 2, onze relevés de référence extraits de ROULIER (1983) ont été ajoutés (mais il n'a alors pas été tenu compte des mousses).

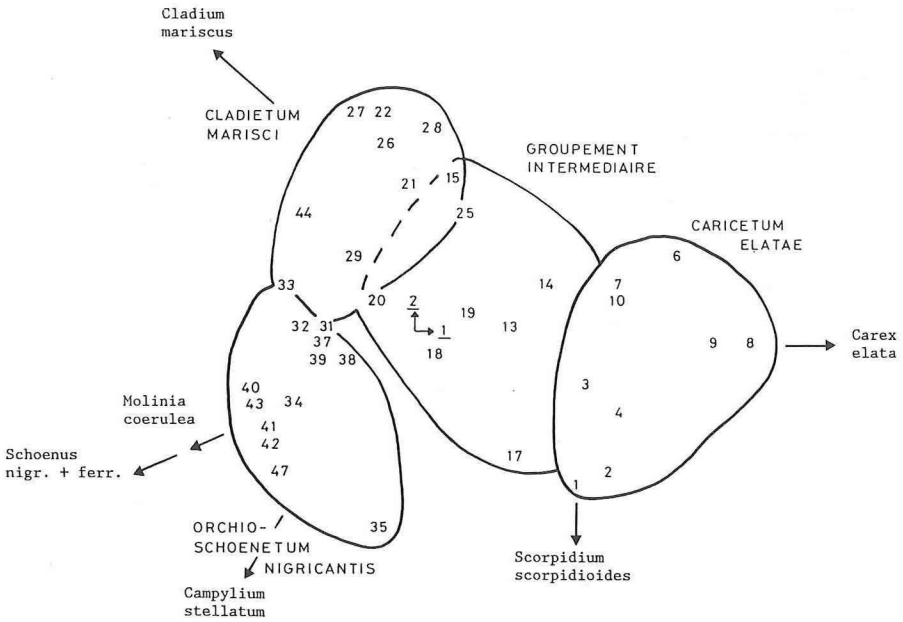


Fig. 1. Analyse factorielle des correspondances des relevés de végétation (sans le Molinietum coeruleae) avec des données codées de 1 à 9 (plan 1/2 = 44 %).

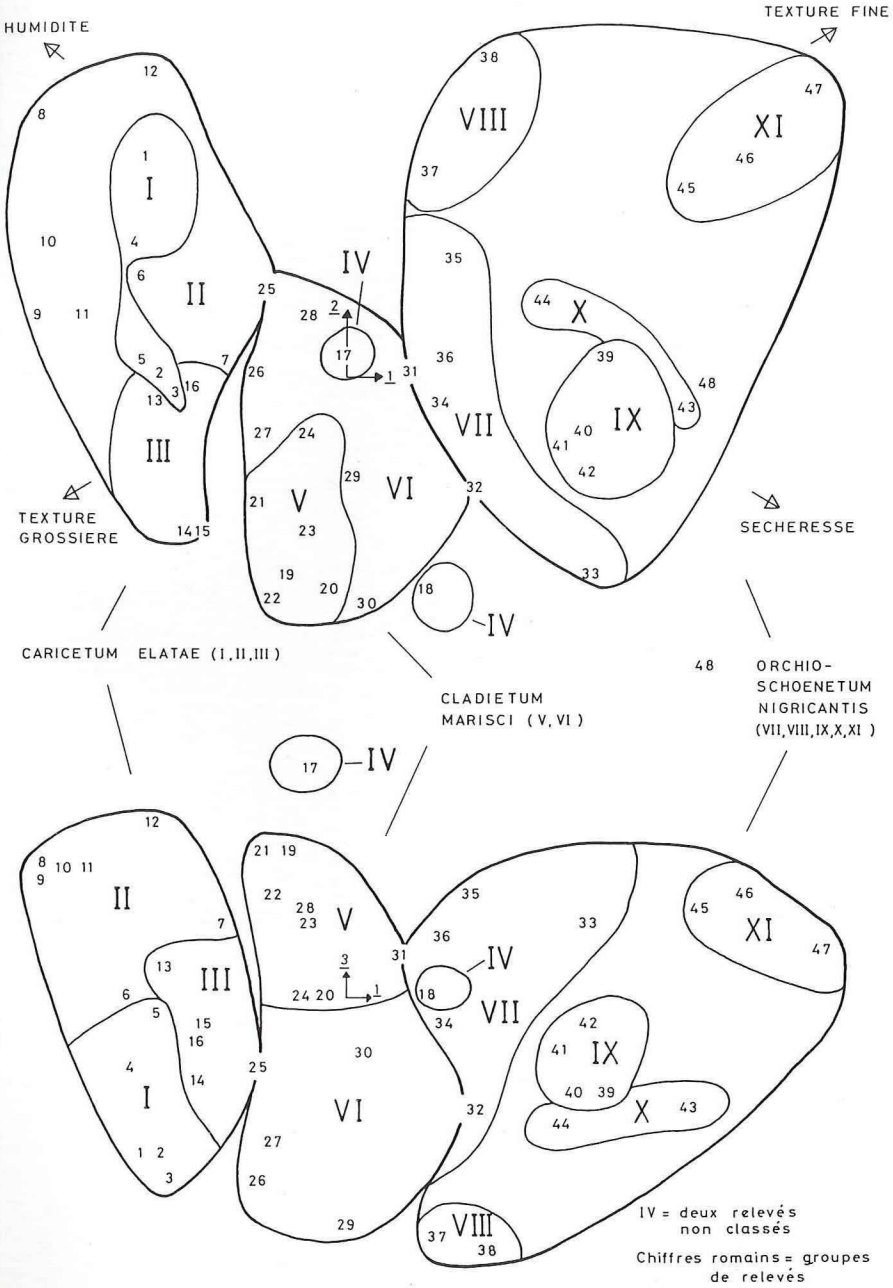


Fig. 2. Analyse factorielle des correspondances des relevés de végétation (sans le Molinietum coeruleae) avec des données codées en présence/absence (plan 1/2 = 25 %; plan 1/3 = 23 %). Les relevés no 5, 11, 12, 16, 23, 24, 30, 36, 45, 46, et 48 sont extraits de ROULIER (1983).

Tableau 2. Tableau de végétation.

| | CARICETUM ELATAE | | |

ESPECES DE LA CLASSE PHRAGMITETEA : (Espèces caractéristiques: C=Phragmitetea; O=Phragmitetalia; AL=Magnocaricion; AS1=Caricetum elatae; AS2=Cladietum marisci)

| | | |

Tableau 2. (cont.)

		CARICETUM ELATAE															CLADIETUM MARISCI										ORCHIO-SCHOENETUM NIGRICANTIS																MOLINIETUM							
GROUPE DE RELEVES NO.	.	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	4	4	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	7	7	7	7	7	7	8	8	9	9	9	9	1 0	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2
RELEVE NO.	.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6
ESPECES DE LA CLASSE MOLINIO-ARRHENATHERETEA : (Espèces caractéristiques : C=Molinio-Arrhenatheretea; O=Molinietalia; AL1=Molinion coeruleae; AL2=Filipendulion; AL3=Calthion)																																																								
AL2 LYTHRUM SALICARIA	3	1	1	1	+	+	1	1	1	1	1	+	1	1	1	+	1	1	1	1	+	+	+	1	1	1	1	1	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	1	.	+	1	.	1	+	.	+	.	.	.	.
LYSIMACHIA VULGARIS	3	1	1	1	.	1	1	1	2	2	1	1	1	1	+	1	1	1	1	2	+	1	1	R	1	1	1	1	2	.	.	1	+	1	+	1	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	.	.	.	.	.	2
O MOLINIA COERULEA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	1	2	2	.	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	3	3	2	3	2	2	3	2
(O) MENTHA AQUATICA + ARVENSIS	3	.	.	.	.	1	.	.	.	+	+	+	.	1	.	+	+	1	1	1	+	1	+	.	.	.	.	+	.	R	1	+	1	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	+	.	.	.	.	.	.	2
AL2 THALICTRUM FLAVUM	3	1	.	.	+	+	+	.	+	+	.	+	.	.	.	.	+	1	+	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	+	.	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	R	1	.	.	.	.	.	.	.
AL2 STACHYS PALUSTRIS	3	.	+	.	.	.	.	1	1	1	1	1	+	+	.	.	.	1	.	+	.	1	+	+	.	.	.	.	+	.	.	1	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
O CIRSIUM PALUSTRE	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	R	1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	R	+	+	.	1	+	+	1	+	.	.	1
CALAMAGROSTIS EPIGEIOS	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	1	2	1	2
O EQUISETUM PALUSTRE	3	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1
SANGUISORBA OFFICINALIS	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	1	.	+	1	+	+	2
O LATHYRUS PALUSTER	3	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+
C AGROSTIS GIGANTEA	3	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	1
CAREX FLACCA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	1	1	1	+	1
JUNCUS SUBNODULOSUS	3	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	R	.	.	1	.	.	.	.	.	1	1	.	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
O GYMNADENIA CONOPEA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	1	+	.	+	.
MOLINIA LITORALIS	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1	.	.	.	2	.	.	.	.	1
O ANGELICA SILVESTRIS	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+
LINUM CATHARTICUM	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+
POLYGALA AMARELLA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	.
O SUCCISA PRATENSIS	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	2	.	.	2	.	1	.
C VICIA CRACCA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	R	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1
DESCHAMPSIA CAESPITOSA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1
O VALERIANA DIOECA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	2
AL2 FILIPENDULA ULMARIA	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	1
AL1 GENTIANA PNEUMONANTHE	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	+	.	.	.	.	.	.

| | | |

Tableau 2. (cont.)

		CARICETUM ELATAE															CLADIETUM MARISCI										ORCHIO-SCHOENETUM NIGRICANTIS												MOLINIETUM							
GROUPE DE RELEVES NO.		1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	4	4	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	7	7	7	7	7	7	8	8	9	9	9	9	10	10	11	11	11	11	12	12	12	12	12	12	12	12
RELEVE NO.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6
BETULA PENDULA	6	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	+	.	.	.	1
SALIX CINEREA	6	1	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1
VIBURNUM OPULUS	6	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	1	+	.	.	.	+	.	+
QUERCUS ROBUR	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	R	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+
SALIX NIGRICANS	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	R	+	.	.	.	+	+	.	2
RHAMNUS CATHARTICA	6	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1
LIGUSTRUM VULGARE	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	R	.	.	.	.	+	.	+	+	+
VIBURNUM LANTANA	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	1	+	.
ALNUS GLUTINOSA	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
CORNUS SANGUINEA	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.
PICEA ABIES	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
SALIX PURPUREA	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
POPULUS TREMULA	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.
SALIX CAPREA	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
ACER PSEUDOPLATANUS	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	R	.	.	.	.	.	.	.	.
MOUSSES (INCOMPLET) :																																																										
CAMPYLIUM STELLATUM		4	3	2	.	.	1	1	2	2	.	.	.	2	.	2	.	3	2	2	2	1	2	.	.	+	+	+	2	1	.	2	2	2	1	3	.	.	.	+	2	2	2	3	1	.	.	2	.	2	.	2	.	.	.	.	.
CALLIERGONELLA CUSPIDATA		.	.	.	.	.	1	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
SCORPIDIUM SCORPIDIOIDES		2	3	2	4	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	3	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	.	.	.	.	1	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
DREPANOCLADUS REVOLVENS		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
FISSIDENS (ADIANTOIDES ?)		+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	2	.	2	.	.	.	.
MNIUM (STELLASE ?)		+	.	.	.	.	1	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
MARCHANTIA POLYMORPHA		.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

HORS TABLEAU : 3:POTAMOGETON NATANS(1); 4:LEMNA MINOR(+); 6:LASTREA THELYPTERIS(1); 12:UTRICULARIA VULGARIS(+),NYMPHAEA ALBA(1), EQUISETUM ARVENSE(R), GRAMINEAE SP(+); 16:POPULUS ALBA(+); 31:CENTAURIUM PULCHELLUM(1); 38:SOLIDAGO SEROTINA(+); 49: CAREX SP(+); 50:VICIA SP(+); 51:HIERACIUM UMBELLATUM(+), POPULUS NIGRA(+); 54:CRATAEGUS MONOGYNA(+), PRUNUS PADUS(+); 55:SANGUISORBA MINOR(+), BERBERIS VULGARIS(+), PRUNUS AVIUM(+); 56:CIRSIUM ARVENSE(2), GLECHOMA HEDERACEUM(1), RUBUS CAESIUS(1), FESTUCA ARUNDINACEA(+), AGROPYRON REPENS(+), ASPARAGUS OFFICINALIS(+), VIOLA SP(+), POTENTILLA SP(+)

Lorsque les données sont codées de 1 à 9 (Fig. 1), le plan factoriel fait ressortir un nuage de points supplémentaire entre le Caricetum elatae et le Cladietum marisci. Celui-ci comprend des relevés où se mélangent les espèces dominantes *Carex elata, Cladium mariscus* et *Carex panicea*. Ce groupement intermédiaire est reconnaissable sur le terrain par sa physionomie distincte des autres associations. Mais lorsque les données sont converties en présence/absence, ce groupement disparaît du plan factoriel, les relevés constitutifs rejoignant le Caricetum elatae ou le Cladietum marisci (excepté les relevés 17 et 18 dont il sera question plus loin).

On constate ainsi que la première approche, de nature plus «quantitative», sépare les nuages en tenant compte de la dominance des espèces, tandis que la seconde, de nature «qualitative», ne tient compte que de la composition botanique. Il apparaît, dès lors, que le groupement intermédiaire ne représente qu'une végétation hétérogène dont l'existence est liée au statut écologique et phytosociologique particulier du Cladietum marisci (voir points 3.4.2 et 4). Cette association, en effet, occupe une position floristique médiane entre le Caricetum elatae et l'Orchio-Schoenetum nigricantis (Fig. 2) qui, eux, restent sans parenté floristique puisque bien séparés.

La signification des axes factoriels est très différente selon le codage employé. Avec les données exprimées en présence/absence, les axes 1 et 2 représentent une combinaison des facteurs écologiques eau et texture du sol (Fig. 2), tandis qu'avec des données codées de 1 à 9 (Fig. 1), ils représentent une situation mixte où la combinaison de la dominance de quelques espèces intervient aux côtés des facteurs déjà mentionnés.

3.2 Groupes de relevés et valeurs écologiques

Avec l'aide de l'analyse factorielle des correspondances des données exprimées en présence/absence (Fig. 2), il a été possible d'identifier 12 groupes de relevés parmi les 4 associations végétales reconnues. Ceux-ci sont indiqués avec des chiffres romains sur la Fig. 2. Dans le tableau de végétation (Tabl. 2), l'ordre des groupes et des relevés à l'intérieur des groupes représente un gradient allant du plus humide au plus sec. Le Tabl. 3 indique pour chaque groupe de relevés les valeurs écologiques indicatrices moyennes F, N et D selon LANDOLT (1977). Ces résultats donnent l'estimation suivante des conditions d'existence de la végétation:

- La plus grande valeur d'humidité est atteinte dans les groupes 1 et 2 du Caricetum elatae, tandis que le groupe 3 de la même association est comparable aux groupes 5 et 6 du Cladietum marisci avec une valeur relativement importante. Le groupe 4 du Caricetum elatae est comparable à l'Orchio-Schoenetum nigricantis (groupes 7 à 10). Le groupe 11 de cette même association, en revanche, se rapproche des conditions nettement plus sèches qui caractérisent le groupe 12 du Molinietum coeruleae.
- La valeur de substances nutritives est élevée dans les groupes 1 à 3 du Caricetum elatae, en particulier dans le groupe 2, ainsi que dans le

Tableau 3. Valeurs écologique indicatrices moyennes pour les groupes des relevés (selon LANDOLT 1977).

GROUPE DE RELEVES NO.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
VALEUR D'HUMIDITE (= F)	4,68	4,65	4,55	4,34	4,55	4,53	4,26	4,28	4,29	4,24	4,08	3,59
VALEUR DE SUBSTANCES NUTRITIVES (= N)	2,54	2,81	2,56	2,40	2,46	2,44	2,43	2,42	2,23	2,38	2,48	2,51
VALEUR DE DISPERSITE (= D)	4,87	4,86	4,87	4,91	4,84	4,87	4,90	4,85	4,88	4,79	4,80	4,67

Tableau 4. Groupes d'espèces et leurs fréquences dans les groupes de relevés, ainsi que leurs indications écologiques (valeurs écologiques indicatrices moyennes, selon LANDOLT 1977).

GROUPE D'ESPECES	N. D'ESPECES ATTRIBUEES AU GROUPE	N. D'ESPECES A FREQUENCE > 2 ATTRIBUEES AU GROUPE	N. DE GROUPES DE RELEVES AVEC CES GROUPES D'ESPECES	FREQUENCE DANS LES GROUPES DE RELEVES (% D'OCCUPATION DES CASES DU TABLEAU)												VALEURS ECOLOGIQUES INDICATRICES (MOY.)				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	F	R	N	H	D
GR. A UTRICULARIA SP.	19	10	9	20	27	10	15	10	5	3	0	3	0	0	3	4,7	3,0	2,6	4,2	5,0
GR. A CAREX ELATA	8	5	10	72	86	65	50	40	37	47	60	10	0	0	8	4,8	3,0	2,8	4,6	5,0
GR. A CLADIUM MAR.	11	11	12	69	57	75	91	62	70	76	77	30	41	32	35	4,5	3,1	2,6	4,1	4,9
GR. A SCHOENUS SP.	5	3	10	0	0	17	50	28	22	72	33	67	33	75	29	4,3	4,0	2,0	4,0	5,0
GR. A MOLINIA COER.	25	17	12	8	8	4	24	2	13	22	50	18	26	28	39	4,1	3,5	2,5	4,1	4,8
GR. A CAREX FLACCA	52	22	11	2	2	0	2	2	1	8	9	2	2	20	52	3,1	3,5	2,6	3,4	4,6
TOTAL (7 ESP.NON ATTRIBUEES)	120	68																		
N. D'ESPECES MOYEN				16	17	14	22	12	13	19	24	10	12	17	29					

groupe 12 du Molinietum coeruleae. Elle est faible dans le groupe 9 de l'Orchio-Schoenetum nigricantis.

- La valeur de dispersité (valeur basse = bonne aération du sol) est faible dans les groupes 10 et 11 de l'Orchio-Schoenetum nigricantis et surtout dans le groupe 12 du Molinietum coeruleae.

3.3 Groupes d'espèces et valeurs écologiques

L'intérêt des groupes écologiques pour caractériser la végétation et le milieu a été démontré par plusieurs auteurs dont KLÖTZLI (1969, 1972), AIN & PAUTOU (1969), ROMANE (1972), ainsi que DAGET & GODRON (1982). A l'aide de la méthode du groupement hiérarchique agglomératif de l'ensemble des données codées en présence/absence, nous avons tenté de créer des groupes d'espèces à occurrence semblable dans les relevés. Pour cela, il n'a été tenu compte que des espèces à fréquence supérieure à 2. Comme pour les groupes de relevés, nous avons calculé pour chaque groupe d'espèces les valeurs écologiques indicatrices moyennes F, R, N, H et D selon LANDOLT (1977) (Tabl. 4). Etant donné le nombre restreint de relevés et de milieux, nos groupes d'espèces conservent une signification locale et nous renonçons à citer les espèces comprises dans chaque groupe. Néanmoins, l'interprétation du Tabl. 4 permet d'utiles observations relatives aux groupes de relevés.

- Les groupes de relevés 3 et 4 du Caricetum elatae se distinguent des groupes 1 et 2 de la même association par la fréquence plus faible dans les groupes d'espèces liés à l'humidité et par une fréquence différente de zéro dans le groupe à *Schoenus* sp. Le groupe 4 a une très forte fréquence dans le groupe à *Cladium mariscus* et, parallèlement, une fréquence assez importante dans le groupe à *Carex elata* et *Schoenus* sp.
- Les groupes de relevés 5 et 6 du Cladietum marisci n'ont une fréquence élevée que dans le groupe à *Cladium mariscus* (dont les espèces ont pour la plupart une très large amplitude écologique). Le groupe 5, cependant, est plus fortement marqué par les groupes d'espèces liés à l'humidité.
- Les groupes de relevés 7 et 8 de l'Orchio-Schoenetum nigricantis se distinguent des trois autres groupes de la même association par la forte fréquence dans les groupes à *Carex elata* et *Cladium mariscus*. Le groupe 7 est marqué, en outre, par une importante fréquence dans le groupe à *Schoenus* sp. tandis que le groupe 8 l'est par le groupe à *Molinia coerulea*.
- Le groupe de relevés 9 de l'Orchio-Schoenetum nigricantis ne présente une fréquence élevée que dans le groupe à *Schoenus* sp.
- Le groupe de relevés 10 de l'Orchio-Schoenetum nigricantis ne présente que des fréquences faibles avec, cependant, un maximum dans le groupe à *Cladium mariscus*.
- Le groupe de relevés 11 de l'Orchio-Schoenetum nigricantis ne présente une fréquence élevée que dans le groupe à *Schoenus* sp., mais par rapport au groupe de relevés 9, sa fréquence dans les groupes d'espèces liés à la sécheresse est plus élevée.
- Le groupe de relevés 12 du Molinietum coeruleae présente une fréquence maximale dans le groupe à *Carex flacca*.

3.4 Description des groupements végétaux

3.4.1 Caricetum elatae W. Koch 26 (relevés 1 à 18, Tabl. 2)

A) Généralités

Cette association appartient à l'alliance du Magnocaricion (ordre: Phragmitetalia, classe: Phragmitetea) et a été décrite par plusieurs auteurs dont on peut citer KOCH (1926), KLÖTZLI (1969), AIN & PAUTOU (1969), LANG (1973), AMMANN-MOSER (1975), BURNAND et al. (1977), WERNER (1978) ainsi que, pour les travaux effectués sur la rive sud du lac de Neuchâtel, BERSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981) et ROULIER (1983).

L'association est fortement représentée sur la rive sud du lac de Neuchâtel et occupe la zone à inondations variables, et parfois même asséchée en été, qui borde les roselières, lesquelles restent généralement inondées. Elle ne se développe que sur substrat minéral profond sableux ou limoneux (mais parfois la molasse apparaît déjà à 35 cm). L'importance des variations de la nappe détermine la stratégie de croissance de l'espèce dominante qu'est *Carex elata* et sa capacité d'atterrissement. Lorsque le niveau de la nappe est élevé mais fluctuant avec des inondations directes par le lac importantes (jusqu'à 50 cm), il se forme d'énormes tourradons qui tendent à se rapprocher, surélevant ainsi le sol qui est du type gley réduit à anmoor tourbeux. Entre ces touffes, il n'est alors pas rare d'observer des espèces aquatiques du genre *Utricularia, Lemna* et *Potamogeton* (Potamogetonetea pectinati, Utricularietea intermedio-minoris). Lorsque la nappe est élevée mais stable, il ne se forme pas de tourradons mais en revanche il s'accumule de la tourbe de racines et de rhizomes. Le sol est alors du type tourbe eutrophe. Dans l'aile sèche de l'association, les tourradons disparaissent également et la végétation prend l'allure d'une prairie à petits *Carex* sur un sol du type gley oxydé humifère à anmor-hydromull.

B) Composition floristique

Les espèces caractéristiques d'association sont *Carex elata* et *Senecio paludosus*. Le nombre spécifique moyen est de 16 espèces. Les plus fidèles sont, hormis les espèces caractéristiques, *Phragmites communis, Lythrum salicaria, Galium palustre, Scutellaria galericulata, Lysimachia vulgaris* et *Hydrocotyle vulgaris*. Nous avons distingué 3 variantes:

1) variante à *Carex lasiocarpa* (relevés 1 à 5, groupe 1):

Le nom de cette variante a été donné par comparaison avec le relevé 5, qui représente la variante à *Carex lasiocarpa* du Caricetum elatae de ROULIER (1983). Les autres relevés de cette variante n'ont pas cette espèce, mais il faut préciser qu'il s'agit de 4 relevés effectués dans un même site avec formation de tourbe (nappe élevée et stable). Le relevé 25, bien que classé dans le Cladietum marisci par l'analyse factorielle, montre une grande parenté avec notre variante, en particulier par l'existence de *Carex lasiocarpa*. Les

conditions écologiques y sont parfaitement identiques. En réalité, nous sommes en présence d'un Caricetum elatae qui s'est fait envahir par *Cladium mariscus*. Pour le reste, comparativement à la variante suivante, *Phragmites communis* et *Carex elata* sont relativement peu couvrants.

Notre variante, qui peut être qualifiée de mésotrophe, correspond au Caricetum elatae typicum, var. à *Carex lasiocarpa* de KLÖTZLI (1969) et AMMANN-MOSER (1975). Elle s'apparente au Caricetum elatae typicum de LANG (1973).

2) variante à *Phalaris arundinaceae* (relevés 6 à 12, groupe 2):

Cette variante correspond physionomiquement à l'association avec formation de gros tourradons (fortes inondations). Elle comporte les espèces différentielles suivantes: *Phalaris arundinacea, Iris pseudacorus* et *Stachys palustris*. Les deux premières en particulier indiquent une plus grande teneur en éléments nutritifs dans le sol (voir également le Tabl. 3).

Cette variante eutrophe, dont la végétation est très luxuriante, correspond à la variante typicum du Caricetum elatae (relevés 11 et 12) de ROULIER (1983). Elle s'apparente également au Caricetum elatae typicum, var. type de KLÖTZLI (1969), au Caricetum elatae rorippetosum amphibiae de LANG (1973) et au Caricetum elatae typicum de AMMANN-MOSER (1975).

3) variante à *Carex panicea* (relevés 13 à 18, groupes 3 et 4):

Elle constitue l'aile sèche de l'association. Dans ce cas, il n'y a pas formation de tourbe et le sol organo-minéral est très superficiel. On constate une nette baisse de vitalité de *Carex elata*, tandis que *Carex panicea* prend de l'importance.

Cette variante correspond au Caricetum elatae typicum, var. à *Acrocladium cuspidatum* (sous-var. à *Carex panicea*) de KLÖTZLI (1969) et au Caricetum elatae caricetosum paniceae de LANG (1973). Le relevé 16 représente la variante à *Carex panicea* «dominant» du Ranunculo-Caricetum hostianae de ROULIER (1983), ce qui nous amène à parler de cette association que nous ne distinguons pas.

Décrite pour la première fois par KLÖTZLI (1969), cette association est placée dans l'alliance du Caricion davallianae. ROULIER (1983) décrit sur la rive sud du lac de Neuchâtel la variante ci-dessus à *Carex panicea* «dominant», dont le relevé type (relevé 16) est placé dans la variante à *Carex panicea* du Caricetum elatae par l'analyse factorielle, ainsi qu'une autre à *Carex hostiana* «dominant», dont le relevé type (relevé 48) a été placé près de l'Orchio-Schoenetum nigricantis par cette même analyse. Mais, l'auteur le remarque d'ailleurs lui-même, le groupement a une position systématique discutable, car il présente 3 composantes floristiques: des espèces de l'ordre des Phragmitetalia, des Tofieldietalia et des Molinietalia. Nous avons pu constater que, sur le terrain, ces deux variantes se distinguent par la nature de leur substrat: sable ou limon avec nappe lacustre pour la variante à *Carex panicea*; molasse argileuse et imperméable pour la variante à *Carex hostiana*. Le tableau de végétation de KLÖTZLI (1969) (p. 111) montre une nette tendance vers le Caricion davallianae (peu d'espèces des Phragmiteta

lia, contrairement à la variante à *Carex panicea* dominant de ROULIER (1983)). On peut donc admettre que sur la rive sud du lac de Neuchâtel, on a une variante sèche à *Carex panicea* du Caricetum elatae ainsi qu'un groupement proche du Ranunculo-Caricetum hostianae décrit par KLÖTZLI (1969). La position du relevé 48 sur le plan factoriel (Fig. 2) montre que cette association occupe une place intermédiaire entre l'Orchio-Schoenetum nigricantis et le Molinietum coeruleae.

Cette évolution du Caricetum elatae lors de l'assèchement est encore mieux illustrée par la sous-variante à *Juncus alpinus-fuscoater* (relevés 17 et 18, groupe 4). Nous retrouvons ainsi la variante de dégradation du Caricetum elatae décrit par KLÖTZLI (1969) ou le «Kleinseggenried» de AMMANN-MOSER (1975). Cependant, l'isolement des deux seuls relevés de cette sous-variante par rapport au Caricetum elatae sur le plan factoriel (Fig. 2) nous montre qu'il s'agit d'un stade de transition qui mène au Caricicion davallianae (ceci semble être confirmé par les valeurs écologiques indicatrices, Tabl. 3 et Tabl. 4, groupes de relevés 4 et 7+8). Une hypothèse identique est formulée par THIEBAUD cité in: AMMANN-MOSER (1975).

3.4.2 Cladietum marisci Allorge 22 (relevés 19 à 30, Tabl. 2)

A) Généralités

OBERDORFER (1977/83) place cette association dans le Phragmition (ordre: Phragmitetalia, classe: Phragmitetea), mais souligne la tendance au Magnocaricion des variantes sèches. Elle a été décrite notamment par GODWIN (1929), ZOBRIST (1935), KOVACS (1956), KLÖTZLI (1969), AIN & PAUTOU (1969), LANG (1973), AMMANN-MOSER (1975) ainsi que par DEVILLEZ & ISERENTANT (1981). Sur la rive sud du lac de Neuchâtel nous connaissons les travaux de BERSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981) et ROULIER (1983).

Cette association, très particulière en raison du comportement dominant de *Cladium mariscus* (les feuilles restent vertes toute l'année et leur croissance est presque ininterrompue, ce qui confère à cette espèce un pouvoir concurrentiel exceptionnel), occupe d'importantes surfaces sur la rive, généralement entre le Caricetum elatae et l'Orchio-Schoenetum nigricantis mais également en bordure d'étang ou en lisière de forêt, selon la topographie. Tantôt paucispécifique, voire monospécifique, tantôt constituée d'un mélange de *Cladium mariscus, Schoenus nigricans, Carex panicea* et plus rarement *Carex elata*, cette végétation se développe la plupart du temps sur un substrat minéral meuble sableux (la molasse peut apparaître à 40 cm déjà) avec une nappe lacustre dont les caractéristiques sont à peu près celles du Caricetum elatae. Occasionnellement, on rencontre cette végétation directement sur la molasse imperméable, dans la zone d'influence des ruissellements de pied de falaise. Sur sédiments meubles, le sol est généralement du type gley réduit à anmoor (exceptionnellement du type tourbe eutrophe – voir plus haut commentaire du relevé 25), tandis que sur molasse il est du type pseudogley primaire à anmoor.

Les travaux de DEVILLEZ & ISERENTANT (1981) montrent à quel point l'écologie de *Cladium mariscus* est variable. Ils décrivent 3 types de Cladiaies dans le nord de l'Europe (classement selon DE SLOOVER 1970 in: DEVILLEZ & ISERENTANT 1981): Cladiaie-Roselière, Cladiaie de tourbière intermédiaire et Cladiaie-Schoenaie. Celles-ci offrent des stratégies de développement (par voie reproductive ou végétative) bien différentes. Selon cette classification, nos Cladiaies peuvent être considérées comme des formations du type Cladiaie-Schoenaie de bas-marais. La vitalité de *Cladium mariscus* y serait comparativement plus faible, mais en revanche l'assèchement périodique favoriserait la multiplication par voie reproductive. A cet égard, il y a lieu de rappeler que la végétation de la rive sud du lac de Neuchâtel s'est développée dans des conditions écologiques sensiblement différentes, et probablement plus favorables à cette végétation, avant la 2ème Correction des eaux du Jura (1965-1973).

On peut ainsi expliquer partiellement l'actuel mélange de *Schoenus nigricans* avec *Cladium mariscus* par la capacité qu'aurait possédée cette dernière espèce de se maintenir longtemps encore après l'assèchemement des sols lié à la 2ème Correction des eaux du Jura («reliktische *Cladium*-Bestände» de OBERDORFER 1977/83). Mais en tout état de cause, la large amplitude écologique de *Cladium mariscus* et son fort pouvoir concurrentiel sont à l'origine de son extension rapide après la 1ère Correction des eaux du Jura (1868-1888). Vraisemblablement, celle-ci s'est faite au détriment du Caricetum elatae et même de l'Orchio-Schoenetum nigricantis (voir discussion au point 4).

B) Composition floristique

Seul *Cladium mariscus* peut être considéré comme caractéristique d'association. Le nombre spécifique moyen de l'association est de 12 espèces, ce qui est relativement faible. Les espèces les plus fidèles sont, en plus de l'espèce caractéristique, *Phragmites communis, Lythrum salicaria, Lysimachia vulgaris* et *Hydrocotyle vulgaris.* Nous avons distingué 2 variantes:

1) variante à *Juncus alpinus-fuscoater* (relevés 19 à 24, groupe 5):

Cette variante correspond à l'aile humide de l'association apparentée écologiquement et floristiquemment à la variante à *Carex panicea* du Caricetum elatae (voir également le Tabl. 4). *Cladium* y acquiert généralement une vitalité supérieure à celle de la variante suivante et le nombre moyen d'espèces y est corollairement plus faible.

Cette variante correspond au Mariscetum serrati de ZOBRIST (1935), au Cladietum marisci, var. à *Carex elata* de KLÖTZLI (1969), au Cladietum marisci typicum et caricetosum elatae de LANG (1973) ainsi qu'aux variantes typicum (relevé 23) et à *Juncus subnodulosus* (relevé 24) de ROULIER (1983).

2) variante à *Carex hostiana* (relevés 25 à 30, groupe 6):

Cette variante est plus sèche que la précédente et s'apparente à l'Orchio-Schoenetum nigricantis par quelques espèces différentielles du Ca-

ricion davallianae (voir également le Tabl. 4). Les buissons y sont plus nombreux et le roseau a une vitalité réduite comparativement à la variante précédente.

Cette variante correspond à la variante à éléments de la prairie à petits *Carex* (relevé 30) de ROULIER (1983). Comme le remarque cet auteur, il s'agit peut-être d'une variante relictuelle dans le domaine écologique de l'Orchio-Schoenetum nigricantis. C'est également ainsi qu'est décrit le Schoenetum mariscosum serrati de KOCH (1926). Le relevé 25 constitue un cas particulier dont nous avons déjà parlé plus haut.

3.4.3 Orchio-Schoenetum nigricantis Oberd. 57 (relevés 31 à 48, Tabl. 2)

A) Généralités

Cette association fait partie de l'alliance du Caricion davallianae (ordre: Tofieldietalia, classe: Scheuchzerio-Caricetea fuscae). Les Schoenaies ont été décrites par plusieurs auteurs dont on peut citer KOCH (1926), ZOBRIST (1935), GÖRS (1964), KLÖTZLI (1969), AIN & PAUTOU (1969), LANG (1973), AMMANN-MOSER (1975), BURNAND et al. (1977), et WERNER (1978). Sur la rive du lac de Neuchâtel nous connaissons les travaux de BERSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981) et ROULIER (1983). Chez ces auteurs, on trouve tantôt le nom de Primulo-Schoenetum ferruginei, tantôt celui d'Orchio-Schoenetum nigricantis (ou de Schoenetum nigricantis) selon la localisation géographique, puisque nous avons en Suisse une zone de contact des aires de distribution de *Schoenus nigricans* et de *Schoenus ferrugineus*. La présence de formes intermédiaires (*Schoenus intermedius*?) rend parfois difficile la détermination et c'est pourquoi nous avons regroupé les deux espèces lors des analyses de la végétation.

Selon OBERDORFER (1977/83) et GÖRS (1964), l'Orchio-Schoenetum nigricantis se trouve dans les régions de plaine à étés chauds (en Suisse surtout dans la partie occidentale), ce qui a pour conséquence floristique une plus large contribution des espèces du Molinietalia, une régression de *Schoenus ferrugineus* et une progression de *Spiranthes aestivalis* et *Orchis palustris*. Certaines variantes du Primulo-Schoenetum ferruginei de KLÖTZLI (1969) pourraient être, selon l'auteur, classées dans l'Orchio-Schoenetum nigricantis sans qu'une distinction écologique puisse toutefois se faire.

Sur la rive sud du lac, cette végétation est très fréquente dans les zones légèrement surélevées par rapport au Caricetum elatae et au Cladietum marisci. Le niveau de la nappe est encore relativement élevé et fluctuant mais il n'y a plus, en général, d'inondations directes par le lac. On la trouve d'une part sur substrats sableux meubles et profonds (avec une nappe lacustre), et d'autre part directement sur les dômes de molasse imperméable alimentés par des ruissellements de pied de falaise. Dans le premier cas le sol est du type gley oxydé humifère à hydromull; dans le second, il est du type pseudogley primaire à anmoor-hydromull.

B) Composition floristique

Les espèces caractéristiques d'association sont *Schoenus nigricans, Orchis palustris* et *Spiranthes aestivalis*. Le nombre spécifique moyen est de 16 espèces. Hormis les caractéristiques, les plus fidèles sont *Molinia coerulea, Cladium mariscus, Lythrum salicaria* et *Phragmites communis*. Nous avons distingué 2 variantes:

1) variante à *Galium palustre* (relevés 31 à 38, groupes 7 et 8):

Cette variante correspond à l'aile la plus humide de l'association et présente des affinités floristiques avec la variante à *Carex hostiana* du Cladietum marisci (voir également le Tabl. 4). *Phragmites* est encore relativement abondant. Outre les espèces différentielles du Magnocaricion, *Lysimachia vulgaris* et *Mentha aquatica* semblent également liées à cette variante. Le groupe de relevés 8 se différencie par l'importance de *Carex hostiana* et par de nombreux arbustes (sous-variante à *Carex hostiana*).

Notre variante est également reconnue par ROULIER (1983) (variante à éléments du Magnocaricion, relevé 36). Elle correspond aux sous-associations à *Cladium mariscus* et à *Molinia coerulea* de l'Orchio-Schoenetum nigricantis de AMMANN-MOSER (1975), et probablement aussi au Schoenetum nigricantis mariscosum serrati de KOCH (1926) et typicum de ZOBRIST (1935). Elle s'apparente aussi au Primulo-Schoenetum typicum de LANG (1973). KLÖTZLI (1969) nomme ces variantes humides Primulo-Schoenetum caricetosum elatae, var. à *Peucedanum palustris*, et signale leur similitude avec l'Orchio-Schoenetum cladietosum de KORNECK (1963) et le Schoenetum nigricantis mariscosum de KOVACS (1962). Dans notre cas, *Cladium mariscus* n'est pas considéré comme espèce différentielle, car il se retrouve encore dans la variante typicum.

2) variante typicum (relevés 39 à 48, groupes 9, 10 et 11):

Pauvre floristiquement (particulièrement le groupe de relevés 9), cette variante ne présente pas les espèces indicatrices d'humidité du Magnocaricion, excepté *Cladium mariscus* et *Phragmites communis* qui se maintiennent, mais souvent avec une vitalité réduite. Elle marque la tendance à l'assèchement, spécialement avec le groupe de relevés 11 qui présente en outre de nombreux arbustes. On rencontre souvent cette variante sur la molasse (groupes de relevés 10 et 11), ce qui a pour conséquence un régime hydrique particulier avec un assèchement du sol plus rapide.

ROULIER (1983) décrit une variante typicum (relevé 45) et une variante à *Schoenus ferrugineus* (relevé 46), que nous incluons dans cette unité de végétation bien que nous n'ayons pas distingué *Schoenus ferrugineus*. Notre variante s'apparente au Schoenetum schoenetosum ferruginei de KOCH (1926) et ZOBRIST (1935), ainsi qu'au Primulo-Schoenetum tetragonolobetosum de LANG (1973). AMMANN-MOSER (1975) décrit une variante à *Spiranthes aestivalis* et une autre à *Schoenus ferrugineus* qui semblent

bien correspondre à notre variante. Comme le remarque KLÖTZLI (1969), il y a une transition floristique progressive avec le Molinietum coeruleae. Cet auteur distingue un Primulo-Schoenetum typicum (encore relativement humide) et un Primulo-Schoenetum stachyetosum (plus sec, surtout en été). Cette dernière variante marque le passage au Stachyo-Molinietum schoenetosum du même auteur.

Curieusement, le relevé 44 a été placé dans l'Orchio-Schoenetum nigricantis par l'analyse factorielle, alors que sur le terrain nous l'avions attribué sans hésitation au Cladietum marisci (recouvrement de 70 % pour *Cladium*). Mais avec l'analyse factorielle des données en % ou codées de 1 à 9, ce relevé rejoint le Cladietum marisci. Le relevé 48 représente la variante à *Carex hostiana* dominant du Ranunculo-Caricetum hostianae de ROULIER (1983) (voir commentaires plus haut).

3.4.4 Molinietum coeruleae Koch 26 (relevés 49 à 56, Tabl. 2)

A) Généralités

Cette association appartient à l'alliance du Molinion (ordre: Molinietalia, classe: Molinio-Arrhenatheretea). Ce type de végétation a été décrit par plusieurs auteurs, dont on peut citer KOCH (1926, 1931), ZOBRIST (1935), KLÖTZLI (1969), AIN & PAUTOU (1969), LANG (1973), AMMANN-MOSER (1975) et FOUCAULT & GÉHU (1978). Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, il a été décrit par BERSET (1949/50) et KELLER (1969/70).

L'association ne se rencontre que par petites surfaces sur la rive, toujours dans les zones surélevées, avec un assèchement prononcé du sol en été, à proximité de la forêt. Le sol, très superficiel, peut être inondé durant l'hiver ou les périodes pluvieuses. Le substrat est généralement formé de molasse imperméable, mais parfois aussi de sable ou de limon profonds. Dans le premier cas, le sol est du type pseudogley primaire à mull; dans le second, il est du type gley oxydé peu humifère à mull.

B) Composition floristique (relevés 49 à 56, groupe 12):

Il n'y a pas vraiment d'espèces caractéristiques d'association (OBERDORFER 1977/83), mais par contre un grand nombre d'espèces de la classe Molinio-Arrhenatheretea. Parmi elles, *Carex flacca* et *Polygala amarella* apparaissent comme différentielles locales. En outre, on remarque que *Molinia coerulea, Carex panicea* et *Carex hostiana* sont toujours dominants et que les arbustes sont particulièrement abondants. Le nombre spécifique moyen est de 29 espèces, ce qui est beaucoup comparativement aux autres associations, mais peu pour un Molinietum.

Notre groupement correspond au Molinietum caricetosum hostianae de KOCH (1926) et ZOBRIST (1935) ainsi que, probablement, à la variante typicum du Stachyo-Molinietum de KLÖTZLI (1969).

4 Discussion et conclusions

Plusieurs auteurs ont proposé des modèles de dynamique de la végétation des zones humides (KOCH 1926, GODWIN 1929, ZOBRIST 1935, BERSET 1949/50, SCHAEFER 1967, AIN & PAUTOU 1969, BURNAND et al. 1977, KLÖTZLI 1978, WERNER 1978). D'autres auteurs relèvent des phénomènes de succession (KLÖTZLI 1969, KELLER 1969/70, LANG 1973, NIKLFELD 1973, AMMANN-MOSER 1975, ROULIER 1983). On constate que les modèles et les théories sont parfois en contradiction. Nous pensons que cela provient de la confusion qui est souvent faite entre *zonation* (= série topographique) et *succession* (= série génétique ou dynamique) (voir à ce propos l'article de MOOR 1969). D'autre part, il est nécessaire de séparer la *succession autogène*, venant de la végétation elle-même, de la *succession allogène* qui est déclenchée par un facteur externe à la végétation (VANDEN BERGHEN 1982). Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, on observe les trois phénomènes:

1) La *zonation* intervient quand la topographie engendre un gradient écologique, par exemple par rapport au niveau de la nappe dans le sol. Elle est tout à fait évidente partout où la végétation se développe en position surélevée par rapport au reste du marais. C'est le cas des dômes de molasse (et parfois de sable) qui hébergent généralement de l' Orchio-Schoenetum nigricantis et du Molinietum coeruleae. Si le terrain est en pente douce, cette zonation est moins frappante et la transition d'une association à l'autre peut se faire par des stades intermédiaires au sens phytosociologique.

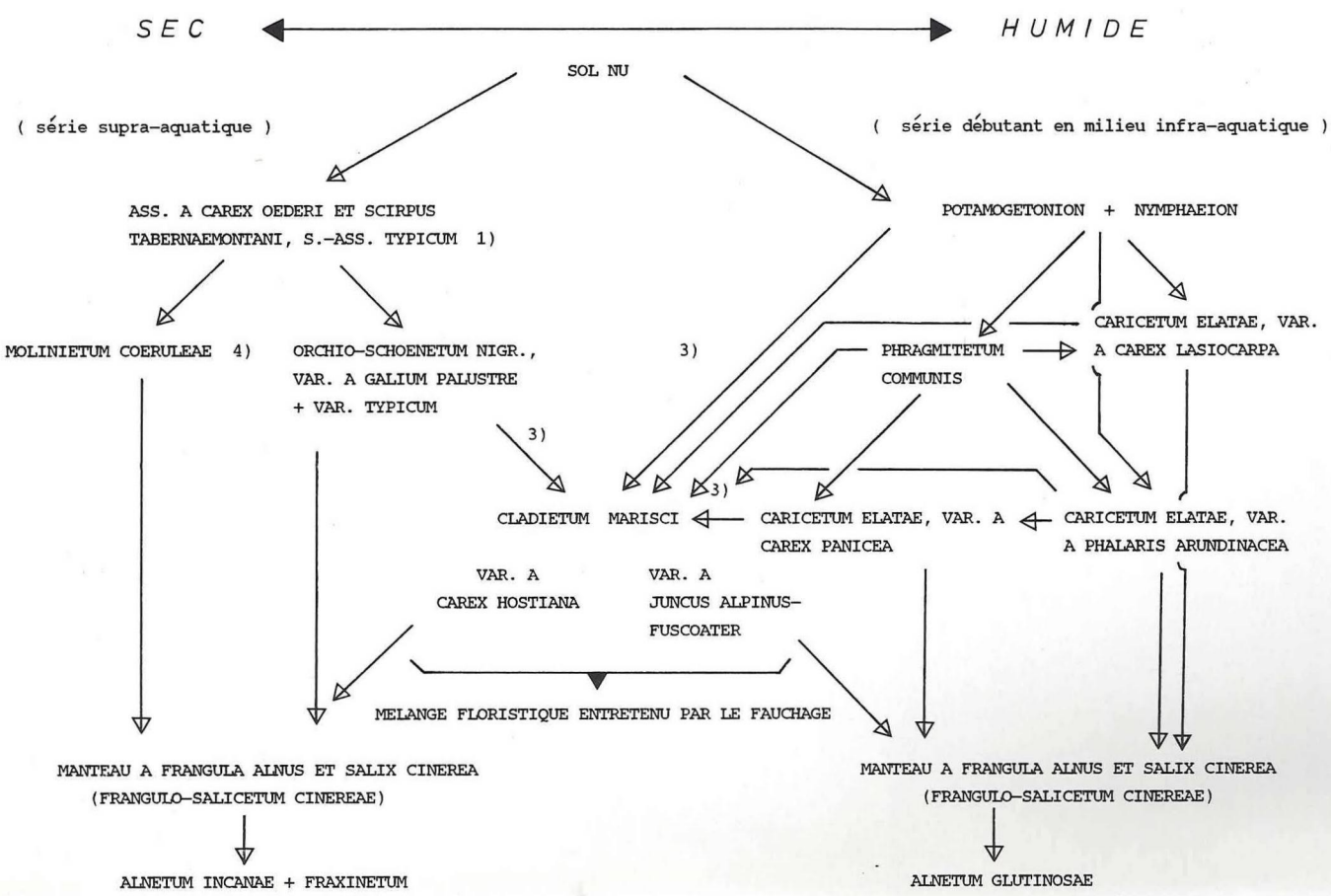
2) La *succession autogène* est provoquée par la végétation lorsque celle-ci engendre une modification des facteurs biotiques (p. ex. la compétition) ou abiotiques. Ce dernier cas peut être illustré en milieu infra-aquatique par l'accumulation de vase et de tourbe qui élèvent peu à peu le niveau du sol par rapport à la nappe, ce qui permet l'établissement de nouvelles espèces et associations végétales. L'assèchement est accéléré avec l'arrivée des arbustes.

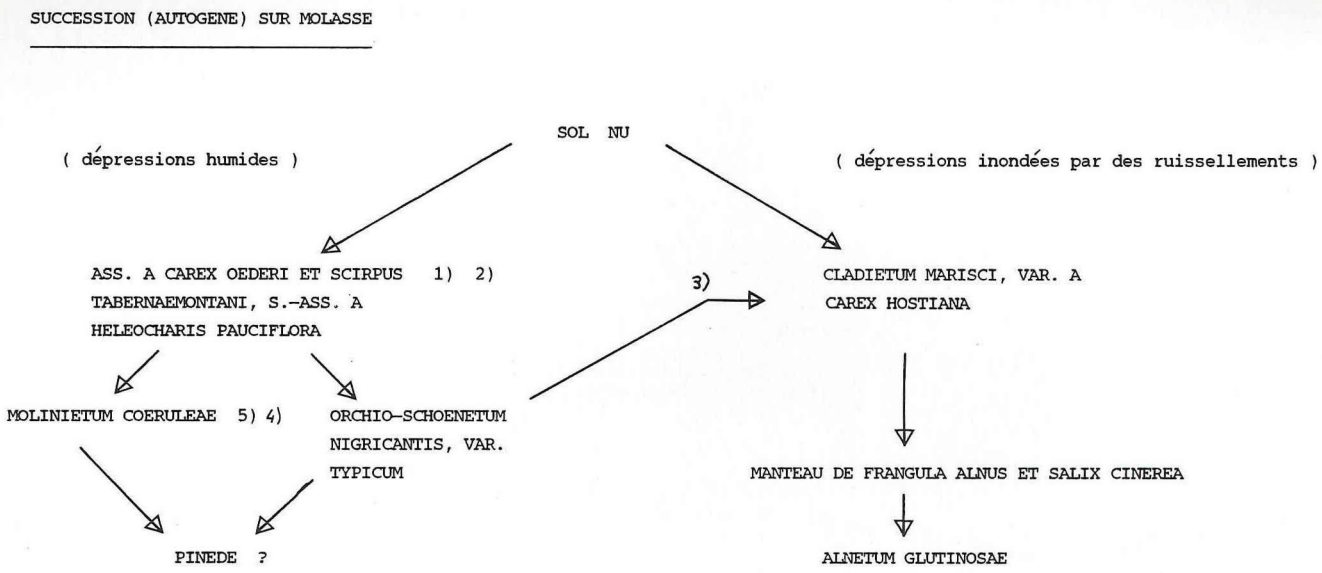
3) La *succession* est *allogène* quand la végétation s'est transformée sous l'action d'un facteur exogène, par exemple à la suite de l'assèchement des sols consécutivement à la seconde Correction des eaux du Jura. Dans ce cas, les transformations du régime hydrique ont eu des conséquences sur l'équilibre floristique de la végétation située à une altitude critique par rapport à la zone de battement du lac. C'est ainsi que l'on peut expliquer la présence de *Cladium mariscus* sur des terrains relativement secs ainsi que l'embroussaillement des marais dans certaines régions.

Dans les trois cas il est possible d'avoir des stades de végétation intermédiaires. Ceux-ci ne sont définis que par rapport à la flore et n' indiquent pas forcément le type de dynamique.

La Fig. 3 illustre un modèle de succession autogène de la végétation des marais de la rive sud du lac de Neuchâtel. Il représente différentes évolutions progressives marquées principalement par l'affranchissement de l'eau (hydrosère - VANDEN BERGHEN 1982). Notons qu'il n'a pas été tenu compte des associations de moindre importance (groupement à *Juncus subnodulosus* et Caricetum ripariae). Ce schéma est en partie théorique pour deux raisons:

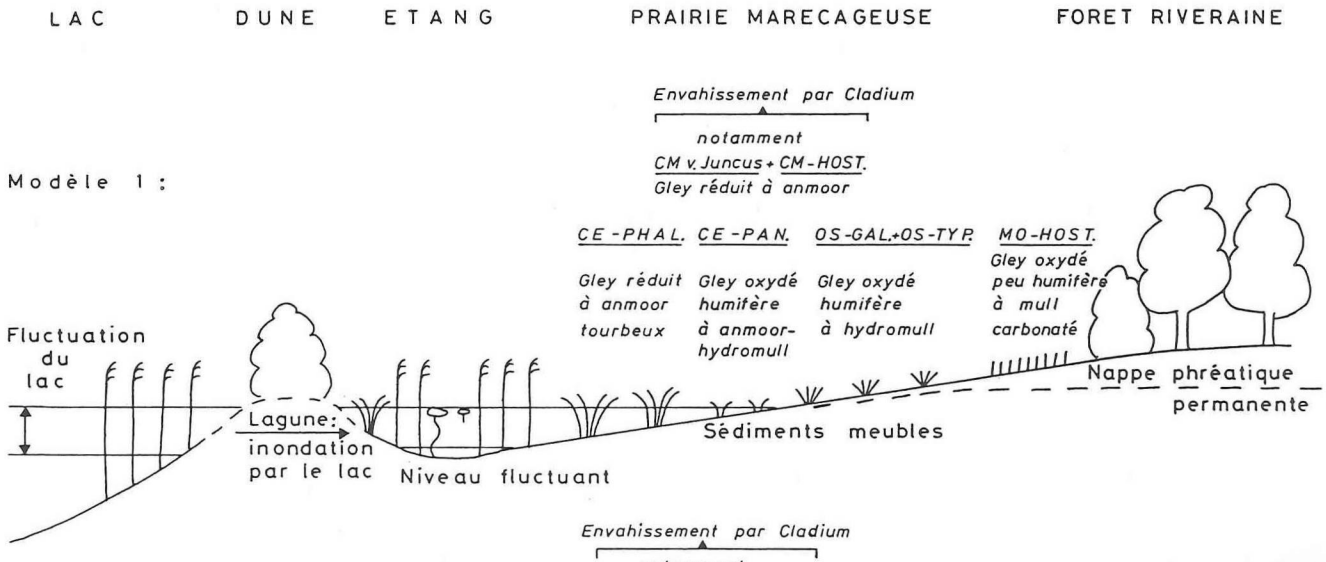
SUCCESSION (AUTOGENE) SUR SABLE/LIMON

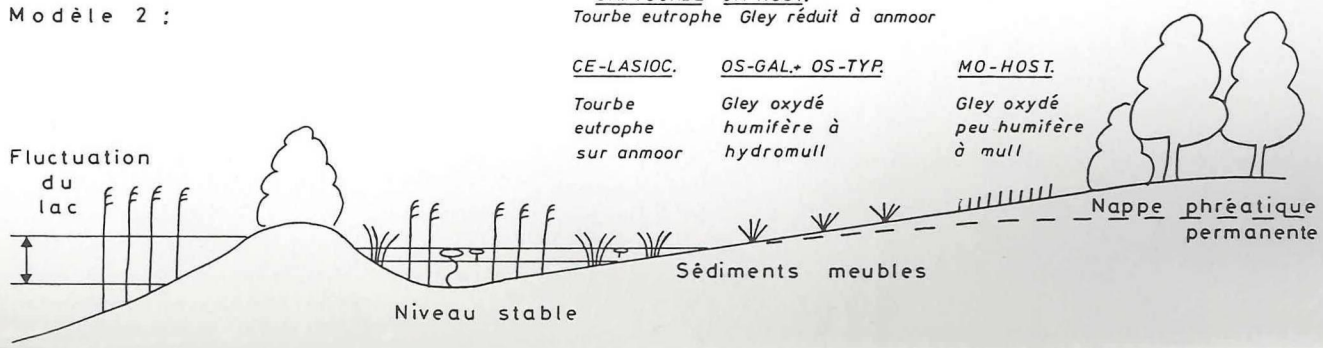




1) Décrit par BERSET (1949/50) mais devenue rare de nos jours
2) Identique au Schoenetum eleocharetosum pauciflorae de KOCH (1926) et ZOBRIST (1935)
3) Envahissement par Cladium mariscus
4) Identique au Molinietum caricetosum hostianae de KOCH (1926) et au Stachyo-Molinietum typicum de KLOETZLI (1969)
5) Y compris le Ranunculo-Caricetum hostianae de KLOETZLI (1969)

Fig. 3. Modèle de succession autogène pour la végétation des marais de la rive sud du lac de Neuchâtel.


LAC
DUNE
ETANG
PRAIRIE MARECAGEUSE
FORET RIVERAINE
Envahissement par Cladium
notamment
CM v. Juncus + CM-HOST.
Gley réduit à anmoor
Modèle 1 :
CE-PHAL.
Gley réduit à anmoor tourbeux
CE-PAN.
Gley oxydé humifère à anmoor-hydromull
OS-GAL.+OS-TYP.
Gley oxydé humifère à hydromull
MO-HOST.
Gley oxydé peu humifère à mull carbonaté
Fluctuation du lac
Lagune: inondation par le lac
Niveau fluctuant
Sédiments meubles
Nappe phréatique permanente


Envahissement par Cladium
notamment
CM/TOURBE
Tourbe eutrophe
CM-HOST.
Gley réduit à anmoor
Modèle 2 :
CE-LASIOC.
Tourbe eutrophe sur anmoor
OS-GAL.+ OS-TYP.
Gley oxydé humifère à hydromull
MO-HOST.
Gley oxydé peu humifère à mull
Fluctuation du lac
Niveau stable
Sédiments meubles
Nappe phréatique permanente

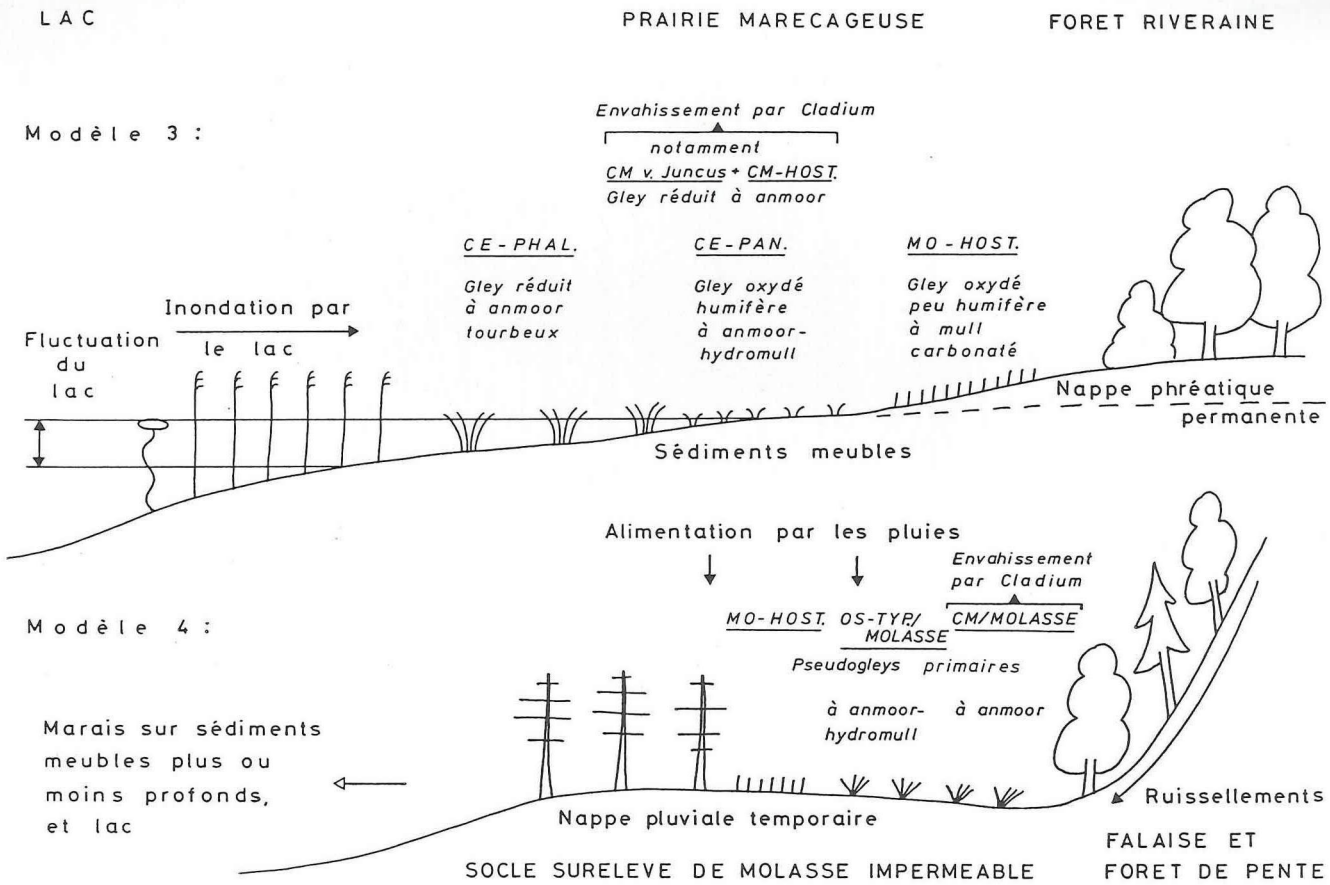
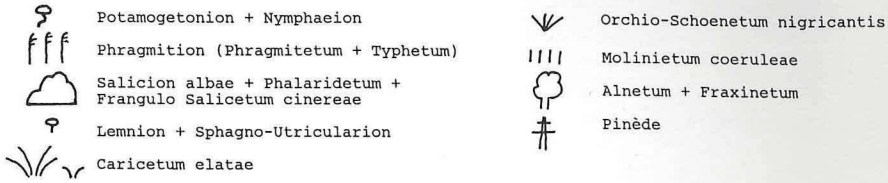


Fig. 4. Modèles de zonation de la végétation naturelle et des sols sur la rive sud du lac de Neuchâtel.

Fig. 4. Légende:



Groupements végétaux:

CE-lasioc. = Caricetum elatae, var. à Carex lasiocarpa
CE-Phal. = Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea
CE-pan. = Caricetum elatae, var. à Carex panicea
CM/tourbe = Cladietum marisci sur tourbe
CM v. Juncus = Cladietum marisci, var. à Juncus alp.-fuscoater
CM-host. = Cladietum marisci, var. à Carex hostiana
CM/molasse = Cladietum marisci sur molasse
OS-Gal. = Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre
OS-typ. et OS-typ./molasse = Orchio-Schoenetum nigricantis, var. typicum
MO-host. = Molinietum coeruleae

1) l'écosystème en question est jeune – il a été créé lors de la 1ère Correction des eaux du Jura de 1868–1888 – ce qui fait que les stades climaciques de certains milieux ne sont pas encore connus, et

2) on est en présence d'un milieu influencé par l'homme (2ème Correction des eaux du Jura de 1965–1973, fauchage).

Sur le terrain, évidemment, les unités de végétation s'agencent souvent de façon très particulière puisque les trois phénomènes évoqués plus haut peuvent intervenir (voir Fig. 4).

On constate ainsi qu'en ce qui concerne les prairies humides, le Cladietum marisci, l'Orchio-Schoenetum nigricantis et le Molinietum coeruleae se retrouvent dans deux milieux différents: sur *sédiments meubles profonds*, d'une part, et sur *molasse*, d'autre part. Le Caricetum elatae, lui, n'est lié qu'aux sédiments meubles. Il y a bonne correspondance entre la nature du sous-sol, le régime hydrique et la typologie des sols. Sur sédiments meubles, on trouve des sols du type tourbe ou gley réduit à anmoor dans le cas de la *série évolutive infra-aquatique*, gley oxydé humifère ou peu humifère avec respectivement hydromull et mull dans le cas de la *série supra-aquatique*. Sur molasse, ce sont des pseudogleys.

C'est la notion de succession autogène qui nous a amenés à distinguer ces deux séries évolutives, particulièrement pour les sédiments meubles profonds. La série supra-aquatique réunit les groupements pionniers à *Carex Oederi* et *Scirpus Tabernaemontani*, l'Orchio-Schoenetum nigricantis et le Molinietum coeruleae, tandis que la série débutant en milieu infra-aquatique regroupe le Potamogetonion, le Nymphaeion, le Phragmitetum communis et le Caricetum elatae. On constate que dans les deux cas l'évolution vers la forêt est possible. Le schéma ne prévoit pas de passage évolutif du Caricetum elatae à l'Orchio-Schoenetum nigricantis. Toutefois, l'examen floristique montre

qu'il existe un certain continuum entre les quatre associations, particulièrement entre le Caricetum elatae, le Cladietum marisci et l'Orchio-Schoenetum nigricantis. Cette situation est occasionnée par le *statut écologique intermédiaire* du Cladietum marisci, qui est à mettre en relation avec l'*amplitude écologique très large de Cladium mariscus et son fort pouvoir compétitif*, lequel se concrétise par un *envahissement des autres groupements*. Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, cette dynamique se fait spécialement au détriment de l'aile sèche du Caricetum elatae et de l'aile humide de l'Orchio-Schoenetum nigricantis. Dans les zones plus humides et plus fréquemment inondées par le lac (enrichissement en éléments nutritifs), *Cladium* concurrence plus difficilement *Carex elata*, cette dernière espèce (ainsi que *Phragmites communis*) exploitant mieux les ressources du milieu (BUTTLER 1987). On peut raisonnablement se demander si ces peuplements de *Cladium mariscus* méritent le nom d'association et si les deux variantes mises en évidence ne constituent pas plutôt des faciès d'envahissement du Caricetum elatae et de l'Orchio-Schoenetum nigricantis.

Le fauchage influence également la composition floristique de la végétation mais son effet est variable selon les milieux. Dans le cas de la végétation très hydrophile, éventuellement inondée directement par le lac, cet effet n'est probablement que peu perceptible à moyen terme. Il l'est certainement plus avec la végétation des endroits plus secs. Non seulement il empêche alors l'autofumure et l'embroussaillement, mais encore il augmente la vitalité des espèces, qui, sinon, étoufferaient progressivement sous la litière (BUTTLER 1987). Toutefois, dans le cas du Cladietum marisci, le fauchage provoque une baisse de vitalité de *Cladium mariscus* et par conséquent une réduction de son pouvoir compétitif, ce qui profite aux espèces envahies (GODWIN 1929, 1941, GODWIN & BARUCHA 1932, BUTTLER 1987). C'est ainsi que l'on peut expliquer la végétation avec mélange de *Cladium mariscus, Schoenus nigricans, Carex panicea* et *Carex elata* pour ne citer que les espèces principales.

Résumé. Le statut phytosociologique des principales prairies humides (Caricetum elatae, Cladietum marisci, Orchio-Schoenetum nigricantis et Molinietum coeruleae) de la zone riveraine au sud du lac de Neuchâtel est précisé à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances (Fig. 1 et 2) et d'un tableau de végétation (Tabl. 2). Le calcul des valeurs écologiques indicatrices moyennes pour les groupes de relevés (Tabl. 3) ainsi que pour les groupes d'espèces obtenus avec la méthode du groupement hiérarchique agglomératif (Tabl. 4) permet de mieux comprendre la dynamique de la végétation. Un modèle évolutif de succession autogène (hydrosère) est proposé pour l'ensemble des marais (Fig. 3).

Un système écologique sur sédiments meubles profonds et un autre sur molasse imperméable sont présentés avec, dans les deux cas, une série évolutive différente selon le degré d'hydromorphie initial des sols. Le Caricetum elatae ne se rencontre que sur sédiments profonds, alors que le Cladietum marisci, l'Orchio-Schoenetum nigricantis et le Molinietum coeruleae sont représentés dans les deux systèmes. Le modèle de succession autogène prévoit une évolution directe des groupements du Magnocaricion vers la forêt, les faciès de transition entre le Magnocaricion et le

Caricicion davallianae étant plutôt le résultat d'une succession allogène ou simplement de la zonation (Fig. 4). A cet égard, le Cladietum marisci constitue un groupement particulier (association?) résultant de l'envahissement, par *Cladium mariscus*, des variantes sèches du Caricetum elatae et des variantes humides de l'Orchio-Schoenetum nigricantis.

Bibliographie

Ain, G. & Pautou G. (1969): Etude écologique du marais de Lavours (Ain). - Doc. Carte Vég. Alpes 7: 25-64.

Ammann-Moser, B. (1975): Vegetationskundliche und pollenanalytische Untersuchungen auf dem Heidenweg im Bielersee. - Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 56, 76 p.

Antoniazza, M., Beguin, C., Hegg, O., Müller H.-U. & Zoller, H. (1980a): Biogéographie appliquée à la région du lac de Neuchâtel, estimation de la valeur naturelle des écosystèmes riverains. - Bull. Soc. Neuchâteloise de Géographie 25: 21-50.

— — — — — (1980b): Indices biocénotiques pour l'évaluation de la valeur des écosystèmes dans la région des trois lacs subjurassiens. - Sémin. phytosociologie appliquée, Metz.

Augier, J. (1966): Flore des Bryophytes. - Ed. Lechevalier, Paris, 702 p.

Berset, J. (1949/50): La végétation de la réserve de Cheyres et des rives avoisinantes du lac de Neuchâtel. - Bull. Soc. Frib. Sci. Nat. 40: 65-94.

Burnand, J.-D., Cherix, D., Moret, J.-L. & De Roguin, L. (1977): La végétation du marais des Monneaux. - Bull. Soc. Vaud. Sci. Nt. 351, 73: 247-262.

Buttler, A. (1983): La rive sud du lac de Neuchâtel. - Bull. Groupe Travail p. l'Enseignement de l'Ecologie - ECO-Informations 8: 1-16.

— (1987): Etude écosystémique des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse): phytosociologie, pédologie, hydrodynamique et hydrochimie, production végétale, cycles biogéochimiques et influence du fauchage sur la végétation. - Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 284 p.

Buttler, A., Büche, M., Cornali, Ph. & Gobat, J.-M. (1985): Historischer und ökologischer Überblick über das Südostufer des Neuenburger Sees. - Telma 15: 31-42.

Daget, Ph. & Godron, M. (1982): Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. - Ed. Masson, Paris, 163 p.

Devillez, F. & Iserentant, R. (1981): Influence du climat et des conditions mésologiques sur la croissance et de développement de Cladium mariscus. - Coll. phytosociol. X, «Végét. aquatiques», Lille: 85-114.

Foucault, B. de & Géhu, J.-M. (1978): Essai synsystématique et chorologique sur les prairies à Molinia coerulea et Juncus acutiflorus de l'Europe occidentale. - Coll. phytosociol. VII, «Sols tourbeux», Lille: 135-164.

Gehlker, H. (1977): Eine Hilfstafel zur Schätzung von Deckungsgrad und Artmächtigkeit. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 19/20: 427-429.

Gobat, J.-M., Roulier, Ch. & Schuler, B. (1980): Valeur naturelle des rives du lac de Neuchâtel (Suisse). - Coll. phytosociol. IX, «Les forêts alluviales», Strasbourg: 627-632.

Godwin, H. (1929): The «Sedge» and «Litter» of Wicken Fen. - J. Ecol. 17: 148-160.

— (1941): Studies in the ecology of Wicken Fen. IV. Crop-taking experiments. - J. Ecol. 29: 83-106.

Godwin, H. & Bharucha, F.R. (1932): Studies in the ecology of Wicken Fen. II: The fen water table and its control of plant communities. - J. Ecol. 20: 157-191.

Görs, S. (1964): Beiträge zur Kenntnis basiphiler Flachmoor-Gesellschafen. 2. Teil: Das Mehlprimel-Kopfbinsen-Moor (Primulo-Schoenetum ferruginei). - Veröff. Landesst. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 32: 7-42.

Gounot, M. (1956): A propos de l'homogénéité et du choix des surfaces de relevé. - Bull. Serv. Carte phytogéogr., Série B., 1 (1): 7-17.

Gounot, M. & Calleja, M. (1962): Etude statistique d'une pelouse à Brachypodium ramosum. VII. Coefficient de communauté, homogénéité et aire minimale. - Bull. Serv. Carte phytogéogr., Serie B, **2**: 181-200.

Hess, H.E., Landolt, E. & Hirzel, R. (1976/77/80): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. - Birkhäuser Verlag, Basel, 3 vol.

Jensen, S. (1970): Influences of transformation of cover values on classification and ordination of lake vegetation. - Vegetatio *37*: 19-31.

Keller, L. (1969/70): Etude des groupements végétaux de la réserve de Cheyres. - Bull. Soc. Frib. Sci. Nat. **59**: 47-59.

Klötzli, F. (1969): Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorwiesen im nördlichen Schweizer Mittelland. - Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz **52**, 296 p.

— (1972): Grundsätzliches zur Systematik von Pflanzengesellschaften. - Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, **41**: 35-47.

— (1978): Zur Bewaldungsfähigkeit von Mooren der Schweiz. - Telma **8**: 183-192.

Koch, W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene, unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. - Jb. naturwiss. Ges. St. Gallen **61**, 144 p.

— (1931): Über einige Assoziationen des Bodenseegebietes. - Beitr. Naturdenkmalpfl. **14**: 243-251.

Korneck, D. (1963): Die Pfeifengraswiesen und ihre wichtigsten Kontaktgesellschaften in der nördlichen Oberrheinebene und im Schweinfurter Trockengebiet. 2. Teil. - Beitr. naturkdl. Forsch. SW-Deutschld. **22**: 18-44.

Kovacs, M. (1956): Die zönologischen und ökologischen Verhältnisse von Cladietum marisci in der Gegend des Balaton-Sees. - Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae **2**: 133-146.

— (1962): Die Moorwiesen Ungarns. - Die Vegetation ungarischer Landschaften **3** (Budapest), 214 p.

Landolt, E. (1977): Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, **64**, 208 p.

Lang, G. (1973): Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. - Pflanzensozologie **17**, Gustav Fischer Verlag, Jena, 451 p.

Londo, G. (1975): Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. - Ber. Int. Symp. IVV (Rinteln, 1973): 613-617.

LSPN/WFF (1980): Plan de protection de la rive sud-est du lac de Neuchâtel. - 97 p.

Moor, M. (1969): Zonation und Sukzession am Ufer stehender und fließender Gewässer. - Vegetatio **17**: 26-32.

Müller, H.-U. et al. (1977): L'importance de la région du lac de Neuchâtel au point de vue de la protection de la nature. - Sect. d'Ethologie et de recherche sur la faune sauvage de l'Institut de zoologie de l'Université de Zürich, 52 p.

Niklfeld, H. (1973): Über Schoeneten am Neusiedlersee (Burgenland). - In: Landolt, E. (1973), Pflanzengesellschaften nasser Standorte in den Alpen und Dinariden. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, **51**: 183-186.

Oberdorfer, E. (1977/83): Süddeutsche Pflanzengesellschaften I et III. - Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 311 p. (I) et 455 p. (III).

— (1979): Pflanzensoziologische Exkursionsflora (4ème éd.). - Ulmer Verlag, Stuttgart, 997 p.

Office Fédéral des Forêts (1976): Carte de la végétation et de l'impact de l'homme de la rive sud du lac de Neuchâtel, avec rapport adjoint. - (Etude réalisée par les Universités de Neuchâtel, de Lausanne et l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich).

Pradervand, G. (1981): Cartographie de la réserve naturelle de Champ-Pittet. - Travail de certificat, Institut de Botanique de l'Université de Lausanne, 38 p.

Richard, J.-L., Rollier, M., Antoniazza, M. & Roulier, Ch. (1982): Plan de protection des rives naturelles du lac de Neuchâtel. - Schweiz. Z. Forstwes. **133**: 65-72.

Romane, F. (1972): Applications à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Discussion sur des exemples pris dans les Basses Cévennes et les garrigues occidentales. - Thèse Doc. Ing., Fac. Sci. Montpellier, 124 p.

Roulier, Ch. (1983): Contribution à l'étude phytosociologique des groupements végétaux non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel. - Bull. Soc. Frib. Sci. Nat. **72**: 75-125.

Schaefer, R. (1967): Caractères et évolution des activités microbiennes dans une chaîne de sols hydromorphes mésotrophiques de la plaine d'Alsace. - Rev. Ecol. Biol. Sol. IV (Paris), **3**: 385-437; **4**: 567-592.

Serv. Aménagement du Territoire du Canton de Vaud et Office des Constructions et de l'Aménagement du Territoire du Canton de Fribourg (1982): Plan directeur de la rive sud du lac de Neuchâtel et des rives du lac de Morat. - Doc. aménagement régional **16**, 39 p.

Van der Maarel, E. (1979): Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. - Vegetatio **39**: 97-114.

Vanden Berghen, C. (1982): Initiation à l'étude de la végétation. - Les Naturalistes Belges, Bruxelles, 236 p.

Werner, P. (1978): Les groupement végétaux des marais de Bercher et Cua Boussan (VD). - Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 353, **74**: 69-82.

Wildi, O. & Orloci, L. (1983): Management and multivariate analysis of vegetation data. - Eidg. Anst. forstl. Versuchswes. Birmensdorf, Ber. **215**, 139 p.

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

Adresse des auteurs:
Dr. Alexandre BUTTLER, Dr. Jean-Daniel GALLANDAT, Laboratoire d'Ecologie Végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel (Suisse).