4.4.

Université de Fribourg
Institut de Zoologie

Travail de diplôme

ETUDE SYNECOLOGIQUE DE LA FAUNE D'INVERTEBRES SUR LES RIVES DU LAC DE NEUCHATEL II

Les indices de diversité et leur rapport avec les associations végétales des prairies marécageuses

Claudine Dorthe

Octobre 1986

TABLE DES MATIERES

		pages:
	Remerciements	
	Résumé	1
1.	**Introduction**	2
1.1.	Généralités	2
1.2.	Buts du travail	2
2.	**Matériel et méthodes**	4
2.1.	Taille des prélèvements	4
2.2.	Techniques d'échantillonnage	4
	a) carrés de ramassage	4
	b) cages fixes	5
2.3.	Mesure de la biomasse	5
	a) biomasse animale	5
	b) biomasse végétale	6
2.4.	Méthodes d'analyses quantitatives	7
2.4.1.	Détermination	7
2.4.2.	Densité et fréquence	7
2.4.3.	Diversité	8
2.4.3.1.	Indices basés sur la richesse en espèces	8
2.4.3.2.	Indices d'hétérogénéité	9
	a) Simpson	10
	b) Indices basés sur la théorie de l'information	11
	1. Shannon-Weaver	11
	2. Good	13
2.4.3.3.	Indices d'équitabilité	15
2.4.4.	Similitude	16
3.	**Description des parcelles**	18
3.1.	Généralités	18
3.2.	Description et situation des parcelles	20
3.2.1.	Caricetum elatae	20
3.2.2.	Ranunculo-caricetum hostianae	23
3.2.3.	Orchio-schoenetum nigricantis	24
3.2.4.	Cladietum marisci	28

4.	**Résultats**	34
4.1	Productivité primaire	34
4.2.	Biomasse animale	34
4.3.	Résultats des relevés	38
4.3.1.	Carré de ramassage	38
4.3.2.	Cages fixes	38
4.4.	Densité et fréquence	43
4.5.	Diversité	43
4.5.1.	Richesse:	43
	a) Richesse en familles	43
	b) α de Fisher	46
4.5.2.	Indices d'hétérogénéité et d'équitabilité:	47
	a) Simpson et Mac Intosh	47
	b) Les indices de Shannon	47
	c) Les indices de Good	49
	d) Equitabilité	49
4.5.3.	Diversité animale et productivité primaire	50
4.6.	Similitude:	51
	a) Indices de Sørensen	51
	b) Indices de Bray-Curtis	53
	c) Comparaison entre les deux indices	55
5.	**Discussion**	58
5.1.	Les méthodes	58
5.1.1.	Taille des parcelles	58
5.1.2.	Mesure de la biomasse animale	61
5.1.3	Parcelles aberrantes	62
5.2.	Détermination	63
6.	**Conclusion**	66
	Bibliographie	70
	Annexes	73

Remerciements

Nous tenons à adresser notre reconnaissance à Monsieur le Professeur Dietrich Meyer pour nous avoir donné la possibilité de réaliser notre travail dans son laboratoire, en nous accompagnant de ses précieux conseils.

Nos vifs remerciements s'adressent également à Messieurs les Professeurs C. Béguin et J.-M. Gobat, Monsieur A. Buttler de l'Université de Neuchâtel ainsi que Monsieur C. Roulier de Pro Natura Helvetica pour leurs conseils et leur aide technique lors de notre travail dans le terrain.

Nous remercions de même Mademoiselle D. Studemann, Messieurs A. Fasel et R. Foelix, ainsi que Messieurs C. Dufour et M. Dethier pour leur aimable collaboration au moment de la détermination des invertébrés récoltés.

Nous remercions tout spécialement Mademoiselle N. Gapany pour sa précieuse collaboration.

Finalement, nous tenons à remercier toutes les personnes qui nous ont patiemment aidées pour la mise en page de ce travail.

RESUME

Ce travail a pour but d'étudier le lien qu'il existe entre les associations végétales du marais de la rive sud du lac de Neuchâtel (Caricetum elatae, Ranunculo-Caricetum hostianae, Schoenetum nigricantis, Cladietum marisci) et leur contenu en invertébrés.

Pour ce faire, dix parcelles ont été choisies, réparties dans les différentes associations le long de la rive, de la réserve de Cudrefin à celle de Cheyres. Pour chaque parcelle ont été établis:
- la description phytosociologique,
- la productivité primaire,
- le recensement des populations d'invertébrés, déterminés jusqu'aux familles, sur une surface d'un mètre carré.

Ensuite, les indices de diversité (de Fisher, Simpson, Shannon, et Good) et les indices de similitude (Sørensen, Bray et Curtis) des populations animales de chaque parcelle ont été calculés. Ces indices ont été comparés à la productivité primaire, la biomasse animale et la densité animale (nombre d'individus par unité de surface). Ces mêmes indices ont également permis de comparer les parcelles entre elles et de déterminer ainsi l'importance du paramètre "association végétale".

Il se trouve que les indices de diversité des diverses associations végétales ne sont pas significativement différents. Ces indices, plus particulièrement celui de Shannon, qui sont une mesure de la structure des populations, ont permis de conclure à l'uniformité de la structure des populations d'invertébrés dans les prairies marécageuses. De plus, l'indice de Sørensen a montré que plus ou moins les mêmes familles se retrouvent sur toutes les parcelles.

Outre cela, il s'est avéré que l'association du Cladietum marisci se particularise par une densité animale et une biomasse animale basses, alors que sa productivité primaire est très élevée. Dans le cas des autres types d'association végétale, la densité animale et la biomasse animale varient parallèlement à la productivité primaire. En plus, l'indice de Bray et Curtis - qui tient compte non seulement du nombre des familles communes (indice de Sørensen), mais aussi de leur abondance - a montré que le Cladietum marisci n'est pas similaire aux autres associations. Donc, il a été constaté que le paramètre "association végétale" est un facteur important à considérer dans le cas du Cladietum marisci.

D'autre part, cet indice de Bray et Curtis a permis de constater que le paramètre "association végétale" n'est pas l'unique facteur à considérer pour les associations du Schoenetum nigricantis, du Ranunculo-Caricetum hostianae et du Caricetum elatae.

En conclusion, il s'est avéré que le paramètre "association végétale" est un des facteurs déterminant la composition des populations d'invertébrés de la rive sud du lac de Neuchâtel, et que ce paramètre a plus d'importance dans le cas du Cladietum marisci que dans celui des autres associations végétales.

1. Introduction

1.1. Généralités

La première correction des eaux du Jura (1869-1888) relia le lac de Neuchâtel à ceux de Morat et Bienne par les canaux de la Broye et de la Thielle.

La conséquence de cette correction fut un abaissement du niveau du lac de 2,73m qui est d'une très grande importance pour la configuration de la rive sud. En effet, le haut fond situé dans cette région fut exondé. Dès lors, on assista à l'implantation de roselières. Le phénomène d'atterrissement entraîna par la suite la transformation continuelle du milieu riverain: apparition de prairies à laîches, de forêts riveraines.

Ce milieu humide de la rive sud du lac constitue à l'heure actuelle une richesse aussi bien pour la flore que pour la faune. Il a, de ce fait, été placé sous la surveillance et la protection de Pro Natura Helvetica.

1.2. Buts du travail

Nous avons effectué notre travail sur la rive sud du lac de Neuchâtel dans une région comprise entre la réserve de Cudrefin et celle de Cheyres. Nous nous sommes limitées à l'étude des prairies marécageuses et avons choisi des parcelles dans chaque association. Tous les relevés dans le terrain ont été effectués en collaboration avec Mlle N. Gapany sur la base des buts généraux suivants:

- donner un essai d'inventaire des invertébrés des prairies marécageuses de cette région;
- tenter de mettre en lumière la présence ou absence de corréla-

tion: entre le type d'association végétale et la composition faunistique, et - au sein d'une même association - entre des parcelles différentes;

- poser des jalons pour d'éventuels autres travaux sur ces rives. Il est en effet nécessaire d'établir un profil de l'état actuel de ce milieu afin de pouvoir évaluer, à plus ou moins long terme, l'influence des techniques d'entretien aujourd'hui mises en oeuvre.

Le traitement des résultats obtenus dans le terrain a donné deux travaux distincts:

- celui de Mlle N. Gapany (1986) traite des distributions d'abondances et leur rapport avec les associations végétales des prairies marécageuses;
- le présent travail traite des indices de diversité et leur rapport avec les associations végétales des prairies marécageuses.

Pour une vue plus générale du comportement des populations animales sur la rive sud du lac de Neuchâtel, il serait donc souhaitable de prendre connaissance des deux travaux.

2. Matériel et méthodes

2.1. Taille des prélèvements

Nous avons cherché à établir notre inventaire d'invertébrés des prairies marécageuses sur la base d'échantillons qui se veulent représentatifs d'un tout. De ce fait, nous avons été confrontées au problème du choix de la taille de nos prélèvements.

Nous avons finalement fixé celle-ci à $1m^2$, ce qui laissait notre travail dans la limite du possible vu le peu de moyens techniques dont nous disposions (à savoir l'aspirateur à bouche et les bruxelles souples).

2.2 Techniques d'échantillonnage

a) Carrés de ramassage (enceinte à ciel ouvert)

Cette technique a été utilisée dans toutes nos parcelles. La surface prospectée étant petite, nous l'avons entourée d'un cadre en bois de 40cm de haut muni d'une pièce métallique permettant son enfoncement dans la terre.

Cette méthode évitait les pertes par fuite sous le cadre (par les interstices entre les touradons).

Après la pose du cadre, nous récoltions à l'aspirateur à bouche et aux bruxelles souples tous les invertébrés rencontrés, d'une taille supérieure à 2-3 mm. Ensuite, nous coupions la végétation au niveau du sol. Nous effectuions alors un second ramassage. Toute la masse végétale fauchée était triée le lendemain au laboratoire pour récupérer les larves et autres invertébrés encore fixés aux feuilles.

b) Cages fixes

Comme la technique des carrés de ramassage n'a aucune valeur pour les espèces qui volent, nous avons complété nos résultats par des cages fixes.

Vu la densité végétale, il n'était pas possible d'utiliser des biocénomètres mobiles. Nous avons donc utilisé des pièges fixes pyramidaux dont le transport était facile malgré l'éloignement et l'accès difficile de certaines parcelles.

Ces cages sont composées d'une armature métallique recouverte d'un filet dont la base est fixée dans le sol à l'aide de sardines, la surface au sol étant de $1m^2$.

Elles ont été posées pour une durée de huit jours, dans toutes les stations à la même époque, et à proximité des carrés de ramassage. Les relevés se faisaient tous les deux jours à l'aide de l'aspirateur à bouche.

2.3. Mesures de biomasse

a) Biomassse animale

Méthode de mesure: Selon la méthode citée dans Nagel (1979), les animaux capturés sont conservés dans de l'alcool à 70% jusqu'à leur détermination. On procède ensuite à l'établissement du poids par espèce de la façon suivante: sécher les individus jusqu'à poids constant , les peser avec une précision de 0,1mg. Sont considérés dans une même espèce, aussi bien les adultes que les immatures.

Dans notre cas, la phase de détermination s'est étendue sur près de trois mois, ce qui excluait l'utilisation de cette méthode. En effet, nous ne pouvions anticiper l'effet de l'alcool sur le

poids des animaux: a-t-il seulement une action d'éloignement de l'eau ou dissout-il, à long terme, de façon signifiante certains constituants (comme les lipides) ?

Nous nous sommes donc contentées de trier le matériel capturé par ordre, de le tuer à l'éther puis de le peser avec une précision de 0,1mg. Par sommation de ces valeurs, nous avons obtenu une première estimation de la biomasse animale totale.

Cette méthode posait le problème du contenu en eau des animaux: celui-ci dépendait beaucoup de l'état d'inondation de la parcelle au moment de la capture. Pour contrôle, nous avons effectué une nouvelle pesée à huit jours de la première, après conservation dans l'alcool. Par sommation de ces nouvelles valeurs, nous avons obtenu une deuxième estimation de la biomasse animale totale permettant un contrôle.

Présentation des résutats: Nous avons établi deux schémas récapitulatifs de la biomasse sous forme d'histogrammes.

b) Biomasse végétale

Méthode de mesure: Nous avons aussi cherché à déterminer la productivité primaire dans nos parcelles. La méthode utilisée peut être schématisée comme suit: la végétation a été coupée au début de la période de croissance sur une surface de $1/2 m^2$. La litière et les mousses ont été enlevées. Puis, toute la végétation qui avait poussé pendant la période de croissance a été fauchée (entre le 5 et le 11 septembre) et séchée à $80^{o}C$ pendant douze heures, finalement pesée au centième de gramme près.

Présentation des résultats: Nous avons établi la production journalière, en grammes, d'un m^2. Le calcul est basé sur 142 jours de croissance pour l'association à **Cladium** , 146 jours pour l'association à **Schoenus** de la Motte, 147 jours pour les parcelles de Portalban et 148 jours pour les parcelles de Cudrefin.

2.4. Méthodes d'analyses quantitatives

2.4.1 Détermination

Comme une analyse entomologique trop détaillée irait au-delà des limites de notre recherche, nous avons choisi une solution de compromis pour réaliser la détermination des animaux récoltés. Nous nous sommes en effet contentées de déterminer chaque animal jusqu'au niveau de la famille. Nous avons réuni les individus que nous ne pouvions pas déterminer en une seule famille par ordre, intitulée "inconnus". Pour cela, nous avons principalement utilisé:

- Erwin Stresemann: Exkursionsfauna Wirbellose I; II-1; II-2;
- Rémy Perrier: La faune de France illustrée.

Le reste de la littérature est signalé dans la bibliographie.

2.4.2 Densité et fréquence

Selon Hurlbert (1971), la notion de densité exprime le nombre d'individus récoltés par unité de surface. Dans notre travail, nous avons fait usage de la densité des familles, définie, par analogie, comme le nombre d'individus n_i d'une famille i récoltés sur une parcelle de $1m^2$ considérée comme unité de surface. A partir de ces résultats, nous avons établi la fré-

quence des familles par ordre. Cette fréquence est définie comme le rapport du nombre d'individus n_i de la famille i par le nombre d'individus o_i de l'ordre correspondant: $f_i = n_i / o_i$. De la même manière, nous parlerons de densité des ordres, soit le nombre d'individus o_i d'un ordre i récoltés sur une parcelle, et de fréquence des ordres, soit o_i/N, N désignant le nombre total d'individus collectionnés sur la parcelle.

Nous avons également appliqué ces notions à l'étude de la biomasse. La densité de la biomasse des ordres m_i, désigne la biomasse des individus d'un ordre récoltés sur une parcelle, la fréquence de la biomasse des ordres s'appliquant, elle, au rapport m_i / m_{tot} avec m_{tot} représentant la biomasse de tous les individus récoltés sur une parcelle.

2.4.3. Diversité

Pour comparer nos échantillons nous avons choisi comme outil mathémathique le calcul d'indices de diversité. Une pléthore d'indices est proposée par les auteurs. Suivant Peet (1974), nous avons distingué trois types:

- les indices basés sur la richesse en espèces,
- les indices basés sur l'hétérogénéité,
- les indices d'équitabilité.

2.4.3.1 Indices basés sur la richesse en espèces

La richesse, mesurée par le nombre des espèces, est un indicateur de la profusion relative des espèces au sein d'une communauté. La richesse par unité de surface dépend de la taille des échantillons. En effet, plus l'échantillon est grand, plus le nombre attendu d'espèces est élevé. Mais il est possible de

considérer le nombre d'espèces dans chaque parcelle comme mesure arbitraire de leur richesse. Nous avons donc un premier indice caractérisant nos parcelles: le nombre de familles N_f. Un autre indice est proposé par Fisher et al. (1943). Ces auteurs emploient le paramètre de la relation logarithmique entre le nombre d'espèces (S) et le nombre d'individus (N) comme indice de diversité

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

α: coefficient de Fisher

Selon Williams (1964) le coefficient devrait être dépendant du nombre d'espèces (S): il serait bas lorsque S est petit et élevé lorsque S est grand. Il devrait par contre être indépendant de la taille des parcelles.

Nous avons calculé, par approximation, ce coefficient en remplaçant les espèces par les familles:

$$N_f = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

N_f: nombre total de familles

2.4.3.2 <u>Indices d'hétérogénéité</u>

Les indices basés sur la richesse en espèces ne tiennent pas compte de l'importance diverse de chacune des espèces au sein de la population. C'est pourquoi, des indices, appelés par Peet indices d'hétérogénéité, ont été introduits. Ces indices prennent en considération à la fois la richesse en espèces et la distribution des individus au sein de ces espèces.

a) Indice de Simpson

L'indice de Simpson pour un échantillon infini, présenté dans Krebs (1972), s'exprime de la façon suivante:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S} p_i^2$$

D : indice de diversité

p_i: fréquence de l'espèce i au sein du peuplement

Pour des échantillons d'un peuplement, Pielou (1969) propose une formulation ajustée:

$$D = 1 - \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i=1}^{S} n_i (n_i - 1)$$

n_i: nombre d'individus de la $i^{ème}$ espèce

N : nombre total d'individus

Cet indice donne une mesure de la probabilité de l'événement: "deux organismes tirés au hasard dans une population sont d'une même espèce". Selon Krebs (1972), il donne peu d'importance aux espèces rares et plus d'importance aux espèces communes.

Nous avons calculé cet indice en remplaçant les espèces par les familles:

$$D = 1 - \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i=1}^{N_f} n_i (n_i - 1)$$

N_f: nombre total de familles

n_i: nombre d'individus de la $i^{ème}$ famille

N : nombre d'individus dans la parcelle

Cet indice varie toujours entre 0 et $(1 - \frac{1}{N_f})$.

Mac Intosh (1966) a proposé une variation intéressante de l'indice de Simpson. En considérant une communauté comme un point

dans un espace à n dimensions, la distance du point à l'origine du repaire est donnée par n_i^2. Une mesure utile d'hétérogénéité serait alors donnée par:

$$D_{mc} = (N - \sqrt{\sum_{i=1}^{N_f} n_i^2}) \ / \ (N - \sqrt{N})$$

Nous avons calculé D_{mc}, N étant le nombre total d'individus et n_i le nombre d'individus de la famille i.

b) Indices basés sur la théorie de l'information

Les indices d'hétérogénéité les plus utilisés sont basés sur la théorie de l'information.

En effet l'hétérogénéité est une mesure du degré d'indétermination de l'espèce à laquelle appartiendra l'individu de chaque tirage, la prise d'un échantillon de n individus étant assimilée à un tirage n fois répété. D'après Dajet (1976), Pielou (1966) et Margaleff (1957), comme la quantité d'information est une mesure de l'indétermination, elle sera aussi une mesure d'hétérogénéité.

b.1) Indices de Shannon-Weaver

La mesure de la quantité d'information au sein d'un peuplement infini est donnée par l'indice de Shannon-Weaver (H'). Selon Pielou (1966), cet indice est utilisé pour des échantillons d'un peuplement trop large pour que tous ses membres soient comptés. L'indice de Shannon remplace, pour des peuplements infinis, la formule de Brillouin (H) (d'après Pielou, 1967). Il est donc une approximation de la vraie diversité H:

$$H' = - \sum_{i=1}^{S} p_i \log p_i$$

S : nombre total d'espèces

p_i: fréquence de l'espèce i au sein du peuplement

La base des logarithmes peut être 2, 10, ou e.

Il existe plusieurs méthodes pour estimer H'. Une de celle-ci consiste à simplement estimer p_i par la fréquence relative de l'espèce (n_i/N) dans l'échantillon i. L'indice H' s'exprime alors comme H".

$$H'' = - \sum_{i=1}^{S} \frac{n_i}{N} \log \frac{n_i}{N}$$

n_i/N est une estimation faussée de p_i, mais suffisante puisque nous voulons utiliser ces indices pour comparer des parcelles entre elles et non pour obtenir une mesure absolue de la diversité du peuplement. Nous avons donc calculé H" en remplaçant les familles par les espèces et en prenant comme base du logarithme e:

$$H'' = - \sum_{i=1}^{N_f} \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}$$

N_f: nombre total de familles

n_i: nombre d'individus dans la $i^{ème}$ famille

N : nombre d'individus dans la parcelle

<u>Comparaison des indices:</u>

Pour comparer les diversités des échantillons, nous avons utilisé le test de Hutcheson (1970), donné par la formule:

$$t_o = \frac{h_1 - h_2}{(Varh_1 + Varh_2)^{1/2}}$$

h_1 : indice de Shannon de l'échantillon 1

h_2 : indice de Shannon de l'échantillon 2

$Varh_1$: variance de h_1

$Varh_2$: variance de h_2

L'hypothèse nulle est: "il n'y a pas de différence entre h_1 et h_2". Les valeurs seuils se lisent sur les tables (t de Student). Pour calculer la variance des indices - calcul indispensable au test - il est nécessaire de connaître le nombre d'espèces (pour nous de familles) des populations échantillonnées. Cette condition n'est pas remplie pour nos relevés. Malgré tout nous avons utilisé cette formule pour tester la signification des différences entre les indices de Shannon. Nous avons complété ce test par des calculs d'erreurs basés sur des hypothèses telles que:

- une, deux ou trois familles à un ou deux individus nous ont échappées;
- cinq individus de la famille la plus abondante nous ont échappés;
- les individus que nous ne pouvions pas déterminer ont été rassemblés, pour chaque ordre, dans une famille intitulée "inconnus". Nous avons supposé que ces individus pouvaient appartenir soit à une famille déjà nommée, soit à une ou plusieurs familles nouvelles.

b.2) <u>Indices de Good</u>

Pielou (1966) conseille, dans le cas où S (nombre total d'espèces), est inconnu, d'estimer H' par la méthode de Good (1953), basée sur les courbes d'abondances. Pour ce faire on reporte

graphiquement n_r, le nombre d'espèces avec r individus, en ordonnée et les r successifs en abscisse.

Si les courbes peuvent être acceptablement approximées à partir de ces points discrets, des valeurs n'_r, nombre calculé d'espèces avec r individus, sont obtenues et l'approximation de Good prend la forme:

$$H' = \ln N - \frac{1}{N} \sum_r r n_r \left(g_r + \frac{d}{dr} \ln n'_r\right)$$

où $g_r = \sum_{j=1}^{r} \frac{1}{j} - \gamma$ et $\gamma = 0.5772...$ (constante de Euler)

Dans notre cas, nous ne pouvons effectivement pas déduire le nombre total de familles du peuplement à partir du nombre de familles des échantillons. Donc, nous avons calculé l'approximation de Good en prenant comme courbes d'abondances calculées, les courbes des séries logarithmiques obtenues par Mlle Gapany dans son travail.

$$H' = \ln N - \frac{1}{N} \sum_{n_i} n_i F(n_i).\left(g_r + \frac{d}{dr} \ln F'(n_i)\right)$$

où n_i : nombre d'individus

$F(n_i)$: nombre de familles avec n_i individus

$F'(n_i)$: nombre de familles avec n_i individus calculé par la série logarithmique.

et $F'(n_i) = \frac{\alpha x^{n_i}}{n_i}$ α: indice de Fisher (constante)

x: constante

$$\frac{d}{dr} \ln F'(n_i) = \ln x - \frac{1}{n_i}$$

L'approximation de Good devient:

$$H' = \ln N - \frac{1}{N} \sum_{n_i} n_i F(n_i).(g_r + \ln x - \frac{1}{n_i})$$

Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de test pour établir la signification des différences entre l'indice de Good des diverses parcelles.

2.4.3.3 Indices d'équitabilité

Les indices de diversité permettent de comparer la structure de plusieurs populations et d'étudier leurs variations dans l'espace. Cependant, les diversités dépendent à la fois des fréquences relatives des espèces et du nombre de celles-ci, qui peut varier d'une population à l'autre. Les comparaisons se font par l'intermédiaire de l'équitabilité, qui est le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale.

Cette dernière est égale, pour l'indice de Shannon, à log S et correspond à la diversité d'un peuplement où les S espèces présentes auraient toutes la même fréquence relative. Cet indice d'équitabilité ne devrait, en toute rigueur, se calculer que si le nombre d'espèces du peuplement est connu. Comme ce n'est que rarement le cas, la plupart des chercheurs substitue au nombre d'espèces du peuplement, le nombre d'espèces de l'échantillon. Par cette substitution le nombre d'espèces du peuplement sera

sous-estimé et l'équitabilité sera surestimée.

Nous avons malgré tout calculé l'équitabilité E. Nous avons divisé l'indice de Shannon non par le logarithme du nombre d'espèces de l'échantillon, mais par le nombre de familles N_f présentes dans l'échantillon.

$$E = \frac{H''}{\ln N_f}$$

2.4.4 Similitude

L'hétérogénéité et l'équitabilité permettent une comparaison entre la diversité des échantillons, donc leur structure, mais ne mettent aucunement en relation le contenu des communautés. En effet deux échantillons pourraient avoir la même hétérogénéité mais n'avoir aucune espèce en commun. Cette étude de la similitude du contenu, appelée par les auteurs (Whittaker (1972), Bullock (1970), Southwood (1978)), β-diversité, se fait au moyen d'indices prenant en considération les espèces communes aux échantillons à comparer. Plusieurs indices sont présentés dans la littérature. Nous avons utilisé deux indices cités par Southwood (1978) et Whittaker (1972): l'indice de Sørensen et l'indice de Bray et Curtis.

Indice de Sørensen : $C_S = 2j / (a + b)$

Indice de Bray et Curtis: $C_N = 2jN / (aN + bN)$

où j : nombre d'espèces communes aux deux échantillons

a et b : nombre total d'espèces de l'échantillon a, respectivement b.

aN et bN: nombre total d'individus dans l'échantillon a, respectivement b.

jN : la somme des valeurs les plus basses pour les espèces communes aux deux parcelles.

Prenons un exemple:

espèce :	1	2	3	
habitat a:	15	3	5	aN = 23
habitat b:	8	9	4	bN = 21
				jN = 8 + 3 + 4 = 15

Nous avons, pour le calcul de ces indices, remplacé les espèces par les familles et avons présenté les résultats sous forme de diagrammes à double entrée.

3. Description des parcelles

3.1. Généralités

Nous avons mené notre étude sur dix parcelles réparties le long de la rive sud du lac de Neuchâtel. Ces dix parcelles se subdivisent en quatre groupes distincts appartenant chacun à un type différent d'association végétale.

Ces associations peuvent être regroupées en deux grands ensembles: les prairies à grandes laîches, les plus humides et à végétation haute (0,5 à 1,2m) d'une part, et les prairies à petites laîches, moins humides et à végétation moins haute (0,4 à 0,8m) d'autre part. On regroupe à l'intérieur des prairies à grandes laîches le Caricetum elatae et la Cladietum marisci; à l'intérieur des prairies à petites laîches l'Orchio-Schoenetum nigricantis et le Ranunculo-Caricetum hostianae. La succession de ces différents types de végétation est illustrée à la figure 1.

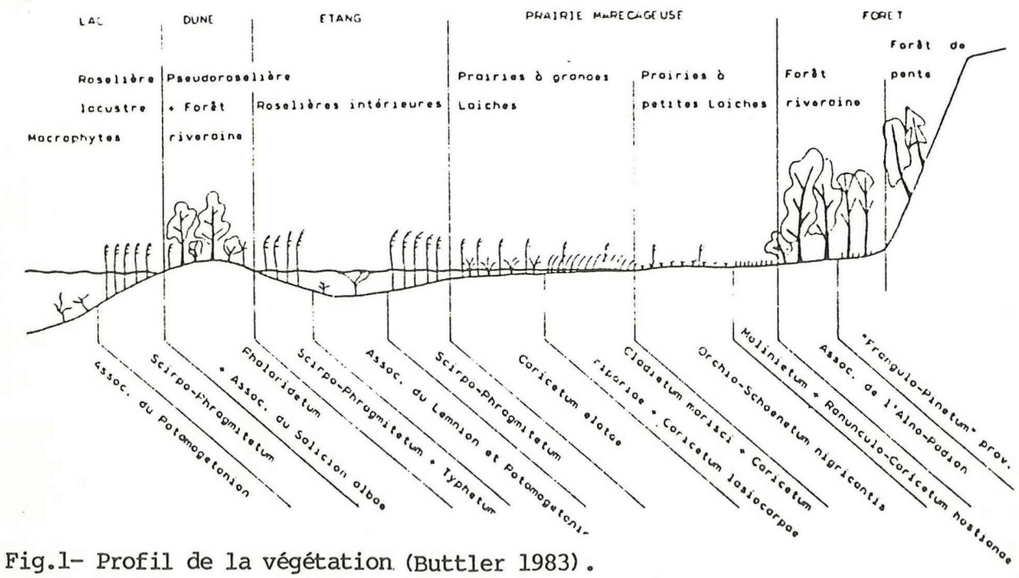


Fig.1- Profil de la végétation (Buttler 1983).

Nous avons choisi trois parcelles à caractéristiques différentes à l'intérieur des Caricetum elatae, Cladietum marisci et Orchio-Schoenetum nigricantis. Nous les avons choisies intentionnellement différentes pour mettre en évidence une éventuelle corrélation au sein d'une même association.

Nous avons fixé la grandeur de nos parcelles à 3m * 3m, surface à l'intérieur de laquelle nous avons ensuite délimité nos aires de travail pour:
- le carré de ramassage;
- la pose de la cage fixe;
- l'essai de productivité primaire.

Lors du choix de l'emplacement géographique de ces parcelles, nous avons été guidées par la nécessité de rencontrer la plus grande homogénéité possible de végétation.

La description de chaque parcelle et son appartenance à un groupement de végétation particulier ont été établies sur la base du travail d'étude phytosociologique de Christian Roulier (1983). Nous nous contenterons ici d'indiquer les espèces dominantes et leurs relations grâce aux échelles d'évaluation selon Braun-Blanquet (1951). Par exemple: "**Carex elata** 4.3" signifie un <u>recouvrement</u> de 50 à 75% et un regroupement en taches (correspondant à la notion de <u>sociabilité</u>).

Nous avons aussi utilisé un moyen plus visuel de description qui consiste à représenter la végétation sous forme de dessin schématique. Ces dessins livrent des informations au sujet de la stratification de la végétation et de la disposition des plantes sur le m^2 de fauchage.

Pour la caractérisation des horizons édaphiques et du régime des eaux, nous avons eu recours aux travaux encore non-publiés de

Mr. Buttler, université de Neuchâtel.

3.2 Description et situation des parcelles

3.2.1. Caricetum elatae

3.2.1.1. Généralités

La prairie à laîches élevées ou Caricetum elatae fait partie de l'ensemble de végétation haute et humide. Elle présente deux types de développement: l'un avec formation de petites buttes de hauteur et surface très variables, les touradons, et l'autre avec formation d'une prairie uniforme pratiquement sans touradons.

3.2.1.2. Parcelle de Cudrefin

Numéro d'ordre: *1

Nom : "Cudrefin ce"

Cette station est située dans la réserve de Cudrefin. Elle est posée sur un horizon-substrat de limon et de sable; le régime des eaux pour 1983 montre une fluctuation de 1m, entre +50cm à la mi-mai et -50cm à la mi-juillet (ces valeurs sont toujours données relativement au niveau du lac). Selon les recherches effectuées, le pic enregistré en avril correspond à une inondation directe par le lac. Le niveau de la nappe reste environ constant en dessus du niveau du lac (moyenne de +30cm) en mars et avril. Il est plus ou moins identique à celui du lac de septembre à décembre.

Profil de la station:

-espèces dominantes: Caricetum elatae avec faciès à **Phragmites**

Carex elata: 5.2

Phragmites : 3.1

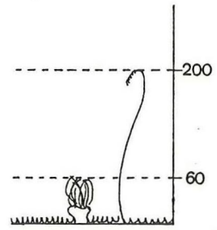
mousses : recouvrement de 60%, couche compacte de 1cm d'épaisseur

-stratification: strate 1. **Phragmites**

passage gradué

strate 2. **Carex**

strate 3. mousses



-structure du **Carex**: il forme des touradons dont la hauteur est d'environ 20cm et le diamètre de 25 à 40cm. Ces touradons sont séparés par des espaces d'environ 10 à 30 cm. Chacun d'eux porte de 10 à 15 touffes de **Carex**.

3.2.1.3. Parcelle de la Motte

Numéro d'ordre: *2

Nom :"Chabrey-la Motte ce"

Cette station est située au pied d'une falaise d'environ 60m. Ceci est d'ailleurs le cas pour toutes les parcelles de "Chabrey-la Motte". Son sol repose sur un horizon-substrat de sable. Le régime des eaux de cette parcelle est tout à fait comparable à celui de "Cudrefin ce *1" mais n'a pas fait l'objet d'une étude approfondie.

Profil de la station:

-espèces dominantes: Caricetum elatae avec faciès à **Phragmites**

Carex elata: 5.2

Phragmites : 3.1

mousses : recouvrement de 10 à 20%, mince tapis

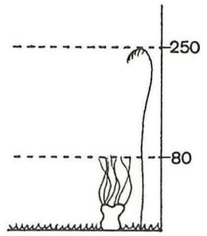
-stratification:

strate 1. **Phragmites**

↓ passage net

strate 2. **Carex**

strate 3. mousses



-structure du **Carex**: il forme des touradons plus découpés qu'à "Cudrefin ce *1" et dont la hauteur est d'environ 20cm avec un diamètre de 10 à 30cm. Ces touradons sont séparés par des espaces d'environ 10 à 30cm. Chacun d'eux porte un chevelu de racines.

3.2.1.4. Parcelle de Portalban

Numéro d'ordre: *3

Nom : "Portalban ce"

Cette station est située sur un horizon de sable avec une accumulation de matières organiques dans son sol (pratiquement que des fibres de **Carex** sur environ 20cm de profondeur). Le régime des eaux pour 1983 ne présente pas de pic d'inondation au printemps. La nappe reste plus ou moins stable. De mai à juin, elle est à environ +5cm; en juillet-août elle baisse jusqu'à -20cm, pour reprendre un niveau constant identique à celui du

lac de septembre à décembre.

Profil de la station:

-espèces dominantes: Caricetum elatae sans variation particulière

Carex elata: 4.2

Phragmites : 2.1

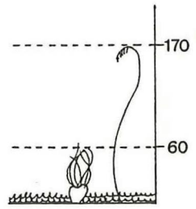
mousses : recouvrement de 100%, couche de 5cm, compacte

-stratification: strate 1. **Phragmites**

passage gradué

strate 2. **Carex**

strate 3. mousses



-structure du Carex: il ne forme pas ou presque pas de touradons et l'on peut parler d'une structure plus ouverte, c'est-à-dire avec un recouvrement moindre.

3.2.2. Ranunculo-Caricetum hostianae

3.2.2.1. Généralités

La prairie à petites laîches ou Ranunculo-Caricetum hostianae fait partie de l'ensemble de végétation moins haute et moins humide. Nous avons dans notre seule station de ce type la variante à **Carex panicea** de cette association.

3.2.2.2. Parcelle de Cudrefin

Numéro d'ordre: *4

Nom : "Cudrefin cp"

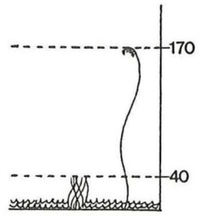
Cette station est située dans la réserve de Cudrefin. Son sol

repose sur un horizon-substrat de limon et sable. Le régime des eaux pour 1983 présente un pic d'inondation par le lac à la mi-avril (+30cm) et un retrait de la nappe très en profondeur (-80cm) de mi-juin à mi-juillet. La forme générale de la courbe des niveaux est identique à celle de "Cudrefin ce *1" avec toutefois un assèchement beaucoup plus en profondeur.

Profil de la station:

-espèces dominantes: **Carex panicea**: 4.2
Phragmites : 2.2
mousses : recouvrement d'environ 95%, couche compacte de 5cm

-stratification: strate 1. **Phragmites**
↓ passage gradué
strate 2. **Carex**
strate 3. mousses



-structure du **Carex**: il donne naissance à un microrelief avec des irrégularités mais sans touradon.

3.2.3. Orchio-Schoenetum nigricantis

3.2.3.1. Généralités

La prairie à **Schoenus** ou Orchio-Schoenetum nigricantis fait partie de l'ensemble de végétation moins haute et moins humide. La croissance du **Schoenus** se caractérise aussi par la formation de touradons, mais ceux-ci sont moins élevés que dans le cas du **Carex elata.** De plus, cette association se distingue par la floraison de diverses espèces d'orchidées dont **Orchis palustris.**

3.2.3.2. Première parcelle de la Motte

Numéro d'ordre: *5

Nom : "Chabrey-la Motte lac"

Cette station a comme environs immédiats un milieu très hétérogène comprenant un canal, un sentier, une étendue de Caricetum elatae, des touffes de marisque et de la forêt. Elle repose sur un horizon-substrat de sable. Nous ne possédons pas de données précises du régime des eaux de cette parcelle. Selon nos observations, elle subit l'influence du lac sous forme d'une inondation directe de la part de celui-ci au printemps.

Profil de la station:

-espèces dominantes: Schoenetum nigricantis, variante à **Cladium**

Schoenus: 5.2

Cladium : 2.2

mousses : recouvrement d'environ 60%

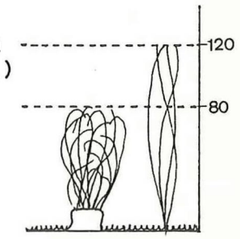
-Stratification:

strate 1. **Cladium** + **Schoenus** (très diffuse: environ 5% du matériel végétal)

↓ passage gradué

strate 2. **Schoenus** (très dense)

strate 3. mousses



-Structure du **Schoenus**: il forme des touradons (environ 10 par m^2) et nous avons dénombré une moyenne de 11 pieds de marisque par m^2.

3.2.3.3. Deuxième parcelle de la Motte

Numéro d'ordre: *6

Nom : "Chabrey-la Motte décharge"

Cette station est située à l'intérieur d'une clairière de forêt de pins et non loin d'une bordure de frênaie. Il y a donc à nouveau influence d'un milieu environnant hétérogène. La parcelle repose sur un horizon-substrat de molasse. Le régime des eaux pour 1983 indique une nappe environ constante à +5cm de mars à mi-mai. Le niveau baisse jusqu'à -20cm pour y rester constant de mi-mai à mi-juillet. Ce retrait profond s'explique par la présence du socle de molasse imperméable. Jusqu'en décembre, la nappe reste constante environ au même niveau que le lac.

Profil de la station:

-espèces dominantes: Schoenetum nigricantis à variante pin et **Calamagrostis**

Schoenus: 5.2

mousses : deux extêmes selon la situation dans la parcelle: recouvrement de 70% dans le carré de ramassage, recouvrement de 10% dans l'essai de fauchage. Tapis très mince

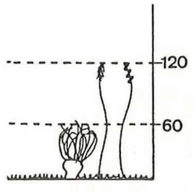
-Stratification:

strate 1. **Molinia + Calamagrostis**

↓

strate 2. **Schoenus**

strate 3. mousses



-<u>structure du **Schoenus:**</u> il forme des touradons plus grands que ceux de la parcelle précédente.

3.2.3.4. Parcelle de Portalban

Numéro d'ordre: *7

Nom : "Portalban"

Cette station se situe dans un milieu beaucoup plus homogène que les deux précédentes. Nous avons tout de même observé de la marisque, mais en dehors du carré de ramassage. La parcelle repose sur un horizon-substrat de sable. Le régime des eaux pour 1983 est comparable à celui de "Chabrey-la Motte décharge *6". Toutefois, l'assèchement se fait sur une période plus longue: mi-mai à fin août, mais le niveau bas (entre -75 et -80cm) est atteint de façon progressive et dure de mi-juin à mi-juillet. Le retour de l'eau se fait aussi progressivement.

<u>Profil de la station:</u>

-<u>espèces dominantes:</u> Schoenetum nigricantis, variante à **Cladium** et **Molinia**

Schoenus: 4.3

Cladium : 2.3

mousses : recouvrement de 50%, tapis fin

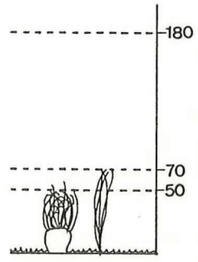
-<u>stratification:</u>

strate 1. **Phragmites** + **Cladium** + **Molinia**

↓ passage gradué

strate 2. **Schoenus**

strate 3. mousses



-structure du **Schoenus:** il forme des touradons assez espacés.

3.2.4. **Cladietum marisci**

3.2.4.1. Généralités

La prairie à marisque ou Cladietum marisci fait partie de l'ensemble de végétation plus haute et plus humide. La marisque forme des étendues très denses et homogènes. Elle se développe par stolons et ne forme jamais de touradons. De plus, elle possède des feuilles toujours vertes qui sont très coupantes.

3.2.4.2. Première parcelle de Cheyres

Numéro d'ordre: *8

Nom : "Cheyres CFF"

Cette station est située sur un horizon-substrat de sable, non loin de la voie de chemin de fer, d'où son nom. Nous ne possédons pas de données précises du régime des eaux de cette parcelle. Selon nos observations, le niveau de la nappe reste haut. Le terrain est presque toujours inondé, ce qui provoque la formation de tourbe.

Profil de la station:

-espèces dominantes: Cladietum marisci sans variation particulière

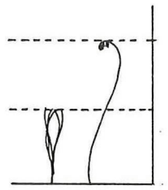
Cladium : 5.5

Phragmites: 1.1

-<u>stratification:</u> strate 1. **Phragmites**

passage net

strate 2. **Cladium**



-<u>structure du **Cladium**:</u> Sur le m^2 du carré de ramassage , nous avons dénombré 34 pieds verts de marisque et 6 pieds coupés n'ayant pas repoussé, soit 40 pieds de marisque au m^2. Sur le demi-m^2 de l'essai de productivité primaire, nous avons dénombré 24 pieds de marisque soit au total 48 pieds de marisque au m^2. Cela nous donne une moyenne de 44 pieds de marisque au m^2. La litière représente une couche de 45 à 50cm.

3.2.4.3. <u>Deuxième parcelle de Cheyres</u>

Numéro d'ordre: *9

Nom : "Cheyres Grappa"

Cette station est située sur un horizon-substrat de sable, à l'intérieur de la réserve de Cheyres. Nous ne possédons pas de données précises pour le régime des eaux de cette parcelle. Selon nos observations, elle doit subir une inondation directe du lac. Les fluctuations de la nappe sont plus importantes que pour la parcelle "Cheyres CFF *8" décrite plus haut.

<u>Profil de la station:</u>

-<u>espèces dominantes:</u> Cladietum marisci, à variante **Carex elata**

Cladium : 4.4

Phragmites : 2.1

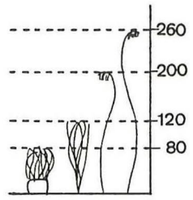
Carex elata: 2.2

-<u>stratification:</u> strate 1. **Phragmites**

passage par un degré

strate 2. **Cladium**

strate 3. **Carex elata**



-<u>structure du **Cladium**:</u> Sur le m^2 du carré de ramassage, nous avons dénombré 32 pieds verts de marisque et 4 pieds coupés n'ayant pas repoussé, soit 36 pieds de marisque au m^2. Sur le demi-m^2 de l'essai de productivité primaire, nous avons dénombré 37 pieds de marisque soit, au total, 74 pieds de marisque au m^2. La différence s'explique par le fait que le carré de ramassage a été réalisé à environ un mètre de la parcelle d'essai. Or nous avons pu observer une nette différence d'homogénéité: celle-ci est meilleure dans l'essai de productivité primaire, ce qui s'illustre par un nombre plus élevé de pieds de marisque au m^2. La litière représente une couche moins dense et moins haute, de 40cm environ.

3.2.4.4. <u>Troisième parcelle de Cheyres</u>

Numéro d'ordre: *10

Nom : "Cheyres La Rochette"

Cette station est située sur un horizon-substrat de sable. Le régime des eaux pour 1983 présente un pic d'inondation directe du lac à mi-avril et un assèchement bref pendant lequel la nappe se retire avec un pic à environ -30cm en juillet.

Profil de la station:

-espèces dominantes: Cladietum marisci sans variation particulière

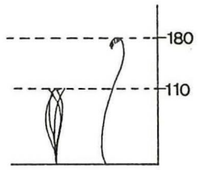
Cladium : 5.5

Phragmites: 1.1

-stratification: strate 1. **Phragmites**

passage gradué

strate 2. **Cladium**



-structure du **Cladium**: Sur le m^2 du carré de ramassage, nous avons dénombré 44 pieds de marisque verts et 16 pieds coupés n'ayant pas repoussé, soit 60 pieds de marisque au m^2. Sur le demi-m^2 de l'essai de productivité primaire, nous avons dénombré 33 pieds de marisque soit, au total, 66 pieds de marisque au m^2. Cela nous donne une moyenne de 63 pieds de marisque au m^2. La litière représente une couche épaisse de 45 à 50cm tassée.

Nous avons résumé toutes ces données par la figure 2. De plus, nous présentons à la figure 3 les schémas de la structure de nos parcelles de carré de ramassage. Les parcelles de Portalban *3, Caricetum elatae, et de Cudrefin *4, Ranunculo-Caricetum elatae, ne sont pas schématisées, car elles présentaient un recouvrement homogène du **Carex** sans touradon.

Fig.2 - SCHEMA DE LA STRATIFICATION DE LA VEGETATION

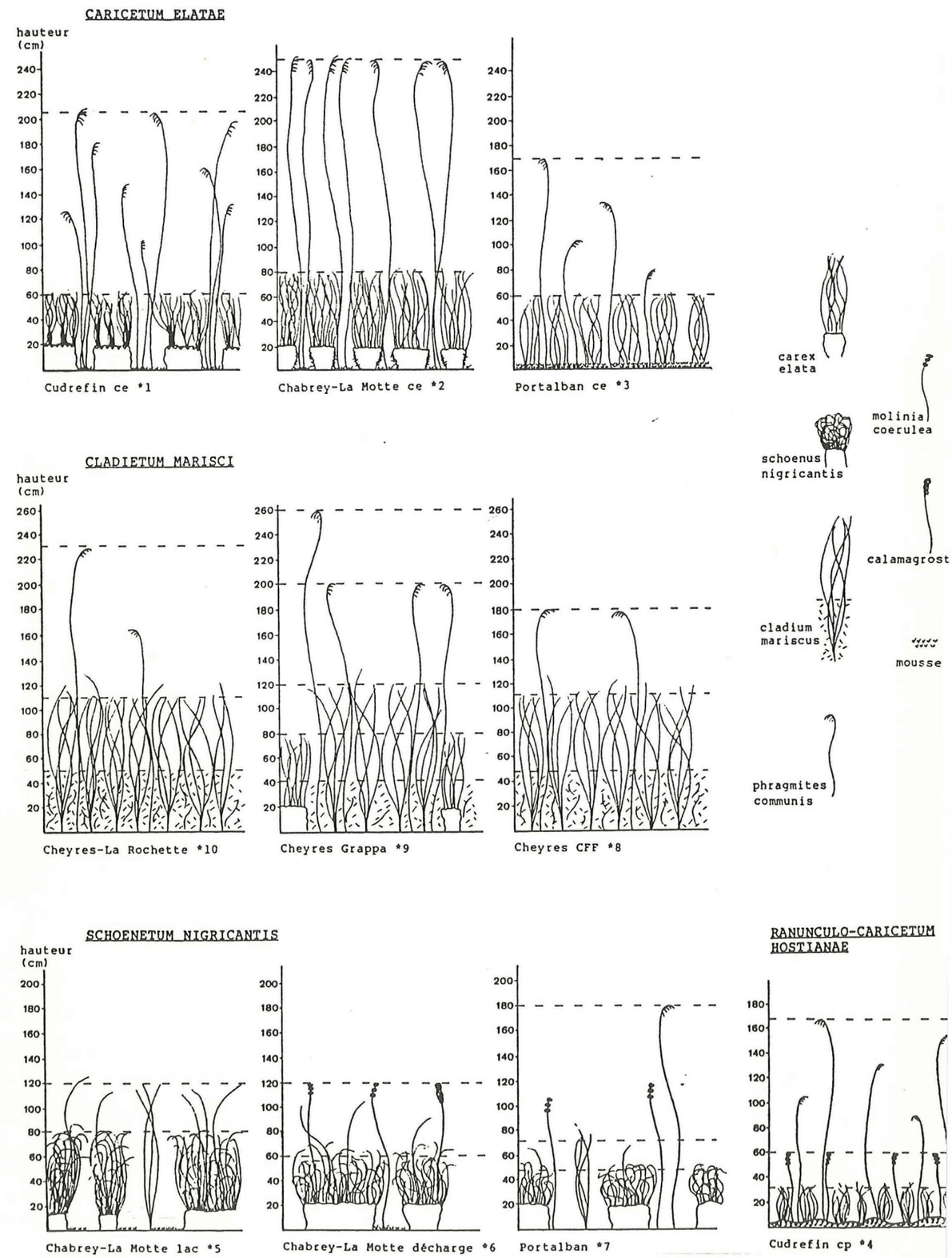
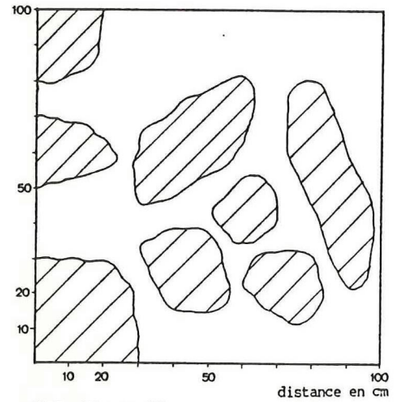
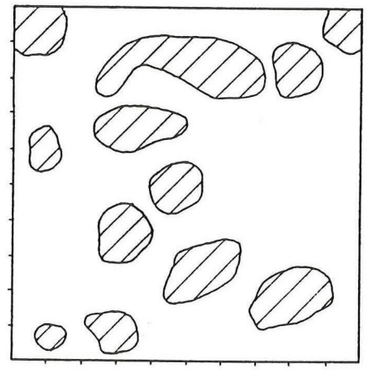


Fig.3 - SCHEMA DE LA STRUCTURE AU SOL DE LA VEGETATION SUR LE CARRE DE RAMASSAGE

CARICETUM ELATAE

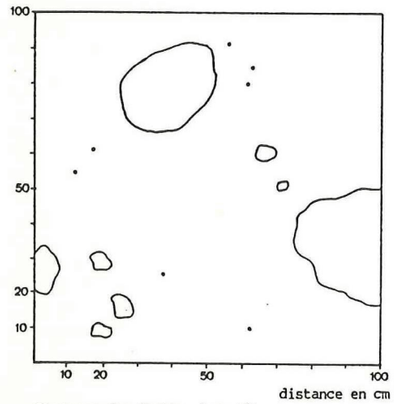


Cudrefin ce *1

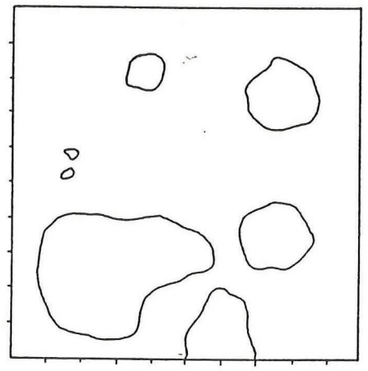


Chabrey-La Motte ce *2

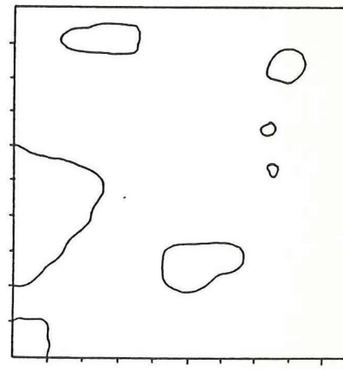
SCHOENETUM NIGRICANTIS



Chabrey-La Motte lac *5

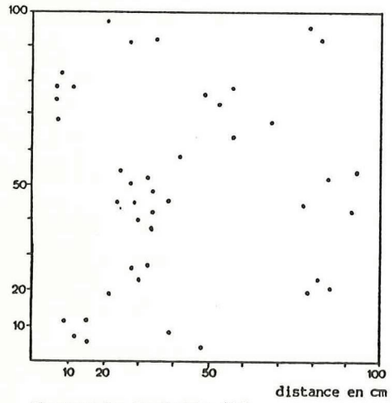


Chabrey-La Motte décharge *6

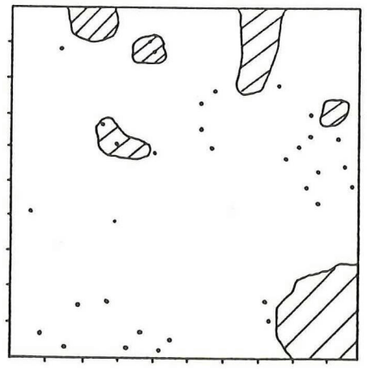


Portalban *7

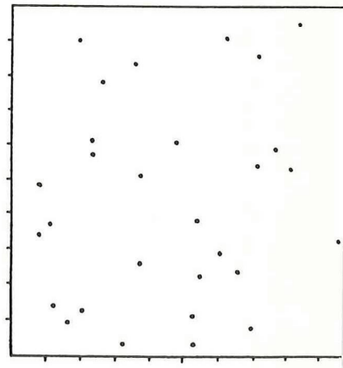
CLADIETUM MARISCI



Cheyres-La Rochette *10



Cheyres Grappa *9



Cheyres CFF *8

Carex elata Schoenus nigricans Cladium marisci

4. Résultats

4.1. Productivité primaire

Les résultats exposés à la tabelle 1 montrent une tendance générale: le Cladietum marisci est plus productif que le Caricetum elatae qui est lui-même plus productif que le Caricetum hostianae et le Schoenetum nigricantis.

Tab.1- Tableau récapitulatif de la productivité primaire de chaque parcelle en gr/jour.m^2 (P_I) et de la productivité primaire moyenne par association en gr/jour.m^2 ($\bar{P}_I$).

	Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Motl. sch. *5	Motd. sch. *6	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChGra. mar. *9	ChRoc. mar. *10
P_I	2.68	4.29	1.89	1.98	1.52	1.72	2.15	3.59	7.48	5.60
$\bar{P}_I$		2.95			1.84				5.55	
	Caricetum elatae			Ranunculo-caricetum hostianae et Schoenetum nigricantis				Cladietum marisci		

Cependant, de grandes différences sont à remarquer entre les diverses parcelles d'une même association. Elles sont en partie explicables par la configuration et les variations de structures observées dans ces parcelles (voir travail de Mlle Gapany).

4.2 Biomasse animale

Nous présentons en annexe 1 les résultats complets de biomasse qui sont représentés sous forme d'histogrammes aux figures 4 et 5.

Sans considérer les parcelles *6 et *9 qui sont aberrantes (selon paragraphe 5.1.3), nous résumons nos résultats à la tabelle 2.

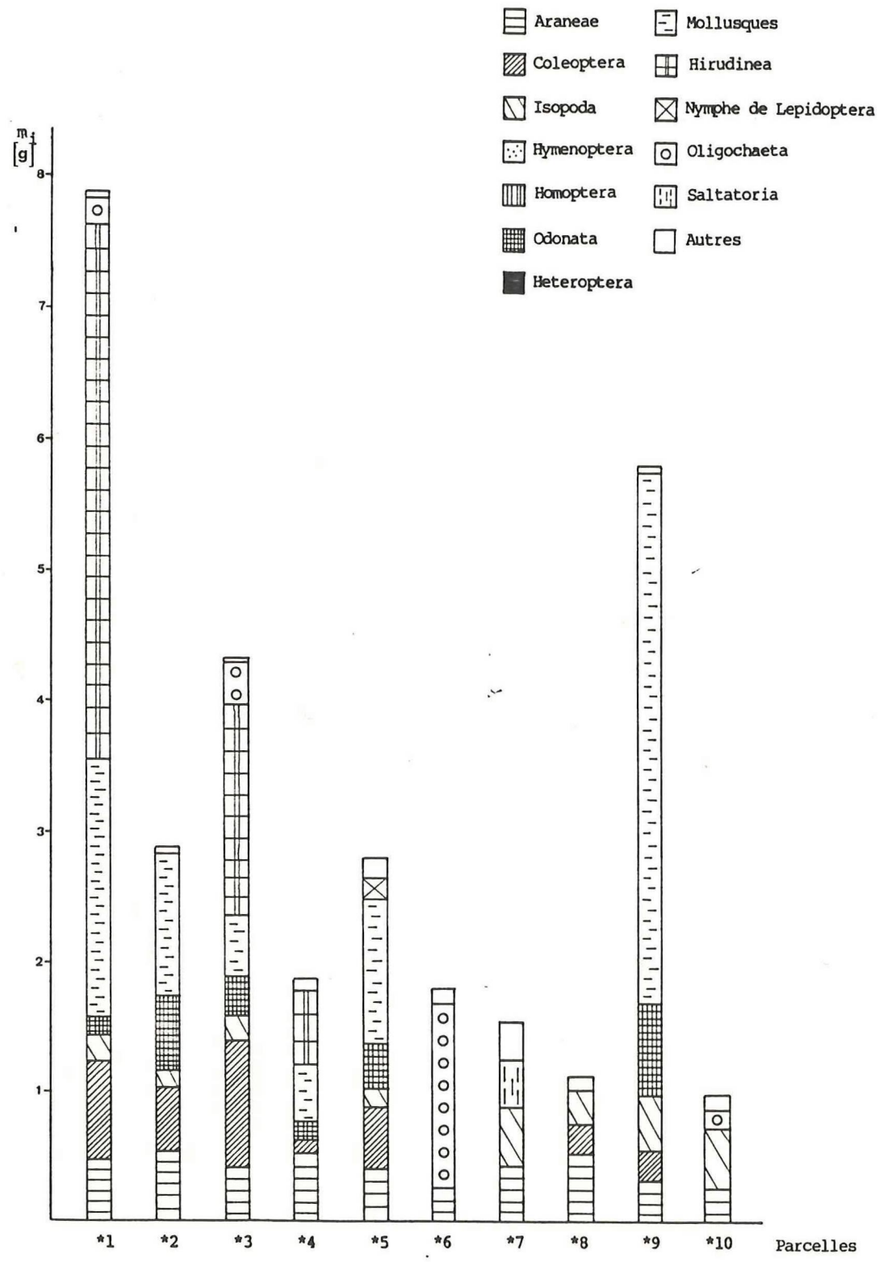


Fig.4 - Biomasse absolue par ordre systématique, c'est-à-dire la biomasse de chaque ordre par unité de surface ($1m^2$), où m_i est la biomasse des individus de l'ordre i.

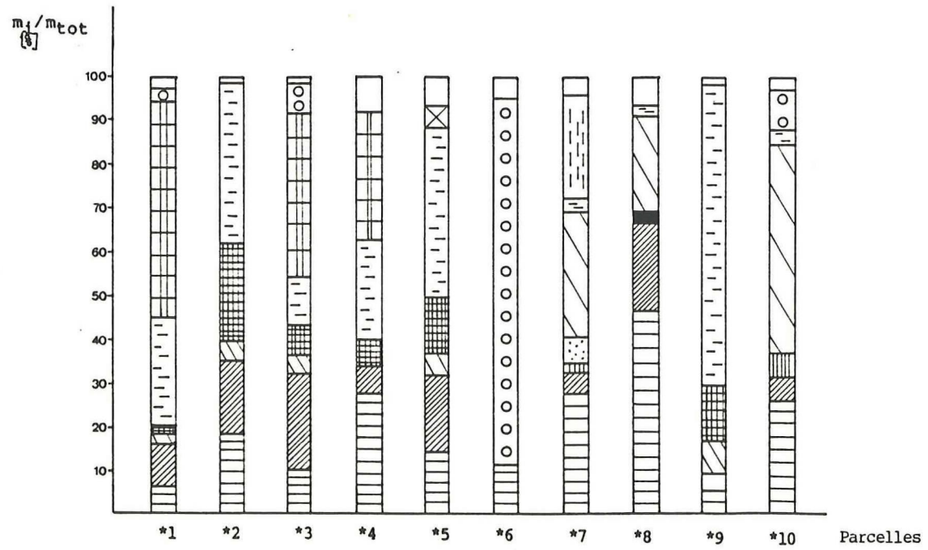
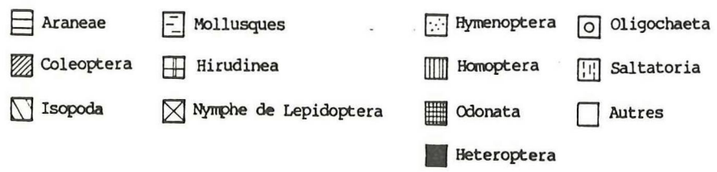


Fig.5 - Biomasse relative des ordres, c'est-à-dire le rapport m_i/m_{tot} où m_i: biomasse de l'ordre i et m_{tot}: biomasse totale de la parcelle.



Tab.2- Biomasse animale pour les parcelles non-aberrantes, où B_a est la biomasse animale par parcelle, $\bar{B}_a$ la biomasse animale moyenne par association, $\bar{N}_i$ le nombre moyen d'individus par association et $\bar{N}_f$ le nombre moyen de familles par association.

Parcelle:	B_a:	$\bar{B}_a$:	$\bar{N}_i$:	$\bar{N}_f$:
Cud.ce *1	7.887			
Mot.ce *2	2.879	5.036	197.33	28.66
Por.ce *3	4.342			
Cud.cp *4	1.855			
Motl.sch *5	2.802	2.051	152.33	28.66
Por.sch *7	1.424			
ChCFF.mar *8	1.148	1.042	100.5	23
ChRoc.mar *10	0.970			

Nous constatons que la biomasse animale est croissante selon la succession des associations: Cladietum marisci, Schoenetum nigricantis et Ranunculo-Caricetum hostianae, Caricetum elatae; soit: $\bar{B}_a$ (Cladietum) < $\bar{B}_a$ (Schoenetum) < $\bar{B}_a$ (Caricetum elatae).

En représentant graphiquement la biomasse moyenne par association en fonction du nombre moyen d'individus, du nombre moyen de familles, et de la productivité primaire moyenne, nous obtenons les graphes de la figure 6.

La biomasse moyenne est proportionnelle au $\overline{N}_i$ et au $\overline{N}_f$, mais n'a pas la même relation avec la productivité primaire. Le Cladietum ayant une productivité primaire maximale possède la biomasse animale la plus basse. Par contre, pour le Caricetum elatae et le Schoenetum la biomasse animale est proportionnelle à la productivité primaire.

4.3. Résultats des relevés

4.3.1. Carrés de ramassage:

Nous avons établi un tableau exhaustif de tous les invertébrés collectés sur nos carrés de ramassage, présenté en annexe 2, où larves et adultes ont été additionnés. Ces résultats seront discutés dans la suite du travail.

4.3.2. Cages fixes:

Les résultats des relevés sont présentés à la tabelle 3. Dans ce cas, nous n'avons récolté que des individus adultes. Nous n'allons pas entrer dans une interprétation détaillée de la répartition des individus capturés. En effet, les résultats obtenus à l'aide des cages fixes n'ont qu'une valeur indicative. Ils nous permettent d'évaluer grossièrement le nombre d'individus volants par m^2. Cependant, ils ne peuvent pas être simplement ajoutés à ceux des carrés de ramassage pour obtenir un profil complet de la population. Ceci pour les raisons suivantes:

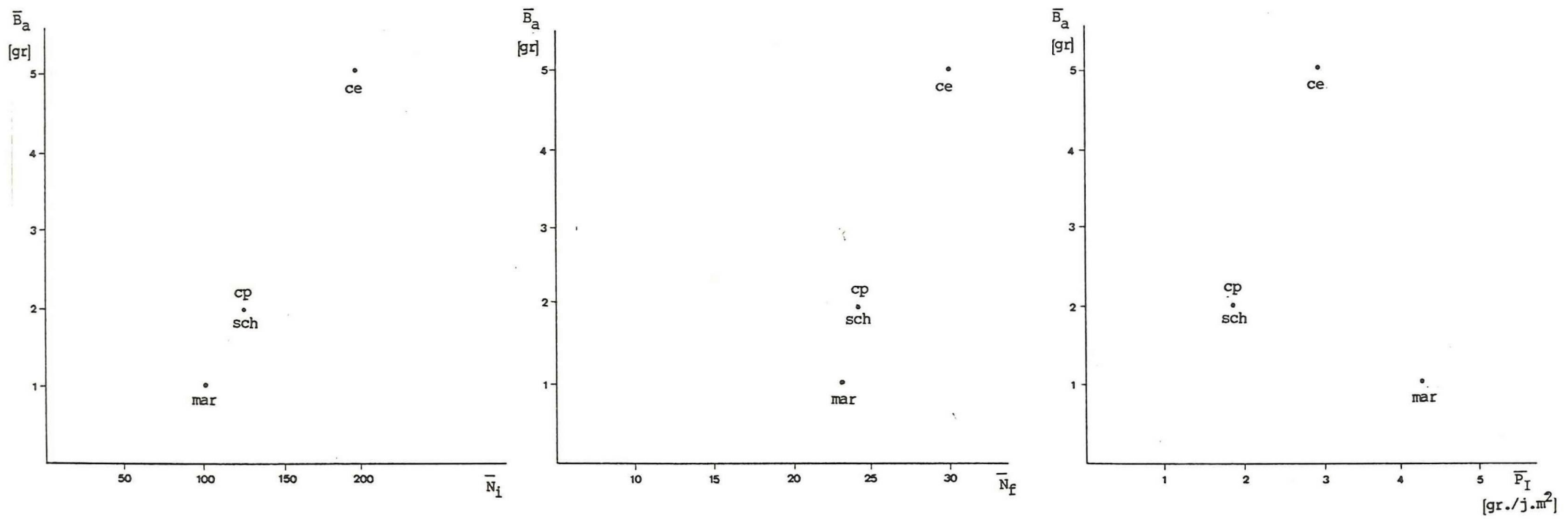


Fig.6 - Biomasse animale moyenne par association ($\overline{B}_a$) en fonction du nombre moyen d'individus par association ($\overline{N}_i$), du nombre moyen de familles par association ($\overline{N}_f$) et de la productivité primaire moyenne par association ($\overline{P}_I$).

Tab.3 - Résultats des relevés obtenus par la méthode des cages fixes

Lieu:		Cud.	Mot.	Por.	Cud.	Motl.	Motd.	Por.	ChCFF.	ChGra.	ChRoc.
Association:		ce.	ce.	ce.	cp.	sch.	sch.	sch.	mar.	mar.	mar.
Parcelle:		*1	*2	*3	*4	*5	*6	*7	*8	*9	*10
Ordres	Familles										
Diptera	Chironomidae		1	3	1	5	4	2	1	11	2
	Tipulidae		5	1				1	1	4	2
	Cecidomyidae		2							1	
	Psychodidae		2								1
	Culicidae		1		2						
	Sciaridae										1
	Mycetophilidae								1		
	Ceratopogonidae						2	1			
	Scatopsidae							1			
	Stratiomyidae	1	3			1					
	Drosophilidae	5			6				1	1	2
	Chloropidae	2			9		3	6			2
	Sciomyzidae						1				
	Rhagionidae						1				
	Tabanidae		1								
	Tephritidae								1		
	Inconnus		3		1	2					

		*1	*2	*3	*4	*5	*6	*7	*8	*9	*10
Hymenoptera	Ichneumonidae		1								
	Evaniidae			1							
	Tenthredinidae						1				
	Sphecidae								1		
	Inconnus		1								
Trichoptera	Limnophilidae		1			3			1		
	Polycentropidae		1								
Odonata	Libellulidae									1	
	Corduliidae					1					
N_i		8	22	5	19	12	12	11	7	18	9
N_f		3	12	3	5	5	6	5	7	5	6
B_a		0.0064	0.1027	0.0046	0.0112	0.2282	0.0657	0.0093	0.0220	0.0744	0.0046

N_i: nombres d'individus
N_f: nombres de familles
B_a: biomasse animale

ce : **Carex elata**
cp : **Carex panicea**
sch: **Schoenus nigricans**
mar: **Cladium marisci**

- premièrement, la méthode des cages fixes permet de capturer non seulement les individus volants réfugiés dans la végétation au moment de la pose du piège, mais aussi tous les individus qui se métamorphosent durant les huit jours de relevés. Par conséquent, les résultats qu'elle fournit ne peuvent pas être cumulés à ceux établis par une méthode très ponctuelle dans le temps, celle des carrés de ramassage;
- de plus, les familles d'insectes volants dont les larves vivent dans l'eau ou dans les plantes sont dénombrés une première fois par le carré de ramassage, sous leur forme larvaire (Chironomidae, Stratiomyidae, Drosophilidae). Elles sont ensuite à nouveau comptabilisées sous leur forme adulte par la méthode des cages fixes. En additionnant les résultats des deux méthodes, on multiplie artificiellement par deux l'effectif de toutes ces familles;
- finalement, les résultats obtenus au moyen des cages fixes varient en fonction de l'heure de relevé. En effet, les animaux profitent de la fraîcheur matinale pour sortir de la strate herbacée et se rassemblent sur les parois du piège où ils sont capturés. Puis, la température augmentant, les individus volants se réfugient à nouveau dans la strate herbacée, devenant inaccessibles. Or, il nous était matériellement impossible d'éviter cette influence.

En conclusion, les résultats des cages fixes mettent en évidence que l'ensemble des populations d'insectes volants dans nos stations est peu important. Mais, ces résultats ne réunissent pas suffisamment d'individus pour établir une quelconque relation entre la répartition de l'ensemble des populations animales

et le type d'association végétale.

4.4. Densité et fréquence

Pour traiter les données des carrés de ramassage, nous avons réalisé les graphiques de densité et de fréquence pour les ordres au sein du peuplement total. A partir de ces graphiques, présentés aux figures 7 et 8, nous constatons que les araignées, coléoptères, isopodes et mollusques regroupent la majorité de la population de chaque parcelle pour la période précise pendant laquelle nous avons effectué les relevés. Mlle Gapany, dans son travail, a discuté la répartition des effectifs de ces ordres dans chaque parcelle.

4.5 Diversité

Les résultats pour toutes les parcelles sont donnés à l'annexe 3. Pour la discussion, nous ne reprenons que les résultats des échantillons non aberrants: nous supprimons donc ceux des parcelles *6 et *9 (voir paragraphe 5.1.3).

4.5.1 Richesse

a) Richesse en familles

Comme le montrent les résultats repris à la tabelle 4, la richesse moyenne en familles N_f est identique pour les associations du Caricetum elatae et du Schoenetum. Par contre le Cladietum possède une richesse moyenne inférieure aux deux associations précédentes. Cette richesse en familles, en apparence moins grande, s'explique par le fait que la taille des échantillons du Cladietum est inférieure aux autres.

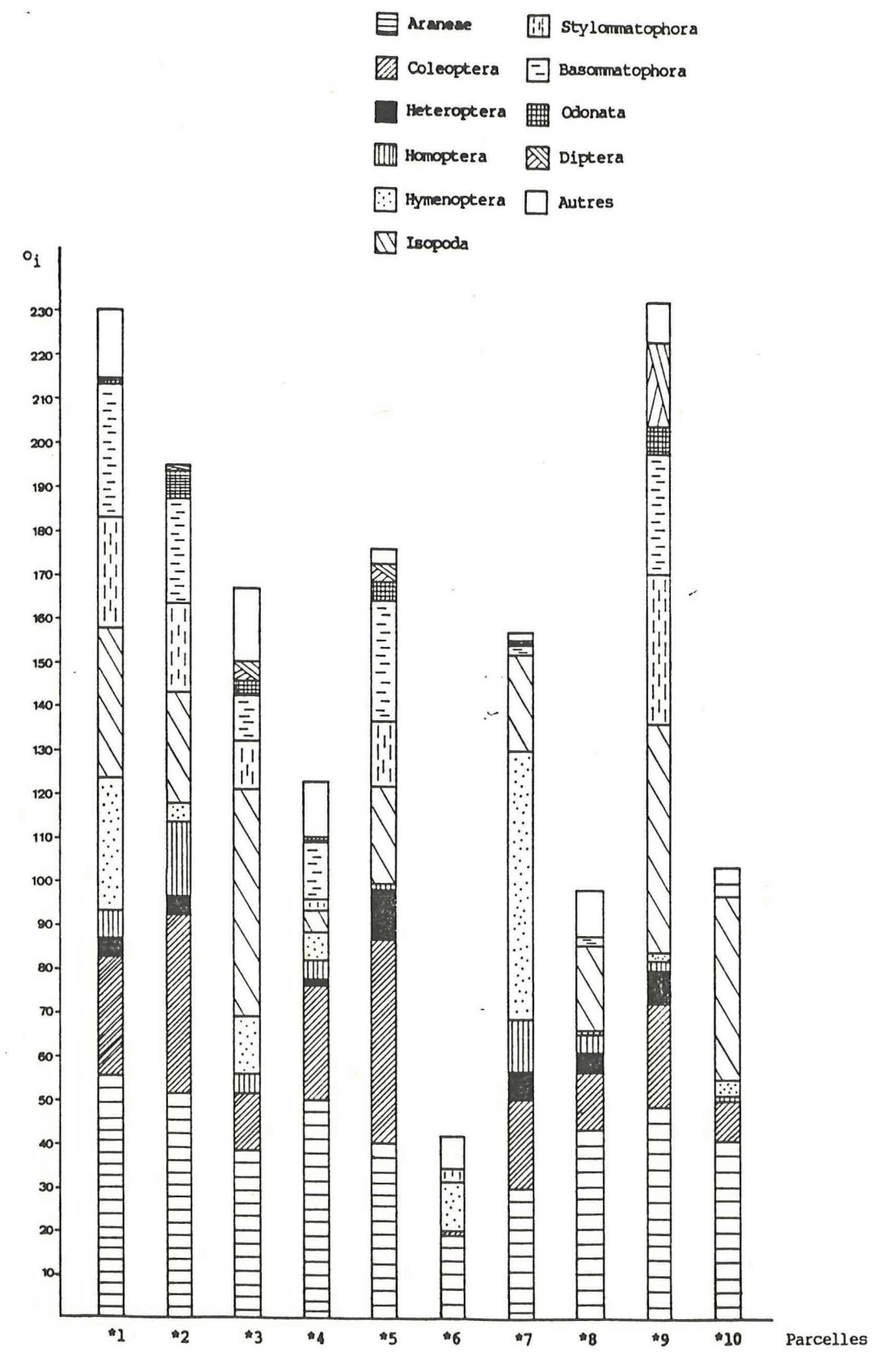


Fig.7 - Densité des ordres d'invertébrés, c'est-à-dire le nombre d'individus o_i d'un ordre i récoltés sur une parcelle.

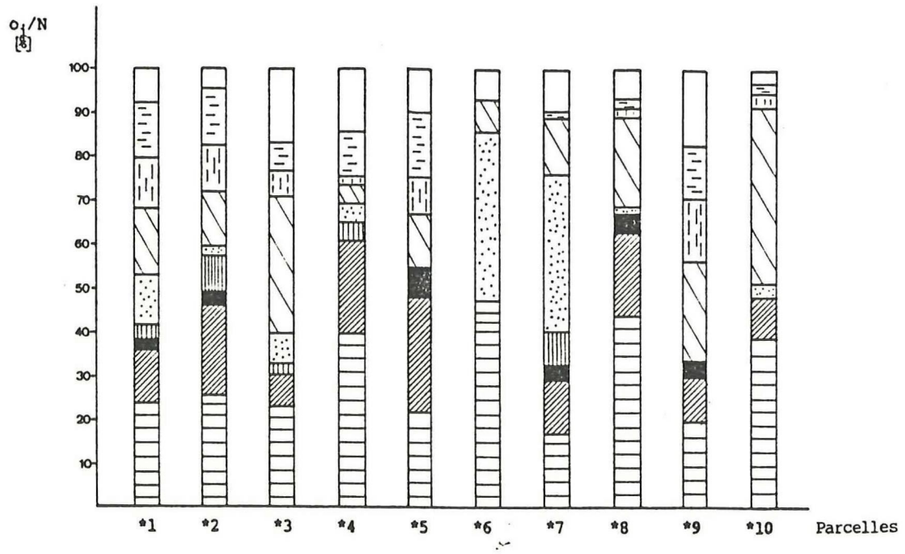
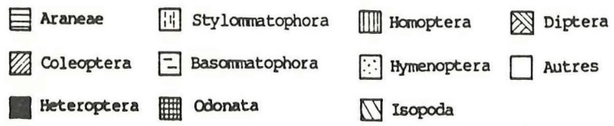


Fig.8 - Fréquence des ordres, c'est-à-dire o_i/N où o_i: le nombre d'individus d'un ordre i récoltés sur une parcelle et N: le nombre total des individus récoltés sur cette même parcelle.



Tab.4 - Richesse en familles par parcelle (N_f) et richesse moyenne en familles par association ($\overline{N}_f$), en regard de l'effectif total d'invertébrés par parcelle.

Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.
230	195	167
29	22	35
	28.67	

Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	
123	177	157	N
29	27	30	N_f
	28.67		$\overline{N}_f$

ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.	
97	104	N
24	22	N_f
23		$\overline{N}_f$

b) <u>α de Fisher</u>

Les résultats des indices de Fisher, présentés à la tabelle 5, nous permettent aucune différenciation entre les associations. En effet, nous observons, qu'au sein de chaque association, les indices varient dans les mêmes proportions.

Tab. 5 - Indice de Fisher par parcelle (formule selon paragraphe 2.4.3.1).

Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.	Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.
8.78	6.37	13.50	11.97	8.88	10.54	10.21	8.53

4.5.2 Indices d'hétérogénéité et d'équitabilité

a) Indices de Simpson et Mac Intosh

Ces deux indices sont présentés à la tabelle 6. L'indice de Mac Intosh suit les mêmes variations que l'indice de Simpson et ne met en évidence aucune différence entre les associations.

Tab.6 - Indice de Simpson (D) et Mac Intosh (D_{mc}) par parcelle (formule selon paragraphe 2.4.3.2 a)

Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.	Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.	
0.91	0.91	0.88	0.86	0.91	0.86	0.89	0.89	D
0.74	0.74	0.70	0.68	0.75	0.67	0.73	0.71	D_{mc}

b) L'indices de Shannon

Les résultats sont donnés à la tabelle 7.

Tab.7 - Indice de Shannon H" par parcelle (formule selon le paragraphe 2.4.3.2 bl).

Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.	moyenne	
2.73	2.58	2.75	2.69	H"

Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	moyenne	
2.65	2.71	2.57	2.74	H"

ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.	moyenne	
2.64	2.43	2.54	H"

Avant de discuter les résultats, nous avons voulu savoir dans quelle mesure les variations entre les parcelles étaient significatives. Le test de Hutcheson (1970), à P=0.1, indique que nous n'avons aucune raison de rejeter l'hypothèse nulle: "il n'y

a pas de différence entre les indices comparés deux à deux", ceci pour tous les couples d'indices sauf pour le couple "*1 - *10". Nous avons aussi testé la sensibilité des indices obtenus en fonction des erreurs possibles d'échantillonnage ou de détermination. Nous avons remarqué que chaque indice était sensible à d'autres critères. En règle général des variations de 0.07, 0.08 et même jusqu'à 0.1 apparaissent. Prenons quelques exemples:

- si nous supposons que quatre individus de trois familles différentes (répartition 2:1:1) nous ont échappé, l'indice de la parcelle *1 baisse de 0.06 et celui de la parcelle *2 augmente de 0.06. La même erreur peut donc faire baisser un indice et faire augmenter un autre;
- pour la parcelle *7 le nombre de fourmis est très élevé. Nous avons supposé que notre parcelle se trouvait près d'une fourmillière. En prenant alors comme nombre de fourmis le nombre maximal trouvé dans les autres parcelles (c'est-à-dire 30), nous obtenons une augmentation de l'indice de 0.2.

Nous avons remarqué que l'indice de Shannon est moins sensible aux erreurs d'échantillonnage des familles peu abondantes, mais plus sensible aux modifications des familles très abondantes.

En considérant les résultats au test de Hutcheson et les variations obtenues à partir d'erreurs d'échantillonnage ou de détermination, il est admissible de considérer qu'il n'y a aucune différence entre les indices de Shannon moyens des diverses associations. L'intervalle entre les deux extrêmes est en effet de 0.2 et une erreur de 0.1 sur chaque indice est tout à fait admissible.

c) Les indices de Good

Les résultats sont donnés à la tabelle 8.

Tab.8 - Indice de Good H' par parcelle, et indice de Good moyen par association (formule selon paragraphe 2.4.3.2 b2).

Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.	moyenne	
2.84	2.67	2.94	2.82	H'

Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	moyenne	
2.87	2.83	2.74	2.81	H'

ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.	moyenne	
2.87	2.62	2.75	H'

Les différences entre les indices moyens sont minimes (0.07) et ne peuvent pas être considérées commes significatives.

d) Equitabilité

Si les indices de Shannon et de Good semblent indiquer un isolement du Cladietum marisci, toute différence disparaît lorsque nous considérons l'équitabilité (voir tabelle 9).

Les indices d'équitabilité des trois associations peuvent même être considérés comme très proches étant donné que cet indice est tès sensible aux erreurs d'échantillonnage. L'adjonction de deux familles d'un individu fait varier les indices de 0.03 à 0.04.

Tab.9 - Equitabilité par parcelle (E) et équitabilité moyenne par association (formule selon paragraphe 2.4.3.3).

Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.	moyenne	
0.81	0.83	0.77	0.80	E

Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	moyenne	
0.79	0.82	0.76	0.79	E

ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.	moyenne	
0.83	0.79	0.81	E

Nous résumons les résultats pour les trois derniers indices moyens sous forme de la tabelle 10.

Tab.10- Indices de Shannon (H"), de Good (H') et d'équitabilité (E) par association.

	Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.	Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.
$\overline{H'}$		2.82			2.81			2.75
$\overline{H''}$		2.69			2.74			2.54
$\overline{E}$		0.80			0.79			0.81

Nous observons les mêmes tendances pour H' et H": le Caricetum et le Schoenetum possèdent des indices plus ou moins identiques alors que ceux du Cladietum sont plus bas. Cette tendance disparaît avec l'indice d'équitabilité.

4.5.3 Diversité et productivité primaire

Dans les paragraphes précédents nous avons discuté les variations de la diversité en fonction du paramètre association. Nous nous intéressons aussi à une éventuelle corrélation entre la

productivité primaire et la diversité. Nous présentons à la tabelle 11 les moyennes par association de ces paramètres. La totalité des résultats est tabellée à l'annexe 3.

Tab.11- Productivité primaire moyenne par association ($\bar{P}_I$) et indice de Shannon moyen par association ($\bar{H}''$).

Cud.*1 ce.	Mot.*2 ce.	Por.*3 ce.	
	2.95		$\bar{P}_I$
	2.69		$\bar{H}''$

Cud.*4 cp.	Mot.*5 sch.	Por.*7 sch.	
	1.88		$\bar{P}_I$
	2.74		$\bar{H}''$

ChCFF.*8 mar.	ChRoc.*10 mar.	
4.25		$\bar{P}_I$
2.54		$\bar{H}''$

L'indice de Shannon moyen du Cladietum marisci est bas, pour une productivité primaire moyenne élevée. La différence entre la productivité primaire du Caricetum elatae et du Schoenetum -terme englobant en l'occurence le Ranunculo-Caricetum hostianae- ne se retrouve pas dans la variation minime des indices de Shannon correspondants. Nous ne pouvons donc conclure à aucune liaison particulière entre la diversité et la productivité primaire, si ce n'est signaler une fois de plus le comportement singulier du Cladietum marisci.

4.6. Similitude

a) Indices de Sørensen

Les indices de Sørensen sont présentés pour toutes les parcelles

en annexe 4. Nous ne reprenons à la tabelle 12, sous forme de tableau à double entrée, que les indices des parcelles non-aberrantes:

Tab.12- Indices de similitude de Sørensen (C_S). (formule selon paragraphe 2.4.4); où:

● : indices de 0,6 à 0,7

● : indices de 0,5 à 0,6

● : indices de 0,4 à 0,5

● : indices de 0.3 à 0,4

	Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Mot. sch. *5	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChRoc. mar. *10
*1		0.59	0.53	0.59	0.68	0.41	0.53	0.43
*2	●		0.42	0.39	0.57	0.46	0.58	0.50
*3	●	●		0.50	0.58	0.43	0.48	0.49
*4	●	●	●		0.50	0.37	0.41	0.43
*5	●	●	●	●		0.42	0.51	0.49
*7	●	●	●	●	●		0.48	0.50
*8	●	●	●	●	●	●		0.65
*10	●	●	●	●	●	●	●	

A partir de ces indices il n'est pas possible de conclure à une différence entre les associations. Aucune parcelle ni aucun

groupe de parcelles ne s'isolent, sauf peut être la parcelle *7 qui n'a que peu de similitude avec les autres et qui possède toute une série de familles en propre. Les résultats ne semblent pas étonnants, puisque cet indice de Sørensen ne se base que sur les familles communes, sans tenir compte du nombre d'individus communs aux deux parcelles comparées.

b) Indices de Bray et Curtis

Les indices de Bray et Curtis sont présentés pour toutes les parcelles en annexe 5. Nous ne reprenons à la tabelle 13, sous forme de tableau à double entrée, que les indices des parcelles non-aberrantes.

Pour la construction du tableau, la plus petite valeur (0.14) a été placée en bas à gauche du tableau et les dénominations des parcelles comparées ont été indiquées (*1 et *10 en l'occurrence). Puis tous les indices de la parcelle *1 ont été notés dans l'ordre croissant en remontant la colonne une et les noms des parcelles correspondantes indiqués. La suite des parcelles des deux entrées est identique. Ce tableau dichotomise nos échantillons en mettant en évidence une similitude entre les parcelles *1, *2, *3, *4 et *5 d'une part et entre les parcelles *8 et *10 d'autre part. La parcelle *7 a peu d'affinité avec les deux groupes. Ce qui n'est pas étonnant puisque l'indice de Sørensen, basé sur les familles communes, le met déjà en évidence.

Considérons les associations végétales liées aux parcelles: nous remarquons que les deux parcelles *8 et *10 du Cladietum marisci présentent entre elles le plus haut taux établi pour la similitude. Elles ne sont, par contre, que très peu similaires avec

les autres parcelles.

Tab.13- Indices de similitude selon Bray et Curtis (C_N). (formule selon paragraphe 2.4.4, où:

● : indices de 0,6 à 0,7

● : indices de 0,5 à 0,6

● : indices de 0,4 à 0,5

● : indices de 0,3 à 0,4

● : indices de 0,2 à 0,3

• : indices de 0,1 à 0,2

	Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Mot. sch. *5	Cud. cp. *4	Por. ce. *3	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChRoc. mar. *10
*1		●	●	●	●	●	●	•
*2	0.55		●	●	●	●	●	●
*5	0.54	0.47		●	●	●	●	●
*4	0.51	0.42	0.36		●	●	•	•
*3	0.48	0.33	0.46	0.39		●	●	●
*7	0.33	0.30	0.22	0.24	0.24		●	●
*8	0.25	0.28	0.26	0.19	0.22	0.34		●
*10	0.14	0.28	0.21	0.15	0.24	0.40	0.65	

L'indice entre les Caricetum elatae *1 et *2 indique une bonne similitude entre eux. Par contre le Caricetum elatae *3 est plus

indépendant, ce qui ne nous étonne pas. En effet, cette parcelle se situe à l'intérieur du marais et ne subit pas d'influence de la part du lac, alors que les deux autres stations sont en liaison directe avec celui-ci.

Les résultats des petites laîches sont plus difficilement interprétables. Les parcelles *4 (Ranunculo-Caricetum hostianae) et *5 (Schoenetum nigricantis) sont plus similaires aux Caricetum elatae *1 et *2 qu'elles ne le sont entre elles. Le fait que la population de la parcelle *5 se rapproche de celle des Caricetum elatae s'explique par sa situation: elle s'étend dans un espace restreint entre un Caricetum elatae et une forêt; de plus elle était comme la parcelle *4, en partie recouverte d'eau au moment du relevé. Seul le Schoenetum nigricantis de la parcelle *7 était vraiment sec et il ne s'affilie à aucun des deux groupes.

En conclusion, nous pouvons dire que cet indice de Bray et Curtis en dichotomisant nos résultats, isole le Cladietum marisci des autres associations. La stucture du Cladietum aurait donc une influence sur son contenu en invertébrés. Par contre les différences entre les Caricetum elatae et les petites laîches ne sont pas, ou en tout cas pas seulement, dues à l'association végétale, mais à d'autres paramètres comme la couverture d'eau par exemple.

c) <u>Comparaison entre les deux indices</u>

Pour établir une comparaison entre les indices de Sørensen et de Bray et Curtis, nous devons nous intéresser à leur méthode de calcul. Le premier, Sørensen, est basé sur le nombre de familles communes; le second, Bray et Curtis, s'intéresse aux nombres

d'individus communs. Comme plusieurs familles, très courantes dans les marais, se retrouvent plus ou moins dans toutes les parcelles, les indices de Sørensen ne permettent pas une quelconque différenciation des parcelles. Par contre, le nombre d'individus de chacune de ces familles varie de parcelle en parcelle sous l'influence de divers paramètres: association végétale, homogénéité, structure de la végétation, situation géographique, couverture d'eau, etc... Dès ce moment, les indices de Bray et Curtis deviennent un indicateur des différences entre parcelles.

Dans ce travail, nous nous intéressions plus spécifiquement au paramètre "association végétale". L'indice de Bray et Curtis nous permet d'isoler les résultats des relevés des Cladietum marisci, bien que, selon les résultats des indices de Sørensen, les mêmes familles se retrouvent dans toutes les associations. C'est donc par le nombre d'individus des diverses familles que cette association se différencie. Prenons l'exemple des araignées. Si nous prenons les résultats de l'annexe 2 concernant cet ordre, nous remarquons que deux familles sont présentes dans toutes les associations: les **Clublionidae** et **Lycosidae**, mais avec des densités très différentes selon l'association.

Toutefois, le paramètre "association" n'est pas le seul déterminant. En effet, si nous prenons par exemple les résultats des mollusques (annexe 2), nous remarquons que le paramètre "couverture d'eau" est responsable des variations entre les parcelles. La couverture d'eau étant en partie liée à l'association (Schoenetum et Cladietum plus secs que Caricetum) nous ne pou-

vons pas affirmer que le paramètre "association" ne joue aucun rôle, mais il n'est pas l'unique paramètre décisif.

5. Discussion

5.1. Les méthodes

5.1.1. Taille des parcelles

Pour mener à bien l'étude d'un peuplement , un facteur très important doit être déterminé: la surface totale d'échantillonnage. En effet, il faut choisir une surface qui soit suffisamment grande pour être représentative du peuplement. Toutefois, il faut être conscient qu'une surface trop grande pose des problèmes techniques pour établir le relevé de la faune. Pour choisir la taille optimale de la surface de relevé, il faut déterminer, selon Lamotte et Bourlière (1969), la loi de variation du nombre d'espèces en fonction de la surface fouillée. Cette relation prend en général la forme d'une courbe qui s'aplatit de plus en plus (voir figure 9). La pente et la forme de la courbe dépendent de la répartition des espèces au sein du peuplement (Peet 1974).

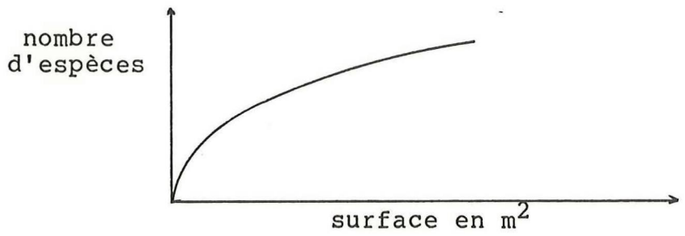


Fig.9 - Courbe représentative de la variation du nombre d'espèces récoltées en fonction de la surface prospectée.

On estime que l'échantillonnage est suffisant lorsqu'une augmentation de 10% de la surface apporte moins de 10% d'augmentation du nombre total d'espèces récoltées.

Souvent, il est très difficile d'atteindre la surface d'échan-

tillonnage idéale et il faut alors multiplier les prélèvements, c'est-à-dire les unités de relevé. Il est préférable de prendre un nombre maximum de relevés de petite taille (référence à Petrusewicz et Macfayden, 1970).

La taille de l'unité de relevé dépend de la grandeur, mobilité et abondance des espèces. Si elle est trop petite, par rapport à la grandeur des organismes, nous n'obtiendrons aucune indication sur la fréquence de ces organismes. Cependant, plus la surface est grande, plus le temps de travail sera important et plus petit sera le nombre d'échantillons collectés avec le même labeur. Il est donc opportun de choisir la plus petite unité de relevé permise.

Cette expression "la plus petite permise" est très subjective. La taille d'un mètre carré a été choisie, car elle permet d'échantillonner valablement les invertébrés les plus abondants. Il ne nous était matériellement pas possible de déterminer la surface idéale d'échantillonnage. Nous avons donc fait nos prélèvements dans divers lieux des trois associations en pensant pouvoir sommer les résultats si les populations étaient identiques.

Il est bien clair qu'un mètre carré n'est pas suffisant pour atteindre la surface idéale d'échantillonnage. Ceci est démontré par la tabelle 14, où nous sommons les résultats de deux parcelles de chaque association.

Le nombre de familles augmente considérablement, de 24% à 70%, par addition de surfaces. Il est à remarquer que si la diversité (indice de Shannon) augmente par cette sommation, l'équitabilité, elle, reste toujours identique.

Tab.14- Résultats des relevés des parcelles sommées.
(légende selon annexe 3)

Caricetum elatae (*1 + *2)	Schoenetum nigricantis (*5 + *7)	Cladietum marisci (*8 + *10)
N = 425	N = 334	N = 201
N_f = 36	N_f = 46	N_f = 31
H" = 2.968	H" = 3.120	H" = 2.674
E = 0.828	E = 0.815	E = 0.779
B_a = 10.77	B_a = 4.34	B_a = 2.09
P_I = 6,97	P_I = 3.67	P_I = 9.19

La question est de savoir s'il est légitime de sommer des résultats d'unités de relevés provenant d'une même association mais de lieux différents. Pour cela, nous avons étudié les indices de similitude. En effet, si les populations sont suffisamment similaires, les surfaces peuvent être additionnées. Il est difficile de déterminer le seuil permettant ou non la sommation. Un critère semble adéquat: l'indice le plus élevé que présente une parcelle correspond-il à une similitude par rapport à une parcelle de la même association ? Si oui, nous pouvons dire que les résultats de ces deux parcelles peuvent être sommés; sinon, la prudence s'impose.

Ainsi, d'après l'indice de Bray et Curtis, les résultats des parcelles *1, *2 et *3 (Caricetum elatae) peuvent être sommés; les résultats des parcelles *8 et *10 (Cladietum marisci) également. Par contre, les résultats des parcelles du Schoenetum nigricantis ne devraient pas être sommés: les parcelles *4, *5 et *7 sont plus proches de la parcelle *1, qui est un Caricetum,

que des autres Schoenetum ou Caricetum panicea.

Pour cette raison, nous avons considéré chaque relevé comme une parcelle indépendante et non pas comme unité d'un même échantillonnage. Pourtant, il doit être bien clair (selon la tabelle 14) que les sommations autorisées (telles que *1 + *2 ou *8 + *10) ne modifient pas les résultats.

5.1.2. Mesure de la biomasse animale

La tabelle 15 présente les biomasses animales totales par parcelle obtenues en pesant:

Ⓐ Le matériel frais, tué à l'éther.

Ⓑ Le matériel conservé huit jours dans l'alcool.

Nous y avons aussi établi la variation du poids déterminé par ces deux méthodes et cela sous forme de pourcentage de différence entre A et B selon la formule suivante: $\frac{Ⓐ - Ⓑ}{Ⓑ} .100$

Tab.15- Biomasses animales totales où A: poids frais, B: poids après huit jours dans l'alcool, %: variation de ces deux poids.

	Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Motl. sch. *5	Motd. sch. *6	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChGra. mar. *9	ChRoc. mar. *10
Ⓐ	7.8234	2.7053	4.6106	1.8424	2.7485	2.2339	1.2903	1.1892	5.8654	1.0189
Ⓑ	7.8870	2.8794	4.3421	1.8553	2.8015	2.1231	1.4237	1.1148	5.8032	0.9697
%	0.81	6.04	6.18	0.69	1.89	5.22	9.37	6.67	1.07	5.07

Les valeurs obtenues pour cette différence nous ont montré qu'il est effectivement correct d'utiliser le poids frais comme indicateur de la biomasse animale totale.

En effectuant ce travail de comparaison au niveau des ordres, nous nous sommes par contre aperçues que des erreurs très importantes intervenaient pour certains d'entre eux. Cela nous a conduites à prendre en considération la valeur de la biomasse animale totale sur la base des poids après huit jours dans l'alcool pour les isopodes et les araignées (grande influence de l'eau) additionnés aux poids frais pour les autres ordres. Nous réduisions ainsi au minimum l'erreur possible dans ce calcul de biomasse.

5.1.3 Parcelles aberrantes

Nous n'avons pas tenu compte dans nos discussions des résultats concernant les invertébrés des parcelles *6 (Chabrey-La Motte décharge, Schoenetum nigricantis) et *9 (Cheyres-Grappa, Cladietum marisci) que nous avons considérées comme aberrantes.

La parcelle *6 est extrême quant à son petit nombre d'individus et son petit nombre de familles. Cela s'explique par sa situation géographique particulière. En effet, elle s'assèche entièrement durant l'été et n'a aucun contact avec la nappe phréatique, car elle repose sur un socle de molasse. Cette sécheresse extrême est mise en évidence par la présence de pins, qui sont les seuls arbres à supporter une aridité prolongée.

La parcelle *9, elle, présente la caractéristique d'être un mélange de deux associations différentes: le Caricetum elatae et le Cladietum marisci. Malgré tout, elle n'a pas une valeur de productivité primaire moyenne intermédiaire, mais bien une valeur très élevée correspondant plutôt à une sommation des deux associations. Ceci se retrouve au niveau du nombre de

familles: il est le plus élevé de tous nos relevés, ce qui pourrait s'expliquer par la juxtaposition de la faune particulière à chaque association.

5.2. Determination

Tout notre travail repose sur une détermination des invertébrés jusqu'au niveau de la famille. La discussion de la validité des résultats, à partir de ce présupposé, est très délicate. Certains paramètres ne sont pas modifiés par cette détermination à un niveau plus élevé de taxonomie: la productivité primaire, le nombre total d'individus et la biomasse animale. Par contre, le nombre d'espèces est nécessairement plus élevé que le nombre de familles dans un échantillon. Ceci aura donc une influence sur les indices de diversité qui dépendent des unités de regroupement taxonomique utilisées.

Plusieurs indices nous font croire que l'erreur ainsi introduite est en fait un manque de précision, mais pas une erreur fondamentale. Nous ne présentons dans ce travail qu'un seul argument, pour d'autres explications se référer au travail de Mlle Gapany. Williams (dans Fisher et al., 1943) a montré qu'en reportant graphiquement le nombre d'espèces par rapport au logarithme du nombre d'individus, on obtient une droite (figure 10). Or, si nous reportons d'une manière identique le nombre de familles en fonction logarithme du nombre d'individus, nous obtenons également une droite, mais d'inclinaison moindre (figure 11).

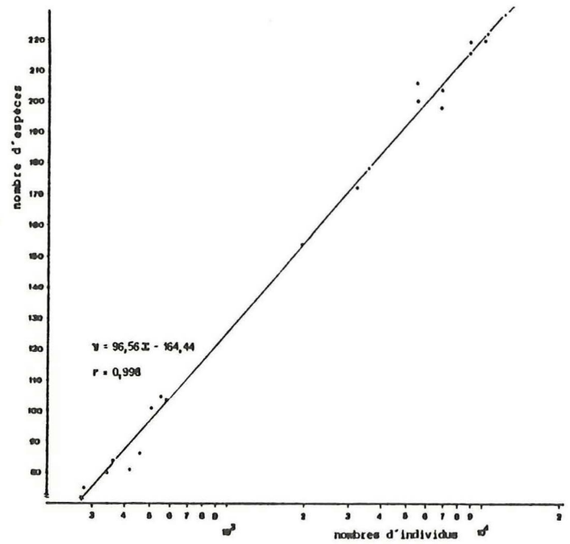


Fig.10- Courbe du nombre d'individus en fonction du nombre d'espèces. (dessinée à partir de valeurs de Fisher et al.1943)

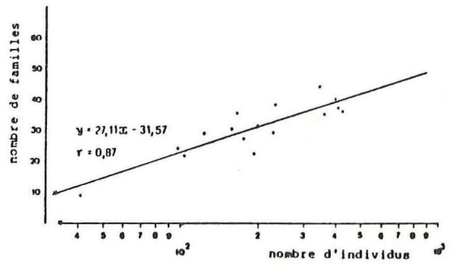


Fig.11- Courbe du nombre d'individus en fonction du nombre de familles. (dessinée à partir des résultats de nos dix parcelles et des parcelles cumulées: indices de similitude supérieurs à 0.45)

Il est tout à fait clair que ce regroupement en familles modifiera de façon significative les indices d'hétérogénéité. Il suffit pour cela de considérer les résultats des mollusques qui ont été déterminés jusqu'aux espèces. Ces résultats sont présentés dans la tabelle 16.

Nous remarquons que l'indice augmente ou reste identique en considérant les espèces au lieu des familles. Donc, les indices basés sur les espèces deviennent plus précis que ceux basés sur les familles. En outre, plus le nombre d'individus est grand, plus la différence entre les deux indices sera élevé. En effet, nous aurons plus de chance qu'une famille se sépare en plusieurs espèces si elle est représentée par plusieurs individus.

Tab.16- Comparaison entre les indices de Shannon (H") obtenus sur la base d'un regroupement des résultats en famille, (H" fam.), et en espèces, (H" sp.). Où N_F: nombre de familles dans la parcelle
N_S: nombre d'espèces dans la parcelle

	Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Motl. sch. *5	Motd. sch. *6	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChGra. mar. *9	ChRoc. mar. *10
N	66	44	22	24	35	0	2	5	67	3
N_f	6	2	8	5	7	0	1	4	9	2
H" (fam.)	1.511	0.689	1.640	1.270	1.394	0	0	1.332	2.002	0.637
N_s	9	3	7	7	8	0	1	4	12	2
H" (sp.)	2.004	0.783	1.900	1.872	1.700	0	0	1.332	2.283	0.637

Donc, en prenant un niveau élevé de regroupement taxonomique, nous savons que nous ne pouvons pas nous prononcer sur la répartition des espèces, mais uniquement sur celle des familles.

6. Conclusions

Le but de ce travail était de mettre en lumière la présence ou l'absence de corrélations entre la composition des populations d'invertébrés de la rive sud du lac de Neuchâtel et la productivité primaire d'une part, et le type d'association végétale d'autre part. La figure 12 présente le résumé des différents résultats que nous avons obtenus (sans les parcelles aberrantes, voir paragraphe 5.1.3).

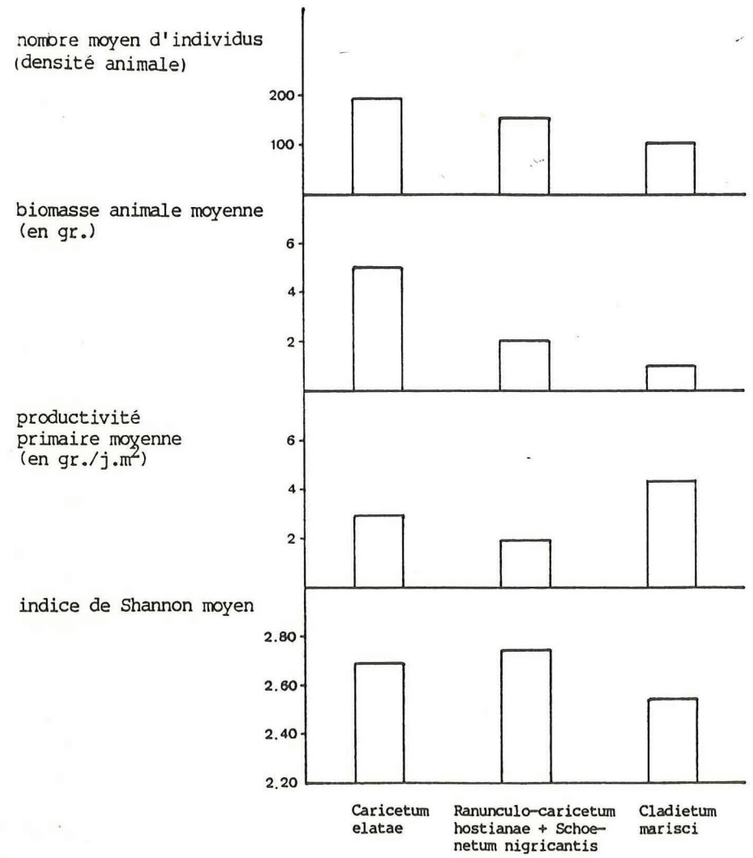


Fig.12 - Résumé par association des résultats des relevés d'invertébrés et de végétation.

Voici nos conclusions. Premièrement, les résultats de nos recherches nous ont permis de constater que, pour le Caricetum elatae et le Schoenetum nigricantis+Ranunculo-Caricetum hostianae, la densité animale et la biomasse animale moyennes varient parallèlement à la productivité primaire moyenne, ce qui n'est pas le cas du Cladietum marisci. En effet, celui-ci s'isole par rapport aux deux autres associations végétales.

Deuxièmement, nous avons constaté que les indices de Shannon moyens des trois associations végétales ne sont pas significativement différents. Malgré la différence apparente de l'indice de Shannon moyen du Cladietum marisci par rapport aux deux autres associations, le test de Hutcheson, ainsi que les calculs d'erreurs effectués, ne permettent pas de conclure à une différence significative. Comme l'indice de Shannon prend en considération le nombre des familles et la distribution des individus au sein de ces familles, il est une mesure de la structure des populations, sans considération de leur contenu. Les différences entre les indices de Shannon moyens des trois associations végétales n'étant pas significativement différentes, nous pouvons conclure que les populations d'invertébrés dans les trois associations, ont une structure uniforme.

Troisièmement, les parcelles ont été comparées deux-à-deux à l'aide des indices de Sørensen, basés sur le nombre de familles communes. Comme ces indices se sont avérés peu différents, nous pouvons dire que plus ou moins les mêmes familles se retrouvent à l'intérieur de chaque association végétale.

Quatrièmement, toutes les parcelles ont été comparées deux-à-deux à l'aide des indices de Bray et Curtis, qui ne tiennent pas

seulement compte du nombre de familles communes, mais intègrent leur densité, c'est-à-dire le nombre d'individus communs par famille commune aux deux parcelles comparées. Ces indices ont partagé nos résultats en mettant en évidence deux grands blocs de similitude: les parcelles *8 et *10 du Cladietum marisci s'individualisent nettement par rapport aux parcelles *1, *2, *3, *4, *5 des deux autres associations.

Le premier groupe, celui des parcelles du Cladietum marisci, nous a fait constater que cette association, de par sa structure et son contenu végétal, a une influence considérable sur les populations d'invertébrés. Cette constatation rejoint celle que nous avons faite à la suite de la comparaison de la productivité primaire moyenne et du nombre d'individus moyen d'une part, et de la productivité primaire moyenne et la biomasse animale moyenne d'autre part.

Le deuxième groupe, réunissant des parcelles du Caricetum elatae et du Schoenetum nigricantis+Ranunculo-Caricetum hostianae, nous a permis d'affirmer que le paramètre "association végétale" n'est pas le seul responsable des différences au sein des familles des parcelles en question. Nous pouvons donc conclure que d'autres paramètres - tels que le taux en recouvrement d'eau, la situation géographique (problème des influences de l'environnement), la stucture de la végétation, etc... - sont également à prendre en considération.

En guise de conclusion finale, nous avons pu démontrer que la composition des populations d'invertébrés des associations du Caricetum elatae et du Schoenetum nigricantis+Ranunculo-Carice-

tum hostianae est positivement corrélée avec la productivité primaire moyenne, quant au nombre moyen d'invidus et la biomasse animale moyenne. Ceci n'est pas le cas du Cladietum marisci. Nous avons également démontré que le paramètre "association végétale" est **un** des facteurs déterminants de la composition des populations d'invertébrés de la rive sud du lac de Neuchâtel, et que ce paramètre est plus important pour le Cladietum marisci que pour les autres associations végétales. Par conséquent, malgré l'indice de Shannon, qui semble montrer une uniformité de structure, il existe une certaine corrélation, du moins pour le Cladietum marisci, entre le type d'association végétale et la composition des populations d'invertébrés de la rive sud du lac de Neuchâtel.

Bibliographie

BÄRMANN R., (1978), Tabellen zum Bestimmen der Dipteren-Familien , in **Entomologische Nachrichten 10,** 159-161.

BALOGH J., (1956), **Lebengemeinschaften der Landtiere,** Akademie Verlag, Berlin.

BERTRAND H., Tableau des larves aquatiques de coléoptères, in **L'entomologiste VIII (3-4)**, 95-110.

BERTRAND H., (1972), **Larves et nymphes des coléoptères aquatiques du globe,** Imprimerie F. Paillart, Paris.

BRAUN-BLANQUET J., (1951), **Pflanzensoziologie,** 2. Auflage , Springer Verlag, Wien.

BROHMER P., **Fauna von Deutschland,** 8. Auflage, Quelle and Meyer, Heidelberg.

BRYCE D., HOBART A., (1972), The biology and identification of the larvae of the **Chironomidae,** in **Entomologist's Gazette 23,** V.B. Pike Printers, Northamptonshire.

BULLOCK J.A., (1970), The investigation of samples containing many species: I. Sample description, II. Sample comparison, in **Biol. Linn. Soc. 3,** 1-56.

BUTTLER A., (1983), La rive sud du lac de Neuchâtel: histoire et végétation, tiré à part de **Eco informations, numéro 8,** rédaction: Groupe de travail pour l'enseignement de l'écologie, CH-2022 Bevaix.

BUTTLER A., Rapport intermédiaire interne de mon travail de thèse: écologie des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel, (non publié), Université de Neuchâtel.

DAGET J., (1976), **Les modèles mathématiques en écologie,** Masson, Paris.

EIDMANN H., KÜHLHORN F., (1970), **Lehrbuch der Entomologie,** 2. Auflage, Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin.

FISHER R.A., CORBET A. and WILLIAMS C.B., (1943), The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, in **J. Anim. Ecol. 12,** 42-59.

GAPANY N., (1986), **Etude synécologique de la faune d'invertébrés sur les rives sud du lac de Neuchâtel I:** les distributions d'abondances et leur rapport avec les associations végétales des prairies marécageuses, (non publié), Université de Fribourg.

GEYER D., (1909), **Unsere Land- und Süsswassermollusken,** K.G. Lutz Verlag, Stuttgart.

GILLER P.S., (1984), **Community structure and the niche,** Chapman and Hall, London and New York.

GOOD I.J., (1953), The population frequencies of species and the estimation of population parameters, in **Biometrika 40,** 237-264.

HENNIG W., (1968), **Die Larvenformen der Dipteren** (Teil 1,2,3), Akademische Verlag, Berlin.

HURLBERT S. H., (1971), The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters, in **Ecology 52,** 577-586.

HUTCHESON K., (1970), A test comparing diversities based of the Shannon formula, in **J.Theor.Biol. 29,** 151-154.

JEANNEL R., (1967), Coléoptères carabiques I et II, in **Faune de France 39,** Librairie de la faculté des Sciences, Paris.

JURZITZA G., (1978), **Unser Libellen,** 1. Auflage, Bunte Kosmos-Taschenführer, Stuttgart.

KERNEY M.P., CAMERON R., JUNGBLUTH J.H., (1983), **Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas,** Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin.

KLAUSNITZER B., (1978), **Ordnung Coleoptera (Larven),** Dr.W. Junk Publishers, The Hague.

KREBS C.J., (1972), **Ecology,** Harper and Row Publishers, New York.

LAMOTTE M. et BOURLIERE F., (1969), **Problèmes d'écologie: Echantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres,** Masson and cie, Paris.

LLOYD M., GHELARDI R.J., (1964), A table for calculating the "equitability" component of species diversity, in **J. Anim. Ecol. 33,** 217-225.

MAC ARTHUR R.H., (1960), On the relative abundance of species, in **American Naturalist,** 25-36.

MAC INTOSH R.P., (1966), An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity, in **Ecology 48,** 392-404.

MARGALEFF R., (1958), Information theory in ecology, in **Gen.Syst. 3,** 36-71.

MASSON AND CIE, (1951), **Insectes supérieurs et hémiptéroïdes, Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie,** Tome X, premier fascicule.

NAGEL H., (1979), Analysis of invertebrate diversity in a mixed prairie ecosystem, in **J. of the Kansas Entomological Society 52(4),** 777-786.

PAULIAN R., (1971), **Atlas des larves d'insectes de France**, troisième édition, Ed. Boubée.

PEET R. K., (1974), The measurement of species diversity, in **Am. Rev. Ecol. Syst. 5**, 285-308.

PETRUSEWICZ K. and MACFADYEN A., (1970), **Productivity of terrestrial animals**, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.

PIELOU E.C., (1966), Measurement of diversity in different types of biological collections, in **J.Theoret.Biol. 13**, 131-144.

PIELOU E.C., (1967), The use of information theory in the study of diversity of biological populations, in **Proc. 5th Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob. 4**, 163-177.

PIELOU E.C., (1969), **An intoduction to mathematical ecology**, Wiley Interscience, New York, 203-220.

ROULIER C., (1983), Contribution à l'étude phytosociologique des groupements végétaux non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel, in **Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 72(1/2)**, 75-125.

RUSSENBERGER H., (1975), Spinnen unserer Heimat, in **Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen 27.**

SACHS L., (1969), **Statistische Auswerkungsmethoden**, 2. Auflage, Springer Verlag, Berlin and Heidelberg.

STICHEL W., **Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen**, 2. Heft, II. Europa (**Hemiptera-Heteroptera Europae**), Berlin-Hermstdorf.

VILLIERS A., (1977), **Atlas des hémiptères de France**, Société nouvelle des Ed. Boubée, Paris.

WHITTAKER R.H., (1972), Evolution and measurement of species diversity, in **Taxon 21**, 213-251.

WILLIAMS C.B., (1964), **Patterns in the balance of Nature and relate problems in quantitative ecology**, Academic Press, London and New York.

Annexe 1 Biomasse animale (en grammes)

Lieu Association Parcelle	Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Motl. sch. *5	Motd. sch. *6	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChGra. mar. *9	ChRoc. mar. *10
Aranae	0.475	0.531	0.422	0.521	0.407	0.250	0.437	0.523	0.321	0.249
Coleoptera	0.150	0.090	0.020	0.260	0.017	0.400	0.056	0.270	0.220	0.400
Heteroptera	0.014	0.003					0.043	0.033		
Homoptera	0.018	0.060	0.008		0.014		0.074	0.039	0.016	0.058
Hymenoptera	0.065	0.008	0.020	0.014		0.015	0.095	0.002	0.004	0.003
Isopoda	0.175	0.318	0.185	0.027	0.141	0.039	0.429	0.247	0.429	0.457
Odonata	0.152	0.582	0.285	0.109	0.367				0.714	
Mollusca	1.981	1.069	0.455	0.425	1.098		1.273		3.761	0.028
Oligochaeta	0.207		0.383	0.066	0.065	1.803	0.015	0.006	0.025	0.110
Trichoptera									0.018	
Hirudinea	4.007		1.061	0.548						
Lepidoptera	0.021					0.139			0.025	
Saltatoria		0.279	0.011				0.230			
Plannipennia				0.038						
Blattaria							0.018			
Opiliones								0.432	0.009	0.020
Biomasse totale:	7.887	2.879	4.342	1.855	2.802	2.123	1.424	1.115	5.803	0.969

Annexe 2 -

RESULTATS DES RELEVES DES CARRES DE RAMASSAGE (nombres d'individus)

Lieu:		Cud.	Mot.	Por.	Cud.	Motl.	Motd.	Por.	ChCFF.	ChGra.	ChRoc.
Association:		ce.	ce.	ce.	cp.	sch.	sch.	sch.	mar.	mar.	mar.
Date:		7.85	7.85	7.85	7.85	7.85	7.85	7.85	7.85	7.85	7.85
Parcelle:		*1	*2	*3	*4	*5	*6	*7	*8	*9	*10
ORDRES	FAMILLES										
Araneae	Lycosidae	39	35	20	42	19	4	5	3	23	3
	Clubionidae	5	7	8	3	11	3	8	27	16	20
	Pisauridae	2			4		2	2	2		1
	Araneidae		6	2		2		6	5	5	9
	Zodarionidae	3	3	1		3					2
	Drassodidae	1			2						
	Hahniidae			2		2		4	1		1
	Thomisidae			1	2	3		2			
	Salticidae			4			9	1	2	1	4
	Inconnus	5					1	2	3	3	1
Coleoptera	Carabidae	11	25	1	4	7		8	9	7	3
	Staphilinidae	5	11		1	1		3	6	4	3
	Hydrophilidae	2		9	3	6		1			1
	Byrrhidae			2							
	Pselaphidae			1	1						1
	Dryopidae	3			8	1		2		4	
	Hygrobiidae	2			4						
	Dysticidae										
	Dysticinae	4	4			5			1	4	
	Hydroporinae					26					
	Chrysomelidae		1								1
	Cantharidae				1						
	Helodidae				3				2		
	Elateridae							1			
	Colydiidae							2			
	Lathridiidae							3			
	Curculionidae						1				
	Lampiridae				1					1	
	Haliplidae									1	
	Meliridae									2	
	Inconnus									1	

Annexe 2 - Suite

		*1	*2	*3	*4	*5	*6	*7	*8	*9	*10
Heteroptera	Nabidae										
	Nabis limbatus	2	2			8		5	2	1	
	Nabis myrmicoïdes					2					
	Miridae	1									
	Saldidae										
	Chartosincta sincta	1	1		1				2	5	
	Lygaeidae										
	Pachybrachus fracticalli		1								
	Pachybrachus luridus									1	
	Notonectidae					1					
	Hebridae										
	Hebrus ruficeps							1			
Homoptera	Jassidae	6	16	2				1	4	1	
	Delphacidae		1		4	1		11		1	1
	Cercopidae			2							
Hymenoptera	Myrmicidae	30	4	9	4			52			
	Formicidae			4	2		16	7	1	2	3
	Ichneumonidae							1			
	Dryinidae							1			
Isopoda	Asellus aquaticus	33	10	50	5	20			2	36	
	Ligiidae		14					21	6	8	20
	Porcellionidae	1	1	2		2	3		11	8	21
	Trichoniscidae							1			
	Oniscidae										1
Stylommatophora	Succineidae										
	Oxyloma elegans	9		3		3				9	2
	Vertiginidae										
	Vertigo moulinsiana									4	
	Vertigo antivertigo									3	
	Zonitidae										
	Zonitoïdes nitidus	4	20	1		2			1	12	1
	Euconulidae										
	Euconulus fulvus	3		6	2	1			1	6	
	Helicidae										
	Trichia hispida	9		1		9					

Annexe 2 - Suite

		*1	*2	*3	*4	*5	*6	*7	*8	*9	*10
Basommatophora	Lymnaeidae										
	Lymnaea truncatula			2	1				2		
	L. palustris			1						10	
	L. sp.				1					3	
	Planorbidae										
	Planorbis planorbis	5			2	4				3	
	P. carinatus		1								
	Anisus leucostomus	8	23		9	23		2			
	Bathyomphalus contortus	17		6						10	
	Physidae										
	Aplexa hypnorum			1							
Mesogastropoda	Bulimidae										
	Bithynia tentaculata				1	3				2	
	Valvatidae										
	Valvata cristata									1	
	Inconnus			1							
Eulamellibranchiata	Sphaeridae										
	Sphaerium	10				2			1		
	Pisidium sp.	1			8					4	
Odonata	Libellulidae	1	7	3	1	4				6	
Diptera	Chironomidae									1	
	Ceratopogonidae			1							
	Stratiomyidae			1		4				17	
	Drosophilidae			1							
	Inconnus		1	1				1		1	
Trichoptera	Hydroptilidae									1	
	Leptoceridae			1							
Hirudinea	Hirudidae	2		2	2						
Oligochaeta	Lumbricidae	4		12	2	1	2				
	Lumbriculidae							1			
	Inconnus			3	1				1	3	4

Annexe2 - Suite

		*1	*2	*3	*4	*5	*6	*7	*8	*9	*10
Lepidoptera	Arctiidae	1								1	
	Inconnus					1					
Saltatoria	Tetrigidae		1								
	Acrididae			1				1			
Plannipennia	Chrysopidae				1						
Blattaria	Blattidae							1			
Opiliones	Nemastomatidae								2	1	1
N_i		230	195	167	123	177	41	157	97	233	104
N_f		29	22	35	29	27	9	30	24	38	22
B_a		7,887	2,879	4,342	1,855	2,802	2,123	1,536	1,115	5,803	0,970

Symboles: N_i: nombres d'individus
N_f: nombres de familles
B_a: biomasse animale

Cu: Cudrefin
Po: Portalban
Motl: Motte près du lac
Motd: Motte près de la décharge
ChCFF: Cheyres près de la ligne CFF
ChGra: Cheyres Grappa
ChRoc: Cheyres Rochette

ce: carex elatae
cp: carex paniceae
sch: schoenetum nigricantis
mar: cladietum marisqui

Annexe 3 – Récapitulatif des valeurs obtenues par parcelle pour les différents indices de diversté testés.

Lieu Association Parcelle	Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Motl. sch. *5	Motd. sch. *6	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChGra. mar. *9	ChRoc. mar. *10
N_i	230	195	167	123	177	41	157	97	233	104
N_f	29	22	35	29	27	9	30	24	38	22
P_I	2.68	4.29	1.89	1.98	1.52	1.72	2.15	3.59	7.48	4.90
B_a	7.89	2.88	4.34	1.86	2.80	2.12	1.54	1.12	5.80	0.97
α Fischer	8.78	6.37	13.50	11.97	8.88	3.56	10.54	10.21	12.89	8.53
D	0.91	0.91	0.88	0.86	0.91	0.79	0.86	0.89	0.94	0.89
D_{mc}	0.74	0.74	0.70	0.68	0.75	0.62	0.67	0.73	0.80	0.71
H´	2.84	2.67	2.94	2.87	2.83	2.00	2.74	2.87	3.26	2.62
H"	2.73	2.58	2.75	2.65	2.71	1.78	2.57	2.64	3.11	2.43
E	0.81	0.83	0.77	0.79	0.82	0.81	0.76	0.83	0.86	0.79

Symbôles: N_i : nombres d´individus

N_f : nombres de familles

B_a : biomasse animale

P_I : productivité primaire

α Fischer : indice de Fischer

D_{mc} : indice de Mc Intosh

D : indice de Simpson

H´ : indice de Good

H" : indice de Shannon

E : équitabilité

Annexe 4: Indices de Sørensen

Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Motl. sch. *5	Motd. sch. *6	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChGrap. mar. *9	ChRoc. mar. *10	
	0.59	0.53	0.59	0.68	0.32	0.41	0.53	0.57	0.43	*1
		0.42	0.39	0.57	0.19	0.46	0.57	0.57	0.50	*2
			0.50	0.58	0.18	0.43	0.48	0.49	0.49	*3
				0.50	0.27	0.37	0.42	0.48	0.43	*4
					0.11	0.42	0.51	0.49	0.49	*5
						0.31	0.42	0.26	0.45	*6
							0.48	0.44	0.50	*7
								0.68	0.65	*8
									0.50	*9
										*10

Annexe 5: Indices de Bray-Curtis

Cud. ce. *1	Mot. ce. *2	Por. ce. *3	Cud. cp. *4	Motl. sch. *5	Motd. sch. *6	Por. sch. *7	ChCFF. mar. *8	ChGrap. mar. *9	ChRoc. mar. *10	
	0.55	0.48	0.52	0.54	0.10	0.33	0.25	0.53	0.14	*1
		0.33	0.42	0.47	0.07	0.30	0.28	0.50	0.28	*2
			0.39	0.46	0.14	0.24	0.22	0.50	0.24	*3
				0.36	0.15	0.24	0.19	0.35	0.15	*4
					0.10	0.22	0.26	0.48	0.21	*5
						0.19	0.22	0.10	0.25	*6
							0.34	0.25	0.40	*7
								0.41	0.60	*8
									0.33	*9
										*10