

Étude des dynamiques végétales
des hydrosystèmes du Haut-Rhône
au cours des quarante dernières années
par analyse comparative
de cartographies de végétation

Vincent BRETON, Jacky GIREL, Rémi BOGEY & Simon NOBILLIAUX

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colémbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Vue de l'île de la Sauge dans la Réserve naturelle nationale du Haut-Rhône français. Crédit photo: Denis Palanque.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press* also publish:
Adansonia, Zoosystema, Anthrozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic) : 2553-8756

Étude des dynamiques végétales des hydrosystèmes du Haut-Rhône au cours des quarante dernières années par analyse comparative de cartographies de végétation

Vincent BRETON

Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE),
Laboratoire ÉcoSystèmes et Sociétés en Montagne (LESSEM),
2 rue de la papeterie, F-38402 St Martin d'Hères Cedex (France)
vincent.breton@inrae.fr

Jacky GIREL

Laboratoire d'Écologie Alpine, Université Grenoble-Alpes,
collaborateur scientifique bénévole,
Domaine universitaire de Saint-Martin-d'Hères, F-38058 Grenoble (France)
girel@noos.fr

Rémi BOGEY

Réserve naturelle nationale du Haut-Rhône français, Syndicat du Haut-Rhône,
92 rue des Fontanettes, F-73170 Yenne (France)
r.bogey@haut-rhone.com

Simon NOBILLIAUX

Acer Campestre, 20 rue Pré Gaudry, F-69007 Lyon (France)
s.nobilliaux@acer-campestre.fr

Soumis le 24 novembre 2023 | Accepté le 26 février 2024 | Publié le 16 octobre 2024

Breton V., Girel J., Bogey R. & Nobilliaux S. 2024. — Étude des dynamiques végétales des hydrosystèmes du Haut-Rhône au cours des quarante dernières années par analyse comparative de cartographies de végétation. *Naturae* 2024 (15): 307-329. <https://doi.org/10.5852/naturae2024a15>

RÉSUMÉ

Par une analyse comparative de cartographies de végétation, anciennes et récentes, l'étude vise à mettre en évidence les évolutions des dynamiques végétales au cours des quarante dernières années au niveau de trois différents sites alluviaux du Haut-Rhône. Deux principaux facteurs d'évolution sont pris en compte: les conséquences des travaux de régulation des cours d'eau liés aux aménagements hydroélectriques, et l'expansion des espèces exotiques envahissantes (EEE). Un travail préalable d'harmonisation des nomenclatures utilisées a été nécessaire, il nous a conduit à regrouper les habitats observés en grands groupements végétaux: bois durs (BD) et bois tendres (BT) pour les formations ligneuses; herbacées hygrophiles (HHY), herbacées mésophyles (HME) et steppes et pelouses sèches (SPS) pour les milieux ouverts. Une diminution globale des conditions d'humidité liée à la régulation des flux est observée au travers d'une plus faible importance de la bande active, d'une diminution des groupements à HHY dans deux des trois sites étudiés, d'une régression des formations à BT au profit principalement des formations à BD et d'une augmentation des surfaces des SPS dans les deux sites où elles étaient présentes initialement. L'analyse des EEE est plus délicate dans la mesure où les nomenclatures ne prennent pas en compte ces espèces de façon homogène entre deux dates. Il ressort cependant que des espaces envahis par des EEE étaient clairement relevés dans les cartographies anciennes, que la liste des principales EEE n'a pas réellement évolué depuis et que les massifs à EEE se sont établis principalement au niveau d'anciennes formations à BT.

MOTS CLÉS

Cartographie des végétations, espèces exotiques envahissantes, végétation rivulaire, régulation des cours d'eau, successions végétales.

ABSTRACT

Study of the vegetation dynamics of the Upper Rhône floodplain by comparative analysis of vegetation mappings.

Through a comparative analysis of old and recent vegetation mappings, the study aims to highlight changes of vegetation dynamics over the last forty years at three different alluvial sites in the Upper Rhône. Two main factors are being taken into account: the consequences of the river regulation linked to hydroelectric works, and the expansion of invasive exotic species (IAS). Prior work was required to harmonise the nomenclatures used, which led us to group the habitats observed into major plant groupings: Hardwoods (HW) and Softwoods (SW) for woody stands; Hygrophilous Herbaceous (HYH), Mesophilous Herbaceous (MH) and Steppes and Dry Grasslands (SDG) for open stands. The results show an overall decrease in moisture conditions linked to flow regulation through a smaller active band, a reduction in HYH formations in two of the three studied sites, a decline in SW formations mainly in favour of HW formations and an increase of surface area of the SDGs in the two sites where they were initially present. The analysis of IAS is more delicate insofar as the nomenclatures do not take these species into account in a homogeneous manner between two dates. However, it can be seen that areas invaded by IAS were clearly identified in the old maps; the list of the main IAS has not really changed since then; and IAS clumps have mainly been established in former SW stands.

KEY WORDS

Vegetation mapping, invasive exotic species, riparian vegetation dynamics, flow regulation, plant succession.

INTRODUCTION

Situés à l'interface entre les milieux aquatiques et terrestres, les écosystèmes riverains accueillent une biodiversité végétale et animale très riche et assurent des fonctions et des services essentiels (régulation des crues, maintien des berges, aménités paysagères, qualité de l'eau). Autant d'éléments qui justifient les nombreuses mesures et actions mises en place pour la préservation de ces milieux, par ailleurs très impactés par les activités anthropiques et à la fois très vulnérables aux changements globaux en cours.

Les écosystèmes riverains ont connu de profondes modifications consécutives aux nombreux aménagements mis en place pour le contrôle du régime des crues, la stabilisation du lit des rivières ou la production d'hydro-électricité (endiguements, chenalisation, canaux de dérivation, barrages, etc.). Les dynamiques spécifiques à ces milieux ont été affectées, à la fois au niveau des flux d'eau et de sédiments, avec de lourds impacts sur l'organisation des communautés végétales. On assiste par ailleurs dans certaines situations à une prolifération d'espèces exotiques envahissantes (EEE) au niveau des berges des cours d'eau et des ripisylves associées, particulièrement sensibles aux invasions végétales.

Notre étude porte sur la comparaison de cartographies de végétation, anciennes (des années 70 et 80) et récentes (depuis 2018), disponibles pour trois sites alluviaux du Haut-Rhône français. Ces documents nous permettent de quantifier les évolutions en surface des grands groupements végétaux. L'objectif est de montrer en quoi les changements sur le plan des conditions abiotiques (effets de la régulation des cours d'eau) et biotiques (importance des EEE) ont impacté les dynamiques végétales de ces milieux.

Avant d'aborder la présentation des résultats et les discussions, et afin de mieux situer les enjeux et objectifs de notre étude, il nous semble important de revenir sur certains éléments de bibliographie, portant plus précisément sur les

dynamiques des communautés végétales aussi bien au sein des milieux rivulaires en général, que dans le contexte plus précis du Haut-Rhône.

DYNAMIQUES DES COMMUNAUTÉS RIVULAIRES

Nous nous plaçons ici dans le schéma géomorphologique des plaines alluviales de climat tempéré, tel qu'il a été décrit en particulier par Pautou *et al.* (1992), Amoros & Wade (1996), Schnitzler (1997) et Ward *et al.* (2002). Les communautés végétales riveraines se distribuent spatialement en fonction de différents gradients environnementaux liés aux variations saisonnières des flux hydriques; elles forment une mosaïque d'habitats diversifiés et s'organisent selon des cycles de successions végétales plus ou moins longs en fonction de la fréquence des crues morphogènes (Ward *et al.* 2002; Naiman *et al.* 2005). Le long du chenal principal, au niveau du système dit « actif », dominant des processus d'érosion et de sédimentation liés à des épisodes de crues réguliers. Les principales contraintes auxquelles la végétation doit faire face sont les forces érosives, les conditions d'anoxie et l'ensevelissement. Au niveau des chenaux secondaires les conditions limitantes sont principalement liées à l'anoxie, l'action érosive étant faible. Dans le premier cas (système actif), des communautés herbacées pionnières très diversifiées en espèces s'établissent sur des dépôts alluviaux et des bancs de sables ou graviers et se renouvellent au gré des épisodes de crues (Amoros & Wade 1996). Dans le deuxième cas (principalement anoxie), les communautés herbacées sont dominées par les héliophytes (roselières, cariçaies, etc.) et se maintiennent dans la durée si les conditions d'anoxie également se maintiennent.

Au fur et à mesure que l'on s'éloigne du lit mineur, les perturbations hydrologiques diminuent en fréquence et en intensité. Progressivement vont s'installer des communautés pionnières à bois tendres, constituées principalement d'espèces ligneuses des genres *Salix* L., *Populus* L. et *Alnus* Mill.. Puis, au niveau des terrasses alluviales supérieures, lorsque les crues

deviennent plus exceptionnelles, les communautés évoluent vers les stades matures à bois durs dominés par les genres *Ulmus* L., *Fraxinus* L. et *Quercus* L. (Ward *et al.* 2002).

Plus récemment, il a été proposé de compléter ce schéma d'organisation en ne considérant pas uniquement la relation univoque entre la dynamique végétale et les processus hydromorphologiques, mais aussi les interactions réciproques entre les végétations et les flux d'eau et de sédiments (Corenblit *et al.* 2007; Tabacchi *et al.* 2019). Ainsi, au-delà de l'effet des crues morphogènes initiant de nouvelles phases de succession végétale, il est désormais admis que les communautés végétales elles-mêmes, en piégeant les sédiments ou en changeant les vitesses d'écoulement, influent sur la morphologie des cours d'eau.

SENSIBILITÉ AUX INVASIONS

Il est admis que les milieux rivulaires sont parmi les milieux les plus sensibles aux invasions biologiques (Tickner *et al.* 2001; Schnitzler *et al.* 2007). En dehors des perturbations anthropiques, deux facteurs explicatifs sont généralement mis en avant :

- l'effet corridor des ripisylves induisant une connectivité entre les milieux et donc une propagation plus facile des espèces (Tabacchi *et al.* 2005);

- un régime de perturbations liées aux épisodes de crues entraînant un renouvellement régulier des milieux favorables à l'installation de nouvelles espèces (Tickner *et al.* 2001; Zając *et al.* 2011).

D'une manière générale les modifications de l'environnement, qu'elles soient d'origine anthropique ou naturelle, affectent les espèces natives et offrent une opportunité pour des espèces exotiques de se développer (Shea & Chesson 2002; Lévêque *et al.* 2010).

Dans le cas des hydrosystèmes, les pressions anthropiques sont donc des facteurs aggravants : les travaux de régulation et de chenalisation et leurs effets sur les régimes hydrologiques ont profondément modifié les communautés végétales (Mortenson & Weisberg 2010), avec notamment une augmentation du couvert des formations ligneuses (Garófano-Gómez *et al.* 2013), et souvent des communautés de moins en moins hygrophiles (Mikulová *et al.* 2020). Toujours en lien avec la régulation des débits des cours d'eau, d'autres auteurs ont montré une évolution du couvert vers de nouvelles communautés dans lesquelles des espèces exotiques sont devenues dominantes (Catford *et al.* 2011; Janssen *et al.* 2020). Des communautés à saules spécifiques des niveaux intermédiaires de succession semble régresser, en lien également avec une plus grande stabilité du régime hydrologique (González *et al.* 2018). Cette évolution est contemporaine à la progression d'*Acer negundo* L., espèce ligneuse d'origine nord-américaine (Saccone *et al.* 2010). D'après Tabacchi & Planty-Tabacchi (2003), cette espèce semble surtout profiter de l'opportunité offerte par des conditions écologiques devenues moins favorables aux espèces natives, *Salix alba* L. notamment. D'autres facteurs peuvent être avancés, notamment l'impact du Castor d'Europe (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) et sa préférence pour les salicacées (Fustec *et al.* 2001) dans ses choix alimentaires

et pour son habitat. Par ailleurs, Schnitzler *et al.* (2007) ont observé une richesse importante en espèces exotiques dans les communautés riveraines à saules et peupliers; ils mettent en avant une faible densité du couvert arboré d'où une disponibilité en lumière favorable à l'intégration de nouvelles espèces, et une fréquence importante de crues morphogènes.

Hood & Naiman (2000) relient l'importance des invasions biologiques à la dimension verticale de l'hydrosystème fluvial, et constatent que la résistance biotique à l'invasion augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne du lit mineur et que les perturbations liées aux inondations diminuent en nombre et en intensité. D'après Von Holle (2005), les interactions entre espèces natives et espèces exotiques passent de « facilitation » près des berges à « compétition » dans les espaces plus en hauteur et moins perturbés. Corenblit *et al.* (2014) avancent le concept de « biotic acceptance » pour expliquer une intégration de plantes exotiques dans les milieux régulièrement renouvelés par les crues, de fait non saturés et en situation de faible compétition, contribuant localement à une augmentation de la diversité végétale.

Il serait trop long d'aborder tous les travaux et recherches menés dans le champ disciplinaire de l'écologie des invasions. Nous souhaitons mettre en avant certaines avancées théoriques qui nous permettent de mieux appréhender dans le contexte de notre étude les problématiques spécifiques aux invasions végétales en milieux rivulaires. En premier lieu, comme Alpert *et al.* (2000), nous considérons que la question des invasions biologiques doit être abordée en distinguant d'une part la sensibilité des écosystèmes à l'invasion (ou « invasibilité »), et d'autre part les caractéristiques spécifiques des envahisseurs. Sur le premier plan nous nous appuyons notamment sur l'hypothèse de la « fluctuation des ressources » de Davis *et al.* (2000) encadrant la notion d'invasibilité, et sur le deuxième plan sur la définition de l'invasion biologique donnée par Valéry *et al.* (2008).

La position de Davis *et al.* (2000) est de se placer au niveau des communautés et d'expliquer la sensibilité à l'invasion dans un cadre général, par la concomitance, d'une part, d'une augmentation importante et soudaine de ressources non utilisées par les communautés natives, et d'autre part, de la disponibilité de propagules de plantes exotiques. L'augmentation des ressources disponibles (lumière, nutriment, eau) intervient à une fréquence irrégulière; elle peut s'expliquer par plusieurs facteurs: déclin des populations natives suite à une perturbation, développement de ravageurs ou de pathogènes, augmentation de la disponibilité en ressources trop rapide comparée aux capacités de prélèvement par les espèces natives. Le corollaire est la baisse du niveau de compétition des populations locales.

Valéry *et al.* (2008) donnent une vision générale du processus d'invasion biologique, considérant que celui-ci s'applique à « toute espèce ayant surmonté les obstacles naturels à sa prolifération et acquis un avantage compétitif qui lui permet de se propager rapidement et de conquérir de nouvelles zones au sein d'écosystèmes récepteurs où elle constitue une population dominante ». Le caractère « dominant » est ici fondamental. Il peut s'appliquer aussi bien à des espèces exotiques qu'à des

espèces natives. La spécificité des invasions par des exotiques tient ici à une plus grande rapidité de développement, à la colonisation de nouveaux espaces en dehors de l'aire géographique des espèces considérées et potentiellement à un impact négatif sur les communautés natives et sur le fonctionnement des écosystèmes envahis (Bottollier-Curtet 2010).

Si on applique au contexte rivulaire la théorie de Davis *et al.* (2000) sur la notion d'invasibilité et la fluctuation des ressources, on peut opposer des conditions de milieux plus ou moins favorables aux invasions végétales (au sens de Valéry *et al.* [2008]) :

- les moins favorables, d'une part au niveau de la bande active où les communautés sont régulièrement renouvelées et d'autre part dans les zones les moins perturbées et les plus éloignées du cours d'eau où le niveau de compétition biotique est élevé ;
- les plus favorables à un niveau intermédiaire de perturbations hydromorphologiques dans le cas où des propagules de plantes invasives sont présentes.

CAS DES HYDROSYSTÈMES DU HAUT-RHÔNE

Pour décrire la genèse de la végétation du système fluvial rhodanien entre Lyon et Genève, Pautou (1988) prend comme origine le retrait des glaciers lors de la dernière période glaciaire globale du Pléistocène dans les Alpes. S'en est suivi sur la partie amont, la création de grands lacs postglaciaires, dont certains ont été comblés sous l'effet de l'alluvionnement et ont formé des marais (Lavours, Chautagne). Le lit majeur du fleuve s'est mis en place et a formé un réseau actif et complexe de chenaux et de bras morts.

L'histoire plus récente du paysage rhodanien montre une activité humaine importante et une exploitation de l'ensemble des zones humides, avec un déboisement qui commence dès le néolithique et qui entraîne progressivement la disparition de la forêt alluviale primaire.

Les modifications du lit du fleuve par endiguement ont commencé à la fin du XVIII^e siècle. Ces travaux ont pris différentes formes et poursuivaient plusieurs objectifs : navigation, protection des terres agricoles, protection des infrastructures de transports. Une première phase de chenalisation s'est arrêtée à la moitié du XIX^e alors que le chemin de fer supplante progressivement la navigation fluviale (elle s'arrêtera dans les années 1920) et que le Haut-Rhône est utilisé comme zone d'expansion des crues. Au début du XX^e siècle, l'abandon de certaines activités traditionnelles entraîne une déprise agricole et conduit à une reconquête des milieux par la forêt alluviale.

Les modifications majeures affectant les écosystèmes fluviaux du Haut-Rhône remontent à la deuxième moitié du XX^e siècle. Dans les années 1980, quatre aménagements hydroélectriques ont été mis en place par la Compagnie nationale du Rhône en amont de Lyon (Chautagne, Belley, Brégnier Cordon et Sault-Brénaz). Les schémas d'installation sont toujours les mêmes : création d'un barrage permettant de contrôler le débit du fleuve, avec au niveau de la retenue une dérivation par un canal principal d'amenée permettant de conduire la plus grande quantité d'eau vers une usine hydro-électrique, et un débit réservé (ou « débit minimum biologique ») qui s'écoule dans

le lit naturel du fleuve. Le débit restitué à la sortie de l'usine et le débit réservé se rejoignent à l'aval de l'aménagement. Depuis la moitié du XX^e siècle les modifications paysagères de la vallée du Haut-Rhône se sont amplifiées : intensification de l'agriculture (culture du maïs) et de la production forestière (populiculture), développement urbain (étalement des zones construites, des réseaux de transports, accroissement des activités industrielles et énergétiques). S'ajoutent également sur le plan paysager, les effets négatifs sur les continuités écologiques et l'aggravation d'un phénomène de fragmentation.

Comme nous l'avons précisé précédemment, les communautés végétales riveraines se structurent et s'organisent en fonction de différents gradients environnementaux principalement liés aux mouvements de l'eau. Dans le cas des vallées du Haut-Rhône, sur la base des travaux de Pautou *et al.* (1979) ainsi que des études phytosociologiques réalisées plus récemment à l'occasion des cartographies des végétations, les principaux groupements végétaux observés peuvent être résumés comme suit :

- communautés des rives exondées temporairement : gazons d'espèces annuelles ou vivaces ;
- communautés pionnières herbacées (poacées ou cypéracées) : roselières à *Phragmites* ou *Phalaris*, *Magnocariçales* ou *Mégaphorbiaies* ;
- communautés de bois tendres, en berges de cours d'eau à débit rapide et sur substrat filtrant :
 - formations riveraines arbustives à *Salix eleagnos* Scop. et *Salix purpurea* L. (crues fréquentes) ;
 - formations arborées à *Salix alba* (crues périodiques).
- communautés de bois tendres, en berges de rivières à eaux lentes et sur sol hydromorphe : Aulnaie à *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn ;
- communautés de bois durs : Frênaie à *Ulmus minor* Mill. et Chênaie-Frênaie à *Populus alba* L.

À côté de ce schéma général, on remarque aussi des particularités sur le plan hydro-géomorphologique, et notamment une charge de fond importante en gravier et galets au niveau de l'Ain, à l'origine de dépôts d'alluvions grossières dans les anciens lits, aussi bien au niveau du site de la confluence Ain-Rhône, que vers l'aval à Miribel-Jonage. Ces milieux accueillent des communautés à caractère xérique, de type pelouses sèches, pouvant évoluer vers des formations ligneuses arbustives tels que des steppes ou fruticées, voire des formations de bois tendre à *Populus nigra* L. et *Salix eleagnos* ou de bois durs à *Quercus pubescens* Willd.

La Figure 1 donne une représentation générale de ces grands ensembles végétaux.

Les différents aménagements évoqués précédemment (chenalisation, dérivation, drainage, pompage, etc.) ont conduit au niveau du Haut-Rhône, comme dans de nombreux autres hydrosystèmes fluviaux, à une concentration et une stabilisation des flux hydriques, à un enfoncement de la nappe phréatique, à une diminution des capacités de transport de la charge de fond, entraînant ainsi une incision et une diminution de la largeur de la bande active (Marston *et al.* 1995 ; Liébault & Piégay 2002 ; Vázquez-Tarrio *et al.* 2019 ; Tena *et al.* 2020). Ces modifications hydrogéomorphologiques sont également

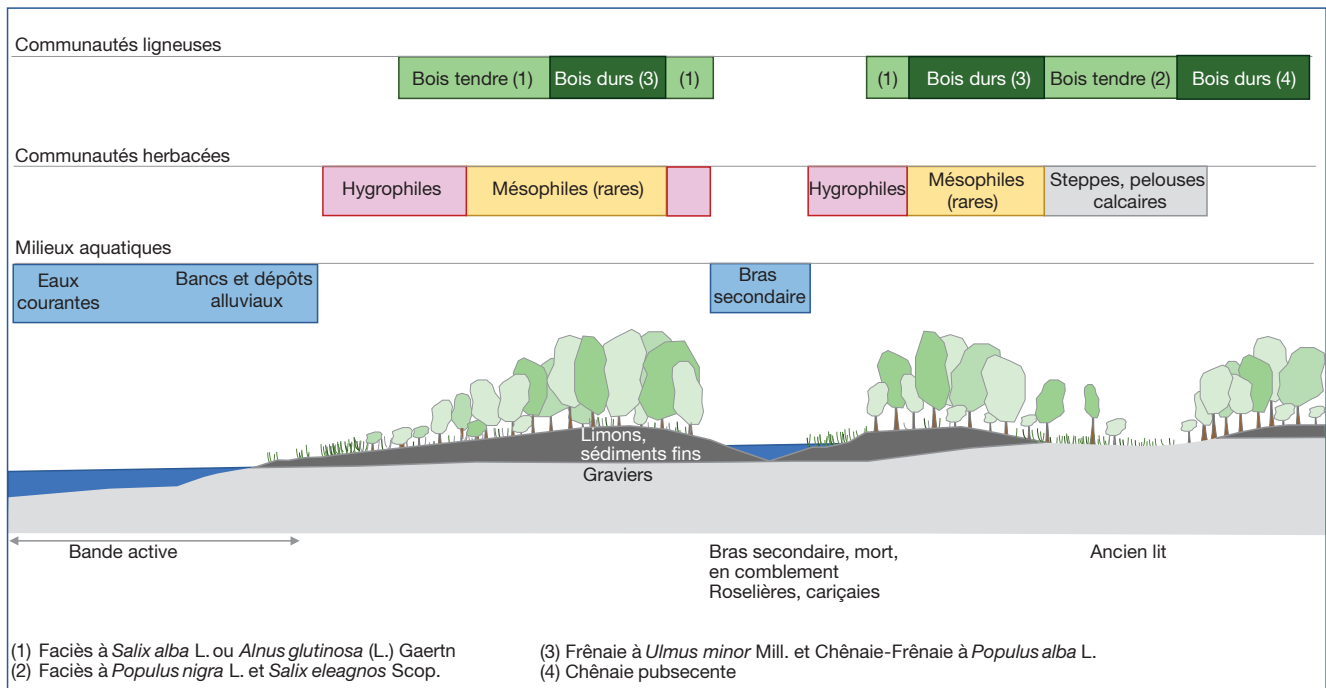


Fig. 1. — Organisation des milieux alluviaux du Haut-Rhône sur le plan transversal.

associées à une diminution de la fréquence et de l'intensité des épisodes de crue qui, rappelons-le, sont dans les systèmes fluviaux le moteur de l'organisation spatiale et de la dynamique temporelle des végétations. Face à ces modifications, les communautés à bois tendres ont tendance à évoluer plus rapidement vers les communautés à bois durs, les frênaies en particulier (Pautou 1988).

Dans les années 1980 et 1990 la présence d'espèces exotiques dans les communautés végétales alluviales est clairement mentionnée dans les études floristiques réalisées sur le Haut-Rhône (Pautou 1988; Pautou *et al.* 1996). Ces espèces sont visiblement présentes de façon massive même si les termes « invasives » ou « envahissantes » ne sont pas ou peu utilisés par les auteurs. Lorsque c'est le cas (*Solidago gigantea* Aiton; *Impatiens glandulifera* Royle), ces EEE sont nommées « invasives » ou « monopolistes » au même titre que certaines espèces natives (par exemple : *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.; *Cladium mariscus* (L.) Pohl; *Rubus* sp., *Urtica* sp.). Les auteurs utilisent généralement le terme « introduite » plutôt que « exotique ». Pautou *et al.* (1996) estiment que « [...] les espèces qui se naturalisent vont jouer un rôle structurant majeur » et citent les espèces suivantes : *Solidago gigantea*; *Ambrosia artemisiifolia* L.; *Robinia pseudacacia* L.; *Polygonum sachalinense* F.Schmidt (= *Reynoutria sachalinensis* (F.Schmidt) Nakai), *Impatiens glandulifera* et *Acer negundo*. Trois autres EEE sont citées par ailleurs : *Buddleja variabilis* Hemsl. (= *Buddleja davidii* Franch.); *Erigeron canadensis* L.; *Ailanthus glandulosa* Desf. (= *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle). Ces espèces font partie des communautés pionnières décrites par les auteurs, elles sont souvent qualifiées de « photophiles ».

QUESTIONS DE RECHERCHE ET HYPOTHÈSES DE TRAVAIL

Nos travaux s'intéressent à l'évolution des formations végétales rivulaires au niveau du Haut-Rhône sur plusieurs décennies et se basent sur des analyses comparatives de cartographies anciennes et récentes. L'objectif est notamment de voir de quelle façon ces évolutions témoignent de changements de conditions abiotiques liés à la régulation des cours d'eau et/ou de changements de conditions biotiques liés notamment à une expansion des EEE. Nous définissons comme hypothèses de travail deux tendances d'évolution :

- une importance croissante des espèces exotiques au sein des communautés végétales ces dernières décennies, les habitats situés dans des conditions de perturbations intermédiaires étant les plus affectés par ces invasions;
- une évolution des compositions floristiques indiquant une plus grande homogénéité des paramètres abiotiques, avec des communautés moins affectées par la dynamique fluviale, globalement moins hygrophiles et plus compétitrices.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

SITES D'ÉTUDE ET CARTOGRAPHIES UTILISÉES

La zone d'étude s'étend sur une section du Rhône située entre Genève et Lyon, et une partie de l'Ain située juste en amont de sa confluence avec le Rhône (Fig. 2). Elle comprend de l'amont à l'aval la Réserve naturelle (RN) du Haut-Rhône français, le Site Natura 2000 « Basse Vallée de l'Ain – Confluence Ain-Rhône », le Site Natura 2000 « Pelouses, milieux alluviaux et aquatiques de l'île de Miribel-Jonage ». Le choix de ces sites repose sur le fait que des cartographies des végétations étaient

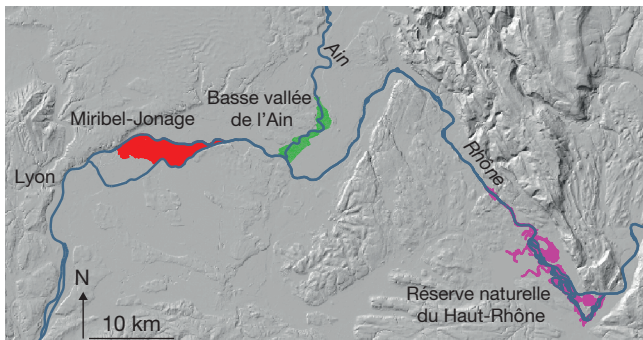


FIG. 2. — Localisation des sites étudiés.

disponibles à deux dates différentes. Pour chacun des trois sites d'étude retenus, nous nous sommes appuyés d'une part sur une cartographie ancienne datant d'au moins trente ans et réalisée sur support papier, et d'autre part sur une cartographie récente disponible sous format SIG. L'écart entre les deux dates varie en fonction des sites : 34 ans pour Miribel-Jonage (1987-2021), 37 ans pour la Basse Vallée de l'Ain (1985-2022), et 40 ans pour la réserve naturelle (RN) du Haut-Rhône (1978-2018). Les spécificités des cartographies sont données dans le Tableau 1.

Les cartographies anciennes étaient disponibles soit sur un support papier qu'il a fallu numériser, soit sur un support informatique sous un format d'image. Dans les deux cas, l'intégration dans un SIG (ArcGIS® 10.7.1 Esri Inc.) a nécessité un travail préalable de géo-référencement, puis de digitalisation à l'écran. Le produit ainsi obtenu est une couche vectorielle associée à une table attributaire précisant pour chaque objet une référence à une typologie d'habitat spécifique.

Les trois cartographies récentes étaient toutes disponibles sous un format SIG avec couche vectorielle et table attributaire.

En fonction des dates et des sites, différentes typologies et classifications des habitats et des végétations ont été utilisées. Pour permettre une comparaison des cartographies, il a été nécessaire dans un premier temps de faire un travail d'harmonisation. Les cartographies récentes étaient basées sur deux ou trois des référentiels suivants : la typologie CORINE Biotope, la classification Natura2000, la classification EUNIS (Louvel *et al.* 2013) et le Prodrome des végétations. Pour travailler sur des éléments de description homogène, nous avons retenu la classification EUNIS, la seule commune aux trois sites. Les cartographies anciennes ont été définies sur la base de classifications spécifiques à chacune d'elles.

S'agissant de classifications hiérarchiques, il a été possible de remonter les niveaux de classification et de rechercher des intitulés moins précis mais comparables pour l'ensemble des trois sites et des deux dates. Ce travail d'harmonisation a permis d'aboutir à une classification simplifiée commune à l'ensemble des cartographies anciennes et récentes. Elle distingue quatre types d'habitats artificialisés et six d'habitats naturels (Tableau 2). Les différents intitulés et typologies utilisés sont classés et détaillés en Annexes 1, 2 et 3. Les cartographies aux deux dates et pour les trois sites sont données en Annexe 4.

Les deux séries de cartographies nous permettent de caractériser les principales évolutions paysagères, d'une part en comparant les superficies totales pour chaque classe de notre typologie, d'autre part en analysant les matrices d'évolution obtenues par le croisement des cartographies entre les deux dates (Annexe 5).

De nombreuses évolutions sont liées à des changements des activités anthropiques et de l'utilisation du sol. Dans le contexte des milieux alluviaux étudiés, ces cas sont multiples et montrent aussi bien une augmentation de l'artificialisation (extension urbaine, plans d'eau artificiels, etc.), qu'un retour à des conditions plus naturelles (boisements post-cultureaux). Un cas particulier est observé au niveau de la Basse vallée où une grande partie des carrières d'extraction de granulats correspondent à une période d'exploitation comprise entre les deux dates des cartographies ; ainsi n'apparaît pas le caractère artificiel de ces espaces qui pour beaucoup ont été réhabilités depuis en plans d'eau. Pour ne pas compliquer l'interprétation des résultats, il nous a semblé préférable d'éliminer ces espaces de notre zone d'étude.

Dans l'analyse des matrices d'évolution, nous avons préféré écarter les espaces artificialisés, qu'ils soient anciens ou récents. Nous nous sommes concentrés sur les milieux pour lesquels les activités anthropiques étaient réduites ou limitées à des modes de gestion extensif (c'est-à-dire les « Habitats riverains » du Tableau 2) ; l'objectif est d'appréhender plus précisément l'impact des changements des conditions environnementales, en particulier celles consécutives aux grands aménagements hydroélectriques sur les communautés végétales. Sont notamment exclues de cette partie de l'analyse les plantations ligneuses dont les peupliers de culture, les parcelles agricoles et les plans d'eau artificiels issus des anciennes zones d'extraction de granulats.

Enfin, la présence des espèces exotiques envahissantes a pu être analysée en s'appuyant sur les intitulés des niveaux de classification les plus précis. Dans le cas des cartographies récentes, la dominance d'espèces exotiques est indiquée (e.g., « fourrés invasifs de Solidage géante » ou « Boisements alluviaux dégradés dominés ou codominés par le Robinier faux-acacia »). Ces indications permettent de localiser et quantifier l'étendue des formations végétales envahies par des espèces exotiques.

RÉSULTATS

ANALYSE QUANTITATIVE

Les surfaces artificialisées (Fig. 3) ont augmenté à la RN du Haut-Rhône, en particulier les surfaces consacrées à des plantations de ligneux, en l'occurrence des peupliers de culture. À Miribel-Jonage, le bilan est stable, l'augmentation importante de la surface des plans d'eau ayant été compensée par une diminution des autres espaces artificialisés. Pour ce site, d'anciennes carrières d'extraction de granulats ont été transformées en plans d'eau. On remarque que les berges de ces fosses peuvent être localement occupées par des formations herbacées hygrophiles, profitant d'une plus grande humidité du sol dans des espaces où les conditions de milieu ne per-

TABLEAU 1. — Principales caractéristiques des cartographies.

Site	Titre	Année Référence		Échelle – SMC*
Miribel-Jonage	Carte de la végétation de l'Île de Miribel-Jonage	1987	Girel (comm. pers.)	1: 5000 – 200 m ²
	Cartographie des habitats et des espèces végétales du site Natura 2000 FR8201785 « Pelouses, milieux alluviaux et aquatiques de l'Île de Miribel Jonage » :	2016	Ecotope (comm. pers.)	1: 2500 – 100 m ²
	– Habitats d'intérêt communautaires – Milieux ouverts (211 ha) – Autres habitats (2165 ha)	2021	Acer Campestre (comm. pers.)	1: 2500 – 100 m ²
Basse vallée de l'Ain	La végétation de la basse plaine de l'Ain	1985	Girel & Pautou 1986	1: 5000 – 200 m ²
	Cartographie des habitats naturels et des espèces végétales du site Natura 2000 « Basse vallée de l'Ain, confluence Ain-Rhône (FR8201653) »	2022	Boucard <i>et al.</i> (2022)	1: 2500 – 100 m ²
Réserve naturelle du Haut-Rhône français	Carte de la végétation à 1/25 000 - feuille de Morestel-Yenne	1978	Pautou <i>et al.</i> (1979)	1: 25 000 – 2000 m ²
	Cartographie des habitats naturels et semi-naturels de la réserve naturelle nationale du Haut Rhône français	2018	Folcher (2018)	1: 2500 – 100 m ²

mettaient pas le développement de ce type de végétation. C'est également observable en Basse vallée de l'Ain, même si comme nous l'avons précisé précédemment ces zones ont dû être éliminées. Enfin, la RN du Haut-Rhône français (si l'on exclut les plantations de ligneux) et la Basse vallée de l'Ain sont très peu occupées par des espaces artificialisés : à peine 2 % de la surface totale.

Les surfaces agricoles ont également diminué dans les trois sites. Si elles occupent encore des espaces importants à Miribel-Jonage (17,7 % de la surface cartographiée du site), elles ont quasiment disparu dans la RN du Haut-Rhône.

À Miribel-Jonage et en Basse Vallée de l'Ain, les communautés herbacées mésophiles ont fortement diminué, à l'inverse les steppes et pelouses calcaires qui ont vu leur surface significativement augmenter. Ces deux types d'habitats sont quasiment absents dans la RN du Haut-Rhône français aux deux dates.

Les groupements forestiers (bois tendres et bois durs) ont montré des évolutions disparates. Les surfaces des bois tendres ont diminué dans les trois sites, à l'inverse des peuplements de bois durs qui se sont étendus à Miribel-Jonage et, dans une moindre mesure, dans la RN du Haut-Rhône français.

Enfin les eaux courantes et bancs alluviaux ont vu leur surface baisser dans des proportions comparables à Miribel-Jonage et dans la RN du Haut-Rhône français (respectivement de 6 % et 6,8 %), et de façon plus prononcée en Basse vallée de l'Ain (15,8 %).

MATRICE D'ÉVOLUTION

On observe une évolution des milieux aquatiques vers les milieux terrestres et cela dans les trois sites (Fig. 4 ; Annexe 5). En Basse vallée de l'Ain, la part importante des milieux aquatiques n'ayant pas évolué entre les dates de cartographie est relativement faible (42,6 %) comparativement aux deux autres sites. Ce constat témoigne d'une dynamique fluviale encore importante pour ce site dans un contexte hydro-géomorphologique favorable à une divagation du lit majeur, en particulier au niveau du delta formé à la confluence du Rhône. En revanche à Miribel-Jonage et à la RN du Haut-Rhône français, on observe une plus grande

TABLEAU 2. — Typologie simplifiée commune aux différentes cartographies.

Niveau typologique 1	Niveau typologique 2
Espaces artificialisés	Eaux (plans d'eaux artificiels, canaux, etc.) Terres agricoles Plantations de ligneux Autres milieux artificialisés (friches industrielles, gravières, etc.)
Habitats riverains	Milieux aquatiques (eaux courantes, dépôts de graviers et galets alluviaux) Communautés herbacées hygrophiles Communautés herbacées mésophiles Steppes et prairies sèches Communautés de bois tendres Communautés de bois durs

stabilité des milieux aquatiques avec respectivement 89 % et 72 % de ces espaces n'ayant pas évolué, sur des périodes comparables (Tableau 1).

Au niveau des habitats riverains (Fig. 4), on remarque qu'une part importante des bois tendres a disparu, principalement au profit des bois durs. Il est à noter que les formations à bois tendres regroupent des faciès très différents avec aussi bien des peupleraies sèches (à *Populus nigra*) se développant sur un substrat grossier, que des saulaies caractéristiques des boisements alluviaux en situation plus humide. Les groupements à herbacées mésophiles disparaissent quasiment à Miribel-Jonage et en Basse vallée de l'Ain au profit des formations boisées, et des steppes et pelouses sèches ; à l'inverse un accroissement en surface des steppes et pelouses sèches est observé à Miribel-Jonage (+ 30 %) et surtout en Basse vallée de l'Ain (+ 763 %). À la RN du Haut-Rhône français ces milieux ouverts n'étaient pas répertoriés dans l'ancienne cartographie, ils le sont dans la nouvelle mais les surfaces concernées restent faibles.

L'augmentation de la surface des bois durs varie selon les sites : très modérée en Basse vallée de l'Ain (4,5 %), intermédiaire à la RN du Haut-Rhône français (36 %), à très élevée à Miribel-Jonage (308 %). On note également des résultats divergents entre sites au niveau des groupements à herbacées hygrophiles : leur surface a significativement diminué à Miri-

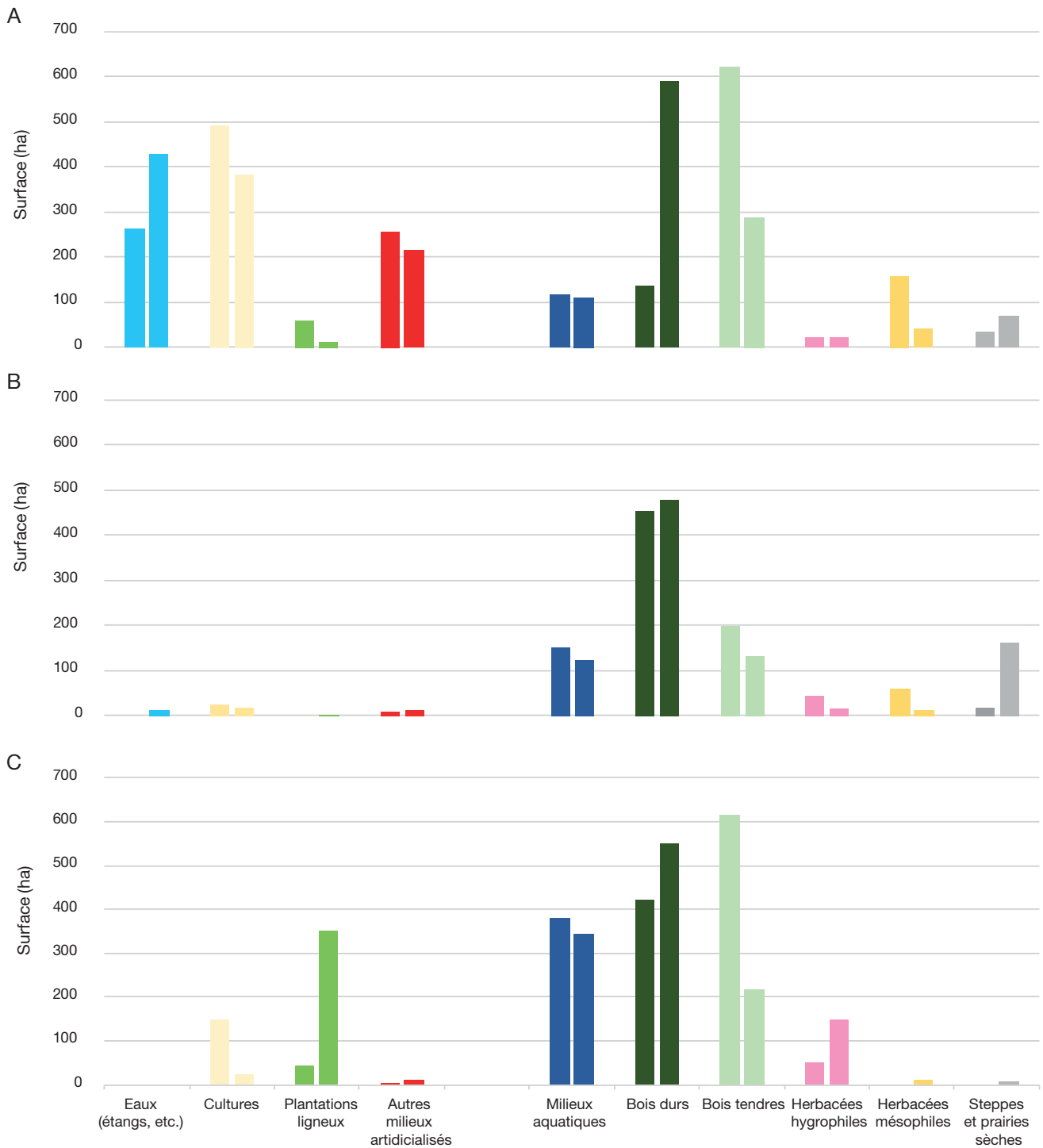


FIG. 3. — Évolution de l'occupation du sol. Pour chaque type d'occupation du sol (voir Tableau 2), la barre de gauche correspond à la surface d'après les cartographies anciennes, celle de droite à la surface d'après les cartographies récentes. **A**, Miribel-Jonage (1987-2021); **B**, Basse vallée de l'Ain (1985-2022); **C**, Réserve naturelle du Haut-Rhône français (1978-2018).

bel-Jonage (-27 %) et en Basse Vallée de l'Ain (-68 %), alors qu'elle a augmenté de 66 % dans la RN du Haut-Rhône.

SITUATION DES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES

À Miribel-Jonage, d'après la cartographie de 1987, la prédominance de *Robinia pseudoacacia* apparaît à la fois dans des boisements matures représentant une surface de 22 hectares,

et dans des boisements jeunes sur une surface de 11 hectares. Par ailleurs des steppes à *Oenothera biennis* L. sont aussi cartographiées, mais sur une faible surface (0,5 ha). La typologie utilisée indique également la présence d'habitats présentant une densité importante de *Buddleja* sp. ou de *Solidago* sp. mais pas de façon exclusive et pour des surfaces négligeables. Dans la cartographie de 2021, les espaces potentiellement dégra-

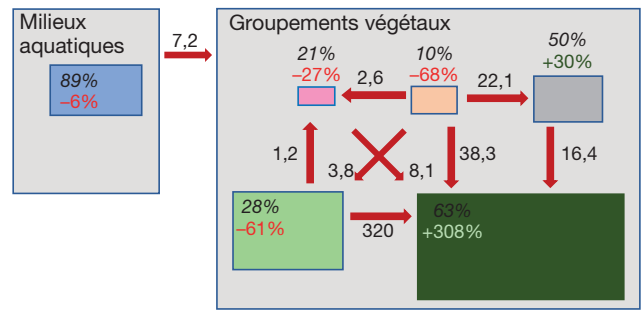
dées par la présence d'espèces exotiques envahissantes sont spécifiés; ils représentent une surface de près de 162 hectares (soit près de 7,5 % de la surface totale cartographiée du site). Le niveau de typologie le plus fin des habitats élémentaires donne des précisions sur la présence d'espèces exotiques dominantes. Il s'agit pour les espèces les plus significatives de « boisements de *Robinia pseudoacacia* » (56 ha), de « fourrés invasifs à *Buddleja davidii* » (13 ha), de « fourrés invasifs à *Reynoutria × bohémica* Chrtek & Chrtkova » (1,4 ha) et de « fourrés invasifs à *Solidago gigantea* » (12 ha). Par ailleurs la présence d' *Oenothera biennis* ainsi que *Oenothera glazioviana* Micheli est signalée mais très ponctuellement et ne représente pas des surfaces suffisantes pour être cartographiée.

Dans la Basse vallée de l'Ain, la typologie de la cartographie ancienne comporte des indications sur la présence d'espèces exotiques dominantes: il s'agit de peuplements dominés par *Ailanthus glandulosa* (= *Ailanthus altissima*) (4,7 ha), de boisements matures de *Robinia pseudoacacia* (1,9 ha), de landes à *Robinia pseudoacacia* (1,5 ha), de groupements à *Oenothera biennis* sur labour abandonné (10,6 ha) et de groupements à *Buddleja* sp. sur dépôts abandonnés (3,8 ha). D'autres espèces exotiques sont également identifiées et caractérisent d'autres habitats élémentaires mais de façon non exclusive (« Saulaie à *Salix alba* et *Impatiens glandulifera* » sur un hectare, ainsi que « Peupleraie plantée à *Solidago gigantea* » pour des surfaces négligeables). La cartographie récente indique une variante de l'habitat élémentaire « Saulaie alluviale à *Salix alba* et *Populus nigra* (variante à *Acer negundo*) » représentant une surface de 6,4 hectares, ainsi que des Fourrés invasifs à *Solidago gigantea* (0,6 ha) et à *Reynoutria × bohémica* (1,3 ha). L'ensemble des espaces considérés dégradés par la présence d'EEE représente une surface de 85,8 ha, soit 8,9 % de la surface cartographiée.

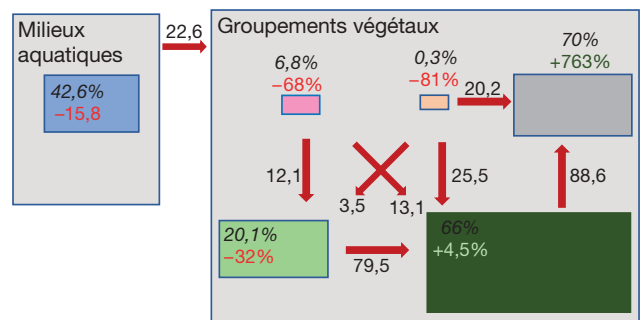
Pour la réserve naturelle du Haut-Rhône français, la carte ancienne ne comporte que 21 habitats élémentaires; aucun d'entre eux ne se caractérise par une espèce exotique dominante. On peut noter toutefois l'association d'*Impatiens roylei* (= *Impatiens glandulifera*) avec *Salix alba*, caractérisant le groupement « Saussaie à *Salix alba*, *Impatiens roylei* sur sol alluvial calcaire (313 ha) ». La cartographie de 2018 indique en revanche des habitats élémentaires dominés par des espèces exotiques (83 ha, soit 5 % de la surface totale cartographiée du site): *Solidago gigantea* (22,2 ha), *Reynoutria × bohémica* (31,8 ha), *Impatiens glandulifera* (3,4 ha), *Robinia pseudoacacia* (25,4 ha). Pour un habitat, l'intitulé comprend une espèce exotique mais de façon non exclusive: « Frenaises-ébraillais et ébraillais à *Acer negundo* des grands cours d'eau » (22,5 ha).

L'absence de typologie spécifique aux espèces exotiques et commune aux cartographies anciennes et récentes, ne nous permet pas d'apprécier quantitativement l'évolution des surfaces concernées. Il est cependant possible d'observer sur quels habitats originels les envahissements par des espèces exotiques ont été les plus fréquents (Fig. 5). À Miribel-Jonage et à la RN du Haut-Rhône français, près de la moitié des espaces envahis sont localisés sur d'anciens peuplements de bois tendres (respectivement 46 et 47 %). Dans la Basse vallée de l'Ain, cette proportion s'élève à 34 %. À Miribel-Jonage, les

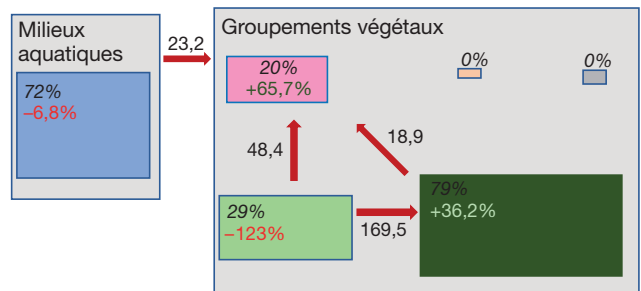
Miribel-Jonage



Basse vallée de l'Ain



Réserve naturelle du Haut-Rhône Français



- Milieux aquatiques
- Herbacées hygrophiles
- Herbacées mésophiles
- Steppes, pelouses sèches
- Bois tendres
- Bois durs

■ Échelle de surface utilisée pour chaque bloc
10 ha (sur la base des cartographies récentes)

→ 0,0 Bilan des évolutions entre deux groupes (surface en hectare, uniquement lorsqu'elle dépasse 1 ha)

Fig. 4. — Principales évolutions parmi les habitats riverains, basées sur les matrices d'évolution des surfaces des milieux aquatiques et terrestres entre deux périodes (1987 et 2021 à Miribel-Jonage, 1985 et 2022 en Basse vallée de l'Ain, 1978 et 2018 à la Réserve naturelle nationale du Haut-Rhône). Pourcentage en *italiques*: stabilité (part de la surface n'ayant pas évolué vers un autre groupe); en rouge: évolution négative de la surface du groupe; en vert: évolution positive de la surface du groupe.

espaces envahis par des espèces exotiques le sont principalement par *Robinia pseudoacacia* (68,3 %), et secondairement par *Solidago gigantea* (15,5 %) et *Buddleja davidii* (14,5 %), cette dernière est présente de façon significative uniquement dans ce site. Dans la RN du Haut-Rhône les invasions par des EEE sont le fait principalement de *Reynoutria* sp. (40,8 %), *Robinia pseudoacacia* (29,5 %) et *Solidago gigantea* (25,4 %).

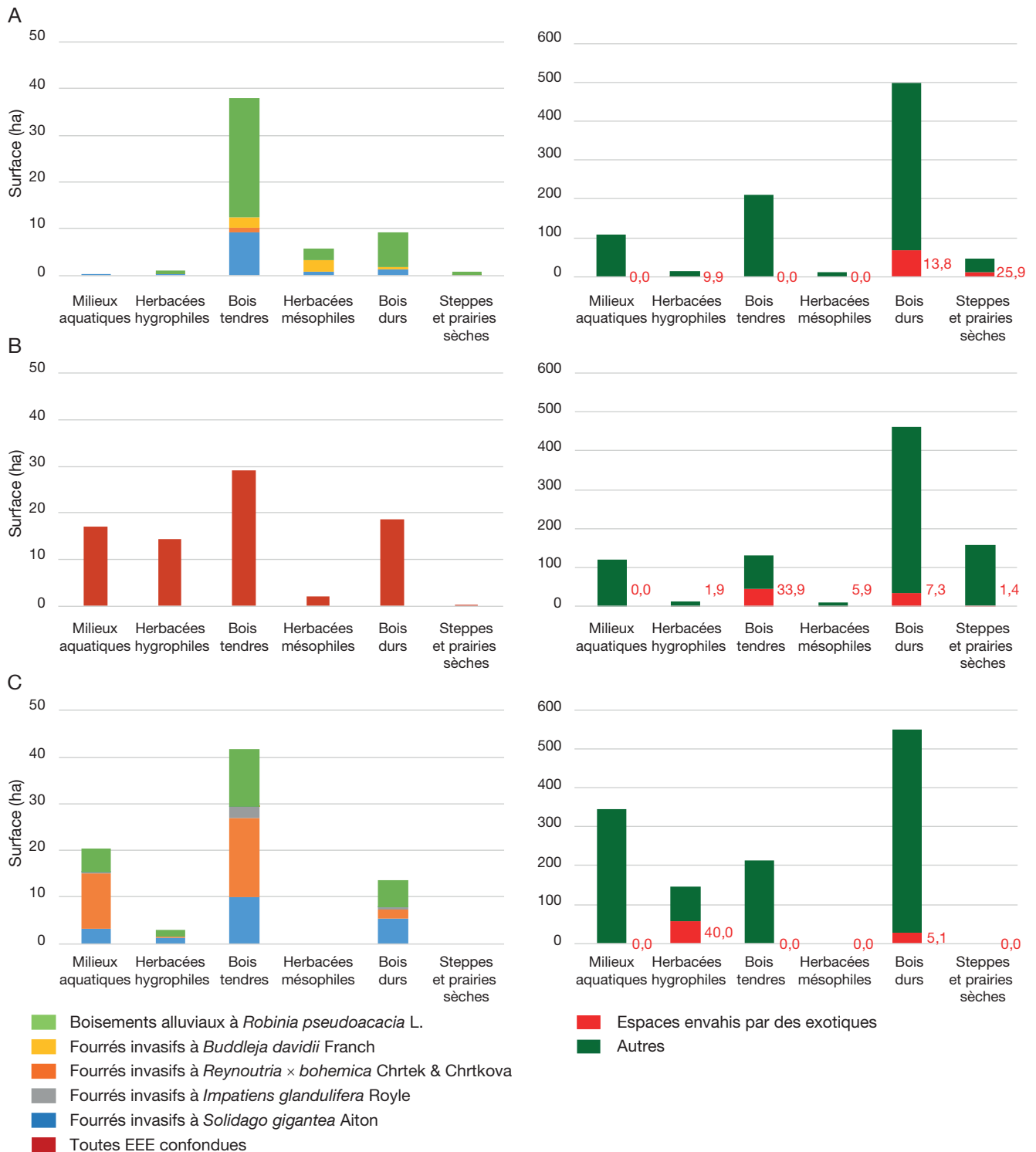


Fig. 5. — Estimations des surfaces occupées par des espèces exotiques. À gauche : situations originelles des espaces actuellement envahis par des espèces exotiques, d'après les cartographies anciennes (à Miribel-Jonage [A] et RN du Haut-Rhône français [C] : part des principales EEE observées ; en Basse vallée de l'Ain [B] : toutes EEE confondues). À droite : part relative des espaces actuellement envahis (en rouge) par des espèces exotiques dans les différents groupes d'habitat.

L'importance des espaces occupés par des EEE varie en fonction des sites et des groupements végétaux (Fig. 5). Ils dépendent également des espèces exotiques et de la façon dont elles sont classées dans les nomenclatures. Ainsi, les espaces envahis par *Reynoutria × bohemica* et *Solidago gigantea* sont

classés dans le groupement des herbacées hygrophiles. À la RN du Haut-Rhône français elles représentent même 40 % de ce groupement. Parmi les espèces exotiques ligneuses, on retrouve *Acer negundo*, dans les peuplements de bois tendres, en particulier en Basse vallée de l'Ain. Enfin la présence de

Robinia pseudoacacia est surtout manifeste à Miribel-Jonage où cette espèce occupe une part non négligeable des peuplements de bois durs et des steppes.

DISCUSSIONS

Plusieurs travaux de recherche ont été menés par le passé sur les évolutions de la végétation au niveau des milieux alluviaux du Haut-Rhône et de l'Ain :

– Marston *et al.* (1995) ont observé à partir d'une analyse diachronique, les évolutions de la plaine alluviale de l'Ain entre 1945 et 1991 sur une portion de 40 km située également en amont la confluence avec le Rhône ;

– Pautou *et al.* (1997) ont recherché les conséquences probables des aménagements hydroélectriques sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône.

Il paraît intéressant de confronter les résultats quantitatifs de notre analyse diachronique avec les conclusions de ces études précédentes, en revenant sur les trois principales tendances d'évolution mises en évidence par leurs auteurs.

ÉVOLUTION DES COMPOSITIONS FLORISTIQUES EN FAVEUR DES ESPÈCES MÉSOPHILES ET XÉROPHILES, AU DÉTRIMENT DES HYGROPHILES

Pautou *et al.* (1997) annonçaient une évolution des communautés de bois tendres avec d'une part une raréfaction des populations à *Salix alba*, *Salix viminalis* L. et *Alnus incana* (L.) Moench ; et d'autre part une progression des populations à large amplitude écologique à *Populus nigra*, *Populus alba* et *Salix eleagnos*. À Miribel-Jonage, la cartographie récente montre une prépondérance des « peupleraies sèches », huit à neuf fois plus importantes que les saulaies proprement dites ; celles-ci ne représentant plus qu'une très faible part des espaces boisés (résultats non présentés). Si les saulaies à Saules blanc semble se maintenir au sein des formations arborées des terrasses supérieures, les formations arbustives du *Salicion triandrae* ou *Salicion incanae* ont fortement régressées. On peut ainsi remarquer l'absence dans la cartographie de 2021 de l'habitat « 3240 – Rivières alpines avec végétation ripicole ligneuse à *Salix eleagnos* » précédemment observé au sein des habitats communautaires du site. Les surfaces en bois tendres et en particulier les saulaies ont diminué dans les trois sites, et de façon très marquée dans la RN du Haut-Rhône français. Ainsi la régression des saulaies riveraines, signalée par ailleurs par Pautou (1988) depuis les années 1960, a continué ces dernières décennies. D'autres études portant sur les conséquences d'une régulation des cours d'eau sur les communautés ligneuses pionnières ont donné des résultats similaires, avec une diminution globale des Salicacées (González *et al.* 2018), ou parmi ces espèces le maintien uniquement des plus tolérantes au stress hydrique telles que *Populus nigra* (Dufour *et al.* 2007).

En ce qui concerne les groupements herbacés, la diminution des communautés hygrophiles est plutôt marquée à Miribel-Jonage et en Basse Vallée de l'Ain. Les habitats de type mésophiles ont suivi une évolution similaire ; le

maintien de ces milieux est généralement lié à des actions anthropiques. À ce niveau on peut opposer d'un côté le déclin de certaines activités agricoles extensives telles que la fauche et le pâturage, et de l'autre le développement d'opérations d'écopâturage destinées localement à éviter la fermeture des milieux. Même si ces interventions compliquent l'analyse des changements de végétation en modifiant le déroulement naturel des successions végétales, il semble que dans le cas de Miribel-Jonage et de la Basse vallée de l'Ain, les communautés herbacées ont évolué significativement vers des formations plus xérophiles. En revanche l'augmentation en surface des groupements herbacées hygrophiles à la RN du Haut-Rhône français marque une tendance inverse. On peut avancer plusieurs éléments d'explication :

– une configuration particulière du Rhône, favorable au maintien des conditions humides avec notamment une grande largeur du champ d'inondation dans le secteur de Bregnier-Cordon et la faible pente du fleuve à partir de Pont-de-Groslée ;

– la position du site en amont de l'aménagement de Sault-Brenaz, mis en place en 1986 et qui a conduit à une augmentation du niveau piézométrique sur une partie importante de la réserve ;

– les propriétés texturales des sédiments, plus fins et principalement dominés par les limons, et qui confèrent aux milieux des conditions moins stressantes au plan hydrique ;

– certaines opérations de gestion (e.g., maintien des communautés d'hélophytes au niveau du méandre du Saugéy).

PROGRESSION DES PEUPELEMENTS DE BOIS DURS MÉSOPHILES

Cette progression est marquée à Miribel-Jonage et dans la RN du Haut-Rhône français. Elle traduit pour l'essentiel une évolution des peuplements de bois tendres, ainsi que dans une moindre mesure des communautés herbacées hygrophiles ou mésophiles, vers des stades plus matures. Cette évolution vers la forêt alluviale de bois dur constitue les stigmates de l'incision du lit. Dans le cas de la Basse vallée de l'Ain une évolution des communautés de bois tendre vers des communautés de bois durs est également observée, mais ces dernières ont également évolué vers des steppes et des pelouses calcaires, probablement en lien avec des conditions d'humidité du sol plus limitées que pour les deux autres sites. Les opérations d'écopâturage déjà évoquées peuvent expliquer le maintien de ces formations à un stade herbacé ou arbustif. Il convient également de considérer les travaux de restauration des pelouses sèches par broyage et bucheronnage réalisés dans le cadre des document d'objectifs des sites Natura 2000, aussi bien en Basse Vallée de l'Ain (Favre & Greff 2005) qu'à Miribel Jonage (ECOSPHÈRE 2009). Sans ces interventions, l'augmentation des surfaces des bois durs dans ces deux sites seraient probablement bien plus marquée. Même si la distinction n'est pas toujours donnée entre bois tendres et bois durs, plusieurs travaux ont mis en évidence, en lien avec les modifications du régime hydrologique, une progression globale des formations arborées (Garófano-Gómez *et al.* 2017 ; Kui *et al.* 2017) ou une

homogénéisation au sein de ces communautés (Dufour *et al.* 2007; Breton *et al.* 2023).

L'évolution vers des conditions plus xérophiles entraîne également un glissement au sein des bois durs, avec une progression manifeste de formations boisées déconnectées de la nappe et donc non spécifiques des milieux alluviaux. On peut citer notamment les groupements à Chênaies pubescentes, ainsi que dans le cas de Miribel-Jonage la Hêtraie-chênaie sessiliflore-charmaie à Prêle d'hiver et la Chênaie sessiliflore-charmaie sèche à Laïche blanche (Renaux *et al.* 2023). Pour ce site, près de 7 % des peuplements classés en bois durs correspondent à des forêts déconnectées; cette proportion s'élève à 37 % en Basse vallée de l'Ain. Il n'en a pas été observé à la réserve naturelle nationale du Haut-Rhône. Il faut aussi noter que de nombreuses peupleraies noires sur substrats grossier classées en bois tendres peuvent également être déconnectées de la nappe alluviale.

PROGRESSION DE POPULATIONS MONOPOLISTES ET DES POPULATIONS NITRATOPHILES

Pautou *et al.* (1997) prévoyaient une explosion démographique de certaines espèces (sans faire de distinction entre exotiques et natives). Les raisons invoquées sont l'établissement de nouvelles successions végétales sur des espaces qui ne subissent plus de perturbations, et une disponibilité plus importante en nutriments et matières organiques. Parmi les exotiques citées par ces auteurs, on peut confirmer la présence massive d'*Acer negundo*, *Solidago gigantea*, *Impatiens glandulifera* et de *Reynoutria* sp. Les cartographies récentes de Miribel-Jonage et de la RN du Haut-Rhône français indiquent que les milieux envahis par des espèces exotiques sont majoritairement localisés au niveau d'anciens peuplements de bois tendres, ce qui semble confirmer notre hypothèse initiale sur la sensibilité aux invasions de ces milieux situés à un niveau intermédiaire de perturbations (Davis *et al.* 2000). Les deux cortèges d'espèces exotiques envahissantes les plus importants en surface sont :

- les formations à *Reynoutria* sp. et *Solidago gigantea* parmi les communautés herbacées hygrophiles;
- les boisements à *Acer negundo* au sein des communautés de bois tendres à *Salix alba*, ou à *Robinia pseudoacacia*.

Dans la RN du Haut-Rhône français, la présence de Saules blancs disséminés et sénescents au sein de peuplements envahis par des renouées pose question. Il s'agit probablement d'anciennes saulaies qui ne parviennent pas à se renouveler. Il est difficile dans ce cas de dissocier les conséquences d'une disparition progressive de la dynamique fluviale sur les assemblages floristiques, des effets de la présence massive d'espèces exotiques pouvant induire un blocage successional.

Les travaux cartographiques récents n'ont pas révélé la présence de nouvelles espèces exotiques qui n'avaient pas déjà été relevées dans les cartographies anciennes. Il convient de rappeler certains aspects méthodologiques : qu'il s'agisse des cartographies anciennes ou récentes, les éléments cartographiés ont une surface relativement importante (au moins 10 m²), et les intitulés des typologies utilisées se caractérisent par la

présence d'un faible nombre d'espèces caractéristiques et dominantes (généralement une ou deux). De nombreuses espèces exotiques décrites par ailleurs et considérées émergentes au niveau de ces milieux (e.g., Concept-Cours-d'EAU-SCOP & TERE0 2016; Anonyme 2023) ne correspondent pas à ces critères; il n'est donc pas étonnant de ne pas les retrouver au niveau des cartographies des végétations étudiées.

QUELS IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Pautou *et al.* (1997) estimaient que le changement climatique allait amplifier les modifications des conditions écologiques et accélérer les évolutions des cortèges floristiques évoquées précédemment. L'augmentation des températures observées ces dernières décennies (de l'ordre de 1,3 °C à l'échelle du Haut-Rhône depuis 1960, d'après BRLi [2023]) a pu aggraver les périodes de stress hydrique et expliquer au moins en partie la progression des formations xériques et de certains peuplements à bois durs observée dans le cadre de notre étude. L'expansion des espèces tolérantes à la sécheresse au niveau des écosystèmes rivulaires a été mise en évidence dans plusieurs autres études et contextes (Kominoski *et al.* 2013), même si ces travaux ne distinguent pas parmi les éléments d'explication les effets du changement climatique de ceux de la régulation des cours d'eau. Les modifications du climat s'observent également au niveau de l'hydrologie du fleuve avec des impacts à la fois nombreux et complexes. L'augmentation des températures, les évolutions des régimes de précipitations, et consécutivement l'augmentation de l'évapotranspiration potentielle, la diminution du manteau neigeux et le recul glaciaire ont des effets sur le régime hydrologique saisonnier. Au niveau du Haut-Rhône qui bénéficie d'apports glaciaire, nival et pluvial ces évolutions sont dépendantes des affluents. En se basant sur différents travaux publiés sur l'impact du changement climatique sur l'hydrologie (notamment Schneider *et al.* [2011]; Ruiz-Villanueva *et al.* [2015]; BRLi [2023]), il est difficile à l'échelle de nos sites d'étude et sur les dernières décennies, de dégager d'autre tendance significative qu'une diminution globale des débits estivaux. À ce niveau aussi, l'évolution récente du climat a pu accentuer l'assèchement des milieux et la régression des formations végétales hygrophiles.

CONCLUSION

Notre analyse comparative montre que les évolutions les plus significatives au sein des communautés végétales révèlent surtout des changements de conditions abiotiques. Comparativement, l'importance des invasions végétales sur l'évolution des cortèges floristiques n'apparaît pas de façon évidente.

Les effets de la régulation des cours d'eau sur la dynamique fluviale sont constatés premièrement par une plus faible ampleur de la bande active et une réduction des formations de bois tendre, et deuxièmement par une augmentation des formations ligneuses à bois durs et de formations steppiques sur substrat grossier. Il apparaît que les saulaies blanches, formations végétales caractéristiques des milieux rivulaires,

régressent de façon préoccupante, à un rythme tel que leur disparition à court ou moyen terme n'est sans doute pas un scénario à exclure. D'une part, elles ne bénéficient plus que partiellement des conditions de dynamiques fluviales nécessaires à leur renouvellement. D'autre part, le long du chenal principal où elles pourraient encore se maintenir, elles subissent une concurrence importante des EEE, en particulier de *Reynoutria* sp. et *Acer negundo*.

Les conclusions apportées sur le développement des EEE restent partielles. Nous avons observé des cas à la fois anciens et récents de populations exotiques dominantes, massives, sur des surfaces importantes ; cependant la mise en évidence d'une dynamique de ces formations basée sur la comparaison des surfaces entre les deux dates est délicate, faute d'une typologie des végétations homogène. Sous ces réserves, il semble possible d'opposer deux tendances d'évolution, avec d'un côté une régression des milieux et des conditions environnementales qui sont favorables aux invasions végétales (à relier à la régulation des cours d'eau, à la diminution des perturbations et à la diminution des conditions hygrophiles), et de l'autre, au sein de ces milieux perturbés encore présents, une importance croissante des EEE.

Les changements au niveau des formations végétales alluviales sont manifestes et correspondent bien aux scénarios envisagés lors des études floristiques réalisées sur ces milieux il y a déjà plusieurs décennies. À l'avenir on peut supposer que d'autres facteurs environnementaux seront déterminants. En particulier, il faudra tenir compte des dépérissements et mortalités observés actuellement sur *Fraxinus excelsior* L. consécutifs à la Chalarose (*Hymenoscyphus fraxineus* (T.Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya, 2014). Les nombreuses frênaies affectées représentent des surfaces très importantes ; on y observe de larges trouées et un développement massif de la strate arbustive composée d'essences ligneuses diverses. Il n'est pas à exclure dans certaines conditions un développement important d'EEE tels que *Robinia pseudoacacia* ou *Acer negundo* pouvant à terme dominer la strate arborescente. Enfin, il est évident que les changements climatiques et les effets probables sur les régimes hydrologiques, en particulier la régression de l'aquifère et la baisse du niveau d'étiage, auront des effets sur la végétation rivulaire. Les formations végétales à caractère hygrophile, déjà en phase de régression risquent de disparaître ou au mieux ne pourront se maintenir que sur une bande étroite à proximité des cours d'eau. D'une manière générale les modifications du milieu vont fragiliser les espèces natives et créer des opportunités pour certaines EEE ; on peut donc s'attendre à une progression de ces espèces. Même si d'autres parmi les natives peuvent également trouver dans ces évolutions des conditions favorables à leur expansion, notamment le Peuplier noir qui présente une grande amplitude écologique et une capacité à coloniser des milieux moins hygrophiles. Il faut aussi s'attendre à un développement de formations mésophiles ou xérophiles (telles que les chênaies pubescentes) qui ne sont pas spécifiques des communautés alluviales. Il serait hasardeux d'aller plus loin dans des prévisions, mais on ne peut écarter des évolutions des dynamiques végétales de plus

grande ampleur et à plus court terme comparées à celles observées ces dernières décennies.

S'il est nécessaire de préserver les milieux rivulaires face aux changements en cours, il faut admettre que les moyens d'y parvenir sont souvent limités. Les conséquences des changements climatiques sont pour la plupart inévitables, fortement impactantes vis-à-vis des communautés biologiques et difficilement atténuables ; et il n'est pas simple de mettre en balance la préservation des milieux rivulaires avec les enjeux liés à la régulation des cours d'eau (protection des biens et des personnes, production d'hydroélectricité). Il ne faut pas cependant sous-estimer les capacités d'adaptation et de résilience des espèces et des communautés. La couverture végétale évoluera probablement vers des formes plus homogènes et plus arborées. Plus que d'évaluer la place et le rôle qu'auront les espèces exotiques au sein de ces nouvelles communautés, il sera surtout important à l'avenir de savoir de quelle façon les fonctions écologiques associées à ces milieux (régulation des crues, stabilisation des berges, dépollution, etc.) seront préservées ou modifiées.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse qui a financé cette étude, et en particulier François Chambaud pour son appui tout au long de ce travail. Ils remercient également Philippe Janssen, ainsi que les deux rapporteurs Éric Tabacchi et Nicolas Blanchin, pour leur relecture et leurs remarques constructives qui ont contribué à l'amélioration de l'article.

RÉFÉRENCES

- ANONYME 2023. — *Synthèse des ateliers territoriaux réalisés dans le cadre de la préfiguration d'un plan de gestion EEE sur le Rhône, Plan Rhône-Saône – Réseau d'acteurs des espaces naturels Rhône & Saône*. Conservatoire d'espaces naturels, Lyon, 29 p.
- ALPERT P., BONE E. & HOLZAPFEL C. 2000. — Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3 (1): 52-66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- AMOROS C. & WADE P. 1996. — Ecological successions, in PETTS G. E. & AMOROS C. (éds), *The Fluvial Hydrosystems*. Springer, Heidelberg: 211-241.
- BOTTOLIER-CURTET M. 2010. — *Conséquences des invasions végétales sur le fonctionnement des écosystèmes riverains fluviaux*. Université Paul Sabatier-Toulouse III, 245 p.
- BOUCARD É., REICH M. & VOIRIN M., 2022. — *Cartographies des habitats naturels et espèces végétales du site Natura 2000 « Basse vallée de l'Ain confluence Ain Rhône » – Mosaïque Environnement*. Syndicat de la Rivière Ain Aval et ses Affluents, Ambérieu-en-Bugey, 197 p. + annexes + atlas cartographique.
- BRETON V., GIREL J. & JANSSEN P. 2023. — Long-term changes in the riparian vegetation of a large, highly anthropized river: Towards less hygrophilous and more competitive communities. *Ecological Indicators* 155: 111015. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111015>
- BRLI 2023. — *Étude de l'hydrologie du fleuve Rhône sous changement climatique*. Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, Lyon, 298 p.
- CATFORD J. A., DOWNES B. J., GIPPEL C. J. & VESK P. A. 2011. — Flow regulation reduces native plant cover and facilitates exotic

- invasion in riparian wetlands. *Journal of Applied Ecology* 48 (2): 432-442. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01945.x>
- CONCEPT-COURS-D'EAU.SCOP & TERE0 2016. — *Savoirs et savoir-faire sur les populations exotiques envahissantes végétales et animales et préconisations pour la mise en œuvre des SDAGE (réf. 062)*. Tome 2, vol. 3. Agence de l'eau Rhône-Méditerranée Corse, Lyon, 60 p.
- CORENBLIT D., TABACCHI E., STEIGER J. & GURNELL A. M. 2007. — Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: a review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* 84 (1-2): 56-86. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.05.004>
- CORENBLIT D., STEIGER J., TABACCHI E., GONZÁLEZ E. & PLANTY TABACCHI A. M. 2014. — Ecosystem engineers modulate exotic invasions in riparian plant communities by modifying hydrogeomorphic connectivity. *River Research and Applications* 30 (1): 45-59. <https://doi.org/10.1002/rra.2618>
- DAVIS M. A., GRIME J. P. & THOMPSON K. 2000. — Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88 (3): 528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- DUFOUR S., BARSOUM N., MULLER E. & PIÉGAY H. 2007. — Effects of channel confinement on pioneer woody vegetation structure, composition and diversity along the River Drôme (SE France). *Earth Surface Processes and Landforms* 32 (8): 1244-1256. <https://doi.org/10.1002/esp.1556>
- ECOSPHERE 2009. — *Site Natura 2000 de Miribel-Jonage – Documents d'Objectifs*. Direction départementale de l'Agriculture et de la Forêt du Rhône, Lyon, 193 p.
- FAVRE E. & GREFF N. 2005. — *Document d'objectifs Natura 2000 (Sites n° FR8201645 et FR8201653) – Milieux alluviaux de la basse vallée de l'Ain*. SBVA, Blyes, 69 p.
- FOLCHER C. 2018. — *Cartographie des habitats naturels et semi-naturels de la réserve naturelle nationale du Haut Rhône français: association Nature Nord Isère Lo Parvi*. Syndicat du Haut-Rhône, Yenne, 378 p.
- FUSTEC J., LODÉ T., LE JACQUES D. & CORMIER J. 2001. — Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshwater Biology* 46 (10): 1361-1371. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00756.x>
- GARÓFANO-GÓMEZ V., MARTÍNEZ-CAPEL F., BERTOLDI W., GURNELL A., ESTORNELL J. & SEGURA-BELTRÁN F. 2013. — Six decades of changes in the riparian corridor of a Mediterranean river: a synthetic analysis based on historical data sources. *Ecology* 94 (4): 536-553. <https://doi.org/10.1002/eco.1330>
- GARÓFANO-GÓMEZ V., METZ M., EGGER G., DÍAZ-REDONDO M., HORTOBÁGYI B., GEERLING G., CORENBLIT D. & STEIGER J. 2017. — Vegetation succession processes and fluvial dynamics of a mobile temperate riparian ecosystem: the lower Allier River (France). *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 23 (3): 187-202. <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.11805>
- GIREL J. & PAUTOU G. 1986. — La végétation de la basse Plaine de l'Ain: organisation spatiale et évolution. *Documents de cartographie écologique* 29: 75-96.
- GONZÁLEZ E., MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ V., SHAFROTH P. B., SHER A. A., HENRY A. L., GARÓFANO-GÓMEZ V. & CORENBLIT D. 2018. — Regeneration of Salicaceae riparian forests in the Northern Hemisphere: a new framework and management tool. *Journal of Environmental Management* 218: 374-387. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.069>
- HOLLE B. VON 2005. — Biotic resistance to invader establishment of a southern Appalachian plant community is determined by environmental conditions. *Journal of Ecology* 93 (1): 16-26. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00946.x>
- HOOD W. G. & NAIMAN R. J. 2000. — Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology* 148 (1): 105-114. <https://doi.org/10.1023/A:1009800327334>
- JANSEN P., STELLA J. C., PIÉGAY H., RÄPPLÉ B., PONT B., FATON J.-M., CORNELISSEN J. H. C. & EVETTE A. 2020. — Divergence of riparian forest composition and functional traits from natural succession along a degraded river with multiple stressor legacies. *Science of the Total Environment* 721: 137730. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137730>
- KOMINOSKI J. S., SHAH J. J. F., CANHOTO C., FISCHER D. G., GILING D. P., GONZÁLEZ E., GRIFFITHS N. A., LARRAÑAGA A., LEROY C. J. & MINEAU M. M. 2013. — Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11 (8): 423-432. <https://doi.org/10.1890/120056>
- KUI L., STELLA J. C., SHAFROTH P. B., HOUSE P. K. & WILCOX A. C. 2017. — The long-term legacy of geomorphic and riparian vegetation feedbacks on the dammed Bill Williams River, Arizona, USA. *Ecology* 98 (4): e1839. <https://doi.org/10.1002/eco.1839>
- LÉVÊQUE C., MOUNOLOU J.-C., PAVÉ A. & SCHMIDT-LAINÉ C. 2010. — À propos des introductions d'espèces: écologie et idéologies. *Études rurales* (1): 219-234.
- LIÉBAULT F. & PIÉGAY H. 2002. — Causes of 20th century channel narrowing in mountain and piedmont rivers of southeastern France. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group* 27 (4): 425-444. <https://doi.org/10.1002/esp.328>
- LOUVEL J., GAUDILLAT V. & PONCET L. 2013. — *EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce*. MNHN-DIREV-SPN, MEDDE, Paris, 289 p.
- MARSTON R. A., GIREL J., PAUTOU G., PIÉGAY H., BRAVARD J.-P. & ARNESON C. 1995. — Channel metamorphosis, floodplain disturbance, and vegetation development: Ain River, France. *Geomorphology* 13 (1-4): 121-131. [https://doi.org/10.1016/0169-555X\(95\)00066-E](https://doi.org/10.1016/0169-555X(95)00066-E)
- MIKULOVÁ K., JAROLÍMEK I., ŠIBÍK J., BACIGÁL T. & ŠIBÍKOVÁ M. 2020. — Long-term changes of softwood floodplain forests – did the disappearance of wet vegetation accelerate the invasion process? *Forests* 11 (11): 1218. <https://doi.org/10.3390/f1111218>
- MORTENSON S. G. & WEISBERG P. J. 2010. — Does river regulation increase the dominance of invasive woody species in riparian landscapes? *Global Ecology and Biogeography* 19 (4): 562-574. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00533.x>
- NAIMAN R. J., DECAMPS H. & MCCLAIN M. E. 2005. — *Riparia: Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier, Burlington, 448 p. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[353:FL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[353:FL]2.0.CO;2)
- PAUTOU G. 1988. — Perturbations anthropiques et changements de végétation dans les systèmes fluviaux. L'organisation du paysage fluvial rhodanien entre Genève et Lyon. *Documents de cartographie écologique* 31: 73-96.
- PAUTOU G., GIREL J., LACHET B. & AIN G. 1979. — Recherches écologiques dans la vallée du Haut-Rhône français. *Documents de cartographie écologique* 22: 5-63.
- PAUTOU G., GIREL J. & BOREL J.-L. 1992. — Initial repercussions and hydroelectric developments in the French Upper Rhone Valley: a lesson for predictive scenarios propositions. *Environmental Management* 16 (2): 231-242. <https://doi.org/10.1007/BF02393828>
- PAUTOU G., GIREL J., PEIRY J., HUGHES F., RICHARDS K., FOUS-SADIER R., GARGUET-DUPOURT B., HARRIS T. & BARSOUM N. 1996. — Les changements de végétation dans les hydrosystèmes fluviaux: l'exemple du Haut-Rhône et de l'Isère dans le Gresivaudan. *Revue d'écologie alpine* 3: 41-66.
- PAUTOU G., PONSERO A. & JOUANNAUD P. 1997. — Les changements de biodiversité dans les interfaces alluviales. Application à la plaine d'inondation du Rhône entre Genève et Lyon et à la réserve naturelle du marais de Lavours. *Revue d'écologie alpine* 4: 35-63.
- RENAUX B., LE GLOANEC V., LE HENAFF P.-M. & BIANCHIN N. 2023. — *Végétations forestières du Massif central – Catalogue*

- phytosociologique*. Conservatoire botanique national du Massif central, Chavaniac-Lafayette, 480 p.
- RUIZ-VILLANUEVA V., STOFFEL M., BUSSI G., FRANCÉS F. & BRÉTHAUT C. 2015. — Climate change impacts on discharges of the Rhone River in Lyon by the end of the twenty-first century: model results and implications. *Regional Environmental Change* 15: 505-515. <https://doi.org/10.1007/s10113-014-0707-8>
- SACCONI P., PAGÈS J. P., GIREL J., BRUN J. J. & MICHALET R. 2010. — *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics. *New Phytologist* 187 (3): 831-842. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03289.x>
- SCHNEIDER C., FLÖRKE M., GEERLING G., DUEL H., GRYGORUK M. & OKRUSZKO T. 2011. — The future of European floodplain wetlands under a changing climate. *Journal of Water and Climate Change* 2 (2-3): 106-122. <https://doi.org/10.2166/wcc.2011.020>
- SCHNITZLER A. 1997. — River dynamics as a forest process: interaction between fluvial systems and alluvial forests in large European river plains. *The Botanical Review* 63: 40-64. <https://doi.org/10.1007/BF02857917>
- SCHNITZLER A., HALE B. W. & ALSUM E. M. 2007. — Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. *Biological Conservation* 138 (1-2): 146-156. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.010>
- SHEA K. & CHESSON P. 2002. — Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (4): 170-176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- TABACCHI E. & PLANTY-TABACCHI A. M. 2003. — Recent changes in riparian vegetation: possible consequences on dead wood processing along rivers. *River Research and Applications* 19 (3): 251-263. <https://doi.org/10.1002/rra.755>
- TABACCHI E., PLANTY-TABACCHI A. M., ROQUES L. & NADAL E. 2005. — Seed inputs in riparian zones: implications for plant invasion. *River Research and Applications* 21 (2-3): 299-313. <https://doi.org/10.1002/rra.848>
- TABACCHI E., GONZALEZ E., CORENBLIT D., GARÓFANO-GÓMEZ V., PLANTY-TABACCHI A. M. & STEIGER J. 2019. — Species composition and plant traits: characterization of the biogeomorphological succession within contrasting river corridors. *River Research and Applications* 35 (8): 1228-1240. <https://doi.org/10.1002/rra.3511>
- TENA A., PIÉGAY H., SEIGNEMARTIN G., BARRA A., BERGER J., MOURIER B. & WINIARSKI T. 2020. — Cumulative effects of channel correction and regulation on floodplain terrestrialisation patterns and connectivity. *Geomorphology* 354: 107034. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2020.107034>
- TICKNER D. P., ANGOLD P. G., GURNELL A. M. & MOUNTFORD J. O. 2001. — Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts. *Progress in Physical Geography* 25 (1): 22-52. <https://doi.org/10.1177/030913330102500102>
- VALÉRY L., FRITZ H., LEFEUVRE J.-C. & SIMBERLOFF D. 2008. — In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* 10 (8): 1345-1351. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9209-7>
- VÁZQUEZ-TARRÍO D., TAL M., CAMENEN B. & PIÉGAY H. 2019. — Effects of continuous embankments and successive run-of-the-river dams on bedload transport capacities along the Rhône River, France. *Science of the Total Environment* 658: 1375-1389. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.109>
- WARD J., TOCKNER K., ARSCOTT D. B. & CLARET C. 2002. — Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47 (4): 517-539. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x>
- ZAJĄC A., TOKARSKA-GUZIŁ B. & ZAJĄC M. 2011. — The role of rivers and streams in the migration of alien plants into the Polish Carpathians. *Biodiversity Research and Conservation* 23:43-56. <https://doi.org/10.2478/v10119-011-0012-z>

Soumis le 24 novembre 2023;
 accepté le 26 février 2024;
 publié le 16 octobre 2024.

ANNEXES

ANNEXE 1. — Harmonisation des nomenclatures des cartographies de Miribel-Jonage. Regroupement des intitulés utilisés par Girel (comm. pers.) pour la cartographie ancienne et des habitats de la typologie EUNIS utilisés par Acer Campestre (comm. pers.) pour la cartographie récente.

Niveau typologique 1	Niveau typologique 2	1987	2020
Espaces artificialisés	Eaux (étangs, canaux, etc.)	Plans d'eau artificiels, canaux	Eaux dormantes de surface (C1, C1.2, C1.142, C1.221, C1.231, C1.25, C1.33)
	Terres agricoles	Grandes cultures (blé, maïs, orge, sorgho, etc.) Pépinières	Monocultures intensives (I1.1), Bocages (X10) Cultures mixtes des jardins maraîchers et horticulture (I1.2) Terres arables à monocultures extensives (extensives (I.3))
	Plantations ligneux	Plantations ligneux	Plantations forestières très artificielles de feuillus caducifoliés (G1.C) et de conifères (G3.F)
	Autres milieux artificialisés	Groupements herbacées de recolonisation des milieux neufs (friches industrielles, dépôts, gravières, etc.)	Végétations herbacées anthropiques (E5.1, E5.12) Bâtiments des villes et des villages (J1) Réseaux routiers (J4.2) Pâturages abandonnés (E2.13)
Habitats riverains	Milieux aquatiques	Eaux courantes Sol nu (dépôts sableux, dépôts de graviers et galets alluviaux)	Berges périodiquement inondées à végétation pionnière et éphémère (C3.51, C3.511, C3.513, C3.53)
	Herbacées hygrophiles	Phragmitaies aquatiques et semi-aquatiques Phragmitaies semi-aquatiques à <i>Carex</i> L. (anciens lits) Cariçaie à <i>Carex elata</i> All. en touradons Cariçaie à <i>Carex riparia</i> Curtis et <i>Carex acutiformis</i> Ehrh. Prairie à Joncs et Molinie Phragmitaie à <i>Carex acutiformis</i> et <i>Equisetum hyemale</i> L. sur dépôts sableux Prairies à hautes herbes (<i>Solidago</i> L., <i>Filipendula</i> Mill., <i>Lysimachia</i> L., etc.)	Roselières et formations de bordure à grands héliophytes autres que les roseaux (C3.21, C3.22, C3.231, C3.28) Formations à grandes cypéracées normalement sans eau libre (D5.212, D5.216, D5.218) Prairies eutrophes et mésotrophes humides ou mouilleuses (E3.44) Lisières et prairies humides ou mouilleuses à grandes herbacées et à fougères (E5.41, E5.43)
	Herbacées mésophiles	Groupements herbacés influencés par les activités humaines	Pâturages permanents mésotrophes et prairies post-pâturage (E2.1, E2.13, E2.111, E2.112) Prairies de fauche de basse et moyenne altitudes (E2.2, E2.221)
	Steppes	Pelouse à <i>Bromus erectus</i> Huds. Pelouse écorchées à <i>Teucrium</i> L. divers et <i>Fumana procumbens</i> (Dunal) Gren. & Godr. Steppes et lisières à <i>Hypericum</i> L. Steppe à <i>Oenothera biennis</i> L. et espèces rudérales	Gazons eurosibériens sur débris rocheux (E1.11) Pelouses calcaires vivaces et steppes riches en bases (E1.26, E1.264, E1.27, E1.271) Ourlets forestiers thermophiles (E5.2, E5.22)
	Bois tendres	Saussaie à <i>Salix purpurea</i> L. (anciens bras) Groupement bas à Orme (<i>Ulmus minor</i> Mill.) Sausaie ripariale à saules arbustifs divers (<i>Salix viminalis</i> L., <i>Salix triandra</i> L., etc.) Landé dense à <i>Salix purpurea</i> et arbustes divers sur dépôts sableux épais Saulaie ripariale à Saules blancs Groupement à saules blancs et peuplier noir sur sols sableux profonds Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. Aulnaie à <i>Alnus incana</i> (L.) Moench et <i>Alnus glutinosa</i> en mélange avec <i>Salix alba</i> L. Aulnaie à <i>Alnus incana</i> sur sables Ripisylves à Saules blancs, Aulnes, Ormes, Frênes, Peupliers noirs et Robiniers Frênaie à Aulnes, Peupliers blancs, Merisier (<i>Prunus padus</i> L.), ou peupliers noirs Bois de peupliers noirs dominants avec sous bois à <i>Salix alba</i> , en mélange avec Peupliers blancs, à <i>Equisetum hyemale</i> ou avec sous bois à arbustes variés Bois secs à Peuplier noir sur graviers, arbres peu nombreux sur sous bois à épineux, éventuellement avec Robinier ou Bouleaux	Fourrés à Saule à trois étamines et à Osier blanc (F9.121) Sausaies marécageuses occidentales à Saule cendré (F9.211) Saulaies riveraines (G1.11, G1.111) Aulnaies marécageuses méso-eutrophes (G1.411) Forêts riveraines à <i>Fraxinus</i> L. et <i>Alnus</i> Mill., sur sol inondés par les crues mais drainés aux basses eaux (G1.21)

ANNEXE 1. — Suite.

Niveau typologique 1	Niveau typologique 2	1987	2020
Habitats riverains	Bois durs	Frenaie à Orme Frenaie à Chêne pédonculé et Orme	Fourrés médio-européens sur sols riches (F3.11, F3.112) Fourrés atlantiques sur sols pauvres (F3.131) Fourrés à <i>Corylus</i> L. (F3.17) Grandes forêts alluviales médio-européennes (G1.221) Chênaies à <i>Quercus pubescens</i> Willd. occidentales et communautés apparentées (G1.71) Plantations de <i>Robinia</i> L. (G1.C3)

ANNEXE 2. — Harmonisation des nomenclatures des cartographies de la Basse vallée de l'Ain. Regroupement des intitulés utilisés par Girel & Pautou (1986) pour la cartographie ancienne et des habitats de la typologie EUNIS utilisés par Boucard *et al.* (2022) pour la cartographie récente.

Niveau typologique 1	Niveau typologique 2		1985	2021
Espaces artificialisés	Eaux (étangs, canaux, etc.)	Plans d'eau artificiels		Eaux dormantes de surface (C1) Lacs, étangs et mares mésotrophes permanents (C1.221, C1.224, C1.23, C1.2414, C1.2414, C1.25)
	Terres agricoles	Cultures diverses Cultures à but cynergetique		Monocultures intensives (I1.1) Friches, jachères ou terres arables récemment abandonnées (I1.5, I1.53) Prairies améliorées, réensemencées et fortement fertilisées, y compris les terrains de sport et les pelouses ornementales (E2.6)
	Plantations ligneux	Peupleraie plantée à <i>Solidago gigantea</i> Aiton		Plantations forestières très artificielles de feuillus caducifoliés (G1.C, G1.C1) Plantations de conifères indigènes (G3.F1) Petits bois anthropiques de feuillus caducifoliés (G5.2)
	Autres milieux artificialisés	Sol nu en voie de colonisation (sablères, dépôts, etc.)		Pelouses des parcs (E2.64) Prairies mésiques non gérées (E2.7) Prairies eutrophes et mésotrophes humides ou mouilleuses (E3.4, jardin) Communautés d'espèces rudérales des constructions rurales récemment abandonnées (E5.13) Haies (FA), Bâtiments des villes et des villages (J1) Stations d'épuration des eaux usées et bassins de décantation (J6.31)
Habitats riverains	Milieux aquatiques	Eaux courantes Sol nu (dépôts sableux, dépôts de graviers et galets alluviaux)		Cours d'eau permanents, non soumis aux marées, à écoulement turbulent et rapide (C2.2) Cours d'eau permanents non soumis aux marées, à débit régulier (C2.33, C2.34) Bancs de graviers nus des rivières (C3.62)
	Herbacées hygrophiles	Groupements à <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. et <i>Scirpus lacustris</i> L. Phragmitaies monosspécifiques et faciès à <i>Typha latifolia</i> L. Phragmitaies à <i>Carex</i> L. Phragmitaies à <i>Urtica dioica</i> L. et <i>Convolvulus sepium</i> L. Cariçaies à <i>Carex elata</i> All. Cariçaies à <i>Carex riparia</i> Curtis, <i>Carex gracilis</i> Curtis. Landes à <i>Salix cinerea</i> L. Groupements à <i>Melilotus alba</i> Medik. Groupements à <i>Phalaris arundinacea</i> L. Cladiaie à <i>Cladium mariscus</i> (L.) Pohl		Formations à petits héliophytes des bords des eaux à débit rapide (C3.11) Roselières et formations de bordure à grands héliophytes autres que les roseaux (C3.21, C3.26, C3.29) Cariçaies à Laïche des rives et communautés apparentées (D5.212) Prairies eutrophes et mésotrophes humides ou mouilleuses (E3.4) Écrans ou rideaux rivulaires de grandes herbacées vivaces (E5.411, E5.412)
	Herbacées mésophiles	Pelouse à <i>Bromus erectus</i> Huds. Prairies à <i>Poa trivialis</i> L. et <i>Dactylis glomerata</i> L. Groupement à <i>Oenothera biennis</i> L. sur labour abandonné		Prairies mésiques non gérées (E2.7)
	Steppes	Pelouse à <i>Fumana procumbens</i> (Dunal) Gren. & Godr.		Végétations ouvertes des substrats sableux et rocheux continentaux (E1.11, E1.12) Pelouses semi-sèches calcaires subatlantiques (E1.26) Pelouses calcaires subatlantiques très sèches (E1.27, E1.272)
	Bois tendres	Aunaie à <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. et <i>Carex</i> Aunaie mixte à <i>Alnus incana</i> (L.) Moench et <i>Alnus glutinosa</i> Saussaie à <i>Salix viminalis</i> L. et <i>Salix triandra</i> L. Saussaie à <i>Salix alba</i> L. et <i>Carex acutiformis</i> Ehrh. Saussaie à <i>Salix purpurea</i> L. Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Impatiens glandulifera</i> Royle Saussaie à <i>Salix alba</i> et <i>Phalaris</i> L.		Fourrés ripicoles orogéniques (F9.11) Fourrés ripicoles planitiaires et collinéennes à <i>Salix</i> (F9.12) Saulaies riveraines (G1.11) Forêts riveraines à <i>Fraxinus</i> et <i>Alnus</i> , sur sols inondés par les crues mais drainés aux basses eaux (G1.21) Forêts riveraines méditerranéennes (G1.3)

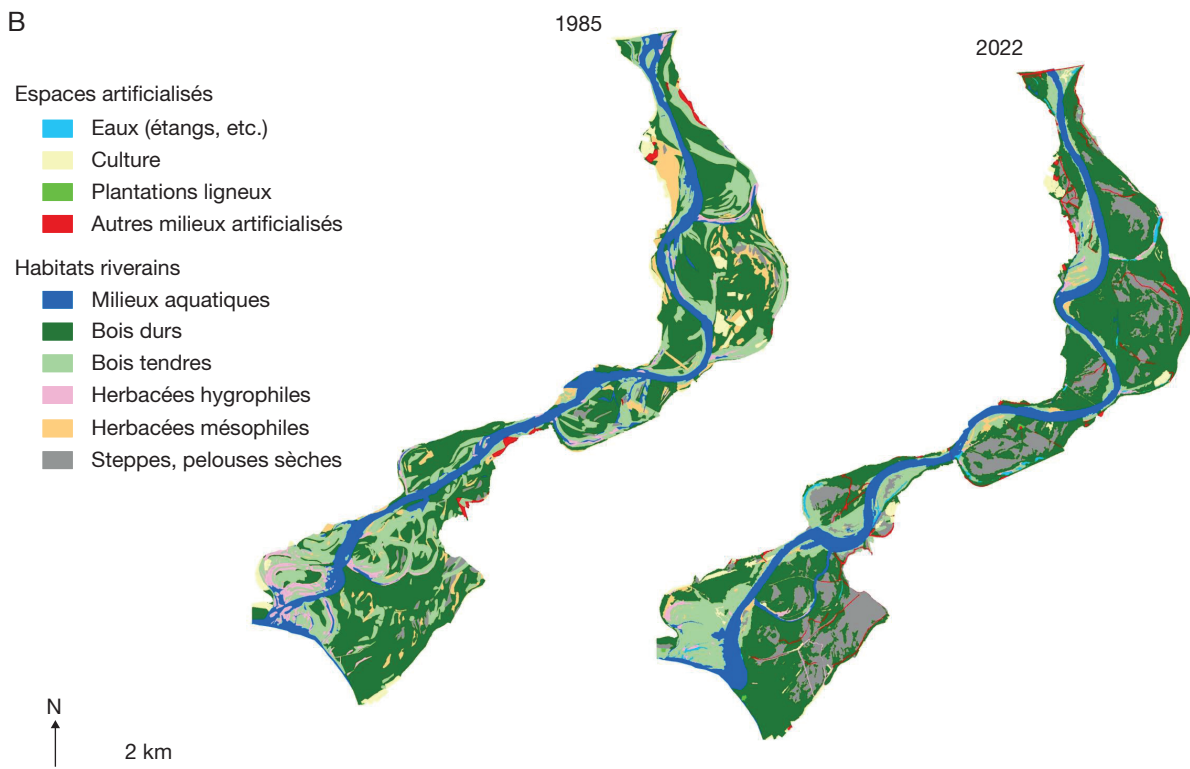
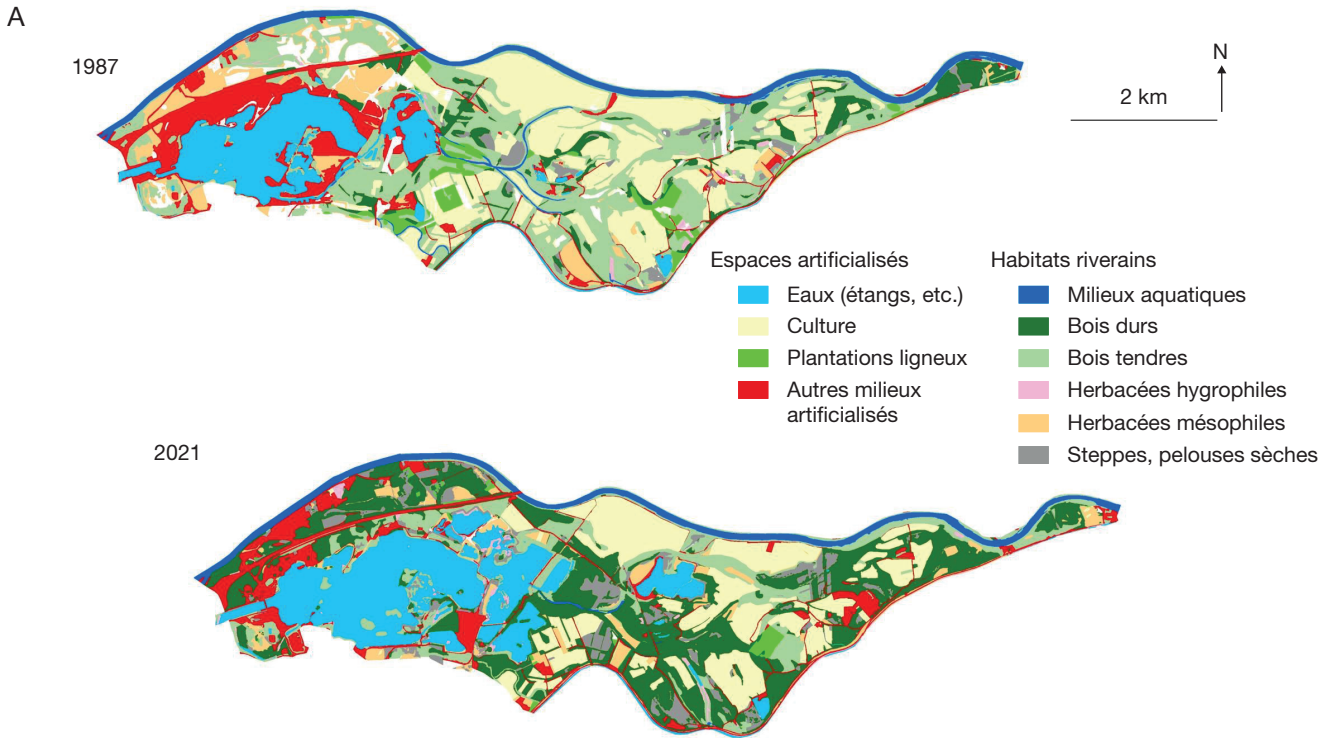
ANNEXE 2. — Suite.

Niveau typologique 1	Niveau typologique 2	1985	2021
		Saussaie à <i>Salix eleagnos</i> Scop. Saussaie à <i>Salix</i> L. divers Aunaie à <i>Alnus incana</i> et <i>Equisetum hiemale</i> L.	Aulnaies marécageuses méso-eutrophes (G1.411)
Bois durs	Frênaie à <i>Fraxinus excelsior</i> L. et <i>Prunus padus</i> L. Chênaie à <i>Quercus robur</i> L. Groupement à <i>Ailanthus glandulosa</i> (Mill.) Swingle Ormaie à <i>Ulmus minor</i> Mill. et <i>Acer negundo</i> L. Lande à <i>Robinia pseudoacacia</i> L. Groupement à feuillus divers (<i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Populus nigra</i> L., <i>Ulmus minor</i> ou <i>Robinia pseudoacacia</i>) Coupe à blanc ancienne (rejets de <i>Populus</i> L., <i>Alnus</i> , <i>Fraxinus</i> , etc.) Fourré épais à <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. dominant Fourré à <i>Cornus sanguinea</i> L. dominant Lande à <i>Populus nigra</i> Fourré épais à <i>Prunus spinosa</i> L. (dominant)		Fourrés médio-européens sur sols riches (F3.11) Ronciers (F3.131) Fourrés à <i>Juniperus communis</i> (F3.16) Forêts mixtes de <i>Quercus-Ulmus-Fraxinus</i> des grands fleuves (G1.22) Hêtraies neutrophiles médio-européennes collinéennes (G1.631) Chênaies à <i>Quercus pubescens</i> occidentales (G1.711) Chênaies-charmaies subcontinentales (G1.A16) Prébois caducifoliés (G5.61) Coupes forestières récentes (G5.8)

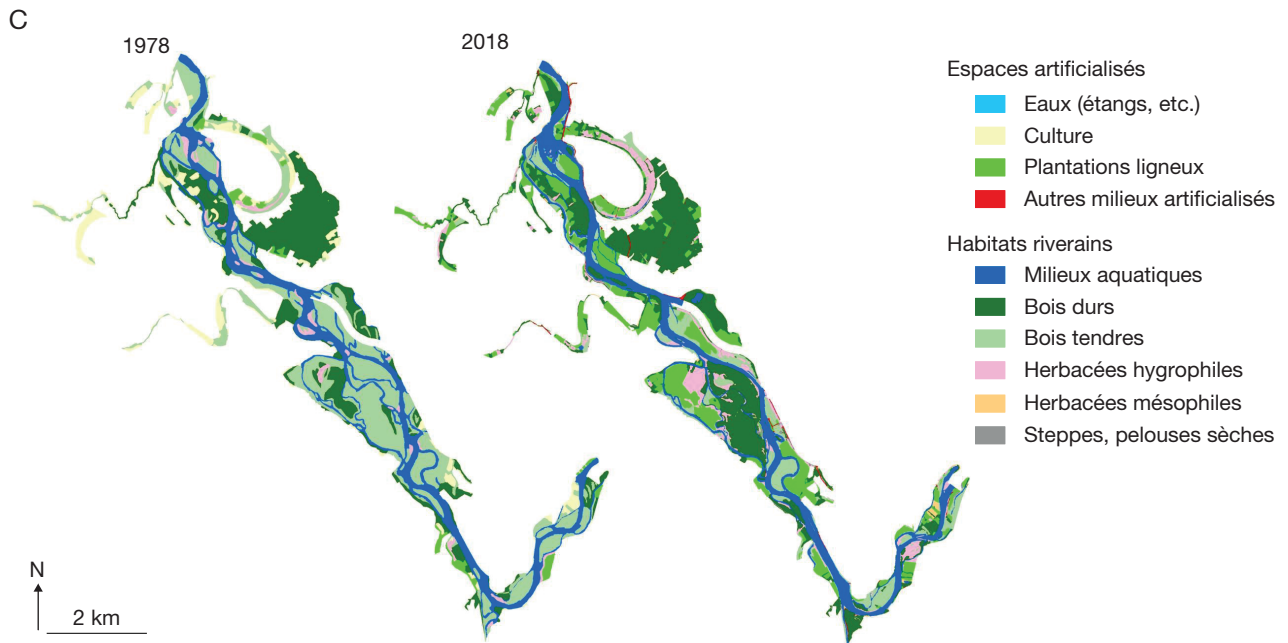
ANNEXE 3. — Harmonisation des nomenclatures des cartographies de la Réserve naturelle nationale de Haut-Rhône. Regroupement des intitulés utilisés par Pautou et al. (1979) pour la cartographie ancienne et des habitats de la typologie EUNIS utilisés par Folcher (2018) pour la cartographie récente.

Niveau typologique 1	Niveau typologique 2	1978	2018
Espaces artificialisés	Eaux (étangs, canaux, etc.)		Eaux dormantes de surface (C1)
	Terres agricoles	Cultures, Prairies artificielles	Vergers d'arbres fruitiers (G1.D4) Monocultures intensives (I1.1) Terres arables à monocultures extensives (I1.3) Friches, jachères ou terres arables récemment abandonnées (I1.5, I1.5.2) Prairies améliorées sèches ou humides (E2.61)
	Plantations ligneux	Peupleraies	Plantations forestières très artificielles de feuillus caducifoliés (G1.C, G1.C11, G1.C3, G1.C4)
	Autres milieux artificialisés	Espaces urbanisés	Communautés d'espèces rudérales des constructions rurales récemment abandonnées (E5.13) Alignements d'arbres (G5.1) Bâtiments des villes et des villages (J1.1, J1.2) Sites d'extraction minière à ciel ouvert en activité, y compris les carrières (J3.2) Réseaux routiers (J4.2) Petits jardins ornementaux et domestiques (I2.2, I2.23)
Habitats riverains	Milieux aquatiques	Eaux courantes Groupement à <i>Melilotus alba</i> Medik. sur alluvions sableuses et graveleuses inondées en périodes de crues	Épipotamon (C2.31) Bancs de graviers des cours d'eau à végétation clairsemée (C3.55) Bancs de graviers nus des rivières (C3.62)
	Herbacées hygrophiles	Phragmitaie type composée de <i>Phragmites communis</i> Trin. en peuplements denses sur substrat limoneux inondé pendant la plus grande partie de l'année Groupement à <i>Cladium mariscus</i> (L.) Pohl, <i>Eupatorium cannabinum</i> L., <i>Rhamnus frangula</i> Mill., sur matelas organique saturé d'eau Groupement à <i>Schoenus nigricans</i> L., <i>Cladium mariscus</i> sur tourbe eutrophe. Prairies fauchées de façon irrégulière	Formations à <i>Phalaris arundinacea</i> L. (C3.26) Roselières normalement sans eau libre (D5.1, D5.111, D5.13) Communautés de grands <i>Carex</i> L. (magnocariçaies) (D5.2122, D5.2151, D5.216) Prairies eutrophes et mésotrophes humides ou mouilleuses (E3.4, E3.41, E3.417) Prairies calciclinales à Molinie bleue (E3.511) Lisières forestières ombragées (E5.43) Voiles des cours d'eau (autres que <i>Filipendula</i> Mill.) (E5.411)
	Herbacées mésophiles	Groupement à <i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	Pâturages ininterrompus (E2.11) Prairies de fauche planitiaires subatlantiques (E2.22)
	Steppes		Pelouses semi-sèches médio-européennes à <i>Bromus erectus</i> Huds. (E1.262) Pelouses médio-européennes du Xerobromion (E1.272) Pelouses siliceuses d'espèces annuelles naines (E1.91) Ourlets mésophiles (E5.22)
	Bois tendres	Aulnaie à <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn., sur sol saturé d'eau ou inondé pendant l'hiver ou le printemps Groupement à <i>Salix cinerea</i> L. sur sol à gley et sur tourbe riche en argiles Saulaie à <i>Salix triandra</i> L., à <i>Salix alba</i> L., <i>Phalaris arundinacea</i> et groupements herbacés dans les îlons en début de colmatage Saulaie à <i>Salix alba</i> , <i>Impatiens roylei</i> Walp. sur sol alluvial calcaire Aulnaie à <i>Alnus incana</i> , <i>Equisetum hyemale</i> L. sur sol alluvial calcaire Groupement à <i>Salix eleagnos</i> Scop., <i>Hippophae rhamnoides</i> L. sur alluvions graveleuses et caillouteuses	Fourrés ripicoles planitiaires et collinéennes à <i>Salix</i> L. (F9.12) Saussaies marécageuses et fourrés des bas-marais à <i>Salix</i> (F9.2) Forêts riveraines et forêts galeries, avec dominance d' <i>Alnus</i> Mill., <i>Populus</i> L. ou <i>Salix</i> (G1.1) Forêts galeries montagnardes à <i>Alnus incana</i> (L.) Moench (G1.121) Forêts riveraines à <i>Fraxinus</i> L. et <i>Alnus</i> , sur sols inondés par les crues mais drainés aux basses eaux (G1.211, G1.213) Forêts riveraines méditerranéennes à Peupliers (G1.31) Aulnaies marécageuses méso-eutrophes (G1.411)
	Bois durs	Frenaie à <i>Fraxinus excelsior</i> L., <i>Quercus robur</i> L. sur sol alluvial à gley Frenaie à <i>Populus alba</i> L., <i>Quercus robur</i> sur sol alluvial calcaire Charmaie à <i>Quercus robur</i> L. sur sol brun marmorisé Charmaie à <i>Carpinus betulus</i>	Fourrés médio-européens sur sols riches (F3.11, F3.111) Boisements sur sols eutrophes et mésotrophes à <i>Quercus</i> L., <i>Fraxinus</i> et <i>Carpinus betulus</i> L. (G1.A143, G1.A17) Frênaies post-culturelles (G1.A29) Grandes forêts alluviales médio-européennes (G1.221)

ANNEXE 4. — **A**, Cartographies ancienne (1987) et récente (2021) des regroupements typologiques à Miribel-Jonage; **B**, cartographies ancienne (1985) et récente (2022) des regroupements typologiques en Basse vallée de l'Ain; **C**, cartographies anciennes (1978) et récente (2018) des regroupements typologiques à la Réserve naturelle du Haut-Rhône français.



ANNEXE 4. — Suite.



ANNEXE 5. — Matrices d'évolution des surfaces des grands ensembles artificialisés (quatre classes) et naturels (six classes) entre deux dates (en ligne : d'après les cartographies anciennes ; en colonne : d'après les cartographies récentes). Les cases grisées correspondent aux surfaces sans changement.

Site	Niveau typologique 1	Niveau typologique 2	Espaces artificialisés				Habitats riverains						Total 1987
			Eaux (étangs, canaux, etc.)	Cultures	Plantations ligneux	Autres milieux artificialisés	Milieux aquatiques	Bois durs	Bois tendres	Herbacées hygrophiles	Herbacées mésophiles	Steppes	
Miribel-Jonage	Espaces artificialisés	Eaux (étangs, etc.)	245,1	-	-	3,4	0,2	2,5	8,6	2,9	0,3	0,9	263,8
		Cultures	34,5	358,0	0,6	22,6	0,0	16,8	15,2	0,4	42,4	18,1	508,5
		Plantations ligneux	2,7	6,5	5,9	1,1	0,3	34,9	6,6	0,0	0,3	0,1	58,5
	Habitats riverains	Autres milieux artificialisés	55,3	0,0	-	99,1	0,3	36,4	49,3	4,7	1,8	12,2	259,1
		Milieux aquatiques	0,4	-	-	0,2	103,0	3,4	9,2	0,0	-	-	116,2
		Bois durs	11,9	0,7	0,7	9,7	0,0	79,1	29,6	0,2	11,3	5,4	148,5
		Bois tendres	52,5	7,4	3,2	32,8	5,4	349,8	151,1	5,2	6,7	16,2	630,3
		Herbacées hygrophiles	1,3	1,0	0,1	1,9	0,5	8,3	4,0	4,1	1,8	0,6	23,6
		Herbacées mésophiles	20,7	1,1	2,0	41,3	0,0	49,6	10,5	4,4	9,7	23,4	162,7
		Steppes	2,7	0,8	0,3	3,6	0,0	21,8	5,3	0,2	1,3	28,1	64,1
Total 2021			427,3	375,5	12,8	215,6	109,6	602,7	289,3	22,2	75,6	105,0	2235,4
												Total 1985	
Basse vallée de l'Ain	Espaces artificialisés	Eaux (étangs, etc.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0
		Cultures	-	3,5	-	1,8	1,1	13,8	0,4	0,3	0,7	3,5	24,9
		Plantations ligneux	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0
	Habitats riverains	Autres milieux artificialisés	0,1	0,7	-	0,5	0,3	2,3	2,2	-	-	1,3	7,2
		Milieux aquatiques	3,9	1,9	0,2	0,7	61,3	19,8	47,7	3,7	6,8	4,5	150,4
		Bois durs	1,3	5,8	0,4	4,3	29,4	291,6	23,5	2,2	1,4	93,4	453,4
		Bois tendres	2,6	3,5	0,2	1,5	20,4	103,0	38,6	3,6	1,5	25,3	200,4
		Herbacées hygrophiles	2,7	1,0	0,1	0,1	5,6	15,3	15,7	2,8	0,8	0,4	44,6
		Herbacées mésophiles	0,2	1,0	0,1	1,8	4,0	26,9	5,0	0,7	0,2	20,2	60,2
		Steppes	0,0	0,3	0,0	0,8	0,4	4,8	0,3	-	-	12,7	19,3
Total 2021			10,7	17,7	0,5	11,9	122,5	477,5	133,4	13,4	11,4	161,3	960,2
												Total 1978	
RN du Haut-Rhône Français	Espaces artificialisés	Eaux (étangs, etc.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Cultures	-	12,3	49,3	1,4	3,6	42,2	8,6	24,1	3,8	1,4	146,8
		Plantations ligneux	-	0,3	20,9	0,7	1,5	6,6	6,8	5,7	0,4	0,2	43,0
	Habitats riverains	Autres milieux artificialisés	-	-	-	0,0	-	-	-	-	-	-	0,0
		Milieux aquatiques	-	1,0	15,5	1,6	259,0	36,6	40,7	24,3	1,2	1,3	381,2
		Bois durs	-	3,5	96,1	2,2	16,7	254,9	19,9	25,1	1,2	1,7	421,3
		Bois tendres	-	5,2	160,5	2,7	50,8	201,8	127,4	59,6	2,7	3,9	614,6
		Herbacées hygrophiles	-	0,0	9,1	0,1	13,4	7,5	11,2	7,7	0,3	0,0	49,4
		Herbacées mésophiles	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Steppes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total 2018			-	22,3	351,4	8,8	345,0	549,6	214,6	146,4	9,6	8,5	1656,3