

Ripisylves : la biodiversité par l'instabilité

par Henri DECAMPS

***Pour introduire ces journées,
nous avons demandé à Henri
Décamps, spécialiste français de
la ripisylve, étymologiquement
"la forêt des rives" de nous faire
un exposé. Il nous y montre
que l'instabilité même
de ce milieu en fait sa richesse,
et que sa conservation
passe avant tout par le respect
de son identité naturelle,
cuturelle et paysagère.***

Introduction

Les ripisylves bordent naturellement les cours d'eau le long des réseaux hydrographiques, s'étalant par endroits en véritables forêts alluviales, particulièrement vers l'aval des grands fleuves. Leur existence dépend de la présence d'une nappe phréatique peu profonde et d'inondations périodiques. Cependant, les ripisylves diffèrent des zones humides d'une part par leur forme linéaire et d'autre part par leur topographie tourmentée, souvent bouleversée par les crues. Cette hétérogénéité dans l'espace et dans le temps leur confère une remarquable diversité, tant spécifique que fonctionnelle. Bref, la biodiversité des ripisylves est profondément marquée par leur instabilité, comme l'illustre la dynamique reconstituée des méandres du Pô (Cf. Fig. 1).

Les berges de l'Adour hébergent ainsi 30% des plantes vasculaires de la flore de France (PLANTY TABACCHI et al. 1996) et celles des cours d'eau de la Californie, 20% pour une surface atteignant 1% de la surface de cet Etat (RUNDEL et STURMER 1998). En Amazonie, 20% des 4000 à 5000 espèces d'arbres existant dans la région se développent dans des zones périodiquement inondées (JUNK et al. 1989). Ces observations portent essentiellement sur des communautés de plantes vasculaires. Nous connaissons mal les organismes du sol des ripisylves, y compris ceux associés aux racines et aux détritiques. D'une manière générale, nous connaissons mal les animaux des ripisylves, à l'exception des oiseaux et des mammifères.

Toutefois, notre connaissance des ripisylves mène à l'idée qu'elles constituent de véritables foyers de biodiversité et qu'elles doivent ce caractère à leur forte instabilité.

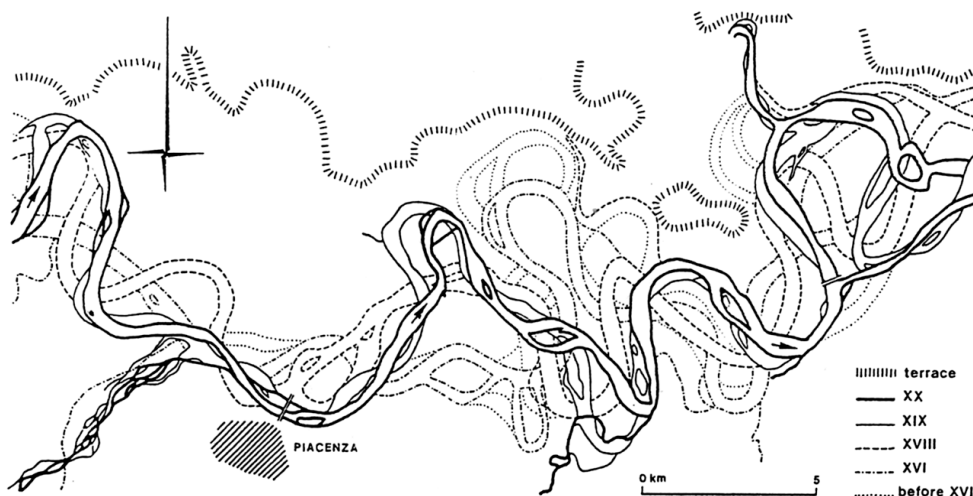


Fig. 1 :
Evolution du lit du Pô
dans la région
de Piacenza du XVI^e
au XX^e siècle
(d'après Braga
et Gervasoni 1983,
modifié).

Le renouvellement par les vicissitudes hydrologiques

La dynamique de la végétation riveraine est essentiellement rythmée par les régimes hydrologiques des cours d'eau adjacents (Cf. Fig. 2). Les crues remanient en effet les berges des rivières, créant des mosaïques changeantes de communautés végétales imbriquées, les unes pionnières, les autres matures selon le temps passé depuis la dernière crue. Chacune de ces communautés représente un des stades de la succession végétale riveraine.

Les communautés pionnières, formations dominées par des herbacées plus ou moins hautes selon la richesse du sol, se développent sur les alluvions récentes déposées par les crues. Elles se dégagent peu à peu, par sédimentation, des conditions de vie aquatique pour laisser la place à des communautés boisées, passant des saulaies et des aulnaies aux peupleraies, puis aux chênaies-frênaies et enfin aux chênaies mixtes, ces dernières non soumises aux inondations. Cette séquence peut durer une trentaine d'années au fur et à mesure que la sédimentation élève le substrat par rapport au niveau des cours d'eau. A tout moment, mais d'autant moins fréquemment qu'on s'élève dans la séquence, de nouvelles crues peuvent, par érosion, ramener un stade donné – communauté pionnière ou plus tardive – au point de départ.

La composition des communautés végétales en place reflète donc la durée de la période passée depuis la dernière crue. On se trouve ainsi en présence de communautés constamment à la recherche de nouveaux équilibres. Des processus allogéniques dominent la dynamique des saulaies, aulnaies et peupleraies de la plaine inondable, tandis que des processus autogéniques dominent la dynamique des chênaies mixtes sur les terrasses (PAUTOU et DÉCAMPS 1985).

On soulignera deux propriétés remarquables de cette séquence. Premièrement, ce "rajeunissement" périodique dépend essentiellement des régimes hydrologiques en place. Des crues fréquentes maintiennent une séquence donnée aux stades pionniers herbacés ou boisés ; des crues rares permettent à la séquence de parvenir à son terme, – celui des boisements les plus tardifs. Deuxièmement, les différents stades de la séquence coexistent, formant des mosaïques aux éléments juxtaposés et changeants. Cette hétérogénéité des systèmes riverains explique en grande partie leur biodiversité.

On soulignera aussi le caractère incertain, voire imprévisible, de l'établissement initial des plantules des espèces pionnières. Cet établissement dépend en effet de la coïncidence de la dispersion des graines avec des événements hydrologiques précis. Par exemple, les plantules de peuplier ne peuvent s'établir que si la période de dispersion de leurs graines coïncide avec une certaine élévation du banc colonisé par rapport au niveau d'étiage (Cf. Fig. 3). Cette « fenêtre de recrutement » correspond à la troisième des quatre phases de l'hydrographe nécessaire à l'établissement des plantules de peupliers : 1.- des débits printanniers assez élevés pour dénuder les sols et les humidifier, 2.- un abaissement des débits pour exposer ces sols à une pluie de graines, 3.- un abaissement du niveau de la nappe permettant aux racines de rester au contact de l'humidité du sol pendant leur développement, 4.- des étiages pas trop sévères en période estivale.

Effets d'échelle sur la biodiversité riveraine

Il importe à ce stade de rappeler brièvement le sens des termes utilisés, particulièrement ceux de richesse spécifique, de biodiversité et d'équitabilité. La richesse spécifique correspond simplement au nombre d'espèces présentes dans une aire donnée, quelles que soient les abondances relatives de ces espèces. L'équitabilité, degré d'égalité de ces abondances, est maximale lorsque toutes les espèces présentes sont également abondantes. Quant au terme de biodiversité, les écologues l'utilisent traditionnellement comme synonyme d'index de diversité de Shannon, mesure du nombre et de l'équitabilité des espèces.

Il importe également d'identifier l'échelle spatiale utilisée pour mesurer la biodiversité. On se limitera ici à cinq expressions de la biodiversité en fonction de l'échelle adoptée : alpha, bêta, gamma, delta et epsilon (Cf. Fig. 4). La biodiversité alpha fait référence au nombre d'espèces trouvées dans une tache d'habitat, tandis que la biodiversité bêta correspond au taux de changement des espèces entre différentes taches d'habitat. La biodiversité gamma décrit des niveaux de biodiversité sur de grandes aires, la biodiversité delta le taux de changement des espèces entre ces mêmes grandes aires. Enfin, la biodiversité epsilon fait référence au nombre total d'espèces observées dans une région ou dans un ensemble d'aires décrites par la biodiversité gamma. Les biodiversités alpha, gamma et epsilon correspondent à des biodiversités d'inventaire à propos d'aires données ; les biodiversités bêta et delta correspondent à des biodiversités de différenciation entre ces aires.

Les observations réalisées sur les zones riveraines permettent de formuler quelques hypothèses quant aux valeurs prises par ces différentes expressions de la biodiversité en zone riveraine des cours d'eau :

- la biodiversité alpha est élevée car les zones riveraines des cours d'eau hébergent des espèces nombreuses dans des taches d'habitat relativement petites et proches ;
- la biodiversité bêta est modérée car beaucoup d'espèces riveraines ont des amplitudes écologiques telles que les compositions spécifiques de leurs habitats se recouvrent fortement ;

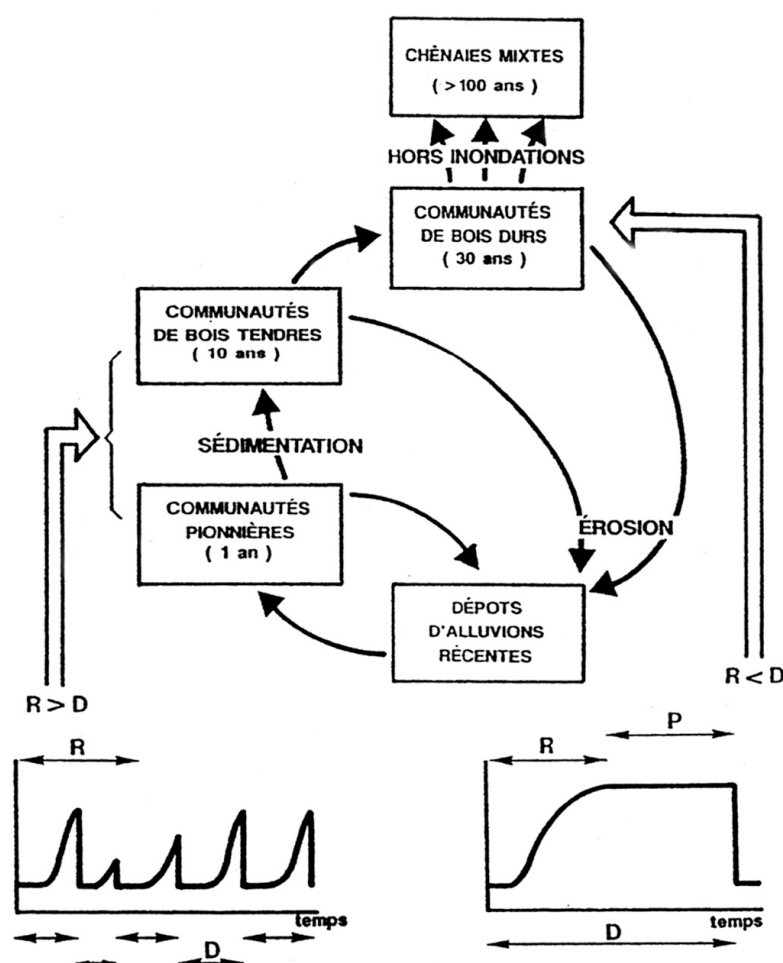


Fig. 2 (ci-dessus) :

Les successions végétales riveraines plus ou moins perturbées par les crues conduisent à des états de stabilité multiples et transitoires juxtaposés le long des cours d'eau (d'après Décamps et Tabacchi, 1994).

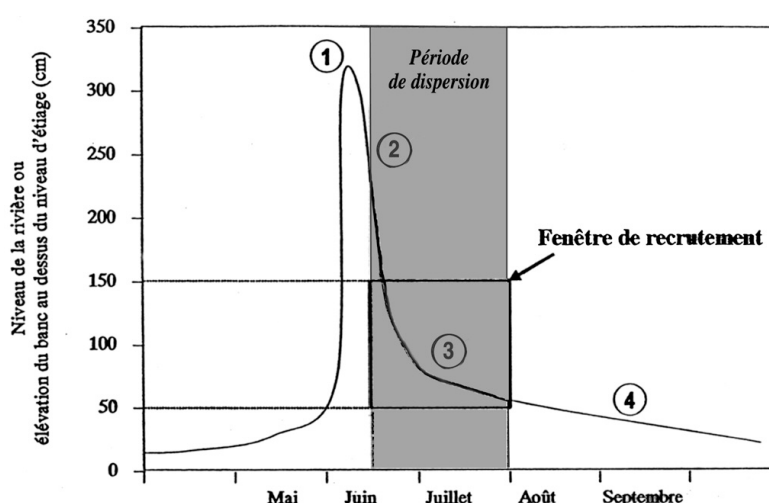


Fig. 3 (ci-dessus) :

Modèle de la fenêtre de recrutement des peupliers sur un banc de galets, avec indication des quatre phases de l'hydrographe permettant l'établissement des plantules (d'après Mahoney et Rood, 1998 in Froget-Guilloy, 2002).

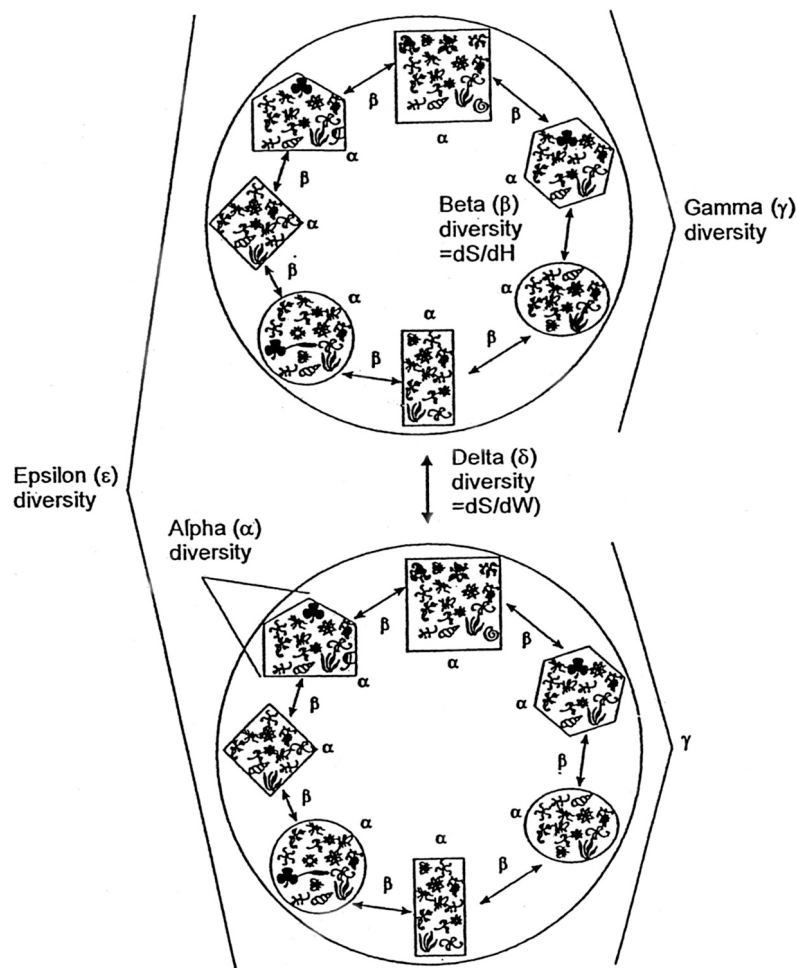


Fig. 4 :
Représentation de la biodiversité des corridors riverains à différentes échelles d'espace. Les deux grands cercles figurent deux bassins versants, les dessins géométriques à l'intérieur des cercles des types d'habitats, les symboles dans chaque type d'habitat des espèces et les flèches des taux de changement d'espèces. Les expressions de la biodiversité - alpha, bêta, gamma, delta et epsilon - varient en fonction des échelles choisies (d'après Pollock, 1998).

- la biodiversité gamma est élevée car les zones riveraines hébergent une large gamme d'habitats distincts et, même si les taux de changement sont faibles, le nombre d'habitats est suffisamment élevé pour permettre à de nouvelles espèces d'apparaître quand on passe du premier au dernier habitat ;

- la biodiversité delta, c'est-à-dire le changement de composition spécifique d'un bassin versant à l'autre, est relativement faible dans la mesure où l'endémisme est plutôt faible le long des cours d'eau ;

- la biodiversité epsilon devient de plus en plus importante au fur et à mesure qu'on regroupe un nombre élevé de bassins versants et réunit par exemple l'est et l'ouest méditerranéen, ou les pays du nord et ceux du sud.

On ne dispose cependant pas d'études comparant les taux de changement de la biodiversité riveraine à de telles échelles. La plu-

part des études suggérant que les zones riveraines d'eau courante sont très diversifiées s'appuient sur des biodiversités alpha et gamma (NILSSON 1986, 1989, KALLIOLA et PUHAKKA 1988, DÉCAMPS et TABACCHI 1993, POLLOCK et al. 1998). L'étude des biodiversités bêta, delta et epsilon des ripisylves méditerranéennes devrait être riche d'enseignements dans une région considérée comme un des 25 foyers de biodiversité recensés à l'échelle de la planète (MYERS et al. 2000).

La biodiversité végétale par monts et par vaux

La biodiversité végétale riveraine varie en tous sens, qu'on suive le cours longitudinal des rivières ou qu'on s'éloigne perpendiculairement de leurs rives. Cette variation a été décrite en de nombreuses régions, mais les mécanismes de son contrôle n'ont toujours pas été réellement élucidés. Les études ont d'ailleurs surtout porté sur la richesse spécifique.

La richesse spécifique végétale varie fortement selon le profil longitudinal de nombreuses rivières. En partant des sources, on observe généralement une augmentation du nombre des espèces présentes le long des rives, jusqu'à un maximum atteint dans les zones de piémont, à un niveau où la plaine inondable s'élargit ou dans les zones des confluences principales (NILSSON et al. 1989, 1994, DÉCAMPS et al. 1995, PLANTY TABACCHI et al. 1996, SALO et al. 1986). Ce maximum paraît correspondre à un niveau intermédiaire de perturbation hydrologique, ce niveau créant une forte hétérogénéité spatiale. D'autres facteurs peuvent toutefois intervenir, relevant de la géomorphologie ou des conditions climatiques. On a pu ainsi évoquer le degré de confinement (WARD 1998), la taille des cours d'eau (NILSSON et al. 1994), les intersections avec le réseau routier (TABACCHI et PLANTY TABACCHI en préparation). La variation longitudinale de la richesse spécifique dépend aussi du groupe végétal considéré, - graminées, arbustes, arbres (BAKER 1990).

La richesse spécifique végétale varie également selon un profil latéral, perpendiculaire-

ment par rapport aux rives des cours d'eau, avec un maximum atteint pour des niveaux intermédiaires de perturbation hydrologique et d'humidité du sol (HUPP et OSTERKAMP 1985). Sur le terrain, le nombre d'espèces est en effet souvent peu élevé au voisinage immédiat des rives, augmente ensuite quand on s'en éloigne pour diminuer à l'approche de l'interface entre la zone inondable et la terrasse voisine. La forme fluviale, la géométrie du chenal, les caractéristiques hydrologiques et sédimentaires influencent largement cette variation (GREGORY *et al.* 1991, VAN COLLER 2000).

Ces observations amènent à l'hypothèse de la perturbation intermédiaire proposée par CONNELL (1978) pour expliquer les variations de la biodiversité. Selon cette hypothèse, la biodiversité serait en effet maximale dans les communautés soumises à des niveaux intermédiaires de perturbation. Aux faibles niveaux, les interactions compétitives excluraient certaines espèces, conduisant à des communautés de quelques espèces dominantes à longue durée de vie. Aux forts niveaux, le renouvellement fréquent des communautés exclurait les espèces à faible capacité de colonisation et longévives, conduisant à des communautés de quelques espèces petites et à courte durée de vie. Cependant, l'hypothèse de la perturbation intermédiaire n'est pas incompatible avec d'autres explications faisant appel, par exemple, à un équilibre dynamique entre productivité et perturbation (HUSTON 1979) ou à la compétition pour des ressources en environnement hétérogène (TILMAN 1982).

Au total, les observations de POLLOCK *et al.* (1998) suggèrent que la productivité potentielle, le niveau de perturbation et l'hétérogénéité spatiale contrôlent les variations de la biodiversité le long des zones riveraines. Ces observations portent sur seize zones riveraines sauvages du Sud-est de l'Alaska. Ces zones riveraines ne sont inondées que pendant une faible partie de l'année et subissent habituellement moins de deux crues par an. L'étude porte sur 233 espèces.

Ce travail suggère l'existence d'une relation entre la richesse spécifique et l'interaction entre la fréquence des crues et les variations de cette fréquence (Cf. Fig. 5) : la richesse spécifique est maximale pour des fréquences de crue intermédiaires et augmente lorsque la topographie crée une forte

variation spatiale de la fréquence des crues. Une topographie tourmentée entraîne en effet l'existence de perturbations variables d'un élément de la mosaïque riveraine à un autre en fonction des différences de niveau par rapport au cours d'eau.

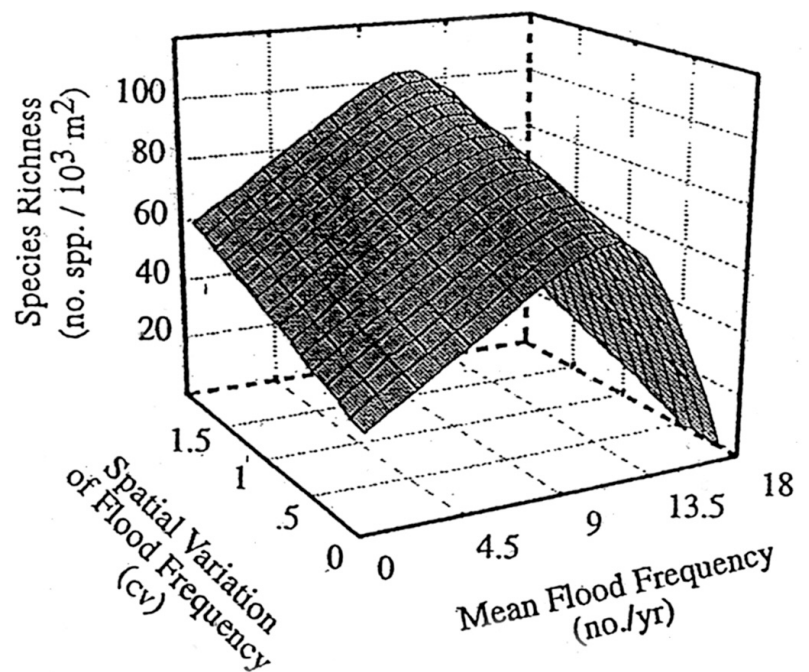
Ajoutons que :

1. A l'échelle de 1000 m² (l'échelle de la communauté), ce modèle prédit 78% de la variabilité de la richesse spécifique, mais il n'en prédit plus que 36% à l'échelle de 1 m². A cette dernière échelle, la fréquence des crues s'efface devant la richesse en ressource comme facteur explicatif de la richesse spécifique.

2. Le modèle explique 80% de la variation de la richesse spécifique des plantes vasculaires, 6% de celle des mousses et 88% de celle des graminées. Le contrôle de la richesse spécifique diffère notamment quand on considère les arbres et les herbacées des sous-bois riverains. Interviennent alors d'autres facteurs que la productivité ou le régime des perturbations, par exemple concernant les herbacées, les groupes d'espèces en place, les accumulations de litière, la morphologie des plantes.

Fig. 5 :

Représentation des relations observées entre la richesse spécifique, la fréquence des crues et la variation spatiale de la fréquence des crues en seize zones riveraines du Sud-est de l'Alaska (d'après Pollock *et al.* 1998).



La biodiversité animale
au sol et au sous-sol

A elle seule, la biodiversité des vertébrés qui utilisent les zones riveraines à un moment ou à un autre de leur cycle vital est à peu près équivalente à celle des plantes. Tout compris, la diversité des vertébrés et des invertébrés dépasse largement la diversité des plantes.

En dépit de leur importance fonctionnelle, nous connaissons mal la diversité des organismes des sous-sols riverains, y compris celle des champignons ectomycorhiziens et des bactéries aux côtés des espèces de la mésofaune (acariens et collemboles) et de la macrofaune (insectes et vers). On sait cependant que les champignons hyphomycètes aquatiques sont très diversifiés le long des fleuves (CHAUVET 1991).

La biodiversité des animaux vivant sur le sol est mieux connue, quoique inégalement selon les groupes. Parmi les invertébrés, les araignées et les coléoptères ont fait l'objet de recherches plus importantes que les autres invertébrés (BELL *et al.* 1999). Parmi les vertébrés, les amphibiens sont plus diversifiés en zone riveraine qu'ailleurs, en conséquence de leur comportement reproducteur. Le tableau I indique le pourcentage d'espèces riveraines dans la région côtière du Pacifique aux Etats-Unis (KELSEY et WEST 1998) : ces pourcentages varient largement d'un groupe à l'autre.

Le groupe le mieux étudié est incontestablement celui des oiseaux (BLONDEL, ce volume). En région semi-aride et aride, la

biodiversité alpha est généralement élevée (KNOPF et SAMSON 1994). Les espèces se déplaçant souvent de préférence le long des corridors riverains, les mélanges de faune tendent à augmenter la diversité régionale (gamma). Les différences observées entre faune riveraine et non riveraine tendent à s'atténuer dans les régions plus humides, quoique certaines espèces d'oiseaux fréquentent régulièrement les zones riveraines des régions humides (DÉCAMPS *et al.* 1987, MURRAY et STAUFFER 1995, LOCK et NAIMAN 1998).

Quant à la biodiversité des mammifères, elle peut être épisodiquement élevée étant donné la grande mobilité des espèces qui fréquentent les zones riveraines pour s'alimenter (VIRGOS 2001).

Les espèces étrangères
menacent-elles la biodiversité
riveraine ?

De nombreux aménageurs s'inquiètent de la prolifération des espèces étrangères envahissantes dans les corridors riverains. Le risque est en effet réel de voir les espèces autochtones supplantées et les propriétés de l'écosystème altérées. Isolée de son contexte d'origine, une espèce étrangère peut bénéficier de taux de prédation, de parasitisme et de pathogénicité moindres et, en conséquence, se développer de manière explosive. Les communautés en place perdent alors une part importante de leur biodiversité.

Les cours d'eau et leurs zones riveraines constituent des voies de pénétration naturelle des bassins hydrographiques. Cet « effet corridor » est mis à profit par de nombreuses espèces végétales et animales, autochtones et allochtones, pour se répandre le long des réseaux hydrographiques. De nombreuses semences d'arbres riverains sont ainsi transportées par le courant et déposées plus en aval. Les zones riveraines sont donc sensibles aux invasions par des espèces d'origine étrangère. En région méditerranéenne, cette sensibilité paraît même singulariser les systèmes riverains par rapport aux autres écosystèmes environnants (BLONDEL et ARONSON 1999).

Tab. I :
Nombres d'espèces
riveraines obligées
et d'espèces des terrains
supérieurs comparés
au total des espèces
natives dans la région
côtière du Pacifique
aux Etats-Unis (d'après
Kelsey et West 1998).

	Riverains obligés	Spécialistes des terrains supérieurs non inondables	Toutes espèces	% de riverains obligés
amphibiens	18	7	30	60
reptiles	3	12	19	16
oiseaux	78	93	231	34
mammifères	13	31	107	12
total	112	143	387	29

Parmi les espèces d'origine étrangère qui envahissent les systèmes riverains méditerranéens figurent des arbres tels que le robinier faux acacia (*Robinia pseudo-acacia*) et l'érable américain (*Acer negundo*), mais aussi d'autres espèces arbustives ou herbacées dont on s'efforce de contrôler les développements excessifs, après les avoir introduites volontairement ou non : l'ambroisie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemifolia*), le faux-indigo (*Amorpha fruticosa*), le buddleia de David (*Buddleja davidii*), la balsamine géante (*Impatiens glandulifera*), les jussies à grandes fleurs (*Ludwigia grandiflora*) et rampante (*L. peploides*), la renouée du Japon (*Reynoutria japonica*), les verges d'or (*Solidago graminifolia*, *S. altissima*, *S. gigantea*) (ROUX 1998).

Le faux-indigo (*Amorpha fruticosa*) offre un exemple caractéristique des modalités d'invasion d'une espèce étrangère en région méditerranéenne. Originaire d'Amérique du Nord, introduit en France en 1724, il resta longtemps inaperçu jusqu'à sa prolifération il y a environ une dizaine d'années (DINGER *et al.* 2000). Actuellement, des populations de faux-indigo ont éliminé les autres arbres et arbustes des ripisylves, parfois sur plus de 500 mètres de longueur le long du Rhône, du Pô et de plusieurs de leurs affluents.

Les conséquences des invasions par des espèces d'origine étrangère peuvent être spectaculaires. Des tamaris introduits ont ainsi pratiquement asséché certains cours d'eau en milieu aride et semi-aride aux États-Unis, entraînant une recrudescence des incendies (VITOUSEK 1990). Le long du Colorado et de son affluent la Green River, les forêts de saules et de peupliers ont été transformées en fourrés composés exclusivement de tamaris (BUSCH et SMITH 1995).

L'introduction d'espèces étrangères le long des réseaux hydrographiques s'accentuera probablement au cours des prochaines années. Normalement, les espèces ainsi introduites intentionnellement ou non se développent mal et disparaissent en quelques années. En certains cas cependant, après une période plus ou moins longue d'incubation, une espèce introduite peut devenir envahissante. D'où la nécessité d'une surveillance à long terme des systèmes riverains le long des cours d'eau.

La double identité naturelle et culturelle des ripisylves

On l'a vu, les ripisylves ne durent que si elles se renouvellent. Mais ce renouvellement suppose le respect d'une double identité, naturelle et culturelle. Il suppose la prise en compte d'enjeux à la fois écologiques et sociaux. A cet égard, la conservation de la biodiversité des ripisylves relève autant des sciences de la nature que des sciences de l'homme et de la société.

L'identité « naturelle » des ripisylves renvoie à leur position d'interface entre les milieux terrestres et aquatiques (NAIMAN et DÉCAMPS 1997). Elle renvoie également à la question de l'eau, essentielle en région méditerranéenne, marquée par le contraste entre les pays du nord et ceux du sud. Au delà de ces contrastes, les ripisylves assurent un certain nombre de services indispensables au maintien des écosystèmes tant aquatiques que terrestres : elles protègent les berges de l'érosion, elles filtrent les pollutions diffuses, elles favorisent le développement d'une vie aquatique. En été, elles atténuent l'ensoleillement, diminuant les risques d'eutrophisation et maintenant les eaux froides. Selon les régions, elles servent encore à produire du bois, à abriter les troupeaux et le gibier. Dans leur ensemble, ces services reposent sur l'existence d'une biodiversité souvent menacée le long des cours d'eau.

Ainsi, en quelques années, les ripisylves ont pris rang d'espaces à protéger, voire à restaurer, en tous cas à entretenir. Cet entretien est même devenu un enjeu d'aménagement, avec des arrêtés de biotope, des classements de sites, des directives européennes, avec aussi la création de conservatoires botaniques. Mais cet entretien s'inscrit dans un cadre plus large, - celui d'une gestion de l'environnement à l'échelle des bassins versants. Par exemple, le filtrage « naturel » des pollutions diffuses par les ripisylves ne saurait durer sans une gestion de ces pollutions à l'échelle des territoires agricoles (PINAY *et al.* 2000). De même, l'entretien des cours d'eau demande une gestion « sectorisée » du bois mort tombé depuis les rives, conservant les embâcles ou les enlevant selon les secteurs concernés (PIÉGAY 2000).

Henri DECAMPS
Directeur de
recherche émérite,
Laboratoire
Dynamique
de la Biodiversité,
Centre National
de la Recherche
Scientifique,
29 rue Jeanne Marvig
31055 Toulouse
Cedex 4

L'identité « culturelle » des ripisylves renvoie à leur image comme éléments des paysages méditerranéens (DECAMPS H. et O. 2002). Les ripisylves correspondent en effet à des représentations, à des constructions, de la part de ceux qui les pratiquent et les fréquentent. Les populations riveraines nouent des liens parfois très forts avec les boisements des bords des eaux (LE FLOCH 2000). Il convient donc d'intégrer la dimension paysagère des ripisylves dans toute politique de conservation de ces milieux et de leur biodiversité (DECAMPS 2001). Prendre en compte cette dimension est même la seule façon réaliste d'assurer leur durée dans le respect de leur identité à la fois naturelle et culturelle.

H.D.

Références bibliographiques

- Baker W.L. Species richness of Colorado riparian vegetation. *Journal of Vegetation Science* 1, 1990, 119-124.
- Bell D., Petts G.E. & Sadler J.P. The distribution of spiders in the wooded riparian zone of three rivers in Western Europe. *Regulated Rivers* 15, 1999, 141-158.
- Blondel J. (ce volume).
- Blondel J. et Aronson J. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, 1999.
- Braga G. et Gervasoni S. Evoluzione storica dell'alveo del fiume Po nel territorio Lodigiano – Piacentino : rischi idrogeologici connessi. *Atti del Colnvegno Nazionale “ Il suolo come risorsa ”*, 1983, 60-69.
- Busch D.E. et Smith S.D. Mechanisms associated with decline of woody species in riparian ecosystems of the southwestern U.S. *Ecological Monographs* 65, 1995, 347-370.
- Chauvet E. Aquatic hyphomycete distribution in South-western France. *Journal of Biogeography* 18, 1991, 699-706.
- Connell J.H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1978, 1302-1310.
- Décamps H. How a riparian landscape finds form and comes alive. *Landscape and Urban Planning* 57, 2001, 169-175.
- Décamps H et O. *Ripisylves méditerranéennes*. Tour du Valat, Arles, 2002, 1-140.
- Décamps H, Joachim J. & Lauga J. The importance to birds of the riparian woodlands within the alluvial corridor of the river Garonne, France. *Regulated Rivers* 1, 1987, 301-316.
- Décamps H., Planty-Tabacchi A.M. & Tabacchi E. Changes in the hydrological regime and invasions by plant species along riparian systems of the Adour River, France. *Regulated Rivers* 11, 1995, 23-33.
- Décamps H. et Tabacchi E. Species richness in vegetation along river margins. In Giller P.S., Hildrew A.G. et Raffaelli D.G. (eds) : *Aquatic ecology : scale, pattern and process*. Blackwell, Oxford, 1994, 1-20.
- Dinger F., Pénelon L. & Tardif P. *Bibliographie et étude expérimentale sur des méthodes de*

- contrôle d'une plante envahissante : *Amorpha fruticosa*. Cemagref, 2000.
- Guilloy-Froget H. Evaluation des conditions favorables à l'établissement de *Populus nigra* et *Salix alba* en milieu riverain. Thèse Université Paul Sabatier, Toulouse, 2002.
- Gregory S.V., Swanson S.V., McKee W.A. et Cummins K.W. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience* 41, 1991, 540-551.
- Hupp C.R. et Osterkamp W.R. Bottomland vegetation distribution along Passage Creek, Virginia, in relation to fluvial landforms. *Ecology* 6, 1985, 670-681.
- Huston M.A. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113, 1979, 81-101.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In Dodge D.P. (ed.) : *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*. Canadian Special Publication Fisheries Aquatic Sciences 106, 1989, 110-127.
- Kalliola R. et Puhakka M. River dynamics and vegetation mosaicism: a case study of the river Kamaiohka, Finland. *Journal of Biogeography* 15, 1988, 703-719.
- Kelsey K.A. et West S.D. Riparian wildlife. In Naiman R.J. et Bilby R.E. (eds) : *River ecology and management : lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. Springer, 1998, 235-258.
- Knopf F.L. et Samson F.B. Scale perspectives on avian diversity in western riparian ecosystems. *Conservation Biology* 8, 1994, 669-676.
- Le Floch S. Les "ramiers" de la Garonne, miroir des relations entre des usagers et le fleuve. *Comptes rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 86, 2000, 109-117.
- Lock P.A. et Naiman R.J. Effects of stream size on bird community structure in coastal temperate forests of the Pacific Northwest. *Journal of Biogeography* 25, 1998, 773-782.
- Mahoney J.M. et Rood S.B. Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment – an integrative model. *Wetlands* 18, 1998, 634-645.
- Murray N.L. et Stauffer D.F. Nongame bird use of habitat in central Appalachian riparian forests. *Journal of Wildlife Management* 59, 1995, 78-88.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 2000, 853-858.
- Naiman R.J. et Décamps H. The ecology of interfaces : riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 1997, 621-658.
- Naiman R.J., Décamps H. & M. McClain. *River Riparia*. Academic Press. En préparation.
- Nilsson C. Changes in plant community composition along two rivers in northern Sweden. *Canadian Journal of Botany* 64, 1986, 589-592.
- Nilsson C., Ekblad A., Dynesius M., Backe S., Gardfjell M., Carlburg B., Hellqvist S. & Jansson R. A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. *Journal of Ecology* 82, 1994, 281-295.
- Nilsson C., Grelson G., Johansson M. & Sperens U. Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* 70, 1989, 77-84.
- Pautou G. et Décamps H. Ecological interactions between the alluvial forests and hydrology of the upper Rhône. *Archiv für Hydrobiologie* 104, 1985, 13-37.
- Piégay H. Le bois mort en rivière. Faut-il toujours l'enlever ? *Comptes rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 86, 2000, 97-107.
- Pinay G., Clément J.C. et Décamps H. Le rôle des ripisylves dans la régulation des pollutions diffuses azotées : capacités et limites. *Comptes rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 86, 2000, 85-95.
- Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E., Naiman R.J., Deferrari C. & Décamps H. Invasibility of species rich communities in riparian zones. *Conservation Biology* 10, 1996, 598-607.
- Pollock M.M. Biodiversity. In Naiman R.J. et Bilby R.E. (eds) : *River ecology and management*. Springer, 1998.
- Pollock M. M., Naiman R.J. & Hanley T.A. Plant species richness in riparian wetlands - a test of biodiversity theory. *Ecology* 79, 1998, 94-105.
- Roux J.P. Aspects de la gestion conservatoire des ripisylves en région méditerranéenne. Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles et Conseil général du Vaucluse, 1998.
- Rundel P.W. et Sturmer S.B. Native plant diversity in riparian communities of the Santa Monica Mountains, California. *Madroño* 45, 1998, 93-100.
- Salo J., Kalliola R., Häkkinen I., Mäkinen Y., Niemelä P., Puhakka M. & Coley P.D. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322, 1986, 254-258.
- Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton University Press, 1982.
- Van Collier A.L., Rogers K.H. & Heritage G.L. Riparian vegetation-environment relationships : complementarity of gradient versus patch hierarchy approaches. *Journal of Vegetation Science* 11, 2000, 337-350.
- Virgos E. Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodiversity and Conservation* 10, 2001, 1039-1049.
- Vitousek, P.M. Biological invasions and ecosystem process : towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57, 1990, 7-13.
- Wallace J.B. et al. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277, 1997, 102-104.
- Ward J.V. Riverine landscapes : biodiversity patterns, diversity regimes and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83, 1998, 269-278.
- Ward J.V., Tockner K., Edwards P.J., Kollmann J., Gurnell A.M., Petts G.E., Bretschko G. & Rossaro B. Potential role of island dynamics in river ecosystems. *Verh. Intern. Verein. Limnologie* 27, 2000, 1-4.

Résumé

Les ripisylves constituent des foyers reconnus de biodiversité. Elles doivent ce caractère à une forte instabilité hydrologique. Les crues rajeunissent périodiquement les mosaïques végétales riveraines, créant les conditions de leur renouvellement. Les études réalisées à ce jour suggèrent que la richesse spécifique végétale est maximale pour des fréquences de crues intermédiaires et augmente quand la topographie crée une forte variation spatiale de la fréquence des crues. Cependant, cette relation varie en fonction de l'échelle spatiale et du groupe végétal considéré. Les organismes du sol des ripisylves, y compris ceux associés aux racines et aux détritiques, demeurent mal connus. Les oiseaux et les mammifères sont les animaux les mieux connus. Il conviendrait de développer une surveillance à long terme des systèmes riverains, notamment en ce qui concerne les espèces envahissantes. La conservation de la biodiversité des zones riveraines suppose le respect de la double identité naturelle et culturelle des ripisylves, ainsi que la prise en compte de leur dimension paysagère.

Summary

Biodiversity through instability

Riverside woodlands form a recognised source of biodiversity. This characteristic is due to great hydrological instability. Floodwaters periodically generate young growth in the variegated riverine vegetation, thus creating conditions for renewal. Earlier studies tend to suggest that the wealth of plant species is greatest for patterns of medium-strength flooding and increases where the topography leads to wide variation in the places where the sporadic flooding occurs. However, such relationships vary according to scale of the area and the plant group being considered. Organisms in riverine soils, including those associated with roots and decaying matter, remain poorly understood. Birds and mammals are the best-understood fauna. It would be advisable to develop long-term monitoring of riverine systems, especially for invasive species. Preserving the biodiversity of riverside areas implies respect for the dual identity, both natural and cultural, of riverside woodlands as well as taking into account their role in landscape.

Riassunto

Le foreste riparie : la biodiversità dall'instabilità

Le foreste riparie costituiscono focolai riconosciuti di biodiversità. Devono questo carattere a una forte instabilità idrologica. Le piene ringiovaniscono periodicamente i mosaici vegetali rivieraschi, creando le condizioni del loro rinnovo. Gli studi realizzati oggi suggeriscono che la ricchezza specifica vegetale è massima per frequenze di piene intermedie e aumenta quando la topografia crea una forte variazione spaziale della frequenza delle piene. Tuttavia, questa relazione varia in funzione della scala spaziale e del gruppo vegetale considerato. Gli organismi del suolo delle foreste riparie, compresi quelli associati alle radici e ai rifiuti, rimangono male conosciuti. Gli uccelli e i mammiferi sono gli animali meglio conosciuti. Converrebbe di sviluppare una sorveglianza a termine lungo dei sistemi rivieraschi, in particolare per ciò che riguarda le specie dilaganti. La conservazione della biodiversità delle zone rivierasche suppone il rispetto della doppia identità naturale e culturale delle foreste riparie, come la presa in conto della loro dimensione paesaggista.