

641

# Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura

---

THÈSE PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL  
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

par

**Willy MATTHEY**

licencié ès sciences

Travail ayant bénéficié d'un subside  
du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique

GENÈVE  
IMPRIMERIE KUNDIG  
1971

# Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura

---

THÈSE PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL  
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

par

**Willy MATTHEY**

licencié ès sciences

Travail ayant bénéficié d'un subside  
du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique

GENÈVE  
IMPRIMERIE KUNDIG  
1971

*La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport de Messieurs les professeurs J. G. Baer, Fr. Bourlière (Paris), P. Bovey (Zurich) et J.-L. Richard autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont contenues.*

*Neuchâtel, le 26 novembre 1970*

Le doyen: Roger BADER

Extrait de la *Revue suisse de Zoologie*,  
Tome 78, fasc. 2, 1971

# Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura

par

**Willy MATTHEY**

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel

Avec 56 figures et 4 planches

## TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION . . . . .	369
Remerciements . . . . .	370
Historique des travaux concernant les tourbières neuchâteloises . . . . .	371
ETUDE DU MILIEU	
Aperçu géographique . . . . .	373
Histoire de la tourbière . . . . .	374
Topographie de la tourbière . . . . .	375
Protection . . . . .	376
Définition de quelques termes . . . . .	376
Géographie de la tourbière . . . . .	378
Climat de la Vallée de la Brévine . . . . .	379
Précipitations atmosphériques . . . . .	381
Brouillards . . . . .	383
Températures . . . . .	383
Vents . . . . .	385
Climat de la tourbière . . . . .	386
Précipitations . . . . .	386
Couverture neigeuse . . . . .	387
Humidité relative . . . . .	389
Vents . . . . .	392
Températures . . . . .	395

---

<sup>1</sup> Travail ayant bénéficié d'un subside du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique.

Evaporation . . . . .	397
Conclusion . . . . .	398
Hydrologie . . . . .	399
Hydrologie de la tourbière . . . . .	399
Hydrologie des gouilles et des canaux . . . . .	401
Végétation . . . . .	405
Composition floristique des gouilles . . . . .	406
Classement des gouilles . . . . .	406
Evolution des gouilles . . . . .	411
Végétation du bas marais . . . . .	414

#### ETUDE DE LA FAUNE

Méthodologie . . . . .	417
Choix des stations . . . . .	417
Méthodes d'observation . . . . .	417
Dénombrement des insectes . . . . .	418
Piégeage . . . . .	420
Marquage . . . . .	420
Travail effectué en laboratoire . . . . .	421
Répartition de la faune dans l'espace . . . . .	421
Collemboles . . . . .	426
Ephéméroptères . . . . .	427
Odonates . . . . .	427
Plécoptères . . . . .	429
Mégaloptères . . . . .	429
Coléoptères . . . . .	433
Trichoptères . . . . .	442
Diptères . . . . .	442
Hyménoptères . . . . .	446
Hétéroptères . . . . .	450
Homoptères . . . . .	453
Aranéides . . . . .	455
Considérations sur la répartition des espèces . . . . .	458
Répartition de la faune dans le temps . . . . .	462

#### LA FAUNE ET LE MILIEU

Etude des principaux facteurs écologiques qui conditionnent la présence et l'abondance des populations d'insectes dans les stations . . . . .	465
Considérations générales . . . . .	465
La surface des stations en tant que facteur écologique . . . . .	467
La profondeur de l'eau en tant que facteur écologique . . . . .	468
Le microclimat . . . . .	470
Importance de la végétation herbacée des gouilles et du bord des canaux . . . . .	472
Points particuliers de l'écologie des canaux . . . . .	474
<i>Utricularia vulgaris</i>	
Les algues filamenteuses	
Points particuliers de l'écologie des gouilles . . . . .	475

*Sphagnum cuspidatum*

## Les boues

La nourriture en tant que facteur écologique . . . . .	479
Etude de quelques stations . . . . .	483
Canaux profonds. Exemple: C.1c . . . . .	483
Canaux peu profonds. Exemple: C.2 . . . . .	485
Canaux mixtes. Exemples: C.11 et Mare Pochon . . . . .	487
Corrélation entre les différences de niveau dans les gouilles et la zonation . . . . .	489
Gouilles centrales. Exemple: Station 5 . . . . .	490
Gouilles périphériques. Exemple: Station 14 . . . . .	494
Influence des facteurs écologiques sur la biologie des espèces . . . . .	497
Cycles de développement . . . . .	497
Influence des facteurs écologiques . . . . .	502
Neige	
Température	
Insolation	
Vents	
Assèchement et inondation	
Densité de la population	
Le rôle de la prédation dans la régulation des populations . . . . .	511
Prédation à la surface de l'eau . . . . .	512
Prédation dans le milieu aquatique . . . . .	519
Considérations générales . . . . .	522
Conclusion . . . . .	523
Résumé . . . . .	525
Zusammenfassung . . . . .	528
Summary . . . . .	531
Bibliographie . . . . .	533

## INTRODUCTION

« Les quatre-vingt-dix-neuf centièmes des biologistes de terrain, nous dit CHAUVIN (1967), n'ont jamais fait de laboratoire à proprement parler. De plus, leur culture est essentiellement systématique; sortis de la taxonomie pure, ils se sentent perdus, d'où le réflexe bien compréhensible de se moquer de ce qu'ils ne comprennent pas. »

En dépit de ce jugement sévère, nous devons avouer que le présent travail est le fait d'un naturaliste de terrain.

Nous pensons que, pour comprendre le mécanisme d'une biocénose et le comportement des animaux dans leur milieu naturel, il est nécessaire d'observer longuement avant de passer à l'expérimentation.

Notre travail étudie la faune entomologique liée au milieu aquatique dans une tourbière. En même temps qu'une contribution à la connaissance de la faune

du Haut-Jura, il s'efforce d'apporter quelque lumière sur l'écologie des insectes aquatiques.

Notre ligne de conduite a été de perturber le moins possible le milieu que nous avons à étudier. Pour ce faire, nous avons dû apprendre à reconnaître *in situ* plus d'une centaine d'espèces d'insectes et d'araignées. Puis, pendant plusieurs années, au prix d'une longue patience, nous les avons observés dans leur milieu. Cette méthode n'est évidemment valable que pour des biotopes de faible étendue, comme c'est le cas dans la tourbière.

Parallèlement, nous avons élevé en laboratoire certaines espèces dont la biologie était peu connue, des Hydrophilides en particulier.

Nous avons en outre recueilli de nombreuses données sur le climat de la tourbière et sur sa flore, dont nous avons abordé l'étude précédemment sous l'angle de l'écologie des sphaignes (MATTHEY, 1962).

Notre travail est une étude de synécologie essentiellement descriptive, mais aussi fonctionnelle, puisque nous avons examiné les relations des espèces entre elles, surtout dans leurs rapports proies-prédateurs.

Nous n'avons pas abordé ces problèmes sous l'angle mathématique cher à certains écologistes. L'observation de la nature nous a enseigné la méfiance envers toute codification abusive, et nous avons été renforcé dans nos idées en constatant qu'elles étaient en accord avec l'opinion du professeur BAER, notre directeur de thèse.

L'étude du parasitisme et l'étude quantitative des chaînes alimentaires ou de la productivité dépassaient le cadre de ce travail. Mais nous pensons que notre étude prépare la voie à de telles recherches dans les tourbières.

C'est pourquoi, en définitive, nous ne considérons pas les résultats de notre travail de thèse comme un aboutissement, mais plutôt comme un point de départ pour de futurs travaux.

#### REMERCIEMENTS

C'est grâce à la compréhension de notre maître, M. le Professeur Jean G. Baer, que nous avons pu réaliser un projet qui nous tenait particulièrement à cœur, c'est-à-dire réaliser un travail de recherche dans le cadre d'une thèse de doctorat. Le professeur Baer nous a fait bénéficier de sa vaste expérience, et il a su nous prodiguer ses encouragements et ses conseils, tout en nous laissant une grande liberté de travail. Aussi sommes-nous particulièrement heureux de pouvoir lui exprimer ici notre très profonde gratitude.

Nos remerciements vont également :

- au professeur P. Bovey, directeur de l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, à Zurich, qui s'est intéressé à nos travaux. Il nous a fourni d'utiles références bibliographiques et nous a donné de judicieux conseils.



Vue aérienne de la tourbière du Cachot.  
(Nous remercions le Col. Cdt de Corps Hirschy,  
qui nous a facilité l'acquisition de cette photo.)

- au professeur F. Bourlière, qui nous a fait le très grand honneur d'assister, en tant que membre du jury, à la soutenance de notre thèse;
- au professeur J. L. Richard, également membre du jury, et dont la présence souligne l'interdépendance de la botanique et de la zoologie dans une étude écologique;
- aux spécialistes qui ont accepté de déterminer nos récoltes ou de vérifier nos identifications: le professeur G. Benz (Aranéides); le professeur W. Sauter (Homoptères); tous deux de l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, à Zurich; le docteur H. Kutter, à Männedorf (Formicidés); le docteur A. M. Hutson et ses collaborateurs, du Département d'entomologie du British Museum (Tipulidés, Culicidés, Ephydridés);
- au docteur V. Aellen, directeur du Muséum d'histoire naturelle de Genève, qui nous a accueilli dans son Musée et a mis les collections d'Hétéroptères à notre disposition.

Notre collègue et ami, le docteur C. Vaucher, nous a apporté son aide dans l'installation des instruments météorologiques dans la tourbière; il a piégé en notre compagnie et nous a beaucoup aidé dans l'illustration photographique de notre travail. Nous avons toujours trouvé en lui un interlocuteur avisé, disposé à débattre tel ou tel point de nos recherches. Nous l'en remercions bien sincèrement

M<sup>me</sup> J. Billeter et M<sup>lle</sup> A. M. Maeder nous ont apporté une aide décisive dans la mise au point de notre manuscrit. Nous les prions de trouver ici l'expression de notre reconnaissance.

#### HISTORIQUE DES TRAVAUX CONCERNANT LES TOURBIÈRES NEUCHÂTELOISES

Elles ont été étudiées sous l'angle botanique et palynologique par d'assez nombreux chercheurs.

F. MATTHEY (1970) établit un historique très complet des recherches dont elles ont fait l'objet, et nous n'y reviendrons pas. Rappelons simplement, avec F. MATTHEY, que c'est dans la tourbière du Cachot que SPINNER (1926) a appliqué, pour la première fois en Suisse, la méthode de l'évolution paléosylvatique.

Force nous est de constater que les Invertébrés des tourbières n'ont guère inspiré les zoologistes contemporains. Ce sont des publications relativement anciennes qui traitent des Protozoaires, des Rotateurs et des Entomostracés, seuls groupes ayant fait l'objet de travaux de quelque importance.

THIÉBAUD et FAVRE (1906, 1907) ont apporté une première contribution à la faune des mares des Saignolis. Leurs travaux concernent particulièrement les trois groupes que nous venons de citer.

THIÉBAUD (1908) inclut dans son étude des Entomostracés du canton de Neuchâtel, les marais des Ponts-de-Martel et de la vallée de La Brévine.

Le même auteur (THIÉBAUD, 1911), étudiant les Rotateurs du canton de Neuchâtel, cite le bois des Lattes et les marais des Saignolis.

BOURQUIN (1918) étudie les Protozoaires de la vallée de La Chaux-de-Fonds, y compris le marais des Eplatures.

THIÉBAUD (1936) établit la liste des espèces d'Harpacticides trouvés en Suisse, et signale des captures dans les marais des Saignolis.

La faune entomologique du Haut-Jura a été peu étudiée.

Toutefois, plusieurs entomologistes ont chassé dans l'une ou l'autre des tourbières neuchâtelaises. Citons de ROUGEMENT (1903), pour les Lépidoptères, de BEAUMONT (1938), pour les Odonates, MONARD (1947), pour quelques Coléoptères.

Enfin, en 1969, le professeur P. BOVEY a commencé la prospection des Scolytides dans la tourbière du Cachot.

## LE MILIEU

## APERÇU GÉOGRAPHIQUE

La vallée de La Brévine est un vaste bassin fermé de 85 km<sup>2</sup>, le second par son étendue dans le Jura.

Ses flancs sont occupés par des calcaires jurassiques soumis à l'érosion karstique, tandis que le fond, formé de marnes hauteriviennes, de molasse et

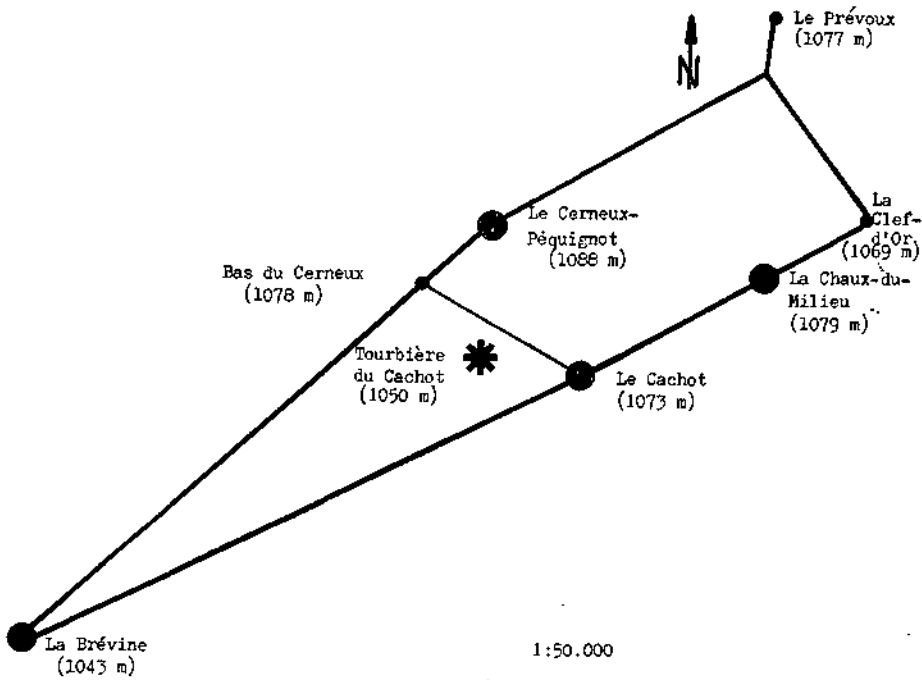


FIG. 1.

Situation de la tourbière du Cachot.

d'argiles quaternaires déposées par un glacier local à l'époque du Würm, est imperméable (BÜRGER, 1959).

Cette zone imperméable supporte un chapelet de tourbières d'inégale importance, qui jalonnent la vallée depuis Vers-chez-les-Combes jusqu'au Brouillet.

C'est dans la plus grande de celles-ci que nous avons effectué nos recherches (fig. 1).

Ses coordonnées sont 541 à 541,4 / 206,2 à 206,5.

Elle est située à l'ouest du village du Cachot, qui lui donne d'ailleurs son nom le plus courant, à une altitude de 1050 m. Elle représente le lambeau le plus important qui subsiste d'un vaste ensemble de près de deux kilomètres de longueur, probablement d'un seul tenant à l'origine, qui s'étendait du Marais rouge, près de Vers-chez-les-Combes, jusqu'à Le Marais, au-dessous du Maix Rochat.

Sur les flancs est et sud, elle est entourée par des prés et champs cultivés. Un pâturage assez sec, qui occupe le flanc de la vallée, la limite vers le nord.

Un massif tourbeux, irrégulièrement exploité, la prolonge en direction de l'ouest.

Du point de vue hydrologique, la tourbière appartient au bassin de l'Areuse. Ses eaux se déversent dans deux emposieux. L'un, profond de 9 m, mais partiellement comblé par des déblais, se situe à 150 m de son angle est. L'autre est situé au-dessous du Cachot de Vent, à 750 m de son angle sud. Avant que les travaux de drainage, commencés en 1962, ne soient menés à terme, ce dernier était alimenté chaque printemps par un ruisseau temporaire au débit assez important, provenant de la fonte des neiges de la tourbière. Ce cours d'eau disparaissait sous terre par une crevasse qui perce le fond de l'emposieux. C'est à cet endroit que SCHARDT a procédé à des colorations, en 1904, pour démontrer que ces eaux reparaissent à la source de l'Areuse.

#### HISTOIRE DE LA TOURBIÈRE<sup>1</sup>

F. MATTHEY (1970), par une analyse très fouillée des pollens contenus dans les couches de tourbe, a pu reconstituer l'histoire de la tourbière de façon remarquablement détaillée.

Ses recherches complètent les travaux de SPINNER (1926, 1927, 1930, 1932) et de JÉQUIER (1962), (*in* F. MATTHEY, *loc. cit.*).

F. MATTHEY a pu fixer dans le temps les quelques stades importants que nous relevons ci-dessous :

Premiers dépôts polliniques dans l'argile, 10.000 à 8.200 ans av. J.-C. (Tardiglaciaire).

Installation du bas marais, 8.200 à 6.800 ans av. J.-C. (Préboréal). Installation du haut marais, 2.500 à 800 ans av. J.-C. (Subboréal). Installation en permanence de l'homme dans la vallée, dès 1.000 ans après J.-C. à nos jours (Subatlantique récent).

Une datation au C 14 a permis de fixer, avec une précision de  $\pm 100$  ans, un âge de 4.270 ans av. J.-C. pour un prélèvement à 2,90 m de profondeur (fin de l'Atlantique ancien).

<sup>1</sup> Nous remercions le Dr F. MATTHEY de nous avoir communiqué le texte de son travail de thèse avant sa parution.

Ajoutons que, selon la chronique, les premières exploitations de la tourbe comme combustible se situent à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle.

### TOPOGRAPHIE DE LA TOURBIÈRE

Jusqu'à la généralisation récente du chauffage au mazout, les tourbières ont constitué la principale source de combustible, avec le bois, pour les habitants de la vallée de La Brévine.

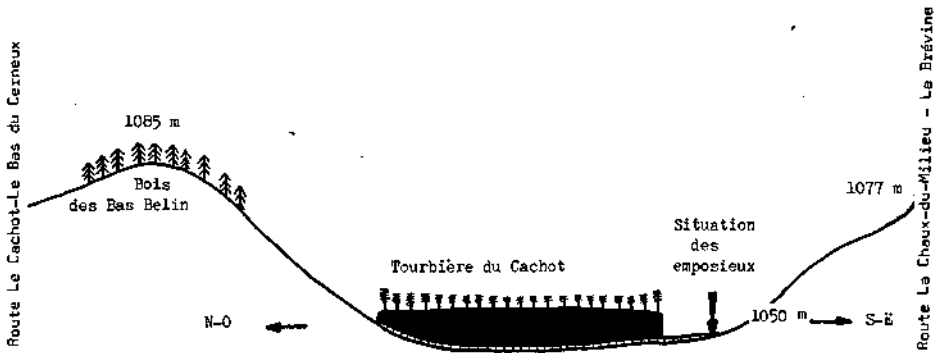


FIG. 2.

Coupe transversale de la vallée de La Brévine à la hauteur de la tourbière du Cachot.  
Les hauteurs sont exagérées 10 ×.

Aujourd'hui encore, quelques fermes sont chauffées au moyen de la tourbe. Les tourbières, subdivisées en de nombreuses parcelles appartenant à des propriétaires différents, ont été grignotées et fragmentées peu à peu, sans aucun plan d'ensemble. Ce mode d'exploitation explique leur forme irrégulière.

Le vaste fossé qui borde la tourbière du Cachot vers le S.-O. est dû à l'exploitation de la tourbe malaxée par une grande entreprise industrielle au cours de la dernière guerre.

L'exploitation actuelle tend à la fabrication de la tourbe horticole au moyen de pelles mécaniques, et les tourbières diminuent plus en une année sous l'action de ces engins qu'en dix ans d'exploitation manuelle du combustible. On peut prévoir que les surfaces non protégées sont vouées à une destruction rapide.

Il est par conséquent inutile d'insister sur le fait que les limites naturelles de la tourbière primitive ne sont plus guère visibles, sauf toutefois sur la lisière N.-O., où la tourbière s'arrête au contact des calcaires fissurés de la pente voisine.

On peut également supposer que vers le S.-E., la tourbière était limitée par une ligne d'emposieux qui marque la zone de contact entre les terrains perméables des pentes et les terrains imperméables du fond de la vallée (fig. 2).

Dans sa forme actuelle, la tourbière du Cachot a une surface de près de six hectares d'un seul tenant.

Les sondages de JÉQUIER (*loc. cit.*) ont montré une épaisseur maximum de tourbe de 6,30 m, la plus importante mesurée dans les tourbières neuchâtelaises.

En estimant l'épaisseur moyenne de la tourbe entre 4 et 5 m, on arriverait à un volume tourbeux de 250 000 à 300 000 m<sup>3</sup>.

### PROTECTION

En 1945, le Conseil d'Etat prend un arrêté concernant la mise sous réserve de la tourbière du Cachot.

En 1956, la Ligue suisse pour la protection de la nature achète une surface de 21 000 m<sup>2</sup>, qui couvre à peu près le centre de la tourbière.

En 1961, on a pu craindre que cette acquisition ne soit mise en péril par la réalisation d'un vaste plan de drainage et de remaniement parcellaire.

Mais la LSPN a pu compléter ses anciennes acquisitions par d'importants achats qui ont plus que doublé la surface primitive, si bien que la réserve du Cachot forme actuellement un ensemble à peu près rectangulaire de 350 m de long sur 200 m de large environ, dont le  $\frac{1}{7}$  de la superficie seulement consiste en marais exploité.

Sur la demande de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, la LSPN a fait clôturer le centre de la réserve, afin de mettre de précieux biotopes à l'abri des promeneurs et du bétail (1969).

Le but recherché est de faire de la tourbière du Cachot une réserve scientifique absolue, une sorte de laboratoire en plein air mis à la disposition des milieux scientifiques.

### DÉFINITION DE QUELQUES TERMES (fig. 3)

La tourbière, exploitée sur trois côtés, se trouve surélevée de un à deux mètres par rapport aux prés et aux landes environnants, d'où le nom de *haut marais*, ou *haute tourbière*, qui s'applique à la partie intacte. Il désigne, dans ce travail ce qui reste du marais bombé primitif.

La partie environnante, non cultivée, constitue le *marais abaissé*, ou *marais exploité*, ou encore le *bas marais*. Nous avons désigné sous le nom de *landes* (landes nues, landes à Polytrics, landes à Ericacées) les surfaces du haut marais qui résultent de la dégradation de la forêt climacique, et les parties du marais exploité qui n'ont pas été mises en culture.

Les bords de la haute tourbière forment des parois verticales, les *murs de tourbe*, qui peuvent être plus ou moins effondrés.

C'est au pied de ces murs que sont creusés les *canaux*. Ce terme est tiré du vocabulaire local. Il désigne une fosse résultant de l'exploitation de la tourbe. En effet, les tourbiers creusent au-dessous du niveau des landes, jusqu'à l'argile, pour extraire leur meilleure tourbe, passablement minéralisée à ce niveau. Le bassin se remplit quand l'extraction est terminée (le tourbier doit sans cesse pomper l'eau pour vider le trou pendant son travail).

Quand l'exploitation de la tourbe a fortement entamé les flancs de la tourbière, il en est résulté une *encoche* plus ou moins profonde dans le haut marais (exemple: encoche Marguet).

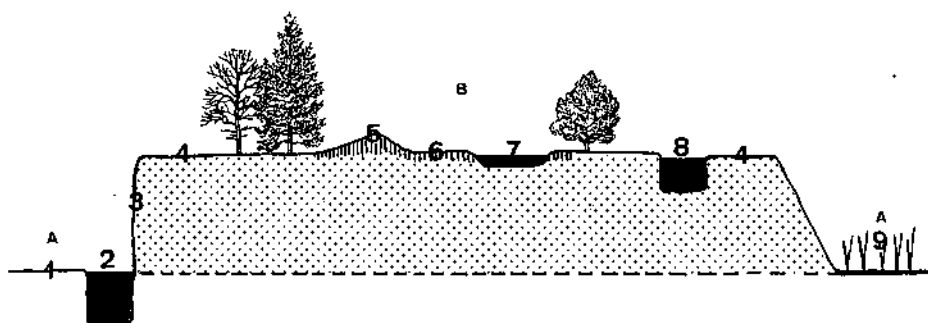


FIG. 3.

Illustration de quelques termes utilisés.

A. Marais abaissé; B. Haut marais.

1. Lande de dégradation; 2. Canal; 3. Mur de tourbe; 4. Lande de dégradation;
5. Butte; 6. Replat; 7. Gouille; 8. Mare Pochon; 9. Fossé Pochon.

Nous appelons fossé Pochon une vaste dépression de 250 m de longueur sur 20 à 30 m de largeur, due à l'exploitation de la tourbe.

La mare Pochon est en fait un canal creusé sur le haut marais. Elle résulte d'une extraction de tourbe faite au milieu d'une lande. Ce terme de mare n'a pour but que de la différencier des canaux du bas marais.

A la surface du haut marais, dans la partie humide, les sphaignes déterminent la formation de gouilles, de replats et de buttes.

Par *gouille*<sup>1</sup>, il faut entendre une dépression naturelle, remplie d'eau la plupart du temps, de 10 à 30 cm de profondeur. Les gouilles se trouvent en particulier dans le *Sphagnetum medii*.

Le *replat* est une surface plus ou moins plane formée par les sphaignes après le comblement des gouilles et avant l'installation des pins.

<sup>1</sup> Nous employons le mot « gouille », couramment utilisé dans le Jura, à défaut d'autres termes plus précis. Nous ne sommes guère satisfait du vocable « Kolk » proposé par SPINNER (1932) et utilisé également par ISCHER (1935). C'est un mot allemand dont l'usage ne s'est pas répandu parmi les auteurs de langue française. D'autres auteurs utilisent les expressions vagues de « cuvettes », « dépressions inondées » ou, pire, de « collections d'eau ».

Nos « gouilles » répondent aux définitions proposées par DUSSART (1966) pour les flaques d'eau et les mares. Nous pensons néanmoins qu'elles représentent un cas particulier.

La *butte* répond à la définition du dictionnaire, à ceci près qu'elle est formée essentiellement de sphaignes.

Ces trois termes correspondent respectivement aux « Kolken », « Schlenken » et « Bulten » de certains botanistes (SPINNER, 1932).

C'est la faune entomologique des canaux et des gouilles qui est étudiée dans ce travail.

Les quelques noms propres que nous avons donnés à diverses parties de la tourbière ne sont pas entérinés par les géographes. Ils ont été choisis d'après le nom des propriétaires des parcelles ainsi désignées. L'encoche Marguet, ou le fossé Pochon, sont des parcelles vendues à la Ligue suisse pour la protection de la nature par MM. Marguet et Pochon (fig. 4).

Ce mode de faire permet une plus grande précision dans la description des milieux étudiés.

#### GÉOGRAPHIE DE LA TOURBIÈRE (fig. 4 et 5)

On atteint la tourbière à partir de la route qui relie le village du Cachot au hameau du Bas-du-Cerneux. Un chemin vicinal permet d'accéder à l'encoche Marguet, qui contient un ensemble de canaux d'inégale importance. C. 11 est le plus grand. Nous avons désigné par C. 1 un ensemble de 4 canaux (C. 1a, C. 1c, C. 1c' et C. 1e) qui ont souvent été remaniés, réunis, fragmentés ou déplacés par l'exploitation de la tourbe au cours des dix dernières années, ce qui explique l'apparente bizarrerie de leur numérotation actuelle.

Deux autres canaux intéressants du point de vue faunistique sont également situés sur le flanc N.-E. de la tourbière (C. 2 et C. 3).

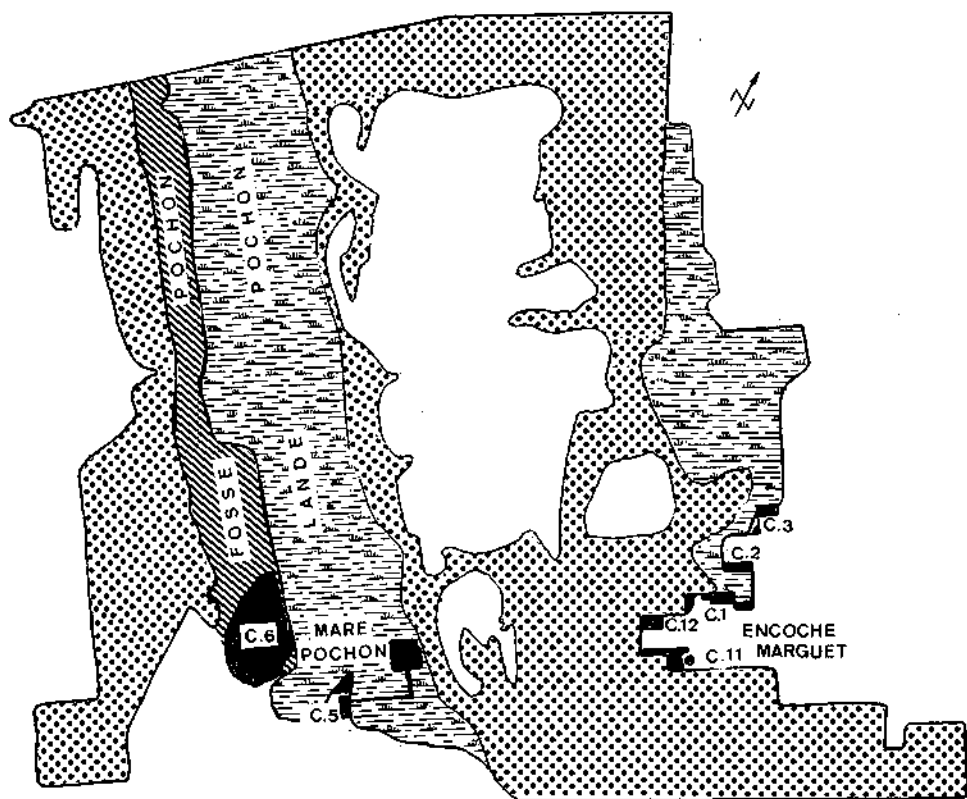
A partir de l'encoche Marguet, on parvient sur le haut marais en escaladant les murs de tourbe.

Sur la figure 4, la zone pointillée correspond à la forêt de pins de montagne (*Sphagno-Mugetum*) qu'il faut traverser pour arriver dans la zone humide (en blanc), occupée par des parterres de sphaignes (*Sphagnetum medii*). C'est là que se trouvent les gouilles, dont la situation détaillée est indiquée sur la figure 5.

Vers l'ouest, une vaste lande (lande Pochon) sépare les milieux que nous venons de citer du fossé Pochon. Cette profonde et large tranchée est elle-même limitée, en direction du S.-O., par une petite forêt de pins de montagne sur tourbe, irrégulièrement découpée par l'exploitation.

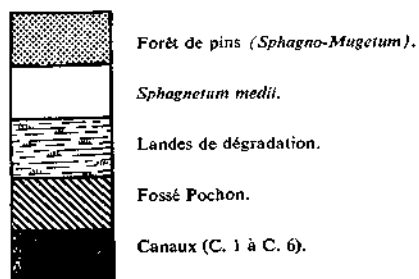
Vers le bas du fossé Pochon, il y a une nappe d'eau assez importante (C. 6), peu accessible, à fond mouvant et entourée de tapis végétaux flottants. Ses eaux se déversent dans un collecteur de drains.

Le canal C. 5, qui entaille le bord S.-E. de la lande Pochon, reçoit les eaux excédentaires de la mare du même nom, creusée à la surface de la lande.



1:2000

FIG. 4.  
Carte de la tourbière.



#### CLIMAT DE LA VALLÉE DE LA BRÉVINE

Le climat de la tourbière du Cachot dépend du climat général de la vallée de La Brévine, aussi devons-nous présenter les caractéristiques de ce dernier.

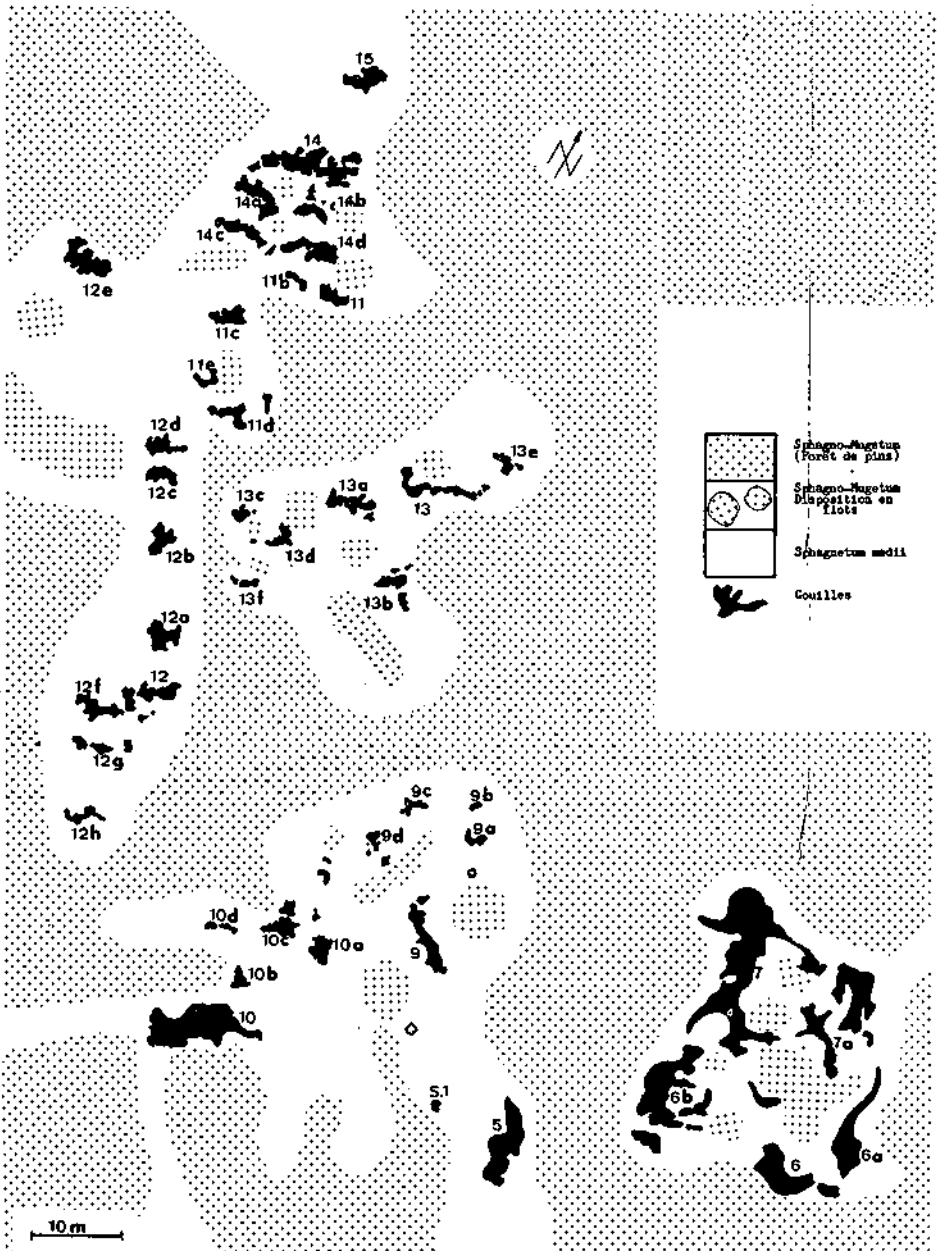


FIG. 5.

Disposition des gouilles dans le *Sphagnetum medii*.

*Précipitations atmosphériques*

Une station météorologique est installée depuis 1896 à La Brévine. Elle a fonctionné sans interruption jusqu'à maintenant.

D'autre part, nous avons nous-même desservi de 1960 à 1964 une station pluviométrique installée à La Chaux-du-Milieu par les Services industriels de la ville du Locle.

La comparaison des mesures de chacune de ces deux stations ne montre pas de différences importantes (6 à 8% en plus ou moins, et selon les années, par rapport aux valeurs enregistrées à La Brévine).

On peut donc admettre que la station de La Brévine fournit des données valables pour l'ensemble de la vallée, donc aussi pour la tourbière du Cachot, qui se trouve située entre La Chaux-du-Milieu et La Brévine, à la même altitude et dans la même situation que cette dernière localité.

BÜRGER (1959), citant UTTINGER, donne pour la période s'étendant de 1901 à 1953, une moyenne homogénéifiée de 1446 mm à La Brévine.

Il met en évidence une alternance de périodes sèches et humides. La station de La Brévine donne les valeurs suivantes pour les dix dernières années :

<i>Années</i> . . . . .	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
<i>mm d'eau</i> . . . . .	1209	1240	1249	1391	1023	1971	1738	1435	1823	1554

Ces mesures montrent clairement un déficit annuel sur la moyenne pour 1960 à 1964, tandis que les années 1965 à 1969 se rapprochent de la moyenne ou marquent un net excédent.

BÜRGER met également en évidence, pour la période s'étendant de 1902 à 1953, une prédominance de périodes sèches de courte durée et une rareté des périodes sèches de longue durée d'avril à septembre, ces dernières se situant plutôt pendant la mauvaise saison.

En 1964, année la plus sèche, la plus longue période sans précipitations pendant la belle saison, a été de onze jours (28 juin au 8 juillet), en 1969, année proche de la moyenne, elle a été également de onze jours (12 au 22 juillet), enfin, en 1968, année très pluvieuse, elle a été de neuf jours (14 au 22 avril).

Le nombre moyen des jours de précipitations supérieures ou égales à 1 mm est de 152 jours par année (période de 1960 à 1969), avec un maximum de cent quatre-vingt-dix-neuf jours en 1965, année la plus pluvieuse, et un minimum de cent dix-neuf jours en 1964, année la plus sèche.

L'examen des données météorologiques ne permet pas de déterminer des mois régulièrement pluvieux par rapport aux autres, en fait, tous peuvent présenter des maximums de précipitations sur une période assez longue.

<i>Années</i> . . . . .	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969
<i>Mois le + pluvieux</i>	IX	XII	III	VIII	III	XII	XII	XI	I	VI
<i>mm d'eau</i> . . . . .	178	247	239	271	129	314	283	187	355	193

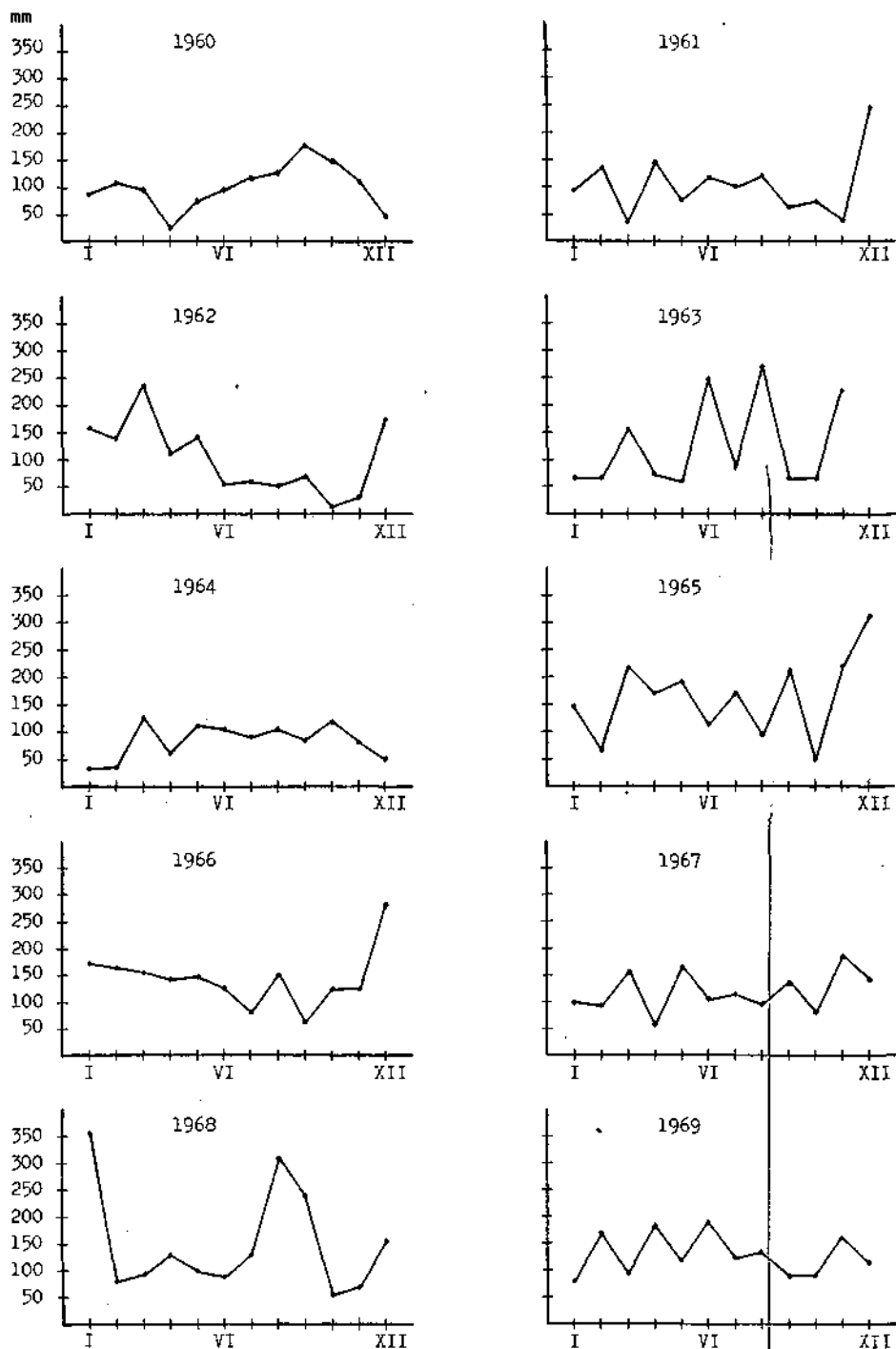


FIG. 6.  
Hauteur des précipitations mensuelles à La Brévine (1960-1969).

On retrouve néanmoins plus souvent les mois de novembre et décembre à cause des abondantes pluies automnales qui précèdent la neige (fig. 6).

Au cours des cinquante-deux dernières années d'observation (BÜRGER, *loc. cit.*), la moyenne des maximums journaliers a atteint 51 mm (maximum 87, minimum 30 mm). Les plus fortes chutes journalières s'observent surtout en août, à cause des orages, et en novembre, où elles précèdent les premières chutes de neige.

Le nombre moyen de jours de chute de neige est de 68, soit 42% des précipitations. Il peut neiger de novembre à début mai, mais, en 1969, il a encore neigé le 5 juin. L'épaisseur de la couche de neige varie considérablement d'un endroit à l'autre, et son poids spécifique étant le plus souvent compris entre 0,2 et 0,4, il est difficile d'établir une moyenne de l'eau fournie au sol par la fonte de la neige, d'autant plus qu'une partie disparaît par sublimation.

### Brouillards

Les brouillards nocturnes sont fréquents à la fin de l'été, en automne et en hiver. Ils remplissent le fond de la vallée au cours de la soirée pour se dissiper

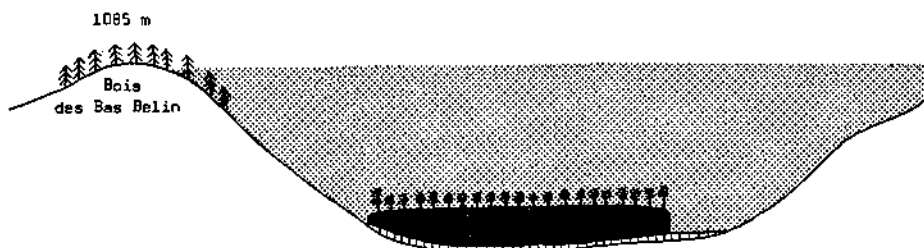


FIG. 7.

Position de la nappe de brouillard.  
Les hauteurs sont exagérées 10 ×.

dans la matinée, sous l'influence du soleil. Leur limite supérieure atteint la cote 1080 à 1100 m (fig. 7). Un fort brouillard peut déposer jusqu'à 0,3 mm d'eau en une nuit.

### Températures

La région de La Brévine est largement connue comme étant « La Sibérie de la Suisse ». On y enregistre en effet des températures extrêmement basses à plusieurs reprises au cours de l'hiver. Les minimums sont atteints à la fin des nuits calmes et claires, conditions favorables à un fort refroidissement dans les couches inférieures de l'atmosphère.

Les moyennes mensuelles absorbent ces valeurs extrêmes, et surtout ne traduisent pas la grande variabilité du climat thermique, relevée déjà par SPINNER (1926).

On peut noter des écarts journaliers de plus de 20 degrés en été, et de 30, voire 40 degrés en hiver.

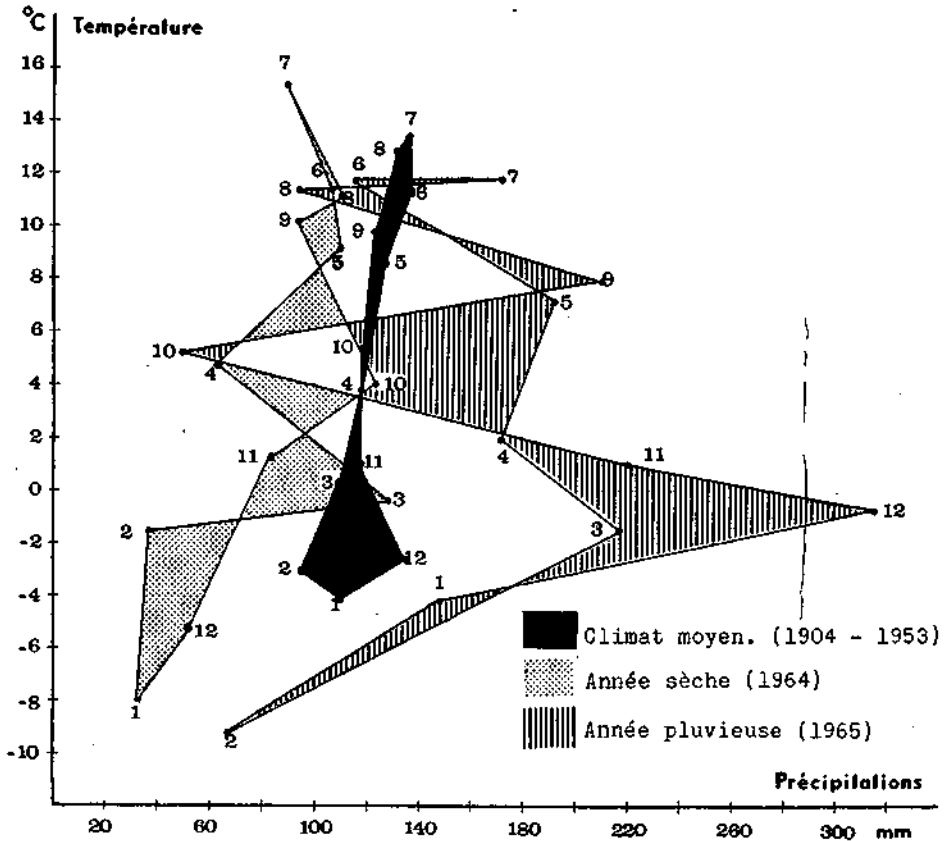


FIG. 8.  
Climatogrammes.

Au cours de l'hiver, il y a généralement des périodes de « radoux », pendant lesquelles un réchauffement très marqué entraîne dégel et pluie. Il est rare toutefois que l'épaisse couche de neige disparaisse entièrement.

Ce fut pratiquement le cas en janvier 1955. Le résultat de ce réchauffement fut une spectaculaire inondation. Le fond de la vallée de La Brévine était occupé par une série de lacs.

Dans la région du Cachot, la cote des eaux atteignait 1055 m, alors que le bas marais et les prés environnants sont à une altitude de 1050 m. Les pins émergeaient d'un lac de 3,4 km de long, atteignant 13 m de profondeur à l'endroit du plus profond emposieux.

Ces derniers, au plus fort de l'inondation, non seulement ne suffisaient pas à évacuer l'eau, mais encore étaient devenus des résurgences temporaires.

Dans le tableau ci-dessous, nous donnons les moyennes mensuelles des températures enregistrées par la station météorologique de La Brévine, d'abord les moyennes calculées sur soixante-trois ans (1904 à 1966), puis, séparément, les moyennes des années 1967, 1968 et 1969.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Moy. annu- elles
1904-66	-4,1	-3,1	+0,1	+3,7	+8,3	+11,5	+13,3	+12,6	+9,7	+5,4	+0,8	- 2,6	+4,7
1967	-5,8	-1,0	+1,3	+2,4	+7,2	+ 9,6	+14,8	+11,8	+9,0	+7,3	+1,2	- 8,2	+4,1
1968	-7,1	-1,6	-1,7	+4,0	+7,0	+10,6	+13,0	+11,4	+8,6	+7,6	0,0	- 3,4	+4,0
1969	-4,5	-6,5	-0,8	+3,0	+8,4	+ 9,7	+14,0	+11,8	+9,9	+4,1	+0,4	-10,9	+3,2

Afin de caractériser graphiquement le climat régional, nous avons construit un climatogramme sur les données moyennes de température et d'humidité pour soixante-six ans (1904-1969), période que nous considérons comme suffisamment longue pour donner des moyennes valables. Nous les comparons avec les valeurs correspondantes pour 1964, année la plus sèche de la dernière décennie, et pour 1965, année la plus humide.

Ces trois figures, tout en conservant une certaine ressemblance, mettent en évidence les écarts considérables constatés entre 1964 et 1965 (fig. 8).

Par contre, les climatogrammes basés sur les données de l'année la plus froide (1962, moyenne annuelle +2,7) et de l'année la plus chaude (1961, moyenne annuelle +4,8) ne montrent pas de différences significatives.

### Vents

Les vents principaux sont canalisés par la vallée soit dans le sens S.-O.-N.-E. (vent), soit dans le sens N.-E.-S.-O. (bise). Le vent marque une prédominance plus ou moins nette selon les années.

	1967	1968	1969	
Bise	21,5%	23,4%	36,5%	de la totalité des vents mesurés
Vent	54,2%	52 %	42,8%	à La Brévine.

Ces vents sont rarement violents. Le maximum que nous ayons enregistré au moyen d'un anémomètre à main est un vent du S.-O. de 35 km/h, donc de force 5 dans l'échelle de Beaufort, avec des pointes, dans les bourrasques, à 72 km/h.

Il faut souligner ici l'influence asséchante de la bise.

## CLIMAT DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT

Si nous considérons le climat de La Brévine comme un climat régional (macroclimat), celui de la tourbière devra être défini comme un climat local (mésoclimat) (DAJOZ, 1970). Le microclimat correspond au climat des stations (gouilles et canaux).

Il est évident que le climat local relève du climat régional, mais il faut déterminer à quel point il en diffère.

A cet effet, nous avons installé dans la tourbière quelques instruments météorologiques.

Un pluviomètre, modèle français, a été installé sur un replat bien dégagé, mais protégé sur son pourtour par des pins de 4 à 5 m de haut, qui atténuent considérablement la poussée du vent et son action sur les gouttes de pluie. Le bord du pluviomètre est à 1 m du sol.

En mai 1969, une cabane météorologique a été installée près de la station 9. Sa disposition et sa conception correspondent aux exigences des météorologistes. Son plancher est à 1 m au-dessus du sol.

Un thermo-hygro-barographe y est logé. Son emploi est toutefois limité à la saison de beau temps (mai à octobre), les grands froids bloquant l'appareil.

La cabane météorologique contient également un atmomètre de Piche, qui devient également inutilisable dès octobre, car l'eau y gèle, la glace perfore le buvard et l'appareil se vide quand l'air se réchauffe.

Enfin, 9 thermomètres à maximums et minimums ont été disposés sur la tourbière afin de nous renseigner sur les variations de températures dans les différents milieux (gouilles, replats, strate à Vacciniées), à des hauteurs différentes (au niveau du sol, à 30, 60, 90 et 200 cm), ainsi que dans le sol et dans le fond des gouilles.

*Précipitations*

Nous avons comparé les relevés des pluviomètres de La Brévine et du Cachot pour la période de mai à octobre 1969.

	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Totaux
La Brévine	119,7 mm	193,3 mm	124 mm	135,6 mm	89,7 mm	9,0 mm	670,3 mm
Le Cachot	132,4	205,1	173,7	132,1	115,5	10,5	769,1

Ces chiffres montrent que les précipitations sont un peu plus abondantes dans la moitié N.-E. de la vallée pendant la période considérée.

Les orages en sont la cause, car ils sont plus ou moins localisés, et ne fournissent pas la même quantité d'eau à l'ensemble de la vallée. Ainsi, l'orage du 16 juillet 1969 a produit 28,5 mm d'eau à La Brévine, tandis qu'il n'a pas plu

au Cachot. Par contre, il est tombé 2,5 mm d'eau à La Brévine lors de l'orage du 26 au 27 juillet 1969, et 11,1 mm au Cachot.

Lorsque le mauvais temps est généralisé, il tombe sensiblement la même quantité d'eau à La Brévine et au Cachot.

L'examen des données pluviométriques pour la Chaux-du-Milieu (de 1960 à 1964), pour la Tourbière du Cachot (1969) et pour La Brévine (1960 à 1969) montre que le régime pluviométrique est le même sur l'ensemble de la vallée, avec un excédent d'environ 10 cm d'eau sur la partie N.-E., excédent qui disparaîtrait probablement sur une longue période d'observation.

### *Couverture neigeuse de la tourbière*

La neige est répartie régulièrement, pendant le gros de l'hiver, sur l'ensemble du haut marais. Son épaisseur va de 0,60 à 1,5 m selon les années. Dès les mois

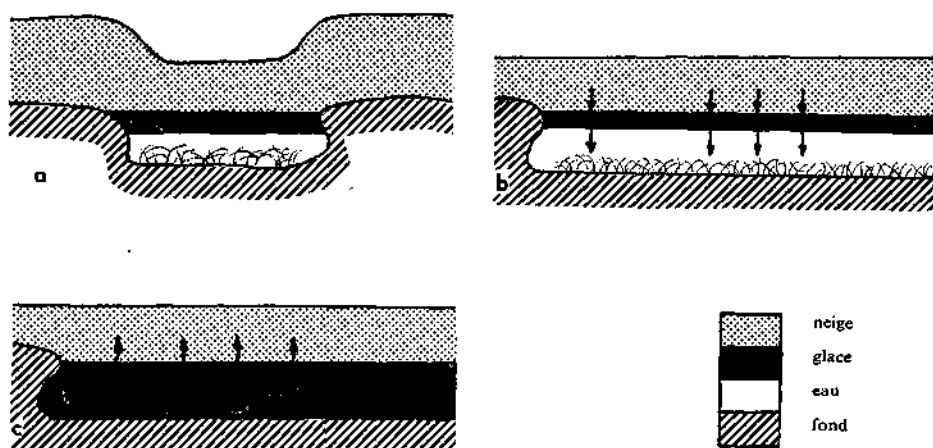


FIG. 9.

- a) Emplacement d'une gouille marqué à la surface de la neige par une dépression;  
b) et c) Formation de la glace dans les gouilles.

de mars ou avril, quand la fonte commence, elle diminue très irrégulièrement. La neige fond beaucoup plus rapidement autour des îlots de pins et, en avril ou en mai, si le sol est découvert autour des gros troncs, on peut encore mesurer jusqu'à 1 m de neige sur les replats.

Au cours de l'hiver, les gouilles de grandes dimensions et les canaux s'impriment dans la couche de neige, par des dépressions qui en épousent approximativement la forme (fig. 9a).

Ce phénomène s'explique de la façon suivante: il est de règle qu'avant les premières chutes de neige, une couche de glace de 1 à 2 cm d'épaisseur recouvre les gouilles et les canaux.

La couche de neige en contact avec la glace fonctionne un peu comme un névé qui alimente la langue d'un glacier. La glace gagne peu à peu vers le fond, jusqu'à ce qu'elle remplisse la gouille. Lorsque le fond est atteint, la masse de glace augmente vers le haut (fig. 9b). Il faut noter que, sous la neige, la température avoisine 0° C. Par ce fait, la neige se transforme peu à peu en glace, qui

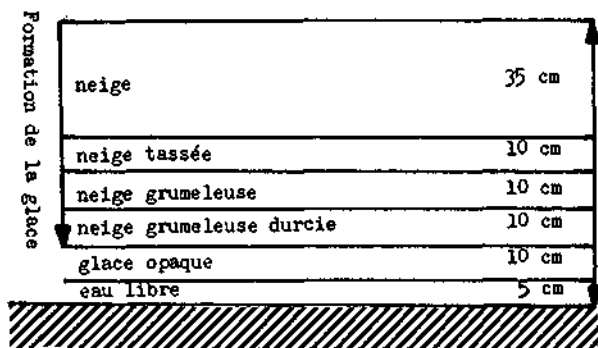


FIG. 10.

Stratification de la neige au-dessus de la glace. (d'après THIEBAUD, 1970).

l'absorbe en quelque sorte, et sa surface se creuse tant que d'importantes précipitations ne viennent pas en égaliser la surface. S'il ne neige pas, la surface de la glace apparaît au fond de la dépression.

THIEBAUD (1970) a déterminé un changement dans la structure de la neige, de la surface vers le fond (fig. 10). La neige, stratifiée, devient granuleuse à mesure qu'on se rapproche de la glace, ce qui renforce la comparaison avec un névé. Le même auteur a noté la formation de poches d'eau temporaires dans la couche de glace, mais sans y trouver trace de vie.

La haute tourbière est enneigée plus longtemps que les pentes exposées au sud et que les prés environnants.

La neige disparaît en dernier lieu dans le *Sphagno-Mugetum*, à peu près en même temps que dans les forêts qui couvrent les pentes nord de la vallée de La Brévine.

La quantité d'eau de fonte fournie à la tourbière est difficile à estimer, mais elle est chaque année suffisante pour saturer le volume tourbeux et remplir les gouilles au maximum. C'est la quantité d'eau de ruissellement évacuée par la tourbière qui varie.

Un fort enneigement est favorable du point de vue faunistique:

- a) parce que la fonte des neiges sature la tourbière et remplit les gouilles et les canaux;
- b) parce que la neige protège la tranche superficielle du sol contre les températures trop basses.

#### *Humidité relative*

Les enregistrements de température et d'humidité présentent des courbes étonnamment semblables au printemps, en été et en automne, tant pendant les périodes de beau temps que par mauvais temps (fig. 11).

Par beau temps, ils montrent que le degré hygrométrique s'élève rapidement dans la soirée, tôt après le coucher du soleil, pour atteindre sa valeur maximum (entre 90 et 100%) entre 0 et 6 heures au printemps et en été, et entre 22 et 9 heures en automne.

Le degré hygrométrique diminue aussi très rapidement après le lever du soleil.

La valeur élevée de l'humidité relative pendant la nuit s'explique par la présence de brouillards nocturnes.

Les enregistrements de périodes de beau temps (fig. 11, colonne de gauche) font apparaître une remarquable symétrie dans le tracé des lignes du thermographe et de l'hygromètre enregistreur. Elles sont caractérisées par l'amplitude, la rapidité et la régularité de leurs variations.

Pendant la journée, l'air est remarquablement sec sur la tourbière. Le 23 mai 1969, on pouvait mesurer un degré hygrométrique de 25% par une température de 22° C. Huit heures après, il atteignait 100% par 0° C.

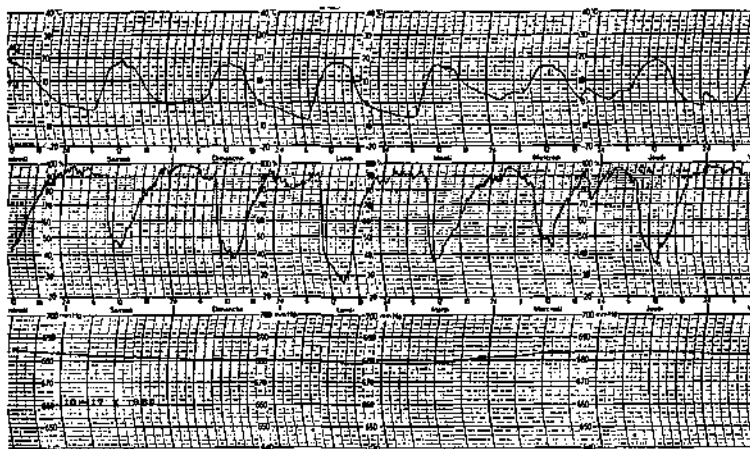
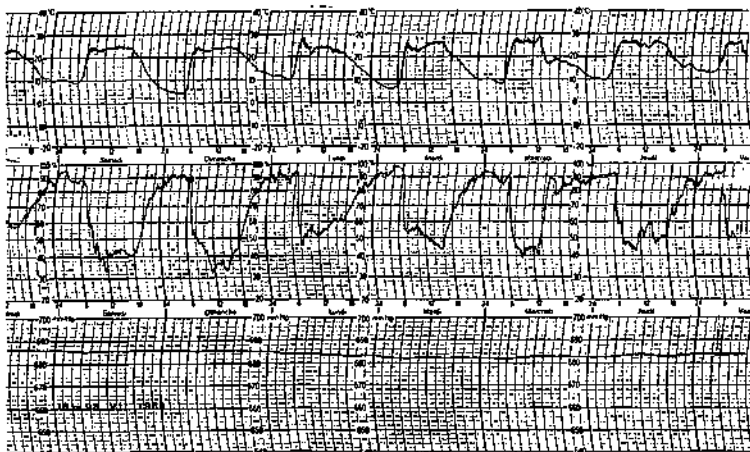
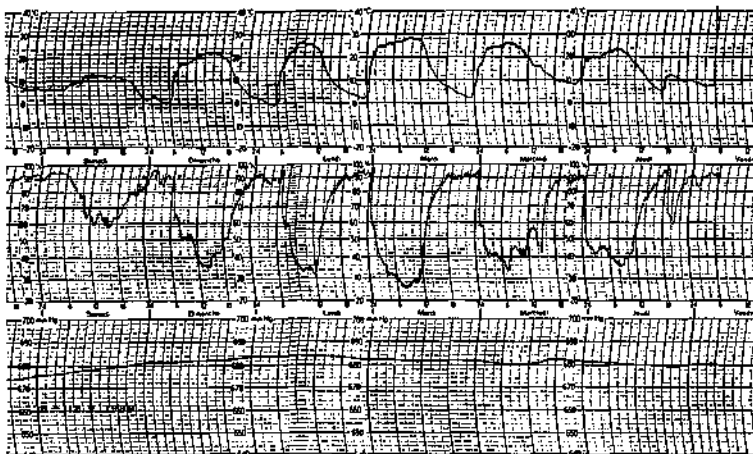
Le 19 octobre 1969, on notait 24% d'humidité à 15 h (minimum annuel) par une température de 21° C, alors qu'à 24 h, on pouvait relever 96% par une température de -2° C.

Par mauvais temps, les enregistrements deviennent très uniformes, et les lignes des températures et des humidités relatives tendent à devenir parallèles (fig. 11, colonne de droite).

Il était intéressant de mesurer les variations de l'humidité relative, non seulement dans le temps, mais aussi dans l'espace.

En plus de l'hygromètre enregistreur, nous avons disposé dans la tourbière trois hygromètres:

1. Un hygromètre à cheveu suspendu à 2 m au-dessus du sol.
2. Un hygromètre à cheveu posé à la surface du sol, sur le tapis de sphaignes.
3. Un psychromètre à bulbes sec et humide, suspendu à 30 cm au-dessus de la Station 5.



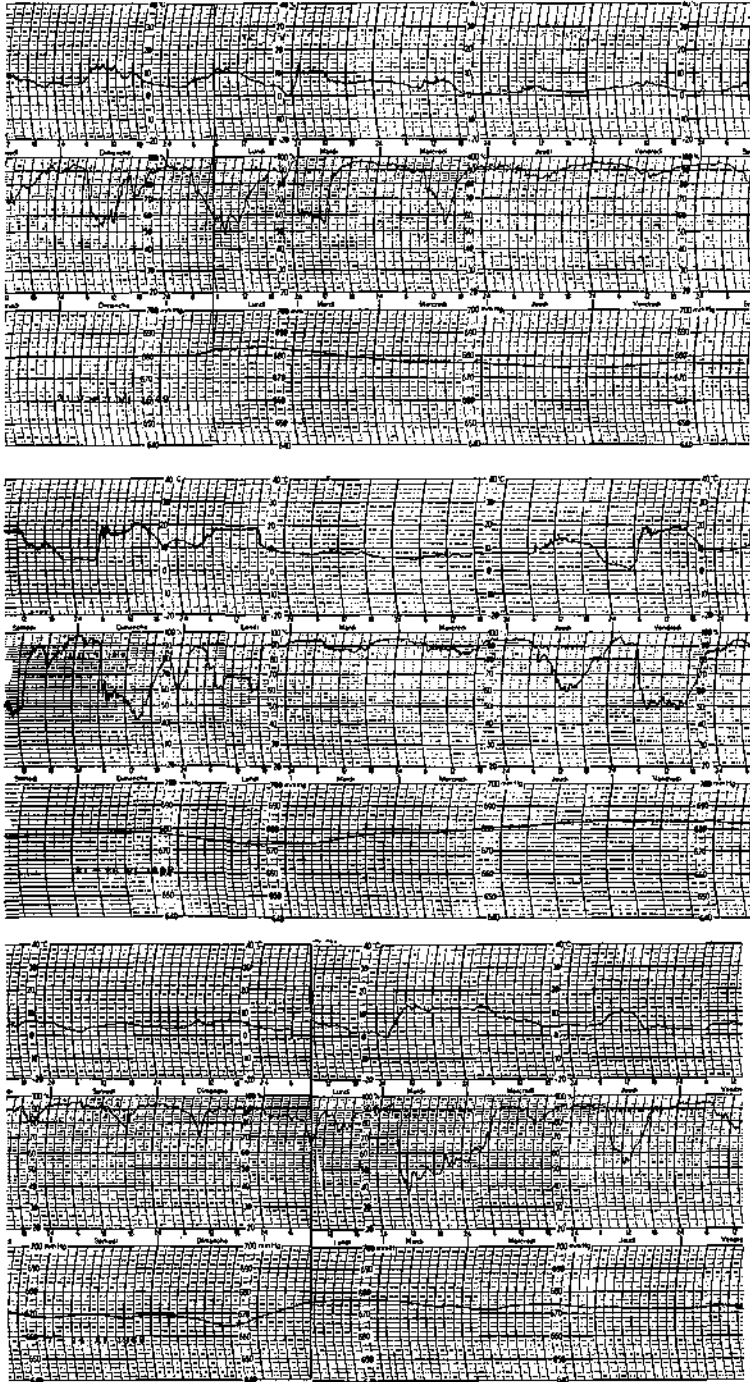


FIG. 11.

Enregistrements de la température (ligne supérieure), de l'humidité (ligne intermédiaire) et de la pression barométrique (ligne inférieure) dans la tourbière du Cachot. Colonne de gauche: périodes de beau temps. Colonne de droite: périodes de mauvais temps.

Les graphiques de la figure 12 présentent les valeurs mesurées au moyen de ces trois instruments. Nous y avons ajouté, pour permettre la comparaison, le degré hygrométrique enregistré dans la cabane météorologique.

Chacun des six graphiques correspond à un jour de beau temps pour les mois de mai à octobre.

On peut remarquer:

- a) qu'à partir de juillet, le sol du *Sphagnetum medii* est pratiquement saturé;
- b) que l'air, à 2 m au-dessus du sol, est généralement plus sec qu'au voisinage du sol. En outre, à ce niveau, l'influence asséchante du vent se fait sentir rapidement;
- c) que, sur la Station 5, une augmentation de la couverture nuageuse se traduit par une augmentation sensible de degré hygrométrique;
- d) que l'influence asséchante du vent ou de la bise est fortement atténuée au voisinage du sol.

En résumé, l'humidité relative de l'air, au-dessus d'un mètre à partir du sol, varie, en premier lieu, avec l'importance du vent ou de la bise (cette dernière étant nettement plus asséchante que le vent du S.-O.).

Dans la strate inférieure, jusqu'à un mètre au-dessus du sol, elle dépend d'abord de l'intensité solaire.

Quant au sol lui-même, pendant les périodes humides, il reste pratiquement saturé. Les variations interviennent quand le tapis de *Sphagnum* se dessèche.

#### Les vents

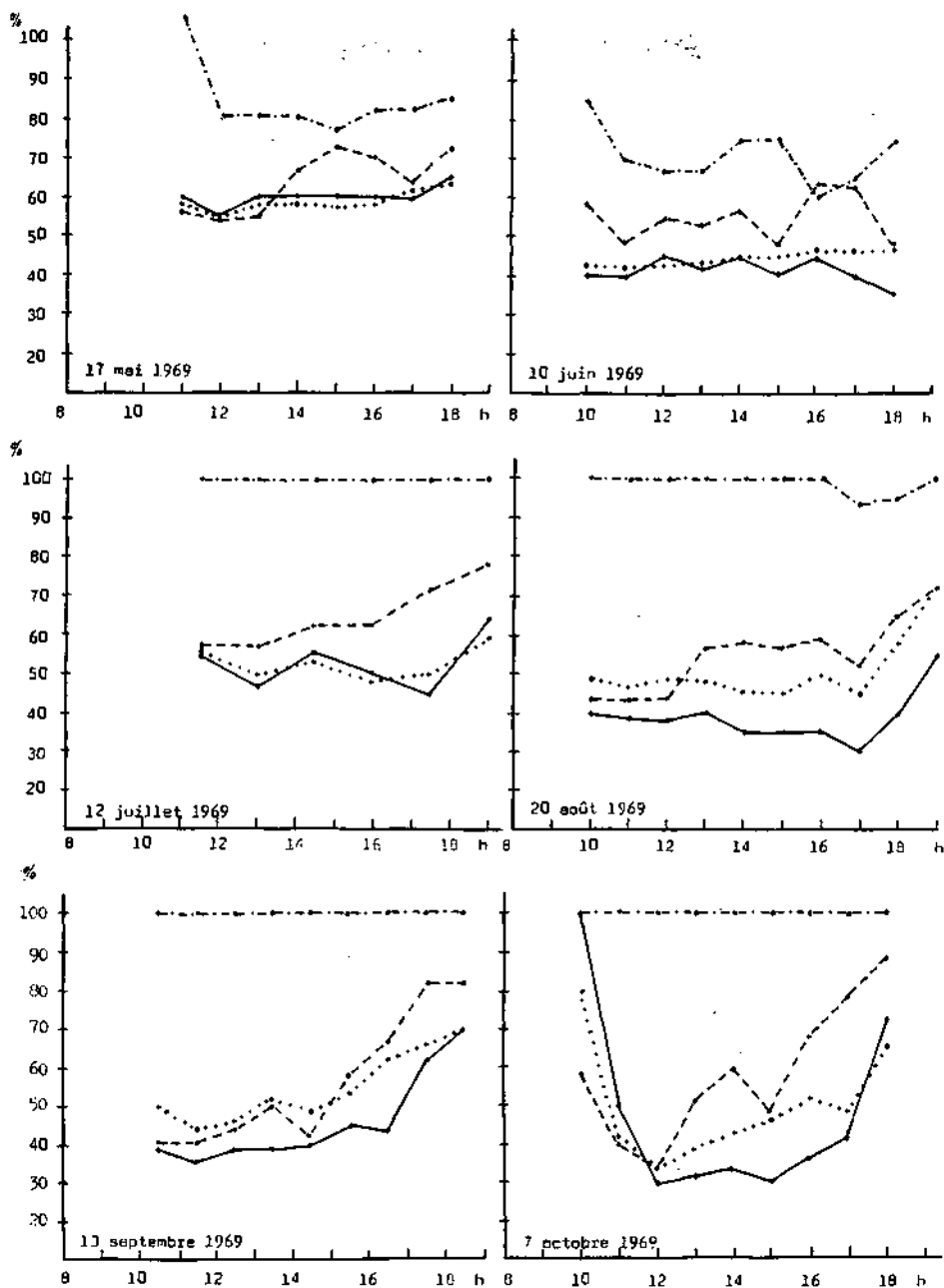
Les mesures que nous avons effectuées au moyen d'un anémomètre à main modèle Richard permettent deux constatations ayant une importance écologique:

FIG. 12.

#### Variations du degré hygrométrique dans la tourbière du Cachot.

- — — Degré hygrométrique au niveau du sol.
- - - Degré hygrométrique à 30 cm au-dessus de la Station 5.
- — — Degré hygrométrique à 2 m au-dessus du sol.
- ..... Degré hygrométrique dans la cabane météorologique.

17 mai 1969: faibles pluies dans la soirée du 16 au 17 mai; passages nuageux; vent d'ouest faible à modéré. 10 juin 1969: ciel dégagé jusqu'à 13 h., puis nuageux; vent d'ouest faible. 12 juillet 1969: nuit sans brouillard; nuageux avec éclaircies; vent d'ouest modéré. 20 août 1969: nuit claire, sans brouillard, rosée abondante; passages nuageux; ciel couvert dès 17 h.; vent d'ouest modéré dès 14 h., fort dès 16 h. 13 septembre 1969: nuit claire, sans brouillard, rosée abondante; ciel devenant très nuageux dès 16 h.; vent d'ouest faible. 7 octobre 1969: brouillard nocturne se dissipant dès 9 h.; gelée blanche; journée ensoleillée; vent d'ouest modéré; le soleil se couche à 17 h. 30.



- a) dans le *Sphagnetum medii*, la vitesse du vent est plus faible que sur les landes environnantes. La ceinture de *Sphagno-Mugetum* exerce une action protectrice très nette;
- b) la vitesse du vent diminue fortement à mesure qu'on se rapproche du sol.

Le tableau suivant, établi d'après des mesures effectuées le 5 juillet 1969, illustre clairement ces deux constatations. Les vitesses sont exprimées en mètres par seconde.

Dans le fond de la vallée, hors de la tourbière et dans un endroit très dégagé, nous avons enregistré ce jour-là des pointes de 20 m/s.

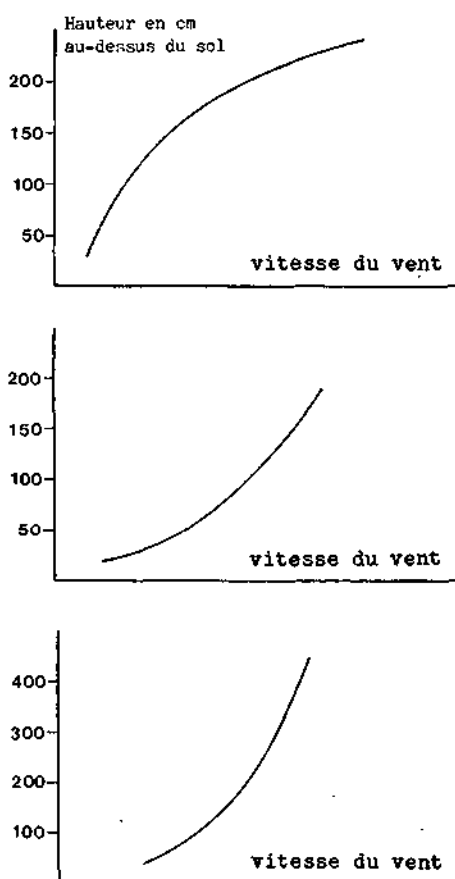


FIG. 13.

Courbes théoriques montrant le freinage du vent au voisinage du sol.  
 En haut : dans le *Sphagnetum medii*; Au milieu : sur la lande Pochon;  
 En bas : au voisinage des sols couverts d'une végétation herbacée.  
 (D'après LEMÉ, 1967).

	Hauteur de l'anémomètre	2 m	1 m	0,50 m	Sol
1. Zone découverte au fond de la vallée	10	6	3,70	2,60	
2. Lande Pochon	4	1,30	1	0,50	
3. Lande Simon-Vermet abritée par la tourbière	3,60	2,30	1,60	0,70 (végétation courte)	
4. Près de la Station 14	1,50	0,80	0,65	0,15	
5. Près de la Station 5	1,40	1	0,65	0,25	
6. Sphagno-Mugetum Sud	0,40	0,40	0,10	non mesurable	

Il faut remarquer, outre que le vent souffle par rafales et non régulièrement, qu'il devient très tourbillonnant dans les strates herbacée et arbustive, ainsi que dans la forêt de pins. Dans cette dernière, les vitesses s'égalisent au-dessus d'un mètre.

Des mesures nombreuses nous ont permis d'établir les courbes idéales exprimant la perte de vitesse du vent dans un endroit abrité (*Sphagnetum medii*) et dans un endroit découvert (fig. 13).

### Températures

Nous considérons ici cet important facteur écologique simplement comme un des éléments qui permettent de caractériser le climat de la tourbière.

La courbe du thermographe accuse, en période de beau temps, des variations amples et rapides après le lever et le coucher du soleil (fig. 11).

Nous avons déjà souligné sa symétrie avec la courbe de l'hygromètre enregistreur.

Il était important de vérifier si la température dans les différents milieux de la tourbière présente les mêmes variations au même moment. Nous avons mesuré l'amplitude journalière des températures au moyen de thermomètres à maximums et minimums, dans les milieux suivants:

1. Sur une butte dégagée du *Sphagnetum medii*, à la limite du *Sphagno-Mugetum*.
2. Sur un replat bien dégagé du *Sphagnetum medii*, au voisinage du pluviomètre.
3. Dans la strate à Vacciniées du *Sphagno-Mugetum*.
4. Sur la Station 5, au-dessus de l'eau, près du bord.

Le tableau suivant résume nos observations. Il indique les amplitudes moyennes mensuelles comparées dans les quatre milieux définis ci-dessus.

Milieux	1	2	3	4
Août 1969	12,8°	18°	11,4°	12°
Septembre 1969	19,3°	25°	22,3°	16,6°
Octobre 1969	25°	27,5°	29,4°	22,2°
Novembre 1969 (jusqu'à la neige)	17°	19,2°	19,5°	16,9°

On peut constater :

- qu'en août, l'amplitude la plus faible est enregistrée dans la strate à Vacciniées, qui constitue un milieu abrité. Par la suite, elle atteint progressivement les mêmes valeurs qu'en 2, conséquence de la chute des feuilles, qui dégage le thermomètre;
- que les plus grandes variations sont enregistrées sur le replat, ce qui correspond aux conclusions de TINBERGEN (1941);
- qu'en moyenne, les plus faibles variations se produisent sur la Station 5.

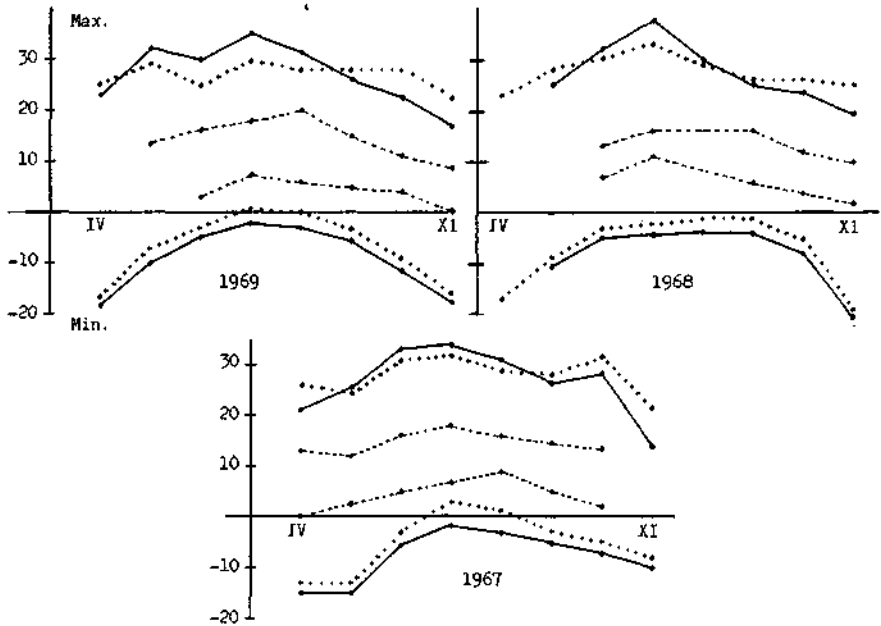


FIG. 14.

Maximums et minimums mensuels de température.

- ..... Amplitude à 2 m de hauteur.
- Amplitude au niveau du sol.
- - - - Amplitude à 10 cm de profondeur dans le sol.

Il y a donc une différence certaine entre les différents microclimats, au moins pendant la belle saison, et pendant les jours de beau temps.

Sur le replat à *Sphagnum*, on enregistre des températures élevées le jour et basses la nuit.

La Station 5 montre, en septembre et en octobre, une amplitude restreinte par rapport aux autres milieux, à cause de l'ombre portée sur la station par les pins environnants.

Il restait à chercher si la couche d'air en contact avec le sol de la tourbière présente une stratification thermique.

Les graphiques de la figure 14 permettent de comparer l'allure des courbes

de températures mesurées à 2 m de hauteur, à 20 cm au-dessus du sol, et à 10 cm de profondeur dans le sol. Les chiffres correspondent aux maximums et minimums absolus pendant les mois d'avril à novembre.

Chaque année présente les mêmes caractéristiques. Au début et à la fin de la belle saison, les maximums de température sont plus élevés à 2 m, alors que le sol est encore gelé en profondeur au printemps et commence à geler en septembre. Dès le mois de mai, le sol s'étant réchauffé, la température en surface augmente plus qu'à 2 m.

En outre, les minimums enregistrés sont plus bas sur le sol qu'à 2 m en toute saison. Ce fait est certainement dû au phénomène de l'inversion thermique. Un peu avant le coucher du soleil, l'air devient de plus en plus froid à mesure qu'on se rapproche du sol (LEMÉE, 1967).

Le sol des replats, par exemple, montre nettement ce phénomène.

Ex : 20 août 1968	10 h	11 h	12 h	13 h	14 h	15 h	16 h	17 h	18 h	19 h	20 h	30	23 h	24 h
Temp. 2 m	19°	21°	22°	23°	25°	24°	22°	22°	19°	17°	10°		5°	4°
Temp. sol	15°	17°	19°	23°	25°	26°	24°	24°	16°	14°	8°		2°	1°

Le minimum de température est atteint avant le lever du soleil.

Tous les mois, la température au sol (en 1968, aussi à 2 m de hauteur) descend au-dessous de 0° C.

Les amplitudes journalières ont tendance à diminuer pendant l'été à la hauteur de 2 m, tandis qu'elles gardent environ la même valeur au niveau du sol, comme le montre le tableau suivant :

	Amplitude journalière maximum pour chaque mois											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1969 2 m	31	37	33	33	31	24	23	26	26	35	31	—
sol	—	—	—	32	33	31	31	30	27	31	28	—
1968 2 m	—	(40)	(42)	38	30	28	31	28	28	31	30	27
sol	—	—	—	—	30	31	38	28	29	31	23	23
1967 2 m	38	31	34	35	35	30	27	27	29	36	26	—
sol	—	—	28	33	36	35	33	31	30	34	20	—

Dans le sol, les écarts de température sont considérablement atténués. La température ne descend au-dessous de 0° C qu'en l'absence de couverture neigeuse.

Exemple : température dans le sol, à 10 cm de profondeur (*Sphagnetum medii*).

Hivers	63-64	64-65	65-66	66-67	67-68	68-69
Minimums	—5°	—1°	—8°	—5°	+2°	—2,5°

### Evaporation

TINBERGEN (1941) a procédé, dans une tourbière des Hautes-Fagnes (Belgique), à des expériences sur le pouvoir évaporateur des différents groupements végétaux. Ses conclusions, qui rejoignent les nôtres, lui permettent d'affirmer que

les surfaces occupées par les sphaignes évaporent davantage que les groupements qui en sont dépourvus.

Un tapis de sphaignes évapore plus ou moins selon son état d'imbibition.

Selon TINBERGEN, le rapport moyen  $\frac{\text{évaporation des sphaignes}}{\text{évaporation de l'eau libre}}$  est de 1,6 avec des sphaignes saturées d'eau, de 1,05 avec des sphaignes simplement humides, et de 0,80 avec des sphaignes sèches.

AMANN (1928) obtient des valeurs de 3 à 5 pour ce même rapport, ce qui est nettement exagéré.

Nous avons signalé (p. 402) l'action évaporatrice des sphaignes sur l'eau contenue dans les gouilles.

Nous rappellerons également ici l'évaporation de l'eau de la nappe phréatique par l'intermédiaire des pins, et l'importance de ce phénomène dans l'évolution de la tourbière (MATTHEY, 1964).

Les mesures que nous avons faites au moyen d'un atmomètre de Piche sont empiriques (DOWDESWELL, 1959) et, par manque de mesures comparatives dans les différentes associations végétales et à des niveaux différents, n'ont guère de valeur.

Néanmoins, elles nous ont donné quelques indications en ce qui concerne les points suivants :

Sur une période de 10 h. (de 8 à 18 h.), et pendant l'été, l'appareil évapore de 0 à 1 mm par temps pluvieux (cette valeur est également valable pour l'évaporation nocturne), environ 1 mm/h par temps couvert et assez humide, et en moyenne 2 mm/h par temps ensoleillé.

La valeur maximum de l'évaporation (jusqu'à 3,5 mm/h) est mesurée entre 12 et 15 h., soit pendant le moment le plus chaud de la journée, et quand l'humidité relative atteint ses plus faibles valeurs.

Nous examinerons plus loin l'influence de l'évaporation au niveau du micro-climat.

#### *Conclusion*

Il importe de déterminer si la tourbière crée son propre climat, ou si ce dernier est le même que celui de la vallée de La Brévine.

Nous avons déjà répondu en partie à cette question. En ce qui concerne les précipitations, la tourbière relève du climat général.

Toutefois, d'autres facteurs climatiques sont atténués (vents) ou accentués (humidité relative, température) dans la tourbière, phénomène dû essentiellement à la couverture végétale, et plus particulièrement à la présence de la forêt de pins et des tapis de sphaignes.

Bien qu'il soit très difficile d'accéder à notre terrain de recherches pendant l'hiver, et qu'il soit impossible d'y faire fonctionner des appareils enregistreurs,

les quelques mesures que nous avons prises de décembre à mars nous permettent d'avancer que, si pendant la belle saison, les extrêmes de température et, dans une moindre mesure, l'humidité et la sécheresse de l'air, sont accentués par rapport au climat général, en hiver, les différences se nivellent. Quand la neige recouvre le sol, les conditions climatiques sont les mêmes sur toute l'étendue de la vallée.

Le mésoclimat se confond alors avec le macroclimat.

## HYDROLOGIE

### *Hydrologie de la tourbière*

Le haut marais doit sa présence sur un massif karstique perméable à une couche d'argile glaciaire qui fut déposée sur le fond de la vallée de La Brévine par un glacier local, probablement à l'époque wurmienne.

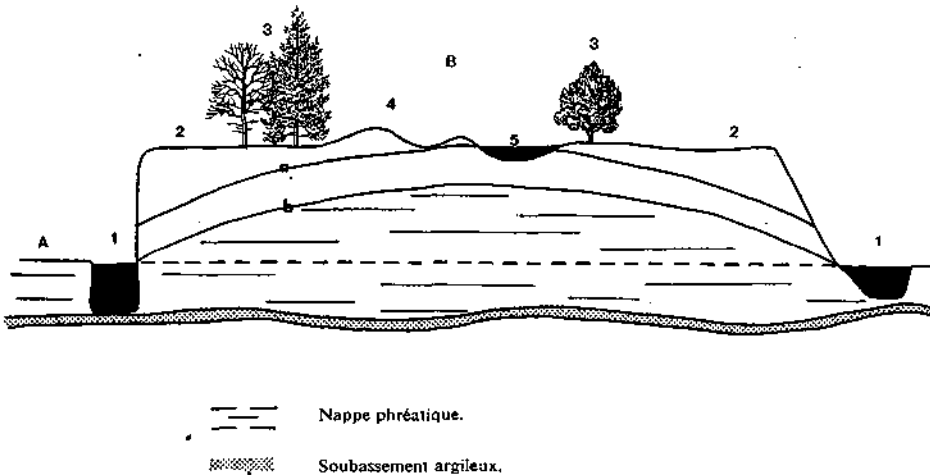


FIG. 15.

Variations en hauteur de la nappe phréatique (Les hauteurs sont fortement exagérées).

A. Marais abaissé; B. Haut marais.

1. Canaux; 2. Landes de dégradation; 3. Ceinture forestière (*Sphagno-Mugetunt*);

4. Butte; 5. Gouille; 4 et 5 sont dans la zone centrale humide.

Niveaux de la nappe phréatique:

a — en période humide; b — en période sèche.

Des tourbiers, qui nous ont communiqué leurs observations, ont pu constater que cette argile n'est pas disposée en une couche régulière et plane. Elle forme des vagues ayant jusqu'à 50 cm de profondeur.

C'est à partir de ce substrat imperméable qu'a débuté, il y a 8000 à 10.000 ans, l'histoire de la tourbière du Cachot.

Elle forme un milieu hydrologique indépendant du substrat géologique de la vallée. En effet, elle ne reçoit aucune alimentation en eau à partir des pentes qui la dominent, et qui sont formées de calcaires jurassiques perméables sur lesquels l'eau ne ruisselle pas.

La pluie et la neige constituent l'unique apport à la tourbière. On doit admettre, par conséquent, que c'est au climat pluvieux du Jura que les tourbières doivent leur survie.

Le volume tourbeux contient une nappe phréatique (fig. 15). Nous donnons à ce terme le sens suivant: volume de tourbe imbibée au maximum. Dans la tour-

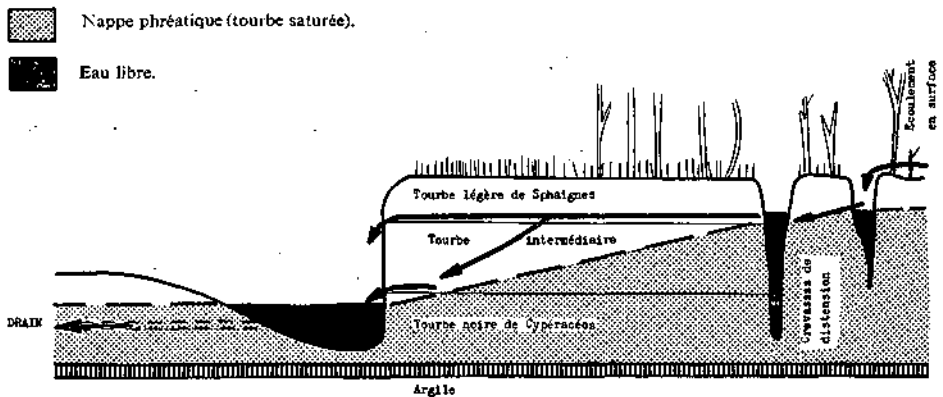


FIG. 16.  
Mouvement de l'eau vers le Canal 11.

bière du Cachot, drainée sur son pourtour, c'est au centre seulement que l'imbibition de la tourbe est maximum jusqu'en surface. Vers les bords, la nappe s'abaisse à peu près jusqu'au niveau des canaux d'exploitation, qui constituent en quelque sorte son niveau de base. Les eaux de pluie et de fonte des neiges n'occupent, par conséquent, qu'une couche relativement faible sous la surface, particulièrement dans le centre et sur la lande Pochon.

Les autres landes, très desséchées, ne peuvent se réimbiber normalement et ne retiennent que peu d'eau d'imbibition.

En cas de précipitations abondantes, lorsque les gouilles sont pleines, ce qui indique que la nappe phréatique est à son plus haut niveau, on voit se former un écoulement superficiel sur le *Sphagnetum medii*. Les gouilles se déversent les unes dans les autres, puis dans des crevasses d'affaissement. De là, l'eau s'écoule en direction des bords en suivant les couches de tourbes de densités différentes, avant de se déverser dans les canaux de l'encoche Marguet (pour la partie est de la tourbière) par de petites cascades issues du mur de tourbe (Canal 1c) ou, le plus souvent, par des suintements (Canaux 11, 12) (fig. 16).

Les eaux de la partie ouest s'écoulent en direction de la lande Pochon. Les rigoles de drainage creusées à sa surface les recueillent et les conduisent vers un collecteur de drains creusé au bas du fossé Pochon. Enfin, les eaux de la région 10 (Stations 10, 10a, 10b) s'écoulent vers la mare Pochon.

Lorsqu'il pleut, le niveau augmente davantage dans les canaux périphériques que dans les gouilles du haut marais. Alors que ces dernières ne sont alimentées que par les précipitations, les canaux reçoivent en plus les eaux d'écoulement du haut marais. On constate en outre que leur niveau le plus haut est atteint deux ou trois jours après qu'il ne soit atteint dans les gouilles.

Puis les drains conduisent rapidement les eaux dans les deux emposieux dont nous avons parlé à la page 374, par lesquels elles disparaissent sous terre.

La surface de la tourbière s'assèche relativement rapidement dans le centre sous l'action évaporatrice des sphaignes et des pins.

Plus les périodes sèches se prolongent, plus le niveau de la nappe descend, et il faudra de fortes précipitations pour en ramener le niveau jusqu'en surface.

Les travaux de Nys (1954-1955) ont montré qu'une tourbière ne constitue pas une réserve d'eau au même titre qu'un lac de retenue, mais qu'en gros, elle en évacue autant qu'elle en reçoit. Le même auteur a mis en évidence, par des colorations, que la partie non saturée ne peut retenir de l'eau en supplément plus de quatre à cinq jours.

Le drainage ne semble pas devoir affecter gravement l'hydrologie de la tourbière du Cachot, si les conditions actuelles sont maintenues. Il semble que les zones de forêt, maintenant sous protection, maintiennent entre les bords drainés et le centre humide une marge suffisante pour que l'évolution du *Sphagnetum medii* ne soit pas accélérée.

#### *Hydrologie des gouilles et des canaux*

Nous avons admis plus haut que le niveau de l'eau dans les gouilles correspond au niveau supérieur de la nappe phréatique. Ce niveau varie sans cesse, même au cours d'une journée.

Dans l'ensemble, la profondeur des mares va en augmentant du N.-O. au S.-E., et de la périphérie vers le centre. Il en résulte que les Stations 5 et 9 contiennent de l'eau plus longtemps que les autres.

Les périodes de sécheresse abaissent le niveau de la nappe, et la couche superficielle non saturée augmente en épaisseur. On remarque d'abord l'assèchement progressif des gouilles, puis la contraction de leur fond. Il est connu, depuis les travaux de Nys (*loc. cit.*), que les tourbières marquent une sorte de pulsation, due à une contraction en période de sécheresse et à une augmentation de volume en période humide. Cet auteur a mesuré des variations de 10 cm d'amplitude dans une tourbière des Hautes Fagnes.

La diminution de la profondeur de l'eau dans les gouilles suit généralement la courbe représentée sur la figure 17.

Dans un premier temps, la surface d'eau libre et les replats environnants évaporent de concert. Mais un déséquilibre ne tarde pas à s'établir, puisqu'une surface de sphaignes saturées évapore environ deux fois plus qu'une surface d'eau libre de valeur équivalente. Aussi les sphaignes, après avoir évaporé leurs réserves, prélèvent l'eau dans les gouilles, par capillarité, pour l'évaporer ensuite.

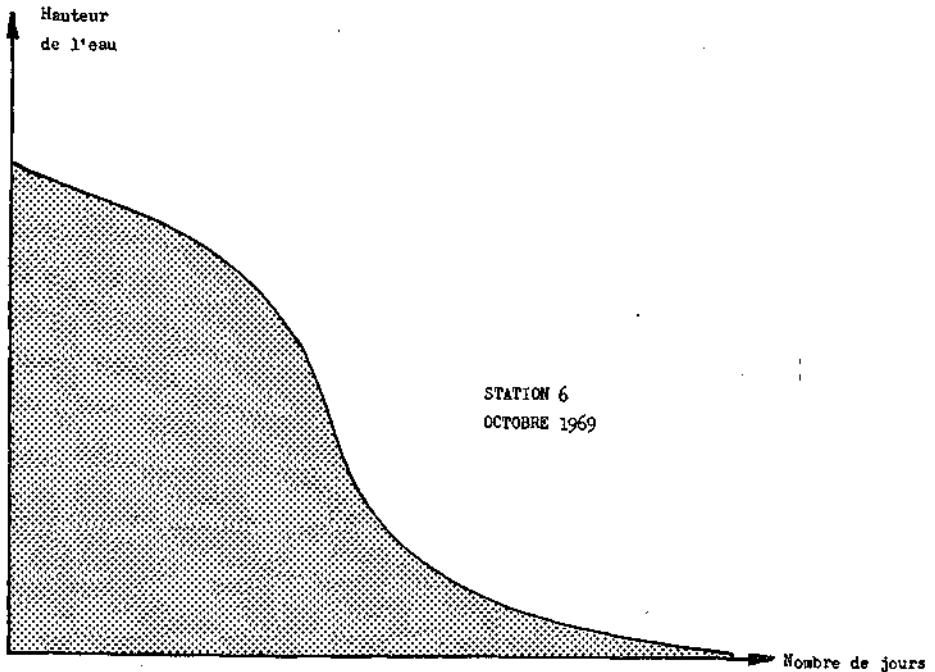


FIG. 17.

Courbe théorique montrant la vitesse de la diminution de l'eau dans les gouilles.

C'est à ce moment que la courbe amorce sa plus grande pente, marquant un abaissement rapide du niveau de l'eau.

Sur le terrain, il est possible d'observer, à ce second stade de l'assèchement des gouilles, un liseré de sphaignes humides, de largeur variable (20 à 40 cm) qui tranche nettement sur l'ensemble des replats desséchés (fig. 18).

Lorsqu'il ne reste qu'une faible pellicule d'eau mêlée de boue sur le fond de la gouille, les sphaignes des bords ne sont plus en contact direct avec l'eau, et la couverture de feuilles mortes de *Carex*, de *Scheuchzeria* et de *Trichophorum* qui recouvre le fond diminue l'évaporation.

Quand l'eau a disparu, le fond se dessèche en surface et se recouvre d'une croûte épaisse et dure, formée de tourbe, de boue végétale et de débris de feuilles.

Bien qu'irrégulière et crevassée, cette croûte ralentit l'évaporation et préserve le fond humide de températures excessivement élevées.

Si la sécheresse continue (après vingt à trente jours sans pluie selon les stations), le fond se contracte et la croûte primaire va se trouver suspendue aux

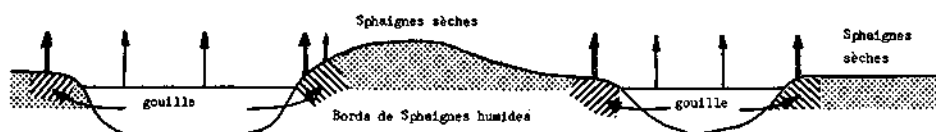


FIG. 18.

Pompage de l'eau des gouilles par les sphaignes des bords.

tiges de *Carex* et de *Scheuchzeria* qu'elle enserre. Il se formera alors une croûte secondaire, puis une croûte tertiaire (fig. 19).

Nous n'avons pas pu observer le processus plus loin que le début de la formation de la croûte III, et ceci en 1964, année particulièrement sèche, pendant laquelle deux assèchements successifs de courte durée ont été suivis par une période de trente-six jours consécutifs de sec.

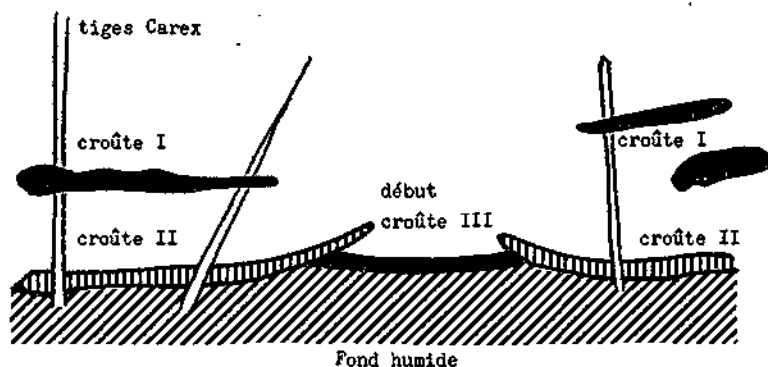


FIG. 19.

Fond de gouille desséché. Croûtes I, II, III.

Lors des précipitations, le fond se regonfle, reprend son volume normal en réabsorbant successivement les croûtes II et I. Dans le même temps, les sphaignes se saturent (les sphaignes peuvent absorber plus de 20 fois leur poids sec en eau (MATTHEY, 1962). C'est après seulement que le niveau commence à monter dans les mares.

Ainsi, dans la Station 5, après la période de sécheresse signalée plus haut, il a fallu 40,7 mm de pluie pour ramener 30 mm d'eau libre. Nous avons pu

mesurer qu'une hauteur de pluie de 3,4 mm a provoqué un « regonflement » du fond de l'ordre de 20 à 30 mm selon les endroits.

Il faut noter que la croûte primaire submergée ne se disloque pas avant l'année suivante.

Lors du remplissage de la gouille, il se forme des poches d'air sous les fragments de croûte I suspendus aux herbes. L'air diffuse lentement à travers le plafond de la poche et contribue à l'aération de l'eau (fig. 20).

La surface des gouilles n'augmente guère en cas de pluies prolongées. Lorsque le niveau maximum est atteint, l'eau s'écoule dans ou sur le tapis de sphaignes,

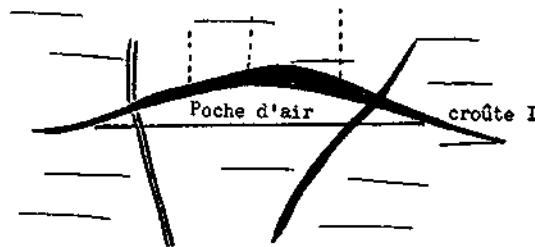


FIG. 20.

Poche d'air sous un fragment de croûte I après le remplissage de la gouille.

gagne les crevasses, et de là s'écoule vers les bords où elle alimente les canaux périphériques.

Les canaux périphériques, ou fossés d'exploitation, contiennent de l'eau en permanence.

Le volume d'eau des canaux est plus important que celui des gouilles. Nous rappelons que leur alimentation est à la fois directe et indirecte, c'est-à-dire qu'à l'eau de pluie et de fonte s'ajoute l'eau recueillie par le haut marais et qui s'écoule vers les canaux en suivant les différentes couches de tourbe (fig. 16).

Le Canal 11 est alimenté à partir des réserves d'eau contenues dans les profondes crevasses qui résultent de l'affaissement de la haute tourbière dans le fond de l'encoche Marguet, et qui recueillent elles-mêmes le surplus des eaux de la région des Stations 5 et 9. En cas de pluie, le niveau des canaux augmente proportionnellement davantage que celui des gouilles.

Par exemple, les pluies des 13 et 14 juin 1964 ont fourni 27 mm d'eau à la tourbière. Le niveau de la Station 5 accusait une montée de 8 cm le 15 juin. Celui du Canal 11 s'est élevé de 15 cm, et la crue s'est poursuivie jusqu'au 18 juin alors que le niveau commençait à redescendre dans la Station 5.

Chaque année, à la fonte des neiges et lors des gros orages, le Canal 11 déborde largement et envahit partiellement l'encoche Marguet.

## VÉGÉTATION

La carte phytosociologique (MATTHEY, 1964) montre clairement la disposition de la végétation sur la tourbière, que l'on peut résumer ainsi :

- landes sur les bords exploités;
- ceinture forestière entourant les associations centrales humides (fig. 4).

Lors de l'extraction de la tourbe, les paysans procédaient toujours de la même façon. Ils commençaient par déboiser le haut marais, à partir du mur de tourbe, sur une certaine profondeur, en conservant les strates arbustive, herbacée

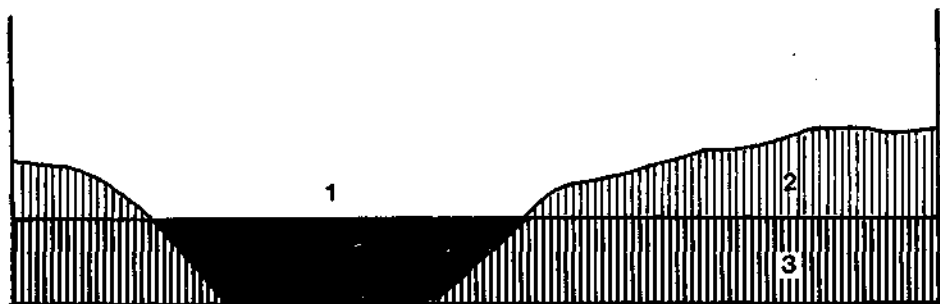


FIG. 21.

Extension du milieu aquatique aux replats dans le *Sphagnetum medii*.

1. Gouille; 2. Replat de Sphaignes, partie exondée; 3. Replat de Sphaignes, partie immergée.

et muscinale. Puis, sur une distance moindre, ils enlevaient toute végétation en même temps que la couche superficielle de tourbe.

L'abandon progressif de la tourbe en tant que combustible a entraîné l'abandon des chantiers d'exploitation dans l'état où ils étaient. On peut dire que les différents types de landes correspondent en fait à ces différents degrés de préparation du terrain, et non à un stade de l'évolution normale, comme l'ont cru la grande majorité des botanistes (ISCHER, 1935).

Il n'est pas utile de caractériser davantage ici les différents types de landes. Les mares que l'on y rencontre résultent de l'activité humaine (exemple : la mare Pochon).

Si l'on tient compte du fait que les landes sont des stades dégradés de la forêt de pins, la figure 4 montre clairement que celle-ci occupe tout le pourtour de la haute tourbière et forme une large ceinture autour du centre humide.

Cette association, le *Sphagno-Mugetum* Kuoch, correspond à la forêt climacique.

Dans l'angle nord de la tourbière, elle est remplacée par une pessière à sphaignes et à bouleaux pubescents, correspondant au *Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis*, décrit par RICHARD (1961).

La partie centrale, qui correspond au sommet du bombement de la tourbière et à la zone d'affleurement de la nappe phréatique, est occupée par le *Sphagnetum medii* Käst *et al.*

C'est là que les sphaignes trouvent leurs meilleures conditions de croissance. Nous avons montré précédemment (MATTHEY, 1964) que les différents stades d'évolution du *Sphagnetum medii* vers le *Sphagno-Mugetum* correspondent à un certain nombre de sous-associations.

Les gouilles, que nous avons définies précédemment comme étant les mares peu profondes enclavées dans le *Sphagnetum medii*, constituent le milieu aquatique proprement dit. Du point de vue phytosociologique, elles appartiennent au *Scheuchzerietum*. Cette association ne se trouve à l'état pur que dans la Station 5. Les autres gouilles présentent des stades plus ou moins évolués de *Scheuchzerietum*, ceci en corrélation avec leur degré de comblement.

À dire vrai, lorsque la nappe phréatique est à un niveau élevé, c'est-à-dire quand les gouilles sont pleines, il semble que les replats à *Sphagnum recurvum*, qui avoisinent les gouilles, en soient la continuation naturelle pour les insectes, si bien que la délimitation du milieu aquatique proprement dit est assez délicate dans le *Sphagnetum medii* (fig. 21).

#### *Composition floristique des gouilles*

Nous avons établi un tableau de la végétation des 41 gouilles les plus représentatives au point de vue entomologique selon le procédé suivant :

- pour les gouilles de petites et moyennes dimensions, nous avons compté toutes les plantes ;
- pour les gouilles de grandes dimensions, nous avons procédé à un échantillonnage au hasard. Après avoir divisé la surface des stations en carrés de 50 cm de côté, chacun représentant un échantillon, nous avons choisi un nombre suffisant de carrés d'après une table de nombres pour l'échantillonnage au hasard (LINDLEY et MILLER, 1968) et nous avons compté les plantes qu'ils contenaient.

Afin d'obtenir des valeurs comparables, les chiffres obtenus pour les différentes espèces ont été transformés en % du total des plantes de la station considérée.

Les valeurs exprimées dans le tableau (p. 408) correspondent précisément à ces pourcentages. Le signe x indique les valeurs inférieures à 5%, qui n'entrent pas en ligne de compte pour les calculs statistiques.

#### *Classement des gouilles*

Sur la base de leur composition floristique, nous avons tenté une classification statistique des gouilles, donc des biotopes abritant la faune que nous étudions.

Dans ce but, nous avons utilisé la méthode mise au point par MOUNTFORD (1962). Elle consiste à calculer un index de similarité basé sur la distribution des séries logarithmiques, ce qui la rend moins dépendante de la taille des échantil-

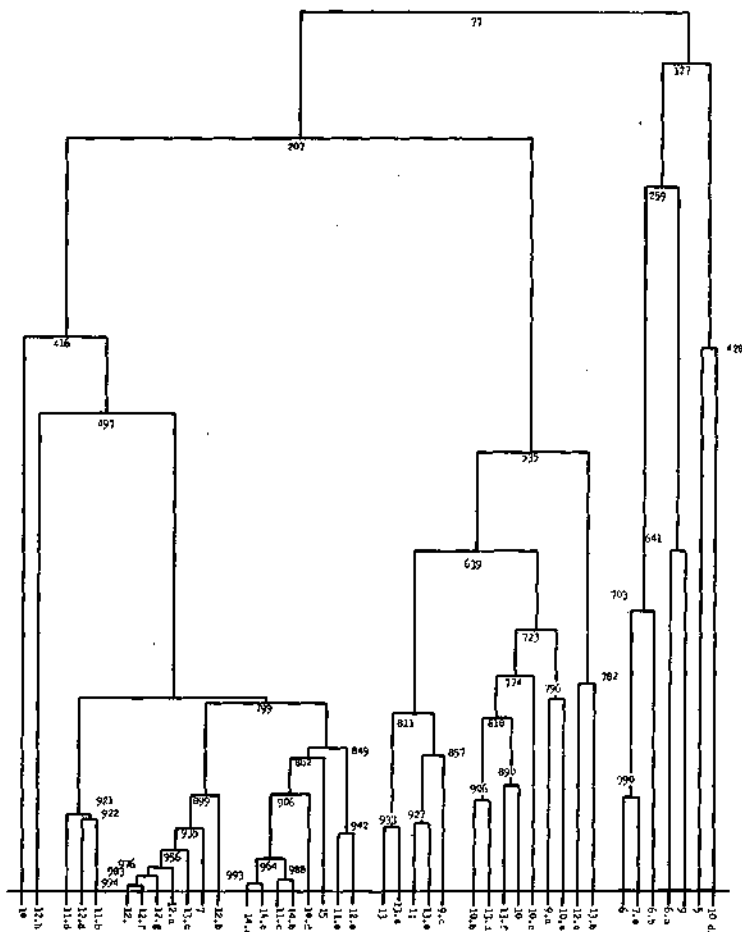


FIG. 22.

Classification des gouilles d'après la méthode de MOUNTFORD.

lons que les méthodes de Jaccard et de Sorensen qui l'ont précédée et desquelles elle dérive (WILLIAMS, 1964). En outre, une méthode de classification des biotopes, basée sur leur index de similarité, donc sur leur degré de ressemblance, est exposée par MOUNTFORD.

Par ce procédé, par ailleurs fort laborieux lorsqu'il est appliqué à un grand nombre de stations, nous avons obtenu un dendrogramme (fig. 22) qui nécessite quelques explications.

Stations	<i>Menyanthes trifoliata</i>	<i>Andromeda polifolia</i>	<i>Oxycoccus quadrifidus</i>	<i>Carex chardurhiza</i>	<i>Carex filiformis</i>	<i>Carex inflata</i>	<i>Carex limosa</i>	<i>Eriophorum angustifolium</i>	<i>Trichophorum caespitosum</i>	<i>Scheuchzeria palustris</i>	<i>Sphagnum cuspidatum</i>	<i>Sphagnum recurvum</i>	<i>Sphagnum subsecundum</i>	<i>Callitagen stramineum</i>	<i>Drosera longifolia</i>
St. 5	0	0	0	0	0	0	22	0	0	59	8	0	0	11	
St. 6	0	0	0	0	0	18	81	x	0	0	0	0	0	0	x
St. 6a	0	0	0	0	0	22	24	0	0	5	12	37	0	0	
St. 6b	0	x	x	0	0	29	33	x	0	0	0	0	0	16	x
St. 7	0	0	0	0	0	6	x	0	0	90	x	0	0	0	0
St. 7a	0	0	0	0	0	22	73	0	0	5	0	0	0	0	0
St. 9	x	x	x	0	14	x	14	x	0	14	9	36	9	0	x
St. 9a	0	0	0	0	18	x	8	0	0	13	0	0	60	0	0
St. 9c	0	x	x	0	15	x	8	x	10	x	0	x	53	0	x
St. 10	0	x	11	6	40	5	20	x	x	7	0	0	x	0	x
St. 10a	0	5	x	0	27	8	7	6	0	12	0	0	32	0	0
St. 10b	0	0	x	6	33	5	24	7	0	6	0	0	15	0	0
St. 10c	0	x	6	x	25	7	33	5	0	0	0	x	8	0	x
St. 10d	0	0	0	0	41	11	5	0	0	40	0	0	0	0	0
St. 11	x	0	0	5	5	9	15	0	18	0	0	x	46	0	0
St. 11b	9	0	0	x	0	x	6	x	64	0	0	0	17	0	0
St. 11c	0	x	x	14	0	x	10	0	66	0	0	0	5	0	0
St. 11d	x	0	x	7	x	x	5	x	50	x	0	0	26	0	0
St. 11e	x	5	x	17	x	x	22	0	48	0	0	0	0	0	x
St. 12	x	x	x	x	9	7	x	x	62	5	0	0	6	0	0
St. 12a	x	x	x	x	12	10	5	x	56	7	0	x	6	0	0
St. 12b	x	0	x	x	x	13	x	0	59	18	0	0	0	0	0
St. 12c	x	0	x	x	x	x	16	x	17	19	0	0	38	0	0
St. 12d	0	x	6	x	x	x	14	0	48	5	0	0	18	0	0
St. 12e	x	0	0	26	0	x	20	8	45	0	0	0	0	0	0
St. 12f	x	0	x	x	6	6	x	x	61	8	0	0	8	0	0
St. 12g	0	x	5	0	9	6	0	x	56	7	0	0	11	0	0
St. 12h	x	0	x	0	27	10	10	5	30	13	0	0	0	0	0
St. 13	x	0	x	x	x	x	24	x	30	x	0	0	33	0	x
St. 13a	x	x	x	x	5	5	15	x	29	x	0	0	40	0	x
St. 13b	x	x	5	5	7	x	29	x	7	10	0	0	30	0	x
St. 13c	x	x	x	x	7	6	8	x	54	x	0	5	9	0	0
St. 13d	x	0	x	0	31	8	25	6	0	17	0	0	10	0	0
St. 13e	0	0	x	x	x	x	15	x	15	8	0	0	51	0	x
St. 13f	x	x	10	0	34	11	19	x	0	17	0	0	6	0	0
St. 14	x	x	x	14	0	x	26	x	27	0	0	x	0	25	0
St. 14a	x	x	x	8	0	x	18	x	65	0	0	0	x	0	0
St. 14b	x	x	x	19	0	x	10	0	63	0	0	0	0	0	0
St. 14c	x	0	x	10	0	x	14	x	72	0	0	0	0	0	0
St. 14d	x	x	x	22	0	x	x	x	61	0	0	0	10	0	x
St. 15	0	x	x	x	0	x	15	0	63	0	0	0	0	17	0

L'identité absolue entre deux stations est représentée par le chiffre 1000 (toutes les valeurs, calculées avec 3 décimales, et qui oscillent en fait entre 0 et 1, ont été multipliées par 1000 par commodité).

Un degré de similarité de 994, tel qu'il existe entre les Stations 12 et 12f indique qu'elles se ressemblent très fortement. Les chiffres ci-dessous, exprimant la composition floristique de ces deux stations en %, le prouvent :

	<i>Carex filiformis</i>	<i>Carex inflata</i>	<i>Trichophorum caespitosum</i>	<i>Scheuchzeria palustris</i>	<i>Sphagnum subsecundum</i>
Station 12	9%	7%	62%	5%	6%
Station 12f	6%	6%	61%	8%	8%

Les valeurs au-dessous de 5% ont été négligées. Le calcul est fait sur la base de la formule suivante:

$$I = \frac{[\sum (m_i \cdot n_i)]^2}{\sum m_i^2 \cdot \sum n_i^2}$$

I = index de similarité

m = valeurs pour la Station 12

n = valeurs pour la Station 12f

En appliquant la formule aux chiffres fournis par l'échantillonnage, nous obtenons:

$$I = \frac{(9 \cdot 6 + 7 \cdot 6 + 62 \cdot 61 + 5 \cdot 8 + 6 \cdot 8)^2}{(9^2 + 7^2 + 62^2 + 5^2 + 6^2) (6^2 + 6^2 + 61^2 + 8^2 + 8^2)} = 0,9941800$$

$$I \text{ (valeur multipliée par 1000)} = 994.$$

Les stations sont ainsi comparées deux à deux.

Pour l'application de la méthode de classification, qui nécessiterait un long exemple, nous renvoyons à la publication de MOUNTFORD.

Les biotopes classés se groupent en familles, telles Stations 12, 12f, 12g, 12a, 13c, 7 et 12b. Cette famille correspond, exception faite de la Station 7, à un groupe homogène dans le terrain, aux conditions écologiques fort semblables (fig. 23). Il en est de même pour la famille comprenant les Stations 14a, 14c, 11c, 14b, 14d et 15.

Ces familles se groupent ensuite entre elles. On peut dire en gros que la partie de gauche du dendrogramme (de 14 à 12e) correspond aux stations où domine *Trichophorum caespitosum*, tandis que la partie de droite correspond aux stations où dominent les *Carex*.

Il est intéressant de constater également que les stations appartenant à la partie gauche du dendrogramme (14 à 12e) sont comblées par *Sphagnum recurvum* et *S. subsecundum*, tandis que les stations appartenant à la partie droite (de 13 à 10d) sont comblées par le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* (fig. 24).

La méthode de MOUNTFORD rend compte de la réalité, tout au moins d'une certaine réalité; les observations précédentes le montrent. Ce n'est donc pas une simple construction statistique pour laquelle l'écologie n'est qu'un vague prétexte. Elle a d'ailleurs été appliquée avec succès, à plusieurs reprises, par des auteurs anglais (DUFFEY, 1968; MORRIS, 1969).

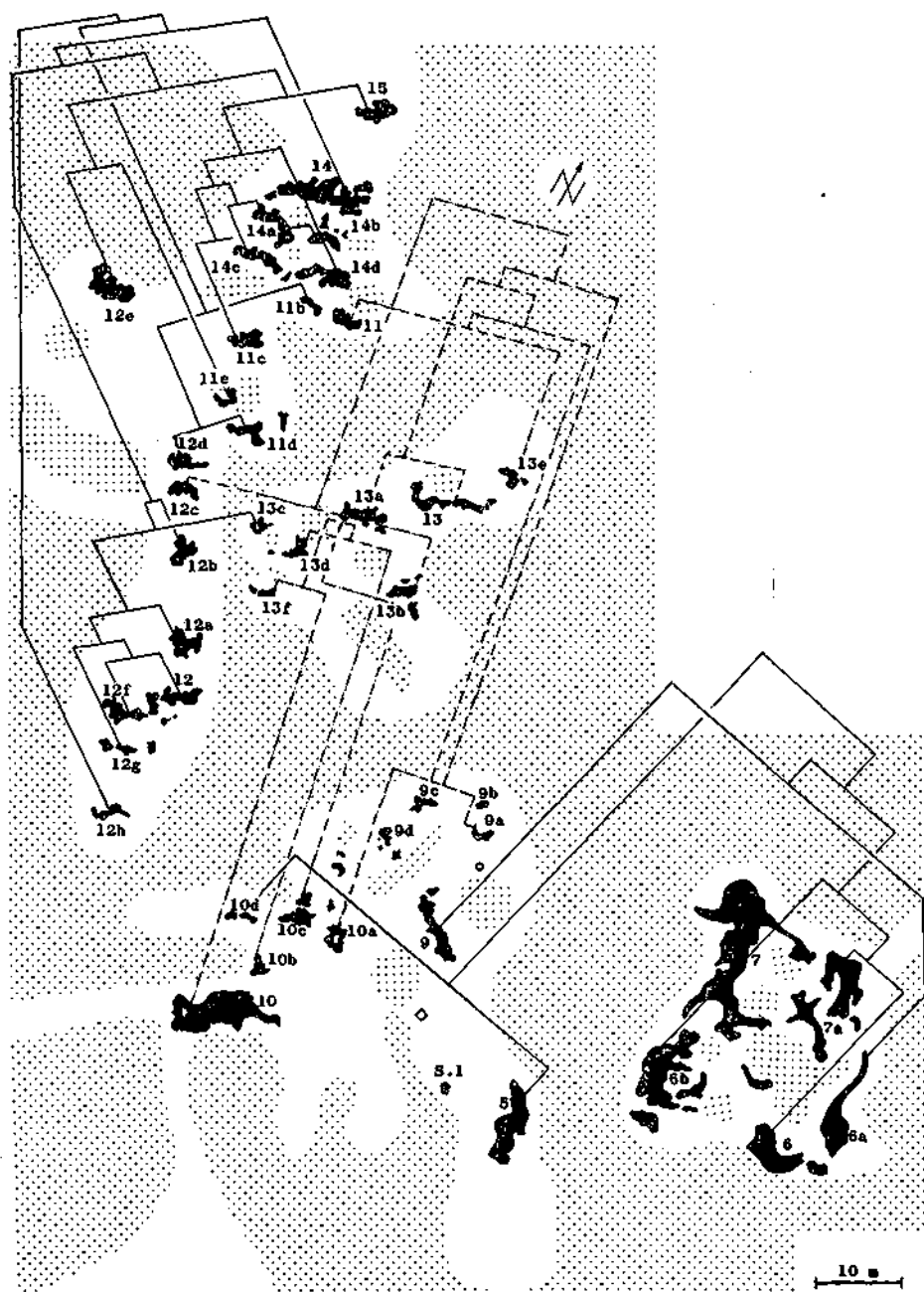


FIG. 23.  
Groupement des gouilles en « familles » d'après la figure 22.

*Evolution des gouilles*

La végétation de la tourbière évolue très lentement vers la forêt climacique, qui représente le stade terminal en équilibre dynamique avec les conditions climatiques actuelles.

Dans quelques petites tourbières (celle de la Châtagne, dans la même vallée, en est un exemple) où le drainage a accéléré l'évolution naturelle en réduisant la hauteur de la nappe phréatique, toutes les gouilles ont disparu et la forêt de pins (*Sphagno-Mugetum*) occupe toute la surface (MATTHEY, 1964).

Dans la tourbière du Cachot, le drainage a moins d'effet sur les associations humides, qui sont isolées des bords par une large zone protectrice. Mais l'ensemble de la végétation n'en évolue pas moins vers la forêt climacique.

On peut reconstituer la lente colonisation du *Sphagnetum medii* par les pins selon un processus dont les phases sont montrées par les planches III et IV.

Ici ou là, on peut observer sur les replats très humides des pins isolés, souvent peu branchus, et dont la petite taille ne traduit guère l'âge, puisque des exemplaires de 1 m et 1,50 m, dont nous avons compté les cernes de croissance, avaient respectivement 25 ans et 30 ans. C'est dire que ces arbres vivent en mauvaises conditions écologiques. Un fort pourcentage d'entre eux meurt sur pied.

Ces pins modifient localement les conditions édaphiques, en particulier en asséchant et acidifiant le sol dans leur zone d'enracinement. Cette action directe sur le sol, jointe au poids de l'arbre, déclenche la formation d'une butte. Les sphaignes (*Sphagnum recurvum*) réagissent à la pesanteur exercée sur elles par une tendance à englober, à noyer depuis en bas, l'objet qui est la source de la pression, et qui leur sert en même temps de support.

Nous avons ainsi pu observer, de 1967 à 1969, un accroissement de près de 20 cm dans un tapis de *Sphagnum recurvum* réagissant au poids et à la présence d'un cadre de bois posé sur le sol et délimitant des pièges à Carabiques près de la Station 13. On peut expliquer ainsi les petites buttes de sphaignes qui partent « à l'assaut » des troncs de pins, selon l'ancienne conception des botanistes.

Sur cette butte en formation, non seulement le pin pionnier va se développer, mais aussi de jeunes pins provenant de graines tombées dans ce milieu plus favorable à leur croissance que ne le sont les replats environnants.

La figure G montre une butte semblable. Autour d'un pin pionnier devenu grand (4 m) poussent une cinquantaine de jeunes pins rassemblés sur une butte d'environ 6 m de diamètre, dont le pin pionnier est le centre et la cause, soit environ deux arbres par m<sup>2</sup>.

Ces jeunes pins grandissent de concert. L'influence sur le sol se fait plus intense. D'une part, l'acidification et l'assèchement s'accroissent, d'autre part, la butte gagne en dimensions. Les espèces de sphaignes liées aux replats (*Sphagnum recurvum* et ses sous-espèces) cèdent le pas devant d'autres espèces mieux adaptées

à ce nouveau milieu (en particulier *S. medium* et *S. acutifolium*). En outre, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* et *Calluna vulgaris* vont se développer et créer une strate arbustive.

Souvent, à ce stade, le pin pionnier sèche sur pied, mais ce n'est pas une règle générale (fig. H).

L'îlot forestier poursuit sa croissance (fig. I) alors que le pin pionnier s'est effondré et est en voie d'être scellé dans le sol par les mousses.

La figure J montre un îlot de pins en plein épanouissement. Les arbres atteignent 5 à 6 m de hauteur. Dans la partie nord de la tourbière, cette disposition en îlots est particulièrement frappante (fig. K).

Le stade final de la colonisation voit les différents îlots se rejoindre pour former une forêt continue (fig. L). Le stade climacique est atteint.

L'évolution que nous venons de retracer intéresse au plus haut degré les milieux que nous étudions puisqu'elle entraîne leur disparition.

Bien que nous ayons brièvement exposé précédemment le processus de comblement des gouilles (MATTHEY, 1964), il est nécessaire que nous le reprenions ici avec quelques détails. Il est lié à la dynamique de deux sous-associations du *Sphagnetum medii*:

- le *Sphagnetum medii sphagnetosum recurvii*, dont l'espèce colonisatrice est *Sphagnum recurvum*;
- le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli*, dont l'espèce colonisatrice est *Sphagnum medium*.

1. On observe le comblement par le *Sphagnetum medii sphagnetosum recurvii* lorsque les gouilles sont entourées par des replats. *Sphagnum recurvum* forme des peuplements qui, prolongeant ceux des bords, gagneront peu à peu vers le centre, sans être complètement immergés. Des îles se formeront autour des touffes de *Trichophorum caespitosum*, *Sphagnum recurvum* se mêlant à *S. subsecundum* qui vit sur le fond des gouilles. En même temps, des rhizomes flottants de *Menyanthes trifoliata* et *Comarum palustre* se propagent dans l'eau et favorisent le développement de *S. recurvum* en lui fournissant un support.

Dès lors le processus va s'accélérer. Le tapis de *Sphagnum recurvum* s'égalisera, l'eau libre disparaîtra avec les végétaux qui lui sont liés, en particulier *S. cuspidatum*, *S. subsecundum*, *Carex chordorrhiza* et *C. limosa* (fig. 24, partie de gauche). Le replat qui en résulte va se trouver peu à peu surélevé par la croissance des îlots de pins des alentours.

AMANN (1928) admet que la croissance de *Sphagnum recurvum* atteint 2,5 cm par année. Nous avons observé une croissance de 7 à 8 cm dans des circonstances très favorables.

Mais, en dépit de ces chiffres, le comblement effectif est très lent. Les grandes gouilles sont d'abord morcelées en mares plus petites, qui mettent longtemps à

s'effacer. Ainsi, en sept ans, nous avons observé la fragmentation de la Station 13 en deux bassins, et celle de la Station 14 en trois bassins.

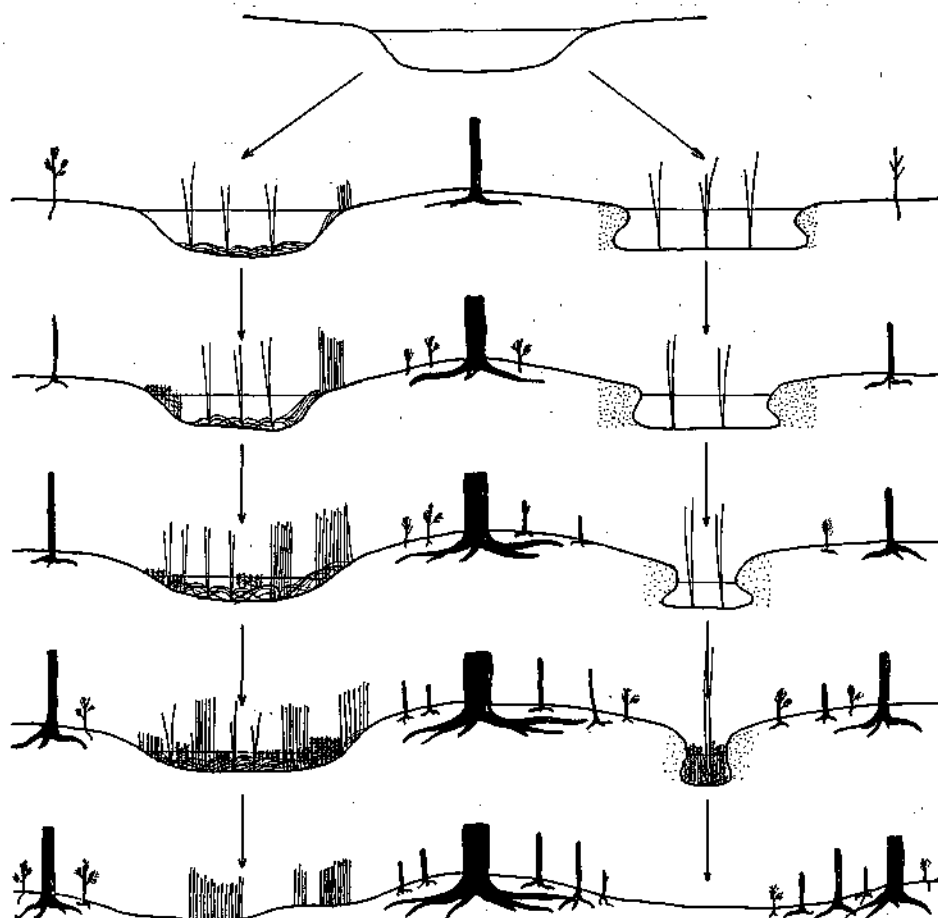


FIG. 24.

Modes de comblement des gouilles.

Mares à *Trichophorum caespitosum*, *Sphagnum subsecundum* et *S. recurvum*;

Exemple: Station 11c.

Mares à *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa* et *Sphagnum cuspidatum*;

Exemple: Station 5.

La Station 11b est en voie d'être coupée en deux par un massif de *Sphagnum recurvum*, de même que la Station 10b. Les exemples pourraient être multipliés.

2. Le comblement par le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* est bien différent de ce qui vient d'être décrit. Signalons d'abord que, si *Sphagnum rubellum* a donné son nom à la sous-association, c'est *Sphagnum medium* qui en est l'espèce dynamique.

Les sphaignes du *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* forment un bord en surplomb très caractéristique (fig. 25).

Nous avons émis l'idée (MATTHEY, 1964) que les sphaignes de cette sous-association supportent mal l'acidité de l'eau au contact de laquelle elles se trouvent, et qu'elles en sont protégées par une zone-tampon formée de sphaignes mortes ou de *Drepanocladus fluitans*, de pH intermédiaire.

Les nombreuses mesures que nous avons effectuées depuis lors, à l'aide d'un appareil plus perfectionné (pHmètre METROHM portable), n'ont pas confirmé

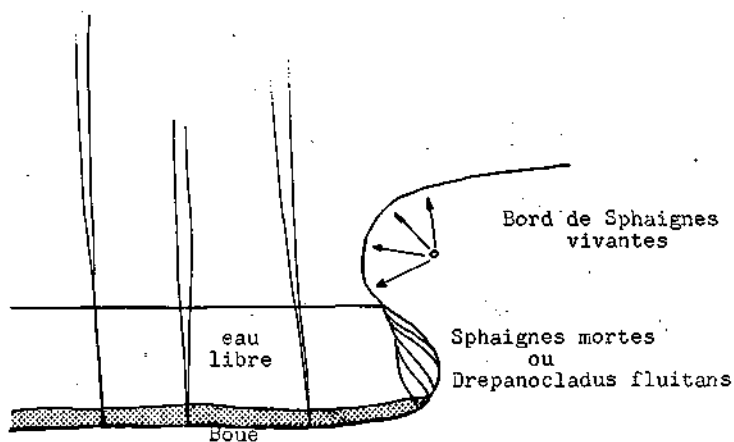


FIG. 25.

Profil d'un bord de gouille formé par le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli*.  
 → Sens de la progression du bord.

cette hypothèse de manière satisfaisante. Seule l'expérimentation pourra, en définitive, apporter une réponse valable à ce problème.

Plus la butte dont le *Sphagnetum medii sphagnetosum rubelli* constitue le bord se soulève en son centre, plus son diamètre s'accroît, et elle empiète toujours davantage sur la gouille, la réduisant peu à peu à une mince tranchée. Son avance est lente, et n'excède pas quelques millimètres par année.

La gouille est effacée quand les deux bords se rejoignent (fig. 24, partie de droite).

#### *Végétation du bas marais*<sup>1</sup>

Sur les flancs N.-E. et S.-E. de la tourbière, les prés fumés et fauchés annuellement sont en contact avec le pied du mur de tourbe, compte tenu d'une zone humide de quelques mètres de largeur, difficilement accessible aux machines agricoles.

<sup>1</sup> Voir page 376 en ce qui concerne le sens donné à l'expression bas marais.

Canaux	Le long du bord														Dans l'eau	
	<i>Eriophorum vaginatum</i>	<i>Agrostis canina</i>	<i>Salix</i> sp.	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Carex canescens</i>	<i>Carex inflata</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Angelica silvestris</i>	<i>Dryopteris austriaca</i>	<i>Sphagnum</i> sp.	<i>Utricularia vulgaris</i>	<i>Algae filamentosae</i>	
C. 11	•	•		•		•		•		•				•	•	
C. 12		•		•		•	•		•						•	
C. 1a		•		•		•								•	•	
C. 1c		•		•		•	•							•	•	
C. 2	•	•	•	•			•							•	•	
Mare Pochon	•			•				•							•	

Fig. 26.  
Végétation des canaux.

Il y a également quelques champs labourés. Le travail y est rendu pénible par le sol très mou. En dépit du drainage, la terre tourbeuse y est très vite sursaturée. Dans l'un deux, il nous a été donné de contempler l'étonnant spectacle d'abondantes et prospères touffes de joncs poussant parmi l'orge clairsemée, entre les tiges de laquelle pondaient les libellules.

Vers le S.-O., le fossé Pochon limite la lande du même nom. Le fond en est occupé par une végétation dense, où dominent *Carex inflata* et *C. canescens*.

La mare qui occupe le bas de ce fossé (C. 6) présente sur son bord sud une formation botanique assez rare dans le Jura, sous la forme d'une petite tourbière suspendue. Elle est formée de tapis de *Sphagnum recurvum* et *S. teres* soutenus à la surface de l'eau par les rhizomes flottants de *Menyanthes trifoliata* et *Comarum palustre*. Nous l'avons décrite précédemment (MATTHEY, 1962).

Il existe en outre, dans l'encoche Marguet, quelques petites landes qui bordent les canaux périphériques. Elles sont nues ou couvertes de *Polytrichum strictum*, ou d'une végétation mélangée, comprenant des Graminées, *Calluna vulgaris*, *Parnassia palustris*, *Euphrasia rostkoviana*, *Angelica silvestris*, *Epilobium angustifolium*. L'extrême bord des canaux est occupé par *Agrostis canina*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*, *Molinia coerulea*, *Carex canescens*, *Eriophorum angustifolium* et *Calluna vulgaris*.

La figure 26 résume les données concernant la végétation des canaux. Nous incluons la mare Pochon à la liste des canaux périphériques, bien qu'elle soit située sur le haut marais. Elle est en effet artificielle au même titre que les canaux, et présente les mêmes caractéristiques écologiques.

## ÉTUDE DE LA FAUNE

### MÉTHODOLOGIE

#### A. DANS LE TERRAIN

##### *Choix des stations*

Dans la tourbière du Cachot, il n'y a que des gouilles et des canaux de dimensions restreintes, ce qui est à la fois un avantage et un inconvénient; avantage parce que l'étude des biocénoses ne peut se faire que sur de petites surfaces (RICOU, 1967a) et que l'observation s'en trouve ainsi facilitée; inconvénient parce que les prélèvements peuvent modifier la composition faunistique.

Nous avons résolu le problème du choix des stations en les étudiant à peu près toutes, ce qui était rendu possible par leur petit nombre. Nous avons ainsi observé 43 gouilles sur une cinquantaine au total, et 10 canaux sur 16.

##### *Méthodes d'observation*

Notre plus grand souci a été d'étudier la faune entomologique des stations sans perturber le milieu par des échantillonnages répétés. Dans nos petits biotopes, de 0,8 m<sup>2</sup> à 50 m<sup>2</sup>, l'observateur qui patauge dans les mares, qui écrase les sphaignes des bords et qui procède chaque semaine à des prélèvements massifs devient lui-même le principal facteur écologique, et son travail n'a plus de sens.

Aussi avons-nous remplacé, dans la mesure du possible, les échantillonnages par l'observation de la faune *in situ*. Pour ce faire, nous avons utilisé, outre des jumelles de type courant, une petite lunette à prisme, à courte distance focale, qui nous permettait l'identification des espèces en place.

Ce mode de faire n'étant évidemment pas toujours possible, nous avons également procédé à des captures au moyen de passoires de différents diamètres.

Il nous a fallu une période préliminaire de près d'une année, au cours de laquelle nous nous sommes familiarisé avec la faune et avons dû procéder à de nombreuses prises pour déterminer les insectes et apprendre à les identifier dans le terrain avec quelque sûreté.

La plupart des insectes sont déterminables dans leur milieu, si l'on tient compte, en plus des caractères taxonomiques, du comportement des espèces.

Il y a toutefois certains groupes, tels les Chironomides et les Dolichopodides, qui sont difficiles à identifier par des non-spécialistes, et il est évident qu'il ne faut pas espérer les déterminer sur place (nous les avons considérés en bloc).

Une telle méthode est moins aléatoire qu'il n'y paraît au premier abord, pourvu que deux conditions soient remplies :

- que les séances d'observation soient suffisamment longues;
- qu'elles soient fréquemment répétées.

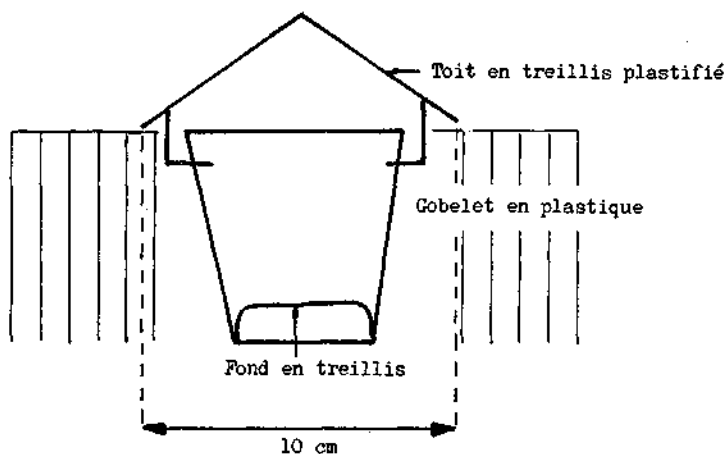


FIG. 27.  
Coupe d'un piège-trappe.

En 1969, par exemple, nous avons passé en moyenne 5 jours par semaine dans la tourbière, au cours de la belle saison.

#### *Dénombrement des insectes*

Le dénombrement des espèces aériennes, des Odonates, des Tipulides, voire des Chironomides, ne pose pas de problèmes majeurs.

La récolte systématique des exuvies (Odonates), ou le comptage des coques nymphales flottant sur l'eau des stations (Chironomides, Trichoptères), ou encore des coques nymphales recueillies par échantillonnage dans les bords de sphaignes (Tipulides) complète utilement l'observation directe.

Les insectes sus-aquatiques permettent également un comptage assez exact.

Les insectes aquatiques de grande taille se laissent dénombrer relativement facilement lorsqu'ils viennent respirer ou lorsqu'ils se tiennent en surface.

Le comptage des petites espèces (*Hydroporus*, *Corixidae*) est plus difficile, car elles ne restent jamais visibles longtemps. Leur respiration se fait en de rapides aller et retour entre la surface et le fond. Dans les gouilles et dans les canaux peu profonds, nous avons utilisé un cadre de bois de 5 dm de côté pour délimiter une portion de bassin, qui peut être embrassée d'un seul regard et à l'intérieur de laquelle nous avons observé les déplacements, les apparitions en surface de ces espèces, ce qui nous permettait d'estimer le nombre d'individus d'une manière

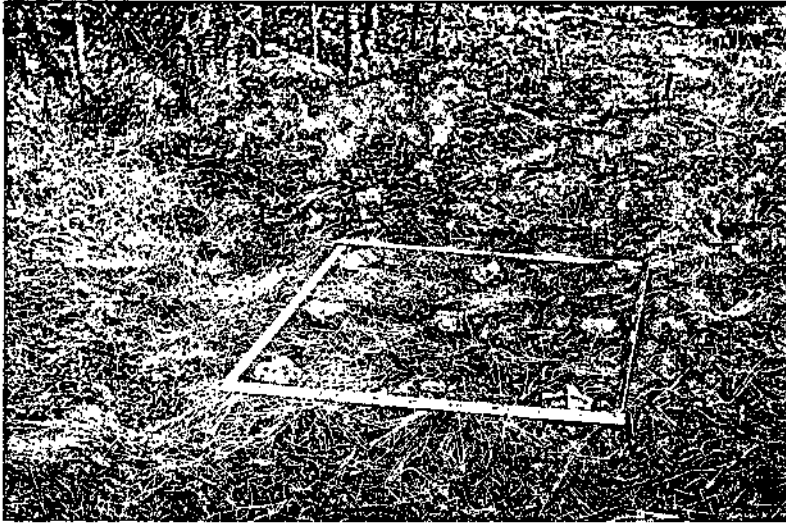


FIG. 28.

Disposition des pièges-trappes sur 1 m<sup>2</sup> de replat.

assez exacte. Il est évident que, dans un travail tel que le nôtre, le fait qu'il y ait 41 *Hydroporus palustris* dans le Canal 2, et que nous en comptons 39 ou 42 n'influence pas nos conclusions quant à cette espèce.

Pour étudier la composition faunistique des boues, nous avons fait des prélèvements à l'aide d'une passoire de 20 cm de diamètre, à mailles fines, sur des surfaces données, mais pas supérieures à 10 dm<sup>2</sup>.

C'est également avec cet instrument que nous avons capturé les insectes sous les bords de sphaignes et dans les herbes plongeantes au bord des canaux.

Dans les zones profondes, nous avons utilisé le filet troubleau. Malgré ses innombrables inconvénients, comparables en gros à ceux du filet fauchoir (LAMOTTE, GILLON, RICOU, 1969), son emploi nous paraît néanmoins justifié dans une étude non statistique comme celle-ci.

Nous avons également recherché les larves de certains Hydrophilides et les nymphes de Coléoptères aquatiques dans les tapis de sphaignes, sous les arbres tombés et sous les mottes de tourbe.

En outre, nous avons procédé à l'extraction de la faune des sphaignes au moyen d'un appareil de Tullgren, avec de maigres résultats en ce qui concerne les espèces intéressant notre travail.

### Piégeage

Pour compléter nos observations, nous avons utilisé trois formes de pièges, avec des réussites très inégales.

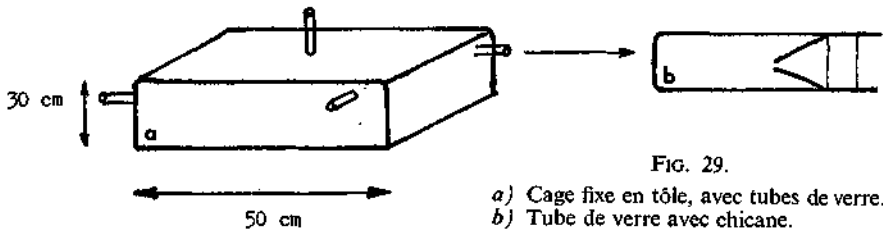


FIG. 29.

a) Cage fixe en tôle, avec tubes de verre.  
b) Tube de verre avec chicane.

a) Nous avons installé, sur des surfaces de  $1\text{m}^2$ , des séries de pièges-trappes enfouis dans les tapis de sphaignes au voisinage des gouilles, ou disposés selon la topographie du terrain (figs. 27 et 28). Ils nous ont permis de capturer les Caraïques et les Aranéides des replats et des bords et, selon l'abondance des captures, de situer les périodes de fortes densités.

b) Nous avons également utilisé des pièges à émergence (ou cage fixes, LAMOTTE, GILLON, RICOU, 1969), construites sur le modèle de celles utilisées par l'équipe du professeur VARLEY, à Oxford (fig. 29). Nous désirions ainsi avoir un aperçu de la quantité de Chironomes ou de Tipules écloses à partir d'une surface de  $25\text{dm}^2$ . Mais l'emploi de tels pièges est à proscrire en terrain humide. La condensation, considérable dans les trappes et dans les tubes, perturbe les récoltes d'insectes fragiles.

c) Nous avons également utilisé des pièges à eau, sous la forme d'assiettes jaunes contenant de l'eau additionnée de quelques gouttes de détersif (LE BERRE et ROTH, 1969). Ces pièges ont été d'un excellent rendement pour la capture des *Dolichopodidae*.

### Marquages

Nos essais ont porté essentiellement sur le genre *Gerris*; ils nous ont donné des résultats appréciables. Nous n'avons pas utilisé la méthode de capture-recapture pour estimer les effectifs des populations, puisque le comptage direct nous donnait de bons résultats. De même, le marquage ne nous a pas permis de

noter la dispersion des *Gerris* sur le plan régional, puisque notre étude portait sur la seule tourbière du Cachot. Par contre, nous avons pu en tirer des précisions sur la dispersion à la surface de la tourbière, sur la longévité des insectes, sur l'apparition de la nouvelle génération, ainsi que sur l'hibernation des *Gerris*.

## B. AU LABORATOIRE

Le travail au laboratoire a consisté essentiellement :

- a) à élever des larves et des imagos pour faire des comptages d'œufs, étudier le mode de nutrition de certaines larves ainsi que leur comportement;
- b) à procéder aux déterminations.

Nous avons cité (p. 371) le nom des entomologistes qui ont identifié certains groupes d'insectes en provenance du Cachot.

Nous avons procédé nous-même à la détermination des autres groupes. L'étude systématique des *Chironomidae* et des *Dolichopodidae* devra toutefois être reprise par la suite, car, dans ce travail, nous traitons ces groupes en bloc.

## RÉPARTITION DES ESPÈCES DANS L'ESPACE

Nous présentons, sous la forme de tableaux, la liste des espèces concernées par ce travail. Aux insectes, il convient d'ajouter les Aranéides, qui comprennent des espèces prédatrices intéressant la faune aquatique.

Seules, les espèces qui habitent les canaux ou les gouilles, ou qui jouent un rôle dans leur économie, ont été retenues.

Les insectes attirés par les Ombellifères du marais abaissé, et qui viennent boire dans les canaux, les Hyménoptères et les Diptères qui butinent les Callunes du haut marais, les guêpes qui viennent prélever des boulettes de tourbe humide dans les stations pour construire leur nid, n'entrent pas dans cette énumération.

Nous avons établi différentes catégories selon la nature des liens entre les espèces et le milieu aquatique. Nous pouvons les énumérer comme suit :

Larves et imagos aquatiques. Exemples : *Notonecta glauca*, *Acilius sulcatus*.

Larves aquatiques, imagos aériens. Exemples : Odonates, Trichoptères.

Espèces vivant à la surface de l'eau, dites sus-aquatiques. Exemples : *Gerris*, *Velia currens*.

Espèces vivant dans les sphaignes des bords des gouilles. Exemple : *Hebrus ruficeps*.

Espèces des zones à *Dolichopodidae* et à Carabiques.

Espèces terrestres prédatrices des insectes aquatiques. Exemples : *Formica rufa*, *Agonum sexpunctatum*.

Espèces de la strate herbacée des gouilles et des replats. Exemples : *Donacia*, Cicadelles.

L'estimation de l'abondance d'une espèce est délicate. Nous avons tenu compte du rapport  $\frac{\text{Nombre d'individus observés}}{\text{Surface des stations}}$  dans nos appréciations. Le comptage des espèces aquatiques a été fait au moyen d'un cadre de 25 dm<sup>2</sup>.

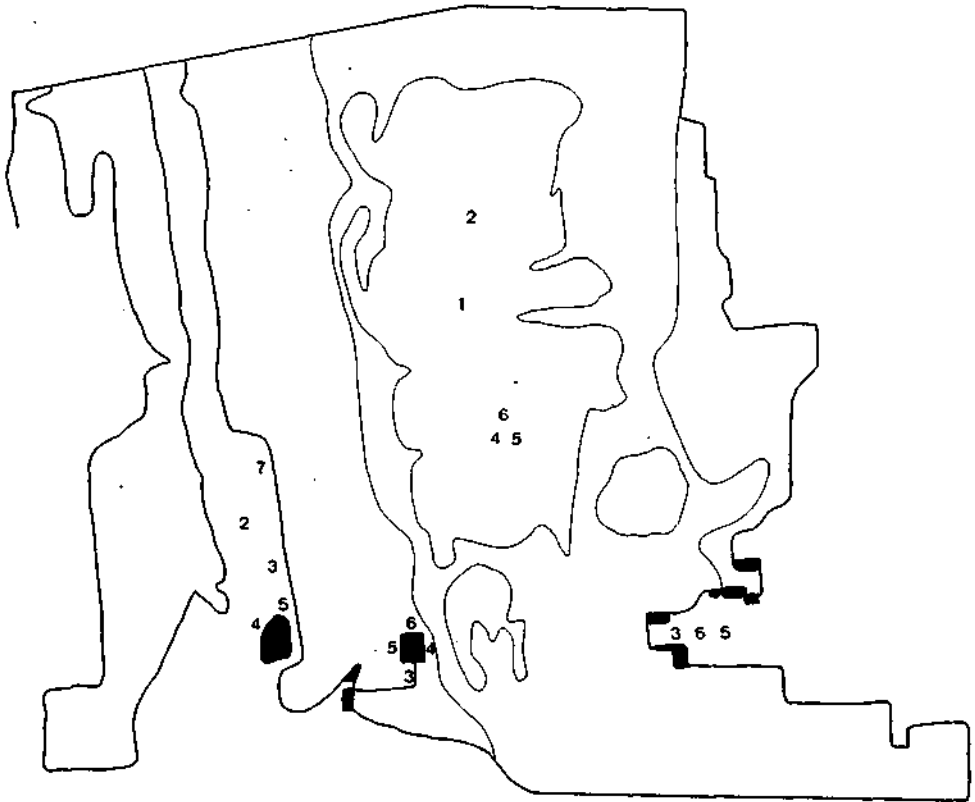


FIG. 30.

## Localisation des larves d'Odonates.

1. *Somatochlora arctica* ; 2. *Aeschna juncea* ; 3. *Aeschna cyanea* ; 4. *Leucorrhinia dubia* ;  
5. *Sympetrum danae* ; 6. *Libellula quadrimaculata* ; 7. Zygoptères.

Les insectes aériens, les Odonates par exemple, ont été comptés à chacune de nos visites, et l'estimation de leur abondance est tirée de ces chiffres.

Nous avons également tenu compte des exigences écologiques des différentes espèces, de l'espace vital en particulier. Ce terme désigne la surface ou le volume d'eau nécessaire à un individu d'une certaine espèce dans une population stable.

Ainsi, une surface de 1 m<sup>2</sup> dans la mare Pochon, pour une profondeur de 60 à 100 cm, peut suffire à un adulte de *Notonecta glauca* ou d'*Acilius sulcatus*, ou à 15 têtards de *Rana temporaria*.

Une surface de 25 dm<sup>2</sup>, par une profondeur de 30 cm, suffit à une larve de *Leucorrhinia dubia*, à 3 *Hesperocorixa sahlbergi*, à 6 *Hydroporus palustris*, à 100 larves de Chironomides et à 200 *Crenitis punctatostrata*.

Il faut préciser que ces différentes espèces peuvent se superposer dans le même volume d'eau.

En ce qui concerne la densité des Odonates adultes, il faut tenir compte, outre la surface à disposition, du comportement, nous pourrions dire du « caractère » des différentes espèces.

*Libellula quadrimaculata* est probablement l'espèce la plus agressive. Elle pourchasse tout Odonate, grand ou petit, qui passe à proximité de l'observatoire d'où elle surveille son terrain de chasse. C'est pourquoi on ne trouve guère plus d'un individu de cette espèce sur une station dont la surface est inférieure à 50 m<sup>2</sup>.

*Aeschna cyanea* est très peu tolérante vis-à-vis des individus de sa propre espèce ainsi que d'*Aeschna juncea*. Par contre, elle est presque indifférente à la présence des Libellules de tailles moyenne ou petite, sauf en fin de saison, quand la nourriture devient rare et qu'elles constituent des proies. Il y a toutefois une exception à cette règle. Les couples de *Sympetrum danae* sont en effet attaqués régulièrement par *Aeschna cyanea*. On peut avancer l'explication suivante: les individus accouplés de *Sympetrum danae*, par leur position ainsi que par leur teinte générale (souvent des mâles âgés, de couleur foncée, fécondent de jeunes femelles de teinte brun jaune) ressemblent quelque peu à une Aeschna, dont ensemble ils atteignent la taille. Il est possible que *Aeschna cyanea* assimile le couple de *Sympetrum* à un congénère, d'autant plus que *Aeschna juncea* a le même comportement sur le fossé Pochon.

*Leucorrhinia dubia*, *Sympetrum danae*, par contre, forment des essaims et sont très tolérants entre eux.

Ainsi, sur la mare Pochon, on trouve en général:

- 1 ou 2 *Aeschna cyanea*;
- 1 *Libellula quadrimaculata*;
- 6 *Leucorrhinia dubia*;
- 10 *Sympetrum danae*;
- entre 10 et 20 Zygoptères.

Ces équivalences ne sont évidemment pas obligatoires, mais elles sont basées sur les chiffres moyens de cinq années d'observations.

Les gouilles sont classées en 10 colonnes, numérotées de 1 à 10. Nous nous sommes basés sur la figure 22 pour grouper les stations entre elles. Il faut noter toutefois que nous nous sommes vu obligé de sortir la Station 7 de la colonne 1 pour l'attribuer à la colonne 8. En effet, si elle est apparentée aux stations du groupe 12 par sa composition floristique, elle en diffère considérablement par ses conditions écologiques générales.

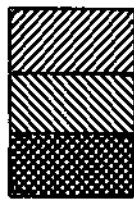
Les colonnes correspondent aux gouilles suivantes (fig. 5):

Colonne 1	Groupe 12	Stations 12, 12a, 12b, 12f, 12g, 13c;
Colonne 2	Groupe 12e	Stations 11e, 12e;
Colonne 3	Groupe 11	Stations 11b, 11d, 12d;
Colonne 4	Groupe 14	Stations 11c, 14, 14a, 14b, 14c, 14d, 15;
Colonne 5	Groupe 13	Stations 13, 13a, 13e;
Colonne 6	Groupe 10	Stations 10, 10b, 10c, 13d, 13f;
Colonne 7	Groupe 10a	Stations 9a, 10a, 12c, 13b;
Colonne 8	Groupe 6	Stations 6, 6b, 7, 7a;
Colonne 9	Groupe 9	Stations 6a, 9;
Colonne 10		Station 5

Nous avons ajouté Station 1, petite station qui n'entre pas dans notre classification, étant donné qu'elle est dépourvue de végétation.

Nous avons isolé la Station 5 (colonne 10), car c'est elle que nous avons observée avec le plus de régularité pendant plusieurs années. Elle constitue en quelque sorte la clé de voûte de nos observations en ce qui concerne les gouilles.

Les hachures placées en tête des tableaux indiquent la situation des stations sur le haut ou le bas marais.



Bas marais

Haut marais

Mare Pochon, canal creusé sur une lande du haut marais

Les signes suivants sont utilisés dans nos tableaux pour marquer la nature des liens entre les insectes et le milieu :

- Larves et imagos aquatiques;
- ▲ Larves aquatiques, imagos aériens;
- ★ Espèces vivant à la surface de l'eau, dites sus-aquatiques;
- \* Espèces vivant dans les sphaignes des bords des gouilles;
- Espèces des zones à *Dolichopodidae* et à Carabiques;
- △ Espèces terrestres prédatrices des insectes aquatiques;
- F Espèces de la strate herbacée des gouilles et des replats;
- Espèces n'entrant dans aucune de ces catégories.

L'indication d'abondance est fournie par les notations suivantes :

- TA Très abondant;
- A Abondant;
- AA Assez abondant;
- P Présent;
- R Rare;



X Accidentel;

⊗ Pontes observées, sans indications d'abondance.

Les quatre premiers degrés d'abondance impliquent que les espèces concernées se reproduisent dans les stations, mais pas les espèces rares ou accidentelles.

### Ordre des Collemboles

Famille des *Poduridae*

*Podura aquatica* L.

Famille des *Sminthuridae*

*Bourletiella insignis* (Reuter)

*Sminthurides aquaticus* (Bourlet)

*Podura aquatica* forme des populations importantes sur les grandes gouilles du centre de la tourbière, particulièrement sur les Stations 5, 6b, 6 et 7. Dès la fonte des neiges, on trouve ce Collembole en nombre immense aux alentours des massifs de *Carex* immergés, sur les objets flottants, à condition que le substrat soit recouvert d'une pellicule d'eau.

Dans les autres stations (groupes 12, 13 et 14), les populations sont plus restreintes, et se confinent dans les sphaignes des bords.

*Podura aquatica* est nettement moins abondante sur les canaux, probablement parce qu'ils n'offrent guère de refuges pour passer l'hiver, au contraire des gouilles.

GISIN (1943) signale une synusie<sup>1</sup> à *Podura aquatica* et *Sminthurides malmfreni* au bord de l'étang de la Gruyère, synusie qui présente des analogies avec le groupement collembologique que nous avons le plus fréquemment observé au Cachot :

*Podura aquatica*

*Bourletiella insignis*

*Sminthurides aquaticus*

Ces espèces sont accompagnées par *Hebrus ruficeps* et des larves I et II de *Gerris gibbifer*, *G. lateralis*, *G. lacustris* et *G. odontogaster*, tous vivant aux dépens des Collemboles.

Dès la fin du mois de mai, la communauté est complétée par la présence d'une forte population de larves de *Macrosteles sexnotatus*.

La communauté d'espèces des bords de sphaignes occupe également la surface de l'eau au contact du bord, et passe sur la boue quand elle monte en surface (fig. 46).

<sup>1</sup> La synusie est l'unité de base dans la classification des botanistes, et elle est adoptée comme telle par GISIN. Pour cet auteur, la synusie occupe l'espace d'un habitat limité. Pour DICE, la synusie est synonyme de microassociation (DAJOZ, 1969). KÜHNELT (1969) définit la synusie comme une association d'organismes constituant les plus petites unités sociales que l'on rencontre régulièrement dans la nature. Cette définition correspond à notre conception de la synusie, à condition de ne pas prendre le mot social dans un sens restrictif. En fait, nous pensons que la synusie à *Podura aquatica* et *Sminthurides malmfreni* de GISIN (*loc. cit.*) correspond à la communauté d'espèces qui occupe le bord des gouilles dans la Tourbière du Cachot, d'autant plus que GISIN, spécialiste des Collemboles, ne tient compte que de ces Insectes.

Comme le soupçonnait BROCHER (1937), *Podura aquatica* passe l'hiver dans les sphaignes.

GISIN (in : ILLIES, 1966) qualifie d'ubiquistes les trois espèces de Collemboles trouvées au Cachot. Elles seraient liées à tous les biotopes d'eau douce.

### Ordre des Ephéméroptères

Famille des *Baetidae*      *Cloeon dipterum* L.  
                                   *Baetis bioculatus* L.

Les larves de *Cloeon dipterum* vivent dans les canaux de l'encoche Marguet, dans le canal C. 2 et dans la mare Pochon.

Dès le début de juillet, on trouve quelques imagos isolés sur les murs de tourbe, dans la strate herbacée du haut marais ou morts sur l'eau des canaux.

La présence de *Baetis bioculatus* est liée à celle du petit ruisseau qui draine la partie supérieure du fossé Pochon.

### Ordre des Orthoptères

Famille des *Tettigoniidae*      *Metrioptera brachyptera* (L.)

Les Orthoptères se rencontrent en grand nombre sur les landes, particulièrement sur la lande Pochon et dans la partie N.-O. du fossé Pochon.

Une seule espèce, *Metrioptera brachyptera*, entre dans le cadre de nos observations et paraît liée aux milieux très humides.

Nous n'avons en effet trouvé les larves et les adultes que sur le *Sphagnetum medii*, particulièrement dans la strate herbacée des gouilles du groupe 14 et plus rarement sur la Station 7a. Quelques exemplaires, isolés, colonisent occasionnellement la végétation des canaux C. 2 et C. 6.

### Ordre des Odonates

Sous-ordre des Zygoptères.

Famille des *Calopterygidae*      *Calopteryx splendens* (Harris)

Famille des *Lestidae*              *Lestes sponsa* (Hansem.)  
   *Lestes viridis* (v. d. Lind.)

Famille des *Coenagriidae*      *Coenagrion hastulatum* Charp.  
   *Coenagrion puella* (L.)  
   *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer)

Sous-ordre des Anisoptères.

Famille des *Aeschnidae*        *Aeschna cyanea* (Müller)  
   *Aeschna grandis* (L.)

Famille des *Cordulidae*        *Aeschna juncea* (L.)  
   *Cordulia aenea* (L.)  
   *Somatochlora arctica* (Zett.)

Famille des *Libellulidae**Libellula depressa* L.*Libellula quadrimaculata* L.*Leucorrhinia dubia* (v. d. Lind.)*Sympetrum danae* Sulz.*Sympetrum sanguineum* (Müller)*Sympetrum vulgatum* L.

Le haut marais, représenté par le *Sphagnetum medii*, et le bas marais, représenté par le Canal C. 6, sont des biotopes très tranchés pour quelques espèces, alors que d'autres Odonates, « caractéristiques » des tourbières au même titre que les précédentes, se développent indifféremment dans les gouilles ou les canaux.

Le *Sphagnetum medii* et les gouilles du haut marais constituent le domaine exclusif de *Somatochlora arctica*. Elle y est abondante (140 exuvies en 1969). On ne trouve pas cette espèce dans les autres milieux.

Le fossé Pochon, le Canal C. 6 représentent le biotope d'élection des Zygoptères. Toutes les espèces y sont très nombreuses, à l'exception de *Calopteryx splendens*, dont les larves se trouvent dans le ruisseau du fossé Pochon.

Les Zygoptères colonisent les canaux de l'encoche Marguet et la mare Pochon, mais ils y sont moins abondants qu'en C. 6. Les larves n'y trouvent pas des conditions de vie aussi favorables.

Les adultes de *Coenagrion hastulatum* et *C. puella* se trouvent également sur le *Sphagnetum medii*. Chaque année, ces deux espèces pondent dans la Station 5, mais nous n'avons jamais observé de larves, ni d'éclosions.

Les larves d'*Aeschna cyanea* font partie de la faune carnassière des canaux profonds (mare Pochon, C. 6, C. 11), tandis que celles de *A. juncea* peuplent surtout le Canal 6. En 1969, pour la première fois, nous avons observé des éclosions de *A. juncea* dans les stations des groupes 13 et 15. Les adultes sont beaucoup plus liés à la tourbière (fossé Pochon et *Sphagnetum medii*) que ceux de *A. cyanea*, qui s'en éloignent de plusieurs kilomètres.

*Cordulia aenea* est abondante sur le fossé et la mare Pochon, encore que sa population ne soit pas aussi nombreuse que chez les autres espèces. Elle est plus rare sur l'encoche Marguet et sur le haut marais. Nous avons néanmoins enregistré quelques pontes et de rares éclosions dans la Station 5.

*Libellula depressa* n'est qu'une passante sur les diverses stations. Elle passe d'un canal à l'autre, et traverse la tourbière d'un vol très rapide. Parfois, on la voit foncer à travers les prés, volant assez haut. Les autres espèces la tolèrent difficilement sur les stations. Chaque année pourtant, nous l'avons observée en train de pondre dans les Canaux C. 11, C. 6 et dans la mare Pochon.

*Libellula quadrimaculata* n'est pas caractéristique d'un biotope particulier. Elle se rencontre sur toutes les stations du haut et du bas marais, comme *Leucorrhinia dubia*. Cette dernière est considérée comme une espèce caractéristique des

tourbières par tous les auteurs: AGUESSE (1968), BUCHHOLZ, *in*: ILLIES (1966), LONGFIELD (1949), DE BEAUMONT (1948), STEINER (1950). SCHIEMENZ (1954) contestant plusieurs points du travail de STEINER, donne *Leucorrhinia dubia* comme une espèce d'eaux acides, en général, et pas seulement de tourbières.

Le plus grand nombre d'éclosions a été observé dans le Canal 6. En 1969, nous y avons recueilli 75 exuvies, contre 14 dans la mare Pochon et 5 seulement sur le haut marais.

*Sympetrum danae*, comme *Leucorrhinia*, est très abondant sur l'ensemble de la tourbière. Dès le mois d'août, cette espèce forme des essaims nombreux sur le fossé Pochon, et, de là, se répand sur tout le haut marais, y compris la forêt de pins et les landes.

Les pontes ont lieu surtout en C. 6, mais aussi dans toutes les gouilles et tous les canaux qui contiennent de l'eau ou de la boue humide.

*Sympetrum vulgatum* n'est pas considéré comme une espèce spécialement liée aux tourbières. DE BEAUMONT (*loc. cit.*) la considère comme une espèce commune partout. Elle se maintient en petit nombre sur le fossé Pochon, et, de là, pousse des incursions sur la mare Pochon où elle pond, et dans le *Sphagnetum medii*.

*Aeschna grandis* et *Sympetrum sanguineum* sont des hôtes de passages, rarement observés, et qui ne se reproduisent pas au Cachot.

Pendant la période de maturation sexuelle qui succède à l'éclosion, et après la période de reproduction, les grands Anisoptères, à l'exclusion de *Somatochlora arctica*, se répandent sur toute la tourbière.

### Ordre des Plécoptères

Famille des *Nemouridae* *Nemoura cinerea* Retz.

Le ruisseau qui coule au fond du fossé Pochon est responsable de la présence d'une espèce de Plécoptère dans la tourbière.

Les larves y sont localisées, mais les imagos, peu nombreux, volent sur tout le marais.

On les trouve particulièrement dans les *Carex* du fossé Pochon, mais aussi dans le *Sphagnetum medii* et sur les canaux de l'encoche Marguet.

### Ordre des Mégaloptères

Famille des *Sialidae* *Sialis lutaria* L.

Les adultes se rencontrent sur l'ensemble du marais, mais ils sont beaucoup plus fréquents sur le marais abaissé, posés sur les murs de tourbe ou sur les plantes voisines de l'eau.

Les larves font partie de la faune carnassière du fond des grands canaux. On les rencontre en grand nombre en C. 1, C. 11, C. 6 et dans la mare Pochon.







### Ordre des Coléoptères

Famille des *Nebriidae* *Notiophilus palustris* Duftsch.

C'est un habitant fréquent, mais clairsemé de la zone à Carabiques.

Famille des *Loroceridae* *Lorocera pilicornis* Fab.

Comme le précédent, cet insecte fréquente les zones à Carabiques du Canal 11 et de la mare Pochon, mais on le trouve plus abondamment sur le haut marais, particulièrement dans les sphaignes des bords des Stations 10, 13 et 14.

Famille des *Cicindelidae* *Cicindela campestris* L.

Elle est abondante sur les landes et pénètre occasionnellement sur le haut marais (St. 5, 7a). Les adultes chassent souvent dans la zone à *Dolichopodidae* de C. 11 ou de la mare Pochon.

Les terriers des larves sont creusés près de C. 11, en arrière de la zone à Carabiques, le long des bords de la mare Pochon et sur les landes, dans les zones dénudées.

Famille des *Scaritidae* *Clivina fossor* L.

*Dyschirius globosus* Hbst.

*Clivina fossor* ne se trouve qu'occasionnellement sur le *Sphagnetum medii*. Quant à *Dyschirius globosus*, il est fréquent dans les zones à Carabiques, sur les landes sèches et dénudées, ainsi que dans le *Sphagnetum medii*. Il descend jusqu'à 10 cm dans le tapis de sphaignes, et prospecte le fond des gouilles asséchées.

Famille des *Trechidae* *Peryphus rupestris* L.

*Trepanes articulatus* Panz.

Ces deux espèces se rencontrent uniquement dans la zone à Carabiques et, avec *Saldula saltatoria*, suffisent à la caractériser du point de vue faunistique.

On les trouve également sur le fond des canaux peu profonds, lors d'assèchements, quand la boue est humide.

Le plus abondant est *Peryphus rupestris*.

Ces insectes vivent partiellement aux dépens des larves de petits Coléoptères aquatiques qui sortent de l'eau pour la nymphose.

Famille des *Pterostichidae* *Agonum sexpunctatum* L.

*Agonum viduum* Panz.

*Amara aulica* Panz.

*Amara montivaga* Sturm.

*Argutor diligens* Sturm.

*Platysma nigrata* Fab.

*Pterostichus ovoideus* Sturm.

*Pterostichus vulgaris* L.

Les Carabiques du genre *Agonum* sont cantonnés dans le *Sphagnetum medii*, où ils sont très abondants. Ils vivent dans les sphaignes, particulièrement aux alentours des gouilles, où ils peuvent se réunir à plus d'une dizaine autour d'une

	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po-chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1	
<b>PLÉCOPTÈRES</b>																			
<i>Nemoura chireea</i> Retz.	▲		R		R	AA	P	R							R	R	R		
Imagos																			
Larves																			
<b>MEGALOPTÈRES</b>																			
<i>Sialis lutaria</i> L.	▲		A		P	A	A	R							R	R	R		
Imagos			A		AA	AA	TA												
Larves		P	A																
<b>COLÉOPTÈRES</b>																			
<b>NEBRIDAE</b>																			
<i>Notiphilus palustris</i> Duftsch.	□		AA		P		P												
<b>LOROCERIDAE</b>																			
<i>Lorocera pilicornis</i> Fab.	□△		P				AA												
<b>CICINDELIDAE</b>																			
<i>Cicindela campestris</i> L.	△	A	P		P	A	A												R

Sur les replats du *Sphagnetum medii*.









De nombreux autres *Staphylinidae* se rencontrent sur la tourbière, mais ils n'ont aucun lien avec le milieu aquatique, si ce n'est qu'ils servent parfois de nourriture aux *Gerris*.

Famille des <i>Hydrophilidae</i>	<i>Anacaena limbata</i> Fab.
	<i>Crenitis punctatostrata</i> Letzn.
	<i>Helochares lividus</i> Forst.
	<i>Helophorus aquaticus</i> L.
	<i>Helophorus flavipes</i> Fab.
	<i>Hydrobius fuscipes</i> L.
	<i>Laccobius alutaceus</i> Thoms.
	<i>Limnebius truncatellus</i> Thunbg.
	<i>Enochrus quadripunctatus</i> Hbst et sa var. <i>fuscipennis</i> Thoms.
	<i>Enochrus ochropterus</i> Marsh.
	<i>Enochrus affinis</i> Thunb.

*Anacaena limbata* vit essentiellement dans les sphaignes du bord des gouilles et dans la zone peu profonde des canaux, dans les feuilles de Cypéracées et de Graminées tombées depuis le bord (p. 472).

La présence de *Crenitis punctatostrata* a été signalée en Suisse pour la première fois par LINDER (1946). Puis MONARD (1947) a retrouvé cette espèce à La Brévine, aux Saignolis, au bois des Lattes et à l'étang de Giuyère, dans les fossés d'ancienne exploitation, alors qu'au Cachot, c'est plutôt un insecte de haute tourbière qui se replie sur les canaux en cas de sécheresse.

D'après BERTRAND (1954), cette espèce n'appartient pas à la faune française. En réalité, il serait étonnant que *Crenitis*, qui habite uniquement les marais tourbeux, soit absent des tourbières du Jura français.

Une autre espèce, non signalée par STIERLIN (1900) a été trouvée par MONARD au Basset sur Pouillerel: *Helophorus flavipes* (= *viridicollis*). Sans être fréquent, cet insecte se trouve au Cachot, dans les canaux périphériques et les grandes gouilles.

Sur la tourbière, *Crenitis* forme des populations considérables. Sa densité, dans les milieux très favorables, atteint 50 insectes au dm<sup>2</sup>. En cas de sécheresse, une partie de la population émigre dans les canaux, une autre partie s'enfouit dans le fond des gouilles sèches où ils s'engourdissent (ils descendent jusqu'à 10 cm de profondeur), mais une fraction importante périt auparavant, engluée dans la boue dense ou sous l'action des prédateurs, principalement *Formica rufa*. Si la sécheresse n'est pas de trop longue durée, les *Crenitis* enfouis dans le fond ressortent quand l'eau revient dans les gouilles.

Si *Crenitis* et *Anacaena* forment des populations nombreuses, la plupart des Hydrophilides se rencontrent isolément ou en petit nombre. *Enochrus quadri-*

COLÉOPTÈRES	Stations	C.1	C.II	C.12	C.2	C.6	Mare Po- chon	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1	
<b>STAPHYLINIDAE</b>																			
<i>Hemistenus pallitarsis</i> Steph.	△					A													
<i>Hemistenus pubescens</i> Steph.	△					AA													
<b>CHRYSOMELIDAE</b>																			
<i>Donacia bicolor</i> Zschach.	F					A													
<i>Donacia thalassina</i> Germ.	F					AA													
<i>Lochmusa caprea</i> L.	F																		
<i>Platymaris rustica</i> Kunze	F																		
<b>BYRRHIDAE</b>																			
<i>Byrrhus pilula</i> L.	—	P	AA	AA	P										P	P	P		
<i>Cyrtus sericeus</i> Forst.	—																		
<b>CYPHONIDAE</b>																			
<i>Cyphon variabilis</i> Thunbg.	F					TA													
Imagos	●					A													
Larves						A													
<b>HYDROPHILIDAE</b>																			
<i>Anacaena limbata</i> Fab.	●*	AA	A	A	TA	AA	AA	A	P	P	A	A	P	AA	AA	A	A	A	P
<i>Crenitis punctatostriata</i> Letzn.	●	P	A	AA	A	P	P	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	TA
<i>Helochares lividus</i> Forst.	●*																		
<i>Helophorus aquaticus</i> L.	●		A	AA	AA	P	P	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	P
<i>Helophorus flavipes</i> Fab.	●		A	AA	AA	P	P	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	P
<i>Hydrobius fuscipes</i> L.	●		AA	AA	AA	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
<i>Laccobius alutaceus</i> Thoms.	●		AA	AA	AA	P	P	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA
<i>Liranebius truncatellus</i> Thunbg.	●		AA	AA	AA	P	P	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA
<i>Enochrus ochropterus</i> Marsh.	●																		
<i>Enochrus quadripunctatus</i> Hbst.	●		P	P	P	P	P	P	P	P	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	TA
et var. <i>fuscipennis</i> Thoms.	●		P	P	P	P	P	P	P	P	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	AA	A
<i>Enochrus affinis</i> Thunb.	●																		P

Présent sur le *Sphagnetum medii*, parfois sur les gouilles.Imagos abondants dans la strate herbacée du *Sphagnetum medii*.  
Imagos abondants dans la strate herbacée sur les gouilles.Abondants dans la strate herbacée du *Sphagnetum medii*.

*punctatus* se rencontre en assez grand nombre, à l'époque de la reproduction seulement, dans les gouillès contenant des sphaignes flottantes (*Sphagnum cuspidatum*), c'est-à-dire dans les Stations 5 et 6a.

Nous n'avons trouvé *Limnebius truncatellus* que dans les algues du Canal C. 6, en très petit nombre.

Par contre, *Hydrobius fuscipes*, *Helophorus aquaticus* et *flavipes* se rencontrent dans presque tous les canaux et dans les grandes gouilles du centre de la tourbière.

*Helochares lividus* est une espèce du haut marais, de même que les espèces du genre *Enochrus*, mais ces dernières, qui migrent volontiers, se trouvent aussi dans les canaux.

La Station 5 est un milieu très favorable aux Hydrophilides, puisque sur 11 espèces trouvées au Cachot, 8 se trouvent régulièrement dans cette grande gouille.

Dès le mois d'août, la boue des gouilles contient une grande quantité de cadavres d'Hydrophilides.

Famille des *Helodidae*     *Cyphon variabilis* Thunbg.

Cette espèce est abondamment représentée sur le haut marais et les canaux à Cypéracées. Nous l'avons trouvée sur toutes les gouilles, dans la strate herbacée.

Les larves sont très abondantes dans la boue du fond des gouilles et dans les sphaignes des bords, dans les Stations 12 et 14. Nous en avons même trouvé quelques exemplaires dans des fourreaux habités de *Neuronia ruficrus*.

Famille des *Byrrhidae*     *Byrrhus pilula* L.  
                                  *Cytilus sericeus* Forst.

On trouve souvent *Byrrhus pilula* flottant sur l'eau des canaux. Les larves, qui vivent dans les tapis de *Polytrichum strictum* humides, effectuent leur nymphose sous les mottes de tourbe qui jonchent les landes ou dans le fond des canaux peu profonds, quand ils sont à sec. Il est probable que les adultes tombent dans les canaux du haut des murs de tourbe ou qu'ils sont surpris par le retour des eaux.

REITTER (1909) inclut *Cytilus sericeus* dans la liste des Coléoptères aquatiques. Cette espèce se trouve souvent dans les Stations 5 et 7a. Les larves vivent dans les sphaignes, dans les touffes de *Trichophorum caespitosum*, au voisinage des gouilles sus-mentionnées.

Famille des *Chrysomelidae*     *Donacia bicolor* Zschach.  
  *Donacia thalassina* Germ.  
  *Plateumaris rustica* Kunz.  
  *Lochmaea capreae* L.

*Donacia bicolor* et *D. thalassina* sont localisées dans le Canal C. 6 et dans le fossé Pochon. Elles sont abondantes sur les *Carex*. Ces deux espèces ne montent

qu'exceptionnellement sur le haut marais, où l'on trouve uniquement *Plateumaris rustica*.

La ségrégation de ces espèces est curieuse, puisqu'elles vivent toutes sur *Carex inflata* et *C. filiformis*, également abondant sur le haut et le bas marais.

LELOUP et JACQUEMARD (1963) attribuent *Lochmaea caprea* à la faune de la bruyère et des Vacciniées, ce qui correspond à nos observations, sous réserve que *Calluna vulgaris* remplace la bruyère (*Erica*) au Cachot. Cette espèce entre néanmoins dans le cadre de nos observations par son apport à la nutrition de la faune aquatique et sus-aquatique des gouilles.

### Ordre des Trichoptères

Famille des <i>Phryganidae</i>	<i>Neuronia ruficrus</i> Scop.
	<i>Neuronia clathrata</i> Kolen.
Famille des <i>Limnophilidae</i>	<i>Asynarchus coenosus</i> Curt.
	<i>Limnophilus lunatus</i> Curt.
	<i>Limnophilus rhombicus</i> L.

C'est dans le Canal 6 que les larves de *Neuronia ruficrus* sont particulièrement abondantes. Mais cette espèce forme des populations nombreuses dans les canaux peu profonds (C. 2) ou mixtes (C. 11 et mare Pochon). Les larves chassent surtout le long des bords, où les herbes immergées leur offrent un support. Nous avons également noté de rares éclosions sur le haut marais (St. 5 et 12a).

Elles ne supportent pas l'assèchement, contrairement aux larves d'*Asynarchus*, qui sont présentes dans la plupart des gouilles et qui s'enfoncent dans le fond ou dans les bords en cas de sécheresse. C'est là aussi qu'elles hivernent.

Les adultes des deux espèces se répandent sur l'ensemble de la tourbière. Ils se camouflent souvent entre les aiguilles des rameaux de pins. Pendant la journée, *Neuronia* est nettement plus active que *Asynarchus*. C'est à la lampe UV, la nuit, que nous avons capturé la majorité des imagos de cette dernière espèce.

Les larves de *Limnophilus rhombicus* vivent uniquement dans les grands canaux. Les adultes sont disséminés sur la tourbière.

Il faut encore signaler *Limnophilus lunatus*, en très petit nombre, et dont nous n'avons pas trouvé de larves.

Il nous est possible de conclure avec HARNISCH (1926, 1929) que la tourbière est un milieu pauvre en espèces en ce qui concerne le nombre d'espèces de Trichoptères, et relever avec lui l'abondance de *Neuronia ruficrus*.

### Ordre des Diptères

#### Sous-ordre des Nématocères

Famille des <i>Tipulidae</i>	<i>Dolichopeza albipes</i> Stroem.
	<i>Idioptera fasciata</i> L.



*Prionocera (Stygeropsis) turcica* Fab.

*Tipula paludosa* Meig.

*Tipula melanoceros* Schummel.

*Tipula varipennis* Meig.

Famille des *Bibionidae*

Famille des *Chironomidae*

Famille des *Culicidae*

Sous-famille des *Chaoborinae* *Chaoborus (Corethra) crystallinus* Degeer

Sous-famille des *Aedinae* *Aedes (Ochlerotatus) communis* Degeer

Sous-famille des *Culicinae* *Culex pipiens* L.

Sous-ordre des Brachycères

Famille des *Rhagionidae*

Famille des *Tabanidae* *Chrysozona pluvialis* L.

Famille des *Asilidae*

Famille des *Empididae* *Hilara* sp.

Famille des *Dolichopodidae* *Hydrophorus albiceps* (Frey)

*Hydrophorus nebulosus* Fall.

Famille des *Syrphidae* *Eristalis arbustorum* L.

*Helophilus trivittatus* F.

*Sericomyia borealis* Fall.

Famille des *Sepsidae*

Famille des *Ephydriidae*

Famille des *Scatophagidae*

Les Chironomides et les Culicides sont les seules familles étroitement liées à l'eau.

Les larves de Chironomides sont très nombreuses dans les radeaux d'algues filamenteuses et dans les boues riches en Desmidiées. Elles y construisent de vagues fourreaux flottants sous la forme d'agglomérats de fragments d'algues et de feuilles de sphaignes. Ces fourreaux constituent à eux seuls des microbiotopes riches en Rotateurs, en Protozoaires, en Diatomées et en Desmidiées. Dans les gouilles, ils suivent le mouvement des boues. Dans les canaux, ils sont localisés le long des bords, parmi les feuilles mortes (fig. 37).

Dans les stations peu profondes, d'autres larves construisent des tubes verticaux avec des granules de boue tourbeuse. Le fond peut en être couvert.

Enfin, il existe des larves libres qui vivent sur le fond ou le long des bords.

Les larves sont très abondantes dans tous les types de stations. Elles constituent le principal apport alimentaire pour la faune carnassière des gouilles et des canaux peu profonds.

Parmi les Culicides, les larves de *Chaoborus crystallinus* vivent en pleine eau dans les canaux profonds (Canal 1c) ou mixtes (mare Pochon).

Les larves de *Aedes communis* peuvent être très abondantes dans les gouilles, si les conditions ont été favorables au moment de la ponte (boue en surface, ou absence d'eau avec fond humide). On les trouve chaque année en nombre considérable, dans les canaux temporaires (Canal 1e). Elles sont à la merci de l'assèchement des stations ou de la montée des boues dans les gouilles.

Les crevasses d'affaissement abritent également des populations plus clairsemées de larves de *A. communis*, qui se développent lentement dans ces milieux froids (éclosion en août).

Pour les larves de Tipulides, le milieu aquatique s'étend aux replats (fig. 21). On les trouve essentiellement dans le *Sphagnetum medii*, dans les stations peu profondes, dans le bord des gouilles, dans les replats (*Sphagnetum medii sphagnetosum recurvi*) et même dans les grandes buttes surbaissées du *Sphagnetum medii typicum*.

Les adultes se rencontrent en grand nombre sur l'ensemble de la tourbière.

Les pontes de Tabanides sont fixées sur des feuilles de *Carex* au-dessus de l'eau. A l'éclosion, les jeunes larves tombent dans l'eau. Elles passent ensuite dans les replats, mais les larves âgées peuvent revenir dans l'eau libre des gouilles peu avant l'éclosion des adultes. Ceux-ci sont répartis sur l'ensemble de la tourbière, dans les strates herbacée, arbustive et arborescente.

Durant l'été, les Syrphides adultes sont très abondants sur les landes et sur le *Sphagnetum medii*, ainsi que sur les ombelles d'angélique, plante qui croît sur le pourtour des landes.

Mais trois espèces seulement sont liées au milieu aquatique de la tourbière. Nous avons observé la ponte de *Sericomyia borealis* sur le bord des gouilles. *Eristalis arbustorum* et *Helophilus trivittatus* sont abondants aux alentours des stations. Nous avons trouvé les larves de la première espèce dans un canal encombré de planches à demi-pourries. Nous avons capturé des exemplaires de *H. trivittatus* fraîchement éclos (encore mous) sur les *Carex* des replats et même de la Station 5. Mais nous n'avons pas trouvé les larves.

Le nom des *Dolichopodidae* reviendra fréquemment dans la suite de ce travail. Nous considérerons la famille en bloc, comme nous l'avons fait pour les Chironomides.

Cependant, deux espèces doivent être citées, à cause de leur comportement particulier. *Hydrophorus albiceps* et *H. nebulosus* sont les seuls *Dolichopodidae* de la tourbière à être franchement liés à l'eau. Les deux espèces appartiennent à la faune sus-aquatique. Sur les Stations 6, 6b, 7 et 7a, on les trouve en compagnie des *Ephydriidae*, qui ont à peu près les mêmes mœurs, au printemps et en automne surtout. Sur la Station 5, ils occupent la surface avec les *Gerris* et les *Ephydriidae*. Sur les autres gouilles, leur présence est plus irrégulière et on ne les trouve pas sur les canaux. Leurs populations ne sont jamais très denses (maximum 15 *Hydrophorus* pour 50 m<sup>2</sup>).

Les autres *Dolichopodidae* ont des habitudes différentes. Lorsque le temps est beau, ils occupent la zone à *Dolichopodidae* sur le bord des canaux (fig. 45). Ils apparaissent sur les gouilles quand la boue est en surface. Mais, quand le temps est couvert et froid, les *Dolichopodidae* se réfugient dans la strate arbustive du *Sphagno-Mugetum* et désertent le bord des canaux.

Nous n'avons trouvé ni larves, ni nymphes.

Les *Empididae* sont aussi abondants sur la tourbière. Parmi eux, *Hilara* sp. se trouve parfois en grand nombre sur les canaux, volant juste au-dessus de l'eau et attaquant Moustiques et Chironomes.

Plusieurs espèces prédatrices (appartenant aux *Rhagionidae*, aux *Asilidae* et aux *Scatophagidae*) ne sont pas liées au milieu aquatique, mais elles fréquentent régulièrement gouilles et canaux pour y chasser. *Scatophaga stercoraria* en est un bon exemple. Elle peut former des vols nombreux sur les canaux de l'encoche Marguet au moment de la fumure des champs (vol de 50 individus sur les Canaux 1a et 1c). Mais le plus souvent, elle chasse isolément sur les stations du haut marais.

Enfin, certains Diptères non aquatiques se trouvent parfois en quantités considérables dans la strate herbacée au-dessus des gouilles et du fossé Pochon et constituent un apport alimentaire non négligeable pour la faune sus-aquatique. Il faut mentionner en particulier les *Sepsidae*, très abondants au printemps et à la fin de l'été dans le *Sphagnetum medii*.

Il faut souligner que l'inventaire que nous avons dressé des Diptères ne comprend que les espèces les plus courantes.

### Ordre des Hyménoptères

#### Famille des *Formicidae*

##### Sous-famille des *Myrmicinae*

*Myrmica ruginodis* Nyl.

*Myrmica scabrinodis* Nyl.

*Leptothorax acervorum* Fab.

##### Sous-famille des *Formicinae*

*Formica lemni* Bondr.

*Formica picea* Nyl. (= *F. transcaucasica* Nasonov)

*Formica rufa* L.

*Formica truncorum* Fab.

*Camponotus herculeanus* L.

La composition de la faune myrmécologique de la tourbière comprend trois espèces associées au milieu humide, soit *Myrmica ruginodis*, *M. scabrinodis* et *Formica picea*.

Leurs nids sont construits dans les sphaignes, entre la surface et la nappe phréatique, à l'intérieur de la plupart des grandes buttes surbaissées du *Sphagnetum medii typicum*. On trouve fréquemment des petits dépôts de matière pulvéru-

DIPTÈRES NÉMATOCÈRES	Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po- chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1
		TIPULIDAE <i>Dolichopeza albipes</i> Stroem. <i>Idiotopera fasciata</i> L. <i>Prionocera turcica</i> Fab. <i>Tipula paludosa</i> Meig. <i>Tipula melanoceros</i> Sch. <i>Tipula varipennis</i> Meig.	— *▲ *▲ *▲ *▲ *▲	P				A A A	AA									
BIBIONIDAE CHIRONOMIDAE	F— ▲																	
CULICIDAE <i>Chaoborus crystallinus</i> Deg. Imagos Larves	▲	A A	AA AA				A A											
<i>Aedes communis</i> Deg. Imagos Larves	▲																	
RHAGIONIDAE TABANIDAE <i>Chrysozona pluvialis</i> L. Imagos Larves	F— ▲*	TA	AA															

Larves dans les replats et dans les stations des colonnes 4, 7, 8, 9 et 10. Imagos répartis sur les landes et sur le *Sphagnetum medii*.

Lisières et îlots de *Sphagno-Magetum*, strate herbacée.

Larves très abondantes dans la plupart des stations. Imagos sur l'ensemble du haut marais.

Occasionnels sur le haut marais

Endroits ombragés sur l'ensemble de la tourbière.

Strate herbacée, arbustive et arborescente du haut marais.

Strates herbacée, arbustive et arborescente du haut marais. Gouilles et replats.



lente près des entrées, qui peuvent même prendre l'allure de petits tubes, comme nous l'avons observé dans la tourbière de Pré-Rodet (Vaud).

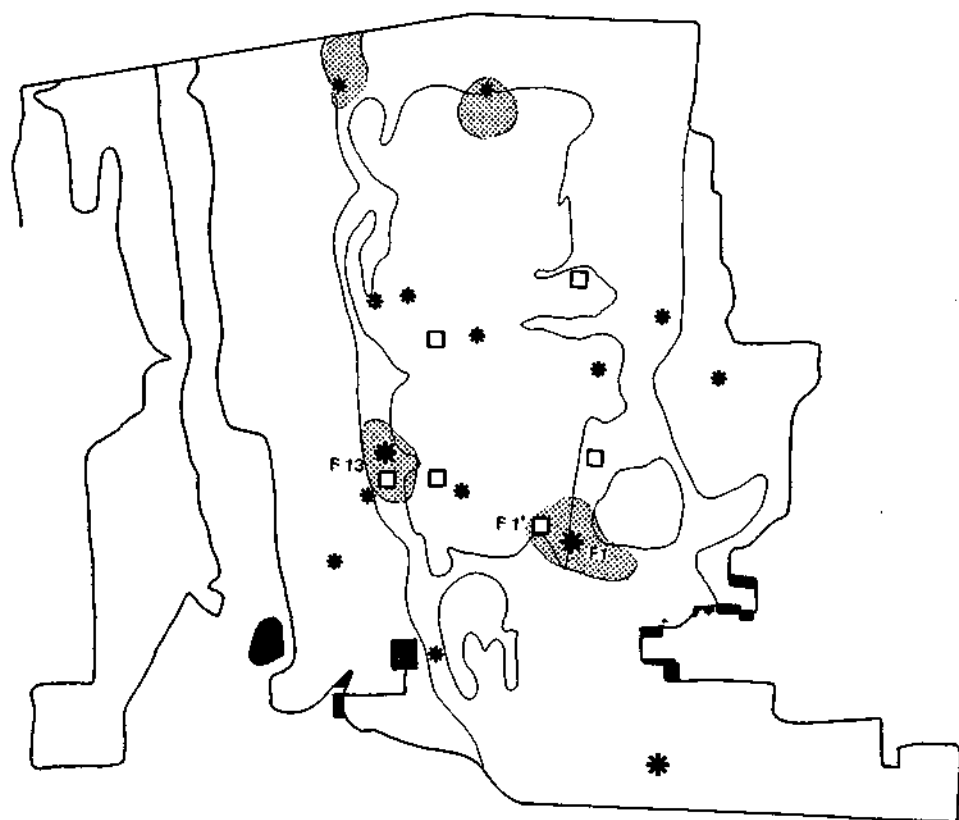


FIG. 31.  
Localisation des fourmilières de *Formica rufa*.

- \* Grandes colonies.
- \* Petites colonies.
- Dômes abandonnés.
- F 1' Ancien emplacement de F1.
- Territoire de chasse des différentes colonies:

GASPAR (1966), LELOUP et JACQUEMARD (1963) rapportent également la présence de ces trois espèces dans les tourbières à sphaignes des Hautes Fagnes.

Nous avons aussi trouvé *Leptothorax acervorum* sur l'ensemble du haut et du bas marais. Cette espèce semble s'adapter aux conditions les plus diverses.

*Camponotus herculeanus* creuse des nids dans les troncs renversés, et contribue pour une bonne part à leur destruction. Depuis cinq ans, nous vérifions la sur-

vivance d'un nid dans une petite souche de pin recouverte par les sphaignes. Les ouvrières se trouvent souvent, mais isolément, sur le fond des gouilles asséchées.

L'originalité du peuplement myrmécologique de la tourbière du Cachot tient à la présence de dômes de *Formica rufa* dans le *Sphagnetum medii*.

En 1968 et 1969, nous avons établi une liste de 19 nids appartenant à cette espèce, dont 12 intéressent directement les stations, parce que leurs habitants viennent chasser aux alentours ou dans le fond des gouilles.

*Formica rufa* est un des principaux prédateurs dans le *Sphagno-Mugetum*, dans le *Sphagnetum medii* et dans les gouilles en cas d'assèchement. Nous avons vu ses ouvrières transporter pratiquement toutes les espèces d'insectes et d'araignées du haut marais, à l'exception de *Dolomedes fimbriatus*, mais y compris des libellules handicapées par des éclosions incomplètes ou manquées.

Les dômes sont rarement établis à même les sphaignes. Dans ce cas (F. 11, F. 12 et F. 14), ils ne prennent pas l'ampleur des nids construits sur sol plus ferme et plus sec et ils résistent moins bien aux froids automnaux ou hivernaux. Des trois nids que nous venons de citer, deux (F. 11 et F. 14) ont péri au cours de l'hiver 1968-69, après un et deux ans d'existence (fig. 31).

Les nids prospères sont établis dans les îlots de *Sphagno-Mugetum*, ou à la limite entre la forêt de pins et le *Sphagnetum medii*.

Jusqu'en 1964, en période plutôt sèche, la fourmilière F. 1 était établie au pied d'un pin isolé dans un replat à sphaignes. Au début de 1965, année très humide, ce nid était fréquemment inondé. Il a été abandonné par ses habitants qui ont migré massivement en juin, transportant larves et nymphes dans une petite fourmilière abandonnée (de la même espèce), située en lisière du *Sphagno-Mugetum*, à vingt mètres de l'ancien emplacement. Le dôme a été agrandi avec les matériaux prélevés sur l'ancien nid.

Depuis 1965, F. 1 est une colonie prospère et ne cesse de s'agrandir.

Nous avons observé le même phénomène en F. 13, à la suite de la destruction partielle du dôme par un pic vert.

*Formica truncorum* et *F. lemani* construisent des nids sur les landes sèches, soit sous des souches ou des planches, en profondeur, soit au sommet des talus de tourbe qui bordent la lande Pochon vers le S.-O. BERNARD (1968) indique que *Formica lemani* évite les tourbières.

Au moment des vols nuptiaux, toutes les espèces, mais particulièrement *Myrmica*, s'abattent en grand nombre sur les stations et s'y noient, assurant ainsi un apport notable de nourriture aux prédateurs aquatiques et sus-aquatiques.

### Ordre des Hétéroptères

#### Sous-ordre des *Hydrocorises*

Famille des *Corixidae*

*Hesperocorixa sahlbergi* (Fieb.)

*Sigara nigrolineata* (Fieb.)

HYMENOPTÈRES	Stations										S.1						
	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po- chon	1	2	3	4		5	6	7	8	9	10
<b>FORMICIDAE</b>																	
<i>Myrmicinae</i>																	
<i>Leptothorax acervorum</i> Fab.	△	P															
<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.	△	P															
<i>Myrmica scabrinodis</i> Nyl.	△	P	P	AA	AA												
<i>Formicidae</i>																	
<i>Formica lemami</i> Bondr.	—	P															
<i>Formica picea</i> Nyl.	△	P															
<i>Formica rufa</i> L.	△	P															
<i>Formica truncorum</i> Fab.	△	P															
<i>Camponotus herculeanus</i> L.	△	P	P		P												P

Assez abondant sur l'ensemble du haut marais.  
Très abondante sur l'ensemble du *Sphagnetum medii*.  
Abondante sur l'ensemble du haut marais.

Très abondante sur l'ensemble du *Sphagnetum medii*.

AA

AA

P

AA

P

AA

AA

P

P

P

P

P

P

P

P

AA

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

P

Famille des <i>Notonectidae</i>	<i>Notonecta glauca glauca</i> L.
Sous-ordre des <i>Géocorises</i>	
Famille des <i>Saldidae</i>	<i>Saldula saltatoria</i> (L.)
Famille des <i>Gerridae</i>	<i>Gerris (Aquarius) paludum</i> Fab. <i>Gerris (Limnopus) rufoscutellatus</i> (Latr.) <i>Gerris gibbifer</i> Schumm. <i>Gerris lacustris</i> (L.) <i>Gerris lateralis</i> Schumm. <i>Gerris odontogaster</i> (Zett.) <i>Gerris thoracicus</i> (Thoms.)
Famille des <i>Veliidae</i>	<i>Velia currens</i> (Fab.)
Famille des <i>Hebridae</i>	<i>Hebrus ruficeps</i> (Thoms.)
Famille des <i>Hydrometridae</i>	<i>Hydrometra gracilenta</i> Horvath.

Dans la suite de ce travail, nous reviendrons à plusieurs reprises sur les exigences écologiques des Hydrocorises, aussi nous bornerons-nous à signaler qu'elles sont accidentelles sur le haut marais, et abondantes dans les canaux. Les *Corixidae* occupent les canaux peu profonds, tandis que *Notonecta* est cantonnée dans les canaux mixtes, occupés par les têtards de grenouille rousse.

*Saldula saltatoria* est liée à la zone humide qui borde les canaux, au même titre que *Peryphus rupestris* et *Trepanes articulatus*. On la trouve aussi sur le fond humide des grandes gouilles, particulièrement dans les Stations 5 et 7, ainsi que sur le *Sphagnetum medii* saturé au printemps.

Très vives, les *Saldula* s'envolent facilement quand il fait chaud. Quand le temps est humide et froid, elles se réfugient dans les touffes de Linaigrettes et de Molinies. Elles peuvent se poser sur l'eau et se déplacer en surface sans difficulté.

Parmi les Géocorises de surface, *Gerris gibbifer*, *G. lacustris*, *G. lateralis* et *G. odontogaster*, ainsi que *Velia currens* se reproduisent régulièrement dans la tourbière.

*Gerris paludum*, *G. rufoscutellatus* et *G. thoracicus* sont des hôtes plus ou moins constants.

*Gerris paludum* ne fait que passer sur les canaux, où il peut former de petites populations d'une dizaine d'individus au maximum. Il ne se reproduit pas au Cachot, et ne demeure jamais très longtemps sur la même station.

*Gerris rufoscutellatus* peut se trouver sur les canaux et les gouilles. Il est plus sédentaire que l'espèce précédente, mais il ne forme jamais de grandes populations. On peut en compter une dizaine sur l'ensemble de la tourbière.

Chaque année, des individus isolés hibernent sur le bas marais, mais l'espèce ne semble pas se reproduire au Cachot.

Quant à *Gerris thoracicus*, on en trouve des individus isolés sur les canaux. Ce n'est qu'en C. 6 qu'il peut se former de petites populations temporaires.

*Gerris odontogaster* est très abondant sur C. 6, qui constitue son principal centre de prolifération.

*Gerris gibbifer*, *G. lacustris* et *G. lateralis* sont les principaux éléments de la faune de surface dans la tourbière. Sur le haut marais, ils occupent les gouilles au fur et à mesure qu'elles sont libérées de la neige qui les recouvre. A fin avril, ou en mai pendant les années retardées, on trouve au moins un individu de l'une ou l'autre de ces trois espèces sur chacune des gouilles des groupes 10, 11, 12, 13 et 14. Mais, dès que l'eau diminue, ils se regroupent sur les Stations 5, 6 et 7.

Si le nombre d'adultes reste assez constant sur une surface donnée, nous avons pu constater, au moyen de marquages, qu'il se produit un continuel va-et-vient entre les stations. Nous avons observé, toutefois, une femelle de *Gerris lateralis* du 20 avril au 16 août 1968 sur la Station 5, ce qui constitue à la fois un record de sédentarité et de longévité.

Lorsque les gouilles s'assèchent, une partie des *Gerris* émigre vers les canaux. Les autres se réfugient dans les bords de sphaignes où ils demeurent à demi engourdis jusqu'à ce que l'eau revienne.

Sur l'ensemble de la tourbière, c'est *Gerris gibbifer* qui domine. Toutefois, certains biotopes froids et ombragés sont du domaine exclusif de *G. lateralis*, forme aptère. C'est le cas notamment des crevasses d'affaissement aux abords de l'encoche Marguet et de certains secteurs très ombragés et calmes du ruisseau du fossé Pochon.

*Velia currens* occupe les petits canaux frais ou les parties ombreuses de grands canaux. On ne trouve cette espèce que sur les canaux de l'encoche Marguet et du flanc N.-E. de la tourbière.

*Hebrus ruficeps* est une des espèces de la communauté des bords de gouilles. On le trouve partout où se trouve *Podura aquatica*, aux dépens de laquelle il vit, mais jamais en très grand nombre.

#### Ordre des Homoptères

Famille des <i>Cercopidae</i>	<i>Neophilaenus lineatus</i> L.
Famille des <i>Jassidae</i>	<i>Cicadella viridis</i> (L.)
	<i>Cicadula quadrinotata</i> Fab.
	<i>Macrosteles sexnotatus</i> Fall.
	<i>Scleroacus</i> sp.
Famille des <i>Issidae</i>	<i>Ommatidiotus dissimilis</i> Fall.

Si les Homoptères n'entrent pas dans la composition de la faune aquatique, les espèces que nous mentionnons ci-dessus semblent liées aux milieux humides de la tourbière. Elles vivent dans la strate herbacée du *Sphagnetum medii*, des gouilles et des canaux.

Une espèce, *Macrosteles sexnotatus*, semble pourtant plus liée à l'eau que les autres. Nous avons régulièrement trouvé ses larves dans les sphaignes bordant

HETEROPTERES																		
Stations	C.1	C.11	C.12	C.2	C.6	Mare Po- chon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	S.1	
★	R	P		R	AA	A	R			R	R	R	R	A	A	R	A	
★	R	AA		R	AA	AA	R			R	R	R	R	A	AA	AA	AA	
★	A	A	A	A	P	A	R			R	R	R	R	P	AA	AA	AA	
★	A	A	AA	AA	A	AA	R			R	R	R	R	AA	AA	AA	AA	
★	P	P	P		AA	AA	P			R	R	R	R	AA	AA	AA	AA	
★	P	R			AA	AA	P			R	R	R	R	AA	AA	AA	AA	
●	AA	A		A	AA	AA												
●	P	AA		P	AA	AA												
□		A		AA	P	A												
●		R		AA	P	AA												
★	A	A	AA	AA	P	AA												
★																		

- Gerris (Aquatius) paludum* Fab.
- Gerris (Limnoporus) rufoscutel-  
latus* (Latr.)
- Gerris gibbifer* Schumm.
- Gerris lacustris* (L.)
- Gerris lateralis* Schumm.
- Gerris odontogaster* (Zett).
- Gerris thoracicus* Schumm.
- Hebrus ruficeps* (Thoms.)
- Hesperocorixa salibergi* (Fieb.)
- Notonecta glauca* L.
- Saldula saltatoria* (L.)
- Sigara nigrolineata* (Fieb.)
- Velia currens* (Fab.)
- Hydrometra gracilentia* Horvath

les gouilles, en compagnie des Collembolés cités plus haut, de *Hebrus ruficeps* et des larves I et II de *Gerris*.

Le comportement des larves est le même que celui de *Podura aquatica*, c'est-à-dire qu'elles peuplent la surface des gouilles quand elles y trouvent un support humide, en particulier des radeaux de boue (fig. 46.2 et 46.3).

Lorsque la surface de l'eau est dégagée, les larves restent dans les sphaignes des bords.

Les adultes passent dans la strate herbacée des stations, mais ils se posent et se déplacent sans difficulté sur l'eau.

*Cicadella viridis* est extrêmement abondante dans les *Carex* du fossé Pochon, tandis que les autres espèces semblent confinées dans le *Sphagnetum medii*.

Le rôle des Cicadelles dans l'économie des gouilles est important, car elles constituent le principal apport de nourriture pour les insectes sus-aquatiques pendant les mois de juillet et d'août.

En outre, *Cicadella viridis* est l'insecte le plus fréquemment capturé par les jeunes *Dolomedes fimbriatus* et par *Tetragnatha extensa* dans le fossé Pochon

#### Ordre des Aranéides

Famille des <i>Gnaphosidae</i>	<i>Gnaphosa lugubris</i> (Koch)
Famille des <i>Tetragnathidae</i>	<i>Tetragnatha extensa</i> (L.)
Famille des <i>Pisauridae</i>	<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Clerck.)
Famille des <i>Lycosidae</i>	<i>Lycosa amentata</i> (Clerck.)
	<i>Pirata hygrophilus</i> Theorell
	<i>Pirata piraticus</i> (Clerck.)
	<i>Tarentula barbipes</i> (Sundevall)
	<i>Tarentula cuneata</i> (Clerck.)
	<i>Trochosa spinipalpis</i> (Cambr.)

La faune aranéologique de la tourbière comprend quelques espèces que l'on peut qualifier de semi-aquatiques. Parmi celles-ci, les adultes de *Dolomedes fimbriatus* sont parmi les plus puissants prédateurs invertébrés de la tourbière. C'est la seule espèce non aquatique qui soit capable de tuer de petits Vertébrés, comme les jeunes grenouilles rousses ou les tritons alpestres. Dans le *Sphagnetum medii*, cette espèce construit des toiles au-dessus des gouilles afin d'y suspendre ses cocons. Les adultes se rencontrent fréquemment sur l'eau, où ils chassent à l'affût, plongeant volontiers pour capturer des têtards.

Les jeunes *Dolomedes*, âgées d'une année, habitent l'extrémité des gros *Carex*, où elles capturent les insectes aériens (Libellules, Syrphides) ou des Cicadelles.

*Lycosa amentata*, *Pirata hygrophilus* et *P. piraticus* sont également très liées à l'eau et chassent à la surface des stations ou dans les replats.

Nous avons fréquemment capturé *Gnaphosa lugubris*, *Tarentula barbipes* et *T. cuneata*, ainsi que *Trochosa spinipalpis* sur les replats du *Sphagnetum medii* au

HOMOPTÈRES	Stations	C.1	C.II	C.12	C.2	C.6	Mare Po- chon	[Hatched pattern]											S.1				
								1	2	3	4	5	6	7	8	9	10						
<b>CERCOPIDAE</b>																							
<i>Neophilaenus lineatus</i> L.	F																						
<b>JASSIDAE</b>																							
<i>Cicadella viridis</i> (L.)	F				P																		
<i>Cicadula quadrinotata</i> Fab.	F					TA																	
<i>Macrostelus sexnotatus</i> Fall.	F																						
Larves	*																						
Adultes	F																						
<i>Scleroaachs</i> sp.	F																						
<b>ISSIDAE</b>																							
<i>Ommatidiotus dissimilis</i> Fall.	F																						

Très abondant sur les replats du *Sphagnetum medii*.

R

P

P

F

Très abondante sur les replats du *Sphagnetum medii* et dans la végétation.

R

F

Très abondant dans la végétation aérienne des gouilles.

TA

Abondant sur les replats du *Sphagnetum medii*.

F

Abondant sur les replats du *Sphagnetum medii*.

F

ARANÉIDES	Stations											S.1					
	C.1	C.II	C.12	C.2	C.6	Mare Po-ehon	1	2	3	4	5		6	7	8	9	10
<b>GNAPHOSIDAE</b>																	
<i>Gnaphosa lugubris</i> (Koch)		Sur le bord des canaux.													Sur les replats, descend dans les gouilles asséchées.		
<b>TETRAONATHIDAE</b>																	
<i>Tetragnatha extensa</i> (L.)		Toiles sur les plantes des bords.													Toiles sur les plantes de la plupart des gouilles.		
<b>PISAURIDAE</b>																	
<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Clerck.)		P	P	P	TA	AA	P		AA	P	AA	P	P	P	P	AA	P
<b>LYCOSIDAE</b>																	
<i>Lycosa amentata</i> (Clerck.)	★△				A	AA	A		AA						Sur les replats. Chasse également sur l'eau.		
<i>Pirata hygrophilus</i> Theorell	★△				AA	AA	AA		AA						Sur les replats. Chasse également sur l'eau.		
<i>Pirata piraticus</i> (Clerck.)	★△				AA	AA	A		AA						Sur les replats. Chasse également sur l'eau.		
<i>Tarentula barbipes</i> (Sundevall)	△														Sur les replats, descend dans les gouilles asséchées.		
<i>Tarentula cuneata</i> (Clerck.)	△	Sur le bord des canaux.													Chasse sur les replats et aux alentours des gouilles.		
<i>Trochosa spinigalpis</i> (Cambr.)	△	Sur le bord des canaux.													Chasse sur les replats et aux alentours des gouilles.		

moyen des pièges à Carabiques. Mais ces espèces descendent dans les stations asséchées pour y chasser, en compagnie de *Formica rufa* et *Agonum sexpunctatum*.

*Tetragratha extensa* construit ses toiles entre les tiges de *Carex*, pratiquement toujours au-dessus de l'eau. Sur la Station 5, on compte en moyenne 4 adultes en juillet, et jusqu'à 8 jeunes à fin août. On trouve de nombreux individus sur la plupart des gouilles et sur le Canal C. 6 en particulier. Elles vivent aux dépens des Chironomides, des Cicadelles, des Tipules et des Zygoptères. Les Hydrophilides, lors de leur envol, tombent fréquemment dans leurs toiles.

### CONSIDÉRATIONS SUR LA RÉPARTITION DES ESPÈCES

Les 130<sup>1</sup> espèces qui entrent dans le cadre de notre travail se répartissent comme suit:

	Sp. propres aux canaux	Sp. propres aux gouilles	Conoux et gouilles	Hôtes de passage	Total
1. Collemboles	0	2	1	0	3
2. Ephéméroptères	2	0	0	0	2
3. Odonates	7	1	6	3	17
4. Plécoptères	1	0	0	0	1
5. Mégaloptères	1	0	0	0	1
6. Coléoptères	21	8	24	0	53
7. Trichoptères	1	0	2	1	4
8. Diptères	1	2	9+3 familles	6 familles	—
9. Hyménoptères	2	3	3	0	8
10. Héteroptères	5	1	7	0	13
11. Homoptères	1	5	0	0	6
12. Orthoptères	0	1	0	0	1
13. Aranéides	0	2	7	0	9

Nous constatons que 42<sup>1</sup> espèces n'ont été trouvées que sur le marais et la mare Pochon, et que 25<sup>1</sup> espèces sont propres aux gouilles, tandis que 59<sup>1</sup> espèces sont communes à l'ensemble de la tourbière.

Il serait faux de conclure que les gouilles sont des milieux tout à fait distincts des canaux. Les stations appartiennent à un même ensemble faunistique, mais elles présentent des différences écologiques qui sélectionnent la faune dans telle ou telle station.

Rappelons d'abord que les canaux et les gouilles diffèrent par leur origine. Les canaux sont des restes de l'activité humaine, tandis que les gouilles sont le résultat de l'évolution naturelle de la végétation sur le haut marais.

Les différences principales, du point de vue faunistique, sont les suivantes:

a) les grandes espèces aquatiques sont absentes sur le haut marais;

<sup>1</sup> Chiffre approximatif parce que les Diptères ont été considérés au niveau de la famille seulement.

- b) les espèces sus-aquatiques sont plus nombreuses sur les canaux, qui leur offrent de plus vastes surfaces, et leurs populations sont plus importantes;
- c) la faune de la zone à Carabiques est absente sur le haut marais, elle est remplacée par *Agonum sexpunctatum*, entre autres, par les Formicidés et les Aranéides;
- d) *Donacia bicolor* et *D. thalassina* paraissent confinées dans les canaux, tandis que *Plateumaris rustica* se trouve uniquement sur le haut marais;
- e) le genre *Hydrophorus* caractérise la faune de surface des grandes gouilles;
- f) la communauté liée aux sphaignes bordant les gouilles n'existe pas sur le bas marais;
- g) *Somatochlora arctica* paraît étroitement liée au *Sphagnetum medii*. Larves et adultes ne se trouvent nulle part ailleurs.

Les conditions écologiques sélectionnent la faune selon les critères suivants:

- a) les canaux périphériques, que nous appelons mixtes (p. 487), favorisent la présence des grandes espèces d'insectes aquatiques ainsi que celle des têtards de *Rana temporaria*;
- b) une faible profondeur élimine les grandes espèces et favorise par contre les Dytiscidés de petites et moyennes dimensions, les Hydrophilidés, les Corixidés, les Trichoptères et les larves de Chironomes;
- c) une surface fortement encombrée par *Carex*, *Scheuchzeria* ou *Sphagnum subsecundum*, élimine les *Gyrinidae* et, selon le degré d'encombrement, réduit la faune sus-aquatique. Elle favorise par contre les Donaciidés, les Homoptères, les Tetragnathes et les jeunes *Dolomedes*;
- d) la présence d'une abondante végétation de Graminées et de Cypéracées sur le bord des gouilles et des canaux, dont les feuilles mortes retombent dans l'eau, se révèle un facteur très favorable à la présence des Hydrophilidés, et à la survie de nombreuses larves;
- e) les radeaux d'algues filamenteuses entraînent la présence des Haliplidés et favorise la survie des larves de Chironomides.

Ces points seront développés dans la suite de notre travail. Nous pensons que les différents biotopes du milieu aquatique peuvent être caractérisés, avec une certaine sûreté, par les communautés d'insectes qu'ils abritent. Nous en fournissons un certain nombre d'exemples dans les lignes qui suivent.

#### BAS MARAIS:

- a) les canaux profonds

*Dytiscus marginalis*  
*Acilius sulcatus*  
*Notonecta glauca*

- Sialis lutaria*  
*Cloeon dipterum*  
*Aeschna cyanea*  
*Chaoborus crystallinus*
- b) les canaux peu profonds
- Ilybius ater*  
*Ilybius fuliginosus*  
*Agabus sturmi*  
*Agabus bipustulatus*  
*Agabus uliginosus*  
*Hydroporus palustris*  
*Hydroporus erythrocephalus*  
*Hydrobius fuscipes*  
*Neuronia ruficrus*  
*Hesperocorixa sahlbergi*
- c) les canaux riches en algues filamenteuses
- Haliphys ruficollis*  
*Hydroporus palustris*  
*Chironomides*
- d) les canaux encombrés par *Carex* (C. 6 en partie)
- Donacia bicolor*  
*Donacia thalassina*  
*Tetragnatha extensa*  
*Dolomedes fimbriatus*  
 (jeunes entre 1 et 2 ans)  
*Cicadella viridis*  
*Aeschna juncea*  
*Leucorrhinia dubia*  
*Sympetrum danae*  
*Coenagrion hastulatum*  
*Lestes sponsa*
- e) zone à Carabiques des bords de canaux
- Peryphus rupestris*  
*Trepanes articulatus*  
*Saldula saltatoria*
- f) petits canaux temporaires
- Aedes communis*  
*Velia currens*  
*Hydroporus erythrocephalus*
- HAUT MARAIS:
- g) bords des gouilles, dans les sphaignes
- Hebrus ruficeps*  
*Podura aquatica*  
*Bourletiella insignis*

- h) gouilles de petites dimensions (St. S. 1)
- Sminthurides aquaticus*  
*Macrosteles sexnotatus*  
*Crenitis punctatostrata*  
*Asynarchus coenosus*  
*Hydroporus notatus*  
*Hydroporus tristis*  
*Hydroporus obscurus*
- i) gouilles de grandes dimensions (St. 5)
- Enochrus quadripunctatus*  
*Enochrus affinis*  
*Ilybius aenescens*  
*Agabus congener*  
*Agabus affinis*  
*Hydroporus notatus*  
*Hydroporus tristis*  
*Hydroporus obscurus*  
*Plateumaris rustica*  
*Somatochlora arctica*
- j) surface des grandes gouilles du centre
- Hydrophorus albiceps*  
*Hydrophorus nebulosus*  
*Gerris gibbifer*  
*Gerris lateralis*  
*Ephydrides*
- k) gouilles peu profondes, encombrées de sphaignes (St. 14)
- Anacaena limbata*  
*Helochaeres lividus*  
*Asynarchus coenosus*  
*Somatochlora arctica*  
*Cyphon variabilis*
- l) replats à sphaignes voisins des gouilles
- Agonum sexpunctatum*  
*Formica rufa*  
*Formica picea*  
*Myrmica ruginodis*  
*Myrmica scabrinodis*  
*Lycosidae*
- m) ruisseau qui draine le haut du fossé Pochon
- Baetis bioculatus*  
*Calopteryx splendens*  
*Nemoura cinerea*

Ces communautés sont remarquablement stables et se retrouvent, année après année, dans les mêmes milieux. Mais il est évident que des fluctuations se produisent dans les populations qui les composent. Elles constituent la réponse

normale des espèces aux variations des différents facteurs écologiques, tant abiotiques que biotiques.

### RÉPARTITION DES ESPÈCES DANS LE TEMPS

Nous présentons, au moyen de trois histogrammes (fig. 32) l'évolution du nombre d'espèces au cours de l'année dans deux stations: le Canal 11 et la Station 5.

En ce qui concerne cette dernière, nous avons pris en considération une année sèche (1964) et une année humide (1969). Les canaux ne sont en principe jamais à sec.

Dans le décompte des espèces, les larves aquatiques des insectes aériens (Odonates, par exemple) entrent en ligne de compte au même titre que les espèces aquatiques proprement dites mais, en ce qui concerne ces dernières, larves et adultes comptent pour une unité lorsqu'ils cohabitent.

L'abondance des espèces n'est pas représentée sur les histogrammes.

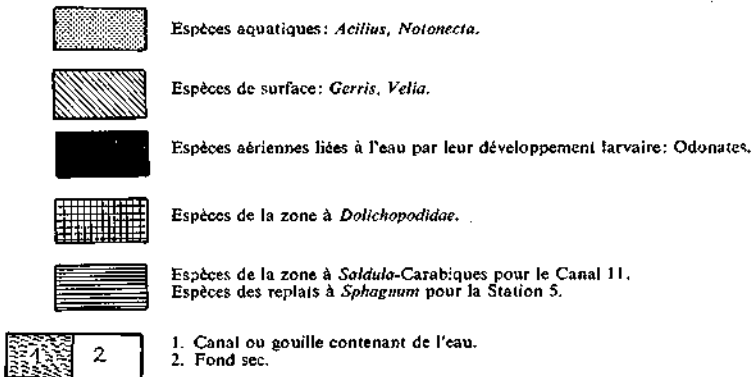
Ces figures ne donnent pas un reflet absolument exact de la réalité, car certaines larves ont pu nous échapper. En outre, les larves de Chironomides ne sont entrées en ligne de compte que pour une unité.

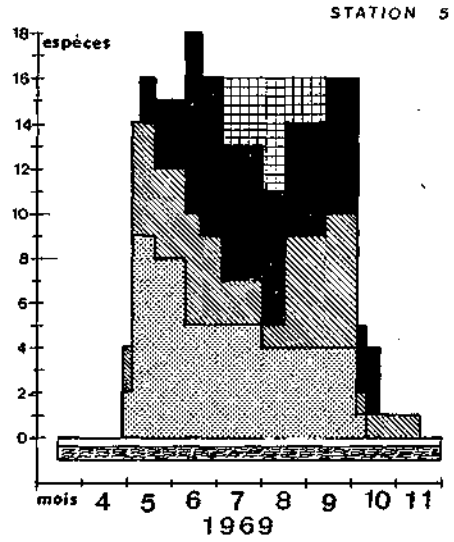
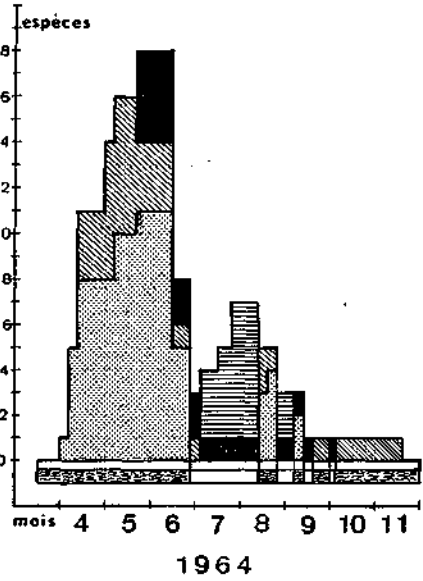
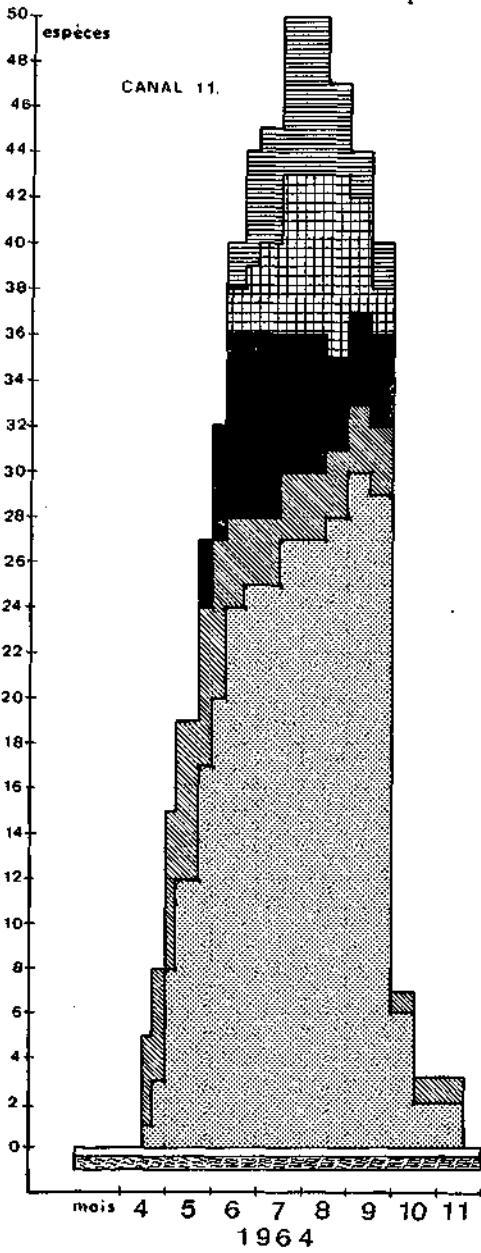
L'allure générale est néanmoins suffisamment bien rendue pour que nos histogrammes soient utilisables. Ils appellent un certain nombre de remarques:

- a) La faune de C. 11 est beaucoup plus riche en espèces que celle de la Station 5.
- b) En 1964, le réveil des espèces a eu lieu plus tôt sur St. 5 que dans C. 11. Ce dernier est exposé au nord, il est peu ensoleillé au printemps et reste enneigé plus tard dans l'année.

FIG. 32.

Evolution du nombre d'espèces au cours de l'année dans le Canal 11 et dans la Station 5.





c) Ces différences mises à part, on constate partout l'apparition explosive des insectes dans les stations.

d) On constate une chute brutale du nombre d'espèces avec les premiers froids (C. 11 et St. 5, 1969).

e) En 1969, le hiatus entre les populations d'insectes sus-aquatiques adultes est très net sur la Station 5. En 1964, il coïncide avec les assèchements de la gouille.

Sur les canaux, la disparition estivale des adultes est moins nette. Les populations sont plus abondantes, si bien qu'il se trouve un certain nombre d'individus qui survivent plus longtemps que d'autres. De ce fait, les générations se recouvrent plus ou moins.

f) Sur la Station 5, en 1964, on remarque l'arrivée de la faune des replats à l'intérieur de la gouille.

En 1969, la station n'a pas subi d'assèchement véritable, si bien que cette faune de prédateurs n'apparaît pas sur l'histogramme.

Par contre, les *Dolichopodidae* ont colonisé la couche de boue montée en surface (fig. 46).

g) L'assèchement des gouilles a pour conséquence le départ d'une partie de la faune vers les canaux périphériques, d'où l'enrichissement que l'on peut constater (insectes aquatiques) dans le Canal 11. Les insectes qui demeurent dans la station s'enfouissent dans le fond ou dans les bords. Lorsque l'eau revient dans les stations, ces derniers recolonisent la gouille. Mais, si les assèchements sont répétés et de longue durée, le repeuplement est de plus en plus faible.

h) Les espèces de passage s'arrêtent de préférence sur les canaux (ex.: *Gerris paludum*).

i) La diminution estivale et automnale, qui marque la courbe des insectes aquatiques dans la Station 5 en 1969, provient du fait que les larves d'un certain nombre d'espèces passent dans les bords ou dans les replats (ex.: *Crenitis*).

Au printemps et en automne, les stations comprennent des populations d'adultes, alors qu'en été, on compte une majorité de larves.

Outre les variations des conditions écologiques, il est nécessaire de connaître la biologie des espèces pour comprendre les variations du nombre d'espèces.

## LA FAUNE ET LE MILIEU

ETUDE DES PRINCIPAUX FACTEURS ÉCOLOGIQUES  
 QUI CONDITIONNENT LA PRÉSENCE ET L'ABONDANCE  
 DES POPULATIONS D'INSECTES DANS LES STATIONS

*Considérations générales*

Nous allons envisager, dans les pages qui suivent, quels sont les facteurs écologiques qui conditionnent la présence et l'abondance des populations d'insectes dans les gouilles et les canaux.

Une remarque préliminaire concernant l'acidité de l'eau s'impose. VAN OYE (1949) a tiré de la mesure du pH de plusieurs étangs, pendant dix ans, une règle qu'il formule ainsi: « L'amplitude de la variation annuelle de pH de toute eau en équilibre biologique est au maximum d'un degré pH. »

Les mesures d'acidité que nous avons effectuées dans la tourbière du Cachot, et l'examen simultané de la composition des boues et de la faune nous amènent à nous rallier à cette opinion.

L'amplitude des variations va de 0,2 à 1 degré pH pour l'ensemble des gouilles et des canaux que nous avons mesurés au cours de l'année.

	St. 5	St. 6	St. 6a	St. 6b	St. 7	St. 7a	St. 9	St. 10	St. 10a	St. 10c	St. 11	St. 12	St. 12a	St. 12b	St. 12c
<i>Moyenne annuelle</i>	3,8	3,6	3,6	3,6	3,5	3,6	3,8	3,7	3,7	3,7	3,9	3,8	3,8	3,9	3,9
<i>Maximum annuel</i>	4	3,8	3,8	3,7	3,7	3,7	4,1	3,9	4,1	3,9	4,2	4,4	4,1	4	4,2
<i>Minimum annuel</i>	3,5	3,3	3,5	3,4	3,4	3,4	3,6	3,3	3,4	3,2	3,7	3,8	3,5	3,8	3,6
<i>Amplitude annuelle</i>	0,5	0,5	0,3	0,3	0,3	0,3	0,5	0,6	0,7	0,7	0,5	0,6	0,6	0,2	0,5

	St. 12d	St. 12e	St. 12f	St. 13	St. 13a	St. 13b	St. 13c	St. 14	St. 14a	St. 14b	St. 14c	St. 14d	St. 15	St. 1
<i>Moyenne annuelle</i>	3,9	4	3,8	3,7	3,9	4	3,8	3,9	4	4	4,2	4,4	3,8	3,9
<i>Maximum annuel</i>	4,2	4,5	4,3	4,1	4,1	4,2	4	4,1	4,3	4,4	4,5	4,6	4	4,4
<i>Minimum annuel</i>	3,6	3,5	3,3	3,3	3,6	3,7	3,7	3,6	3,8	3,8	3,8	3,8	3,5	3,5
<i>Amplitude annuelle</i>	0,6	1	1	0,8	0,5	0,5	0,3	0,5	0,5	0,6	0,7	0,8	0,5	0,9

Nos observations ne nous ont pas permis de mettre en évidence une influence des variations de l'acidité de l'eau sur la faune entomologique. Aussi, la seule conclusion que nous tirerons de ces mesures, c'est que nos recherches ont porté sur des milieux biologiquement équilibrés.

La figure 33 met en évidence les relations entre les différents facteurs écologiques.

Nous considérons la situation des gouilles sur le haut marais, et des canaux sur le marais abaissé, comme fondamentale. Elle détermine, en effet :

La topographie du fond des canaux, selon qu'ils sont situés au pied de parois qui s'effondrent, dans les endroits où le bord résiste mal à la poussée centrifuge de la haute tourbière. On trouve de ces points de moindre résistance au fond de l'encoche Marguet. La tourbe qui tombe des parois comble lentement les canaux. Elle peut aussi les obstruer partiellement ou totalement d'un seul coup.

En conséquence, nous admettons que la profondeur et la surface des canaux dépendent de la topographie du fond et de leur situation, compte tenu de l'intervention première de l'homme qui a creusé ces fosses d'exploitations.

Le régime hydrique dépend aussi de la situation des stations. Nous avons insisté précédemment sur les différences dans l'alimentation en eau entre les gouilles du haut marais et les canaux. Parmi les premières, les stations situées dans les régions 5 et 6 reçoivent par écoulement superficiel le surplus des eaux des autres gouilles et, de ce fait, elles contiennent de l'eau plus longtemps.

L'eau qui circule sur les couches de tourbe de différentes densités s'écoule aussi dans des directions préférentielles, si bien que certains canaux reçoivent plus d'eau que d'autres (C. 1c).

Enfin, le drainage naturel du marais abaissé se fait mieux dans certaines régions que dans d'autres, si bien que le niveau de l'eau descend plus rapidement dans certains canaux (Canal 5).

Le microclimat dépend de la nature de la station mais aussi, en ce qui concerne les canaux, de leur exposition vers le nord ou vers le sud. Dans ce dernier cas, ils sont nettement plus ensoleillés et leur microclimat ne sera pas exactement le même que celui des canaux situés à l'ombre des murs de tourbe.

Il est clair que l'abondance et la nature de la végétation dépendent des facteurs précédents. Une grande profondeur et un bon ensoleillement favorisent la présence des utriculaires, une profondeur moyenne dans une station exposée au nord entraîne la prédominance des algues filamenteuses. Sur le haut marais, la présence de *Sphagnum cuspidatum* dans sa forme aquatique dépend d'une profondeur suffisante, alors que *Sphagnum subsecundum* poussera dans le fond des stations moins profondes.

La forme des rives permet ou non l'établissement d'une ceinture de Cypéracées et de Graminées qui jouent un rôle dans l'économie générale des stations (p. 472).

La présence des insectes phytophages dépend non seulement de la présence des végétaux, mais aussi de l'ensoleillement et de la profondeur des bassins. Le volume d'eau détermine l'importance de la population d'insectes installée dans la mare.

En tenant compte de ces quelques facteurs fondamentaux, il est possible de classer grossièrement les stations étudiées de la façon suivante :

- a) Gouilles du haut marais (*Sphagnetum medii*);  
 b) Canaux périphériques :

Canaux profonds (0,70 à 1 m), à utriculaires. Ex. : Canal 1c (fig. 42).

Canaux peu profonds (20 à 50 cm) sans utriculaires, favorables au développement des algues filamenteuses (fig. 43).

Canaux mixtes, profonds dans une partie de leur bassin, et dont la profondeur diminue graduellement vers les bords. Ex. : Canal 11 et mare Pochon (fig. 45).

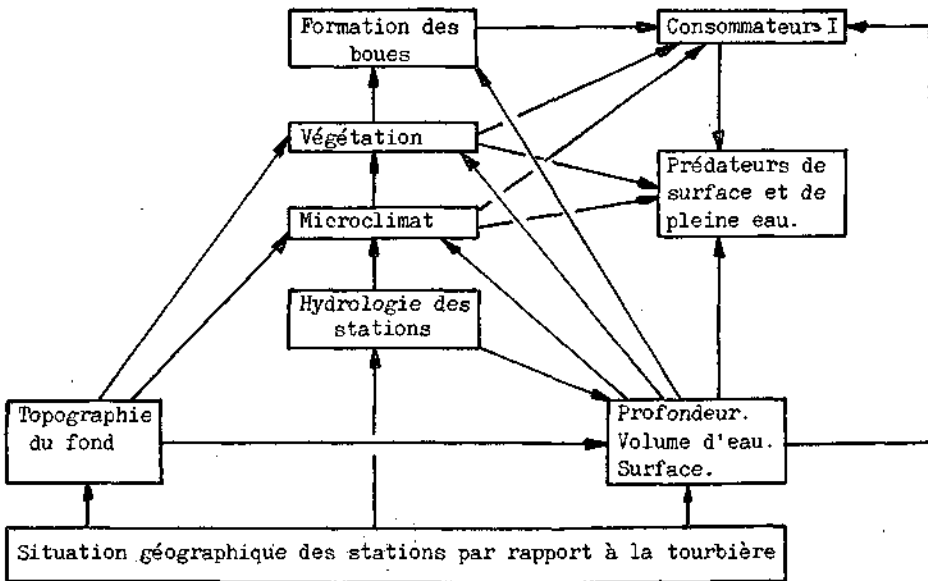


FIG. 33.

Relations entre les différents facteurs écologiques.

#### *La surface des stations en tant que facteur écologique*

Plus la surface est grande, plus la faune sus-aquatique qu'elle supporte est importante et variée. Quand la surface diminue, le nombre d'individus diminue également, mais alors une espèce tend à l'emporter sur les autres.

Sur la mare Pochon (surface 60 m<sup>2</sup>), on compte couramment 5 espèces de *Gerris* dont les populations se maintiennent dans un équilibre relatif, au printemps et en automne, groupant au total de 100 à 150 individus.

Sur la Station S. 1 (surface 0,8 m<sup>2</sup>), une dizaine de *Gerris* adultes peuvent coexister si la nourriture est suffisamment abondante. Après la fonte des neiges, on peut trouver *G. gibbifer*, *G. lateralis* et *G. lacustris* côte à côte. Les trois espèces cohabitent sur cet espace restreint jusqu'à fin avril, mais ensuite, c'est *G. gibbifer* qui demeure seul et qui, seul, s'y reproduit.

Sur un petit canal (surface 2 m<sup>2</sup>) près de C. 2, le même phénomène se produit, mais au bénéfice de *G. lateralis*.

En fait, c'est l'espèce la plus nombreuse au départ qui demeure seule sur les petites stations.

L'étendue d'une station détermine aussi l'importance des populations de certains insectes aquatiques, comme les Notonectes, qui restent suspendues sous la surface pendant de longs moments. La population de la mare Pochon comprend 30 Notonectes. Ce chiffre peut se maintenir, à quelques variations près, pendant plusieurs semaines.

S'il y a surpopulation, ces insectes entrent sans cesse en contact les uns avec les autres, ce qui déclenche des mouvements de fuite qui se répercutent sur une bonne partie de la station et qui se répètent souvent. Les insectes migrent alors en plus grand nombre, et la population descend bien au-dessous de son effectif normal.

D'autre part, en automne, la nourriture n'est pas suffisante pour une population trop importante, si bien que la compétition est élevée. Par contre, pour les Hydrocanthares, qui ne viennent en surface que pour respirer, et plus rarement pour chasser (*Acilius* adultes), l'étendue de la station a moins d'importance que sa profondeur.

#### *La profondeur de l'eau en tant que facteur écologique*

Peu d'espèces vivent en permanence dans la partie profonde des canaux mixtes. On y trouve des larves de *Sialis lutaria*, ce qui correspond aux observations de DU BOIS et GEIGY (1935), encore que les profondeurs auxquelles ces auteurs les ont observées soient beaucoup plus grande (jusqu'à 20 m). Elles occupent le fond de la mare Pochon, en compagnie des larves d'*Aeschna cyanea*. Ces prédateurs de fond se nourrissent surtout d'Oligochètes et de larves d'Ephémères, éventuellement de Trichoptères.

Les larves de *Corethra crystallinus* vivent en pleine eau. Elles peuvent former de grosses populations dans le Canal Ic et dans la partie profonde du Canal II et de la mare Pochon. Une profondeur de 50 cm au minimum leur semble nécessaire.

Dans les canaux peu profonds, on ne trouve pas ces espèces, qui sont aussi absentes des gouilles du haut marais.

La profondeur et la présence de nourriture sont les deux principaux facteurs qui déterminent la présence, dans les canaux, des grands insectes prédateurs et bon nageurs comme *Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus* et *Notonecta glauca*.

Ces trois espèces, comme les larves de *Sialis* et d'*Aeschna cyanea*, ne forment des populations stables que dans les stations qui ont de 60 à 100 cm de profondeur, et où pondent les grenouilles.

La mare Pochon peut abriter de 2 à 4 Dytiques et 20 Acilies.

*Dytiscus* prospecte toute l'étendue de la station, en surface et en profondeur, *Notonecta* occupe surtout les zones profondes dépourvues de végétation en surface, tandis que *Acilius* chasse dans la strate à utriculaires.

Les insectes de taille moyenne sont liés aux profondeurs de 20 à 40 cm. Ils appartiennent aux genres *Agabus*, *Ilybius*, *Hesperocorixa*, *Neuronia*. On y trouve aussi de nombreuses larves d'Odonates (*Leucorrhinia*, *Sympetrum*, *Libellula*, *Cordulia*, *Lestes*, *Coenagrion*).

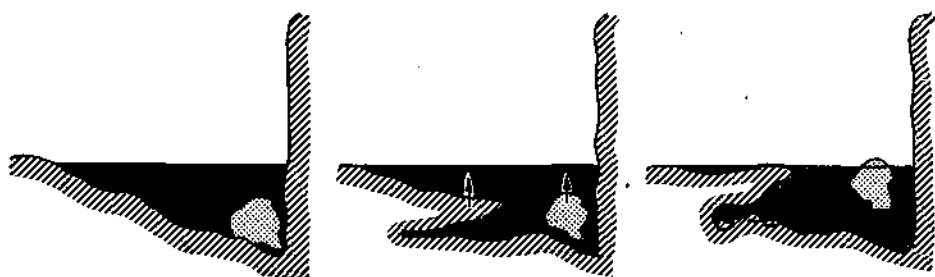


FIG. 34.

Relèvement du fond tourbeux dans un canal mixte.

Enfin, les espèces qui nagent mal, tels les Hydrophilides, ou les petites espèces, comme *Hydroporus*, se contentent de 5 à 20 cm d'eau. On les trouve également dans la strate à utriculaires. C'est à cette communauté d'espèces qu'appartiennent les nombreuses larves de Chironomides, élément important de la nourriture des prédateurs dans les zones de faible et moyenne profondeurs.

Il n'y a pas de limites absolues entre ces différentes zones, que l'on peut simplement qualifier de préférentielles. Il est clair que les diverses faunes s'interpénètrent, et qu'on peut trouver les insectes des parties profonde et moyenne dans la zone de faible profondeur, alors que les insectes de cette dernière se trouvent souvent dans la partie moyennement profonde.

Au début d'août, on observe dans les canaux mixtes ou de faible profondeur un relèvement du fond tourbeux dans les zones bien ensoleillées (fig. 34).

Les gaz de décomposition s'accumulent dans les mailles de la tourbe et en expulsent l'eau peu à peu, ce qui produit une diminution de son poids spécifique.

Très lentement, les morceaux de tourbe reposant sur le fond, puis le fond lui-même dans la zone bordière, remontent lentement vers la surface.

Dans la première moitié d'août, ces parties soulevées atteignent la surface de l'eau. Si l'on perce un trou dans la partie soulevée, il y a d'abord une expul-

sion violente de gaz sous forme de grosses bulles (odeur de  $H_2S$ ), accompagnée de jaillissements d'eau prenant l'allure de petits geysers, qui peuvent atteindre 50 cm de hauteur en C. 11.

L'eau est ensuite aspirée avec un bruit de succion.

L'amplitude de variation ne dépasse pas 40 cm, mais il est clair que ce phénomène entraîne des modifications notables dans la partie du bassin concernée, la diminution de la profondeur est suivie d'une prolifération des algues filamenteuses, provoquant un net enrichissement de la faune subordonnée à celle-ci (p. 475).

En outre, cette zone est fréquentée par les Odonates en quête de lieux de ponte (*Sympetrum*, *Leucorrhinia*, *Libellula*), ainsi que par les *Dolichopodidae*.

En automne, quand la température baisse et que l'ensoleillement se fait de plus en plus bref, il est probable que les gaz diffusent dans l'eau, et les parties soulevées reprennent leur position en profondeur.

Le phénomène est beaucoup plus marqué les années à fort ensoleillement. Il fut remarquablement net en 1964.

#### *Hydrologie*

Ce point important de l'écologie des gouilles et des canaux a été étudié en relation avec l'hydrologie de la tourbière (p. 399).

#### *Microclimat*

D'après DAJOZ (1970), les deux facteurs climatiques qui interviennent en milieu aquatique sont la température et l'éclairement. Pour nous, qui avons affaire à de petits volumes d'eau, nous devons faire intervenir également les variations de profondeur.

L'éclairement conditionne la vie végétale en premier lieu et, par contre-coup, la vie animale dans les stations.

La température règle la diffusion des gaz dans l'eau. Les processus de décomposition au sein des boues, la putréfaction des radeaux d'algues filamenteuses lui sont également liés.

La répartition des espèces animales dépend pour une part de leur température préférentielle.

Enfin, le comportement des insectes est très influencé par la température.

Nous avons parlé de la profondeur en tant que facteur écologique (p. 468) et de son importance dans la zonation des gouilles et des canaux.

Nous examinerons plus en détail les facteurs du microclimat lors de l'étude des différents types de stations.

La figure 35 essaie de mettre en évidence l'influence du macroclimat, du mésoclimat, et du milieu environnant les stations, sur le microclimat de celles-ci.

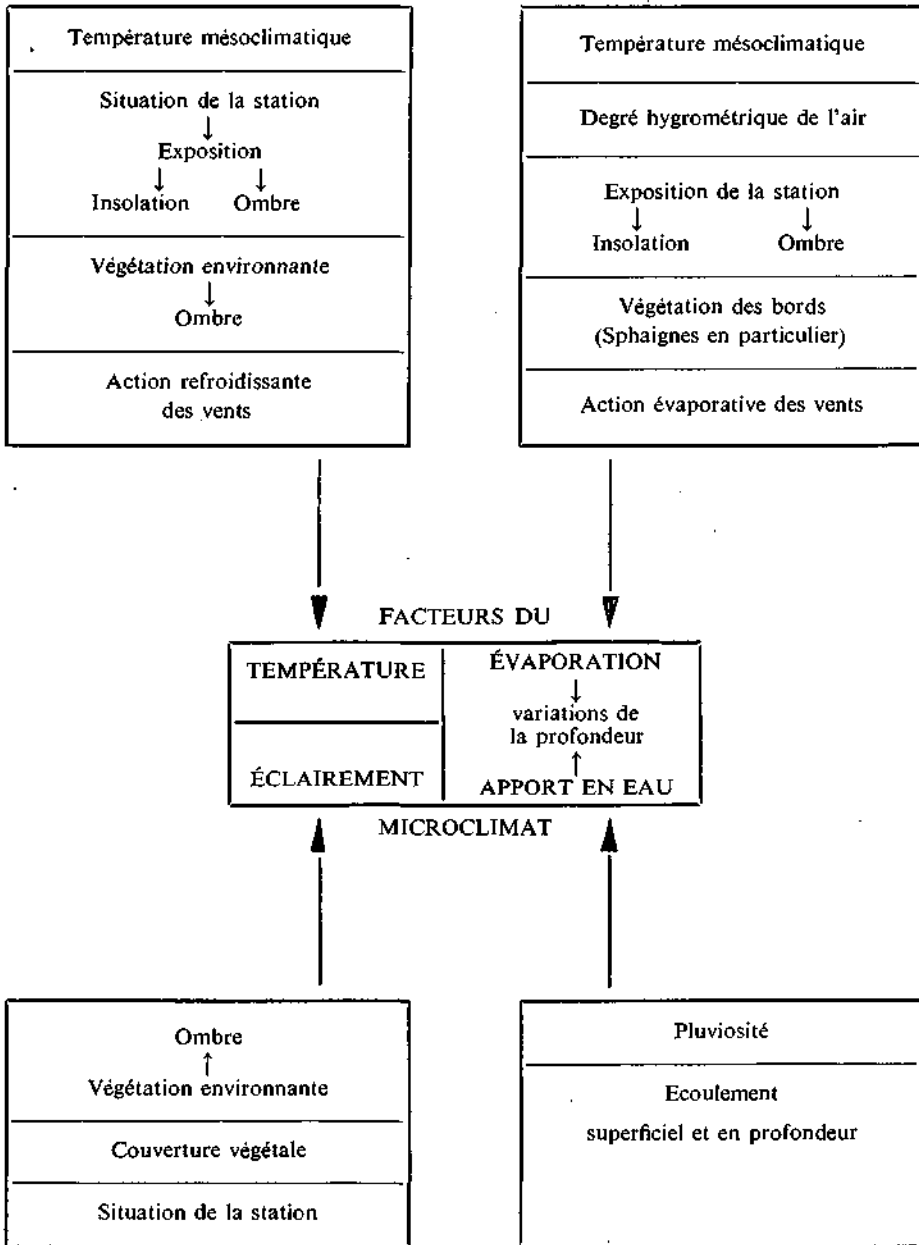


FIG. 35.

Influence des facteurs macro et mésoclimatiques et du milieu environnant sur le microclimat des stations.

*Importance de la végétation herbacée des gouilles  
et du bord des canaux*

Les gouilles du haut marais sont occupées par des *Carex*, par *Scheuzeria* et *Trichophorum caespitosum*.

Sur le bord des canaux (sauf 1c) se trouvent des touffes d'*Eriophorum vaginatum*, *Carex canescens*, *Molinia coerulea* et *Agrostis canina* (fig. 36 et 37).

Leur rôle écologique est important et varié.

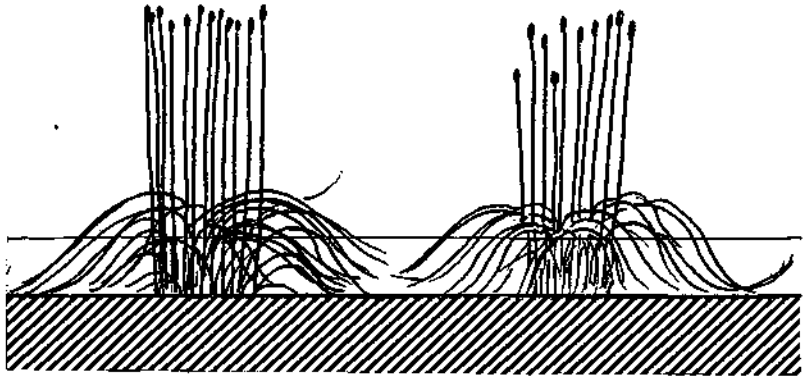


FIG. 36.

Disposition des tiges vivantes et mortes dans les gouilles de la partie N.-O.  
du *Sphagnetum medii* (*Trichophorum caespitosum*).

- a) Les feuilles mortes de ces plantes se renversent dans l'eau en automne, mais restent attachées à la base de la plante pendant l'année suivante. Elles ne se décomposent que très lentement.
- b) Il s'y développe une faunule et une florule abondantes (Protozoaires, Rotateurs, Acariens, larves de Chironomes, de *Hydroporus*, d'Hydrophilides, des Desmidiées et des algues filamenteuses, etc.).
- c) Elles constituent un support pour les œufs des insectes qui déposent leurs pontes au ras de l'eau (*Gerris*). D'autres espèces (*Agrion puella*) introduisent leurs œufs dans les tissus morts de ces feuilles.
- d) Les feuilles qui retombent sur l'eau forment un abri pour les larves I, II, III de *Gerris* qui y vivent en communauté avec les Collemboles dont ils se nourrissent. Cet abri les protège partiellement des larves IV, V, et des adultes qui occupent normalement la surface des stations. Toutefois, lorsqu'il pleut ou qu'un vent violent agite la surface de l'eau, c'est là aussi que les grosses larves et les imagos vont se réfugier.
- e) Dans les gouilles, les végétaux morts constituent un apport de matière nouvelle pour la boue.

- f) C'est au cœur des touffes que certains insectes passent l'hiver (*Saldula*, parfois *Gerris*, Carabiques).
- g) Les tiges et feuilles vivantes, dressées, jouent un rôle capital dans l'éclosion des Odonates, en offrant un support aux larves.
- h) Elles permettent l'envol des espèces migratrices.



FIG. 37.

Disposition des feuilles mortes au bord du Canal 6. (*Carex inflata*).

- i) Lorsque leur base est inondée, elles favorisent la ponte d'un certain nombre d'Odonates, qui introduisent leurs œufs dans les tissus végétaux vivants (*Aeschna cyanea*, *Lestes sponsa*), ou de *Dytiscus marginalis*.
- j) Elles favorisent la survie des larves primaires de Tabanides et de *Sialis* à la sortie de l'œuf. Ces espèces, en effet, fixent leurs pontes sur les feuilles au-dessus des stations, et les larvules, aquatiques, tombent directement dans l'eau à leur éclosion.
- k) Les *Donaciinae* passent leur vie larvaire dans les racines des *Carex*, et leur vie adulte sur leur partie émergée.

Il faut souligner que, pour l'éclosion des Odonates, une tige de *Carex filiformis*, ou de *Scheuchzeria palustris*, joue exactement le même rôle, qui est purement mécanique.

Cette remarque nous laisse entrevoir que la classification des gouilles sur la base de la composition faunistique ne pourra pas se superposer exactement à celle basée sur la flore.

*Points particuliers de l'écologie des canaux périphériques*

Le développement d'*Utricularia vulgaris* et des algues filamenteuses contribue à modifier les conditions de vie dans les canaux au cours de l'année.

*Utricularia vulgaris*

Les hibernacles passent l'hiver pris dans la glace; ils supportent également un dessèchement de courte durée. C'est par ses hibernacles (qui constituent le stade de dissémination) que *Utricularia* a colonisé différents canaux de l'encoche Marguet à partir de C. 12. Les inondations printanières permettent aux hibernacles flottants de passer d'un canal à l'autre.

Dès la mi-avril, ils donnent naissance à des rameaux qui coloniseront rapidement les mares.

A mi-juin, les rameaux atteignent 20 cm.

Au début de juillet, dans le Canal 1c, le quart de la surface est occupé par *Utricularia*, qui fleurit à ce moment.

A la mi-août, les  $\frac{1}{5}$  de la surface sont occupés. Les tiges commencent à s'enfoncer, et une couche d'eau de 30 cm en dessous de la surface est occupée.

A la fin du mois d'août, l'ensemble de la surface est recouvert par la plante, qui commence à pourrir et à se fragmenter à mi-septembre. A fin septembre, elle est réduite en fragments de 5 à 20 cm, à l'extrémité desquels les hibernacles se sont formés. Ces derniers sont seuls à flotter à fin octobre, au nombre d'une vingtaine pour une surface de 9 m<sup>2</sup> (Canal 1c). Ils seront inclus dans la couche de glace et la plupart d'entre eux formeront de nouveaux rameaux l'année suivante.

On peut noter que, dans les mares abritant des populations de têtards de *Rana temporaria*, le développement des rameaux est nettement plus lent. Dans la mare Pochon, ou dans le Canal C. 11, la plante ne peut coloniser la surface de l'eau, comme nous l'avons décrit ci-dessus, puisqu'elle ne peut prendre de l'extension qu'à partir de septembre, après la sortie de la plus grande partie des jeunes grenouilles. Mais, à ce moment là, la saison n'est déjà plus favorable aux utriculaires.

Le rôle écologique des utriculaires est essentiellement mécanique:

Elles favorisent le développement des algues filamenteuses en leur fournissant un support en eau profonde. Faute de ce support, les algues filamenteuses ne peuvent prendre de l'extension dans les canaux d'une certaine profondeur.

En favorisant l'extension des algues, les utriculaires favorisent du même coup les Haliplides, mangeurs d'algues, les Hydrophilides herbivores et les petits Hydrocanthares carnivores qui vivent aux dépens de la microfaune abritée dans les algues filamenteuses.

Enfin, elles favorisent la présence, en eau profonde, des insectes qui vivent habituellement dans la zone bordière des canaux peu profonds ou dans les gouilles du haut marais, en leur fournissant un support mécanique.

*Les algues filamenteuses*

Elles constituent souvent la seule végétation aquatique des canaux peu profonds, formant parfois de grandes masses. On y reconnaît surtout *Spirogyra*, dominante dans certains secteurs à 80%, *Ulothrix*, également abondant.

Les gaz provenant de la respiration et de la photosynthèse, et probablement aussi des gaz de fermentation en provenance du fond, restent pris, sous forme de bulles, dans les mailles de la masse. Les bulles deviennent de plus en plus grosses, et soulèvent les algues au-dessus de la surface. Elles émergent sous la forme de grands radeaux jaune-verts, qui dérivent au gré des courants et s'accumulent dans les anses (ceci dans les plus grandes stations seulement, par exemple en C. II et dans la mare Pochon). Ces radeaux se boursoufflent de plus en plus, les algues meurent et se décomposent en surface, tandis qu'elles continuent de se développer au-dessous.

Lorsqu'il fait frais, les algues ne se gonflent que très lentement. Une forte pluie dégage la surface en précipitant les radeaux d'algues au fond. La surface reste ensuite libre pendant quelques jours, jusqu'à ce que le processus reprenne.

Protozoaires, Ostracodes, Copépodes, Cladocères, Nématodes, Oligochètes, Rotateurs, Acariens, larves de Chironomides, les larves et les adultes d'Halipilides, plus ou moins inféodés aux algues filamenteuses (BERTRAND, 1954), les Hydrophilides, les larves et les adultes de *Hydroporus* constituent l'abondante faunule abritée par les algues.

Par contre, les larves fragiles de *Aedinae* ne peuvent s'y déplacer et y meurent. Les gros Hydrocanthares, *Acilius*, par exemple, éprouvent des difficultés à percer cette couche végétale pour venir respirer en surface, et leur population diminue lorsque les algues atteignent leur plein développement (migration d'une mare à l'autre).

Les *Gerris* s'y empêtrent et éprouvent des difficultés à se déplacer.

Enfin, il arrive que les algues filamenteuses se développent sur le corps de larves lentes, en particulier sur les larves de *Acilius* et de *Dytiscus*. Ces larves traînent après elles des paquets d'algues 4 à 5 fois plus longs qu'elles, ou qui les enveloppent entièrement. Elles n'y survivent pas.

*Points particuliers de l'écologie des gouilles*

Les gouilles présentent des particularités écologiques dues aux boues qu'elles contiennent et à la présence de *Sphagnum cuspidatum*.

Ces deux facteurs, eux-mêmes dépendants des précipitations pluviales, de l'insolation et de la température, conditionnent pour une bonne part les conditions de vie dans les stations du haut marais.

### Rôle écologique de *Sphagnum cuspidatum*

Dans certaines gouilles du *Sphagnetum medii*, cette espèce flottante vit en pleine eau, à la façon des utriculaires dans les canaux périphériques.

Pendant les périodes sèches, quand la gouille est vide, elle se colle au fond, puis est incorporée à la croûte primaire. Seule, la tête se redresse au-dessus du fond (fig. 38.1). Cette partie de la plante peut supporter de longues périodes de dessiccation sans périr.

Lorsque l'eau revient dans la gouille, les sphaignes reprennent leur croissance, s'allongent (fig. 38.2). La partie postérieure pourrit (fig. 38.3) et le brin de sphaigne, libéré, monte à la surface, grâce aux bulles d' $O_2$  emmagasinées entre les feuilles (fig. 38.4). Elle croît par sa partie antérieure et se ramifie, alors que sa partie postérieure pourrit.

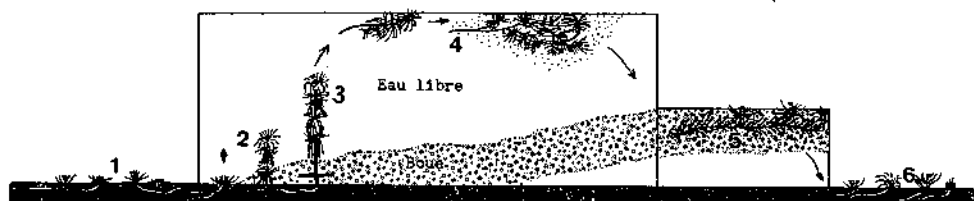


FIG. 38.

Développement de *Sphagnum cuspidatum* dans la Station 5.

Outre son importante contribution à la formation de la boue, *Sphagnum cuspidatum*, lorsqu'il flotte, constitue un support idéal pour la fixation des pontes de certains Hydrophilides, de *Enochrus* en particulier, genre qui semble assez étroitement lié aux gouilles à *S. cuspidatum* en période de reproduction.

Les brins flottants constituent des centres de prolifération d'algues (Cyanophycées, Desmidiées, Diatomées) qui assurent une nourriture abondante aux herbivores. En outre, une grande quantité d'organismes appartenant à la microfaune (Acariens, Rotateurs) habitent dans ses feuilles enroulées. On y trouve fréquemment les petites larves d'*Hydroporus* qui y chassent.

*S. cuspidatum* joue également un rôle non négligeable sur le plan de l'écologie générale de la gouille et contribue, par son apport en  $O_2$ , par son action sur l'acidité de l'eau qu'elle maintient au voisinage de pH 4, à maintenir constantes les conditions du milieu.

Lorsque la boue s'accumule en surface, les sphaignes en deviennent prisonnières (fig. 38.5) et pourrissent en partie.

En cas de nouvel assèchement, le cycle recommencera (fig. 38.6).

### Rôle écologique des boues

Pendant l'hiver, les sphaignes immergées, les sphaignes flottantes, les feuilles de *Carex*, de *Eriophorum*, de *Trichophorum* et de *Scheuchzeria* pourrissent et se

dissocient, formant une couche de boue végétale sur le fond, mêlée dans des proportions diverses à des granules de tourbe et à des débris animaux.

On peut considérer trois types de boues:

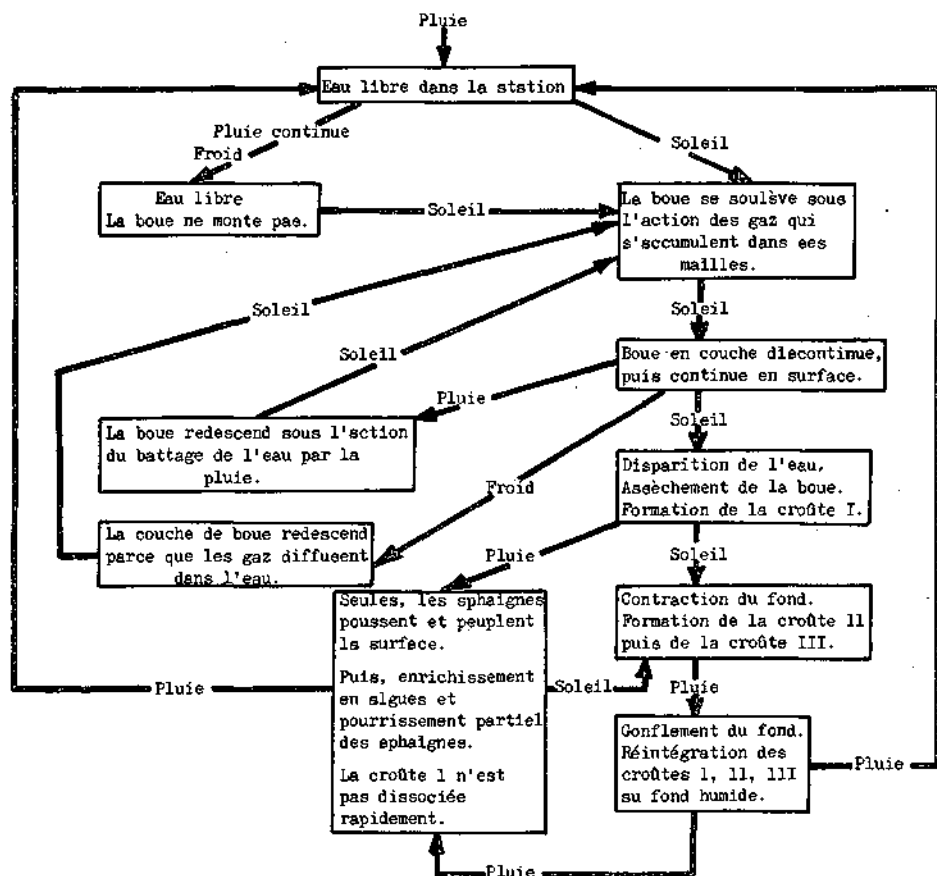


FIG. 39.

Cycle des boues dans les gouilles.

- a) Les boues des stations à fond tourbeux en partie dégagé (Ex.: St. 6). Leur composition comprend des granules de tourbe en grande quantité, ainsi qu'une grande abondance de Desmidiées, en particulier *Netrium*. Les débris de sphaignes y sont rares.
- b) Les boues de gouilles à *Sphagnum cuspidatum* (St. 5). Elles sont caractérisées par leur richesse en feuilles de *S. cuspidatum*, par leur plus faible teneur en Desmidiées et leur relative abondance en Diatomées.

c) Les boues trouvées dans le plus grand nombre de stations du haut marais, intermédiaires entre les types a) et b), mais où les feuilles de *S. cuspidatum* sont remplacées par celles de *S. subsecundum* et *S. recurvum*.

Si l'on s'en réfère à la figure 23, on peut constater que la classification grossière des boues en trois types correspond au groupement par familles de gouilles, basé sur leur composition floristique.

Ainsi, les boues de type a) correspondent aux Stations 5, 6a et 9. Celles de type b) correspondent aux Stations 6, 7a et 6b.

Cette constatation montre que la composition des boues dépend essentiellement des végétaux qui occupent les stations.

La microfaune est abondante dans tous les types de boue, mais sa composition peut varier, non pas tellement dans le nombre d'espèces que dans le nombre d'individus des différentes espèces.

Ces considérations sont en fait d'ordre secondaire. Ce qui importe, c'est que toutes les boues obéissent à un même mécanisme que nous pouvons résumer comme suit (fig. 46):

Au printemps, ou par temps froid, ou encore après une forte pluie, la couche de boue est déposée sur le fond.

Sous l'effet de l'insolation, les gaz résultant de la photosynthèse et de la décomposition des végétaux s'accumulent dans les mailles de la boue, sous forme de petites bulles. Lorsque l'accumulation est suffisante, elle provoque l'ascension de la boue, par « flocons », vers la surface de l'eau. Par une longue période d'ensoleillement, la boue se tasse sous la surface en une couche dense. Elle est le siège d'une intense prolifération d'algues.

Simultanément, l'eau s'évapore, et la boue la suit dans son mouvement tout en restant pour une part accrochée aux tiges des végétaux, où elle se dessèche rapidement (fig. 19). Quand l'eau a disparu, la boue se dessèche sur le fond en une couche compacte et résistante, qui formera les croûtes I, II, III, selon le processus que nous avons signalé (pp. 402 et 403).

Les brins de sphaignes flottantes sont pris dans cette boue, ils pourrissent partiellement, augmentant encore la quantité de boue.

En cas de pluie, le battage par les gouttes d'eau expulse les gaz emmagasinés dans les mailles de la boue flottante, et celle-ci redescend, partiellement en cas de pluie courte, totalement en cas de pluie violente (orage) ou de longue durée, pour remonter quand le temps redevient beau.

En automne, la température plus basse de l'eau y permet une plus grande diffusion des gaz, ce qui ralentit le phénomène ou le stoppe complètement. Il faut ajouter que les périodes d'insolation sont beaucoup plus courtes à cette saison.

La figure 39 résume le cycle des boues, tel que nous l'avons observé dans la tourbière du Cachot.

Quelques expériences nous ont permis de préciser le phénomène. Elles ont consisté à déposer le même volume de boue dans des tubes de verre d'un diamètre de 6 à 10 cm, et de hauteurs différentes, et à exposer ces tubes au soleil, ou à les maintenir à l'obscurité, à maintenir l'eau à basse température ou à la laisser s'échauffer.

Il n'est pas nécessaire d'entrer dans le détail de la description de ces expériences, car leurs résultats concordent absolument avec ce que nous avons observé dans le terrain.

Les effets du cycle des boues sur l'écologie sont de plusieurs ordres:

La couche de boue isole le fond en interceptant la chaleur et partiellement la lumière.

Lorsque la boue est en surface, elle rend difficile la progression des insectes sus-aquatiques (*Gerris*), ainsi que celle des grandes espèces aquatiques qui abandonnent fréquemment la gouille dans ces conditions. Les mauvais nageurs (Hydrophilides) s'engluent dans une boue trop dense et y meurent.

Elle favorise par contre la colonisation de la surface de l'eau par les petites espèces qui vivent normalement dans le bord de sphaignes (*Podura aquatica*, *Hebrus*).

La microfaune inféodée à la boue (Protozoaires, Rotateurs, Acariens) se déplace avec elle, ce qui entraîne le déplacement de la faune de petits Hydrocanthares prédateurs, *Hydroporus* en particulier (larves et imagos).

Les larves de Chironomides sont également très abondantes dans la boue, accompagnées de certains de leurs prédateurs, telles les larves de *Enochrus* et *Helochares* (Hydrophilides).

#### *La nourriture en tant que facteur de répartition*

Ce problème se pose surtout au niveau des prédateurs aquatiques et sus-aquatiques.

L'abondance de la végétation phanérogamique et cryptogamique, la prolifération des algues, l'abondance des boues, font que les phytophages et les détritivores trouvent une quantité suffisante de nourriture tant dans les gouilles que dans les canaux.

Il faut souligner que le régime alimentaire est rarement strict. Des larves, telles celles de *Prionocera tursica* (*Tipulidae*), enfouies dans le fond des Stations 6b, 7 et 7a, sont essentiellement détritivores, mais elles peuvent se dévorer entre elles si la densité de leurs populations est trop élevée.

Le tableau ci-dessous établit la liste des principaux consommateurs primaires de la tourbière. Les détritivores sont placés au même niveau que les phytophages, les deux régimes sont d'ailleurs souvent associés.

	Régime alimentaire en milieu aquatique	
	Phytophages	Détritivores
Collemboles	X	X
Larves d'Ephémères	X	X
Adultes d'Hydrophilides	X	
Larves et adultes de <i>Donaciinae</i>	X	
Larves et adultes d'Haliplides	X	
Larves d'Helodides	X	X
Larves de Limnophilides	X	X
Larves de Culicides	(X)	X
Larves de Chironomides	X	X
Larves de Tipulides		X
Larves d'Ephydrides	X	X
Têtards de <i>Rana temporaria</i>	X	X

Ces groupes constituent la principale source de nourriture pour les insectes prédateurs que nous avons étudiés. Leur biomasse peut être considérable, chez les Chironomides par exemple, compte tenu du volume restreint des milieux que nous étudions. Elle est faible, par contre, chez les Héloïdides et les Ephydrides.

Les larves de Chironomides constituent la base de l'alimentation des prédateurs aquatiques de taille moyenne, larves et adultes des genres *Agabus*, *Ilybius*, et des larves d'Hydrophilides. Les adultes sont consommés par l'ensemble de la faune sus-aquatique, *Gerris*, *Velia*, *Dolichopodidae*, *Lycosidae* et *Pisauridae*, ainsi que par la faune aérienne, par les Odonates en particulier.

Il y a une étroite relation entre la présence des têtards de la grenouille rousse et celle des grands prédateurs aquatiques qui s'en nourrissent.

Nous examinerons plus en détail la nutrition des prédateurs sus-aquatiques, représentés par le genre *Gerris*, dont toutes les espèces ont le même régime alimentaire (fig. 40).

L'analyse de la faune au cours de l'année montre que trois espèces suffisent à assurer la subsistance d'une population normale de *Gerris* sur une gouille, soit *Podura aquatica*, les Chironomides<sup>1</sup> et *Macrosteles sexnotatus*.

Les larves de *Macrosteles* se développent dans les bords des sphaignes, et les adultes passent sur les plantes de la gouille et sur l'eau au moment où disparaissent *Podura* et Chironomides, c'est-à-dire pendant l'intervalle qui sépare deux générations de *Podura aquatica*, et pendant la vie larvaire des Chironomides.

En outre, le cannibalisme est intense au sein des populations de *Gerris*, les larves au dernier stade de leur développement (L. 5) et les adultes font une forte consommation de L. 1, L. 2, et parfois L. 3.

<sup>1</sup> L'ensemble des Chironomides étant considéré comme une espèce.

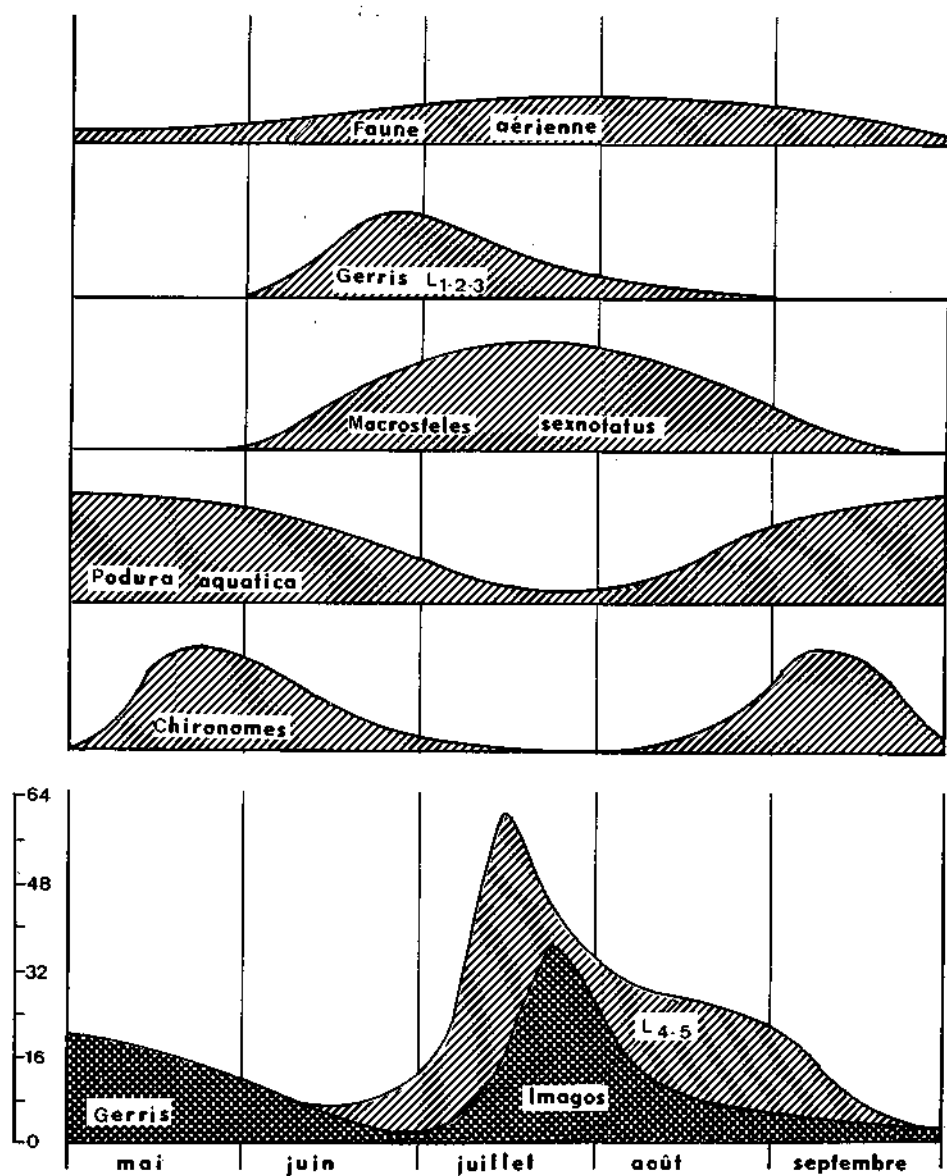


FIG. 40.

Variations des populations d'insectes qui constituent la nourriture des *Gerris*  
 Alors que les cinq courbes de la partie supérieure du dessin  
 ne constituent qu'une estimation de la biomasse,  
 la partie inférieure fournit une image exacte de la population des *Gerris*  
 sur la Station 5 en 1969.

Enfin, la faune ailée de la tourbière fournit continuellement des cadavres frais d'insectes: *Bibionidae*, *Empididae* au printemps, Lépidoptères et Odonates en été et en automne, mâles et femelles de fourmis, surtout *Myrmica ruginodis* et *M. scabrinodis* au moment des vols nuptiaux, *Tipulidae* toute l'année, qui se noient dans les gouilles, surtout en périodes de pluie et de vent. Les Odonates tombent dans l'eau au cours des combats sur les lieux de ponte et de chasse.

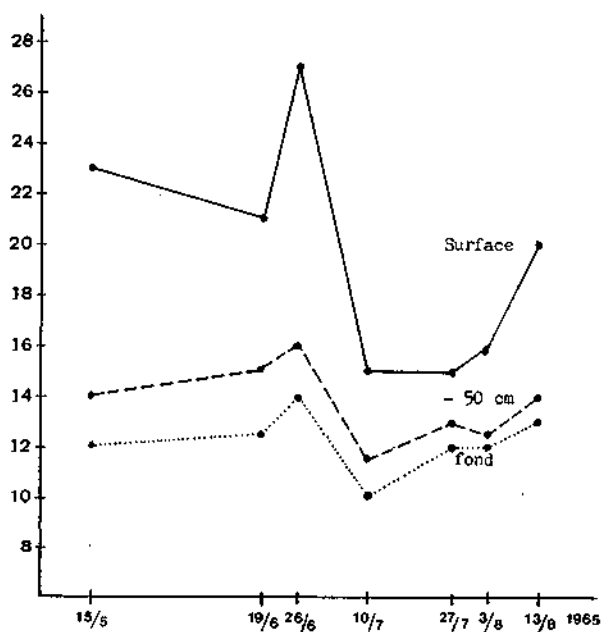


FIG. 41.

Variations de température dans un canal. (Canal 1c).

Les autres espèces de surface, *Velia currens* sur les canaux, *Hydrophorus albiceps* et *H. nebulosus*, *Ephydra* et *Hydrellia* sur les gouilles, se nourrissent également aux dépens de *Podura*, des Chironomides et de *Macrosteles sexnotatus*.

Les stations de la partie N.-O. et S.-O., c'est-à-dire des groupes 10, 11, 12, 13 et 14, ne présentent pas les conditions écologiques nécessaires à la présence de ces trois espèces. Ainsi, sur la Station 14, on n'observe qu'une faible population de *Podura aquatica*, qui vit essentiellement dans le bord de sphaignes et qui n'est donc guère disponible pour les prédateurs de surface. En outre, la population de Chironomes y est clairsemée, seules les Cicadelles occupent la strate herbacée.

Ce fait, ajouté aux conditions abiotiques (faible profondeur, élimination des grandes surfaces d'eau libre par le développement de *Sphagnum subsecundum* et

*S. medium*), ne permet pas la présence permanente des *Gerris* sur la station. C'est seulement au printemps, lors des hautes eaux, que l'on trouve des *Gerris* sur les gouilles susmentionnées.

*Agabus* et *Ilybius* y sont également assez rares, sauf *Agabus affinis*, de petite taille, qui se contente de peu d'eau et peut vivre aux dépens de la petite faune.

#### ETUDE DE QUELQUES STATIONS

##### *Caractéristiques du Canal 1c (fig. 42)*

La partie profonde des canaux de ce type reste plutôt froide durant toute l'année. Seule, une couche superficielle d'eau s'échauffe sous l'effet du soleil (fig. 41).

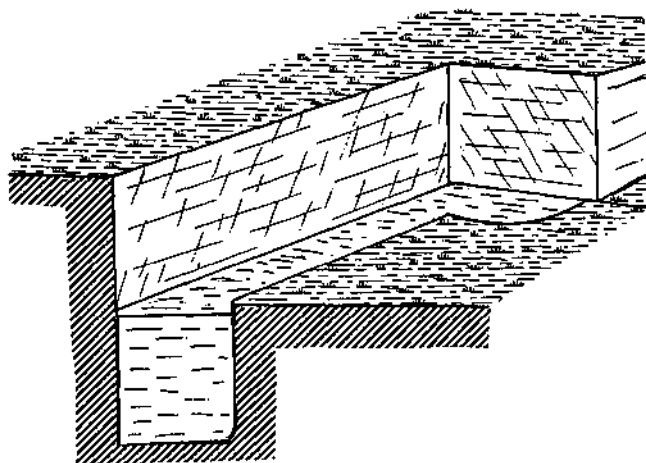


FIG. 42.

Vue en perspective et coupe transversale d'un canal profond.

En outre, la partie profonde est relativement obscure, car l'eau est chargée de fines particules de tourbe qui absorbent rapidement la lumière et limitent la visibilité à 30 cm de profondeur environ.

Ces canaux ne sont guère habités que dans leur partie supérieure. Seules, les larves de *Chaoborus crystallinus* De Geer peuvent occuper le bassin en profondeur. Considérées comme des éléments de la zone planctonique profonde (DUSSART, 1966), elles s'adaptent en outre à la pauvreté en oxygène du fond (SCHWERDT-FEGER, 1963).

Bien que présentant un volume d'eau suffisant pour abriter des populations moyennement importantes de prédateurs aquatiques, tels *Notonecta glauca*, ou *Acilius sulcatus*, le Canal 1c n'abrite ces insectes que sporadiquement.

En effet, les grenouilles (*Rana temporaria*) ne pondent pas dans ce type de bassins, tout au moins au Cachot.

On peut noter toutefois la présence temporaire de *Acilius sulcatus*, de *Ilybius ater* et *I. fuliginosus*, de *Agabus bipustulatus* lorsque les larves de *Chaoborus* sont abondantes, au printemps et en automne.

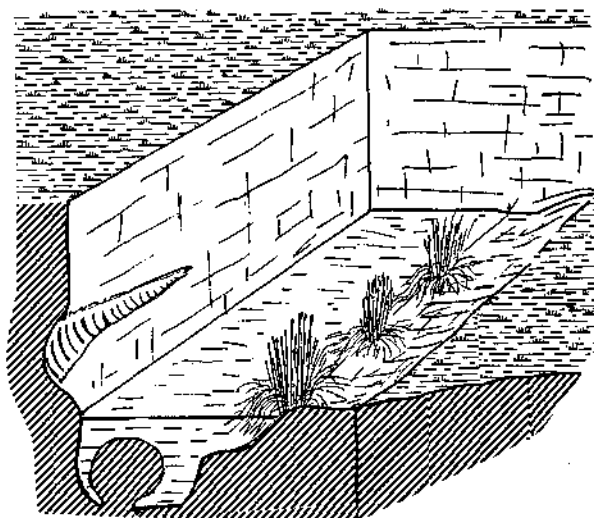


FIG. 43.

Vue en perspective et coupe transversale d'un canal peu profond.

Comme nous l'avons noté précédemment, la faune s'enrichit lorsque les utriculaires se développent, mais uniquement dans la strate qu'elles occupent.

La population de *Gerris* n'est pas très dense. La prédation des jeunes larves par les adultes est intense, car les larves ne trouvent pas d'abris le long des rives nues et abruptes.

Les diverses espèces de *Gerris* sont concurrencées avec succès par *Velia currens*, ce qui ne s'observe pas ailleurs.

Le cas extrême du canal profond est représenté par les crevasses pleines d'eau qui marquent l'affaissement de la tourbière aux environs de l'encoche Marguet. Elles sont situées dans la forêt de pins, et ne sont pratiquement jamais ensoleillées.

Seul, *Gerris lateralis*, forme aptère (caractéristique de ces milieux froids) en peuple la surface.

Les larves de *Aedes* s'y développent lentement à cause de la pauvreté du milieu et parce que l'eau reste froide toute l'année. L'éclosion a lieu en juillet ou en août.

Température de l'eau dans les crevasses:

	A 1,50 m de profondeur	A 3 m de profondeur
15 juin 1965	6°	4°
23 juillet 1965	7°	4°

#### *Canaux peu profonds. Exemple : Canal 2*

Ces canaux, qui résultent d'exploitations anciennes, sont en partie comblés par des mottes de tourbe détachées des murs d'exploitation qui surplombent. Ainsi s'explique leur faible profondeur (fig. 43).

Nous n'avons jamais observé le Canal 2 à sec. Par contre, les variations de niveau y sont plus rapides que dans les canaux de l'encoche Marguet. L'alimentation secondaire en eau est assez faible. En outre, les terrains voisins sont drainés, donc rapidement asséchés, ce qui constitue une condition défavorable au maintien d'un niveau élevé.

Au printemps, la profondeur atteint 30 à 40 cm selon les endroits. Mais en été, à la suite du relèvement du fond (fig. 34), elle n'atteint plus que 10 à 20 cm.

La température varie plus rapidement en C. 2 que dans les canaux profonds. C'est l'ensemble de la masse d'eau qui se réchauffe ou se refroidit, de façon assez homogène (fig. 44).

En hiver, les canaux peu profonds gèlent jusqu'au fond.

La végétation des bords forme une ceinture ininterrompue de touffes de *Eriophorum vaginatum* et de massifs de *Carex canescens* et de *Agrostis canina*. Les feuilles mortes de ces plantes tombent dans l'eau en automne. Elles se décomposent très lentement et forment un abri pour les petits insectes et pour de nombreuses larves (fig. 37).

Les algues filamenteuses prennent un développement considérable quand le fond se relève.

Les grenouilles ne pondent pas dans le Canal 2 qui, de par son exposition au nord, ne reçoit que peu de soleil au printemps.

De ce fait, la fonte de la glace est tardive, et les grenouilles occupent déjà d'autres lieux de ponte quand elle intervient.

Par conséquent, les grands prédateurs ne viennent que rarement dans la station à l'état adulte. Nous avons toutefois noté, en 1965, la ponte de *Acilius sulcatus* et *Dytiscus marginalis*, alors que le niveau était haut.

Neuf larves d'*Acilius* et une larve de *Dytiscus* se sont développées normalement et ont donné des adultes.

Par rapport à la faune des canaux profonds, celle qui occupe C. 2 est nettement plus riche. Les insectes sus-aquatiques, comme *Gerris*, sont plus nombreux. En effet, leurs larves I et II trouvent un abri dans les herbes plongeantes des bords, ce qui les soustrait partiellement à la prédation exercée par les adultes.

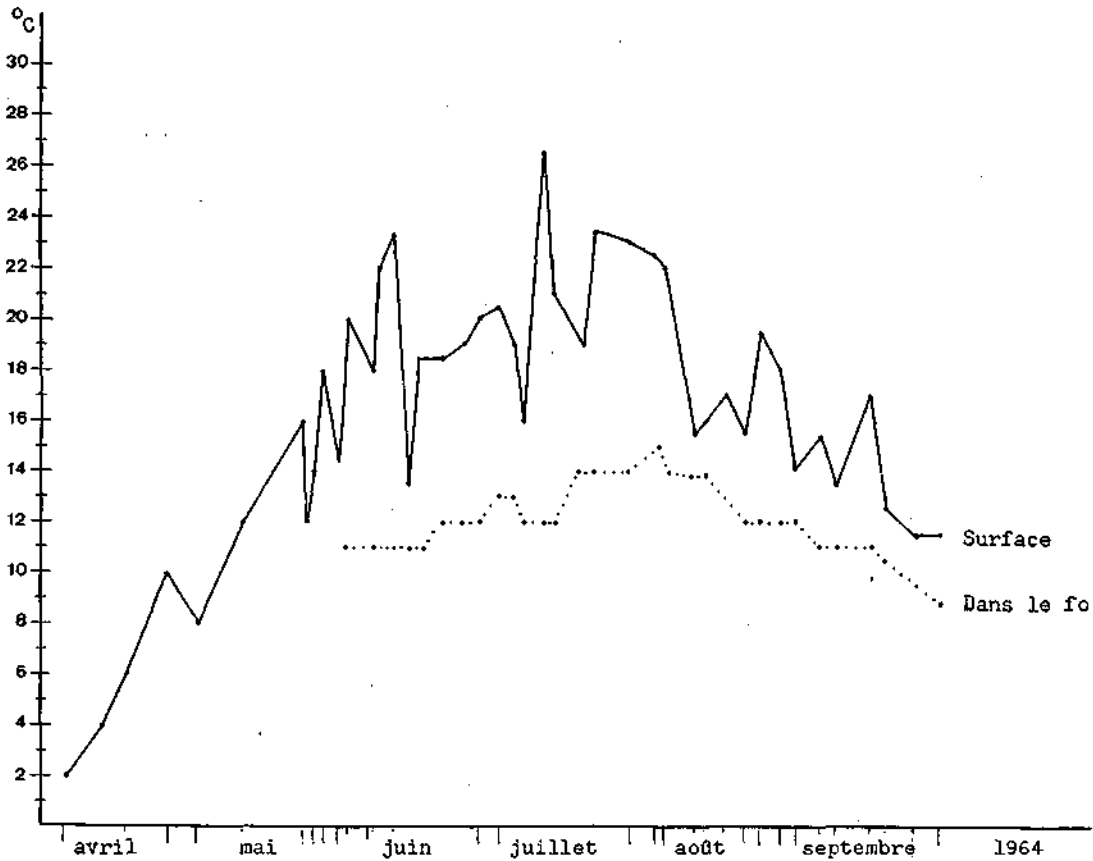


FIG. 44.  
Variations de température dans un canal peu profond (Canal 2).

Dans ce même milieu (herbes plongeantes), on peut noter la présence d'une abondante communauté de Dytiscides de tailles petite et moyenne, parmi lesquels dominent *Hydroporus palustris* et *H. erythrocephalus*.

*Agabus sturmi*, *A. bipustulatus*, *Ilybius ater* et *I. fuliginosus* sont les plus grands carnassiers qui habitent en permanence dans le Canal 2.

Le développement des algues filamenteuses, favorisé par l'absence des têtards, entraîne la présence d'une abondante population de *Haliphus ruficollis*.

Les Hydrophilides sont rarement abondants, les petites espèces étant liées plus particulièrement au haut marais. On peut noter toutefois un enrichissement temporaire lors de l'assèchement des gouilles.

Seul, *Hydrobius fuscipes*, le plus grand Hydrophilide de la tourbière, semble être une forme « caractéristique » des canaux peu profonds.

Il faut signaler en outre d'importantes populations de larves de *Neuronia ruficornis*, dont les fourreaux recouvrent le fond à certaines époques de l'année.

*Aeschna cyanea* pond dans la boue humide, mais les abondantes jeunes larves ne fournissent qu'un ou deux adultes chaque année, et souvent aucune éclosion ne se produit.

En résumé, les conditions écologiques de C. 2 sont comparables à celles des gouilles les plus profondes, la Station 5 par exemple, à ces deux importantes différences près que le Canal 2 n'est jamais à sec, et que les sphaignes en sont absentes.

#### *Canaux mixtes. Exemples : Canal 11 et mare Pochon*

Ils allient les caractéristiques écologiques des deux types que nous venons de décrire (fig. 45).

La présence de zones de différentes profondeurs entraîne un enrichissement très net de la faune. Nous avons recensé 49 espèces aquatiques dans les canaux mixtes, contre 20 dans les canaux profonds et 28 dans les canaux peu profonds.

Les points importants de l'écologie des canaux mixtes sont les suivants :

- a) Les grenouilles y pondent régulièrement. Les œufs sont déposés près du bord, dans une faible profondeur d'eau, où la température est plus élevée. Les jeunes têtards y demeurent jusqu'à la résorption des branchies. C'est seulement après qu'ils passent en eau plus profonde.
- b) La zone proche des bords offre les caractéristiques des canaux peu profonds.
- c) La grande surface des stations entraîne un enrichissement en espèces de la faune sus-aquatique.
- d) La strate à utriculaires existe dans les stations ensoleillées comme la mare Pochon. Elle est remplacée par des radeaux d'algues filamenteuses dans les canaux ombragés, comme C. 11. Leur développement est toutefois fortement entravé en début d'année par la présence des têtards qui s'en nourrissent.
- e) Les bords en pente douce sont bordés par une ceinture de touffes de *Eriophorum vaginatum*, *Carex canescens*, *Molinia coerulea* et *Agrostis canina*, comme en C. 2.

La zonation<sup>1</sup> se poursuit d'ailleurs sur le bord. Elle est déterminée par le degré d'imbibition du sol. Au voisinage immédiat de l'eau, la tourbe a l'aspect

<sup>1</sup> Nous employons le terme de zonation, bien qu'il ne figure pas dans les dictionnaires. Cependant, son usage semble admis par les écologistes (LEMÉE, 1967; KÜHNELT, 1969).

d'une boue très fluide. Elle est recouverte par un film d'eau. Selon la pente des bords, elle a une largeur de 10 à 100 cm.

Il s'y rassemble une faune caractéristique, dont l'élément principal est constitué par les *Dolichopodidae*, c'est pourquoi nous lui donnons le nom de zone à

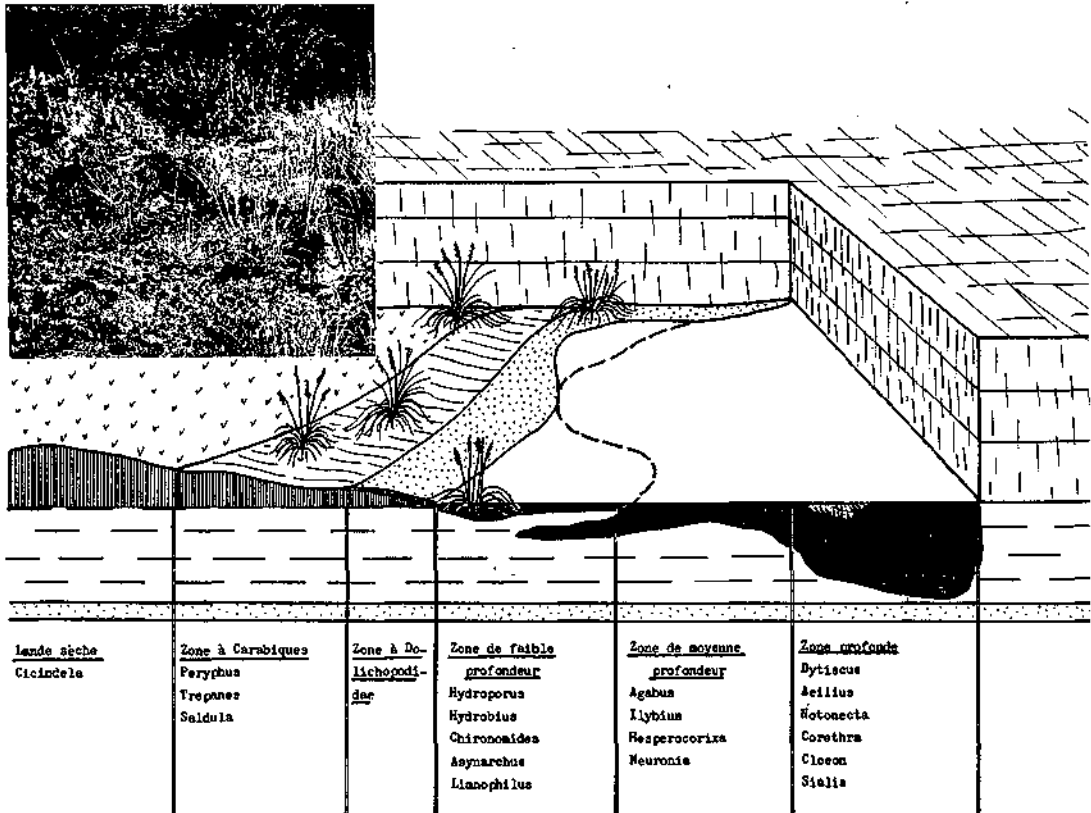


FIG. 45.

Zonation dans un canal mixte (Canal 11).

*Dolichopodidae*. Ces Diptères s'y rassemblent en foule lorsque le soleil en échauffe la surface, et que la température approche de 30°. On peut compter alors des centaines de *Dolichopodidae* sur de petits espaces, où ils se livrent à de rudimentaires danses nuptiales. Lorsque le vent souffle, lorsque le soleil est voilé ou quand il fait froid, ils se réfugient dans les strates herbacée et arbustive du haut marais.

En arrière de la zone à *Dolichopodidae*, on trouve une bande de tourbe humide en permanence, mais non recouverte d'une pellicule d'eau. Elle est peuplée par des touffes de Graminées et de joncs, entre lesquelles le sol est nu. Elle est plus ou moins large, selon l'inclinaison du terrain. Une communauté

formée par *Saldula saltatoria* et plusieurs espèces de Carabiques est caractéristique de cette zone, que nous avons appelée zone à Carabiques et à *Saldula* (en fait, *Peryphus rupestris* et *Saldula saltatoria* suffiraient à eux seuls à la caractériser).

En arrière commence la lande de dégradation, couverte essentiellement de *Calluna vulgaris* et *Vaccinium uliginosum*. Ces plantes forment des massifs irréguliers entre lesquels le sol est dégagé. Ces surfaces, généralement sèches, qui s'échauffent fortement au soleil, constituent le biotope d'élection de *Cicindela campestris*. Les larves y creusent leurs terriers, et les adultes y chassent.

Il est clair que le cloisonnement entre ces différents territoires n'est pas étanche. Ce sont des zones préférentielles pour les insectes cités ci-dessus.

En outre, il faut noter qu'elles se déplacent avec le niveau de l'eau, mais en respectant toujours la même disposition.

#### *Corrélation entre les différences de niveau dans les gouilles et la zonation*

En décomposant les variations de niveau de façon quelque peu arbitraire, on observe dans les gouilles du *Sphagnetum medii* ce que nous pourrions appeler une « zonation dans le temps », alors que dans les canaux, il y a une « zonation dans l'espace ».

Lorsque l'eau remplit les stations du haut marais, les conditions écologiques qui y règnent sont comparables à celles des zones de faible ou moyenne profondeur (fig. 46.1).

Lorsque l'eau est à son plus haut niveau, les *Corixidae* s'arrêtent dans les gouilles, ainsi que les grandes espèces d'*Agabus*. Nous avons aussi observé de brèves incursions d'individus isolés d'*Acilius sulcatus*.

Peu à peu, le niveau descend, tandis que des flocons de boue commencent à se grouper en surface. *Podura aquatica* peuple en grand nombre ces radeaux sur lesquels quelques *Dolichopodidae* commencent à se poser (fig. 46.2).

Lorsque la boue s'étend en une couche continue sous la surface (fig. 46.3), les *Dolichopodidae* deviennent extrêmement nombreux. La faune sus-aquatique régresse, les *Gerris* en particulier.

La boue s'épaissit à mesure que le niveau descend. Des brins de sphaignes restent accrochés aux tiges des *Carex* et des *Scheuchzeria*, et se dessèchent (fig. 46.4)

Les *Dolichopodidae* sont encore nombreux, mais on voit apparaître *Saldula saltatoria*, toujours en petit nombre. Les Carabiques descendent des replats dans les gouilles, si bien qu'on retrouve les caractéristiques de la zone à Carabiques et *Saldula*, les espèces du genre *Peryphus* et *Trepanes* étant remplacées par celles du genre *Agonum*.

Lorsque la croûte I est formée (éventuellement les croûtes II et III), on observe toujours *Agonum*, qui prospecte le fond, en compagnie de *Formica rufa*,

prédateur principal des espèces aquatiques lorsque le fond des gouilles est asséché (fig. 46.5).

C'est également à ce moment que *Cicindela campestris* pousse de brèves incursions dans les stations du centre, à partir des landes bordières.

Une certaine homologie s'impose donc entre les canaux et les gouilles, basée sur la succession des peuplements d'insectes. Mais, tandis que, dans les canaux, tous les stades sont simultanés, dans les gouilles, ils se succèdent dans le temps et correspondent aux différents stades d'assèchement des stations.

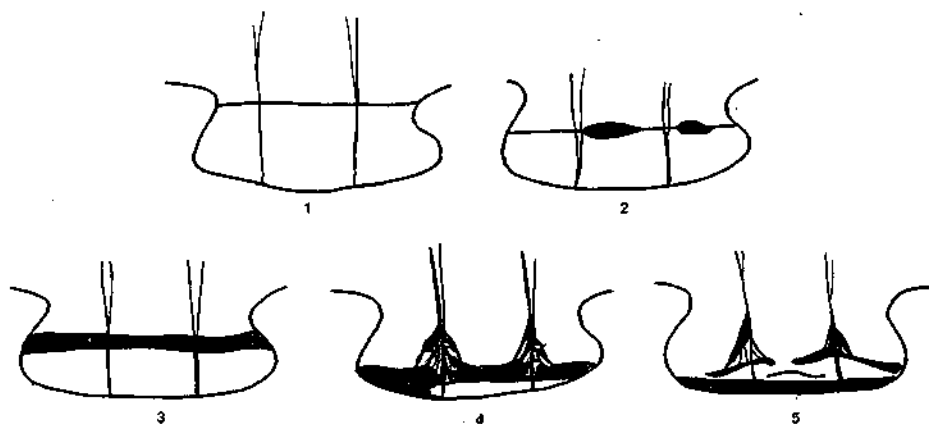


FIG. 46.

Succession des zones dans les gouilles.

en rapport avec la montée des boues et avec l'assèchement.

1. Zone de faible et moyenne profondeur; 2-3. Zone à *Dolichopodidae*; 4. Zone à Carabiques et à *Saldula*; 5. Passage des insectes des replats dans la gouille. (Surtout *Formica rufa*).

#### Gouilles du haut marais

Nous considérerons deux stations, d'aspects très différents, la Station 5 et la Station 14. La première représente le type même de la gouille centrale, occupée par *Carex*, *Scheuchzeria* et *Sphagnum cuspidatum*. La deuxième correspond au type de la gouille à *Trichophorum caespitosum*. Les différences dans leurs compositions floristiques sont grandes, ce qui se traduit par la position respective de chacune d'elles dans la classification des stations selon la méthode de Mountford (fig. 22 et 23).

Les gouilles du *Sphagnetum medii* appartiennent toutes, plus ou moins nettement, à l'un ou à l'autre de ces deux types.

#### Stations 5 (fig. 47)

Elle est située dans la région centrale de la tourbière. Si elle est bien exposée au soleil matinal, la station est par contre partiellement ombragée au cours de l'après-midi.

La lumière pénètre jusqu'au fond quand l'eau n'est pas encombrée par les boues.

La faible profondeur de la masse d'eau explique la température assez homogène qui règne dans la gouille quand l'eau est libre. C'est seulement en cas de réchauffements brusques que l'on peut mesurer jusqu'à 4° de différence entre la surface et le fond.

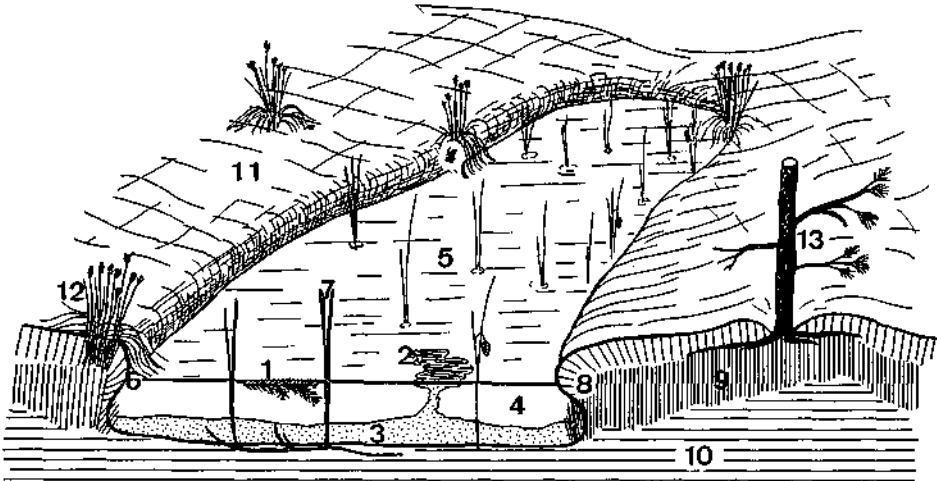


FIG. 47.

Vue en perspective et coupe transversale de la Station 5.

1. *Sphagnum cuspidatum*; 2. Boue flottante; 3. Boue du fond; 4. Eau libre; 5. Surface de l'eau; 6. Feuilles d'*Eriophorum vaginatum* formant abri; 7. *Scheuchzeria palustris*; 8. Bord de Sphaignes (couche vivante); 9. Sphaignes mortes; 10. Tourbe en formation; 11. Replat; 12. Touffe d'*Eriophorum vaginatum*; 13. Pin.

La profondeur joue naturellement un rôle, en ce sens que lorsque la couche d'eau est faible, elle est plus fortement échauffée, et d'une façon plus homogène, que si le niveau est à son maximum.

Lorsqu'il fait du soleil, on constate toutefois qu'une mince couche d'eau, de 1 cm environ, est plus chaude que le reste de la masse. Au cours de l'été, on peut y noter des pointes de températures de 34°. Par mauvais temps, la température y est beaucoup plus homogène.

Des mesures régulières faites dans la vase et dans la tourbe du fond des gouilles montrent que les variations de température y sont très atténuées (fig. 48).

Lorsque la gouille est à sec, la température peut s'élever fortement sur la croûte primaire (40° et plus), mais elle varie peu en profondeur, la tourbe humide formant une bonne isolation.

Lorsque la neige recouvre la tourbière, la température ne descend pas au-dessous de 0° dans les milieux où les insectes hibernent, c'est-à-dire dans les bords et dans le fond.

La montée des boues modifie le microclimat. Lorsqu'elles forment une couche continue et épaisse en surface, elles interceptent les rayons du soleil. Le fond de la station ne reçoit plus qu'une lumière tamisée et il ne s'échauffe plus

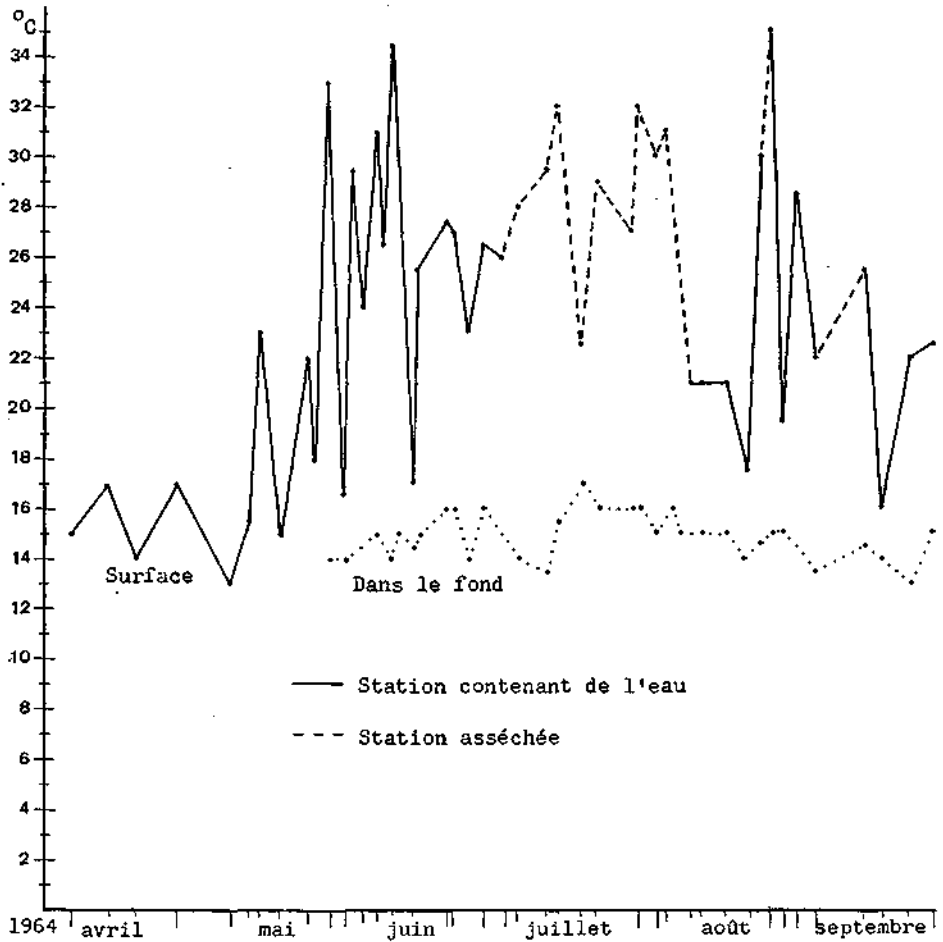


FIG. 48.  
Variations de température dans la Station 5.

que lentement au cours de la journée. Il se refroidit également plus lentement (fig. 49).

La répartition des températures influence la distribution de certains éléments de la faune, *Crenitis punctatostriata* et *Enochrus* en particulier.

Les petits prédateurs, *Hydroporus*, *Agabus*, sont plus actifs quand il fait chaud, mais ils sont nettement moins sensibles aux différences de températures que les Hydrophilides.

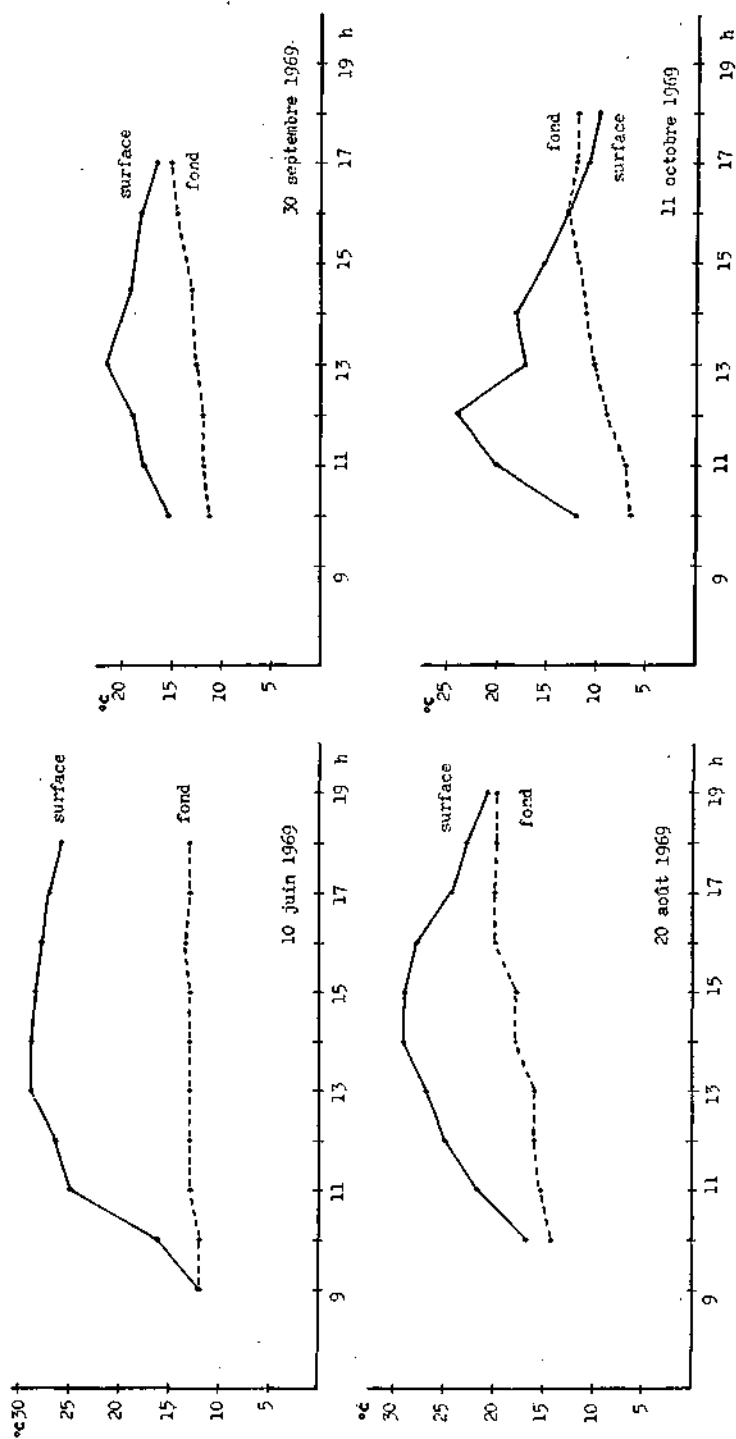


FIG. 49.  
Evolution de la température journalière dans la Station 5.

Ils sont liés à la boue où ils trouvent leur nourriture, mais ils n'y demeurent pas obligatoirement.

Les bords de la Station 5 abritent, outre la communauté d'espèces dont nous avons déjà parlé (*Podura aquatica*, *Hebrus ruficeps*, *Macrosteles sexnotatus*), deux Hydrophilides: *Helochaeres lividus* et *Anacaena limbata*, qui se nourrissent essentiellement aux dépens des radicelles des plantes qui poussent sur le bord de la station (*Calluna*, *Vaccinium*, *Carex*).

*Podura aquatica* et *Hebrus ruficeps* passent sur la surface de la gouille quand la boue est en surface. Ils s'y trouvent en même temps que les *Dolichopodidae* qui s'en nourrissent.

Les larves I et II de *Gerris* colonisent une zone proche des bords, et *Anacaena*, plus que *Helochaeres*, passe également dans la boue et sous la surface de l'eau, mais sans s'éloigner beaucoup des bords.

Nous avons déjà dit qu'à notre avis la délimitation du milieu aquatique sur le haut marais paraît quelque peu arbitraire.

Pour certaines espèces, pour les larves en particulier, il n'y a pas de délimitation tranchée entre le fond de la Station 5 et les replats à *Sphagnum recurvum* (fig. 21).

La texture assez lâche des tapis de sphaignes permet aux insectes de s'y déplacer sans difficultés. C'est le cas, en particulier, des larves de *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora artica*. Les pontes sont déposés à la surface de l'eau ou sur les bords de sphaignes humides. On trouve de jeunes larves dans les gouilles, mais, par la suite, la majorité d'entre elles disparaît dans les replats (nous en avons capturé dans des pièges à Carabiques) pour réapparaître dans les gouilles ou à leur voisinage immédiat au moment de l'éclosion. Certains individus peuvent d'ailleurs éclore au milieu des replats, à plusieurs mètres de toute eau libre.

Les larves de Tabanides et de Tipulides se comportent également de cette façon.

L'abondance de la faune sus-aquatique dépend de la surface de la mare, de l'étendue de l'eau libre et de la quantité de nourriture à disposition. Dès le mois de mai, tous les *Gerris* sont concentrés sur les gouilles du centre.

*Hydrophorus albiceps* et *H. nebulosus* occupent également les grandes gouilles. Leur abondance est inversement proportionnelle à celle des *Gerris*. Sur les petites stations, on trouve des populations assez dense de *Ephydriidae*.

En conditions normales, c'est-à-dire quand les gouilles contiennent de l'eau, il est possible de distinguer plusieurs communautés d'espèces liées à des biotopes différents (pp. 460 et 461).

#### Station 14

Elle est située dans la partie N.-O. du *Sphagnetum medii* (fig. 50).

Ses bords sont jalonnés par des touffes de *Trichophorum caespitosum*, qui s'établissent également dans les parties les moins profondes du bassin. Entre les

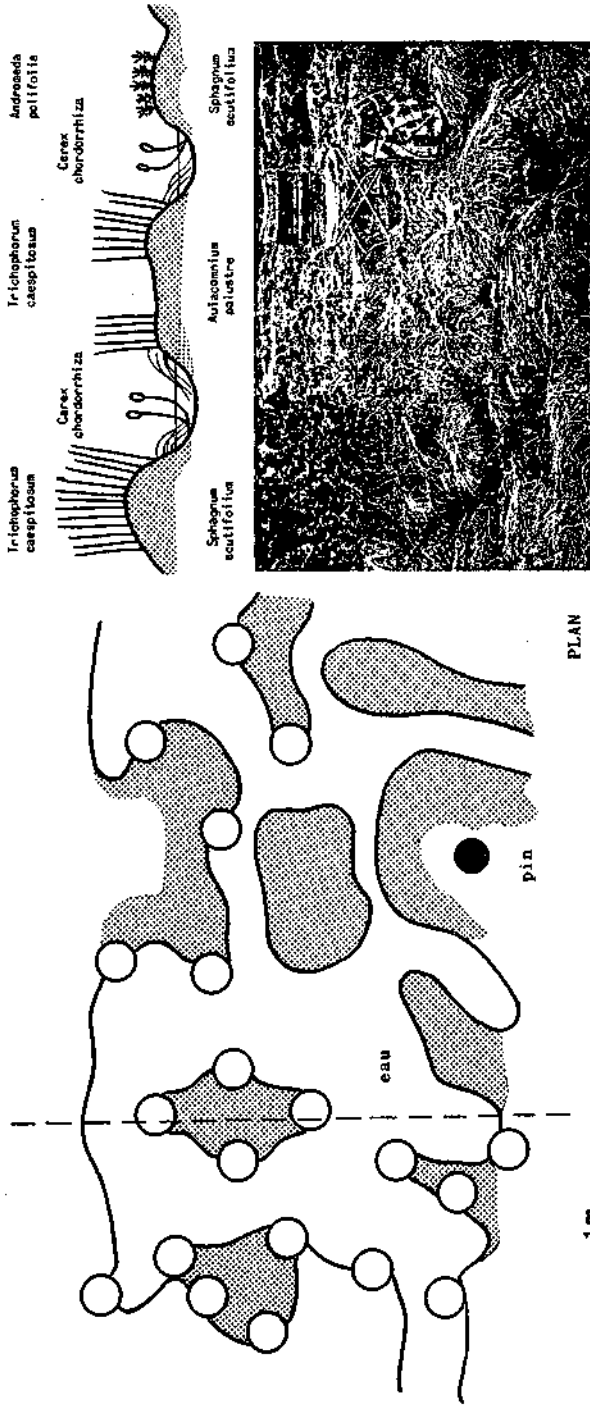


FIG. 50.  
Station 14.

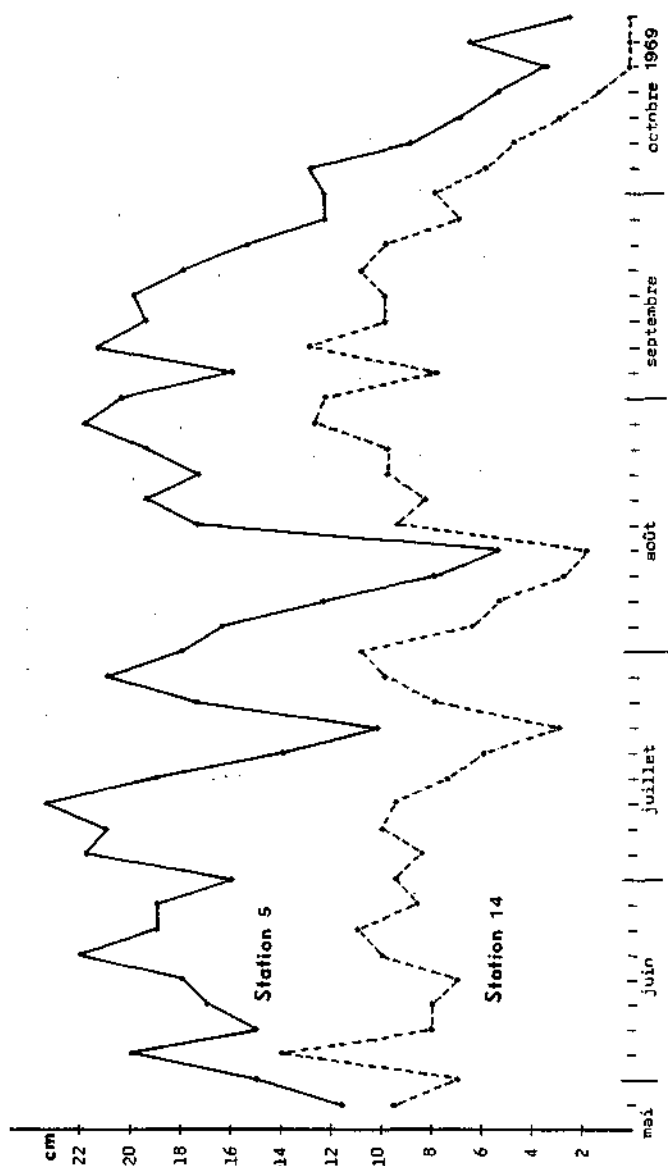


FIG. 51.

Variations de profondeur dans les Stations 5 et 14.

touffes, on trouve des buttes de *Sphagnum acutifolium* et d'*Aulacomnium palustre*, si bien que cette vaste station est en fait composée de plusieurs petits bassins peu profonds.

En outre, dès le mois de juin, *Sphagnum subsecundum* et *S. medium* se développent sur le fond et éliminent partiellement l'eau libre. Leur tapis est percé par les feuilles de *Menyanthes* et *Carex*, qui permettent l'éclosion des Odonates.

Les bords sont occupés par les feuilles mortes de *Trichophorum* tombées dans l'eau tout en restant attachées à la touffe par leur base (fig. 36). Pendant les périodes sèches, c'est sous cet abri et dans le fond que se regroupe la faune.

La profondeur moyenne est de 5 à 8 cm selon que l'année est humide ou sèche.

Pendant les années sèches, la Station 14 et les autres gouilles de la partie N.-O. du *Sphagnetum medii* sont à sec dès la mi-mai, et les pluies ne les remplissent que temporairement.

Au cours des années humides (1969), les variations de niveau sont très semblables à celles des stations centrales (fig. 51).

La température dans cette masse d'eau peu profonde est plus homogène que dans la Station 5, elle varie aussi plus rapidement.

La faune de la Station 14 est réduite par rapport à celle de la Station 5. Les insectes sus-aquatiques ne s'y trouvent qu'occasionnellement, et seulement en avril et au début de mai.

*Hydroporus notatus* et *H. obscurus* forment l'essentiel de la faune prédatrice.

*Crenitis punctatostriata* est peu abondant.

Par contre, la communauté d'espèces des bords de sphaignes est très bien représentée. *Anacaena limbata* et *Helochaeres lividus* forment ici des populations plus nombreuses que dans les stations centrales.

*Aeschna juncea* pond dans cette partie de la tourbière. En 1969, nous avons observé 11 éclosions de cette espèce dans la Station 14.

Ces gouilles peu profondes sont également favorables au développement des larves de Tipulidés. Les adultes forment des populations importantes dans la strate herbacée au-dessus de l'eau, et les larves peuvent être très nombreuses dans les sphaignes des bords et du centre, ainsi que dans le fond quand les sphaignes se dessèchent.

## INFLUENCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LA BIOLOGIE DES ESPÈCES

### *Biologie des espèces*

Les cycles de développement des insectes de la tourbière peuvent être répartis en quatre catégories principales:

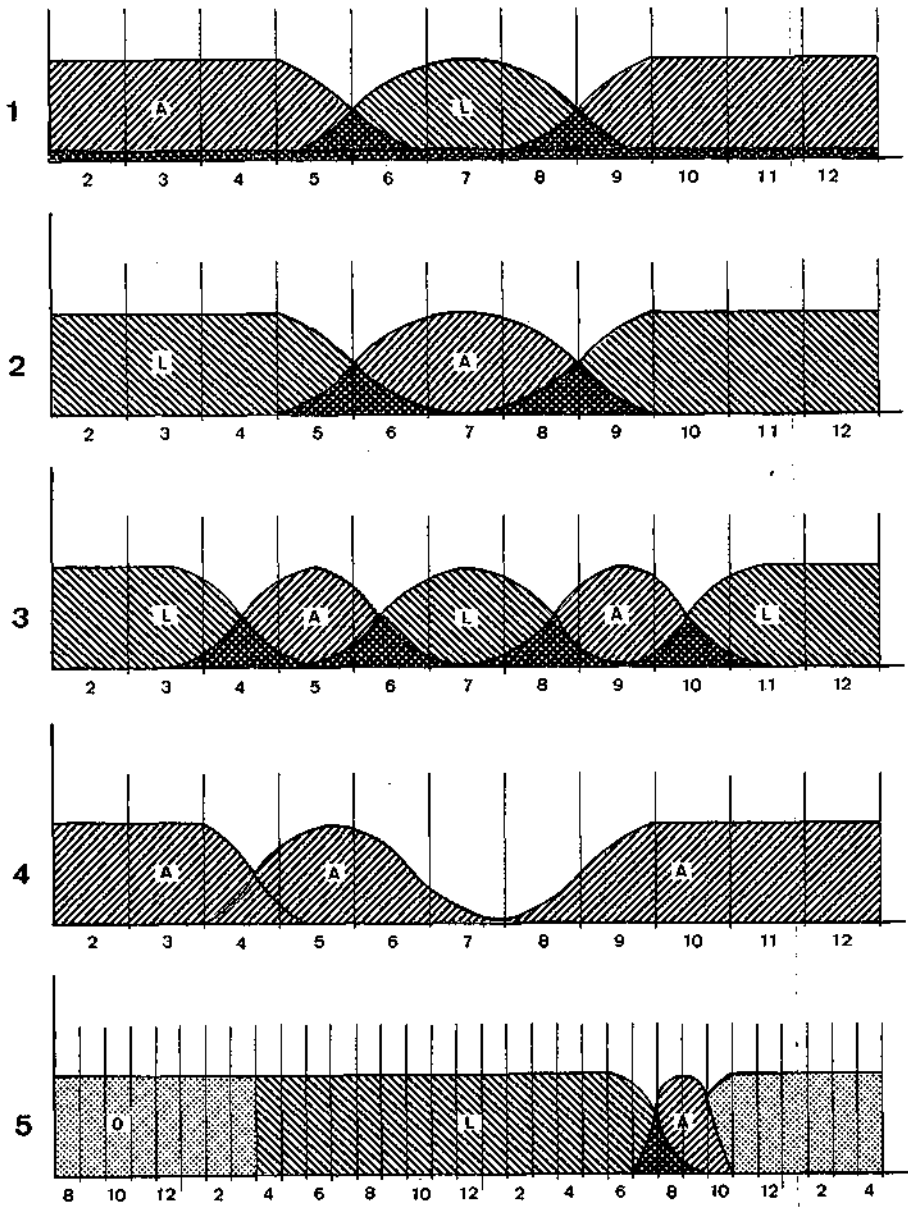


FIG. 52.  
Cycles de développement des insectes.  
O = œufs; L = larves; A = adultes.

1. Une génération par année. Les adultes hibernent (fig. 52.1).
2. Une génération par année. Les œufs ou les larves hibernent (fig. 52.2).
3. Deux générations par année (fig. 52.3-4).
4. Une génération bisannuelle (fig. 52.5).

### 1<sup>re</sup> catégorie

Ce cycle de développement s'observe chez les Coléoptères (sauf les Hydrophilides), chez les Hétéroptères et chez *Hydrophorus* (Diptères).

Les adultes passent l'hiver, soit dans le fond ou dans les bords des stations, soit dans les replats avoisinants. Les Dytiscides peuvent sortir de l'eau pour se réfugier sous des mottes de tourbe ou sous des souches.

Les Géocorises ne s'immergent jamais pour hiverner. *Velia currens*, par exemple, s'introduit dans les crevasses du mur de tourbe, à 10-20 cm au-dessus du niveau de l'eau. Les *Gerris* procèdent de la même façon, mais ils peuvent aussi s'enfouir dans la mousse du *Sphagno-Mugetum*, loin de l'eau. Seuls, les adultes hibernent. Les larves, que l'on peut encore observer en automne, périssent lors des premiers grands froids.

Les premiers couples de *Gerris* se forment au début de mai et la période de reproduction se prolonge jusqu'à fin juin. Les adultes disparaissent dès le mois de juillet. Les populations de larves apparaissent dès le mois de juin. Les adultes qui en sont issus s'observent dès la seconde quinzaine d'août.

Il y a relativement peu de recouvrement entre la population hivernante et la nouvelle génération.

La plupart des auteurs (POISSON, 1924; von MITIS, 1937; SOUTHWOOD et LESTON, 1959) ont observé deux générations par année chez *G. gibbifer*, *G. lacustris*, *G. odontogaster*, et une seulement chez *G. lateralis*.

En laboratoire, nous avons également obtenu deux générations pour *G. gibbifer* et *G. lacustris*, par une température constante de 20°. Mais, dans la tourbière, les conditions climatiques sont très différentes. Les basses températures nocturnes et les périodes de mauvais temps, au cours desquelles les insectes cessent pratiquement de se nourrir, ralentissent le rythme de développement des larves et ne permettent qu'une génération annuelle.

En principe, les adultes ne se reproduisent pas avant l'hiver, mais il y a probablement des exceptions, car on peut trouver de jeunes larves jusqu'en octobre.

Les *Gerris* sont très sensibles à l'apparition des premiers froids, leurs populations se raréfient sur les stations dès le début d'octobre.

Par contre, quelques individus de *Notonecta*, *Hesperocorixa*, *Dytiscus* et *Acilius* restent actifs sous la glace et nous les avons observés jusqu'à mi-décembre. Ils viennent respirer dans les petites surfaces d'eau libre de glace, près des bords.

Quelques Coléoptères n'obéissent pas exactement à ce cycle; *Agabus bipustulatus* et *Haliphys ruficollis*, par exemple, peuvent hiverner à l'état adulte ou au

dernier stade larvaire. Dans ce cas, la nymphose a lieu au début de mai. Les imagos éclosent peu après et viennent renforcer les effectifs de la population hivernante (fig. 52.1 et p. 501).

### 2<sup>e</sup> catégorie

Le second cycle est le plus fréquent parmi les insectes de la tourbière. On l'observe chez les Plécoptères, chez la plupart des Hydrophilides, chez les Trichoptères, chez les Diptères (à l'exception du genre *Hydrophorus*), chez les Homoptères et chez une partie des Odonates (*Zygoptères*, *Sympetrum*).

Les adultes apparaissent de juin à septembre, selon les espèces. Ils se reproduisent à la fin de l'été et meurent au début de l'automne. Chez les Trichoptères, les Hydrophilides, certains Tipulides et quelques Zygoptères, les œufs éclosent immédiatement et les larves passent l'hiver à leur 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> stades. La nymphose a lieu au printemps suivant et l'éclosion des adultes survient moins d'une semaine après (fig. 52.2 et p. 501).

Chez les Homoptères et chez certains Tipulides, l'apparition des adultes est plus tardive. Les œufs éclosent au printemps suivant et le développement larvaire se poursuit au cours de l'année (p. 501).

Les adultes de *Aedes communis* apparaissent en mai ou juin, selon les années. La ponte est effectuée dans les petits canaux temporaires et les œufs n'éclosent qu'au printemps suivant. Le développement des larves est extrêmement rapide (p. 501).

### 3<sup>e</sup> catégorie

Parmi les insectes de la tourbière, les Chironomides et *Podura aquatica* ont plus d'une génération annuelle (p. 501).

Chez les Chironomides, les larves passent l'hiver, et les adultes éclosent peu après que la neige a libéré les stations. Ils se reproduisent et meurent presque aussitôt. L'éclosion des œufs est rapide. Les larves de la deuxième génération se développent plus ou moins rapidement selon les conditions climatiques mais, à fin août ou au début de septembre, les adultes apparaissent en grand nombre. Ils pondent, les œufs éclosent, et les larves hivernent (fig. 52.3).

*Podura aquatica* est la première espèce à apparaître sur les stations au printemps et la dernière à disparaître. Elle reste active sous la neige. Les œufs sont probablement pondus dans les sphaignes. Les très jeunes larves n'apparaissent guère sur l'eau des gouilles. Dès le mois de mai, il y a des populations mélangées d'adultes et de larves âgées. Mais, en juillet, l'espèce est pratiquement absente, pour réapparaître en août. En hiver, on ne trouve que des adultes (fig. 52.4).

Il y a donc une génération printanière qui disparaît en été, et une génération automnale dont les adultes hivernent.



4<sup>e</sup> catégorie

Le cycle de développement de la plupart des Anisoptères s'étend sur deux ans (fig. 52.5), *Sympetrum danae* et *S. vulgatum* faisant exception.

Selon les espèces, les échantillonnages nous fournissent des larves qui ont toutes à peu près les mêmes dimensions au même moment ou qui, au contraire, se classent dans deux groupes bien distincts selon leurs tailles. Dans le premier cas, les espèces sont annuelles. Les espèces, dont on trouve à la fois de grandes et de petites larves dans la même station, sont bisannuelles.

Chez les Odonates, les espèces printanières pondent en général des œufs qui éclosent immédiatement. Chez les espèces tardives, qui se reproduisent en août et en septembre, les œufs éclosent au printemps suivant (p. 501).

Les éclosions des espèces annuelles sont beaucoup plus groupées dans le temps que celles des espèces bisannuelles (fig. 53).

	Éclosion des œufs	Durée du développement larvaire
<i>Pyrhosoma nymphula</i>	Immédiate	1 an
<i>Coenagrion hastulatum</i>	Immédiate	1 an
<i>Coenagrion puella</i>	Immédiate	1 an
<i>Lestes sponsa</i>	Retardée	1 an
<i>Aeschna cyanea</i>	Retardée	2 ans
<i>Aeschna juncea</i>	Retardée	2 ans
<i>Cordulia aenea</i>	Immédiate	2 ans
<i>Somatochlora arctica</i>	Immédiate ou retardée	2 ans
<i>Libellula quadrimaculata</i>	Immédiate	2 ans
<i>Sympetrum danae</i>	Retardée	1 an
<i>Leucorrhinia dubia</i>	Immédiate	2 ans

Chez les Aranéides, *Dolomedes fimbriatus* a également un développement bisannuel.

*Influence des facteurs écologiques sur la reproduction des insectes  
et la survie des larves*

## Neige

La présence d'une forte couche de neige est un facteur favorable à la survie de la faune hibernante. Elle protège le sol du refroidissement. Nous avons dit que la température sous la neige se maintient aux alentours de 0°. Mais, lorsque de grands froids surviennent avant la couverture neigeuse, le sol gèle en profondeur. L'ensemble de la faune entomologique est alors fortement affecté.

La fonte tardive de la neige n'est pas un facteur de mortalité pour les insectes. Végétation et faune comblent assez rapidement leur retard par rapport aux années

normales: Il en résulte simplement un certain télescopage dans l'ordre de réapparition des espèces.

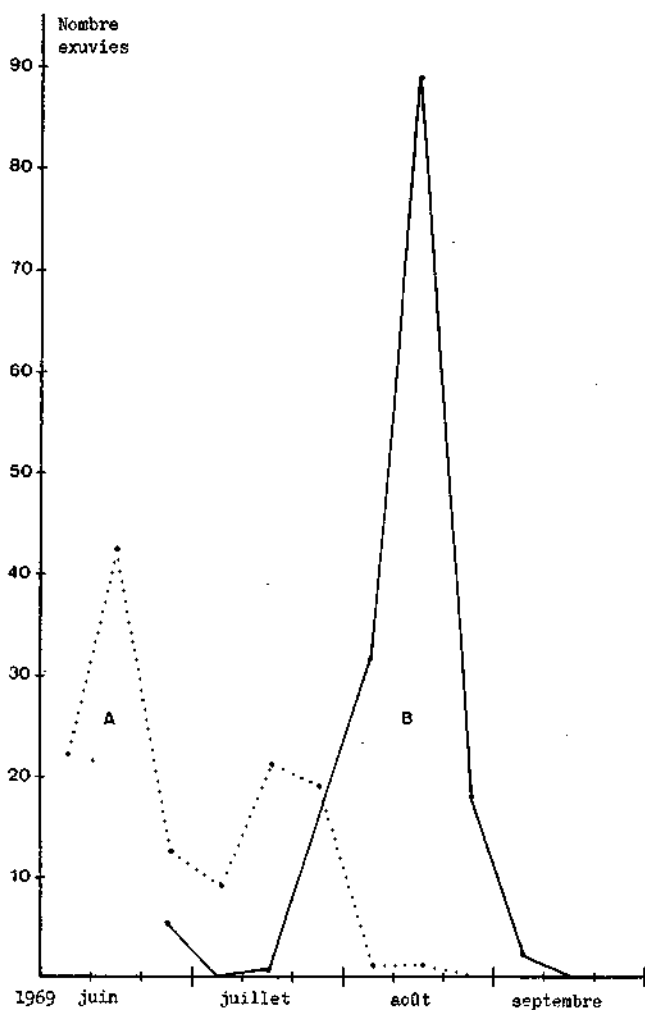


FIG. 53.

Eclosions de deux espèces d'Odonates en 1969.

A. *Somatochlora arctica* (espèce bisannuelle).

B. *Sympetrum danae* (espèce annuelle).

### Température

Une température élevée contribue à accélérer l'assèchement des gouilles. Elle exerce aussi une action primordiale sur la rapidité du développement des œufs et des larves, sur le comportement des adultes pendant la période de reproduction et probablement sur leur fécondité.

Par exemple, chez *Gerris gibbifer*, le développement larvaire dure trente-cinq jours sur la Station S. 1, à une température moyenne de 15°. En laboratoire, le développement de la même espèce dure vingt-six jours, à une température moyenne de 20°.

La durée du développement de l'œuf varie dans les mêmes proportions.

Les adultes de *Aedes communis* éclosent normalement en mai. Mais, dans les crevasses d'affaissement, profondes et froides, les imagos n'apparaissent qu'en août.

Lorsque la température est élevée, les insectes sont très actifs dans l'eau et à la surface des stations.

Quand le soleil chauffe la couche superficielle de l'eau, on voit les Hydrophilides s'y rassembler en grand nombre, tandis qu'ils sont répartis dans l'ensemble des bassins lorsque la température est uniforme. Ce comportement a des répercussions importantes sur la reproduction de *Enochrus quadripunctatus*. La densité de peuplement de cet insecte n'est pas très forte, mais, lorsque l'ensemble de la population est groupée en surface, le rapprochement des sexes est facilité. En outre, les femelles pondent leurs œufs dans des cocons qu'elles fixent aux sphagnes flottantes. Cette activité ne se produit que si l'eau est plus chaude en surface.

L'activité de *Formica rufa* atteint son maximum entre 25° et 30°. Mais, si la température à la surface du dôme dépasse 45° à 50°, comme c'est souvent le cas en juillet et en août (maximum enregistré 66°), l'activité des fourmis est axée sur l'aération du dôme. Elles ferment les ouvertures dans la zone ainsi chauffée et ouvrent de vastes cheminées d'aération dans les taches d'ombre portées sur le dôme par les rameaux des pins. Elles déplacent ces ouvertures pour suivre les ombres. L'activité prédatrice de la fourmière s'en trouve considérablement réduite, ce qui représente un facteur favorable à la survie de la faune aquatique, si les gouilles sont à sec à ce moment-là.

Par temps froid, l'activité des insectes est ralentie. Seuls, les Héteroptères et les Dytiscides gardent une certaine activité et continuent à s'accoupler. Par contre, les migrations d'une mare à l'autre cessent. Lorsque les mois de mai et de juin sont froids et pluvieux, il en résulte un étalement des pontes qui, chez les Héteroptères de surface, peut conduire à une diminution de la population adulte (p. 517).

Les basses températures nocturnes ne favorisent pas le déplacement des insectes. Nous pensons particulièrement aux *Corixidae*, dont les entomologistes français et britanniques ont observé les migrations (POISSON, R., RICHARD, G et RICHARD, G, 1957).

### *Insolation*

Bien que la température et l'insolation soient deux facteurs écologiques étroitement liés, cette dernière peut tout de même exercer sa propre action sur le comportement de certains insectes.

L'envol des insectes aquatiques et sus-aquatiques, tels les Coléoptères et les *Gerris*, dépend de l'insolation. Si son intensité est suffisante, ces derniers s'envolent avec facilité, de même que *Saldula saltatoria*. Les Dytiscides et les Hydrocorises se hissent hors de l'eau en s'agrippant aux tiges des *Carex*. Lorsque la température est suffisante dans la strate herbacée (en principe supérieure à 20°), l'envol se déclenche. Sinon, les insectes restent accrochés aux herbes et finissent par regagner l'eau.

Chez les Hydrophilides (*Crenitis*, *Enochrus*), l'envol dépend de trois éléments :

- de la température superficielle élevée de l'eau qui les rassemble en surface;
- de l'intensité solaire qui les incite à sortir de l'eau en montant sur la végétation;
- d'une température assez élevée dans la strate herbacée pour que le réflexe d'envol ne soit pas inhibé.

Les jeunes *Dolomedes fimbriatus* dépendent, elles aussi, très étroitement de l'intensité de l'insolation pour quitter leur toile communautaire par la voie des airs. Les courants ascendants ne les entraînent que lorsque l'air au contact du sol est fortement échauffé.

En outre, une forte insolation est le facteur qui détermine l'occupation de la zone à *Dolichopodidae* par ces Diptères, et conditionne leurs danses nuptiales.

Les éclosions d'Odonates sont nombreuses les jours ensoleillés, elles sont nettement moins fréquentes par temps chaud et couvert, et elles deviennent rares lorsqu'il pleut ou qu'il fait froid.

*Agonum sexpunctatum* manifeste une grande activité à la surface des tapis de sphaignes ou sur le fond des gouilles asséchées lorsque l'insolation est forte. Quand le temps est couvert ou frais, il descend à l'intérieur des replats et on ne l'aperçoit plus guère en surface.

Enfin, il faut signaler que les vols nuptiaux de *Myrmica ruginodis* se produisent en masse à fin août et au début de septembre par les jours très ensoleillés. Lorsque le temps est chaud, mais couvert, les fourmis restent aux alentours de la fourmière, montent sur la végétation, mais ne s'envolent que très peu.

### Vents <sup>1</sup>

Il est possible de définir, au-dessus de la tourbière, une strate aérienne qui s'étend en gros du sol à la hauteur de la cime des pins et qui contient la très grande majorité de la faune aérienne.

Toutefois, son occupation par les insectes n'est pas uniforme. Les pins, les strates herbacée et arbustive, ainsi que l'espace aérien au-dessus des gouilles et des canaux constituent la zone de chasse pour les grands prédateurs aériens,

<sup>1</sup> Nous désignons indifféremment le vent du SO et la bise du NE sous ce terme.

tandis que les grands espaces libres entre les pins du *Sphagnetum medii* représentent la zone où se font les déplacements (fig. 54).

Selon leur répartition et leur comportement à l'intérieur de ces zones, il est possible de classer les insectes aériens en deux catégories:

a) Les grands prédateurs aériens, bons voiliers, comme *Aeschna*, *Cordulia*, *Somatochlora*, *Libellula*, qui chassent dans les pins et la strate herbacée, ou juste au-dessus, et qui empruntent la zone de déplacement pour surveiller leur territoire, que ce soit au vol ou du haut d'un observatoire (*Libellula*).

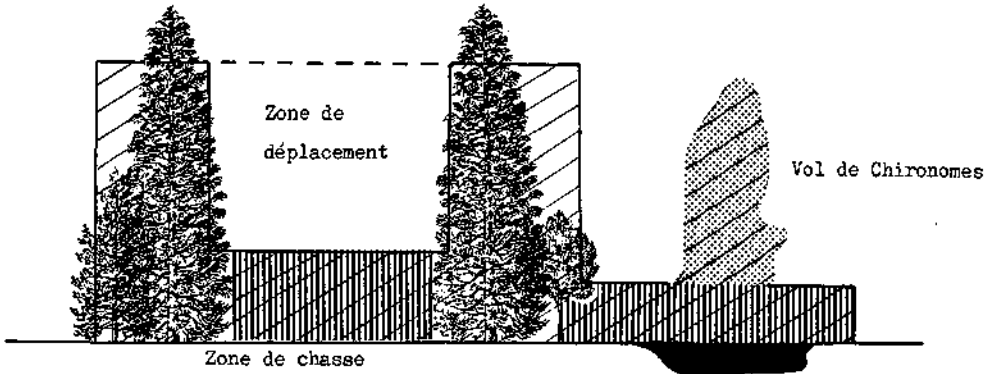


FIG. 54.

Subdivisions de la strate aérienne occupée par les insectes ailés.

b) Les insectes plus petits, qui volent moins bien et moins haut, et qui restent liés à la strate arbustive ou aux pins. On y trouve des Zygoptères, des Mégaloptères, des Trichoptères, un certain nombre de Diptères (Chironomides, Bibionides, Empidides, Tabanides, Scatophagides, Dolichopodides, Syrphides, Sepsides, Muscides, Tipulides), des Coléoptères (Cantharides, Chrysomélides, Héloïdides), des Cicadelles et des Microlépidoptères. Chez les Cicadelles, on y trouve les larves âgées et les adultes, dans les autres groupes, les adultes seulement.

L'activité des insectes aériens, comme celle des aquatiques, dépend avant tout de la température et de l'insolation.

Lorsque ces deux facteurs sont favorables, l'ensemble de la strate aérienne, telle que nous l'avons définie ci-dessus, est fort animée. Les insectes se déplacent beaucoup. Des vols de Chironomes forment des colonnes au-dessus des gouilles, surtout le matin et le soir, et les grands Odonates parcourent sans cesse leurs territoires de chasse.

Un vent faible (au-dessous de 1 m/s) n'a guère d'influence sur le comportement des insectes.

Un vent moyen ou fort (entre 1 et 2 m/s ou plus) fait le vide dans la zone de déplacements. Les grands Odonates se posent dans les pins, les colonnes de Chi-

ronomes s'abattent dans la strate herbacée, ainsi que les Diptères qui volent au-dessus de cette dernière.

Mais l'activité des petites espèces ailées continue dans la zone dite de chasse, tandis que les grandes espèces, moins mobiles, sont vouées à l'immobilité (fig. 55).

Par ce fait, le vent est un facteur très important en ce qui concerne la reproduction des grands Anisoptères. Lorsque ces espèces doivent se réfugier dans les pins, elles ne peuvent s'y nourrir, ni s'y reproduire.

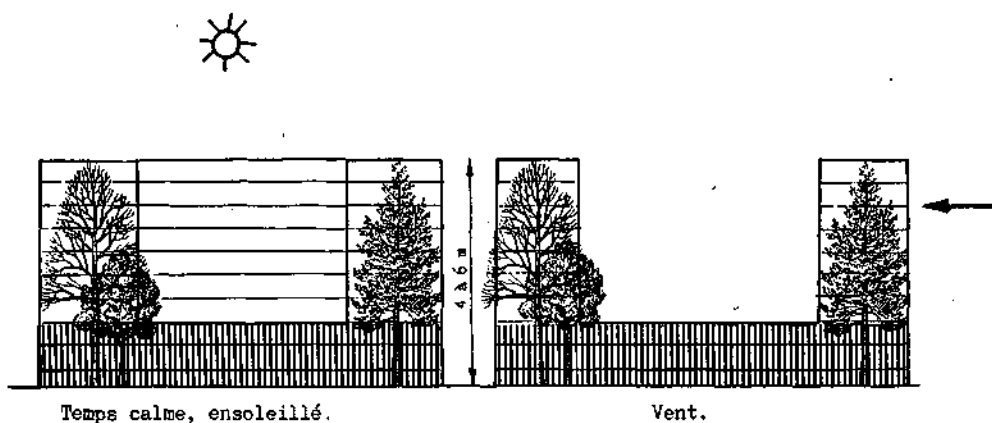


FIG. 55.

Influence du vent sur l'occupation de la strate aérienne par les insectes ailés.

Nous avons constaté que les années où des périodes de mauvais temps sont séparées par des périodes de beau temps très venteuses, la reproduction des *Aeschnes* est particulièrement mauvaise.

Les Zygoptères, par contre, qui sont d'assez mauvais voiliers, ne sortent pratiquement pas de la strate herbacée, sur le fossé Pochon par exemple.

Celle-ci demeure une zone de calme par vent moyen, aussi les Zygoptères peuvent-ils poursuivre leurs activités. Leur alimentation et leur reproduction ne s'en trouvent pas affectées.

Les bourrasques qui se produisent pendant les orages n'ont pas un effet limité aux landes ou aux zones de passage seulement. Elles affectent également la zone de chasse, si bien que de nombreux insectes se noient, précipités dans l'eau par le vent, ce qui constitue d'ailleurs un apport de nourriture pour la faune sus-aquatique.

En outre, les bourrasques produisent des vagues sur les stations. L'action violente du vent, accompagnée de chutes de pluie qui font monter assez brusquement le niveau des gouilles, projette sur le bord les brins de *Sphagnum cuspidatum* chargés de cocons de *Enochrus*. Quand l'eau se retire, les pontes restent sur le bord. Elles se dessèchent ou deviennent la proie des Carabiques ou des Fourmis.

Les fortes pluies orageuses accompagnées de coups de vent provoquent souvent la perte des Odonates dont l'éclosion est en cours, soit en décrochant les insectes à demi-sortis des exuvies, soit en ralentissant la sortie de l'imago, dont les ailes vont se durcir avant qu'elles ne soient déployées. Chez *Somatochlora arctica*, il faut compter chaque année de 5 à 10% de pertes à cause des coups de vent et des orages.

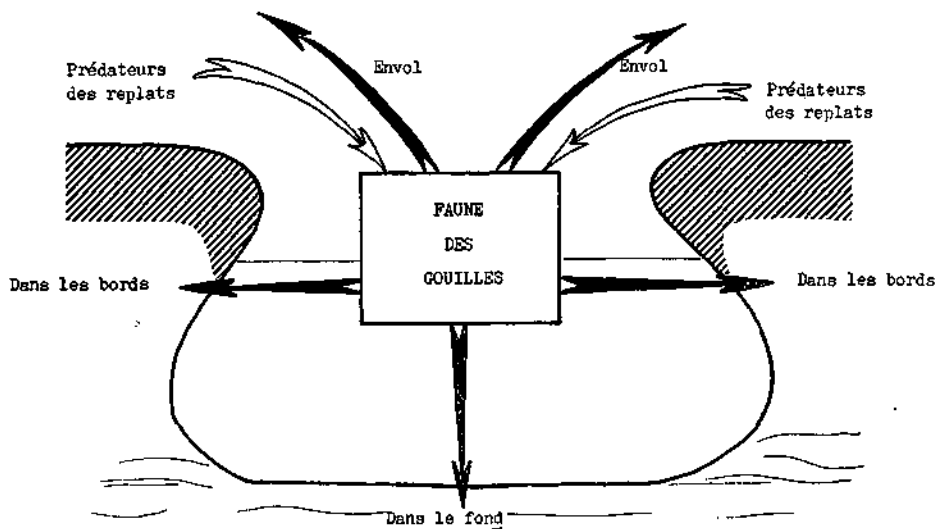


FIG. 56.

Mouvements de la faune des gouilles et des replats en cas d'assèchement.

#### *Assèchement des stations et inondation*

L'absence d'eau à l'époque de la reproduction des espèces aquatiques rend les accouplements aléatoires, sinon impossibles.

Par exemple, si les gouilles du haut marais se trouvent à sec au moment de la reproduction des Hydrophilides de pleine eau, les adultes vont émigrer dans les canaux, où ils se trouveront dispersés, d'où difficulté de rapprochement entre les sexes. En outre, la prédation est plus intense dans les canaux.

Une partie des adultes sédentaires va s'enfouir dans le fond, ce qui rend l'accouplement impossible, et le reste est victime des prédateurs (*Formica rufa*) (fig. 56).

Pour *Crenitis punctatostriata*, qui apparaît de façon massive au début de juin, et dont l'époque de reproduction est courte, la présence d'eau dans les stations à ce moment est capitale.

Les différents modes de ponte des insectes que nous étudions peuvent être classifiés comme suit:

I. Les pontes fixées, qui ne suivent pas les variations de niveau:

- a) œufs collés sur un support aérien, donnant naissance à des larves aquatiques (*Sialis*, *Chrysozona*);
- b) œufs fixés sur un support à fleur d'eau, donnant naissance à des larves sus-aquatiques (*Gerris*, *Velia*);
- c) œufs introduits dans un support plus ou moins immergé, à l'aide d'une tarière, et donnant naissance à des larves aquatiques (*Dytiscides*, *Zygoptères*, *Aeschna juncea*);
- d) œufs fixés à un substrat immergé, donnant naissance à des larves aquatiques (*Neuronia*).

II. Les pontes qui suivent les variations de niveau:

Les œufs sont rassemblés dans des cocons flottants, et donnent naissance à des larves aquatiques (la plupart des *Hydrophilides*).

III. Les pontes rassemblées dans un cocon porté par la mère:

- a) les œufs donnent naissance à des larves aquatiques (*Helochaeres*);
- b) les œufs donnent naissance à de jeunes araignées non aquatiques (*Dolomedes*, *Pirata*).

IV. Les pontes effectuées au hasard, à la surface de l'eau ou sur la boue humide:

Les œufs descendent sur le fond ou restent dans la couche superficielle de la boue. Ils donnent naissance à des larves aquatiques (*Somatochlora*, *Libellula*, *Sympetrum*, *Leucorrhinia*, *Tipula*, *Aedes*).

L'assèchement des stations et la formation de la croûte primaire a de fortes chances d'anéantir les pontes des catégories I.b, d, II et IV.

Les pontes de *Enochrus*, par exemple, sont fixées aux brins de sphaignes flottants. Si la station se dessèche, et si les sphaignes sont incorporées à la croûte I, les pontes sont perdues.

Si les éclosions surviennent peu avant l'assèchement, les larvules prises dans une boue épaisse, ont peu de chances de survie.

Les œufs de la catégorie I.b sont également à la merci d'une hausse de niveau. Dans les stations du haut marais, les *Gerris* collent leurs œufs sur les sphaignes des bords, à la hauteur de l'eau. Si la ponte a lieu lorsque le niveau est bas, les œufs seront submergés à la première pluie, tandis que, si l'éclosion se produit sous l'eau, la jeune larve se noie.

Il y a chaque année des pertes considérables lors de l'éclosion des pontes de *Gerris*, à cause des variations de niveau.

Les larvules de *Sialis* (catégorie I.a) se laissent tomber dans l'eau à l'éclosion. Si cette dernière se produit pendant une période de sec prolongé, elles périssent.

Les larves de *Tipulidae* (catégorie IV) vivent en grand nombre dans les replats à sphaignes, mais on les trouve aussi, en peuplement denses, dans les parties peu profondes des Stations 6.b et 7.

Leur survie dépend d'une humidité suffisante du fond et de la possibilité de respirer par l'intermédiaire de leurs siphons. Lorsque la station se dessèche, elles s'enfoncent dans le fond pour suivre la zone humide, tout en restant en contact avec l'air extérieur.

Lorsque la station est pleine d'eau, les larves ne peuvent plus étendre suffisamment leur corps pour entrer en contact avec l'air sans quitter le fond. Soit elles se noient, soit elles flottent sous la surface, et sont victimes des prédateurs, ou elles meurent au moment de la nymphose.

*Aedes communis* nous fournit un exemple particulièrement net de l'importance de ces facteurs.

Les adultes naissent dans la seconde quinzaine de mai ou au début de juin. La ponte a lieu peu après dans les petits canaux temporaires, qui s'assèchent rapidement au printemps mais dont le fond reste humide. Les œufs n'éclosent qu'au début du mois d'avril de l'année suivante. Le développement des larves, qui dure de vingt à vingt-cinq jours, est une course de vitesse contre l'assèchement. Si aucune pluie ne survient après que la fonte des neiges a rempli les canaux temporaires, ceux-ci s'assècheront et les larves mourront.

Quand la boue est en surface dans les stations du haut marais, *Aedes* y pond abondamment, et les larves seront nombreuses dans les gouilles, l'année suivante. Mais, dans ce cas, la boue joue un rôle important. Si elle monte en surface en même temps que les larves se développent, celles-ci s'y engluent et meurent.

L'assèchement peut encore jouer un rôle indirect en accentuant la prédation des larves par les adultes. Au fur et à mesure que l'eau disparaît dans les gouilles et que la boue se solidifie, les insectes aquatiques se concentrent dans les flaques qui subsistent dans les creux du fond. La présence, dans un espace restreint, de larves carnassières de différentes tailles et d'adultes provoque une forte augmentation de la prédation.

Les pontes des catégories I.c et III sont moins affectées que les autres par les variations du niveau de l'eau.

#### *Densité de la population*

La densité de population la plus favorable à la reproduction des insectes varie fortement d'une espèce à l'autre.

Parmi les aquatiques, la densité la plus forte s'observe chez *Crenitis punctatos-triata*, particulièrement dans les petites cuvettes tourbeuses qui résultent de la chute des arbres et dont S. 1 est un exemple. Sur cette station, d'une surface de 0,8 m<sup>2</sup>, on observe au début de juin de 600 à 800 insectes.

La plus faible densité s'observe chez *Dytiscus marginalis*. La mare Pochon, d'une surface de 60 m<sup>2</sup>, peut abriter au maximum deux couples à la fois. De toutes façons, la densité des larves reste faible.

Chez *Aeschna juncea*, la présence d'un trop grand nombre d'individus sur un territoire perturbe à la fois les accouplements et les pontes, le couple pouvant être projeté dans l'eau par les mâles rivaux. La femelle, qui se signale à l'attention par le bruissement de ses ailes contre les plantes dans lesquelles elle pond, est sans cesse perturbée par des mâles qui l'obligent à interrompre sa ponte.

Au moment de la reproduction, le bas du fossé Pochon, qui comprend le Canal 6 et ses alentours, est occupé par 3 mâles au maximum.

En règle générale, la surpopulation a pour conséquences une augmentation de la migration (déplacements locaux) et une intensification de la prédation.

#### LE RÔLE DE LA PRÉDATION DANS LA RÉGULATION DES POPULATIONS

Les communautés que nous avons étudiées se sont montrées remarquablement stables au cours des six dernières années.

Nous avons décrit l'impact des facteurs climatiques sur la vie des insectes et nous avons souligné leur importance. Mais la régulation des populations et le maintien de ce que l'on pourrait appeler un taux normal d'occupation des milieux dépendent également de la prédation (le parasitisme ne joue qu'un rôle secondaire).

Nous devons préciser que, suivant la définition de KÜHNELT (1969), nous utilisons le terme de prédateur pour caractériser les insectes qui capturent, tuent et mangent des animaux vivants. Certains auteurs placent dans cette catégorie carnivores et herbivores (CLARKE, 1954; DAJOZ, 1969), c'est-à-dire les organismes libres qui recherchent une nourriture vivante, animale ou végétale.

Dans le terme de prédation, nous incluons le cannibalisme, qui représente surtout la prédation des jeunes larves par les larves âgées et par les adultes de la même espèce.

La faune sus-aquatique est occasionnellement nécrophage. *Gerris* et *Velia* se nourrissent des cadavres frais d'insectes ailés qui se sont noyés dans les stations.

Les prédateurs que nous avons observés au Cachot peuvent appartenir à la fois à des niveaux trophiques différents (consommateurs II et III).

Ainsi, dans une gouille, *Agabus congener* se nourrit aussi bien aux dépens des larves de Chironomides, elles-mêmes consommateurs I, qu'aux dépens des jeunes larves d'Odonates ou d'Hydrophilides, qui sont des consommateurs II.

Dans les canaux, *Dytiscus marginalis* est consommateur II lorsqu'il mange un têtard et consommateur III lorsqu'il dévore une larve d'Aeschne.

Par souci de clarté, nous avons présenté en quatre tableaux les relations entre les prédateurs et leurs proies (pp. 513 à 516).

Nous avons séparé les espèces des canaux de celles des gouilles, ainsi que les insectes sus-aquatiques des insectes aquatiques.

Quelques espèces apparaissent dans plusieurs tableaux. C'est le cas de *Dolomedes fimbriatus*. Cette araignée est répandue sur l'ensemble de la tourbière. Les adultes chassent à la surface de l'eau, tandis que les jeunes sont localisés dans la strate herbacée au-dessus des stations. Mais les adultes descendent également très fréquemment sous l'eau et capturent des proies aquatiques peu mobiles, comme les têtards, les larves de Tipules ou de Tabanides.

Il peut paraître curieux de faire apparaître les larves de *Acilius sulcatus* dans la faune de surface. En fait, elles se nourrissent essentiellement de larves et de nymphes de Chironomides. Mais souvent, elles nagent juste sous la surface de l'eau et elles capturent d'en bas les insectes en train de se noyer. Ces derniers constituent une grande part de leur alimentation entre les générations de larves de Chironomes.

Dans les tableaux la disposition des proies en regard d'un calendrier indique simplement l'époque de l'année où elles sont le plus abondantes.

#### *Prédation à la surface de l'eau*

A la surface des canaux et des gouilles, *Gerris* n'a pratiquement pas d'ennemi. Ce n'est que lorsque les stations s'assèchent que *Formica rufa* capture exceptionnellement ces insectes. BRINKHURST (1966) explique cette invulnérabilité par la présence d'une glande thoracique ventrale, par la rapidité de leurs déplacements et par leurs sens bien développés (yeux globuleux et soies détectrices des vibrations). En fait, RAMAMURTY et KRISHNANANDAM (1967) n'ont détecté aucune substance répulsive dans les sécrétions de la glande métathoracique des *Gerris*.

L'absence d'ennemis est compensée par le cannibalisme qui règne au sein des espèces. Les larves I, II et III sont tuées et mangées par les larves IV et V, et par les adultes, bien que ces jeunes larves forment des populations distinctes de celles des adultes. D'ailleurs, au sein des populations de jeunes larves, les larves I sont tuées par les larves II et III. Bref, le cannibalisme règne à tous les niveaux, comme le montre le schéma suivant:

## Prédation à la surface des canaux

	Proies	Prédateurs					
		<i>Gerris</i>	<i>Velia</i>	<i>Dolomedes</i>	<i>Pirata</i>	<i>Tetragmtha</i>	Larves d' <i>Aclis</i>
avril							
mai	<i>Bibionidae</i> Imagos	▲					▲
	<i>Chironomidae</i> Imagos	●	●	●	●	●	▲
mai	<i>Empididae</i> Imagos	▲	▲				▲
	Tipules Imagos	▲		●		●	
	<i>Aedes</i> Imagos	●	●		●	●	
	Syrphides Imagos	▲	▲				▲
juin	Ephémères Imagos	▲		●			▲
	Lépidoptères Imagos ( <i>Ematurga</i> )	▲	▲	●		●	▲
	Trichoptères Imagos	▲	▲	●	●	●	▲
	<i>Sialis</i> Imagos	▲	▲	●			▲
	<i>Dolichopodidae</i> Imagos	●			●	●	▲
	<i>Bombus</i> , <i>Apis</i> Imagos	▲	▲				▲
	<i>Odonata</i>	▲	▲	●		●	▲
	<i>Muscides</i>	▲	▲				▲
	Lépidoptères ( <i>Colias</i> , <i>Saturnia</i> )	▲	▲				▲
août	<i>Gerris</i> Larves 1, 2, 3	●	●		●		
	<i>Tabanidae</i>	▲		●	●	●	▲
	Syrphides	▲	▲				▲
	<i>Odonata</i>	▲	▲	●			▲
	<i>Myrmica</i>	●	●			●	●
septembre							
	<i>Chironomidae</i>	●	●	●	●	●	▲
octobre	Tipules	▲	▲	●		●	▲

● Proies vivantes.

▲ Cadavres frais ou insectes moribonds.

## Prédation à la surface des gouilles

	Proies	Prédateurs	Gerris L4, L5, I	Hydrophorus I	Dolichopodidae I	Ephydriidae	Dolomedes	Pisata	Tetragonia
avril	<i>Podura aquatica</i>		●	●	●	●			
	<i>Lochmaea caprea</i> Imagos		▲				●	●	
	<i>Ephydriidae</i>		●	●				●	
mai	<i>Bibionidae</i> Imagos		▲						
	<i>Chironomidae</i> Imagos		●	●	●		●	●	●
juin	<i>Aedes</i> Imagos		●▲				●	●	
	<i>Gerris</i> L1, L2		●						
juillet	<i>Macrosteles sexnotatus</i> Imagos		●	●	●		●	●	●
	<i>Dolichopodidae</i>		●				●	●	●
	<i>Tipulidae</i> Imagos		▲				●		●
août	<i>Odonata</i> Imagos		▲				●		●
	Cicadelles Larves et Imagos		▲						●
	<i>Idioptera</i> Larves		▲				●		●
	<i>Lepidoptera (Colias)</i>		▲						
septembre	<i>Tabanidae</i> Imagos		▲				●	●	●
	<i>Syrphides</i>		▲				●	●	●
	<i>Myrmica</i> ♂ et ♀		▲						●
octobre	Muscides		▲						●
	<i>Helodidae</i> Imagos		▲				●	●	●
	<i>Chironomidae</i> Imagos		●				●	●	●
	<i>Sepsidae</i> Imagos		▲	●				●	●

I Imagos.  
● Proies vivantes.  
▲ Cadavres frais ou insectes moribonds.

## Prédation dans les canaux

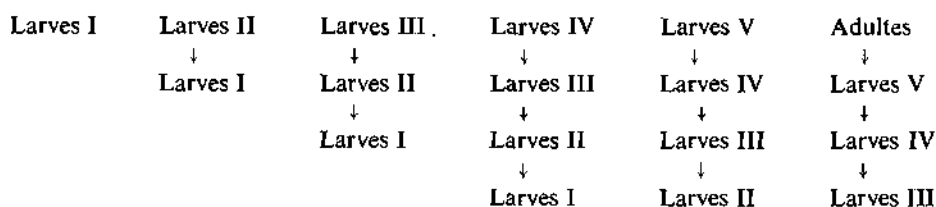
Proies		Prédateurs								
		<i>Sialis lutaria</i> Larves	<i>Neuroisita ruficornis</i> Larves	<i>Acilius, Hybius</i> Agabus	<i>Dytiscus</i> Adultes	<i>Dytiscus</i> Larves	<i>Leucorhina, Libellula</i> Larves	<i>Aeschna</i> Larves	<i>Dolomedes fimbriatus</i> Adultes	<i>Notonecta glauca</i>
avril	<i>Chironomidae</i> Larves	●	●	●	●		●	●		
	Têtards 1			●	●	●	●	●	●	
mai	Trichoptères Larves	●	●	●	●		●	●		
	Ephémères Larves	●	●	●	●	●		●		●
	<i>Corixidae</i> Larves + Imagos				●		●			
juin	<i>Corethra</i> Larves			●	●					
	Moustiques Larves			●						
	<i>Hydrophilidae</i> Larves + Imagos			●	●					
	<i>Dytiscus</i> L1, L2			●	●	●		●		●
	<i>Notonecta</i> L1, L2				●					●
	<i>Aeschnidae</i> Larves 1 <sup>re</sup> année			●	●	●	●			
juillet	<i>Acilius</i> Larves			●	●	●				●
	Têtards 2			●	●	●		●	●	●
	<i>Agabus, Hybius</i> Larves			●	●					
août	<i>Notonecta</i> L3, L4				●					●
	Jeunes Grenouilles				●	●			●	
	<i>Corethra</i> Larves			●	●					
septembre	<i>Odonata</i> L1 à L5			●	●	●	●	●		
	<i>Chironomidae</i> Larves			●	●					
octobre										

● Proies vivantes.

## Prédation dans les gouilles

	Proies	Prédateurs	<i>Agabus L+I tybius</i>	Larves <i>Hydrophilidae</i>	<i>Dolomedes</i>	<i>Odonata</i> Larves	<i>Agonum</i>	<i>Formica rufa</i>	<i>Myrmica + Formica picea</i>
avril	<i>Aedes</i> Larves		●			●			
	Trichoptères		●						
mai	<i>Chironomidae</i> Larves		●			●	□		□
	<i>Tipulidae</i> Larves		●		●			□	
juin	<i>Hydrophilidae</i> Adultes						□	□	□
	<i>Hydrophilidae</i> Larves, Nymphes		●	●			□		□
juillet	<i>Dytiscidae</i> L1, L2		●	●					
	<i>Gerris</i> Œufs						□		□
	<i>Chironomidae</i> Larves		●	●		●			
août	<i>Odonata</i> L1, L2		●	●		●	▲	□	
	<i>Tabanidae</i> L1, L2 et L5		●	●	●	●		□	
	<i>Tipulidae</i> Larves		●		●			□	
septembre	<i>Tipulidae</i> Larves		●				□	□	□
	<i>Chironomidae</i> Larves		●			●			
octobre									

Prédation lors de l'assèchement des gouilles  
 ● Proies vivantes.  
 ▲ Cadavres frais ou insectes moribonds.  
 L Larves.  
 I Imagos.



L'étalement des pontes, dû aux conditions climatiques, favorise la prédation. Ce sont les larves écloses les premières qui ont les plus grandes chances de survie, car la prédation est faible entre larves du même âge, sauf au moment des mues.

A partir d'un même nombre d'œufs, la population adulte sera plus importante si les larves apparaissent à peu près toutes au même moment que si les éclosions sont décalées les unes par rapport aux autres.

Sur la Station 5, on observe à peu près 10 formations de couples de *Gerris*, en mai et en juin, pour une population de 20 à 30 individus. Chaque femelle pond de 30 à 40 œufs en deux fois, et elle peut se réaccoupler entre deux. On peut admettre que près de 400 œufs sont déposés. En 1969, 39 adultes en sont issus, c'est-à-dire à peu près la valeur de la première ponte éclos le 30 mai. Les autres éclosions se sont produites durant le mois de juin, mais les jeunes larves ont été pratiquement anéanties par les premières écloses et par les adultes. Les pertes sont donc de près de 90% au sein de la population de larves.

Sur la Station S. 1, une femelle de *Gerris gibbifer* a déposé 17 œufs en 1968. Les parents, seuls *Gerris* sur la station, ont émigré sur la Station 5 après la ponte. Dix-sept larves I ont éclos le 10 juin. Toutes ces larves ont accompli leur développement de concert. Onze adultes en sont issus le 26 juillet. L'absence des larves âgées ou d'adultes pendant la période de développement a fortement réduit les pertes. En effet, on ne compte que 35% de mortalité, causée par le cannibalisme entre les larves au moment de la mue.

Nous pouvons déduire de nos observations que la régulation des populations de *Gerris* dépend, d'une part des facteurs climatiques, qui déterminent la mortalité hivernale des adultes, l'étalement des pontes, la survie des œufs et des larves, et d'autre part de l'intensité du cannibalisme.

*Velia currens* pratique également le cannibalisme. Mais ce facteur, dont l'intensité dépend de la densité des populations, est nettement moins prononcé chez *Velia* que chez *Gerris*, car ses effectifs sont beaucoup plus faibles.

*Hydrophorus albiceps* et *H. nebulosus*, également prédateurs sus-aquatiques, ne pratiquent pas le cannibalisme. Ces deux espèces ne jouent d'ailleurs qu'un rôle secondaire dans la régulation de *Podura aquatica* et *Macrosteles sexnotatus*, du fait de leurs populations restreintes.

*Dolomedes fimbriatus* capture pratiquement tous les invertébrés de la tourbière (les grands Dytiscides exceptés), ainsi que les jeunes Batraciens.

Les *Dolomedes* qui ont subi un hivernage lient plusieurs tiges de *Carex* et d'*Eriophorum* ensemble, de façon à former une sorte d'observatoire au sommet duquel elles se tiennent à l'affût.

Elles deviennent particulièrement abondantes dans le fossé Pochon, sur les bords du Canal 6, dès le mois d'août.

Le 4 août 1969,	il y a 14 observatoires.	} on en compte jusqu'à 5/m <sup>2</sup> .
Le 6 août 1969,	» 32 »	
Le 5 septembre 1969,	» 60 »	

Dès la fin septembre, les *Dolomedes* quittent peu à peu leurs observatoires.

L'augmentation de leur nombre coïncide avec la disparition graduelle de *Lestes sponsa*, fréquemment capturé. En août, les éclosions de *Lestes* compensent largement les pertes dues à *Dolomedes* (jusqu'à 10 éclosions journalières) mais, en septembre, quand leur population ne se renouvelle plus, et à la cadence moyenne de deux *Lestes* capturés chaque jour, ils disparaissent.

L'intensité de la prédation de *Lestes sponsa* par *Dolomedes* dépend de la densité de la population de cette dernière, car les deux espèces occupent la zone à Cypéracées qui ceinture C. 6, et *Lestes* se pose au hasard sur les tiges (à ce moment de son développement, *Dolomedes* est de couleur verte, comme son support).

Les exemplaires de *Dolomedes* qui ont survécu au deuxième hivernage chassent sur les canaux mixtes, où ils se nourrissent de têtards. Ils passent ensuite sur le haut marais pour s'y reproduire (en 1969, 21 toiles sur le *Sphagnetum medii*, contre 2 seulement sur le bas marais).

En 1968, une femelle de *Dolomedes*, installée sur la Station 5, chassait les adultes de *Leucorrhinia dubia*. A l'affût sous un court piquet, elle capturait les Libellules qui venaient s'y poser (maximum des captures: 6 *Leucorrhinies* en une semaine).

*Dolomedes*, à l'état adulte, n'a pratiquement pas d'ennemi sur la tourbière. L'espèce occupe, parmi la faune de surface et des replats, la même situation que *Dytiscus* dans le milieu aquatique, c'est-à-dire le sommet de courtes chaînes alimentaires.

*Pirata piraticus* et *P. hygrophilus* jouent un rôle important dans la limitation des petites espèces: *Macrosteles sexnotatus*, Ephydrides, Dolichopodides, Culicides et Chironomides. Elles capturent les adultes de ces deux derniers groupes lors de leur éclosion.

*Tetragnatha extensa* construit sa toile au-dessus des stations. La toile, disposée obliquement par rapport à la surface de l'eau, capture de nombreux Diptères, particulièrement les Chironomides, au moment de leur éclosion. Les Zygoptères (*Coenagrion*) et les Tipulides s'y prennent fréquemment, de même que les petits Hydrophilides, lorsqu'ils s'envolent pour quitter les stations. Le

rôle de *Tetragnatha* reste cependant secondaire dans la régulation des espèces qu'elle capture.

#### *Prédation dans le milieu aquatique*

Dans les gouilles. *Agabus congener*, *A. affinis*, *A. bipustulatus* et *Ilybius aenescens* sont les plus puissants prédateurs.

Leurs larves sont mauvaises nageuses, aussi chassent-elles plus particulièrement sur le fond, dans la boue flottante et le long des bords. Les larves de Diptères, de Chironomes en particulier, et les jeunes larves d'Odonates constituent la base de leur nourriture, mais elles se dévorent également entre elles.

Les adultes, plus mobiles, sont les éléments régulateurs des populations de larves de Culicidés et de Trichoptères dans les gouilles.

Parmi les larves carnassières des Hydrophilides, le cannibalisme est intense. Dans un élevage de larves de *Enochrus quadripunctatus*, il est difficile d'obtenir plus d'une larve III à partir d'une trentaine de larves I, en conditions artificielles, il est vrai.

Les larves et les adultes de *Hydroporus* se nourrissent surtout aux dépens de la microfaune.

Nous avons parlé à plusieurs reprises de la communauté d'espèces prédatrices, dont la présence dans les canaux mixtes dépend de la présence des têtards.

Dans la mare Pochon, on peut compter en juillet près de 800 têtards de Grenouille rousse, répartis sous la surface. Il faut en ajouter environ 400 groupés le long des bords (densité maximum: 4 à 5 têtards/dm<sup>3</sup> d'eau), ce qui fait une population de près de 1200 têtards pour une station de 60 m<sup>3</sup>.

Cette surcharge entraîne la destruction des algues et stoppe la croissance des utriculaires, dont les pousses sont sans cesse grignotées. De ce fait, les communautés liées à la strate à utriculaires et aux algues filamenteuses sont éliminées. La partie profonde de ces canaux ne comprend plus que la faune de fond (larves de *Sialis*, d'Ephémères, d'Odonates) et les grands carnassiers qui vivent aux dépens des têtards (*Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus*, *Notonecta glauca*, larves de 2<sup>e</sup> année de *Aeschna cyanea*, ces dernières s'embusquent sur les parois pour attraper les têtards). La surpopulation due aux têtards entraîne donc un appauvrissement du milieu, qui a pour conséquences l'établissement de conditions favorables à la vie de leurs propres prédateurs dans le bassin.

En effet, à part *Acilius sulcatus*, les espèces que nous avons citées ne se trouvent pas, ou exceptionnellement, dans les stations encombrées par une végétation flottante (C. 12).

Il faut également souligner que la raréfaction de la nourriture prolonge le développement des têtards jusqu'en septembre. Aussi, les prédateurs migrateurs comme *Notonecta*, s'arrêtent-ils volontiers dans la mare Pochon à la fin de l'été.

Les larves de ces prédateurs se dévorent entre elles, elles sont également la proie des carnassiers de la zone de moyenne profondeur (*Ilybius ater*, *I. fuliginosus*, *Agabus bipustulatus*, *A. sturmi*, larves de *Libellula*, de *Leucorrhinia*, de *Sympetrum*).

Ainsi, on admet que *Dytiscus marginalis* pond de 500 à 1500 œufs par année (BERTRAND, 1954). En 1968, nous avons observé la formation de deux couples dans la mare Pochon. Les femelles ont pondu dans cette station au moins une partie de leurs œufs. Or, nous avons observé moins de 10 larves II, puis seulement 3 larves III en 1969. Les pertes paraissent considérables.

Les Carabiques des bords des canaux, en particulier *Peryphus rupestris* et *Trepanes articulatus*, se nourrissent aux dépens des larves de *Hydroporus*, de *Haliphys*, de *Gyrinus* qui sortent de l'eau pour construire leurs loges nymphales, et aussi aux dépens des nymphes.

Lorsque les gouilles s'assèchent, ce sont les espèces prédatrices des replats qui deviennent les éléments régulateurs des populations d'insectes aquatiques (fig. 56).

*Agonum sexpunctatum* occupe normalement les replats et les bords des gouilles, ses populations n'étant pas réparties uniformément, mais par groupes (densité maximum observée: 10/m<sup>2</sup>). La couche de sphaignes vivantes est le siège de son activité, il y consomme les nymphes des petits Dytiscides, des Hydrophilides et des Héloïdides.

Quand le niveau descend dans les stations, *Agonum* peut également s'attaquer aux pontes de *Gerris* ou aux diverses petites larves réfugiées dans les bords. C'est aussi un nécrophage qui se nourrit des cadavres d'insectes aquatiques surpris par la disparition de l'eau.

Son action peut donc être sensible au niveau des œufs, des jeunes larves ou des nymphes. Elle est assez semblable, quant à ses effets, à celle de *Myrmica ruginodis* et *Formica picea*.

Ces deux espèces ont leurs fourmilières dans les buttes du *Sphagnetum medii typicum*, ou même près du bord des gouilles. Elles exercent une action sensible sur les populations de larves de Tipules qui occupent ces mêmes milieux. Près de la Station 14a, une vaste butte abrite une fourmilière de *Myrmica ruginodis* en son centre. On ne trouve les larves de Tipules que dans le bord de la gouille. Près de la Station 15, une butte à peu près semblable, dépourvue de fourmilière, est occupée dans son ensemble par les larves de Tipules réparties en taches.

RICOU (1967b), étudiant les populations de *Tipula paludosa* en tant qu'élément permanent de la zoocénose prairiale, a observé le prédatisme occasionnel des larves par des bandes de corbeaux et d'étourneaux qui labourent le sol à coups de bec.

Sur la tourbière, de nombreuses larves de Tipules sont détruites par la Grive litorne (*Turdus pilaris*).

L'action prédatrice de *Formica rufa* ne touche la faune aquatique qu'en période de sécheresse.

Nous avons particulièrement observé l'activité de la fourmière F. 1 (fig. 31). Son territoire de chasse couvre environ 500 m<sup>2</sup> et comprend 60% de forêt et 40% de replats et de gouilles. Les Stations 5 et S. 1 sont entièrement comprises dans ce secteur. *Formica rufa* en explore les bords en permanence.

Quand le fond des gouilles offre une surface assez ferme, les fourmis y descendent et prospectent fond et rebords avec succès. Les larves d'Odonates, les adultes de Dytiscides et d'Hydrophilides, les larves de Tipulides, de Tabanides sont fréquemment capturées.

Quand les conditions sont favorables, la Station S. 1 abrite, en juin, une population de 600 à 800 *Crenitis punctatostrata*.

Le 14 juin 1968, la station s'est asséchée au moment de la pullulation de *Crenitis*. Une partie de la population s'est enfoncée dans la boue encore molle, mais environ 300 individus sont restés sur le fond, l'envol étant inhibé par l'absence de soleil.

A 14 h., nous avons noté l'arrivée de la première *Formica rufa* en provenance de F. 1. Il s'est établi ensuite un va-et-vient continu entre S. 1 et la fourmière. Une vingtaine de fourmis occupaient le fond en permanence. A chaque minute, une ou deux d'entre elles emportaient un *Crenitis* en direction de F. 1, les départs étant compensés par l'arrivée de nouvelles fourmis. A 14 h., il y avait 300 *Crenitis* sur la boue. A 16 h., il en restait 80, et à 18 h., le dernier était capturé.

Un orage survenu dans la nuit a ramené de l'eau en suffisance dans la station.

En 1965, nous avons observé un processus similaire dans une station semblable à S. 1, mais située près de la Station 15. L'anéantissement de la population de *Crenitis* se poursuit pendant plusieurs jours, *Formica rufa* creusant des trous dans la boue meuble pour atteindre les *Crenitis* enfouis.

En principe, tous les insectes et araignées aquatiques et sus-aquatiques peuvent être capturés par *Formica rufa*, sauf *Dolomedes* et les habitants des grands canaux.

Lorsque l'eau revient dans les stations, de nombreuses fourmis restent prisonnières sur les tiges des plantes et finissent par se noyer. Elles sont alors consommées par les *Gerris*.

La régulation des populations de *Formica rufa* dépend de plusieurs facteurs :

1. Des facteurs climatiques, qui conditionnent la hauteur de la nappe phréatique et la couverture neigeuse.
2. De l'endroit où les fourmis établissent leurs nouveaux nids (substrat, ensoleillement).
3. De l'action du pic vert (*Picus viridis*).

Chaque année, en automne, cet oiseau descend des forêts environnantes et vient se nourrir sur la tourbière, en creusant les dômes de *Formica rufa* pour en capturer les habitants. Si les grandes colonies peuvent compenser leurs pertes l'année suivante, les fourmilières peu importantes sont gravement touchées et périssent avant de disparaître.

La démolition du dôme par le pic expose les habitants à l'action du froid. Nous pensons que c'est l'action du pic vert, conjuguée avec celle des premiers grands froids en l'absence de couverture neigeuse, qui constitue le principal facteur de régulation de *Formica rufa* dans la tourbière, empêchant la prolifération excessive des fourmilières.

Depuis 1968, sur 19 fourmilières de *Formica rufa*:

Quatre n'ont pas survécu aux attaques du pic.

Treize ont été attaquées et ont survécu, mais leur activité printanière, en 1969, a été fortement ralentie. F. 13, colonie assez importante, a été attaquée par le pic en 1968. En 1969, la colonie a abandonné le dôme à demi-éventré pour en construire un autre, à quelques mètres de distance. Les fourmis ont prélevé sur l'ancien dôme les matériaux nécessaires à la construction de leur nouvelle fourmière.

Deux n'ont pas été attaquées, dont F. 1.

#### *Considérations générales*

La régulation des populations d'insectes liés aux milieux aquatiques de la tourbière dépend essentiellement des facteurs climatiques et de la prédation, avec prédominance des premiers. En effet, le maintien d'une masse d'eau suffisante dans les stations permet le déroulement normal de la compétition entre espèces aquatiques. Sa disparition en fausse le jeu, en permettant l'intervention des espèces prédatrices des replats.

La présence d'une couche de neige protectrice est essentielle au maintien d'effectifs normaux pour toutes les espèces, qu'elles hivernent à l'état d'œuf, de larve ou d'imago.

Les autres facteurs climatiques exercent leur influence sur la reproduction des insectes, sur l'étalement des pontes et des éclosions, sur la rapidité du développement des œufs et des larves.

La prédation et le cannibalisme varient en fonction des facteurs climatiques. Dans le milieu aquatique, leurs effets sur la régulation des populations s'exercent surtout au niveau des premiers stades larvaires.

L'autorégulation dans les populations de *Gerris* provient de ce que ces espèces occupent un milieu particulier où elles n'ont pratiquement aucun ennemi naturel.

*Rana temporaria* (têtards) est la seule espèce qui modifie les conditions de vie dans les canaux qu'elle occupe, son influence sur le milieu étant une

conséquence de la grande densité de ses peuplements, dans la mare Pochon surtout.

Les rapports entre les prédateurs et leurs proies permettraient d'établir un grand nombre de courtes chaînes alimentaires, au sommet desquelles on trouverait la plupart du temps les grands Dytiscides (*Dytiscus marginalis* en particulier), *Notonecta glauca* et *Dolomedes fimbriatus*. Mais cette position terminale est parfois occupée par des oiseaux, comme dans l'exemple suivant :

Algues-détritus → Larves de Chironomes → Larves d'Odonates  
 → *Formica rufa* → *Picus viridis*

#### CONCLUSION

Au terme de notre travail, nous nous contenterons de formuler quelques remarques qui nous paraissent importantes.

Il ne nous paraît guère possible d'extrapoler les résultats de nos observations et de les étendre aux autres tourbières du Haut Jura sans procéder à de nouvelles investigations.

Nous pouvons toutefois admettre que le comportement et les exigences écologiques des différentes espèces sont relativement constants, aussi est-il probable que nous les retrouverons dans des milieux identiques, ailleurs qu'au Cachot.

Nous soulignerons que, dans le cas des insectes, nous ne croyons pas qu'une seule espèce suffise à caractériser un biotope.

Par exemple, *Leucorrhinia dubia* est liée d'une manière générale aux eaux acides (SCHIEMENZ, 1954). Dans nos régions, on ne trouve celles-ci que dans les tourbières, d'où la tentation de faire de *Leucorrhinia* une espèce caractéristique de ce milieu, comme l'a fait STEINER (1950).

Seule, *Somatochlora arctica*, espèce encore mal connue, nous paraît, au Cachot tout au moins, étroitement liée au *Sphagnetum medii*.

Mais la présence d'une communauté d'espèces dans un certain milieu a une signification plus grande.

Prenons, parmi d'autres, le cas de la communauté d'espèces des bords de sphaignes (*Podura aquatica*, *Hebrus ruficeps*, jeunes larves de *Macrosteles sexnotatus*, larves I, II, III de *Gerris gibbifer*, *G. lateralis* et *G. lacustris*, *Anacaena limbata* et *Helochaeres lividus*). Aucune de ces espèces n'est caractéristique de ce milieu. *Macrosteles sexnotatus* se trouve surtout dans les prairies humides, *Podura aquatica* n'est pas une espèce propre aux tourbières, *Hebrus ruficeps* peut se trouver sur les ruisseaux, au bord des lacs, sur les mares, et même sur la terre humide. Ni *Gerris gibbifer*, *G. lateralis* et *G. lacustris*, ni *Anacaena limbata*

et *Helochares lividus* n'ont une aire de dispersion limitée aux marais tourbeux.

Mais, lorsque ces espèces se trouvent rassemblées dans les sphaignes qui constituent le bord des gouilles, leur communauté prend une valeur indicatrice de biotope, puisque, au Cachot tout au moins, on les retrouve régulièrement d'une station à l'autre, dans des conditions identiques.

Certains zoologistes ont voulu se libérer de la phytosociologie en créant des associations animales sur le modèle des associations végétales. Ainsi, pour SCHMIDT (1957), les milieux occupés par *Dolomedes fimbriatus* représentent le « *Fimbriatus-Dolomedetum* ». Cette manière de faire ne nous paraît pas justifiée. En écologie, il n'est pas possible d'isoler la faune entomologique épigée de son contexte floristique, comme il n'est pas possible de considérer une association végétale indépendamment des conditions climatiques et édaphiques.

Il est clair néanmoins que, pour les insectes, une zoocénose ne correspond pas à la conception de l'association végétale. En réalité, au moins dans la tourbière, l'association végétale comprend une grande quantité de biotopes différents. C'est pourquoi nous n'avons pu comparer la classification des stations établie sur leur composition floristique avec celle basée sur leur composition faunistique.

Nous avons parlé de la stabilité des populations d'insectes dans des stations biologiquement équilibrées.

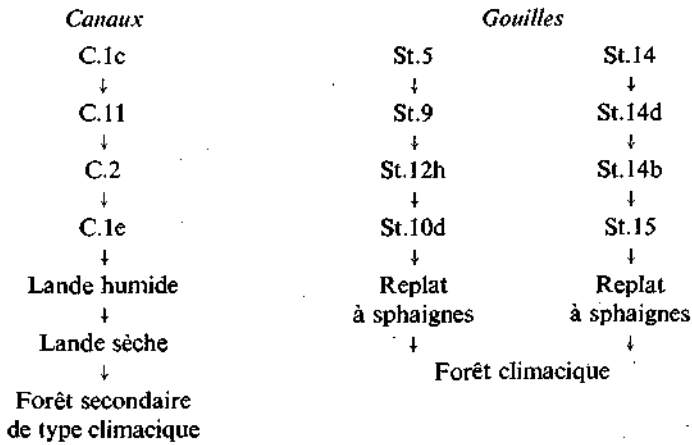
Il convient toutefois de souligner que cette manière de voir n'est pas exacte à longue échéance.

En effet, la tourbière évolue très lentement, mais inéluctablement, vers le stade climax, c'est-à-dire vers la forêt de pins.

Au cours de cette évolution, le milieu aquatique est appelé à disparaître, avec la flore et la faune qui lui sont liées. Les conditions changent dans les stations du haut marais au fur et à mesure de leur comblement. Les espèces aquatiques seront peu à peu remplacées par les espèces des replats, qui feront place elles-mêmes, au stade climacique, aux communautés d'insectes liées au sous-bois humide.

Les canaux seront eux aussi comblés à la suite de l'écroulement des murs de tourbe. Les canaux profonds se transformeront insensiblement en canaux peu profonds, puis temporaires, avant de devenir des portions de landes qui se couvriront d'arbres.

Le tableau suivant illustre ce que nous venons de dire par des exemples choisis dans la tourbière du Cachot.



Il convient toutefois de souligner que le rythme de cette évolution n'a pas de commune mesure avec la durée de la vie de l'espèce humaine.

#### RÉSUMÉ

1. La tourbière du Cachot est située dans la vallée de La Brévine, à 1050 m d'altitude. L'auteur a étudié l'écologie des insectes liés au milieu aquatique de cette tourbière (gouilles et canaux).

2. Le climat de la vallée de La Brévine (macroclimat) est pluvieux (moyenne annuelle des précipitations: 1446 mm) et froid (moyenne annuelle des températures: +4,7°). L'hiver dure environ 6 mois. Le brouillard nocturne remplit le fond de la vallée à la fin de l'été, en automne et en hiver.

3. Dans la tourbière, les variations de température, l'humidité et la sécheresse de l'air sont accentuées par rapport au macroclimat durant la belle saison.

4. La tourbière contient une nappe phréatique qui affleure au centre. La hauteur de l'eau dans les gouilles indique le niveau de cette nappe. Les canaux en constituent le niveau de base.

Les précipitations constituent l'unique apport en eau.

5. Lorsque les gouilles s'assèchent, les boues végétales se durcissent sur le fond et forment une croûte protectrice qui ralentit l'évaporation de la couche de tourbe sous-jacente.

Les canaux périphériques contiennent de l'eau en permanence.

6. Le centre humide de la tourbière est occupé par le *Sphagnetum medii*. Cette association végétale est entourée par le *Sphagno-Mugetum*.

La forêt de pins est elle-même séparée du bord de la tourbière par des landes de dégradation.

Les gouilles appartiennent au *Scheuchzerietum* plus ou moins évolué.

L'auteur a procédé à la classification des gouilles, sur la base de leur composition floristique, en utilisant la méthode de MOUNTFORD.

La végétation de la haute tourbière évolue lentement vers le stade climatique (*Sphagno-Mugetum*). Cette évolution entraîne le comblement des gouilles par les sphaignes.

Les canaux contiennent surtout une végétation flottante (utriculaires, algues filamenteuses).

7. L'auteur a établi la liste non exhaustive des insectes liés au milieu aquatique et examine leur répartition dans les différentes stations.

Il établit également la liste des communautés d'espèces qui se retrouvent constamment dans des biotopes donnés.

8. Les insectes apparaissent massivement au printemps et disparaissent non moins brusquement avec les premiers froids.

9. L'étendue des stations conditionne la richesse en espèces et l'abondance des populations chez les insectes sus-aquatiques. Sur les petites stations, une espèce finit par supplanter les autres.

La profondeur des stations sélectionne les insectes selon leur taille et leur mobilité.

Quand l'insolation est forte, les boues s'accumulent en surface. Les larves des petites espèces y sont nombreuses.

Les prédateurs aquatiques et sus-aquatiques trouvent une nourriture suffisante, car les consommateurs I sont nombreux dans les stations.

10. La végétation herbacée des gouilles et du bord des canaux est nécessaire à la ponte de plusieurs espèces. Elle facilite l'éclosion des Odonates. Le long des bords, les feuilles retombantes forment un abri pour de nombreuses larves.

Dans les canaux, les utriculaires et les algues filamenteuses constituent un support pour la microfaune et pour les espèces qui nagent mal en pleine eau. Elles servent de nourriture aux têtards.

11. On peut distinguer des canaux profonds, des canaux peu profonds et des canaux mixtes. Ces derniers sont les plus riches en espèces, car ils contiennent les espèces de grande et moyenne profondeur.

Les Grenouilles (*Rana temporaria*) pondent dans les canaux mixtes.

On observe une zonation sur le bord de ces canaux, selon l'imbibition de la tourbe (zone à *Dolichopodidae*, zone à *Carabiques* et à *Saldula*).

Sur le haut marais, les gouilles du centre sont plus profondes que celles des parties N.-O. et S.-O. de la tourbière, leur faune est plus riche.

12. Les cycles de développement des insectes se répartissent en 4 catégories:

1. Une génération par année, les adultes hivernent.
2. Une génération par année, les œufs ou les larves hivernent.
3. Deux générations par année.
4. Une génération bisannuelle.

13. L'auteur examine l'influence des facteurs écologiques sur la reproduction des insectes et la survie des larves.

La neige joue un rôle protecteur pour la faune hibernante.

La température détermine la rapidité du développement des œufs et des larves. Elle influence le comportement de certaines espèces (Hydrophilides).

L'insolation est liée à la température, mais elle a aussi une action propre. Elle détermine en particulier l'envol et la migration des espèces aquatiques et l'activité en surface des Carabiques du haut marais.

Les vents moyens ou forts obligent les grands Anisoptères à se poser, ce qui les empêche de se nourrir et de se reproduire. Leur action sur les espèces ailées de petite taille, qui occupent les strates herbacée, arbustive et les pins, est réduite.

L'assèchement des gouilles favorise la prédation des espèces aquatiques par les espèces des replats.

Les variations de niveau peuvent avoir des conséquences néfastes pour les pontes des insectes aquatiques.

14. La prédation et le cannibalisme sont des facteurs de régulation au sein des populations.

— A la surface de l'eau, la régulation des populations de *Gerris* est le résultat de la prédation des jeunes larves par les larves âgées et les adultes.

— *Dolomedes fimbriatus* joue un rôle déterminant dans la disparition de *Lestes sponsa*.

— Le cannibalisme est intense parmi les larves de Dytiscides et d'Hydrophilides.

— L'abondance des têtards de *Rana temporaria* entraîne la présence des grands insectes prédateurs dans les stations qu'ils occupent (*Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus*, *Notonecta glauca*).

— *Formica rufa* ne devient prédatrice des espèces aquatiques que lorsque les gouilles sont à sec. La régulation des populations de cette espèce dépend essentiellement de l'action du pic vert (*Picus viridis*).

15. L'auteur a étudié 43 gouilles et 10 canaux. Pour éviter des échantillonnages massifs et répétés, il a observé la faune *in situ*.

Des piégeages et des marquages ont été effectués, ainsi que des élevages en laboratoire, pour compléter l'observation dans le terrain.

16. En conclusion, l'auteur attire l'attention sur l'équilibre dynamique qui régit la vie dans le milieu aquatique qu'il a étudié, et sur la disparition de ce milieu lorsque la tourbière aura atteint le terme de son évolution botanique,

c'est-à-dire lorsqu'elle sera recouverte par la forêt de pins de montagne (stade climax).

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Torfmoor Cachot liegt im Tal der Brévine auf 1050 Meter Meereshöhe. Der Autor untersuchte die Ökologie der Insekten, die an das aquatische Milieu dieses Torfmoores (Tümpel und Kanäle) gebunden sind.
2. Das Klima (Makroklima) des Tales der Brévine ist regnerisch (Jahresdurchschnitt der Niederschläge: 1446 mm) und kalt (Jahresdurchschnitt der Temperatur:  $+4^{\circ}7^{\circ}\text{C}$ ). Der Winter dauert ungefähr 6 Monate. Nächtlicher Nebel erfüllt den Talgrund gegen Ende des Sommers, im Herbst und im Winter.
3. Im Torfmoor sind die Schwankungen der Temperatur, von Feuchtigkeit und Trockenheit der Luft im Vergleich zum Makroklima während der schönen Jahreszeit noch verstärkt.
4. Das Torfmoor enthält einen Grundwasserspiegel, der in dessen Mitte an die Oberfläche tritt. Die Wasserhöhe in den Tümpeln zeigt das Niveau dieses Wasserspiegels an. Die Kanäle stellen die Mindesthöhe dar. Die Niederschläge stellen die einzige Wasserzufuhr dar.
5. Wenn die Tümpel austrocknen, verhärten sich die pflanzlichen Ablagerungen am Grund und bilden eine Schutzschichte, die die Verdunstung der darunter liegenden Torfschichte verlangsamt. Die peripheren Kanäle enthalten dauernd Wasser.
6. Das feuchte Zentrum des Torfmoores wird vom *Sphagnetum medii* besetzt. Diese Pflanzengesellschaft wird vom *Sphagnetum-Mugetum* eingeschlossen. Der Föhrenwald selbst ist wiederum vom Torfmoor durch degradierte Heide getrennt. Die Tümpel gehören zum mehr oder weniger entwickelten *Scheuchzerietum*.  
Der Autor nahm auf Grund der floristischen Zusammensetzung unter Verwendung der Methode MOUNTFORD eine Klassifizierung der Tümpel vor. Die Vegetation des Hochmoores entwickelt sich langsam zum Klimax (*Sphagno-Mugetum*). Diese Entwicklung bringt eine Auffüllung der Tümpel durch Sphagnen mit sich.  
Die Kanäle enthalten vor allem eine schwimmende Vegetation (Utricularien, Fadenalgen).
7. Der Autor stellte eine fast komplette Liste der ans Wasser gebundenen Insekten auf und untersucht ihre Verbreitung an den verschiedenen Untersuchungspunkten. Er gibt ebenfalls eine Liste der Artengemeinschaften, die dauernd in bestimmten Biotopen vorkommen.

8. Die Insekten erscheinen sehr zahlreich im Frühjahr und verschwinden nicht weniger plötzlich mit dem ersten Kälteeinbruch.
9. Die Ausdehnung der Stationen bedingt den Artenreichtum und die Bevölkerungsdichte bei den ausserhalb des Wassers lebenden Insekten. In kleinen Stationen verdrängt schliesslich eine Art die übrigen.  
Die Wassertiefe übt eine Auslese der Insekten nach ihrer Grösse und Beweglichkeit aus.  
Wenn die Einstrahlung stark ist, sammelt sich der Schlamm an der Oberfläche an.  
Hier sind die Larven kleiner Arten zahlreich.  
Räuber innerhalb und ausserhalb des Wassers finden reichlich Nahrung, da die Konsumenten 1. Ordnung an diesen Stationen zahlreich sind.
10. Die krautige Vegetation der Tümpel und Kanälränder ist für die Eiablage mehrerer Arten notwendig. Sie erleichtert das Schlüpfen der Odonaten. Entlang des Uferandes bilden die einfallenden Blätter einen Unterschlupf für zahlreiche Larven.  
In den Kanälen bilden die Utricularien und Fadenalgen eine Plattform für die Mikrofauna und die Arten, die im freien Wasser schlecht schwimmen. Sie stellen ferner die Nahrung für die Kaulquappen dar.
11. Man kann tiefe Kanäle feststellen, ferner seichte und sogenannte gemischte Kanäle. Letztere sind am artenreichsten, da sie die Arten des tiefen und des seichten Wassers enthalten.  
Die Frösche (*Rana temporaria*) laichen in gemischten Kanälen.  
Man beobachtet entlang der Kanäle eine Zonierung in Abhängigkeit vom Durchfeuchtungsgrad des Torfes (Dolichopodidenzone, Carabiden- und Saldulazone).  
Im Hochmoor sind die Tümpel des Zentrums tiefer als diejenigen der nordwestlichen und südwestlichen Teile des Torfmoores und ihre Fauna ist reichhaltiger.
12. Die Entwicklungszyklen der Insekten können in 4 Gruppen eingeteilt werden:
  1. Eine Generation pro Jahr, die Imagines überwintern.
  2. Eine Generation pro Jahr, Eier oder Larven überwintern.
  3. Zwei Generationen pro Jahr.
  4. Eine Generation jedes zweite Jahr.
13. Der Autor untersucht den Einfluss ökologischer Faktoren auf die Vermehrung der Insekten und das Überleben der Larven.  
Der Schnee wirkt sich als Schutz für die überwinternde Fauna aus.  
Die Temperatur bestimmt die Entwicklungsgeschichte von Eiern und Larven. Sie beeinflusst das Verhalten bestimmter Arten (Hydrophiliden).

Die Einstrahlung wirkt sich auf die Temperatur aus, hat aber auch einen direkten Einfluss. Sie bestimmt vor allem den Flug und die Wanderung von aquatischen Arten und die Aktivität der Carabiden auf der Oberfläche des Hochmoors.

Mittlere oder starke Winde zwingen die grossen Anisopteren zur Landung und verhindern so deren Ernährung und Vermehrung. Ihr Einfluss auf geflügelte Arten kleiner Grösse, die die Kraut- und Strauchschicht sowie die Föhren besiedeln, ist reduziert.

Das Austrocknen der Tümpel begünstigt die räuberische Nachstellung von Arten der Umgebung auf die aquatischen Arten.

Die Niveauschwankungen können katastrophale Folgen für die Gelege von aquatischen Insekten haben.

14. Raub und Kannibalismus sind regulierende Faktoren der Populationen.
  - Auf der Wasseroberfläche ist die Regulierung der *Gerris*-Populationen das Resultat des Raubes der jungen Larven durch die älteren Larven und Adulttiere.
  - *Dolomedes fimbriatus* spielt die entscheidende Rolle im Verschwinden von *Lestes sponsa*.
  - Der Kannibalismus ist sehr intensiv innerhalb von Dytisciden- und Hydrophilidenlarven.
  - Das reichliche Auftreten von Kaulquappen zieht das Auftreten von grossen Insekten als Räuber an den jeweiligen Stellen nach sich (*Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus*, *Notonecta glauca*).
  - *Formica rufa* wird lediglich dann ein Räuber von aquatischen Arten, wenn die Tümpel austrocknen. Die Regulierung der Populationen dieser Art hängt hauptsächlich von der Tätigkeit des Grünspechtes ab (*Picus viridis*).
15. Der Autor untersuchte 43 Tümpel und 10 Kanäle. Um zu massive und häufige Probenentnahmen zu vermeiden, beobachtete er die Fauna *in situ*. Fallenfänge und Markierungen wurden durchgeführt ebenso wie Aufzuchten im Labor, um die Feldbeobachtungen zu ergänzen.
16. Als Schlussfolgerung zieht der Autor die Aufmerksamkeit auf das dynamische Gleichgewicht, das in den von ihm untersuchten aquatischen Biotopen herrscht und auf das Verschwinden von diesen, wenn das Torfmoor das Endstadium seiner Vegetationsentwicklung erreicht haben wird, wenn es nämlich von einem Wald von Legföhren (dem Klimax-Stadium) bedeckt sein wird.

## SUMMARY

1. The peat bog of Le Cachot is situated at an altitude of 1050 m, in the valley of La Brévine. The author has studied the ecology of the insects bound to the aquatic habitat of this peat bog (ponds and channels).
2. The climate of the valley of La Brévine (macroclimate) is rainy (annual average rainfall: 1446 mm) and cold (annual average temperature: +4,7°C). Winter lasts about 6 months. Nocturnal mists occupy the bottom of the valley from the end of Summer, through Autumn and into Winter.
3. In the peat bog, temperature fluctuations, air humidity and dryness are accentuated with regard to the macroclimate during the period of fine weather.
4. The peat bog contains a phreatic water table which surfaces in its centre. The water level in the ponds indicates the level of the water table. The channels represent the minimum level of the latter. Precipitations represent the only source of water.
5. When the ponds dry up, the vegetable deposits harden on the bottom and form a protective crust which retards evaporation of the subjacent peat layer. The peripheric channels are permanently filled with water.
6. The humid centre of the peat bog is occupied by the *Sphagnetum-medii*. This plant association is surrounded by the *Sphagno-Mugetum*. The pine forest is itself separated from the edge of the peat bog by degraded moors. The ponds belong to the *Scheuzerietum* in various degrees of evolution. The author has classified the ponds on the basis of their floristic composition by adopting the method proposed by MOUNTFORD. The vegetation of the high bog is evolving gradually towards its climax (*Sphagno-Mugetum*). This implies that the ponds are being filled by Spbagnum. The channels contain chiefly a floating vegetation (bladderwort and filamentous algae).
7. The author has established an almost complete list of insects bound to the aquatic habitat and has studied their distribution in the various stations. He also establishes a list of insect communities which occur constantly in the chosen biotopes.
8. The insects appear in large numbers in Spring and disappear just as rapidly when the cold weather sets in.
9. The surface of the stations determines the variety of the species and the abundance of the populations of the surface living insects. In smaller stations, one species tends to supplant the others.

The depth of the water exerts a selective effect on the insects according to their size and their mobility.

When there is much insolation, the mud deposits rise and accumulate at the surface. Larvae of the smaller species are abundant here. Aquatic and surface predators find sufficient food since consumers I are frequent in these stations.

10. Herbaceous vegetation in the ponds and along the banks of the channels is necessary for egg-laying of several species. It facilitates metamorphosis of Odonata. Along the banks, the leaves bending towards the water make refuges for numerous larval forms.

In the channels, bladderwort and filamentous algae support the microfauna and those species which do not swim easily in deep water. This vegetation serves as food for tadpoles.

11. One can distinguish deep channels, shallow channels and a combination of both, so called mixed channels. The latter contain most species since they include both deep and shallow water species.

Frogs (*Rana temporaria*) lay their eggs in the mixed channels.

It is possible to observe zones along the banks of these channels determined by the degree of imbibition of the peat (Dolichopodid zone, Carab and Saldula zones).

In the high bog, the ponds in the centre are deeper than those of the NW and SW parts of the bog, and their fauna is also richer.

12. Development cycles of the insects can be divided into four categories:

1. A single generation per year; the adults hibernate.
2. A single generation per year; the eggs and the larvae hibernate.
3. Two generations per year.
4. A single generation every two years.

13. The author has studied the influence of ecological factors on insect reproduction and on larval survival.

Snow acts as a protection for hibernating species.

The rate of development of the eggs and larvae is determined by the temperature. The latter also influences the behaviour of certain species (Hydrophilids).

Insolation is bound to the temperature but it also has its individual effect. It determines, for instance, the time of flight and the migration of aquatic species and also the surface activities of the high bog carabs.

Medium of strong winds force the large anisopterans to land, thus preventing them from feeding and breeding. The effect of the winds on smaller winged insects which occupy the herbaceous, arbustive and pine-tree levels, is slight.

Drying up of the ponds favours predation of aquatic species by those inhabiting the surroundings.

Variations of the water level may have catastrophic consequences for the eggs of aquatic insects.

14. Predation and cannibalism are regulative factors among the populations.
  - On the surface of the water, population regulation of *Gerris* results from predation of the young larvae by older larvae and by adults.
  - *Dolomedes fimbriatus* plays a decisive role in the disappearance of *Lestes sponsa*.
  - Cannibalism is intense among dytiscid and hydrophilid larvae.
  - Where there is abundance of grass-frog tadpoles, the large species of insect predators are attracted (*Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus*, *Notonecta glauca*).
  - *Formica rufa* becomes a predator of aquatic species only when the ponds dry up. The populations of this species are themselves regulated by the green woodpecker (*Picus viridis*).
15. The author has studied 43 ponds and 10 channels. In order to avoid taking too many and too abundant individual samples, the fauna has been observed *in situ*.  
Trapping and marking were also done as well as breeding in captivity in order to complete the observations in the field.
16. The author finally draws attention to the dynamic balance which determines the living conditions in the aquatic habitats studied and, to the disappearance of the latter when the peat bog will have attained the ultimate evolution of its vegetation, i.e. when it will be covered by a forest of mountain pine (climax stage).

#### BIBLIOGRAPHIE

- \*AGUESSE, P. C. 1968. *Les Odonates de l'Europe occidentale, du Nord de l'Afrique et des îles Atlantiques*. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Vol. 4. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris. 258 pp.
- AMANN, J. 1928. *Bryogéographie de la Suisse*. Matériaux pour la Flore cryptogamique suisse. Vol. 6. Fasc. 2. Zurich, 453 pp.
- \*AUBERT, J. 1959. *Plecoptera*. Insecta Helvetica (Fauna). La Concorde, Lausanne, 140 pp.
- \*BALFOUR-BROWN, F. 1940. *British water beetles*. Vol. 1. The Ray Society, London, 375 pp.
- 1950. *British water beetles*. Vol. 2. The Ray Society, London, 394 pp.
- 1958. *British water beetles*. Vol. 3. The Ray Society, London, 210 pp.
- BEAUMONT, J. DE. 1941. *Les Odonates de la Suisse romande*. Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 61: 441-450.

---

\* Principales faunes utilisées.

- \*BERNARD, F. 1968. *Les Fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale*. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Vol. 3. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris, 411 pp.
- BERTRAND, H. 1954. *Les insectes aquatiques d'Europe*. Tome 1. Lechevalier, Paris, 556 pp.
- 1954. *Les insectes aquatiques d'Europe*. Tome 2. Lechevalier, Paris, 547 pp.
- BOURQUIN, E. 1918. *Contribution à l'étude des Protozoaires de la Vallée de La Chaux-de-Fonds*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 43: 2-59.
- BRINKHURST, R. D. 1966. *Population dynamics of the large pondskater Gerris najas Degeer (Hemiptera-Heteroptera)*. J. Anim. Ecol. 35: 13-25.
- BROCHER, F. 1937. *L'aquarium de chambre*. Les Naturalistes belges, Bruxelles, 401 pp.
- BURGER, A. 1959. *Hydrogéologie du bassin de l'Arense*. Bull. Soc. neuch. Géogr. 52: 5-304.
- CHAUVIN, R. 1967. *Le monde des Insectes*. Hachette, Paris, 254 pp.
- CLARKE, G. L. 1965. *Elements of ecology*. New York, 560 pp.
- DAJOZ, R. 1970. *Précis d'écologie*. Dunod, Paris, 357 pp.
- DOWDSEWELL, W. H. 1963. *Practical animal ecology*. Methuen, London, 320 pp.
- DU BOIS, A. M. et GEIGY, R. 1935. *Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool. 42: 169-248.
- DUFFEY, E. 1968. *An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes*. J. Anim. Ecol. 37: 641-674.
- DUSSART, B. 1966. *Limnologie. L'étude des eaux continentales*. Gauthier-Villars, Paris, 677 pp.
- GASPAR, C. 1966. *Étude myrmécologique des tourbières dans les Hautes-Fagnes en Belgique (Hymenoptera Formicidae)*. Rev. Ecol. Biol. Sol. 3: 301-312.
- GISIN, H. 1943. *Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels*. Rev. suisse Zool. 50: 131-224.
- \* — 1960. *Collembolenfauna Europas*. Muséum d'Histoire naturelle, Genève, 312 pp.
- \*GUIGNOT, F. 1947. *Coléoptères Hydrocanthares*. Faune de France, 48, 287 pp.
- HARNISCH, O. 1926. *Studien zur Oekologie und Tiergeographie der Moore*. Zool. Jahrb. Syst. 51: 1-166.
- 1929. *Die Biologie der Moore*. E. Schweizerbart, Stuttgart, 146 pp.
- \*HEYMONS, R. und S., und KUHLMATZ, T. 1909. *Collembola, Neuroptera, Rhynchota*. Süßwasserfauna Deutschlands, 7. Fischer, Jena, 112 pp.
- ILLIES, J. 1967. *Limnofauna europea. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Oekologie*. Fischer Verlag, Stuttgart, 474 pp.
- ISCHER, A. 1935. *Les tourbières de la vallée des Ponts-de-Martel*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 60: 78-168.
- \*JEANNEL, R. 1941. *Coléoptères Carabiques*. Faune de France, 39, 1173 pp.
- \*KLAPALEK, F. und K. GRÜNBERG. 1909. *Ephemera, Plecoptera, Lepidoptera*. Süßwasserfauna Deutschlands, 8, 167 pp.
- KUHNELT, W. 1969. *Écologie générale*. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris, 359 pp.
- \*KÜHNLT, P. 1911. *Illustrierte Bestimmungstabellen der Käfer Deutschlands*. Schweizerbartsche, Stuttgart, 1138 pp.
- LAMOTTE, M., D. GILLON et Y., G. RICOU. 1969. *L'échantillonnage quantitatif des peuplements d'invertébrés en milieux herbacés*. In: LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F. *Problèmes d'écologie: L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris, pp. 7-54.
- LE BERRE, J. R. et M. ROTH. 1969. *Les pièges à eau*. *Ibid.* pp. 65-78.

- LELOUP, E. et S. JACQUEMART. 1963. *Écologie d'une tourbière bombée (Haute-Ardenne, La Fange aux Mochettes)*. Mém. Inst. Sci. nat. Belg. 149, 159 pp.
- LEMÉE, G. 1967. *Précis de biogéographie*. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris, 358 pp.
- LINDER, A. 1946. 2. *Beitrag zur Coleopteren-Fauna der Schweiz*. Bull. Soc. ent. suisse. 20: 197-207.
- LINDLEY, D. V. and J. C. P. MILLER. 1968. *Cambridge elementary statistical tables*. Cambridge, 35 pp.
- \*LONGFIELD, C. 1949. *The Dragonflies of the British Isles*. Warne and Co., London and New York, 256 pp.
- MATTHEY, F. 1971. *Contribution à l'étude de l'évolution tardi et postglaciaire de la végétation dans le Jura central*. Mat. pour le levé géobot. de la Suisse, Fasc. 53, 86 pp.
- MATTHEY, W. 1962. *Les sphaignes de la tourbière du Cachot*. Non publié.
- 1964. *Observations écologiques dans la tourbière du Cachot*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 87: 103-135.
- \*MITIS, H. VON. 1937. *Oekologie und Larvenentwicklung der Mitteleuropäischen Gerris-Arten (Heteroptera)*. Zool. Jahrb. Syst. 69: 337-372.
- MONARD, A. 1947. *Notes de faunistique neuchâteloise*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 70: 109-115.
- MORRIS, M. G. 1969. *Associations of aquatic Heteroptera at Wood-walton fen, Huntingdonshire and their use in characterizing artificial aquatic biotopes*. J. applied Ecology 6: 359-373.
- MOUNTFORD, M. D. 1962. *An index of similarity and its application to classificatory problems*. Progress in Soil Zoology. Butterworths, London, pp. 43-50.
- NYS, L. 1954. *La capacité pour l'eau et le pH des tourbières bombées*. Ann. Soc. Géol. Belg. 77: 289-296.
- 1955. *La circulation de l'eau dans les tourbières bombées*. *ibid.* 78: 463-467.
- VAN OYE, P. 1949. *La périodicité des algues*. Bull. Soc. Bot. Nord Fr. 2: 72-81.
- POISSON, R. 1924. *Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques*. Bull. biol. Fr. Belg. 58: 49-305.
- \* — 1957. *Hétéroptères aquatiques*. Faune de France, 61, 263 pp.
- G. et G. RICHARD. 1957. *Contribution à l'étude de l'essaimage des Corixidae (Hémiptères Hétéroptères aquatiques)*. Vie et Milieu, 8: 243-252.
- RAMAMURTY, P. S. and J. KRISHNANANDAM. 1967. *Morphological and histochemical study of the scent gland on the pond skater Gerris spinolae Leth. et Sev. (Gerridae, Insecta)*. Zool. Anz. 178: 198-210.
- \*REITTER, E. 1909. *Coleoptera. Süßwasserfauna Deutschlands*, 3-4, 235 pp.
- RICHARD, J. L. 1961. *Les forêts acidophiles du Jura*. Mat. pour le levé géobot. de la Suisse. Fasc. 38. 164 pp.
- RICOU, G. 1967a. *Étude biocoenotique d'un milieu « naturel ». La prairie permanente pâturée*. I.N.R.A., Paris, 154 pp.
- 1967b. *Recherches sur les populations de Tipules. Action de certains facteurs écologiques sur Tipula paludosa Meig.* Ann. Epiphyties, 18: 451-481.
- \*ROBERT, P. A. 1958. *Les Libellules (Odonates)*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel et Paris, 364 pp.
- ROUGEMONT, F. DE. 1903-1904. *Catalogue des Lépidoptères du Jura neuchâtelois*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 29 et 31, pp. 1-366.
- SCHIEMENZ, H. 1954. *Ueber die angebliche Bildung der Libelle Leucorrhinia dubia v.d.Lind. an das Hochmoor*. Zool. Jahrb. Syst. 82: pp. 473-480.

- SCHMID, F. 1955. *Contribution à l'étude des Limnophilidae (Trichoptera)*. Thèse. Imprimerie La Concorde, Lausanne.
- \*SCHMIDT, E. 1929. *Odonata*. Die Tierwelt Mittel Europas. Vol. 4 (1b). Quelle und Meyer, Leipzig, 66 pp.
- SCHMIDT, G. 1957. *Einige Notizen über Dolomedes fimbriatus (Cl.)*. Zool. Anz. 158: 82-97.
- SCHWERDTFEGER, F. 1963. *Oekologie der Tiere. Autökologie*. Verlag P. Parey, Hamburg und Berlin, 461 pp.
- \*SOUTHWOOD, T. R. E. and D. LESTON. 1959. *Land and water bugs of the British Isles*. Warne, London and New York, 436 pp.
- SPINNER, H. 1926. *Le climat de la Vallée de la Brévine*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 51: pp. 20-52.
- STEINER, H. 1950. *Die Bindung der Hochmoorlibelle Leucorrhinia dubia Vand. an ihren Biotop*. Zool. Jahrb. Syst. 78: 65-96.
- \*STIERLIN, G. 1900. *Die Käferfauna der Schweiz*. Bolli und Böcherer, Schaffhausen, 667 pp.
- THIÉBAUD, M. A. 1970. *Contribution à l'étude des Protozoaires de la tourbière du Cachot*. Non paru.
- THIÉBAUD, M. et J. FAVRE. 1906. *Contribution à l'étude de la faune des eaux du Jura*. Ann. Biol. lacustre. 1: 1-57.
- THIÉBAUD, M. 1911. *Les Rotateurs du canton de Neuchâtel*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 38: 3-16.
- 1908. *Les Eutomostracés du canton de Neuchâtel*. Ann. Biol. lacustre. 3: 1-64.
- 1936. *Harpacticides muscicoles des Alpes et du Jura*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 61: 183-203.
- TINBERGEN, L. 1941. *Observations sur l'évaporation de la végétation d'une tourbière dans les Hautes-Fagnes de Belgique*. Mém. Soc. r. Sci. Liège. 4<sup>e</sup> série. Vol. 4: 21-76.
- \*ULMER, G. 1909. *Trichoptera*. Süßwasserfauna Deutschlands, 5-6, 326 pp.
- \* — 1929. *Ephemoptera (Agnatha)*. Die Tierwelt Mittel Europas. Vol. 4 (1b), 43 pp.
- \* — 1936. *Trichoptera*. Ibid. Vol. 6, 46 pp.
- WILLIAMS, C. B. 1964. *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, London and New York, 324 pp.
-

Planche III et IV — Colonisation du *Sphagnetum melii* par les pins.



E. Premier stade de la colonisation des replats.



F. Ilot de *Sphagna-Mugetum* en formation.



G. Ilot de *Sphagna-Mugetum* à un stade plus avancé. Le pin pionnier est au centre.



H. Ilot de *Sphagna-Mugetum*. Le pin pionnier est mort sur pied.



A. Vue générale de la tourbière (direction S.-E.).



B. Le canal 12, Exemple de canal peu profond.



C. La mare Pochon.



D. Le fossé Pochon; le canal 6 est au premier plan.



I. L'îlot forestier poursuit sa croissance alors que le pin pionnier s'est effondré.



J. Ilot de pins en plein épanouissement (arbres de 5 à 6 m de hauteur).



K. Ilots de pins dans la partie nord de la tourbière.



L. Le stade final de la colonisation voit les différents îlots se rejoindre pour former une forêt continue.