

THESE

présentée à
la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel (Suisse)
pour l'obtention du grade de

DOCTEUR ÈS SCIENCES

par

Philippe R. GROSVERNIER

1996

Stratégies et génie écologique des sphaignes (*Sphagnum sp*)
dans la restauration spontanée des marais jurassiens suisses

Une approche expérimentale

Volume I

Jury :

- Gobat, J.M., Professeur à l'Université de Neuchâtel, directeur de thèse
- Buttler, A., Chef de travaux à l'Université de Neuchâtel, codirecteur de thèse
- Rowell-Rahier, M., Professeur à l'Université de Neuchâtel
- Clymo, R.S. Professeur au Queen Mary and Westfield College, University of London (Royaume-Uni)
- Steiner, G.M. Professeur à l'Université de Vienne (Autriche)
- Francez, A.J. Maître de Conférence à l'Université de Rennes I (France)

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

**Stratégies et génie écologique des sphagnees
(*Sphagnum* sp) dans la restauration
spontanée des marais jurassiens eulsses**

de M. Philippe Grosvernier

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de
Neuchâtel sur le rapport des membres du jury,

Mme M. Rowell-Rahier,
MM. J.-M. Gobat (directeur de thèse),
A. Buttler, G.M. Steiner (Vienne), R. Clymo (Londres)
et A.-J. Francez (Rennes)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 18 juin 1997

Le doyen:

R. Dändliker

R. Dändliker

Stratégies et génie écologique des sphaignes (*Sphagnum* sp)
dans la restauration spontanée des marais jurassiens suisses

Une approche expérimentale

par

Philippe R. GROSVERNIER

Volume I

Le présent travail a été financé en grande partie grâce à l'aide du Fonds national suisse de la recherche scientifique, dans le cadre du projet "Etude écologique de la régénération des hauts-marais du Jura suisse" (subside n°31-9435.88).



*A Anne-Dominique,
pour ta ténacité et ta patience,
pour tes encouragements
et ta présence à mes côtés*

*A Rajesh, à Manju, à Coraline et à Oriane,
pour votre sourire
et la joie de vivre dont vous témoignez.
Allez, j'ai fini... le Mac est à vous!*

REMERCIEMENTS

A L'ÉQUIPE DIRIGEANTE DU LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE VÉGÉTALE DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

En tout premier lieu, il m'est bien agréable de remercier très sincèrement le Prof. Jean-Michel Gobat. C'est à lui que revient le mérite d'avoir cru à la valeur de ce projet et d'avoir osé insister pour en obtenir le financement. Son engagement sur une voie de recherche scientifique difficile et trop peu reconnue, parce qu'elle privilégie la dimension écosystémique, n'est pas étranger à ma motivation de revenir au Laboratoire d'Écologie végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel pour mon travail de thèse de doctorat. Qu'il s'agisse de la voie scientifique, d'une voie HO ou de la voie des Creedence, la compétence du directeur de thèse, la minutie du modéliste et l'enthousiasme du mélomane ont beaucoup compté pour moi durant toutes ces années. Puisse le prochain déménagement du laboratoire être aussi humainement enrichissant que celui de Dombresson!

L'ambiance stimulante du Laboratoire d'Écologie végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel n'est pas étrangère non plus à la personnalité chaleureuse du Prof. Jean-Daniel Gallandat. Je garde un souvenir particulier de ma découverte des marais haut-jurassiens, guidé avec compétence et beaucoup d'humour par Jean-Daniel qui a réussi la gageure de me faire un peu oublier les oiseaux au profit du *Sphagnion magellanicum* ou du *Caricetum fuscae trichophoretosum caespitosum* var. à *Calluna vulgaris* forme humide à *Oxycoccus quadripetalus*! Ses conseils nous auront été fort utiles lors des débuts du projet, notamment au cours de discussions importantes à propos de la typologie des groupements secondaires des marais jurassiens.

Il serait injuste d'oublier le Prof. Jean-Louis Richard qui m'a réellement initié à la phytosociologie et en compagnie de qui j'ai arpenté pour la première fois un haut-marais à la Gruère, dans les Franches-Montagnes, dans le cadre de mon travail de licence. Je n'ai eu de cesse depuis d'exercer ma sensibilité à l'écologie des plantes que Jean-Louis sait si bien restituer. Une pensée reconnaissante va en outre à François Marmy, qui m'a enrôlé, presque malgré moi, dans notre travail de licence à la Gruère, et sans qui je n'aurais peut-être jamais mis les pieds dans un haut-marais autrement qu'en simple touriste!

Au sein du Laboratoire d'Écologie végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, une place de choix revient à Alexandre Buttler, assistant durant mes études puis chef de travaux et enfin codirecteur de mon travail de thèse. Alexandre a pris une part active dans notre projet, sur le terrain, au laboratoire et dans la serre. Il a contribué à nous faire profiter de son expérience et de ses compétences de chercheur. Mais surtout, à un moment où mon travail de thèse s'orientait résolument vers une approche expérimentale déductive, à l'opposé de tout ce qui avait fait pour moi l'attrait de la biologie de terrain, descriptive et inductive, il a eu le mérite de faire ingérer à mon esprit si peu cartésien tout un bagage statistique et une méthode analytique rigoureuse sans quoi le présent travail ne serait tout simplement pas. Pour toutes ces heures de discussions, dignes de la plus pure tradition esquimaude, pour tous ces moments privilégiés passés à Neuchâtel, dans le Jura ou ailleurs en Europe, merci Alex!

AU COMPAGNON DE ROUTE

Le présent travail n'est en fait qu'une partie d'un projet plus vaste mené de concert avec Yvan Matthey, compagnon de route de longue date, avec qui j'ai partagé les meilleurs moments et aussi les pires. Nul doute que le sens de l'organisation, le côté "lève tôt" et l'entrain d'Yvan ont fait merveille avec un Linus "couche tard", littéraire qui a mal tourné, pour le plus grand bien du projet REGENE! On ne comptera jamais les heures passées à discuter et argumenter les hypothèses, celles consacrées à arpenter ensemble le site incroyable de la Chaux d'Abel, ni celles, interminables, à mesurer, couper, attacher, repiquer des milliers de sphaignes. Après les années de collaboration sur le terrain, Yvan aura même réussi la gageure de me faire causer jusqu'à plus d'une heure au téléphone. Pour tous ces moments d'une vie intense, pour tous ceux où tu étais soudain convaincu qu'on n'y arriverait jamais, pour ces moments de délire aussi qui nous ont vu faire les couturiers, les menuisiers, les vanniers, les spécialistes des explosifs, les marchands de tapis, les fossoyeurs, les lanceurs de la motte de tourbe, les cafetiers, les broyeurs, les liquidateurs à l'acide sulfurique concentré, les amoureux de Lolita, pour l'amitié qui en est née et le soutien durant cette longue période de rédaction, merci Yvan!

A TOUS CEUX QUI ONT DU ME SUBIR

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à Yves Leuzinger, en qui j'ai trouvé un ami généreux et avec qui j'ai pu nouer une collaboration stimulante et empreinte de franchise à un moment difficile de ma vie professionnelle. Qu'il soit remercié ici sincèrement pour ne m'avoir jamais laissé entrevoir les difficultés à gérer seul et à bout de bras une équipe de collaborateurs, tout en me considérant toujours comme un associé à part entière! Je n'oublierai pas non plus mon premier cours d'entomologie par correspondance sur les mouches piqueuses du Saucy 17!

Ma reconnaissance va également à l'équipe de mes collaborateurs au bureau NATURA qui ont réussi à supporter trop longtemps et avec tant d'humour un patron si souvent absent et pas toujours aussi disponible qu'ils étaient en droit de l'attendre. Merci à Jacqueline, Rudolf, Viviane, Christophe, Geneviève, François, Annabelle et Emmanuelle pour leur soutien, et en particulier à Katrin qui a su faire façon du cours si tumultueux de mes pensées et de mes exigences dans la gestion des marais jurassiens. Merci aussi à son ami, Olivier Paillard, collaborateur d'un jour et témoin ébahi du caractère parfois hargneux de certains autochtones haut-jurassiens!

Une pensée particulière va à Lidia Paganuzzi, laborantine du Laboratoire d'Ecologie végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, qui n'a pas hésité à affronter en notre compagnie les frimats des Pontins ou des Ponts-de-Martel, ou encore les pluies de Bellelay, et s'est acquittée consciencieusement et sans perdre son sourire de tâches souvent répétitives aussi bien sur le terrain, au laboratoire que dans la serre.

Enfin, même s'ils n'ont pas subi directement mes frasques de doctorant, je dois beaucoup à mes beaux-parents, Marcelle et Willy, toujours très présents aussi bien auprès des enfants que d'Anne-Dominique, et toujours prêts, même sans qu'on le demande, à dépanner, à encourager et à écouter.

Plusieurs personnes ont encore contribué à la bonne marche du projet, à savoir:

- **Romain Douard** et **Béatrice Werfeli** du Laboratoire d'Ecologie végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel et dont les aides occasionnelles furent si bienvenues.
- Les apprenties laborantines que nous avons "usées" pendant la durée de ce projet: **Manon** et **Aurélie**.
- **François Gillet** du Laboratoire d'Ecologie végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, pour les discussions enrichissantes bien qu'improvisées au hasard de nos rencontres dans les couloirs de l'institut et pour ses coups de mains en informatique qui ont fait mordre la pomme à un convaincu du PC.
- **Edouard Jeanloz**, jardinier chef du jardin botanique de l'Université de Neuchâtel, et son équipe de collaborateurs, notamment **Christine**, pour leur aide et leur participation active à l'installation et au maintien des expériences en serre.
- **Albin Collaud** de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel pour son ingéniosité et l'amabilité avec laquelle il a inventé et construit nombre de ces objets insolites en pvc, en bois ou en métal et sans lesquelles les expériences en serre n'auraient pas pu être menées.
- M. le Prof. **M. Aragno** et ses collaborateurs du Laboratoire de microbiologie de l'Université de Neuchâtel pour la saine cohabitation dans les sous-sols de bâtiments qui ne seront bientôt plus et pour la mise à disposition d'appareils et d'une chambre froide trop souvent encombrée de cuvettes pleines de tourbe.
- MM. **J.P. Dubois** et **J.D. Teuscher**, du Laboratoire de pédologie de l'Ecole polytechnique Fédérale de Lausanne pour leur collaboration aussi aimable qu'efficace lors des analyses.
- L'équipe du **LASUR** de l'Institut de Géologie de l'Université de Neuchâtel pour les analyses effectuées.
- M. le Prof. **W. Matthey** du Laboratoire d'Ecologie animale de l'Université de Neuchâtel pour son intérêt face à notre travail, sa disponibilité lors de nombreuses discussions et l'accès à une documentation importante sur les marais.
- **M. A. Grünig** du Centre de coordination pour les marais à Birmensdorf à qui je dois une bonne part de mon intérêt pour les marais et qui a mis à notre disposition son imposante bibliographie.
- Le service de prêt interbibliothèque de la Bibliothèque de la Ville de La Chaux-de-Fonds, en particulier **Mme Nicole Matthey** pour sa compétence et son amabilité jamais prises en défaut lors de la recherche de nombreux articles scientifiques.
- **Jules Brogli**, et son entreprise "Aménagements naturels", qui m'a aidé, par son esprit critique toujours empreint d'humour, à encre nos résultats fondamentaux dans la pratique, et qui a directement contribué au projet en réalisant pour nous les fosses expérimentales dans la tourbière de Bellelay.

Que toutes celles et ceux qui n'ont pas trouvé place dans les lignes qui précèdent ne m'en tiennent pas rigueur. Je les remercie tous très sincèrement pour les coups de mains, sourires, paroles aimables et marques d'attention qu'ils m'ont témoignés tout au long de ce travail.

Les noms de plantes auxquelles il est fait référence dans le présent travail sont empruntés aux ouvrages suivants :

- pour les sphaignes

Daniels, R.E. & Eddy, A. (1985) Handbook of European *Sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology. 263 pp.

- pour les autres mousses :

Smith, A.J.E. (1978) The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge University Press, Cambridge. 706 pp.

- pour les plantes vasculaires :

Binz, A. / Heitz, C. (1986) Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. Schwabe & Co, Basel. 624 pp.

RÉSUMÉ

En Suisse, la grande majorité des surfaces de haut-marais ont été profondément perturbées, notamment par l'exploitation de tourbe. En ce sens, il peut paraître paradoxal de chercher à comprendre les propriétés fondamentales de l'écosystème haut-marais à partir de l'étude de surfaces de marais aussi petites, fragmentaires et perturbées par les interventions humaines que le sont les hauts-marais de Suisse. Comprendre l'écosystème en étudiant comment un haut-marais se reconstitue à partir d'une surface de tourbe nue laissée à l'abandon après exploitation de la tourbe est cependant au moins aussi révélateur que d'analyser patiemment toutes les composantes et les phénomènes de l'écosystème intact. Forcé à réagir face à un environnement a priori très hostile, l'écosystème haut-marais nous révèle quelques-unes de ses propriétés fondamentales qui sont masquées ou dont l'intensité est atténuée par la complexité des interactions qui se produisent lorsque le haut-marais a atteint un état d'équilibre.

➤ **L'étude des milieux secondaires perturbés permet de détecter et d'observer des phénomènes qui sont plus lents, moins intenses ou même latents dans un système intact (complexité des interactions, faibles contraintes)**

En milieu non aquatique, c'est-à-dire sur des surfaces de tourbe nue et drainée, presque aucun travail ne rend compte d'une régénération spontanée de sphaignes et encore moins des conditions écologiques qui régissent la réapparition et la croissance des sphaignes dans de telles situations.

Quel "truc" les sphaignes ont-elles trouvé pour échapper aux trop fortes et néfastes fluctuations microclimatiques des champs de tourbe nue? Jusqu'à quel point sont-elles effectivement sensibles aux apports d'éléments nutritifs, notamment d'azote, libérés par la minéralisation de la tourbe, elle-même favorisée par le drainage et le microclimat? D'où viennent ces sphaignes qui apparaissent au détour d'une touffe d'*Eriophorum vaginatum* ou flottent, comme portées et maintenues à la surface, sur un lacis de stolons et de feuilles de *Carex rostrata* dans une ancienne fosse de tourbage?

➤ **Nous avons donc cherché à comprendre quels étaient les différents processus qui ont permis la restauration spontanée de communautés végétales caractéristiques du haut-marais (*Sphagnion magellanicum*) à partir de situations aussi diversifiées et souvent a priori défavorables.**

D'emblée, nous avons décidé de ne nous concentrer que sur les surfaces non boisées, celles-là mêmes qui représenteraient les conditions initiales de la régénération des sphaignes. Nous avons en effet admis que les milieux boisés avaient déjà subi, pour la plupart, une évolution trop importante depuis l'abandon des exploitations de tourbe, et qu'ils s'écartaient par conséquent beaucoup trop des conditions initiales.

Notre travail s'insère dans le cadre plus large d'un projet de recherche (FNRS n°31-9435.88) articulé autour de deux axes principaux, après une première approche destinée à cerner la diversité des situations où une réapparition de sphaignes pouvait être observée après exploitation de tourbe.

D'une part, il s'agissait de procéder à une description (étude exploratoire par **approche inductive**) des différentes composantes formant les stades différenciés au sein de chaque succession (végétation, tourbe, hydrochimie et hydrophysique, microclimat), afin de fournir les éléments explicatifs hypothétiques nécessaires à la compréhension des facteurs ayant contribué à l'installation puis au développement des sphaignes. Matthey (1993) a ainsi exploré aussi bien une voie terrestre (paludification) qu'aquatique (atterrissement) de la restauration des communautés végétales caractéristiques du haut-marais.

Pour notre part, en parallèle à la levée des informations de terrain, nous avons mené un certain nombre d'expériences en serre et *in situ*, de façon à vérifier, dans un environnement semi-contrôlé, les principales hypothèses émises quant aux facteurs prépondérants permettant l'installation des sphaignes dans des situations pionnières (**approche déductive**).

RÉGÉNÉRATION OU RÉIMPLANTATION ? UNE QUESTION PRÉLIMINAIRE A VÉRIFIER

Avant de mener à bien des expériences sur la croissance des sphaignes dans différents milieux, il fallait distinguer deux phénomènes pouvant aboutir à la réapparition de sphaignes dans un milieu perturbé: **régénération** à partir de restes végétatifs ou de spores contenues dans la tourbe, ou **réimplantation** à partir de diaspores en provenance de milieux avoisinants. La manière d'envisager la suite des expériences dépendait en effet d'une réponse adéquate à cette question.

La première expérience (Livre deuxième) a par conséquent servi à vérifier les résultats de Clymo & Duckett (1986) quant au potentiel de régénération spontanée des tourbes. A la différence des auteurs précités, nous avons cependant concentré nos recherches sur des tourbes qui ont été perturbées par l'exploitation, et non pas seulement sur des tourbes de milieux primaires.

— **Les résultats obtenus ont permis de confirmer notre hypothèse que la réapparition de sphaignes sur des sites où la tourbe avait été exploitée sur plus de 30 à 40 cm de profondeur ne pouvait pas être une régénération mais bel et bien une réimplantation à partir de milieux réservoirs avoisinants.**

DÈS LORS, DIFFÉRENTES HYPOTHÈSES DE TRAVAIL ONT ÉTÉ TESTÉES À L'AIDE DE DEUX EXPÉRIENCES MENÉES *IN VITRO*, DANS UNE SERRE INSTALLÉE AU JARDIN BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL LE DISPOSITIF D'EXPÉRIMENTATION MIS EN PLACE (LIVRE TROISIÈME, CHAPITRE I) A SERVI EN 1990 ET EN 1991 POUR MENER À BIEN LES EXPÉRIENCES.

L'ÉVOLUTION DES PROPRIÉTÉS DES TOURBES EN SERRE

Hypothèse : Les facteurs édaphiques conditionnent le succès de la réimplantation des sphaignes sur des surfaces de tourbe nue.

Les propriétés physico-chimiques des tourbes issues des différents stades laissés à l'abandon après exploitation de la tourbe ont été caractérisées et comparées à celles des tourbes d'un haut-marais intact (Livre troisième, chapitre II). Leur évolution durant les deux ans d'expérimentation en serre a également été étudiée et discutée par rapport à l'influence du drainage et à la vitesse des phénomènes en jeu.

- **Les différences de propriétés physico-chimiques des tourbes s'expriment avant tout dans les strates superficielles**
- **Les changements intervenus entre les tourbes de référence et les tourbes récoltées dans les pots après 2 ans sont faibles**
- **Le "type de tourbe" est représentatif des propriétés physico-chimiques**
- **L'évolution de la matière organique et le degré trophique sont des propriétés qui permettent de caractériser les types de tourbes**

Les résultats obtenus ont servi à l'interprétation des différences de croissance des sphaignes observées dans les deux expériences en serre.

LES ESPÈCES LES MIEUX ADAPTÉES AU STRESS

*Hypothèse : Toutes les espèces de sphaignes ne sont pas aussi aptes les unes que les autres à se réimplanter sur des surfaces de tourbe exploitées.
S.recurvum var. mucronatum est l'espèce la mieux adaptée à initier les successions de paludification.*

Une première expérience de culture de sphaignes a permis d'évaluer les influences respectives du type de tourbe et de la hauteur de la nappe d'eau sur la croissance de trois espèces de sphaignes différentes (Livre troisième, chapitre III). Elle a permis de caractériser les trois espèces (*S.fuscum*, *S.magellanicum* et *S. Recurvum var. mucronatum*) en fonction de leurs aptitudes respectives à jouer le rôle de pionnières dans l'initiation de successions végétales menant à la restauration des communautés végétales de haut-marais.

- **Des différences de croissance ont pu être mises en évidence en fonction des espèces et des conditions abiotiques dans l'ordre d'importance décroissante suivant: espèce > nappe > sol.**
- **La croissance des sphaignes a été influencée par le type de tourbe surtout lorsque la nappe était basse (-40 cm). Dans les situations où la nappe était maintenue proche de la surface les différences d'un type de tourbe à l'autre ont été atténuées et subordonnées à la dynamique de croissance propre à chaque espèce.**
- **Des analyses physico-chimiques des tourbes, il ressort que les caractéristiques physiques liées à la circulation de l'eau, mais également**

un déséquilibre plus ou moins important entre les proportions des principaux ions nutritifs ont joué un rôle déterminant sur la croissance des sphaignes.

Les résultats suggèrent en outre que lorsqu'une nappe d'eau superficielle fait défaut, d'autres facteurs que les propriétés physico-chimiques de la tourbe doivent jouer un rôle dans la réimplantation des sphaignes. Pour la recolonisation de milieux *a priori* peu ou pas favorables à la croissance des sphaignes, *S.recurvum var. mucronatum* présente en fait des propriétés bien adaptées, même si elle est habituellement exclue des milieux les plus secs du marais. Les avantages de cette espèce tiennent aux caractéristiques suivantes:

- **une bonne tolérance face à la dessiccation**
- **une aptitude à réinitier rapidement une activité photosynthétique en profitant au mieux d'une amélioration, même très temporaire, des conditions hydrologiques**
- **une croissance rapide, permettant de former au plus vite un tapis plus ou moins dense et de générer ainsi progressivement son propre microhabitat**
- **une capacité à croître horizontalement, d'où une meilleure occupation immédiate de l'espace et une plus grande surface utile pour la photosynthèse**

Par analogie avec d'autres plantes, *S.recurvum var. mucronatum* présente ainsi plusieurs des caractéristiques d'une espèce rudérale à stratégie "r". L'intérêt de *S.recurvum var. mucronatum* réside dans le fait que cette espèce ne suit en fait que temporairement une tactique à sélection "r", à savoir tant qu'elle n'arrive pas à s'affranchir des conditions extrêmes en situation pionnière. A partir du moment où elle réussit à former un peuplement plus stable, on peut admettre que sa tactique glisse progressivement vers une sélection de type "K" caractérisant des écosystèmes matures.

LES FACTEURS-CLÉS DES STADES PIONNIERS

Hypothèse : Le microclimat favorise la recolonisation et la croissance des sphaignes dans des situations hydrologiquement très défavorables.

Sous le couvert de plantes vasculaires, S.recurvum var. mucronatum profite pleinement de ses avantages stratégiques grâce à un microclimat favorable.

Ce succès est indissociables des propriétés physico-chimiques des tourbes.

Sur la base des résultats obtenus avec la première expérience, une seconde expérience a alors permis de tester les hypothèses de travail quant à la croissance de *S.recurvum var. mucronatum* en conditions de stress, en combinant factoriellement types de tourbes, hauteur de la nappe d'eau et microclimats différents (Livre troisième, chapitre IV).

Les tests ont porté sur trois types de microclimats à savoir: une couverture du pot de culture au moyen d'un film plastique perforé pour créer un "effet de serre" (humidité relative proche de la saturation permanente); un ombrage réalisé au moyen d'un textile à grosses mailles (protection contre une trop forte insolation); une absence de protection en guise de témoin (forte insolation, pas de limitation de l'évapotranspiration).

- **Des différences de croissance très importantes ont pu être mises en évidence en fonction des conditions microclimatiques, en particulier dans les cas où la nappe était basse. Dans les situations où la nappe était maintenue proche de la surface les différences d'un type de tourbe à l'autre ont été nivelées.**
- **Ces résultats suggèrent que lorsqu'une nappe d'eau permanente fait défaut, les conditions microclimatiques peuvent contribuer de manière prépondérante à assurer le succès d'une réimplantation de sphaignes. Ils apportent en tous les cas une confirmation expérimentale des hypothèses émises par Matthey (1996) sur la base de ses observations écologiques de terrain.**
- **Qu'il s'agisse de la régulation de la température et de l'insolation ou d'une limitation des effets du vent, on retrouve à travers les observations de terrain ou les expérimentations en serre approximativement le même ensemble de caractéristiques microclimatiques optimales. A chaque fois, les sphaignes ont profité, sous le couvert de plantes vasculaires, de conditions microclimatiques favorables pour recoloniser des surfaces de tourbe nue. Mais ce processus est indissociable de conditions édaphiques particulières qui favorisent, en l'absence d'une nappe d'eau permanente, la faible infiltration des eaux de pluie et leur rétention en surface sous forme d'une nappe perchée ou au moins d'une strate superficielle de tourbe saturée.**

SYNTHÈSE ET RETOUR AUX CONDITIONS DE TERRAIN

En parallèle aux expériences en serre, d'autres expériences ont été effectuées *in situ*. La croissance des sphaignes a été mesurée sur le terrain en 1991 et en 1992, dans différentes situations représentant des combinaisons de conditions testées en serre et dans des fosses expérimentales. Les résultats obtenus, trop fragmentaires, n'ont pas permis une exploitation suffisamment rigoureuse. Ils ont néanmoins fourni une base de discussion utile à la comparaison entre les conditions de croissance dans un environnement contrôlé (en serre) et dans les conditions naturelles.

La synthèse a ainsi débouché sur une mise en évidence de l'importance des facteurs biotiques dans l'initiation des successions de restauration du haut-marais et du rôle actif que prennent les sphaignes dans le pilotage de ces successions, à savoir:

- **l'indépendance croissante des plantes face aux facteurs exogènes;**
- **le rôle fondamental des stratégies (facteurs endogènes) dans le contrôle des successions;**

- le rôle de préparation du milieu par des espèces clés ("keystone species") selon le modèle de la facilitation de Connell & Slatyer (1977)
- le pilotage autogène des successions par les sphaignes, que l'on peut considérer comme des espèces transitoires ("perennial shuttle species" selon During (1979);
- le passage de stratégies r à des stratégies K au cours de la succession, conformément au modèle de Odum (1969)
- l'outil approprié et plus fin que propose le modèle C-S-R de Grime (1974, 1979 in Grime et al. 1988) pour étudier les stratégies.

TABLE DES MATIÈRES

Livre premier 1

Définition des buts de la recherche et réflexion sur les hauts-marais du Jura suisse

AVANT PROPOS.....	2
1. Contexte de la recherche.....	6
1.1. <i>Les connaissances de base.....</i>	<i>6</i>
1.2. <i>L'évaluation des perturbations.....</i>	<i>7</i>
1.3. <i>Le potentiel de régénération.....</i>	<i>7</i>
1.4. <i>Complexité et diversité des structures secondaires.....</i>	<i>9</i>
1.5. <i>Landes et faciès: stades initiaux de la régénération.....</i>	<i>13</i>
2. Hypothèses de travail.....	16
2.1. <i>D'une typologie des stations de régénération aux hypothèses de travail.....</i>	<i>16</i>
2.2. <i>Hypothèses de travail et déroulement de la recherche.....</i>	<i>20</i>

Livre deuxième 23

Régénération vs réimplantation de sphaignes sur tourbes anciennement exploitées

1. Introduction.....	23
2. Matériel et méthodes.....	25
2.1. <i>Sites étudiés.....</i>	<i>25</i>
2.2. <i>Prélèvement des échantillons.....</i>	<i>29</i>
2.3. <i>Incubation des tourbes.....</i>	<i>30</i>
2.4. <i>Caractérisation des tourbes.....</i>	<i>31</i>
3. Résultats.....	32
3.1. <i>Etat de dégradation des tourbes.....</i>	<i>32</i>
3.2. <i>Régénération de sphaignes et d'autres mousses.....</i>	<i>36</i>
4. Discussion.....	41
4.1. <i>Profondeur de la régénération de sphaignes.....</i>	<i>41</i>
4.2. <i>Densité des pousses de sphaignes.....</i>	<i>41</i>
4.3. <i>Provenance des diaspores.....</i>	<i>42</i>

4.4. Potentiel de réimplantation.....	42
4.5. Microclimat et commensalisme.....	44
5. Conclusion - Nouvelles perspectives.....	46

Livre troisième	49
-----------------------	----

Expérimentation sur la croissance des sphaignes en situation secondaire asséchée après extraction de tourbe

PREAMBULE	50
CHAPITRE I: MÉTHODOLOGIE.....	52
1. Cultures en serre.....	53
1.1. Dispositif expérimental.....	53
1.2. Prélèvement des carottes de tourbe.....	61
1.3. Mise en place des sphaignes.....	68
2. Caractérisation des tourbes	74
2.1. Prélèvement des échantillons.....	74
2.2. Caractéristiques de base.....	74
2.3. Minéralamasse.....	76
2.4. Unités de mesure.....	76
2.5. Caractéristiques spécifiques aux tourbes.....	76
2.6. Analyses complémentaires en relation avec la gestion de l'eau.....	78
3. Mesure de la production	79
3.1. La méthode de la "correction du capitulum".....	79
3.2. Production primaire nette par unité de surface.....	82
4. Analyses numériques des résultats.....	84
4.1. Analyse de variance.....	84
4.2. Analyse en composantes principales et groupements hiérarchiques.....	85
4.3. Analyse canonique de redondance.....	88

CHAPITRE II : CARACTÉRISATION DES TOURBES

1. Introduction.....	95
2. Matériel et méthodes	96
2.1. De la structure diplotelmique des hauts-marais.....	96
2.2. Choix des types de tourbes.....	98

2.3. Rappel.....	103
3. Résultats.....	105
3.1. Les sols des milieux de référence.....	105
3.2. Les tourbes des milieux de référence.....	112
3.3. Evolution des tourbes en pots par rapport aux témoins de terrain.....	119
3.4. L'influence de la nappe et du microclimat sur les strates superficielles des tourbes en pots.....	126
4. Discussion.....	138
4.1. La nécessité d'une échelle de référence pour les tourbes modifiées par les activités humaines.....	138
4.2. Les critères de caractérisation des horizons.....	139
4.3. Situation des histosols de hauts-marais jurassiens dans une perspective centre-européenne.....	143
5. Conclusion	156

CHAPITRE III : POTENTIEL DE CROISSANCE DE TROIS ESPÈCES DE SPHAIGNES

1. Introduction	160
2. Matériel et méthodes	161
2.1. Choix des espèces.....	161
2.2. Disposition des pots en fonction des combinaisons de facteurs.....	162
2.3. Analyses numériques.....	162
3. Résultats.....	164
3.1. Croissance des sphaignes.....	164
4. Discussion.....	184
4.1. La croissance en serre comparée à celle en conditions naturelles.....	184
4.2. La présence des modes de croissance spécifiques et des facteurs hydrologiques.....	186
4.3. Facteurs édaphiques	190
5. Conclusions.....	195

CHAPITRE IV : INFLUENCE DU MICROCLIMAT SUR LA RÉAPPARITION DE SPHAIGNES DANS DES MILIEUX PERTURBÉS

1. Introduction.....	201
2. Matériel et méthodes	205
2.1. Choix de l'espèce et implantation des sphaignes sur la tourbe des pots.....	205
2.2. Climat ambiant de la serre.....	206

2.3. Microclimats	207
2.4. Minéralomasse des sphaignes.....	209
2.5. Analyses numériques.....	209
3. Résultats.....	211
3.1. Climat.....	211
3.2. Croissance des sphaignes.....	221
3.3. Minéralomasse des sphaignes.....	235
4. Discussion.....	239
4.1. L'importance du climat pour la croissance des sphaignes.....	239
4.2. Le rôle complémentaire des propriétés des tourbes.....	251
5. Conclusion	255
5.1. Des conditions mésoclimatiques a priori favorables.....	255
5.2. Vers une stratégie de recolonisation de la tourbe nue	257

Livre quatrième	260
-----------------------	-----

Synthèse / De l'expérimentation *in vitro* à l'observation *in situ*

Réflexions sur la dynamique de la végétation dans le processus de restauration des communautés végétales du haut-moris et conséquences pour le "génie écologique"

1. Régénération vs restauration.....	264
2. Conditions initiales de réimplantation des sphaignes sur tourbe nue.....	266
2.1. Facteurs exogènes.....	266
2.2. Facteurs endogènes.....	271
3. Stratégies et successions.....	284
4. Génie écologique: une lecture à deux niveaux.....	287
5. Perspectives	289

Bibliographie	294
---------------------	-----

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1.	DRAINÉS, EXPLOITÉS, ABANDONNÉS ET MAINTENANT EN VOIE DE RÉGÉNÉRATION, LES HAUTS-MARAIS JURASSIENS PRÉSENTENT UNE DIVERSITÉ EXCEPTIONNELLE DE MILIEUX ET POSENT UNE FOULE DE QUESTIONS POUR LA RECHERCHE EN ÉCOLOGIE.....	2
FIGURE 2.	VESTIGES DES EXPLOITATIONS DE TOURBE.....	10
FIGURE 3.	DIVERSITÉ DES MILIEUX SECONDAIRES.....	11
FIGURE 4.	MODIFICATIONS DE LA TOPOGRAPHIE ET DES HABITATS SUITE À L'EXTRACTION DE LA TOURBE.....	12
FIGURE 5.	ORGANIGRAMME DES DEUX AXES DE RECHERCHE DU PROJET.....	15
FIGURE 6.	UN COLONISATEUR DE LA TOURBE NUE: <i>POLYTRICHUM ALPESTRE</i>	18
FIGURE 7.	UNE AUTRE PIONNIÈRE DE LA TOURBE NUE: <i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i>	18
FIGURE 8.	UNE FOSSE DE TOURBAGE À L'ABANDON.....	19
FIGURE 9.	<i>SPHAGNETUM MAGELLANICI</i> À <i>PINUS MUGO</i>	27
FIGURE 10.	<i>CARICION LASIOCARPAE</i> SECONOAIRES DANS UNE ANCIENNE FOSSE DE TOURBAGE.....	27
FIGURE 11.	FACIÈS À <i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i> ET SPHAIGNES À L'ARRIÈRE-PLAN, FACIÈS À <i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i> ET TOURBE NUE AU PREMIER PLAN.....	28
FIGURE 12.	<i>SPHAGNETUM MAGELLANICI</i> RÉGÉNÉRÉ À L'ARRIÈRE-PLAN ET FACIÈS À <i>POLYTRICHUM ALPESTRE</i> SUR LA DROITE.....	28
FIGURE 13.	REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DES DIFFÉRENTES SITUATIONS ÉTUDIÉES ET DE LEUR POSITION TOPOGRAPHIQUE RELATIVE.....	29
FIGURE 14.	PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES.....	33
FIGURE 15.	FRAGMENTATION DES SPHAIGNES VERS LA PROFONDEUR DANS LES PROFILS DES DIFFÉRENTES STATIONS.....	34
FIGURE 16.	RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DE LA STATION PO 1.....	38
FIGURE 17.	RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DES STATIONS CA1 ET CA2.....	38
FIGURE 18.	RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DES STATIONS PO 2 ET PO 3.....	39
FIGURE 19.	RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DE LA STATION PO 4.....	39
FIGURE 20.	QUELQUES EXEMPLES DES TOURBES INCUBÉES ET DE LA VÉGÉTATION RÉGÉNÉRÉE.....	40
FIGURE 21.	ILLUSTRATION DE LA DISPOSITION DES POTS EN FONCTION DES DIVERS TRAITEMENTS.....	53
FIGURE 22.	COUPE TRANSVERSALE D'UN POT DE CULTURE.....	55
FIGURE 23.	PRINCIPE DE LA RÉGULATION DU NIVEAU DE L'EAU DANS LES POTS.....	56
FIGURE 24.	SCHEMA DE LA TARIÈRE UTILISÉE POUR LE PRÉLÈVEMENT DES CAROTTES DE TOURBES NON REMANIÉES.....	64
FIGURE 25.	LES DIFFÉRENTES PIÈCES CONSTITUTIVES DE LA TARIÈRE.....	65
FIGURE 26.	MANIÈRE DE LA TARIÈRE.....	67
FIGURE 27.	PRÉLÈVEMENT DES SPHAIGNES.....	69
FIGURE 28.	PRÉPARATION DES SPHAIGNES.....	71
FIGURE 29.	IMPLANTATION DES SPHAIGNES.....	72

FIGURE 30.	PRINCIPES DE LA MÉTHODE DE LA CORRECTION DU CAPITULUM.....	81
FIGURE 31.	PROCÉDURES D'ANALYSES MULTIVARIABLES À L'AIDE DES PROGICIELS R ET MULVA4 POUR L'ÉTUDE DES TOURBES	87
FIGURE 32.	PROCÉDURES D'ANALYSES CANONIQUES À L'AIDE DU PROGRAMME CANOCO POUR L'ÉTUDE DES TOURBES EN CONDITION.....	89
FIGURE 33.	PROCÉDURES D'ANALYSES CANONIQUES À L'AIDE DU PROGRAMME CANOCO POUR L'ÉTUDE DES CROISSANCES DE SPHAIGNES EN CONDITION EXPÉRIMENTALE.....	91
FIGURE 34.	PROCÉDURE DITE DE "SÉLECTION PRÉALABLE" DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES Ô L'AIDE DU PROGRAMME CANOCO POUR L'ÉTUDE DES CROISSANCES DE SPHAIGNES EN RELATION AVEC LES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES	92
FIGURE 35.	TOPO-CHRONOSÉQUENCE DES MILIEUX SOUMIS À UNE INTENSITÉ D'EXPLOITATION CROISSANTE	97
FIGURE 36.	HAUT-MARAIS INTACT	99
FIGURE 37.	LANDE SÈCHE À <i>CALLUNA VULGARIS</i>	99
FIGURE 38.	TOURBE RÂCLÉE POUR LA PRODUCTION HORTICOLE	102
FIGURE 39.	AGRICULTURE SUR TOURBE	102
FIGURE 40.	DIAGRAMME ET RÉSUMÉ DE L'ACP DES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE	113
FIGURE 41.	DIAGRAMME ET RÉSUMÉ DE L'ACP(PLAN 1/2) DES PROPRIÉTÉS PHYSICO- CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE ET DES TOURBES EN POTS (1ÈRE ÉTAPE).....	121
FIGURE 42.	DIAGRAMME ET RÉSUMÉ DE L'ACP (PLAN 1/2) DES PROPRIÉTÉS PHYSICO- CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE ET DES TOURBES EN POTS (2E ÉTAPE).....	125
FIGURE 43 A.	RÉSUMÉ ET DIAGRAMME DE LA RDA DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS (PLAN 1/2), AVEC TOUS LES DESCRIPTEURS PÉDOLOGIQUES ET LES PRINCIPALES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	130
FIGURE 43 B.	RÉSUMÉ ET DIAGRAMME DE LA RDA DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS (PLAN 1/3), AVEC TOUS LES DESCRIPTEURS PÉDOLOGIQUES ET LES PRINCIPALES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	131
FIGURE 44.	DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE DES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS EXPLIQUÉE PAR LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	132
FIGURE 45.	POSITION DES TOURBES ÉTUDIÉES DANS LE PRÉSENT TRAVAIL DANS LE SYSTÈME DE CLASSIFICATION SELON SUCCOW (1988). COMPARAISON AVEC D'AUTRES DONNÉES DE LA LITTÉRATURE	145
FIGURE 46.	DEGRÉ TROPHIQUE DES TOURBES ÉTUDIÉES DANS LE PRÉSENT TRAVAIL DANS LE SYSTÈME DE CLASSIFICATION SELON SUCCOW (1988). COMPARAISON AVEC D'AUTRES DONNÉES DE LA LITTÉRATURE	148
FIGURE 47.	DEGRÉ TROPHIQUE DES PROFILS ÉTUDIÉS DANS LE PRÉSENT TRAVAIL DANS LE SYSTÈME DE CLASSIFICATION SELON SUCCOW (1988), MAIS EN TENANT COMPTE DES TENEURS EN LIEU ET PLACE DES CONCENTRATIONS.....	152
FIGURE 48.	ÉVOLUTION DU DEGRÉ TROPHIQUE DES TOURBES ÉTUDIÉES DANS LE PRÉSENT TRAVAIL SELON LE SYSTÈME DE CLASSIFICATION SELON SUCCOW (1988).	155
FIGURE 49.	DISPOSITION DES 90 POTS DE CULTURE SUR LES 6 CHARIOTS DANS LA SERRE, AVEC 2 NIVEAUX DE NAPPE D'EAU ET TROIS ESPÈCES DE SPHAIGNES.....	163
FIGURE 50.	CROISSANCE DES 3 ESPÈCES DE SPHAIGNES	165

FIGURE 51.	PRODUCTION DES 3 ESPÈCES DE SPHAIGNES.....	166
FIGURE 52.	CROISSANCE DES 3 ESPÈCES DE SPHAIGNES EN FONCTION DE LA NAPPE	168
FIGURE 53.	PRODUCTION DES 3 ESPÈCES DE SPHAIGNES EN FONCTION DE LA NAPPE	169
FIGURE 54.	<i>SPHAGNUM RECURVUM</i> VAR. <i>MUCRONATUM</i> EN FIN DE SAISON.....	170
FIGURE 55.	CROISSANCE DES SPHAIGNES SUR LES DIFFÉRENTS TYPES DE TOURBES AVEC UNE NAPPE D'EAU BASSE ET UNE NAPPE D'EAU ÉLEVÉE.....	170
FIGURE 56.	CROISSANCE DES 3 ESPÈCES DE SPHAIGNES EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE.....	171
FIGURE 57.	RDA AVEC CONTRAINTES SUR LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES "ESPECE", "NAPPE" ET "TYPE DE TOURBE"	177
FIGURE 58.	DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE EN FONCTION DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES "ESPECE", "NAPPE" ET "TYPE DE TOURBE"	180
FIGURE 59.	RDA AVEC CONTRAINTES SUR VARIABLES ENVIRONNEMENTALES PÉDOLOGIQUES.....	182
FIGURE 60.	RÉIMPLANTATION DE SPHAIGNES DANS LES PEUPELEMENTS DE <i>POLYTRICHUM ALPESTRE</i>	202
FIGURE 61.	VUE EN COUPE DU MICROHABITAT FAVORABLE À LA RÉIMPLANTATION DE SPHAIGNES SOUS LE COUVERT DU FEUILLAGE D' <i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i>	202
FIGURE 62.	SUCCESSION DE RECOLONISATION SPONTANÉE DE LA TOURBE NUE AVEC <i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i>	203
FIGURE 63.	CLIMAT DE DIVERS MICROHABITATS AUTOUR ET SOUS UN TDURADON D' <i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i>	203
FIGURE 64.	RELATION LINÉAIRE ENTRE POIDS DE LA TIGE ET POIDS DU CAPITULUM POUR UN CHOIX DE PLANTES DE DIFFÉRENTES TAILLES EN DÉBUT DE SAISON 1991	206
FIGURE 65.	DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL AVEC TROIS MICROCLIMATS EN SURFACE DES POTS	208
FIGURE 66.	MÉSURES MICROCLIMATIQUES SUR TOURBE NUE SUR LE TERRAIN.....	208
FIGURE 67.	ÉVAPORIMÈTRE DE PICHE	208
FIGURE 68.	TEMPÉRATURE ET HUMIDITÉ RELATIVE DANS LA SERRE DURANT UNE SEMAINE DU MOIS D'AOÛT 1992	212
FIGURE 69.	MOYENNES QUOTIDIENNES DES ÉVAPORIMÈTRES PICHE	214
FIGURE 70.	FLUCTUATION DE L'HUMIDITÉ RELATIVE SOUS MICROCLIMAT PLASTIQUE, EN PRÉSENCE D'UNE NAPPE D'EAU BASSE (-40 CM). COMPARAISON ENTRE TYPES DE TOURBES	215
FIGURE 71.	FLUCTUATION DE L'HUMIDITÉ RELATIVE SOUS MICROCLIMAT PLASTIQUE, EN PRÉSENCE DE DEUX NIVEAUX DE NAPPE D'EAU DIFFÉRENTS. COMPARAISON ENTRE TYPES DE TOURBES ET PAR RAPPORT AU MICROCLIMAT DÉCOUVERT À NAPPE BASSE	216
FIGURE 72.	COURBES DES TEMPÉRATURES DE L'AIR, À 2 CM AU-DESSUS DE LA TOURBE, ET DE LA TOURBE, À 1 CM DE PROFONDEUR, DANS LES POTS DE CULTURE	218
FIGURE 73.	COMPARAISON DES COURBES DE TEMPÉRATURES DIURNES SOUS LES DIFFÉRENTS MICROCLIMATS	219
FIGURE 74.	VALEURS MOYENNES DE CROISSANCE EN FONCTION DES TRAITEMENTS "NAPPE" ET "MICROCLIMAT"	223
FIGURE 75.	VALEURS MOYENNES D'ACCROISSEMENT LONGUEUR (MM) EN FONCTION DES COMBINAISONS DE TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE"	225

FIGURE 76.	VALEURS MOYENNES D'ACCROISSEMENT EN POIDS (MG) PAR POIDS DE 1 CM DE TIGE (MG) EN FONCTION DES TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE"	226
FIGURE 77.	DIAGRAMME DE LA RDA (PLAN DES AXES 1/2) ET RÉSUMÉ DE L'ANALYSE. COMMENTAIRES DANS LE TEXTE.....	231
FIGURE 78.	DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE EN FONCTION DES DIFFÉRENTS TRAITEMENTS.....	235
FIGURE 79.	DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE DE LA RDA PORTANT SUR LA MINÉRALOMASSE DES SPHAIGNES.....	236
FIGURE 80.	ORDINATION DE LA RDA PORTANT SUR LA MINÉRALOMASSE DES SPHAIGNES SUR LE PLAN DES AXES 1/2	237
FIGURE 81.	DANS LES ANCIENNES FOSSES DE TOURBAGE, AVEC UNE EAU OLIGOTROPHE PEU PROFONDE, DE NOMBREUSES ESPÈCES DE SPHAIGNES SONT À MÊME DE RECOLONISER LE MILIEU.....	256
FIGURE 82.	IL EN VA TOUT AUTREMENT SUR TOURBE DRAINÉE, OÙ LA SÉCHERESSE ESTIVALE EXERCE UNE FORTE PRESSION SÉLECTIVE SUR LES SPHAIGNES.....	256
FIGURE 83.	<i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i> , LE SQUELETTE DU HAUT-MARAI.	259
FIGURE 84.	SPHAIGNES CROISSANT À L'ABRI DE <i>VACCINIUM ULIGINOSUM</i> SUR UNE LANDE.....	259
FIGURE 85.	LA FERTILISATION, MÊME SI ELLE N'EST PAS FORCÉMENT FATALE POUR LES SPHAIGNES, PERMET NÉANMOINS LE DÉVELOPPEMENT DE NOMBREUSES HERBACÉES PRAIRIALES, HABITUELLEMENT EXCLUES DU HAUT-MARAI	269
FIGURE 86.	<i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i> , UNE ESPÈCE-CLÉ PERMETTANT LA RÉIMPLANTATION DES SPHAIGNES SUR TOURBE NUE.....	269
FIGURE 87.	D'UNE STRATÉGIE À CARACTÈRE RUDÉRAL À UNE STRATÉGIE PLUS COMPÉTITIVE.....	277
FIGURE 88.	IMPLANTATION DE <i>SPHAGNUM RECURVUM</i> VAR. <i>MUCRONATUM</i> DANS UN MILIEU GORGÉ D'EAU EN PERMANENCE ET FAIBLEMENT MINÉROTROPHE	280
FIGURE 89.	IMPLANTATION DE <i>SPHAGNUM RECURVUM</i> VAR. <i>MUCRONATUM</i> DANS UN FACIÈS À <i>ERIOPHORUM VAGINATUM</i> TRÈS SEC.....	281
FIGURE 90.	PLASTICITÉ MORPHOLOGIQUE DE <i>SPHAGNUM RECURVUM</i> VAR. <i>MUCRONATUM</i> EN CONDITIONS HYDRIQUES FAVORABLES.....	282
FIGURE 91.	HOMOGÉNÉITÉ MORPHOLOGIQUE DE <i>SPHAGNUM RECURVUM</i> VAR. <i>MUCRONATUM</i> IMPLANTÉE EN SITUATION DE STRESS HYDROLOGIQUE.....	282
FIGURE 92.	ILLUSTRATION DES NOTIONS DE RÉSILIENCE ET DE RÉSISTANCE	284
FIGURE 93.	ILLUSTRATION DU MODÈLE DE LA FACILITATION DANS LA SUCCESSION À <i>POLYTRICHUM ALPESTRE</i>	286

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1.	VÉGÉTATION DES STATIONS ET DE LEURS ENVIRONS IMMÉDIATS.....	26
TABLEAU 2.	INDICE REG POUR LES DIFFÉRENTES STRATES DE CHAQUE STATION.....	43
TABLEAU 3.	FACTEURS ET VARIABLES DES ANALYSES DE VARIANCE.....	84
TABLEAU 4.	SEUILS DE SIGNIFICATION DES DIFFÉRENCES ENTRE MOYENNES APRÈS CORRECTION DE BONFERRONI.....	85
TABLEAU 5.	LOCALISATION DES SITES DE PRÉLÈVEMENTS.....	98
TABLEAU 6A.	PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DES TOURBES TÉMOINS.....	106
TABLEAU 6B.	PROPRIÉTÉS CHIMIQUES DES TOURBES TÉMOINS.....	107
TABLEAU 7.	VALEURS DE CONDUCTIVITÉ HYDRAULIQUE K POUR TROIS TYPES DE TOURBES.....	111
TABLEAU 8.	CONTRIBUTION RESPECTIVE DE CHAQUE DESCRIPTEUR À LA VARIANCE DES DONNÉES PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE.....	112
TABLEAU 9.	CORRÉLATIONS ENTRE DESCRIPTEURS DES TOURBES DE RÉFÉRENCES.....	114
TABLEAU 10.	ÉVOLUTION DES TENEURS DE Ca ET Mg.....	122
TABLEAU 11.	ÉVOLUTION DES TENEURS DE Ca ET K ET DU RAPPORT H/C.....	124
TABLEAU 12.	CORRÉLATIONS ENTRE DESCRIPTEURS DES PROPRIÉTÉS PHYSICO- CHIMIQUES DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS.....	128
TABLEAU 13.	HIÉRARCHISATION DES PRINCIPAUX DESCRIPTEURS DES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS.....	129
TABLEAU 14.	DESCRIPTEURS DISCRIMINANT LES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS LE LONG DES AXES 1 ET 2 DE LA RDA.....	133
TABLEAU 15.	DESCRIPTEURS DISCRIMINANT LES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS LE LONG DES AXES 2 ET 3 DE LA RDA.....	134
TABLEAU 16.	ÉVOLUTION DE LA POROSITÉ DES TOURBES EN POTS PAR RAPPORT AUX TÉMOINS DE TERRAIN.....	137
TABLEAU 17.	CATÉGORIES DE SOLS TOURBEUX SELON LA CLASSIFICATION DE SUCCOW (1988).....	140
TABLEAU 18.	CROISSANCE ET PRODUCTION DES 3 ESPÈCES DE SPHAIGNES.....	166
TABLEAU 19.	CROISSANCE ET PRODUCTION DES 3 ESPÈCES DE SPHAIGNES EN FONCTION DE LA NAPPE.....	169
TABLEAU 20.	RÉSULTATS DE CROISSANCE DE <i>S. FUSCUM</i> EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE.....	173
TABLEAU 21.	RÉSULTATS DE CROISSANCE DE <i>S. MAGELLANICUM</i> EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE.....	174
TABLEAU 22.	RÉSULTATS DE CROISSANCE DE <i>S. RECURVUM</i> VAR. <i>MUCRONATUM</i> EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE.....	175
TABLEAU 23.	CORRÉLATIONS ENTRE AXES FACTORIELS CONTRAINTS ET VARIABLES ENVIRONNEMENTALES.....	179
TABLEAU 24.	COEFFICIENTS DE CORRÉLATIONS ENTRE LES PRINCIPALES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES PÉDOLOGIQUES.....	181
TABLEAU 25.	COMPARAISON DES VALEURS DE CROISSANCE ET DE PRODUCTION DES ESPÈCES DE SPHAIGNES ÉTUDIÉES.....	185
TABLEAU 26.	POLLUANTS DANS LES PRÉCIPITATIONS HUMIDES EN SUISSE ET DANS D'AUTRES RÉGIONS EUROPÉENNES.....	186

TABLEAU 27.	COMPOSITION IONIQUE DES STRATES SUPERFICIELLES DE TOURBE EN COMPARAISON AVEC D' AUTRES SITES EN EUROPE.....	192
TABLEAU 28.	COMPOSITION IONIQUE DES STRATES SUPERFICIELLES DE TOURBE RAPPORTÉE À LA DENSITÉ APPARENTE.....	192
TABLEAU 29.	DONNÉES CLIMATIQUES COMPARATIVES ENTRE LE HAUT-JURA ET LA SERRE À NEUCHÂTEL ENTRE JUIN ET AOÛT 1991.....	211
TABLEAU 30.	EVALUATION COMPARATIVE DES EFFETS DES DIFFÉRENTS MICROCLIMATS EN RELATION AVEC LA CROISSANCE DES SPHAIGNES.....	220
TABLEAU 31.	VALEURS MOYENNES DE CROISSANCE EN FONCTION DES TRAITEMENTS "HAUTEUR DE NAPPE" ET "MICROCLIMAT".....	222
TABLEAU 32.	VALEURS MOYENNES D' ACCROISSEMENT EN LONGUEUR EN FONCTION DES COMBINAISONS DE TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE".....	225
TABLEAU 33.	VALEURS MOYENNES D' ACCROISSEMENT EN POIDS (MG) PAR POIDS DE 1 CM DE TIGE (MG) EN FONCTION DES TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE".....	226
TABLEAU 34.	PRINCIPAUX COEFFICIENTS DE CORRÉLATIONS ENTRE LES TROIS DESCRIPTEURS PÉDOLOGIQUES RETENUS ET LES AUTRES.....	230
TABLEAU 35.	CORRÉLATIONS ENTRE AXES FACTORIELS CONTRAINTS ET AXES DE L' ESPACE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES.....	232
TABLEAU 36.	COEFFICIENTS CANONIQUES ET ÉQUATIONS DES DEUX PREMIERS AXES.....	234
TABLEAU 37.	EVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE POUR L' ANNÉE 1991. TOURBIÈRE DU CACHOT, JURA SUISSE.....	241
TABLEAU 38.	INDICES MENSUELS D' ARIDITÉ DE DE MARTONNE ET PLUVIOMÉTRIQUES DE BIROT COMPARÉS ENTRE LA SERRE À NEUCHÂTEL ET LA TOURBIÈRE DU CACHOT DANS LE HAUT-JURA EN ÉTÉ 1991.....	244
TABLEAU 39.	CRITÈRES DISTINCTIFS DES STRATÉGIES DU MOOÈLE C-S-R SELON GRIME ET AL. (1988), ET ANALOGIE POSSIBLE AVEC LES SPHAIGNES.....	275
TABLEAU 40.	PERSPECTIVES DE TRAVAUX DE RECHERCHES EN RELATION AVEC L' ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION DES MARAIS. LIEN ENTRE LE FONDAMENTAL ET LE PRATIQUE.....	292

Livre premier

**Définition des buts de la recherche et
réflexion sur les hauts-marais du Jura
suisse**

AVANT PROPOS

Le présent travail est issu d'une double préoccupation, scientifique d'une part, plus politique d'autre part. Dans notre pratique quotidienne d'écologue-conseil nous avons en effet été amenés à élaborer des concepts de gestion et de restauration de marais, en particulier dans le Jura suisse. Placés à l'interface entre ce qu'il est convenu d'appeler écologie fondamentale et écologie appliquée, il nous est très vite apparu que l'écologue "chercheur scientifique" peinait à fournir des réponses à l'écologue "ingénieur" quant à la manière d'aborder et de réaliser la restauration des hauts-marais profondément perturbés par les activités humaines. Une telle situation renforce parfois l'incompréhension du politique face aux "tergiversations" du scientifique. En témoigne la récurrence d'une question qui nous a si souvent été posée et qui pourrait être formulée à peu près comme ceci:

"Régénérer les hauts-marais... à quoi ça sert"?



FIGURE 1. DRAINÉS, EXPLOITÉS, ABANDONNÉS ET MAINTENANT EN VOIE DE RÉGÉNÉRATION, LES HAUTS-MARAIS JURASSIENS PRÉSENTENT UNE DIVERSITÉ EXCEPTIONNELLE DE MILIEUX ET POSENT UNE FOULE DE QUESTIONS POUR LA RECHERCHE EN ÉCOLOGIE.

Selon Hayward & Clymo (1982), citant Kivinen (1981), les dépôts de tourbe recouvrent entre 1 et 2% des terres émergées du globe. Walter (1977, in Hayward & Clymo 1982) décrit par exemple un complexe de hauts-marais en Sibérie occidentale qui recouvre à lui seul une aire de 1'800 km x 800 km ... approximativement 35 fois la superficie de la Suisse!

Par comparaison, les quelque 1'460 ha de hauts-marais et marais de transition recensés en Suisse (Grünig, Vetterli & Wildi 1986), divisés en plus de 500 objets plus ou moins isolés, paraissent quantité négligeable. Et pourtant, dans un environnement où bientôt plus un seul mètre carré de terrain n'échappe à une influence humaine, c'est précisément dans ces minuscules enclaves de haut-marais qu'il faut aller chercher parmi les derniers milieux "naturels" de notre pays.

Là, au coeur des forêts clairsemées de pins chétifs et tortueux, à quelques centaines de mètres tout au plus du monde industrialisé, le hochement des fructifications de la linaigrette et le scintillement du soleil dans les gouilles évoquent d'autres latitudes. Le promeneur y a rendez-vous avec le temps. Sous ses pieds, plusieurs mètres d'épaisseur de tourbe racontent l'histoire: celle des plantes qui se sont accumulées, formant les pages organiques de ce drôle de livre (Dinel, Larouche & Lévesque 1983, Grosse-Brauckmann 1972 & 1974); celle du climat au travers des grains de pollen conservés dans les couches de tourbe et qui permettent de retracer le paysage végétal environnant à différentes époques (Hubschmid & Lang 1985, Joray 1942, Moore 1977, Reille 1987); mais aussi celle des hommes, dont on a retrouvé de nombreux vestiges des activités (places de feu, outils, pièces de monnaies, chemin de traverses...) et parfois même de véritables momies (Hayen 1990).

Mais l'intérêt des hauts-marais va au-delà de ce rôle de "musée vivant". Le 10% des surfaces des hauts-marais de Suisse qui sont encore considérés comme primaires (Grünig *et al.* 1986) comptent parmi les dernières surfaces qui ne soient pas soumises à une influence humaine régulière et directe (exploitation agricole ou sylvicole par exemple). Pour qui sait lire et transcrire les informations conservées dans les couches superficielles de tourbe récente, il devient ainsi possible d'estimer objectivement les effets de la pollution atmosphérique par exemple (Garsed, Farrar & Rutter 1979, El-Daoushy, Tolonen & Rosenberg 1982, Press, Woodin & Lee 1986). Le rôle des hauts-marais, en tant qu'accumulateurs, mais aussi en tant que producteurs de carbone, en relation avec les modifications climatiques liées à un "effet de serre" fait également l'objet de recherches récentes (Svensson & Rosswall 1984, Gorham 1991, Hogg, Lieffers & Wein 1992). Des simulations permettent en outre de mieux comprendre les mécanismes qui régissent les réactions de l'environnement face aux agressions répétées et d'intensité croissante auxquelles les écosystèmes sont confrontés (Rochefort, Vitt & Bayley 1990, Aerts, Wallén & Malmer 1992).

En Suisse, la grande majorité des surfaces de haut-marais ont été profondément perturbées, notamment par l'exploitation de tourbe. En ce sens, il peut paraître paradoxal de chercher à comprendre les propriétés fondamentales de l'écosystème haut-marais à partir de l'étude de surfaces de marais aussi petites, fragmentaires et perturbées par les interventions humaines que le sont les hauts-marais de Suisse. Mais nous pouvons évoquer au moins deux bonnes raisons de s'intéresser aux hauts-marais du Jura suisse malgré les perturbations dont ils sont l'objet. D'une part, il n'est pas de surface trop petite pour aborder la compréhension de l'écosystème haut-marais. Une butte de 4.5 m de diamètre et 40 cm de hauteur peut ainsi très bien servir

en tant que modèle d'un haut-marais (Bellamy & Rieley 1967). D'autre part les travaux réunis dans la synthèse de Jordan III, Gilpin & Aber (1992) témoignent de l'intérêt, voire de la nécessité, d'étudier un écosystème perturbé pour en comprendre le fonctionnement intime. Comprendre l'écosystème en étudiant comment un haut-marais se reconstitue à partir d'une surface de tourbe nue laissée à l'abandon après exploitation de la tourbe est en effet au moins aussi révélateur que d'analyser patiemment toutes les composantes et les phénomènes de l'écosystème intact. Forcé à réagir face à un environnement a priori très hostile, l'écosystème haut-marais nous révèle quelques-unes de ses propriétés fondamentales qui sont masquées ou dont l'intensité est atténuée par la complexité des interactions qui se produisent lorsque le haut-marais a atteint un état d'équilibre.

Après tout, nous aussi nous ne révélons jamais aussi bien le fond de notre pensée que lorsque nous sommes poussés dans nos derniers retranchements!

La protection des marais en Suisse: le contexte politique

LA "MODE" DES INVENTAIRES : UN PHÉNOMÈNE MOINS RÉCENT OU'ON NE LE PENSE

Le premier inventaire plus ou moins exhaustif des marais de Suisse date de la fin du siècle passé et fut publié en 1904 par Früh & Schröter. A cette époque déjà, de très nombreux hauts-marais faisaient l'objet d'une exploitation de la tourbe. Dans le même temps toutefois, de nouvelles successions végétales avaient débuté, en particulier dans les fosses de tourbage abandonnées et où l'eau du marais pouvait s'accumuler. La confrontation des descriptions détaillées fournies par Früh et Schröter avec l'état actuel des mêmes hauts-marais permet dans bien des cas de mesurer l'évolution du couvert végétal en un peu moins d'un siècle.

Au fil de ses diverses expertises, réalisées pour le compte de la Ligue Suisse pour la Protection de la Nature, entre 1943 et 1951, rapport publié), Lüdi a plus d'une fois mis l'accent sur la nécessité de mettre sous protection bon nombre de hauts-marais, avant qu'ils ne disparaissent totalement.

NOUVELLES PRÉOCCUPATIONS, NOUVELLES PERSPECTIVES

L'inventaire des hauts-marais et marais de transition de Suisse, réalisé entre 1978 et 1984 (Grünig *et al.* 1984 et 1986) a servi de base à la mise en place d'une législation destinée à protéger la plupart des surfaces répertoriées.

L'entrée en vigueur en 1991 de la nouvelle législation, instituant la protection de fait des hauts-marais, a donné un nouvel élan à la recherche en matière de régénération des hauts-marais. En effet, lorsqu'il s'agit de définir un programme de gestion, d'entretien, voire de nouvelles interventions, destiné à rétablir autant que possible la dynamique fonctionnelle d'un marais perturbé, les questions, en nombre, excèdent largement les réponses. A preuve les nombreuses publications qui témoignent des tentatives de régénération de hauts-marais et des problèmes rencontrés (Eggelsmann

1987, Kuntze 1973, Eigner & Schmatzler 1980, Müller 1980, Dierssen 1981, Jortay & Schumacker 1989, Nick 1985, Pfadenhauer 1981, Schneebeili & Flühler 1991).

Or, il y a urgence. La loi donne à chaque canton un délai d'application variable en fonction de la charge que représente la protection des marais pour chacun d'entre eux (subtile alchimie des hectares et de la "capacité financière" respective de chaque canton). Dans ce délai qui atteint au mieux 6 ans, les cantons sont censés définir, à défaut de pouvoir toutes les appliquer en même temps, les mesures de protection, d'entretien, d'aménagement et même de régénération nécessaires à la conservation à long terme des hauts-marais sis sur leurs territoires.

Notre travail n'a certes pas la prétention d'apporter une réponse définitive, et encore moins exhaustive, aux problèmes soulevés par la mise en pratique, dans un proche avenir, des mesures de protection des hauts-marais de Suisse. S'il contribue par contre à créer ce trait d'union indispensable et à faire tomber les barrières entre La Science et la pratique, il aura atteint son but.

1. CONTEXTE DE LA RECHERCHE

1.1. LES CONNAISSANCES DE BASE

Le rôle fondamental des sphaignes dans l'écosystème haut-marais et l'importance de la biomasse de ces mousses ne sont plus à démontrer (Overbeck & Happach 1957, Clymo & Hayward 1982). L'étude de la production¹ des sphaignes en tant que principaux agents édificateurs de tourbe revêt par conséquent un intérêt tout particulier pour la compréhension du fonctionnement d'un haut-marais, de même que son corollaire, le taux de décomposition des sphaignes (Clymo 1965, Clymo & Reddaway 1971). La présence des sphaignes en un site donné ne suffit en effet pas en elle-même à évaluer correctement l'évolution actuelle du haut-marais (accumulation, stagnation ou décomposition de matière organique?).

Plusieurs auteurs se sont attachés à quantifier la production des sphaignes dans différentes niches écologiques au sein des hauts-marais, mais la plupart du temps dans des situations naturelles, autrement dit sans perturbation par des activités humaines telles que drainage, défrichement ou exploitation de tourbe. Leurs travaux sont essentiellement descriptifs et visent par exemple à quantifier la production globale de l'écosystème haut-marais. Clymo & Reddaway (1974) décrivent la production de *Sphagnum rubellum* croissant sur des buttes. Forrest & Smith (1975) intègrent des sphaignes en tant qu'une des composantes des hauts-marais, dans leurs estimations de la production primaire nette de sept sites qu'ils comparent sur une période de deux à trois ans. Au Canada et aux Etats-Unis, Grigal (1985) compare la production primaire des sphaignes entre six tourbières du Minnesota, en distinguant les espèces de buttes et celles de gouilles. Moore (1988) procède de même entre cinq sites au Québec et tente d'établir des relations entre production des sphaignes et microclimat. En parallèle, des recherches ont été menées sur l'écophysologie des sphaignes, en particulier sur les facteurs écologiques influençant la photosynthèse des sphaignes (Johansson & Linder 1980, Silvola & Aaltonen 1984, Rydin & McDonald 1985).

De manière à affiner les connaissances sur la dynamique des populations de sphaignes, une importance croissante est accordée à l'étude de gradients écologiques intégrant des variables telles la microtopographie ou les propriétés trophiques ou microclimatiques des habitats où se rencontrent différentes espèces de sphaignes. Boatman (1977) observe la dynamique de croissance de *Sphagnum cuspidatum* dans des gouilles. Vitt, Crum & Snider (1975) puis Andrus, Wagner & Titus (1983) étudient la zonation verticale des sphaignes entre buttes et gouilles en Amérique du Nord. Vitt & Slack (1984) poussent encore plus loin l'analyse de la répartition des sphaignes le long de gradients en intégrant des propriétés chimiques (pH et conductivité de l'eau) ou microclimatiques (ombrage). Ils mettent ainsi en évidence une diversification très importante des niches écologiques de chaque espèce ou groupe d'espèces. En Suède, Rydin (1985) montre de son côté que la répartition des

¹ Il s'agit dans dans la plupart des cas de la production primaire nette, au sens de Frontier & Pichod-Viale (1991). Mesurée sur un laps de temps suffisamment court (quelques mois), les pertes par décomposition ou prédation sont en général négligées (voir la discussion de Francez 1990:22).

sphaignes le long de tels gradients pourrait également être due dans certains cas à des phénomènes de priorité lors de la colonisation des milieux, plus qu'à une compétition interspécifique ultérieure.

1.2. L'ÉVALUATION DES PERTURBATIONS

Les connaissances fondamentales ainsi acquises progressivement ont aussi servi de référence à l'évaluation des effets de diverses influences humaines sur la production des sphaignes et sur la dynamique de croissance globale des hauts-marais. Parmi ces perturbations, les travaux publiés à ce jour sont avant tout consacrés aux effets de la fertilisation, soit directement par épandages de fertilisants, soit indirectement par drainage et minéralisation de la tourbe, avec libération d'éléments nutritifs. En relation avec de vastes programmes d'afforestation en Finlande, Vasander (1982) et Jäppinen & Hotanen (1990) évaluent les effets respectifs du drainage et de la fertilisation sur la production, l'abondance et la diversité spécifique des bryophytes en haut-marais. Parfois des essais expérimentaux sur des parcelles témoins sont entrepris en vue de proposer une gestion agricole compatible avec des objectifs de conservation, voire de régénération de hauts-marais (Francez & Mollet 1990).

Depuis quelques temps, les hauts-marais et les sphaignes en particulier font également l'objet de recherches en tant que bioindicateurs des teneurs apparemment toujours plus élevées en éléments fertilisants ou toxiques dans les précipitations atmosphériques (Fergusson & Lee 1983, Press *et al.* 1986). Plus récemment ces travaux ont fait appel à une expérimentation *in situ* par simulation de différentes conditions de fertilisation, destinée à évaluer les influences des dépositions atmosphériques sur la croissance des sphaignes (Rochefort *et al.* 1990, Aerts *et al.* 1992).

Cependant, la plupart de ces travaux ont été menés *in situ*, dans des hauts-marais peu ou pas perturbés, mis à part les cas d'afforestation avec drainage préalable. En règle générale, les études visent ainsi à apporter leur contribution à la conservation des hauts-marais oligotrophes et à la préservation de ces milieux qui pourraient s'avérer relativement sensibles face aux modifications de la qualité des précipitations, elle-même liée à la pollution atmosphérique qui caractérise les temps modernes.

1.3. LE POTENTIEL DE RÉGÉNÉRATION

Fort peu de travaux concernent la production des sphaignes dans des hauts-marais perturbés par l'exploitation de tourbe. La régénération *s.l.* a surtout été étudiée par l'observation de la succession des groupements végétaux après abandon de l'exploitation.

White (1930) fut l'un des premiers à s'intéresser à la recolonisation des fosses de tourbe exploitées et à décrire quelques exemples de successions en Irlande. Il relève notamment le passage possible de surfaces d'eau libre à une végétation de bas-marais par atterrissement, mais également l'installation sur le bas-marais de plages de sphaignes qui, à terme, peuvent aboutir à la néoformation de groupements de hauts-marais. Parmi les facteurs qui influencent ce processus de recolonisation, il attribue la plus grande importance à la profondeur de l'exploitation: plus l'exploitation a été

profonde, plus la différence entre le type de végétation qui recolonise la fosse et celle d'origine est grande, autrement dit, plus il faudra de temps pour retrouver un groupement semblable à celui d'origine. White (1930) note aussi que la profondeur critique pour la recolonisation d'une fosse par un type de végétation donnée dépend de la composition du couvert végétal d'origine. Ainsi observe-t-il qu'à partir d'un "*Callunetum*", la profondeur critique pour l'établissement d'un "*Sphagnetum*" se situe entre 67.5 et 112.5 cm (27 à 45 inches). Mais à partir d'un "*Sphagnetum*", cette même profondeur critique n'est plus que de 11.25 à 45 cm. En fait, on peut raisonnablement penser que si White (1930) avait procédé à des mesures du niveau de l'eau dans le marais, c'est à ce facteur que serait revenu la première importance dans le déterminisme de la végétation secondaire des fosses!

Il n'empêche qu'il faut attendre les années 1980 pour voir les phénomènes de recolonisation des fosses d'exploitation faire à nouveau l'objet de l'attention des scientifiques. A ce titre, les descriptions de groupements secondaires et de successions de Royer *et al.* (1978) dans les fosses de tourbage de hauts-marais du Jura français apportent une confirmation et donnent un nouvel éclairage aux observations de White (1930).

Des programmes de "régénération" de hauts-marais, le plus souvent axés essentiellement sur une meilleure gestion de l'eau, sont mis en place, notamment en Allemagne (voir par exemple la synthèse de Eggelsmann 1987). Mais à chaque fois, les lacunes de connaissances sont soulignées par les initiateurs qui insistent sur la nécessité de procéder en parallèle à un suivi rigoureux de l'évolution des milieux ainsi aménagés (voir par exemple Grosse-Brauckmann & Reimann 1989). Un exemple est fourni par Bertram (1988) qui a procédé à des recherches détaillées sur la dynamique de recolonisation des fosses d'exploitation, mettant en relation groupements de végétation et facteurs hydro-écologiques.

Mais Lütt (1992) est la seule à avoir mené une étude relativement exhaustive sur la production des sphaignes dans de telles situations, et elle relève le manque de travaux consacrés à cet aspect, pourtant fondamental pour la régénération des hauts-marais.

En milieu non aquatique, c'est-à-dire sur des surfaces de tourbe nue et drainée, presque aucun travail ne rend compte d'une régénération spontanée de sphaignes et encore moins des conditions écologiques qui régissent la réapparition et la croissance des sphaignes dans de telles situations. Wicky (1988) décrit les conditions écologiques particulières, en terme de bilan énergétique et d'éléments nutritifs, qui peuvent régner sur des surfaces de tourbe mise à nu par l'exploitation et peu à peu recolonisées par une maigre végétation muscinale, mais sans sphaignes. Il met en évidence le rôle plutôt négatif que joue le microclimat au niveau du sol (fortes variations), non seulement sur la germination et sur la croissance de plantules, mais aussi sur le cycle des éléments et en particulier celui de l'azote. Et il rejoint en cela les résultats de Gobat & Portal (1985) à propos d'une surface de tourbe nue dans un haut-marais jurassien. Poschlod (1990) a quant à lui démontré l'existence d'un potentiel de régénération de sphaignes à partir de diaspores contenues dans la tourbe superficielle ("Bunkerde"), non utilisable par l'industrie horticole ou balnéologique, et rejetée sur les surfaces où l'exploitation est abandonnée.

Pour le Jura, les travaux qui traitent de la "régénération" des hauts-marais après exploitation de tourbe ont le plus souvent mis l'accent sur un seul aspect à la fois. Ainsi, Royer *et al.* (1978) décrivent et proposent des modèles de successions végétales sur la base d'observations phytosociologiques. Mais là encore, les auteurs se sont concentrés sur la régénération de groupements à sphaignes ayant lieu dans des fosses de tourbage, où s'accumule de l'eau du haut-marais. Gobat & Portal (1985), puis Gobat, Grosvernier & Matthey (1986) ont caractérisé l'évolution des tourbes en fonction de divers types de perturbations. Sur la base de leurs observations et de comparaisons entre des situations intactes et perturbées, ils conçoivent un indice permettant d'estimer le potentiel de "régénéralité" des tourbes en fonction de leur principales propriétés physico-chimiques.

Feldmeyer-Christe (1990) propose quant à elle quelques descriptions de groupements végétaux pionniers, sur une base phytosociologique. Elle relève toutefois les limites méthodologiques d'une telle pratique face au très faible nombre d'espèces qui caractérisent en général les groupements végétaux recolonisant des surfaces de tourbe nue. A ce propos, l'application des méthodes issues de l'approche synusiale intégrée, comme le suggèrent Julve, Brunhes & Miouze (1989), paraît prometteuse, mais en matière de synusies en tourbières beaucoup reste à faire (Freléchéux, thèse *in prep.*!).

1.4. COMPLEXITÉ ET DIVERSITÉ DES STRUCTURES SECONDAIRES

En ce qui concerne la croissance et la production des sphaignes, aucun travail de recherche n'a été mené dans ce sens dans le Jura. Et pourtant les situations ne manquent pas où les sphaignes ont repris pied après l'abandon de l'exploitation de la tourbe, et ce même dans des stations apparemment très défavorables, en regard notamment des conditions hydrologiques.

Le drainage, avec un défrichement préalable, a été la première des perturbations à affecter les haut-marais, en vue de l'exploitation de la tourbe. Il est et reste aussi l'une des perturbations les plus importantes à l'heure actuelle, et cela souvent plusieurs décennies après l'abandon des exploitations. Réalisé au moyen de tranchées à ciel ouvert plus ou moins profondes (environ 30 à 100cm), le drainage signe l'arrêt de la croissance du marais en empêchant le maintien d'un tapis continu de sphaignes, quand il ne mène pas directement à la disparition totale du couvert muscinal.

Les groupements caractéristiques du haut-marais (*Sphagnetum magellanici*, *Pino mugo* - *Sphagnetum*) laissent alors la place à ce que l'on a pris l'habitude de nommer des "landes de dégradation" (Matthey 1964, Geiger 1980). Par la suite, au fil d'étapes successives et au gré de l'évolution des techniques d'extraction (manuelle ou mécanisée), l'exploitation de la tourbe engendre de nouvelles perturbations. Elle bouleverse en profondeur le fonctionnement hydrique des marais, détruit totalement le tapis végétal et laisse finalement derrière elle presque autant de situations qu'il y eut de parcelles différentes (figure 4).

De la situation relativement simple du haut-marais intact, avec son bombement caractéristique et sa structure diplotelmique (Ingram 1978), on est ainsi passé à une mosaïque extrêmement diversifiée où se côtoient les milieux les plus divers: ici une

fosse d'exploitation (creuse) avec une forte régénération d'un tapis de sphaignes; juste à côté un tertre de tourbe, épargné par l'exploitation et fortement asséché, où végètent encore quelques pins dépérissant; là une surface de tourbe nue, encore raclée pour la production de tourbe horticole il y a à peine une année ou deux; quelques mètres en contrebas, sur une surface où la tourbe a été exploitée sur presque toute son épaisseur, un agriculteur tente, à grands renforts de tuyaux de drainage, de faire pousser une prairie; plus loin, au même niveau que la prairie, un taillis de bouleaux (*Betula sp*) semble noyer sous l'épaisse litière de ses feuilles quelques rares coussinets de sphaignes; et partout, à tous les niveaux topographiques et dans les conditions hydrologiques les plus diverses, des landes et des faciès secondaires occupent les surfaces d'exploitation abandonnées.

Si l'on songe enfin que la plupart de ces milieux ne s'étendent guère plus que sur quelques ares d'un seul tenant chacun, voire souvent sur quelques dizaines de mètres carrés seulement, on peut se représenter la complexité des structures auxquelles l'écologue est confronté lorsqu'il aborde l'étude écologique des hauts-marais jurassiens.



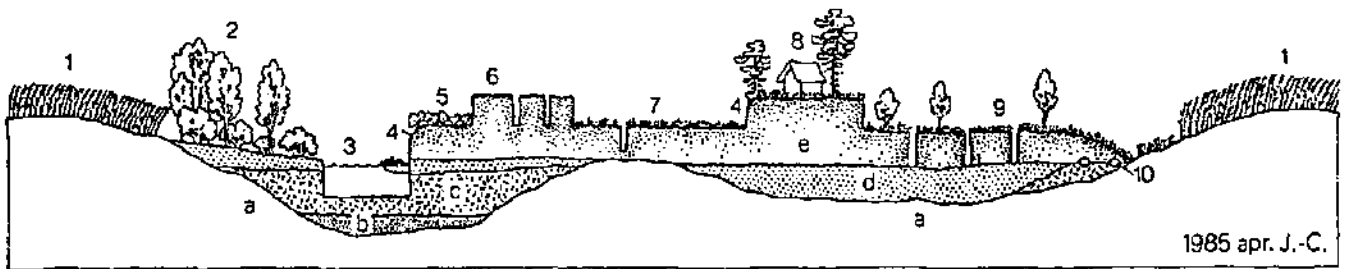
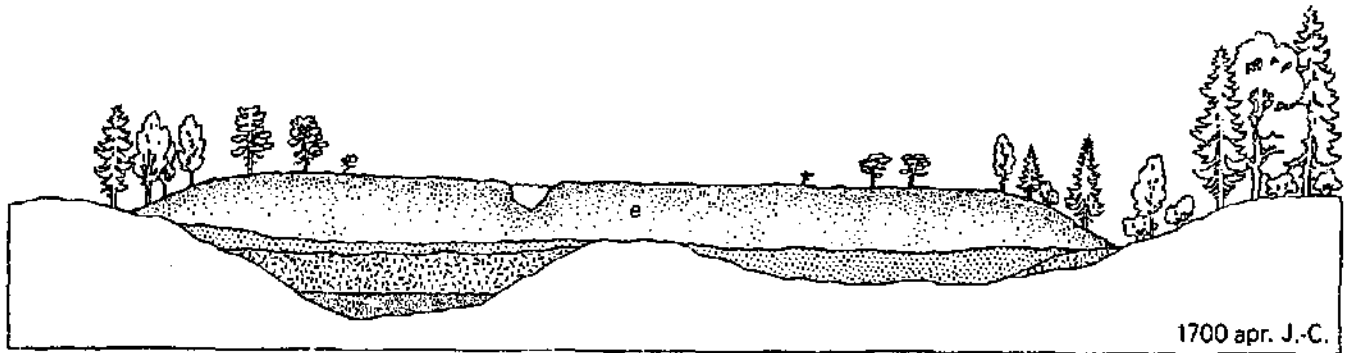
FIGURE 2.
VESTIGES DES
EXPLOITATIONS
DE TOURBE.





FIGURE 3. DIVERSITÉ DES MILIEUX SECONDAIRES





Profil à travers une tourbière partiellement exploitée (voir aussi fig. 1).

a sous-sol minéral imperméable
 b strate initiale de vase putride
 c tourbe de roseaux et de laïches
 d tourbe de forêt marécageuse
 e tourbe de haut-marais

1 prairie de fauche, champ cultivé
 2 embroussaillage, reboisement
 3 étang d'excavation en voie d'atterrissement
 4 arête ou mur d'exploitation de la tourbe
 5 parcelle de haut-marais fortement asséchée et dégradée en lande
 6 surface raclée de sa végétation en vue de l'exploitation de la tourbe, et entailles de drainage
 7 régénération d'une surface jadis exploitée
 8 vieille cabane de tourbiers
 9 prairie à litière en friche avec fossés de drainage
 10 conduites de drainage souterraines

FIGURE 4. MODIFICATIONS DE LA TOPOGRAPHIE ET DES HABITATS SUITE À L'EXTRACTION DE LA TOURBE (SELON GRÜNIG ET AL. 1986)

1.5. LANDES ET FACIÈS: STADES INITIAUX DE LA RÉGÉNÉRATION

1.5.1. INTÉRÊT DES MILIEUX SECONDAIRES NON BOISÉS

Avant de pouvoir extraire de la tourbe, les tourbiers commençaient par déboiser une surface de marais et y entailler un certain nombre de rigoles destinées au drainage des couches de tourbe superficielles. Cette préparation du terrain procédait par étapes d'au moins quelques ares et se faisait suffisamment à l'avance pour pouvoir toujours extraire de la tourbe à partir d'un terrain aussi bien drainé que possible.

La surface déboisée et drainée servait en outre, dans le cas des exploitations manuelles de tourbe de chauffage, de lieu d'entreposage temporaire et de séchage des briquettes, avant que celles-ci ne soient empilées pour former les "mailles" caractéristiques de ce type d'exploitation.

Ultime étape avant l'extraction de tourbe, la surface du marais était arasée afin d'en enlever la couche très meuble, parcourue par d'innombrables racines et inutilisable par le tourbier. Cette couche de tourbe, de racines et de plantes, la "Bunkerde" des auteurs allemands (Poschlod 1989), était le plus souvent rejetée dans l'ancienne fosse (Joray 1942, Michel 1978, Richard 1990) où elle contribuait à la régénération du marais.

Toutes les surfaces préparées de la sorte n'ont pas été exploitées. Les tourbiers ont ainsi laissé derrière eux une multitude de landes et de faciès plus ou moins drainés et arasés. Or, en dehors des fosses d'exploitation où la régénération de groupements végétaux plus ou moins proches de ceux du haut-marais d'origine est connue (Royer *et al.* 1978, Bertram 1988, Lütt 1992), ce sont ces landes et ces divers faciès qui constituent les stades initiaux à partir desquels la régénération des sphaignes peut éventuellement se produire.

1.5.2. VERS UNE NOUVELLE APPROCHE DES "LANDES DE DÉGRADATION"

Au-delà de l'aspect commode qui consiste à rassembler tous ces groupements végétaux sous le terme de "lande de dégradation" (Matthey 1964, Geiger 1980) un tel usage se révèle erroné dans bien des cas. Selon Delpéch, Dume & Galmiche (1985), la lande est un groupement végétal caractérisé par la dominance de chaméphytes. Dès lors, il est injustifié de qualifier de "lande" des groupements paucispécifiques dominés par des herbacées cespitueuses, telles *Trichophorum caespitosum* ou *Eriophorum vaginatum* par exemple. Dans de tels cas, le terme de "faciès" est plus approprié.

En regroupant nombre d'observations personnelles, notamment sur la réapparition de sphaignes dans divers habitats secondaires, nous en sommes venus à définir, en collaboration avec des zoologues, un certain nombre de types de milieux aux caractéristiques écologiques distinctes (Grosvernier, Matthey & Mulhauser 1993). Cependant, une intégration des mousses et des lichens, déterminés à l'espèce, serait indispensable à une meilleure description des faciès et des landes secondaires. Feldmeyer-Christe (1990) présente par exemple, pour les Franches-Montagnes,

quelques descriptions de landes et de faciès allant dans ce sens. Mais une synthèse détaillée sur l'ensemble de l'arc jurassien fait encore défaut.

Mulhauser (1989), travaillant sur les populations d'arthropodes épigés des milieux secondaires non boisés, a soulevé les difficultés rencontrées pour caractériser ces milieux. Leur cortège floristique est fortement appauvri et il est en outre souvent difficile de juger de l'influence respective, sur la composition actuelle des biocénoses caractérisant ces milieux, des conditions abiotiques ou de la présence des espèces lors de la recolonisation de surfaces mises à nu. Une biocénose donnée peut en effet être une résultante des divers facteurs écologiques biotiques et abiotiques qui conditionnent l'existence des êtres vivants en un lieu. Mais elle peut tout aussi bien être due pour une bonne part au hasard de la dissémination des espèces colonisatrices de tourbe nue, les premières arrivées occupant rapidement toute la place (Hester, Miles & Gimingham 1991). Il s'agit là d'une composante historique qui peut aussi, en plus des variables biotiques ou abiotiques, contribuer à l'explication de la genèse des biocénoses. A ce propos, des espèces comme *Trichophorum caespitosum* ou *Eriophorum vaginatum* peuvent jouer un rôle fondamental (Gartner, Chapin III & Shaver 1986, Wein 1973, Wein & MacLean 1973).

Quant à la qualification "de dégradation" elle est à notre avis tout aussi sujette à caution. Par comparaison avec les groupements préservés du haut-marais, une lande, même au sens propre du terme, peut effectivement apparaître à l'observateur comme un stade de dégradation. Toutefois, ce jugement de valeur subjectif sied mal à une démarche écologique, et la notion de dégradation perd de sa signification au fur et à mesure que les milieux secondaires évoluent. Kelm & Wegner (1988) ont par exemple montré le rôle vital que pouvait jouer des landes secondaires dans le cycle annuel de certaines espèces de papillons. Mulhauser (1989) a décrit diverses communautés d'arthropodes épigés, dont certaines étroitement liées à des faciès secondaires bien particuliers et a priori de peu d'intérêt du point de vue botanique.

Dès lors, comment parler encore d'une lande de dégradation lorsque les sphaignes font leur réapparition à la faveur de niches apparemment moins défavorables? Que dire de l'établissement d'un nouvel équilibre écologique et d'une nouvelle dynamique évolutive après l'arrêt des interventions humaines? N'assistons-nous pas au contraire à une nouvelle aggrégation, à une restructuration de l'écosystème, voire à une régénération? Et quel "truc" les sphaignes ont-elles trouvé pour échapper aux trop fortes et néfastes fluctuations microclimatiques des champs de tourbe nue? Jusqu'à quel point sont-elles effectivement sensibles aux apports d'éléments nutritifs, notamment d'azote, libérés par la minéralisation de la tourbe, elle-même favorisée par le drainage et le microclimat (Wicky 1988)? D'où viennent ces sphaignes qui apparaissent au détour d'une touffe d'*Eriophorum vaginatum* ou flottent, comme portées et maintenues à la surface, sur un lacis de stolons et de feuilles de *Carex rostrata* dans une ancienne fosse de tourbage?

Ce sont autant de questions qui ont motivé notre travail et en constituent la trame. Il s'est agit pour nous essentiellement de comprendre quels étaient les différents processus qui ont permis la restauration spontanée de communautés végétales caractéristiques du haut-marais (*Sphagnion magellanicum*) à partir de situations aussi diversifiées et souvent *a priori* défavorables.

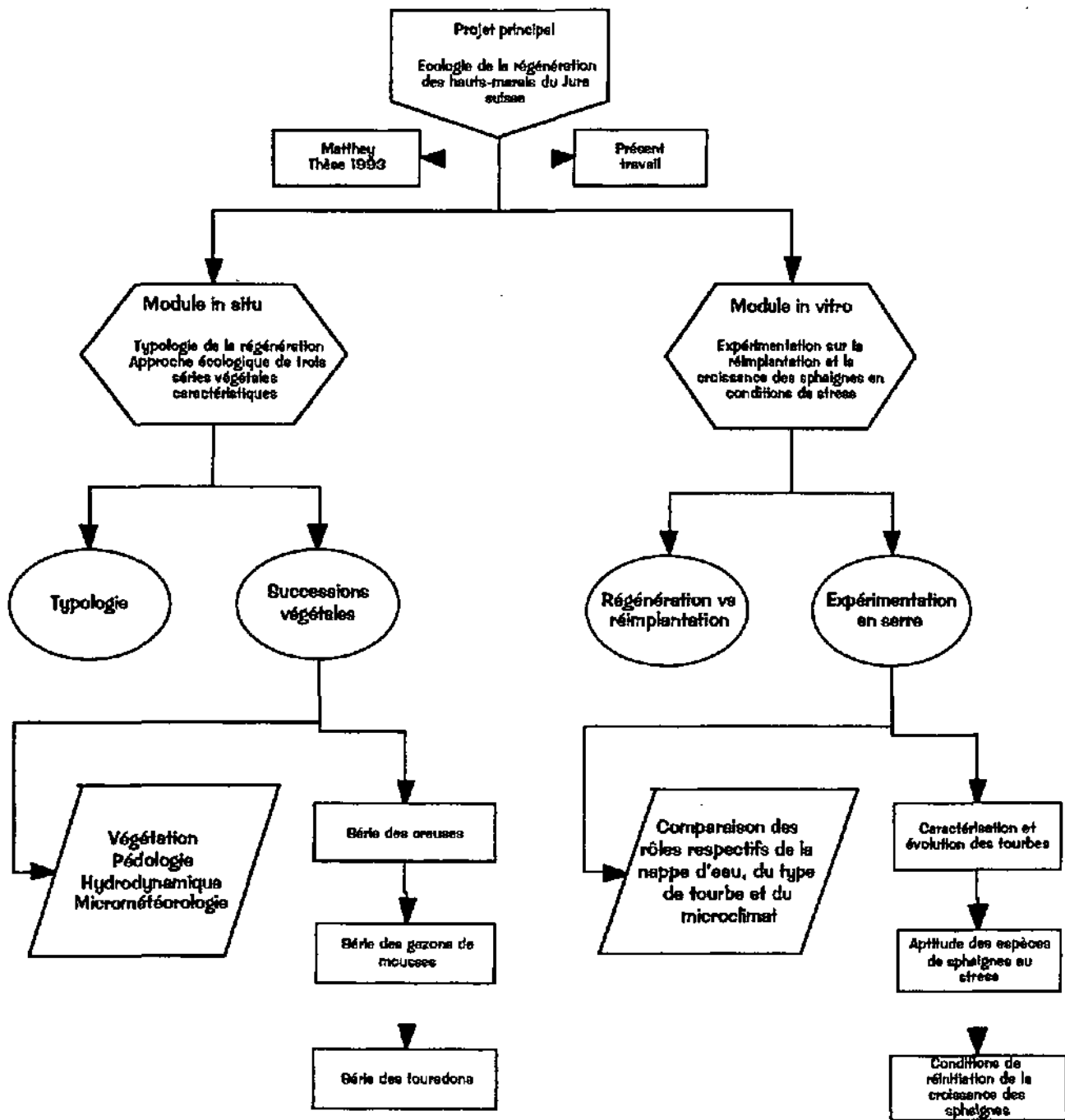


FIGURE 5. ORGANIGRAMME DES DEUX AXES DE RECHERCHE DU PROJET

2. HYPOTHÈSES DE TRAVAIL

2.1. D'UNE TYPOLOGIE DES STATIONS DE RÉGÉNÉRATION AUX HYPOTHÈSES DE TRAVAIL

Notre travail s'insère dans le cadre plus large d'un projet de recherche (FNRS n°31-9435.88) articulé autour de deux axes principaux (figure 5), après une première approche destinée à cerner la diversité des situations où une réapparition de sphaignes pouvait être observée après exploitation de tourbe.

De la typologie des stations de régénération (au sens défini précédemment) issue de cette première étape sont nées les principales hypothèses de travail qui ont déterminé le déroulement des deux axes de recherches. Bien que faisant l'objet d'une analyse séparée (Matthey 1996), un bref aperçu des principales réflexions liées à cette typologie permettra d'expliquer les choix qui ont été opérés par la suite.

En 1989, nous avons parcouru la quasi totalité des hauts-marais jurassiens qui, selon les données de l'inventaire (Grünig *et al.* 1984) comprennent des surfaces secondaires suite à une exploitation de la tourbe. Nous n'avons pris en considération pour nos observations que des surfaces où il était indubitable que de la tourbe y avait été extraite, et que par conséquent le tapis végétal avait été entièrement détruit, au moins par raclage superficiel. En présence de murs d'exploitation marquant une différence de niveau topographique, une telle distinction ne posait évidemment aucun problème. Dans d'autres cas, nous avons dû avoir recours soit à la littérature et aux photographies aériennes, soit au contact personnel avec d'autres chercheurs ou éventuellement avec les exploitants de tourbe eux-mêmes pour confirmer le fait que le tapis végétal avait bien été détruit à une certaine époque. Dans le doute, les surfaces indéterminées ont été laissées de côté. Des surfaces retenues, seules celles où des sphaignes étaient présentes, même en quantité très faibles, ont fait l'objet d'une description détaillée sur la base d'un protocole préétabli, qui a par la suite servi à une évaluation chiffrée des stations de régénération dans le Jura (Matthey 1996).

D'emblée, nous avons décidé de ne nous concentrer que sur les surfaces non boisées, celles-là mêmes qui représenteraient les conditions initiales de la régénération des sphaignes. Nous avons en effet admis que les milieux boisés avaient déjà subi, pour la plupart, une évolution trop importante depuis l'abandon des exploitations de tourbe, et qu'ils s'écartaient par conséquent beaucoup trop des conditions initiales. Dans de tels cas, il est le plus souvent impossible de déterminer dans quelles conditions les sphaignes se sont réimplantées. Sont-elles apparues avant les arbres, en même temps que ces derniers, ou, au contraire, ont-elles profité du couvert arborescent et des modifications microclimatiques qui n'ont pas manqué de se produire? Avant de pouvoir discuter de tels problèmes, il nous paraissait par conséquent important de cerner en premier lieu les conditions initiales de réimplantation des sphaignes dans des milieux ouverts. En ce sens, le fait que des exploitations de tourbe étaient encore actives en plusieurs endroits du Jura nous assurait de rencontrer une diversité relativement étendue de stations, et notamment encore des stades ayant été exploités très récemment.

L'exploitation de tourbe dans nos régions n'a jamais suivi de plan particulier et a plutôt été menée de façon quelque peu anarchique, au hasard de la répartition des très nombreuses parcelles et des différents besoins des exploitants. En fonction de la durée écoulée depuis l'abandon des exploitations et des caractéristiques topographiques qui déterminent en grande partie la circulation de l'eau, il est possible d'observer toutes sortes de stades de recolonisation, de la tourbe nue elle-même jusqu'à un tapis de sphaignes entièrement cicatrisé, où s'individualisent des buttes, en passant par les mosaïques les plus diverses.

Au gré de nos observations, nous nous sommes attachés à rechercher et à dégager rétrospectivement (analyse synchronique) des tendances évolutives, qui puissent exprimer des successions végétales à partir de stades pionniers jusqu'à des groupements plus ou moins proches de la végétation naturelle d'un haut-marais. Trois observations fondamentales sont à la base du concept de recherche tel qu'il a été formulé par la suite:

- 1° Comme Wicky (1988) l'a décrit pour les tourbières du canton de Fribourg, nous avons rencontré dans le Jura des stades de recolonisation de la tourbe nue où se développait un tapis lâche et irrégulier de *Polytrichum alpestre* (figure 6). Mais, sur la même parcelle, raclée une dernière fois dans les années 1944-45 (Geiger 1980), nous avons également pu observer la présence de sphaignes dans les zones à plus forte densité de polytrics. L'analyse d'un profil de sol en un lieu où les sphaignes atteignaient 100% de recouvrement, a confirmé qu'il s'agissait bien d'une succession puisque, sous le tapis de sphaignes de 5 à 10 cm d'épaisseur, était conservée une couche de 5 cm de *Polytrichum alpestre* à l'état subfossile (Matthey 1996).
- 2° Parmi les types de végétation pionnière les plus courants sur tourbe nue, figurent en bonne place des stades souvent monospécifique à *Eriophorum vaginatum*. Le fort pouvoir colonisateur et la résistance de cette espèce ont été relevés respectivement par Wein & MacLean (1973) et Schumacker & de Zuttere (1980) et en font un pionnier par excellence. Or, sous l'abondante couronne de litière encore attachée à la souche de chaque touradon, il nous est arrivé régulièrement de trouver... des sphaignes (figure 7)! Et lorsque les touradons étaient suffisamment proches les uns des autres, les petits coussinets de sphaignes, par coalescence, avaient recouvert tout le terrain entre les touradons. Enfin, dans certain cas, le tapis de sphaignes avait fini par atteindre le sommet des touradons et par les recouvrir entièrement.
- 3° Dans une fosse d'exploitation, avec une surface d'eau libre d'une profondeur approximative d'un mètre, seules quelques rares mousses s'accrochaient aux parois qui étaient verticales sur trois côtés de la fosse. Sur le quatrième côté, en pente douce, des souches de *Carex rostrata* avaient pris pied et laissaient flotter à la surface de l'eau plusieurs stolons et feuilles couchées, sur lesquels reposaient des sphaignes par bouquets isolés (figure 8). Ailleurs, sur le tapis uniforme de *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* qui avait entièrement envahi une fosse d'exploitation, s'individualisaient des buttes à *Sphagnum magellanicum*, avec *Vaccinium oxycoccus* et *Andromeda polifolia*. Enfin, dans les stades les plus évolués, le groupement correspondait à un *Sphagnetum magellanicum* typique, avec cependant un peuplement de bouleaux (*Betula* sp) en lieu et place du pin (*Pinus mugo*). Nous retrouvons ainsi un même type de succession que ceux décrits par Royer et al. (1980) dans le Jura français.

FIGURE 6.



UN COLONISATEUR DE LA TOURBE
NUÉ: POLYTRICHUM ALPESTRE. ET
LES SPHAIGNES RÉAPPARAISSENT.



FIGURE 7.

UNE AUTRE PIONNIÈRE DE LA TOURBE
NUÉ: ERIOPHORUM VAGINATUM.

ET LES SPHAIGNES, CACHÉES SOUS LE
FEUILLAGE.





UNE FOSSE DE TOURBAGE À L'ABANDON.

FIGURE 8.



LES PLANTES AQUATIQUES, QUI ENVAHISSENT LES EAUX PEU PROFONDES, OFFRENT UN SUPPORT DE FLOTTAISON AUX SPHAINES.

Ces trois modèles de succession ont été confirmés par une étude stratigraphique des communautés de rhizopodes (Buttler *et al.* 1996). A partir de ces trois modèles, les deux axes de recherches allaient se différencier, pour envisager chacun un aspect complémentaire de la restauration des sphaignes dans les conditions décrites précédemment.

D'une part, il s'agissait de procéder à une description (étude exploratoire par approche inductive) des différentes composantes formant les stades différenciés au sein de chaque succession (végétation, tourbe, hydrochimie et hydrophysique, microclimat), afin de fournir les éléments explicatifs hypothétiques nécessaires à la compréhension des facteurs ayant contribué à l'installation puis au développement des sphaignes. Matthey (1996) a ainsi exploré aussi bien une voie terrestre (paludification) qu'aquatique (atterrissement) de la restauration des communautés végétales caractéristiques du haut-marais.

D'autre part, en parallèle à la levée des informations de terrain, un certain nombre d'expériences en serre et *in situ* allaient être conduites, de façon à vérifier, dans un environnement semi-contrôlé, les principales hypothèses émises quant aux facteurs prépondérants permettant l'installation des sphaignes dans des situations pionnières (approche déductive). Les phénomènes d'atterrissement de fosses d'exploitation ont déjà été l'objet de plusieurs études, aussi bien dans le Jura (Royer *et al.* 1978) qu'ailleurs en Europe (Bertram 1988, Jortay & Schumacker 1989, Lütt 1992). C'est par conséquent sur les conditions initiales de la paludification de différents stades pionniers sur tourbe nue que nous nous sommes concentrés, et plus particulièrement sur l'expérimentation de la réapparition et de la croissance des sphaignes dans différentes conditions écologiques considérées *a priori* comme défavorables.

2.2. HYPOTHÈSES DE TRAVAIL ET DÉROULEMENT DE LA RECHERCHE

En fonction de ce qui précède, notre recherche a été conçue en plusieurs étapes qui sont brièvement définies ci-après.

2.2.1. RÉGÉNÉRATION OU RÉIMPLANTATION ? UNE QUESTION PRÉLIMINAIRE FONDAMENTALE

Avant de mener à bien des expériences sur la croissance des sphaignes dans différents milieux, il fallait distinguer deux phénomènes pouvant aboutir à la réapparition de sphaignes dans un milieu perturbé: régénération à partir de restes végétatifs ou de spores contenues dans la tourbe, ou réimplantation à partir de diaspores en provenance de milieux avoisinants. La manière d'envisager la suite des expériences dépendait en effet d'une réponse adéquate à cette question.

La première expérience (Livre deuxième) a par conséquent servi à vérifier les résultats de Clymo & Duckett (1986) quant au potentiel de régénération spontanée des tourbes. A la différence des auteurs précités, nous avons cependant concentré nos recherches sur des tourbes qui ont été perturbées par l'exploitation, et non pas seulement sur des tourbes de milieux primaires. L'hypothèse à l'origine de cette expérience était que la réapparition de sphaignes sur des sites où la tourbe avait été

exploitée sur plus de 30 à 40 cm de profondeur ne pouvait pas être une régénération mais bel et bien une réimplantation à partir de milieux réservoirs avoisinants (voir par exemple les expériences de dissémination de diaspores de Poschlod, 1990).

2.2.2. LA PALUDIFICATION: QUAND LES SPHAIGNES S'ÉMANCIPENT DE L'EAU

Plusieurs facteurs sont susceptibles de contribuer au succès d'une réapparition de sphaignes dans des situations drainées, sans nappe d'eau permanente dans le sol. Suite à nos travaux précédents (Gobat *et al.* 1986, Gobat *et al.* 1991) et aux observations de terrain qui sont à la base de la présente recherche (Grosvernier, Matthey & Buttler 1995), nous avons considéré les facteurs suivants comme potentiellement importants:

- des facteurs abiotiques:
 - les propriétés physico-chimiques des tourbes;
 - le microclimat à l'échelle et au niveau des sphaignes;
- des facteurs biotiques, liés à l'autoécologie des différentes espèces de sphaignes.

Nous avons ainsi cherché à vérifier les hypothèses suivantes:

- **Toutes les espèces de sphaignes ne sont pas aussi aptes les unes que les autres à se réimplanter sur des surfaces de tourbe exploitées.** Leur sensibilité respective aux facteurs édaphiques et hydrologiques les rendent plus ou moins vulnérables au stress imposé par des conditions écologiques perturbées par l'action de l'homme (assèchement, minéralisation de la tourbe).
- **Les facteurs édaphiques, tels que les teneurs en différents éléments nutritifs ou les propriétés physiques qui influencent la circulation ou la rétention de l'eau, conditionnent le succès de la réimplantation des sphaignes sur des surfaces de tourbe nue.** Dans la très grande diversité des situations secondaires que l'on rencontre après l'arrêt des extractions de tourbe, notamment en fonction de l'épaisseur de tourbe extraite, du degré d'évolution de la tourbe, ainsi que de l'intensité du drainage, il doit exister une ou des combinaisons de propriétés édaphiques qui sont plus favorables que d'autres à la recolonisation par les sphaignes.
- ***S.recurvum var. mucronatum* est l'espèce la mieux adaptées à initier les successions de paludification** décrites par Matthey (1996) grâce à des caractéristiques vitales particulières qui lui permettent, contrairement à d'autres espèces, de développer une stratégie de recolonisation efficace.
- **Le microclimat créé par des plantes vasculaires, comme *Eriophorum vaginatum* ou des chaméphytes, favorise la recolonisation et la croissance de *S.recurvum var. mucronatum* même dans des situations hydrologiquement très perturbées.**

Les hypothèses ont été testées à l'aide de deux expériences menées *in vitro*, dans une serre installée au jardin botanique de l'Université de Neuchâtel. Le dispositif

d'expérimentation mis en place (Livre troisième, chapitre I) a servi en 1990 et en 1991 pour mener à bien les expériences.

L'ÉVOLUTION DES PROPRIÉTÉS DES TOURBES EN SERRE

Les propriétés physico-chimiques des tourbes issues des différents stades laissés à l'abandon après exploitation de la tourbe ont été caractérisées et comparées à celles des tourbes d'un haut-marais intact (Livre troisième, chapitre II). Leur évolution durant les deux ans d'expérimentation en serre a également été étudiée et discutée par rapport à l'influence du drainage et à la vitesse des phénomènes en jeu. Les résultats obtenus ont servi à l'interprétation des différences de croissance des sphaignes.

LES ESPÈCES LES MIEUX ADAPTÉES AU STRESS

Une première expérience de culture de sphaignes a permis d'évaluer les influences respectives du type de tourbe et de la hauteur de la nappe d'eau sur la croissance de trois espèces de sphaignes différentes (Livre troisième, chapitre III). Elle a permis de caractériser les trois espèces en fonction de leurs aptitudes respectives à jouer le rôle de pionnières dans l'initiation de successions végétales menant à la restauration des communautés végétales de haut-marais.

LES FACTEURS-CLÉS DES STADES PIONNIERS

Sur la base des résultats ainsi obtenus, une seconde expérience a alors permis de tester les hypothèses de travail quant à la croissance des sphaignes en conditions de stress en combinant factoriellement types de tourbes, hauteur de la nappe d'eau et microclimats différents (Livre troisième, chapitre IV).

2.2.3. SYNTHÈSE ET RETOUR AUX CONDITIONS DE TERRAIN

En parallèle aux expériences en serre, d'autres expériences ont été effectuées *in situ*. La croissance des sphaignes a été mesurée sur le terrain en 1991 et en 1992, dans différentes situations représentant des combinaisons de conditions testées en serre et dans des fosses expérimentales. Les résultats obtenus, trop fragmentaires, n'ont pas permis une exploitation suffisamment rigoureuse. Ils ont néanmoins fourni une base de discussion utile à la comparaison entre les conditions de croissance dans un environnement contrôlé (en serre) et dans les conditions naturelles.

La synthèse a ainsi débouché sur une mise en évidence de l'importance des facteurs biotiques dans l'initiation des successions de restauration du haut-marais et du rôle actif que prennent les sphaignes dans le pilotage de ces successions.

Livre deuxième

RÉGÉNÉRATION VS RÉIMPLANTATION DE SPHAIGNES SUR TOURBES ANCIENNEMENT EXPLOITÉES

RÉSUMÉ

- 1) *La régénération des sphaignes a été testée sur des carottes de tourbe de différentes provenances, découpées en tranches circulaires et placées en serre dans une atmosphère saturée.*
- 2) *L'expérience a porté sur des tourbes provenant de sites qui ont fait l'objet de perturbations plus ou moins profondes, à savoir: défrichement et raclage superficiel; exploitation de la tourbe sur plus d'un mètre d'épaisseur; transformation en prairie après abandon de l'exploitation de tourbe. Une station témoin a en outre été choisie dans une pinède intacte, milieu d'origine des autres stations étudiées.*
- 3) *La régénération de sphaignes ne s'est produite que sur les tourbes des stations où des sphaignes vivantes étaient présentes. Les sphaignes ne sont en outre apparues en grand nombre que sur les tourbes des deux stations où un tapis continu de sphaignes s'était développé suite à une régénération. Les tourbes prélevées dans les stations équivalentes à ces dernières, éloignées de quelques mètres seulement, mais sans sphaignes en surface, n'ont pas donné lieu à une régénération de sphaignes.*
- 4) *La régénération de sphaignes, n'a pas été observée au-delà de 25 cm de profondeur.*
- 5) *Ces résultats suggèrent que là où le tapis végétal a été détruit par l'exploitation même superficielle de la tourbe, y compris la couche de sphaignes brunes apparemment mortes, la régénération des sphaignes telle qu'observée sur le terrain doit être le fait d'une réimplantation plutôt que d'une régénération intrinsèque à partir d'une banque de diaspores.*
- 6) *Parmi les facteurs écologiques qui conditionnent la réimplantation de sphaignes dans un milieu perturbé, les rôles respectifs du type de tourbe, du microclimat stationnel et de la présence d'autres espèces végétales (mousses ou plantes supérieures) sont discutés.*

1. Introduction

La régénération des sphaignes et des mousses édificatrices de tourbe a fait l'objet de peu de travaux, bien qu'elle soit connue depuis la fin du siècle passé (revue bibliographique chez Poschlod, 1989). La plupart des recherches ont porté avant tout sur les cycles évolutifs, notamment l'alternance entre buttes et gouilles sur le haut-marais. Les thèmes abordés concernaient soit la dynamique actuelle de la végétation (Bertram 1988; Jortay & Schumacker 1989; Lütt 1992; Matthey 1964; Royer *et al.* 1978), soit l'observation de macrorestes permettant de retracer la succession des divers groupements de sphaignes (Grosse-Brauckmann 1972 et 1974; Janssens 1983; Svensson 1988).

L'étude des macrofossiles a ainsi permis de mettre en évidence la très bonne conservation des restes de sphaignes dans les tourbes, au point que beaucoup d'espèces en restent parfaitement identifiables (Dinel, Larouche & Lévesque 1983; Grosse-Brauckmann 1975). Johnson, Damman et Malmer (1990) ont même montré que *Sphagnum fuscum* par exemple pouvait être conservé totalement intact jusqu'à plus de 25 cm de profondeur dans une butte d'un haut-marais en Suède méridionale.

Ce n'est toutefois que récemment, que l'on s'est intéressé aux potentialités de régénération des sphaignes et à leur morphogenèse. Ainsi, Clymo & Duckett (1986) ont-ils démontré que des fragments de sphaignes "brunes", apparemment mortes, étaient capables de régénérer à partir de tourbes prélevées en milieu intact jusqu'à 30 cm de profondeur et placées plusieurs mois dans une atmosphère humide saturée. La régénération peut se produire par innovation de nouveaux individus à partir de toutes les parties d'une plante, entière ou fragmentée, à l'exclusion des feuilles. Bien qu'ayant aussi observé des protonema (filament à rhizoïdes, précédant la formation de feuilles), les auteurs n'ont cependant pas pu conclure quant à l'origine générative ou végétative de ces derniers.

S'appuyant sur ces observations et sur différentes mentions dans la littérature, Poschlod & Pfadenhauer (1989) et Poschlod & Schrag (1990) se sont inspirés des expériences de Clymo & Duckett (1986) pour vérifier systématiquement les potentialités régénératives de neuf espèces de sphaignes et de 6 espèces d'autres mousses sur un milieu neutre, dans une chambre climatisée. Les résultats de leurs recherches les ont amenés à considérer le rôle fondamental que peuvent jouer les fragments de mousses en tant que diaspores dans la dissémination des différentes espèces. Ce rôle est d'autant plus important si l'on songe au fait que beaucoup d'espèces, en particulier les sphaignes, ne se reproduisent pratiquement pas par voie sexuée en conditions naturelles (During 1979; Poschlod & Pfadenhauer 1989; Poschlod & Schrag 1990; Pujos 1994).

Dans ce contexte, le but de notre propre travail était de déterminer l'origine des sphaignes qui, dans le Jura suisse, recolonisent des surfaces de tourbes anciennement exploitées, situations non abordées dans les travaux de Clymo & Duckett (1986). S'agit-il en effet d'une régénération intrinsèque à partir de macrorestes végétatifs (ou de spores) conservés dans la tourbe en place? Ou s'agit-il au contraire d'une réimplantation de sphaignes par diaspores anémochores ou hydrochores (voir à ce propos Poschlod 1990) en provenance de milieux avoisinants?

Nous avons ainsi repris la méthodologie développée par Clymo & Duckett (1986) en l'appliquant à des échantillons de tourbe prélevés dans des sites ayant fait l'objet d'une exploitation de tourbe et, aujourd'hui, soit laissés à l'abandon, soit transformés en prairies. En fonction des résultats des auteurs précités, de tels sites devaient a priori ne pas donner lieu à une régénération de sphaignes, la tourbe ayant été exploitée sur plus de 30 cm de profondeur. La confirmation de ces observations sur les sites étudiés dans le présent travail a eu des conséquences fondamentales sur les recherches entreprises par la suite.

2. Matériel et méthodes

2. 1. SITES ÉTUDIÉS

Six carottes de tourbe ont été prélevées dans deux sites différents. Quatre d'entre elles (PO1 à PO4) proviennent de la tourbière des Pontins sur St-Imier (canton de Berne). Le haut-marais est situé à une altitude moyenne de 1095m. Selon les données de l'Atlas hydrologique de Suisse (IGUB 1992), les précipitations annuelles moyennes corrigées (années 1951 - 1980) oscillent entre 1600 à 2000 mm (1648 mm à Mt-Soleil, une station distante de 3 km sur la chaîne de montagnes voisine). Selon les niveaux thermiques de Suisse (Schreiber 1977), la température moyenne annuelle atteint tout juste 4-5°C, et la période de végétation 135 à 150 jours. Buttler, Cornali & Richard (1983) ont publié une étude détaillée du site. Les indications très précises fournies par ces auteurs quant à l'écologie et l'historique de ce haut-marais, à l'origine ombrotrophe, nous ont permis de sélectionner des stations de prélèvements adaptées aux buts recherchés:

- La station PO1 (figure 9), un *Sphagnetum magellanici* peuplé de pins chétifs et clairsemés (coord. 565.850/219.675), est avant tout destinée à fournir des valeurs de références, dans la mesure où elle n'a jamais fait l'objet d'une exploitation de la tourbe ni d'un drainage. Tous les milieux, à l'exception de PO1, sont en effet des faciès secondaires, apparus après exploitation de la tourbe dans un *Sphagnetum magellanici* plus ou moins boisé.
- Les stations PO2 et PO3 (figure 11) proviennent d'une zone exploitée durant la seconde guerre mondiale (coord. 565.975/219.750), tandis que l'exploitation de la station PO4 (coord. 566.075/219.875) date de la première guerre mondiale.

Deux autres carottes (CA1 et CA2; figure 12) ont été prélevées dans la tourbière du Cachot (Vallée de la Brévine, canton de Neuchâtel, coord. 541.100/206.350). L'altitude moyenne du site s'élève à 1050m. Une description de la végétation et de l'hydrologie de la tourbière a été fournie par Matthey (1964, 1971). Les précipitations annuelles moyennes corrigées (années 1951 - 1980) pour la station de la Brévine, distante de 5 km dans la même vallée, s'élèvent à 1680 mm (IGUB 1992). Le haut-marais du Cachot se trouve en outre au même niveau thermique de Suisse (Schreiber 1977) que celui des Pontins. Les deux sites sont donc comparables du point de vue du climat local. Grâce au travail de Geiger (1980), deux stations de prélèvement ont pu être sélectionnées sur une surface ayant fait l'objet d'un défrichement et d'un raclage de toute la végétation, dans les années 1944-1945, laissant la tourbe à nu. La mise à nu de cette surface est donc contemporaine à l'exploitation de la tourbe des stations PO2 et PO3 des Pontins.

Au vu de cette dernière observation, et en fonction du climat similaire dont bénéficient les deux sites des Pontins (PO) et du Cachot (CA), les tourbes étudiées dans le présent travail proviennent donc de situations tout à fait comparables. Seule la station (PO4) fait exception, dans la mesure où l'exploitation de la tourbe remonte à la première guerre mondiale (Buttler *et al.* 1983). Par contre, les épaisseurs de

tourbe prélevées varient d'une station à l'autre: 10 à 20 cm pour les stations CA1 et CA2, 20 à 80 cm pour les stations PO2 et PO3, et quelques mètres pour la station PO4 (figure 13).

Les 6 profils étudiés dans le présent travail, complété par le profil BELL (figure 10), illustrent l'intensité croissante de l'influence actuelle des perturbations liées à l'exploitation de la tourbe: un milieu intact (PO1) et un milieu régénéré proche des milieux intacts (BELL); des milieux défrichés, drainés superficiellement et raclés sur une faible profondeur (CA1 et CA2); des milieux où l'extraction de la tourbe s'est faite sur une grande profondeur (PO2 et PO3); un milieu à forte exploitation de tourbe et transformé par la suite en prairie (PO4).

Les données sur la végétation actuelle de chaque station de prélèvement et de son environnement respectif immédiat sont reportées dans le tableau 1. A titre de comparaison avec le type de milieux dans lesquels Clymo & Duckett (1986) avaient récolté leurs propres échantillons, nous avons inclut dans ce tableau une station (BELL) décrite par Matthey (1996) et relevée dans un marais tremblant à *Sphagnum angustifolium* de la tourbière de Bellelay (coord. 579.650/233.850). Le haut-marais de Bellelay (canton de Berne), est situé à une altitude légèrement inférieure aux deux autres sites, soit à 930m. Les précipitations annuelles moyennes corrigées y sont également un peu moins importantes, avec 1523 mm pour la période 1951-1980 (Atlas hydrologique de la Suisse, IGUB 1992). La température moyenne annuelle y est de 5-6°C et la période de végétation de 150 à 165 jours (Schreiber 1977).

Stations	Type de végétation	
	des stations	des environs
BELL	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Potentilla palustris</i> , <i>Eriophorum angustifolium</i>	<i>Caricion lasiocarpae</i>
PO 1	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>S. magellanicum</i> , <i>S. rubellum</i> , <i>Vaccinium oxycoccos</i> , <i>Calluna vulgaris</i>	<i>Sphagnion magellanicum</i> à <i>Pinus mugo</i>
CA 1	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>S. rubellum</i> , <i>Polytrichum alpestre</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Vaccinium oxycoccos</i>	<i>Sphagnum</i> div. sp., <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Molinia caerulea</i>
CA 2	<i>Polytrichum alpestre</i>	Tourbe nue et <i>Polytrichum alpestre</i> , <i>Trichophorum caespitosum</i> , <i>Calluna vulgaris</i>
PO 2	<i>Sphagnum angustifolium</i>	<i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Betula</i> sp, autres mousses
PO 3	Tourbe nue	<i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Betula</i> sp et tourbe nue
PO 4	<i>Poaceae</i> , <i>Cyperaceae</i> div. sp	<i>Calthion</i>

TABLEAU ERREUR! ARGUMENT DE COMMUTATEUR INCONNU.. VÉGÉTATION DES STATIONS ET DE LEURS ENVIRONS IMMÉDIATS



FIGURE 9. *SPHAGNETUM MAGELLANICI* À *PINUS MUGO* (STATION PO1)



FIGURE 10. *CARICION LASIOCARPAE* DANS UNE ANCIENNE FOSSE DE TOURBAGE (STATION BELL).



FIGURE 11. FACIÈS À ERIOPHORUM VAGINATUM ET SPHAIGNES À L'ARRIÈRE-PLAN (STATION PO2), FACIÈS À ERIOPHORUM VAGINATUM ET TOURBE NUE AU PREMIER PLAN (STATION PO3).



FIGURE 12. SPHAGNETUM MAGELLANICI RÉGÉNÉRÉ À L'ARRIÈRE-PLAN (STATION CA1) ET FACIÈS À POLYTRICHUM ALPESTRE SUR LA DROITE (STATION CA2).

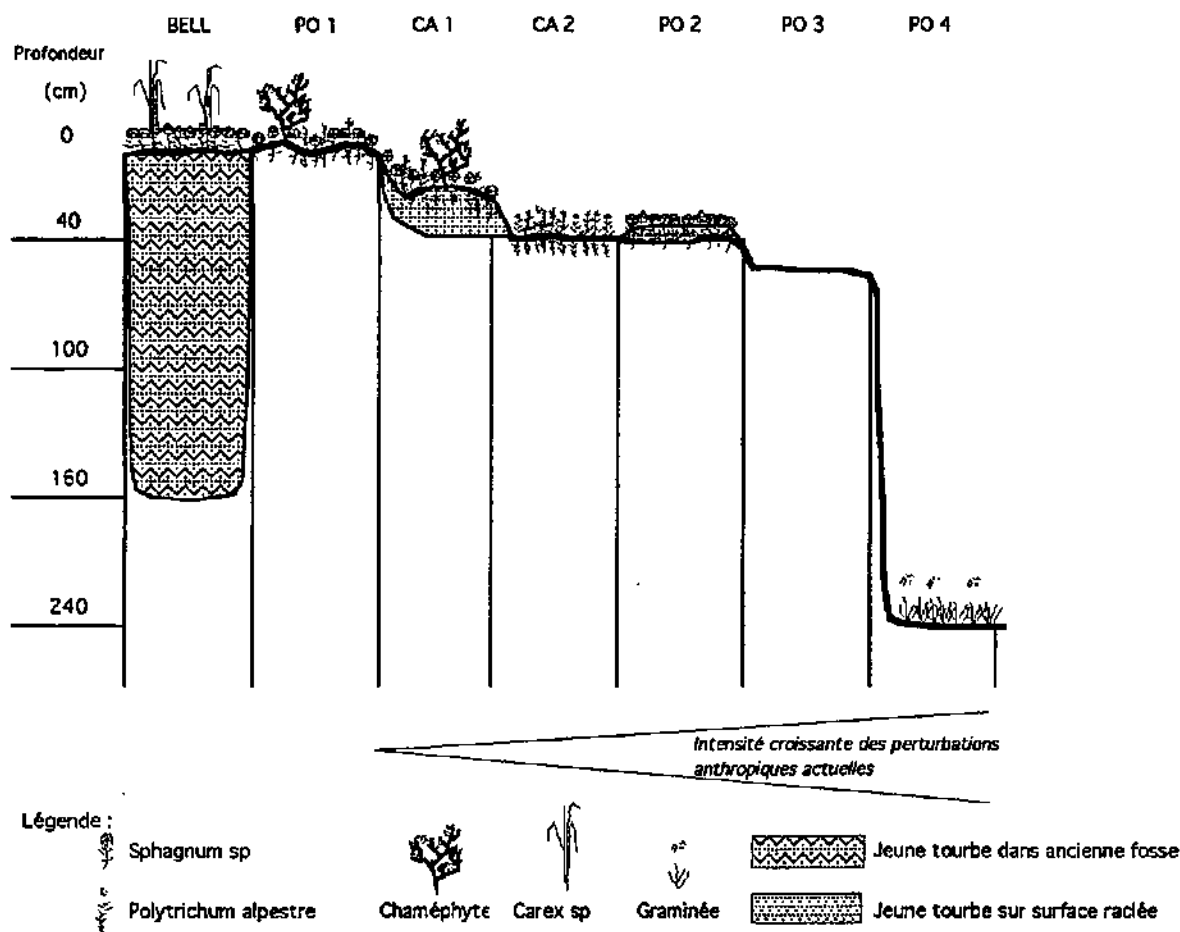


FIGURE 13. REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES DIFFÉRENTES SITUATIONS ÉTUDIÉES ET DE LEUR POSITION TOPOGRAPHIQUE RELATIVE

2. 2. PRÉLÈVEMENT DES ÉCHANTILLONS

Les carottes de tourbe ont été prélevées au moyen d'un carottier spécialement conçu pour les besoins de notre recherche (voir Livre troisième, Chapitre I/1.2). Ce carottier nous a permis d'extraire des carottes de 136 mm de diamètre et de 50 à 70 cm de longueur selon les cas, en évitant toute déformation de l'échantillon, par torsion ou compaction, grâce à un système de doubles cylindres emboîtés l'un dans l'autre. Une partie de l'eau des échantillons s'écoulant par gravité a été perdue sur place, le temps de la manipulation des carottes.

Chaque carotte a été décrite sommairement, sur le terrain, en fonction des strates identifiables par des critères tels que la couleur, la structure, la texture et la composition botanique. Le cas échéant, la couche de sphaignes vivantes (vertes) ou de végétation en place a été évacuée, afin de ne conserver que la tourbe plus ou moins humifiée et les restes de sphaignes apparemment mortes (brunes). Afin de faciliter la comparaison des profils les uns par rapport aux autres, le niveau 0 de

profondeur a été fixé au niveau de la tourbe mise à nu par la dernière exploitation. Ainsi, les strates de végétaux vivants ou morts qui se sont accumulés après l'abandon de l'exploitation de la tourbe apparaissent-elles au-dessus du niveau 0 (stations CA1 et CA2). Le niveau 0 de la station BELL, où la profondeur de la tourbe mise à nu était très grande (environ 160 cm!), a par contre été placé au sommet des sphaignes vivantes. Il en va de même dans le cas de la station de référence PO1.

Les carottes ont ensuite été coupées, sur le terrain, en tranches de 5 cm d'épaisseur, correspondant à un volume de tourbe d'environ 726 cm³. Toutes les tranches n'ont pas été conservées, mais on a pris garde d'avoir au moins une tranche par strate décrite. Dans la plupart des cas, on a ainsi conservé une tranche sur deux. Les tranches ont été raclées sur leur pourtour à l'aide d'un couteau nettoyé à chaque fois, afin d'éliminer toute contamination qui aurait pu se produire d'une strate à l'autre lors du prélèvement de la carotte. Chaque tranche a été placée, en respectant sa position naturelle dans le terrain, dans un anneau de pvc de 136 mm de diamètre intérieur et de 5 cm de hauteur. L'anneau de pvc devait permettre, dans le cas de tourbes fortement humifiées et se désagrégeant facilement, de maintenir la cohérence de l'échantillon. En outre, l'apport de lumière sur le côté de la tranche de tourbe était ainsi pratiquement nul. Avec ce procédé, les risques de régénération de sphaignes à partir d'éventuelles diaspores en provenance d'autres strates, par contamination lors des manipulations de la carotte de tourbe, étaient fortement réduits. Clymo & Duckett (1986), mais aussi Poschlod (1989), ont en effet mis en évidence le rôle de la lumière sur la stimulation de la régénération des diaspores de plusieurs espèces végétales de tourbières.

Enfin, toujours sur le terrain, chaque tranche a été introduite avec son anneau de pvc et son eau de gravité résiduelle, dans un sac de polyéthylène de 25 x 40 cm dont l'extrémité ouverte a été repliée sous l'échantillon afin de fermer le sac hermétiquement. De l'air a été emprisonné dans le sac et le sac lui-même décollé de la surface de l'échantillon. Une atmosphère saturée en eau s'est ainsi rapidement constituée dans le sac, tout échange gazeux ne pouvant se faire que de manière limitée, mais suffisante, à travers le polyéthylène lui-même.

2. 3. INCUBATION DES TOURBES

Tous les échantillons ont été prélevés le 26 septembre 1990 et amenés le jour même à Neuchâtel, dans une serre de jardin ombragée au moyen de stores à lamelles retenant approximativement 50% de lumière incidente. Aucun éclairage artificiel n'a été installé. Les échantillons ont donc été soumis au rythme nyctéméral naturel. Un chauffage d'appoint a permis d'éviter le gel durant l'hiver 1990/91.

Environ une fois par mois, les échantillons ont été contrôlés en ouvrant brièvement les sacs de polyéthylène. Le traitement s'est poursuivi jusqu'au 8 août 1991, ce qui représente une durée totale de 45 semaines. Le nombre de pousses sur chaque tranche a été compté une seule fois, à la fin de l'expérience, dans la mesure où il ne s'agissait pas de quantifier la régénération, mais plus simplement d'en tester les potentialités sur différentes tourbes plus ou moins humifiées. Les contrôles à intervalles réguliers ont permis de s'assurer de l'absence de mortalité parmi les pousses.

2. 4. CARACTÉRISATION DES TOURBES

Les informations quant à la nature physico-chimique des tourbes nous ont été fournies par les travaux de Gobat, Grosvernier & Matthey (1986) et Pariat (1988). Les données à disposition concernent le taux de cendres (mesuré par perte au feu, selon Gobat & Portal 1985), le taux de fibres frottées (mesuré par tamisage automatique, selon Lévesque & Diné 1977 et adaptation de Gobat *et al.* 1986) et l'indice d'extraction au pyrophosphate de sodium (indice pyro, selon Kaila 1956). Gobat *et al.* (1986) ont en effet montré que ces descripteurs se révélaient particulièrement aptes à rendre compte des divers états de la tourbe en fonction des impacts liés aux activités humaines.

Les travaux de NATURA (1989 et 1993) et ceux de Matthey (1996) ont en outre permis de décrire les niveaux annuels moyens de l'eau dans les sols, basés sur plusieurs années de mesures hebdomadaires à l'aide de piézomètres de 5 cm de diamètre et 100 cm de long, perforés sur toute leur longueur. Nos observations personnelles lors du prélèvement des carottes et les travaux de Matthey (1996) ont donné les indications nécessaires à la description de la qualité des macrorestes. Les critères de différenciation sont basés sur une observation des tourbes à l'oeil nu ou à la loupe (grossissement 6x) lors du prélèvement sur le terrain, ainsi que d'un examen à la loupe binoculaire au laboratoire. Nous avons distingué ainsi les sphaignes entières (avec tiges, capitulum et rameaux), les sphaignes fragmentées (rameaux entiers, mais séparés des tiges) et les sphaignes très fragmentées (rameaux fragmentés, mais feuilles visibles).

3. Résultats

Les très grandes différences entre profils sélectionnés font de chaque station un cas particulier. Notre échantillonnage n'a donc pas de valeur statistique. Mais la concordance de nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs (Clymo & Duckett 1986; Poschlod & Pfadenhauer 1989; Poschlod 1989) nous permettent d'accorder un crédit certain à nos observations. En outre, l'originalité des résultats, due aux types de milieux étudiés, ouvre des perspectives très intéressantes quant à la gestion des hauts-marais et aux tentatives de régénération de ces milieux qui sont entreprises depuis quelques années.

3. 1. ETAT DE DÉGRADATION DES TOURBES

Toutes les données concernant la caractérisation des tourbes sont réunies dans les figures 14 et 15. Nous avons reporté dans la figure 14 les données à disposition concernant le taux de cendres, le taux de fibres et l'indice d'extraction au pyrophosphate de sodium (indice pyro).

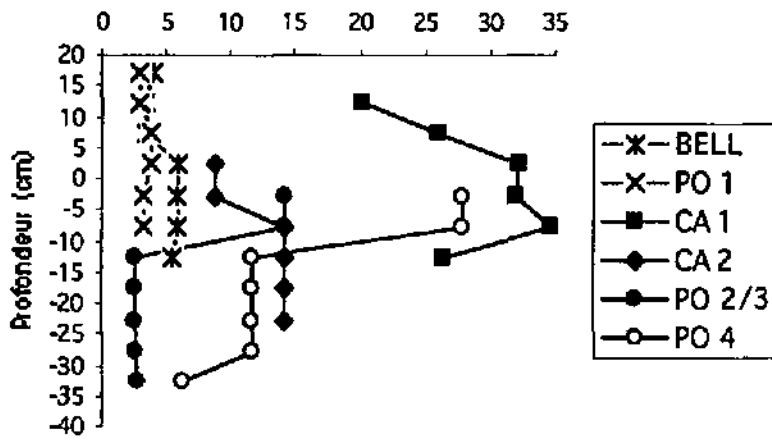
La figure 15 illustre le degré de fragmentation des sphaignes dans les différentes strates des profils. De gauche à droite de la figure, l'ordre d'apparition des profils des milieux intacts ou régénérés aux milieux les plus perturbés met bien en évidence la dégradation accrue des macrorestes de sphaignes d'un profil à l'autre et de la surface vers la profondeur. Les niveaux annuels moyens, minimaux et maximaux de la nappe ont également été reportés dans la figure 15. Ils donnent une indication précieuse sur les fluctuations de l'eau dans les divers profils et sur l'aération plus ou moins importante des strates superficielles.

3. 1. 1. Milieux intacts et milieux régénérés

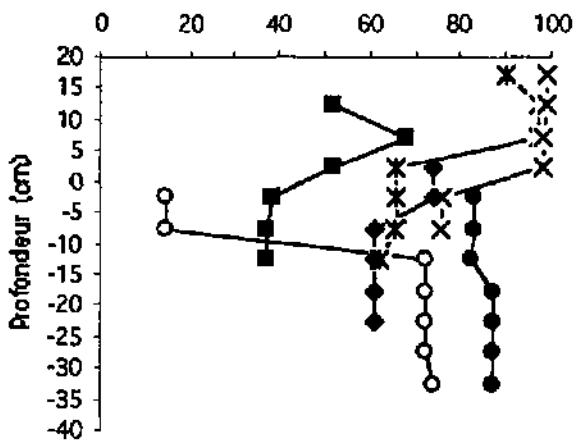
Le profil BELL, issu d'un marais tremblant secondaire à sphaignes régénéré dans une ancienne fosse d'exploitation, correspond aux types de milieux primaires étudiés par Clymo & Duckett (1986). Par l'intermédiaire de BELL, la comparaison des stations étudiées met bien en évidence l'humification plus prononcée, au moins dans les 15 premiers centimètres, de la plupart de nos échantillons par rapport à ceux des auteurs précités. Dans les milieux perturbés (PO2, PO3, PO4, CA1 et CA2), le taux de cendres et l'indice pyro sont nettement plus élevés, tandis que le taux de fibres s'avère beaucoup plus faible.

L'analyse du profil PO1 se révèle tout particulièrement intéressante dans la mesure où cette station constitue une référence entre les tourbes de marais tremblants (BELL) et celles des milieux ayant fait l'objet d'une exploitation de la tourbe. En PO1, les sphaignes sont conservées intactes jusqu'au niveau "25 - 30 cm" (figure 15) et ne sont

A) TAUX DE CENDRES (%)



B) TAUX DE FIBRES (%)



C) INDICE PYRO

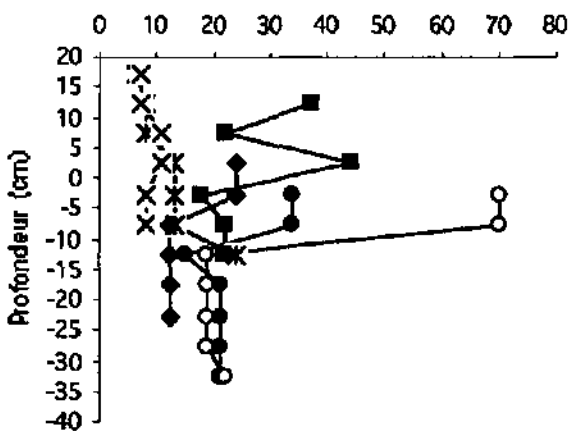


FIGURE 14. PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES (LÉGENDE SELON FIGURE 14 A; UN SEUL PROFIL À DISPOSITION POUR LES STATIONS PO2 ET PO3 DISTANTES DE 5 MÈTRES L'UNE DE L'AUTRE)

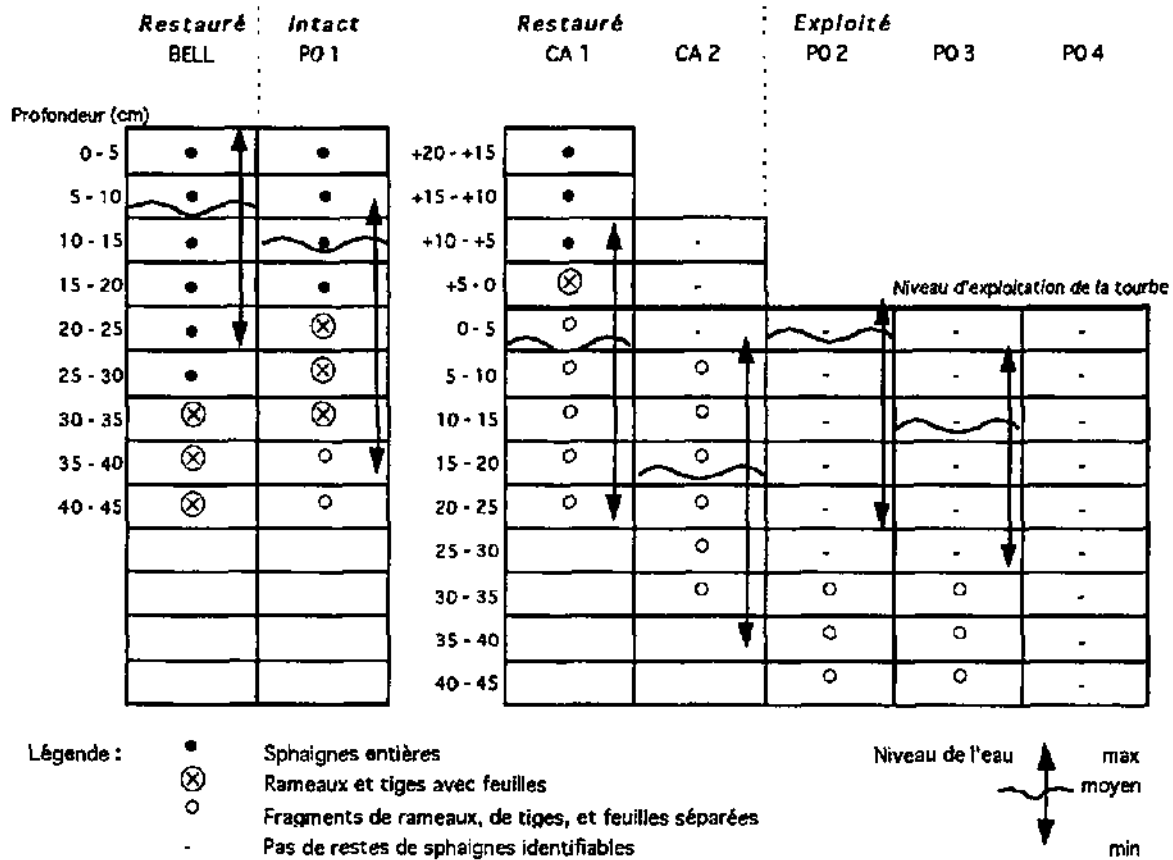


FIGURE 15. FRAGMENTATION DES SPHAIGNES VERS LA PROFONDEUR DANS LES PROFILS DES DIFFÉRENTES STATIONS

que fragmentées et très légèrement humifiées au niveau "30 - 35 cm". La nappe est située au niveau annuel moyen de 14 cm et elle atteint fréquemment, selon des observations personnelles régulières, les niveaux 4 à 5 cm. Considérant le caractère ombrotrophe du marais et l'absence d'une circulation significative de l'eau dans un tel milieu (Ingram 1983), le profil est certainement en anaérobiose la plus grande partie de l'année. Il est donc tout à fait plausible, dans ce cas, que les échantillons en provenance des 30 premiers centimètres de cette station soient comparables, quant à leur potentiel de régénération de sphaignes, à ceux étudiés par Clymo & Duckett (1986). Les valeurs du taux de fibres et de l'indice pyro sont en effet similaires à celles de la station BELL pour des profondeurs comparables. Seul le taux de cendres est un peu plus élevé en BELL, cette différence étant due au caractère plus minérotrophe des marais tremblants (Hartl, 1976). Par contre, à plus de 40 cm de profondeur, les sphaignes en PO1 se révèlent plus fragmentées, sans que cela ne se traduise toutefois par une baisse sensible du taux de fibres ou par une hausse de l'indice pyro.

3. 1. 2. Milieux exploités superficiellement

Les profils CA1 et CA2 sont issus d'une lande qui s'est plus ou moins régénérée après environ quarante ans (Geiger 1980) suite au défrichement et au raclage d'un *Sphagnetum magellanici* colonisé par *Pinus mugo*. Les conditions ombrotrophes du site

ont été conservées, mais le drainage affecte le niveau annuel moyen de la nappe, nettement inférieur à celui de PO1 (figure 15). En certains endroits de la lande (CA1), un tapis de sphaignes continu s'est reconstitué, après un stade à *Polytrichum alpestre* qui forme actuellement une couche noire subfossile juste sous les sphaignes (niveau "+5 - 0 cm"). Cette situation reflète la bonne régénération du tapis de sphaignes sur une surface avant tout préparée en vue d'une exploitation qui n'a jamais eu lieu. L'âge de la couche de sphaignes en surface est en tous les cas inférieur à quarante ans, et probablement même nettement inférieur, dans la mesure où la régénération du tapis de sphaignes après arasement de la végétation ne s'est certainement pas produite avant plusieurs années, comme en témoigne la station CA2.

En effet, quelques mètres à côté (CA2), la végétation n'a pas autant évolué depuis la mise à nu de la tourbe, et l'on retrouve encore vivant le tapis continu de *Polytrichum alpestre* qui, en CA1 a précédé le retour des sphaignes. Mais ça et là, aux abords immédiats du profil étudié, des sphaignes apparaissent par pieds isolés entre les tiges serrées du polytric, annonçant probablement l'évolution future du milieu. La similarité des strates à *Polytrichum alpestre* dans les deux profils CA1 et CA2 (niveaux "+5 - 0 cm") nous incite à les mettre en regard du point de vue chronologique. Les tourbes sous-jacentes au tapis de *Polytrichum alpestre* ont donc plus de quarante ans. Leur humification relativement prononcée par rapport à BELL et à PO1 (taux de cendres et indice pyro relativement élevés, taux de fibres faible) est certainement aussi due à l'influence de la mise à l'air libre et de l'oxygénation de la tourbe par le drainage et n'est pas forcément liée à leur âge.

3. 1. 3. Milieux exploités en profondeur

Les conséquences d'une exploitation plus profonde de la tourbe (sur plus de 1 m d'épaisseur) sont illustrées par les profils PO2 et PO3. Contrairement aux cas des profils CA1 et CA2, les strates de tourbe respectives des deux profils PO2 et PO3 sont identiques jusqu'en surface. Les conditions microclimatiques, notamment les forts écarts de température et d'humidité journalières (Wicky 1988, Matthey 1996) dans de tels milieux sont parmi les plus extrêmes qui soient en tourbières. Elles se traduisent par une forte décomposition des strates superficielles (Gobat & Portal 1985).

L'exploitation de la tourbe ayant porté sur plus d'un mètre d'épaisseur, les tourbes mises à jour et en grande partie toujours à nu actuellement sont par conséquent très anciennes. Un diagramme pollinique publié par Eberhardt & Krähenbühl (1952) confère en effet un âge minimal de 800 ans à ce niveau stratigraphique.

La pente du terrain, même faible, a certainement contribué à empêcher pendant longtemps l'installation d'un tapis végétal stable en favorisant l'érosion superficielle de la tourbe nue (Eggelsmann 1967, Tallis 1973). Mis à part *Eriophorum vaginatum*, pratiquement aucune autre espèce ne s'est installée sur la surface de tourbe nue laissée à elle-même après l'abandon de l'exploitation à la fin de la seconde guerre mondiale (Buttler *et al.* 1983). Le rôle pionnier d'*Eriophorum vaginatum* dans la recolonisation de sites perturbés a d'ailleurs déjà été mis en évidence par d'autres auteurs (Schumacker & de Zuttere 1980, Wein & Mc Lean 1973) et son rôle pour la régénération des sphaignes sera évoqué plus loin. L'apparition d'un peuplement arbustif de *Betula sp* et de sphaignes est par conséquent un phénomène très récent.

L'installation de *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* en PO2 a par contre très certainement été favorisée par la topographie presque plane de cette station, par analogie avec les travaux d'Eggelsmann (1987). La proximité d'un mur marquant la limite de l'exploitation de la tourbe assure en plus un meilleur approvisionnement en eau par ruissellement à partir des groupements végétaux intacts situés en amont. La différence entre les niveaux moyens annuels des nappes entre PO2 et PO3 illustre cette situation (figure 15). Malgré cela *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* n'a pas encore réussi à former une strate de sphaignes mortes bien individualisée du reste du profil.

3. 1. 4. Milieux transformés en prairie après exploitation

Le profil PO4 illustre quant à lui une situation où l'exploitation de la tourbe est parvenue jusqu'aux couches de tourbes profondes, au contact du sous-sol minéral. Le drainage en profondeur, la fertilisation et l'exploitation ultérieure de cette surface sous la forme d'une prairie, parfois pâturée voire même occasionnellement labourée (Buttler *et al.* 1983), ont fortement contribué à la minéralisation de la tourbe. Aucune sphaigne ne se développe dans cette prairie, mais d'autres mousses y sont relativement abondantes. Nous n'avons pas de données concernant les propriétés physico-chimiques des tourbes de cette station en particulier, mais nous avons repris, par analogie avec des milieux semblables, des résultats publiés par Gobat *et al.* (1986). Le caractère fortement dégradé des tourbes d'une telle station ressort ainsi clairement, même si les valeurs données ne sont qu'indicatives (figure 14). Toutefois, il faut remarquer que la dégradation de la tourbe reste un phénomène avant tout superficiel (0-10 cm). Les taux de fibres et l'indice pyro des strates plus profondes sont proches des valeurs correspondantes des autres profils. Ils permettent ainsi de relativiser l'importance des taux de cendres, élevés sur tout le profil PO4, et probablement dus surtout aux apports agricoles plus qu'à une minéralisation de la tourbe elle-même.

3. 2. RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET D'AUTRES MOUSSES

D'une manière générale, sur un total de 37 échantillons fort peu ont donné lieu à une régénération de sphaignes (7 dans les stations PO1, PO2, CA1) ou d'autres mousses (9 dans les stations CA1, CA2, PO4) ou hépatiques (1 dans la station PO3). *Calluna vulgaris* et *Vaccinium oxycoccos* sont réapparus (probablement tous à partir de racines encore vivantes) sur 7 échantillons (PO1, PO4, CA1, CA2). Un semis de *Betula sp* est apparu sur un échantillon (PO3), 2 *Poaceae* et 1 *Carex sp* sur trois autres échantillons (CA1, PO4). 20 échantillons sont restés vierges de toute végétation. Les figures 16 à 19 présentent les observations effectuées, et la figure 20 quelques exemples illustrés.

Il est ainsi intéressant de relever que les sphaignes ne sont réapparues en grand nombre (plus de 20 individus par échantillon) que sur les tourbes provenant de milieux où se développe déjà un tapis de sphaignes relativement épais (PO1 et CA1). L'observation à l'oeil nu ou à l'aide d'une loupe de grossissement 6x des sphaignes régénérées a montré que dans la très grande majorité des cas il s'agissait

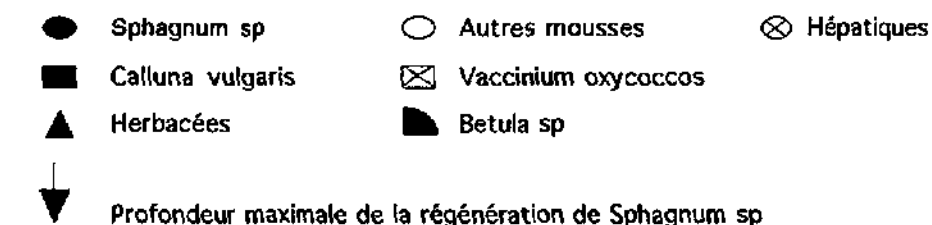
d'innovations à partir de fragments (tiges, rameaux) de sphaignes "apparemment mortes" et plus ou moins bien conservées dans les strates superficielles.

La profondeur maximale à laquelle une régénération de sphaignes a été observée est de 35 cm en PO1 et de 20 cm en CA1. Tous genres et espèces confondus, aucune régénération ne s'est produite au-delà de 25 cm de profondeur, sauf en PO1. En PO2 et PO3 la régénération ne concerne même que la couche de surface (0-5 cm).

Les sphaignes n'ont régénéré que sur les tourbes où elles croissaient déjà, à savoir PO1, CA1 et PO2. Ainsi, même placées dans des conditions supposées optimales, les tourbes en provenance des mêmes stations (CA2 et PO3), mais sans couverture actuelle de sphaignes, n'ont pas donné lieu à une régénération de sphaignes.

En PO1, la régénération des mousses n'a été le fait que des sphaignes, bien qu'il y ait aussi d'autres mousses dans la composition de la végétation actuelle. En CA1 on observe une régénération à peu près équivalente entre les sphaignes et *Polytrichum alpestre*. Par contre, seul *Polytrichum alpestre* a fortement régénéré à partir des strates superficielles de CA2, avec plus de 70 pousses en surface et plus de 20 entre +5 et 0 cm de profondeur.

Parmi les chaméphytes et les herbacées, seules sont réapparues les espèces présentes dans la végétation actuelle des stations d'origine.



LÉGENDE DES SYMBOLES POUR LES FIGURES 16 À 19

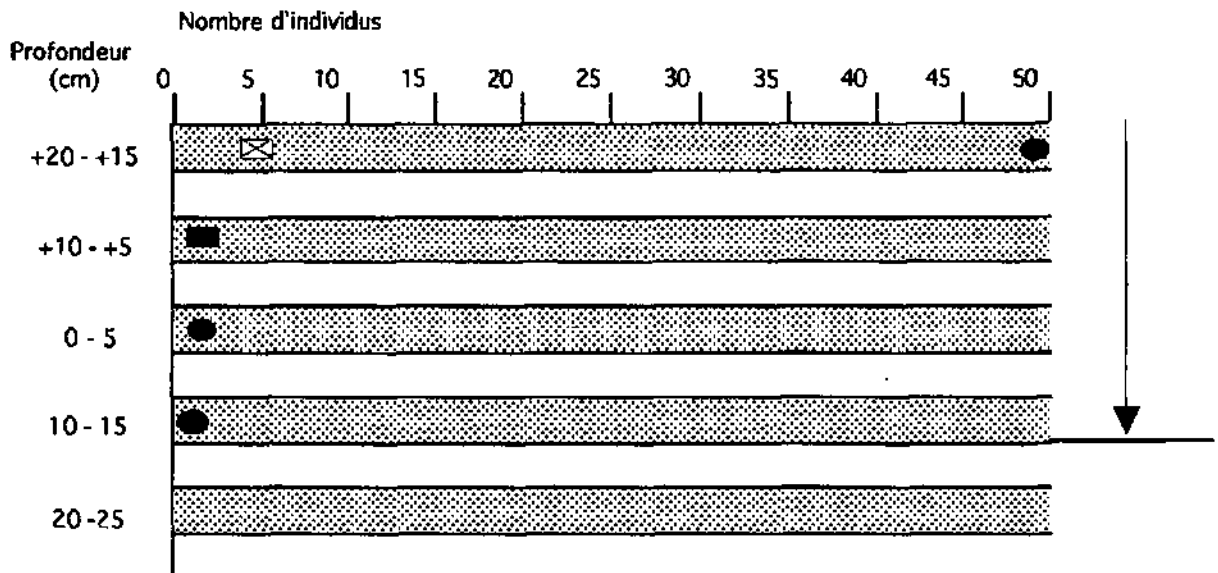


FIGURE 16. RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DE LA STATION PO 1

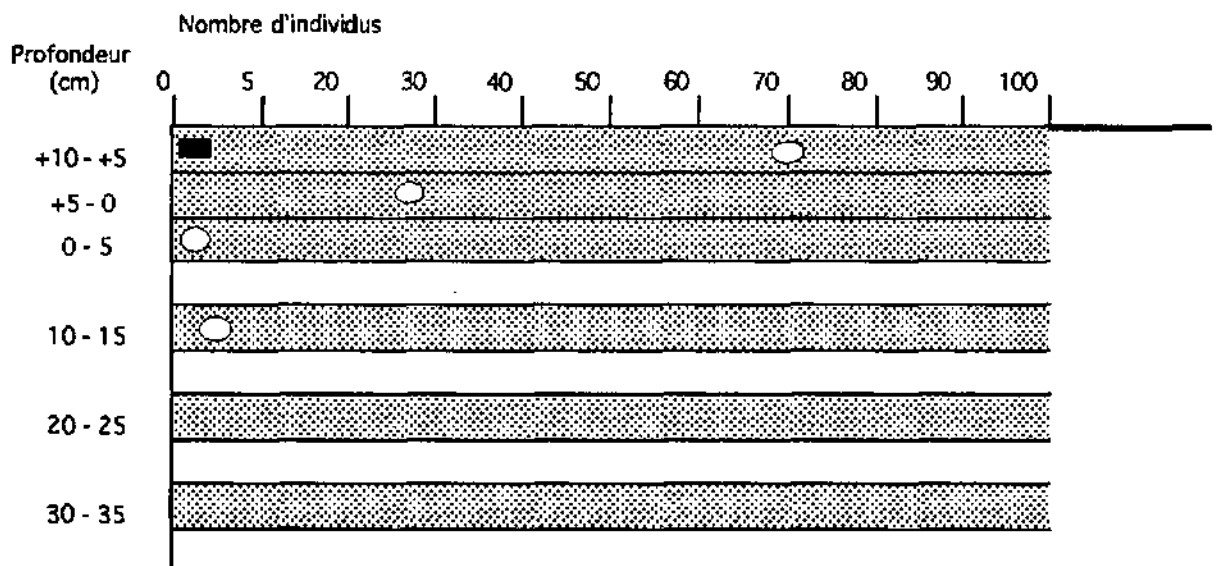
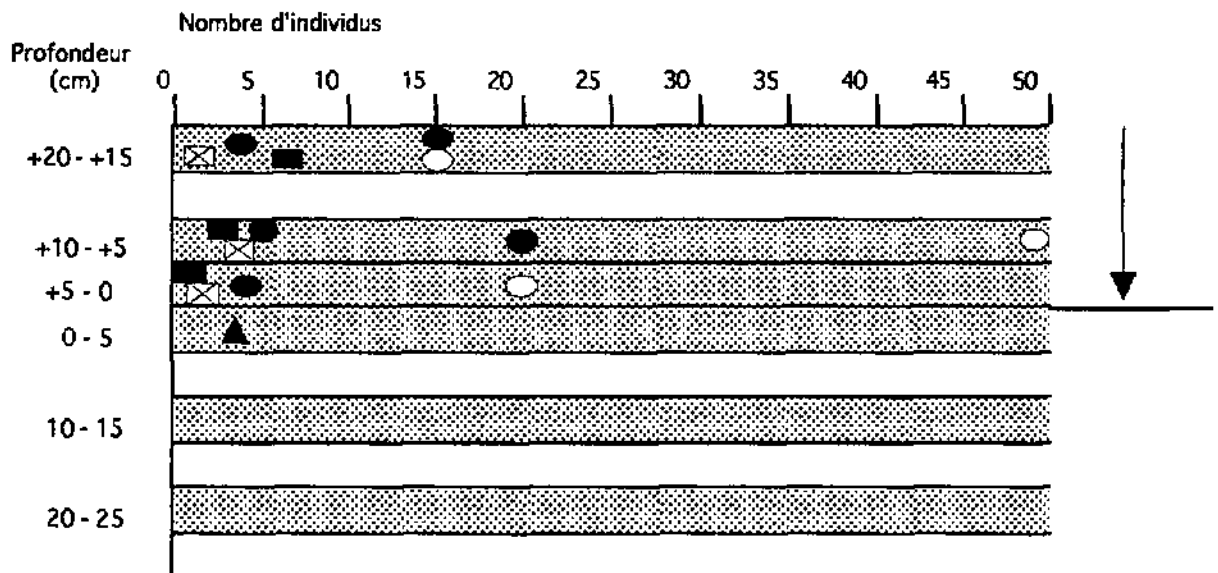


FIGURE 17. RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DES STATIONS CA1 (EN HAUT) ET CA2 (EN BAS)

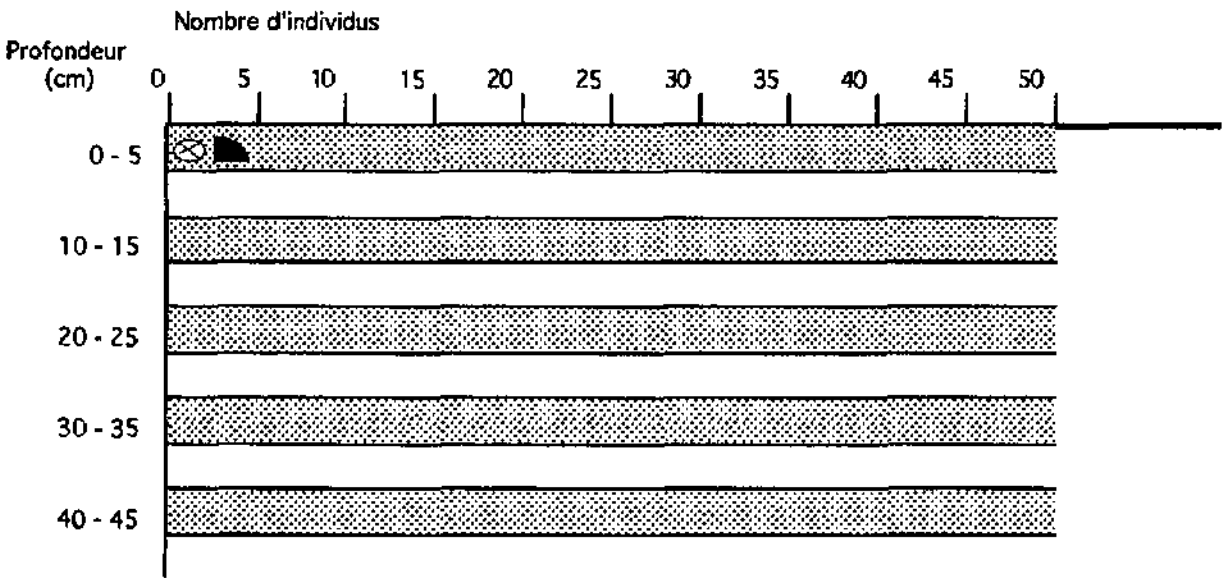
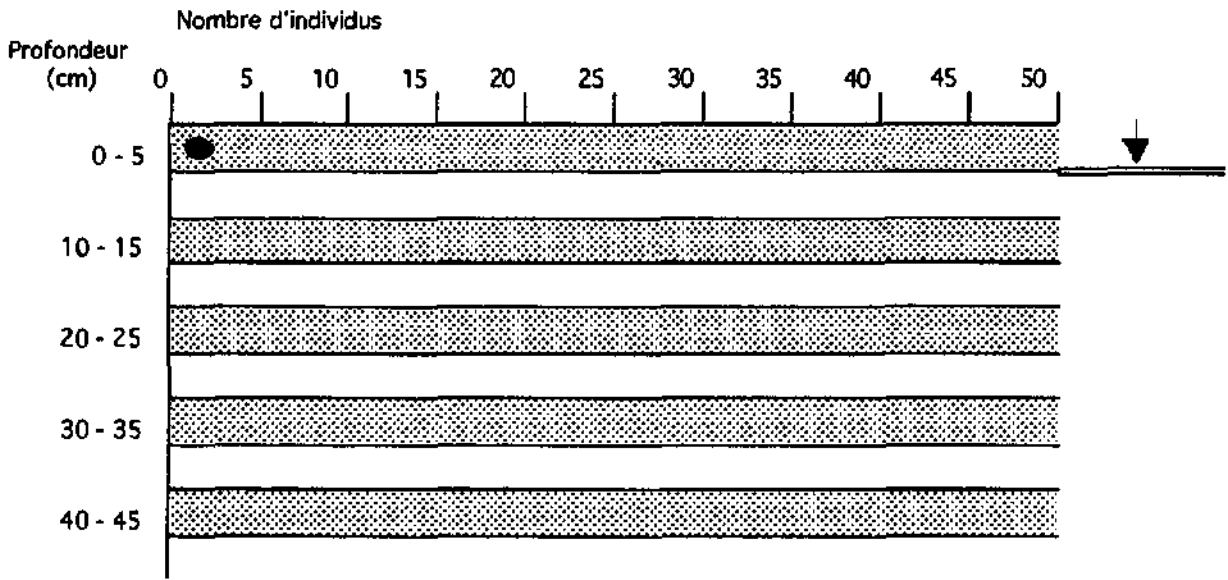


FIGURE 18. RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DES STATIONS PO 2 (EN HAUT) ET PO 3 (EN BAS)

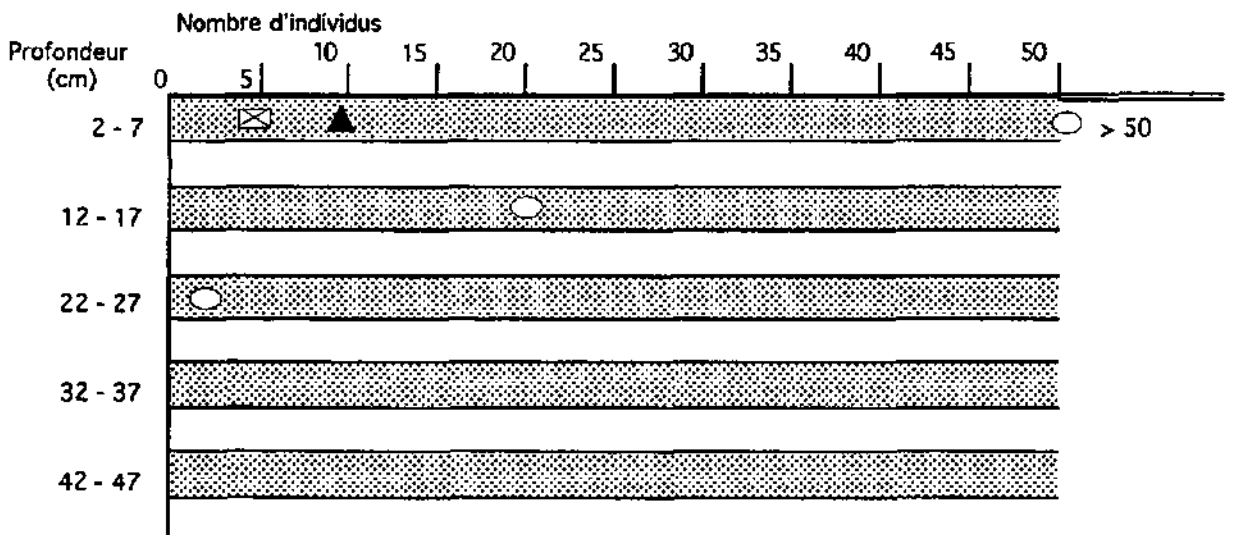


FIGURE 19. RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES ET AUTRES VÉGÉTAUX À PARTIR DES STRATES INCUBÉES DE LA STATION PO 4



FIGURE 20.

RÉGÉNÉRATION DE
SPHAINES (PO1)

RÉGÉNÉRATION DE
POLYTRICHUM ALPESTRE
ET DE SPHAINES (CA1)



RÉGÉNÉRATION
D'HERBACÉES
(PO4)

4. Discussion

4. 1. PROFONDEUR DE LA RÉGÉNÉRATION DE SPHAIGNES

La constatation essentielle qui ressort de ce qui précède est que la régénération de sphaignes ne s'étend pas au-delà de 35 cm de profondeur et qu'elle reste liée aux stations où les sphaignes sont présentes dans la végétation actuelle. Ces observations n'ont en fait rien de surprenant. Elles ne font que confirmer les conclusions de Clymo & Duckett (1986) qui avaient admis une régénération possible de sphaignes jusqu'à environ 30 cm de profondeur dans des sites intacts, à tourbes très faiblement humifiées. Karunen & Kälviäinen (1985) ont quant à eux observé une régénération de fragments de *Sphagnum fuscum* provenant de profondeurs allant jusqu'à 40 cm sous une butte. Dans le cas présent, les tourbes sont pour la plupart beaucoup plus anciennes, comme nous l'avons vu plus haut. Elles ont donc presque toutes perdu leur potentiel de régénération. Seule la tourbe non perturbée de PO1 et celle, avec une couverture de sphaignes, de CA1 ont permis une régénération de sphaignes jusqu'à 25-35 cm de profondeur.

A ce propos, l'accumulation de sphaignes en CA1, après régénération, remonte tout au plus à une quarantaine d'années (abandon de l'exploitation dès 1945) et probablement même bien moins. L'installation et la formation d'un tapis continu de sphaignes ont en effet certainement nécessité plusieurs années. Ces résultats correspondent parfaitement aux observations de Clymo & Duckett (1986) qui évaluaient l'âge des tourbes de 25 à 30 cm de profondeur à environ 30 ans sur la base de datations au ^{137}Cs . Un tel ordre de grandeur vaut probablement aussi pour PO1, où les conditions écologiques sont proches de celles de BELL et donc des milieux étudiés par les auteurs précités. La régénération de sphaignes serait par conséquent exclusivement liée à des tourbes relativement récentes.

4. 2. DENSITÉ DES POUSES DE SPHAIGNES

Les sphaignes ne régénèrent en grand nombre qu'à partir de "tourbes" composées de restes plus ou moins bien conservés de sphaignes. Or ces conditions ne sont réunies que dans les deux cas (PO1 et CA1) où un tapis épais de sphaignes se développe actuellement. Cela suggère que la régénération des sphaignes est avant tout de nature végétative plutôt que générative, comme tend à le confirmer l'analyse comparative des résultats des stations PO2 et PO3. En PO2, la régénération de sphaignes a été très faible (seulement 2 plantes relativement chétives) et est restée liée à la seule couche superficielle de la tourbe (0-5 cm). Mais aucune sphaigne n'a régénéré sur la même tourbe de la station PO3, distante de quelques mètres seulement sur le terrain, tandis qu'un tapis de sphaignes vivantes de 2 à 3 cm d'épaisseur se maintient sur la tourbe de la station PO2. La tourbe de PO2 a été soigneusement décapée lors de l'échantillonnage, afin d'éliminer tout reste de sphaigne vivante. Il n'est cependant pas du tout exclu que des fragments de sphaignes, issus du tapis colonisateur, soient noyés dans la masse noire et feutrée de

la tourbe superficielle très dégradée, expliquant ainsi la régénération observée en PO2 et pas en PO3.

4. 3. PROVENANCE DES DIASPORES

D'où proviennent dès lors les sphaignes qui avaient reconstitué un tapis continu en PO2? Comme nous l'avons vu précédemment paragraphe 3.1.3, la station PO2 est située au pied d'un mur d'exploitation d'environ 20 à 80 cm de haut, surplombé par un groupement végétal de haut-marais apparenté au *Sphagnion magellanici*. Lors de périodes de fortes pluies, notamment au printemps, à la fonte des neiges, il se produit un fort ruissellement de surface sur toute la zone exploitée. La couche de tourbe superficielle en devient très boueuse et l'eau s'écoule sur la faible pente de façon plus ou moins diffuse entre des replats de quelques dm² où l'eau stagne.

Dans de telles conditions, il est fort probable que des fragments de sphaignes, en provenance des milieux intacts situés en amont, soient emportés et déposés au gré des obstacles rencontrés sur la tourbe nue exploitée. Les conditions locales, notamment la pente et le niveau annuel moyen de la nappe, jouent alors probablement un rôle déterminant sur la régénération potentielle des diaspores. En tous les cas, Poschlod (1988) et Poschlod & Pfadenhauer (1989) mentionnent explicitement l'hydrochorie comme l'un des facteurs de dispersion principal des diaspores végétatives de sphaignes. Toutefois, Poschlod (1990) a également démontré l'anémochorie chez les sphaignes en piégeant des fragments, à environ 30 cm au-dessus du sol sur un plateau enduit de colle, et ce à plus de 10 m de distance des buttes les plus proches. Ces observations rejoignent celles de Clymo & Duckett (1986) citant Crompton & Whithouse (1983) à propos de la régénération de tapis continus de sphaignes dans un site où le genre avait disparu et ne se rencontrait plus qu'à l'état subfossile. Là aussi, la régénération devait être due à une recolonisation du milieu par des diaspores en provenance d'autres sites.

Les mêmes considérations valent probablement aussi pour CA 1, où la régénération ne s'est en fait produite qu'à partir des tourbes récentes (<40 ans), accumulées après l'abandon de l'exploitation (niveaux "+20 - 0 cm", figure 17). La couche à *Polytrichum alpestre* subfossile suggère en effet l'absence d'une régénération intrinsèque, comme c'est le cas en CA 2 actuellement, et donc une réapparition de sphaignes par réimplantation de diaspores à partir de la zone voisine, intacte. Il se peut même que, le site ayant été raclé sur une très faible profondeur (20 cm environ), des mottes de végétation abandonnées sur place aient joué le rôle d'initiatrices de la régénération du tapis végétal.

4. 4. POTENTIEL DE RÉIMPLANTATION

Dans le cas de PO4, aucune sphaigne n'est apparue, les seules espèces ayant (re)poussé étant des espèces déjà présentes dans la végétation actuelle de la prairie. Cela est en conformité avec l'hypothèse de l'absence d'une banque de diaspores de sphaignes, l'exploitation de la tourbe ayant atteint des couches bien trop profondes. De plus, même si une diaspore de sphaigne venait à tomber dans cette prairie,

drainée, engraisnée et fauchée régulièrement, elle n'aurait de toute manière aucune chance de régénérer face à la concurrence des phanérogames et des autres mousses mieux adaptées à ce type de milieu. La question qui se pose toutefois est de savoir dans quelle mesure un tel type de tourbe se prêterait dans certains cas à une recolonisation par les sphaignes, moyennant par exemple un décapage de la végétation actuelle et de la couche de tourbe superficielle très dégradée, et un abandon de toute exploitation à des fins agricoles.

Gobat *et al.* (1986) ont tenté de caractériser le potentiel de régénération d'une tourbe (régénération de sphaignes) en calculant un indice appelé REG, représenté par le rapport du taux de fibres frottées sur l'indice pyro exprimé en valeur absolue. Les valeurs obtenues sur la base d'un échantillonnage de plus de 150 tourbes de diverses provenances et représentatives de perturbations plus ou moins importantes oscillaient entre 15 (milieux intacts et milieux à forte régénération de sphaignes) et un peu moins de 1 (milieux drainés et exploités, puis mis en culture). Le seuil de "régénéralité", par rapport à la régénération de sphaignes effectivement observée sur le terrain dans les différentes stations étudiées, avait été fixé à 1.

Nous avons également calculé cet indice pour les tourbes étudiées dans le présent travail et reporté les résultats dans le tableau 2. Il est ainsi intéressant de constater que la tourbe superficielle de PO4 est la seule dont l'indice REG est inférieur à 1. Par contre, les strates profondes présentent à nouveau un indice REG de valeur moyenne. Si les stations témoins (BELL et PO1) sont caractérisées par des indices REG très élevés, la plupart des autres échantillons se révèlent néanmoins favorables à une régénération avec des indices REG moyens (2.4 à 5.1), CA1 excepté. Le fait que les tourbes de CA1 soient parmi les plus humifiées, alors que c'est précisément en cette station que la régénération de sphaignes a été la plus intense, tend en fait à relativiser l'importance accordée par Gobat *et al.* (1986) à l'indice REG, et par conséquent aux facteurs édaphiques qui le caractérisent! Autrement dit, d'autres facteurs pourraient s'avérer plus importants que les propriétés de la tourbe en tant que facteurs déterminants pour la régénération de sphaignes.

Profondeur (cm)	BELL	PO 1	CA 1	CA 2	PO 2/3	PO 4
+20 - +15	15	14.1	-			
+15 - +10	8.4	14.1	1.4			
+10 - +5	8.4	8.9	3.1	-		
+5 - 0	5	8.9	1.2	3.1		
0 - 5	5	9.5	2.1	3.1	2.4	0.19
5 - 10	5	9.5	1.7	5.1	2.4	0.19
10 - 15	2.6	-	1.7	5.1	5.5	3.8
15 - 20				5.1	4.1	3.8
20 - 25				5.1	4.1	3.8
25 - 30					4.1	3.8
30 - 35					4.1	3.4

TABLEAU 2. INDICE REG POUR LES DIFFÉRENTES STRATES DE CHAQUE STATION

4. 5. MICROCLIMAT ET COMMENSALISME

Pourquoi les sphaignes n'ont-elles pas recolonisé toute la surface de tourbe nue en PO2 et PO3? A priori, les conditions édaphiques sont semblables d'une station à l'autre. Un niveau annuel moyen de la nappe un peu plus élevé et une pente presque nulle en PO2 ont déjà été mentionnées (paragraphe 3.1.3) comme des conditions plus favorables à la réimplantation de sphaignes. En observant soigneusement les alentours lors de visites régulières du site, nous avons en outre encore remarqué que des coussinets de sphaignes de 10 à 15 cm de diamètre avaient réussi à se développer à la base des touradons d'*Eriophorum vaginatum* et sous le couvert de la litière retombante. Les sphaignes y profitaient vraisemblablement d'un microclimat aux écarts nettement atténués par rapport aux conditions extrêmes régnant sur la tourbe nue. Ainsi, le tapis de sphaignes installé en PO2 s'étendait entre trois touradons d'*Eriophorum vaginatum*. Grâce à la faible pente limitant les risques d'érosion, et au niveau de nappe en moyenne un peu plus élevé, les sphaignes seraient alors sorties de leur "cachette" où elles avaient initialement pris pied.

Dans le cas de CA2, aucune sphaigne non plus n'est apparue, ce qui révèle l'absence d'une banque de diaspores, alors que *Polytrichum alpestre* reconstituait un tapis relativement dense de jeunes pousses. Le rôle fondamental de cette espèce dans la colonisation de milieux vierges a été mis en évidence par Collins (1976). Cet auteur signale une longévité pouvant facilement atteindre 9 ans dans des peuplements monospécifiques. Il constate également, malgré une forte mortalité dans les premiers stades, un accroissement progressif de la densité de la population, pouvant précisément aboutir à la formation de tapis denses tel celui observé dans notre cas en CA2. Pour sa part, Bowden (1991) a révélé l'importance d'une couverture de *Polytrichum sp* pour la rétention de l'azote dans un écosystème pionnier, colonisant des sols nus. La structure spatiale du peuplement muscinal permet notamment l'interception des rosées et une rétention accrue des pluies, et ce à plus long terme que sur un sol nu. Dans un écosystème ombrotrophe, un tel phénomène peut être capital pour le déterminisme de l'évolution du couvert végétal.

Dans quelle mesure *Polytrichum alpestre* "prépare-t-il le terrain" pour la réimplantation des sphaignes? De nos propres observations sur le terrain et de l'analyse stratigraphique de la station CA1, voisine de quelques mètres seulement de CA2, il ressort en tout cas que la zonation actuelle entre taches à *Polytrichum alpestre* et tapis de sphaignes peut aussi être l'aboutissement d'une succession où les sphaignes prennent progressivement le dessus. Un stade intermédiaire entre CA1 et CA2, où se mêlent *Polytrichum alpestre* et *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum*, existe également sur le terrain. Nous avons déjà eu l'occasion de faire la même observation dans la tourbière de Bellelay où *Polytrichum alpestre* formait une strate noire subfossile de 7 cm d'épaisseur, sur une tourbe fortement dégradée, et sous un tapis continu de sphaignes de près de 10 cm d'épaisseur (Pariat 1988). Dans ce site, l'exploitation de la tourbe en profondeur avait cessé à la fin du siècle passé. Une fois encore, la réimplantation par colonisation de diaspores constitue l'explication la plus plausible pour la réapparition des sphaignes.

Toutefois, les sphaignes ne se sont pas réimplantées à même la tourbe nue, mais progressivement, au fur et à mesure que la population de *Polytrichum alpestre* devenait plus dense. Moins exigeant que les sphaignes et plus résistants dans des

conditions écologiques extrêmes (sécheresse estivale prononcée; forts écarts de température et d'humidité journalières et saisonnières) *Polytrichum alpestre* pourrait ainsi offrir aux sphaignes des conditions de développement moins défavorables. En profitant de l'ombrage et de l'effet régulateur de l'humidité relative du tapis dense mais suffisamment aéré de *Polytrichum alpestre*, à l'image d'une fourrure sur la "peau nue" du haut-marais, les sphaignes pourraient mieux supporter la sécheresse. En limitant ainsi leur évaporation, elles seraient à même d'initier la formation d'un tapis continu et d'assurer alors leur autorégulation microclimatique sans plus avoir besoin de *Polytrichum alpestre*.

5. Conclusion - Nouvelles perspectives

Les résultats exposés ci-dessus ne sont pas sans conséquences sur la manière d'envisager la régénération des hauts-marais dans le cadre des programmes de protection de la nature. Notamment le rôle de réservoir de diaspores que peuvent jouer les milieux intacts pour la recolonisation de milieux exploités confère une fois de plus une valeur fondamentale à toute surface de haut-marais encore préservée. D'autre part, la régénération des sphaignes, en tant que principaux édificateurs de tourbe, n'est apparemment pas seulement liée à un niveau de nappe élevé et à une oligotrophie plus ou moins prononcée du milieu. Elle peut apparemment aussi se produire dans des conditions édaphiques *a priori* peu favorables, mais où la présence de certaines autres espèces végétales peut influencer favorablement le microclimat.

Il faut par conséquent admettre que la régénération de sphaignes ne pouvait pas se produire sur les tourbes des stations CA2, PO3 et PO4. La cause en était à rechercher avant tout dans l'absence soit d'une banque de diaspores, soit d'un microclimat favorable, ou encore d'un type de tourbe adéquat. Les observations effectuées nous amènent à penser avec d'autres auteurs que l'absence d'une banque de diaspores peut être aisément compensée par la migration de diaspores à partir d'autres sites. Quant aux effets respectifs et éventuellement combinés entre type de tourbe et microclimat, ils ont fait l'objet de recherches approfondies dont les résultats sont exposés aux chapitres suivants.

Livre troisième

**Expérimentation sur la croissance des
sphaignes en situation secondaire
asséchée après extraction de tourbe**

PRÉAMBULE

Au vu des résultats exposés au chapitre précédent, nous nous sommes donc orientés vers une étude des conditions écologiques associées à la réimplantation plutôt qu'à la régénération de sphaignes dans des milieux perturbés. La production primaire brute des sphaignes devait être le moyen de mesure du stress auquel sont ou ne sont pas soumises des sphaignes placées dans différentes situations.

Rappelons succinctement les hypothèses qui sous-tendent notre recherche (voir Livre premier) et auxquelles l'expérimentation en serre devait apporter une réponse. Suite aux observations effectuées sur le terrain, de nombreuses situations secondaires où des sphaignes sont réapparues ont été regroupées au sein de quelques chronoséquences décrites en détail par Matthey (1996). Dans ce contexte, nous avons formulé les hypothèses fondamentales suivantes:

- Les facteurs édaphiques conditionnent le succès de la réimplantation des sphaignes sur des surfaces de tourbe.
- Toutes les espèces de sphaignes ne sont pas aussi aptes les unes que les autres à se réimplanter sur des surfaces de tourbe exploitées.
- *S.recurvum var. mucronatum* est l'espèce la mieux adaptées à initier les successions de paludification.
- Le microclimat créé par des plantes vasculaires, comme *Eriophorum vaginatum* ou des chaméphytes, favorise la recolonisation et la croissance de *S.recurvum var. mucronatum* même dans des situations hydrologiquement très défavorables.

Nous devons donc trouver un moyen d'évaluer l'influence respective, sur la croissance des sphaignes, de facteurs ou combinaison de facteurs en relation avec divers types de tourbes, la profondeur de la nappe d'eau, différentes espèces et les conditions microclimatiques.

Les travaux sur les sphaignes faisant intervenir un aspect expérimental, avec des combinaisons factorielles de facteurs, n'ont presque jamais été conduits avec des carottes de tourbe. La plupart des auteurs ont procédé à des expérimentations directement sur le terrain soit avec des récipients à fond percés maintenus dans une mare de haut-marais (Sonesson *et al.* 1980), soit en implantant les sphaignes, isolées ou en petits fagots, dans les gazons et les buttes (Clymo & Reddaway 1973; Wallén, Falkengren-Grerup & Malmer 1988; Rochefort, Vitt & Bayley 1990; Lütt 1992; Francez 1992) sans possibilité de réguler le niveau de l'eau dans le sol. Pour les expériences menées en laboratoire ou en serre, les sphaignes ont été cultivées dans de petits récipients où elles baignaient dans des solutions nutritives. Ainsi, les concentrations en éléments nutritifs, le pH, la profondeur de la surface de l'eau par rapport aux capitula des sphaignes, les quantités d'eau fournies par arrosage ou encore l'ombrage

pouvaient être rigoureusement contrôlés. Citons par exemple les travaux de Overbeck & Happach (1957), Clymo (1973), Touffet (1970, 1971), Hayward & Clymo (1983), Buttler, Diné & Lévesque (1994). Seuls Nichols & Brown (1980) ont procédé à des expérimentations en chambre climatisée sur des sphaignes croissant sur des carottes de tourbes avec un contrôle du niveau de la nappe.

Dans notre cas, il nous importait avant tout de pouvoir réguler le niveau de l'eau et contrôler les conditions microclimatiques en conservant, pour le reste des facteurs, des conditions aussi proches que possible de celles régnant *in situ*. Les sphaignes devaient en particulier pouvoir être cultivées sur des carottes de tourbe non remaniées, prélevées dans des sites où la tourbe avait été extraite sur une plus ou moins grande profondeur. Cette approche a nécessité la conception et la mise au point d'un dispositif d'expérimentation (Chapitre I).

Les propriétés physico-chimiques des tourbes elles-mêmes et leur évolution durant les expérimentations ont fait l'objet d'une étude séparée (Chapitre II). Nous avons mené la discussion des résultats ainsi obtenus aussi loin que possible, même si, parfois, les données à disposition ne permettaient pas d'étayer statistiquement notre interprétation. Conscients de ces limites, nous avons utilisé nos résultats non pas tant dans le sens d'une étude pédologique *per se*, mais plutôt comme source de données et comme base de réflexion pour l'interprétation des expériences menées sur les sphaignes.

Deux expériences ont été menées à l'aide du même dispositif expérimental, l'une pour comparer la croissance de diverses espèces de sphaignes (Chapitre III), l'autre pour évaluer l'influence du microclimat sur les sphaignes en relation avec des situations de stress hydrologique (Chapitre IV).

CHAPITRE I

MÉTHODOLOGIE

1. CULTURES EN SERRE

1.1. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

1.1.1. BLOCS ET RÉPÉTITIONS

Le dispositif d'expérimentation a été conçu de manière à pouvoir comparer la croissance des sphaignes non seulement en fonction d'une combinaison entre un type de tourbe et une hauteur de nappe d'eau, mais également en tenant compte, dans un premier temps, des modes de croissance propres à différentes espèces de sphaignes (chapitre III), et dans un second temps de trois ambiances microclimatiques différentes (chapitre IV). Dans le but d'avoir à disposition un échantillonnage permettant de procéder en fin d'expérience à une analyse statistique des résultats obtenus, chaque combinaison entre type de tourbe x hauteur de nappe x espèce de sphaignes ou microclimat a été répétée trois fois.

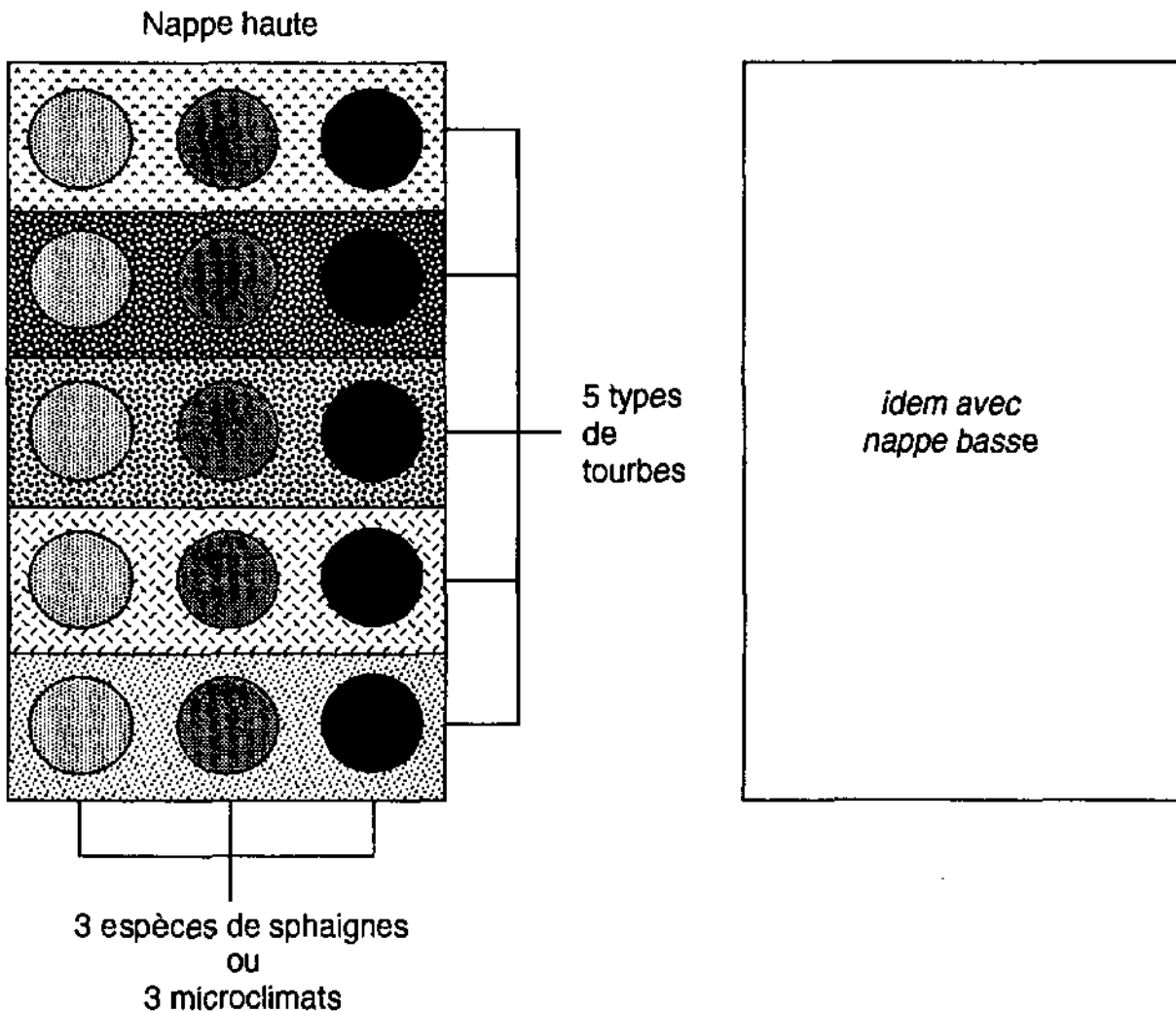


FIGURE 21. ILLUSTRATION DE LA DISPOSITION DES POTS EN FONCTION DES DIVERS TRAITEMENTS.

Des raisons purement techniques liées à l'alimentation en eau nous ont amenés à concevoir le plan d'expérience tel qu'il est exposé à la figure 21. Les pots de culture (voir détail plus loin) ont été regroupés par 15 sur des chariots mobiles. Chaque chariot comprenait 3 pots pour chacun des 5 types de tourbes étudiées, soit 1 pot par type de tourbe et par espèce (1ère expérience) ou microclimat (2e expérience). A un chariot était attribué un seul et même niveau de nappe pour tous les pots. Le module de base de l'expérience se composait ainsi de deux chariots de 15 pots, un à nappe élevée, l'autre à nappe basse. En répétant le module trois fois nous avons obtenus 6 chariots de 15 pots chacun, soit un total de 90 pots.

Au sein de chaque chariot, la position d'une ligne de 3 pots correspondant à un type de tourbe donné était décalée de 2 rangs relativement d'un chariot à l'autre. De même, la position d'une colonne de 5 pots, correspondant soit à une espèce de sphaigne donnée (1ère expérience), soit à un microclimat donné (2e expérience), était décalée d'un rang relativement d'un chariot à l'autre. Chaque traitement "espèce" ou "microclimat" se trouvaient ainsi alternativement d'un côté ou de l'autre ou encore au centre des chariots. De cette manière, d'éventuels effets liés à la position des pots au sein de chaque chariot ont été atténués, même si cette répartition ne répond pas à des critères parfaitement aléatoires. Mais pour des raisons techniques d'identification des pots et de rationalisation du travail cette disposition nous a paru préférable.

Pour éviter d'éventuels effets indésirables liés à une position particulière dans la serre, les chariots ont été déplacés, sans démontage ni perturbation du système d'alimentation en eau, et les positions respectives de chaque chariot interverties (voir illustrations aux Chapitre III/2.2). La position des chariots a été modifiée aléatoirement, en général à chaque arrosage, soit une fois tous les 11 jours (à trois exceptions près où la durée entre deux rotations s'est prolongée de 17 à 23 jours).

1.1.2. POTS

Afin de conserver au mieux la structure verticale de chaque type de tourbe, les carottes (voir méthode de prélèvement au point 2.2) ont été placées dans des tubes de pvc gris, d'un diamètre intérieur de 133 mm et d'une longueur totale de 55 cm. Chaque tube a été collé à la base sur une plaque de pvc de 15x15 cm afin d'en assurer l'étanchéité et de transformer ainsi les tubes en pots de culture (figure 22).

A 3 cm de la base, deux trous ont été pratiqués dans les pots de manière à y fixer des raccords coudés à angle droit sur lesquels pouvaient alors être branchés d'un côté l'alimentation en eau, de l'autre un tuyau transparent, accolé verticalement au pot et fonctionnant comme contrôle du niveau de l'eau.

Le fond de chaque pot a été garni d'une couche de 5 cm de cubes de bois de sapin de 2 cm de côté. Cette couche de bois assurait la libre pénétration de l'eau en évitant que la tourbe ne puisse colmater l'embouchure du raccord d'alimentation en eau.

Par-dessus la couche de bois, la carotte de tourbe de 45 cm de longueur ménageait par conséquent encore un espace de 5 cm de hauteur jusqu'au haut du pot. Cette espace libre était destiné à accueillir les sphaignes.

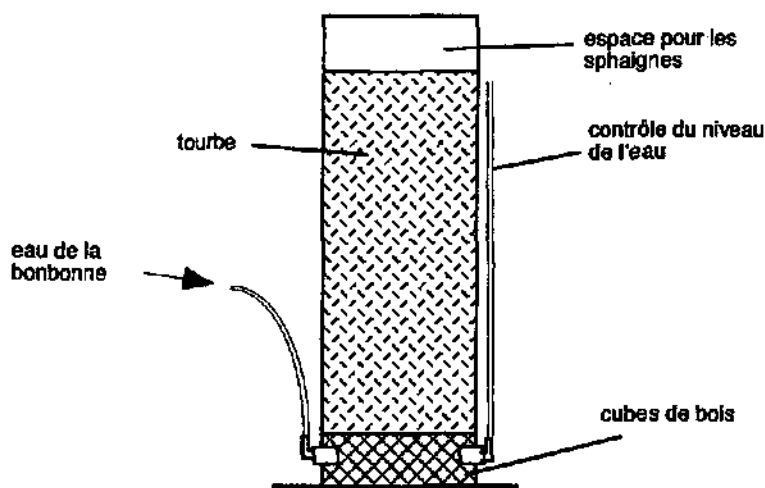


FIGURE 22. COUPE TRANSVERSALE D'UN POT DE CULTURE.

1.1.3. RÉGULATION DE LA NAPPE

Regroupés par 15 sur chacun des 6 chariots, à raison d'une rangée de trois pots pour chacun des cinq types de tourbe, les pots ont été reliés entre eux par colonnes de 5, elles-mêmes reliées entre elles à une bonbonne servant de réservoir d'eau (bouteille "Mariotte" selon Clymo 1970). Le dernier des 5 pots d'une colonne était en outre équipé d'un raccord à angle droit à l'extrémité du tube de contrôle du niveau d'eau. Ce raccord fonctionnait comme trop plein permettant d'atténuer les fluctuations d'eau dues aux différences de perméabilité entre les tourbes, en particulier lors de l'arrosage. Cette précaution était utile avant tout pour éviter une inondation prolongée des sphaignes sur les nappes élevées lors de l'arrosage. De cette manière, nous avons pu simuler un ruissellement latéral superficiel, comme cela se produit sur le terrain dans l'acrotelm (Ingram 1983), mais beaucoup plus lent puisque l'eau devait circuler au travers de la tourbe au lieu de pouvoir s'écouler directement en surface. Cette différence n'était cependant pas dérangeante pour le bon déroulement de l'expérience, comme nous allons le voir plus loin.

La régulation du niveau d'eau adéquat a été effectuée sur le principe de l'abreuvoir à canari (figure 23). La bonbonne étant fermée hermétiquement à l'aide d'un bouchon de caoutchouc, l'eau se trouvait ainsi "suspendue", comme dans une bouteille pleine renversée et dont seul le goulot serait plongé dans l'eau. L'eau ne pouvait en sortir par le tuyau d'alimentation que si l'on permettait à de l'air de pénétrer dans la bonbonne, ce qui était réalisé par une tige de verre plongeant à travers le bouchon de caoutchouc. C'est par conséquent la profondeur à laquelle cette tige de verre était plongée dans la bonbonne qui définissait la hauteur de l'eau dans les pots selon le principe des vases communicants. L'eau située dans la bonbonne au-dessus du niveau inférieur de la tige de verre constituait dès lors une réserve, suffisante pour plusieurs jours.

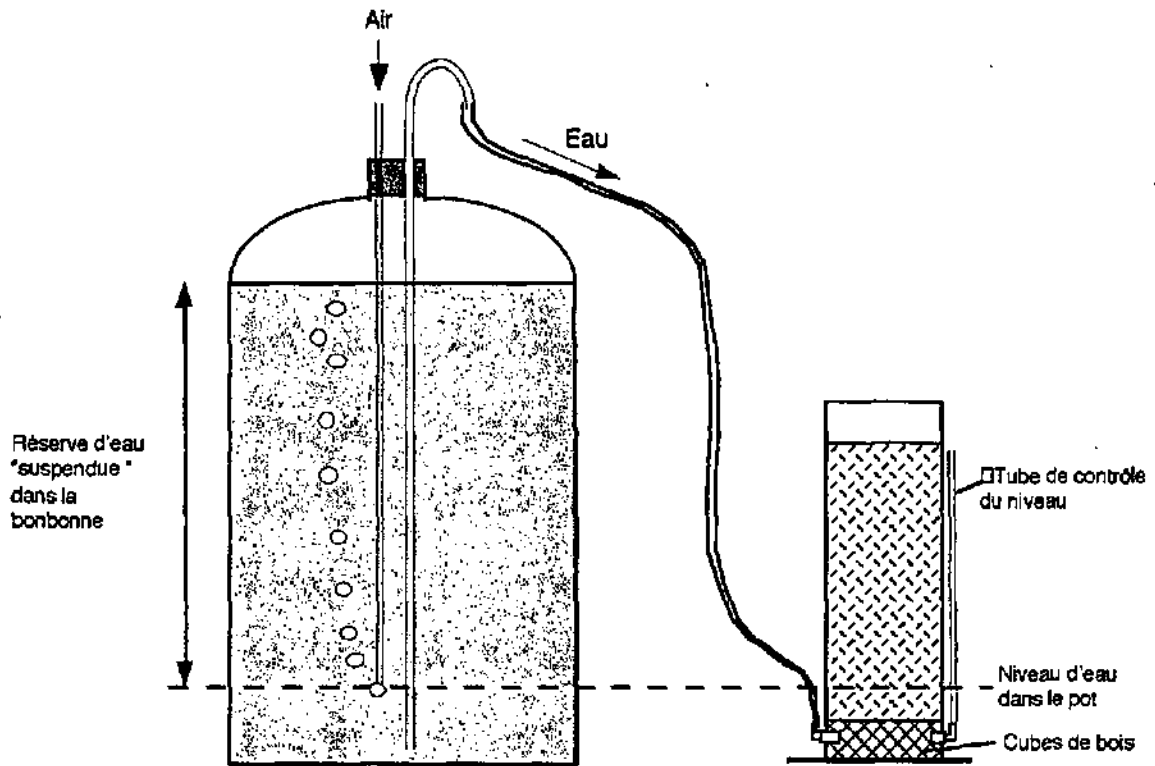


FIGURE 23. PRINCIPLE DE LA RÉGULATION DU NIVEAU DE L'EAU DANS LES POTS.

Deux niveaux d'eau ont été adaptés afin de tester les conditions de croissance des sphaignes en fonction d'une "nappe" élevée et d'une "nappe" plus ou moins profonde.

Bien qu'il ne soit pas toujours possible de parler d'une véritable nappe d'eau libre, en fonction des propriétés des tourbes étudiées, nous nous en tiendrons par la suite par convention aux vocables "nappe haute" et "nappe basse".

La nappe haute a été maintenue en permanence à environ 1 cm sous la surface de la tourbe. Toutefois, au vu des propriétés hydrologiques (capacité de rétention en eau, conductivité hydraulique, etc) relativement très différentes d'une tourbe à l'autre, cette hauteur doit être considérée comme nominale. Ainsi, une légère pression du doigt sur les tourbes les plus poreuses permettait de voir se former immédiatement un film d'eau libre en surface. Par contre, les tourbes les moins poreuses, bien que visiblement saturées, ne laissaient pas apparaître d'eau libre malgré une pression plus forte du doigt.

La nappe basse quant à elle a été réglée à la profondeur nominale de 40 cm sous la surface de la tourbe. Une différence de niveau de plus de 35 cm entre les nappes élevées et les nappes basses suffisait à assurer une différence importante entre les deux situations, conformément aux différences que l'on peut observer sur le terrain le long d'un gradient butte-gouille (Vitt, Crum & Snider 1975; Andrus, Wagner & Titus 1983; Rydin 1985). De plus, grâce à une longueur totale de la carotte de 45 cm, les 5 cm de la base de celle-ci restaient par conséquent en permanence en contact avec l'eau, permettant le cas échéant l'établissement de mouvements capillaires dans la tourbe. Cette profondeur a été choisie sur la base de nos observations personnelles de terrain, par analogie avec le niveau annuel moyen de l'eau dans des situations

drainées superficiellement (données non publiées) et dont la végétation a un caractère de lande à *Calluna vulgaris* asséchée. Il se trouve évidemment bien des situations sur le terrain où le niveau annuel moyen est situé encore plus bas. Toutefois, maintenir, lors du prélèvement, la cohésion de carottes de tourbe de 60 ou 70 cm et plus était difficilement réalisable, en particulier pour certains types de tourbe plus ou moins fortement décomposées et de ce fait peu cohérentes.

Enfin, il faut encore relever que dans le présent travail le niveau de la nappe est toujours exprimé en fonction de la surface de la tourbe et non pas, comme c'est le cas le plus souvent dans la littérature, en fonction du niveau des capitula des sphaignes. Le niveau de l'eau n'a en effet pas été ajusté au fur et à mesure de la croissance des sphaignes et est resté en permanence à la même profondeur nominale. Cela implique que le niveau de l'eau en fin d'expérience s'est toujours trouvé un peu plus bas qu'au début par rapport au capitula des sphaignes, et ce proportionnellement à l'accroissement en longueur des sphaignes. Ainsi, à partir d'un niveau d'eau situé à 8 cm au-dessous des capitula, les sphaignes ont pu, dans certains cas, se retrouver en fin d'expérience avec un niveau d'eau pouvant atteindre 20 cm de profondeur. Cette situation se justifie car, dans le terrain, les sphaignes croissent également en s'éloignant du niveau de l'eau avant que leur tapis ne se tasse en fin de saison et surtout en hiver sous le poids de la neige.

1.1.4. ALIMENTATION EN EAU DE PLUIE ET ARROSAGE

A défaut d'un système de déminéralisation d'eau assurant un débit suffisant aux besoins quotidiens de l'expérience, l'eau de pluie ruissellant sur la voûte de la serre a été récoltée dans une série de trois tonneaux de plastique totalisant environ 600 litres. C'est dans cette réserve d'eau de pluie, renouvelée au gré des précipitations, que nous avons puisé l'eau nécessaire d'une part à compléter au fur et à mesure les bonbonnes alimentant les nappes dans les pots (environ 100 litres par mois), d'autre part à humidifier régulièrement les sphaignes (environ 27 litres tous les 10 jours).

Initialement, il avait été prévu de déplacer les pots et de les sortir régulièrement de la serre, afin de les exposer aux précipitations atmosphériques. Cependant, pour des raisons techniques, notamment pour ne pas perturber le fonctionnement du système d'alimentation des nappes, sensible aux vibrations et au choc qui rompaient la colonne d'eau dans les tuyaux, nous avons dû abandonner d'emblée cette idée. Cela nous a obligé à arroser les sphaignes régulièrement, afin de simuler au mieux les précipitations.

A partir des données fournies par Matthey (1971) pour le Haut-Jura, nous avons calculé la quantité d'eau à fournir à chaque pot et le rythme d'arrosage. Durant la période s'étendant de mai à octobre il tombe en moyenne 772 mm d'eau, soit pour la surface d'un pot (environ 145 cm²) un total de 11.22 litres. La durée maximale sans pluie sur le terrain étant de 11 jours, nous avons opté pour un arrosage tous les 10 jours. De mai à octobre il y a 18.4 décades si bien qu'à chaque décade il aurait fallu fournir 610 ml d'eau par pot. Or il n'était pas possible de déverser autant d'eau à la fois dans chaque pot, eu égard d'une part au trop faible volume à disposition en surface et d'autre part à la vitesse d'écoulement très lente de l'eau dans la plupart des tourbes étudiées (sans parler des situations à nappe haute!). En effet, bien que le

ruissellement latéral superficiel soit simulé par un trop plein au niveau du tube de contrôle externe (voir point 1.1.3), le débit de ce ruissellement n'était pas aussi important que sur le terrain.

A défaut d'un système automatisé permettant un arrosage mieux étalé dans le temps, différentes solutions s'offraient à nous:

- un arrosage à de plus courts intervalles, avec de plus faibles quantités d'eau;
- l'installation de trop-pleins au niveau du bord supérieur de chaque pot, permettant de simuler un écoulement latéral de l'eau;
- une diminution de la quantité d'eau à fournir en maintenant le rythme d'une décade entre deux arrosages.

Pour des raisons pratiques de maintenance, un arrosage plus fréquent avec de plus faibles quantités d'eau n'a pas pu être envisagé. Cette manière de faire aurait en outre eu pour conséquence un arrosage trop régulier, et nous aurions couru le risque de ne pas pouvoir mettre en évidence des différences de croissance de sphaignes dues précisément au stress en périodes de sécheresse.

L'installation de trop-pleins pour simuler un écoulement latéral de l'eau paraissait intéressante *a priori*. Mais comme il ne nous était pas possible de simuler une pluie de plus ou moins longue durée qui, sur le terrain, permet aux sphaignes de se réhumecter progressivement, un trop-plein aurait considérablement raccourci la durée d'imbibition des sphaignes. De plus, il nous est fréquemment arrivé d'observer, en particulier sur les surfaces de tourbe nue à topographie plane, la formation de petites mares par temps pluvieux. Vraisemblablement lié à la faible perméabilité qui caractérise les tourbes relativement dégradées (Clymo 1983), ce phénomène n'est certainement pas sans importance pour des sphaignes comme *Sphagnum tenellum* qui colonisent précisément ce type de milieux (Feldmeyer-Christe 1990). L'inondation temporaire des sphaignes lors de l'arrosage, due à l'absence d'un écoulement latéral, devait ainsi compenser le déficit lié à la plus faible quantité d'eau apportée. Elle a en outre probablement contribué, en particulier sur les tourbes à nappe basses, à mettre en évidence les propriétés physiques des différentes tourbes étudiées (perméabilité, capacité de rétention en eau).

C'est pourquoi nous en sommes venus à réduire la quantité d'eau à déverser tout en maintenant le rythme d'une décade entre chaque arrosage. Après plusieurs essais nous avons convenu d'une quantité d'eau fixée à 300 ml par arrosage. Cette quantité représente environ la moitié des précipitations annuelles moyennes du Haut-Jura, soit 700 mm au lieu de 1'400 mm (Matthey 1971). Mais Matthey (1971) observe une alternance irrégulière d'années sèches et d'années humides, avec un cycle d'environ 5 ans. Les précipitations mensuelles moyennes, calculées sur 60 ans, s'élèvent à 100 - 120 mm. Lors d'années sèches, cette moyenne s'abaisse à 50 - 60 mm. Ainsi, dans nos expériences, en apportant 300 ml d'eau tous les 10 jours, les mousses ont reçu l'équivalent de 62 mm de pluies mensuelles durant la période de 15 semaines d'expérimentation (juin à mi-septembre). Or cette quantité d'eau déversée est comparable à celle qui tombe sur le terrain lors d'été secs. Par contre, le rythme des apports a été plus faible, 11 jours sans pluie étant un maximum sur le terrain.

De cette manière, nous nous attendions à pouvoir mieux observer les différences de résistance des sphaignes au stress hydrologique.

1.1.5. CLIMATISATION AMBIANTE

L'installation des pots dans une serre plutôt qu'à l'air libre présentait plusieurs avantages, dont d'une part la protection du dispositif expérimental contre les intempéries (vent violent en particulier) et la possibilité de maintenir en temps voulu une humidité relative de l'air plus élevée qu'à l'extérieur.

Installée à Neuchâtel dans le jardin botanique de l'Université, la serre risquait cependant de présenter un climat qui ne corresponde pas à celui des tourbières du Haut-Jura. N'ayant pas de système de climatisation adéquat à disposition, nous courrions le risque de voir la température atteindre aisément plus de 50°C en été. Or il s'agissait avant tout de garantir, sinon un minimum de croissance des sphaignes, au moins que les sphaignes ne meurent pas de dessiccation en cours d'expérience. De même, les nuits estivales sont plus chaudes à Neuchâtel que sur le fond des vallées jurassiennes, où s'accumulent volontiers des masses d'air froid (phénomène d'inversion de température). Les brouillards matinaux qui se forment alors sont une des caractéristiques du climat des hauts-marais jurassiens et leur apport au total des précipitations annuelles est loin d'être négligeable (Matthey 1971). Malgré cela, l'installation de la serre sur le terrain ne fut guère envisagée pour diverses raisons purement techniques et pratiques (frais d'installation, surveillance).

Afin d'atténuer ces différences ou, le cas échéant, de reproduire au mieux les conditions propres aux hauts-marais, diverses mesures ont été prises. Un thermoyographe, installé à 40 cm du sol dans une cabane blanche ajourée, a en outre fonctionné durant toute la période de culture dans la serre, soit de juin à début octobre, nous permettant de contrôler l'évolution du climat de la serre.

Des aménagements ont été mis en place afin de limiter l'ensoleillement et le réchauffement trop intense de l'air: la face sud de la serre a été peinte en vert translucide et la voûte a été recouverte d'une claie en lamelle de bois retenant approximativement 20% de lumière incidente (mesuré à l'aide d'un luxmètre). En 1991, des claies supplémentaires ont été ajoutées afin d'augmenter l'ombrage à 50%. La journée, les parois latérales mobiles ont été ouvertes du matin à 8h⁰⁰ au soir à 18h⁰⁰ afin d'assurer une bonne ventilation. Grâce à cet ombrage et à la ventilation quotidienne, la température n'a que très rarement excédé 35°C dans la serre durant les deux expériences de 1990 et 1991, et est restée le plus souvent en-dessous de 30°C, ce qui correspond assez bien aux conditions diurnes du terrain (Matthey 1996).

La température nocturne descendait entre 15 et 20°C, parfois entre 10 et 15°C en période de mauvais temps, alors qu'elle est en règle général inférieure à 10°C sur le terrain (Matthey 1996). Les nuits ont donc été régulièrement un peu plus tempérées dans la serre qu'en conditions naturelles. Cela dit l'écart est resté faible durant la plus grande partie de la durée de l'expérience (juin à début octobre). Ce n'est qu'en fin d'été et au début de l'automne que des différences plus critiques se sont produites, avant tout la nuit, puisqu'à cette époque de l'année la température sur le terrain descend régulièrement aux environs de 0°C et même en dessous entre 4h⁰⁰ et 6h⁰⁰ du matin. Cet écart des températures nocturnes a donc certainement eu plus d'influence sur la décomposition de la tourbe que sur la croissance des sphaignes (phénomène diurne!), en limitant beaucoup moins l'activité microbienne dans les pots (Eggelsmann 1978; Clymo 1983).

L'humidité relative a été régulée la nuit grâce à un vaporisateur d'eau froide branché à une minuterie. Fonctionnant à raison d'une heure en fin de journée, puis de 22h⁰⁰ à 23h⁰⁰ et enfin de 3h⁰⁰ à 4h30, le vaporisateur faisait en sorte que l'humidité relative dans la serre augmente progressivement mais rapidement en début de soirée pour atteindre 90% au plus tard vers 22h⁰⁰, et fluctuer ensuite entre 85 et 95% jusqu'à 7h⁰⁰ du matin. La journée, avec l'ouverture des parois latérales de la serre, l'humidité relative redescendait brutalement jusque vers 60%, pour se stabiliser ensuite progressivement au cours de la journée vers 40-50%. Un assèchement trop rapide de l'air ambiant a été évité grâce à un abondant arrosage, le matin à l'ouverture de la serre, du sol constitué de dalles de pierre déposées sur une couche de sable. L'évaporation progressive de l'eau ainsi répandue s'étalait sur presque toute la journée simulant quelque peu l'évaporation du marais durant la journée. L'arrosage des dalles était répété en fin de journée, à la fermeture de la serre, peu avant la mise en marche du vaporisateur.

Une telle course de la courbe d'humidité relative sur 24h⁰⁰ correspond assez exactement à ce qui a déjà été observé par plusieurs auteurs sur le terrain (Matthey 1971; Matthey 1996). En période de mauvais temps, les fluctuations étaient bien évidemment fortement atténuées, encore une fois à l'image de ce qui se produit en conditions naturelles.

Enfin, en guise de rosée matinale, les sphaignes de chaque pot ont été humidifiées, le matin à l'ouverture de la serre, par une vaporisation d'eau de pluie à température ambiante pendant 5 secondes. Cette humidification a été réalisée au moyen d'un vaporisateur à main muni d'un réservoir sous pression. Durant les jours les plus chauds et les plus secs de l'été, l'humidification des sphaignes a été répétée à midi et en fin de journée de manière à éviter un dessèchement fatal des plantes sur les tourbes à nappe basse.

1.1.6. ISOLATION THERMIQUE

Sur le terrain, la tourbe ne se réchauffe que très peu en profondeur, malgré des températures estivales parfois élevée (Wicky 1988:47; Matthey 1996:125). Or, tout réchauffement de la tourbe, même momentané, peut s'accompagner d'une activité microbienne plus élevée et par conséquent d'un accroissement de la décomposition de la matière organique (Clymo 1983). C'est pourquoi, de manière à éviter au mieux un réchauffement de la tourbe dans les pots, l'ensemble des 15 pots de chaque chariot a été isolé à l'aide de parois de polystyrène expansé de couleur blanche et de 5 cm d'épaisseur sur les 4 faces. Chaque pot a en plus été muni d'un "col" carré de 15x15 cm du même polystyrène expansé, ajusté à niveau avec la surface du pot, afin d'assurer une isolation de la surface du dispositif (voir illustrations au Chapitre III/2.2).

La température à l'intérieur du compartiment ainsi délimité est restée entre 15 et 20°C au maximum. Une telle température reste relativement élevée par rapport aux conditions de terrain et permet évidemment une activité microbienne accrue. Une meilleure isolation aurait pu être obtenue en installant les pots dans un grand bac rempli de tourbe par exemple. Mais il nous fallait pouvoir accéder en permanence à

la tuyauterie alimentant les pots en eau de manière à garantir la continuité de cette alimentation et au besoin éliminer les bulles d'air qui auraient pu se former.

Bien que s'écartant de celles du terrain, ces conditions de culture nous ont toutefois permis de maintenir différents types de tourbes dans des situations similaires et donc comparables entre elles, ce qui n'aurait jamais été le cas sur le terrain.

1.2. PRÉLÈVEMENT DES CAROTTES DE TOURBE

1.2.1. TARIÈRE

Le prélèvement de carottes de tourbe cylindriques, d'un diamètre adapté le plus précisément à celui des pots de pvc, nous a obligés à concevoir *de novo* une tarière appropriée.

Jusque là en effet, nous avons toujours utilisé des tarières destinées à prélever des échantillons de sol sans avoir besoin de conserver intacte la structure de la tourbe. Dans certains cas, lorsqu'il s'agissait de décrire un profil de tourbe, un couteau à longue lame en dents de scie faisait parfaitement l'affaire pour extraire des blocs entiers de tourbe superficielle de 30 à 40 cm d'épaisseur. Pour les échantillons plus profonds, c'est aux palynologues que nous empruntons leurs outils.

Les palynologues ont longtemps utilisés une tarière cylindrique, avec une trappe pivotante permettant de fermer la chambre de prélèvement lors de la descente de la tarière. Mais les désavantages de ce type de tarière (type Hiller, ou modèle suédois selon les auteurs; voir Schneekloth 1990; Matthey F. 1971) sont nombreux. Parmi ceux-ci le fait que la tourbe soit prélevée par râclage rotatif ne permet pas de conserver intacte la structure de l'échantillon. Pour pallier à cet inconvénient majeur, Jowsey (1966) a publié un schéma détaillé d'une tarière pour les plans de laquelle il s'est inspiré des esquisses d'auteurs russes (Belokopytov & Beresnevich 1955, in Clymo 1988). Couramment employé par la suite sous l'appellation de "tarière russe" (Guenet & Reille 1988) ou "échantillonneur Macaulay" (Dinel *et al.* 1986), ce type de tarière ne fournit cependant des échantillons que sous la forme de demi-cylindres.

Pour prélever de plus gros échantillons, parfois à des profondeurs de plusieurs mètres, Digerfeldt (1966, in Clymo 1988) et Fenton (1980, in Clymo 1988) ont utilisé des tarières à section carrée, à l'aide desquelles ils ont travaillé respectivement dans des sédiments lacustres et dans de la tourbe. Outre le fait qu'une section carrée ne convenait pas à nos besoins, de telles tarières imposent souvent une pression trop importante sur les tourbes fibreuses. Le résultat en est alors une compaction des couches de tourbe, notamment en surface où la tourbe comprend une proportion variable de gaz et est donc susceptible de se tasser.

Pour pallier à ces inconvénients, Helenelund, Lindqvist & Sundman (1972) ont démontré l'avantage que pouvait présenter une tarière cylindrique enfoncée dans la tourbe par rotation. Quel que soit le type de tranchant (dents de scies ou extrémité hélicoïdale par exemple), c'est avant tout l'effet de rotation qui permet de réduire en grande partie la résistance qu'exerce la tourbe à la pénétration de la tarière.

Divers auteurs ont ainsi utilisé des tarières cylindriques, de diamètres variables, mais souvent sans en donner de description détaillée. Damman (1978) a par exemple utilisé, pour les strates superficielles des sols étudiés (jusqu'à 40 cm de profondeur), une tarière imparfaitement cylindrique, qui s'effilait quelque peu vers l'extrémité. Sans doute cet effilement contribuait-il à retenir la carotte dans le cylindre lors de l'extraction, en admettant que la tourbe légèrement comprimée lors de la pénétration de la tarière puisse à nouveau se dilater à l'intérieur du cylindre.

Robert (1969) a décrit une tarière cylindrique capable de prélever des échantillons de tourbe très peu décomposée, très meuble et gorgée d'eau. Dans de telles situations, il est en effet quasiment impossible d'extraire un bloc de tourbe superficielle sans perdre une bonne partie du matériau avec l'eau qui s'en écoule. Muni d'une couronne dentée, destinée à trancher racines et rhizomes lors de la pénétration par rotation, cette tarière était en outre équipée d'un système de câbles, permettant de tirer une languette à bord tranchant qui sectionnait la base de la carotte et retenait cette dernière dans la tarière lors de l'extraction. La compression des échantillons extraits était négligeable. Robert (1969) ne dit rien, par contre, de la distorsion des échantillons prélevés, suite aux forces de friction qui s'exercent entre la tourbe et la paroi intérieure de la tarière. Mais, travaillant sur la macrofaune, il destinait ses échantillons à l'extracteur Berlèse et n'avait par conséquent pas besoin de conserver les carottes intactes.

Confrontés à un problème d'affaissement de sol et d'établissement d'une synchronie basée sur la stratigraphie, Mathur, Lévesque & Richard (1982) ont utilisé une "sonde Coûteaux" basée sur le modèle décrit par l'auteur du même nom (Coûteaux 1962). Les carottes ainsi extraites avaient un diamètre de 10 cm, et non seulement la structure de la carotte était conservée, mais la compaction restait aussi minime que possible.

Clymo & Duckett (1986), dans leur expérience sur la régénération des sphaignes à partir de disques de tourbe, ont employé une tarière de 20 cm de diamètre, permettant de retenir l'eau in situ et donnant lieu à une compression négligeable des échantillons. Pénétrant par rotation, la tarière était capable de trancher sans peine même des fragments de bois grâce à une couronne de dents arrondies plutôt que pointues. Clymo (1988) a publié un descriptif détaillé de cet outil à l'aide duquel une analyse des carottes par tranche de 1 cm d'épaisseur est possible avec une grande précision.

DESCRIPTION DE LA TARIÈRE UTILISÉ

Sceptiques quant à l'efficacité d'une sonde Coûteaux d'un diamètre supérieur à 10 cm dans des tourbes plus ou moins fortement décomposées et comprenant de nombreux restes de bois, nous sommes plutôt orientés vers un modèle de tarière armée d'un tranchant en dents de scie et s'enfonçant progressivement par rotation. N'ayant cependant pas besoin de retenir l'eau in situ, ni de procéder à une analyse détaillée, centimètre par centimètre, des carottes obtenues, nous avons plutôt opté pour un type de tarière comparable à celui de Robert (1969).

Le plus gros problème à résoudre fut celui de la rotation, qui risquait de provoquer une torsion indésirable de la carotte de tourbe et par conséquent de perturber

l'agencement et la cohésion des différentes strates. Clymo (1988) estime qu'un rapport section/périmètre (=diamètre/4) inférieur à 3 devrait permettre d'éviter une distorsion des échantillons due à ce frottement. Le diamètre minimal de la tarière devrait ainsi être de 12 cm au moins. Mais dans des tourbes plus ou moins humifiées (indice von Post 4-5 par exemple) et asséchées par drainage, nous avons observé de fortes distorsions, même avec un diamètre de tube supérieur à 13 cm.

C'est pourquoi, comme le suggéraient Helenelund *et al.* (1972) nous avons conçu une tarière constitué de deux tubes emboîtés (figures 24 et 25) en acier inoxydable de 90 cm de longueur. Tous deux sont munis de deux solides poignées, assez longues pour assurer un levier suffisant lors du prélèvement.

Le tube intérieur est destiné à recueillir la carotte sous la forme d'un cylindre de 136 mm de diamètre (correspondant exactement au diamètre des pots de culture en pvc) et d'une longueur pouvant atteindre 70 cm dans les meilleurs cas, en fonction des propriétés de cohésion de la tourbe. Il est muni à l'extrémité inférieure d'un léger resserrement de 2 mm qui contribue à retenir la carotte de tourbe à l'intérieur lors de l'extraction. En effet, la tourbe est légèrement comprimée latéralement lors de la pénétration de la tarière mais elle se dilate à nouveau quelque peu une fois dans le tube intérieur. Avec des tourbes plus ou moins décomposées, le petit col à la base du tube intérieur suffit ainsi à retenir la carotte en place. La partie supérieur du tube intérieur est renforcée à l'extérieur, sur une hauteur de 20 cm, par un anneau de 2 mm d'épaisseur qui vient butter sur la tranche du tube extérieur lorsque les deux tubes sont emboîtés l'un dans l'autre.

Le tube extérieur vient coiffer le tube intérieur, tout en ménageant entre les deux un espace de 2mm, laissant circuler de l'air. Cet espace prend une importance capitale lors de l'extraction de la carotte en supprimant, grâce à un apport d'air vers le bas, l'effet de succion caractéristiques des sols hydromorphes saturés (qui n'a jamais laissé derrière lui une botte en marchant dans un haut-marais?). Un tel effet de succion provoquerait presque inévitablement une rupture de la carotte lors de l'extraction et limiterait par conséquent les chances de prélever des carottes de plus de 50 cm et d'un seul tenant, en particulier dans des sols tourbeux plus ou moins compactés par le drainage ou la mise en culture. En outre, cette disposition des tubes permet d'éviter de devoir construire un système à câbles pour retenir la carotte dans le tube comme dans le cas des tarières décrites par Robert (1969) ou Clymo (1988).

Grâce aux trois dents, de faible surface pour limiter la friction, aiguisées en dents de scie sur le modèle du couteau à pain, et légèrement inclinées vers l'arrière par rapport au sens de rotation, le tube extérieur pénètre lentement la tourbe par un mouvement circulaire, en sectionnant net les racines, stolons ou souches d'herbacées cespiteuses. Les restes de bois de quelques centimètres de diamètre sont également sciés sans qu'ils soient entraînés vers le bas et ne modifient la structure de la tourbe. Ajustées à un anneau de 4 mm d'épaisseur à l'intérieur du tube extérieur, les trois dents découpent une carotte au diamètre correspondant à celui du tube intérieur. Au fur et à mesure de l'enfoncement, la carotte est forcée à travers le léger étranglement du tube intérieur, qui lui n'est pas en mouvement rotatoire, et cet étranglement la maintiendra ensuite en place.

Dans les tourbes les plus compactes, les dents, bien que de conception fort robuste, ont tendance à s'écarter légèrement l'une de l'autre et à découper une carotte d'un diamètre supérieur (2 à 3 mm tout au plus) à celui du tube intérieur. Il pourrait en résulter une compression latérale indésirable de la carotte. Cet inconvénient est aisément évité par un contrôle régulier de l'écartement des dents.

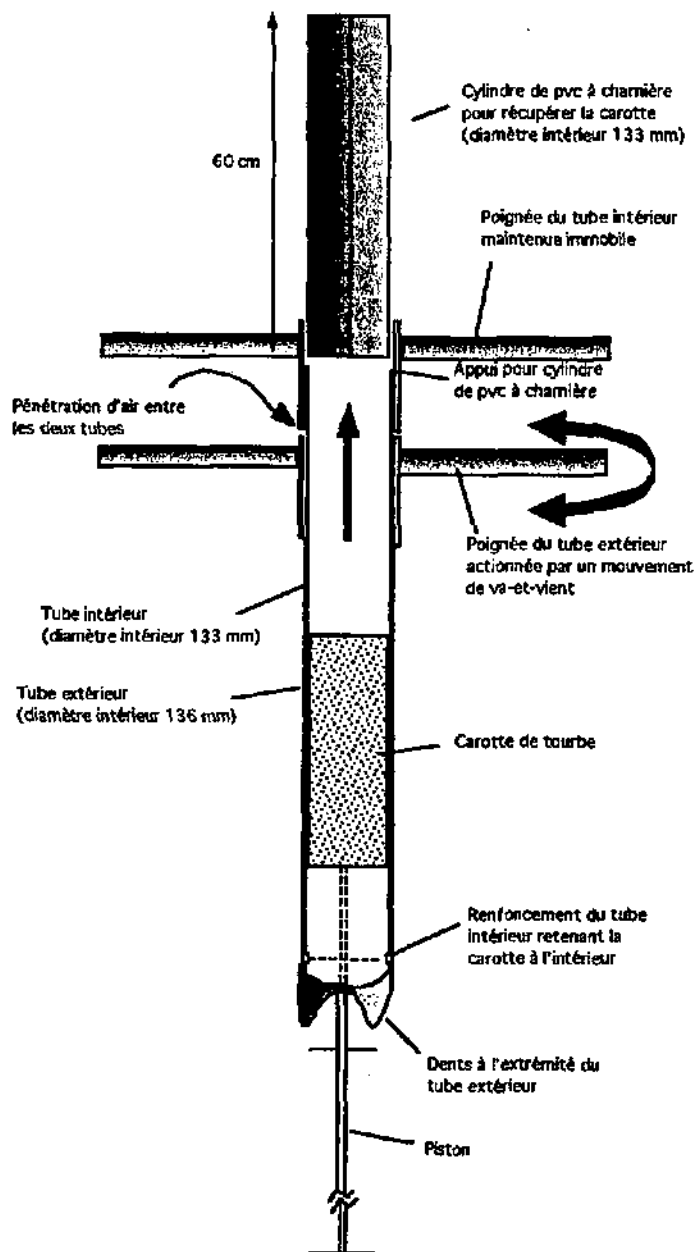


FIGURE 24. SCHÉMA DE LA TARIÈRE UTILISÉES POUR LE PRÉLÈVEMENT DES CAROTTES DE TOURBES NON REMANIÉES

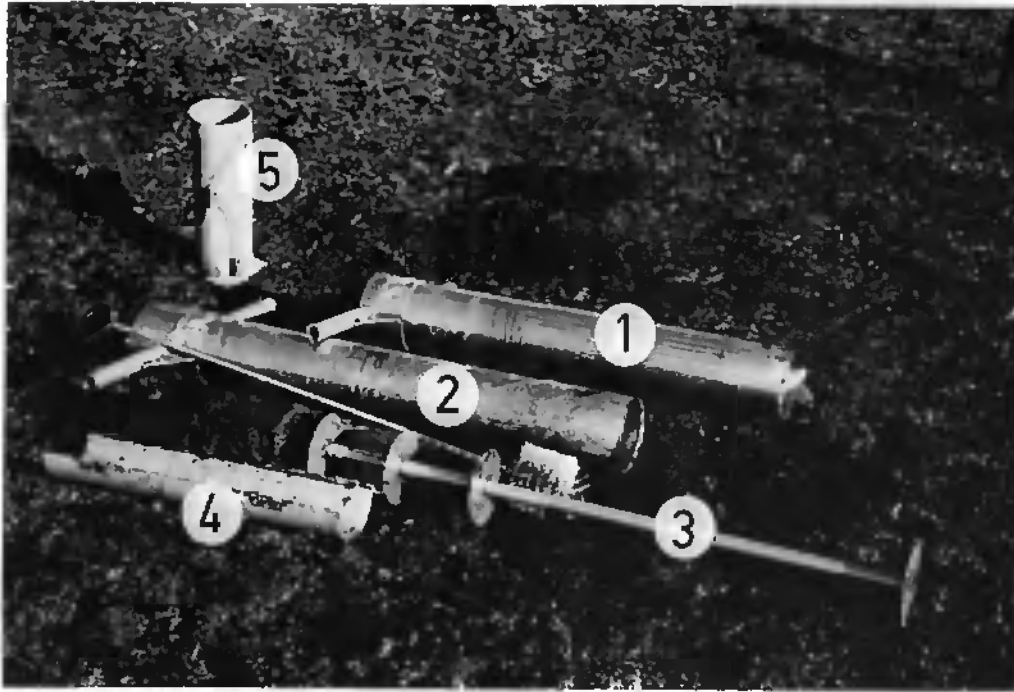


FIGURE 25. LES DIFFÉRENTES PIÈCES CONSTITUTIVES DE LA TARIÈRE AVEC :

1. LE CYLINDRE EXTERNE MUNI DE DENTS POUR FORER LA TOURBE
2. LE CYLINDRE INTERNE DESTINÉ À MAINTENIR LA CAROTTE DE TOURBE NON REMANIÉE
3. LE PISTON
4. LE CYLINDRE À CHARNIÈRE POUR RÉCUPÉRER ET OBSERVER LA CAROTTE DE TOURBE
5. A L'ARRIÈRE-PLAN, UN POT DE CULTURE



Le tube intérieur est maintenu fermement en place par un opérateur de manière à éviter tout mouvement de rotation (figure 26). Quant au tube extérieur, il est manipulé par un second opérateur qui lui imprime un mouvement rotatoire de va-et-vient en même temps qu'une pression modérée vers le bas. La rotation en va-et-vient sur environ 60° au lieu d'une rotation continue sur 360° s'est avérée plus efficace et contribue à limiter encore d'éventuels déformations de la carotte. Au fur et à mesure de l'avance du forage, le tube intérieur est alors enfoncé par à-coups secs de 2 à 3 cm de profondeur, de façon à ce que la carotte n'adhère pas aux parois du tube extérieur lors de l'enfoncement. En décollant ainsi par inertie la carotte du tube que l'on enfonce on évite toute compaction indésirable (<3 cm pour une longueur totale de plus de 60 cm).

Il est également apparu avantageux de préparer le forage en sciant, à l'aide d'un long couteau à pain, les 15 à 20 premiers centimètres du sol sur un cercle de diamètre correspondant à celui de la tarière. Cette pratique permet d'éviter la torsion des strates superficielles généralement beaucoup plus lâches qu'en profondeur.

Une fois atteinte la profondeur désirée, la carotte est sectionnée à la base par une rotation du tube intérieur qui est ensuite remonté lentement afin de permettre à l'air de pénétrer en profondeur par l'interstice entre les deux tubes, comme vu précédemment.

La carotte est extraite du tube intérieur à l'aide d'un piston introduit par la base. Le piston est muni de trois anneaux qui le maintiennent dans l'axe central du tube et permettent d'éviter une déformation de la base de la carotte. Celle-ci est récoltée à sa sortie au haut du tube intérieur dans un cylindre de pvc constitué des deux moitiés d'un cylindre fixées entre elles d'un côté au moyen d'une charnière, de l'autre par une fermeture à goupilles amovibles. De cette manière, le tube de réception peut être ouvert et la carotte observée à loisir.

1.2.2. DESCRIPTION ET PRÉPARATION DES CAROTTES

Les carottes ainsi prélevées ont été décrites immédiatement, sur le terrain, en termes de couleurs, structures et stratification visibles à l'œil nu.

Les restes de végétation en place, racines superficielles, souches d'herbacées cespiteuses et mousses vivantes ont été enlevées. Dans le cas de la présence de sphaignes, la couche de sphaignes entières mais "apparemment mortes" a également été enlevée.

Les carottes ont ensuite été coupées à 45 cm de longueur à partir de la surface ainsi travaillée. Enfin, elles ont été placées dans des tubes de pvc pour leur transport à Neuchâtel dans la serre du jardin botanique. Les tubes ont été fermés hermétiquement aux deux extrémités à l'aide de sachets de plastique, maintenus par des élastiques, pour éviter tout dessèchement durant le transport. Ils ont en outre été transportés verticalement dans leur position initiale. Le transport s'est effectué le jour-même.



FIGURE 26. MANIEMENT DE LA TARIÈRE

Enfoncement simultané des deux tubes par un mouvement rotatoire de va-et-vient imprimé au tube externe (inférieur), le tube interne (supérieur) étant maintenu en place par le second opérateur



Récupération de la carotte de tourbe dans le cylindre à charnière, en poussant la carotte au travers du tube interne à l'aide du piston.

En parallèle au prélèvement des carottes, une série d'échantillons ont été récoltés à partir des mêmes tourbes et conditionnés dans des sachets de plastique pour une caractérisation ultérieure de divers paramètres physico-chimiques. Emportés au laboratoire le jour-même du prélèvement, ces échantillons ont été conservés au congélateur jusqu'au moment des analyses.

1.2.3. INSTALLATION DES CAROTTES DANS LES POTS EN SERRE

Dans la serre, les carottes ont été transférées depuis les tubes de transport dans les pots définitifs à l'aide du piston utilisé avec la tarière. Toutefois, elles ont dû être poussées depuis le haut ce qui, pour les plus compactes et aussi les plus "collantes" d'entre elles, a pu produire une certaine compaction. Difficile à mesurer précisément, la compaction est en tous les cas restée inférieure à 1.5 cm.

Une fois toutes les tourbes en place dans les pots, l'alimentation en eau a été branchée afin de régler les nappes au plus vite. Durant le délai de quelques jours qu'a duré le prélèvement de toutes les carottes (du 9 au 18 mai 1990), les pots déjà occupés par une carotte ont été fermés hermétiquement à l'aide de sachets de plastique destinés à éviter toute évaporation. Dans cette période transitoire, la nappe a été réglée au niveau bas (-40 cm) pour tous les pots et chaque pot a été arrosé une fois.

Avant de procéder à l'installation des sphaignes, la surface de chaque carotte a été travaillée à l'aide d'une planchette munie de clous de 5.2 cm de longueur. Ainsi le niveau superficiel de la tourbe dans chaque pot a été homogénéisé entre tous les pots. En fin d'expérience, grâce à cette régulation du niveau de la tourbe, les éventuels phénomènes de tassement ou de gonflement des tourbes allaient en outre pouvoir être mesurés. Enfin, cette opération, en rendant la surface de tourbe un peu rugueuse à cause des sillons laissés par les clous, était également destinée à assurer un contact plus intime entre la tourbe et le coussinet de sphaignes qui allait y être déposé.

1.3. MISE EN PLACE DES SPHAIGNES

1.3.1. PRÉLÈVEMENT ET PRÉPARATION DES "COUSSINETS" DE SPHAIGNES POUR LA PREMIÈRE EXPÉRIENCE

Les coussinets de sphaignes ainsi que les sphaignes individuelles destinées au calcul de la relation supposée linéaire entre le poids de la tige et celui du capitulum (voir point 3.1.3 ci-après) ont été récoltées en l'espace de quelques jours, peu après l'installation des carottes de tourbe dans les pots. Les sphaignes d'une même espèce provenaient toutes du même site et de la même station afin d'éviter d'éventuels artefacts dus à des écotypes différents. *Sphagnum magellanicum* et *S.fuscum* ont été prélevées dans la tourbière du Cachot (NE) (coordonnées 541.275/206.375). Quant à *S.recurvum* var. *mucronatum* tous les échantillons utilisés pour les expérimentations en serre de 1990 et 1991 proviennent de la tourbière du Creux de l'Epral (JU) (coordonnées 562.000/228.500).



FIGURE 27.
PRÉLÈVEMENT DES
SPHAIGNES À L'AIDE
DES ANNEAUX DE PVC.



Le calcul de la relation de poids entre tige et capitulum a été répétée en 1991 pour *S.recurvum* var. *mucronatum*, car des fluctuations importantes peuvent survenir d'une année à l'autre et ainsi fausser les résultats (Clymo 1970; Lütt 1992).

Sur le terrain, les coussinets destinés à être implantés sur les carottes de tourbe en pots ont été récoltés à l'aide d'un anneau de pvc de 5 cm de hauteur et au diamètre correspondant à celui des pots de culture (soit 133 mm de diamètre intérieur). L'anneau de pvc était déposé à la surface du gazon de sphaignes et le coussinet de sphaignes progressivement découpé à l'aide d'une paire de ciseaux courant autour de l'anneau de pvc (figure 27). Ce dernier s'enfonçait ainsi peu à peu jusqu'à ce que son bord supérieur se trouve à fleur avec les capitula des sphaignes. A ce moment, les sphaignes des alentours étaient écartées à la main afin de dégager l'anneau de pvc. Le coussinet de sphaignes, inclus dans l'anneau de pvc et non remanié, pouvait dès lors être coupé à la base à l'aide des ciseaux. L'ensemble sphaignes et anneau de pvc était ensuite renversé capitula en bas sur un carton plat et la base ainsi apparente du coussinet de sphaignes coupée à ras de l'anneau de pvc, pour obtenir un tapis de sphaignes de 5 cm d'épaisseur.

Certains échantillons ont dû être rejetés lorsque les sphaignes avaient une longueur de tige dressée supérieure à 5 cm. Dans de tels cas en effet, en coupant la base du coussinet à 5 cm de longueur, les tiges des sphaignes étaient sectionnées et n'étaient plus reliées entre elles. D'une part, les coussinets avaient tendance à se défaire, les sphaignes n'étant plus solidaires à la base, d'autre part, sur le terrain, la stratification naturelle du matériel végétal sous un gazon de mousses comprend toujours, entre les sphaignes vivantes et la tourbe proprement dite, une interface constituée d'une couche de sphaignes mortes entrelacées dans laquelle est prise la base des tiges des individus vivants. Or, le maintien de cette interface dans nos pots de culture nous semblait essentiel afin de reproduire au mieux les conditions naturelles, notamment eu égard aux échanges d'eau et d'éléments nutritifs entre les sphaignes et la tourbe. L'importance fondamentale de cette interface a en outre également été relevée par Giller & Wheeler (1988:854-855), Johnson, Damman & Malmer (1990) ou encore Rydin (1993a:420-421).

Les coussinets de sphaignes, toujours maintenus dans leurs anneaux de pvc, ont été transportés le jour même au laboratoire et provisoirement stockés 1 ou 2 jours en chambre froide obscure à 4°C afin d'éviter un trop fort étiolement des sphaignes. L'installation des coussinets dans les pots de cultures définitifs a été effectuée de la manière la plus simple en posant les coussinets avec leurs anneaux de pvc sur les pots destinés à les recueillir et en poussant doucement les coussinets de sphaignes vers le bas à l'aide du revers de la main, en veillant à ne pas modifier la structure du coussinet. La hauteur des pots et la longueur des carottes de tourbe étaient telles qu'elles ménageaient juste un espace de 5 cm de hauteur en haut du pot pour abriter les sphaignes, dont les capitula arrivaient ainsi à fleur du bord supérieur des pots.

Un anneau de pvc de 15 cm de hauteur, sectionné verticalement afin de pouvoir s'ouvrir quelque peu et se pincer autour des pots de culture, a été placé en haut de chaque pot. Cet anneau a ensuite été glissé vers le haut au fur et à mesure de la croissance des sphaignes, de manière à prolonger le pot et pour éviter que les sphaignes ne retombent en éventail sur les côtés en destructurant ainsi le coussinet. Les sphaignes ont par conséquent pu croître verticalement, comme si elles étaient



FIGURE 28. PRÉPARATION DES SPHAGNES COUPÉES EXACTEMENT À 5 CM DE LONGUEUR.





FIGURE 29. IMPLANTATION DES SPHAIGNES MARQUÉES DANS LES COUSSINETS EN POTS.



incluses dans un gazon sur le terrain. Elles ne se sont affaissées en cours de saison qu'à la base, conformément à ce que l'on peut observer sur le terrain.

Les quelques plantes vasculaires, indésirables, ont été coupées au début, de même que les repousses éventuelles en cours d'expérience, afin de ne garder que les sphaignes.

1.3.2. IMPLANTATION DES INDIVIDUS MARQUÉS (POUR LES DEUX EXPÉRIENCES)

10 sphaignes de port moyen, coupées exactement à 5 cm de longueur et marquées à l'aide d'un petit fil de polyester attaché juste sous le capitulum (figure 28), ont été repiquées dans les coussinets de chaque pot de culture. Le repiquage a été effectué à l'aide d'une paire de pincettes rigides dans lesquelles la sphaigne à repiquer était maintenue sur toute sa longueur mais pincée à la base seulement (figure 29). Cette façon de procéder assurait une pénétration optimale, sans perturbation de l'architecture des coussinets, et permettait de limiter au mieux les risques de casser la tige des sphaignes à repiquer. Ces dernières étaient ainsi bien en position verticale dans le coussinet et en mesure de reprendre leur croissance au même rythme que celles du coussinet.

Les 10 sphaignes marquées ont été distribuées de façon régulière en évitant toutefois une zone de 2 cm à partir des parois des pots afin de limiter un éventuel effet de bord indésirable.

Pour la seconde expérience (voir chapitre IV), les sphaignes (coupées dans ce cas à 3 cm, y compris le capitulum) ont été repiquées de la même manière mais directement dans la surface de la tourbe, en ne laissant dépasser que le capitulum. Cette façon de procéder était destinée à simuler les conditions de réimplantation d'individus isolés de sphaignes sur tourbe nue, comme nous l'avions observé sur le terrain.

2. CARACTÉRISATION DES TOURBES

2.1. PRÉLÈVEMENT DES ÉCHANTILLONS

Pour procéder aux analyses physico-chimiques décrites ci-après, des échantillons de tourbes ont été prélevés à partir des carottes récoltées sur le terrain comme décrit au point 1.2.2. Des tranches de 5cm d'épaisseur ont été découpées dans les carottes de référence à raison d'une tranche par strate distinguée sur la base de critères visuels et tactiles (couleur, structure et texture, indice von Post selon AFES (1992)). Les tranches ont ensuite été découpées en autant de parts nécessaires aux différentes analyses.

Pour les tourbes en pots, récoltées en fin d'expérience, la tourbe a été prélevée directement dans les pots. Le premier centimètre d'épaisseur a été raclé et rejeté et les différentes parts nécessaires aux analyses récoltées, dans les 5 cm d'épaisseur suivants, soit à l'aide d'un couteau et d'une spatule, soit à l'aide d'un cylindre métallique à bord tranchant. Puis la tourbe a été extraite du pot à la main, par petites quantités, jusqu'à atteindre le niveau de 40 cm sous la surface de la carotte de tourbe. La dernière tranche a ainsi pu être échantillonnée de la même manière que la tranche superficielle.

Dans tous les cas, le niveau de référence pour la profondeur (0 cm) a été fixé au haut de la carotte de tourbe *sensu stricto*. En présence de végétation en surface de la carotte de tourbe, notamment de sphaignes dont les tiges forment un continuum entre tissus vivants et tissus morts, le niveau de référence a été estimé visuellement en déterminant le niveau moyen de la base des sphaignes vivantes qui ont été coupées au couteau à dents de scie et rejetées.

2.2. CARACTÉRISTIQUES DE BASE

Un certain nombre de propriétés couramment utilisées en pédologie ont été mesurées sur les tourbes, à savoir:

- L'acidité du sol frais, mesurée par le pH dans l'eau et dans une solution normale de KCl (rapport volume sol/eau ou KCl 1:2.5) à l'aide d'un pH-mètre Metrohm à électrode de verre combinée. L'acidité d'échange a été évaluée sur la base du delta pH = $pH_{eau} - pH_{KCl}$ (Baize 1988:66). Pour le calcul du delta pH, les valeurs réelles de concentrations en ions H⁺ ont été calculées à partir des pH_{eau} et pH_{KCl} , et le résultat des soustractions traduits à nouveau en valeurs log, de même que pour le calcul des moyennes (Wicky 1988:65).
- Le taux d'humidité, exprimé en % du poids sec de tourbe, et mesuré par différence de poids entre le sol frais et séché à l'étuve à 105°C jusqu'à poids constant.

- La **densité apparente**, exprimée en $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$, et la **capacité de rétention en eau**, exprimée en % de poids sec. Pratiquement, les échantillons ont été prélevés à l'aide d'un cylindre métallique (cylindre de Burger) à bord tranchant de 5 cm de haut et 5 cm de diamètre, soit de 98.17cm^3 . Ils ont été saturés en eau, sous vide partiel pour le dégazage de l'air emprisonné, pesés puis séchés à l'étuve à 105° jusqu'à poids constant. Le poids sec restant, rapporté au volume initial équivaut à la densité apparente. Le poids de l'eau évaporée, exprimé en % du poids sec, équivaut quant à lui à la **capacité de rétention en eau**. Ces deux valeurs sont par conséquent parfaitement corrélées. L'intérêt de la capacité de rétention en eau réside dans le fait que ses valeurs s'étalent sur une échelle beaucoup plus grande que celles de la densité et qu'elle permet par conséquent d'affiner la comparaison entre échantillons.
- Le **taux de cendres**, calculé en % par différence à 100 avec la **perte au feu** par combustion au four à 450°C de l'échantillon séché à l'air. La perte au feu ayant dépassé 60% dans tous les cas, on peut admettre qu'elle équivaut à la **MO** (Howard 1964).
- Les **concentrations en carbone total, azote total et hydrogène total**, exprimées en % du poids sec de tourbe séchée et broyée à $0.5\ \mu\text{m}$, mesurées par combustion éclair, dosage par chromatographie en phase gazeuse et détecteur de conductivité thermique (analyseur Carlo Erba EA 1108). Ces mesures permettent de calculer les rapports fondamentaux C/N et H/C. En l'absence d'effervescence à HCl concentré, dans les sols tourbeux, le **Ctot** peut en effet être assimilé au **Corg** (Gobat 1984, Giugni 1991). En présence de CaCO_3 , une partie du Ctot ainsi mesurée n'est pas d'origine organique. Une telle erreur conduit à une légère surestimation du C/N. Succow (1988:25) relève cependant que les teneurs en CaCO_3 ne sont significatives que dans des sols à pH_{KCl} généralement supérieur à 6.4.
- La **capacité d'échange cationique (CEC)**, mesurée à partir du sol séché à l'air selon la méthodologie de l'"Association of Official Agricultural Chemistry" (AOAC) du Canada (McKeague 1976), par extraction à l'acétate de baryum. Cette procédure permet de mesurer la CEC au **pH** du sol, contrairement aux extractions en milieu alcalin qui supposent des conditions diamétralement opposées à celles qui prévalent dans les tourbes acides d'un haut-marais.

Nous avons renoncé à doser les éléments échangeables. La tourbe étant constituée de restes de végétaux parfois en fort bon état de conservation, l'observation des macrorestes révèle fréquemment des tissus dont les cellules sont restées entières, particulièrement dans les tourbes faiblement décomposées (Gobat 1984:9). Il est ainsi le plus souvent possible de déterminer encore les espèces muscinales par exemple (Janssens 1983). C'est cette propriété qui est aussi exploitée dans les analyses stratigraphiques de macrorestes destinées à retracer la genèse et l'évolution d'un site (Grosse-Brauckmann 1972 et 1974, Buttler, Diné & Lévesque 1994). Or des phénomènes osmotiques avec les cellules entières des tissus végétaux peuvent interférer dans les extractions pour le dosage d'éléments échangeables et fausser ainsi les résultats. Ces phénomènes peuvent en outre s'exercer différemment en fonction du cation considéré et la somme des valeurs pour les cations échangeables devient alors difficilement interprétable (Gobat, comm. pers.). La mesure de la CEC

n'échappe d'ailleurs pas non plus à cette source d'erreur, mais comme elle représente une mesure plus globale qui concerne la totalité des sites d'échanges, l'erreur doit être proportionnellement moins conséquente.

2.3. MINÉRALOMASSE

Les cations mobilisables (Ca, Mg, K, Na) constituent une réserve d'éléments nutritifs à plus ou moins court terme pour les végétaux (Bonneaux & Souchier 1979, in Gobat 1984). En plus des quatre éléments cités, Fe, Mn et P ont également été dosés (sauf Fe et Mn pour les échantillons témoins). Selon Allen *et al.* (1974, in Gobat 1984) le dosage des éléments mobilisables dans les sols organiques peut se faire selon la même méthode que pour les végétaux (éléments totaux), à savoir par digestion acide dans H_2SO_4 puis dosage par spectrométrie d'émission plasma (Beckman). En présence de $CaCO_3$, une précipitation de gypse ($CaSO_4$) peut se produire, avec pour corollaire une sous-estimation des teneurs en Ca_{mob} . Cette sous-estimation reste cependant négligeable dans la mesure où les teneurs en Ca sont de toute manière beaucoup plus importantes dans de telles situations qu'en l'absence de $CaCO_3$.

Dans les sols tourbeux, en l'absence d'une roche-mère, les éléments dosés sont ceux "issus de produits secondaires d'altération ou ceux contenus dans des combinaisons organiques relativement labiles" (Gobat 1984:9). Dans de telles conditions, les cations mobilisables sont assimilables aux cations totaux (Gobat comm. pers.).

Les résultats obtenus pour chaque élément permettent en outre le calcul de la somme des cations Ca, Mg, K et Na, ainsi que des rapports Mg/Ca, K/Ca et K/Na.

2.4. UNITÉS DE MESURE

Comme nous nous intéressions avant tout aux relations entre les sols et les plantes, les résultats concernant la minéralomasse ont été exprimés en $mmol \cdot dm^{-3}$ (teneurs), plutôt qu'en % (concentrations), de manière à tenir compte des différences de densité entre échantillons, en partant de l'idée que les plantes exploitent plutôt un volume qu'un poids donné de tourbe. Cette manière de procéder peut avoir son importance lors de la discussion de l'influence de la qualité des tourbes sur les plantes comme le relèvent par exemple Loach (1966:604) ou Gobat (1984:93 et 114).

Suivant le même principe, nous avons également tenu compte des densités des tourbes pour exprimer les résultats des teneurs en azote (N_{tot}), et la CEC a été calculée en $m\acute{e}q \cdot dm^3$ plutôt qu'en $m\acute{e}q \cdot 100g^{-1}$, même si cette expression est peu conforme à l'usage en vigueur en pédologie.

2.5. CARACTÉRISTIQUES SPÉCIFIQUES AUX TOURBES

Aux analyses pédologiques "classiques", il est judicieux d'en ajouter quelques-unes qui sont spécifiquement adaptées à l'étude des tourbes et qui tiennent compte des particularités uniques du matériau tourbeux par opposition à d'autres types de sols.

Les travaux de Gobat (1984), Gobat *et al.* (1991), Giugni (1991), Matthey (1996) et Buttler *et al.* (1994) ont en outre montré la complémentarité et l'intérêt de procéder à l'analyse des sols tourbeux en intégrant à la fois les analyses pédologiques classiques et celles plus spécifiques aux tourbes. De ces dernières nous avons retenu:

- L' "indice pyro", ou indice d'absorbance (valeur lue au spectrophotomètre multipliée par 100 à une longueur d'onde de 550nm) d'un extrait de tourbe au pyrophosphate de sodium (Kaila 1956). L'intensité de la coloration et donc de l'absorbance de la lumière augmente avec la quantité d'acides fulviques (AF) et humiques (AH) extraits. Cette mesure fournit indirectement une appréciation du degré de décomposition chimique de la tourbe, pour autant que les tourbes étudiées soient de même type (par exemple tourbes de haut-marais comme dans notre cas) (Grosse-Brauckmann 1990:188).
- Le **taux de fibres**, fixé à 200 μm selon la classification européenne de Bascomb, Banfield & Burton (1977, *in* Gobat *et al.* 1991) (160 μm dans la classification nord-américaine selon SSSA 1974 et plus récemment aussi en Europe selon AFES 1992), permet de classer les tourbes en fonction de leur état de dégradation physique dans les trois domaines fondamentaux (SSSA 1974): humique (*Saprist*), mésiqque (*Hemist*) et fibrique (*Fibrist*), avec des seuils fixés à 10 et à 40% de fibres. Le taux de fibres est mesuré par tamisage humide semi-automatique selon Gobat *et al.* (1991). Cette technique, dérivée de celle proposée par Lévesque & Diné (1977), fournit un résultat correspondant au taux de fibres frottées, l'agitation sans billes du matériel dans l'eau durant 18 heures et le fractionnement manuel des grumeaux éventuels sur le tamis et sous un léger courant d'eau désionisée, continu et tangentiel, remplaçant le frottement des fibres (Diné & Lévesque 1976; Gobat, Grosvernier & Matthey 1986).

La **composition granulométrique** et les **propriétés micro-structurales** des tourbes permettent d'affiner la classification en distinguant, selon le modèle du triangle granulométrique des sols adapté au cas particulier des tourbes par Gobat *et al.* (1991), des sous-unités à l'intérieur des trois domaines fondamentaux cités plus haut. Le fractionnement se fait par adjonction de tamis supplémentaires lors du tamisage automatique, avec des mailles de 2000 μm (fibres grossières) et 50 μm (particules moyennes). Les particules inférieures à 50 μm sont tamisées préalablement, en même temps que les grumeaux sont cassés manuellement à l'aide d'une spatule. Cette limite à 50 μm est celle proposée par Bruckert *et al.* (1978) en tant que limite supérieure des particules formant des micro-agrégats dans les tourbes les plus décomposées.

Le **taux de fibres** et les **fractions granulométriques** n'ont été mesurés que pour les échantillons témoins et pas pour les tourbes récupérées des pots de culture en fin d'expérience. Il ne nous a en effet pas été possible de trouver le temps nécessaire à l'analyse granulométrique de 180 échantillons de tourbe sans préteriter d'autres analyses plus importantes à notre point de vue. Par contre, ces analyses étaient parfaitement justifiées dans l'optique d'une classification adéquate des 5 types de tourbes étudiés.

2.6. ANALYSES COMPLÉMENTAIRES EN RELATION AVEC LA GESTION DE L'EAU

L'approvisionnement en eau étant un des facteurs-clés qui déterminent la croissance des sphaignes, il nous a paru intéressant de caractériser les tourbes sous l'angle de la porosité.

Dans ce but, on a utilisé les échantillons prélevés pour la mesure de la densité et de la capacité de rétention en eau. Mais avant d'être séchés à l'étuve, ils ont été placés sur une table à tension, construite selon le modèle de Topp & Zebchuk (1979), où ils ont été successivement soumis à des tensions équivalentes à une hauteur d'eau de 15 cm (pF 1.18) et de 146 cm (pF 2.16). Ces deux valeurs de succion permettent d'extraire l'eau respectivement des pores grossiers ou macropores (jusqu'à 200 μm) et des mésopores grossiers et moyens (jusqu'à 20 μm). On atteint alors la capacité au champ.

La porosité totale d'un échantillon est ainsi calculée par différence de poids entre l'échantillon saturé en eau et le même échantillon séché à l'étuve à 105°C. Le résultat est exprimé en % et rapporté au volume initial de l'échantillon saturé. On procède de même pour les macropores et les mésopores en pesant l'échantillon à chaque étape (Buttler 1992b).

3. MESURE DE LA PRODUCTION

3.1. LA MÉTHODE DE LA "CORRECTION DU CAPITULUM"

3.1.1. LE CHOIX D'UNE MÉTHODE DE MESURE

Bien que les termes de production et de biomasse soient difficilement applicables aux sphaignes (Clymo 1970) nous en avons conservé l'usage dans une acception élargie, conformément à la discussion de Francez (1992:22). La biomasse d'une sphaigne en un temps donné est en fait très difficile à mesurer par le fait que la limite entre les tissus vivants et morts est le plus souvent diffuse et qu'en plus de cela la coloration brune ne suffit pas à s'assurer que les tissus en question soient morts. Il suffit pour s'en convaincre de consulter les travaux sur la régénération des sphaignes de Clymo & Duckett (1986) ou ceux de Poschlod (1989). En outre, la partie "vivante" d'une sphaigne est constituée en grande partie de hyalocystes, cellules mortes fonctionnant comme réservoir d'eau, ce qui rend la notion de biomasse plutôt ambiguë. Par analogie avec Francez (1992), nous nous sommes contentés d'utiliser la biomasse moyenne en fin de saison, n'étant pas en mesure d'apprécier les variations saisonnières (et donc une biomasse maximale à un moment donné) sans détruire la structure des coussinets ou même les sphaignes marquées, en tentant d'extraire ces dernières régulièrement en cours de saison.

Par contre, comme la grande majorité des auteurs ayant travaillé sur le même sujet, nous conserverons le terme de production primaire nette qui correspond à la quantité de biomasse produite dans un intervalle de temps donné, sans tenir compte des pertes éventuelles. En travaillant sur des intervalles de temps relativement courts on peut en effet estimer que la quantité de biomasse perdue autrement que par respiration (par décomposition, consommation ...) est négligeable.

Clymo (1970) a jeté les bases méthodologiques pour la mesure de la croissance et de la production des sphaignes. Dans un article très détaillé il a comparé et évalué différentes méthodes de mesures de croissance et de production et discuté de l'exactitude respective de chacune de ces méthodes. La méthode de la correction du capitulum reste cependant celle qui est le moins sujette à objection.

Francez (1992) a lui aussi évalué ces différentes méthodes sur le terrain. Il reconnaît que si la méthode de l'accroissement moyen de poids calculé en multipliant la croissance en longueur par la densité apparente des tiges (soit la portion de 1-3 cm ou 1-4 cm sous le capitulum) paraît plus précise (faible erreur-type des moyennes calculées), la méthode de la correction du capitulum donne des résultats tout à fait comparables.

Finalement il est presque surprenant de constater que fort peu d'auteurs pratiquent la méthode de la correction du capitulum, lui préférant la technique des marqueurs externes (tiges métalliques coudées ou "cranked wires", bandes de nylon, ...) et le calcul de la production par la mesure de la densité apparente. Il faut admettre que le temps à consacrer à la méthode de la correction du capitulum est très conséquent et

qu'il a tout l'heur de rebuter même les plus obstinés des chercheurs! Quant à nous, nous avons tenu tête jusqu'au bout, coupant, mesurant, nouant, séchant, pesant jusqu'à plus de 1'000 sphaignes d'affilée.

3.1.2. CROISSANCE EN LONGUEUR ET ACCROISSEMENT DE POIDS

La croissance en longueur des sphaignes peut être aisément mesurée en prenant soin de couper les sphaignes à une longueur précise au début et en mesurant la différence de longueur en fin d'expérience. Le fait de couper les sphaignes à leur base ne pose en effet pas de problème, surtout si, contrairement à la pratique d'autres auteurs, elles ne sont ensuite plus coupées avant la fin de la saison.

Il n'en va pas de même pour l'accroissement de poids. En effet, le poids du capitulum de départ doit absolument être mesuré pour être déduit du poids de la plante en fin de saison, puisque, comme le précise Clymo (1970), nous ne sommes pas intéressés par la quantité de "machinerie" mais bel et bien par celle du produit de la machinerie. Or, le poids du capitulum, où résident les méristèmes de croissance, n'est pas constant entre le début et la fin de la période de végétation. Couper et écarter de la mesure purement et simplement le capitulum en fin de saison reviendrait ainsi à considérer, dans le cas d'une plante qui se serait allongée par étiolement sans avoir produit beaucoup de biomasse supplémentaire, un accroissement de poids excessif, une partie du capitulum d'origine se retrouvant en fait "étalée" le long de la tige sous forme de rameaux. A l'inverse, une plante ayant beaucoup assimilé sans pour autant s'allonger proportionnellement ferait l'objet d'une sous-estimation de l'accroissement de poids, une partie de la biomasse produite étant encore incluse dans le capitulum en fin de saison.

Pour des raisons évidentes il n'est pas possible de mesurer individuellement le poids de chaque capitulum en début d'expérience. C'est pourquoi la méthode dite de la "correction du capitulum" emprunte-t-elle un chemin détourné pour fournir une estimation aussi proche que possible du poids réel du capitulum initial d'une sphaigne, à partir d'un choix de répétitions obtenues avec des valeurs mesurées sur d'autres plantes.

3.1.3. PRINCIPES DE LA RÉGRESSION TIGE-CAPITULUM

La figure 30 résume les principes de la méthode de la correction du capitulum. Cette méthode postule qu'il existe pour chaque espèce de sphaigne d'un site donné et en un temps donné une relation linéaire entre le poids du capitulum (1 cm par convention) et le poids de la tige (de 1-3 cm sous le capitulum) dénudée de ses rameaux et de ses feuilles. La méthode postule encore que le poids de cette section de tige ne variera que de façon négligeable au cours d'une saison de végétation. Ainsi, en pesant les 3 cm inférieurs de la tige dénudée d'une sphaigne récupérée en fin de saison, on pourra, en appliquant l'équation de régression linéaire calculée en début de saison sur un échantillonnage représentatif de la population étudiée, retrouver le poids théorique du capitulum initial.

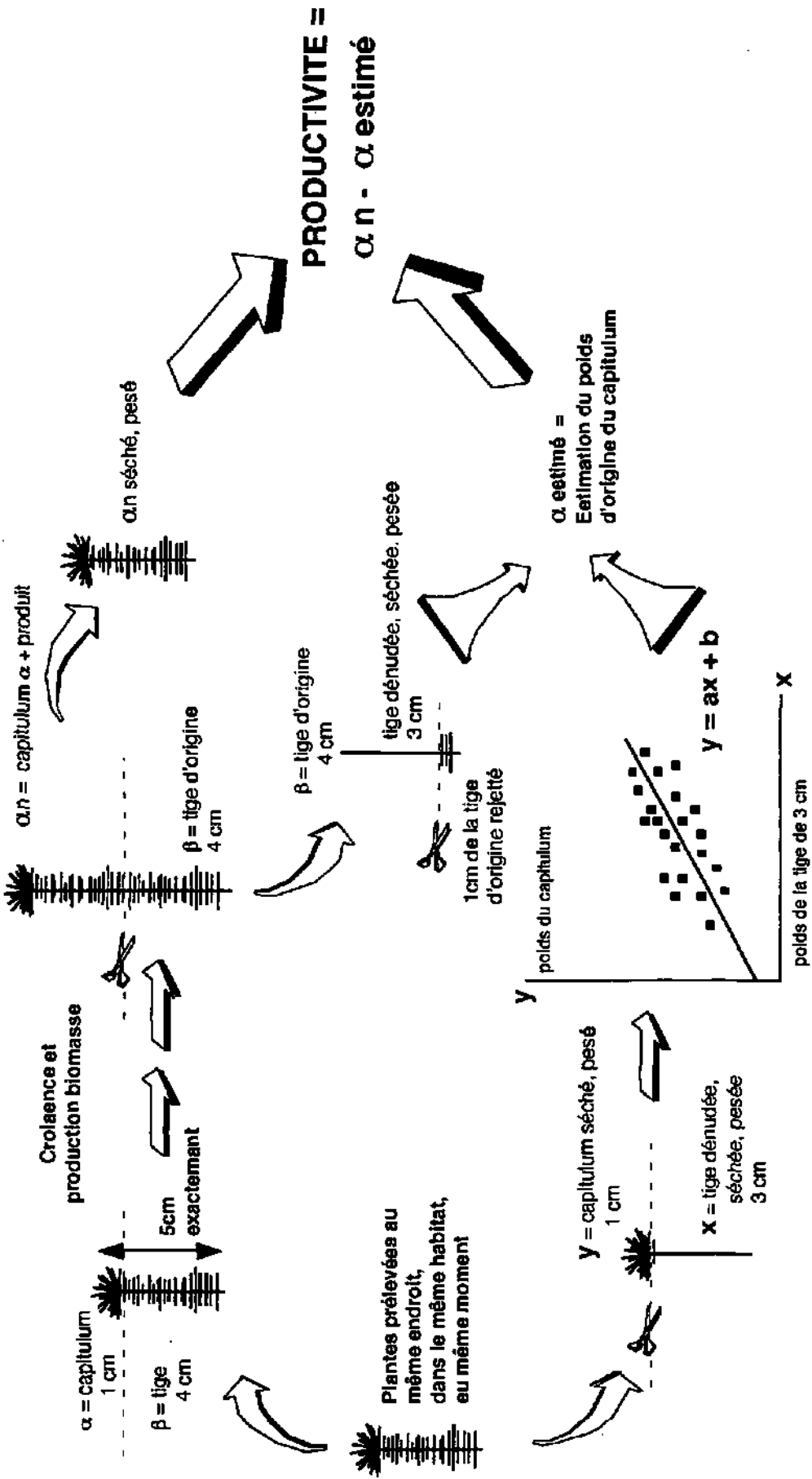


FIGURE 30. PRINCIPES DE LA MÉTHODE DE LA CORRECTION DU CAPTULUM (COMMENTAIRES DANS LE TEXTE)

C'est pourquoi, pour calculer les paramètres de l'équation de régression décrivant la relation linéaire "poids de la tige - poids du capitulum", il est indispensable de prélever suffisamment d'individus, au même endroit et en même temps, que ceux qui seront marqués et dont la croissance sera mesurée en fin de saison. Dans notre cas, nous avons toujours essayé de mesurer au moins une centaine d'individus répartis également entre individus de tailles petites (20), moyennes (20) et grandes (20), de même que prises de façon aléatoire (environ 40).

Pour ce qui est des plantes marquées et coupées initialement à 5 cm, Clymo (1970) propose, à la fin de l'expérience, de procéder de la façon suivante: couper 1 cm pour le capitulum, 3 cm de tige pour l'estimation du poids du capitulum initial par la relation linéaire, et 1 cm de tige qui peut être rejeté car la base de la tige est la plus susceptible de se décomposer en cours de saison et donc de voir diminuer son poids, alors qu'il est supposé rester constant par la méthode de la correction du capitulum.

3.1.4. LE CALCUL DES ÉQUATIONS DE RÉGRESSION

L'estimation des paramètres des équations décrivant les relations linéaires poids de la tige - poids du capitulum pour les différentes espèces étudiées dans notre travail et pour les diverses expériences a été effectuée à l'aide de la procédure REG du programme SAS (1988) installé sur VAX-VMS au centre de calcul de l'Université de Neuchâtel.

Les calculs des droites de régression ont en plus été améliorés par une transformation bilatérale dite de BOX-COX selon la procédure établie par Carroll & Ruppert (1988). Cette procédure permet en outre de visualiser sous forme graphique la distribution (qui devrait être plus ou moins homogène) des valeurs résiduelles par rapport au valeurs prédites et donc d'apprécier la validité de l'équation de régression.

Les régressions ont ensuite pu être utilisées en fin d'expérience pour le calcul des poids des capitula d'origine de chaque plante.

3.2. PRODUCTION PRIMAIRE NETTE PAR UNITÉ DE SURFACE

Le calcul de la production primaire nette pour un milieu caractérisé par une espèce fait intervenir le nombre de plantes par unité de surface et permet donc d'exprimer la croissance des différentes espèces en terme d'accroissement de poids par unité de surface.

La difficulté principale réside dans le dénombrement des plantes, dans la mesure où cette valeur peut être très variable (Clymo 1970; Lütt 1992). Conformément à Francez (1992) nous avons dénombré les plantes sur une dizaine d'échantillons par milieu afin d'obtenir une estimation aussi proche que possible de la réalité. Nous avons ainsi obtenu pour *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* 160 plantes par dm² et pour *Sphagnum magellanicum* 150 plantes par dm². Ces valeurs sont en accord avec les densités de plantes trouvées dans la littérature. Pour *Sphagnum fuscum* cependant, la structure particulièrement dense et imbriquée des peuplements de cette espèce, ainsi que le nombre élevé de plantes bifurquées, ont rendu un dénombrement précis

difficile. Nous avons par conséquent admis comme base de calcul une valeur moyenne adaptée des travaux de Lindholm (1990) et Lindholm et Vasander (1990) soit 450 plantes par dm^2 .

La production s'exprime généralement en fonction d'une période annuelle. Dans notre cas, la durée totale n'a pas excédé 20 semaines, soit un peu plus de 4 mois. Cependant, il est de notoriété depuis les travaux fondamentaux de Overbeck & Happach (1957) et ceux ultérieurs de Gaberscik & Martincic (1987), de Francez (1992) et de Lütt (1992) que l'essentiel de la production de biomasse par les sphaignes a lieu environ d'avril à octobre. De plus, la production des sphaignes n'est pas régulière mais est soumise à des fluctuations en relation avec les conditions météorologiques d'une part, avec les fluctuations de la nappe et les conditions d'ensoleillement d'autre part (Hayward & Clymo 1982; Luken & Billings 1983; Moore 1989). Ainsi, les conditions hivernales restreignent fortement la croissance des sphaignes (Overbeck & Happach 1957; Lindholm 1990; Lütt 1992) et la plupart des auteurs publient des valeurs de production portant avant tout sur la période estivale, mais néanmoins exprimées en $\text{g} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{année}^{-1}$.

4. ANALYSES NUMÉRIQUES DES RÉSULTATS

Les résultats des expériences menées dans le présent travail ont fait l'objet de calculs statistiques à l'aide de différents procédés analytiques. Les traitements de données informatiques ont fait appel à trois programmes ou "paquets" de programmes dont les procédures utilisées sont exposées ci-après.

4.1. ANALYSE DE VARIANCE

Avant de procéder aux analyses multivariées (groupements ou ordinations), nous avons à chaque fois soumis nos données à une analyse de variance, multifactorielle mais univariée, afin de vérifier la fiabilité statistique des observations effectuées. Les analyses de variance (ANOVA) ont été menées à l'aide du programme SAS (1988).

La normalité de la distribution des données a été testée à l'aide de la procédure UNIVARIATE. Les résultats de ces tests ont conditionné le choix entre la conservation des données brutes ou leur transformation en log. Outre pour la valeur globale de l'ANOVA, ce choix était aussi important pour la validité des tests de signification des différences observées entre valeurs moyennes calculées en fonction des différents regroupements des résultats par facteur ou groupe de facteurs.

L'analyse de variance proprement dite a été effectuée à l'aide de la procédure GLM (General Linear Models). On a procédé à une ANOVA sur le modèle proposé par Zar (1984), soit une analyse de variance à trois facteurs, "model 1 (fixed levels)", avec répétition et déplacement aléatoires des pots de culture. Le tableau 3 expose les deux jeux de données issus des deux expériences menées en serre et soumis à une ANOVA.

	Expérience avec 3 espèces		Expérience avec 1 espèce	
Facteurs	ESPECE, NAPPE, TYPE DE TOURBE et toutes les combinaisons		CLIMAT, NAPPE, TYPE DE TOURBE et toutes les combinaisons	
Nombre d'observations	600		523	
Variables dépendantes et transformation	Croissance en longueur	-	Croissance en longueur	log
	Accroissement de poids	-	Accroissement de poids	-
	Accroissement de poids pondéré	-	Accroissement de poids pondéré	-
	Productivité	-	Etiollement	-

TABLEAU 3. FACTEURS ET VARIABLES DES ANALYSES DE VARIANCE

La signification des différences observées entre moyennes a été testée par la procédure LSMeans/pdiff. Cette procédure fournit un tableau à double entrée de toutes les moyennes calculées avec pour chaque comparaison entre moyennes la valeur d'un test t permettant ou non de rejeter l'hypothèse nulle (différence non significative).

Les seuils de signification ont été testés en tenant compte de la "correction de Bonferroni" (Rice 1989), soit en divisant le seuil de signification désiré par le nombre de tests simultanés opérés sur un jeu de données. Les tableaux 4a et 4b décrivent les jeux de données soumis aux tests et les valeurs retenues, pour les seuils de signification désirés, en fonction du nombre de tests simultanés opérés dans les analyses concernant les deux expériences menées dans notre travail.

a)

Expérience avec 3 espèces	Seuils de signification selon niveau de probabilité		
	Paramètres	$p = 0.05$	$p = 0.01$
ESPECE		0.0170	0.0034
NAPPE		0.0500	0.0100
ESPECE x NAPPE		0.0034	0.0007
ESPECE x NAPPE x TYPE OE TOURBE		0.0009	0.0002

b)

Expérience avec 1 espèce	Seuils de signification selon niveau de probabilité		
	Paramètres	$p = 0.05$	$p = 0.01$
CLIMAT		0.0170	0.0034
NAPPE		0.0500	0.0100
CLIMAT x NAPPE		0.0034	0.0007
CLIMAT x NAPPE x TYPE DE TOURBE		0.0009	0.0002

TABLEAU 4. SEUILS DE SIGNIFICATION DES DIFFÉRENCES ENTRE MOYENNES APRÈS CORRECTION DE BONFERRONI

4.2. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES ET GROUPEMENTS HIÉRARCHIQUES

Dans le cadre des analyses concernant la qualité des tourbes étudiées et leur évolution durant la période de deux ans en pots, nous avons procédé à un groupement des échantillons de tourbe par "clustering" et à une étude des relations entre descripteurs (ordination) à l'aide du progiciel Mulva4 (Wildi & Orloci 1990).

Les analyses ont été conduites en mode Q et en mode R. Cette dernière manière de faire avait l'avantage d'une part de permettre de travailler sur une matrice de données plus petite que celle décrivant les échantillons, d'autre part de procéder aussi à une ordination des échantillons par analyse en composantes principales (Legendre & Legendre 1984-II:35). Les descripteurs des analyses étant quantitatifs et, on le suppose, en relation essentiellement linéaires (descripteurs physiques ou chimiques), nous avons utilisé le r de Pearson (coefficient de corrélation) en guise de coefficient de dépendance entre descripteurs (Legendre & Legendre 1984-II:50). La corrélation effectuée en effet la standardisation des données, ce qui est nécessaire

puisque les descripteurs ne sont pas dimensionnellement homogènes (Legendre & Legendre 1984-II:129).

La figure 31 présente l'organigramme des analyses effectuées. La distribution normale des données a été testée préalablement (1ère étape) à l'aide du programme VERNORM du progiciel R (Vaudor 1991). L'hypothèse nulle (pas de distribution normale) n'a pas pu être rejetée, malgré les nombreuses possibilités de transformations des données proposées par le progiciel R. Toutefois, une transformation des données en $\log(\log|x|+1)$ a permis d'approcher au mieux une distribution multinormale (test de Komolgorov-Smirnov), et c'est donc sur cette base que les analyses multivariées ont été conduites. Au demeurant, l'interprétation d'une analyse en composantes principales, bien que celle-ci soit basée sur le principe de la multinormalité des données, n'est pas forcément faussée par des écarts à la normalité (Legendre & Legendre 1984-II:126).

Une première ACP (2ème étape) à l'aide du progiciel Mulva4 a permis de mettre en évidence un certain nombre d'objets "bruyants", à savoir ceux dont les valeurs observées pour les différents descripteurs s'écartent fortement de celles de la majorité des autres objets. Ces objets "bruyants" accaparaient à eux seuls une grande partie de la variance, tout en masquant ainsi les tendances générales qui pouvaient se dégager de l'analyse de l'ensemble de l'échantillon. Ils ont par conséquent été écartés de l'analyse par la suite et leur déviation par rapport aux tendances générales interprétée dans la mesure du possible *a posteriori*.

Sur la base de ce jeu de données épuré, les différents descripteurs ont été hiérarchisés (3ème étape) à l'aide de la procédure RANK de Mulva4 en fonction de leur contribution respective à la variance de l'échantillon. Le jeu de descripteurs a ensuite été réduit en ne conservant que ceux dont l'ensemble des contributions atteignaient selon les cas 97 à 99%. Ce faisant, le nombre de descripteurs a pu être réduit environ de moitié, presque sans perdre d'information, et en tous les cas sans modification de l'interprétation des ACP. Par contre la représentativité (en % de variance) de la projection des vecteurs descripteurs ou des points objets sur le plan des deux premiers axes factoriels s'en est trouvée améliorée et l'interprétation de l'analyse facilitée.

Le clustering des objets (4ème étape) a été effectué en minimisant la variance au sein de chaque groupe (procédure dite du "minimum variance clustering" qui minimise la somme des carrés des distances au centroïde de chaque groupe). Cette procédure utilise en outre une matrice de ressemblance basée sur la mesure d'une distance euclidienne entre vecteurs-objets standardisée, de façon à éviter que la borne supérieure des limites de la mesure de ressemblance ne varie en fonction des descripteurs.

Enfin, à partir d'une matrice des corrélations entre descripteurs, nous avons procédé à une ordination des objets par ACP (5ème étape).

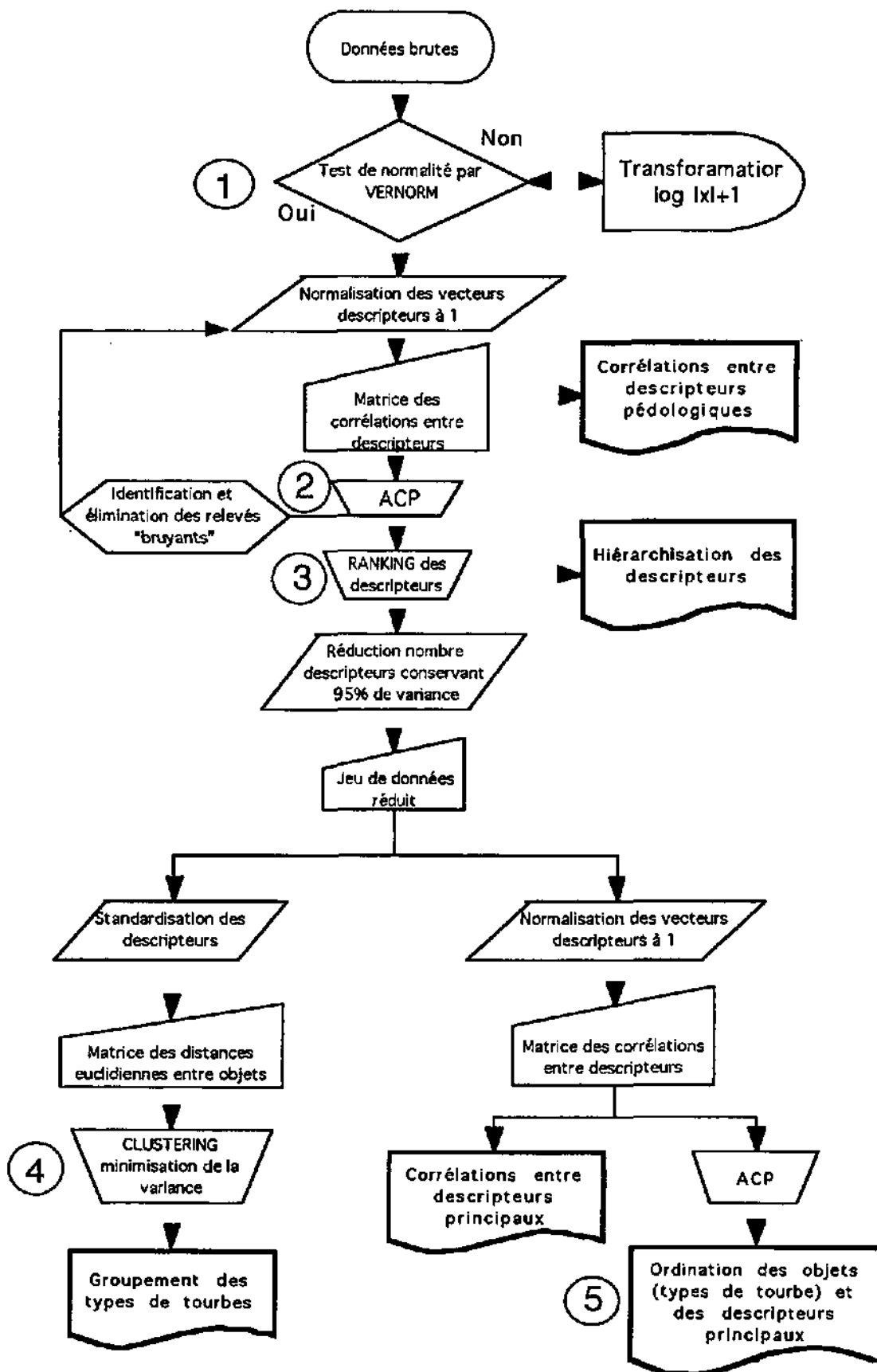


FIGURE 31. PROCÉDURES D'ANALYSES MULTIVARIABLES À L'AIDE DES PROGICIELS R ET MULVA4 POUR L'ÉTUDE DES TOURBES (COMMENTAIRES DANS LE TEXTE)

4.3. ANALYSE CANONIQUE DE REDONDANCE

4.3.1. CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES

L'avantage prépondérant du programme CANOCO (ter Braak 1987, 1988 et 1990) consiste en l'application des analyses canoniques qui constituent une extension des AFC et ACP. Contrairement à ces dernières, les analyses canoniques permettent d'identifier non seulement les axes factoriels qui "expriment" le plus de variation d'un échantillon, mais aussi et avant tout ceux qui représentent au mieux la variance explicable par un jeu de données environnementales connues *a priori*. Autrement dit, le chercheur a à sa disposition un outil lui permettant d'interpréter ses résultats directement en fonction des données environnementales connues, et dans notre cas contrôlées, qu'il utilise pour travailler par hypothèses. Ce faisant, on sépare la variance "résiduelle", peut-être fort importante dans certains cas, mais non interprétable faute de renseignements sur les facteurs environnementaux qui sont à la source de cette part de la variance totale de l'échantillon.

CANOCO opère une itération supplémentaire à celle de l'ACP (ou de l'AFC) par régressions multiples des coordonnées des objets sur les axes factoriels d'un jeu de données environnementales, qui lui est fourni sous la forme de variables additionnelles (qualitatives ou quantitatives), pour calculer les axes canoniques. Il y a autant d'axes canoniques qu'il y a de variables environnementales. Chaque axe canonique est défini par une équation dont les paramètres représentent les contributions respectives de chaque variable environnementale et peut donc être directement interprété en fonction de l'environnement connu (d'où le terme d'"analyses directes" utilisé pour décrire les analyses canoniques, par opposition aux "analyses indirectes" comme les AFC ou ACP où l'interprétation environnementale se fait *a posteriori*). Pour chaque axe canonique, CANOCO fournit en outre une mesure de l'ajustement du modèle aux données observées (corrélations entre valeurs observées et valeurs prédites).

Il est possible par le biais d'un jeu de variables appelées "covariables" de ne conserver que la variance exprimée par chaque variable ou groupe de variables environnementales, à l'exclusion des autres. En pratique cela revient à procéder à une analyse canonique partielle, basée uniquement sur le jeu des covariables utilisées comme variables environnementales, et à ne conserver ensuite que la variance résiduelle pour effectuer l'analyse canonique avec la ou les variables environnementales dont on veut connaître l'influence. C'est en exploitant cette possibilité que Borcard, Legendre & Drapeau (1992) ont proposé une manière de décomposer la variance d'un échantillon en déterminant la contribution respective de chaque variable environnementale ou combinaison de variables à la variance totale. Nous avons nous-mêmes repris ces principes pour interpréter nos propres résultats.

4.3.2. APPLICATION À L'ÉTUDE DES TOURBES

La figure 32 représente le déroulement des analyses canoniques concernant les propriétés physico-chimiques des tourbes. Elles ont surtout permis d'évaluer, grâce à la décomposition de la variance selon le modèle de Borcard *et al.* (1992), l'importance

respective des traitements "hauteur de la nappe d'eau" et "microclimat" par opposition au "type de tourbe" (propriétés intrinsèques, liées à la nature-même des tourbes et non pas aux traitements expérimentaux). Les données brutes étaient les mêmes que celles utilisées pour les ACP.

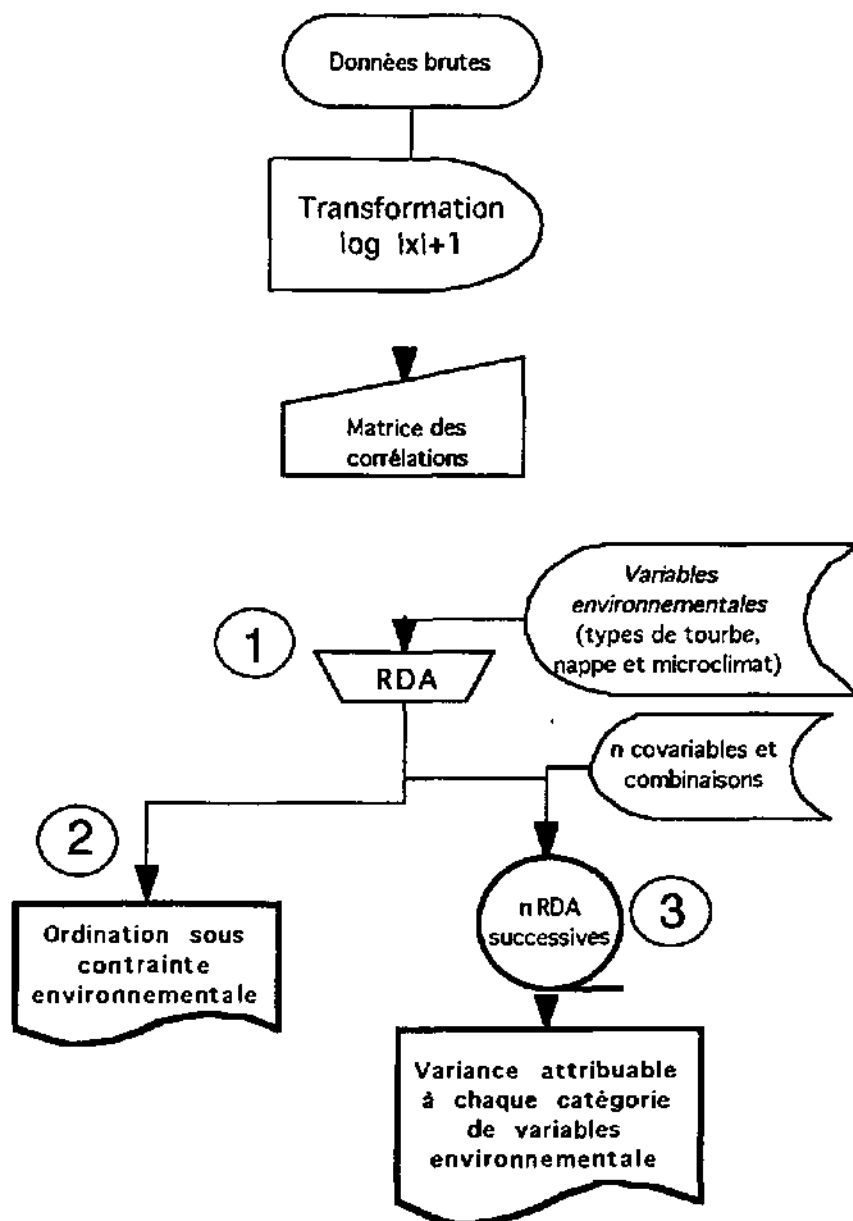


FIGURE 32. PROCÉDURES D'ANALYSES CANONIQUES À L'AIDE DU PROGRAMME CANOCO POUR L'ÉTUDE DES TOURBES EN CONDITION EXPÉRIMENTALE (COMMENTAIRES DANS LE TEXTE)

4.3.3. APPLICATION À L'ÉTUDE DE LA CROISSANCE DES SPHAIGNES

Pour nos observations sur la croissance des sphaignes, décrites par une information multivariable de la croissance en longueur et de l'accroissement en poids, en fonction de divers facteurs (traitements expérimentaux) tels que les espèces, les types de

tourbe ou les propriétés physico-chimiques individuelles de chaque pot de tourbe, le niveau de la nappe dans les pots de culture ou encore le microclimat, nous avons choisi le modèle de l'analyse canonique de redondance (RDA). Les objets décrits par la croissance en longueur, l'accroissement de poids et l'étiollement étaient en effet supposés en relation linéaire sur le gradient environnemental étudié. Comme pour l'ACP dont elle représente la "version canonique", la RDA que nous avons utilisée était basée sur le calcul d'une matrice de corrélations, nos données n'étant pas dimensionnellement homogènes.

Plutôt que de travailler avec comme "objets" chaque plante individuelle, nous avons préféré utiliser les valeurs de croissance moyennes par pot de culture (moyenne sur 10 à 12 plantes en fonction des expériences). D'une part, l'analyse de variance, telle qu'exposée précédemment, a démontré la très haute signification des différences entre traitements, d'autre part, il nous importait avant tout, au niveau de l'interprétation des résultats, de dégager des tendances générales, tout en conservant la possibilité de s'appuyer sur l'ANOVA pour le détail. Ce faisant, la RDA, basée sur les valeurs moyennes, prenait encore en compte trois répétitions par traitement, puisque chaque combinaison de traitement était appliquée à trois pots de culture différents.

La comparaison des analyses effectuées avec les plantes considérées individuellement ou avec les valeurs moyennes par pot nous a montré que l'interprétation des résultats ne différait pas entre les deux démarches, mais que la représentativité du modèle (en terme de pourcentage de variance exprimée) était sensiblement meilleure en ne tenant compte que des valeurs moyennes. La même constatation a pu être faite en comparant les analyses effectuées à partir des valeurs non transformées ou à partir des valeurs transformées en $\log(x+1)$. C'est cette dernière version qui a finalement été retenue.

Enfin, la signification de la variance exprimée par chaque axe peut être testée par le biais d'un test qui a l'avantage d'être non paramétrique et qui est basé sur le principe des permutations aléatoires (test de Monte Carlo). Ces permutations ont été opérées sans restrictions, n'ayant ni blocs (au sens statistique du terme), ni série chronologique dans notre dispositif d'expérimentation.

Le déroulement des analyses est exposé à la figure 33 pour les 2 expériences sur la croissance des sphagnes en serre. La première étape a consisté à produire une ACP, sans contrainte, en guise de base de comparaison pour la RDA. Il s'agissait notamment de comparer les pourcentages respectifs de variance, représentés par les plans factoriels formés par les axes 1/2 et 1/3, entre l'ACP qui tient compte de la variance totale et la RDA qui ne conserve, sur les premiers axes, que la variance associée aux variables environnementales (2ème étape). Après quoi, la variance de la RDA a été décomposée (3ème étape) en introduisant pas à pas les différentes catégories de variables environnementales sous forme de covariables afin de calculer la part de variance due à chaque variable ou groupe de variables environnementale ou à d'éventuels effets croisés entre ces derniers.

Les propriétés physico-chimiques des tourbes ont aussi été introduites dans l'analyse comme variables explicatives environnementales en lieu et place des 5 types de tourbe. Grâce aux tests par permutations aléatoires proposés par CANOCO, il a en plus été possible d'effectuer une sélection préalable (figure 34) de ceux dont la

contribution à la variance était significative (procédure dite "forward sélection"), parmi les quelque 30 descripteurs pédologiques. De nombreux descripteurs s'étant avérés très fortement corrélés les uns avec les autres, cette sélection, aboutissant à une réduction considérable du nombre de descripteurs, a permis de stabiliser la variance des coefficients de corrélations des descripteurs. Les VIF ou "Variance Inflation Factors" calculés pour chaque descripteur par CANOCO doivent en effet en principe rester au-dessous d'un seuil critique de 20. Au-delà, le VIF exprime la multicolinéarité du descripteur concerné, dont la variance du coefficient de corrélation devient instable, et peut rendre aléatoire l'interprétation des résultats (ter Braak 1988:40-41).

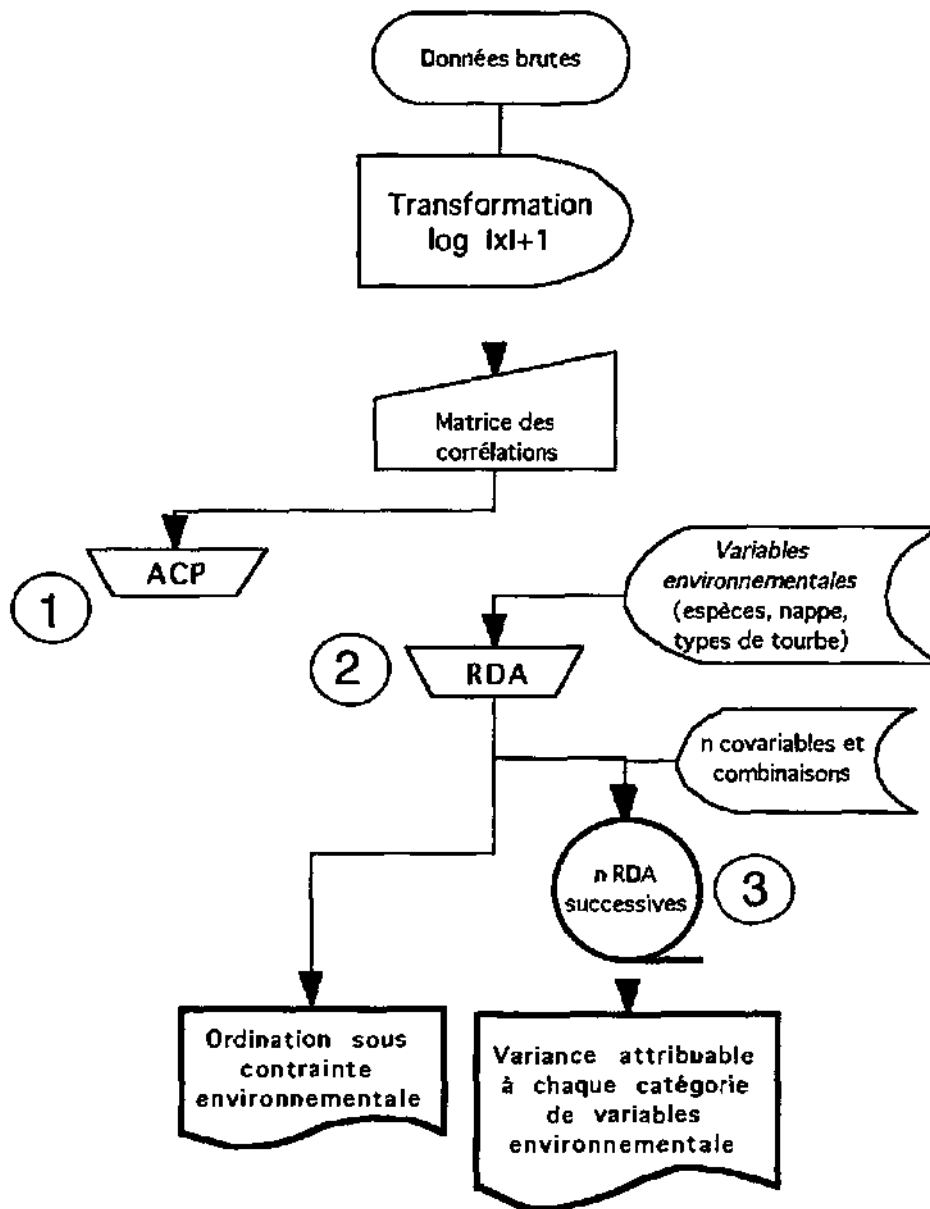


FIGURE 33. PROCÉDURES D'ANALYSES CANONIQUES À L'AIDE DU PROGRAMME CANOCO POUR L'ÉTUDE DES CROISSANCES DE SPHAIGNES EN CONDITION EXPÉRIMENTALE (COMMENTAIRES DANS LE TEXTE)

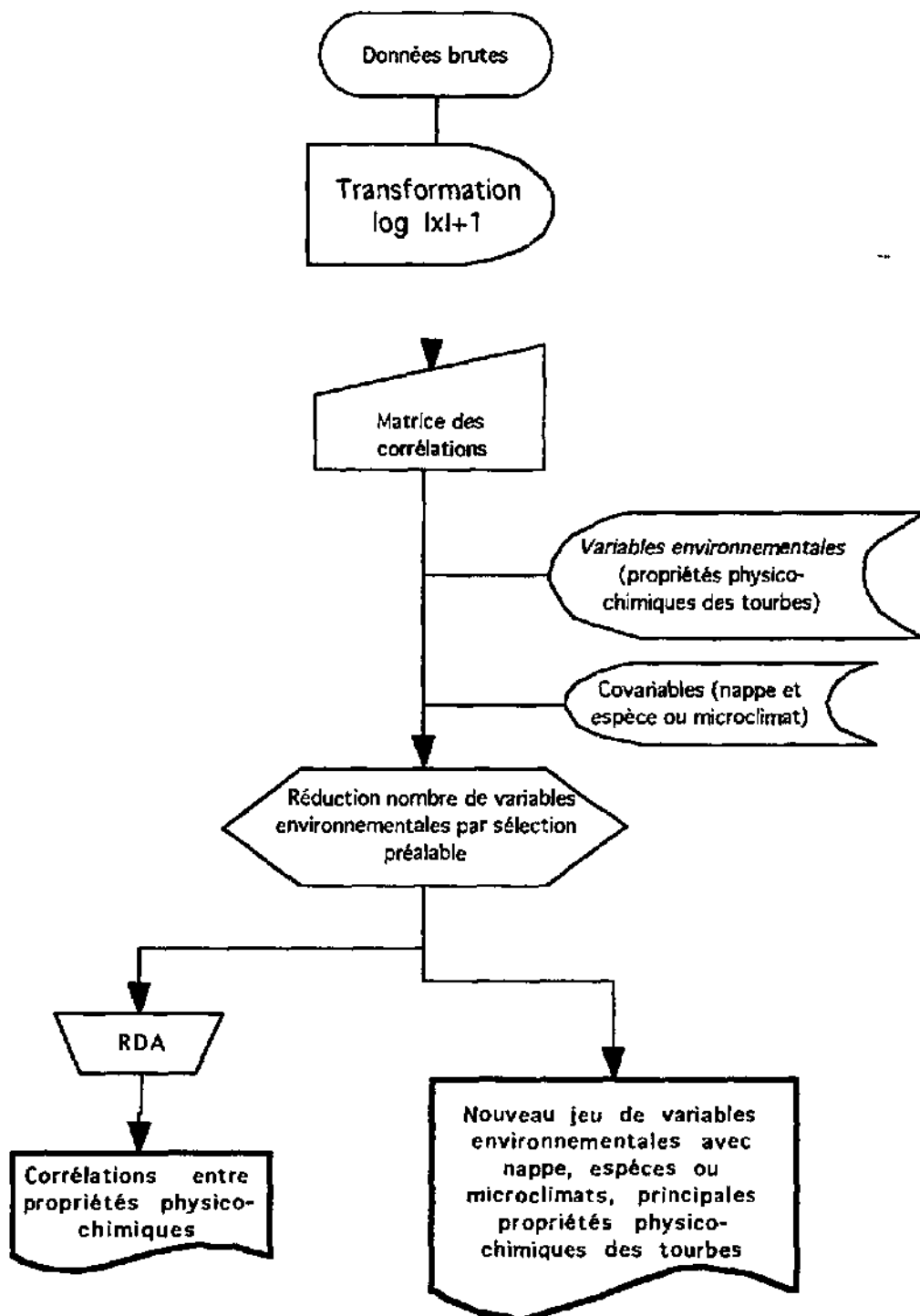


FIGURE 34. PROCÉDURE DITE DE "SÉLECTION PRÉALABLE" DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES À L'AIDE DU PROGRAMME CANOCO POUR L'ÉTUDE DES CROISSANCES DE SPHAIGNES EN RELATION AVEC LES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES (COMMENTAIRES DANS LE TEXTE)

CHAPITRE II

CARACTÉRISATION DES TOURBES

RÉSUMÉ

- 1) *Dans le but d'évaluer l'importance du substrat tourbeux et de ses propriétés physico-chimiques pour les chances de réimplantation et de croissance des sphaignes, cinq types de milieux ont été choisis sur un gradient de perturbations humaines croissantes (milieu intact de référence, lande drainée, couche superficielle raclée pour la production de tourbe horticole, couche profonde sous la tourbe raclée, prairie cultivée). Les solums de ces stations sont décrits.*
- 2) *Les tourbes des milieux de référence, de même que celles sur lesquelles des sphaignes ont été cultivées pendant deux ans en serre, ont fait l'objet d'une caractérisation de leurs propriétés physico-chimiques. Des analyses numériques multivariées ont permis de faire émerger des propriétés discriminantes.*
- 3) *L'azote total, la densité apparente, le pH, les particules fines et les microagrégats, le rapport atomique H/C (sol total) et la distribution verticale de la porosité dans les profils forment un ensemble de propriétés discriminantes pour caractériser les tourbes étudiées.*
- 4) *Les traitements expérimentaux (deux niveaux de nappe d'eau et trois types de microclimats particuliers en surface) n'ont pas influencé de manière importante les propriétés des tourbes. Malgré une évolution inévitable liée aux conditions artificielles de la serre, les 5 types de tourbes définis sont restés bien individualisés. Les résultats de croissance des sphaignes obtenus à l'aide du dispositif expérimental utilisé et avec les tourbes décrites dans le présent chapitre pourront par conséquent être considérés comme réalistes par rapport aux conditions de terrain.*
- 5) *Des propositions d'adaptation de la classification des histosols du Référentiel Pédologique Français aux critères développés par Succow (1988) sont faites sur la base des observations réalisées dans le présent travail.*

1. Introduction

S'il est incontestable que le niveau de l'eau est un facteur-clé pour la gestion et la régénération des hauts-marais, l'influence des propriétés des tourbes soumises à diverses perturbations est encore fort mal connue. Lors de nos observations de terrain, il nous est apparu clairement que, dans de nombreuses situations, des sphaignes s'étaient réimplantées sans qu'il y ait eu rehaussement de la nappe d'eau, à la suite du comblement de canaux de drainage par exemple. D'autres facteurs avaient donc dû jouer un rôle pour permettre cette réapparition des sphaignes. Des propriétés particulières des tourbes, notamment en ce qui concerne la rétention de l'eau, auraient ainsi pu jouer un rôle. Schneebeli (1991) a suggéré un modèle où le tassement et l'imperméabilisation progressive des tourbes superficielles dans des stations drainées conduisent à une situation à nouveau favorable pour la recolonisation par les sphaignes.

Deux questions fondamentales restent cependant à éclaircir par rapport aux suggestions de Schneebeli (1991) et elles intéressent tout particulièrement le gestionnaire de milieux naturels tourbeux.

La première est en relation avec le temps: Combien d'années faut-il attendre pour que les propriétés physico-chimiques des tourbes soient à nouveau favorables à la réimplantation des sphaignes? Dans la majorité des sites jurassiens, l'abandon des exploitations de tourbe a coïncidé avec la fin de la seconde guerre mondiale. On peut donc admettre qu'il aura fallu une quarantaine d'années pour voir réapparaître des sphaignes dans des situations a priori défavorables, eu égard par exemple à l'influence persistante du drainage. Toutefois, dans certains sites, un tapis complet de sphaignes s'est réimplanté dans ce laps de temps, laissant supposer une évolution beaucoup plus rapide des tourbes dès l'abandon des exploitations.

La seconde question, plus complexe, est la suivante: Toutes les situations issues d'une exploitation de tourbe plus ou moins intense, selon différents modes d'extraction, sont-elles susceptibles au même titre d'évoluer vers un retour à des conditions plus favorables pour les sphaignes? On peut en effet fort bien penser que certaines situations constituent à l'heure actuelle une forme d'impasse évolutive, d'où le terme de "landes de dégradation" souvent utilisé à propos de milieux mis à nu et recolonisés uniquement par quelques plantes vasculaires supportant bien la sécheresse comme la callune (*Calluna vulgaris*) ou le trichophore (*Trichophorum caespitosum*). La dégradation du milieu doit-elle pour autant être considérée comme irréversible? N'y a-t-il pas moyen par exemple de "rafraîchir" la surface en raclant une couche superficielle de tourbe trop dégradée pour retrouver une couche aux propriétés plus favorables?

2. Matériel et méthodes

2.1. DE LA STRUCTURE DIPLOTELMIQUE DES HAUTS-MARAIS

A partir d'une épaisseur de quelques décimètres, la tourbe isole efficacement la végétation du sous-sol rocheux (voir par exemple Giller & Wheeler 1988). Dans un écosystème ombrotrophe, la seule source d'éléments nutritifs est donc constituée par les précipitations ou la décomposition de la tourbe en surface, le sous-sol minéral étant rendu inaccessible par l'accumulation de la couche de tourbe. Ainsi, la très grande majorité des plantes vasculaires de haut-marais, malgré leur système racinaire traçant dû à l'hydromorphie permanente du sol, trouvent-elles leurs sources de nourriture à l'interface entre les sphaignes vivantes et la tourbe proprement dite. Comme l'a montré Gobat (1984), les plantes vasculaires exploitent en effet non seulement la très mince couche superficielle de tourbe aérée, mais aussi les éléments nutritifs relâchés ou non retenus par les sphaignes, lesquelles captent l'essentiel des apports provenant des précipitations (Damman 1978). La résultante de ces conditions particulières est que, dans un haut-marais non boisé, la grande majorité de la biomasse se trouve concentrée dans une couche superficielle de quelques décimètres au plus, quand bien même l'épaisseur de la tourbe peut dépasser 4 à 5 mètres.

Cette vision des choses est tout à fait cohérente avec les deux notions complémentaires d'acrotelm (littéralement "le marais du dessus") et de catotelm ("le marais du dessous"), développée par Ingram (1978) sur la base des travaux d'Ivanov (1953) et de Romanov (1968a). L'acrotelm est souvent considéré comme la partie "vivante" ou active du marais. Par opposition, le catotelm est appelé la partie inactive du marais, dans la mesure où les phénomènes biologiques y sont extrêmement réduits en vitesse et en intensité. Cette distinction entre une couche active et une couche inactive se révèle cependant foncièrement inexacte comme le relève Ingram (1978). Clymo (1984) a par la suite bien mis en évidence que les processus biologiques dans le catotelm ne sont de loin pas négligeables, en particulier si l'on considère les épaisseurs respectives de l'acrotelm et du catotelm. Ainsi, Ingram (1978) propose-t-il de caractériser la structure diplotelmique des hauts-marais à l'aide des propriétés aérobie et anaérobie de l'acrotelm et du catotelm respectivement. La limite entre les deux parties est alors représentée par le niveau où le sol est saturé en eau en permanence.

Ces considérations se révèlent d'autant plus pertinentes dès lors que l'on s'intéresse aux sphaignes et aux conditions nécessaires à la régénération ou à la réimplantation de ces plantes dépourvues de système racinaire. Elles justifient en particulier que l'on étudie plus particulièrement les strates superficielles des tourbes sur lesquelles se développent les sphaignes et de manière générale la vie du marais.

L'évolution des tourbes dans les pots de culture de nos expériences, soit à nappe basse simulant un drainage intense, soit à nappe haute simulant un maintien du *statu quo* ou une réhumidification, devait donc nous permettre d'apporter un début de réponse aux questions posées en introduction.

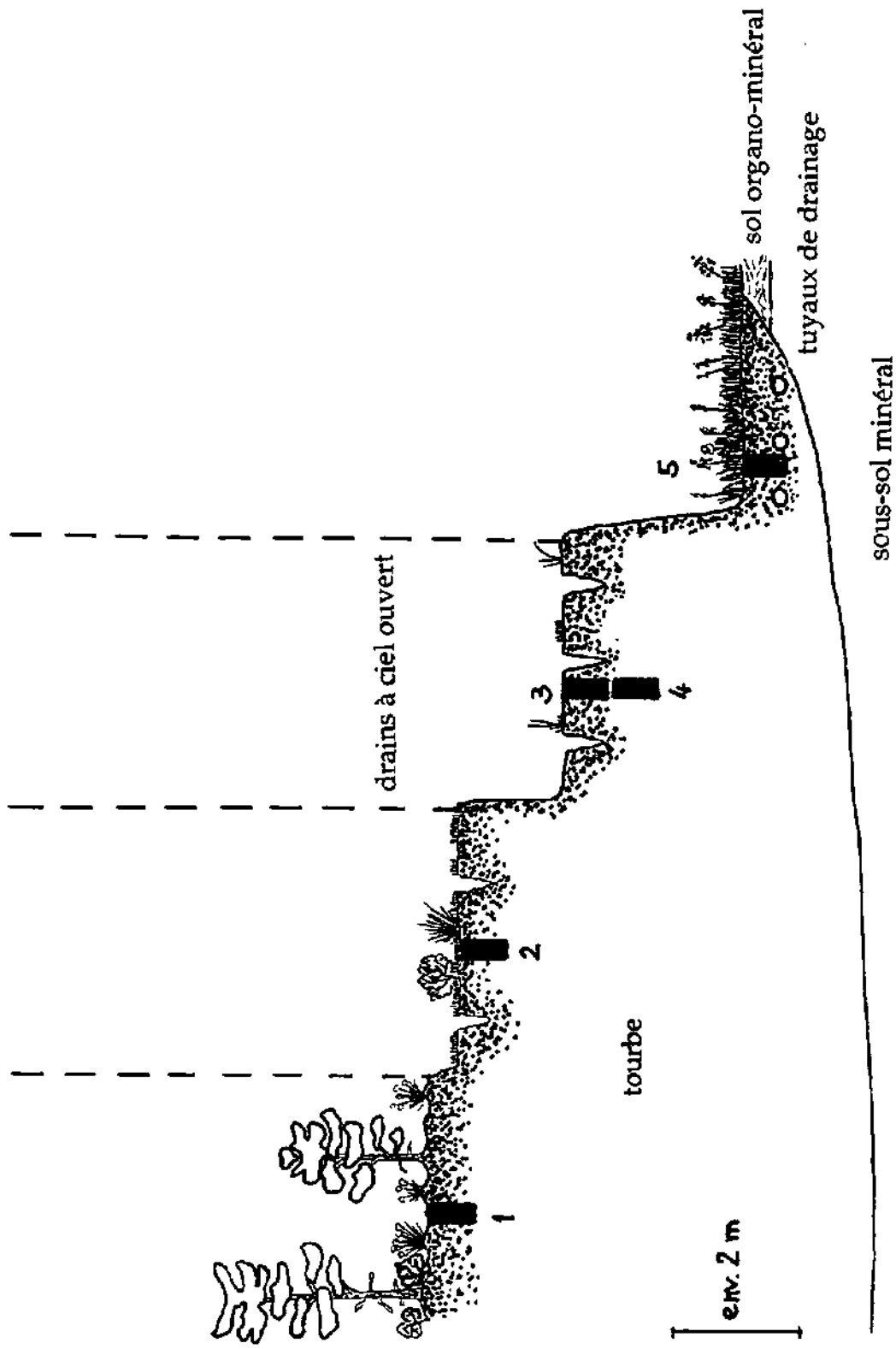


FIGURE 35. TOPO-CHRONOSÉQUENCE DES MILIEUX SOUMIS À UNE INTENSITÉ D'EXPLOITATION CROISSANTE. AVEC POSITION DES CAROTTES DE TOURBES PRÉLEVÉES DANS LES DIFFÉRENTS MILIEUX: HAUT-MARAIS INTACT (1); LANGE SÈCHE (DÉFRICHÉE) À *CALLUNA VULGARIS* (2); TOURBE NUE RACLÉE POUR LA PRODUCTION HORTICOLE, SURFACE (3) ET PROFONDEUR (4); AGRICULTURE (5)

2.2. CHOIX DES TYPES DE TOURBES

2.2.1. Choix des milieux et des types de tourbes

Il ne nous était évidemment pas possible d'étudier dans le cadre du présent travail tous les types de tourbes de milieux secondaires.

Par rapport aux hypothèses de travail formulées au début de notre travail (Livre premier, point 2.2) et les questions posées en introduction au présent chapitre, nous avons retenu 5 types de tourbes différentes pour évaluer le potentiel de réimplantation et de croissance des sphaignes sur de tels substrats. Comme le représente la figure 35, ces 5 tourbes sont issues de milieux qui, à des degrés de perturbation divers, se situent sur une toposéquence comme on en trouve en de nombreux endroits sur le terrain. En outre, cette toposéquence n'est autre que le reflet d'un processus menant par étapes des milieux intacts, dits primaires, aux milieux secondaires drainés, arasés et finalement mis en culture, au fur et à mesure de la progression de l'exploitation de la tourbe. La durée respective de chaque étape de cette évolution dans le temps peut être fort variable (de quelques années à quelques décennies), et plusieurs "variantes" de chaque type de milieu correspondant aux différentes étapes peuvent se rencontrer.

Les prélèvements ont tous eu lieu dans la deuxième moitié de mai 1990, durant une période de beau temps. Les lieux exacts des stations de prélèvement sont donnés dans le tableau 5 ci-dessous.

<i>Milieu</i>	<i>Station de prélèvement</i>
Tourbe de haut-marais intact	Tourbière du Cachot, Vallée de la Brévine. Coordonnées du réseau national: 541.175/206.380. Altitude: 1'050m.
Tourbe de lande sèche à <i>Calluna vulgaris</i>	Complexe de tourbières des Ponts-de-Martel, au lieu dit "Sur les Bieds de Vent" 545.250/203.810 Altitude 1'000m
Tourbe nue, râclée, strate superficielle et profonde	Complexe de tourbières des Ponts-de-Martel, au lieu dit "Aux emposieux" 544.275/202.675 Altitude 1'000m
Tourbe agricole	Complexe de tourbières des Ponts-de-Martel, au lieu dit "Sur les Bieds de Vent" 545.320/203.825 Altitude 1'000m

TABLEAU 5. LOCALISATION DES SITES DE PRÉLÈVEMENTS

Nous décrivons ci-après les caractéristiques essentielles des 5 grands types de milieux choisis, en les prenant successivement dans l'ordre croissant des perturbations auxquelles ils sont soumis.

Les milieux intacts

Nous avons tout d'abord besoin d'une tourbe provenant d'un milieu qui représente au mieux le climax stationnel actuel. Au vu des considérations exposées en Annexe I, notre choix d'un milieu destiné à jouer le rôle de témoin ou de référence s'est donc porté sur le *Sphagnetum magellanici* (figure 36).



FIGURE 36. HAUT-MARAIS INTACT.



FIGURE 37. LANDE SÈCHE À CALLUNA VULGARIS, VACCINIUM ULIGINOSUM ET TRICHOPHORUM CAESPITOSUM.

Il s'agit d'un groupement situé au centre d'un haut-marais ombrotrophe, partiellement exploité sur la périphérie, et qui s'est développé sur le fond plat d'une vallée. Hormis la présence du pin de montagne (*Pinus mugo*), le groupement est constitué d'une fine mosaïque de diverses sous-associations du *Sphagnetum magellanicum*, reflets des variations microtopographiques du complexe buttes-gouilles. Les 18 carottes ont été prélevées dans la sous-association *typicum* (Matthey 1971), la plus répandue et aussi la plus représentative des conditions écologiques caractérisant le centre non-boisé du haut-marais. La végétation y est dominée par *Sphagnum rubellum*, accompagnée de *S. magellanicum*. Les espèces les plus fréquentes et les plus caractéristiques y sont *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium oxycoccos*, *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium uliginosum*, *Aulacomnium palustre* et *Polytrichum alpestre*. *Pinus mugo* atteint une hauteur de 2 à 3 mètres et un taux de recouvrement inférieur à 20%.

Le niveau de l'eau dans la tourbe est en permanence très élevé, permettant la persistance de gouilles à *Scheuchzeria palustris* au sein du *Sphagnetum magellanicum*. Toutefois, en période de sécheresse, ces gouilles peuvent s'assécher totalement (Matthey 1971), mettant ainsi en évidence les fluctuations de la nappe qui s'échelonnent sur une vingtaine de centimètres.

Les milieux drainés

L'exploitation manuelle de tourbe de chauffage est pratiquement totalement abandonnée à l'heure actuelle. Il n'est donc plus possible de trouver des surfaces préparées récemment. Cela signifie, que dans la très grande majorité des cas, les surfaces préparées en vue d'une exploitation de la tourbe l'ont été il y a déjà plusieurs années, quand ce n'est pas quelques décennies.

Selon les cas, divers types de végétation se sont réinstallés et ont évolué plus ou moins rapidement en fonction des conditions de drainage notamment. Or la régénération de sphaignes est possible dans de tels milieux puisque nous l'avons observée à de nombreuses reprises.

Notre choix d'une station de prélèvement s'est porté sur une surface qui a fait l'objet d'un défrichement et d'un drainage en vue de l'exploitation de la tourbe, mais où la végétation herbacée et muscinale n'a pas été arasée. Il s'agit d'une lande, fortement asséchée, avec quelques arbres isolés (figure 37). L'exploitation de tourbe a été abandonnée dans ce secteur de la tourbière à la fin de la Seconde Guerre Mondiale. La lande où nous avons prélevé nos échantillons est encore profondément influencée par le drainage dû à plusieurs rigoles à ciel ouvert de près d'un mètre de profondeur. En outre, en particulier vers l'Est, les anciens murs d'exploitation de tourbe de 3 à 4 mètres de hauteur exercent certainement eux aussi une action drainante sur la lande.

La végétation actuelle ne comprend plus de sphaignes et est dominée par *Calluna vulgaris* et *Trichophorum caespitosum* pour les plantes supérieures, et par *Polytrichum alpestre* et diverses espèces de lichens pour les cryptogames. Le recouvrement total de la végétation atteint environ 75%, laissant entrevoir des plages de tourbe nue.

De telles stations sont extrêmement nombreuses dans les tourbières du Jura et elles peuvent couvrir des surfaces de plusieurs hectares (Matthey 1996). Elles sont donc représentatives de situations pour lesquelles la question a souvent été posée de

savoir dans quelle mesure un rehaussement de la nappe permettrait une réimplantation de sphaignes. La nappe d'eau dans ces landes drainées est située le plus souvent à une moyenne annuelle de 40 à 50 cm de profondeur, mais elle peut s'abaisser, en périodes sèches, jusqu'à 70 à 80 cm de profondeur (NATURA 1989). Cependant, le rehaussement du niveau de l'eau dans des zones qui se trouvent surélevées, et donc en position dominante par rapport aux environs, peut poser des difficultés d'ordre purement technique, en particulier pour réussir à remonter le niveau de l'eau jusqu'à la surface du sol (voir par exemple les essais de pompage de Müller 1980 ou de Heathwaite 1995). La question corollaire serait alors de savoir si d'autres mesures d'aménagement permettrait de pallier à cet inconvénient.

Les milieux arasés ou écobués

Au contraire des exploitations manuelles de tourbe de chauffage, la tourbe horticole a encore été raclée et récoltée sans contrôle officiel jusqu'en 1992 dans le Jura neuchâtelois. Il n'est ainsi pas toujours facile de savoir précisément de quand date la dernière extraction de tourbe sur un site, tant il est vrai que les tourbiers extrayant de la tourbe horticole étaient maîtres chez eux et n'avaient pas de plan d'exploitation.

La station où nous avons prélevé les carottes de tourbe a été défrichée et arasée vers la fin de la Seconde Guerre Mondiale. Mais elle a été fort peu exploitée, tout au plus sur quelques décimètres d'épaisseur. Les derniers raclages de tourbe remonteraient aux années 84-85 (Y. Matthey, comm. pers.), mais ils ont été plutôt sporadiques, et très peu de tourbe a été effectivement récoltée. Toute la surface, qui couvre entre 3 et 4 ha, est parcourue de rigoles de drainage à ciel ouvert, profondes d'environ 50 cm et distantes d'environ 30 m l'une de l'autre. Elle est bordée sur ses deux longs côtés par des marais surbaissés par l'exploitation de tourbe et dans lesquels se déverse l'eau des rigoles drainantes. Une forte régénération de sphaignes s'est produite dans les fosses situées en contrebas et ainsi alimentées en eau.

Malgré la faible épaisseur de tourbe exploitée et le fait que les raclages ont été très rares depuis plus de 40 ans, presque aucune végétation n'a repris pied sur la tourbe nue (figure 38). Il faut s'approcher du bord des rigoles, où l'eau s'accumule quelque peu à cause de la pente quasi nulle et de l'absence d'entretien, pour trouver une végétation très éparse. *Polytrichum alpestre* est l'espèce la plus régulière et forme des tapis lâches et disjoints, laissant encore entrevoir la tourbe entre les mousses. *Eriophorum vaginatum* tente de s'implanter à bien des endroits, même sur les surfaces parfaitement nues, mais on compte fort peu de souches bien établies. Seuls quelques rares pieds de *Betula sp.*, atteignant 50 cm à 1 m de hauteur dans la plupart des cas, créent une structure verticale dans ce paysage presque parfaitement horizontal.

Cette tourbe, croûtée en surface et plus ou moins fortement dégradée sur plusieurs décimètres d'épaisseur (indice von Post H6), paraît très défavorable à toute réimplantation de végétation. Gobat & Portal (1985) et Wicky (1988) ont d'ailleurs fait les mêmes observations sur des surfaces de tourbe nue similaires. Il nous semblait donc intéressant de vérifier si le rehaussement de l'eau jusqu'en surface, ou d'autres mesures complémentaires telle la création d'un microclimat plus humide et moins ensoleillé, pouvait, malgré les qualités *a priori* défavorable de la tourbe, favoriser à nouveau le retour des sphaignes. Nous nous sommes aussi posé la question de savoir si, en éliminant une couche de tourbe suffisante pour retrouver des tourbes moins



FIGURE 38.
TOURBE RACLÉE POUR LA PRODUCTION HORTICOLE, AVEC STAGNATION
D'EAU EN SURFACE EN PÉRIODE DE PLUIE.



FIGURE 39. AGRICULTURE SUR TOURBE.

dégradées (indice von Post \leq H5 par exemple), les conditions de réimplantation des sphaignes s'en trouveraient améliorées.

Deux séries de carottes ont par conséquent été prélevées dans cette station: d'une part des carottes provenant de la surface même de tourbe mise à nu, d'autre part des carottes prélevées à plus grande profondeur, à partir de 40 cm sous la surface, dans une tourbe partiellement saturée et moins décomposée.

Le concept de nappe d'eau est plus difficile à appliquer à une situation comme celle-ci. Matthey (1996) a en effet montré, pour un site à tourbe nue, qu'une nappe temporaire perchée pouvait se former dans la strate très superficielle en période de fortes pluies, tandis qu'une nappe permanente se maintient vers 30 cm de profondeur, avec des oscillations allant de 10 à 40 cm de profondeur. Feldmeyer-Christe (1990) montre une très faible fluctuation de la nappe entre 50 et 60 cm de profondeur pour une surface de tourbe nue recolonisée par *P.alpestre* et des lichens. Le dispositif de mesure utilisé dans ce cas ne permettait cependant pas de mettre en évidence l'existence d'une nappe perchée.

Les cultures sur tourbe

Dans les montagnes neuchâteloises, dès le moment où l'extraction de tourbe avait cessé, l'exploitation agricole prenait la relève, en particulier sur des surfaces situées vers la périphérie du marais. Transformées soit en pâturages permanents soit en prairies à utilisation mixte (prairie-pâture), voire en terres labourées, de telles surfaces faisaient alors l'objet d'un drainage profond, à l'aide de tuyaux enfouis dans le sol.

Les pratiques agricoles modifient profondément les propriétés des tourbes (Gobat, Grosvernier & Matthey 1986, Dinel, Mathur & Lévesque 1987). Cependant, certaines parcelles aujourd'hui vouées à l'agriculture se trouvent parfois englobées totalement au sein de complexes de hauts-marais et de marais secondaires. Dans une optique de reconversion de telles surfaces vers une vocation plus naturelle, de manière aussi à rendre aux hauts-marais ce qui leur appartient et à renforcer ainsi la valeur biologique de ces derniers, il était utile d'évaluer dans quelle mesure de telles tourbes se prêteraient encore à une réimplantation de sphaignes, ou si au contraire leur trop forte décomposition et leurs teneurs probablement élevées en minéraux se révéleraient trop "toxiques" pour les sphaignes.

Dans ce but, des carottes ont été prélevées dans une prairie, à une trentaine de mètres de la limite du haut-marais sis sur le côté ouest de la prairie (figure 39). En herbe l'année du prélèvement, cette surface a été labourée et semencée en céréales l'année suivante, une pratique courante dans les montagnes neuchâteloises. Un réseau de drains profond parcourt toute la surface et un chemin graveleux de pierres calcaires forme les limites est et sud. Une autre parcelle agricole est adjacente au Nord.

2.3. RAPPEL

Le détail du prélèvement et de la caractérisation des tourbes a déjà été exposé au Chapitre 1, nous n'y reviendrons donc pas. Rappelons seulement, pour la bonne

compréhension de ce qui suit, que pour toutes les carottes de tourbe, aussi bien celles des milieux de référence, prélevées en début d'expérience, que celles des pots, récoltées à la fin, nous avons procédé aux analyses des propriétés physico-chimiques de deux strates de 5 cm d'épaisseur chacune. L'une de ces strates correspondait à la surface de la colonne de tourbe proprement dite (le cas échéant sans la végétation vivante qui a été découpée au couteau et rejetée), l'autre à la profondeur 40 - 45 cm sous la surface ainsi définie. Ce choix était lié à la profondeur maximale des carottes de tourbes dans les pots, dont la hauteur avait elle-même été déterminée en fonction des deux niveaux de nappe d'eau à tester (1 et 40 cm de profondeur).

Seules les carottes des milieux de référence ont fait l'objet d'un échantillonnage plus fin, avec une tranche de 5 cm d'épaisseur découpée dans chacune des principales strates de tourbe délimitée sur le terrain selon des critères visuels et tactiles (couleur, structure et texture, indice von Post selon AFES (1992)). Lors de la comparaison entre tourbes de référence et tourbes en pots, nous avons retenu, pour les tourbes de référence, les deux strates des profondeurs correspondant à celles des tourbes en pots (0 - 5 cm et 40 - 45 cm). C'est à ces deux strates que nous ferons allusion par la suite en parlant respectivement des strates superficielles et des strates profondes.

3. Résultats

3.1. LES SOLS DES MILIEUX DE RÉFÉRENCE

3.1.1. Histosols fibriques

Dans la mesure où nous étions avant tout intéressés par les propriétés des strates superficielles de tourbe, en relation avec la croissance des sphaignes, nous n'avons pas procédé à la description de profils de sols complets jusqu'au substratum minéral. On trouvera au demeurant une description des principaux sols tourbeux anthropisés des vallées jurassiennes dans la synthèse de Gobat *et al.* (1986) et plus récemment dans les analyses détaillées de profils de marais secondaires chez Matthey (1996).

Nous servant des résultats du travail de Gobat *et al.* (1986), nous avons néanmoins tenté de situer les histosols utilisés dans le présent travail à l'aide des principes de la nouvelle classification proposée par le Référentiel Pédologique des principaux sols d'Europe, ci-après RP (AFES 1992).

Les propriétés physiques et chimiques des différentes strates composant la partie supérieure des solums étudiés sont exposées respectivement aux tableaux 6a et 6b.¹ Considérant d'une part les taux de matière organique (estimé par la perte au feu) et les taux de fibres, les quatre solums peuvent être assimilés à des HISTOSOLS FIBRIQUES (limites inférieures à 30% de MO et à 40% de fibres).

Seules les tourbes mises en cultures s'approchent des caractéristiques d'un HISTOSOL LEPTIQUE, la marne sous-jacente apparaissant entre 70 et 80 cm de profondeur, alors que la limite est fixée à moins de 60 cm dans le RP. Il serait cependant utile de reconsidérer cette valeur fixée à 60 cm de profondeur pour le contact avec le substratum géologique, tant elle peut être variable entre 50 cm et 1 m (voire peut-être plus de 1 m dans certains cas?). Il nous paraîtrait plus judicieux d'y adjoindre une appréciation quant à la profondeur des modifications apportées au solum par les activités humaines. Dans le cas de tourbes converties à l'agriculture (pâture, prairie ou production céréalière) il est des cas où, sous une zone superficielle de quelques décimètres de profondeur, on retrouve une tourbe fibreuse oligotrophe à très faible perméabilité et qui peut par endroit encore atteindre quelques mètres d'épaisseur. A l'inverse, il est d'autres situations, généralement en présence d'un solum moins épais, où les modifications dues au drainage et aux divers amendements par fertilisation voire par le labour se sont exercées, sinon sur la totalité du profil, du moins sur sa plus grande profondeur. La profondeur des modifications des propriétés de la tourbe est indirectement liée à l'épaisseur totale du solum. C'est ce qui avait mené Gobat *et al.* (1986) à distinguer entre agriculture sur tourbe épaisse et agriculture sur tourbe mince, la limite entre ces deux groupes de solums étant fixée empiriquement à 60 cm. En fait, les sols les moins épais sont en même temps ceux qui ont pu être les mieux drainés et les plus utilisés à des fins de

¹ Le niveau de référence (0 cm) pour les profondeurs données dans les tableaux est constitué par la base des sphaignes vivantes

production agricole, et par conséquent ce sont ceux où les modifications des propriétés physico-chimiques des tourbes s'exercent sur la plus grande profondeur. Ainsi, dans l'optique d'estimer une valeur limite d'épaisseur de tourbe restante en-dessous de laquelle une restauration de conditions favorables à la réimplantation de sphaignes était encore réaliste, la subdivision proposée par Gobat *et al.* (1986) était justifiée, bien que la limite à 60 cm se soit par la suite avérée erronée (Matthey 1996).

Pour les besoins d'une classification des sols, l'épaisseur n'est par contre pas un critère suffisant, car trop variable. La notion de solum leptique est à notre avis bien plus une question de proportionnalité que de valeur absolue entre les épaisseurs des solums d'origine et ceux que l'on cherche à qualifier. Il nous semblerait donc mieux adapté de distinguer entre solums dont la plus grande partie du profil est affectée par les modifications d'origine humaine et solums dont seule une partie superficielle est modifiée. Ce faisant nous rejoindrions la caractérisation de différents types de solums, le long d'un gradient d'intensité croissante d'utilisation agricole, proposée par Succow (1988:21) pour des bas-marais d'Allemagne. La notion d'histosol leptique resterait par ailleurs tout à fait justifiée, une modification des tourbes ne pouvant généralement s'exercer sur toute la profondeur du profil que dans les cas de solums d'épaisseur réduite (ordre de grandeur <1 m). Mais pour les raisons évoquées plus haut cette épaisseur n'est pas quantifiable précisément et ne devrait pas être utilisée comme seul critère de différenciation.

Profondeur (cm)	TYPE	STRATE	Densité apparente (g/cm ³)	Rétention (%)	FIBRES (%)	FIB2000 (%)	FIB200 (%)	FIB50 (%)	Microagrégats (%)	
0-10	Haut-marais intact	surface	0.04	2206.2	83.3	31.0	52.4	11.8	4.9	
10-20					83.0	39.8	43.2	5.3	11.7	
20-30		profondeur	0.07	1413.5	75.9	12.9	63.0	15.1	9.0	
30-40						62.0	11.0	51.0	28.2	9.9
0-10	Lande sèche à <i>Calluna vulgaris</i>	surface	0.23	385.5	46.0	2.4	43.6	41.3	12.8	
10-20					75.1	29.7	45.4	6.8	18.1	
20-30		profondeur	0.11	950.0	73.1	45.4	27.7	6.5	20.5	
30-40						73.1	23.3	49.8	12.7	14.2
0-10	Raclée horticole	surface	0.17	535.9	81.1	29.2	51.9	6.2	12.8	
30-40		surf. / prof.	0.08	1177.7	79.3	13.0	66.3	1.7	19.0	
70-80		profondeur	0.09	1067.5	51.2	14.8	36.4	21.4	27.4	
0-10	Agriculture	surface	0.23	373.1	59.5	12.9	46.5	22.2	18.3	
10-20						60.3	15.2	45.1	18.7	21.0
20-30						69.2	38.8	30.4	8.0	22.9
30-40		profondeur	0.18	475.3	63.3	38.2	25.1	4.0	32.7	

TABLEAU 6A. PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DES TOURBES TÉMOINS

Prof. (cm)	TYPE	HORIZON	Ca (mmol/dm ³)	Mg (mmol/dm ³)	K (mmol/dm ³)	Na (mmol/dm ³)	Mg/Ca (mmol/dm ³)	K/Ca (mmol/dm ³)	C (%)	N (mmol/dm ³)	C/N	H/C	PYRO	pHeau	CEC (meq/100g)	CEC (meq/dm ³)	Cendres (%)
5 - 10	INTA	SURF	2.7	1.6	0.5	0.9	0.60	0.19	47.4	16.3	83.4	1.49	5.1	5.1	107	43	5.1
15 - 20	INTA								48.7		82.2	1.54	8.5	5.6	91		9.4
30 - 35	INTA	PROF	6.1	2.3	0.5	1.8	0.37	0.09	49.0	70.0	34.9	1.55	7.8	5.3	99	69	14.8
45 - 50	INTA								49.5		21.4	1.54	8.9	5.6	97		20.4
5 - 10	SEC	SURF	2.3	8.5	4.7	6.0	3.67	2.05	50.1	338.4	24.3	1.54	33.8	4.4	101	233	31.6
20 - 25	SEC								51.8		37.3	1.50	35.6	4.1	123		27.5
40 - 45	SEC	PROF	2.8	3.1	0.9	1.9	1.14	0.31	54.1	84.1	50.8	1.43	21.1	4.1	103	113	25.1
50 - 55	SEC								55.1		62.2	1.35	26.4	4.2	95		24.0
5 - 10	NUE	SURF	14.0	2.1	0.4	0.7	0.15	0.03	52.6	171.2	37.3	1.47	30.5	5.1	93	158	15.1
40 - 45	NUE - CATO	SURF - PROF	12.8	1.3	0.2	0.7	0.10	0.02	50.9	50.9	57.2	1.57	33.1	5.4	89	71	17.2
65 - 70	CATO	PROF	13.5	1.5	0.9	0.8	0.11	0.07	53.4	127.3	27.0	1.58	38.8	5.5	79	71	16.2
5 - 10	AGRI	SURF	48.9	9.4	4.7	7.0	0.19	0.10	48.8	331.9	24.1	1.50	46.7	5.3	144	332	37.2
10 - 15	AGRI								50.2		29.4	1.39	40.8	5.1	174		33.1
20 - 25	AGRI								54.3		32.4	1.39	27.0	4.7	122		20.9
> 30	AGRI	PROF	14.4	5.1	0.5	3.1	0.36	0.03	56.3	109.3	66.5	1.30	23.3	5.3	115	208	31.1

TABLEAU 6B. PROPRIÉTÉS CHIMIQUES DES TOURBES TÉMOINS

3.1.2. La tourbe du haut-marais intact

La tourbe des gazons du *Sphagnetum magellanicum* représente la référence de la tourbe du haut-marais intact, non drainé et jamais soumis à une quelconque exploitation. Elle est caractérisée par un taux de fibres très élevé, où dominent les restes bien conservés des sphaignes. L'oligotrophie est très marquée avec de faibles teneurs en cations mobilisables. L'acidité est faible mais homogène sur le profil. L'humification de la matière organique est peu avancée au vu des très faibles indices pyro, inférieurs à 10, et les quotients H/C, tous supérieurs ou égaux à 1.49, témoignent de la faible évolution de la matière organique (essentiellement constituée de composés à chaînes aliphatiques). L'oligotrophie du milieu est toutefois une caractéristique assez récente à l'échelle de l'évolution du haut-marais. La position topographique de la tourbière du Cachot, sise sur une faible pente suggère en effet qu'il s'agit d'un marais ombrosoligène, avec une strate superficielle oligotrophe acide formée de restes de sphaignes et reposant sur une tourbe plus minérotrophe, faiblement acide, et constituée essentiellement de restes de cypéracées. Les analyses de macrorestes effectuées par Matthey (1996) confirment en effet ces observations. Ainsi s'explique probablement les valeurs du rapport C/N supérieures à 80 en surface et atteignant à peine plus de 20 à 45-50 cm de profondeur.

Le niveau annuel moyen de la nappe d'eau se situe aux environs de 20 cm de profondeur, voire plus bas selon les années et selon la microtopographie au point de mesure (butte par exemple). L'influence du drainage périphérique, induite par les exploitations de tourbe qui ont entaillé le haut-marais du côté sud, est difficile à estimer, mais il ne fait aucun doute qu'elle s'exerce probablement jusqu'au centre du haut-marais (voir par analogie les observations de Schulthess 1990 pour un autre site du Jura). Ainsi, notre témoin n'est-il pas une référence absolue en matière de haut-marais intact, mais il est par contre parfaitement représentatif des sites les mieux préservés, aucun d'entre eux n'étant totalement exempt de toute influence humaine.

Diagnostic :

HISTOSOL FIBRIQUE, sphagno-fibrique, oligotrophe, peu acide, ombrotrophe, à nappe souterraine et à drainage périphérique

3.1.3. L'assèchement de la tourbe de la lande à *Calluna vulgaris*

La lande à *Calluna vulgaris* compte parmi les milieux les plus secs des hauts-marais. Le drainage y est particulièrement intense, d'une part à cause des canaux à ciel ouvert qui parcourent la lande sur une profondeur dépassant parfois 1 mètre, d'autre part à cause du drainage périphérique induit par les fronts d'exploitation qui atteignent plusieurs mètres de hauteur.

La tourbe mise à nu par arrachage de la végétation ou disparition de celle-ci suite à l'assèchement n'est que faiblement recolonisée par des mousses non productrices de tourbe et par des lichens. L'assèchement a provoqué un fort tassement de la tourbe de surface, dont la densité est très élevée, et le taux de fibres est le plus bas de ceux que nous avons mesurés sur les échantillons provenant des divers milieux témoins. La strate superficielle n'en reste pas moins fibrique, probablement grâce à la bonne résistance des fibres d'*Eriophorum vaginatum* encore reconnaissables.

La composition minérale démontre un fort déséquilibre dans les proportions des cations mobilisables, la teneur en Ca apparaissant particulièrement faible en surface, mais aussi en profondeur où elle est plus faible que dans les strates équivalentes du haut-marais intact. L'absence des sphaignes, qui captent, concentrent puis restituent dans leur litière une part importante du Ca des précipitations est probablement à l'origine de ce phénomène. A l'inverse, les teneurs en K, Mg et Na sont relativement élevées en surface, tandis qu'en profondeur, elles restent comparables aux teneurs des strates équivalentes du haut-marais intact. Le lessivage des plantes supérieures pourrait contribuer à un certain enrichissement des strates superficielles de tourbes en K (Damman 1978).

On reconnaît l'absence d'une strate superficielle productrice de tourbe aux valeurs de C/N qui débutent à 24 pour augmenter peu à peu vers la profondeur, au fur et à mesure de l'éloignement de la surface aérée. Les teneurs en azote sont ainsi bien plus élevées en surface et traduisent, ensemble avec un taux de cendres important, une minéralisation prononcée de la matière organique. Celle-ci n'est toutefois pas très évoluée, les rapports H/C restant supérieurs à 1.5 dans les 20 premiers cm du solum.

Diagnostic :

HISTOSOL FIBRIQUE, hérité, dystrophe, acide, ombrotrophe, à nappe souterraine profonde, drainé par canaux à ciel ouvert et en position topographique surélevée induisant un drainage par la périphérie

3.1.4. La décapitation du solum par le raclage de la tourbe horticole

Lorsque l'exploitation de la tourbe a eu lieu, en particulier sur les surfaces écobuées pour la tourbe horticole, c'est le catotelm qui se retrouve en surface à l'air libre. Si aérée que soit la strate superficielle, elle ne peut cependant pas être considérée comme un acrotelm, dans la mesure où il lui manque la végétation productrice de tourbe. On parle alors d'une structure haplotelmique. L'épaisseur de la tourbe en place étant par contre encore de plusieurs mètres, il ne peut être question ici d'un histosol leptique.

Les trois strates étudiées sont encore nettement fibriques, même en surface où la persistance des gaines d'*Eriophorum vaginatum* contribue fortement à maintenir un taux de fibres élevé. Mais le taux de microagrégats augmente de manière conséquente de la surface vers la profondeur, beaucoup plus que ce n'est le cas par exemple pour la lande sèche ou par rapport à la stabilité de ces valeurs dans le cas du haut-marais intact. Les proportions élevées de microagrégats sont ainsi en concordance avec les indices pyro, relativement élevés dès la surface, et qui indiquent une décomposition de la matière organique non révélée par les taux de fibres. Une migration des microagrégats vers le bas, telle qu'elle a été observée ailleurs dans des sites drainés (Dinel *et al.* 1987), pourrait expliquer le profil granulométrique.

L'oligotrophie du milieu reste bien marquée. D'une part, la minéralisation de la matière organique est peu prononcée, avec des valeurs de C/N qui restent élevées, voire supérieures, comparativement aux strates "profondes" du haut-marais intact.

Les produits de cette minéralisation sont des composés à dominante aliphatique (H/C élevés) donc peu évolués. D'autre part, une lixiviation des cations se produit, surtout dans les strates superficielles. Elle concerne avant tout les cations très mobiles comme K et Na. Contrairement au cas de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, la tourbe étant nue, il ne peut en effet y avoir enrichissement en K par lessivage à partir d'une végétation en place. Par contre les valeurs pour le Ca sont nettement plus élevées que celles des strates "profondes" du haut-marais intact. Cet accroissement des teneurs en Ca dans les strates plus profondes du haut-marais est cohérent avec d'autres résultats trouvés dans la littérature (Damman 1978, Clymo 1983, Matthey 1996), même si une bonne part du Ca apportés par les précipitations est évacué du marais, sans que le mécanisme sous-jacent à ce phénomène n'ai été éclairci (Damman 1978).

Le drainage permanent, exercé par des canaux de drainage à ciel ouvert profonds de près d'un mètre, empêche vraisemblablement la nappe de remonter plus haut que 60 à 70 cm de profondeur. Mais par temps de pluie, il se forme des mouillères en plusieurs endroits. Ces gouilles temporaires se maintiennent souvent plusieurs jours avant de s'assécher. Elles se forment certainement grâce à la densité élevée et à la faible capacité de rétention en eau de la tourbe de surface, qui forme ainsi une couche plus ou moins imperméable.

Diagnostic :

HISTOSOL FIBRIQUE, hérité, oligotrophe, peu acide, ombrotrophe, à excès d'eau de mouillères temporaires, à nappe souterraine profonde et à drainage superficiel

3.1.5. L'assainissement des tourbes mises en cultures

La conversion en terres agricoles des terrains tourbeux exploités implique d'importantes modifications des propriétés des tourbes. Le drainage se fait par tuyaux enterrés, et non plus par canaux superficiels à ciel ouvert, et l'on a recours à la fertilisation par apport de fumier, de purin ou d'engrais minéraux. Dans le cas du sol agricole étudié dans notre travail, la prairie en question fait l'objet d'un labour périodique peu profond, suivant une rotation de culture de plusieurs années.

Eu égard à son utilisation agricole actuelle, ce solum présente des taux de fibres étonnamment élevés sur toute la profondeur. Il se peut qu'un biais méthodologique soit à la source de ces résultats contradictoires avec ceux des indices pyro, des taux de cendres et des densités très élevés qui tous révèlent une décomposition marquée de la matière organique. Nous pensons par exemple à tout le matériel "fibreuse" néoformé, non tourbeux, en particulier aux radicelles des herbacées graminoides, qui contribue vraisemblablement de manière très conséquente à une surévaluation du taux de fibres. Il se pourrait par conséquent que le présent solum agricole appartienne plutôt à la catégorie des histosols mésiques. A défaut d'une mesure adéquate, nous nous en sommes cependant tenus aux valeurs de taux de fibres obtenues selon une méthodologie standardisée pour tous les échantillons et nous avons conservé la dénomination de fibrique (voir aussi Annexe II).

Du point de vue trophique, on constate une forte minéralisation de la tourbe en surface (jusque vers 15 cm de profondeur) avec un C/N relativement bas et un taux de cendres très élevé. La fertilisation est en outre probablement à l'origine d'une très

forte teneur en Ca, comparativement aux autres histosols étudiés dans notre travail, et en K pour la strate superficielle. La présence de chemins groisés calcaires aux abords immédiats est également une source non négligeable de Ca sous forme de poussières (Tamm & Troedsson 1955). La densité élevée des tourbes sur toute la profondeur ne peut que renforcer l'effet potentiel de ces teneurs importantes en éléments minéraux sur la croissance des sphaignes.

Quant à l'hydromorphie, nous l'avons qualifiée de subfossile, tant il est vrai que la plupart du temps le drainage souterrain est suffisamment efficace pour supprimer le caractère hydromorphe du sol, à l'exception des périodes les plus humides où le sol s'engorge temporairement. Le travail agricole du sol a en outre contribué à structurer la matière organique qui apparaît un peu grumeleuse sur la plus grande partie du profil. Il faut à ce propos relever les taux élevés de microagrégats qui augmentent avec la profondeur. Cette augmentation vers la profondeur pourrait paraître contradictoire avec une diminution parallèle de l'indice pyro et une augmentation du taux de fibres, donc avec une diminution de la décomposition de la tourbe. Mais la migration des microparticules vers le bas (Dinel *et al.* 1987) est probablement à l'origine de cette apparente contradiction. Enfin, l'agrégation de la matière organique implique une modification fondamentale des conditions de circulation de l'eau. Ainsi, pour des tourbes mises en culture comparativement aussi décomposées que celles de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, la perméabilité est nettement plus grande (tableau 7).

Diagnostic :

HISTOSOL FIBRIQUE, leptique, anthropisé, mésotrophe, fertilisé, cultivé, peu acide, à hydromorphie subfossile et drainage souterrain.

Type de sol	indice vP	K en m/s
Tourbe peu décomposée	2-3	$1 \text{ à } 2 * 10^{-4}$
Tourbe de lande sèche drainée	4-5	$2 * 10^{-7} \text{ à } 5 * 10^{-8}$
Tourbe minéralisée (zone agricole)	-	$1 \text{ à } 4 * 10^{-5}$

TABLEAU 7. VALEURS DE CONDUCTIVITÉ HYDRAULIQUE K POUR TROIS TYPES DE TOURBES MESURÉES DANS LE MÊME SITE ET DANS DES STATIONS COMPARABLES À NOTRE TRAVAIL (IATE, 1992)

3.2. LES TOURBES DES MILIEUX DE RÉFÉRENCE

3.2.1. L'émergence de propriétés discriminantes par l'approche multivariable

La méthodologie de l'approche multivariable a été exposée au Chapitre I. L'analyse en composantes principales (ACP) et le groupement hiérarchique (clustering) nous ont ainsi servi à évaluer dans quelle mesure les 5 types de tourbes choisis pour nos expérimentations sur la croissance des sphaignes représentaient effectivement des situations pédologiques différentes.

Tous les descripteurs physico-chimiques n'ont pas été mesurés pour toutes les strates de chaque station. Nous avons déjà évoqué plus haut le fait que, pour les sphaignes en particulier, c'est avant tout la couche de tourbe superficielle qui en conditionne l'implantation et la croissance. Mais ayant constamment à l'esprit l'hypothèse que, pour une réimplantation de sphaignes lors d'une tentative de restauration d'un haut-marais, il pouvait s'avérer utile de décaper une couche superficielle de tourbe par trop dégradée, nous avons également effectué toutes les analyses sur une strate dite profonde, située aux alentours de 30 cm. La profondeur de cette seconde strate a été déterminée en fonction de la stratification visible à l'oeil sur le terrain lors des prélèvements.

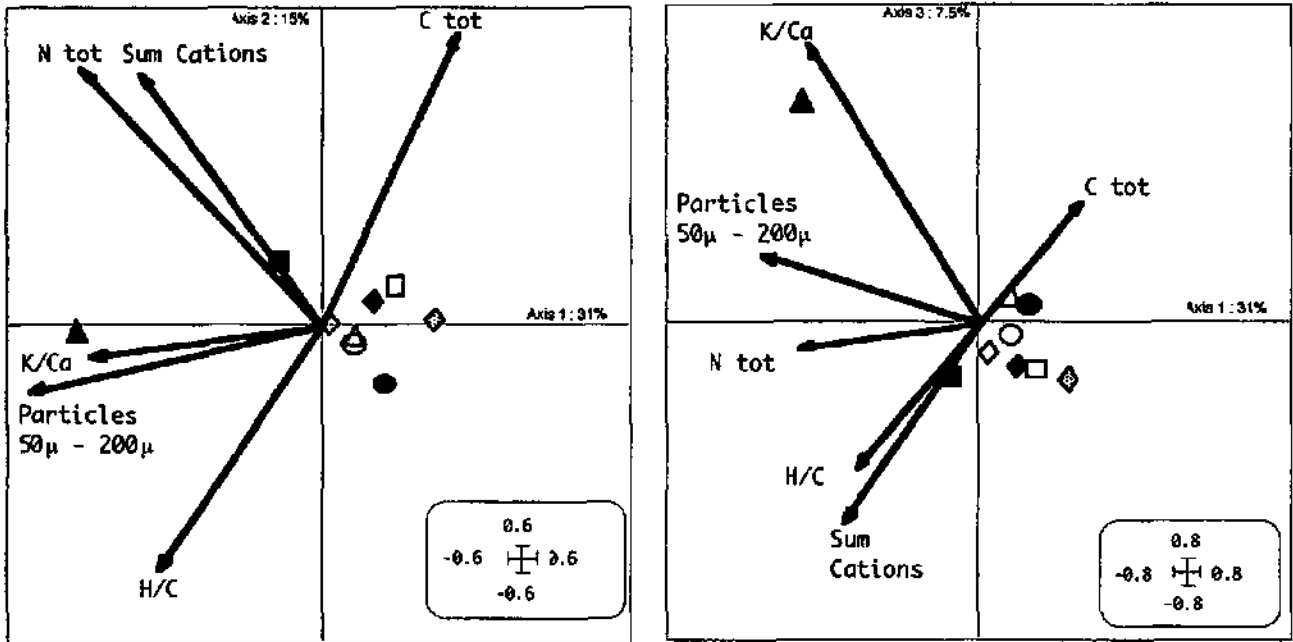
De plus, parmi les nombreux descripteurs physiques ou chimiques étudiés, il était intéressant de chercher à savoir lesquels étaient les plus discriminants pour caractériser les différences entre types de tourbe. Sans oublier qu'avec un jeu de données ne comprenant que 9 objets ou relevés il était plus cohérent de réduire autant que possible le nombre de descripteurs. Le programme Mulva4 (Wildi & Orloci 1990) dispose à cet effet d'une procédure (RANK) qui permet d'ordonner les descripteurs en fonction de leur contribution décroissante à la variance totale de l'échantillon. Sur les 28 descripteurs utilisés (y compris des quotients) 6 ont été sélectionnés grâce à cette procédure, en fixant le seuil de sélection à une contribution supérieure ou égale à environ 5% de la variance totale.

<i>Descripteurs</i>	<i>% de variance</i>
N tot	46
K / Ca	15
H / C	14
C tot	9
Sum Cations	5
Particules 50-200 μ	5

TABLEAU 8. CONTRIBUTION RESPECTIVE DE CHAQUE DESCRIPTEUR À LA VARIANCE DES DONNÉES PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE (PROCÉDURE RANK DU PROGICIEL MULVA4)

Ces 6 descripteurs totalisent ainsi à eux seuls près de 95% de la variance (tableau 8). Reportés sous forme de vecteurs sur le diagramme de l'ACP (figure 40a), ils

permettent d'interpréter l'ordination des types de tourbes. Selon le modèle du bâton brisé proposé par Frontier (1976, *in* Legendre & Legendre 1984, I:246) les trois premiers axes factoriels peuvent être interprétés avec une certaine fiabilité. Les descripteurs "azote total" (Ntot) et "particules fines de 50 µm à 200 µm" (F50) sont bien situés dans le plan de projection des axes 1 et 2. Deux autres descripteurs sont bien corrélés avec les deux premiers cités (tableaux 9a et 9b), à savoir respectivement la "somme des cations" (Sum Cations) avec l'azote total et le quotient K/Ca avec les particules fines de 50 µm à 200 µm. Toutefois, ces deux descripteurs sortent du plan de projection des axes 1/2 en contribuant de façon plus ou moins opposée l'un par rapport à l'autre à la variance exprimée par l'axe 3 (figure 2b). Enfin, les descripteurs "carbone total" (Ctot) et le quotient H/C déterminent un axe perpendiculaire à ceux des autres descripteurs et ce dans les deux plans de projection 1/2 et 1/3. L'interprétation de l'ordination des types de tourbes en fonction de ces deux derniers descripteurs en est rendue difficile.



A) PLAN 1/2

B) PLAN 1/3

SYMBOLES

PLEINS : STRATES SUPERFICIELLES
 CERCLES : HAUT-MARAIS INTACT
 LOSANGES : TOURBE NUE RACLÉE

GRISÉ : INTERMÉDIAIRE
 TRIANGLES : LANDE SÈCHE

VIDES : STRATES PROFONDES
 CARRÉ : AGRICULTURE

FIGURE 40. DIAGRAMME ET RÉSUMÉ DE L'ACP DES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE.

L'azote total indicateur de minéralisation

L'azote total est le descripteur avec la plus forte contribution à la variance totale (45%). Il détermine un axe oblique corrélé positivement à la strate superficielle des tourbes agricoles, à très forte teneur en azote, et corrélé négativement à la strate superficielle de la tourbe du haut-marais intact à très faible teneur en azote. On est ainsi en présence d'une part d'un pôle avec des tourbes minéralisées, de l'autre d'un pôle avec des tourbes encore très peu décomposées. Buttler, Diné & Lévesque (1994) obtiennent des résultats similaires sur un échantillonnage de tourbes de composition botanique variée.

En consultant les coefficients de corrélations entre la teneur en azote total et tous les descripteurs initialement à disposition (tableaux 9a et 9b) on peut observer:

- **De très fortes corrélations positives avec l'indice pyro, la CEC et le taux de cendres.**
La décomposition de la matière organique est relativement avancée (pyro élevé) et elle s'accompagne d'une hausse de la CEC et du taux de cendres. De telles observations sont en conformité avec celles de Malmer & Holm (1984) qui considèrent la teneur en azote comme un bon indicateur de l'humification de la tourbe. Relevons encore à ce titre la corrélation négative très forte entre l'azote total et le rapport C/N.
- **De très fortes corrélations positives avec la densité apparente et la proportion de mésopores fins et micropores (pores < 20 μm).**
Corrélativement, on observe de fortes corrélations négatives avec le taux de fibres, la porosité totale, les proportions de macropores (pores >200 μm) et de mésopores grossiers et moyens (pores compris entre 20 μm et 200 μm), la capacité de rétention en eau, mais aussi le taux d'humidité. En fait, la minéralisation de la tourbe s'accompagne d'un tassement, d'une compaction et d'une certaine manière d'une imperméabilisation, avec un accroissement de la densité et une diminution de la porosité.
- **Enfin, de très fortes corrélations positives avec la somme des cations et avec les teneurs en Mg, K et Na, conformément à la corrélation avec le taux de cendres, mais pas avec les teneurs en Ca.**
La minéralisation de la tourbe, si elle aboutit à une hausse des teneurs en différents éléments, ne permet donc pas d'expliquer la teneur en Ca dont l'origine est souvent liée plutôt à la présence de sphaignes (Damman 1978, Waughman 1980, Clymo 1983, Gobat 1984, Matthey 1996).

Les tourbes qui se situent le plus nettement vers ce pôle minéralisé, désignées par une teneur élevée en azote total et une valeur élevée de la somme des cations, sont avant tout la strate superficielle des tourbes agricoles, mais aussi celle de la lande sèche à *Calluna vulgaris*. A l'opposé, au pôle des tourbes les mieux conservées et les plus "organiques", on trouve par contre la strate superficielle du haut-marais intact.

Il est enfin aussi intéressant de relever que la somme des cations, très proche de l'azote total dans le plan de projection des axes 1/2 (figure 40a), est encore fortement corrélée:

- positivement avec les teneurs en Ca, K, Mg et Na, l'indice pyro, la CEC, le taux de cendres, la densité apparente et la proportion de mésopores fins et micropores;
- négativement avec le rapport C/N, le taux d'humidité, la porosité totale, les proportions de mésopores grossiers et moyens, ainsi qu'avec la capacité de rétention en eau.

La somme des cations apparaît donc aussi comme une bonne indicatrice, intégrant divers aspects aussi bien chimiques que physiques, de la décomposition et de la minéralisation de la tourbe. Sa contribution dans l'ACP est avant tout perceptible sur le plan de projection des axes 1/3 (figure 40b). Ainsi, on retrouve la strate superficielle des tourbes agricoles opposée à la strate superficielle du haut-marais intact, mais aussi à la strate profonde de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, dont la lixiviation du Ca contribue à une faible valeur de la somme des cations.

Le potassium et le calcium: un rôle-clé dans l'équilibre ionique

Les valeurs élevées du rapport K/Ca, fortement corrélées avec celles du taux de particules fines (50 μm à 200 μm), caractérisent avant tout les tourbes superficielles de la lande sèche, très pauvres en Ca eu égard à leur densité élevée. Mais un gradient reste perceptible le long d'un axe combinant ces deux descripteurs pour toutes les autres tourbes et ce aussi bien dans le plan de projection des axes 1/2 que 1/3.

Le rapport K/Ca est le seul descripteur, avec le rapport Mg/Ca, à être corrélé de manière significative avec le pH_{eau} . Le Ca joue là un rôle important sur la régulation du pH avec lequel il est bien corrélé, conformément aux résultats de Gobat (1984:135) par exemple. Goodman (1968:550) a démontré les effets d'un apport de Ca sur la régulation des échanges ioniques par l'intermédiaire d'une élévation du pH: un accroissement des teneurs en Ca produit ainsi une mise en solution de K et P (Goodman & Perkins 1968b:694-695), Ca étant adsorbé de préférence à K et P sur le complexe d'échange (Goodman & Perkins, 1968a:680). De tels phénomènes illustrent fort bien la nécessité de travailler le plus possible sur un substrat tourbeux solide lors d'études sur la croissance des sphaignes (Goodman, 1968:550). Les expériences menées uniquement à l'aide de solutions nutritives ne peuvent pas rendre compte des interactions complexes qui se produisent au niveau de la phase solide de la tourbe dans les conditions naturelles!

Les particules fines, non agrégées: une distinction texturale et structurale entre tourbes minéralisées

Egalement bien situé dans le plan de projection des axes 1/2, le taux de particules fines comprises entre 50 μm et 200 μm contribue essentiellement à la variance sur l'axe 1. Il permet en fait de distinguer les deux tourbes les plus minéralisées, à savoir les strates superficielles des tourbes agricoles et de la lande sèche à *Calluna vulgaris*. Les tourbes de la lande sèche sont en effet caractérisées par un taux de particules fines très élevées, alors que les microagrégats sont proportionnellement beaucoup plus importants dans les tourbes agricoles. Cela est d'autant plus vrai si l'on admet, comme nous l'évoquions au point 3.1.5 ci-dessus, qu'une partie des microagrégats sont emportés vers le bas et qu'ainsi leur proportion en surface est encore sous-estimée. De telles différences texturales mais aussi structurales ne sont certainement pas sans conséquences sur la circulation de l'eau dans le sol.

Le taux de particules fines est en outre fortement corrélé positivement avec la teneur en K (tableaux 9a et 9b), ainsi qu'avec les quotients K/Ca et K/Na dont les valeurs très élevées caractérisent également les tourbes de la lande sèche. Il n'est enfin pas surprenant, eu égard à la minéralisation prononcée des tourbes de la lande sèche, d'observer des corrélations négatives fortes entre le taux de particules fines et le rapport C/N, ainsi qu'avec le taux de fibres et le taux de fibres moyennes (200 μm à 2'000 μm), toutes propriétés qui distinguent nettement les tourbes de la lande sèche des autres.

3.3. EVOLUTION DES TOURBES EN POTS PAR RAPPORT AUX TÉMOINS DE TERRAIN

3.3.1. Les différences de propriétés s'estompent

Afin d'évaluer dans quelle mesure les tourbes qui avaient séjourné près de deux ans dans les pots en serre s'écartaient de leurs caractéristiques physico-chimiques d'origine, nous avons procédé à une analyse en composantes principales sur le modèle de la procédure exposée précédemment (voir Chapitre I).

Les tourbes des milieux de référence ont été incluses dans cette analyse en tant que témoins des conditions d'origine. Nous nous sommes basés sur les valeurs moyennes des descripteurs utilisés, moyennes calculées à partir des trois répétitions de chaque combinaison entre type de tourbe, hauteur de la nappe et microclimat créé à la surface des pots lors de la seconde expérience. Cette façon de procéder présentait l'avantage de mieux dégager les tendances générales de l'échantillon sans changer l'interprétation des résultats. Nous avons par contre conservé la distinction entre strates superficielles et strates profondes pour les tourbes en pots et choisi, pour chacun des témoins d'origine, la strate superficielle et celle qui correspondait à la strate profonde des tourbes récoltées dans les pots.

La hiérarchisation des descripteurs (procédure RANK du progiciel Mulva4) a permis d'en sélectionner 12 sur 21, tout en conservant 97% de la variance totale initiale et sans changer l'interprétation des résultats. Parmi les descripteurs, ceux concernant le taux de fibres et les fractions granulométriques, ainsi que le taux de cendres et le taux d'humidité n'ont pas été retenus dans l'analyse. Pour des raisons de temps à disposition, ces valeurs n'ont en effet pas été mesurées pour les 180 échantillons de tourbes issues des pots de cultures en serre. Le plan formé par les axes factoriels 1/2 est illustré à la figure 41. Les deux premiers axes factoriels représentent respectivement 44 et 15,9% de variance et peuvent donc être considérés comme significatifs selon le modèle du bâton brisé de Frontier (1976, *in* Legendre & Legendre 1984, I:246).

L'axe 1 est corrélé :

- négativement avec: l'azote total (N_{tot}), le potassium total (K), l'indice pyro (Pyro), la densité apparente (Densité) et, dans une moindre mesure, avec le magnésium total (Mg) et le pourcentage de mésopores fins et micropores (P₀₀ = pores <20 µm)
- positivement avec: le pourcentage de mésopores grossiers et moyens (P₂₀ = pores 20-200 µm)

Quant au rapport H/C, il a une contribution négligeable sur les deux premiers axes.

Il y a donc opposition, sur le premier axe, entre un pôle de tourbes "minérales denses", où l'on retrouve les tourbes agricoles, et un pôle de tourbes "organiques à forte porosité", dont témoignent les tourbes issues du haut-marais intact. Le gradient imprimé sur cet axe est en fait essentiellement dû aux tourbes agricoles. Les valeurs de densité, d'indice pyro et de teneur en azote total et en potassium total sont en effet très élevées pour ces tourbes (voir tableau 6b au point 3.1).

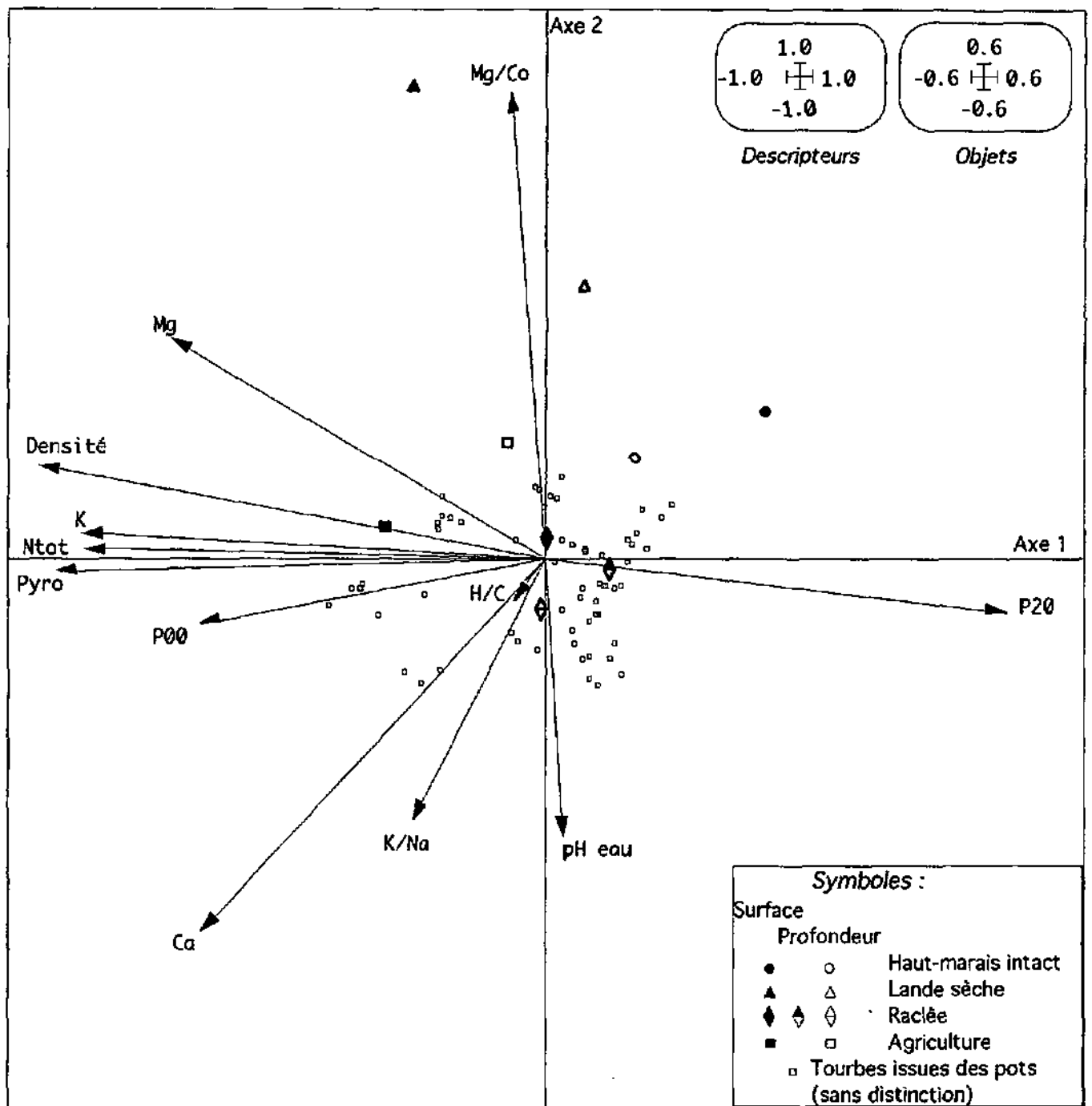
Tous les échantillons issus des pots de cultures s'écartent notablement de leurs témoins respectifs de terrain du point de vue des valeurs du rapport Mg/Ca (tableau 10), à l'exception de ceux issus des tourbes de la surface raclée et mise à nu pour l'exploitation de tourbe horticole. Dans ces derniers cas en effet, les teneurs tant en Mg qu'en Ca n'ont que peu ou pas varié entre les échantillons témoins et ceux ayant passés deux saisons en pots en serre. Cela est particulièrement vrai pour les strates superficielles de ces tourbes qui se révèlent donc très stables du point de vue de leurs propriétés physico-chimiques. C'est la raison pour laquelle, sur le diagramme de l'ACP, on retrouve les trois témoins de terrain de ce type de tourbe regroupés dans le nuage central avec les points représentant les tourbes qui proviennent des pots de culture.

Les autres témoins d'origine se détachent de s tourbes provenant des pots de culture vers le pôle positif de l'axe 2. De ces 6 tourbes témoins, les deux échantillons de la lande sèche à *Calluna vulgaris* se distinguent bien des autres. Ils sont en fait caractérisés, d'une part par un pH (pHeau) et un rapport K/Na très bas, d'autre part par des teneurs en Mg proportionnellement élevées par rapport à celles en Ca, d'où un rapport Mg/Ca très élevé (tableau 10). Seules les tourbes agricoles atteignent des teneurs en Mg aussi élevées que celles de la lande sèche à *Calluna vulgaris*. Mais ces teneurs en Mg sont accompagnées de teneurs en Ca proportionnellement elles aussi très élevées. Ces dernières contribuent ainsi à maintenir un rapport Mg/Ca comparativement plus proche de celui des autres types de tourbes.

Ces observations sont en outre en conformité avec celles effectuées plus haut sur la base de l'analyse des propriétés des seuls échantillons témoins.

Deux résultats peuvent être dégagés de cette ACP. D'une part la majorité des échantillons de tourbe ont subi une certaine homogénéisation de leurs propriétés physico-chimiques, ce qui se traduit par les écarts mesurables entre échantillons témoins et ceux issus des pots de culture et par un rassemblement de ces derniers vers le centre du diagramme de l'ACP. D'autre part, les témoins issus de la lande sèche à *Calluna vulgaris* constituent un cas particulier, marqué par un déséquilibre dans les teneurs en Mg et Ca par rapport aux autres situations. Cet écart est tel qu'il "absorbe" à lui seul une grande partie de la variance de l'analyse, rendant ainsi difficilement interprétable le diagramme de l'ACP où tous les objets sont regroupés vers le centre.

C'est pourquoi nous avons procédé à une deuxième ACP sur le même modèle que la précédente, en excluant par contre les deux échantillons témoins de la lande sèche à *Calluna vulgaris*.



**** Summary ****

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues	: .440	.159	.129	.080	1.000
Cumulative percentage variance of species data	: 44.0	59.9	72.8	80.8	

FIGURE 41. DIAGRAMME ET RÉSUMÉ DE L'ACP (PLAN 1/2) DES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE ET DES TOURBES EN POTS (1ÈRE ÉTAPE). COMMENTAIRES DANS LE TEXTE.

Type de tourbe	Strate	Nappe d'eau	Ca mmol	Mg mmol	Mg/Ca mmol	Diminution de Mg/Ca	Ecart par rapport à Lande sèche témoin
Lande sèche	Surface	Terrain	2.3	8.5	3.67		
		Basse	19.4	2.3	0.12	97%	
		Haute	23.1	1.9	0.08	98%	
	Profonde	Terrain	2.8	3.1	1.14		
		Basse	10.9	0.4	0.04	96%	
		Haute	10.1	0.5	0.05	96%	
Agriculture	Surface	Terrain	48.9	9.4	0.19		96%
		Basse	60.8	4.1	0.07	65%	98%
		Haute	78.3	6.0	0.08	58%	98%
	Profonde	Terrain	14.4	5.1	0.36		69%
		Basse	37.7	0.7	0.02	96%	98%
		Haute	54.5	2.4	0.05	87%	96%
Haut-marais intact	Surface	Terrain	2.7	1.6	0.60		84%
		Basse	14.5	1.3	0.09	85%	98%
		Haute	9.7	1.4	0.14	77%	96%
	Profonde	Terrain	6.1	2.3	0.37		67%
		Basse	30.9	0.8	0.03	93%	88%
		Haute	25.7	0.8	0.03	92%	87%
Tourbe nue raclée, couche superficielle	Surface	Terrain	12.8	1.3	0.10		87%
		Basse	26.7	2.1	0.08	22%	98%
		Haute	22.0	1.8	0.08	21%	98%
	Profonde	Terrain	13.5	1.5	0.11		80%
		Basse	25.0	1.5	0.06	44%	85%
		Haute	25.6	1.7	0.07	40%	94%
Tourbe nue raclée, couche de profondeur	Surface	Terrain	14.0	2.1	0.15		96%
		Basse	14.4	2.0	0.14	7%	96%
		Haute	17.5	2.4	0.14	8%	96%
	Profonde	Terrain	12.8	1.3	0.10		81%
		Basse	18.4	1.8	0.10	-1%	91%
		Haute	17.1	1.8	0.11	-9%	80%

TABLEAU 10. EVOLUTION DES TENEURS DE CA ET MG

3.3.2. Des différences subsistent dans les strates superficielles et les types de tourbes restent bien individualisés

La hiérarchisation des descripteurs (procédure RANK) a à nouveau permis d'en sélectionner 12 sur 21 (seuil de sélection arrêté à 1%) tout en conservant 97% de la variance totale initiale et sans changer l'interprétation des résultats. La projection des composantes sur le plan formé par les axes factoriels 1/2 est illustrée à la figure 42. Les deux premiers axes factoriels représentent respectivement 34.5 et 20.6% de variance et peuvent donc être considérés comme significatifs selon le modèle du bâton brisé de Frontier (1976, in Legendre & Legendre 1984, I:246).

L'axe 1 est corrélé négativement avant tout avec l'azote total (Ntot) et la densité apparente (Densité), dans une moindre mesure avec la proportion de micropores et mésopores fins (P00 = pores <20 μm) et au pôle négatif avec le pourcentage de mésopores moyens et grossiers (P20 = pores 20-200 μm). La corrélation est moins évidente entre l'axe 1 et les teneurs en Ca et Mg. Le Mg en particulier est en fait mieux corrélé avec l'axe 3 (non représenté). L'opposition, sur le premier axe, entre un pôle de tourbes "minérales denses" et un pôle de tourbes "organiques à plus forte porosité", correspond à celle déjà relevée précédemment en présence des échantillons témoins de la lande sèche à *Calluna vulgaris*.

Par contre, la ségrégation entre témoins d'origine et toutes les autres tourbes est moins nette qu'elle ne l'était en tenant compte des témoins de la lande sèche à *Calluna vulgaris* dans l'analyse précédente. On relèvera plutôt ici la bonne concordance des tourbes agricoles de surface avec leurs témoins correspondants, cette concordance étant encore relativement bonne pour les strates superficielles et profondes des tourbes raclées pour la production de tourbe horticole. A l'inverse, on retrouve des écarts très nets entre les strates profondes des tourbes agricoles et celles superficielles des tourbes du haut-marais intact avec leurs témoins respectifs. Les strates superficielles des tourbes du haut-marais intact ont en fait évolué vers des propriétés semblables à celle des strates profondes du témoin.

Enfin, il faut encore remarquer que, grâce à l'abandon dans l'analyse des deux échantillons témoins de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, le diagramme de l'ACP est plus aisé à interpréter, tout en ayant conservé une distribution similaire des objets. La ségrégation très nette entre témoins de terrain et tourbes en pots n'apparaît que sur la projection dans le plan des axes 1/3 (non représenté). Les témoins d'origine sont ainsi distingués des tourbes en pots par un rapport Mg/Ca nettement plus élevé (tableau 10). Les teneurs en Ca des tourbes en pots se sont en effet considérablement accrues par rapport à leurs témoins d'origine respectifs, au détriment des teneurs en Mg qui ont par contre diminué partout, sauf dans les tourbes des surfaces raclées pour la tourbe horticole.

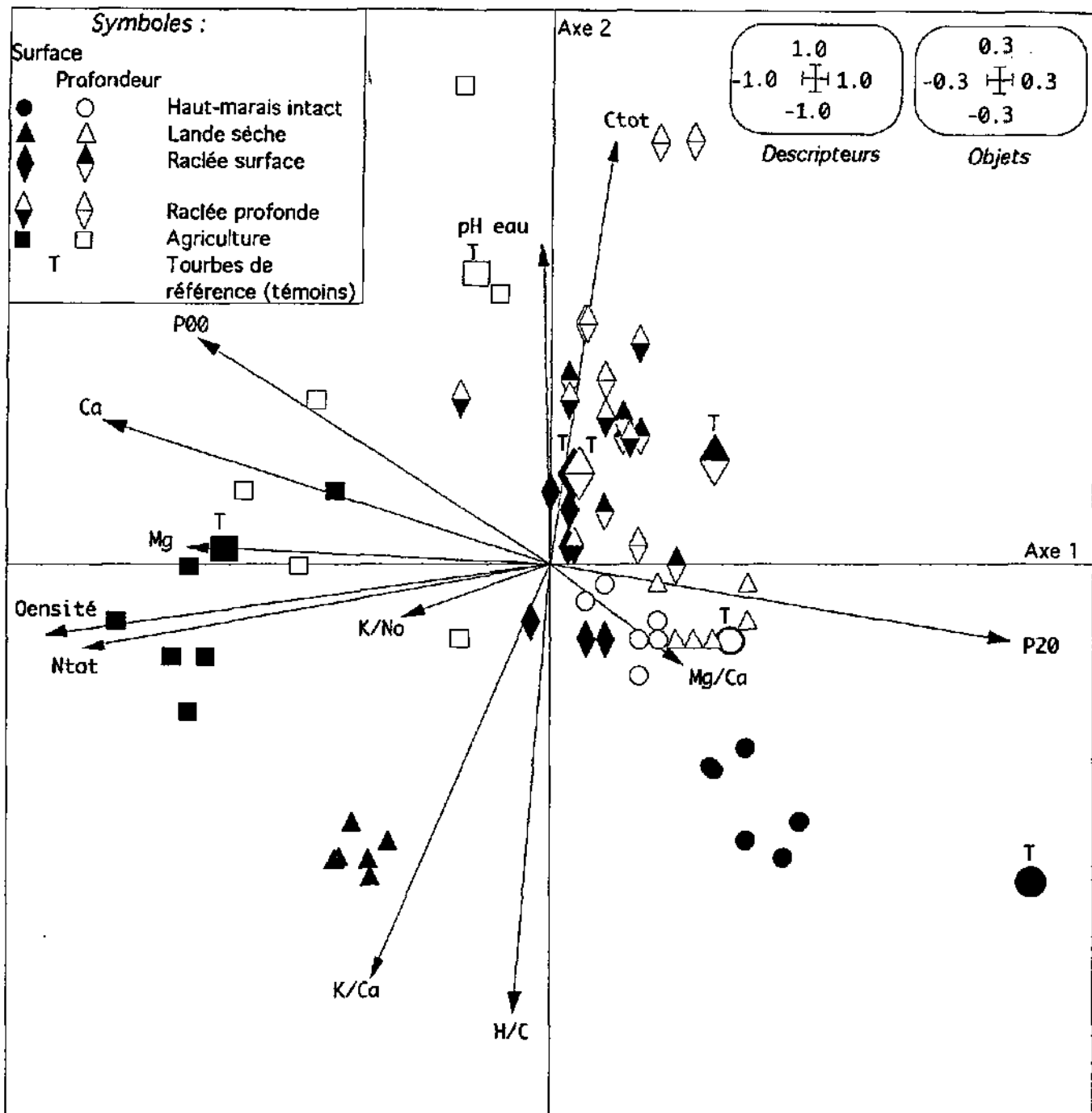
Le gros nuage central de points s'est un peu étalé et trois groupes s'en sont détachés. Il s'agit à chaque fois des strates superficielles des différents types de tourbes étudiés (symboles pleins). Ce sont donc les strates superficielles qui discriminent au mieux les différents types de tourbes, ce que nous aurions déjà pu relever à propos de l'étude des échantillons témoins de terrain (point 3.2).

En considérant les descripteurs qui sont le mieux corrélés aux deux premiers axes, on constate qu'outre les valeurs élevées de densité apparente et de teneurs en azote total qui caractérisent avant tout les tourbes des milieux agricoles sur l'axe 1, ce sont les quotients K/Ca et H/C qui discriminent les strates superficielles des strates profondes le long de l'axe 2. Autrement dit, les strates superficielles des tourbes se distinguent par des teneurs en K, proportionnellement à celles en Ca, plus élevées, et par un caractère plus aliphatique (H/C élevé), la tendance étant plutôt à l'aromaticité (H/C plus faible) pour les strates profondes (tableau 11). La stratification ainsi observée selon le gradient d'aromaticité exprimé par le quotient H/C correspond bien à l'évolution de la matière organique plus prononcée en profondeur (tourbes plus âgées) qu'en surface. Quant aux teneurs en K, il n'est guère surprenant qu'elles soient plus élevées en surface, cet élément très mobile étant fortement transloqué par les sphaignes et ainsi concentré dans les strates superficielles.

Sur la base de cette deuxième ACP, qui exclut les témoins de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, on peut donc dire que les différences entre échantillons de tourbes issus des pots de cultures se sont effectivement estompées par rapport à celles observées à propos des témoins de terrain. Toutefois, des différences subsistent, avant tout dans les strates superficielles. En outre les types de tourbes restent bien individualisés les uns des autres. C'est un peu comme si, même en présence d'un drainage relativement profond, inévitablement accompagné d'une certaine aération, les processus d'évolution des tourbes demeuraient très lents au-dessous des 20 premiers centimètres de profondeur. Du moins cela reste-t-il vrai tant que l'homme ne s'attaque pas à la structure même des strates tourbeuses comme c'est le cas avec le labour des prairies sur tourbe.

Type de tourbe	Nappe d'eau	Strate	K / Ca	N / C	Ca mmol	K mmol
Agriculture	Terrain	Surface	0.10	1.5	48.9	4.7
	Terrain	Profonde	0.03	1.3	14.4	0.5
	Haute	Surface	0.12	1.6	78.3	8.9
	Haute	Profonde	0.08	1.5	54.5	4.1
	Basse	Surface	0.09	1.6	60.8	5.5
	Basse	Profonde	0.03	1.5	37.7	1.0
Heut-marais intact	Terrain	Surface	0.19	1.5	2.7	0.5
	Terrain	Profonde	0.09	1.6	6.1	0.5
	Haute	Surface	0.12	1.7	9.7	1.2
	Haute	Profonde	0.04	1.6	25.7	1.0
	Basse	Surface	0.08	1.6	14.5	1.2
	Basse	Profonde	0.03	1.6	30.9	1.0
Lande sèche	Terrain	Surface	2.05	1.5	2.3	4.7
	Terrain	Profonde	0.31	1.4	2.8	0.9
	Haute	Surface	0.23	1.6	23.1	5.3
	Haute	Profonde	0.08	1.5	10.1	0.8
	Basse	Surface	0.20	1.6	19.4	3.9
	Basse	Profonde	0.06	1.5	10.9	0.6
Nue raclée couche de profondeur	Terrain	Surface	0.02	1.6	12.8	0.2
	Terrain	Profonde	0.07	1.6	13.5	0.9
	Haute	Surface	0.03	1.5	22.0	0.6
	Haute	Profonde	0.03	1.4	25.6	0.7
	Basse	Surface	0.03	1.5	26.7	0.7
	Basse	Profonde	0.02	1.4	25.0	0.5
Nue raclée couche de surface	Terrain	Surface	0.03	1.5	14.0	0.4
	Terrain	Profonde	0.02	1.6	12.8	0.2
	Haute	Surface	0.06	1.5	17.5	0.9
	Haute	Profonde	0.04	1.5	17.1	0.6
	Basse	Surface	0.06	1.5	14.4	0.9
	Basse	Profonde	0.03	1.6	18.4	0.5

TABLEAU 11. EVOLUTION DES TENEURS DE CA ET K ET DU RAPPORT H/C



**** Summary ****

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues	: .345	.206	.159	.106	1.000
Cumulative percentage variance of species data	: 34.5	55.1	71.0	81.6	

FIGURE 42. DIAGRAMME ET RÉSUMÉ DE L'ACP (PLAN 1/2) DES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DES TOURBES DE RÉFÉRENCE ET DES TOURBES EN POTS (2^E ÉTAPE). COMMENTAIRES DANS LE TEXTE.

3.4. L'INFLUENCE DE LA NAPPE ET DU MICROCLIMAT SUR LES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS

3.4.1. Bases de l'analyse numérique

Malgré les profondes perturbations infligées aux marais suite aux diverses étapes de l'exploitation de la tourbe, et malgré les traitements expérimentaux, les différences de propriétés physico-chimiques d'un type de tourbe à l'autre se révèlent surtout en surface. Il est en outre reconnu que les sphaignes n'exploitent qu'une partie très superficielle de toute la couche de tourbe d'un haut-marais (Gobat 1984). Dès environ 20 cm, au niveau du passage de l'acrotelm au catotelm, tous les phénomènes pédobiologiques ralentissent fortement pour se stabiliser à un rythme extrêmement lent et qui ne redevient significatif que si on le considère sur la durée de plusieurs siècles voire millénaires (Clymo 1983, Grosse-Brauckman 1990).

Partant de ces considérations, il apparaissait justifié de ne retenir que les strates superficielles de nos pots de culture pour poursuivre nos investigations. Il s'agissait en effet de déceler les propriétés discriminant au mieux les différentes tourbes étudiées pour pouvoir par la suite mettre ces propriétés en relation avec la croissance des sphaignes cultivées sur ces tourbes. Dans nos hypothèses de travail, nous avons cependant retenu les facteurs hydrologiques (niveau de la nappe d'eau, mais aussi porosité, capacité de rétention en eau et densité des tourbes) comme facteurs fondamentaux conditionnant la croissance des sphaignes. La suite des analyses numériques ne portant plus que sur les strates superficielles des tourbes, il nous a par conséquent paru important de conserver une partie de l'information associée aux strates plus profondes. L'idée sous-jacente était d'essayer de mettre en évidence l'existence éventuelle d'un réservoir d'eau en surface (tourbe à porosité grossière et faible densité), superposé à une strate profonde plus ou moins imperméable (porosité fine, forte densité). Une telle situation devrait en effet s'avérer favorable à la croissance des sphaignes en permettant une accumulation et une rétention prolongée d'eau météorique en surface, même en présence d'un drainage encore actif à plus grande profondeur. A l'inverse, une tourbe dense et peu poreuse en surface favoriserait le ruissellement superficiel au détriment de la recharge du corps tourbeux profond.

C'est pourquoi, nous avons calculé, pour les différentes catégories de porosité, de même que pour la densité apparente et pour la capacité de rétention en eau, le rapport entre les valeurs des strates superficielles et celles des strates profondes. Ces valeurs ont été utilisées dans les analyses comme descripteurs supplémentaires. Ainsi, une valeur supérieure à 1 pour le rapport entre surface et profondeur indique par exemple une plus grande porosité totale en surface, comme c'est le cas pour l'acrotelm des hauts-marais en général. Au contraire, une valeur de ce rapport inférieure à 1 pourrait révéler une compaction des strates en surface.

Enfin, quelques analyses chimiques supplémentaires, par rapport à celles qui avaient été faites pour les témoins de terrain, ont été effectuées sur les échantillons en provenance des pots de culture, à savoir: les teneurs en Mn, Fe et P total, le pH_{KCl} et le delta pH ($pH_{eau} - pH_{KCl}$), en tant que révélateur de l'acidité d'échange (Baize 1988:66).

L'utilisation du programme CANOCO (ter Braak 19887, 1988 et 1990) a permis de procéder à une analyse canonique de redondance (RDA). Il s'agissait par ce biais de **déterminer dans quelle mesure les différents traitements dont ces tourbes ont fait l'objet avait affecté la variabilité des propriétés physico-chimique observée entre les tourbes de référence.** Les traitements considérés étaient:

- deux niveaux de nappe d'eau;
- l'établissement de trois types de microclimats en surface des pots.

Les espèces de sphaignes cultivées sur les tourbes en pot n'ont pas été considérées comme un traitement. En effet, une première analyse canonique de redondance nous a permis de vérifier que les différences de propriétés physico-chimiques observées en fin d'expérience n'étaient pas corrélées aux trois espèces de sphaignes cultivées.

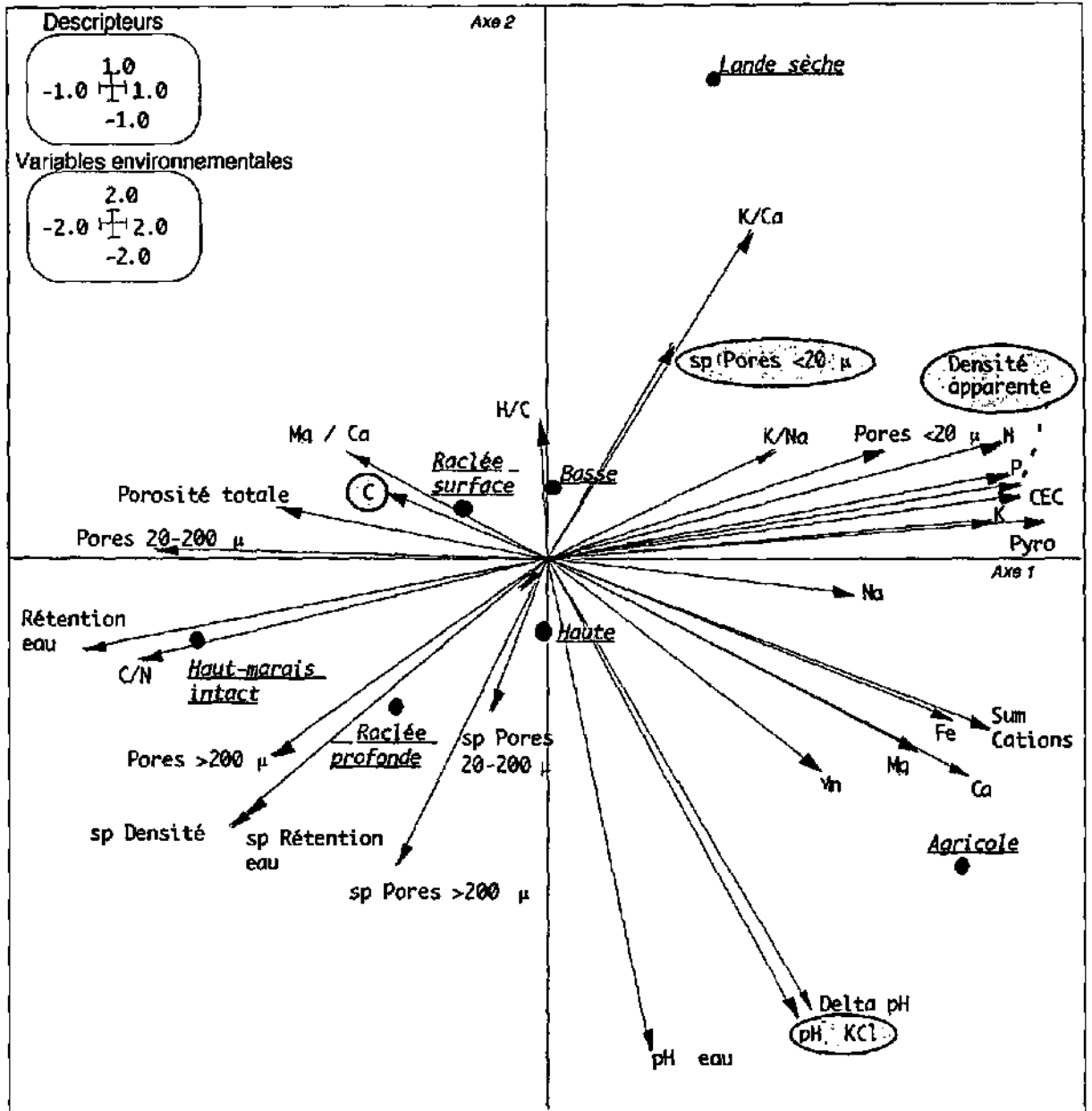
Contrairement à la procédure suivie pour la comparaison des strates superficielles et profondes avec les témoins de terrain, nous avons travaillé avec les valeurs des strates superficielles des 90 pots de l'expérience, et non pas seulement avec les valeurs moyennes pour les pots ayant fait l'objet d'un même traitement.

Les corrélations entre descripteurs (tableaux 12a et 12b) et leur hiérarchisation en fonction de leurs contributions respectives à la variance totale de l'échantillon (tableau 13) ont été calculées comme précédemment à l'aide du progiciel Mulva4 (procédures RESE et RANK).

3.4.2. Résultats de la RDA

L'analyse canonique de redondance (RDA) permet d'expliquer 69% de la variance totale de l'échantillon, dont 62% sont répartis sur les plans de projection formés par les axes 1/2 et 1/3 (figures 43a et 43b). Les tests par permutations ont confirmé la signification statistique de la contribution de chacun des trois premiers axes à la variance totale ($p=0.01$).

Afin de quantifier les contributions respectives de chaque groupe de variables environnementales utilisées dans la RDA nous avons procédé à une décomposition de la variance selon Borcard, Legendre & Drapeau (1992). Les résultats de cette procédure sont résumés dans la figure 44. Ainsi, sur les 69% de variance expliqués, plus de 65% peuvent être attribués aux différents types de tourbes qui restent très bien individualisés sur les diagrammes d'ordination (figures 43a et 43b). L'influence de la hauteur de la nappe dans les pots atteint à peine 3%. Quant aux contributions des différents microclimats elles sont négligeables. Il est donc remarquable de constater la très forte valeur explicative des variables qualitatives "type de tourbe". Les différences de propriétés physico-chimiques restent liées avant tout à la nature et à l'origine des tourbes étudiées et se révèlent relativement indépendantes des traitements subis durant les deux ans d'expérimentation en serre (hauteur de la nappe d'eau et microclimat). Seul le niveau de la nappe d'eau a encore une légère influence sur cette variabilité.



**** Summary of RDA ****

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues	: .38	.14	.09	.05	1.00
Species-environment correlations	: .95	.95	.92	.82	
Cumulative percentage variance of species data	: 38.3	52.7	61.5	66.9	
of species-environment relation	: 55.7	76.6	89.5	97.3	
Sum of all unconstrained eigenvalues					1.00
Sum of all canonical eigenvalues					.69

FIGURE 43 A. RÉSUMÉ ET DIAGRAMME DE LA RDA DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS (PLAN 1/2), AVEC TOUS LES DESCRIPTEURS PÉDOLOGIQUES ET LES PRINCIPALES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES (MANQUENT LES 3 MICROCLIMATS RASSEMBLÉS PRÈS DE L'ORIGINE). LES

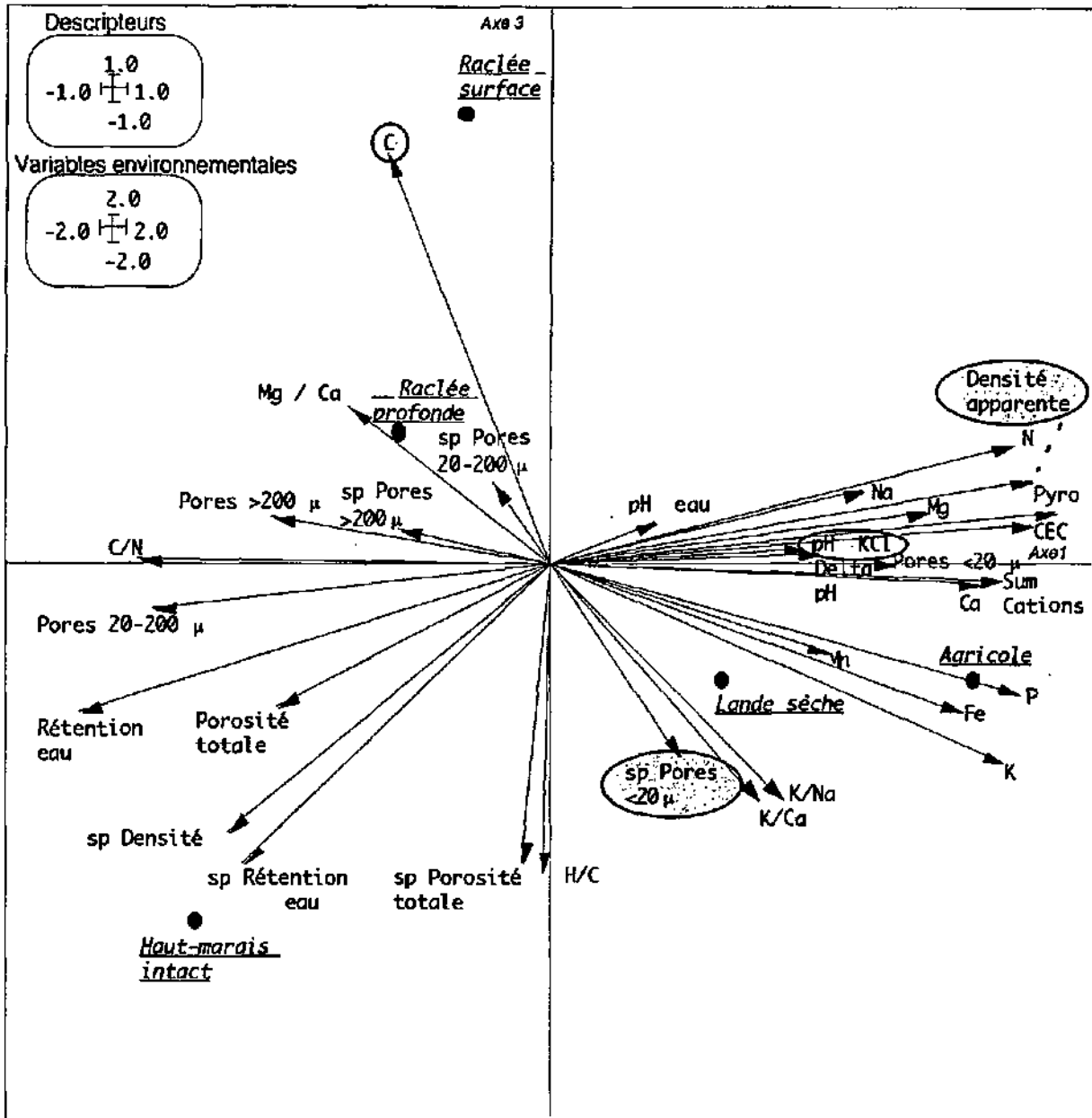


FIGURE 43 B. RÉSUMÉ ET DIAGRAMME DE LA RDA DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS (PLAN 1/3), AVEC TOUS LES DESCRIPTEURS PÉDOLOGIQUES ET LES PRINCIPALES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES (MANQUENT LES 3 MICROCLIMATS RASSEMBLÉS PRÈS DE L'ORIGINE). LES OBJETS NE SONT PAS REPRÉSENTÉS

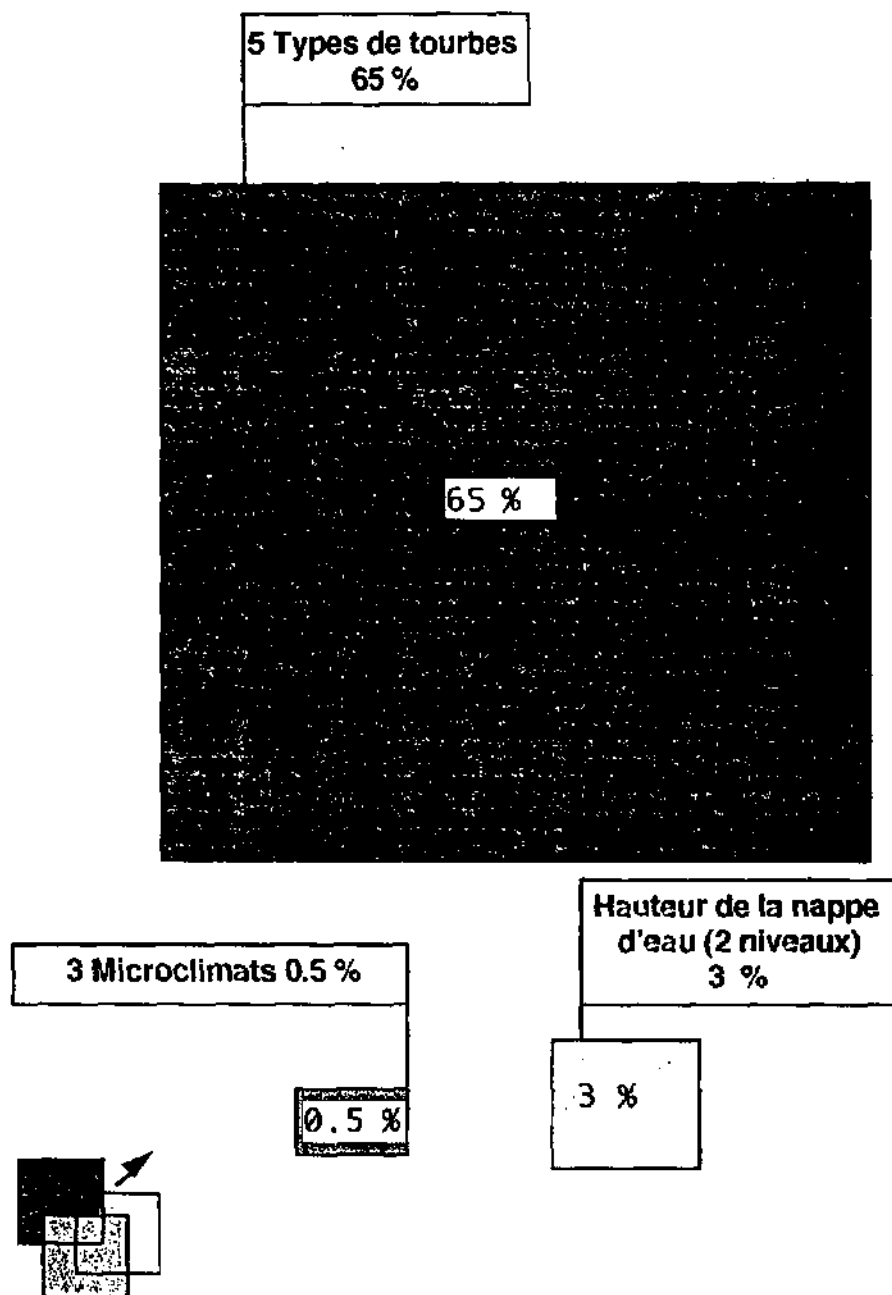


FIGURE 44. DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE DES PROPRIÉTÉS PHYSICO-CIMIQUES DES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS EXPLIQUÉE PAR LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

3.4.3. LES FACTEURS DISCRIMINANT LES TYPES DE TOURBES

UN FACTEUR INTÉGRATEUR : LA DENSITÉ APPARENTE

Le premier axe de la RDA (figure 5a) "absorbe" à lui seul 38%, soit un peu plus de la moitié de la variance expliquée. On retrouve ainsi sur l'axe 1, tout comme dans l'analyse des témoins de terrain, l'opposition entre un pôle minéralisé et dense et un pôle organique à forte porosité et capacité de rétention en eau. La densité reste le descripteur le plus discriminant (tableau 9), avec une contribution de 40% à la variance totale (procédure RANK de Mulva4). Elle constitue donc un bon intégrateur de l'ensemble des propriétés d'une tourbe donnée, y compris des propriétés chimiques, comme en témoignent les fortes corrélations entre la densité

apparente et l'azote total, le phosphore total et le potassium total, ainsi que la CEC et l'indice pyro.

Les valeurs élevées de tous ces descripteurs caractérisent les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* et les tourbes agricoles (tableau 14). A l'opposé (figure 43a) on trouve les tourbes du haut-marais intact à forte capacité de rétention en eau, forte porosité (en particulier de mésopores moyens compris entre 20 et 200 μm) et avec un rapport C/N élevé. Une telle distribution est conforme à celle observée par Buttler *et al.* (1994) pour des tourbes de composition botanique variée.

Par contre, les tourbes de la zone raclée pour la production horticole restent dans la partie médiane du graphique (figure 43a). Quant aux tourbes agricoles, elles se démarquent par leurs teneurs en cations nettement plus élevées, notamment en Ca, Mg, Mn et Fe. La somme des cations (Ca, Mg, K, Na) s'en trouve également renforcée, même si les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* ont des teneurs similaires en K et Na.

Type de tourbe	Nappe d'eau	Densité apparente		pH KCL	
		+	-	+	-
Agriculture	BASSE	0.21	0.030	4.3	0.2
	HAUTE	0.24	0.011	4.6	0.2
Lande sèche	BASSE	0.19	0.013	2.9	0.0
	HAUTE	0.20	0.014	3.0	0.0
Raclée surface	BASSE	0.15	0.011	3.3	0.1
	HAUTE	0.15	0.014	3.5	0.1
Raclée profonde	BASSE	0.13	0.025	3.6	0.1
	HAUTE	0.10	0.005	3.7	0.1
Haut-marais intact	BASSE	0.08	0.007	3.3	0.0
	HAUTE	0.07	0.008	3.3	0.1

TABLEAU 14. DESCRIPTEURS DISCRIMINANT LES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS LE LONG DES AXES 1 ET 2 DE LA RDA, SELON LES TYPES DE TOURBES ET LE NIVEAU DE LA NAPPE D'EAU. MOYENNES POUR 9 POTS (+- INTERVALLE DE CONFIANCE À 95%).

Deux facteurs différentiels prépondérants: l'acidité et la distribution verticale des mésopores fins et micropores

Cette différenciation entre tourbes agricoles et tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* est encore plus nette en considérant l'axe 2, bien corrélé au pH (figure 43a et tableau 14). Des trois descripteurs concernant le pH, le pH_{eau} est celui qui a la meilleure relation angulaire avec l'axe 2 (figure 43a). Toutefois, tous trois sont très fortement corrélés (tableaux 12a et 12b), le pH_{KCl} et le delta pH étant même colinéaires. Enfin, le pH_{KCl} a une plus forte contribution que le pH_{eau} ou le delta pH (15% selon la procédure RANK de Mulva4, tableau 13), comme en témoigne aussi son vecteur à peine un peu plus long sur le diagramme de la figure 43a. La valeur

informative de ce descripteur, au demeurant simple à mesurer, se trouve donc confirmée une fois de plus (Gobat *et al.* 1986, Baize 1988, Matthey 1996).

Les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* se démarquent aussi (tableau 15) par un rapport élevé entre surface et profondeur pour les mésopores fins et micropores (< 20 μm), dont la contribution à la variance totale est de 10% (tableau 13). La valeur explicative du rapport entre surface et profondeur pour les mésopores fins et micropores (< 20 μm) s'exprime en fait à la fois sur les plans 1/2 et 1/3 de la RDA (figures 43a et 43b). Dans le plan 1/3 le rapport entre porosité totale en surface et en profondeur apparaît également négativement corrélé à l'axe 3. L'usage des quotients des valeurs de classes de porosité entre surface et profondeur apparaît donc comme effectivement intéressant pour affiner la caractérisation des tourbes étudiées.

Type de tourbe	Nappe d'eau	Pores <20 μ s/p		Porosité totale s/p		Ctot		H/C	
			+ -		+ -		+ -		+
Raclée surface	BASSE	0.78	0.09	0.88	0.04	53.0	0.6	1.55	0.05
	HAUTE	0.68	0.09	0.81	0.04	53.5	1.3	1.48	0.03
Raclée profonde	BASSE	1.15	0.22	0.95	0.04	51.7	2.4	1.51	0.06
	HAUTE	0.86	0.07	0.92	0.05	52.3	1.6	1.46	0.08
Agriculture	BASSE	1.04	0.16	0.96	0.07	46.5	2.3	1.59	0.05
	HAUTE	0.86	0.06	0.91	0.03	44.9	1.1	1.56	0.07
Lande sèche	BASSE	1.29	0.16	0.95	0.03	48.0	0.6	1.65	0.03
	HAUTE	1.16	0.11	0.91	0.04	47.9	0.3	1.62	0.02
Haut-marais intact	BASSE	0.91	0.13	0.96	0.04	46.7	1.6	1.65	0.04
	HAUTE	0.88	0.1	0.99	0.04	46.1	0.8	1.69	0.05

TABLEAU 15. DESCRIPTEURS DISCRIMINANT LES STRATES SUPERFICIELLES DES TOURBES EN POTS LE LONG DES AXES 2 ET 3 DE LA RDA, SELON LES TYPES DE TOURBES ET LE NIVEAU DE LA NAPPE D'EAU. MOYENNES POUR 9 POTS (+- INTERVALLE DE CONFIANCE À 95%).

Un autre facteur différentiel: l'évolution de la matière organique

L'analyse de la projection des résultats de la RDA sur le plan des axes canoniques 1 et 3 (figure 43b) met en évidence une opposition nette entre tourbe du haut-marais intact et strates superficielles de la tourbe nue raclée pour la production horticole (Raclée surface). Les cinq types de tourbes étudiés se répartissent ainsi le long de l'axe 3 sur un gradient correspondant aux concentrations en carbone total et au rapport H/C (tableau 15). Ces deux descripteurs sont bien corrélés négativement (tableau 12a).

Le rapport atomique H/C donne une indication intéressante sur le degré d'humification de la tourbe (Andreux 1978, *in* Gobat & Portal 1985, Naucke 1990). Plus le rapport H/C est faible, plus la polycondensation des molécules organiques

est prononcée. Les valeurs H/C obtenues à partir des tourbes du présent travail sont toutes plus élevées que celles mesurées par Matthey (1996), dans différentes situations en régénération, et par Gobat & Portal (1985). Elles devraient par conséquent toutes être considérées comme caractérisant des tourbes non humifiées à caractère aliphatique dominant! Ces observations sont d'autant plus contradictoires que les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* et celles mises en culture apparaissent, sur le diagramme de la RDA (plan 1/3, figure 43b) comme des tourbes minéralisées, à forte densité apparente, et à CEC et indice pyro élevés. En cela elles se situent à l'opposé de l'axe 1 par rapport aux tourbes du haut-marais intact qui sont elles aussi caractérisées par un rapport H/C élevé. Le caractère aliphatique des unes et des autres n'est donc pas équivalent et ne peut pas, dans ce cas être interprété directement en terme d'humification. Mais, cette apparente contradiction peut se résoudre si l'on admet, conformément à Barriuso (1982, in Matthey 1996), que l'essentiel des produits de l'humification des tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* et de celles mises en culture consistent en acides humiques (d'où une hausse de l'indice pyro). Les AH auraient en effet une forte tendance aliphatique et contribueraient également à des valeurs élevées de taux de cendres. Dès lors il serait cohérent de mesurer une hausse du rapport H/C en relation avec une élévation de l'indice pyro et de la CEC.

Toutefois, les écarts entre valeurs moyennes des rapports H/C sont faibles, et dans certains cas l'erreur-type est relativement importante, incitant par conséquent à une certaine prudence dans l'interprétation des résultats figurant au tableau 15.

3.4.4. Evolution de la porosité des tourbes après deux ans de culture en serre

Le rapport entre mésopores fins et micropores (<20 μm) en surface et en profondeur met avant tout en évidence une opposition entre les strates superficielles de tourbe raclée pour la production horticole (Raclée surface) et les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* (tableau 15). Ces dernières sont caractérisées par un rapport nettement supérieur à 1, traduisant une forte réduction de la taille des pores en surface malgré le maintien d'une porosité totale aussi élevée en surface qu'en profondeur (rapport proche de 1). Au contraire, dans les tourbes raclées pour la production horticole (Raclée surface), les proportions de mésopores fins et micropores (< 20 μm) sont plus faibles en surface qu'en profondeur (rapports inférieurs à 0.8) et ce de manière plus nette que pour les autres types de tourbes, y compris ceux du haut-marais intact. Or, si l'on se réfère au tableau 12b on remarquera que le rapport des mésopores fins et micropores (< 20 μm) est positivement corrélé avec la proportion de macropores (> 200 μm) et négativement avec le rapport des proportions entre surface et profondeur pour les mésopores moyens et grossiers (20 - 200 μm). Autrement dit, les tourbes raclées pour la production horticole (Raclée surface) sont caractérisées par une dominance des petits pores en profondeur et par une dominance des pores moyens et gros en surface.

D'autres considérations peuvent encore être faites à l'examen des valeurs figurant au tableau 16.

Avec environ 86% de porosité totale en surface, les strates superficielles de tourbe nue raclée pour la production horticole sont à peine plus poreuses que les tourbes mises en culture. Elles ont par contre conservé des proportions de mésopores moyens et grossiers ($20\ \mu\text{m}$ - $200\ \mu\text{m}$) proches de celles des tourbes du haut-marais intact. Et, de manière surprenante et inexplicée, elles ont retrouvé, après les deux ans d'expérimentation, une proportion de macropores ($>200\ \mu\text{m}$) relativement élevée en surface. Cette augmentation des proportions de macropores ($>200\ \mu\text{m}$) par rapport au témoin de terrain s'est produite au détriment des mésopores fins et micropores ($<20\ \mu\text{m}$) en surface si bien que les rapport entre les valeurs de surface et de profondeur ont doublé pour les premiers et fortement diminué pour les seconds. La capacité de rétention en eau en surface est relativement faible, comparée à celle des strates encore plus profondes de la tourbe raclée pour la production horticole (Raclée profonde), mais la distribution de la porosité apparaît comme plus favorable à une recharge rapide et à une rétention en surface de l'eau. En effet, si les rapports des valeurs entre surface et profondeur sont supérieurs ou égaux à 1 pour les macropores ($>200\ \mu\text{m}$) et les mésopores moyens et grossiers ($20\ \mu\text{m}$ - $200\ \mu\text{m}$), ce rapport n'est que de 0.7 pour les mésopores fins et micropores ($<20\ \mu\text{m}$). On doit donc bel et bien avoir dans ce cas un "réservoir" d'eau superficiel reposant sur une couche de tourbe peu perméable, comme nous en avons formulé l'hypothèse.

Les tourbes du haut-marais intact sont les plus susceptibles de se modifier à court terme. Après deux ans d'expérimentation en serre, les proportions de macropores ($>200\ \mu\text{m}$) ont fortement diminué par rapport au témoin de terrain. Cette modification affecte visiblement encore plus les strates profondes que superficielles, puisque le rapport des valeurs entre surface et profondeur passe d'une valeur proche de 1 (distribution homogène entre surface et profondeur) à une valeur de 1.6 (dominance des macropores en surface). Les proportions de mésopores grossiers et moyens ($20\ \mu\text{m}$ - $200\ \mu\text{m}$) diminuent elles aussi par rapport au témoin de terrain, mais les proportions entre la surface et la profondeur s'égalisent (quotient proche de 1), alors que dans le terrain elles étaient deux fois plus importantes en surface qu'en profondeur. Le tassement affecte dans ce cas plus les strates superficielles que profondes. Le corollaire de cette évolution est une augmentation de la proportion des mésopores fins et micropores ($<20\ \mu\text{m}$) en surface, avec là aussi une égalisation des valeurs entre surface et profondeur, tandis qu'en conditions naturelles la porosité fine est nettement plus faible en surface. Enfin, parallèlement à ce tassement, le plus conséquent parmi les 5 types de tourbes considérés, la capacité de rétention en eau en surface s'en est trouvée réduite de près de la moitié, tout en restant nettement supérieure à celle des autres types de tourbes.

La porosité des strates profondes sous la tourbe nue raclée pour la production horticole (raclée profonde) a suivi une évolution assez similaire à celle des tourbes du haut-marais intact mais de manière moins prononcée. Ces tourbes étaient en effet déjà caractérisées dès le début par une forte proportion de mésopores fins et micropores ($<20\ \mu\text{m}$) qui s'est encore accrue au détriment des pores plus grossiers. Mais contrairement aux tourbes du haut-marais intact, le tassement s'est produit avant tout en surface, puisque les rapports entre valeurs de surface et de profondeur pour les macropores ($>200\ \mu\text{m}$) et les mésopores grossiers et moyens ($20\ \mu\text{m}$ - $200\ \mu\text{m}$) ont eu tendance à diminuer. Cette tendance est toutefois sujette à une forte variabilité comme en témoigne la marge d'erreur de l'intervalle de confiance. Malgré cela, on assiste dans ce cas à une diminution de la porosité et de la capacité de rétention en eau en surface.

Les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* constituent en quelque sorte l'autre extrême par rapport aux tourbes du haut-marais intact en ce sens qu'elles étaient et sont restées caractérisées par une très forte dominance des mésopores fins et micropores (<20 µm). Ces derniers sont distribués de manière assez homogène entre la surface et la profondeur, voire ont même tendance à dominer encore plus en surface qu'en profondeur (rapport supérieur à 1). Les autres fractions de mésopores et les macropores sont peu représentées dans ces tourbes dont la capacité de rétention en eau est faible comparativement aux autres types.

Enfin, très proches de celles de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, les tourbes mises en culture sont elles aussi caractérisées par une forte proportion de mésopores fins et micropores (<20 µm) répartis très uniformément entre la surface et la profondeur, et par une très faible capacité de rétention en eau. L'augmentation des macropores (>200 µm) en surface après les deux ans d'expérimentation reste difficile à expliquer. Elle ne reflète de toute façon pas une tendance très claire, à en juger par la grande marge d'erreur qui accompagne la valeur moyenne du rapport entre surface et profondeur.

Type	Nappe	Porosité totale	Pores > 200µ	Pores > 20µ	Pores < 20µ	Surf/Prof Porosité totale	Surf/Prof Pores > 200µ	Surf/Prof Pores > 20µ	Surf/Prof Pores < 20µ	Capacité de rétention
Raclée surf.	Terrain	90	8	32	50	0.9	0.6	1.0	1.0	536
	Serre	86	13	30	43	0.84	1.2	1.0	0.7	563
	+/-	2	2	2	3	0.03	0.2	0.2	0.1	28
Haut-m. intact	Terrain	97	25	48	24	1.0	0.9	1.9	0.5	2206
	Serre	93	17	39	38	1.0	1.6	0.9	0.9	1245
	+/-	1	2	2	2	0.03	0.2	0.1	0.1	81
Raclée prof.	Terrain	97	13	32	52	1.0	1.6	1.2	0.8	1178
	Serre	93	9	27	57	0.9	1.3	0.8	1.0	848
	+/-	3	3	3	5	0.03	0.5	0.1	0.1	81
Lande sèche	Terrain	88	2	19	68	0.9	0.4	0.6	1.1	386
	Serre	89	3	24	63	0.9	0.4	0.7	1.2	466
	+/-	1	1	3	3	0.02	0.1	0.1	0.1	27
Agri-cole	Terrain	85	3	23	59	1.0	0.6	1.1	1.0	373
	Serre	84	6	19	59	0.9	1.3	0.9	1.0	399
	+/-	2	1	2	3	0.04	0.5	0.1	0.1	59

TABLEAU 16. EVOLUTION DE LA POROSITÉ DES TOURBES EN POTS PAR RAPPORT AUX TÉMOINS DE TERRAIN (VALEURS MOYENNES DE 18 ÉCHANTILLONS, AVEC INTERVALLE DE CONFIANCE À 95% EN ITALIQUE)

4. Discussion

Sur la base de nos travaux précédents (Gobat 1984, Gobat *et al.* 1986, Gobat *et al.* 1991), nous avons postulé que la variabilité des propriétés physico-chimiques entre types de tourbes, tels qu'ils ont été définis dans le présent travail, était de toute façon beaucoup plus importante que celle que l'on peut observer entre échantillons de tourbes d'un même type. Ce postulat a justifié le faible échantillonnage des tourbes de référence, avec une seule carotte prélevée et décrite par type de milieu. Il s'est en fait trouvé confirmé dans les analyses numériques dans la mesure où la variabilité observée était effectivement due essentiellement aux types de tourbes. Ces considérations sont tout à fait valables en ce qui concerne les descripteurs tels que le pH et la densité apparente, et les descripteurs qui y sont corrélés, et nous verrons plus loin comment nous pouvons effectivement discuter nos résultats sur cette base.

Mais nous manquons de données de référence suffisantes pour apprécier correctement les changements intervenus en cours d'expérimentation à propos des mesures concernant la porosité et la distribution des pores de différentes tailles. L'interprétation de ces résultats reste par conséquent largement spéculative et surtout descriptive¹, et c'est pourquoi nous n'y reviendrons pas plus en détail dans cette discussion. Une approche plus détaillée des profils de tourbes, accompagnée de mesures précises de perméabilité, serait au demeurant indispensable à une meilleure compréhension des phénomènes de circulation et de rétention de l'eau dans de telles situations (Schouwenaars 1993 et 1995, Heathwaite 1995).

4.1. LA NÉCESSITÉ D'UNE ÉCHELLE DE RÉFÉRENCE POUR LES TOURBES MODIFIÉES PAR LES ACTIVITÉS HUMAINES

Les classifications pédologiques regroupent la plupart du temps tous les sols organiques hydromorphes au sein d'un seul et même groupe, en général les histosols (Duchaufour 1984, AFES 1992 par exemple). Cette vision des choses est cohérente tant que l'on s'intéresse à une diversité maximale de types de sols à l'échelle d'un continent, voire à l'échelle mondiale. Elle fournit cependant une échelle trop grossière pour comparer entre elles des tourbes dont les différences les unes par rapport aux autres resteront toujours nettement moins importantes qu'entre les tourbes et d'autres types de sols organo-minéraux.

Les études consacrées spécifiquement aux tourbes ne manquent cependant pas. Nous citerons à ce titre les travaux fondamentaux de Sjors (1950), Du Rietz (1954) ou Malmer (1962) pour la Scandinavie, la synthèse de Göttlich (1990) pour l'Allemagne, les publications de Damman (1978, 1986, 1988) pour la Scandinavie encore ainsi que pour l'Amérique du Nord, ou ceux de Lévesque & Diné (1977, 1982) et Lévesque,

¹ Notre travail n'avait cependant pas comme but une étude détaillée des propriétés physiques des tourbes et de leur répercussion sur la circulation de l'eau. Rappelons encore une fois que l'étude des tourbes dans le cadre de notre travail devait avant tout permettre de décrire les propriétés physico-chimiques des différents types de tourbes en tant que facteurs explicatifs potentiels de la croissance des sphaignes.

Dinel & Marcoux (1980), Buttler *et al.* (1994) pour le Canada. Cependant, ces travaux sont essentiellement consacrés aux hauts-marais intacts, peu ou pas influencés par les activités humaines.

En relation avec le drainage et l'hydrologie des tourbes, les travaux d'Ingram (1978, 1983), d'Eggelsmann (1990) ou encore de Schouwenaars (1993) font autorité. Okruszko (1993) s'est particulièrement intéressé aux différents aspects liés à la porosité des tourbes en Pologne; Grootjans, Schipper & van der Windt (1985) à la circulation des eaux souterraines et à la fertilisation des marais hollandais; Lévesque, Mathur & Richard (1982) à la mise en culture de sols tourbeux canadiens et Francez (1990a) à ceux du Massif Central. En Finlande, les besoins de la sylviculture ont amené nombre de chercheurs à se pencher sur les effets du drainage et de la fertilisation des sols tourbeux en forêt (Backéus 1980, Vasander 1982, Jäppinen & Hotanen 1990, Vasander, Kuusipalo & Lindholm 1993). Les sols tourbeux jurassiens ne sont pas en reste non plus, avec les travaux de Bruckert *et al.* (1978), Gobat (1984), Gobat, Grosvernier & Matthey (1986), Grandvoinet, Bruckert & Campy (1988), Gobat *et al.* (1991), Matthey (1996).

Il n'en reste pas moins que tous ces travaux, et bien d'autres encore, ne présentent, à l'inverse des classifications "universelles", qu'une vision le plus souvent très partielle d'un certain nombre de types d'histosols et ne s'intéressent en général aussi qu'à un nombre restreint de propriétés physico-chimiques. L'évaluation des effets de la mise en culture des histosols par exemple devient par conséquent très hasardeuse, dès lors qu'il s'agit de comparer un sol tourbeux de bas-marais mésotrophe hollandais, drainé et fertilisé, avec un sol tourbeux alluvial canadien, mis en culture depuis 10 ans, ou un sol eutrophe à "muck" de la Bibrza polonaise avec un sol tourbeux d'origine ombrotrophe et aujourd'hui cultivé dans la Vallée des Ponts de Martel! Autant d'origines botaniques, d'évolutions pédogénétiques, d'histoires particulières de l'exploitation agricole... et d'analyses pédologiques à l'aide de méthodes très diverses qui rendent difficile, sinon impossible, toute comparaison. Et pourtant il nous fallait trouver un moyen de situer les sols étudiés dans notre travail sur une échelle de référence englobant un éventail aussi large que possible de sols "tourbeux".

4.2. LES CRITÈRES DE CARACTÉRISATION DES HORIZONS

Cette échelle de référence, nous l'avons finalement trouvée chez Succow (1988), qui a procédé à un vaste échantillonnage des sols tourbeux de l'Allemagne orientale, allant des tourbes oligotrophes à sphaignes aux tourbes antropiques à grandes laiches, en passant par les tourbes minérotrophes riches en calcaire des bas-marais à petites laiches ou encore celles des marais fontinaux à mousses incrustantes. Grâce à la diversité des milieux étudiés, au nombre important d'échantillons pour chacun de ces derniers, et aux nombreuses propriétés physico-chimiques mesurées de manière standardisée pour tous les cas étudiés, le travail de Succow (1988) constitue une solide base de référence pour les sols des marais d'Europe centrale et occidentale.

Comme le mentionne l'auteur lui-même, l'Europe centrale se prête particulièrement bien à une étude de ce type pour deux raisons principales. D'une part, on y rencontre un éventail plus large de milieux tourbeux qu'en Scandinavie par exemple, où les conditions climatiques empêchent le développement de milieux vraiment eutrophes.

D'autre part, suite à l'influence humaine considérable sur les marais en Europe centrale (assèchement, extraction de tourbe, mise en culture), les phénomènes pédogénétiques sont plus intenses que dans les régions nordiques. Il en résulte une plus grande diversité de milieux et de types de sols qui constituent une base de comparaison meilleure et plus complète que celle des auteurs scandinaves par exemple.

En-deçà de la classification des sols tourbeux proposée par Succow (1988), et qui fait appel à l'épaisseur et à la succession de divers types d'horizons, nous nous sommes surtout intéressés aux critères de caractérisation des horizons. Des diverses propriétés physico-chimiques mesurées par Succow (1988) dans son travail, trois critères fondamentaux sont retenus pour caractériser l'ensemble des horizons tourbeux, à savoir:

- 1° Le type de substrat : tourbe, "vase" ("Modd" en allemand) et calcaire;
- 2° Le degré trophique;
- 3° L'acidité et le taux de saturation.

4.2.1. Un critère fondamental: la matière organique

Ne sont considérés comme "tourbes" que les substrats à matière organique figurée, d'origine sédentaire et végétale (accumulation de végétaux morts), par opposition à l'origine sédimentaire des vases. Le tableau 17 ci-dessous propose une traduction de l'allemand pour les quatre types de substrats tourbeux distingués par Succow (1988) sur la base du % de MO (calculé par multiplication du C_{tot} par un facteur 1.73).

Type de substrat		% MO
Antorfe	horizons An	>15 - 30%
Halbtorfe	horizons hémihistiques	>30 - 70%
Volltorfe	horizons holohistiques	>70 - 90%
Reintorfe	horizons euhistiques	>90%

TABLEAU 17. CATÉGORIES DE SOLS TOURBEUX SELON LA CLASSIFICATION DE SUCCOW (1988).

Cette classification des substrats tourbeux nous paraît intéressante à plus d'un titre.

Tout d'abord, elle peut être basée sur une mesure simple et nécessitant peu de temps, soit la mesure du % de MO par perte au feu¹. Au-delà du confort offert par cette méthode simple à mettre en oeuvre, la perte au feu est une mesure largement

¹ Le facteur de multiplication de 1.73 utilisé par Succow (1988) pour estimer la MO à partir du C_{tot} nous paraît mal adapté au cas particulier des tourbes. Probablement Succow a-t-il utilisé un coefficient unique aussi bien pour les sols calcaires que pour les tourbes. Giugni (1991:132) obtient des valeurs proches de 2 pour les sols tourbeux et s'en tient finalement, comme Gobat (1984:6), aux propositions de Howard (1964). Selon cet auteur, le %MO est égal à celui de la perte au feu lorsque cette dernière est supérieure à 60%; dans les autres cas on applique la correction suivante: $MO = p_{feu} - [(2.04 * \% \text{cendres}) / 100]$.

répandue dans les analyses pédologiques des tourbes et le fait qu'elle soit assez bien standardisée permet de comparer les résultats de nombreux travaux entre eux. En ce sens, elle prête moins à controverse que la mesure du taux de fibres, proposée par la classification américaine (SSSA 1974). La définition du concept de "fibre" varie en effet entre les auteurs américains et européens (Bascomb, Banfield & Burton 1977, in Gobat *et al.* 1991), qui n'utilisent pas la même maille de tamis (160 μm contre 200 μm), et il est difficile de comparer des taux de fibres frottées avec des taux des fibres non-frottées. De plus, contrairement à la perte au feu, la mesure du taux de fibres n'est le plus souvent pas adaptée aux horizons Ha (horizons histiques assainis) ou LH (horizons histiques labourés) à "muck" (AFES 1992:42).

Quant à la classification des tourbes selon la méthode préconisée par Lévesque et Diné (1977, 1982) et basée sur les mesures du taux de fibres et de l'indice d'extraction au pyrophosphate de sodium (indice pyro), relevons avec Grosse-Brauckmann (1990) que les mesures de l'indice pyro ne sont en principes comparables que pour des substrats de composition botanique semblable, ce qui n'était pas forcément le cas pour toutes les tourbes étudiées dans notre travail. Un exemple des difficultés rencontrées pour la classification des tourbes perturbées par les activités humaines selon les deux critères taux de fibres / indice pyro est discuté en Annexe II.

Ensuite, les propositions de Succow (1988) comblent à notre avis une lacune dans la description des horizons histiques, dès lors que l'on ne prend plus en considération les termes, issu de l'américain, de "fibrique", "mésique" et "saprique" basés uniquement sur le taux de fibres. Le terme allemand de "*Antorfe*" permet en effet de rattacher sans équivoque des horizons à structure indiscutable de tourbe, mais dont le % MO est inférieur à 30%. Le parallèle avec les "*Anmoore*" (15-30% de MO) de Grosse-Brauckman (1990) est intéressant à établir, la limite des tourbes étant quant à elle située, selon cet auteur, à 30% de MO. De son côté, le Référentiel Pédologique des principaux sols d'Europe (RP) (AFES 1992) ne donne pas de définition claire des horizons An, mais mentionne que ceux-ci peuvent "parfois avoir des valeurs supérieures à 20% de Corg", alors que les horizons histiques sont définis à partir de 50% de MO. C'est précisément ce flou, qui persiste dans le RP, que les propositions de Succow (1988) permettent de dissiper. D'une part, les horizons An sont conservés, mais plus clairement définis, d'autre part, les horizons histiques sont séparés en trois catégories qui couvrent toute l'échelle des valeurs de MO de 30 à plus de 90%. Dans la traduction de l'allemand, nous avons conservé le concept d'horizon histique, en référence au RP, tout en y ajoutant un préfixe aussi parlant que possible et fidèle aux termes allemands.

4.2.2. Un critère différentiel : le degré trophique

Comme le relèvent Succow (1988:28) et après lui Wheeler & Shaw (1995:56), il règne dans la littérature consacrée aux sols tourbeux une certaine confusion en ce qui concerne le degré trophique. Très souvent en effet, le pH est utilisé comme une mesure du degré trophique d'un sol, et le RP (AFES 1992:121) ne fait pas exception à la règle, puisqu'il présente une échelle sommaire d'évaluation du degré trophique basée sur la mesure du pH. Il est indubitable que le pH est très généralement fort bien corrélé au taux de saturation du complexe d'échange du sol, corrélation par ailleurs vérifiée par Succow (1988:30) sur la base de son échantillonnage complet.

Nous avons nous-mêmes relevé l'importance du descripteur pH et sa corrélation négative avec les rapports K/Ca et Mg/Ca. Qui dit d'un sol qu'il est minérotrophe, ne dit cependant pas encore que ce sol est eutrophe! Une belle démonstration est fournie par le travail de Wheeler & Shaw (1995:54 et *sqq.*) dans lequel ces deux auteurs présentent les résultats d'une analyse canonique des correspondances pour un vaste échantillon de types de végétation marécageuse du Royaume-Uni mis en relation avec un ensemble de facteurs hydrochimiques. Les deux premiers axes canoniques de la CCA sont bien corrélés positivement avec la richesse en bases (Ca, Mg, pH, conductivité élevée) pour l'axe 1, et positivement avec la fertilité (azote, phosphore, potassium) pour l'axe 2. Or, par définition, ces deux axes sont orthogonaux et, par conséquent, ils expriment deux gradients indépendants!

Peut-être la confusion vient-elle initialement des travaux des auteurs scandinaves comme Sjörs (1950), Du Rietz (1954) ou Malmer (1962), qui associent les sols à pH élevés aux sols eutrophes. Toutefois, comme nous l'avons déjà mentionné à propos de la classification des sols tourbeux, la Scandinavie présente des conditions climatiques peu favorables au développement de milieux vraiment eutrophes: froid, persistance de la neige au printemps, pas de période sèche permettant une aération suffisante des sols. C'est pourquoi les sols considérés comme eutrophes à l'échelle scandinave, apparaissent-ils en fait surtout minérotrophes, et éventuellement mésotrophes en fonction de leurs concentrations en azote total, lorsqu'on les compare à des sols vraiment eutrophes d'Europe centrale.

Il nous semble ainsi plus juste de distinguer, comme le suggère Succow (1988) et aussi Wheeler & Shaw (1995:54 et *sqq.*) deux gradients qui, ensemble, présentent une échelle de mesure complète du degré trophique d'un histosol, à savoir:

- un gradient qui oppose les marais **ombrotrophes**¹ (acides, à faible taux de saturation) aux marais **minérotrophes** (neutro-alcalins, à taux de saturation élevé), et dont le pH fournit l'échelle de mesure (correspondant au gradient *bog - poor fen - rich fen* des auteurs scandinaves et anglo-saxons);
- un gradient qui oppose les marais **oligotrophes** aux marais **eutrophes**, voire **polytrophes**², et pour la mesure duquel on utilisera avec avantage la concentration en azote total.

Parmi tous les critères étudiés par Succow (1988), la concentration en azote total, exprimée en % du C_{tot}³, s'est en effet avérée comme un très bon indicateur pour

¹ marais alimentés uniquement par les eaux météoriques, par opposition au marais minérotrophes qui sont aussi alimentés par les eaux telluriques plus ou moins enrichies en éléments minéraux

² Le terme "dystrophe", souvent rencontré dans la littérature pour des marais très eutrophes, nous semble moins bien adapté, en ce sens que la dystrophie est un indice de déséquilibre, donc de dysfonctionnement (le préfixe dys- vient du grec "dus" et signifie: difficulté, mauvais état). Une carence en un ou plusieurs éléments minéraux constitue ainsi aussi une dystrophie! Par contre le terme de "polytrophie" exprime bel et bien l'excès d'éléments nutritifs.

³ Le calcul du N_{Ctot} en lieu et place du N_{tot} est en fait une mesure colinéaire du C/N. Elle permet cependant d'exprimer plus clairement une proportion relative d'azote, indicateur du degré trophique, le C/N étant mieux adapté à l'expression de la minéralisation de la matière organique. Dans la pratique, les sols riches en CaCO₃ donnent lieu à une sous-estimation du N_{Ctot} dans la mesure où une partie du C_{tot} est d'origine minérale (carbonates) et non pas organique. Ce problème n'est cependant déterminant que pour des sols à pH_{KCl} généralement supérieur à 6.4 (Succow 1988:25).

distinguer les tourbes de différents degrés trophiques (bonne corrélation avec la végétation croissant sur les sols correspondants). D'autres critères tels que les concentrations en phosphore, potassium ou fer n'ont pas pu être mis en relation avec le type de végétation. Wicky (1988) a par ailleurs fait les mêmes observations à propos du phosphore dans deux hauts-marais drainés du plateau suisse. De plus, grâce au fait que, en l'absence de perturbations anthropiques, les concentrations en azote total d'un histosol restent stables à long terme, la mesure de l'azote total renseigne directement sur le degré trophique des tourbes lors de leur formation (Succow 1988:31, Damman 1988). Il est ainsi possible de retracer l'évolution du degré trophique d'un milieu non perturbé en sondant la tourbe et en mesurant les concentrations en azote total à intervalles réguliers!

Enfin, une telle échelle trophique est valable aussi bien pour des milieux proches de l'état naturel que pour des marais drainés, où la minéralisation de la matière organique conduit à un accroissement des concentrations en azote. A ce propos il serait encore plus judicieux de tenir compte des teneurs (quantité d'azote par rapport au volume de sol échantillonné) plutôt que des concentrations (% de poids sec), en particulier si l'on s'intéresse aux relations sol-plantes (Gobat 1984:93 et 114, Succow 1988:32), ce que nous avons fait pour l'analyse de nos propres données.

La combinaison des mesures du pH et du N_{Ctot} présente donc une valeur indicatrice optimale concernant le degré trophique d'un histosol. Selon Succow (1988), il est dès lors possible de caractériser aisément et de manière informative tout horizon histique sur la base de sa concentration en MO, de son degré trophique et éventuellement de sa concentration en $CaCO_3$.

4.3. SITUATION DES HISTOSOLS DE HAUTS-MARAIS JURASSIENS DANS UNE PERSPECTIVE CENTRE-EUROPEENNE

Bien que notre échantillonnage des histosols jurassiens soit très restreint, les 5 types de sols étudiés dans notre travail n'en restent pas moins représentatifs d'un plus large éventail de sols de marais, intacts ou modifiés, et dont les travaux de Gobat *et al.* (1986) avaient rendu compte. Il est par conséquent intéressant de comparer ces sols avec d'autres, tirés de la littérature. A ce propos il serait plus juste de parler d'horizons histiques plutôt que d'histosols, la comparaison portant en effet principalement sur la strate superficielle des sols considérés (environ 0 à 20 cm).

4.3.1. Position des histosols jurassiens dans la classification selon Succow (1988)

Nous avons représenté dans le graphique comparatif de la figure 45 des résultats d'autres auteurs, pour lesquels il existait des valeurs de N_{tot} , C_{tot} (pour le calcul du N_{Ctot}) et de perte au feu (pour le %MO), avec une indication claire de la profondeur des horizons. A titre indicatif, nous avons également inclus dans ce graphique des valeurs pour divers substrats organiques tirées de Mustin (1987).

De Succow (1988), nous avons repris les valeurs moyennes pour un certain nombre de tourbes, en fonction de la composition botanique de celles-ci. Ces valeurs moyennes donnent une idée du centre de gravité des tourbes considérées en fonction des différents critères étudiés. A l'inverse, les résultats de Hartl (1986), qui couvrent pour l'Allemagne occidentale un éventail relativement large de types de marais, ne constituent que des cas particuliers. Mais ils donnent une idée de la variabilité potentielle des critères par rapport aux valeurs moyennes de Succow (1988)¹.

De ces données de base, on peut relever les points suivants:

- Les tourbes des marais de transition à laiches et sphaignes (dont une partie des tourbes du *Caricetum rostratae* dont la distribution apparaît par conséquent comme bimodale), à sphaignes et *Eriophorum vaginatum* (dont celles du *Sphagnetum magellanicum*), ainsi que celles à *Eriophorum vaginatum* ou à éricacées sont regroupées dans les horizons H holohistiques, voire euhistiques, et oligotrophes. C'est dans ce domaine des tourbes holohistiques oligotrophes que l'on trouve aussi par exemple la paille de blé ou les écorces de résineux;
- Les tourbes des marais de transition à laiches (*Carex sp*) forment la charnière avec celles des hauts-marais à sphaignes, dans le domaine des horizons H holohistiques, mais elles sont encore mésotrophes;

¹ Pour les données de Succow (1988) et celles de Mustin (1987), le pourcentage de MO a été calculé en multipliant le Ctot par un coefficient respectivement de 1.73 et 1.8, conformément aux indications des auteurs eux-mêmes.

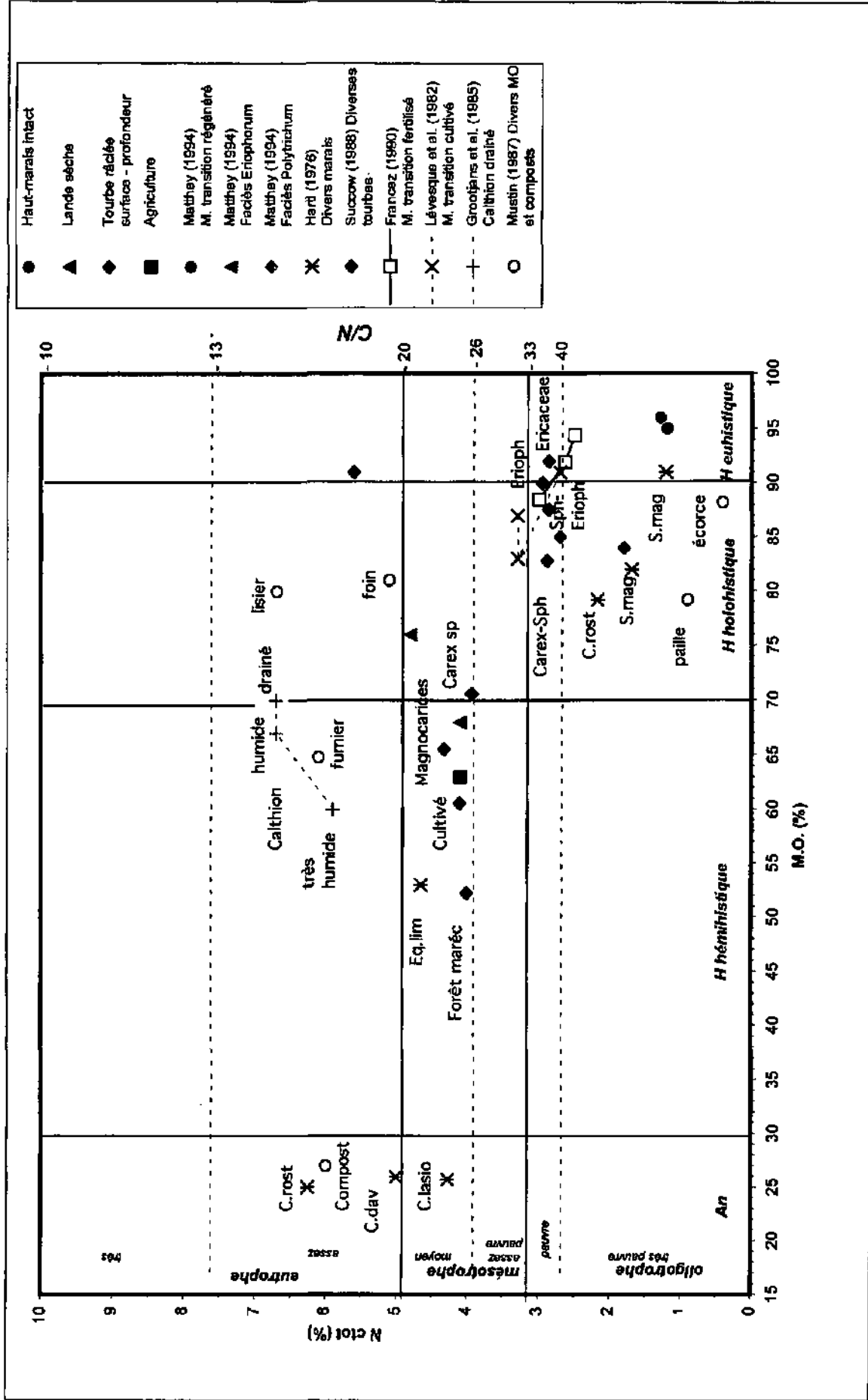


Figure 45. Position des tourbes étudiées dans le présent travail dans le système de classification selon Succow (1988). Comparaison avec d'autres données de la littérature.

- Les tourbes des groupements de magnocariçaies ou à *Equisetum limosum* se regroupent au sein des horizons H hémihistiques mésotrophes, avec celles des forêts marécageuses, ainsi que celles des bas-marais mis en culture et présentant un début de différenciation d'horizons ("*vererdete Torfe*");
- Enfin, les tourbes des groupements de bas-marais alcalins à petites laiches (*Caricetum davalliana*, *Caricetum rostrata*, *Caricetum lasiocarpae*) représentent les horizons An mésotrophes à eutrophes, où l'on trouve également les composts urbains.

Vus globalement, l'ensemble de ces tourbes de référence se distribuent, dans la figure 45, sur une diagonale qui va des tourbes de type An eutrophes aux tourbes euhistiques oligotrophes. On retrouve en quelque sorte dans cette diagonale le gradient observé dans nos analyses numériques sur un axe Ntot - C/N et l'importance de paramètres comme le Ctot!

Distribuées sur cette diagonale de référence, nos propres données se répartissent en trois groupes bien distincts:

- 1° La strate superficielle des tourbes du haut-marais intact apparaît comme l'une des plus nettement euhistiques oligotrophes. Elle se retrouve à proximité d'une tourbe du *Sphagnetum magellanici* de Hartl (1986). La similitude est grande aussi avec la strate superficielle du marais de transition en voie de régénération, dans une ancienne fosse d'exploitation, décrite par Matthey (1994) et essentiellement composée de sphaignes.
- 2° Un second groupe est constitué des tourbes raclées pour la production horticole, qui se retrouvent dans le domaine des horizons H holohistiques oligotrophes. Riches en restes de sphaignes et en fibres d'*Eriophorum vaginatum*, ces tourbes ont conservés des propriétés très similaires aux tourbes à *Eriophorum vaginatum* ou à sphaignes et *Eriophorum vaginatum* décrites par Succow (1988) ou à celles du *Sphagnetum magellanici* de Hartl (1986). L'oligotrophie y est cependant un peu plus prononcée en profondeur.
- 3° Quant aux tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* et à celles mises en culture, elles appartiennent au domaine des horizons H hémihistiques mésotrophes.

Dans ces deux derniers cas, deux problématiques différentes méritent d'être considérées.

Une similitude peut être établie entre les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* et celles d'un faciès à *Eriophorum vaginatum* décrit par Matthey (1996). Il s'agit d'une station exploitée beaucoup plus en profondeur, où ne subsistent que 80 à 90 cm de tourbe et où l'influence du drainage s'exerce jusqu'au contact du sous-sol minéral. L'aération permanente de ce faciès a très certainement favorisé la forte minéralisation de la matière organique, comme dans le cas de la lande à *Calluna vulgaris*.

Quant aux tourbes mises en culture, elles présentent des similitudes de propriétés avec celles de bas-marais cultivés, décrits par Succow (1988) comme des "vererdete Torfe" avec un début de pédogenèse induit par le drainage et l'aération du sol qui s'ensuit. Il est intéressant de relever à ce propos que la minéralisation de la MO y est beaucoup plus prononcée que ce n'est le cas par exemple pour des marais de transition fertilisés (Francez 1990b) ou mis en culture (Lévesque *et al.* 1982). Il se peut fort bien que les durées des expériences menées par Francez (1990b) et Lévesque *et al.* (1982), respectivement 3 et 15 ans, n'aient pas encore permis une évolution aussi importante des tourbes que ce n'est le cas pour celles du Jura, où le drainage et la mise en culture exercent leur influence depuis plusieurs décennies. Par contre, les tourbes de haut-marais mises en culture dans le Jura ne s'avèrent pas aussi eutrophisées que celles étudiées par Grootjans *et al.* (1985) et où la durée des observations n'a porté "que" sur une quinzaine d'années. Dans ce dernier cas, le fait que ces tourbes d'une prairie de l'alliance du *Calthion*, soient classées, avec le fumier de ferme, dans le domaine des tourbes eutrophes, provient probablement d'une différence fondamentale de la composition botanique. Les sphaignes et les cypéracées qui dominent dans les tourbes des hauts-marais jurassiens sont en effet beaucoup plus résistantes à la décomposition que les herbacées non cypéracées des prairies eutrophes du *Calthion*. Rappelons encore que, dans l'analyse canonique de redondance effectuée sur les tourbes ayant été soumises à divers traitements durant deux ans en serre, le type de tourbe constituait un facteur explicatif de première importance, loin devant le niveau de la nappe ou le microclimat en surface.

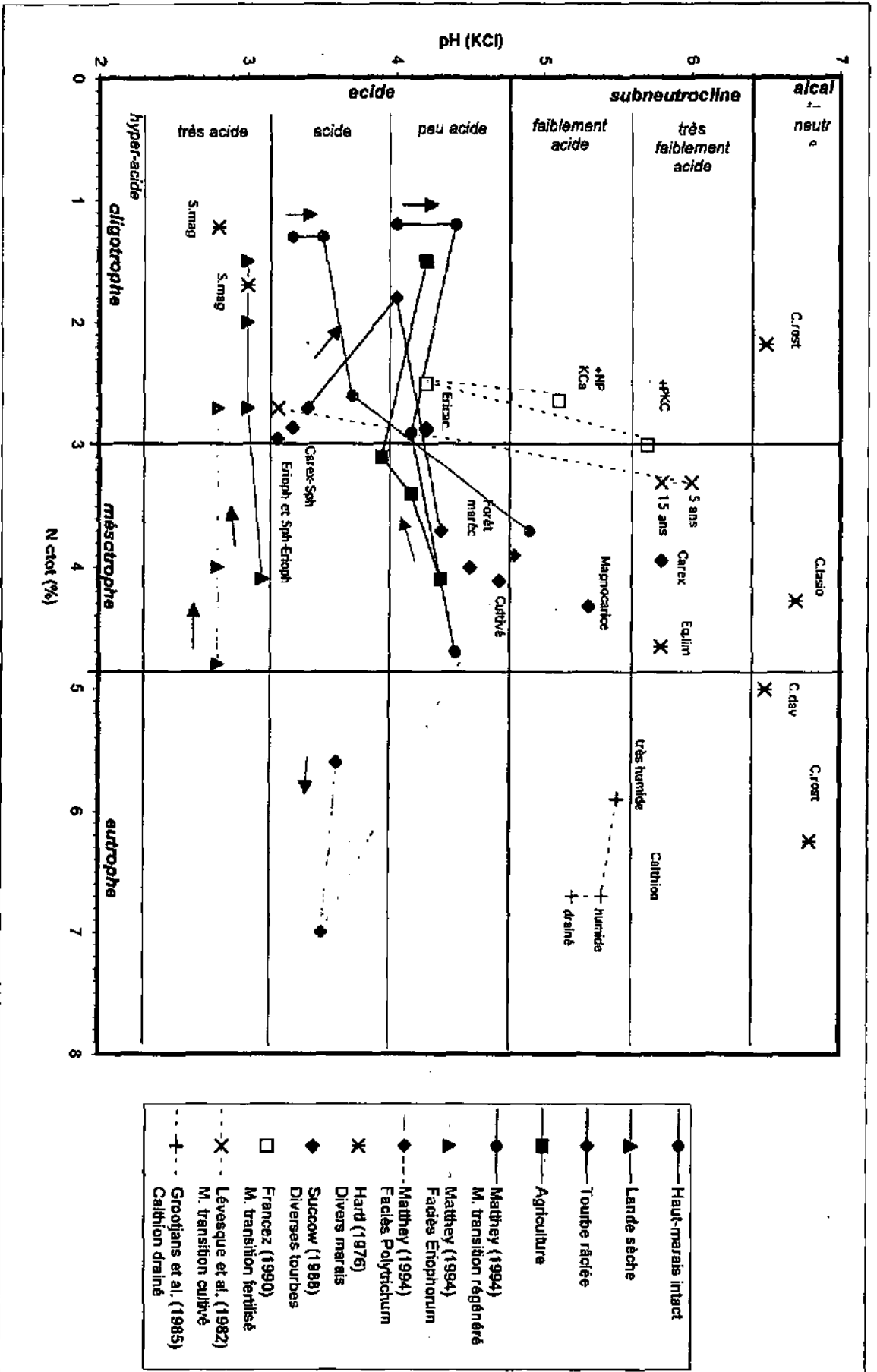
4.3.2. Le degré trophique des histosols du Jura

Dans le graphique de la figure 46, nous avons repris les mêmes données de base que pour la figure 45. Nous avons en outre ajouté à ce graphique les valeurs pour les strates plus profondes des quatre profils étudiés dans notre travail ainsi que celles des trois profils décrits par Matthey (1996). Les flèches sont orientées pour chaque profil de la surface vers la profondeur.

Ce graphique illustre bien l'utilité de considérer séparément les deux échelles de mesures, de l'azote total d'une part et du pH_{KCl} d'autre part, afin de se faire une idée globale du degré trophique de chaque horizon. Ainsi, toutes les tourbes étudiées dans notre travail se révèlent-elles nettement moins minérotrophes que la plupart des horizons considérés à partir des données d'autres auteurs. En particulier le cas du *Caricetum rostratae* emprunté à Hartl (1976), et qui était regroupé au sein des tourbes holohistiques oligotrophes, se distingue nettement par son pH alcalin, révélant ainsi sa nature minérotrophe, par opposition à celle ombrotrophe des tourbes oligotrophes jurassiennes.

Faciès drainés: mésotrophie ne rime pas avec minérotrophie

Les tourbes hémihistiques mésotrophes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* du Jura sont restées moins minérotrophes que celles des marais de transition respectivement fertilisés ou mis en culture de Francez (1990b) et de Lévesque *et al.* (1982). Le lessivage ou la lixiviation du Ca ont encore contribué à renforcer le caractère ombrotrophe de ces tourbes. Il en va d'ailleurs de même dans le cas du faciès à *Eriophorum vaginatum* décrit par Matthey (1996). Ca et Na sont en général facilement lessivés en cas de drainage (Hartl 1976:335). En ce sens, les fortes teneurs en Na, comparables à celles des tourbes mise en culture, sont difficiles à interpréter.



Le drainage intense de la lande à *Calluna vulgaris* limite par contre fortement les possibilités de lixiviation du K (Duchaufour 1984). Les teneurs relativement importantes en K sont en partie dues à la densité élevée de ces tourbes. Mais nous y voyons aussi, avec d'autres auteurs comme Carlisle, Brown & White (1966, in Goodman & Perkins, 1968b:695), Brehm (1971), Damman (1978) et Gobat (1984:97), Buttler (1987:152 et 1992a:44) l'influence de phénomènes liés à la présence ou à l'absence de certaines plantes. Ainsi, le K peut-il être facilement lessivé à partir de la végétation (Tukey 1970, in Buttler 1992a) et enrichir la tourbe. De plus, Yefimov & Lunina (1986, in Francez 1990b) mentionnent qu'en cas d'assèchement le K peut s'accumuler sous forme non échangeable par blocage dans des composés solubles avec les acides humiques. Cette rétention est cependant instable et serait liée à des interactions avec des colloïdes organiques en période de sécheresse. Loach (1966:603) considère une valeur de $2.5 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ de K (échangeable !) comme faible parmi différents sols de marais non fertilisés et non cultivés. Avec $4.7 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ les tourbes superficielles de la lande sèche à *Calluna vulgaris* s'avèrent par conséquent effectivement assez riches en K, bien qu'il s'agisse dans ce cas du K total.

Suivant la suggestion de Waughman (1980:1043), le rapport K/Ca pourrait donc fort bien s'avérer, au moins pour un site donné, comme un meilleur indicateur d'ombrotrophie que le rapport Mg/Ca (ou Ca/Mg) souvent utilisé pour distinguer marais ombrotrophes et minérotrophes. En tous les cas, les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* sont de loin les plus typiquement ombrotrophes des 5 types de tourbes étudiés dans notre travail, et ce même si la minéralisation de la MO a conduit à la mésotrophie.

Les tourbes à faible rapport K/Ca sont par contre caractérisées par de plus faibles teneurs en K, dues soit à l'absence de végétation (tourbes nues horticoles) soit à la présence de sphaignes qui concentrent le K dans leur tissus par translocation (Damman 1978). Par contre, plus de 50% du Ca des sphaignes n'est pas incorporé dans la litière (Malmer 1988), et nous venons de voir qu'une grande partie de ce Ca est facilement lessivée. Le reste s'accumule dans les strates plus profondes du haut-marais et contribue ainsi à diminuer encore les valeurs du rapport K/Ca. Il est donc cohérent de retrouver dans ce cas les strates superficielles et moyennes de la tourbe nue raclée, dont les teneurs en Ca sont plus élevées que celles des tourbes superficielles en provenance du haut-marais intact. Stratigraphiquement, les tourbes nues raclées constituent en effet des couches de tourbes plus profondes que celles du haut-marais intact, une partie de la tourbe ayant été exploitée en surface.

Relevons encore les concentrations extrêmement élevées en Ca des strates superficielles des tourbes agricoles, ce qui les distingue des strates superficielles de la lande sèche à *Calluna vulgaris* avec lesquelles elles partagent de très fortes concentrations en K. Dans ce cas, les apports extérieurs en Ca ne sont certainement pas négligeables, notamment avec la présence à proximité immédiate d'un chemin gros calcaire. En outre la fertilisation régulière, voire le labour périodique de ces terres en font un cas particulier. Il est par contre intéressant de relever que les strates profondes de ces tourbes mises en culture présentent des propriétés dans l'ensemble très proches de celles des tourbes raclées pour la production horticole! L'influence de l'exploitation agricole reste donc relativement superficielle (0-30 cm au maximum), conformément aux observations de Diné et al. (1987), à l'exception d'une minérotrophie quelque peu plus prononcée.

Faciès drainés: le rôle du couvert végétal

Les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* ne sont pas pour autant eutrophes comme c'est par contre le cas de celles décrites par Matthey (1996) pour un groupement où *Polytrichum alpestre* forme faciès sur une surface qui a été raclée en vue d'une exploitation de tourbe jamais effectuée, et où un processus de réimplantation des sphaignes est en cours (Grosvernier, Matthey & Buttler 1995). Dans ce faciès à *P.alpestre*, la couche de tourbe qui s'était trouvée à nu avant le retour de la végétation a subi une forte minéralisation, mais sans lessivage trop important, d'où une eutrophie relativement prononcée. Le retour de la végétation sur cette ancienne surface de tourbe nue s'est par contre traduit, dans un second temps, par une légère diminution de l'eutrophie en surface, l'action des micro-organismes n'étant plus autant stimulée par les fortes alternances de périodes sèches et humides. La présence du tapis muscinal tamponne en effet les forts écarts de températures et du taux d'humidité qui prévalent sur des surfaces de tourbes nues (Wicky 1988). Par contre, *P.alpestre*, une espèce pionnière (Collins 1976), intercepte efficacement les retombées atmosphériques azotées (Bowden 1991). Le milieu est ainsi resté plus eutrophe que les faciès plus secs à végétation herbacée éparse, malgré un caractère nettement euhistique dû à l'accumulation récente des restes peu décomposés de *P.alpestre* (figure 46).

Mise en culture: le rôle de la composition botanique des tourbes

Bien que les tourbes du Jura aient été mises en culture depuis plusieurs décennies, elles sont curieusement aussi nettement moins minérotrophes que celles des marais de transition des auteurs précités. La composition botanique joue certainement un rôle non négligeable pour expliquer les différences considérables observées, les tourbes à sphaignes de haut-marais se révélant plus résistantes à l'augmentation du pH avec l'exploitation agricole que celles des marais de transition, dans lesquelles les sphaignes sont peu à peu remplacées par les herbacées, comme l'a démontré Francez (1990b:249). Quant à la moyenne calculée par Succow (1988) pour des bas-marais cultivés, elle rend mal compte de la très grande variabilité des valeurs mesurées (de pH 2.4 à 7.5!), elle-même le reflet de la composition botanique très variable des sols étudiés.

Perturbations humaines: une influence prépondérante sur la minéralisation de la matière organique

L'influence des perturbations d'origine humaine ne se fait donc ressentir qu'au niveau de la minéralisation de la MO. Dans les situations intactes, ou régénérées comme dans le cas du marais de transition étudié par Matthey (1996), les tourbes sont oligotrophes en surface et de plus en plus mésotrophes vers la profondeur. Cette succession révèle la nature de plus en plus anoxique du substrat tourbeux, au fur et à mesure du contrôle croissant qu'exercent les sphaignes (van Breemen 1995) sur les processus physico-chimiques du milieu: acidification, saturation en eau, résistance à la décomposition, autant de facteurs qui ralentissent la décomposition de la MO. A l'inverse, les tourbes sont mésotrophes, voire eutrophes en surface, et de plus en plus oligotrophes vers la profondeur dans les situations perturbées, l'aération du sol suite au drainage ayant plus ou moins fortement contribué à la minéralisation de la MO en surface.

A ce titre les strates superficielles des tourbes raclées pour la production horticole semblent particulièrement peu eutrophisées par rapport aux strates superficielles des faciès à *E.vaginatum* ou à *P.alpestre* décrits par Matthey (1996). Wicky (1988) observe par exemple un taux de minéralisation de la MO plus élevé sur tourbe nue qu'en présence de végétation (faciès à *P.alpestre* ou à *Rhynchospora alba*). Mais le même auteur associe cette plus forte minéralisation de la MO sur tourbe nue à l'alternance de périodes sèches et humides qui stimulent l'action des micro-organismes. Or, nous avons vu que les tourbes nues, de par leurs propriétés physiques particulières (porosité élevée, proportion de mésopores relativement optimale, bonne capacité de rétention en eau) étaient tout à fait à même de rester humides plus longtemps que celles de la lande sèche à *C.vulgaris*, caractérisée par une dominance des mésopores fins et micropores et une plus faible capacité de rétention en eau. Il se peut ainsi fort bien que les conditions anaérobies prédominent dans ces tourbes raclées pour la production horticole, contrairement à ce qui prévaut pour celles de la lande sèche à *C.vulgaris*.

Un témoin moins ombrotrophe qu'il n'y paraît

Il est enfin relativement surprenant de voir les tourbes "profondes" du haut-marais intact rattachées aux tourbes mésotrophes, de même que celles des strates profondes sous les surfaces raclées pour la tourbe horticole. La succession illustrée par le cas de la lande sèche à *C.vulgaris* où les tourbes profondes rejoignent le domaine nettement oligotrophe paraît plus cohérente. Comment expliquer en particulier que les strates profondes des tourbes mises en culture soient quant à elles rattachées au domaine oligotrophe? L'exploitation de la tourbe avant la mise en culture a en effet atteint des couches de tourbes très profondes et par conséquent beaucoup plus anciennes que celles situées à 40 cm de profondeur dans le haut-marais intact. On pourrait donc s'attendre à ce qu'il s'agisse de tourbes de bas-marais à laiches, potentiellement plus eutrophes que les tourbes à sphaignes du haut-marais. Les sols étudiés dans notre travail proviennent cependant de sites différents, avec une histoire qui leur est propre, et les valeurs mesurées ne sont par conséquent pas forcément comparables telles quelles, même à profondeur égale.

Lors du choix des sites d'études, nous avons probablement sous-estimé l'importance du caractère ombro-soligène du haut-marais du Cachot qui a servi de milieu de référence comme haut-marais non perturbé. Le caractère ombrotrophe de ce marais est probablement très récent, la plus grande partie des tourbes de ce marais s'étant accumulées en conditions soligènes. Au contraire, les marais des Ponts-de-Martel se sont développés au centre de la vallée à fond plat, en conditions beaucoup plus vite ombrotrophes. La comparaison des profils, entre les situations perturbées des Ponts-de-Martel et celle intacte du Cachot, ne peut donc se faire qu'en tenant compte de ces différences historiques. A l'inverse, la comparaison entre strates superficielles reste tout à fait valable.

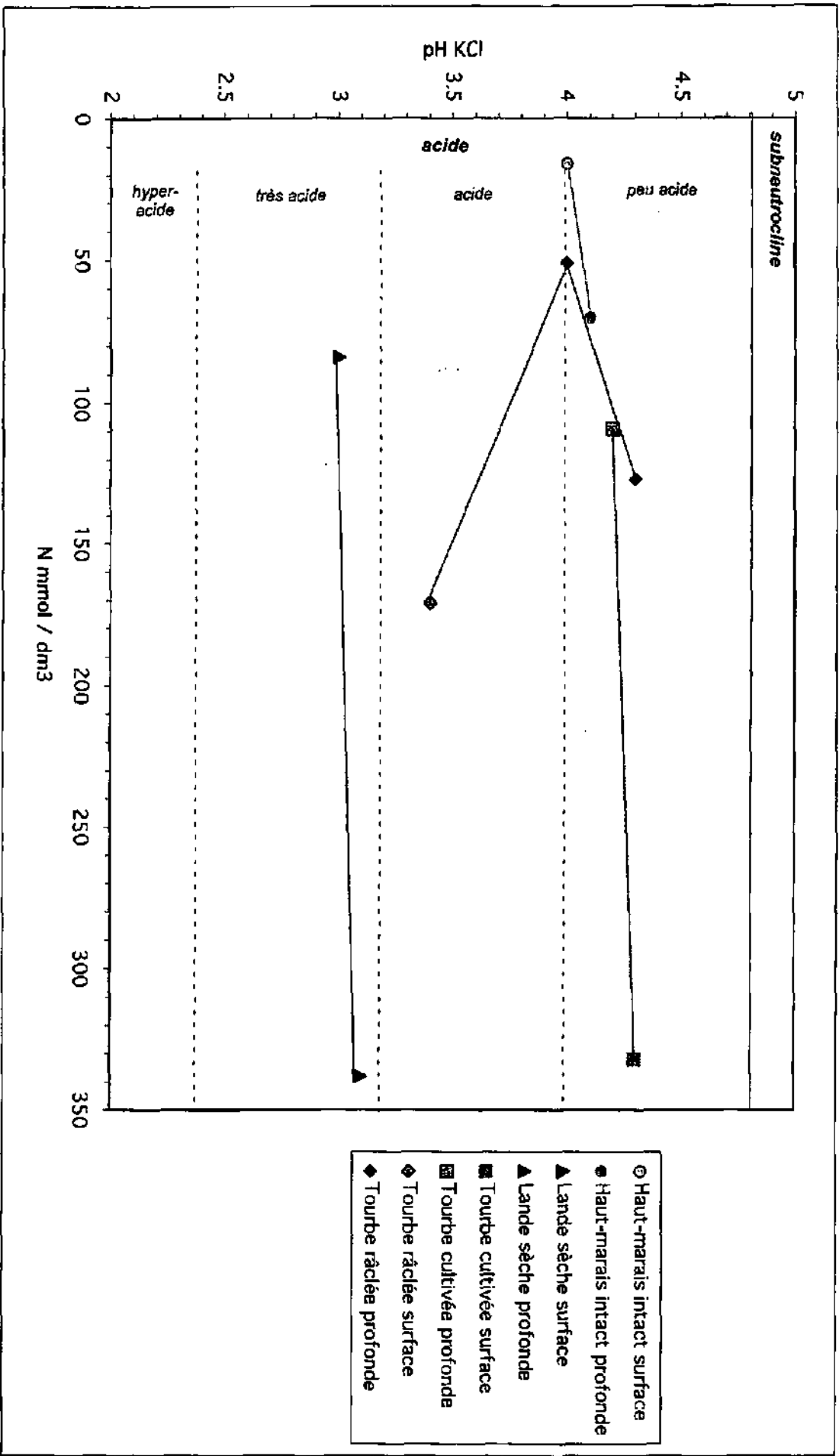


Figure 47. Degré trophique des profils étudiés dans le présent travail, selon le système de classification de Succow (1988), mais en tenant compte des teneurs en lieu et place des concentrations.

Une représentation plus cohérente à l'aide des teneurs

Une classification des tourbes en fonction des teneurs d'azote, en lieu et place des concentrations, permettrait par ailleurs de mieux distinguer des tourbes au demeurant aussi différentes que la strate superficielle du haut-marais intact et la strate profonde des tourbes mises en culture. Succow lui-même (1988:32) suggère d'envisager cette manière de faire à l'avenir, comme avant lui Gobat (1984:93) ou Loach (1966:604). C'est pourquoi, bien que notre échantillonnage des sols tourbeux jurassiens soit insuffisant pour définir des valeurs limites pour différentes catégories, nous avons néanmoins représenté, dans le graphique de la figure 47, les degrés trophiques en fonction des teneurs d'azote et du pH des sols témoins pour les strates desquels nous disposons de ces valeurs, soient les strates 0-5 cm et 40-45 cm de profondeur. De cette manière, les strates profondes des tourbes mises en culture apparaissent encore comme plus eutrophes que celles du haut-marais intact, conformément à ce à quoi l'on pouvait s'attendre. Les tourbes raclées pour la production horticole révèlent une strate eutrophisée en surface, suite à l'aération du sol par le drainage, sans pour autant atteindre des valeurs aussi élevée que celles des tourbes mises en culture ou celles de la lande sèche à *Calluna vulgaris*. Les deux strates profondes sont par contre proches des strates profondes respectivement du haut-marais intact et des tourbes mises en culture, ce qui correspond bien à leur position médiane dans le profil complet du haut-marais. Enfin les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* sont fortement eutrophisées en surface, comme les tourbes mises en culture, tout en étant nettement plus acides et typiquement ombrotrophes que ces dernières. Elles rejoignent des conditions oligotrophes en profondeur, équivalentes à celles qui prévalent au niveau des strates profondes du haut-marais intact, mais conservent leur caractère très acide et ombrotrophe.

Sur la base de ce qui précède, nous avons encore évalué les modifications subies par les strates superficielles des tourbes au cours des 2 ans d'expérimentation en serre à l'aide des teneurs d'azote et du pH_{KCl} (figure 48).

Une faible tendance à l'eutrophisation peut être décelée dans le cas des tourbes du haut-marais intact et de celles des strates profondes des tourbes raclées pour la production horticole, qui rejoignent ainsi des valeurs similaires à celles des strates profondes du haut-marais intact. Cette eutrophisation est accompagnée d'une légère baisse du pH_{KCl} .

Les changements observés en ce qui concerne les strates superficielles des tourbes raclées pour la production horticole et celles des tourbes mises en culture ne sont qu'apparents. Les valeurs moyennes utilisées pour le graphique de la figure 48 ne rendent, dans ces cas, pas compte de la très forte dispersion des valeurs qui interdit de fait toute interprétation en terme de tendance.

Enfin, les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* sont les seules à présenter une très légère diminution des teneurs d'azote, indépendamment de la profondeur de la nappe. La CEC n'ayant pas augmenté proportionnellement à la minéralisation de la MO, l'azote a probablement été lixivié, conformément aux observations de Wicky (1988) sur des situations fortement drainées.

Toutes ces différences d'évolution en 2 ans restent cependant très faibles. Les fortes variations individuelles des valeurs mesurées suggèrent que la durée de l'expérimentation n'a, dans la plupart des cas, pas permis une évolution plus prononcée des tourbes. Le résultat global de ces changements aboutit néanmoins à une certaine homogénéisation des différences initiales entre les 5 types de tourbes considérés, à l'exception toutefois des tourbes mises en cultures qui se distinguent toujours des autres par un degré trophique nettement plus élevé.

En résumé nous pouvons dire que :

- **les différences de propriétés physico-chimiques des tourbes s'expriment avant tout dans les strates superficielles;**
- **les changements intervenus entre les tourbes de référence et les tourbes récoltées dans les pots après 2 ans sont faibles;**
- **le "type de tourbe" est représentatif des propriétés physico-chimiques;**
- **l'évolution de la matière organique et le degré trophique sont des propriétés qui permettent de caractériser les types de tourbes.**

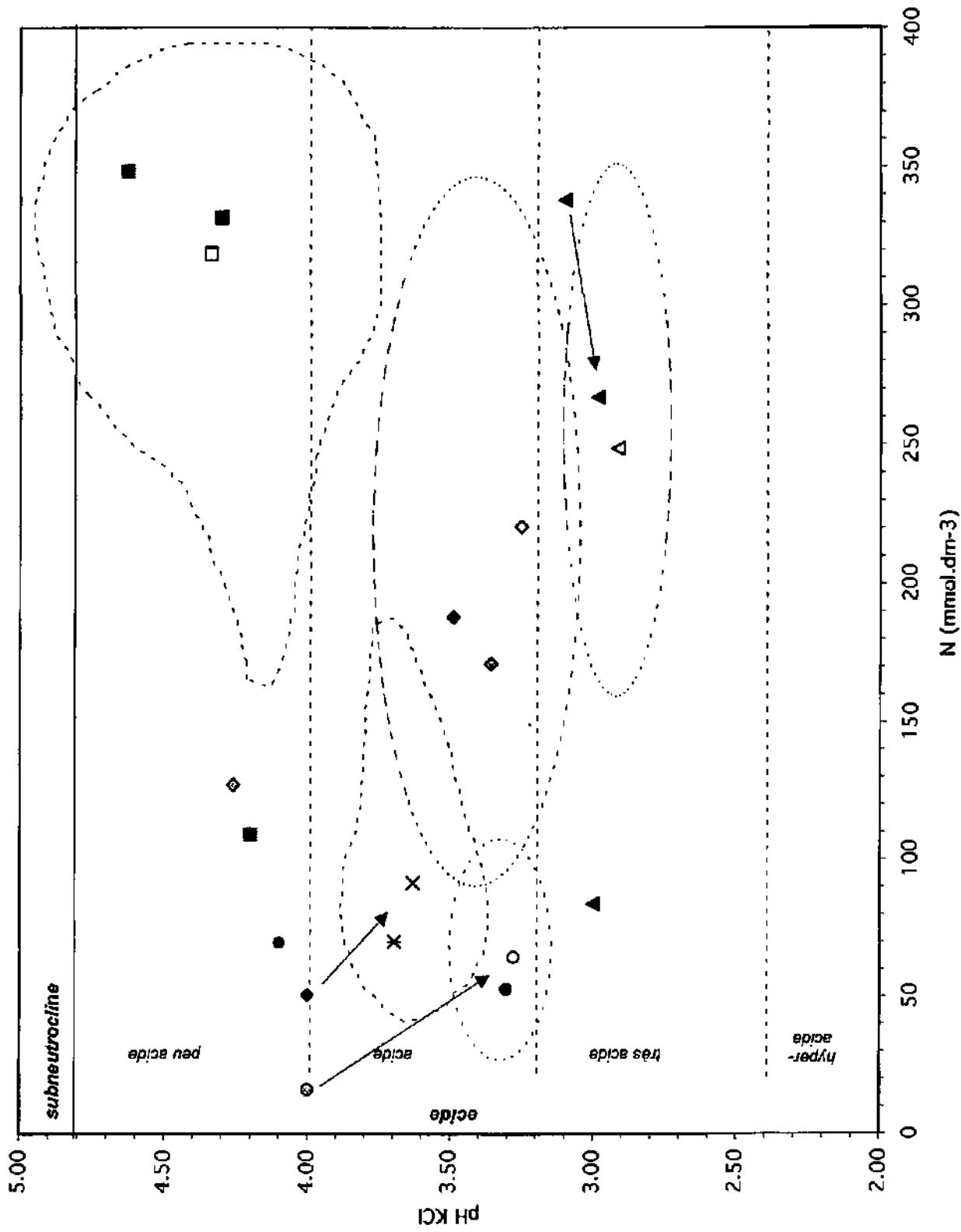


Figure 48. Evolution du degré trophique, en tenant compte des teneurs en lieu et place des concentrations (les traitillés donnent un aperçu de la dispersion des valeurs autour des moyennes)

5. Conclusion

Sur la base des caractéristiques des divers horizons et de leur succession sur toute la profondeur d'un profil pédologique, divers types de sols organiques peuvent être décrits. Parmi ceux-ci, Succow (1988:21) s'est également intéressé à l'évolution pédologique des sols tourbeux de bas-marais asséchés et mis en culture. L'intensité des phénomènes pédogénétiques s'accroît avec celle du drainage en affectant d'abord les strates superficielles, avant de se développer toujours plus en profondeur, au fur et à mesure où s'individualisent des horizons. Une telle évolution est comparable à celle qui mènerait, dans le cas des humus forestiers, d'un mor à un moder puis à un mull. Par analogie avec cette "Vermullung", Succow (1988) parle ainsi à propos des tourbes d'une "Vermulmung", le terme allemand de "Mulm" lui paraissant mieux adapté aux tourbes que celui de "Mull" qui concerne les humus.

Okruszko (1993:6-7) parle de "moorsh forming process" à propos de cette évolution pédogénétique induite par le drainage, l'aération du sol et l'oxydation de la matière organique qui s'ensuivent. Selon cet auteur, les "moorsh soils" correspondent aux "muck soils" des auteurs américains et aux "vererdete" ou "vermullte Böden" des auteurs allemands ou hollandais.

Il ne fait ainsi aucun doute que l'évolution de la matière organique dans les sols tourbeux soumis au drainage ou à la mise en culture constitue un facteur de caractérisation primordial des tourbes. En ce sens, nous voyons là une confirmation de l'importance prépondérante de descripteurs tels que la densité apparente ou le rapport C/N que nous avons mise en évidence tout au long de nos propres analyses de différents substrats tourbeux considérés en fonction d'un gradient d'intensité croissante de l'influence humaine. La représentation des degrés trophiques à l'aide des teneurs d'azote en lieu et place des concentrations fournit par ailleurs une information plus cohérente. On pourrait regretter de perdre ce faisant l'information liée au C/N, la valeur du N tot étant colinéaire du C/N. On se souviendra cependant de l'excellente corrélation négative que nous avons aussi mise en évidence dans nos analyses numériques entre les teneurs d'azote, souvent le descripteur le plus discriminant, et le C/N. En outre, les différences de composition botanique, mentionnées plus haut comme sources potentielles de variabilité des concentrations élémentaires des tourbes, sont partiellement prises en considération. La densité apparente, utilisée pour calculer les teneurs d'azote, est en effet aussi une fonction du type de matériel végétal constituant la tourbe et de la plus ou moins grande résistance de ce matériel végétal à la décomposition et au tassement.

Des propriétés comme les proportions de particules fines (50 μm -200 μm) ou celles des mésopores fins et micropores (<20 μm) se sont en outre révélées discriminantes des tourbes les plus fortement asséchées (lande à *Calluna vulgaris*). Des proportions importantes de microagrégats (<50 μm), indices d'un début de structuration de la matière organique, ont quant à elles permis de distinguer des autres les tourbes mises en culture. Or, ce sont précisément sur ces propriétés texturales et structurales, qui conditionnent la porosité, qu'insiste Okruszko (1993) dans sa description de l'évolution des sols tourbeux drainés.

Sur la base de nos propres résultats, qui portent sur l'analyse d'un échantillon beaucoup plus restreint de types d'histosols, nous ne pouvons que souscrire à cette vision des choses.

Nous avons vu que, pour les tourbes des horizons témoins, les critères de différenciation étaient, dans l'ordre décroissant d'importance:

- les teneurs d'azote, indicateurs du degré trophique (eutrophie);
- le pH_{KCl} , indicateur du degré trophique (minérotrophie) et régulateur des échanges ioniques;
- la fragmentation des fibres en particules fines (landes asséchées) et en microagréats (tourbes mises en cultures), indicatrice de l'amorce de phénomènes pédogénétiques suite au drainage.

Quant aux tourbes maintenues durant deux ans en serre, l'influence du type de tourbe (fonction de la composition botanique d'origine) est restée très nettement prépondérante par rapport au traitement imposé par la régulation permanente de deux niveaux d'eau (-3 cm et -40 cm). Dans ce cas encore, les facteurs discriminants qui ressortent des analyses rejoignent ceux mis en évidence par Succow (1988):

- la densité apparente : facteur intégrateur d'un ensemble de propriétés aussi bien physiques que chimiques avec lesquelles la densité apparente est bien corrélée (N_{tot} exprimé en teneurs, C/N, indice pyro, porosité totale, différentes concentrations en éléments minéraux);
- le pH_{KCl} , comme précédemment pour les tourbes témoins;
- la proportion de mésopores fins et micropores, et en particulier le rapport de ces proportions entre la surface et la profondeur, en tant que révélateur des conditions de circulation ou de rétention de l'eau;
- le C_{tot} et le rapport H/C, indicateurs respectivement du type de substrat et de l'humification de la matière organique.

Toutefois, malgré les différences parfois importantes entre les types de tourbe considérés dans notre travail, nous n'avons pas observé de transformations aussi conséquentes, même dans le cas des tourbes mises en culture, que celles décrites par Succow (1988) ou Okruszko (1993:18) à propos de tourbes de bas-marais. La prédominance des mousses dans les tourbes de hauts-marais, par opposition aux laiches dans les bas-marais, est mentionnée comme un facteur freinant la pédogenèse (Okruszko 1993:13). Cette différence dans la composition botanique des tourbes n'est certainement pas étrangère non plus au fait que la pédogenèse des tourbes de hauts-marais soit en général plus lente que celle des tourbes de bas-marais, en raison de leur pH plus bas et de leurs faibles concentrations en calcium (Grosse-Brauckmann 1990). A quoi l'on peut encore ajouter la résistance importante des tissus muscinaux, en particulier des sphagnes, à la décomposition (Clymo 1965, van der Heijden 1994).

CHAPITRE III

POTENTIEL DE CROISSANCE DE TROIS ESPÈCES DE SPHAIGNES

RÉSUMÉ

- 1) *La croissance des sphaignes en termes de production et d'accroissement en longueur a été mesurée sur des sphaignes placées en serre sur 5 types de tourbes de différentes provenances et avec une régulation de la nappe d'eau à deux niveaux différents.*
- 2) *L'expérience a porté sur des tourbes provenant de sites qui ont fait l'objet de perturbations plus ou moins profondes, à savoir: défrichement, drainage et assèchement d'une lande en vue d'une exploitation de tourbe de chauffage; défrichement et raclage superficiel avec exploitation de tourbe à usage horticole sur plus d'un mètre d'épaisseur; transformation en prairie après abandon de l'exploitation de tourbe. Une station témoin a en outre été choisie dans une pinède intacte, milieu d'origine des autres stations étudiées. Chaque type de tourbe était soumis à deux niveaux de nappes différents, maintenus en permanence l'un à -1 cm l'autre à -40 cm sous la surface de la tourbe. 3 espèces de sphaignes ont été réimplantées, à raison de 10 individus par pot soit au total 900 individus.*
- 3) *Des différences de croissance ont pu être mises en évidence en fonction des espèces et des conditions abiotiques dans l'ordre d'importance décroissante suivant: espèce > nappe > sol.*
- 4) *La croissance des sphaignes a été influencée par le type de tourbe surtout lorsque la nappe était basse (-40 cm). Dans les situations où la nappe était maintenue proche de la surface les différences d'un type de tourbe à l'autre ont été atténuées et subordonnées à la dynamique de croissance propre à chaque espèce.*
- 5) *Les propriétés des tourbes ont fait l'objet d'analyses physico-chimiques d'où il ressort que les caractéristiques physiques liées à la circulation de l'eau, mais également un déséquilibre plus ou moins important entre les proportions des principaux ions nutritifs ont joué un rôle déterminant sur la croissance des sphaignes.*
- 6) *Les résultats suggèrent en outre que lorsqu'une nappe d'eau superficielle fait défaut, d'autres facteurs que les propriétés physico-chimiques de la tourbe doivent jouer un rôle dans la réimplantation des sphaignes. Il est en effet possible d'observer sur le terrain des sphaignes en croissance sur des tourbes a priori peu favorables à leur développement, en particulier en présence d'autres plantes, grâce à un phénomène de commensalisme.*

1. Introduction

Au Livre deuxième, nous avons montré que la réapparition des sphaignes dans certaines situations était le fait de réimplantations. Les tourbes mises à nu par l'exploitation sont en effet généralement trop anciennes pour avoir conservé une banque de diaspores vivantes. Des résultats de cette première expérience, nous avons pu émettre un certain nombre d'hypothèses concernant les conditions dans lesquelles des sphaignes se sont réimplantées dans divers types de situations après exploitation de la tourbe. Nous avons ainsi évoqué les rôles joués par:

- la présence d'eau en suffisance
- les propriétés physico-chimiques de la tourbe
- le commensalisme avec des espèces pionnières, en particulier en relation avec le microclimat induit par la canopée de certaines espèces de plantes supérieures

De la nappe d'eau, des propriétés physico-chimiques de la tourbe ou du microclimat il n'est cependant pas aisé de savoir lequel de ces facteurs ou combinaison de facteurs joue en fait un rôle prépondérant pour la réimplantation de sphaignes sur une surface de tourbe exploitée. De façon générale, le critère prépondérant qui influence la croissance des sphaignes est la disponibilité de l'eau, elle-même liée à l'abondance des précipitations et au niveau moyen annuel de l'eau dans le sol (Overbeck & Happach 1957; Clymo & Reddaway 1971; Vitt *et al.* 1990; Gignac & Vitt 1990).

Ainsi, les sphaignes trouvent-elles dans les anciennes fosses d'exploitation de tourbe, aujourd'hui abandonnées et souvent inondées, des conditions sinon optimales, du moins très favorables dans la plupart des cas (White 1930; Royer *et al.* 1978; Bertram 1988).

Dans des situations moins favorables, les caractéristiques morphologiques et physiologiques propres à chaque espèce jouent cependant également un rôle fondamental. Les aptitudes d'adaptation au stress physiologique imposé par une carence d'eau prolongée peuvent en effet exercer une influence déterminante sur la croissance selon les espèces (Green 1968; Hayward & Clymo 1982; Luken 1985; Baker & Boatman 1989; Li, Glime & Liao 1992). Il en va de même des conditions physico-chimiques du milieu dans lequel les sphaignes se développent (Clymo 1973; Pakarinen 1978; Sonesson *et al.* 1980; Aulio 1982).

Sur le terrain, dans des situations diversement perturbées par l'intervention humaine (drainage, exploitation de tourbe, mise en culture) c'est essentiellement *S. recurvum* var. *mucronatum* qui recolonise les milieux abandonnés par l'homme. Il était par conséquent intéressant de comparer le potentiel respectif de croissance de diverses espèces de sphaignes en combinaison avec différents niveaux d'eau et des tourbes ayant subi des atteintes à divers degrés d'intensité, afin de mieux comprendre quels sont les avantages concurrentiels de *S. recurvum* var. *mucronatum* par rapport aux autres espèces.

2. Matériel et méthodes

Le dispositif expérimental utilisé a déjà été décrit en détail au chapitre 1. Nous n'y revenons donc que pour y apporter quelques compléments spécifiques à l'expérience décrite dans le présent chapitre.

2. 1. CHOIX DES ESPÈCES

En fonction du dispositif expérimental tel qu'il a été conçu, nous avons été obligés de nous restreindre à l'étude de trois espèces différentes. Nous avons donc d'abord cherché à utiliser des espèces qui se distinguent nettement par leurs modes de croissance respectifs.

Les sphaignes sont d'excellentes indicatrices des conditions écologiques caractérisant les divers microhabitats que l'on peut rencontrer sur un gradient gouille - butte (Clymo & Reddaway 1971; Vitt, Crum & Snider 1975; Andrus, Wagner & Titus 1983). Afin de rendre compte au mieux de ces différences, notre choix s'est ainsi porté en premier lieu sur une espèce caractéristique du pôle humide du gradient (gouilles), en second lieu sur une espèce représentative de conditions moyennes (replats), et enfin sur une troisième espèce capable de supporter les conditions moins favorables du pôle sec (butte).

Les espèces choisies devaient en outre être bien répandues dans le Jura pour être représentatives de la région étudiée, mais aussi dans une grande partie de l'hémisphère nord (voir à ce propos Horton, Vitt & Slack 1979).

Au pôle humide du gradient : les gouilles

De nos propres observations de terrain quant à la régénération de groupements dominés par les sphaignes sur des surfaces de tourbe anciennement exploitées, nous avons d'emblée retenu *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* pour notre expérience. Elle est caractéristique de stations très humides (Horton et al. 1979; Daniels & Eddy 1985), en particulier des bords de gouilles (les "hollows" des anglo-saxons ou les "Schlenken" des allemands). Mais elle présente apparemment un spectre écologique plus étendu, qui lui permet de s'adapter et de croître dans un grand nombre de situations différentes. Elle est par conséquent aussi l'espèce pionnière la plus fréquente, non seulement dans les anciennes fosses de tourbage, mais aussi sur les surfaces de tourbe nue où elle apparaît même dans des stations caractérisées par une sécheresse estivale (Feldmeyer-Christe 1990:66-67; Matthey 1996). Ce n'est d'ailleurs pas le moindre des paradoxes pour une espèce généralement considérée comme relativement sténocèce tant du point de vue hydrologique que de celui du pH ou de la minérotrophie du milieu (Vitt & Slack 1984; Gauthier 1980).

Au centre du gradient : les replats

Sur le gradient gouille - butte, *Sphagnum magellanicum* occupe plutôt la partie médiane, les gazons ("lawns" ou "Rasen"), et elle représente une espèce caractéristique

du haut-marais (Vitt & Slack 1975; Daniels & Eddy 1985). Dans des conditions favorables, elle est cependant tout à fait capable de recoloniser de vastes surfaces après exploitation de la tourbe. Cette espèce robuste a un spectre écologique relativement étendu (Vitt & Slack 1984; Damman & Dowhan 1981; Gignac 1987).

Au pôle sec : les buttes

Enfin, à l'opposé des gouilles, sur les buttes ("hummocks" ou "Bulten"), *Sphagnum fuscum* s'avère l'une des espèces les mieux adaptées à des stations mieux drainées naturellement (Daniels & Eddy 1985; Lindholm 1990). Elle est donc plutôt représentative de l'aile sèche des hauts-marais, mais n'en reste pas moins une espèce fort répandue et abondante par endroits. Par contre, elle ne semble pas jouer un rôle déterminant dans la recolonisation de surfaces secondaires. Tout au plus la rencontre-t-on dans des faciès de landes sèches où il n'est pas toujours aisé de déterminer si les sphaignes y ont survécu au drainage et au défrichage, ou si elles ont réellement réapparu par la suite.

2. 2. DISPOSITION DES POTS EN FONCTION DES COMBINAISONS DE FACTEURS

Les trois espèces de sphaignes choisies ont été réparties sur les 5 types de tourbes et en fonction des deux niveaux de nappes par groupe de 15 pots (voir figure 21, chapitre I, et figure 49). La disposition des combinaisons en lignes et en colonnes a été modifiée d'un groupe de 15 pots à l'autre en décalant à chaque fois d'un rang les lignes et les colonnes. Les groupes de 15 pots, installés sur des chariots tel qu'exposé au chapitre I, ont ensuite été régulièrement déplacés, afin d'éviter un quelconque effet indésirable lié à la position dans la serre.

2. 3. ANALYSES NUMÉRIQUES

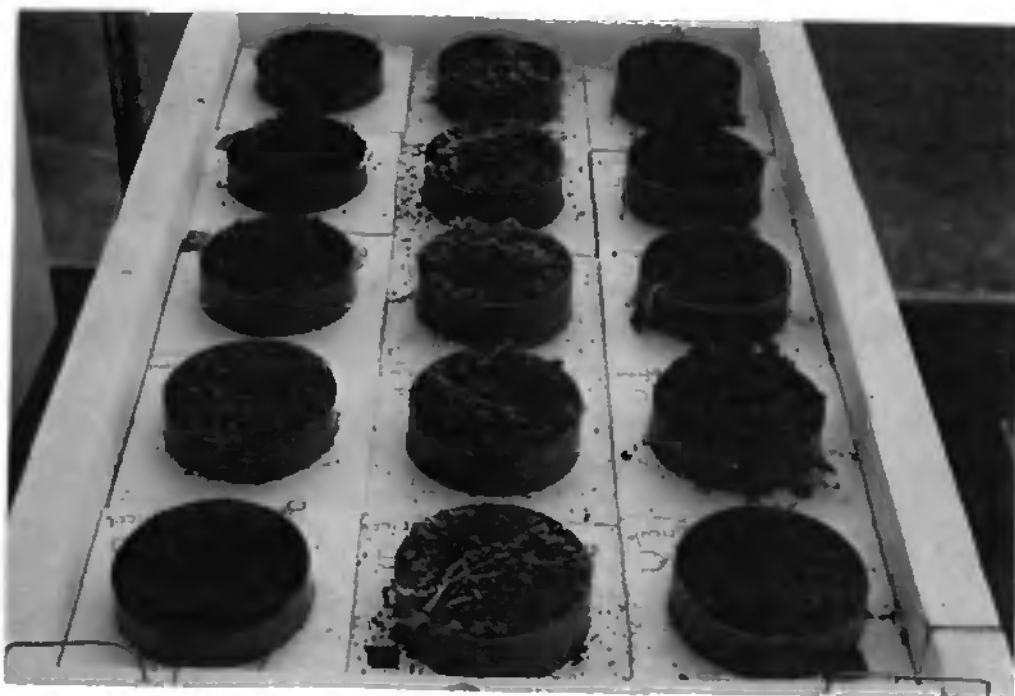
Les résultats ont été soumis à une analyse de variance selon la procédure GLM (General Linear Models) du programme SAS (1988) exposée au chapitre I. Nous ne reviendrons donc pas sur les détails méthodologiques dans le présent chapitre.

L'ensemble des données a été soumis dans un premier temps à une analyse en composantes principales (PCA) et dans un second temps à une analyse canonique de redondance (RDA), à l'aide du programme CANOCO (ter Braak, 1987, 1988 et 1990). Les détails méthodologiques ont été exposés au chapitre I.

Les analyses ont porté sur la croissance moyenne des sphaignes par pot de culture (maximum 10 plantes par pot pour le calcul de la moyenne). Chaque combinaison entre espèce, niveau de nappe et type de tourbe était représentée dans l'analyse par trois répétitions, à l'exception du cas de *S. recurvum* var. *mucronatum* qui ne comptait que deux répétitions sur quatre des cinq types de tourbes avec nappe basse et sur un des cinq types de tourbes avec nappe haute. Les analyses comportaient par conséquent 85 pots sur les 90 du dispositif expérimental.



FIGURE 49. DISPOSITION DES 90 POTS DE CULTURE SUR LES 6 CHARIOTS DANS LA SERRE, AVEC 2 NIVEAUX DE NAPPE D'EAU ET TROIS ESPÈCES DE SPHAIGNES.



3. Résultats

3. 1. CROISSANCE DES SPHAIGNES

3. 1. 1. Analyse de variance

L'importance respective des divers paramètres pris en considération (espèce, type de tourbe et niveau de la nappe) et de leurs combinaisons peut être hiérarchisée selon l'ordre suivant: espèce (ESP) > niveau de la nappe (NAPPE) > ESP*NAPPE > type de tourbe (MILIEU). Les résultats détaillés de l'analyse de variance sont exposés en Annexe III. Nous ne retiendrons ici que la présentation des résultats en fonction des principales combinaisons de paramètres.

Résultats par espèces

Toutes nappes et tous types de tourbes confondus, les trois espèces étudiées se différencient nettement les unes des autres (figure 50a-c et tableau 18), sauf en terme de production (figure 51).

Sphagnum fuscum, petite espèce adaptée aux stations moins humides et croissant en buttes denses, est la moins dynamique des trois espèces, avec un très faible accroissement, tant en longueur qu'en poids.

Les plus fortes proportions d'accroissement en longueur et en poids pondéré de *S. recurvum* var. *mucronatum* reflètent bien d'une part l'architecture lâche et allongée, d'autre part la taille relativement grande de cette espèce.

Quant à *S. magellanicum*, la plus corpulente des trois espèces et la plus caractéristique des hauts-marais sous nos latitudes, elle occupe une position moyenne en ce qui concerne l'accroissement en longueur. Les valeurs d'accroissement en poids pondéré font apparaître entre *S. recurvum* var. *mucronatum* et *S. magellanicum* une différence inverse de celle obtenue en comparant les valeurs d'accroissement de poids réel (figures 50b et 50c). Autrement dit, *S. magellanicum* n'est plus productive que *S. recurvum* var. *mucronatum* qu'en valeur absolue, ce qui se traduit corollairement par une meilleure production (figure 51). La faible signification de la différence de production entre ces deux espèces doit être attribuée aux fortes variations de croissance de *S. recurvum* var. *mucronatum* en fonction de la nappe.

Résultats par nappes

Second paramètre dans l'ordre décroissant d'influence sur la variance expliquée par le modèle statistique, la nappe influence de manière significative la croissance des sphaignes aussi bien en longueur qu'en poids. La croissance est toujours significativement meilleure en présence d'une nappe élevée.

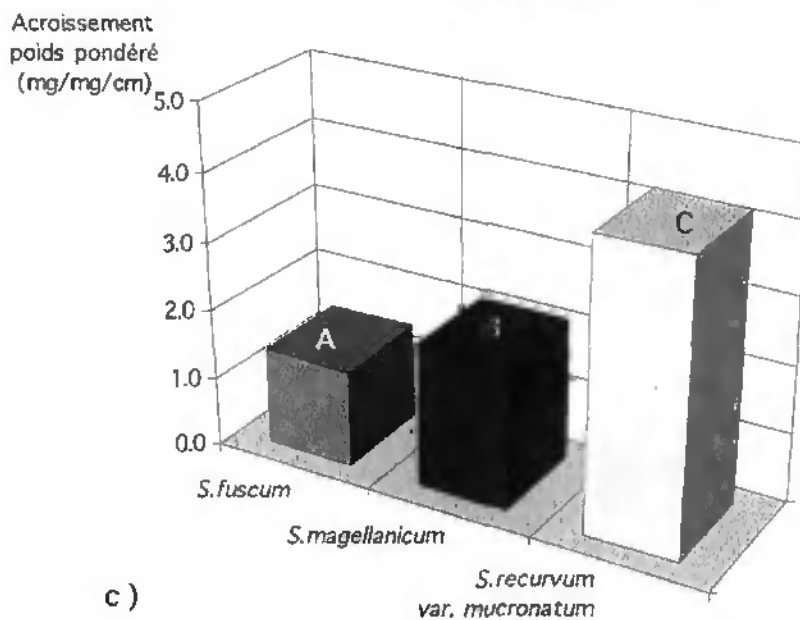
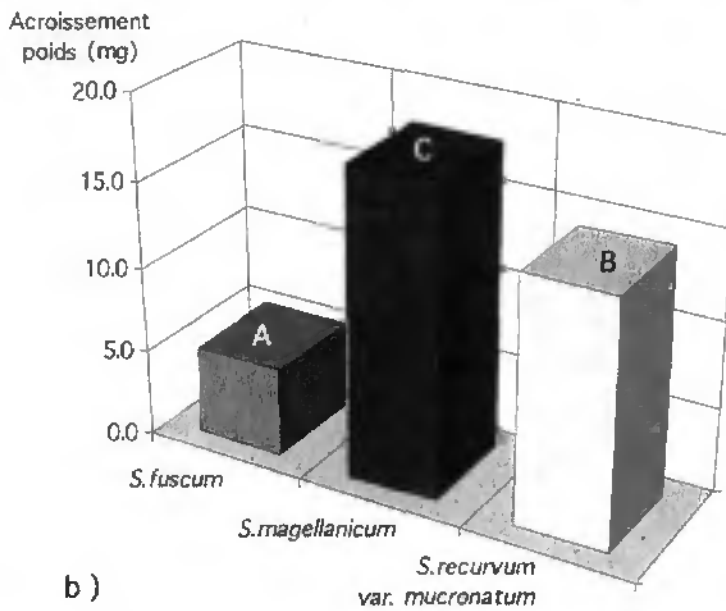
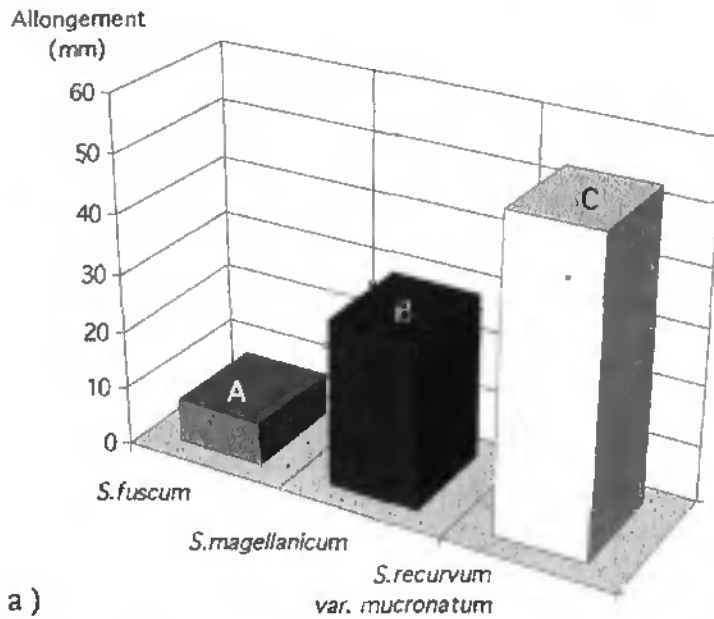


FIGURE 50. CROISSANCE DES 3 ESPÈCES. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES.

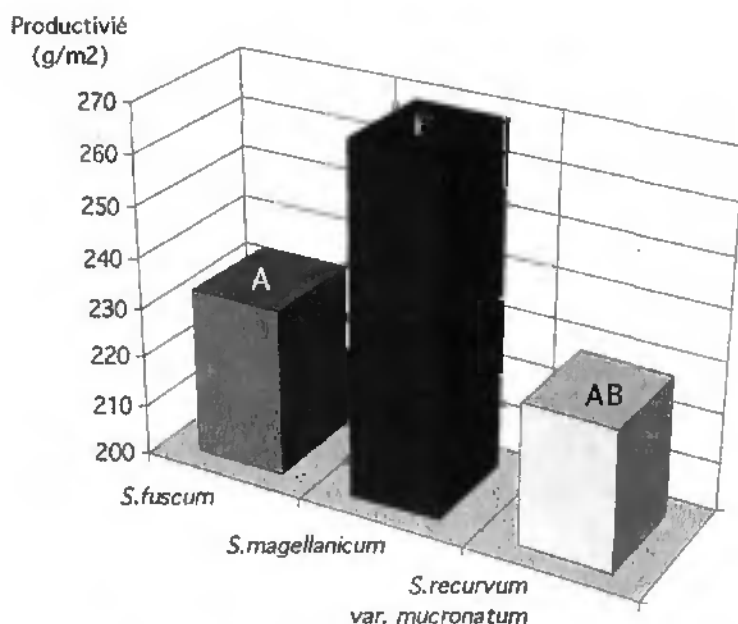


FIGURE 51. PRODUCTION DES 3 ESPÈCES. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES.

Espèces	moyenne		+ - std error	n
Accroissement en longueur par plante (mm)				
<i>S. fuscum</i>	7	A	0.4	208
<i>S. magellanicum</i>	29	B	0.9	246
<i>S. recurvum</i> var. <i>mucronatum</i>	53	C	3.7	147
Accroissement en poids par plante (mg)				
<i>S. fuscum</i>	5.2	A	0.2	208
<i>S. magellanicum</i>	17.9	C	0.6	246
<i>S. recurvum</i> var. <i>mucronatum</i>	14.2	B	1.0	147
Accroissement en poids par poids de 1 cm de tige (mg)				
<i>S. fuscum</i>	1.4	A	0.06	208
<i>S. magellanicum</i>	2.1	B	0.07	246
<i>S. recurvum</i> var. <i>mucronatum</i>	4.2	C	0.35	147
Productivité (g/m²) de mai à septembre				
<i>S. fuscum</i>	233	A	9	208
<i>S. magellanicum</i>	269	B	9	246
<i>S. recurvum</i> var. <i>mucronatum</i>	228	AB	16	147

TABLEAU 18. CROISSANCE ET PRODUCTION DES 3 ESPÈCES. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES

Résultats par espèces et par nappes

Les résultats des mesures en tenant compte de la différenciation entre espèces et nappe permettent d'affiner l'influence respective de ces deux paramètres, indépendamment des types de tourbes sur lesquels les sphaignes ont poussé. Globalement, on reconnaît les différences déjà exposées préalablement entre espèces, mais l'on se rend compte que l'effet de la nappe est perçu diversement par chaque espèce.

Ainsi *S.fuscum* est-elle la moins sensible aux différences de variations de la nappe. On peut, à ce niveau de l'analyse, considérer *S.fuscum* comme relativement indépendante du niveau de l'eau dans le sol (entre -1 et -40 cm sous la surface du sol), l'analyse statistique ne déclarant aucune différence de moyennes entre nappes significatives pour cette espèce (tableau 19).

Il n'en va pas de même pour les deux autres espèces qui ont toutes deux des valeurs d'accroissement aussi bien en longueur qu'en poids significativement différentes entre nappe haute et nappe basse. La plus sensible des deux s'avère toutefois être *S.recurvum var. mucronatum*, dont les accroissements en longueur et en poids sont nettement différents entre les deux niveaux de nappe, alors que pour *S.magellanicum* cette différence s'estompe lorsque l'on considère l'accroissement de poids pondéré (figure 52a-c et tableau 19).

On constate en effet que *S.recurvum var. mucronatum*, malgré une corpulence plus faible que *S.magellanicum*, a d'une part un accroissement en longueur beaucoup plus important et d'autre part un accroissement de poids réel sensiblement égal à celui de *S.magellanicum* lorsque le niveau de l'eau dans le sol est élevé (figures 52a et 52b). En terme de poids pondéré (figure 52c), *S.recurvum var. mucronatum* présente par conséquent une croissance significativement plus importante que *S.magellanicum*, et ce particulièrement en présence d'une nappe d'eau élevée. Or cette situation correspond à un optimum pour le développement de cette espèce dans des conditions naturelles (Overbeck & Happach 1957; Gauthier 1980; Vitt & Slack 1984). Par contre en l'absence d'une bonne imbibition de la tourbe, *S.magellanicum* voit sa croissance nettement moins affectée que ce n'est le cas pour *S.recurvum var. mucronatum*.

Enfin, lorsque l'on considère la production (figure 53), qui fait appel au nombre de plantes par unité de surface, l'accroissement brut de biomasse n'est significativement différent de celui des autres espèces que pour *S.recurvum var. mucronatum*. Avec une nappe d'eau profonde, cette espèce a une production fortement réduite d'une part par rapport à une situation avec une nappe élevée, et d'autre part par rapport aux deux autres espèces, indépendamment du niveau de l'eau. Avec une probabilité un peu moins bonne ($p=0.05$ au lieu de 0.01), sa croissance en présence d'une nappe d'eau élevée est par contre meilleure que pour les deux autres espèces.

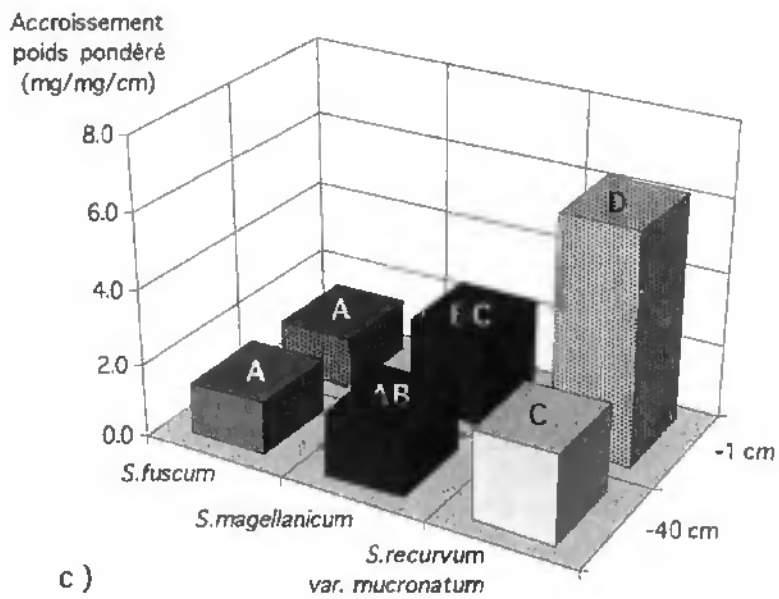
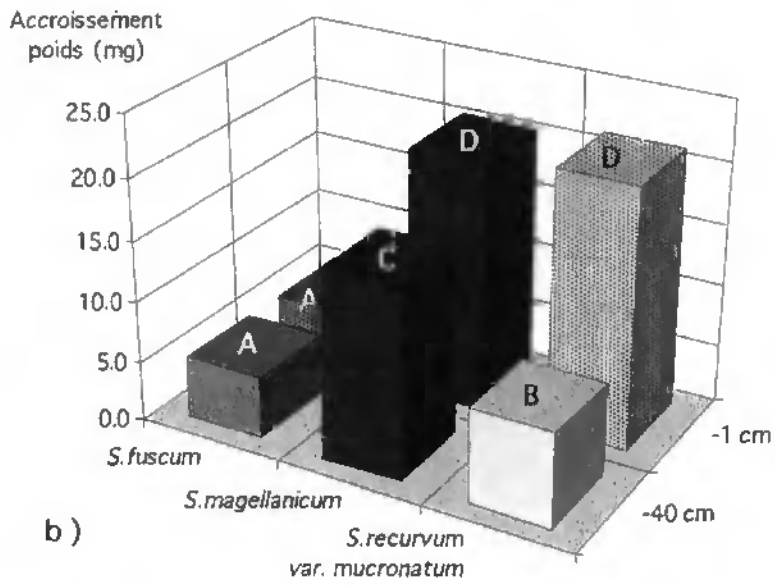
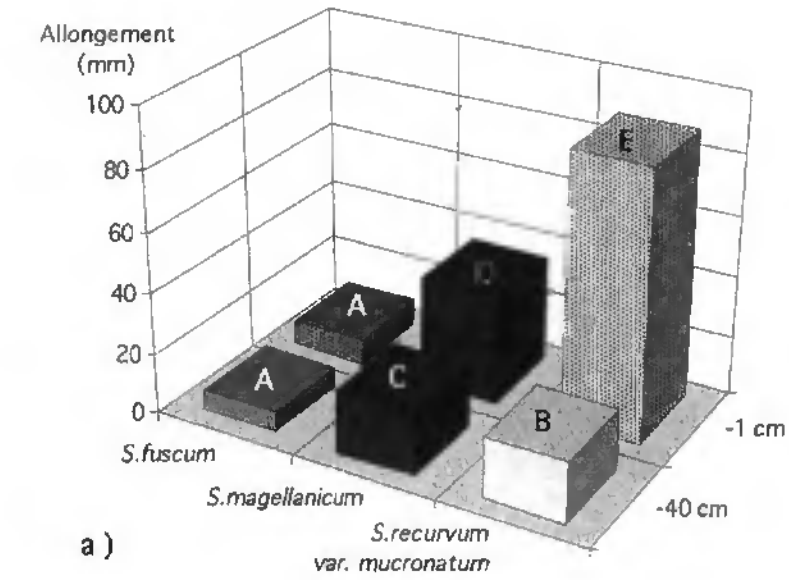


FIGURE 52. CROISSANCE DES 3 ESPÈCES EN FONCTION DE LA NAPPE. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES

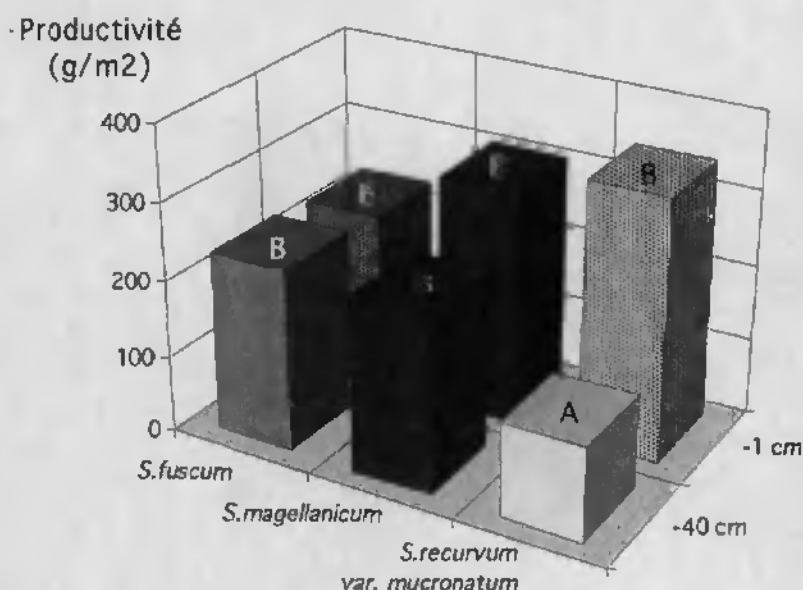


FIGURE 53. P RODUCTION DES 3 ESPÈCES EN FONCTION DE LA NAPPE. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES

Espèces	Niveau d'eau -40 cm			-1 cm		
	moyenne	+ - std error	n	moyenne	+ - std error	n
Accroissement en longueur par plante (mm)						
<i>S. fuscum</i>	7	0.5	106	A	8	102
<i>S. magellanicum</i>	21	1.0	119	C	36	127
<i>S. recurvum</i> <i>var. mucronatum</i>	20	4.1	76	B	88	71
Accroissement en poids par plante (mg)						
<i>S. fuscum</i>	5.2	0.3	106	A	5.1	102
<i>S. magellanicum</i>	15.4	0.8	119	C	20.3	127
<i>S. recurvum</i> <i>var. mucronatum</i>	7.7	1.1	76	B	21.3	71
Accroissement en poids par poids de 1 cm de tige (mg)						
<i>S. fuscum</i>	1.4	0.1	106	A	1.4	102
<i>S. magellanicum</i>	1.7	0.1	119	AB	2.4	127
<i>S. recurvum</i> <i>var. mucronatum</i>	2.4	0.4	76	C	6.2	71
Productivité (g/m² par an)						
<i>S. fuscum</i>	236	13	106	B	229	102
<i>S. magellanicum</i>	232	12	119	B	305	127
<i>S. recurvum</i> <i>var. mucronatum</i>	123	17	76	A	341	71

TABLEAU 19. CROISSANCE ET PRODUCTION DES 3 ESPÈCES EN FONCTION DE LA NAPPE. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES



FIGURE 54.
SPHAGNUM RECURVUM
VAR. MUCRONATUM EN
 FIN DE SAISON.

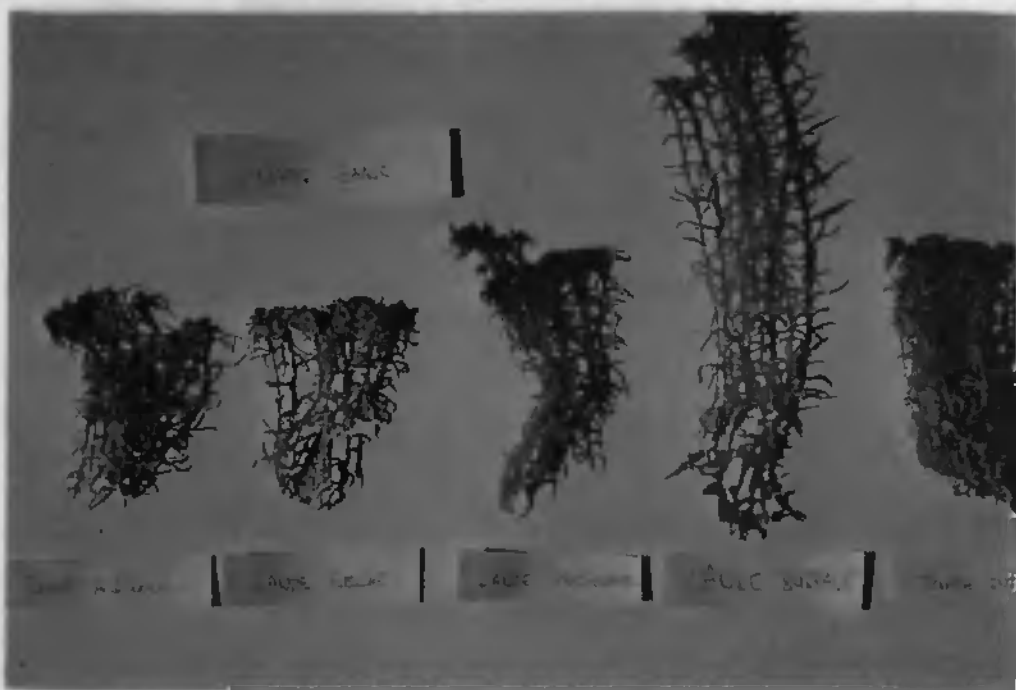


FIGURE 55.
 CROISSANCE SUR
 LES DIFFÉRENTS TY-
 PES DE TOURBES
 AVEC UNE NAPPE
 D'EAU BASSE...

ET UNE NAPPE D'EAU
 ÉLEVÉE.



Au-delà des variations de détail, que ce soit en considérant l'accroissement en longueur, l'accroissement en poids ou encore la production, on reconnaît d'emblée la différenciation interspécifique, de même que les réponses propres à chaque espèce en fonction de leur sensibilité respective à la hauteur de l'eau dans la tourbe (figures 56). Comme nous l'avons vu à propos des résultats de l'analyse de variance, l'influence du paramètre MILIEU, bien que significative, n'intervient qu'en dernier lieu, bien après celle des paramètres ESP, NAPPE et ESP*NAPPE. C'est pourquoi nous ne présentons les résultats liés à l'influence du type de tourbe qu'en tenant compte de la distinction entre espèces et nappes à la fois. D'autre part, l'accroissement en poids n'est discuté qu'en termes pondérés pour une meilleure comparaison entre espèces.

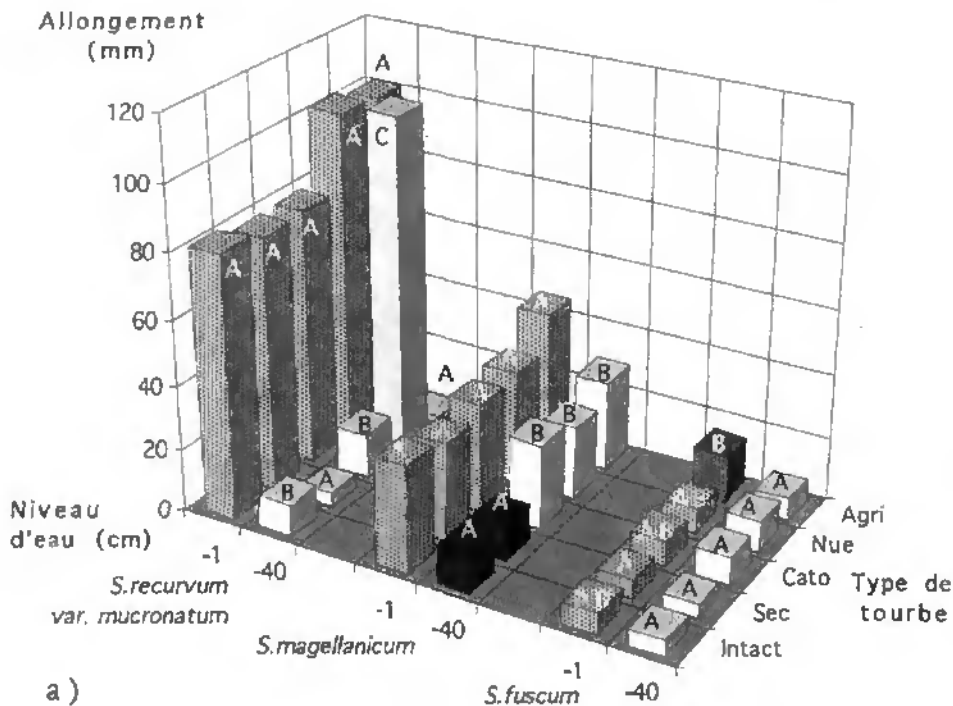
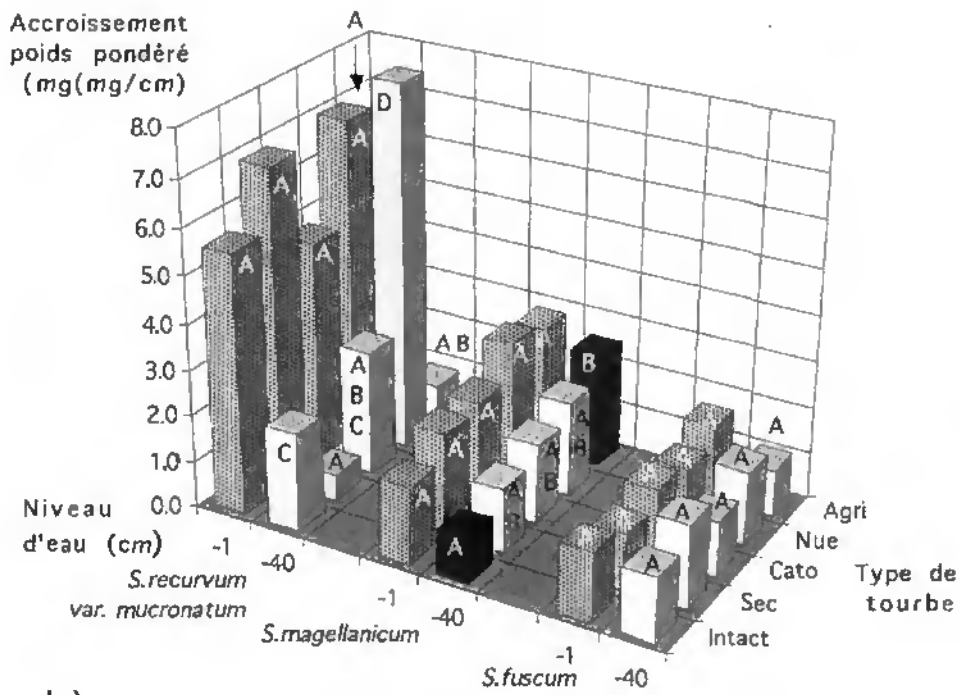


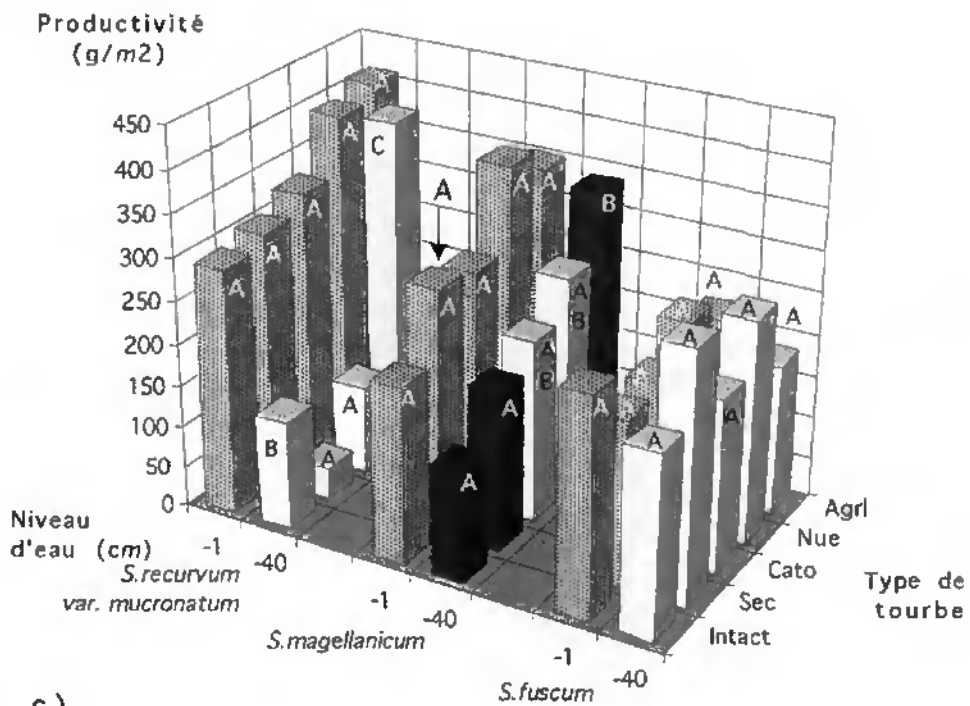
FIGURE 56. CROISSANCE DES 3 ESPÈCES EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($p=0.01$) POUR UNE MÊME ESPÈCE ET POUR UN MÊME NIVEAU D'EAU SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES. (FIGURES 56A ET B PAGE SUIVANTE)

A NAPPE ÉLEVÉE, FAIBLE INFLUENCE DU TYPE DE TOURBE

En présence d'une nappe d'eau élevée, il faut remarquer que les différences de croissance d'un type de tourbe à l'autre sont atténuées, plus ou moins fortement selon les espèces, par rapport à la situation avec une nappe profonde. Le détail des résultats figure aux tableaux 20 à 22. Avec une nappe "haute" (-1 cm) on constate qu'il y a peu ou pas de différences significatives de croissance d'un type de tourbe à l'autre, quelle que soit l'espèce ou le type d'accroissement (longueur, poids, production) considérés. Seule *S. fuscum* a une croissance en longueur quelque peu plus importante sur tourbe mise en culture (AGRI). Rochefort, Vitt & Bayley (1990:1992) ont aussi mis en évidence une croissance supérieure de *S. fuscum* par rapport à *S. magellanicum* et *S. angustifolium* en conditions plus minérotrophes.



b)



c)

		<i>S. fuscum</i>							
Types de tourbes	Abrégé	Niveau d'eau -40cm				-1cm			
		moyenne	+ - std error	n		moyenne	+ - std error	n	
		Accroissement moyen en longueur (mm) par plante							
Pinède intacte	Intact	5	A	0.5	22	7	AB	0.8	20
Lande sèche	Sec	4	A	0.6	19	6	A	0.5	22
Raclée profonde	Cato	8	A	1.0	24	8	AB	0.8	18
Raclée surface	Nue	9	A	1.1	24	7	AB	1.0	26
Agriculture	Agri	7	A	1.3	17	15	8	2.3	16
		Accroissement moyen en poids par poids de 1 cm de tige (mg)							
Pinède intacte	Intact	1.4	A	0.2	22	1.5	A	0.2	20
Lande sèche	Sec	1.8	A	0.2	19	1.2	A	0.2	22
Raclée profonde	Cato	1.2	A	0.1	24	1.5	A	0.2	18
Raclée surface	Nue	1.6	A	0.2	24	1.3	A	0.1	26
Agriculture	Agri	1.0	A	0.2	17	1.6	A	0.2	16
		Productivité (g/m ² /an)							
Pinède Intacte	Intact	218	A	24	22	262	A	34	20
Lande sèche	Sec	298	A	34	19	201	A	25	22
Raclée profonde	Cato	210	A	23	24	210	A	25	18
Raclée surface	Nue	268	A	26	24	248	A	18	26
Agriculture	Agri	183	A	33	17	221	A	28	16

TABLEAU 20. RÉSULTATS DE CROISSANCE DE *S. fuscum* EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($p=0.01$) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES

A NAPPE PROFONDE, UNE PLUS GRANDE VARIABILITÉ DE CROISSANCE

Plus de différences significatives apparaissent par contre en présence d'une nappe plus ou moins profonde (-40 cm), à l'exception du cas de *S. fuscum* dont la croissance reste insensible au type de tourbe. Les résultats sont plus nuancés pour *S. magellanicum* et très tranchés pour *S. recurvum* var. *mucronatum*.

S. magellanicum, espèce la plus caractéristique du haut-marais et moyennement sensible aux fluctuations du niveau de l'eau, présente une croissance tout en nuance selon le type de tourbe (tableau 21):

- très faible sur les tourbes en provenance de milieux intacts (*Sphagnion magellanicum* = INTA) et de landes à *Calluna vulgaris* asséchées par le drainage (SEC);
- moyenne à forte sur les tourbes raclées pour la production horticole, soit de surface (NUE), soit de profondeur (CATO);
- relativement forte sur les tourbes mises en culture (AGRI);

		<i>S. magellanicum</i>							
Types de tourbes	Abrégé	Niveau d'eau -40cm				-1cm			
		moyenne	+ - std error	n		moyenne	+ - std error	n	
		Accroissement moyen en longueur (mm) par plante							
Pinède intacte	Intact	12	A	2.4	25	34	A	1.9	23
Lande sèche	Sec	11	A	2.9	15	31	A	2.3	26
Raillée profonde	Cato	27	B	5.1	27	34	A	1.5	26
Raillée surface	Nue	23	B	4.3	28	35	A	1.9	26
Agriculture	Agri	29	B	5.8	24	46	A	2.4	26
		Accroissement moyen en poids par poids de 1 cm de tige (mg)							
Pinède intacte	Intact	1.0	A	1.1	25	1.7	A	1.4	23
Lande sèche	Sec	1.4	AB	1.8	15	2.2	A	1.7	26
Raillée profonde	Cato	1.7	AB	1.3	27	2.3	A	1.7	26
Raillée surface	Nue	2.0	AB	1.7	28	3.0	A	1.8	26
Agriculture	Agri	2.5	B	1.8	24	2.8	A	2.6	26
		Productivité (g/m ² /an)							
Pinède intacte	Intact	134	A	17	25	212	A	20	23
Lande sèche	Sec	191	A	27	15	293	A	26	26
Raillée profonde	Cato	220	AB	19	27	282	A	26	26
Raillée surface	Nue	263	AB	26	28	378	A	26	26
Agriculture	Agri	336	B	26	24	349	A	39	26

TABLEAU 21. RÉSULTATS DE CROISSANCE DE *S. MAGELLANICUM* EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES (P=0.01) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES

Quant à *S. recurvum* var. *mucronatum*, sa très grande sensibilité à la disponibilité de l'eau confère un caractère exacerbé à ses réactions en fonction du type de tourbe. Cette espèce présente par conséquent une croissance pratiquement sans nuance aucune:

- extrêmement faible sur les tourbes de landes sèches à *Calluna vulgaris* (SEC) et sur les tourbes mises en cultures (AGRI);
- moyenne sur les tourbes de milieux intacts (INTA) et sur les strates profondes des tourbes raillées pour la production horticole (CATO)
- très forte sur les strates superficielles des tourbes raillées pour la production horticole (NUE).

		<i>S. fallax</i>							
Types de tourbes	Abrégé	Niveau d'eau -40cm			-1cm				
		moyenne	+ - std error	n	moyenne	+ - std error	n		
		Accroissement moyen en longueur (mm) par plante							
Pinède intacte	Intact	10	B	1.8	17	82	A	3.7	15
Lande sèche	Sec	4	A	1.6	16	79	A	4.9	20
Raclée profonde	Cato	14	B	4.3	15	80	A	4.7	10
Raclée surface	Nue	106	C	4.4	10	103	A	2.8	14
Agriculture	Agri	2	A	0.9	18	101	A	5.1	12
		Accroissement moyen en poids par poids de 1 cm de tige (mg)							
Pinède intacte	Intact	2.1	C	0.4	17	5.6	A	0.6	15
Lande sèche	Sec	0.6	A	0.2	16	6.9	A	0.8	20
Raclée profonde	Cato	2.7	ABC	1.0	15	4.8	A	0.7	10
Raclée surface	Nue	8.0	D	1.2	10	7.0	A	1.7	14
Agriculture	Agri	0.8	AB	0.3	18	6.2	A	1.0	12
		Productivité (g/m ² /an)							
Pinède intacte	Intact	132	B	20	17	293	A	33	15
Lande sèche	Sec	39	A	15	16	306	A	38	20
Raclée profonde	Cato	108	A	32	15	326	A	53	10
Raclée surface	Nue	398	C	42	10	393	A	47	14
Agriculture	Agri	47	A	14	18	409	A	63	12

TABEAU 22. RÉSULTATS DE CROISSANCE DE *S. recurvum* VAR. *MUCRONATUM* EN FONCTION DE LA NAPPE ET DU TYPE DE TOURBE. LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES (P=0.01) SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES

En résumé, les types de tourbes semblent influencer la croissance des sphaignes avant tout en présence d'une nappe d'eau profonde, donc en situation de stress pour les plantes. De plus cette influence s'exerce différemment selon les espèces qui ne sont apparemment pas sensibles aux mêmes propriétés des tourbes.

3. 1. 2. La vision multidimensionnelle de la croissance des sphaignes

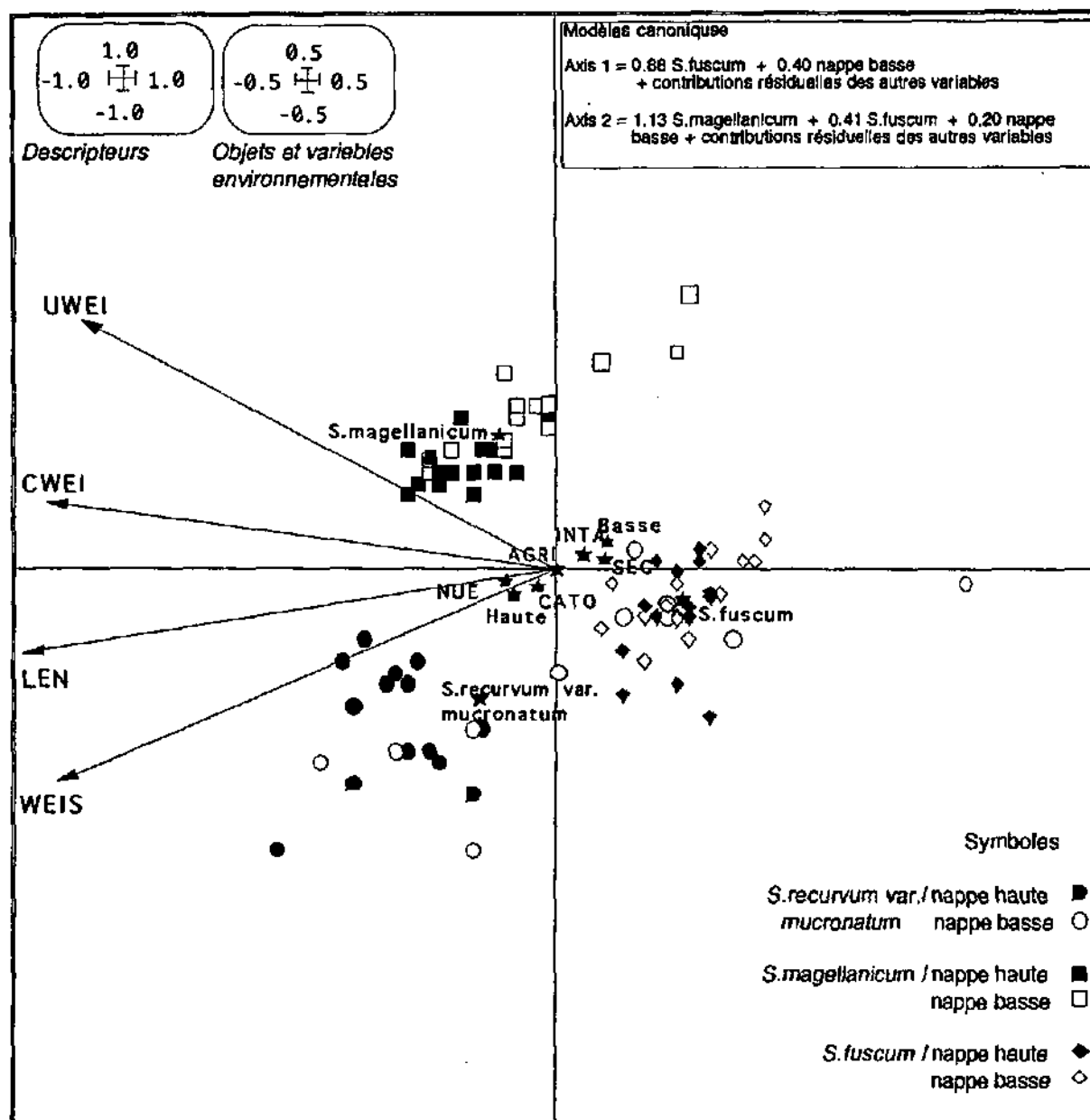
Contrairement à l'analyse de variance telle qu'exposée précédemment, l'analyse multivariable permet d'observer les résultats de l'expérience en tenant compte simultanément des divers descripteurs de croissance utilisés (longueur et poids) et de discuter ainsi l'ensemble des résultats au sein d'un seul et même modèle d'analyse. Notons encore que la production n'a finalement pas été retenue pour l'analyse multivariable afin de mieux faire ressortir les différences d'une espèce à l'autre (voir point "Résultats de l'analyse de variance / Production" en Annexe III).

L'avantage de l'analyse canonique de redondance (RDA), outre le fait que l'on travaille dans un environnement multivariable, est que cette méthode permet en plus de quantifier séparément chaque effet mis en évidence à l'aide d'un jeu de variables explicatives ou variables environnementales contrôlées (dans notre cas les espèces, les niveaux de nappe et les types de tourbe).

La figure 57 illustre les résultats de la RDA sur le plan des axes canoniques 1/2. Après régression des axes factoriels sur les variables environnementales qualitatives liées à l'espèce, à la hauteur de la nappe et au type de tourbe, l'analyse conserve encore 64.4% de variance sur les trois premiers axes canoniques (contre 99.8% en analyse non contrainte). 86.8% de la variance restante après ajustement des variables environnementales est exprimée sur l'axe 1 et 12.8% sur l'axe 2 soit un total de 99.6 % sur le plan des axes canoniques 1/2. Deux tests par permutations donnent une probabilité d'erreur inférieure à 1% pour les deux axes 1 et 2, mais une signification nulle pour l'axe 3 ($p=1.00$). Nous avons donc renoncé à une représentation du plan 1/3. L'ajustement du modèle, mesuré par les corrélations entre les deux jeux de coordonnées des données (dans l'espace des descripteurs de croissance et dans l'espace des variables environnementales), s'avère excellent avec une corrélation de 0.81 pour l'axe 1 et de 0.91 pour l'axe 2.

Faits remarquables, les projections des vecteurs représentant les descripteurs de croissance sont d'une part tous bien corrélés avec l'axe 1, avec lequel ils forment un angle aigu, et d'autre part la fiabilité de l'interprétation de la projection est excellente, puisque tous les vecteurs descripteurs projetés sur ce plan 1/2 sont proches de leur valeur réelle de 1 (en RDA comme en PCA, basée sur une matrice de corrélations, tous les vecteurs descripteurs aboutissent sur une hypersphère de rayon 1 dans l'espace multidimensionnel).

En ce qui concerne les descripteurs de croissance, c'est l'accroissement en longueur (LEN) qui est le mieux corrélé à l'axe 1. Lütt (1992), dans son étude détaillée sur la croissance des sphaignes dans différentes conditions écologiques après exploitation de tourbe, relevait également que l'accroissement en longueur était certainement le plus plastique des descripteurs de croissance, en particulier dans le cas d'études portant sur de courtes périodes d'observation. Les descripteurs associés à l'accroissement en poids permettent de nuancer quelque peu les résultats.



**** Summary ****

Axes	1	2	3	Total variance
Eigenvalues:	0.559	0.083	0.002	1.000
Species-environment correlations:	0.808	0.909	0.239	
Cumulative percentage variance				
of species data:	55.9	64.2	64.4	
of species-environment relation:	86.8	99.6	100.0	
Sum of all unconstrained eigenvalues				1.000
Sum of all canonical eigenvalues				0.644

Légende des descripteurs

LEN : allongement (mm.plante⁻¹)
 UWEI : accroissement brut de biomasse (mg.plante⁻¹)
 CWEI : accroissement brut de biomasse corrigé (mg.plante⁻¹)
 WEIS : accroissement de biomasse pondéré (mg.(mg.cm⁻¹ de tige)⁻¹)

Légende des variables environnementales

INTA : Haut-marais intact
 SEC : Lande sèche
 NUE/CATO : Raclée surface/profonde
 AGRI : Agriculture
 Basse / Haute : Niveau de nappe d'eau

FIGURE 57. RDA AVEC CONTRAINTES SUR LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES "ESPECE", "NAPPE" ET "TYPE DE TOURBE".

D'une part, on peut remarquer la bonne corrélation entre le poids brut (UWEI) des sphaignes en fin de période de mesure et le poids pondéré (CWEI). Les erreurs éventuelles dues à l'imprécision de l'estimation du capitulum d'origine, notamment pour *S.fuscum* (voir point "Calcul des régressions" en Annexe III), ne portent donc pas trop à conséquence sur l'interprétation des résultats.

D'autre part, si l'on distingue aisément un groupe de composantes appartenant à *S.fuscum* du côté positif de l'axe 1, caractérisés par un faible accroissement en longueur (LEN), les descripteurs liés au poids permettent de différencier *S.magellanicum* de *S.recurvum* var. *mucronatum*. Ainsi, *S.magellanicum* est une espèce qui, en raison de la robustesse de son architecture, produit une biomasse relativement forte, et dont la croissance est corrélée à un fort accroissement de poids (UWEI et CWEI). Mais, proportionnellement à sa taille plus grêle, *S.recurvum* var. *mucronatum* se révèle encore plus productive, et sa croissance est par conséquent plutôt corrélée à un poids pondéré (WEIS) élevé. Notons que ces observations sont en parfaite conformité avec celles réalisées précédemment à l'aide de l'analyse de variance.

Au-delà de la différenciation très nette entre les trois espèces dans trois des quadrants du plan 1/2 de la RDA, d'autres effets intéressants sont encore décelables. Tout d'abord, la dispersion des points des objets n'est pas aussi homogène pour chacune des trois espèces. Si les échantillons appartenant à *S.fuscum* (losanges) sont relativement bien regroupés à cheval entre le premier et le quatrième quadrant, ceux appartenant à *S.magellanicum* (carrés) présentent une "dérive" plus ou moins prononcée du deuxième quadrant vers le premier. Quant à *S.recurvum* var. *mucronatum*, le tiers des échantillons (cercles) se retrouvent dispersés à cheval entre le premier et le quatrième quadrant, parmi ceux de *S.fuscum*. Or, outre la plus ou moins grande sensibilité de chaque espèce aux facteurs environnementaux, cette hétérogénéité de la répartition des objets dans l'espace multidimensionnel apparaît comme liée avant tout à la hauteur de l'eau dans la tourbe. En effet, pour chaque espèce, à l'exception de *S.fuscum*, les objets associés à un niveau d'eau élevé (symboles pleins) accusent une dispersion nettement moins importante que celles associées à une nappe profonde (symboles vides). Encore une fois, nous retrouvons là une confirmation des observations effectuées avec l'analyse de variance, laquelle avait permis la mise en évidence de la prépondérance d'une influence liée d'abord à l'espèce puis à la hauteur de l'eau dans la tourbe. Quant à la variance associée au type de tourbe, elle n'est pas aisée à déceler dans le diagramme de la RDA (l'appartenance des échantillons aux divers types de tourbe n'est pas représentée sur la figure 57). Cet aspect a été analysé plus en détail séparément et les résultats de cette analyse sont présentés plus loin dans le texte.

Les différentes considérations qui précèdent peuvent être quantifiées à l'aide des résultats chiffrés fournis par la RDA (tableau 23). Ainsi, les corrélations entre axes factoriels contraints (prédits par le modèle) et variables environnementales (valeurs observées) font clairement apparaître une opposition fondamentale avant tout entre les trois espèces de sphaignes (considérées comme variables environnementales dans l'analyse et représentées par leurs centroïdes sur le diagramme de la figure 57). *S.fuscum* est fortement corrélée positivement avec l'axe 1 ($r=0.69$), les deux autres espèces l'étant négativement ($r=-0.34$ pour *S.magellanicum* et $r=-0.37$ pour *S.recurvum*

var. mucronatum). D'autre part, *S. magellanicum* et *S. recurvum var. mucronatum* sont nettement différenciées sur l'axe 2 avec des corrélations respectives de 0.82 et -0.67.

	Source	Corrélations		
		Axe 1	Axe 2	Axe 3
1	<i>S. fuscum</i>	.69	-.18	-.05
2	<i>S. magellanicum</i>	-.33	.82	-.006
3	Nappe basse	.35	.22	.17
4	Haut-marais intact	.10	.05	-.07
5	Lande sèche	.17	.04	.03
6	Raclée surface	-.20	-.05	.12
7	Raclée profonde	-.07	-.06	-.08
8	<i>S. recurvum var. mucronatum</i>	-.37	-.67	.06
9	Nappe haute	-.35	-.22	-.17
10	Agriculture	-.002	.007	-.002

TABLEAU 23. CORRÉLATIONS ENTRE AXES FACTORIELS CONTRAINTS ET VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

Les équations des axes, calculées à l'aide des coefficients canoniques, permettent d'apprécier le "poids" ou la contribution respective de chaque variable environnementale à chacun des axes (voir figure 57). L'axe 1 est ainsi avant tout une fonction des échantillons appartenant à l'espèce *S. fuscum* et dans une moindre mesure à l'opposition des deux niveaux de nappe. L'axe 2 est défini avant tout en fonction des échantillons appartenant à *S. magellanicum* et dans une moindre mesure par ceux appartenant à *S. fuscum* et à l'opposition entre les deux niveaux de nappe. Les autres variables descriptives, notamment les divers types de tourbes, ont des contributions qui peuvent être considérées comme négligeables eu égard à leurs très faibles coefficients de corrélation.

Les espèces et le niveau de l'eau apparaissent donc clairement comme des facteurs déterminants pour expliquer les variations de croissance des sphaignes dans notre dispositif. Les effets respectifs de ces facteurs ont été quantifiés à l'aide d'une série de RDA partielles, dans lesquelles la variance propre à chaque jeu de variables environnementales (espèces, nappes, types de tourbe) a été successivement soustraite de l'analyse en introduisant les variables comme covariables (soit séparément, soit conjointement) sur le modèle de la procédure exposée par Borcard, Legendre & Drapeau (1992).

Les résultats de cette décomposition de la variance expliquée individuellement par chaque jeu de variables environnementales sont exposés à la figure 58. Chaque carré de la figure a une surface proportionnelle au pourcentage de variance expliquée par le jeu de variables environnementales qu'il représente. Il en va de même des intersections entre carrés qui correspondent aux effets croisés entre jeux de variables.

La variable "espèce" détermine ainsi près de la moitié de la variance de la croissance des sphaignes observée à l'aide de notre dispositif expérimental. La contribution du niveau de l'eau s'élève à peine à 10%, avec un effet croisé avec la variable "espèce" probablement négligeable (résultant des pourcentages de variance arrondis pour chaque RDA partielle).

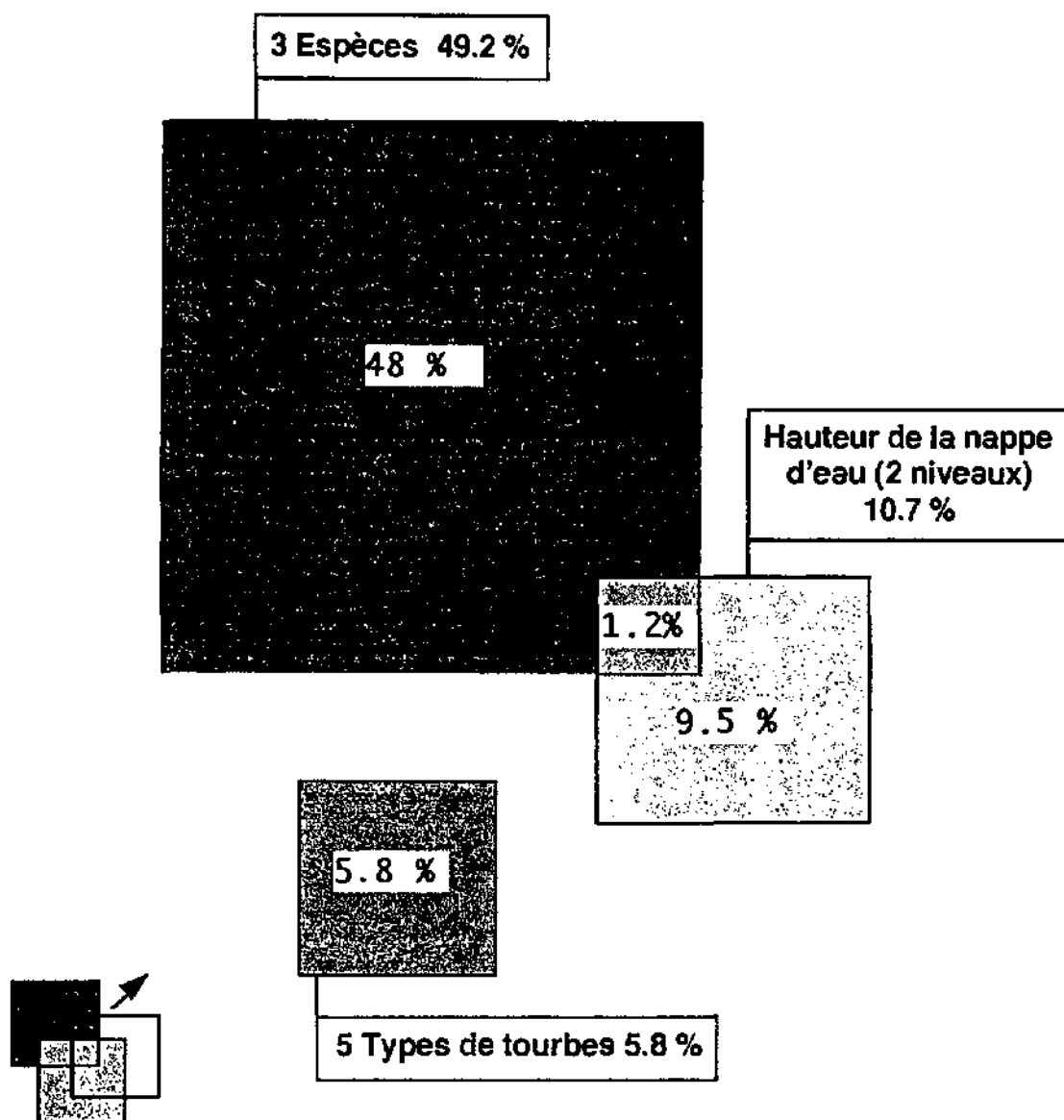


FIGURE 58. DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE EN FONCTION DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES "ESPECE", "NAPPE" ET "TYPE DE TOURBE".

Quant au type de tourbe, il n'intervient que pour 5.8%, sans aucun effet croisé avec les autres jeux de variables. Cette faible influence reste toutefois significative. C'est pourquoi il nous a paru intéressant de rechercher, parmi les propriétés pédologiques mesurées sur nos échantillons, laquelle, ou quelle combinaison d'entre elles permettrait d'expliquer la variance de croissance des sphaignes observée en relation avec les types de tourbe.

Pour les besoins de l'analyse, nous avons retenu les valeurs mesurées à partir des échantillons témoins, correspondant aux conditions pédologiques qui prévalent sur le terrain. Nous avons en effet postulé que durant les quatre premiers mois où les tourbes ont été maintenues en serre, leurs propriétés physico-chimiques devaient encore être plus proches de celles des échantillons témoins que de celles des tourbes analysées après un séjour de quelque 17 mois dans les pots en serre. Ainsi, les tourbes de chaque pot appartenant à un même type de tourbe se sont-elles vues

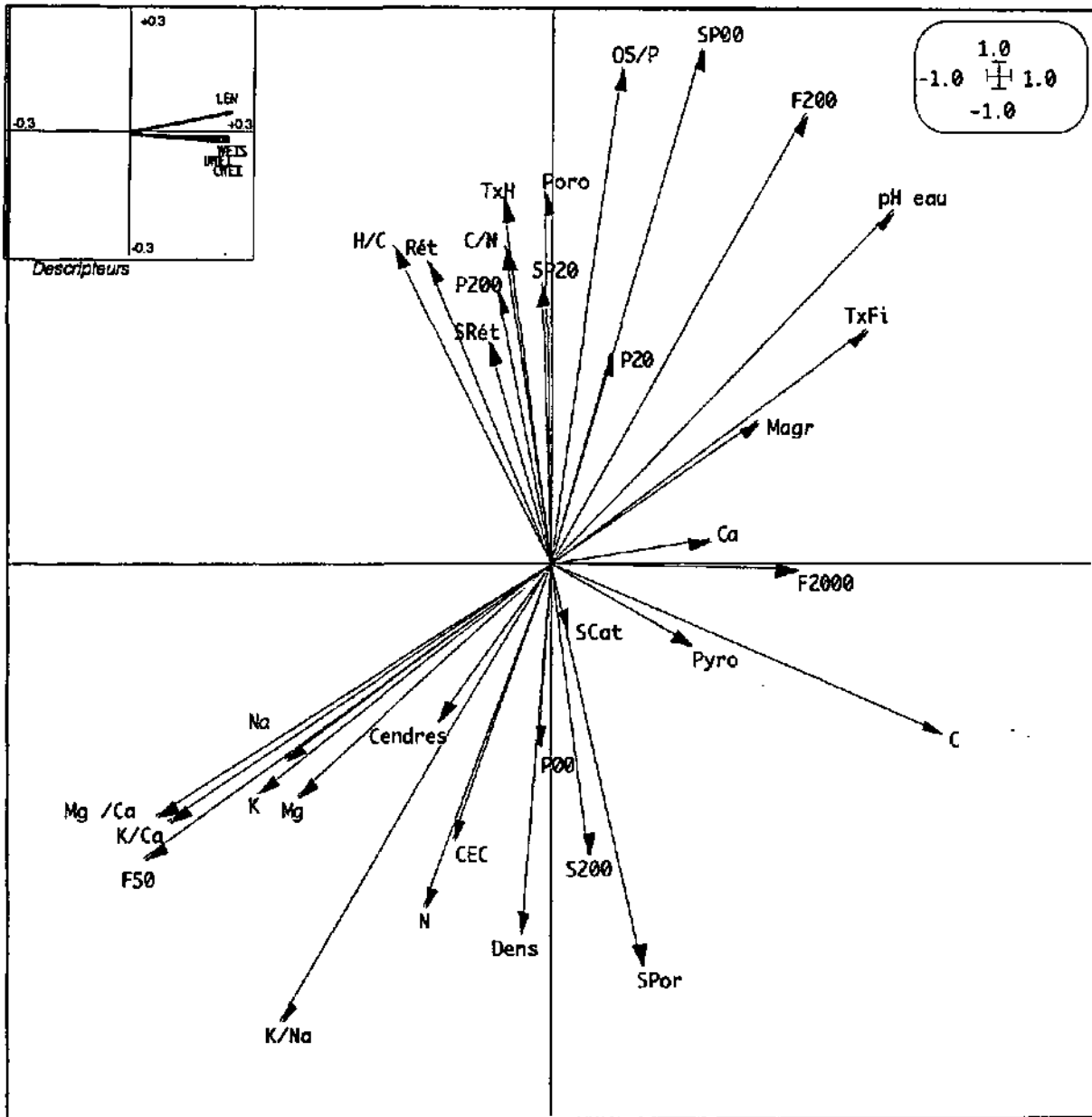
attribuer les mêmes valeurs pour les différents descripteurs physico-chimiques mesurés.

Cette nouvelle RDA a porté sur le même jeu de données que précédemment, avec les modifications suivantes:

- * les cinq types de tourbes ont été remplacés par 34 variables ou combinaison de variables issues des résultats des analyses physico-chimiques des tourbes; seules les strates superficielles ont été prises en considération, sauf pour une partie des propriétés physiques des tourbes pour lesquelles un quotient entre les valeurs des strates superficielles et celles des strates profondes a été calculé et utilisé comme variable indépendante. Les résultats de cette RDA sont illustrés à la figure 59 (plan des axes canoniques 1/2). 98.3% des 5.7% de variance totale conservée sont exprimés sur l'axe 1, mais la signification de ce dernier est mauvaise ($p=0.22$, test par permutations). Tous les descripteurs de croissance des sphaignes sont bien corrélés avec l'axe 1, mais l'ajustement du modèle est plus faible que ce n'était le cas pour la RDA globale (avec les effets "ESPECE" et "NAPPE") puisque le coefficient de corrélation entre les deux jeux de coordonnées (dans les espaces respectifs des descripteurs de croissance et des variables environnementales) n'est que de 0.26 pour l'axe 1.
- * après avoir introduit comme covariables les 3 espèces de sphaignes étudiées et les deux hauteurs de la nappe d'eau utilisées, une procédure préliminaire du programme CANOCO ("forward selection") nous a permis de sélectionner 2 variables pédologiques qui à elles seules sont représentatives de 5.7% de la variance (avec chacune $p \leq 0.02$, test par permutations) sur les 5.8% de variance totale exprimée par toutes les variables environnementales. La diminution drastique du nombre initial de variables par la procédure de sélection préliminaire s'explique d'une part par le fait qu'un grand nombre de variables ne sont pas du tout corrélées avec les descripteurs de croissance des sphaignes (angle proche de 90°), et d'autre part par les fortes corrélations qui lient entre elles les quelques variables qui apportent une contribution significative, bien que faible, à la variance totale (tableau 24).

C	1.0000					
pH eau	0.0056	1.0000				
TxFi	0.0859	0.7054	1.0000			
F50	0.2524	0.8525	0.9371	1.0000		
K / Ca	0.0309	0.9612	0.8174	0.8961	1.0000	
Mg / Ca	0.0650	0.9682	0.7889	0.8878	0.9980	1.0000
	C	pH eau	TxFi	F50	K/Ca	Mg/Ca

TABLEAU 24. COEFFICIENTS DE CORRÉLATIONS ENTRE LES PRINCIPALES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES PÉDOLOGIQUES



**** Summary ****

Axes	1	2	3	Total variance
Eigenvalues :	.057	.001	.000	1.000
Species-environment correlations :	.26	.14	.04	
Cumulative percentage variance				
of species data :	5.7	5.8	5.8	
of species-environment relation:	98.3	99.7	100.0	
Sum of all unconstrained eigenvalues				1.000
Sum of all canonical eigenvalues				.058

Légende des variables pédologiques :

Ca, Mg, K, Na, et Mg/Ca, K/Ca, K/Na : stocks des éléments totaux et divers quotients; C, N et C/N, H/C: carbone et azote total, et rapports C/N et H/C; pyro: indice d'extraction au pyrophosphate de sodium; CEC: capacité d'échange cationique; pH eau: pH mesuré dans l'eau; Cendres: taux de cendres (%MS); TxH: taux d'humidité (% poids frais); TxFI: taux de fibres, F50, F200 et F2000: fractions granulométriques (μm); Magr: microagrégats (particules < 50 μm); Poro: porosité totale; P00, P20, P200: fractions de pores (<20 μm , 20-200 μm , >200 μm); Dens: densité apparente; Rét et capacité de rétention en eau; porosités, densité et rétention avec préfixe "5": quotients des valeurs entre strate superficielle et strate profonde.

FIGURE 59. RDA AVEC CONTRAINTES SUR VARIABLES ENVIRONNEMENTALES PÉDOLOGIQUES

Les deux variables retenues par la procédure préliminaire de sélection sont: le rapport Mg/Ca ($\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$) et le % C total. Elles ont toutes deux une contribution quasiment équivalente mais de signe opposé sur l'axe factoriel 1 de la RDA, ce dernier étant seul significatif (avec $p=0.01$, test par permutations).

Une proportion élevée de Mg par rapport au Ca s'avère donc négativement corrélée avec la croissance des sphaignes. On peut en dire autant d'une forte proportion de K par rapport au Ca, ainsi que d'un taux élevé de particules fines (entre 50 et $200\mu\text{m}$), ces deux variables étant très étroitement corrélées au rapport Mg/Ca. De même, un faible taux de fibres (particules $>200\mu\text{m}$) et un pH très acide en surface jouent en défaveur des sphaignes (corrélations négatives élevées avec le rapport Mg/Ca). Dans une moindre mesure, on pourrait encore ajouter, en tant que propriété défavorable à la croissance des sphaignes, le rapport K/Na, bien corrélé au K/Ca ($r=0.69$), ainsi que des teneurs élevées en K, Na, et Mg, et au contraire une faible teneur en Ca. A l'inverse, la seule corrélation positive avec les descripteurs de croissance est exprimée par le % C total le long d'une direction relativement indépendante (pas de corrélation importante avec les autres variables environnementales).

Cette analyse met bien en évidence deux types de tourbes, dont les propriétés sont précisément caractérisées d'une part par un rapport Mg/Ca très élevé et d'autre part par une plus forte teneur en C total.

Les premières sont les tourbes de lande sèche à *Calluna vulgaris*, à très fortes teneurs en Mg, K et Na, mais avec relativement peu de Ca et un pH très acide. En cela elles se distinguent des tourbes agricoles, qui sont elles aussi relativement riches en minéraux mais qui ont en plus une forte teneur en Ca. Ce sont aussi celles qui ont le taux de fibres le plus faible, au profit essentiellement des particules fines entre 50 et $200\mu\text{m}$, mais sans trace d'agrégation (microagrégats $<50\mu\text{m}$) comme c'est par contre le cas des tourbes agricoles.

Quant aux secondes, il s'agit des strates superficielles des tourbes raclées et mises à nu pour la production horticole, dont toutes les propriétés sont situées à peu près au niveau des valeurs moyennes de l'ensemble des échantillons, à l'exception du %C total. Il est fort probable que l'importance accordée par l'analyse numérique à cette propriété en relation avec la croissance des sphaignes ne soit due qu'au fait que le % C total soit le seul critère distinctif de ces tourbes par rapport aux autres.

4. Discussion

4. 1. LA CROISSANCE EN SERRE COMPARÉE À CELLE EN CONDITIONS NATURELLES

La très grande majorité des travaux de recherches sur la croissance des sphaignes sont effectués dans des situations naturelles, où les sphaignes croissent en tapis plus ou moins denses. Dans de telles conditions, la croissance individuelle des plantes importe peu, et c'est par conséquent l'accroissement moyen en longueur et la production des sphaignes qui permettent au mieux de comparer diverses populations. Les méthodes utilisées pour estimer la production varient cependant d'un auteur à l'autre (méthodes de mesure, durée de l'expérimentation, différences taxinomiques ambiguës), rendant ainsi souvent aléatoire toute comparaison au-delà d'un simple ordre de grandeur.

Nous nous sommes par conséquent restreints dans le tableau 25 à emprunter à Lütt (1992) ses données compilées à partir de la littérature pour comparer nos propres résultats avec ceux fournis par des auteurs ayant utilisé la méthode de la correction du capitulum. Nous avons en outre conservés les résultats de Lütt elle-même ainsi que ceux cités par elle de Lütke Twenhöven (1992), bien que la manière de calculer la production utilisée par ces deux auteurs soit plus proche de celle utilisée avec les "cranked wires" (voir point "Méthodes/Calcul de la production"). L'intérêt des résultats de Lütt (1992) réside cependant dans le fait qu'ils proviennent d'une région biogéographiquement plus proche de la Suisse que ne le sont la Scandinavie ou l'Amérique du Nord par exemple. La croissance des sphaignes varie en effet assez étroitement avec le caractère plus ou moins océanique du climat sur un gradient croissant Nord-Sud et Est-Ouest (Pakarinen 1978:17-18; Horton *et al.* 1979; Wieder & Lang 1983; Gignac 1989).

A défaut de valeurs obtenues par la même méthode que nous pour *S.fuscum*, nous avons encore intégré au tableau 25 les valeurs fournies par Lindholm & Vasander (1990) et obtenues par une méthode comparable à celle des "cranked wires" de Clymo (1970). Selon Francez (1992:30) cette méthode surévaluerait quelque peu la production par rapport à la correction du capitulum. Pour d'autres valeurs, nous renvoyons le lecteur aux tableaux comparatifs de Lütt et de Lindholm & Vasander (*op. cit.*).

La durée de nos propres expériences est probablement parmi les plus courtes comparée à celles d'autres auteurs. Mais les longues durées de mesures peuvent conduire à des erreurs d'estimation par pertes dues à un début de décomposition (Clymo 1970:21). Nos résultats sont donc à considérer comme des minima en terme de croissance annuelle. Toutefois, Gaberscik & Martincic (1987:107) et Francez (1992:28) ont montré que l'essentiel de la croissance des sphaignes sous nos latitudes s'effectue d'avril à fin août. Lindholm (1990:68) considère comme période de végétation celle durant laquelle la température journalière moyenne est supérieure à 5°C, soit de mai à début octobre, bien que la croissance des sphaignes puisse être observée dès 0°C (Lindholm 1990:75). Or, selon les données résumées par Matthey

(1971:385) pour le Haut-Jura Suisse, il faut généralement attendre fin avril à début mai pour voir la température mensuelle dépasser 5°C et, selon les années, cette température est encore atteinte en octobre mais pas au-delà.

Dans le tableau 25, les différentes espèces sont présentées dans l'ordre décroissant de leurs valeurs respectives d'accroissement en longueur et de production. De même, les résultats de chaque espèce sont ordonnés dans l'ordre décroissant par type de microhabitat. En raison du caractère expérimental et donc artificiel de nos propres mesures, nous n'avons pas pu caractériser les conditions de croissance de nos plantes en terme de microhabitats. Mais par analogie avec le niveau moyen de la nappe dans les divers microhabitats considérés, la comparaison se fera au mieux entre d'une part les situations à nappe haute et les gouilles, d'autre part les situations à nappe basse et les buttes. De l'examen de ce tableau, il ressort ainsi que nos propres résultats se situent parfaitement dans la moyenne de ceux de l'Allemagne du Nord et du Massif central.

Espèce	Microhabitat	Accroissement en longueur (mm)	Production (g/m ² /an)	Auteur(s)	Région d'étude	
Section Cuspidata						
<i>S.cuspidatum</i>	Gouille	40.0- 48.0	790	Clymo 1970	Royaume-Uni	
	Gouille	12.1	ca 420	Clymo & Reddaway 1971	Royaume-Uni	
<i>S.recurvum</i> var. <i>muronatum</i>	Inondé - Gazon	119.4- 170.9	761 - 990	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
	Inondé - Tremblant	169.2- 219.9	537 - 769	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
	Tremblant	105.7- 114.8	505	Francez 1992	Massif Central, France	
	Gouille	55.0	587 - 818	Lütke Twenhöven 1992	Allemagne du Nord	
		55.0- 90.8	276 - 463	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
	Gazon		410	Lütke Twenhöven 1992	Allemagne du Nord	
		43.7 - 76.0	203 - 312	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
	Butte		221 - 509	Lütke Twenhöven 1992	Allemagne du Nord	
		2.99 - 54.9	77 - 325	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
		Nappe haute	88.0	341	présente étude	
	Nappe basse	20.0	123	présente étude		
<i>S.recurvum</i>	Tremblant	70.0	610	Wieder & Lang 1983	W.-Virginia, USA	
	Gouille	12.3	ca 420	Clymo & Reddaway 1971	Royaume-Uni	
	Gazon	3.4	ca 300			
	Butte	2.8	ca 130			
Section Sphagna						
<i>S.magellanicum</i>	Tremblant	59.0	540	Wieder & Lang 1983	W.-Virginia, USA	
	Gouilles	46.0	579 - 674	Lütke Twenhöven 1992	Allemagne du Nord	
	Gouille	24.7 - 59.0	161 - 384	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
	Gazon	43.0	501 - 704	Lütke Twenhöven 1992	Allemagne du Nord	
	Gazon	19.5 - 38.3	103 - 207	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
	Gazon	42.3 - 42.8	157	Francez 1992	Massif Central, France	
	Butte	12.3 - 52.4	73 - 325	Lütt 1992	Allemagne du Nord	
	Butte	21.0	228	Lütke Twenhöven 1992	Allemagne du Nord	
		Nappe haute	36.0	305	présente étude	
		Nappe basse	21.0	232	présente étude	
<i>S.papillosum</i>	Gouille	27.7 - 38.2	172 - 229	Lütt 1992	Royaume-Uni	
	Gazon	43.0	320	Clymo & Reddaway 1971	Allemagne du Nord	
Section Acutifolia						
<i>S.rubellum</i>	Butte	26.0 - 59.2	203 - 462	Lütt 1992	Royaume-Uni	
	Butte	8.0	ca 180	Clymo & Reddaway 1971		
<i>S.capillifolium</i>	Butte	19.1 - 26.5	142	Francez 1992	Massif Central, France	
<i>S.fuscum</i>	Butte	6.0 - 18.0	270 - 320	Lindholm & Vasander 1990	Sud Finlande	
		Nappe haute	8.0	229	présente étude	
	Nappe basse	7.0	236	présente étude		

TABLEAU 25. COMPARAISON DES VALEURS DE CROISSANCE ET DE PRODUCTION DES ESPÈCES DE SPHAIGNES ÉTUDIÉES.

4. 2. LA PRÉSENCE DES MODES DE CROISSANCE SPÉCIFIQUES ET DES FACTEURS HYDROLOGIQUES

Les facteurs qui influencent la niche écologique des sphaignes peuvent être de différents ordres: hydrologiques (Hayward & Clymo 1982), trophiques (Clymo 1973; Pakarinen 1978; Sonesson *et al.* 1980), climatiques (Ilomets 1982; Lütt 1992:150; Francez 1992:32; Gignac 1993) ou même génétiques (Luken 1985). Les réponses à ces facteurs varient d'une espèce à l'autre (Clymo 1973; Hayward & Clymo 1983). Il est cependant établi que le taux d'humidité du capitulum, siège des méristèmes de croissance (Clymo 1970) et de l'essentiel de l'activité photosynthétique (Clymo & Hayward 1982), détermine le taux de photosynthèse chez les sphaignes (Silvola & Aaltonen 1984; Silvola 1985; Rydin & McDonald 1985b; Murray, Tenhunen & Kummerow 1989). Le niveau de l'eau dans le sol a amené à distinguer des microhabitats sur un gradient allant des gouilles inondées aux buttes s'élevant à environ 30-70 cm au-dessus de la nappe (Overbeck & Happach 1957; Clymo & Reddaway 1971; Lindholm & Vasander 1990). Le long de ce gradient, la hauteur des sphaignes au-dessus du niveau moyen de l'eau conditionne la niche effective de chaque espèce (Vitt *et al.* 1975; Andrus *et al.* 1983). Le niveau de l'eau dans la tourbe apparaît donc clairement comme un facteur écologique déterminant pour le développement des sphaignes.

Il est par conséquent plutôt surprenant de constater la très faible influence du facteur "niveau de l'eau" pour expliquer la croissance des sphaignes dans notre expérience. De nos propres résultats, il ressort en effet très nettement que la croissance d'une sphaigne dépend d'abord de son appartenance à une espèce et ce dans une proportion beaucoup plus importante que du niveau de l'eau ou des propriétés physico-chimiques de la tourbe. Quelles sont donc les autres propriétés, intrinsèques à chaque espèce, qui permettraient d'expliquer les différences de croissance que nous avons observées?

Une source de variation dans la croissance des différentes espèces de sphaignes aurait pu provenir de la qualité chimique des eaux de pluie utilisées pour l'arrosage des plantes. Toutefois, la pollution atmosphérique en Suisse est relativement faible, même dans les régions industrialisées, lorsqu'on la compare à celle d'autres pays européens (tableau 26).

	SO ₄ ²⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺
Suisse suburbaine 1978/80 ^{a)}	61	29	31
Suisse rurale 1983 ^{a)}	35	19	32
Suisse suburbaine 1994 ^{b)}	36	29	39
Suisse rurale 1994 ^{b)}	21	21	34
Allemagne rurale 1979/81 ^{a)}	70	30	-
Holme moss, UK 1980/82 ^{c)}	165	74	69
Berwyn Mountains, UK 1980/82 ^{c)}	105	31	23

^{a)} d'après Fuhrer (1986) ^{b)} d'après NABEL (1995) ^{c)} d'après Press, Woodin, Lee (1986)

TABLEAU 26. POLLUANTS DANS LES PRÉCIPITATIONS HUMIDES EN SUISSE ET DANS D'AUTRES RÉGIONS EUROPÉENNES (CONCENTRATIONS EN MMOL LITRE⁻¹)

Cela est particulièrement vrai pour SO_4^{2-} , dans la mesure où la Suisse est à l'écart des plus grandes zones industrielles d'Europe (Fuhrer 1986). Les données récentes du programme national d'observation de la pollution atmosphérique NABEL (1995) font même état d'une diminution constante des dépositions de SO_4^{2-} depuis 1985. En ce qui concerne NO_3^- et NH_4^+ , les quantités fournies aux sphaignes durant notre expérience peuvent être considérées comme inférieures aux seuils critiques, convertis en $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$, et définis par Tybirk, Bak & Henriksen (1995). Le fait que les eaux de pluies, récoltées durant notre expérience, aient toujours séjourné relativement longtemps dans les tonneaux à côté de la serre avant d'être utilisées, a certainement aussi permis aux micro-organismes d'assimiler une partie des composés azotés présents.

Un autre facteur exerçant une influence différente sur la croissance des diverses espèces de sphaignes est l'ombrage. Mais avec 80% de lumière incidente dans la serre, les conditions d'éclairage étaient meilleures que celles reportées par Neuhäusl (1975) pour un *Pino - Sphagnetum magellanicum* d'Europe centrale. Or, *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum*, *S. magellanicum* et *S. fuscum* sont des espèces communes dans ce type de milieu où elles apparaissent en populations mélangées.

Certains auteurs ont suggéré que la stabilité du niveau de l'eau jouait un rôle plus important que le niveau annuel moyen (Andrus *et al.* 1983; Rydin & McDonald 1985a). Mais leurs observations ont été faites avec des nappes relativement élevées, fluctuant dans les 20 à 30 premiers cm sous le capitulum des sphaignes. Dans notre expérience, la stabilité des nappes d'eau était assurée en permanence par un système de régulation, mais une nappe à 40 cm de profondeur exerce de toute façon un stress hydrologique important sur la plupart des espèces (Rydin 1993b:157).

L'humidité de l'air peut aussi exercer une influence prépondérante (Backéus 1988) sur des plantes poïkylhydriques comme les sphaignes (pas de régulation du taux d'humidité des tissus par contrôle stomatal). D'une part, plusieurs travaux font état d'une plus grande diversité d'espèces en régions côtières par rapport aux régions plus continentales (Damman 1977; Horton *et al.* 1979; Vitt *et al.* 1990; Slack & Hallingbäck 1992). D'autre part, les années sèches provoquent une forte réduction de la croissance des sphaignes (Luken 1985). Par conséquent, avec des conditions d'humidité ambiante peu favorables comme ce fut le cas dans notre expérience (fortes températures estivales, faible humidité ambiante et faible taux de précipitations artificielles) le stress hydrologique doit être d'autant plus conséquent, et ce en particulier pour les situations à nappe profonde.

L'intervalle de 10 jours entre deux arrosages dans notre expérience peut paraître relativement court et pourrait dès lors expliquer la faible influence du niveau de l'eau dans les analyses multivariées. Mais, comparé aux conditions de terrain, le rythme des précipitations, artificielles, dans la serre a été plus faible. Les sphaignes croissant avec une nappe basse se desséchaient ainsi déjà deux ou trois jours après les arrosages, tandis que celles croissant avec une nappe haute sont restées humides en permanence. Des différences dans le degré de dessiccation ont également été observés d'un type de tourbe à l'autre.

C'est donc bien dans la gestion de l'eau, mais surtout dans l'aptitude à utiliser au mieux même de faibles ressources en eau, que réside la clé d'une bonne croissance chez les sphaignes. Et à ce titre chaque espèce présente des aptitudes très

différentes qui se sont fort bien exprimées au travers de l'analyse de nos résultats. Dans cette lutte permanente pour maintenir un taux d'humidité suffisant pour la photosynthèse, les sphaignes ont développé toute une panoplie de moyens différents, qui confèrent à chaque espèce des particularités physiologiques et physiologiques propres. Ces particularités sont à la base de la distinction des différentes sections taxinomiques mais aussi des regroupements en espèces "de buttes", "de gazons" ou "de gouilles". Le choix des espèces pour notre expérience est d'ailleurs basé sur ces mêmes critères de distinction.

4. 2. 1. Une résistante : *Sphagnum fuscum*, espèce de buttes par excellence

Les moyens de résister à la dessiccation sont essentiellement basés sur la morphologie des différentes espèces. Les sphaignes, dépourvues de systèmes vasculaires, transportent l'eau par l'intermédiaire d'un film capillaire externe aux plantes (Hayward & Clymo 1982). Les espèces de buttes, avant tout de la section *Acutifolia*, ont ainsi une capacité de transport de l'eau nettement meilleure que les espèces de gouilles grâce à la taille de leurs feuilles et à la densité de leurs rameaux qui forment un réseau capillaire très efficace. Hayward & Clymo (1982) ont mesuré une quantité d'espaces capillaires beaucoup plus importante chez *S.capillifolium* que par exemple chez *S.papillosum*, une espèce de la section *Sphagnum*. Avec un abaissement progressif de la nappe d'eau jusqu'à 22 cm de profondeur, Rydin (1985) a mesuré des teneurs en eau des capitula décroissantes dans l'ordre des espèces suivant: *S.fuscum* > *S.rubellum* > *S.balticum* > *S.tenellum*. Enfin, Andrus *et al.* (1983:3136) observent une plus grande amplitude altitudinale de distribution des espèces de buttes par rapport aux espèces de gouilles, le long d'un gradient buttes-gouilles.

La résistance de *S.fuscum* à une nappe d'eau relativement éloignée de la surface est aussi la meilleure dans notre expérience, puisque c'est la seule espèce qui ne présente aucune différence significative de croissance, quel que soit le descripteur de croissance considéré (longueur, poids, production). Cette propriété de *S.fuscum* n'est pas due à une meilleure résistance à la dessiccation des sphaignes de la section *Acutifolia* (Clymo 1973:861) ni à un meilleur taux de photosynthèse en relation avec un faible taux d'humidité (Johansson & Linder 1980:189; Rydin & McDonald 1985b:583), mais avant tout à sa plus grande capacité de transport de l'eau par capillarité. Lindholm (1990) attribue à l'architecture particulièrement dense de *S.fuscum* la capacité de cette espèce à s'élever plus haut que les autres au-dessus de l'eau. De même, Rydin (1993b:156) relève que *S.fuscum* est souvent la seule espèce au sommet des buttes les plus élevées du haut-marais. En outre, selon Silvola & Aaltonen (1984), *S.fuscum* réussit à se maintenir plus ou moins en permanence à un taux d'humidité optimal pour la photosynthèse, alors que le taux d'humidité de *S.angustifolium* varie beaucoup plus, aussi bien en dessous qu'en dessus d'un optimum. Dans le même ordre d'idées, Wallén, Falkengren-Grerup & Malmer (1988) mentionnent des niveaux d'eau optimaux pour la photosynthèse à -10 cm pour *S.magellanicum* et -20 cm pour *S.fuscum* et *S.rubellum*.

Si l'on songe d'autre part au fait que les sphaignes sont à l'origine de la constitution de leur propre milieu de vie, puisqu'elles croissent sur leurs propres restes accumulés

au fil du temps, on appréciera d'autant mieux l'influence exercée par l'interface des sphaignes mortes entre les individus vivants et la tourbe proprement dite (Johnson, Damman & Malmer 1990). Grâce à un faible taux de décomposition de leurs parties mortes (Johnson & Damman 1991:239), les sphaignes de buttes croissent ainsi sur un substratum qui leur assure un transport optimal de l'eau par capillarité.

4. 2. 2. Moins résistante mais avec des facultés d'adaptation : *Sphagnum magellanicum*, une espèce de gazans

Malgré la densité moindre de ses peuplements et la structure plus lâche de ces rameaux, *S. magellanicum* s'est avérée peu indépendante de la nappe d'eau dans notre expérience. Cette espèce présente en fait un large spectre écologique au vu de sa distribution dans les différents microhabitats des hauts-marais (Gauthier 1980:60; Damman & Dowhan 1981:1356; Vitt & Slack 1984:1425). Sa distribution en relation avec le niveau de l'eau peut même être bimodale (Clymo & Hayward 1982:235; Økland 1986; Ilomets 1988). Mais sa résistance à une nappe d'eau aussi profonde que 40 cm fait probablement appel à une autre faculté de cette espèce, à savoir son aptitude à modifier sa morphologie. Li *et al.* (1992) ont montré les facultés d'étiollement de cette espèce qui non seulement s'allonge plus mais produit aussi moins de rameaux en présence d'une nappe élevée. L'inverse est aussi vrai: avec l'abaissement de la nappe les peuplements de *S. magellanicum* deviennent de plus en plus denses, les rameaux sont plus nombreux et plus courts, et les capitula forment une surface très régulière et ferme, un peu à l'image d'un chou-fleur. Nos propres observations, aussi bien sur le terrain que lors de notre expérience en serre, confirment l'importance de ce phénomène. Il ne fait aucun doute que cette adaptation morphologique joue un rôle fondamental sur l'approvisionnement en eau des *capitula* par capillarité (Green 1968; Li *et al.* 1992).

4. 2. 3. Peu résistante mais avec une croissance rapide et forte dans de bonnes conditions: *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* une espèce de gouille

Les sphaignes des gouilles se dessèchent plus facilement que celles des buttes (Overbeck & Happach 1957; Rydin 1985; Rydin & McDonald 1985b) notamment parce que les gouilles s'assèchent régulièrement en été (Matthey 1971; Andrus 1986:421) et que les espèces de gouilles ne sont pas à même de maintenir un flux capillaire suffisant à cause des structures trop lâches de leurs peuplements. Le taux de décomposition des litières est en outre, comme nous l'avons déjà vu précédemment, plus important chez les espèces de gouilles que chez celles de buttes (Clymo 1965; Johnson & Damman 1991:239). La structure des "litières" des espèces de gouilles n'est donc probablement pas aussi efficace pour assurer un transport d'eau par capillarité (Rydin 1993a:420-421; Andrus 1986:422). C'est en tous les cas une cause supplémentaire non négligeable de la sensibilité accrue de *S. recurvum* var. *mucronatum* à un abaissement de la nappe d'eau, par rapport à *S. magellanicum* ou *S. fuscum*.

Mais si cette espèce croît fort mal en conditions sèches, elle met mieux à profit que les deux autres des conditions de croissance favorables (Titus & Wagner 1984:1773).

Pakarinen (1978), Clymo (1973:854 et *sqq.*) et Hayward & Clymo (1983:850 et *sqq.*) considèrent que les espèces de gouilles ont un meilleur potentiel d'allongement que d'autres groupes d'espèces en conditions d'humidité optimales. Le résultat de ce qui ne pourrait être qu'un simple phénomène d'étiollement est que la lumière pénètre plus profondément dans le tapis des sphaignes, que la chlorophylle est distribuée sur une plus grande proportion dans chaque plante (Overbeck & Happach 1957:340; Clymo 1970) et que la photosynthèse est donc également plus importante. Ainsi, proportionnellement à la taille des plantes respective de chaque espèce, *S.recurvum var. mucronatum* présente dans notre expérience à la fois le meilleur allongement et le plus fort gain de poids en présence d'une nappe d'eau élevée.

4. 3. FACTEURS ÉDAPHIQUES

Cette prééminence des facteurs biotiques et hydrologiques ne doit pas masquer les effets des propriétés physico-chimiques de la tourbe. Toutefois, cette influence ne s'exerce de manière significative que sur la croissance de *S.recurvum var. mucronatum*, et dans une moindre mesure sur celle de *S.magellanicum*, comme l'ont montré les résultats de l'analyse de variance et ceux de l'analyse multivariable (RDA). En outre, des différences de croissance significatives d'un type de tourbe à l'autre ne sont apparues qu'en condition de stress hydrologique, avec une nappe basse à -40 cm de profondeur.

La structure des peuplements est probablement en cause pour expliquer la plus grande sensibilité de *S.recurvum var. mucronatum*. Les tapis formés par *S.recurvum var. mucronatum* sont en effet plus lâches que ceux des autres espèces et l'interface entre les sphaignes vivantes et le substrat tourbeux est elle aussi différente. Les restes de *S.recurvum var. mucronatum* se décomposent par exemple plus rapidement que ceux de *S.magellanicum* (Lütt 1992:103). La décomposition serait également plus importante avec un abaissement du niveau de l'eau, ce qui ne serait pas le cas de *S.magellanicum*. Rappelons que nous avons nous-mêmes observé le plus de pertes de plantes par décomposition en cours de saison pour *S.recurvum var. mucronatum* sur nappe basse (voir "Résultats / Taux de récupération des plantes", en Annexe III). Lütt (1992:113) attribue cette différence à la structure plus lâche des peuplements de *S.recurvum var. mucronatum* qui forme des buttes moins élevées et moins convexes, avec comme corollaires une meilleure diffusion de la chaleur vers la profondeur et ainsi une stimulation accrue de l'activité microbienne. Par conséquent, en raison de leur plus grande résistance à la décomposition, les litières de *S.magellanicum* et de *S.fuscum* ont tendance à mieux isoler la couverture de sphaignes vivantes du substrat tourbeux que ce n'est le cas pour *S.recurvum var. mucronatum* (Boelter 1964 et 1965, in Andrus 1986:422). C'est précisément cette isolation qui permettrait à *S.fuscum* et à *S.magellanicum* de mieux s'affranchir en quelque sorte des contingences associées aux différents types de tourbes. De tels phénomènes ont été observés dans des successions naturelles (Bellamy & Rieley 1967; Karlin & Bliss 1984; Giller & Wheeler 1988:854-855) où des "îles à sphaignes", sous forme de buttes acides et oligotrophes, se sont développées sur des bas-marais minérotrophes. *S.magellanicum* ou *S.capillifolium* étaient arrivées à s'implanter sur un tapis de sphaignes colonisatrices et

plus tolérantes comme *S.squarrosus* qui leur fournissait une interface isolante appropriée.

Pour ce qui est de *S.recurvum* var. *mucronatum*, nous avons vu que seules quelques propriétés des tourbes exerçaient une influence plus ou moins marquée sur la croissance des sphaignes. Parmi les propriétés physiques, ce sont avant tout les textures organiques (proportions relatives des différentes tailles de particules) qui jouent un rôle, en particulier la proportion des particules moyennes (entre 50 et 200 μ m). Ce descripteur est en outre très étroitement corrélé avec deux propriétés chimiques qui traduisent un déséquilibre des proportions entre les principaux ions nutritifs (rapports Mg/Ca et K/Ca). Ces propriétés exercent en fait une influence avant tout négative sur la croissance des sphaignes, alors qu'à l'opposé, seule une forte teneur en C total paraît plus favorable.

4. 3. 1. Une situation très défavorable: les landes sèches

L'importance des textures organiques pour la caractérisation des tourbes n'est plus à démontrer (SSSA 1974; Lévesque & Diné 1982). Mais au-delà des critères taxinomiques, les textures organiques permettent aussi d'appréhender des propriétés fonctionnelles des tourbes, notamment en relation avec l'évolution de la matière organique lors de modifications importantes dues par exemple au drainage ou à l'extraction de tourbe (Gobat, Grosvernier & Matthey 1986, Buttler, Diné & Lévesque 1994).

Il est intéressant de relever que la strate superficielle des tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* est le seul échantillon à se placer dans la catégorie des tourbes fibriques à dominance de particules moyennes (Fm) selon les propositions de Gobat *et al.* (1991). Cette tourbe partage avec les tourbes agricoles, des valeurs élevées de densité et d'indice pyro par exemple, ainsi qu'un rapport C/N relativement bas, traduisant une plus ou moins forte minéralisation. Mais contrairement aux tourbes agricoles, elle ne présente quasiment pas de début d'agrégation. Or à porosité équivalente l'agrégation plus ou moins importante de la matière organique peut jouer un rôle prépondérant sur la circulation de l'eau. Les tourbes agricoles, soumises au labour périodique, et dont les taux de microagrégats sont nettement plus élevés que ceux des tourbes de la lande sèche, pourraient ainsi être un peu mieux structurées et par conséquent plus perméables (LATE 1992:28). En condition de sécheresse, avec une nappe maintenue en permanence à 40 cm de profondeur, une telle différence de perméabilité pourrait très bien exercer une action déterminante sur les sphaignes. Ainsi, le descripteur "microagrégats" dans l'analyse numérique est plutôt corrélé avec un bon accroissement en longueur des sphaignes, tout comme le taux de fibres (figure 59). A l'inverse, dans les tourbes de la lande sèche, à forte proportion de particules fines mais non structurées, les remontées capillaires pourraient bien être limitées (Clymo 1983:168-169).

Mais tout aussi importants apparaissent les déséquilibres ioniques des tourbes superficielles de la lande sèche. L'analyse numérique a révélé l'influence prépondérante des rapports Mg/Ca et K/Ca. Les tourbes de haut-marais intact sont très proches des propriétés de tourbes de haut-marais de Suède (Damman 1978:486) ou de Grande-Bretagne (Clymo 1983:194) par exemple, avec des teneurs plus élevées

en Ca et Mg (tableau 27). L'environnement géologique calcaire des tourbières du Jura n'est certainement pas étranger à ce fait (Glaser 1987, in Mitsch & Gosslink 1993:384). Cependant ces teneurs en Ca sont encore bien inférieures à celles mesurées par Francez (1990) dans un bas-marais à *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* du Massif Central, qui considère lui-même ses valeurs comme "faibles"! Or, les tourbes superficielles de la lande sèche à *Calluna vulgaris* sont justement caractérisées par une faible teneur en Ca, comparativement aux autres types de milieux.

Teneurs (mg·g ⁻¹)	Ca	Mg	K	Na	N
Damman 1978	1.2	0.5	0.8	0.5	5
Clymo 1983	1.0	0.6	0.4	0.3	-
Francez 1990	3.9-5.3	0.9-1.2	1-1.2		9-10.5
Haut-marais intact	2.7	1.0	0.5	0.5	5.7
Lande sèche	0.4	0.9	0.8	0.6	20.6
Raclée surface	3.3	0.3	0.1	0.1	14.1
Raclée profonde	6.4	0.4	0.1	0.2	8.9
Tourbe agricole	8.5	1.0	0.8	0.7	20.2

TABLEAU 27. COMPOSITION IONIQUE DES STRATES SUPERFICIELLES DE TOURBE EN COMPARAISON AVEC D'AUTRES SITES EN EUROPE

En tenant compte de la densité beaucoup plus élevée de ces tourbes de lande sèche (tableau 28), les déséquilibres dans la composition ionique sont encore plus flagrants. Ainsi, les faibles teneurs en Ca ne sont que peu compensées, comparativement aux tourbes de haut-marais intact. A l'inverse, les teneurs en Mg, K et Na sont à peu près aussi élevées que celle des tourbes mises en cultures.

Teneurs (mmol·dm ⁻³)	Ca	Mg	K	Na	N
Haut-marais intact	2.7	1.7	0.5	0.9	16.3
Lande sèche	2.3	8.5	4.7	6.0	338.5
Raclée surface	14.0	2.1	0.4	0.7	171.2
Raclée profonde	12.8	1.3	0.2	0.7	50.9
Tourbe agricole	48.9	9.4	4.7	7.0	331.9

TABLEAU 28. COMPOSITION IONIQUE DES STRATES SUPERFICIELLES DE TOURBE RAPPORTÉE À LA DENSITÉ APPARENTE

Bates & Brown (1974, in Brown 1982:423) ont relevé la toxicité potentielle de fortes concentrations de Mg. Mais une teneur élevée en Ca pourrait contrecarrer efficacement la toxicité du Mg. En ce qui concerne le Na, le mécanisme précis des effets toxiques de cet ion sur les mousses en général n'est pas bien connu, mais Evans & Sorger (1966, in Brown 1982:421) supposent qu'une absorption accrue de Na est accompagnée de pertes correspondantes en K qui affectent la structure tertiaire, et

par conséquent les fonctions, des protéines. Ainsi, Bates & Brown (1975, in Brown 1982:421) ont montré une diminution de photosynthèse, de synthèse de protéines et de concentrations en chlorophylle chez des mousses non côtières traitées avec des solutions artificielles d'eau de mer. A nouveau, la présence de Ca en suffisance a permis de limiter ces effets toxiques du Na. En ce sens, Mg apparaît par ailleurs nettement moins efficace que Ca. Touffet (1972) montre également que les cations bivalents sont absorbés préférentiellement aux monovalents.

Touffet (1971:299) tient quant à lui le Na comme principal agent toxique, à fortes concentrations, sur la croissance des sphaignes. Ce phénomène est encore renforcé lorsque le Na est administré en combinaison avec des nitrates qui favorisent la pénétration des ions de signes opposés. La toxicité du Na peut cependant être quelque peu limitée par le maintien d'un pH acide.

En résumé, plusieurs conditions semblent réunies pour que les tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, soumises à un drainage profond (de l'ordre de 80 à 100 cm) mais non travaillées pour les besoins de l'agriculture, s'avèrent particulièrement défavorables à la croissance des sphaignes. A leurs mauvaises propriétés texturales et microstructurales s'ajoutent en effet une toxicité potentielle du Na et du Mg, liée à une "carence" en Ca et favorisée par l'aération du sol et la minéralisation de l'azote sous forme de nitrates. Elles se distinguent ainsi des tourbes mises en culture, dont les très fortes teneurs en Ca "tamponnent" probablement les effets toxiques des autres ions, sans pour autant atteindre le seuil critique de $10 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ au-delà duquel Francez (1990) observe une disparition des sphaignes.

4. 3. 2. Un cas particulier: les tourbes mises en culture

Il faut encore relever à ce propos les résultats divergents de la croissance respective de *S. magellanicum* et de *S. recurvum* var. *mucronatum* sur les tourbes de milieux agricoles. *S. magellanicum* supporte en principe beaucoup moins bien que *S. recurvum* var. *mucronatum* une combinaison entre de fortes concentrations de Ca dans le milieu et un pH relativement élevé (Clymo 1973:859). Toutefois, ces observations sont valables pour un pH > 7, alors que le pH des tourbes de milieux agricoles dans notre travail ne dépasse pas 5.5. Par contre, dans ces conditions, Lütt (1992:149) relève le fait qu'un pH faiblement acide et une conductivité plus élevée (bien corrélée à la charge globale en ions du milieu) exercent une influence positive sur la croissance de *S. magellanicum* mais négative sur celle de *S. recurvum* var. *mucronatum*. Ses conclusions rejoignent les observations de Vitt & Slack (1984:1425) qui relèvent une plus grande sensibilité de *S. recurvum* var. *mucronatum*, par comparaison avec notamment *S. magellanicum* et *S. fuscum*, à la conductivité et aux teneurs du milieu en Ca, Mg et K le long d'un gradient buttes-gouilles.

4. 3. 3. Un cas surprenant en bien: les tourbes mises à nu pour la production horticole

Le carbone total est apparu à l'analyse numérique comme contribuant au mieux à la variance de la croissance des sphaignes. Cette influence est à mettre en relation avec le fait que c'est probablement la seule propriété qui distingue les strates superficielles

de la tourbe nue, raclée pour la production de tourbe horticole, des autres types de tourbes utilisés dans notre expérience. Le type "raclée surface" a en effet un ensemble de propriétés physico-chimiques relativement "moyennes". Ses teneurs en éléments nutritifs minéraux sont plutôt faibles, comparativement aux tourbes de haut-marais intact (tableau 28). Mais ces carences apparentes sont compensées par une densité sensiblement plus élevée. Ses propriétés physiques jouent certainement un rôle important pour une meilleure rétention et une meilleure restitution de l'eau par capillarité.

Autrement dit, c'est vraisemblablement bien plus cet ensemble de propriétés médianes qui permettent d'expliquer la très bonne croissance de *S.recurvum var. mucronatum* sur ce type de tourbe. L'ordre de grandeur des différences de C total entre les divers types de tourbes étudiés n'est à notre avis en tout les cas pas suffisamment conséquent pour être réellement interprétable. Il suffit pour s'en convaincre de considérer les strates profondes de ces mêmes tourbes nues, dont le % de C total est pourtant le deuxième plus élevé des 5 types de tourbes, et sur lesquelles la croissance des sphaignes est moyenne, comparable à celle mesurée sur tourbe de haut-marais intact.

5. Conclusions

Les espèces les mieux adaptées au stress hydrologique

Chaque espèce de sphaigne est capable, théoriquement, de se développer dans un spectre de microhabitats relativement variable et étendu, comme en témoignent les essais de transplantation de Clymo & Reddaway (1971). Et pourtant, malgré cette grande faculté d'adaptation, toutes les espèces ne se rencontrent pas dans tous les types de milieux.

Partant du même type d'expérimentations, Rydin (1986:1822) suggère à ce propos que la niche écologique effectivement réalisée sur le terrain pour chaque espèce de sphaignes s'avère en général plus restreinte que la niche fondamentale, laquelle recouvre l'ensemble des milieux potentiellement favorables. Vitt & Slack (1984:1429) considèrent par conséquent les sphaignes comme des êtres vivants préférant les situations aux conditions écologiques en équilibre, par opposition à d'autres organismes plus opportunistes et plus éclectiques quant à leurs exigences. Selon ces auteurs, les sphaignes occupent en effet, en conditions naturelles, des niches bien déterminées par le recoupement de leurs positions relatives le long de quatre gradients fondamentaux, à savoir: la hauteur au-dessus de la nappe d'eau, le pH, la conductivité et l'ombrage porté par la présence d'arbres. Mais qu'en est-il lorsque l'équilibre est rompu, lorsque les conditions écologiques du milieu sont totalement bouleversées par des interventions humaines toujours plus conséquentes, allant du drainage à l'exploitation de la tourbe et finalement à la "mise en valeur" sous forme de cultures?

Selon nos observations de terrain, la restauration de peuplements de sphaignes sur des surfaces ayant été raclées ou excavées pour l'extraction de tourbe est avant tout le fait de *S.recurvum* var. *mucronatum*. Il est admis que cette espèce, tout comme *S.cuspidatum* par exemple, joue un rôle prépondérant dans la recolonisation par atterrissement d'anciennes fosses d'exploitation de la tourbe où s'accumule de l'eau du haut-marais. Plusieurs auteurs témoignent en effet de la vitalité de croissance des sphaignes de la section *Cuspidata* en hydrosère secondaire, aussi bien dans le Jura français (Royer *et al.* 1978) qu'ailleurs en Europe (Green & Pearson 1968; Moore 1978, *in* Moore 1986; Bertram 1988; Jortay & Schumacker 1989; Lütt 1992).

Mais fort peu de travaux, sinon aucun, ne décrivent de successions secondaires faisant intervenir un processus de paludification où les sphaignes se développent dans des conditions de sécheresse plus ou moins prononcées. Or de telles situations sont loin d'être exceptionnelles dans le Jura suisse (Matthey 1996).

Parmi les deux séries évolutives terrestres mises en évidence par Matthey (1996) certaines stations, en particulier dans les stades initiaux de la recolonisation par les sphaignes, se sont avérées relativement sèches, avec des niveaux annuels moyens de la nappe d'eau inférieurs à 40 cm, voire l'absence d'une nappe d'eau libre permanente! Dans de telles conditions, on s'attendrait à rencontrer avant tout des espèces de la section *Acutifolia* comme *S.fuscum* ou *S.rubellum*.

Pourtant *S.fuscum* est un mauvais colonisateur. Il est intéressant de relever que c'est cette espèce, avec d'autres de la même section *Acutifolia* comme *S.rubellum* par exemple, qui forme encore des peuplements reliques sur les landes sèches à *Calluna vulgaris* drainées sur plusieurs décimètres de profondeur. Des buttes s'y maintiennent tant bien que mal, et il faut plutôt y voir une forme de résistance à des conditions extrêmement défavorables qu'une régénération d'un couvert muscinal dynamique. Mais dans des situations fortement perturbées, après une destruction totale du couvert muscinal, la recolonisation des milieux ne peut être le fait, dans les stades initiaux, que d'individus isolés (propagules). Or, nous l'avons vu plus haut, *S.fuscum* doit sa résistance avant tout à l'architecture particulière des peuplements très denses formés par cette espèce. Titus & Wagner (1984) ont bien montré comment, grâce à ses propriétés morphologiques, *S.fuscum* résout cet apparent paradoxe. La résistance à la dessiccation des espèces de la section *Acutifolia*, en terme de reviviscence, est en effet plutôt faible (Clymo 1973:861; Titus & Wagner 1984:1773). Enfin, *S.fuscum* est une espèce à croissance lente, en ce sens qu'elle n'est pas particulièrement apte à occuper rapidement un espace même dans une station où les conditions hydrologiques sont favorables (Rydin 1993a:420).

On peut en fait distinguer deux stratégies principales de survie dans des conditions hydrologiques défavorables (Wagner & Titus 1984:185):

- l'une basée sur la solidarité entre individus, qui consiste à ménager ses forces et à résister à la dessiccation en formant des peuplements denses, à l'exemple des *Cymbifolia* et des *Acutifolia*, à réduire au minimum les pertes d'eau pour maintenir le plus longtemps possible une activité photosynthétique
- l'autre, plus "va-t-en-guerre", qui consiste à profiter au maximum de conditions même très temporairement favorables pour croître, quitte à entrer dans une forme de latence en période défavorable, ou à repartir de zéro à la prochaine occasion comme on l'observe chez les *Cuspidata*.

Pour la recolonisation de milieux *a priori* peu ou pas favorables à la croissance des sphaignes, *S.recurvum* var. *mucronatum* présente en fait des propriétés bien adaptées (Clymo & Hayward 1982:235), même si elle est habituellement exclue des milieux les plus secs du marais. Les avantages de cette espèce tiennent aux caractéristiques suivantes:

- **une bonne tolérance face à la dessiccation**
- **une aptitude à réinitier rapidement une activité photosynthétique en profitant au mieux d'une amélioration, même très temporaire, des conditions hydrologiques**

Les résultats d'expériences portant sur la reviviscence des sphaignes après dessiccation ne permettent pas de tirer des conclusions générales quant aux avantages respectifs des espèces de gouilles ou de buttes (Rydin 1993b:168). Green (1968:49) montre une faible reprise de croissance de S.recurvum après déjà 6 jours de dessiccation à l'air. Mais Wagner & Titus (1984:185) observent chez S.recurvum var. mucronatum, par comparaison avec d'autres espèces, un meilleur taux de photosynthèse en relation avec un faible taux d'humidité. D'autre part, en comparant S.recurvum var. mucronatum et S.nemoreum, ils relèvent un meilleur bilan entre activité photosynthétique et

respiratoire pour *S. recurvum* var. *mucronatum*. Cette propriété confère à *S. recurvum* var. *mucronatum* une aptitude de reviviscence meilleure et plus rapide après une période de sécheresse, même prolongée. Peut-être est-ce dû plus à une résistance à la sécheresse qu'à une véritable dessiccation prononcée des tissus.

- **une croissance rapide, permettant de former au plus vite un tapis plus ou moins dense et de générer ainsi progressivement son propre microhabitat**
- **une capacité à croître horizontalement, d'où une meilleure occupation immédiate de l'espace et une plus grande surface utile pour la photosynthèse**

Les sphaignes de la section *Cuspidata* ont en général un taux de photosynthèse (Johansson & Linder 1980) et une production plus élevées que les autres (Overbeck & Haploch 1957; Clymo & Reddaway 1971). Elles bénéficient en outre d'un meilleur potentiel d'allongement par étiolement en période humide (Clymo 1973:854 et sqq.; Hayward & Clymo 1983:850 et sqq.; Brock & Bregman 1989:47) ce qui peut être un avantage concurrentiel par rapport à d'autres espèces. Les individus les plus petits d'un tapis de sphaignes ont en effet tendance à être plus souvent recouverts et ainsi éliminés par leurs voisins plus grands (Haig 1989, in Rydin 1993b:175).

Grâce à l'architecture plus lâche des peuplements de *S. recurvum* var. *mucronatum*, la chlorophylle est distribuée sur une plus grande profondeur chez cette espèce (Clymo 1970). Sa faculté à croître horizontalement (Brock & Bregman 1989:50; Haig 1989, in Rydin 1993b:174), comme c'est le cas chez d'autres espèces de gouilles (Boatman & Tomlinson 1977; Damman & Dowhan 1981; Rydin 1986) favorise encore cette plus grande distribution de la chlorophylle et lui permet également de coloniser plus rapidement un espace donné. Enfin, Andrus (1986:423) observe que des espèces de gouilles comme *S. cuspidatum* et *S. riparium* ont tendance à produire des pousses adventices à la base de leurs tiges plutôt que de former des fourches comme c'est le cas chez les espèces de buttes. Ce mode de reproduction végétative peut être mieux adapté à la recolonisation de milieux asséchés.

La croissance rapide, un taux d'accroissement de population élevé dès que les conditions sont favorables, une production élevée, une grande "mobilité" des diaspores permettant de coloniser de nouveaux milieux, une certaine résistance à des conditions climatiques variables et imprévisibles sont autant de propriétés qui caractérisent *S. recurvum* var. *mucronatum*, lorsque cette espèce colonise des milieux vierges. Par analogie avec d'autres plantes, *S. recurvum* var. *mucronatum* présente ainsi plusieurs des caractéristiques d'une espèce rudérale à stratégie "r", conformément aux critères retenus par Pianka (1970, in Dajoz 1985). Plus qu'une stratégie, il s'agit plutôt d'une tactique, procédant par ajustements successifs dans la mesure où ce processus "est plus analogue aux réactions d'un bataillon de fantassins qu'aux cogitations d'un généralissime" (Godron 1984). Andrus (1986:423) parle d'espèces "opportunistes" par opposition aux espèces de buttes plus "conservatrices". Heikkilä & Lindholm (1988) parlent également d'espèces à caractère rudéral à propos de *S. molle* et de *S. tenellum*, deux espèces pionnières de gouilles sur tourbe nue. L'intérêt de *S. recurvum* var. *mucronatum* réside dans le fait que cette espèce ne suit en fait que temporairement une tactique à sélection "r", à savoir tant qu'elle n'arrive pas à s'affranchir des conditions extrêmes en situation pionnière. A partir du moment où

elle réussit à former un peuplement plus stable, on peut admettre que sa tactique glisse progressivement vers une sélection de type "K" caractérisant des écosystèmes matures.

S.recurvum var. *mucronatum* initie ainsi une succession secondaire qui peut mener progressivement à la restauration de groupements végétaux proches de ceux du haut-marais primaire. Ce rôle de "préparation" du milieu a également été mis en évidence par Moore (1986), ou encore par Giller & Wheeler (1988) lesquels observent que l'installation de *S.recurvum* var. *mucronatum* est un préalable indispensable à l'apparition d'autres espèces, plus caractéristiques d'un écosystème mature, comme *S.magellanicum* ou *S.rubellum*. Le passage de tacticiens "r" à des tacticiens "K" en fonction des successions écologiques est un phénomène bien décrit par Blondel (1976), à propos de populations d'oiseaux par exemple, ou encore par Lachaise (1979, in Dajoz 1985) chez certaines espèces de Drosophilidés de la savane de Côte d'Ivoire. De telles modulations des tactiques démographiques constituent un avantage indiscutable pour une espèce colonisatrice de milieux instables.

Mais plus qu'à la description des successions de restauration elles-mêmes, c'est aux stades initiaux de celles-ci que nous nous sommes intéressés dans le but de cerner les facteurs-clés qui en quelque sorte "déclenchent" le phénomène de restauration. Or dans ces stades initiaux, *S.recurvum* var. *mucronatum* bénéficie souvent d'un appui non négligeable grâce au commensalisme avec d'autres espèces. Ce commensalisme lui permet, au moins temporairement, d'étendre la niche écologique effectivement réalisée au-delà de la niche fondamentale de l'espèce. Rydin (1985:378) expose un exemple de commensalisme où *S.balticum* profite d'un apport d'eau latéral par *S.fuscum* pour se hisser plus haut au-dessus de la nappe d'eau que ne le lui permettrait ses propres capacités. Lütt (1992:159) fait les mêmes observations à propos de *S.recurvum* var. *mucronatum* croissant dans un tapis de *S.magellanicum*. Et d'autres exemples du même type sont répertoriés par Rydin (1993b:170) pour *S.recurvum* var. *mucronatum* dans un gazon à *S.nemoreum* (Titus & Wagner 1984), *S.tenellum* dans un peuplement mixte de *S.rubellum*/*S.balticum* (Heikkilä & Löytönen 1987) et *S.papillosum* dans un gazon à *S.magellanicum* (Li et al. 1992).

Selon nos propres observations dans le Jura suisse, le commensalisme peut aussi s'exercer en relation avec d'autres mousses que des sphaignes, voire avec des plantes supérieures. Un tel phénomène peut même jouer un rôle fondamental pour la reconquête de sites tourbeux perturbés d'où les sphaignes ont été éliminées par l'exploitation de la tourbe. Une hypothèse semblable a déjà été formulée par Overbeck & Happach (1957:344) qui attribuaient à la protection offerte par *Calluna vulgaris* contre une évaporation excessive le fait que *S.recurvum* se développe aussi bien qu'ailleurs malgré une nappe d'eau relativement plus profonde.

- Ainsi, le microclimat favoriserait la recolonisation et la croissance de *S.recurvum* var. *mucronatum* dans des situations hydrologiquement très défavorables.

Ces réflexions nous ont amenés à évaluer le rôle joué par cette forme de commensalisme dans la restauration de groupements à sphaignes dans des sites perturbés. Conformément aux conclusions de la présente expérience, nous avons retenu *S.recurvum* var. *mucronatum* pour poursuivre notre étude.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DU MICROCLIMAT SUR LA RÉAPPARITION DE SPHAIGNES DANS DES MILIEUX PERTURBÉS

Résumé

- 1) *La croissance (biomasse, allongement, production) des sphaignes a été testée sur le même le dispositif que décrit précédemment soit 5 types de tourbes (haut-marais intact, lande sèche, strate superficielle et strate profonde d'une tourbe raclée pour la production horticole et tourbe mise en culture) et deux niveaux de nappe d'eau (-3 et 40 cm).*
- 2) *Les tests ont porté sur trois types de microclimats à savoir: une couverture du pot de culture au moyen d'un film plastique perforé pour créer un "effet de serre" (humidité relative proche de la saturation permanente); un ombrage réalisé au moyen d'un textile à grosses mailles (protection contre une trop forte insolation); une absence de protection en guise de témoin (forte insolation, pas de limitation de l'évapotranspiration). Chaque microclimat a été combiné factoriellement avec les cinq types de tourbes et les deux niveaux de nappe. Une seule espèce de sphaigne a été réimplantée (*Sphagnum recurvum* var. *mucronatum*) afin de ne pas introduire une variable supplémentaire dans le dispositif expérimental. 6 individus ont été implantés dans chaque pot soit un total de 540. Un tel échantillonnage a permis une analyse de variance qui a révélé le caractère très représentatif et statistiquement valide des résultats.*
- 3) *Des différences de croissance très importantes ont pu être mises en évidence en fonction des conditions microclimatiques, en particulier dans les cas où la nappe était basse. Dans les situations où la nappe était maintenue proche de la surface les différences d'un type de tourbe à l'autre ont été nivelées.*
- 5) *Les mêmes propriétés des tourbes que mentionnées à propos de l'expérience 2, à savoir par exemple la capacité de rétention en eau ou la porosité pourraient avoir joué un rôle déterminant en combinaison avec le type de microclimat.*
- 6) *Ces résultats suggèrent que lorsqu'une nappe d'eau permanente fait défaut, les conditions microclimatiques peuvent contribuer de manière prépondérante à assurer le succès d'une réimplantation de sphaignes. Confrontés aux observations écologiques de terrain, ils apportent en tous les cas une confirmation expérimentale des hypothèses émises en début de travail.*

1. INTRODUCTION

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que la présence de l'eau plus ou moins proche de la surface conditionne fortement la croissance des sphaignes, et que son influence s'exerce de manière différente selon les espèces considérées. En fonction de ses propriétés physiques, la tourbe peut en outre également influencer sur la croissance des sphaignes en favorisant ou au contraire en limitant la circulation de l'eau.

Or, sur le terrain, dans des situations apparemment très défavorables du point de vue des conditions hydriques (drainage profond), des sphaignes sont réapparues après l'abandon des exploitations de tourbe. Comme nous l'avons démontré au Livre Deuxième, ces sphaignes se sont, dans la plupart des cas, réimplantées à partir de diaspores en provenance de milieux réservoirs avoisinants et n'ont pas régénéré sur place, l'exploitation de la tourbe ayant en général atteint de trop grandes profondeurs.

A la faveur de quel(s) facteur(s) ont-elles eu la faculté de se réimplanter et de se développer dans des milieux *a priori* hostiles? Comment une espèce aussi hygrophile que *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* peut-elle jouer un rôle pionnier dans des stations de faciès pionniers arides où la nappe reste en permanence au-dessous de 40 cm de profondeur (Matthey 1996)?

Dans nos hypothèses de travail, nous avons émis l'idée, en observant sur le terrain différentes situations après abandon de l'exploitation de la tourbe, que les sphaignes pouvaient, dans certains cas, profiter de conditions microclimatiques particulières grâce à d'autres plantes. Parmi ces dernières, deux plantes jouent un rôle important en tant que pionnières recolonisatrices de surfaces de tourbe nue (Wein 1973, Wein & MacLean 1973, Collins 1976, Bowden 1991), à savoir *Polytrichum alpestre* (figure 60) et *Eriophorum vaginatum* (figure 61). La description de séries évolutives, où ces plantes jouent un rôle fondamental, a fait l'objet d'une étude parallèle à la nôtre (Matthey 1996). La figure 62 (extraite de Grosvernier *et al.* 1995) illustre de manière succincte l'évolution d'une surface de tourbe nue en fonction de la recolonisation soit par *E.vaginatum* soit par *P.alpestre*. La réapparition progressive des sphaignes jusqu'à la formation d'un tapis continu menant à une nouvelle édification de tourbe constitue l'élément essentiel de ces séries évolutives.

En observant bien, notamment dans le cas de la série à *E.vaginatum*, l'emplacement précis où les sphaignes font leur réapparition, on se rend compte que les premiers coussinets de sphaignes se forment sous le couvert de la couronne de litière d'*E.vaginatum*. Là, dans cette minuscule "cavité" règnent, comme le démontre des mesures effectuées *in situ* (figure 63, extraite de Grosvernier *et al.* 1995), des conditions microclimatiques particulières: les fluctuations de température y sont fortement atténuées et l'humidité relative de l'air y est nettement plus élevée!



FIGURE 60. RÉIMPLANTATION DE SPHAIGNES DANS LES PELPLEMENTS DE POLYTRICHUM ALPESTRE.



FIGURE 61. VUE EN COUPE DU MICROHABITAT FAVORABLE À LA RÉIMPLANTATION DE SPHAIGNES SOUS LE COUVERT DU FEUILLAGE D'ERIOPHORUM VAGINATUM

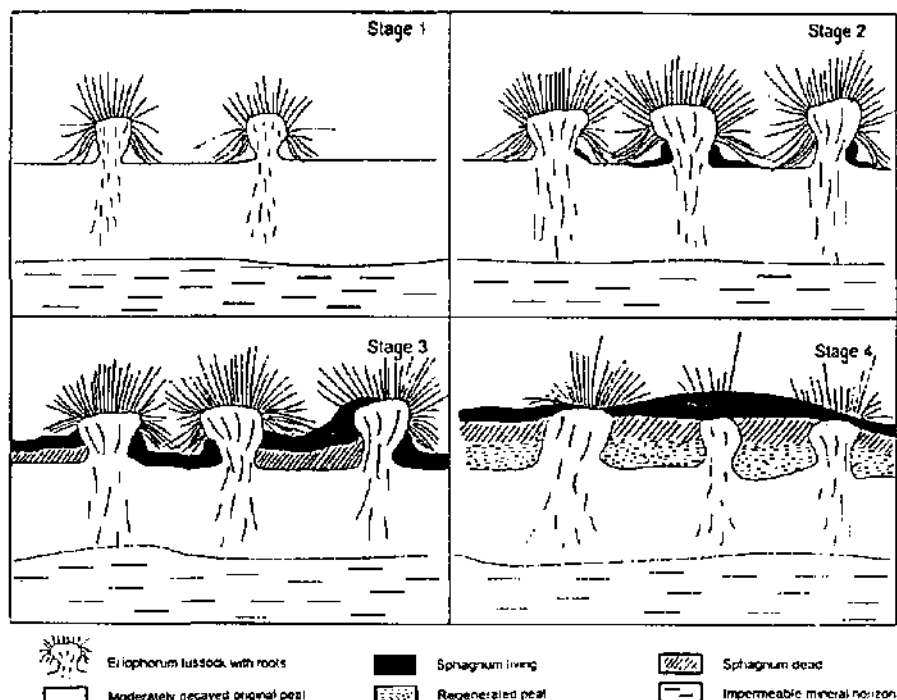


FIGURE 62. SUCCESSION DE RECOLONISATION SPONTANÉE DE LA TOURBE NUE AVEC *ERIOPHORUM VAGINATUM* (SELDN GROSVERNIER ET AL. 1995)

	Bare peat	with <i>Sphagnum fallax</i>	Protected cavity without
Temp. at -1 cm (max)	35.9°C	26.5°C	19.7°C
(ave)	23.9°C	16.2°C	15.4°C
Moist. at +2 cm (ave)	72.2%	84.5%	85.8%
Evaporative losses from Piche atmometers (ml/h)	0.49	0.16	0.18
<i>Sphagnum</i> growth (mm/plant)	0	32	0
productivity (g/m ² /year)	0	>114	0

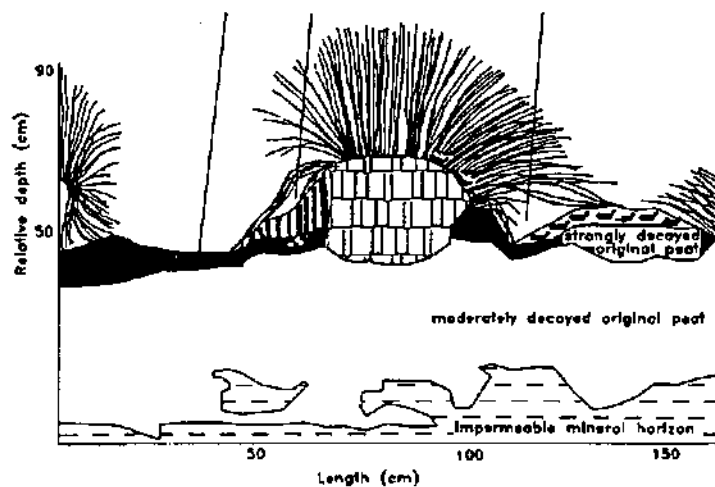


FIGURE 63. CLIMAT DE DIVERS MICROHABITATS AUTOUR ET SOUS UN TOURADON D'*ERIOPHORUM VAGINATUM* (SELDN GROSVERNIER ET AL. 1995)

Or ce sont précisément les très fortes fluctuations thermiques et hygrométriques qui selon Wicky (1988) empêchent la réapparition des sphaignes sur les surfaces de tourbe nue (trop forte évapotranspiration, forte minéralisation de la tourbe). Et effectivement, les coussinets de sphaignes apparus à l'abri de *E.vaginatum* ne se rejoignent peu à peu pour former un tapis continu que lorsque les touradons de *E.vaginatum* sont suffisamment proches les uns des autres pour que leurs feuilles s'entrecroisent et atténuent ainsi les écarts microclimatiques également dans l'espace entre les touradons.

De la même manière, mais à une échelle plus petite, *P.alpestre*, à partir d'une certaine densité de peuplement, peut jouer un rôle modérateur sur le microclimat au sol et permettre dès lors une réapparition de pieds isolés de sphaignes. Une telle évolution peut s'étendre sur plusieurs décennies avant même que la première sphaigne n'apparaissent (Matthey 1996). Mais la nature bénéficie de cet avantage sur nous qu'elle a le temps!

Ce sont ces considérations qui nous ont amenés à concevoir une expérience pour évaluer les effets du microclimat (à l'échelle de l'environnement immédiat de la sphaigne) sur les potentialités de réimplantation et de croissance des sphaignes en milieux pionniers secs. Mais dans cette nouvelle expérience, nous avons tenu à travailler dans des conditions aussi proches que possible de la réalité du terrain. C'est pourquoi nous avons utilisé des pieds isolés de sphaignes et non plus avec des tapis entiers, comme lors de la première expérience (Chapitre III), afin de simuler au mieux les conditions dans lesquelles une sphaigne doit tenter de se réimplanter dans un milieu hostile. Ce contact direct entre les sphaignes et la tourbe ne permettait plus d'avoir le matelas de litière auquel nous avons attribué, dans l'expérience précédente, un effet tampon face aux propriétés physico-chimiques des différents types de tourbes utilisés. Nous nous attendions par conséquent à observer en plus de celle du microclimat, une influence sur la croissance des sphaignes de certaines propriétés physico-chimiques des tourbes, voire un effet croisé entre propriétés physiques (taille et distribution des pores, capacité de rétention en eau) et niveau de la nappe d'eau.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour cette deuxième expérience en serre nous avons repris intégralement le dispositif mis en place lors de la première année, à savoir les six blocs de 15 pots avec 2 niveaux de nappes (-3 cm et -40 cm) et 5 types de tourbes.

L'expérience a duré de mai à août 1991. Conformément à nos observations de 1990, la prolongation de l'expérience au-delà du mois d'août nous aurait fait prendre le risque de voir la base des tiges des sphaignes se décomposer. Cela était particulièrement vrai pour *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* en septembre 1990 et nous avait amené à rejeter bon nombre de plantes (voir Annexe III). Malgré leur bonne croissance, ces plantes avaient en effet une tige dont la base était trop décomposée pour permettre encore un calcul du poids du capitulum d'origine (voir méthode de la correction du capitulum, Chapitre I). Ainsi, en août 1991, 522 plantes sur les 540 implantées en mai ont pu être récupérées, soit 97%.

2. 1. CHOIX DE L'ESPÈCE ET IMPLANTATION DES SPHAIGNES SUR LA TOURBE DES POTS

CHOIX DE L'ESPÈCE

Nous avons discuté en détail au Chapitre III des avantages compétitifs de *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* lors de la recolonisation de milieux tourbeux nus et de son rôle de préparation du terrain pour la réimplantation d'autres espèces plus strictement ombrotrophes. C'est donc sur cette espèce pionnière que notre choix s'est tout naturellement porté pour mener cette nouvelle expérience.

RÉGRESSION TIGE - CAPITULUM

Partant de l'idée que nous allions simuler au mieux les conditions de terrain, nous avons volontairement coupé les sphaignes à 3 cm au lieu de 5 cm comme le voudrait la méthode de la correction du capitulum. Sur le terrain en effet, la plupart des sphaignes qui colonisent des surfaces de tourbe nue sont en général très petites, les rameaux des capitula entrant souvent en contact direct avec le sol.

La régression linéaire entre le poids de la tige dénudée et celui du capitulum (figure 64) s'étant avérée excellente même avec seulement 2 cm de tige, rien ne s'opposait par conséquent à ce que nous procédions de la sorte.

DISPOSITION DES PLANTES DANS LES POTS

Désireux de tester la capacité des sphaignes à résister aux conditions microclimatiques hostiles de la tourbe nue, 6 sphaignes par pot ont été repiquées à même la tourbe (la base de leur tige étant enfoncée d'environ 1 cm dans un petit trou creusé dans la tourbe à l'aide d'un plantoir). Ces 6 plantes étaient distantes les unes des autres d'environ 2 cm et se trouvaient également à 2 cm au moins du bord du pot afin d'éviter tout "effet de bord".

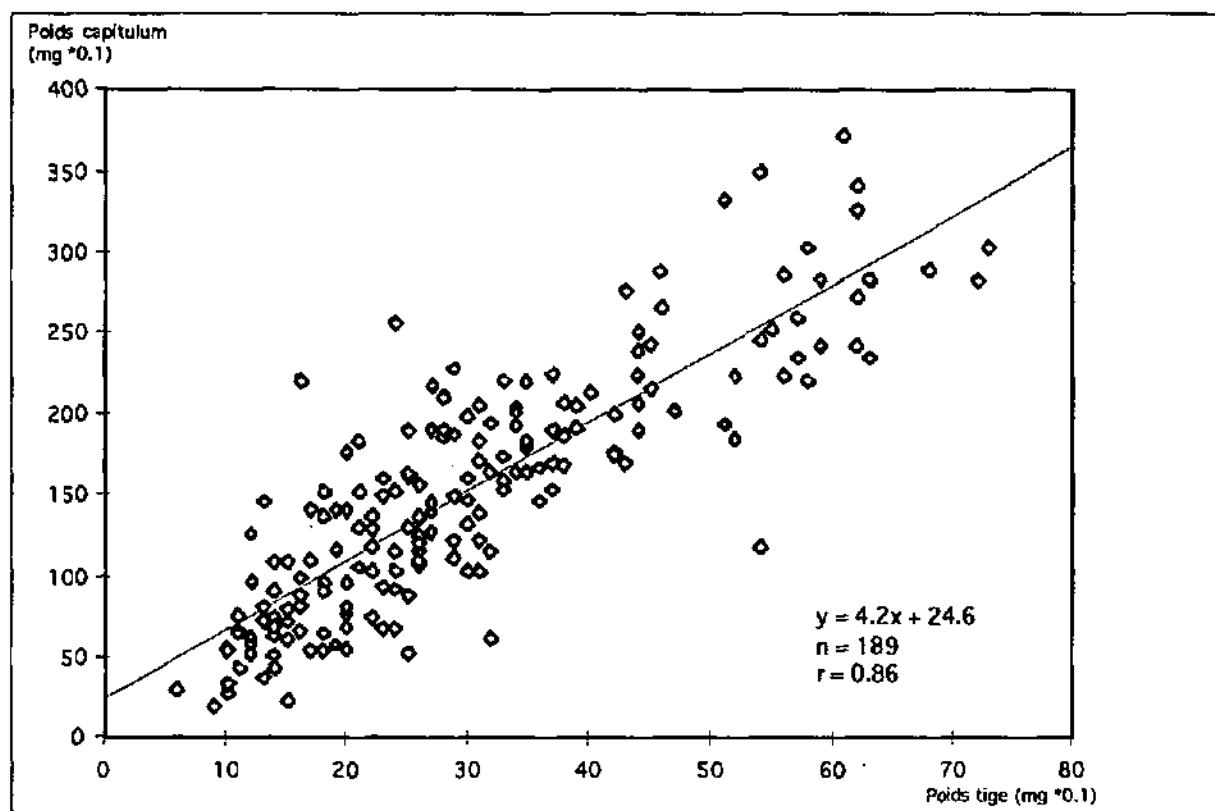


FIGURE 64. RELATION LINÉAIRE ENTRE POIDS DE LA TIGE ET POIDS DU CAPITULUM POUR UN CHOIX DE PLANTES DE DIFFÉRENTES TAILLES EN DÉBUT DE SAISON 1991

2. 2. CLIMAT AMBIANT DE LA SERRE

Le climat de la serre a été contrôlé en permanence à l'aide d'un thermo-hygrographe installé dans un cabanon ombragé et aéré à environ 1 m de hauteur (voir Chapitre I). Les valeurs moyennes de température et d'humidité relative ont été calculées sur la base des enregistrements du thermo-hygrographe à l'aide des équations proposées par l'Institut Suisse de Météorologie afin de garantir la comparaison avec les données fournies par cet institut pour le site de terrain dans la vallée de la Brévine. Les équations sont les suivantes:

Température moyenne journalière : $T_m = n - k(n - \text{Min})$

où n = moyenne arithmétique des 3 relevés de 7h³⁰, 13h³⁰ et 19h³⁰

k = facteur variant légèrement selon le mois et la localisation de la station de mesure (pour le Jura et Neuchâtel: k juin = 0.20, k juillet = 0.19, k août = 0.18)

Min = minimum de la température enregistré entre l'observation du soir précédent et celle du soir-même

Humidité de l'air moyenne journalière : $U_m = n - c (n - \text{Midi})$

où n = moyenne arithmétique des 3 relevés de 7h³⁰, 13h³⁰ et 19h³⁰

c = facteur variant légèrement selon le mois et la localisation de la station de mesure (pour le Jura et Neuchâtel: k juin = -0.40, k juillet = -0.40, k août = -0.30)

Midi = valeur méridienne relevée à l'observation de 13h³⁰

2. 3. MICROCLIMATS

2. 3. 1. DÉFINITION DES TROIS SITUATIONS MICROCLIMATIQUES CRÉÉES

Suite aux observations de terrain (sphaignes cachées sous le couvert des feuilles d'*Eriophorum vaginatum*, dans une niche ombragée et humide), nous avons simulé, tout en cherchant à les amplifier quelque peu, trois situations à microclimat différent, à savoir:

- par analogie aux conditions microclimatiques qui règnent sur une surface de tourbe nue : une situation à découvert, sans protection contre l'insolation ni l'évaporation, correspondant au climat ambiant de la serre et comparable, en terme de lumière incidente (environ 50%), aux conditions du *Pino mugo* -*Sphagnetum* décrit par Neuhäusl (1975:75)
- par analogie à l'ombrage de la canopée des herbacées, comme *Eriophorum vaginatum*, : une situation ombragée, mais aérée, créée en surface du pot de culture à l'aide d'un treillis textile à fils entremêlés noirs et verts de 1 mm de diamètre et à maille de 3 mm sur 1 mm, ne laissant filtrer approximativement que 20% de lumière incidente
- par analogie à l'ombrage de la canopée et aux conditions d'humidité élevée qui règnent sous le couvert de la litière d'*Eriophorum vaginatum* (voir figure 63), au pied du touradon: une situation peu ombragée (40% de lumière incidente, comparativement à 50% dans la serre) mais à forte humidité ambiante, créée en surface du pot de culture à l'aide d'une feuille de plastique verte translucide, perforée d'ouvertures circulaires de 1 cm de diamètre et disposées sur une maille de 5 cm

La disposition des pots en fonction des combinaisons de facteurs (figure 65) a été exposée en détail au Chapitre I.

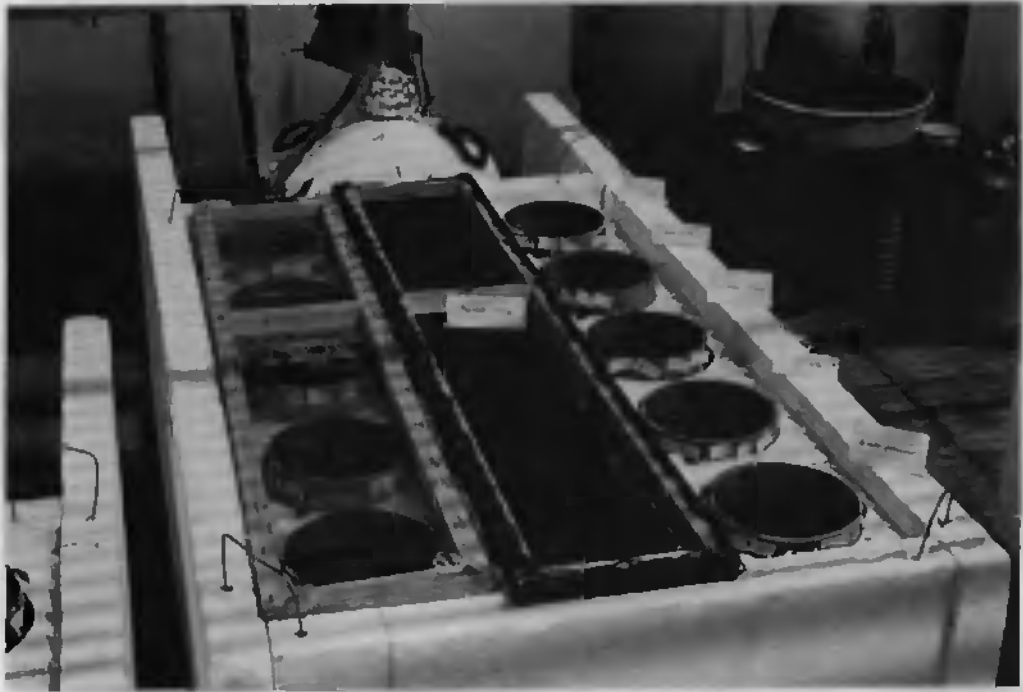


FIGURE 65.
DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL AVEC TROIS MICROCLIMATS EN SURFACE DES POTS
("PLASTIQUE" À GAUCHE, "OMBRAGE" AU CENTRE ET "ADÉCOUVERT" À DROITE).

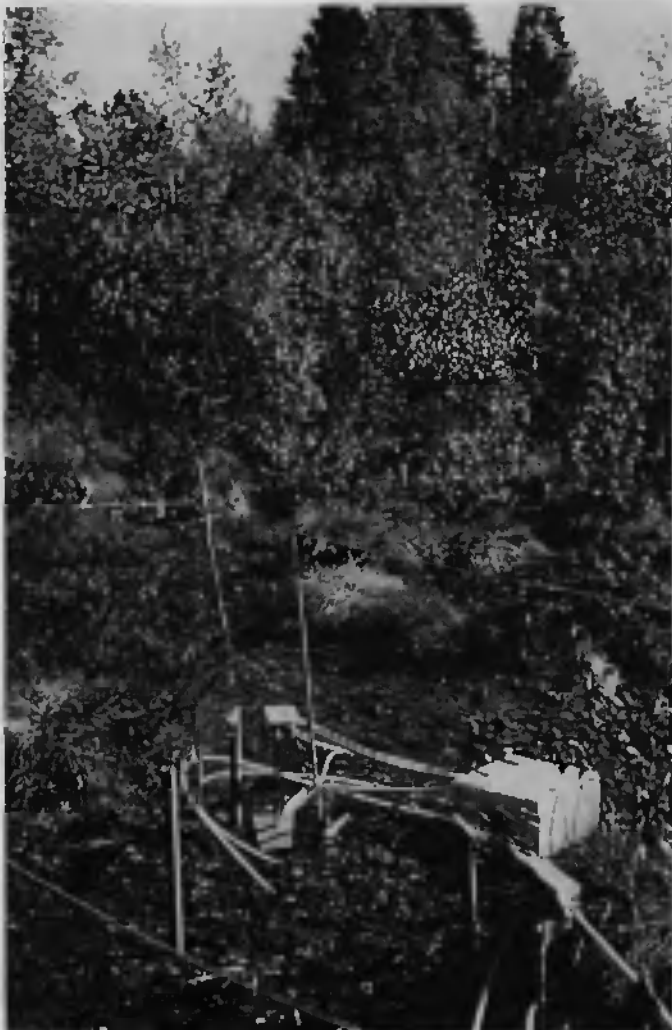


FIGURE 66. MESURES MICROCLIMATIQUES SUR
TOURBE NUE SUR LE TERRAIN.



FIGURE 67. EVAPORIMÈTRE DE PICHE.

2. 3. 2. MESURES POUR LA CARACTÉRISATION DES MICROCLIMATS

A cause de la trop petite taille des pots de culture, il ne nous a pas été possible d'effectuer des mesures de température et d'humidité relative durant l'expérience en été 1991. L'installation des sondes de mesure aurait en effet trop perturbé les quelques sphaignes isolées implantées à même la tourbe. Le cloisonnement du haut des pots en deux parties à l'aide d'une paroi de Plexiglas ne faisait que renforcer encore ces difficultés. C'est pourquoi nous avons réinstallé en été 1992 une série de huit pots de culture, comprenant deux carottes de tourbe pour chacun des quatre milieux de référence, à savoir, le haut-marais intact, la lande sèche à *Calluna vulgaris*, la tourbe nue raclée pour la production horticole et la prairie agricole. Pour des raisons de temps et de matériel à disposition, nous avons renoncé aux strates profondes de la tourbe nue raclée pour la production horticole. Pour chaque type de tourbe, un pot était installé avec une nappe haute (-1 cm) et un second avec une nappe basse (-40 cm).

Au début du mois d'août 1992, nous avons ainsi procédé durant une semaine à des mesures précises de température et d'humidité en surface de chaque pot de culture par tranche de 24h, à l'aide de sondes thermistors et de sonde de mesures de l'humidité de l'air couplées à deux enregistreurs automatiques de type Squirrel-GRANT (figure 66). Chaque période de 24h était consacrée aux mesures microclimatiques de 4 pots, un par type de tourbe, tous avec le même niveau de nappe et le même microclimat recréé comme en 1991. Les valeurs de température et d'humidité ont été enregistrées toutes les 5 minutes et les moyennes ont été calculées directement à partir de ces données.

En parallèle aux sondes, un évaporimètre Piche (figure 67) a été installé dans chaque pot pour estimer un volume relatif d'eau évaporé par tranche de 24h. De même, un évaporimètre a fonctionné en permanence à côté de la cabane abritant le thermohygrographe pour fournir une mesure de l'évaporation dans la serre.

2. 4. MINÉRALOMASSE DES SPHAIGNES

La minéralomasse des sphaignes en fin d'expérience, ainsi que pour un certain nombre d'échantillons de terrain en guise de témoins de référence a été effectuée selon le même procédé analytique que celui décrit pour les tourbes (Chapitre II).

Le petit nombre de plantes à disposition a toutefois nécessité de regrouper toutes les sphaignes des trois répétitions d'un même traitement, afin d'obtenir une masse de matière sèche suffisante pour les besoins des analyses chimiques.

2. 5. ANALYSES NUMÉRIQUES

Les résultats ont fait l'objet d'une analyse de variance selon la procédure GLM (General Linear Models) du programme SAS (1988) exposée au Chapitre I. Les données ont ensuite été soumises à une série d'analyses canoniques de redondance

(RDA), à l'aide du programme CANOCO (ter Braak, 1987, 1988 & 1990). Les détails méthodologiques ont été exposés au Chapitre I, nous n'y reviendrons donc pas dans le présent chapitre.

Les analyses canoniques ont porté sur la croissance moyenne des sphaignes par pot de culture (maximum 6 plantes par pot pour le calcul de la moyenne). Chaque combinaison entre microclimat, niveau de nappe et type de tourbe était représentée dans l'analyse par trois répétitions. Les analyses portaient par conséquent sur les 90 pots du dispositif expérimental.

3. RÉSULTATS

3. 1. CLIMAT

3. 1. 1. CLIMAT DE LA SERRE

Dans la mesure où notre expérience a été menée en serre, et qui plus est à Neuchâtel à une altitude (environ 450 m) bien inférieure à celle où l'on rencontre des hauts-marais dans le Jura, il nous fallait tenir compte non seulement du microclimat créé artificiellement au-dessus de chaque pot, mais aussi du climat ambiant de la serre.

Quelques valeurs mensuelles moyennes d'humidité relative de l'air de la Brévine, à 1'000 m d'altitude dans le Haut-Jura (source: Institut Suisse de Météorologie), sont reportées au tableau 29a et peuvent être comparées avec celles de la figure 68 qui présentent les mesures de température et d'humidité relative effectuée dans la serre à Neuchâtel au début du mois d'août 1992. Il s'agit là d'une semaine quelque peu plus chaude et ensoleillée que la moyenne, mais elle nous servira plus loin de référence pour l'analyse des microclimats. La courbe de fluctuation de l'humidité relative de l'air dans la serre reste cependant bien représentative des conditions créées par l'humidification artificielle à heures fixes dès la fin de la journée et durant la nuit. Les moyennes journalières qui sont reportées sur le graphique de la figure 68 sont quelque peu plus élevées que celles de la Brévine. Par contre, les valeurs du début de l'après-midi sont tout à fait comparables à celles du terrain, oscillant entre 40 et 60%.

a)		Humidité relative (%) moyenne						
		à 7h30	13h30	19h30	Moyenne			
Juin	La Brévine	87	58	68	75			
Juillet	La Brévine	87	53	68	74			
Août	La Brévine	91	42	60	69			
b)		Température (°C) moyenne						
		à 7h30	13h30	19h30	Min moyen	Moyenne	Min	Max
Juin	Serre	16	20	22	15	19	11	31
	La Brévine	9	15	13	6	11	-2	24
Juillet	Serre	24	30	31	24	27	17	40
	La Brévine	14	22	18	8	16	0	28
Août	Serre	19	27	27	19	23	16	30
	La Brévine	10	23	17	6	15	-2	30

TABLEAU 29. DONNÉES CLIMATIQUES COMPARATIVES ENTRE LE HAUT-JURA ET LA SERRE À NEUCHÂTEL ENTRE JUIN ET AOÛT 1991.

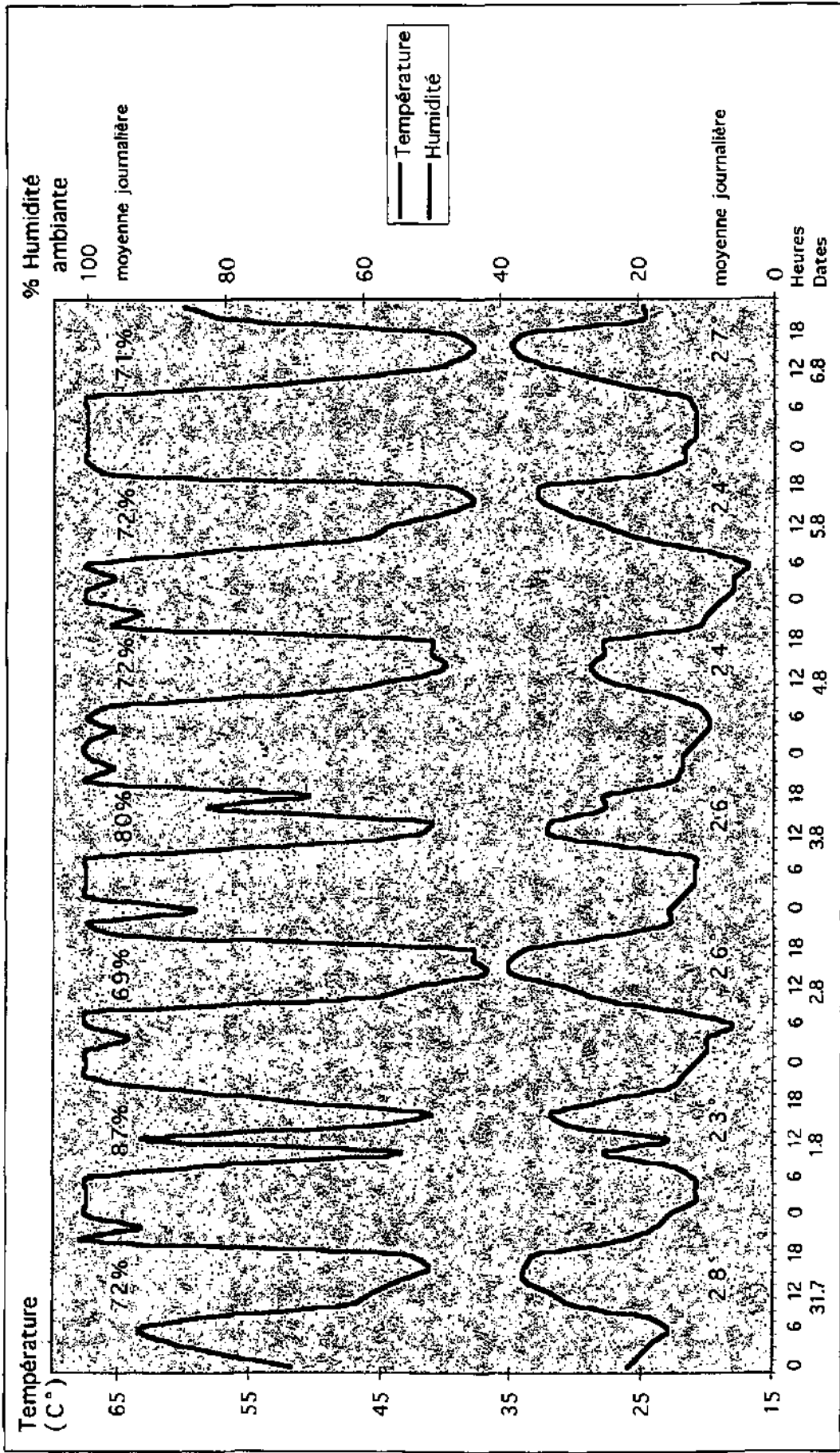


FIGURE 68. TEMPÉRATURE ET HUMIDITÉ RELATIVE DANS LA SERRE DURANT UNE SEMAINE DU MARDI 18 D'AOÛT 1992

Le tableau 29b présente une comparaison des températures mensuelles moyennes de la station météorologique de la Brévine avec celles, calculées de la même manière, à partir de nos propres mesures dans la serre à Neuchâtel.

Il apparaît clairement que la température moyenne dans la serre est plus élevée que dans les conditions de terrain du Haut-Jura, les écarts oscillant même entre 8 et 11°C! Si l'on considère les températures aux trois heures de référence, soit à 7h³⁰, 13h³⁰ et 19h³⁰, on se rend compte que c'est en fait non pas en journée mais bien plutôt le soir et durant la nuit que les écarts sont les plus marqués. En effet, dans la serre, la température n'est jamais descendue en-dessous de 11°C en juin, respectivement 16°C et 15°C en juillet et août, alors qu'elle a atteint 0°C, voire -2°C à la Brévine durant la même période.

Bien que beaucoup plus chaudes que dans le Haut-Jura, ces conditions de température n'en restent pas moins relativement réalistes par rapport au maintien d'une végétation de haut-marais. Elles ne sont pas si éloignées de celles qui prévalent sur le Plateau suisse. Dans une tourbière comme celle du Chlepfibeerimoos (SO) par exemple, à environ 430 m d'altitude, la végétation dominante de marais de transition à sphaignes minérotrophes est actuellement progressivement remplacée par un *Sphagnion magellanici* au cortège floristique caractéristique.

3. 1. 2. MICROCLIMAT DES POTS

EVAPORATION QUOTIDIENNE MOYENNE

Des valeurs quotidiennes moyennes d'évaporation ont été calculées sur la base des valeurs quotidiennes fournies par les évaporimètres Piche durant une semaine de mesure, en regroupant toutes les situations d'un même microclimat, indépendamment de la hauteur de la nappe d'eau dans le pot ou du type de tourbe. Les différences liées soit au type de tourbe, soit à la nappe, sont en effet difficilement interprétables (voir Annexe IV), et nous manquons au demeurant d'un nombre de mesures suffisantes pour effectuer des comparaisons valables.

Afin d'éviter les différences liées aux variations de températures journalières moyennes, les mesures n'ayant pas pu être effectuées simultanément sur tous les traitements, les moyennes sont en outre exprimées en pourcentage de l'évaporation quotidienne moyenne mesurée dans la serre. Les résultats sont représentés dans le graphique de la figure 69.

A microclimat découvert, donc sans protection particulière, on constate néanmoins une certaine réduction de l'évaporation par rapport à la serre (60-70%). L'enceinte protégée du haut du pot de culture, avec son rebord de 5 cm de hauteur, et la proximité de la tourbe semble contribuer à limiter un peu l'évaporation.

Avec l'ombrage, la réduction de l'évaporation est un peu plus sensible (environ 50%), mais pas très différente de celle à microclimat découvert.

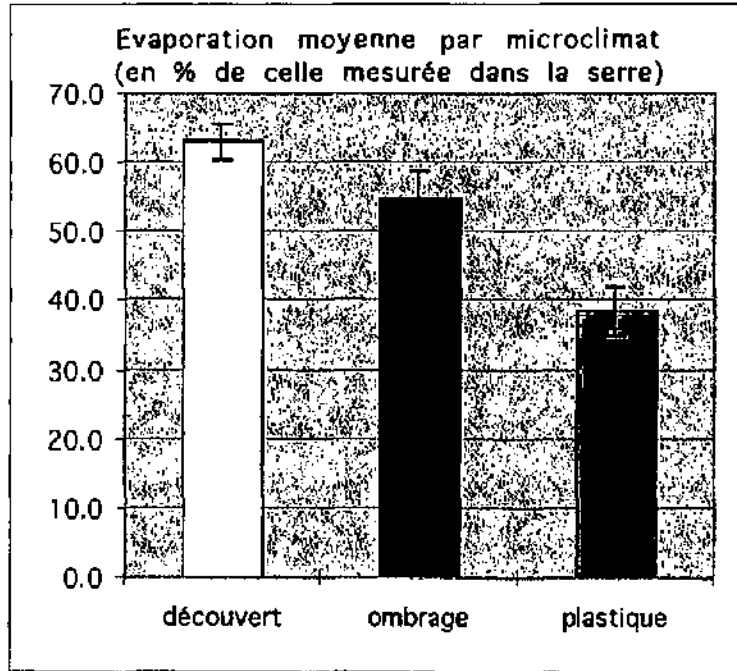


FIGURE 69. MOYENNES QUOTIDIENNES DES ÉVAPORIMÈTRES PICHE (+/- ERREUR-TYPE)

Par contre, le microclimat sous la feuille de plastique perforée contribue nettement à réduire l'évaporation (<40%) par rapport à la serre.

HUMIDITÉ RELATIVE

Il n'est par conséquent pas très surprenant de constater, à l'examen des courbes de fluctuation de l'humidité relative par tranche de 24 heures (voir Annexe IV), que les différents types de tourbes ou les deux niveaux de nappe d'eau dans les pots n'influencent guère l'humidité de l'air en surface. Tout au plus, la baisse de l'humidité relative durant la journée est-elle un peu moins marquée sous le couvert du microclimat "ombrage" en présence d'une nappe haute. Ce n'est qu'avec le microclimat "plastique" que des différences sensibles apparaissent au niveau de l'humidité relative entre types de tourbes et niveaux de nappe.

La figure 70 illustre la fluctuation de l'humidité relative de l'air dans les pots en fonction des 4 types de tourbes étudiés, sous le couvert du microclimat "plastique" et en présence d'une nappe d'eau basse (-40 cm). Les différences d'humidité relative de l'air au-dessus des types de tourbes ne sont apparentes qu'en cours de journée, la nuit l'air étant saturé dans toutes les situations. Les mesures ont été effectuées le 6.8.1992, une journée chaude avec une moyenne de 24°C (figure 68) et une humidité relative en serre inférieure à 60% entre 10h30 et 17h30. Durant cette même période, sous le microclimat "plastique", l'humidité relative sur tourbe de haut-marais intact n'est pas descendue au-dessous de 60%, fluctuant entre 60 et 80%. Sur les trois autres types de tourbes, l'humidité relative est descendue au-dessous de 60%, comme dans la serre, mais elle est restée supérieure à 50% sur la tourbe nue raclée pour la production horticole.

pots à nappe haute le 4.8.1992, une journée orageuse où la température a baissé dès le milieu de la journée (figure 68), d'où une hausse plus rapide de l'humidité ambiante. Sur la tourbe du haut-marais intact, le microclimat "plastique" permet donc de maintenir une humidité relative de l'air semblable indépendamment de la hauteur de la nappe d'eau dans la tourbe, et ce même par une journée particulièrement chaude!

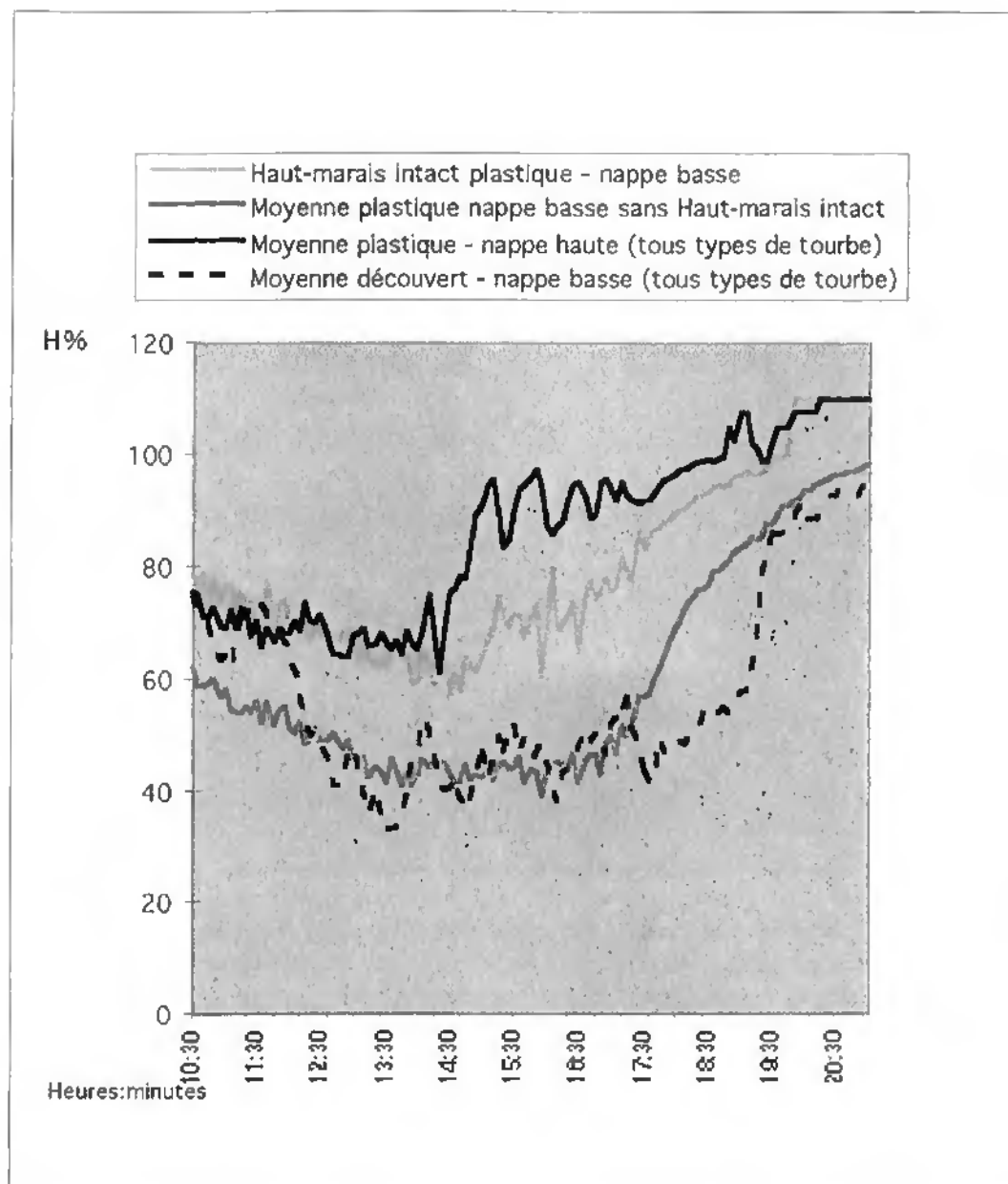


FIGURE 71. FLUCTUATION DE L'HUMIDITÉ RELATIVE SOUS MICROCLIMAT PLASTIQUE, EN PRÉSENCE DE DEUX NIVEAUX DE NAPPE D'EAU DIFFÉRENTS. COMPARAISON ENTRE TYPES DE TOURBES ET PAR RAPPORT AU MICROCLIMAT DÉCOUVERT À NAPPE BASSE.

Dans le même temps, les trois autres types de tourbe à nappe basse sous microclimat "plastique" ont présenté en moyenne une courbe d'humidité de l'air similaire à celle mesurée avec le microclimat "découvert" (sans protection particulière) et à nappe basse également. Il faut cependant relever à ce propos que

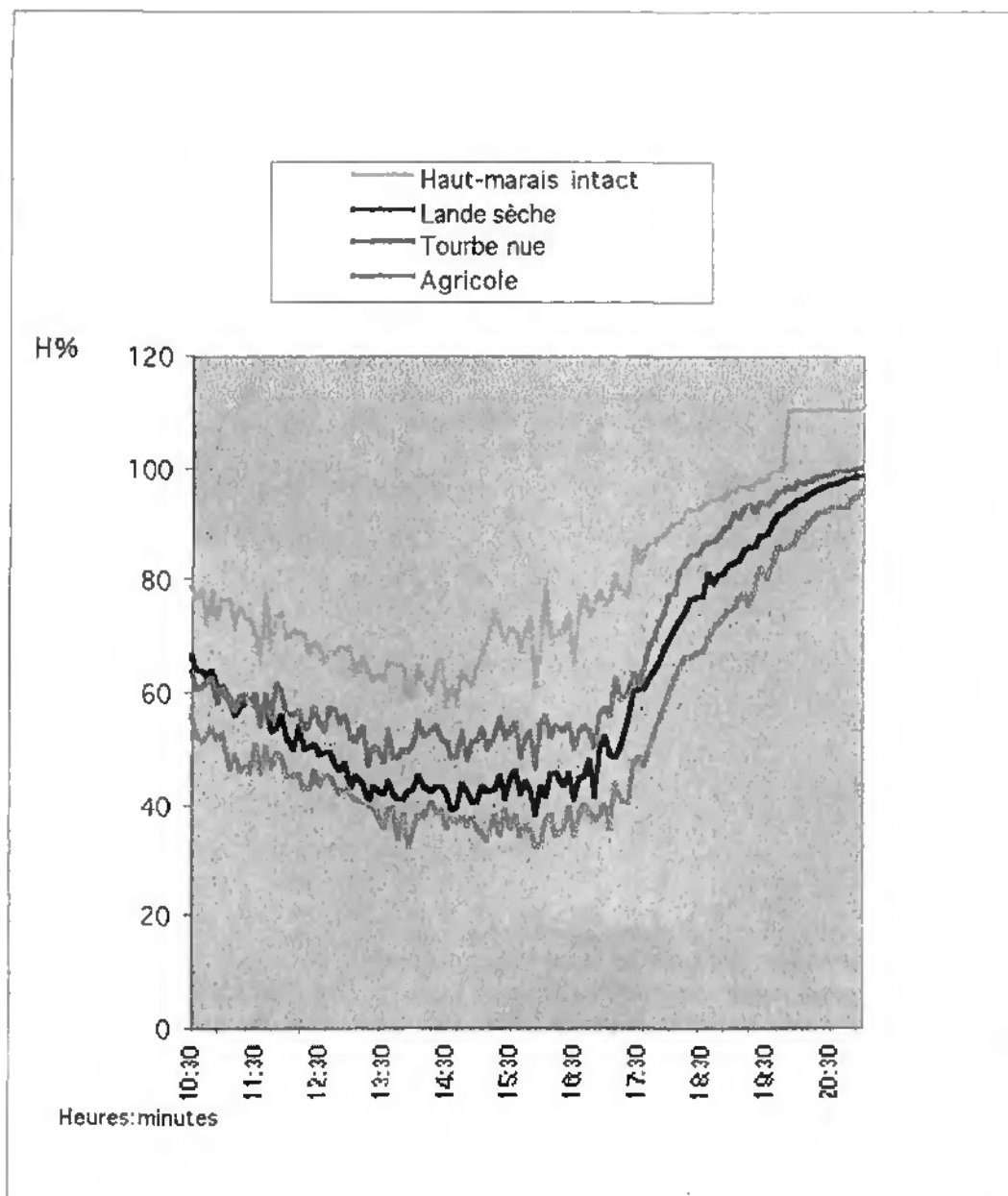


FIGURE 70 FLUCTUATION DE L'HUMIDITÉ RELATIVE SOUS MICROCLIMAT PLASTIQUE, EN PRÉSENCE D'UNE NAPPE D'EAU BASSE (-40 CM). COMPARAISON ENTRE TYPES DE TOURBES

En ce qui concerne les différences liées, sous microclimat "plastique" toujours, aux deux niveaux de nappe d'eau (-1 et -40 cm), les résultats sont représentés à la figure 71. Pour plus de clarté, nous avons regroupé les valeurs des trois types de tourbes autres que le haut-marais intact, le détail étant visible à la figure 70.

Dans la matinée, l'humidité de l'air sur tourbe de haut-marais intact à nappe basse est restée similaire à celle, moyenne pour tous les types de tourbes (pas de différence sensible) sous le même microclimat "plastique" mais à nappe haute. La différence survenue l'après-midi est à notre avis imputable non pas à la différence des niveaux de nappe mais à une différence d'ensoleillement et de température ambiante. Les mesures avec les pots à nappe basse ont en effet été effectuées le 3.8.1992, une journée particulièrement chaude (26°C), celles avec les

les mesures, dans ce dernier cas, ont été effectuées le 5.8.1992, une des deux journées les moins chaudes de la semaine (24°C) et que la courbe moyenne d'humidité relative de l'air dans les pots est probablement plus élevée qu'elle ne l'aurait été le 3.8.1992 où ont été mesurés les pots à microclimat "plastique" et à nappe basse!

TEMPÉRATURE

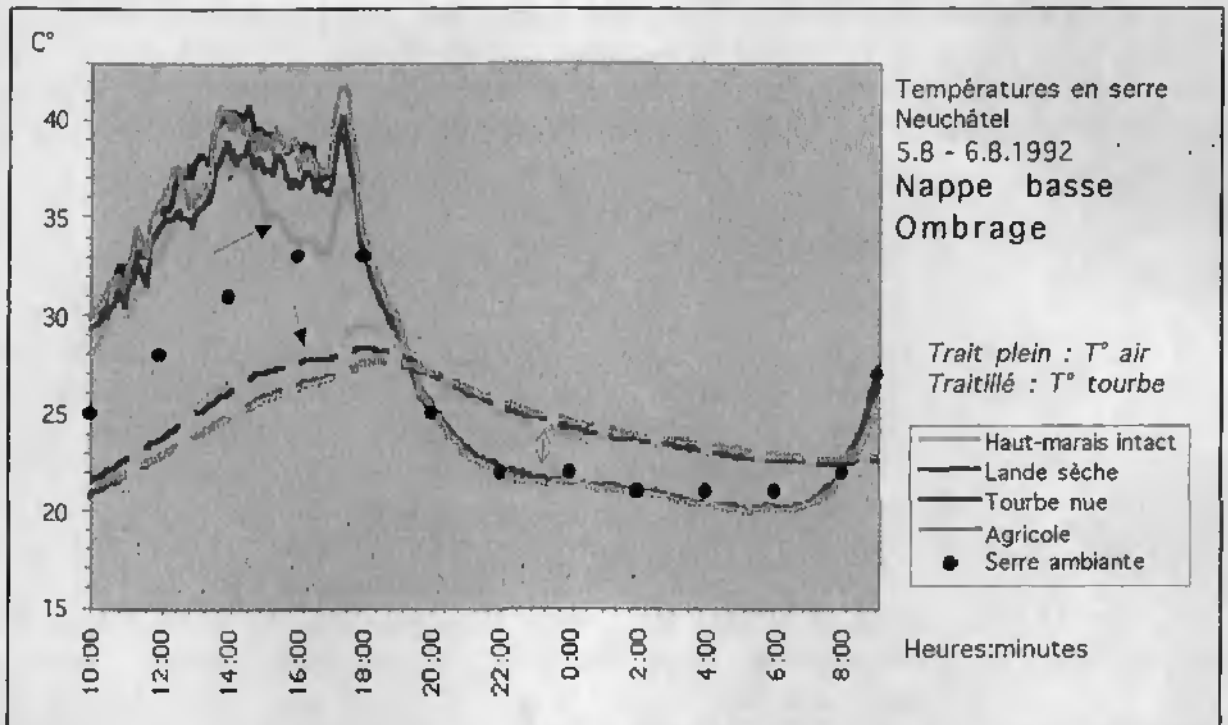
Les figures 72a et b représentent les courbes des températures de l'air à 2 cm au-dessus de la tourbe et de la tourbe elle-même à 1 cm de profondeur. Nous avons choisi pour ces deux figures le cas particulier du microclimat "ombrage" pour lequel les mesures ont été effectuées au cours de deux journées chaudes et bien ensoleillées. Quelques observations, valables également pour les autres microclimats, peuvent être faites sur la base de ces deux figures.

Si la température de la tourbe ne varie pas de manière sensible en fonction du microclimat (voir aussi Annexe IV), quelques différences apparaissent par contre entre les types de tourbes. Ainsi, en présence d'une nappe d'eau basse (situation sèche) la tourbe du haut-marais intact et celle de la lande sèche à *Calluna vulgaris* ont tendance à s'échauffer un peu plus (1-2°C) que les autres durant la journée (figure 72a). Par contre avec une nappe élevée (situation humide) c'est la tourbe raclée pour la production horticole qui reste un peu moins chaude (1-2°C) que les autres (figure 72b). Globalement, ces écarts sont toutefois assez faibles.

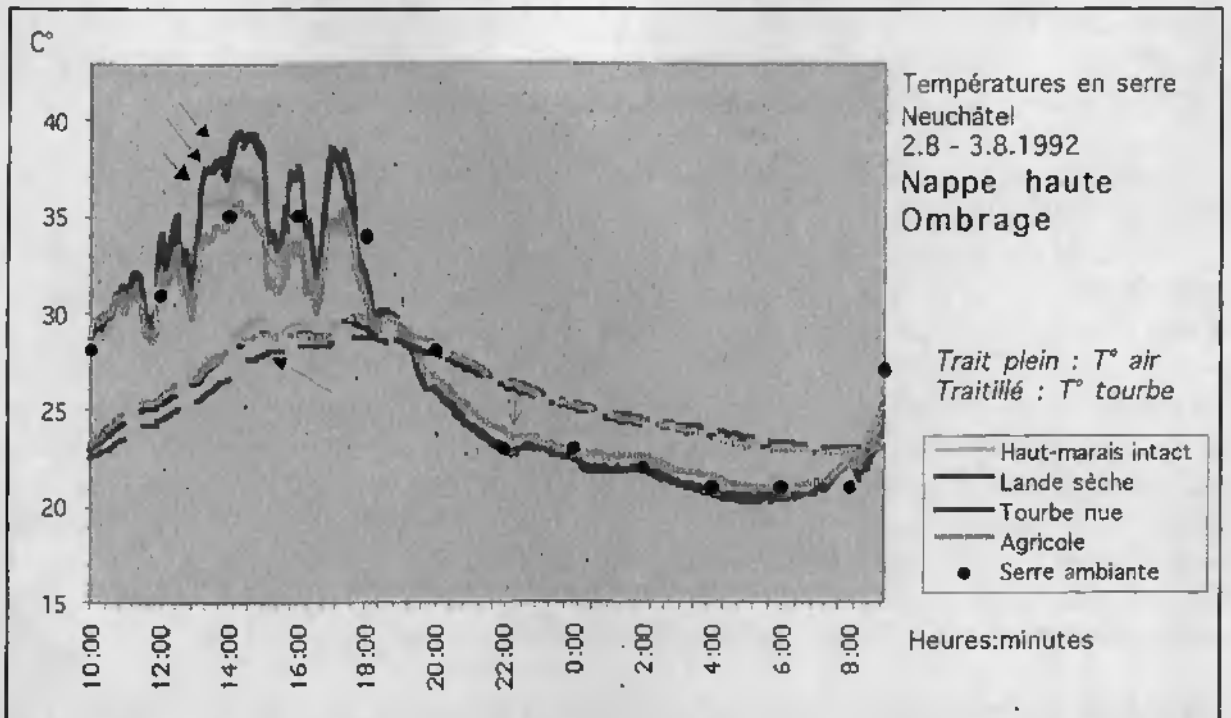
L'inertie thermique de la tourbe permet à cette dernière non seulement d'éviter un trop fort échauffement en cours de journée, mais également de moins se refroidir de nuit que ce n'est le cas pour l'air. La nuit, la tourbe est ainsi en général environ 5°C plus chaude que l'air juste au-dessus, le niveau de la nappe d'eau étant quant à lui sans influence la nuit.

La température de l'air accuse donc une plus grande amplitude de variation que la tourbe, conformément aux observations de terrain effectuées par Matthey (1996). Globalement, l'échauffement de l'air au contact de la tourbe est plus important en situation sèche qu'humide, comme en témoignent les écarts entre températures dans les pots et température ambiante de la serre. L'inertie thermique de l'eau, qui absorbe plus de 70% de l'énergie pour se chauffer elle-même (Schmeidl 1978), contribue très certainement à ce phénomène.

En outre, la situation avec une tourbe de haut-marais intact se distingue des autres. En présence d'une nappe d'eau basse, l'échauffement de l'air y est moins important (4-5°C) que sur les autres types de tourbes (figure 72a), en particulier durant les périodes les plus chaudes, et cela indépendamment du microclimat considéré. Avec une nappe d'eau élevée, le même phénomène se produit sur la tourbe du haut-marais intact et paraît encore amplifié sur la tourbe agricole (figure 72b). L'écart est cette fois-ci un peu plus important à "découvert" (4-5°C) que sous les microclimats "ombrage" (2-3°C) ou "plastique" (1-2°C).



A)



B)

FIGURE 72. COURBES DES TEMPÉRATURES DE L'AIR, À 2 CM AU-DESSUS DE LA TOURBE, ET DE LA TOURBE, À 1 CM DE PROFONDEUR, DANS LES POTS DE CULTURE. EXEMPLE DU MICROCLIMAT "OMBRAGE" AVEC DEUX HAUTEURS DE NAPPE D'EAU DIFFÉRENTES EN A) ET B).

Quant aux différences des courbes de température entre microclimats, elles sont illustrées à la figure 73. Globalement, la température de l'air est plus élevée dans les pots de culture que dans la serre, l'aération étant moins bonne dans l'enceinte relativement petite des pots. Toutefois, des différences apparaissent en fonction de la hauteur de la nappe et des microclimats.

Trois constatations majeures peuvent être faites. D'une part, l'amplitude très importante des fluctuations de température à microclimat "découvert" en présence d'une nappe d'eau basse est fortement atténuée avec une nappe d'eau élevée, ou sous les microclimats "ombrage" et "plastique" quelle que soit la hauteur de la nappe d'eau. D'autre part, l'échauffement de l'air est plus important en situations sèches qu'humides sous les microclimats "ombrage" et "plastique". A "découvert", l'écart moyen entre situations à nappe d'eau basse ou élevée n'est plus apparent. Enfin, l'échauffement de l'air, comparativement à la température ambiante de la serre, est plus important sous le climat "plastique", aussi bien avec une nappe d'eau basse qu'élevée, tandis que l'air n'est plus chaud sous le microclimat "ombrage" qu'en situation sèche.

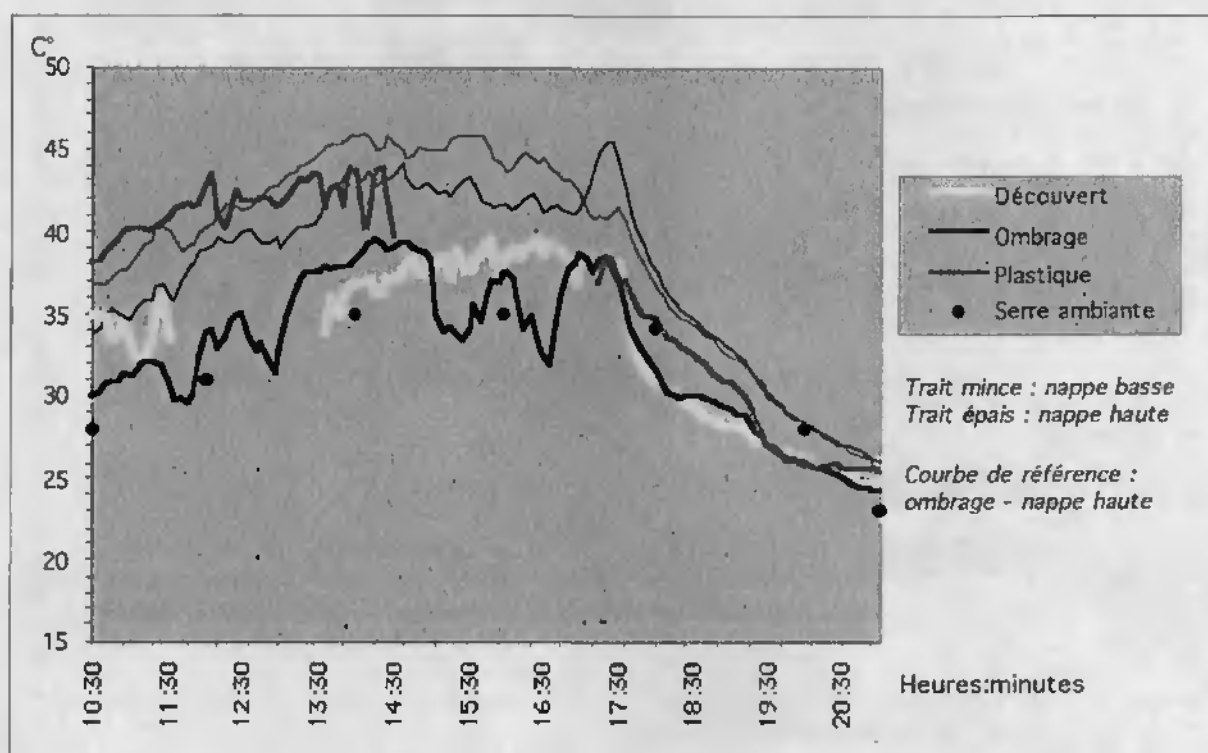


FIGURE 73. COMPARAISON DES COURBES DE TEMPÉRATURES DIURNES SOUS LES DIFFÉRENTS MICROCLIMATS. CHAQUE COMBINAISON "MICROCLIMAT/NAPPE D'EAU" AYANT ÉTÉ MESURÉE UN AUTRE JOUR, LES VALEURS ONT ÉTÉ CORRIGÉES À LA HAUSSE EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE DIURNE MOYENNE DE LA SERRE POUR LE JOUR CORRESPONDANT À CHAQUE COMBINAISON "MICROCLIMAT/NAPPE D'EAU", LA COURBE DE RÉFÉRENCE POUR LA TEMPÉRATURE AMBIANTE DE LA SERRE ÉTANT CELLE DU JOUR LE PLUS CHAUD DE LA SEMAINE. DEUX COURBES SONT EN OUTRE INTERROMPUES, LES TEMPÉRATURES AYANT CHUTÉ SUITE À DES ORAGES.

En résumé, à l'examen du tableau 30, nous pouvons dire que les différents microclimats créés sur les pots de culture ne se différencient vraiment qu'en situation sèche, avec une nappe d'eau basse (-40 cm). Dans ces conditions, le microclimat qui réunit le plus de propriétés favorables à la croissance des sphaignes est le microclimat "plastique".

Nappe d'eau	Microclimat	Type de tourbe	Réduction des fluctuations de température	Diminution de l'échauffement de l'air	Augmentation de l'humidité relative de l'air	Diminution de l'évaporation
Basse	Plastique	Intact	■	■	■	■
		Raclée surface	■	■	■	■
	Ombrage	Intact	■	■	■	■
		Autres	■	■	■	■
	Découvert	Intact	■	■	■	■
		Autres	■	■	■	■
Haute	Plastique	Intact	■	■	■	■
		Agriculture	■	■	■	■
	Ombrage	Intact	■	■	■	■
		Agriculture	■	■	■	■
	Découvert	Intact	■	■	■	■
		Agriculture	■	■	■	■
			■ favorable à la croissance des sphaignes			
			■ un peu favorable à la croissance des sphaignes			

TABLEAU 30. EVALUATION COMPARATIVE DES EFFETS DES DIFFÉRENTS MICROCLIMATS EN RELATION AVEC LA CROISSANCE DES SPHAIGNES.

Conformément à nos hypothèses de travail, nous pouvons donc admettre que nous avons réussi à simuler, par le microclimat "plastique", les conditions d'humidité et de température à fluctuation atténuée qui ont été mises en évidence par Matthey (1996) sous le couvert de la litière de *Eriophorum vaginatum*. Ce phénomène est en outre plus marqué sur les tourbes du haut-marais intact, et dans une moindre mesure sur celles de la tourbe nue raclée pour la production horticole.

3. 2. CROISSANCE DES SPHAIGNES

3. 2. 1. ANALYSE DE VARIANCE

Les différents traitements, à savoir la hauteur de la nappe d'eau (NAPPE), le type de microclimat (MICROCLIMAT) et le type de tourbe (TOURBE), ainsi que leurs combinaisons factorielles, ont été introduits comme facteurs dans l'analyse de variance (voir Annexe III). Leurs contributions respectives à la variance du modèle peuvent être hiérarchisées dans l'ordre d'importance décroissante suivant:

NAPPE >> MICROCLIMAT >> TOURBE > NAPPE·TOURBE > autres combinaisons (toutes significatives à $p=0.01$).

Cette hiérarchie vaut aussi bien pour l'accroissement en longueur qu'en poids, mais elle diffère en ce qui concerne l'étiollement. L'ombrage créé au-dessus de certains pots était en effet susceptible de provoquer un étiollement des plantes. C'est pourquoi, conformément aux suggestions de Clymo (1970), nous avons calculé une valeur d'étiollement basée sur le rapport entre l'accroissement en longueur et l'accroissement de poids pondéré. Or, dans ce cas, l'ordre décroissant des contributions des facteurs à la variance du modèle est:

MICROCLIMAT > TOURBE > NAPPE·TOURBE > MICROCLIMAT·NAPPE > MICROCLIMAT·NAPPE·TOURBE > autres combinaisons (non significatives).

La prépondérance très nette de l'influence de la nappe d'eau sur la croissance de *Sphagnum recurvum var. mucronatum* est presque une trivialité. Il est par contre fort intéressant de voir le microclimat devancer largement le type de tourbe dans l'analyse de variance. De plus, si l'on considère l'étiollement, on peut même constater que c'est le microclimat qui contribue de façon majeure à la variance du modèle, les autres facteurs ayant des contributions beaucoup plus faibles, et la nappe une contribution qui n'est même plus significative! La nappe ne joue alors plus qu'un rôle secondaire en combinaison avec le microclimat.

Enfin, si le type de tourbe présente une contribution significative dans tous les cas, il est remarquable de voir que c'est aussi le cas de la combinaison NAPPE·TOURBE. Un effet croisé entre le niveau de la nappe d'eau et les propriétés des tourbes semble donc aussi influencer de manière significative la croissance des sphaignes.

Pour le reste, les résultats détaillés de l'analyse de variance sont exposés en Annexe III. Nous ne retiendrons ici que la présentation des résultats en fonction des principales combinaisons de facteurs.

RÉSULTATS PAR NAPPE ET MICROCLIMAT

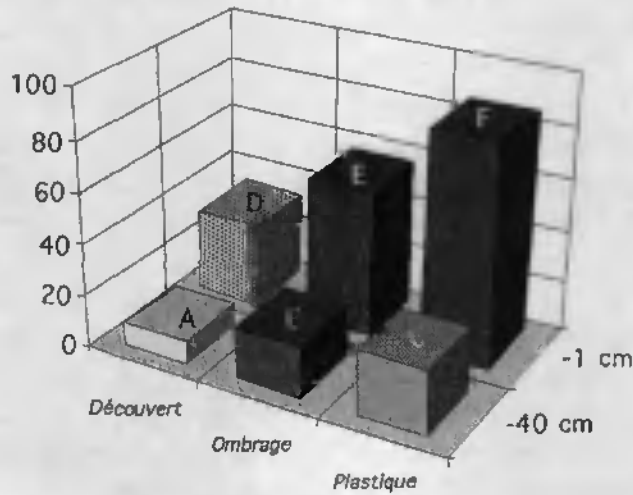
La figure 74 présente les résultats de croissance en longueur et en poids, et ceux d'étiollement, de *Sphagnum recurvum var. mucronatum* en fonction des combinaisons entre hauteur de la nappe d'eau et microclimat.

Comme le montrent bien les valeurs correspondantes du tableau 31, c'est l'accroissement en longueur qui s'avère le plus sensible aux différents traitements, toutes les moyennes étant significativement différentes les unes des autres. L'effet de la nappe y est maximal, dans la mesure où toutes les valeurs à nappe basse (-40 cm) sont plus faibles qu'à nappe élevée (-1 cm). En outre, les microclimats sous "plastique" et "ombrage" s'avèrent les plus propices à l'allongement des sphaignes, et en particulier sous "plastique". Nous retrouvons là, fort bien démontrée, une des propriétés essentielles de *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* (voir Chapitre III, point 4.2.3) et des sphaignes de gouilles en général, à savoir leur excellente aptitude à mieux mettre à profit que d'autres espèces les conditions d'humidité élevée (Clymo 1973:854 et *sqg.*, Hayward & Clymo 1983:850 et *sqg.*) qui caractérisent leur niche écologique optimale (Horton, Vitt & Slack 1979). Relevons aussi le rôle important des microclimats "ombrage" et "plastique" pour le maintien de conditions d'humidité relative élevée, ou tout au moins de taux d'évaporation moindre par rapport au microclimat à "découvert", comme nous l'avons vu à propos des mesures à l'aide d'évaporimètres de Piche (point 3.1.2).

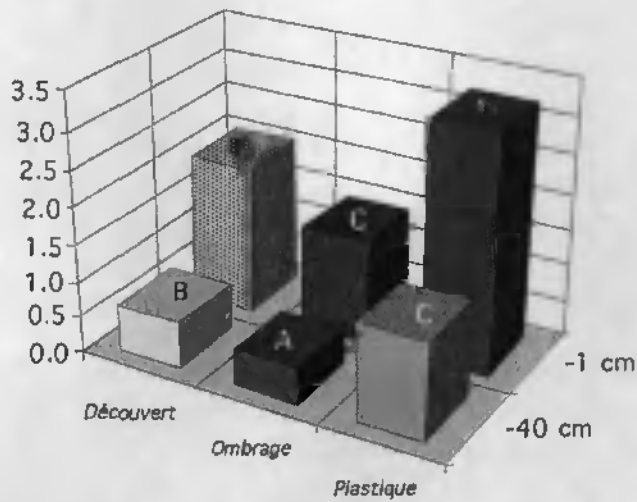
Microclimat	Niveau d'eau						
	-40 cm			-1 cm			
	moyenne	+ - std error	n		moyenne	+ - std error	n
Accroissement en longueur par plante (mm)							
Découvert	9	0.6	88	A D	33	1.5	89
Ombrage	21	1.6	84	B E	57	2.0	87
Plastique	26	2.0	89	C F	87	2.3	86
Accroissement en poids par poids de 1 cm de tige (mg)							
Découvert	0.7	0.06	88	B C	2.0	0.18	89
Ombrage	0.5	0.06	84	A C	1.4	0.11	87
Plastique	1.4	0.10	89	C D	3.2	0.23	86
Étiollement (mm / (mg / mg par cm de tige))							
Découvert	22	3	88	A A	38	5	89
Ombrage	85	11	84	B B	68	8	87
Plastique	28	3	89	A A	41	3	86

TABLEAU 31. VALEURS MOYENNES DE CROISSANCE (+ OU - ERREUR-TYPE) EN FONCTION DES TRAITEMENTS "HAUTEUR DE NAPPE" ET "MICROCLIMAT". LES GROUPES DE VALEURS DÉSIGNÉS PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES DANS LES DEUX COLONNES CENTRALES SONT SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTS À P=0.01.

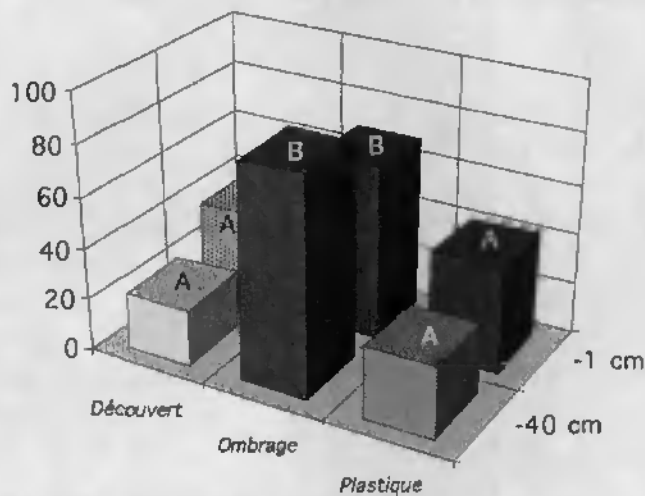
Une image similaire, quoique nuancée différemment, est visible à l'examen des résultats concernant l'accroissement en poids. Les valeurs sont plus élevées à nappe haute que basse, mais cette fois le microclimat sous "plastique" permet aux sphaignes de produire une biomasse équivalente à celle produite à nappe élevée mais à "découvert" ou sous "ombrage"! Autrement dit, le microclimat sous "plastique" permet aux sphaignes de compenser l'absence d'une nappe élevée par le maintien d'une humidité ambiante suffisante!



a) Accroissement en longueur par plante (mm)



b) Accroissement en poids par poids de 1 cm de tige (mg)



c) Etiement (mm / (mg / mg par cm de tige))

FIGURE 74. VALEURS MOYENNES DE CRDISSANCE EN FONCTION DES TRAITEMENTS "NAPPE" ET "MICROCLIMAT". LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($p=0.01$) SDNT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES.

Par contre, le microclimat "ombrage" freine la photosynthèse et si les sphaignes s'allongent de manière presque aussi importante que sous "plastique", la biomasse produite est quant à elle nettement inférieure. A nappe basse, elle est même un peu inférieure à celle observée à "découvert". Corollaire de ces mauvais résultats de croissance sous "ombrage", les sphaignes ne font que s'étioler, comme en témoignent les valeurs correspondantes d'étiollement (tableau 31). Le microclimat sous "plastique" quant à lui ne provoque pas plus d'étiollement que la situation témoin à "découvert".

Enfin, il faut rappeler ici, comme nous l'avons vu plus haut à propos de l'analyse de variance pour l'étiollement, que l'influence de la nappe est nulle et que l'étiollement varie essentiellement en fonction du microclimat. Tout au plus, les écarts de valeurs observés entre les différents microclimats sont-ils encore quelque peu amplifiés à nappe basse (faible effet croisé NAPPE·MICROCLIMAT).

RÉSULTATS PAR NAPPE, MICROCLIMAT ET TYPE DE TOURBE

Bien que relativement faibles, quelques différences significatives apparaissent néanmoins en fonction des types de tourbes (tableaux 32 et 33) et, de manière moins nette, en combinaison avec le niveau de la nappe. Dans les deux graphiques des figures 75 et 76 nous n'avons représenté en couleurs que les valeurs qui se distinguaient nettement des autres, afin de mettre en évidence avant tout des tendances qui se dégagent en relation avec les types de tourbes.

A NAPPE ÉLEVÉE, LA TOURBE DU HAUT-MARAIS INTACT RESTE LA PLUS FAVORABLE AUX SPHAIGNES

L'accroissement en longueur des sphaignes ne varie que très peu sur les différents types de tourbes lorsque la nappe est élevée. La prépondérance du facteur eau et celle du microclimat sont frappantes. Mais à part sous le microclimat "plastique" où toute tendance liée aux propriétés des tourbes est estompée, la tourbe du haut-marais intact semble garantir un meilleur allongement, l'effet étant surtout flagrant à "découvert". A défaut d'un microclimat particulier, c'est donc la tourbe du haut-marais intact qui reste la meilleure, en conditions humides.

Le phénomène est en outre confirmé et même amplifié au niveau des valeurs d'accroissement de poids. A nappe élevée, l'accroissement de poids est toujours maximal sur la tourbe du haut-marais intact.

Le microclimat sous "plastique" s'avère en outre tout particulièrement favorable aux sphaignes sur tourbe de haut-marais intact et nappe haute. En effet, les fortes valeurs d'accroissement en longueur également observées sur les autres types de tourbes ne s'accompagnent pas, dans ces derniers cas, d'un accroissement de poids proportionnel, une bonne partie de l'allongement n'étant dès lors rien d'autre que de l'étiollement.

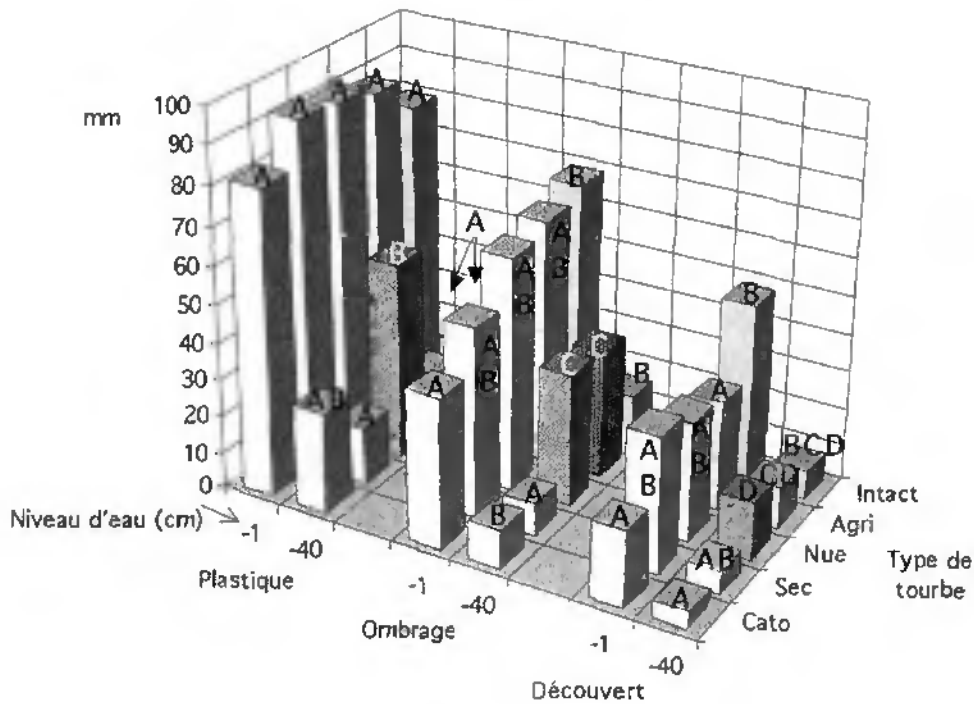


FIGURE 75. VALEURS MOYENNES D'ACCROISSEMENT LONGUEUR (MM) EN FONCTION DES COMBINAISONS DE TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE". LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) AU SEIN D'UN MÊME TRAITEMENT "NAPPE" ET "MICROCLIMAT" SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES.

Types de tourbes	Niveau d'eau	-1cm				-40cm			
	Légende graphes	Découvert							
		moyenne+ - std error		n	moyenne+ - std error		n		
Raclée profonde	Cato	20	A	1.0	18	5	A	0.8	18
Lande sèche	Sec	36	AB	2.3	18	6	AB	1.0	17
Raclée surface	Nue	32	AB	2.0	18	15	D	1.5	18
Agriculture	Agri	29	A	4.0	18	11	CD	1.2	17
Pinède intacte	Intact	4B	B	2.9	17	8	BCD	0.6	18
	Légende graphes	Ombrage							
		moyenne+ - std error		n	moyenne+ - std error		n		
Raclée profonde	Cato	4D	A	3.4	18	10	B	1.2	17
Lande sèche	Sec	51	AB	2.7	18	9	A	1.6	18
Raclée surface	Nue	62	AB	4.0	17	35	C	1.7	17
Agriculture	Agri	65	AB	3.7	16	35	C	4.1	16
Pinède intacte	Intact	69	B	4.7	18	15	B	1.2	16
	Légende graphes	Plastique							
		moyenne+ - std error		n	moyenne+ - std error		n		
Raclée profonde	Cato	81	A	7.2	16	27	AB	1.4	18
Lande sèche	Sec	93	A	4.7	18	16	A	1.4	18
Raclée surface	Nue	91	A	5.6	16	53	B	5.7	18
Agriculture	Agri	89	A	4.0	18	16	A	1.3	17
Pinède intacte	Intact	80	A	3.6	18	18	A	1.3	18

TABLEAU 32. VALEURS MOYENNES D'ACCROISSEMENT EN LONGUEUR (+ OU - ERREUR-TYPE) EN FONCTION DES COMBINAISONS DE TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE". LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) AU SEIN D'UN MÊME TRAITEMENT "NAPPE" ET "MICROCLIMAT" SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES.

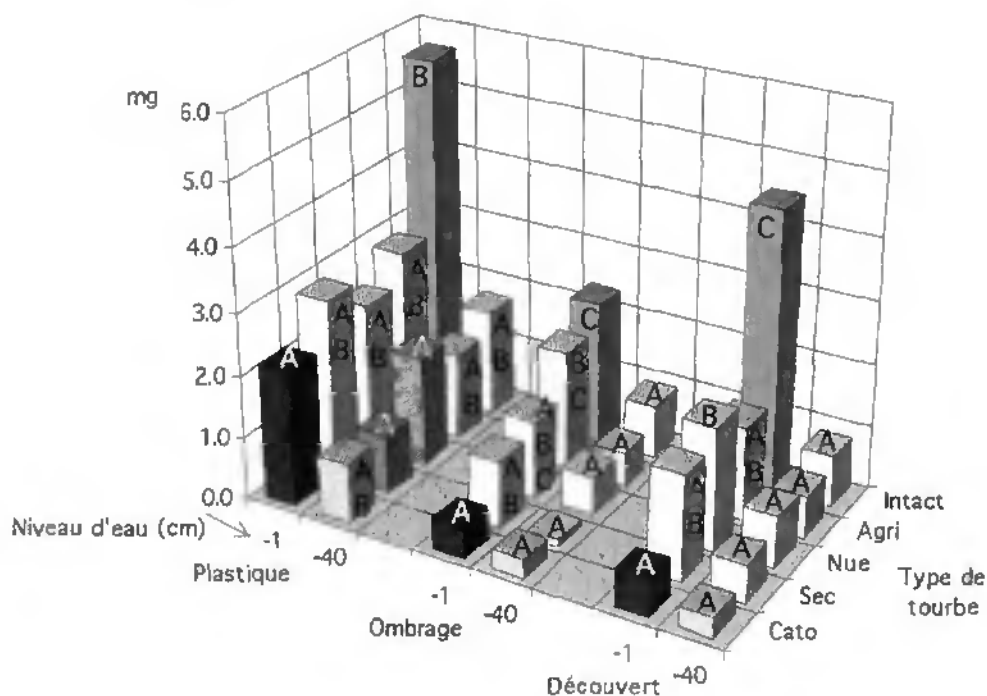


FIGURE 76. VALEURS MOYENNES D'ACCROISSEMENT EN POIDS (MG) PAR POIDS DE 1 CM DE TIGE (MG) EN FONCTION DES TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE". LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) AU SEIN D'UN MÊME TRAITEMENT "NAPPE" ET "MICROCLIMAT" SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES.

Types de tourbes	Niveau d'eau	-1cm				-40cm			
		Découvert							
		Legendigraphes	moyenne	+ - std error	n	moyenne	+ - std error	n	
Raclée profonde	Cato	0.6	A	0.2	18	0.3	A	0.1	18
Landesèche	Sec	1.7	AB	0.3	18	0.6	A	0.1	17
Raclée surface	Nue	2.0	B	0.3	18	0.9	A	0.2	18
Agriculture	Agri	1.5	AB	0.3	18	0.7	A	0.1	17
Pinède intacte	Intact	4.5	C	0.4	17	0.8	A	0.1	18
		Ombrage							
		Legendigraphes	moyenne	+ - std error	n	moyenne	+ - std error	n	
Raclée profonde	Cato	0.5	A	0.1	18	0.3	A	0.1	17
Landesèche	Sec	1.1	AB	0.2	18	0.1	A	0.0	18
Raclée surface	Nue	1.3	ABC	0.2	17	0.6	A	0.1	17
Agriculture	Agri	1.9	BC	0.2	16	0.5	A	0.1	16
Pinède intacte	Intact	2.3	C	0.2	18	0.9	A	0.2	16
		Plastique							
		Legendigraphes	moyenne	+ - std error	n	moyenne	+ - std error	n	
Raclée profonde	Cato	2.2	A	0.5	16	1.0	AB	0.1	18
Landesèche	Sec	2.9	AB	0.3	18	0.9	A	0.1	18
Raclée surface	Nue	2.4	AB	0.3	16	1.8	B	0.3	18
Agriculture	Agri	2.9	AB	0.2	18	1.4	AB	0.3	17
Pinède intacte	Intact	5.6	B	0.7	18	1.7	AB	0.2	18

TABLEAU 33. VALEURS MOYENNES D'ACCROISSEMENT EN POIDS (MG) PAR POIDS DE 1 CM DE TIGE (MG) (+ OU - ERREUR-TYPE) EN FONCTION DES TRAITEMENTS "NAPPE", "MICROCLIMAT" ET "TOURBE". LES MOYENNES SIGNIFICATIVEMENT DIFFÉRENTES ($P=0.01$) AU SEIN D'UN MÊME TRAITEMENT "NAPPE" ET "MICROCLIMAT" SONT DISTINGUÉES PAR DES LETTRES DIFFÉRENTES.

A NAPPE BASSE, LA CROISSANCE DES SPHAIGNES SUR LA STRATE SUPERFICIELLE DE LA TOURBE RACLÉE POUR LA PRODUCTION HORTICOLE EST UN PEU MEILLEURE

Lorsque la nappe est abaissée, la croissance des sphaignes est fortement ralentie sur tous les types de tourbes, à l'exception de la strate superficielle de la tourbe nue raclée pour la production horticole. Sous microclimat "ombrage", cet allongement est avant tout un étiolement un peu plus important que sur les autres types de tourbes, comme en témoignent les très faibles écarts de valeurs d'accroissement de poids correspondants. Mais sous microclimat "plastique", voire même à "découvert", la surface de la tourbe nue raclée offre aux sphaignes un substrat de croissance tout à fait approprié.

Encore une fois, le microclimat joue un rôle important, et en particulier le microclimat sous "plastique". Dans ce cas en effet, les valeurs d'accroissement de poids se situent, surtout sur la surface de la tourbe nue raclée, mais aussi sur les autres types de tourbes, dans la moyenne de celles que l'on peut observer dans toutes les autres situations à nappe élevée!

3.2.2. LA VISION MULTIDIMENSIONNELLE DE LA CROISSANCE DES SPHAIGNES

Comme pour l'expérience comportant 3 espèces de sphaignes différentes (Chapitre III), nous avons procédé à une analyse multivariable à l'aide du programme CANOCO (ter Braak 1987, 1988 et 1990). Nous avons opté pour un modèle quantitatif linéaire, avec des données dimensionnellement non homogènes, et choisi par conséquent l'analyse canonique de redondance, ci-après RDA (voir Chapitre I, Méthodologie).

CHOIX DES DESCRIPTEURS PÉDOLOGIQUES DISCRIMINANTS

Une première RDA, incluant encore les 5 types de tourbes en tant que variables qualitatives binaires a fourni un modèle certes excellent, avec 62.7% de variance contrainte, mais quelque peu insatisfaisant. En effet aucun effet croisé entre type de tourbe et hauteur de la nappe d'eau n'a pu être mis en évidence, alors qu'en fonction de l'analyse de variance, cet effet croisé apportait une contribution non négligeable à la variance du modèle. Pour mieux tenir compte de l'influence des propriétés de la tourbe sur la croissance des sphaignes, nous avons effectué une RDA avec comme variables environnementales les valeurs quantitatives des différents descripteurs physico-chimiques mesurés sur les tourbes à la fin de l'expérimentation en serre.¹ Afin de réduire le nombre de descripteurs pédologiques et de n'en conserver que les plus discriminants, nous avons utilisé la procédure de sélection préalable ("forward selection") de CANOCO. Sur les 32 descripteurs pédologiques initiaux, 3 ont ainsi été conservés pour la RDA. Ils contribuent globalement pour près de 26% de variance contrainte du modèle. La proportion de micropores et mésopores fins (<20 μ) s'est avérée comme le descripteur le plus important avec une contribution de 13%, suivi du stock de N_{tot} ($\text{mmol}\cdot\text{dm}^3$) avec 8% et enfin du C_{tot} avec 5%. Tous les autres descripteurs n'apportent plus de contribution importante à la variance du modèle, le résultat détaillé de l'analyse ayant montré une forte autocorrélation entre de nombreux descripteurs.

A ce propos, le tableau 34 présente les corrélations les plus significatives entre les trois descripteurs pédologiques retenus par la procédure de sélection préalable et les autres descripteurs.

A l'examen de ce tableau il ressort très nettement que les trois descripteurs sélectionnés déterminent trois ensembles différents de propriétés des tourbes. Le plus important de ces descripteurs, la **proportion de pores <20 μm (P00)**, est avant tout corrélé négativement avec les autres classes de tailles de pores: les **mésopores moyens et grossiers**, compris entre 20 et 200 μm (P20), et les **macropores**, plus

¹ Nous n'avons retenu que les valeurs pour les strates superficielles (0-5 cm), l'analyse des résultats sur les strates superficielles et profondes (40-45 cm) ayant bien montré que des différences de qualité des tourbes apparaissaient surtout en surface (Chapitre II). D'autre part, les sphaignes étant des plantes dépourvues de système racinaire, elles sont plus sensibles aux propriétés de la tourbe avec laquelle elles sont en contact immédiat. En ce qui concerne la porosité des tourbes, rappelons que nous avons calculé les rapports entre valeurs pour les strates superficielles et les strates profondes, afin d'évaluer dans quelle mesure la distribution des pores de différentes tailles pouvait jouer un rôle important en relation avec la circulation de l'eau et par conséquent avec la croissance des sphaignes. Les traitements liés à la hauteur de la nappe ou aux microclimats n'ont pas été introduits comme covariables dans la RDA afin de conserver les éventuels effets croisés entre ces facteurs et les propriétés physico-chimiques des tourbes.

grands que 200 μm (P200). Il détermine par conséquent un axe entre tourbes poreuses (à P20 et P200 élevés) et tourbes ayant subi un tassement (à P00 élevé), suite à des modifications soit mécaniques (drainage) soit chimiques (minéralisation). La distribution verticale des pores fins (SP00) y est également très bien corrélée, témoignant ainsi du rôle qu'elle peut jouer en relation avec la croissance des sphaignes.

Le stock de sodium (Na) est quant à lui fortement corrélé aux autres stocks d'éléments minéraux (K, Mg, Fe, N et P), ainsi qu'avec la CEC, la densité apparente et la somme des cations (Ca, Mg, K, Na). La corrélation est un peu plus faible avec l'indice pyro mais néanmoins significative. L'ensemble de ces propriétés désigne par conséquent des tourbes minéralisées, plus ou moins eutrophes et à densité apparente élevée. Enfin, le C_{tot} n'est bien corrélé, négativement, qu'avec le rapport H/C et détermine ainsi un axe indépendant en relation avec l'humification plus ou moins prononcée de la matière organique.

Il est à notre avis remarquable de voir que les propriétés discriminantes des tourbes (axe "forte minéralisation - porosité élevée") que nous avons discutées en détail au Chapitre II, contribuent pour un peu plus du quart de la variance du modèle en relation avec la croissance des sphaignes. Par contre, il faut relever la contribution négligeable du pH, qui constitue pourtant un descripteur plus discriminant que le C_{tot} ou le rapport H/C pour les différentes tourbes étudiées dans notre travail (voir Chapitre II).

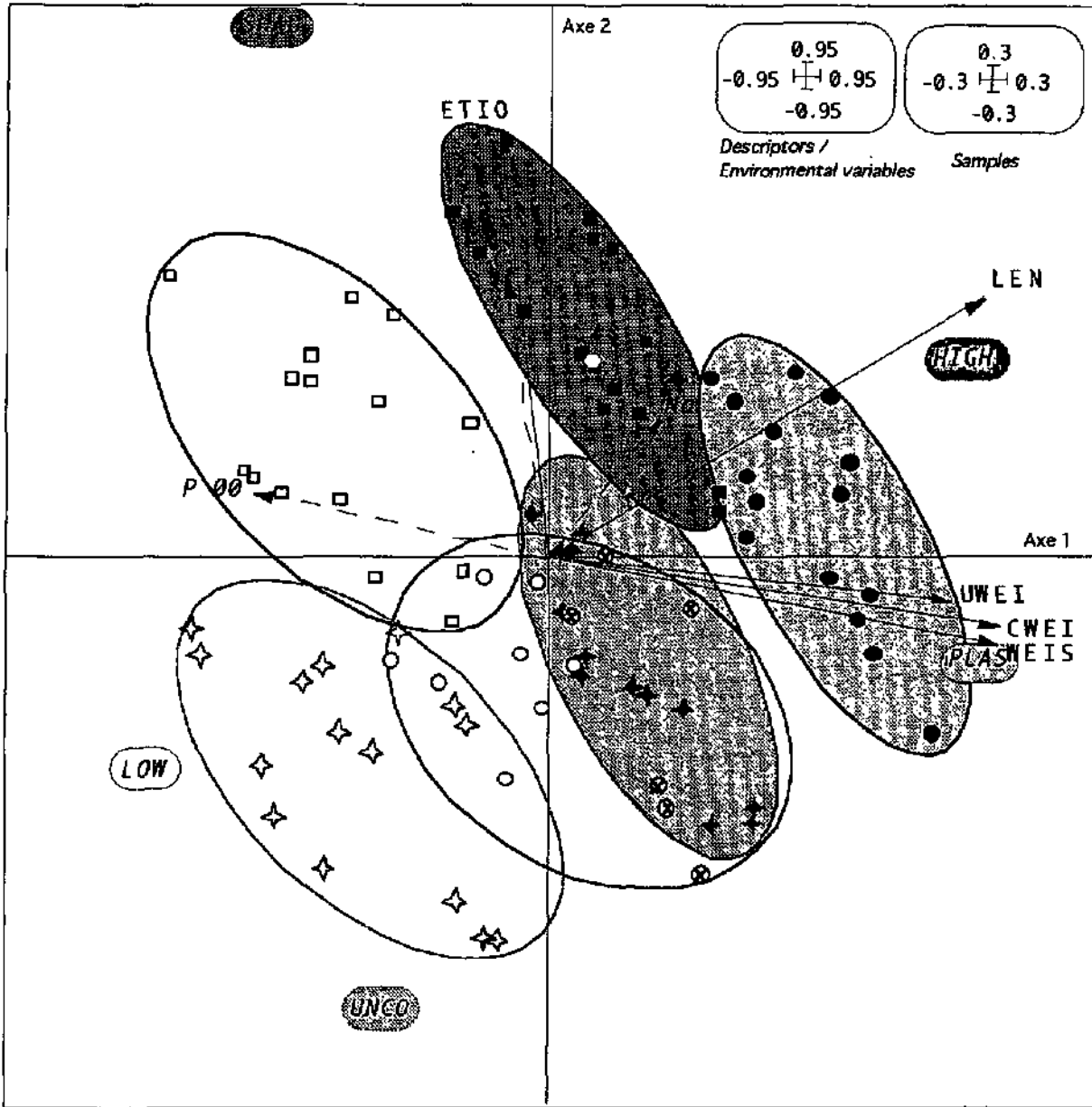
ORDINATION DE LA CROISSANCE DES SPHAIGNES

Suite à la procédure préalable de sélection des descripteurs pédologiques, nous avons donc pu effectuer une RDA sur les données de croissance des sphaignes avec pour variables explicatives les variables environnementales binaires décrivant la hauteur de la nappe d'eau (basse ou élevée) et le type de microclimat (découvert, ombrage, plastique) créé sur chaque pot de culture des sphaignes, et les trois variables quantitatives pédologiques retenues au préalable.

La figure 77 illustre les résultats de la RDA sur le plan des axes canoniques 1/2. Les descripteurs de la croissance des sphaignes sont les mêmes que pour l'expérience avec les 3 espèces, à savoir: l'accroissement en longueur (LEN) et l'accroissement en poids non corrigé (UWEI), corrigé (CWEI) selon la méthode de la correction du capitulum (Clymo 1970) et pondéré (WEIS) par rapport à la taille initiale des plantes. L'étiollement (ETIO) des sphaignes en fonction des traitements avec différents microclimats étant apparu comme un descripteur complémentaire intéressant, nous l'avons également inclus dans la RDA.

L'analyse contrainte conserve 62.4% de la variance totale, dont 62% sur les 2 premiers axes canoniques. Deux tests par permutations ont fourni une signification à $p=0.01$ pour ces deux axes, le troisième n'étant plus significatif. L'ajustement du modèle, mesuré par les corrélations entre les deux jeux de coordonnées des données (dans l'espace des descripteurs de croissance et dans celui des variables environnementales) est très bon avec pour les deux premiers axes des corrélations respectives de 0.83 et 0.78.

En outre, 74.3% de la relation entre descripteurs et axes canoniques est exprimée sur l'axe 1 et 24.9% sur l'axe 2, soit un total de 99.2% sur le plan des axes 1/2.



**** Summary ****

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues	: .463	.156	.004	0.000	1.000
Species-environment correlations	: .828	.783	.282	.218	
Cumulative percentage variance of species data	: 46.3	61.9	62.3	62.4	
of species-environment relation	: 74.3	99.2	100.0	100.0	
Sum of all unconstrained eigenvalues					1.000
Sum of all canonical eigenvalues					.624

FIGURE 77. DIAGRAMME DE LA RDA (PLAN DES AXES 1/2) ET RÉSUMÉ DE L'ANALYSE. COMMENTAIRES DANS LE TEXTE.

L'axe 1 est étroitement corrélé avec les différents vecteurs descripteurs de l'accroissement de poids. Ces trois vecteurs sont par ailleurs bien corrélés entre eux, attestant la cohérence des mesures d'accroissement de poids, quelle que soit la manière dont cette dernière soit calculée. Les vecteurs des descripteurs d'accroissement de poids corrigé (CWEI) et pondéré (WEIS) ont toutefois une meilleure contribution à la variance exprimée sur l'axe 1, leur projection étant un peu plus proche de leur valeur réelle de 1.

Le vecteur descripteur de l'allongement (LEN) est un peu moins bien corrélé avec l'axe 1 avec lequel il forme néanmoins un angle aigu. Sa projection sur le plan des axes 1/2 est par contre excellente puisque très proche elle aussi de sa valeur réelle de 1.

Enfin, le vecteur descripteur de l'étiollement contribue essentiellement à la variance exprimée le long de l'axe 2 avec lequel il est étroitement corrélé. Sa projection est très bonne sur ce plan des axes 1/2, même si elle s'avère à peine plus faible que celle des autres vecteurs descripteurs. Surtout, et contrairement à ce que nous avons observé à propos de l'expérience comportant trois espèces différentes de sphaignes, l'étiollement contribue dans ce cas à introduire une deuxième dimension intéressante et indépendante, dans l'environnement contraint des variables environnementales.

Si l'on considère ces résultats en fonction des projections des variables environnementales, un premier axe très important se dessine entre les deux centroïdes des variables décrivant la hauteur de la nappe (HIGH et LOW). C'est l'axe le mieux corrélé avec l'axe 1 de la RDA (tableau 35). Il ressort clairement que la nappe contribue de manière prépondérante à expliquer la variance de la croissance des sphaignes. On retrouve ainsi sur la droite de l'ordination de la RDA toutes les situations à nappe élevée (symboles pleins) où la croissance des sphaignes est nettement plus importante, par opposition aux situations à nappe basse (symboles vides) dispersées sur la gauche du graphique. Si l'allongement des sphaignes (LEN) est le mieux corrélé à l'axe représenté par les deux centroïdes associés à la hauteur de la nappe, les descripteurs de l'accroissement en poids sont eux très bien corrélés positivement avec le centroïde du microclimat "plastique" (PLAS), mais aussi négativement avec la proportion de mésopores fins et micropores (P00)! Tous deux sont par ailleurs bien corrélés avec l'axe 1 de la RDA (tableau 35). Autrement dit, une nappe élevée et/ou un microclimat "plastique", associé à une faible microporosité sont un ensemble de conditions optimales pour la croissance des sphaignes.

	Axe 1		*Axe 2
HIGH	0.589	SHAD	0.523
PLAS	0.449	C	0.379
Na	0.165	HIGH	0.275
C	-0.061	Na	0.193
UNCO	-0.178	P 00	0.091
SHAD	-0.271	PLAS	-0.092
P 00	-0.430	LOW	-0.275
LOW	-0.589	UNCO	-0.431

TABLEAU 35. CORRÉLATIONS ENTRE AXES FACTORIELS CONTRAINTS ET AXES DE L'ESPACE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

La variance associée à l'étiollement des sphaignes s'exprime essentiellement sur l'axe 2 et permet de distinguer une opposition assez nette entre les résultats obtenus en fonction des deux microclimats "à découvert" (UNCO) et "ombrage" (SHAD) qui sont les mieux corrélés avec cette axe de la RDA (tableau 35). L'ombrage stimule en effet l'étiollement, contrairement à la situation "à découvert". En fonction du troisième microclimat, la couverture "plastique" (PLAS), les points objets représentant les différents pots de culture se distribuent par conséquent sur un triangle et ce dans les deux moitiés de l'ordination correspondant chacune à un niveau de nappe donné. C'est ce que nous avons représenté à l'aide d'ellipses de couleurs différentes, à surface colorée ou non en fonction respectivement d'une nappe d'eau élevée ou basse.

Ce n'est finalement qu'à l'intérieur de ces ellipses que s'exprime encore la variance due aux propriétés physico-chimiques des tourbes. Les tourbes des strates profondes de la surface raclée pour la production de tourbe horticole et celles de la lande sèche à *Calluna vulgaris* s'avèrent les moins favorables à la croissance des sphaignes, les points objets correspondant aux pots de cultures sur ces tourbes étant toujours sur la gauche au sein de chaque ellipse (pôle négatif de l'axe 1 et donc de la croissance des sphaignes). Elles sont caractérisées par de fortes proportions de micropores et mésopores fins (P00), par opposition aux situations sur tourbes du haut-marais intact, toujours sur la droite de chaque ellipse. Le C_{tot} quant à lui imprime un gradient corrélé à l'axe 2 de la RDA (tableau 35) le long duquel les strates profondes et superficielles de la tourbe nue raclée pour la production horticole s'opposent à celles du haut-marais intact.

Cette opposition sur les deux axes de la RDA surtout entre les situations sur strates profondes de la tourbe nue raclée pour la production horticole et sur tourbes du haut-marais intact n'est pas sans rappeler celle déjà observée à propos des résultats de l'analyse de variance!

Au centre de chaque ellipse, on retrouve enfin les situations sur tourbes agricoles, plus minérotrophes que les autres, cette minérotrophie étant exprimée dans la RDA par le vecteur de la variable environnementale Na_{tot} (voir corrélations au tableau 34) dont la contribution est cependant très faible.

Au-delà de cette analyse détaillée des résultats de la RDA, le phénomène le plus intéressant qui ressort de l'ordination présentée à la figure 77 est sans conteste le chevauchement des deux ellipses correspondant aux traitements "nappe haute/microclimat à découvert" et "nappe basse/microclimat plastique". Ce chevauchement représente le fait qu'en l'absence d'une nappe d'eau élevée mais avec un microclimat humide grâce à la couverture de plastique (ellipse vert pâle à surface non colorée), la croissance des sphaignes peut être au moins aussi bonne qu'en situation naturelle avec présence d'une nappe d'eau élevée sans microclimat particulier (ellipse saumon à surface colorée)! Il concerne avant tout les points objets des situations à nappe basse sur tourbes du haut-marais intact et sur strates superficielles de la tourbe nue raclée pour la production horticole (symboles marqués d'une croix, respectivement 3 points en bas et 3 points en haut de l'intersection entre les deux ellipses)!

QUANTIFICATION DU MODÈLE

Les coefficients canoniques de la RDA permettent de quantifier les différentes tendances mises en évidence ci-dessus en déterminant les équations des axes canoniques calculés à partir des variables environnementales (tableau 36).

	Axe 1		Axe 2
EIG=	0.463	EIG=	0.156
PLAS	0.479	SHAO	0.828
Na	0.126	C	0.582
HIGH*		Na	0.242
UNCD*	-	PLAS	0.230
SHAD	-0.097	P 00	0.167
C	-0.142	HIGH*	-
P 00	-0.466	UNCO*	-
LOW	-0.606	LOW	-0.320
* variables colinéaires			
AXE 1 = -0.61·LOW+0.48·PLAS-0.47·P00			
AXE 2 = .83·SHAD+.58·Ctot			

TABLEAU 36. COEFFICIENTS CANONIQUES ET ÉQUATIONS DES DEUX PREMIERS AXES

Seuls ont été retenus dans les équations des deux axes les coefficients dont les contributions au modèle sont les plus importantes. L'axe 1 reflète donc avant tout l'influence sur la croissance des sphaignes de la hauteur de la nappe (opposition LOW/HIGH), accompagnée par le microclimat "plastique" (PLAS) et la microporosité (P00). L'axe 2 est quant à lui déterminé par l'opposition entre microclimats "ombrage" (SHAD) - "à découvert" (UNCO) et par le Ctot. Ces résultats confirment en les quantifiant les observations effectuées précédemment à l'aide de l'ordination de la RDA.

Par l'examen d'une série de RDA dans lesquelles les variables environnementales sont introduites les unes après les autres comme covariables, il est en outre possible de quantifier l'influence respective de chaque variable ou groupe de variables en terme de pourcentages (Borcard, Legendre & Drapeau 1992). Les résultats de cette procédure sont exposés à la figure 78.

Comparativement à la hiérarchisation des facteurs de l'analyse de variance, une différence intéressante est à relever. Si la nappe conserve une influence prépondérante par rapport au microclimat, cette influence est cependant indissociable des propriétés des tourbes avec lesquelles elle partage un effet croisé non négligeable! Il faut préciser à ce propos que l'analyse de variance ne tenait compte que du type de tourbe (paramètre qualitatif) alors que la RDA est basée sur une sélection de variables environnementales quantitatives dont les valeurs ont été mesurées individuellement pour chaque pot de culture (objets de la RDA). C'est ce qui explique la contribution nettement plus importante des propriétés des tourbes à la variance expliquée par la RDA.

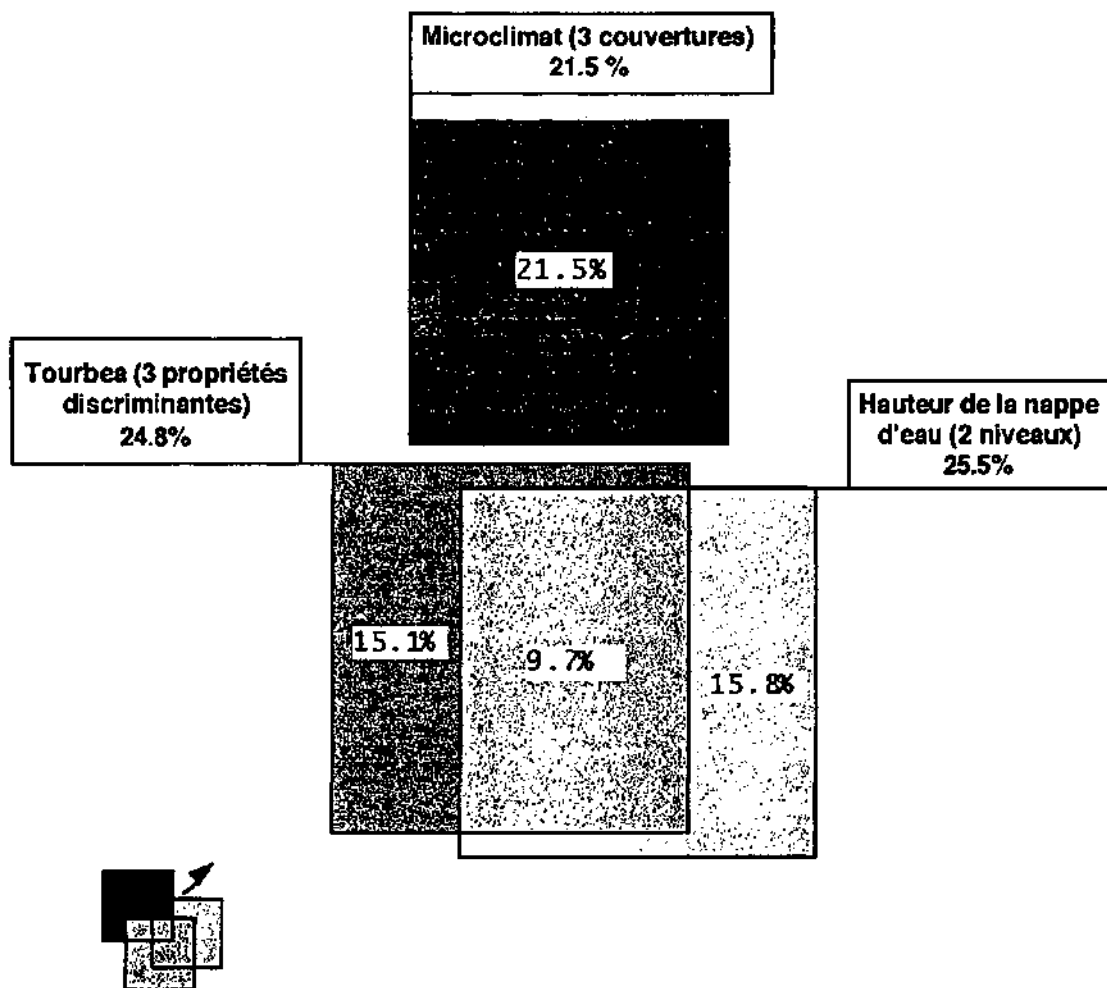


FIGURE 78. DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE EN FONCTION DES DIFFÉRENTS TRAITEMENTS

La contribution du microclimat est par conséquent plus importante que celles de la nappe ou des propriétés des tourbes considérées sans leur effet croisé! Or l'influence du microclimat soit sur l'accroissement en poids des sphaignes soit sur l'étiollement de ces dernières n'est de loin pas sans signification sur le plan écologique en relation avec la régénération de population de sphaignes dans des situations *a priori* défavorables!

3.3. MINÉRALOMASSE DES SPHAIGNES

Autre propriété susceptible de s'être modifiée en fonction des traitements subis, et ce même indépendamment d'une plus ou moins bonne croissance, la minéralomasse des sphaignes en fin d'expérience a fait l'objet d'une série d'analyses pour mesurer les teneurs en différents éléments nutritifs essentiels. Les plantes des trois répétitions par combinaison de traitements ont cependant dû être regroupées faute de matériel en suffisance pour les besoins des analyses chimiques élémentaires. La validité du modèle statistique n'est par conséquent pas aussi bonne que pour l'analyse des résultats de croissance des sphaignes.

Les teneurs élémentaires des sphaignes en Ca, Mg, K, Na, Mn, Fe, N, P et C ont été mesurées et introduites comme descripteurs dans l'analyse numérique. Le niveau de la nappe d'eau dans les pots de culture, le microclimat créé en surface et les

différentes propriétés physico-chimiques des tourbes (moyenne des valeurs mesurées sur les strates superficielles des 3 répétitions) ont été utilisées comme variables environnementales. Le nombre de ces dernières étant beaucoup trop élevé par rapport aux 30 objets de la matrice de données, nous avons procédé à une procédure de sélection préalable ("forward selection" dans CANOCO) afin de réduire le nombre des propriétés physico-chimiques des tourbes utiles à l'analyse. Ont ainsi été retenues comme variables environnementales, outre le niveau de la nappe d'eau et le microclimat, dans l'ordre décroissant de leurs contributions respectives à la variance: le pH_{KCl}, la proportion de mésopores moyens et grossiers (20-200 μ), le quotient K/Na et les teneurs en C, Ca et Fe.

La RDA exprime 77% de variance contrainte, dont 60% sur les deux premiers axes. La décomposition de la variance, représentée à la figure 79 montre l'importance prépondérante des propriétés physico-chimiques des tourbes pour expliquer la minéralomasse des sphaignes (près de 63%), sans négliger pour autant ni le niveau de la nappe d'eau ni le microclimat avec lesquels les propriétés des tourbes partagent une part de leurs contributions respectives à la variance du modèle.

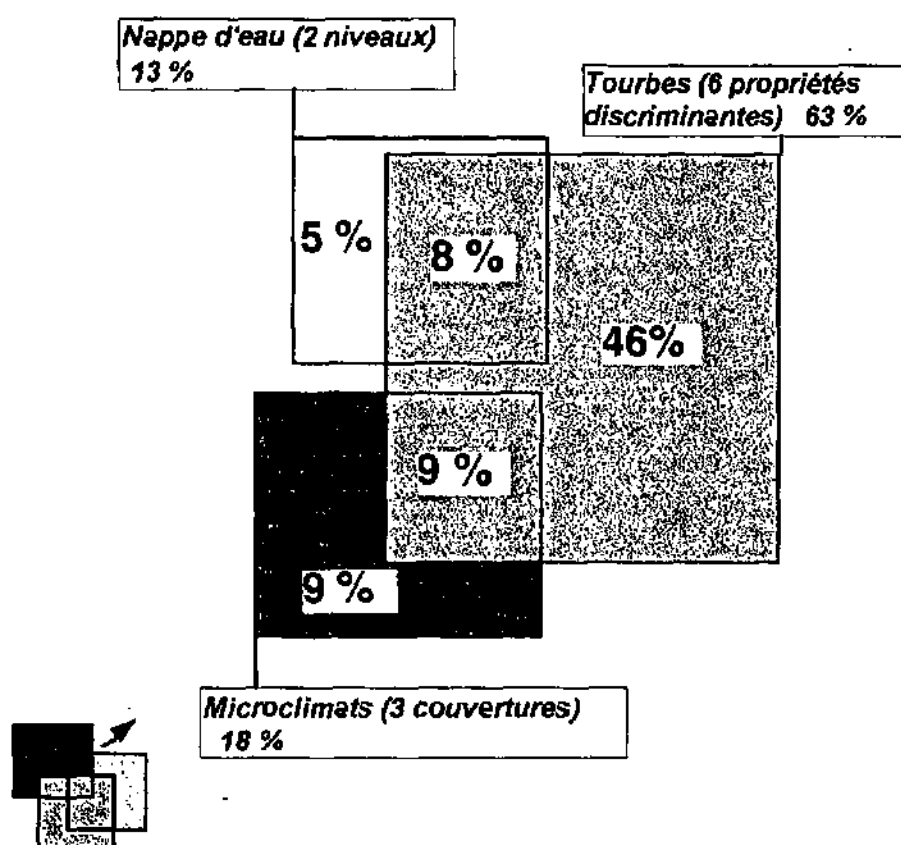


FIGURE 79. DÉCOMPOSITION DE LA VARIANCE DE LA RDA PORTANT SUR LA MINÉRALOMASSE DES SPHAIGNES

Les sphaignes voient donc leur minéralomasse fortement influencée par les stocks d'éléments nutritifs à disposition dans les tourbes!

particulier par un C/N élevé, ainsi que par des teneurs relativement élevées en K et Na. Ces propriétés sont à mettre en relation avec les très faibles stocks de Ntot, et à l'inverse par les stocks de K élevés qui caractérisent les tourbes du haut-marais intact. Ce sont aussi ces tourbes qui présentent les plus fortes proportions de mésopores moyens et grossiers (20-200 μ), d'où l'importance de ce facteur en relation avec la position excentrée des sphaignes ayant crû sur ce type de tourbe. Il faut cependant relever l'influence non négligeable de la nappe d'eau sur ce phénomène. Les sphaignes ayant crû sur les tourbes du haut-marais intact mais avec une nappe d'eau basse (ellipse saumon à surface non colorée) se retrouvent en effet proches de l'origine des axes.

Du côté positif de l'axe 2, ce sont les sphaignes qui ont crû sur les tourbes agricoles et avec une nappe d'eau élevée qui se démarquent nettement (ellipse verte à surface colorée). Elles sont caractérisées par des teneurs relativement élevées en Ca, Mn, P et Fe, toutes propriétés étroitement en relation avec le pH (κκ ou eau) des tourbes, ainsi qu'avec les teneurs de ces dernières en Ca et Fe. Elles sont également relativement riches en K, les tourbes elles-mêmes ayant des stocks de K encore plus élevés que ceux des tourbes du haut-marais intact. Dans ce cas aussi, la tendance est mieux marquée en présence d'une nappe élevée qu'avec une nappe basse (ellipse verte à surface non colorée).

En ce qui concerne les sphaignes qui ont crû sur les trois autres types de tourbes, à savoir celles de la lande sèche à *Calluna vulgaris*, et celles des strates superficielles ou profondes de la tourbe nue raclée pour la production horticole, elles présentent une minéralomasse "moyenne" sans grandes particularités. Dans les situations à nappe basse (ellipses brunes à surfaces non colorées), la minéralomasse des sphaignes qui ont cru sous le microclimat "plastique" (ellipse brune à trait épais et surface non colorée) rejoint les caractéristiques qui prévalent en situation à nappe élevée (ellipse brune à surface colorée)!

D'une façon générale, toutes les situations sous microclimat "plastique" se retrouvent dans la moitié droite de l'ordination où dominent les situations à nappe élevée! Comme nous l'avons observé à propos de la croissance des sphaignes, le microclimat "plastique" permet donc également de freiner quelque peu la concentration excessive des éléments minéraux dans les sphaignes, pour maintenir des teneurs suboptimales comparables à celles qui caractérisent les sphaignes croissant en présence d'une nappe d'eau élevée!

Une analyse plus détaillée des minéralomasses des sphaignes en relation avec les stocks élémentaires des tourbes reste cependant très difficile, comme le montrent les quelques exemples graphiques en Annexe IV. Les tendances qui se dégagent sont:

- de plus fortes teneurs en Ca dans les sphaignes croissant sur les tourbes mises en culture
- une absorption préférentielle de K et de Na en présence d'une nappe élevée comparativement aux situations à nappe abaissée
- un C/N deux fois plus élevé pour les sphaignes croissant sur tourbe du haut-marais intact avec une nappe d'eau élevée
- tous types de tourbes confondus, une minéralomasse moins concentrée en Ca, Mg et N dans les sphaignes ayant crû sous microclimat "plastique"

4. DISCUSSION

Parmi les facteurs contrôlant la croissance des sphaignes, le niveau annuel moyen de l'eau dans le sol est sans conteste l'un des plus fondamentaux. Nombreux sont par conséquent les travaux se rapportant à l'étude de la distribution ou à la description des niches écologiques des sphaignes le long d'un gradient "butte - gouille" en haut-marais (Clymo & Reddaway 1971, Vitt, Crum & Snider 1975, Horton, Vitt & Slack 1979, Andrus, Wagner & Titus 1983).

Les résultats de nos propres investigations ne font pas exception. Lors de l'expérience incluant trois espèces différentes (Chapitre III), le niveau de l'eau dans le sol s'était avéré comme le meilleur facteur explicatif de la croissance des sphaignes après les facteurs liés aux espèces elles-mêmes. En conditions naturelles, le niveau de l'eau dans le sol, qui conditionne la présence ou l'absence et la distribution des différentes espèces de sphaignes dans les habitats le long du gradient butte-gouille, est directement influencé par le climat, puisqu'il dépend du bilan hydrique, et essentiellement de la balance entre précipitations et évapotranspiration.

Dans la présente expérience, qui ne faisait intervenir qu'une seule espèce, le niveau de l'eau est apparu comme un facteur de première importance dans les résultats de l'ANOVA portant sur l'allongement et l'accroissement de poids des sphaignes. Par contre, en ce qui concerne l'étiollement, le microclimat s'est avéré comme un facteur plus influent que le niveau de l'eau dans le sol. L'analyse multivariable a en outre montré que la contribution du microclimat était au moins aussi importante que celle du niveau de l'eau ou que celle des propriétés physico-chimiques du substratum tourbeux. Si l'on ne tient compte que des contributions exclusives de chaque facteur, sans les effets croisés avec l'un des autres facteurs, le microclimat constitue même le facteur le plus déterminant!

4.1. L'IMPORTANCE DU CLIMAT POUR LA CROISSANCE DES SPHAIGNES

4.1.1. MACRO- ET MÉSOCLIMAT

L'importance du climat pour la croissance des sphaignes est reconnue de longue date (Overbeck & Happach 1957, Moore & Bellamy 1974). Nous retiendrons dans le présent travail les définitions de Dajoz (1977:17) qui définit le **macroclimat** comme étant "le résultat de la situation géographique et orographique", les variations locales de ces éléments déterminant quant à eux le **mésoclimat**. Le **microclimat** par contre "correspond au climat qui règne à l'échelle et au niveau de l'organisme". La plupart des travaux consacrés aux facteurs climatiques en relation avec les sphaignes et de manière plus générale avec les marais au sens large traitent avant tout du macroclimat ou du mésoclimat.

Dans une étude récente basée sur l'analyse de photographies par satellites et de données météorologiques de stations de mesure terrestres, Lottes & Ziegler (1994) délimitent la répartition des marais tourbeux à l'aide d'une zone où les précipitations mensuelles moyennes dépassent 40 mm durant la période de végétation (mois à température plus grande ou égale à 10°C). Proctor (1995:288) suggère que l'établissement et le maintien de marais ombrotrophes dépend fondamentalement du macroclimat et nécessite un bilan global positif entre précipitations et évapotranspiration potentielle. La limite méridionale des hauts-marais bombés dans l'hémisphère Nord, située aux alentours de 50°N (Terasmae 1977), correspond ainsi environ à la limite des zones où le déficit hydrique estival n'excède pas 100 à 150 mm. Pour le Royaume Uni, Lindsay *et al.* (1988:11) constatent que la quasi totalité des marais tourbeux sont restreints aux zones où les précipitations journalières excèdent 25 mm durant plus de 200 jours par année. En ce qui concerne les sphaignes enfin, Gignac (1993:194) estime que leur distribution dans l'ouest canadien est restreinte aux zones dont le rapport moyen annuel entre évapotranspiration potentielle et précipitations est inférieur ou égal à 1.

TYPES DE MARAIS ET D'HABITATS, ET CROISSANCE DES SPHAIGNES: UN GRADIENT NORD-SUD

Pour la plupart des auteurs, les précipitations et l'évapotranspiration potentielle, ainsi que la température annuelle moyenne, sont par conséquent les facteurs climatiques primordiaux pour l'établissement et le maintien de marais à sphaignes. Des régions polaires aux zones tempérées s'établit un gradient Nord-Sud qui détermine l'existence de types de hauts-marais et de formes d'habitats différents. En Terre Neuve, Damman (1986) observe que les marais tourbeux sont pour la plupart ombrogènes dans les régions nordiques, grâce à un fort excédent de précipitations dû à une faible évapotranspiration, à l'image des "aapa" finlandaises. Plus au Sud, ils sont topogènes, l'existence d'une réserve d'eau au sol étant alors nécessaire pour compenser le déficit hydrique estival. En Suède méridionale, Backéus (1984:42) constate que dans les marais excentriques (ombrosoligènes) des zones les plus nordiques les mares sont nombreuses, de grandes tailles et parfois coalescentes. Plus au Sud, avec un climat plus sec et plus doux, les marais sont de type concentriques, les mares y sont beaucoup plus rares et petites, et les pinèdes, absentes au Nord, font leur apparition. Quant à Lindsay *et al.* (1988:16), ils délimitent au Royaume Uni trois zones séparées par les isothermes annuelles de 8°C, 9°C et 10°C qui déterminent du Nord au Sud un gradient le long duquel les mares de hauts-marais diminuent en nombre et en taille.

Le long de ce gradient Nord-Sud, les hauts-marais suisses occupent une position particulière, puisque très méridionale. A quelques exceptions près, ils doivent leur existence avant tout à une répartition altitudinale assez élevée, aux alentours de 1'000 m dans le Jura et au-dessus de 800 m dans les Préalpes (Grünig 1994), où ils retrouvent des précipitations suffisamment abondantes (d'environ 1'400 mm dans le Jura à plus de 2'000 mm dans les Préalpes) et des températures moyennes annuelles relativement fraîches (4°C à 7°C).

Grâce à l'abondance des précipitations, supérieures à celles de la majeure partie des zones plus nordiques, les marais excentriques soligènes sont relativement nombreux en Suisse, en particulier dans les Préalpes où le substratum siliceux permet le développement d'une végétation acide. Dans le Jura, en raison du substratum calcaire dominant, ils sont plutôt de type concentrique topogène (Grünig, Vetterli &

Wildi 1986). Mais, malgré un régime des précipitations à caractère océanique, des habitats tels que les mares sont plutôt rares, en particulier dans le Jura, et la végétation qui caractérise le mieux les hauts-marais d'Europe centrale au sens large est celle des pinèdes de pin de montagne, *Pino mugo - Sphagnetum magellanicum*, entrecoupées par les gazons du *Sphagnetum magellanicum* (Ribnicek 1984:190, Succow & Jeschke 1986, Steiner 1992).

Dans le Jura, selon les données de l'Institut Suisse de Météorologie, le nombre moyen de jours avec des précipitations significatives pour la végétation (> 1 mm) est d'environ 150 jours par an, une valeur tout à fait comparable à la limite de 200 "rain-days" (précipitations > 0.25 mm) observée par Lindsay *et al.* (1988) pour la répartition des principaux marais tourbeux du Royaume Uni. La comparaison est d'autant plus valable si l'on tient compte des jours avec des brouillards matinaux qui peuvent, selon Matthey (1971:383), déposer jusqu'à 0.3 mm d'eau par nuit.

A défaut de mesures climatiques précises, nous avons calculé l'évapotranspiration potentielle à l'aide de l'équation de Thornthwaite (1948, *in* Mitsch & Gosslink 1993:97) et obtenu pour l'année 1991 une ETP annuelle de 468 mm pour les sites du Cachot dans le Haut-Jura suisse (tableau 37). Francez (1990a:87) obtient 540 mm pour un haut-marais du Massif Central, mais utilise une équation établie par des météorologues pour la région d'étude. Considérant qu'avec 6°C la température annuelle pour ce site du Massif Central est plus élevée de près de 1.5°C par rapport à celle du Cachot, nous pouvons estimer que la valeur calculée à l'aide de l'équation de Thornthwaite est une bonne approximation. Le rapport entre l'ETP et les précipitations mensuelles est en moyenne inférieur à la valeur limite de 1 proposée par Gignac (1993) comme seuil maximal pour la croissance des sphaignes. Toutefois, à l'exemple du mois d'août 1991, une année au climat proche de la moyenne calculée de 1904-1966, des périodes de sécheresse peuvent se produire. Pour ce mois d'août 1991 par exemple, le rapport ETP/P est de 4.0. Ce déficit hydrique reste cependant très modeste et temporaire et le bilan estival largement excédentaire.

Mois	Température (°C)	P (mm)	ETP (mm)	ETP/P	P - ETP (mm)
Jan.	-5.1	90	0	0	90
Fév.	-6.6	61	0	0	61
Mar.	3.5	97	20	0.2	77
Avr.	2.9	66	16	0.2	50
Mai.	5.9	90	35	0.4	55
Jui.	11	202	71	0.4	130
Jui.	16	144	109	0.8	35
Aoû.	15.4	26	104	4.0	-78
Sep.	12.6	165	83	0.5	82
Oct.	4.6	129	27	0.2	102
Nov.	0.6	165	3	0	162
Déc.	-3.8	179	0	0	179
Moyennes					
1991	4.7	1424	468	0.33	956
1904-1966	4.8	1412			

TABLEAU 37. EVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE POUR L'ANNÉE 1991. TOURBIÈRE DU CACHOT, JURA SUISSE.

En ce qui concerne les températures, elles confèrent au climat des hauts-marais de Suisse un caractère plus continental. Tous les mois de l'année présentent

généralement des valeurs de température minimale négative, et les amplitudes de variation diurne des températures durant la saison de végétation peuvent atteindre ou dépasser 30°C. Ces conditions expliquent ainsi probablement le caractère subcontinental dominant de la végétation.

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DES SPHAIGNES : UN GRADIENT OCÉANIQUE - CONTINENTAL

Ce gradient Nord-Sud exerce également une influence sur les sphaignes elles-mêmes, notamment sur leur production. Wieder & Lang (1983) montrent que globalement, toutes espèces confondues, la production des sphaignes augmente en général vers le Sud, même si Rochefort, Vitt & Bayley (1990:1997), comparant diverses sources de données, ne trouve un gradient de production croissant en fonction des latitudes décroissantes que pour *S. magellanicum*.

Mais plus que sur la production, c'est au niveau de la diversité spécifique et de la distribution des différentes espèces que le climat exerce son influence. Ainsi, Damman (1977) et Glaser (1992) pour la côte est des USA, Vitt *et al.* (1990) en Colombie Britannique, Slack & Hallingbäck (1992) sur la côte est de la Suède par exemple font état d'une **plus grande diversité spécifiques dans les régions côtières à climat océanique par rapport aux régions continentales**. Du point de vue des espèces, Horton, Vitt & Slack (1979) relèvent que, d'une manière générale, les sphaignes des sections *Cuspidata* et *Acutifolia* ont une répartition à tendance plutôt continentale, celles de la section *Sphagnum* une distribution à tendance plus océanique. Ainsi, Svensson (1988) compare au gradient continental - océanique observé actuellement d'Est en Ouest la succession stratigraphique d'une tourbière du Sud de la Suède, où se succèdent des tourbes à *S. fuscum*, puis à *S. rubellum* et *S. fuscum* et des espèces de la section *Cuspidata*, et enfin des tourbes à *S. magellanicum*.

Gignac & Vitt (1990) considèrent pour leur part que *S. fuscum* est la plus répandue et la plus indépendante de gradients climatiques ou minérotophiques parmi les espèces rencontrées dans l'ouest canadien, une observation que faisait également Dierssen (1977) dans le Nord de la Norvège. *S. angustifolium*, *S. magellanicum* et *S. capillifolium* sont elles aussi très répandues et relativement indépendantes d'un gradient climatique (Gignac 1993), *S. magellanicum* étant probablement l'espèce la plus répandue dans le monde (Daniels & Eddy 1985). Enfin, en ordonnant les espèces de l'Ouest canadien selon leur répartition en fonction de l'indice d'aridité (IA) (de Martonne 1926), Gignac (1992) considère *S. tenellum* comme seule espèce hyperocéanique ($IA > 140 \text{ mm}^\circ\text{C}^{-1}$), *S. rubellum* et *S. papillosum* comme espèces océaniques ($IA > 60 \text{ mm}^\circ\text{C}^{-1}$) et *S. warnstorffii* comme espèce subcontinentale ($IA < 70 \text{ mm}^\circ\text{C}^{-1}$).

PRÉCIPITATIONS ET TEMPÉRATURES : UN ÉQUILIBRE À "GÉOMÉTRIE VARIABLE"

L'indice moyen d'aridité de de Martonne calculé pour La Brévine dans le Haut-Jura pour les années 1904-1953 se monte à $95.4 \text{ mm}^\circ\text{C}^{-1}$ et dénote un caractère que nous qualifierons plutôt de subocéanique vu la présence seulement sporadique de *S. tenellum* ou de *S. papillosum* dans le Haut-Jura. Gignac (1993) précise en effet que les espèces à large distribution (par exemple *S. magellanicum*) sont moins abondantes dans les régions océaniques, ce qu'il attribue à la meilleure compétitivité des espèces océaniques dans leur aire de distribution préférentielle. Or c'est précisément le contraire que nous observons dans le Jura où *S. magellanicum*, *S. recurvum* var.

mucronatum ou *S.fuscum* sont abondantes, ce qui suggère par conséquent que *S.tenellum* et *S.papillosum* se développent en marge de leur optimum climatique, malgré l'abondance des précipitations dans le Jura.

Ces considérations mettent bien en évidence l'**interdépendance des précipitations et de la température annuelles moyennes** en tant que facteur explicatif de la plus ou moins bonne croissance des sphaignes. Mais la **distribution des précipitations au fil des mois**, et non pas seulement la somme annuelle des précipitations, semble jouer un rôle **primordial**. Sur la base de la compilation des résultats de Wieder & Lang (1983) le long d'un gradient latitudinal important, Moore (1989) a calculé une corrélation positive entre croissance des sphaignes et température annuelle moyenne, mais ne trouve aucune corrélation significative avec les précipitations annuelles moyennes. Ilomets (1982:105) obtient par contre en Estonie une meilleure corrélation entre production des sphaignes et précipitations sur une base mensuelle et suggère également que l'**abondance des précipitations hivernales stimulerait la croissance printanière des sphaignes**. Backéus (1988) en Suède met en évidence la meilleure corrélation entre production des sphaignes et l'indice pluviométrique de Birot, qui tient compte de la répartition des précipitations, plutôt que l'indice d'aridité de de Martonne, qui ne prend en considération que les précipitations annuelles. Comme ceux d'Ilomets (1982), ses résultats démontrent en outre **une influence prépondérante des précipitations de l'automne-hiver (août à janvier) sur la croissance des sphaignes de l'année suivante**, alors que Freléchoux (*in prep*) constate que la croissance des arbres en marais est liée aux précipitations printanières. Ainsi, les sphaignes ont-elles besoin d'une recharge hydrique hivernale du marais pour bien amorcer la saison de végétation, tandis que les arbres sont plus dépendants des précipitations qui coïncident avec le début de leur croissance saisonnière.

Brock & Bregman (1989), étudiant des peuplements de *Sphagnum recurvum* en sous-bois de bétulaies aux Pays-Bas, considèrent la hauteur de la nappe comme le facteur limitant la croissance des sphaignes en années sèches, et la température annuelle moyenne en années humides. Cette **relation étroite entre température et précipitations et ses incidences sur le stress hydrique des sphaignes** est également mentionnée par Francez (1992:32) dans le Massif Central. Ce dernier obtient une bonne corrélation entre production des sphaignes et d'une part les précipitations mensuelles, d'autre part la température superficielle du tapis de sphaignes. Mais il relève avec Murray, Tenhunen & Kummerow (1989) l'**influence négative de trop fortes températures associées à de faibles précipitations**. Enfin, dans le modèle élaboré par Lütt (1992:150) pour deux hauts-marais secondaires en régénération en Allemagne du Nord, la somme des températures maximales de la surface du tapis de sphaignes s'avère comme le paramètre le plus stimulant pour la croissance des sphaignes. Mais elle observe également que des températures extrêmes (42°C), associées à un stress hydrique induit par un abaissement trop prononcé de la nappe d'eau (jusqu'à -28 et -38 cm), ont été fatales aux sphaignes (Lütt 1992:157). Par contre, avec une nappe 10 cm moins profonde dans un autre site, les mêmes températures extrêmes n'ont pas affecté les sphaignes.

Si le **macroclimat jurassien se prête globalement bien à la croissance des sphaignes**, il faut cependant garder à l'esprit que les **précipitations, bien qu'abondantes, ne sont pas réparties uniformément sur l'ensemble de l'année**. Pour la tourbière du Cachot dans le Haut-Jura, Matthey (1971:381) signale une alternance de périodes à années sèches et à années plus humides qui se produit sur

un cycle d'environ 5 ans (observations de 1904-1969). Au cours d'une année, tous les mois peuvent s'avérer tour à tour les plus pluvieux, sans qu'il y ait de saison régulièrement plus humide que les autres. Enfin, des périodes sèches de plus de 10 jours consécutifs sans pluie se produisent chaque année durant la saison de végétation, même lors des années à plus forte pluviosité que la moyenne. En 1991 par exemple, une année à pluviosité et température annuelles très proches de la moyenne, Matthey (1996) observe une période de 15 jours sans pluie en mai, puis une période de 13 jours sans pluie en août séparée seulement par un orage d'une autre période de 9 jours.

Afin de comparer les conditions mésoclimatiques de la serre à Neuchâtel avec celles qui prévalent sur le terrain de la tourbière du Cachot dans le Haut-Jura, nous avons calculé, suivant les suggestions de Gignac (1993) et de Backéus (1988) discutées plus haut, les indices d'aridité de de Martonne et les indices pluviométriques de Birot sur une base mensuelle. Le tableau 38 présente les valeurs des indices calculés pour les mois de juin, juillet et août 1991, qui correspondent à la durée de notre expérimentation en serre. Nous avons en outre calculé l'indice pluviométrique de Birot de deux manières différentes en tenant compte ou non des brouillards matinaux, réels dans le terrain (selon les données de l'Institut Suisse de Météorologie) et simulés en serre par une vaporisation quotidienne des sphagnes avec en moyenne 40 ml d'eau. Cette simulation des brouillards matinaux en serre correspondait ainsi à un apport quotidien de 2.8 mm d'eau par pot et permettait de compenser un peu le déficit pluviométrique par rapport aux conditions de terrain, déficit imposé par des impératifs techniques (voir Chapitre I). L'année 1991 fut une année proche de la moyenne (voir tableau 37) du point de vue de la température et des précipitations annuelles, mais la répartition de ces dernières fut différente avec un mois de juin particulièrement humide, un mois de juillet proche de la moyenne et un mois d'août au contraire très sec.

Mois	Site	Température °C	Précipitations mm	Indice d'aridité de de Martonne	Indice d'humidité de Birot		
					avec en 1991	sans brouillards en 1991	de 1904-1966
Juin	Serre	18.6	62.0	2.2	220	10	-
	Cachot	11.0	201.5	9.6	459	440	162
Juillet	Serre	27.4	62.0	1.7	158	7	-
	Cachot	16.0	143.8	5.5	181	162	153
Août	Serre	23.1	62.0	1.9	187	8	-
	Cachot	15.4	25.8	1.0	17	13	171

TABEAU 38. INDICES MENSUELS D'ARIDITÉ DE DE MARTONNE ET PLUVIDMÉTRIQUES DE BIROT COMPARÉS ENTRE LA SERRE À NEUCHÂTEL ET LA TOURBIÈRE DU CACHOT DANS LE HAUT-JURA EN ÉTÉ 1991.

L'incidence de l'intégration dans le calcul de l'indice pluviométrique de Birot du nombre de jours avec des précipitations ressort nettement de la confrontation des résultats avec ou sans tenir compte des brouillards matinaux. En serre, l'arrosage des sphagnes par 300 ml d'eau par pot (équivalent à 62 mm) ne se faisant que tous les 10 jours, seuls 3 jours par mois peuvent être considérés comme jours "avec des précipitations". La prise en considération des "brouillards" quotidiens (équivalents à 2.8 mm) distribue ainsi les précipitations sur 30 ou 31 jours au lieu de 3, tout en doublant la somme des précipitations mensuelles. Les résultats pour la serre s'en trouvent par conséquent fondamentalement différents et en même temps plus

proches d'un état réel. Par contre, l'intégration des quelques journées avec des brouillards matinaux sur le terrain ne modifie que très peu les résultats pour le site du Cachot.

L'indice le mieux adapté à notre expérience nous paraît être par conséquent l'indice pluviométrique de Birot avec la prise en compte des "brouillards" matinaux. Ce faisant on suit les suggestions d'Illomets (1982), Backéus (1988) ou Francez (1992) quant à l'importance de la distribution des précipitations. Vu sous cet angle, le climat de la serre paraît donc très proche de celui du site du Cachot illustré par les valeurs indicatives comparatives calculées sur la base des moyennes de 1904-1966, et ce d'autant plus que ces dernières sont calculées sans tenir compte des brouillards matinaux.

4.1.2. MICROCLIMAT ET TEMPÉRATURE

Si les sphaignes du haut-marais intact, non perturbé par l'exploitation de la tourbe ou le drainage, supportent aisément des fluctuations saisonnières grâce au mésoclimat globalement favorable, il peut en aller tout autrement dans des situations secondaires, asséchées et où la tourbe a été mise à nu. Dans de telles conditions, le microclimat peut jouer un rôle fondamental quant à la réimplantation et à la survie des sphaignes. Moore (1989) insiste d'ailleurs sur l'importance prépondérante des facteurs microclimatiques et hydrologiques sur le macroclimat en relation avec la croissance des sphaignes. Nos propres observations de terrain nous avaient également amenés à poser l'hypothèse que, en dehors des successions en hydrosère dans les anciennes fosses de tourbage où s'accumule de l'eau, les sphaignes ne s'étaient réimplantées qu'à la faveur d'un microclimat particulier.

En ce sens, la tourbe nue exposée sans aucune protection aux radiations solaires peut s'avérer particulièrement hostile. Schmeidl (1978) a mesuré des températures pouvant atteindre 70°C à 1 cm de profondeur dans de telles situations, et même 76°C sur des versants de fosses de tourbage orientés au Sud-Est! Aucune réimplantation de végétation ne se produit sur ces surfaces, alors que des sphaignes ou d'autres mousses recolonisent peu à peu des surfaces moins exposées. Le même auteur mentionne encore qu'il est relativement fréquent de mesurer des températures supérieures à 70°C dans des gazons de *Polytrichum alpestre* exposés au Sud-Est sur les versants de buttes. Dans le Jura, Matthey (1996:132) indique une température maximale de 39.8°C en surface d'un gazon à *P.alpestre*, mais sur un terrain plat, tout en remarquant que l'échauffement en surface de ce type de végétation est supérieur à celui d'une surface de tourbe nue voisine de quelques mètres. Dans un autre site jurassien, Matthey (1996:129) mesure par contre un maximum de 55.9°C à 1 cm de profondeur dans un stade initial d'une succession de recolonisation de la tourbe nue par *Eriophorum vaginatum*, signalant en plus que les mesures de températures n'ont pas été effectuées durant la période la plus chaude et la plus sèche de l'année.

De telles températures pourraient s'avérer fatales aux sphaignes. Selon Nörr (1974, in Rydin 1984) les sphaignes seraient capables de résister à de très hautes températures (plus de 85°!) pour autant qu'elles soient sèches. Mais, humide, *S.nemoreum* par exemple ne résisterait pas au-delà de 44-46°C. Dans notre propre expérience, les températures de l'air à 2 cm au-dessus de la tourbe, à hauteur des capitula des

sphaignes, n'ont atteint 46°C qu'à de rares exceptions près, et ce uniquement dans le cas du microclimat "à découvert" (sans protection) et sur tourbe asséchée par une nappe basse (-40 cm). Dans les autres situations à nappe basse, la température de l'air à 2 cm au-dessus de la tourbe est restée inférieure à 45°C. Lorsque la nappe était élevée (-1 cm), les températures de l'air à 2 cm au-dessus de la tourbe sont restées inférieures à 40°C, à l'exception des situations sous microclimat plastique où à cause de l'effet de serre produit par le plastique les températures ont atteint 40°C à 45°C. Quant aux tourbes, leur température à 1 cm de profondeur est constamment restée entre 25°C et 30°C, quel que soit le microclimat en surface. Nous pouvons donc raisonnablement penser que les conditions de culture dans notre expérience en serre n'ont pas été trop extrêmes pour les sphaignes du point de vue des températures.

Nos résultats sont en outre similaires aux observations microclimatologiques menées dans le terrain par divers auteurs. Dans une "lande de dégradation" asséchée à *Calluna vulgaris* en Bohême, Neuhäusl (1975) mesure, à la fin du mois de mai, une température maximale de l'air de 39°C à 5 cm au-dessus du sol, soit 10°C de plus que dans le *Sphagnetum magellanici* voisin! En juillet, la température de l'air de cette même "lande de dégradation" atteignait un maximum de 35°C mais à 20 cm de hauteur au lieu de 5 cm. Or Matthey (1996:129) mesure 10°C de plus à 2 cm qu'à 20 cm au-dessus du sommet d'un touradon d'*Eriophorum vaginatum* dans un faciès pionnier sur tourbe nue drainée! Ce qui laisse penser que la température à 2 cm au-dessus du sol dans la "lande de dégradation" étudiée par Neuhäusl (1975) devait approcher 40-45°C en juillet. Enfin, Matthey (1996:131) observe les températures en surface du tapis muscinal (1 cm de profondeur) dans les différents stades d'une succession secondaire de recolonisation de la tourbe nue par *Polytrichum alpestre* puis par des sphaignes. Il note les maxima estivaux suivants: 39.8°C dans le stade initial à *P.alpestre* et 35.4°C dans une jeune butte de sphaignes régénérée. Quant à la surface de la tourbe, Neuhäusl (1975) mesure un maximum de 23°C à fin mai, soit 16°C de moins que l'air sus-jacent, mais ne donne malheureusement pas d'indication pour l'été. Il reste que les températures de l'air et de la tourbe mesurées dans notre expérience en serre sous les différents microclimats créés sont tout à fait dans les mêmes ordres de grandeur que celles qui prévalent dans les faciès secondaires drainés décrits par les auteurs précités. Et c'est bel et bien dans ces conditions initiales parfois extrêmes que nous voulions comparer les chances de réimplantation de sphaignes.

De plus, les températures mesurées au niveau des capitula de sphaignes formant des tapis continus en pleine croissance dans des hauts-marais intacts nous confortent dans l'idée que les températures mesurées dans notre propre expérience sont tout à fait réalistes, même par rapport aux conditions "normales" de croissance des sphaignes dans le terrain. Ainsi, dans des régions plus nordiques comme en Suède Rydin (1984) observe des maxima entre 25°C et 35°C selon que les sphaignes sont respectivement sèches ou humides. Mais en Bavière, Schmeidl (1978) mesure un maximum de 40.5°C dans le *Sphagnetum magellanici* sans l'ombrage de *C.vulgaris* et de 34.7°C sous le couvert lâche de *C.vulgaris*. Les courbes de fluctuations des températures nyctémérales du tapis de sphaignes et de la surface de la tourbe présentées par Jensen (1961), Neuhäusl (1975:55), Schmeidl (1978:88), Matthey (1971:390) ou Matthey (1996:125) sont en outre parfaitement comparable à celles présentées plus haut au point 3.1.2 (figure 72) pour notre propre expérience.

4.1.3. MICROCLIMAT ET LUMIÈRE

Outre les températures élevées qui peuvent être mesurées dans un tapis de sphaignes exposé totalement aux radiations solaires, sans l'ombrage protecteur d'une strate herbacée ou chaméphytique par exemple, **une insolation excessive peut s'avérer fatale au moins aux espèces à tendance sciaphile.** Murray *et al.* (1989) attribuent à un phénomène de photoinhibition les chloroses qui apparaissent certaines années chez *Sphagnum squarrosum* dans une chaîne montagneuse de l'Alaska lorsque cette espèce se développe en dehors des fourrés de saules (*Salix spp*) où elle se rencontre habituellement.

Le rôle protecteur de l'ombre pour les sphaignes a été abordé de manière expérimentale par plusieurs auteurs. Clymo (1973) et Hayward & Clymo (1983) ont comparé la croissance de plusieurs espèces de sphaignes selon respectivement trois ou cinq classes d'absorbance de lumière (0, 45, 82%; et 0, 54, 80, 91 et 96%) et trois ou cinq classes de profondeur de la nappe d'eau (0, 3, 10 cm; et 0, 3, 6, 10, 14 cm). Dans les deux cas, l'accroissement de biomasse des sphaignes diminue régulièrement, tandis que leur étiolement s'accroît avec un ombrage d'intensité croissante. Mais les espèces réagissent différemment les unes par rapport aux autres en ce qui concerne leur allongement. Ainsi, *Sphagnum recurvum* présente **un optimum de croissance en longueur à 54% d'absorbance** (Hayward & Clymo 1983:851), l'effet étant amplifié avec une nappe d'eau plus proche de la surface. Sonesson *et al.* (1980:206) ont quant à eux comparé la croissance de *S. riparium* (une espèce de la section *Cuspidata* apparentée à *S. recurvum* var. *mucronatum*) dans une mare naturelle de haut-marais, donc en conditions hydriques non limitantes. Parmi les cinq classes d'absorbance de lumière testées (0, 49, 85, 94 et 97%) ils observent également **un optimum de croissance à 49% d'absorbance** et un étiolement maximum à 85% d'absorbance.

Ces résultats sont tout à fait similaires aux nôtres. Rappelons que l'ombrage ambiant de la serre correspondait à environ 50% de lumière incidente, une condition semblable à celle qui prévaut dans les groupements peu boisés du *Pino mugo - Sphagnetum magellanicum* (Neuhäusl 1975:74), groupement dominant des hauts-marais intacts du Jura. Les sphaignes cultivées sous microclimats "à découvert" et "plastique" l'ont donc été dans des conditions d'ombrage suboptimales, avec respectivement 50% et 60% d'absorbance de lumière incidente. Il n'est par contre pas surprenant de constater que les sphaignes cultivées sous le microclimat "ombrage", avec 80% d'absorbance, ait vu leur croissance en biomasse fortement réduite, surtout avec une nappe d'eau abaissée à 40 cm de profondeur (voir figure 74 au point 3.2.1). De manière tout aussi cohérente par rapport aux résultats des auteurs précités, l'étiolement des plantes a été nettement plus marqué sous le microclimat "ombrage", et ce quel que soit le niveau de la nappe d'eau.

Nous avons en outre mesuré un léger échauffement de l'air (3 à 5°C) sous le microclimat "ombrage", par rapport au témoin "à découvert", mais seulement dans les situations asséchées avec une nappe d'eau abaissée à 40 cm de profondeur. Cet effet de serre est cependant moins prononcé que sous le microclimat "plastique", où il se produit en plus aussi avec une nappe d'eau proche de la surface (voir figure 73 au point 3.1.2). Mais avec 80% d'absorbance, la lumière incidente était trop faible pour que cette température un peu plus élevée puisse contribuer à une meilleure

croissance des sphaignes comme le supposent Sonesson *et al.* (1980) pour leurs observations avec seulement 49% d'absorbance.

4.1.4. MICROCLIMAT ET GESTION DE L'EAU

LE CONTRÔLE DE LA TEMPÉRATURE

Plus intéressant nous paraît être par contre l'effet "tampon" des microclimats "ombrage" et "plastique" par rapport aux fluctuations importantes de la température mesurées "à découvert" avec une nappe d'eau basse (voir point 4.1.2 ci-dessus).

Ainsi, Harley *et al.* (1989), en Alaska, estiment que le rôle protecteur joué par des bois de bouleau (*Betula sp*) ou de saules (*Salix spp*) pour les sphaignes s'exerce avant tout par le biais d'un contrôle de la température de l'air ou du sol. En effet, selon leurs tests d'irradiance menés en chambre contrôlée, *S. angustifolium* devrait normalement mieux se développer en pleine lumière. Or les mesures de l'activité photosynthétique de cette espèce montrent un optimum aux alentours de 20°C, avec une activité encore supérieure à 75% de cet optimum entre 13°C et 30°C, mais une baisse à 50%, voire moins, au-delà de cette plage de températures. L'effet "tampon" sur les températures excessives par la canopée des arbres et buissons jouerait en outre aussi un rôle sur le contrôle de l'humidité de l'air ou du sol et donc indirectement sur l'humidité des sphaignes elles-mêmes. Brock & Bregman (1989), aux Pays-Bas, concluent de la même manière à propos du rôle des bois de bouleaux (*Betula sphaigne*) et sous lesquels *S. recurvum var. mucronatum* présente une très forte production. Le rôle de l'ombrage (70% d'absorbance en été) en tant que tampon sur les températures estivales excessives et garant du maintien d'une humidité relative de l'air élevée aurait pour conséquence une dessiccation moins fréquente des sphaignes.

Rydin (1984:370) suggère également que le teneur en eau des sphaignes pourrait bien être un facteur plus limitant pour la photosynthèse que la température et l'insolation. En effet, selon ses propres mesures, Rydin (1984:368) montre que la température des sphaignes n'augmente de manière nette qu'au-dessous d'une teneur en eau de 200%. Or, l'activité photosynthétique des sphaignes diminue en général de manière abrupte dès que leur teneur en eau s'abaisse au-dessous de 500% (Silvola & Aaltonen 1984, Rydin & McDonald 1985b, Murray *et al.* 1989, Silvola 1990), soit bien avant que leur température n'augmente de manière significative!

TEMPÉRATURE ET ÉVAPOTRANSPIRATION : UN JEU COMPLEXE D'ACTIONS ET RÉTROACTIONS

La température et l'humidité de l'air, la vitesse du vent et l'intensité de la radiation solaire sont autant de facteurs qui influencent l'évapotranspiration. Il est admis généralement que la quantité d'eau évapotranspirée par les sphaignes est environ le double de celle évaporée à partir d'une surface d'eau libre (Eggelsmann 1964, Nichols & Brown 1980). Ce faisant, les sphaignes non seulement assurent le maintien d'une teneur en eau suffisante de leur capitula pour la photosynthèse, mais en faisant circuler beaucoup d'eau autour de leurs tissus, ces plantes ectohydriques captent, grâce à leur forte capacité d'échange cationique (Clymo 1987), les éléments nutritifs dilués du milieu oligotrophe dans lequel elles se développent (Brehm 1971).

Lorsqu'elles forment un tapis continu, les sphaignes elles-mêmes peuvent ainsi exercer indirectement un contrôle du microclimat par le biais de l'évapotranspiration. Sur la base du calcul de bilans énergétiques, Nichols & Brown (1980) ont montré qu'à 20°C et 25°C respectivement 25% et 41% du rayonnement net ont été transférés de l'air aux surfaces d'évaporation, en l'occurrence les sphaignes. Selon les conditions d'ensoleillement, les sphaignes non seulement évitent de trop s'échauffer mais peuvent aussi contribuer à refroidir un peu l'air sus-jacent et à en augmenter l'humidité (Matthey 1996).

Toutefois, l'évapotranspiration s'opère au dépend de la nappe d'eau dans le sol dont le niveau s'abaisse en l'absence de précipitations. Là encore, les sphaignes sont capables de réagir pour limiter cette fois leur dessiccation en profondeur. Avec l'abaissement de la nappe d'eau, la surface seulement du tapis de sphaignes se dessèche et les sphaignes prennent une teinte blanchâtre. Leur albedo augmente fortement, contribuant à diminuer la quantité de radiation utile à l'évaporation qui diminue (Nichols & Brown 1980). Si la température de ce "couvercle" protecteur peut dépasser 40°C comme nous l'avons vu plus haut, au-dessous la température est de plusieurs degrés inférieure (Rydin 1984, Matthey 1996) et les sphaignes restent turgescentes, mais l'évapotranspiration est fortement réduite. Lorsque la nappe descend au-dessous d'un seuil d'environ 30 cm, l'évapotranspiration cesse presque complètement (Romanov 1968b in Ingram 1983), la frange capillaire étant rompue et les plantes vasculaires, avant tout des chaméphytes ayant un enracinement superficiel, se voient coupées de la nappe d'eau. A un volume donné d'eau évaporée, correspondra en outre un abaissement du niveau piézométrique d'autant plus conséquent que la tourbe est plus humifiée (Schouwenaars 1993) augmentant ainsi le stress physiologique pour la végétation.

Ingram (1983:77) a montré l'importance de l'architecture des communautés végétales pour la régulation de l'évapotranspiration. Ce contrôle d'effectue par le biais de l'ombrage au sol, du ralentissement de la vitesse du vent, de la surface de transpiration de la végétation ou par le contrôle direct de la transpiration des plantes vasculaires par une régulation de l'ouverture des stomates. A ce propos, toutes les plantes vasculaires ne réagissent pas de la même manière, et il semblerait que *Calluna vulgaris* ait une régulation stomatale effective de l'évapotranspiration (Ashmore 1975, in Ingram 1983:84), tandis que ce phénomène paraît peu efficace chez *Eriophorum vaginatum* (Miller, Stoner & Ehleringer 1978, in Ingram 1983:85)

Cet ensemble de facteurs et leurs interactions jouent un rôle fondamental pour les sphaignes, dépourvues de systèmes racinaire et vasculaire. La présence d'un couvert végétal peut par conséquent grandement contribuer à limiter les risques d'assèchement des sphaignes.

L'ÉVAPORATION PICHE : UNE MESURE INTÉGRATIVE

Selon Neuhausl (1975:65), la mesure de l'humidité de l'air ne donne pas des informations aussi précieuses que l'évaporation, qui restitue mieux les conditions d'humidité "physiologiquement active" pour la végétation. Mesurée à l'aide d'évaporimètres de Piche, l'évaporation est en effet une mesure intégrative de plusieurs facteurs microclimatiques. Nous avons nous-mêmes relevé des différences plus démonstratives entre les différents microclimats créés dans notre expérience par le biais de mesures d'évaporation Piche par rapport aux mesures d'humidité relative

de l'air. Or dans le terrain, des différences sensibles et écologiquement significatives peuvent être mesurées dans différents types de végétation.

Dans les différents milieux non boisés étudiés par Neuhäusl (1975), l'évaporation Piche diurne à 20 cm au-dessus de la surface du sol est minimale dans un faciès à *Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum*, avec un taux d'évaporation d'environ 1.5 ml/h par une journée d'été très chaude (air >30°C). A titre de comparaison, l'évaporation est de 2.2 ml/h dans le *Sphagnetum magellanici* sans strate herbacée ni chaméphytique très développée, et où les sphaignes ont séché en surface, bloquant ainsi leur évapotranspiration et contribuant à échauffer l'air par réflexion de la radiation incidente. Ce taux est similaire à celui mesuré dans une lande "de dégradation", sans sphaignes et à nappe d'eau profonde, avec environ 2 ml/h, et où les conditions microclimatiques sont extrêmes (forte insolation, forte réflexion sur les tiges sèches des chaméphytes, sécheresse du sol). L'évaporation Piche diurne se réduit par contre à 1.5 ml/h dans les pinèdes du haut-marais et même à 1.0 ml/h dans la pessière mais seulement en présence d'un sous bois de *Vaccinium myrtillus* (2 ml/h sans sous-bois). Neuhäusl (1975) indique que ces valeurs sont extrêmes, et les compare à celles d'un climat "aride", mais qu'elles illustrent bien le rôle différencié que peut jouer la végétation sur le contrôle du microclimat!

Grosvernier *et al.* (1995) ont également effectué un certain nombre de mesures d'évaporation Piche par une journée chaude de juillet dans les différents stades de recolonisation d'une succession secondaire dominée par *E.vaginatum*. Dans le stade "terminal" qui peut être assimilé au *Sphagnetum magellanici* du haut-marais intact, Grosvernier *et al.* (1995) mesurent un taux d'évaporation de 0.65 ml/h qui n'est donc pas aussi extrême que celui mesuré par Neuhäusl (1975). Mais cette valeur permet en quelque sorte d'étalonner les deux jeux de mesures pour comparer les écarts respectifs entre types de milieux. L'évaporation Piche diurne dans les stades initiaux des faciès à *E.vaginatum* est également de 0.65 ml/h à 20 cm de hauteur, mais elle se réduit à 0.5 ml/h dans l'espace protégé entre deux touradons et même à 0.4 ml/h si un coussinet de sphaignes en régénération est présent dans le creux entre les touradons. Enfin, dans la cavité sise sous la couronne de feuilles arquées et retombantes d'*E.vaginatum*, au pied de la souche du touradon, l'évaporation Piche diurne n'est plus que de 0.16 à 0.18 ml/h, l'effet tampon par la végétation étant alors maximal.

Enfin, dans notre expérience en serre, l'évaporation Piche diurne a varié au cours d'une semaine de beau temps chaud en août 1992 entre 0.13 et 0.22 ml/h. L'ombrage de la serre et l'absence quasi totale de vent sont probablement la cause de ces valeurs très faibles d'évaporation. En surface des pots de culture, l'évaporation ne dépasse pas 0.12 ml/h à découvert et se réduit même à 0.05 ml/h sous la couverture de plastique! Ces valeurs se révèlent par conséquent extrêmement favorables pour les sphaignes par rapport aux conditions de terrain, mais elles restent dans un ordre de grandeur tout à fait comparable aux zones les mieux protégées sur le terrain, sous la canopée des feuilles d'*E.vaginatum*.

Le microclimat "plastique" se révèle encore plus efficace que le microclimat "ombrage" (voir figure 69 au point 3.1.2). Une telle situation ne peut qu'avoir des répercussions favorables sur le maintien d'une teneur en eau élevée des sphaignes. De plus, dans l'ambiance ombragée suboptimale de la serre, le microclimat

"plastique" n'engendre ni un ombrage ni un échauffement supplémentaires trop conséquents. Grâce à cette combinaison de facteurs, il permet aux sphaignes de se développer non seulement dans des conditions similaires à celles de milieux naturels intacts, mais encore de s'affranchir du stress hydrique imposé par une nappe d'eau trop abaissée (voir figure 77 au point 3.2.2).

4.2. LE RÔLE COMPLÉMENTAIRE DES PROPRIÉTÉS DES TOURBES

4.2.1. LE RÔLE DE LA POROSITÉ EN RELATION AVEC LE NIVEAU DE L'EAU

En plus du microclimat "plastique", les propriétés physiques des tourbes, en particulier la porosité, peuvent encore contribuer à améliorer l'alimentation en eau des sphaignes. Rappelons à ce propos les effets croisés, entre niveau de l'eau et propriétés des tourbes, mis en évidence aussi bien par l'analyse de variance (voir point 3.2.1) que par l'analyse multivariable (figure 78 au point 3.2.2). Dans sa synthèse sur l'hydrologie des marais, Ingram (1983:111) insiste sur le fait que la capacité de la tourbe à stocker de l'eau ne dépend pas uniquement de la porosité totale mais aussi et surtout de la taille, de la distribution et de l'agencement des pores. Cet ensemble complexe de propriétés quantitatives et qualitatives concernant la porosité détermine en effet quelle proportion des pores est susceptible de se vider par drainage gravitaire. On peut en outre montrer que le coefficient de drainage (quantité d'eau restituée par le drainage d'une tourbe saturée) est inversement corrélé à son degré d'humification et à sa densité apparente (Ingram 1983:113). Ainsi, une tourbe à trop forte densité apparente ne sera pas capable de stocker suffisamment d'eau pour assurer l'alimentation des sphaignes (Schouwenaars 1993). De même, si la frange capillaire peut augmenter avec le tassement et la décomposition de la tourbe qui suivent le drainage (Kuntze 1965 in Yerly 1970, Schneebeli 1988), la diminution trop importante de la conductivité hydraulique (Rycroft, Williams & Ingram 1975) ralentit à tel point les flux capillaires que ces derniers finissent par ne plus pouvoir assumer les besoins en eau des sphaignes (Mannerkoski 1985, Damman 1986).

La décomposition de la tourbe de surface, drainée et mise à nu par l'exploitation de tourbe, peut par contre progressivement conduire après quelques dizaines d'années à une situation où se forme une couche de tourbe suffisamment compacte et imperméable pour supporter une accumulation d'eau en surface (Schneebeli 1988:122, Salonen 1990:222). Selon les propriétés des tourbes et le régime des précipitations, cette accumulation d'eau peut donner lieu à la formation d'une nappe perchée ou seulement provoquer une saturation des strates superficielles sans qu'il n'y ait d'eau libre. Dans le Jura, Matthey (1996:110) a ainsi pu mettre en évidence une nappe perchée dans un faciès pionnier à *Eriophorum vaginatum* sur tourbe nue exploitée. Cette nappe se maintient durant la plus grande partie de la saison de végétation. Dans les stades suivants de cette succession de recolonisation de la tourbe nue par *E.vaginatum*, seule une forte humidité, sans nappe d'eau libre, a pu être mesurée par tensiométrie (Matthey 1996:112). Les faibles forces de succion mesurées ($pF < 2$) attestent la disponibilité de cette eau pour les plantes, mais expliquent aussi le caractère temporaire de la saturation de ces tourbes, lié aux événements météorologiques.

Dans le cadre de notre propre expérience, nous avons vu au Chapitre II, à propos de l'évolution des tourbes dans les pots en serre, en quoi les strates superficielles des tourbes raclées pour la production horticole se distinguaient des autres. La distribution des pores de différentes tailles entre la surface et la profondeur y est plus favorable dans la mesure où les mésopores grossiers et moyens dominent en surface, où ils forment un réservoir, tandis que les mésopores fins et micropores constituent une strate sous-jacente à très faible perméabilité. C'est ce que nous avons indirectement observé à la figure 77 (point 3.2.2) où la croissance des sphaignes s'était avérée négativement corrélée à la proportion de mésopores fins et micropores en surface, une propriété qui est justement bien corrélée avec le rapport entre proportions de mésopores fins et micropores en surface par rapport à la profondeur (tableau 34, point 3.2.2). La taille des pores est cependant quelque peu plus fine que celle des pores dominants dans les tourbes du haut-marais intact ce qui, lorsque le niveau de la nappe est abaissé à 40 cm de profondeur, contribue à une rétention prolongée de l'eau dans la frange capillaire. Nous rejoignons là les considérations de Salonen (1990:219) qui attribue à une taille moyenne plus fine des particules le caractère temporairement saturé des tourbes mises à nu et compactées par le travail des machines utilisées pour la récolte de tourbe. On saisit mieux dès lors la signification, pour la variance de la croissance des sphaignes, de l'effet croisé entre propriétés des tourbes et niveau de l'eau (voir figure 78 au point 3.2.2). Cette influence favorable n'est cependant pas suffisante en elle-même, et elle ne favorise vraiment la croissance des sphaignes qu'en présence d'un microclimat chaud et humide ("plastique").

4.2.2. UNE PLUS GRANDE SENSIBILITÉ DES SPHAIGNES CULTIVÉES PAR PIEDS ISOLÉS

Il est aussi remarquable de constater à quel point les sphaignes cultivées par pieds isolés les uns des autres se révèlent beaucoup plus dépendantes des propriétés des tourbes que ce n'était le cas dans notre première expérience comportant trois espèces (Chapitre III). Dans ce dernier cas en effet les sphaignes ont été cultivées en coussinets non structurés par rapport à leur état naturel et se trouvaient par conséquent relativement bien isolées du substratum tourbeux par un "matelas" de sphaignes mortes mais non décomposées. Seule *S.recurvum* var. *mucronatum*, dont la litière est moins dense et se décompose plus aisément en particulier avec un abaissement de la nappe d'eau (Lütt 1992:103), s'était montrée sensible à certaines propriétés des tourbes.

Dans la présente expérience, les pieds isolés des sphaignes ont été directement implantés à même la tourbe et la sensibilité de *S.recurvum* var. *mucronatum* aux propriétés des tourbes s'en est trouvée nettement accentuée. C'est ainsi que le pourcentage de variance de la croissance des sphaignes expliqué par les propriétés des tourbes atteint près de 25%, soit une contribution presque équivalente à celle du niveau de l'eau. L'interdépendance des propriétés surtout physiques des tourbes (distribution de la porosité) avec le niveau de l'eau que nous avons discutée plus haut s'exprime en outre par un effet croisé de 10% entre propriétés des tourbes et niveau de l'eau. Dans la première expérience que nous avons menée avec trois espèces cultivées en coussinets sur leur propre litière, la contribution des propriétés des tourbes à l'explication de la variance de la croissance des sphaignes se réduisait par

contre à un peu moins de 6%, sans effet croisé avec la contribution du niveau de l'eau (elle-même de seulement 10%)!

Cette modification de la sensibilité des sphaignes aux facteurs abiotiques n'est pas sans rappeler les comportements "densité-dépendants" de certains animaux et la relation de certains facteurs écologiques à la densité (Dajoz 1985).

NAPPE D'EAU ÉLEVÉE ET TOURBE DU HAUT-MARAIS INTACT FONT BON MÉNAGE

Les tourbes du haut-marais intact sont restées les plus oligotrophes et celles dont la mésoporosité est la plus importante, tandis que, suite à l'homogénéisation des propriétés des tourbes durant leur séjour de deux ans en serre (voir Livre deuxième), les déséquilibres dans les teneurs élémentaires des tourbes de la lande sèche à *Calluna vulgaris* se sont atténués. En présence d'une nappe d'eau élevée, il n'est par conséquent pas surprenant de mesurer la meilleure croissance de *S.recurvum var. mucronatum* sur les tourbes du haut-marais intact. D'une part, la porosité optimale de ces tourbes garantit le meilleur approvisionnement en eau des sphaignes et l'on retrouve ainsi un taux de croissance comparable à celui observé lors de la première expérience avec les plantes en coussinets denses. D'autre part, dû à la sensibilité de *S.recurvum var. mucronatum* à la minérotrophie du milieu (Vitt & Slack 1984:1425, Lütt 1992:149) la croissance de cette espèce est fortement réduite, même avec une nappe d'eau proche de la surface, sur tous les autres types de tourbes par rapport à l'expérience précédente. L'analyse de la minéralomasse des sphaignes en fin d'expérience a par ailleurs bien mis en évidence les particularités des sphaignes ayant crû sur les tourbes oligotrophes du haut-marais intact et sur celles minérotrophes des tourbes agricoles (voir point 3.3).

Ces résultats sont conformes aux hypothèses d'Andrus (1986:423) qui considère que, dans les stades initiaux des successions de recolonisation de la tourbe nue, les facteurs biogéochimiques sont au moins aussi influents sur la sélection et les conditions de réimplantations des sphaignes que les facteurs hydrologiques. Cette influence va ensuite en s'amenuisant, au fur et à mesure que l'accumulation des restes des sphaignes isole ces dernières du substratum, les facteurs hydrologiques l'emportant alors à nouveau sur les facteurs biogéochimiques (passage d'un contrôle exogène à un contrôle endogène).

CHANGEMENT DE STRATÉGIE EN SITUATION ASSÉCHÉE

Avec l'abaissement de la nappe à 40 cm, la porosité trop grossière des tourbes du haut-marais intact ne permet plus un approvisionnement suffisant en eau des sphaignes et la croissance de ces dernières s'en trouve réduite au même niveau que sur les autres types de tourbes. Par contre, comme lors de la première expérience, la croissance de *S.recurvum var. mucronatum* sur les strates superficielles de la tourbe nue raclée pour la production horticole s'est à nouveau avérée relativement indépendante du niveau de l'eau, tout en étant beaucoup plus faible à cause de la plus grande sensibilité des sphaignes aux propriétés plus minérotrophes de ces tourbes. Seul l'accroissement en longueur est nettement meilleur sur ce type de tourbe que sur les autres. Mais cela est vrai surtout sous le microclimat "plastique" où les valeurs d'accroissement en longueur se rapprochent de celles mesurées lors de la première expérience qui s'était déroulée à découvert! Cette meilleure croissance en longueur s'accompagne en outre d'un accroissement de biomasse au moins aussi bon

sinon meilleur que sur les autres types de tourbes et ne constitue donc pas qu'un simple étiolement.

Bien que faible, cette différence n'en a pas moins une signification écologique qui pourrait s'avérer importante. Nous avons discuté au chapitre III des avantages d'une croissance en longueur rapide pour l'occupation de l'espace. Les sphaignes réimplantées par pieds isolés sur une surface de tourbe nue se trouvent dans une situation peu favorable, qui les rend vulnérables face au stress hydrique et à la toxicité potentielle d'une tourbe trop minérotrophe avec laquelle elles sont directement en contact. Dès lors, leur meilleure stratégie ne peut être que de chercher à occuper au plus vite l'espace à disposition afin de constituer un tapis continu, même mince, qui contribuera, en s'épaississant, à isoler progressivement les sphaignes vivantes du substratum. En ce sens, les strates superficielles de la tourbe nue raclée pour la production horticole présentent un ensemble de propriétés qui, combinées avec le microclimat chaud et humide sous "plastique", confèrent aux sphaignes un avantage certain sur celles qui croissent sur d'autres types de tourbe et sous d'autres microclimats.

5. CONCLUSION

5.1. DES CONDITIONS MÉSOCLIMATIQUES A PRIORI FAVORABLES

Au Chapitre III nous avons discuté des avantages adaptatifs que présente à notre avis *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* en tant qu'espèce pionnière de marais drainés et exploités pour la production de tourbe. Tous les auteurs ne s'accordent cependant pas sur les facultés de cette espèce à coloniser des surfaces de tourbe nue qui s'assèchent fortement en été. Deux raisons essentielles sont à notre avis à la source de ces divergences de points de vue.

D'une part, comme le relève Gillet (1980), il règne dans la littérature une très grande confusion quant à la systématique du groupe des sphaignes attribuées au binom *Sphagnum recurvum*. Green & Pearson (1968) considèrent par exemple "*S.recurvum*" comme une espèce à large spectre écologique en regard de la minérotrophie du milieu et du niveau de l'eau. Mais dans le même temps, ils relèvent que, dû à sa faible résistance à la dessiccation (Green 1968), cette espèce est exclue des milieux à assèchement périodique. Ils attribuent par conséquent son fort pouvoir colonisateur de milieux drainés à une hausse du niveau de l'eau provoquée par le manque d'entretien des systèmes de drainage. A l'inverse, nous avons nous-mêmes porté notre choix, pour notre travail, sur *S.recurvum* var. *mucronatum* en tant qu'espèce pionnière de situations drainées, notamment aussi à cause de ses apparentes bonnes capacités de reviviscence après dessiccation (voir conclusion du Chapitre III)! De telles contradictions pourraient fort bien n'être que le reflet d'une confusion de différentes espèces, à l'autoécologie différenciée (voir à ce propos les travaux récents de Flatberg 1992, 1993). La comparaison des résultats de différents travaux concernant les niches écologiques ou la résistance à la dessiccation de *S.recurvum*, alias *S.fallax*, alias *S.recurvum* var. *mucronatum* ne peut en tous les cas être faite qu'avec la plus grande prudence.

D'autre part, les conditions mésoclimatiques très variables d'une région à l'autre du globe peuvent également contribuer à considérer différemment le rôle de *S.recurvum* var. *mucronatum* dans les successions secondaires de restauration de hauts-marais. Weber (1993) relate par exemple l'échec très net de la réimplantation, en Allemagne du Nord, de *S.fallax* sur des surfaces de tourbe nue à trop forte fluctuation du niveau de l'eau, au contraire de *S.cuspidatum* une espèce taxonomiquement très proche. En Allemagne du Nord, avec 795 mm de précipitations et une température annuelle de plus de 8°C (Eggelsmann 1964), le bilan ETP/P est cependant nettement moins favorables aux sphaignes que ne le sont les conditions jurassiennes. Ainsi, dans le Jura, Feldmeyer-Christe (1990:66-67) observe régulièrement *S.fallax* sur des surfaces de tourbe nue périodiquement asséchées en été. Et nos propres observations et hypothèses nous ont amené à choisir cette espèce pour notre étude sur les conditions écologiques caractérisant les stades initiaux de la recolonisation de surfaces de tourbe nue drainées.

Si *S.cuspidatum* résiste mieux à la dessiccation que *S.recurvum* var. *mucronatum*, elle n'en reste par moins liée étroitement à la présence régulière d'une nappe d'eau très élevée voire d'une faible inondation en dehors des périodes de sécheresse (figure 81).



FIGURE 81. DANS LES ANCIENNES FOSSES DE TOURBAGE, AVEC UNE EAU OLIGOTROPHE PEU PROFONDE, DE NOMBREUSES ESPÈCES DE SPHAIGNES SONT À MÊME DE RECOLONISER LE MILIEU.



FIGURE 82. IL EN VA TOUT AUTREMENT SUR TOURBE ORAINÉE, OÙ LA SÉCHERESSE ESTIVALE EXERCE UNE FORTE PRESSION SÉLECTIVE SUR LES SPHAIGNES.

Par conséquent, à moins de pouvoir recréer de vastes surfaces plus ou moins inondées sur des terrains tourbeux à très faible déclivité (<10‰) comme le suggère Eggelsmann (1987), *S.cuspidatum* ne peut être appelée à ne jouer qu'un rôle mineur pour la restauration de hauts-marais drainés à topographie accidentée, en dehors des systèmes hydrosères qui se reconstituent dans les anciennes fosses de tourbage (Bertram 1988, Giller & Wheeler 1988, Lütt 1992).

En climat plus océanique, par contre, *S.recurvum* var. *mucronatum* se rencontre régulièrement en marge des fosses de tourbage, sur des versants en pente douce le long desquels elle trouve des conditions hydriques optimales (Jortay & Schumacker 1989, Meade 1992). Money (1995) observe même qu'elle recolonise aussi bien que *S.cuspidatum* la zone la plus sèche en amont de la pente régulière d'une fosse expérimentale, mais seulement lors d'une année particulièrement humide.

Mais contrairement à *S.cuspidatum*, *S.recurvum* var. *mucronatum* n'est pas liée à la présence d'une inondation plus ou moins permanente du milieu et de ce point de vue sa niche écologique est donc potentiellement plus vaste! Pour coloniser des milieux à forte amplitude de variation de la nappe d'eau il lui faudra cependant trouver un moyen d'éviter au mieux une dessiccation trop prononcée durant les périodes sèches de l'été (figure 82). Et nous avons expérimentalement montré, et confirmé les observations de terrain de Matthey (1996), qu'un microclimat favorable pouvait fort bien compenser l'absence d'une nappe d'eau suffisamment élevée.

5.2. VERS UNE STRATÉGIE DE RECOLONISATION DE LA TOURBE NUE

Qu'il s'agisse de *S.cuspidatum* ou de *S.recurvum* s.l., la plupart des auteurs ayant étudié ou même géré l'initiation de successions secondaires de recolonisation de la tourbe nue par des sphaignes ont relevé un fait fondamental: les sphaignes semblent se développer au mieux au contact d'herbacées ou de chaméphytes. Meade (1992) suppose ainsi que *Juncus effusus* favorise le développement de colonies de *S.cuspidatum*, *S.recurvum* et *S.fimbriatum* en offrant aux sphaignes un point d'ancrage. Weber (1993:74) remarque que *S.cuspidatum* se développe de préférence en bordure des mares peu profondes qui ont été réaménagées sur une surface de tourbe nue, mais presque toujours au contact d'*Eriophorum vaginatum* qui semble lui fournir une protection mécanique contre les vagues. Comme Jortay & Schumacker (1989), Meade (1992) ou Money (1995), il constate effectivement que *S.cuspidatum* ne réussit pas à coloniser des surfaces d'eau libre trop profonde (dès quelques décimètres). Weber (1993:56) suggère ainsi de favoriser la réimplantation des sphaignes en semant *E.vaginatum* à large échelle. Cette technique de restauration se justifie à plus d'un titre.

E.vaginatum est une plante typique du haut-marais oligotrophe et à ce titre elle mérite d'être prise en considération. De plus, sa forte compétitivité en milieu tourbeux oligotrophe saturé en eau (Gebauer, Reynolds & Tenhunen 1995) permet un contrôle de *Molinia caerulea*, une plante qui profite mieux des fortes fluctuations du niveau de la nappe et peut totalement anéantir et empêcher la croissance d'autres espèces par sa litière très abondante (Schumacker & de Zuttere 1980). De ce point de vue, *E.vaginatum*, même en peuplements denses, ne produit pas une litière aussi abondante, la plupart des feuilles restant érigées quelques années. La minéralomasse

des litières d'*E.vaginatum* est en outre mieux adaptée aux conditions oligotrophes du haut-marais (Weber 1993:58).

De par leur structure en touradons plus ou moins rapprochés, les peuplements d'*E.vaginatum* offrent aux sphaignes un microclimat favorable (Weber 1993:58). Les mesures microclimatiques effectuées par différents auteurs confirment en outre celles effectuées par Matthey (1996) et Grosvernier *et al.* (1995). Chapin III, van Cleve & Chapin (1979) considèrent la structure en touradon comme favorable à une fonte des neiges plus précoce dans l'arctique, d'où un prolongement de la saison de végétation de 5-10%. Leurs mesures de température au sein du touradon confirment le rôle tampon joué par la cavité sise au pied de la souche du touradon et sous la canopée des feuilles retombantes. La température moyenne y est un peu plus chaude que celle du sol (mini-serre), les fluctuations y sont atténuées et aucun cycle de gel-dégel n'y intervient entre juin et août contre encore 3 cycles au sommet du touradon en juin, et respectivement 9, 1 et 14 cycles en juin, juillet et août au niveau du sol (contact avec le permafrost)!

E.vaginatum est en plus une pionnière typique sur les surfaces de tourbe mise à nu. Dans l'arctique elle trouve les conditions de température et de lumière optimales pour une germination maximale des graines sur les surfaces dénudées par l'érosion thermokarstique (Gartner, Chapin III & Shaver 1986) où elle s'implante de préférence sur des tapis d'hépatiques. Elle peut aussi s'implanter sur d'autres mousses mais pour autant que le tapis ne soit pas trop dense. En Finlande, Salonen (1990) constate une compétition inhibitive de la part de *Polytrichum alpestre* et *P.commune* face à la germination d'*E.vaginatum*.

Une saturation du sol, mais pas une inondation, semble en outre indispensable à la germination des graines (Wein & McLean 1973). C'est ainsi que Salonen (1990) explique le fait que *E.vaginatum* soit la seule espèce à avoir recolonisé une surface de tourbe nue en Finlande, grâce à une compaction et une humification superficielle de la tourbe favorisant la rétention de l'eau en surface et inhibant les plantes qui supportent mal l'anaérobiose.

Enfin, une fois installée, *E.vaginatum* s'avère très résistante aussi bien à l'engorgement qu'à l'assèchement grâce à son enracinement profond (Wein 1973). Elle résiste mieux au feu que les espèces ligneuses comme *Calluna vulgaris* ce qui fait dire à Schumacker & de Zuttere (1980) qu'elle constitue le "squelette" du haut-marais (figure 83). Après un incendie, *E.vaginatum* est capable de rejeter en masse à partir des rhizomes et sa production de graines est stimulée. Il en résulte souvent la formation d'un groupement paraclimacique presque pur (Wein 1973). Ce groupement peut s'avérer peu favorable dans un premier temps à la réimplantation de sphaignes, la densité de peuplement portant trop d'ombre au sol par exemple (Weber 1993:58). Mais Polozova (1970 in Wein 1973) a décrit un cycle évolutif des touradons d'*E.vaginatum* en quatre phases successives, où la colonisation croissante par les bryophytes peut mener à un recouvrement total des touradons! On retrouve là exactement la série évolutive décrite par Matthey (1996) pour les successions secondaires dans les hauts-marais jurassiens!

Un cycle similaire a été décrit par Barclay-Estrup & Gimingham (1969) pour *C.vulgaris*. En comparant les conditions microclimatiques estivales décrites par Barclay-Estrup (1971) dans les différentes phases du cycle avec les résultats exposés



FIGURE 83. ERIOPHORUM VAGINATUM, LE SQUELETTE DU HAUT-MARAIS.



FIGURE 84. SPHAINNES CROISSANT À L'ABRI DE VACCINIUM ULIGINOSUM SUR UNE LANDE.

plus hauts de diverses expérimentations *in situ* et *in vitro* sur les conditions optimales de développement des sphaignes, il est possible d'expliquer les différences de taux de recouvrement des sphaignes et leur fluctuations observées sur des placettes permanentes par Barclay-Estrup & Gimingham (1969). Dans les stades pionniers et juvéniles l'installation des sphaignes seraient ainsi empêchées respectivement par une insolation et des températures trop excessives (90% de lumière incidente) puis par un ombrage trop conséquent (2% de lumière incidente). A maturité, les peuplements de *C.vulgaris* offrent aux sphaignes des conditions microclimatiques toujours plus favorables et on constate une expansion des tapis de sphaignes durant les 3 ans d'observations. Enfin, dans le stade dit "dégénéré" où, par sénescence, des lacunes apparaissent et créent une structure par taches (en moyenne environ 60% de lumière incidente), s'instaure une certaine stabilité des peuplements qui sera à nouveau perturbée par le pacage des moutons ou le brûlis.

Matthey (1996) a en outre bien démontré le rôle protecteur efficace que pouvait jouer *Vaccinium uliginosum* (figure 84), surtout en été (présence des feuilles!) pour les sphaignes qui recolonisent l'écotone entre tapis tremblants, régénérés en hydrosère dans une ancienne fosse de tourbage, et forêts drainées adjacentes.

- **Qu'il s'agisse de la régulation de la température et de l'insolation ou d'une limitation des effets du vent, on retrouve à travers les observations de terrain ou les expérimentations en serre ou en laboratoire à chaque fois approximativement le même ensemble de caractéristiques microclimatiques optimales. A chaque fois, les sphaignes ont profité, sous le couvert de plantes vasculaires, de conditions microclimatiques favorables pour recoloniser des surfaces de tourbe nue. Mais nous l'avons vu, ce processus est indissociable de conditions édaphiques particulières qui favorisent, en l'absence d'une nappe d'eau permanente, la faible infiltration des eaux de pluie et leur rétention en surface sous forme d'une nappe perchée ou au moins d'une strate superficielle de tourbe saturée.**

Livre quatrième

**De l'expérimentation in vitro à
l'observation in situ**

**Réflexions sur la dynamique de la
végétation dans le processus de
restauration des communautés végétales
du haut-marais et conséquences pour le
"génie écologique"**

SYNTHÈSE

RÉSUMÉ

Dans le contexte géopolitique des années 90 en Suisse, la gestion des marais est entrée dans une phase décisive (voir Introduction de notre travail): non seulement la protection des marais (biotopes et paysages) est ancrée dans la constitution fédérale, mais en plus l'ordonnance d'application de la législation en la matière stipule aussi que la "régénération" des marais doit être envisagée partout où elle est possible.

En matière de régénération, l'expérience fait toutefois encore largement défaut aux gestionnaires. On est en effet passé pour ainsi dire du jour au lendemain d'une situation où l'on exploitait de la tourbe à une situation où l'on était soudain censé "recréer du marais", avec le lot de scepticisme, d'incrédulité, d'agressivité et finalement de confusion que cela a suscité! Qu'on songe simplement au fait que la tourbe a encore été exploitée jusqu'en 1994 dans la Vallée des Ponts-de-Martel dans le Haut-Jura!

Certes, il serait injuste de négliger ici les efforts entrepris depuis quelques décennies pour restaurer des hauts-marais dans le Jura et ailleurs en Suisse. L'idée ne date pas d'hier, et nombreux ont été les pionniers, souvent bénévoles, qui n'ont pas attendu pour agir, avec beaucoup de succès, qu'on légifère ou que les scientifiques se joignent à la mêlée! La réactivation de peuplements de sphaignes édificateurs de tourbe par le blocage des réseaux de drainage se heurte cependant d'une part à des effets secondaires, souvent négligés ou imprévisibles et qui vont à l'encontre des objectifs visés (voir l'embroussaillage de landes pourtant favorables aux invertébrés, selon Kelm & Wegner 1988), d'autre part à des difficultés techniques qui rendent illusoire la réhumidification de vastes étendues de marais asséchés (sans évoquer les problèmes financiers...). La prise en compte, ces dernières années, d'un champ d'investigation plus étendu pour la définition des objectifs de restauration, incluant non seulement la végétation et l'hydrologie, mais également les facteurs zoologiques, devrait contribuer à éviter les rétroactions négatives. Le présent travail apporte lui une contribution à la définition d'une stratégie de gestion des zones de marais où la régénération par un rehaussement de la nappe n'est pas envisageable.

En ce sens, outre des données scientifiques quant aux conditions de réimplantation de sphaignes dans des milieux a priori défavorables, notre travail se veut également générateur d'une réflexion plus globale sur la restauration et l'évolution de milieux secondaires manipulés par l'homme.

1. RÉGÉNÉRATION VS RESTAURATION

A l'exception de rares cas particuliers où la tourbe n'a pas été exploitée sur plus de quelques décimètres et où les conditions hydriques n'ont pas été perturbées, la réapparition de sphaignes suite à l'abandon de l'exploitation de la tourbe ne peut se faire que par réimplantation de diaspores et non pas par régénération à partir de macrorestes de sphaignes encore en place (voir Livre deuxième). C'est pourquoi nous employons à dessein le vocable de "restauration" en lieu et place de "régénération".

La régénération est en effet à concevoir plutôt comme une réponse à la dégénérescence et suppose l'intervention de forces internes (Falinski 1991). Burrows (1990) définit aussi la régénération comme le remplacement des individus âgés par des individus plus jeunes au sein d'une même espèce. Ces forces internes participent de la propriété homéostatique d'un écosystème (Frontier & Pichod-Viale 1991:337), qui fait appel aux êtres vivants en place dans un milieu endogène.

En ce sens, la régénération ne peut pas être considérée comme une succession, et elle intervient à une échelle spatio-temporelle généralement beaucoup plus petite (microhabitat ou habitat) que la succession (Miles 1987 *in* Matthey 1996:151). Le passage des buttes de hauts-marais par des phases de sénescence puis par une reprise de la croissance des sphaignes, décrit par Luken, Billings & Peterson (1985), serait ainsi à considérer, contrairement aux dires des auteurs eux-mêmes, comme un phénomène de régénération et non pas de microsuccession. Francez (1987:36) évoque lui aussi une régénération de microhabitats turfigènes au coeur du stade terminal du haut-marais, aboutissant à la formation de "lentilles" de tourbes plus jeunes. Falinski (1991:436 et 440) parle de "fluctuation" pour décrire ces alternances entre phase dégénérative, expirante, de rajeunissement et optimale, qui garantissent la pérennité du milieu en permettant une régénération de l'ensemble en mosaïque, par petites "taches".

La restauration englobe quant à elle les notions de réparation, de reconstruction, de reproduction ou de re-création (Wheeler 1995:4). Nous considérons qu'elle recouvre également la notion plus générale de "remplacement" définie par Burrows (1990) et utilisée par Buttler *et al.* (1996) à propos des communautés végétales de haut-marais qui se sont restaurées spontanément sur des surfaces où la tourbe a été exploitée. Ces communautés ne sont en effet pas forcément identiques, mais seulement similaires, dans leur structure et leur composition, à celles qui ont été détruites par l'extraction de la tourbe. Elles ont donc remplacé les communautés antérieures, sans qu'on puisse parler d'une régénération.

Elle suppose aussi l'intervention d'une perturbation (naturelle ou anthropogène) qui entraîne le retour du milieu à des conditions écologiques semblables à l'un ou à l'autre des états d'une succession ayant mené à la formation du milieu en question. Ainsi, la destruction des buttes de sphaignes par des galeries de colonies de fourmis qui provoquent un affaissement, et la réinitiation subséquente d'une nouvelle butte après un stade transitoire de gouille (Luken *et al.* 1985) correspondent effectivement à une microsuccession. L'effondrement, par érosion thermokarstique, de zones plus vastes du haut-marais (Luken & Billings 1985), induisant un changement de type de

végétation, constitue quant à lui un exemple de macrosuccession à une échelle correspondante à celle plus communément considérée dans l'étude des phénomènes de succession. De même, la restauration d'une communauté typique de haut-marais à partir d'une fosse de tourbage ou d'une surface de tourbe nue fait appel à une succession de divers types de milieux.

Contrairement à la régénération, le concept de restauration, et celui de succession auquel il fait appel, implique l'intervention de forces en provenance de l'extérieur (propagules en provenance du voisinage), puisqu'il concerne la (re)colonisation d'un milieu nouvellement mis à disposition (Lepart & Escarre 1983:135, Frontier & Pichod-Viale 1991:338). Nous ne rejoignons cependant pas Matthey (1996:146) qui considère la succession à partir de la tourbe nue comme une succession primaire, suite à l'absence d'une banque grainière ou sporale. Nous préférons nous en tenir aux définitions claires de Lepart & Escarre (1983:135) et de Falinski (1991) et considérons que la succession primaire qui mène à la formation d'un haut-marais doit englober tous les stades successifs à partir de la colonisation soit du sol minéral nu (paludification) soit d'un plan d'eau libre (hydrosère).

Au sens de Wheeler & Shaw (1995:60) la succession primaire est basée sur des changements induits conjointement par des modifications de la végétation et de l'environnement. Elle suppose par conséquent une évolution conjointe de la végétation et de l'environnement. Or, lorsque la végétation du haut-marais a été détruite, même totalement, le point de départ de la succession n'est plus comparable à celui de la succession primaire, contrairement par exemple à ce qui se passe lors de fortes crues qui remettent à nu des bancs de galets dans les zones alluviales. Un tel décalage s'observe également dans le cas des fosses de tourbage, entourées de dépôts tourbeux anciens, et où l'on ne retrouve pas des conditions écologiques équivalentes à celles de l'étang qui s'atterrit pour évoluer progressivement vers le haut-marais tourbeux. Pour restaurer les communautés typiques du haut-marais, la succession, secondaire, suivra alors d'autres voies que celles de la succession primaire, même si elle peuvent être très similaires. La préférence donnée par Buttler *et al.* (1996) au terme de remplacement plutôt qu'à celui de régénération, pour décrire les successions de communautés végétales et animales des hauts-marais exploités pour la tourbe, met également l'accent sur le caractère secondaire de ces successions.

2. CONDITIONS INITIALES DE RÉIMPLANTATION DES SPHAIGNES SUR TOURBE NUE

Nos observations de terrain faisaient manifestement état d'une restauration de communautés végétales associées, voire apparentées au *Sphagnetum magellanicum* sur des terrains tourbeux drainés, *a priori* défavorables et non aménagés par l'homme (Grosvernier, Matthey & Buttler 1995, voir aussi typologie détaillée chez Matthey 1996). Partant de là, nous nous sommes posés la question de savoir quels mécanismes successionnels avaient permis, 40 à 50 ans plus tôt, la réimplantation, la survie et le développement de sphaignes dans ces milieux. Nous nous sommes par conséquent concentrés, dans notre travail, sur la description des conditions écologiques caractérisant les stades initiaux des successions secondaires sur tourbe nue non boisée, afin de déceler quels pouvaient être les facteurs clés, ou les combinaisons clés de facteurs, qui avaient permis aux sphaignes de surpasser les contraintes apparemment très fortes auxquelles elles avaient inmanquablement dû être soumises lors de leur réimplantation.

2. 1. FACTEURS EXOGÈNES

Parmi les facteurs exogènes pouvant contribuer à exercer une pression de sélection et/ou une contrainte sur les sphaignes, nous avons pris en considération:

- un facteur hydrique, le niveau de saturation en eau du sol tourbeux;
- un ensemble de facteurs pédologiques, en choisissant cinq types de sols tourbeux caractérisés, à partir du haut-marais intact, par une intensité croissante des perturbations liées aux activités humaines;
- un ensemble de facteurs microclimatiques concernant en particulier l'ombrage, la température et l'humidité relative de l'air.

L'importance d'un bon approvisionnement en eau est évidente pour des organismes poïkylohydriques comme les sphaignes (Clymo & Hayward 1982), et l'abondante littérature consacrée à la diversité et aux niches écologiques des espèces le long d'un gradient butte-gouille en témoigne (Vitt, Crum & Snider 1975, Vitt & Slack 1984). Les facteurs édaphiques ont par contre fait l'objet de beaucoup moins d'attention en relation avec la croissance des sphaignes (Damman 1978), probablement parce que la plupart des chercheurs ont travaillé en sites non perturbés où les conditions édaphiques peuvent être considérées comme relativement homogènes (tourbes oligotrophes acides) (Rydin 1993a). L'hydrochimie est cependant un facteur très influent de la distribution des sphaignes et de l'amplitude de leurs niches écologiques (Gerdol 1987, Gignac 1989, Vitt *et al.* 1990). D'autre part, les modifications des propriétés physiques (porosité, densité) des tourbes suite au drainage voire à la mise en culture ont des conséquences très importantes sur la circulation de l'eau (capacité de rétention, conductivité hydraulique) (Ingram 1983, Eggelsmann 1990). C'est pourquoi nous avons voulu vérifier dans quelle mesure des propriétés physico-chimiques très différentes (voir Livre troisième, Chapitre II) pouvaient

influencer la croissance soit de différentes espèces cultivées en coussinets à densité naturelle d'individus (voir Livre troisième, Chapitre III) soit d'individus isolés d'une même espèce repiqués à même la tourbe (voir Livre troisième, Chapitre IV). Enfin, les facteurs microclimatiques n'ont été que très peu étudiés dans les hauts-marais, sinon dans des travaux descriptifs de l'écologie de la végétation (Jensen 1961, Matthey W. 1971, Auroi 1975, Neuhäusl 1975), mais quelques travaux expérimentaux ont été menés en relation avec l'ombrage ou la température (Clymo 1973, Hayward & Clymo 1982, Johansson & Linder 1980, Rydin 1984). L'importance du macroclimat est par contre reconnue de longue date pour le développement de hauts-marais (Proctor 1995), mais son rôle sur la distribution et l'abondance des sphaignes n'a fait l'objet de publication que relativement récemment (Gignac 1993).

2. 1. 1. L'EAU

Les résultats de nos expériences ont démontré le rôle capital de l'approvisionnement en eau, la croissance des sphaignes étant toujours très nettement meilleure en présence d'un niveau d'eau élevé dans la tourbe. Les différences de croissance observées entre espèces de sphaignes et en fonction des différents types de tourbes ou microclimats ont été fortement atténuées lorsque l'eau ne constituait pas une contrainte majeure pour le développement des sphaignes. De manière indirecte, cette constatation justifie pleinement les efforts entrepris en matière de restauration de marais pour rehausser le niveau de l'eau et réhumidifier les corps tourbeux partout où cela est possible!

2. 1. 2. LES FACTEURS ÉDAPHIQUES

Cela dit, nous étions en fait beaucoup plus intéressés par les situations asséchées où les facteurs édaphiques et/microclimatiques étaient susceptibles de jouer un plus grand rôle dans l'initiation d'une succession secondaire de recolonisation faisant intervenir des sphaignes. Les facteurs édaphiques se sont ainsi avérés plus ou moins influents d'une part selon les espèces considérées, d'autre part selon que les sphaignes se trouvaient en coussinets denses, avec leur "matelas" de litière, ou au contraire par pieds isolés en contact direct avec le substrat.

Il est frappant de relever que les espèces les moins sensibles aux facteurs édaphiques soient celles qui caractérisent le mieux les stades ultimes de la succession, soit le haut-marais restauré, à savoir *Sphagnum magellanicum* et *S.fuscum*. Nous y voyons là l'expression d'une caractéristique des stades ultimes d'une succession où le recyclage de la matière est intense et où la biomasse a tendance à se maintenir en circuit fermé face à la raréfaction des ressources (Frontier & Pichod-Viale 1991:340).

Dû aux moins bonnes propriétés "isolantes" du substrat de la litière de *S.recurvum* var. *mucronatum* (Lütt 1992), cette espèce, qui est la plus fréquente dans les successions de restauration dans le Jura, a été relativement sensible aux différences des propriétés physico-chimiques des tourbes utilisées dans notre expérience. Nous avons ainsi mis en évidence les mauvaises aptitudes des tourbes de landes sèches à *Calluna vulgaris* et des tourbes mises en culture. La composition élémentaire (mal équilibrée ou trop minérotrophe) et la répartition et la taille des pores ont été évoqués

comme causes possibles d'une mauvaise croissance de *S.recurvum var. mucronatum* sur ces tourbes. Lorsque *S.recurvum var. mucronatum* a été cultivée par pieds isolés, les différences de croissance entre types de tourbe ne se sont pas accentuées comme nous l'avions supposé. Nous avons attribué ce manque de réaction au fait que les tourbes ayant séjourné deux ans dans la serre relativement chaude de Neuchâtel avaient subi des modifications qui avaient eu pour conséquence d'atténuer les fortes différences initiales (voir Livre deuxième). D'autres auteurs ont observé des modifications semblables sur des carottes de tourbes maintenues en serre durant deux ans (Nichols & Brown 1980). Mais les tendances générales observées la première année se sont maintenues, et les tourbes du haut-marais intact (en situation de nappe haute) et celles des strates superficielles de la tourbe nue raclée pour la production horticole (en situation de nappe basse) se sont avérées comme potentiellement les plus favorables au développement des sphaignes.

Ces résultats montrent en tous les cas que certains sites potentiels ne peuvent être colonisés que si un rehaussement du niveau de l'eau permet aux sphaignes de ne pas être trop soumises aux contraintes édaphiques. En ce qui concerne d'éventuelles carences ou déséquilibres dans les teneurs en éléments nutritifs minéraux, Salonen & Laaksonen (1994) ont tenté différents essais de fertilisation pour accélérer la recolonisation de la tourbe nue en site oligotrophe. Mais une fertilisation NPK a favorisé le développement d'une flore plus nettement minérotrophe avec l'installation d'*Eriophorum angustifolium* et de *Rumex acetosella* (figure 85). La réponse a encore été accentuée par un chaulage additionnel, accompagné d'une hausse du pH de la solution du sol. Une telle évolution rend par conséquent encore plus délicates les tentatives de fertilisation effectuées dans le but de favoriser la croissance des sphaignes dans des milieux supposés carencés, et ce d'autant plus que les résultats de ces essais de fertilisation n'ont pratiquement pas provoqué de réponse de la part des sphaignes (Rochefort, Gauthier & Lequéré 1995, Money 1995). Le fait que les essais de fertilisation de stations forestières ont tous contribué à une nette diminution des peuplements de sphaignes (Backéus 1980, Vasander 1982, Jäppinen & Hotanen 1990, Vasander, Kuusipalo & Lindholm 1993, Kellner 1993) devrait encore plus inciter à la plus grande prudence.

Dans les cas des tourbes de haut-marais intact et de celles des strates superficielle de la tourbe nue raclée pour la production horticole, les propriétés physiques en relation avec la circulation de l'eau (taille, distribution et agencement des pores) jouent un rôle prépondérant pour assurer un approvisionnement suffisant en eau pour les sphaignes. De plus, les strates superficielles de ces tourbes ont présenté des propriétés suboptimales pour la croissance des sphaignes en situation asséchée dans la mesure où elles n'étaient pas aussi compactées et croûtées que l'on pouvait s'y attendre. Nous avons en effet émis l'hypothèse (voir Livre troisième, Chapitre II) que les strates superficielles des surfaces écobuées puissent s'avérer trop compactes et croûtées (Gobat & Portal 1985, Wicky 1988) pour permettre une réimplantation d'espèces pionnières. C'est la raison pour laquelle nous avons également cultivé les sphaignes sur des carottes de tourbe en provenance de strates profondes (dès 50 cm) des mêmes surfaces raclée pour la production horticole. Ces tourbes particulièrement oligotrophes, acides et à faible porosité se sont cependant avérées défavorables à la croissance des sphaignes.

Ces considérations rejoignent celles de Salonen (1990) qui a mis en évidence le rôle important de la compaction superficielle des tourbes raclées pour la production



FIGURE 85. LA FERTILISATION, MÊME SI ELLE N'EST PAS FORCÉMENT FATALE POUR LES SPHAINES, PERMET NÉANMOINS LE DÉVELOPPEMENT DE NOMBREUSES HERBACÉES PRAIRIALES, HABITUELLEMENT EXCLUES OU HAUT-MARAIS.



FIGURE 86.
ERIPHORUM VAGINATUM, UNE ESPÈCE-
CLÉ PERMETTANT LA RÉIMPLANTATION
DES SPHAINES SUR TOURBE NUE.

horticole sur le ralentissement de l'infiltration des eaux météoriques. Nous avons nous-mêmes émis cette hypothèse d'une imperméabilisation des couches superficielles de ces tourbes. La saturation en eau et l'anoxie qui en résultent exercent selon Salonen (1990) une pression sélective fondamentale sur les espèces pionnières, ne permettant que l'installation d'*Eriophorum vaginatum*. Le sarclage très superficiel de la tourbe nue compactée par le travail des machines et rendue trop imperméable a eu un effet très positif sur la germination d'*Eriophorum vaginatum* deux ans après le traitement, sans provoquer l'apparition de nouvelles espèces (Salonen & Laaksonen 1994). Nous avons par ailleurs indirectement confirmé l'importance, pour la croissance des sphaignes de la distribution verticale des pores de différentes tailles (Livre deuxième, Chapitres III et IV) en mettant en évidence l'existence tout en surface (0-5 cm) d'un réservoir d'eau perché sur une couche de tourbe plus imperméable (Livre deuxième, Chapitre II). Le travail des surfaces écobuées devrait par conséquent se restreindre à un sarclage très superficiel, afin d'améliorer un tant soi peu les conditions d'aération, sans éliminer la couche superficielle peu perméable qui garantit le maintien d'une bonne saturation en eau entre deux averses conformément aux observations de Matthey (1996) et sans atteindre des couches plus profondes, aux propriétés physico-chimiques à nouveau moins favorables.

2. 1. 3. LE MICROCLIMAT

Le microclimat a eu, comme nous le supposions, une influence très nette sur la croissance de *S.recurvum* var. *mucronatum* cultivée par pieds isolés afin de simuler au mieux des conditions de croissances en milieu pionnier où les sphaignes se seraient réimplantées par régénération de fragments à dissémination anémochore ou hydrochore (voir Livre deuxième). Si, conformément aux résultats de la littérature (Clymo 1973, Hayward & Clymo 1982, Johansson & Linder 1980), l'ombrage provoque un étiolement des sphaignes et restreint la croissance de ces dernières dès environ 50% d'absorbance de rayonnement incident, un ombrage modéré et le maintien d'une humidité relative et d'une température moyennes de l'air élevées contribuent à stimuler fortement la croissance des sphaignes. Une combinaison optimale des conditions microclimatiques peut même permettre, surtout sur les types de tourbes favorables, une suppression de la contrainte liée à l'absence d'une nappe d'eau permanente et suffisamment proche de la surface du sol!

L'effet de serre induit par la canopée d'*Eriophorum vaginatum* dans les successions correspondantes décrites par Matthey (1996) est ainsi confirmé. Cette espèce joue par conséquent un rôle fondamental dans l'initiation des successions secondaires de restauration des marais dans le Jura. Particulièrement apte à s'implanter sur tourbe nue oligotrophe anoxique (voir Livre troisième, Chapitre IV), elle forme la trame de la végétation de la très grande majorité des stations asséchées où des sphaignes se sont réimplantées et ont conduit à la restauration de communautés caractéristiques de haut-marais. En ce sens, elle illustre parfaitement le concept d'espèce-clé ("*keystone species*" selon Lawton & Jones 1995) qui exerce une influence prépondérante sur la composition spécifique mais également sur d'autres attributs de l'écosystème (figure 86).

2. 2. FACTEURS ENDOGÈNES

2. 2. 1. STRATÉGIES ADAPTATIVES

Que ce soit dans l'expérience faisant intervenir trois espèces différentes (voir Livre troisième, Chapitre III) ou dans celle n'incluant que *S.recurvum* var. *mucronatum* (voir Livre troisième, Chapitre IV), nous avons à chaque fois été amené à considérer le rôle prépondérant ou en tous les cas non négligeable des facteurs biotiques pour expliquer les différences de croissance observées au niveau des sphaignes. Ces facteurs biotiques ont été soit directement en relation avec les propriétés intrinsèques des sphaignes elles-mêmes (morphologie, taux de croissance, tolérance à la dessiccation, sensibilité à la minérotrophie, taux de décomposition des litières...), soit comme nous venons de le voir au point précédent lié aux propriétés d'une espèce commensale comme *Eriophorum vaginatum*.

Un tel constat confirme l'importance croissante que prennent les attributs vitaux des espèces, leurs stratégies adaptatives, ou leurs tactiques, en tant que facteurs explicatifs des mécanismes qui pilotent les successions (Lepart & Escarre 1983). En référence à la théorie des îles (Mac Arthur & Wilson 1967, Pianka 1970 in Dajoz 1985), plusieurs auteurs ont par exemple déjà observé des stratégies tantôt r tantôt K chez des plantes de haut-marais (Lindholm 1980, Heikkilä & Lindholm 1988, Julve, Brunhes & Miouze 1989) et discuté des avantages respectifs de chaque stratégie pour les plantes étudiées.

Selon Jacquard (1980), la stratégie d'une espèce est "un complexe identique ou analogue de caractères génétiques que l'on retrouve régulièrement entre espèces ou populations" et qui détermine les similarités de leur écologie. Les variations phénotypiques constitueraient par contre selon Bradshaw (1965 in Jacquard 1980) des tactiques différentes au sein d'une même stratégie déterminée par un génotype. Grime (1974, 1979 in Grime, Hodgson & Hunt 1988) a synthétisé cette dualité entre stratégie et tactique dans son modèle C-S-R, distinguant entre stratégies compétitives (C), tolérantes face aux contraintes ou aux perturbations (S comme *stress-tolerant*) et rudérales (R). En combinant deux degrés (faible/fort) d'intensité des contraintes (*stress*) avec deux degrés comparables d'intensité des perturbations qui peuvent affecter une espèce, on obtient quatre types de réponses possibles dont seules trois sont viables (la combinaison forte contrainte et forte perturbation ne permettant pas de survie). Ces trois réponses sont à la base des trois stratégies fondamentales C (contraintes et perturbations faibles), S (fortes contraintes, perturbations faibles ou prévisibles) et R (faibles contraintes mais fortes perturbations imprévisibles). En combinant les trois stratégies fondamentales, Grime (1974, 1979 in Grime et al. 1988) distingue en outre quatre stratégies intermédiaires: C-R (rudérale compétitive), C-S (compétitive tolérant les contraintes), S-R (rudérale tolérant les contraintes) et C-S-R (compétitive réduite à un niveau modéré par contraintes et perturbations).

2. 2. 2. STRATÉGIE DE *S.RECURVUM* VAR. *MUCRONATUM*

Rincon & Grime (1989) ont montré que le modèle C-S-R présentait un cadre de travail tout à fait adapté à l'étude des bryophytes et Økland (1990) l'a appliqué à l'étude de

quelques espèces de sphaignes. Ce modèle offre certainement des possibilités d'interprétation de l'écologie et du rôle des espèces dans les successions plus intéressantes que d'autres approches. Ainsi, par analogie aux stratégies r et K (Mac Arthur & Wilson 1967, Pianka 1970 in Dajoz 1985) et au rétrécissement des niches écologiques parmi les stratégies K (Odum 1969 in Lepart & Escarre 1983), Slack (1990) ne considère que deux stratégies fondamentales au sein des sphaignes: d'une part les "equilibrium species", caractérisées par des niches écologiques relativement étroites et bien délimitées (stratégies K); d'autre part des "fugitive species", dont les niches écologiques sont plus vastes et se chevauchent en grande partie avec celles d'autres espèces (stratégies r). During (1979) a proposé un modèle de classification des espèces bryophytiques lui aussi basé sur l'étude des attributs vitaux des espèces. Mais il classe par exemple toutes les sphaignes dans la même catégorie des "perennial stayers", qui correspondraient aux stratégies C dans le modèle de Grime (1974, 1979 in Grime *et al.* 1988). Or, à l'évidence, plusieurs espèces s'écartent de cette stratégie (Andrus 1986:424) et les stratégies S du modèle C-S-R se recruteraient plutôt dans ce que During (1979) désigne sous "perennial shuttle species", autrement dit des espèces transitoires mais à longue durée de vie. Il nous paraît cependant plus intéressant de considérer dans quelle mesure le modèle C-S-R, défini avant tout sur la base d'espèces végétales supérieures pourraient s'appliquer aux sphaignes, plutôt que de chercher à développer un modèle similaire parallèle. La validité d'un modèle tient après tout beaucoup à son caractère plus ou moins universel.

Nous résumons au tableau 39 les attributs vitaux caractérisant les différentes stratégies C, S ou R selon Grime *et al.* (1988). *S.recurvum* var. *mucronatum* est à notre avis une espèce à stratégie intermédiaire de type C-S-R, avec un centre de gravité dans la stratégie de tolérance face aux contraintes, mais selon les conditions dominantes du milieu des tendances compétitives ou à l'inverse rudérales.

COLONISATION DE LA TOURBE NUE GRÂCE À UNE COMPOSANTE RUDÉRALE

Nous avons déjà évoqué (Livre troisième, Chapitre III) le caractère rudéral adopté par *S.recurvum* var. *mucronatum* dans les stades pionniers des successions de restauration de hauts-marais. Les espèces rudérales ont en général un mode de reproduction sexuée dominant, avec une dissémination anémochore des spores, qui assure à l'espèce une colonisation rapide et massive des surfaces à sol nu. C'est ainsi que Wilcox & Andrus (1987) estiment que *S.fimbriatum*, une espèce qui produit régulièrement des spores en grand nombre, a pu se réimplanter sur tourbe nue à partir des surfaces voisines de haut-marais fonctionnant comme réservoir. Ils considèrent par contre *S.fallax* comme moins bonne colonisatrice, sa dominance dans l'un des carrés permanents observés dans leur étude étant attribuée à une zoochorie par des oiseaux. Toutefois, Poschlod (1990) a démontré que des fragments de sphaignes desséchées pouvaient très bien remplir le rôle de diaspores anémochores. Le fait que les espèces de gouilles se dessèchent facilement les rend cassantes et donc susceptibles d'être emportées par fragments par le vent ou par l'eau de surface. De plus, la régénération de sphaignes entières à partir de fragments végétatifs, en particulier à partir de verticilles de rameaux, est un phénomène largement reconnu (Sobotka 1976 et Lane 1977 in Andrus 1986, Poschlod & Pfdenhauer 1989). Et à ce titre *S.recurvum* var. *mucronatum* présente de très bonnes aptitudes à l'innovation (Wilcox & Andrus 1987), tout comme *S.angustifolium* (Rocheport *et al.* 1995), une espèce taxonomiquement très proche. Une fois installée, *S.recurvum* var. *mucronatum* occupe l'espace par de nombreuses innovations latérales et une croissance plutôt

horizontale, seuls l'extrémités des tiges et les capitula étant érigés. La forte production de *S.recurvum* var. *mucronatum* lorsque les conditions sont temporairement favorables constitue un attribut caractérisant une stratégie rudérale. Son mode de croissance horizontal est également considéré par Brock & Bregman (1989) comme un moyen efficace de reprendre le dessus chaque année sur la litière annuelle abondante de feuilles sous couvert de bois de bouleaux (*Betula sphaigne*). Une perturbation récurrente prévisible, comme la chute automnale d'une abondante litière de feuilles, est un phénomène typique d'un environnement sélectionnant des plantes à stratégie rudérale.

a)		Compétiteur	Tolérant	Rudéral
Morphologie				
1. Morphologie des pousses		Canopée feuillée haute et dense. Forte extension latérale épigée et hypogée.	Forme de croissances extrêmement variable	Petite taille, extension latérale limitée
<i>sphaignes</i>		Nombreux rameaux étalés, capitula à structure lâche	Densité des rameaux appliqués variable avec l'intensité des contraintes	Très variable
2. Forme des feuilles		Robuste, souvent mésophytiques	Souvent petites ou coriaces ou en aiguille	Variable, souvent mésophytiques
<i>sphaignes</i>		Grandes (?)	Petites; pores des cellules hyalines de petite taille	
3. Canopée		Monistrate rapidement ascendante	Souvent pluristrate; si monistrate, faiblement ascendante	Variable
<i>sphaignes</i>		Structure unidirectionnelle, verticale ou horizontale	Structure couchée ascendante	Rampante
b)				
Cycle vital				
4. Longévité de la phase établie		Longue ou relativement courte	Longue à très longue	Très courte
5. Phénologie des feuilles		Pics de production définis, coïncidant avec les périodes de productivité maximale	Vivaces, avec des modes de production variable	Courte phase de production en période de forte productivité potentielle
<i>sphaignes</i>		Pics de production décalés par rapport aux espèces en compétition	Pics de production décalés vers la fin de la saison	Courte phase de production en période de forte productivité potentielle
6. Phénologie de la floraison		Floraison après (plus rarement avant) la période de croissance potentielle maximale	Pas de relation générale entre floraison et saison	Floraison précoce
Phénologie de la sporulation des <i>sphaignes</i>		?	?	?
7. Fréquence de la floraison		Plantes établies à floraison en principe annuelle	Floraison intermittente au cours d'un long cycle de vie	Floraison fréquente
Fréquence de sporulation des <i>sphaignes</i>		Sporulation rare (?)	Sporulation irrégulière au cours d'un long cycle de vie	Sporulation fréquente
8. Proportion production annuelle consacrée à floraison		Faible	Faible	Forte
<i>sphaignes</i>		Faible	Faible	Faible à moyenne (?)
9. Mode de résistance		Bourgeons ou graines dormants	Feuilles et racines tolérant les contraintes	Graines dormantes
<i>sphaignes</i>		Dormance des méristèmes apicaux	Résistance aux contraintes par réviviscence	Spores ou régénération de fragments végétatifs jouant le rôle de diaspores
10. Stratégie régénérative les plus fréquentes *		V, S, W, Bs	V, W, Bj	S, W, Bs
<i>sphaignes</i>		V par bifurcation dichotmique; S (?)	V par innovation latérale d'individus juvéniles	W par fragments anémochores et V par innovations latérales; S (?)

* V: expansion par voie végétative; S: régénération saisonnière dans des lacunes; W: diaspores anémochores nombreuses et petites; Bs: banque de diaspores; Bj: banque d'individus juvéniles

	Compétiteur	Tolérant	Rudéral
c) Physiologie			
11. Taux de croissance potentielle moyen <i>sphaignes</i>	Fort ?	Faible ?	Fort ?
12. Réponse à dépression des ressources <i>sphaignes</i>	Réponses morphogénétiques rapides par forme et distribution feuilles et racines <i>Plasticité morphologique élevée (longueur des rameaux, distance entre verticilles de rameaux)</i>	Réponses morphogénétiques lentes et de faible ampleur <i>Faible plasticité morphologique</i>	Diminution rapide de la croissance et détournement des ressources vers floraison <i>Diminution rapide de la croissance et diapause</i>
13. Photosynthèse et assimilation d'éléments nutritifs minéraux <i>sphaignes</i>	Fortement saisonnières, coïncidant avec longue période de croissance végétative ?	Opportunistes, souvent découplées de la croissance végétative <i>Opportunistes; découplées de la croissance végétative (?)</i>	Opportunistes, coïncidant avec la croissance végétative <i>Opportunistes, coïncidant avec la croissance végétative (?)</i>
14. Acclimatation photosynthèse, nutrition minérale et vigueur tissus aux cycles saisonniers (température, lumière, eau) <i>sphaignes</i>	Faiblement développée ?	Fortement développée <i>Fortement développée avec contrôle actif par assèchement superficiel</i>	Faiblement développée <i>Faiblement développée</i>
15. Réserves de photosynthétats et d'éléments nutritifs minéraux <i>sphaignes</i>	Rapidement incorporés dans structures végétatives, mais une part est mise en réserve en tant que capital d'expansion de croissance pour la saison suivante ?	Systèmes de réserve dans les feuilles et dans les tiges ou racines ou les deux <i>Translocation à partir des tissus dégénéralant et concentration active par forte CEC</i>	Réserves confinées aux graines ?
d) Divers			
16. Lidère <i>sphaignes</i>	Abondante, habituellement pas persistante <i>Abondante, persistante</i>	Peu abondante, mais souvent persistante <i>Abondante, persistante</i>	Peu abondante, généralement non persistante <i>Peu abondante, peu persistante</i>
17. Appétance pour herbivores non spécialisés <i>sphaignes</i>	Variable <i>Faible</i>	Faible <i>Faible</i>	Variable, souvent élevée <i>Faible</i>
18. Teneurs en ADN nucléaire, nombre de chromosomes	Généralement faibles	Variable	Faible à très faible

TABEAU 39. CRITÈRES DISTINCTIFS (LES PLUS IMPORTANTS EN GRAS DANS LE TABLEAU) DES STRATÉGIES DU MODÈLE C-S-R SELON GRIME ET AL. (1988:23-24), ET ANALOGIE POSSIBLE AVEC LES SPHAIGNES (CRITÈRES LES PLUS DISTINCTIFS DANS LES PLAGES GRISÉES)

Ainsi, d'une manière un peu particulière, *S.recurvum* var. *mucronatum* adopterait au moins en partie une stratégie rudérale, notamment par rapport à sa capacité à coloniser la tourbe nue en conditions hydriques non ou peu limitantes. Nous l'avons nous-mêmes observée dans la tourbière des Pontins sur St-Imier, colonisant de petites dépressions sur une tourbe nue suffisamment décomposée pour ralentir l'infiltration de l'eau et provoquer un engorgement superficiel temporaire. Située à peu de distance d'un ancien front d'exploitation de la tourbe, cette station est en outre alimentée en période humide par ruissellement en provenance des surfaces de hauts-marais en amont. La présence de nombreux fragments de *S.recurvum* var. *mucronatum* dispersés çà-et-là suggère une dissémination hydrochore des diaspores grâce au ruissellement superficiel. Une telle situation est assez semblable à celle décrite à plus grande échelle par Meade (1992) pour le marais drainé de Wybunbury Moss en Angleterre où les sphaignes dont *S.recurvum* ont nettement progressé en 14 ans. L'observation d'un carré permanent installé dans la station des Pontins nous dira à quel rythme *S.recurvum* var. *mucronatum* progressera, si elle progresse, en tant que pionnière sur un milieu qui reste hostile.

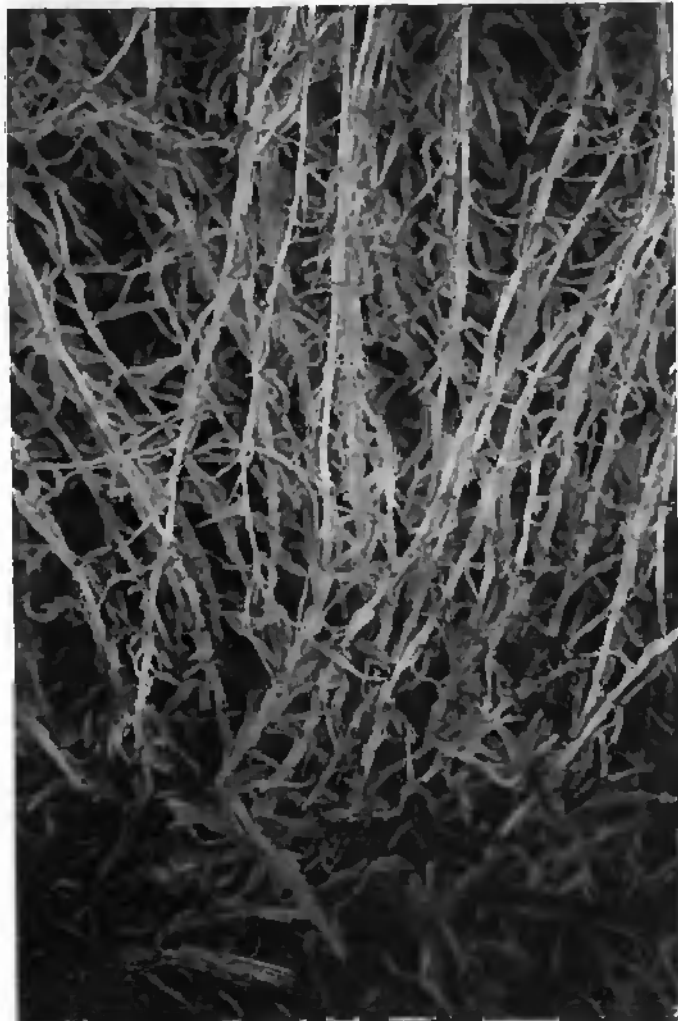
INSTALLATION PROGRESSIVE DANS UN ENVIRONNEMENT À FORTES CONTRAINTES

A la croissance horizontale, dans les premiers stades de la recolonisation, se substitue peu à peu une croissance plus verticale (figure 87), où la reproduction se fait moins par innovation que par bifurcation de manière à assurer la cohésion du tapis et les flux capillaires au fur et à mesure que les sphaignes s'élèvent au-dessus de la tourbe (Andrus 1986:423). La croissance en hauteur reste cependant relativement modeste et les tiges se couchent régulièrement en fin de saison, contrairement à ce qui se produit chez des espèces typiques de buttes comme *S.fuscum* qui réalise de ce point de vue une stratégie plus compétitive. La capacité de former des innovations devient dès lors non plus un facteur de colonisation rapide à caractère rudéral, mais une manière d'investir dans la production de ce que nous considérons comme une "banque d'individus juvéniles" (voir tableau 39). Ce mode de reproduction végétatif est supposé plus économe et favorable à la récupération après des périodes de sécheresse (Andrus 1986:423). Il constitue un critère important de différenciation d'une stratégie de tolérance face aux contraintes. La récupération plus rapide d'un taux de photosynthèse après une durée d'assèchement plus longue que chez d'autres espèces (Wagner & Titus 1984) et l'acclimatation à l'ombrage que nous avons mise en évidence (voir Livre troisième, Chapitre IV) seraient également des critères déterminant une stratégie S. Enfin, l'accumulation de litière encore faible dans les stades jeunes de la succession, mais la bonne résistance à la décomposition des litières des sphaignes en général, participent également d'une stratégie S.

Il en va de même de plusieurs autres attributs qui peuvent être considérés comme communs à toutes les espèces de sphaignes, à savoir: l'architecture particulière des tissus foliaires et caulinaires des sphaignes, particulièrement bien adaptée à la rétention de l'eau (tolérance à la sécheresse), la forte longévité, la pérennité relative des tissus végétatifs, le décalage souvent observé entre taux de photosynthèse maximale et production de tissus végétatifs (Gaberscik & Martincic 1987), un pic de production de biomasse étant souvent observé en fin de saison (Francez 1990a), et la reproduction sexuée intermittente au cours d'un long cycle de vie. Il n'est donc guère surprenant de retrouver, dans chacune des stratégies intermédiaires décrites par Økland (1990) pour trois espèces de sphaignes, la composante S.



*FIGURE 87. D'UNE STRATÉGIE À CARACTÈRE RUDÉRAL, OÙ L'ON RECOLONISE LA
TOURBE NUE À PARTIR D'UN RÉSERVOIR...*



*... À UNE STRATÉGIE PLUS COMPÉTITIVE, OÙ LA CROISSANCE
VERTICALE L'EMPORTE SUR LA CROISSANCE HORIZONTALE.*

Dès le moment où, conformément aux stades successionnels décrits par Grosvernier *et al.* (1995), les sphaignes peuvent par exemple s'affranchir du couvert microclimatique protecteur de la canopée d'*Eriophorum vaginatum*, elles commencent à former, par coalescence des "taches" initiales, un tapis continu qui peut petit à petit recouvrir les touradons d'*E.vaginatum* (Matthey 1996). *S.recurvum var. mucronatum* adopte dès lors plusieurs attributs vitaux qui caractérisent une stratégie compétitive. A l'échelle des plantes, le tapis de sphaignes forme une canopée dense, avec une occupation maximale de l'espace, les plantes se touchant les unes les autres par leurs rameaux latéraux étalés. L'analogie avec la structure d'une forêt tropicale a ainsi été utilisée par Borcard (1988) à propos de populations d'acariens oribates dans les tapis de sphaignes, et on pourrait en dire autant à propos des populations de rhizopodes. La structure de cette canopée s'homogénéise et devient uniformément monostrate, les conditions de compétition entre individus pour la lumière et l'eau tendant à éliminer toute plante qui se hisse trop au-dessus ou reste trop au-dessous du niveau moyen des autres plantes (Hayward & Clymo 1982). Le taux de croissance moyen est plus élevé que dans les stades soumis à de plus fortes contraintes, et la croissance est fortement ascendante. La reproduction est avant tout végétative, bien que les connaissances en ce domaine soient encore très lacunaires (Pujos 1994, Cronberg 1993). Le report dans le temps de la reproduction sexuée permet en tous les cas d'investir plutôt dans l'occupation de l'espace, pour aller à la recherche des ressources dans un environnement compétitif. L'absence prolongée d'un compartiment assurant la relève rend les espèces compétitives sensibles aux perturbations du milieu. Mais grâce à la forte capacité régénératrice de fragments de rameaux par exemple, pouvant jouer le rôle de diaspores chez les sphaignes, le risque est ainsi réduit.

L'investissement prépondérant dans les formes végétatives est considéré par Grime *et al.* (1988) comme impliquant un coût de production élevé. Ce coût énergétique est cependant indispensable à la prospection du milieu (Rincon & Grime (1989) parlent de "*active foraging*") à la recherche des ressources (lumière, eau, éléments nutritifs). Cette nécessaire prospection a pour corollaire un des attributs vitaux qui caractérisent peut-être au mieux les espèces à stratégie compétitive, à savoir la "plasticité morphologique", autrement dit la variabilité élevée des formes de croissance au sein d'un même peuplement compétiteur. Nous aimerions illustrer ce phénomène à propos de *S.recurvum var. mucronatum* à l'aide d'une expérience de transplantation que nous avons menée dans le cadre de la présente recherche sans pouvoir en exploiter les résultats trop partiels en terme de croissance et de production.

UNE PLASTICITÉ MORPHOLOGIQUE TRÈS IMPORTANTE ET RAPIDE

Toutes les plantes transplantées provenaient du même site et de la même station. Elles ont été prélevées ensemble dans le même mètre carré d'un tapis à forte croissance en situation non limitante (peu d'ombrage, abondance d'eau légèrement minérotrophe). Il se pourrait même que tous les individus prélevés soient issus d'un même clone. Les sphaignes ont été prélevées de la même manière que pour les expériences menées en serre, à l'aide d'anneaux de pvc de 136 mm de diamètre et de 5 cm de hauteur (voir Livre troisième, Chapitre I).

Les microtapis ou coussinets ont été réimplantés, avec leur anneau de pvc (pour assurer la cohésion initiale du tapis), dans les quatre stades d'une succession hydrosère dans d'anciennes fosses de tourbage (figure 88) et dans deux stades, l'un juvénile, l'autre mûr, d'une succession où *Eriophorum vaginatum* / figure 89) a joué le rôle de pionnière dans des milieux fortement asséchés (Matthey 1996). Aujourd'hui, les fosses sont totalement comblées par la végétation mais diffèrent entre elles par un niveau moyen annuel de la nappe d'eau toujours plus profond d'un stade successif à l'autre. Les deux premiers stades sont similaires au milieu d'origine des sphaignes transplantées et ne présentent par conséquent pas de contrainte particulière. Les deux stades plus évolués peuvent être considérés comme présentant une faible contrainte estivale avec un abaissement de la nappe d'eau. A l'opposé, les deux stades successifs de la série à *E.vaginatum* sont caractérisés par l'absence quasi permanente d'une nappe d'eau libre et constituent deux milieux à fortes contraintes.

Dans les stades gorgés d'eau en permanence, les sphaignes présentent une morphologie très variable et forment un tapis parfois très lâche et peu structuré (voir photos hors texte). Cette observation est conforme aux hypothèses du modèle C-S-R qui veut que dans un environnement productif, les individus soient amenés à prospecter le milieu dans toutes les directions possibles, à la recherche de ressources ponctuellement carencées par la compétition avec un individu voisin. Haig (1989 in Rydin 1993a) a expérimentalement démontré la très grande aptitude de *S.fallax* à modifier sa morphologie en réorientant sa croissance horizontalement à la recherche de l'eau dans une cuvette inclinée à 30° et régulièrement pivotée de 90° dans le plan d'inclinaison. Cette réorientation régulière de la croissance a ainsi donné lieu à une structure très complexe et apparemment "anarchique" du tapis de sphaignes (plasticité élevée).

Lors de notre expérience de transplantation, dans les deux stades plus évolués de l'hydrosère et dans les deux stades asséchés de la série à *E.vaginatum*, la faculté d'adaptation morphologique de *S.recurvum* var. *mucronatum* a eu une toute autre conséquence. Avec la contrainte croissante de l'abaissement progressif du niveau de l'eau, les sphaignes ont adapté leur morphologie de telle manière à assurer au mieux la rétention et le transport de l'eau, avec pour résultat une très grande homogénéité et une très grande régularité de la morphologie des plantes au sein d'un même stade successif (figures 90 et 91)! Les plantes n'ont plus la plasticité dont elles pouvaient faire preuve en conditions moins limitantes.

La distinction de tactiques au sens de Bradshaw (1965 in Jacquard 1980) prend ici tout son sens: à l'intérieur d'une stratégie de tolérance face à la contrainte de la sécheresse, *S.recurvum* var. *mucronatum* utilise différentes tactiques qui s'expriment au travers de différents phénotypes. Par contre, il est intéressant de relever que contrairement à la définition de Bradshaw (1965 in Jacquard 1980), la stratégie n'est pas toujours associée à un génotype donné, ce qu'illustrent bien les stratégies intermédiaires définies par Grime (1974, 1979 in Grime et al. 1988). La stratégie C-S-R que nous avons définie pour *S.recurvum* var. *mucronatum* permet à cette espèce de développer tantôt une stratégie C, tantôt une stratégie S, voire momentanément une stratégie R. Si tel est le cas, *S.recurvum* var. *mucronatum* a un avantage décisif sur d'autres espèces à stratégie S-C comme *S.fuscum* (Økland 1990), confinée dans les stades successifs plus évolués du haut-marais, mais elle est exclue des milieux à trop forte contrainte où les espèces à stratégie S-R auront l'avantage. Økland (1990) range *S.tenellum* parmi ces dernières, grâce à sa faculté à coloniser la tourbe nue, une



FIGURE 88. IMPLANTATION DE *SPHAGNUM RECURVUM* VAR. *MUCRONATUM* DANS UN MILIEU GORGÉ D'EAU EN PERMANENCE ET FAIBLEMENT MINÉROTROPHE.



Situation
mai 1992



Situation
août 1992





FIGURE 89.

IMPLANTATION DE *SPHAGNUM RECURVUM* VAR. *MUCRONATUM* DANS UN FACIÈS À *ERIOPHORUM VAGINATUM* TRÈS SEC.

En haut: stade initial, à découvert.

En bas: stade plus évolué, avec forte densité des touradons.





FIGURE 90. PLASTICITÉ MORPHOLOGIQUE DE SPHAGNUM RECURVUM VAR. MUCRONATUM EN CONDITIONS HYDRIQUES FAVORABLES: TAPIS LÂCHE, DESTRUCTURÉ; INDIVIDUS DE TOUTES TAILLES ET FORMES

FIGURE 91. HOMOGÉNÉITÉ MORPHOLOGIQUE DE SPHAGNUM RECURVUM VAR. MUCRONATUM PROVENANT DE LA MÊME POPULATION QUE CI-DESSUS, MAIS IMPLANTÉ EN SITUATION DE STRESS HYDROLOGIQUE: TAPIS BIEN STRUCTURÉ ET DENSE; INDIVIDUS DE TAILLES ET DE FORMES SEMBLABLES.



écologie qui pourrait bien être confirmée dans les rares stations du Jura où l'on rencontre cette espèce (Feldmeyer-Christe 1990). Par analogie, en admettant que *S.cuspidatum* soit elle aussi une espèce à caractère S-R, on comprend mieux le succès de cette espèce dans les essais de restauration de marais à fortes fluctuations du niveau de l'eau (voir Livre troisième, Chapitre III).

La stratégie composite de *S.recurvum* var. *mucronatum* lui permet cependant de s'implanter dans un spectre de microhabitats plus étendus et de s'y maintenir en modulant sa stratégie et sa tactique. Une telle modulation de stratégie ne constitue par ailleurs pas une exception et s'observe aussi dans d'autres groupes d'espèces, pour autant que l'on admette le parallèle entre les types biologiques selon Raunkiaer (1934) et les stratégies du modèle C-S-R de Grime (1974, 1979 in Grime et al. 1988) tel qu'il est suggéré par Julve (1989). Daget (1980:105) signale ainsi que, bien que les types biologiques soient généralement fixés génétiquement, dans les flores, certaines plantes vasculaires sont alternativement désignées soit comme thérophytes, soit comme vivaces. Cette variabilité peut s'observer entre régions différentes, mais également au sein d'une même région en fonction d'habitats différents. Le même auteur, citant Hooek (1968) et Menaut (1971), mentionne encore que dans les forêts tropicales il peut arriver que l'on rencontre au sein d'une même population des individus relevant d'un type biologique donné et des individus relevant d'un autre type. L'expérience de Harper (1978 in Jacquard 1980) a par contre reporté le déterminisme génétique des stratégies au niveau d'individus clonés. Il a ainsi démontré l'existence au sein d'une même espèce de trèfle (*Trifolium* sp) de clones qui se sont à ce point adaptés aux contraintes imposées par l'espèce graminées dominante du milieu dans lequel il se développaient que leur croissance se trouvait affectée lorsqu'ils étaient cultivés en compagnie d'autres espèces graminées!

Nul doute en tous les cas, que le glissement d'un type de stratégie à l'autre permet à une espèce comme *S.recurvum* var. *mucronatum* de se maintenir beaucoup plus longtemps dans les différents stades d'une succession secondaire de restauration que ne le pourraient des espèces à caractère plus rudéral. Le passage de stratégies r à des stratégies K est en outre un des critères fondamentaux régissant les successions selon Odum (1969). Par analogie, le modèle C-S-R de Grime (1974, 1979 in Grime et al. 1988) permet d'établir la même règle fondamentale, tout en offrant un outil d'analyse des mécanismes successifs beaucoup plus élaboré.

En résumé, les idées fortes qui se dégagent de cette discussion sont :

- **l'indépendance croissante des plantes face aux facteurs exogènes;**
- **le rôle fondamental des stratégies (facteurs endogènes) dans le contrôle des successions;**
- **le rôle de préparation du milieu par des espèces clés ("keystone species") selon le modèle de la facilitation de Connell & Slatyer (1977)**
- **le pilotage autogène des successions par les sphaignes, que l'on peut considérer comme des espèces transitoires ("perennial shuttle species" selon During (1979);**
- **le passage de stratégies r à des stratégies K au cours de la succession, conformément au modèle de Odum (1969)**
- **l'outil approprié et plus fin que propose le modèle C-S-R de Grime (1974, 1979 in Grime et al. 1988) pour étudier les stratégies.**

3. STRATÉGIES ET SUCCESSIONS

L'importance que nous avons accordée aux attributs vitaux des espèces en tant que clé d'interprétation du rôle que peuvent jouer les espèces intervenant dans les successions rejoint en fait le modèle proposé par Noble & Slatyer (1977, 1978 et 1980, in Lepart & Escarre 1983). Contrairement à d'autres, ce modèle donne moins de poids à la compétition. Il s'applique par conséquent bien aux stades jeunes, caractérisés par beaucoup de changements relativement rapides, plutôt qu'aux stades mûrs, pour l'étude desquels les modèles fonctionnels sont mieux adaptés à l'analyse des structures et des conditions du milieu (Lepart & Escarre 1983:160).

A partir de la stratégie des espèces intervenant dans les successions de restauration des hauts-marais, il est en outre possible de dégager encore quelques propriétés qui caractérisent les successions en général. Le caractère rudéral des espèces pionnières qui colonisent la tourbe nue confère au milieu une faculté de résilience (figure 92), à savoir que si le milieu est relativement sensible à une nouvelle perturbation, le retour à la normale sera relativement rapide. En reprenant l'exemple de l'abondante litière de feuilles de bouleau (*Betula sp*) qui recouvre entièrement les sphaignes chaque automne (Brock & Bregman 1989), les caractères rudéraux de ces dernières (notamment croissance horizontale rapide) permettront une rapide incorporation des feuilles dans le tapis de sphaignes et par conséquent la suppression des effets négatifs de la perturbation. Dans les stades plus évolués, la tolérance face aux contraintes permet par contre au milieu d'opposer une plus ou moins forte résistance aux perturbations et par conséquent de ne pas trop changer (par exemple en étouffant les jeunes arbres).

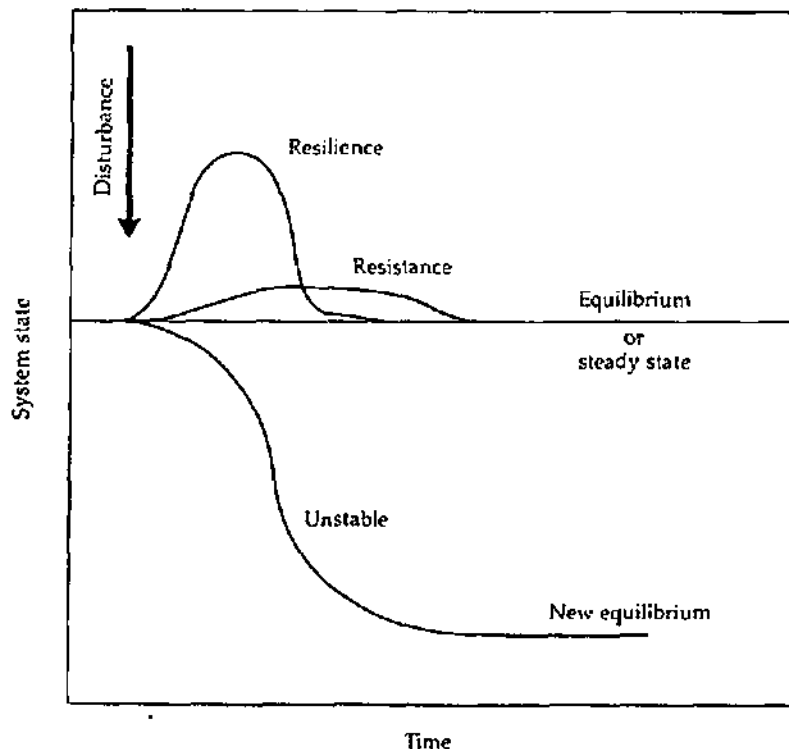


FIGURE 92. ILLUSTRATION DES NOTIONS DE RÉSILIENCE ET DE RÉSISTANCE (TIRÉ DE ABER & MELILLO 1991)

Le rôle fondamental que nous attribuons aux stratégies adaptatives des espèces dans le contrôle des successions rejoint en quelque sorte l'un des principes fondamentaux régissant les successions et émis par Odum (1969), à savoir que les espèces vivantes prennent peu à peu le contrôle de la succession en modifiant les propriétés du milieu (passage d'un milieu exogène à un milieu endogène). Si ce principe a été remis en question par la suite, plusieurs travaux témoignent de sa validité en relation avec les successions primaires ou secondaires menant à des groupements de hauts-marais. L'influence des végétaux sur les modifications des propriétés du milieu concerne avant tout trois phénomènes primordiaux dans l'établissement (ou la restauration) de hauts-marais: la diminution du pH, l'accumulation de la matière organique et la rétention de l'azote. Pour Kuhry *et al.* (1993), ou Payette (1988) par exemple, le pilotage autogène de la succession menant au haut-marais est caractérisé par l'acidification et la forte accumulation de matière organique par les sphaignes. Buttler & Gallandat (1989) soulignent le rôle important de l'accumulation de la matière organique dans une succession autogène infra-aquatique en rive lacustre. Bowden (1991) a expérimentalement démontré le rôle fondamental joué par *Polytrichum alpestre* sur l'accumulation de matière organique et d'azote dans la colonisation du sol minéral sur des marges glaciaires. Enfin, rappelons le fait déjà mentionné de l'influence du blocage de quantités importantes d'azote dans la litière des sphaignes sur l'oligotrophie croissante du milieu (Brock & Bregman 1989)

L'idée de Glime, Wetzel & Kennedy (1982) selon laquelle d'autres mousses que les sphaignes peuvent également contribuer à acidifier le milieu et en quelque sorte à préparer le terrain pour les sphaignes s'apparente au modèle successional de la "facilitation" développé par Connell & Slatyer (1977 *in* Lepart et Escarre 1983:141). Selon ce modèle, les espèces pionnières préparent en quelque sorte le terrain pour l'installation des espèces transitoires, lesquelles finissent par céder la place aux espèces climaciques. C'est en fin de compte ce que suggèrent les résultats des travaux de Weber (1993:75), Meade (1992:38) ou Money (1995) qui considèrent que *S.recurvum var. mucronatum* ne se réimplante que sur les tapis régénérés de *S.cuspidatum*. *S.recurvum var. mucronatum* devrait dès lors être considérée comme une espèce transitoire plutôt que comme pionnière, un exemple typique que les sphaignes peuvent aussi entrer dans la catégorie des "perennial shuttle species" de During (1979). Dans notre cas, l'espèce pionnière la plus fréquente ne serait cependant pas une mousse mais *E.vaginatum*, et moins souvent des chaméphytes comme *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ou *Calluna vulgaris*.

Dans d'autre cas, l'évolution de la succession est ralentie par des phases de blocage à l'image de l'arrêt pendant plusieurs décennies de l'évolution de friches envahies par *Brachypodium pinnatum* par exemple (Lepart & Escarre 1983). Dans le même ordre d'idée, en succession secondaire de restauration sur tourbe nue, Salonon (1990) met en évidence des phénomènes de préemption (Grace 1987 *in* Wilcox & Andrus 1987), voire de compétition inhibitive par *Polytrichum alpestre* et *P.commune*. D'autres exemples du même type sont illustrés par Clément & Touffet (1981 *in* Lepart & Escarre 1983) à propos de groupement muscinaux sur des landes incendiées, ou encore par Achminova (1985) qui fait état d'une compétition inhibitive sur la levée des plantules d'épicéas (*Picea sp*) par des tapis denses de *P.commune* ou de *Sphagnum girgensohnii*.

Le passage, au fil des stades de la succession de recolonisation de la tourbe nue, par des formations végétales plus diversifiées en espèces que le groupement de haut-

marais vers lequel tend la succession participe par contre de l' "hypothèse de perturbation transitoire" (Grime 1979 in Jonsson-Ninniss & Middleton 1991). Selon cette hypothèse, les perturbations qui continuent d'affecter les différents stades d'une succession de restauration d'un haut-marais par exemple persistent plus ou moins longtemps mais finissent par s'atténuer et disparaître. Dans l'attente, un certain nombre d'espèces profitent de ces conditions transitoires atypiques pour se maintenir dans les groupements en cours de restauration. Dans les séries décrites par Matthey (1996) pour le Jura, des espèces comme *Polygonum bistorta*, *Molinia caerulea*, *Anthoxanthum odoratum*, *Nardus stricta* pourraient très bien être considérées comme espèces associées à des perturbations transitoires (minérotrophie, drainage).

L'apparition des arbres suggère cependant que la succession pourrait dévier vers d'autres types de groupements que le haut-marais typique, même si un stade boisé peut très bien précéder le stade ultime non boisé (Payette 1988, Schneebeli 1989). Cela est d'autant plus probable dans les cas où il s'agit de feuillus comme *Betula sp* ou *Populus sp*, qui laissent présager l'avènement d'une forêt feuillue dont la longévité pourrait repousser fort loin le retour au haut-marais.



FIGURE 93.

ILLUSTRATION DU MOOÈLE DE LA FACILITATION DANS LA SUCCESSION À *POLYTRICHUM ALPESTRE*.

Apparition progressive des sphaignes

Faciès à *Polytrichum alpestre* subfossile

Tourbe noire, minéralisée, anciennement mise à nu par l'exploitation de tourbe

4. GÉNIE ÉCOLOGIQUE: UNE LECTURE À DEUX NIVEAUX

Qu'elle participe au principe de la facilitation de la succession ou au contraire à celui du blocage, l'influence des organismes vivants sur le pilotage des phénomènes naturels a fait récemment l'objet d'une relecture originale par Lawton & Jones (1995) et Jones, Lawton & Shachak (1994). Si, comme le relèvent les auteurs précités, les interactions entre organismes vivants sont une composante majeure des théories écologiques, le rôle des organismes dans la création, la modification et la maintenance des habitats n'a curieusement fait l'objet d'aucune tentative de définition ni d'identification systématiques des phénomènes en question. C'est à cette lacune que doit correspondre le concept du "génie écologique" et "ingénieurs écosystème". Ainsi, lorsqu'un castor construit un barrage sur une rivière en agissant directement sur l'état d'un certain nombre d'arbres (debouts et vivants *vs* morts et couchés en travers de la rivière), tout l'écosystème rivière s'en trouve modifié par cette action de génie écologique allogène. Que des sphaignes se mettent à croître en nombre et à accumuler au fil des millénaires une masse considérable de matière organique acide et oligotrophe est un acte de génie écologique autogène.

Que l'homme défriche le haut-marais qui a ainsi été formé et en exploite la tourbe est aussi un acte de génie écologique! Tenter ensuite de restaurer le marais par différentes interventions telles que le blocage de l'eau dans les anciens drains est encore un acte de génie écologique. Ce double exemple illustre bien à notre avis la dualité du concept. Par "génie écologique," on aura *a priori* tendance à concevoir un ensemble de techniques apparentées au génie civil et destiné à entretenir ou restaurer des milieux naturels. La relecture du concept sous l'angle plus vaste de toute modification de l'environnement provoquée directement ou indirectement, volontairement ou non, consciemment ou non par un être vivant, y compris et surtout l'être humain, replace l'ensemble de nos activités dans une perspective plus étroitement liée que jamais à l'évolution de notre environnement. Cette perspective ne peut par conséquent que nous inciter à agir avec plus d'égard et plus de conscience face à l'environnement.

Une autre dualité que le concept de génie écologique, dans son acception présentée ci-dessus, peut contribuer à atténuer est celle qui a trop souvent opposé le gestionnaire, qui pratique un génie écologique au sens du génie civil, mais dans la nature, au chercheur qui tente de décoder et de comprendre les règles fondamentales qui dirigent les phénomènes relevant du génie écologique tel que défini plus haut. Or les écosystèmes perturbés tels que les hauts-marais drainés et exploités constituent une opportunité extraordinaire d'approfondir notre connaissance des fondements de l'écologie théorique en faisant appel aux techniques du génie écologique - génie civil. Les surfaces de tourbe nue à l'abandon et les divers faciès de recolonisation qui en découlent sont en effet des versions simplifiées, parfois à l'extrême, du système complexe que forme un haut-marais évolué. La restauration des marais perturbés ouvre la porte à un vaste champ d'investigation où l'utilisation de techniques de génie écologique - génie civil permet une manipulation de ces systèmes simplifiés. En

partant d'hypothèses claires qui peuvent être confirmées ou infirmées par l'observation scientifique des effets d'une manipulation simple et contrôlée, la restauration de milieux naturels peut contribuer non seulement à "réparer" les atteintes, mais aussi à faire progresser notre compréhension des phénomènes écologiques fondamentaux (Jordan, Gilpin & Aber 1992). Cette vision des choses rend à notre avis caduque toute limite entre une écologie fondamentale et une écologie appliquée. Toute forme de génie écologique est en ce sens fondamentale, pour autant que nous soyons prêts à en prendre conscience.

5. PERSPECTIVES

Il est communément admis en sciences que chaque réponse apportée à une question soulève au moins deux ou trois nouvelles questions. Notre travail n'échappe pas à cette "règle" et bien des aspects que nous avons abordés ne l'ont été que partiellement.

Il en va ainsi tout particulièrement de l'application de nos résultats à la pratique de la restauration des marais. Si nous pouvons admettre avoir levé le voile sur des phénomènes de restauration spontanée de groupements à sphaignes, il se trouve bien des situations, aussi bien dans le Jura qu'ailleurs dans le monde, où cette restauration spontanée n'a pas eu lieu. Et si nous avons indubitablement montré qu'il existe une combinaison favorable entre microclimat et facteurs édaphiques pour compenser l'absence d'une nappe d'eau permanente dans le sol, nous n'en sommes malheureusement pas encore au stade où il nous serait possible de proposer une "recette" pour créer ces conditions favorables au retour des sphaignes.

Par contre, il est grand temps de mettre en pratique le génie écologique comme nous l'avons défini précédemment. Les expériences comme celles menées par l'équipe de Line Rochefort, de l'Université Laval au Canada (XXbiblio), ou les essais de réimplantation d'*Eriophorum vaginatum* sur des surfaces de tourbe nue menés par le canton de Neuchâtel aux Ponts-de-Martel par exemple vont exactement dans la bonne direction.

D'une part, elles font appel à des techniques de génie écologique:

- paillage de surfaces de tourbe nue pour créer et maintenir un microclimat favorable
 - travail de la microtopographie pour augmenter par endroit l'accumulation d'eau en surface de la tourbe nue
 - ensemencement de fragments de sphaignes pour inoculer les surfaces désertes à recoloniser
 - plantation de milliers de plants d'espèces pionnières comme *Eriophorum vaginatum*
- Elles sont basées sur le concept même d'organismes "ingénieurs-écosystèmes" en utilisant les propriétés stratégiques de certaines espèces de plantes pour recoloniser la tourbe nue.

D'autre part, les résultats de ces expériences fournissent et fourniront encore quantité d'informations fondamentales sur l'écologie des plantes de tourbières et sur le fonctionnement de l'écosystème lui-même.

Il faut par conséquent absolument poursuivre dans la voie des manipulations expérimentales, mais à une échelle aussi proche que possible de celle qui prévaut dans la nature. De là à intervenir allègrement dans les tourbières et tenter toutes sortes d'expériences "pour voir ce que ça donne", il y a évidemment un pas que nous ne franchirons pas. En ce sens, on peut regretter encore une fois la ségrégation artificielle entre travaux considérés comme "appliqués" et travaux d'obédience "fondamentale", donc trop rapidement taxés d'académiques et... d'inutiles!

Il arrive ainsi beaucoup trop souvent que des travaux soient entrepris dans un but de restauration de marais sans être accompagnés d'aucun programme d'évaluation et

d'observation permettant à terme de tirer pleinement bénéfice de l'expérience réalisée. En cas d'échec, c'est une occasion perdue de ne pas répéter la même erreur. En cas de succès, c'est une absence de garantie de pouvoir répéter l'expérience ailleurs avec les mêmes résultats.

Les possibilités de combiner judicieusement les intérêts respectifs de l'écologie "fondamentale" et "appliquée" ne manquent pourtant pas. Le tableau 40 répertorie ainsi un certain nombre d'exemples de travaux de recherche articulés autour de la restauration des marais et qui contribueraient à faire progresser à la fois les connaissances fondamentales sur les écosystèmes tourbeux et celles sur la manière la plus appropriée de les gérer. Le tableau est formé de trois colonnes qui indiquent, sur chaque ligne:

- le type de recherche proposé;
- les résultats fondamentaux attendus;
- l'utilisation des résultats pour la pratique de la restauration, avec entre parenthèses le type même de question concrète à laquelle les gestionnaires de marais sont toujours bien en peine de donner une réponse à l'heure actuelle, faute précisément de connaissances suffisantes!

Pour conclure, il est un aspect de ces recherches en relation avec l'écologie de la restauration des marais que nous aimerions mettre en évidence, c'est celui de la biodiversité. La mosaïque complexe représentée par la juxtaposition d'innombrables types de milieux secondaires, eux-mêmes souvent paucispécifiques, confère indiscutablement une très grande diversité biologique à l'ensemble. Mais cela n'apparaît vraiment que si l'on intègre d'autres aspects que la biologie des sphaignes dans la restauration des hauts-marais, notamment les aspects faunistiques. L'analyse de la biodiversité nécessite un élargissement de l'analyse non plus à l'échelle d'un biotope, mais d'un site entier, voire d'une région entière. Sur le plan pratique elle justifie pleinement la mise en oeuvre de systèmes d'information géographique qui permettent par exemple de travailler avec la notion de réseaux biologiques. Le travail à cette échelle laisse alors émerger d'autres questions, notamment où donner la priorité à quel type de gestion des milieux naturels ?

Or, dans le but de maintenir une aussi grande biodiversité que possible, dans un pays aussi densément peuplé que la Suisse, et où des milieux secondaires dans les marais peuvent jouer le rôle de biotopes de substitution pour des espèces chassées de leurs milieux d'origine par la pression humaine, nous en sommes nous-mêmes venus à nous demander parfois s'il était bien utile de chercher à faire revenir des sphaignes!

Travail de recherche	Résultats fondamentaux	Retombées pratiques (question sous-jacente)
<ul style="list-style-type: none"> • analyse des modifications des propriétés des tourbes, telles que leur conductivité hydraulique ou leur capacité de rétention en eau, en fonction de leur état de décomposition, de leur structure et de leur composition botanique d'origine • réhumidification de tourbes de différentes qualités, sans rehaussement drastique de la nappe, mais par travail de la microtopographie 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ définition de propriétés physico-chimiques optimales pour la restauration de communautés à sphaignes (accessoirement affinement des critères de classification et de méthodes de mesures simples et rapides à exécuter) ✓ meilleure compréhension des phénomènes de rétention de l'eau et de conductivité hydraulique dans les tourbes drainées et exposées à l'air libre 	<ul style="list-style-type: none"> • détermination d'une durée minimale nécessaire pour le retour de conditions édaphiques propices (avons-nous le temps d'attendre ou faut-il chercher à accélérer les choses ?) • possibilités ou non de restaurer des communautés de sphaignes sur des surfaces de tourbe nue surélevées et par conséquent non inondables (où est-ce possible d'intervenir ?)
<ul style="list-style-type: none"> • réhumidification des milieux par rehaussement plus ou moins important de la nappe • transplantations d'espèces dans divers milieux secondaires et observations de leur facultés d'adaptation, voire de colonisation 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ meilleures compréhension des préférences écologiques des espèces de sphaignes sur le gradient butte-gouille en fonction de la profondeur de la nappe ✓ meilleure compréhension des facteurs définissant les niches écologiques des espèces 	<ul style="list-style-type: none"> • aide à la définition d'objectifs de restauration plus réalistes en fonction des potentialités des milieux et des espèces présentes (où est-ce judicieux d'intervenir ?) • choix d'espèces propices à la colonisation de milieux secondaires variés (quelles sont les espèces à favoriser ?)

<ul style="list-style-type: none"> ● implantation d'espèces pionnières telles qu' <i>Eriophorum vaginatum</i> ou <i>E. angustifolium</i> 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ meilleure compréhension de l'autoécologie des espèces pionnières et des phénomènes de successions secondaires 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ contrôle du microclimat, de l'embroussaillage et/ou de l'érosion (peut-on développer des "techniques végétales" permettant d'accélérer les successions en les initiant et de limiter par la suite l'entretien des milieux restaurés?)
<ul style="list-style-type: none"> ● débroussaillage, fauche, étrépage de surfaces dominées par des espèces indésirables comme la molinie (<i>Molinia caerulea</i>) ou les bouleaux (<i>Betula sphaigna</i>) en parallèle avec une observation à long terme de l'évolution spontanée de tels milieux 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ meilleure compréhension de ce qui fait la force concurrentielle des espèces pionnières envahissantes, mais aussi prise en compte du caractère provisoire de tels milieux et détermination de leur évolution potentielle 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ évaluation des possibilités d'interventions pour débloquer des voies apparemment sans issue dans les successions (faut-il par exemple débroussailler et empêcher systématiquement le retour des arbres, ou miser sur l'évolution vers un milieu peu boisé après un stade forestier qui peut durer plusieurs décennies ?)
<ul style="list-style-type: none"> ● fertilisation ou fumigation de placettes permanentes 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ appréciation de la sensibilité des plantes aux fertilisants ou aux polluants, et de la modification des rapports de compétition entre les sphaignes et d'autres plantes 	<ul style="list-style-type: none"> ➤ moyens de limiter les influences en provenance de l'extérieur du haut-marais (quelle largeur pour les zones tampons ? le combat n'est-il pas inégal si la pollution atmosphérique perturbe fondamentalement les cycles naturels du haut-marais ?)

TABLEAU 40. PERSPECTIVES DE TRAVAUX DE RECHERCHES EN RELATION AVEC L'ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION DES MARAIS. LIEN ENTRE LE FONDAMENTAL ET LE PRATIQUE.

BIBLIOGRAPHIE

- Aber, J.D. & J.M. Melillo (1991) Terrestrial ecosystems. Saunders College Publishing, Philadelphia. 429 pp.
- Achminova, M.P. (1985) Der Einfluss von *Sphagnum* und *Polytrichum commune* auf die Dynamik der Quantität des Aufgehens von Fichten. *Lesovedenie*, **1**, 48-52.
- Aerts, R., Wallén, B. & Malmer, N. (1992) Growth-limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *Journal of Ecology*, **80**, 131-140.
- AFES, Association Française pour l'Etude des Sols (1992) Référentiel pédologique - principaux sols d'Europe. INRA, Paris. 222pp.
- Allen, S.E., Grimshaw, H.M., Parkinson, J.A. & Quarmby, C. (1974) Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 566 pp.
- Andreux, F. (1978) Etude de la stabilisation physico-chimique et biologiques d'acides humiques - modèles. Thèse Université de Nancy I.
- Andrus, R. E. (1986) Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Canadian Journal of Botany*, **64**, 416-426.
- Andrus, R.E., Wagner, D.J. & Titus, J.E. (1983) Vertical zonation of *Sphagnum* mosses along hummock-hollow gradients. *Canadian Journal of Botany*, **61**, 3128-3139.
- Ashmore, M.R. (1975) The eco-physiology of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. in a moorland habitat. *Dissertation*, 145pp. University of Leeds, UK.
- Aulio, K. (1982) Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. II. Intra- and inter-specific variation in four species from ombrotrophic and minerotrophic habitats. *Annales Botanici Fennici*, **19**, 93-101.
- Auroi, C. (1975) Etude comparative de quelques associations végétales dans la tourbière du Cachot: Caractères microclimatiques et phénologie. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles*, **98**, 125-148.
- Backéus, I. (1980) Vegetation changes after fertilization on drained peatlands in central Sweden. *Acta Phytogeographica Suecica*, **68**, 17-30.
- Backéus, I. (1984) Myrar i Oerebro län. *Svensk Bot. Tidskr.*, **78**, 21-44.
- Backéus, I. (1988) Weather variables as predictors of *Sphagnum* growth on a bog. *Holarctic Ecology*, **11**, 146-150.
- Baize, D. (1988) Guide des analyses courantes en pédologie. INRA, Paris. 172 pp.
- Baker, R.G. & Boatman, D.J. (1989) The relationship between some morphological and chemical features of *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. and

- physical characteristics of the environment. *The New Phytologist*, 113, 471-480.
- Barclay-Estrup, P.** (1971) The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. III. Microclimate in relation to the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 59, 143-166.
- Barclay-Estrup, P. & Gimingham, C.H.** (1969) The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, 57, 737-758.
- Barriuso, E.** (1982) Révision de quelques méthodes chimiques et physiques d'analyse des acides humiques et fulviques. *D.E.A. de biologie et physiologie végétale*. Université de Nancy 1. 28pp.
- Bascomb, C.L., Banfield, C.F. & Burton, R.G.O.** (1977) Characterization of peaty materials from organic soils (Histosols) in England and Wales. *Geoderma*, 19, 131-147.
- Bellamy, D.J. & Rieley, J.** (1967) Some ecological statistics of a miniature bog. *Oikos*, 1, 33-40.
- Belokopytov, I.E. & Beresnevich, V.V.** (1955) Giktorf's peat borers. *Torf. Prom.*, 8, 9-10.
- Bertram, R.** (1988) Pflanzengesellschaften der Torfstiche nordniedersächsischer Moore und die Abhängigkeit dieser Vegetationseinheiten von der Wasserqualität. *Dissertationes Botanicae*, 126, 192pp. J.Cramer, Berlin Stuttgart.
- Blondel, J.** (1976) Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 101, 695-718.
- Boatman, D.J.** (1977) Observations on the growth of *Sphagnum cuspidatum* in a bog pool on the Silver Flowe National Nature Reserve. *Journal of Ecology*, 65, 119-126.
- Boatman, D.J. & Tomlinson, R.W.** (1977) The Silver Flowe. II. Features of the vegetation and stratigraphy of Brishie Bog, and their bearing on pool formation. *Journal of Ecology*, 65, 531-546.
- Boelter, D.H.** (1964) Water storage characteristics of several peats *in situ*. *Soil Science Society of America Proceedings*, 28, 433-435.
- Boelter, D.H.** (1965) Hydraulic conductivity of peats. *Soil Science*, 100, 227-231.
- Bonneaux, M. & Souchier, B.** (1979) Pédologie. II. Analyse des complexes organo-minéraux des sols. Masson, Paris. 187pp.
- Borcard, D.** (1988) Les Acariens Oribates des sphaignes de quelques tourbières du Haut-Jura suisse. Thèse, 261 pp. Université Neuchâtel, Switzerland.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau P.** (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73H, 1045-1055.
- Bowden, R.D.** (1991) Inputs, outputs, and accumulation of nitrogen in an early successional moss (*Polytrichum*) ecosystem. *Ecological Monographs*, 61, 207-223.

- Bradshaw, A.D.** (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.*, **13**, 115-155.
- Bragg, O.** (1989) Cut-over lowland raised mires. The importance of water in mire ecosystems. *Research and survey in nature conservation* (ed Nature Conservancy Council, Peterborough), **24**, 61-82.
- Brehm, K.** (1971) Ein *Sphagnum*-Bult als Beispiel einer natürlichen Ionenaustauschersäule. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **47**, 287-312.
- Brock, T.C.M. & Bregman R.** (1989) Periodicity in growth, productivity, nutrient content and decomposition of *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* in a fen woodland. *Oecologia*, **80**, 44-52.
- Brown, D.H.** (1982) Mineral nutrition. *Bryophyte Ecology* (ed A.J.E. Smith), pp 383-445. Chapman and Hall, London.
- Bruckert, S., Andreux, F., Correa, A., Ambouta, K.J.M. et Souchier, B.** (1978) Fractionnement des agrégats appliqué à l'analyse des complexes organo-minéraux des sols. XIe Congrès AISS, Edmonton.
- Burmeister, E.G., Göttlich, K., Grospietsch, T. & Kaule, G.** (1990) Begriffsbestimmungen anhand der Moortypen Mitteleuropas. *Moor- und Torfkunde* (ed K. Göttlich), pp 1-28. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Burrows, C.J.** (1990) Processes of vegetation change. Unwin Hyman, London. 551 pp.
- Buttler, A.** (1992a) Hydrochimie des nappes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel. *Bulletin d'Ecologie*, **23**, 35-47.
- Buttler, A.** (1992b) Porosités, capacité de rétention en eau et densité apparente d'un sol: mesure de la rétention en eau d'un sol à l'aide de la table à tension. Notice méthodologique du Laboratoire d'Ecologie végétale et de phytosociologie, Université de Neuchâtel, Switzerland. 10pp.
- Buttler, A. & Gallandot, J.D.** (1989) Phytosociologie des prairies humides de la rive sud du Lac de Neuchâtel (Suisse) et modèle de succession autogène. *Phytocoenologia*, **18**, 129-158.
- Buttler, A., Cornali, Ph. & Richard, J.L.** (1983) La tourbière des Pontins sur Saint-Imier. Phytosociologie, éléments d'écologie et perspectives d'aménagement. *Matériaux pour le Levé Géobotanique de la Suisse* (Commission Géobotanique de la Société Helvétique des Sciences Naturelles), **59**, 79pp. Parc Jurassien de la Combe-Grède/Chasseral, St-Imier, Switzerland.
- Buttler, A., Diné, H. & Lévesque, P.E.M.** (1994) Effects of physical, chemical and botanical characteristics of peat on carbon gas fluxes. *Soil Science*, **5**, 365-374.
- Buttler, A., Warner, B., Matthey, Y. & Grosvernier Ph.** (1996) Testate *Amoebae* (*Protozoa: Rhizopoda*) and peat replacement on cut-over mires in the Jura region of Switzerland. *The New Phytologist*, in press.
- Carlisle, A., Brown, A.H.F. & White, E.J.** (1966) The organic matter and nutrient elements in the precipitation beneath a sessile oak (*Quercus petraea*) canopy. *Journal of Ecology*, **54**, 87-98.

- Carrol & Ruppert** (1988) Transformation and weighting in regression. Chapman and Hall, London.
- Chapin, F.S. III, van Cleve, K. & Chapin, M.C.** (1979) Soil temperature and nutrient cycling in the tussock growth form of *Eriophorum vaginatum*. *Journal of Ecology*, **67**, 169-189.
- Châtelain, R.** (1987) La Gruyère jurassienne et les meuniers Cattin. Société de l'Etang de la Gruère, Saignelégier, Switzerland. 29pp.
- Clément, B. & Touffet, J.** (1981) Vegetation dynamics in Brittany heathlands after fire. *Vegetatio*, **46**, 157-166.
- Clymo, R.S.** (1965) Experiments on breakdown of *Sphagnum* in two bogs. *Journal of Ecology*, **53**, 747-758.
- Clymo, R.S.** (1970) The growth of *Sphagnum*: Methods of measurement. *Journal of Ecology*, **58**, 13-49.
- Clymo, R.S.** (1973) The growth of *Sphagnum*: some effects of environment. *Journal of Ecology*, **61**, 849-869.
- Clymo, R.S.** (1983) Peat. *Mires: Swamp, bog, fen and moor. General studies, Ecosystems of the World* (ed A.J.P. Gore), **4A**, 159-224. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- Clymo, R.S.** (1984) The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B 303**, 605-654.
- Clymo, R.S.** (1987) Interactions of *Sphagnum* with water and air. *Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems. NATO ASI Series* (eds T.C. Hutchinson & K.M. Meema), Vol. **G16**, pp 513-529. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Clymo, R.S.** (1988) A high-resolution sampler of surface peat. *Functional Ecology*, **2**, 425-431.
- Clymo, R.S. & Duckett, J.G.** (1986) Regeneration of *Sphagnum*. *The New Phytologist*, **102**, 589-614.
- Clymo, R.S. & Hayward, P.M.** (1982) The Ecology of *Sphagnum*. *Bryophyte Ecology* (ed A.J.E. Smith), pp 229-289. Chapman and Hall, London.
- Clymo, R.S. & Reddaway, E.J.F.** (1971) Productivity of *Sphagnum* (bog moss) and peat accumulation. *Hydrobiologia*, **12**, 81-192.
- Clymo, R.S. & Reddaway, E.J.F.** (1974) Growth rate of *Sphagnum rubellum* Wils. on Pennine Blanket bog. *Journal of Ecology*, **62**, 191-196.
- Collins, N.J.** (1976) Growth and population dynamics of the moss *Polytrichum alpestre* in the maritime Antarctic. Strategies of growth and population dynamics of tundra plants 2. *Oikos*, **27**, 389-401.
- Coûteaux, M.** (1962) Notes sur le prélèvement et la préparation de certains sédiments. *Pollen et Spores*, **4**, 317-322.
- Cronberg, N.** (1993) Reproductive biology of *Sphagnum*. *Lindbergia*, **17**, 69-82.

- Daget, Ph.** (1980) Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative (Cas des thérophytes). *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Actes du Colloque d'Ecologie théorique organisé à L'École Normale Supérieure de Paris, mai 1978* (eds R. Barbault, P. Blandin & J.A. Meyer), pp 89-114. Maloine S.A., Paris.
- Dajoz, R.** (1985) Précis d'écologie. Bordas, Paris. 526pp.
- Damman, A.W.H.** (1977) Geographical changes in the vegetation pattern of raised bogs in the Bay of Fundy region of Maine and New Brunswick. *Vegetatio*, **35**, 137-151.
- Damman, A.W.H.** (1978) Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat bogs. *Oikos*, **30**, 480-495.
- Damman, A.W.H.** (1986) Hydrology, development, and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a western Newfoundland bog. *Canadian Journal of Botany*, **64**, 384-394.
- Damman, A.W.H.** (1988) Regulation of nitrogen removal and retention in *Sphagnum* bogs and other peatlands. *Oikos*, **51**, 291-305.
- Damman, A.W.H. & Dowhan, J.J.** (1981) Vegetation and habitat conditions in Western Head Bog, a southern Nova Scotia plateau bog. *Canadian Journal of Botany*, **59**, 1343-1359.
- Daniels, R.E. & Eddy, A.** (1985) Handbook of European *Sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology, Abbots Ripton, United Kingdom. 262pp.
- Delpach, R., Duma, G. & Galmiche, P.** (1985) Typologie des stations forestières - Vocabulaire. Ministère de l'agriculture / Direction des forêts, Institut pour le développement forestier. 243pp.
- de Martonne, E.** (1926) Une nouvelle fonction climatologique: l'indice d'aridité. *Météorologie*, **2**, 449-458.
- Dierssen, K.** (1977) Regionale Unterschiede der oligotrophen Moorvegetation Norwegens in Abhängigkeit von einigen Klimagradiënten. *Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, Vegetation und Klima, Rinteln* (ed H. Dierschke), pp 471-504.
- Dierssen, K.** (1981) Regeneration von Hochmooren - Zielsetzungen, Möglichkeiten, Erfahrungen. *Natur und Landschaft*, **56**, 48-50.
- Dierssen, K. & Dierssen, B.** (1982) Kiefernreiche Phytozönosen oligotropher Moore im mittleren und nordwestlichen Europa - Überlegungen zur Problematik ihrer Zuordnung zu höheren synsystematischen Einheiten. *Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, Struktur und Dynamik von Wäldern, Rinteln* (ed Dierschke), pp 299-331.
- Digerfeldt, G.** (1966) A new type of large-capacity sampler. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, **84**, 425-430.

- Dinel, H. & Lévesque, P.E.M. (1976) Une technique simple pour l'analyse granulométrique de la tourbe en milieu aqueux. *Canadian Journal of Soil Science*, 56, 119-120.
- Dinel, H., Larouche, A. & Lévesque, M.P. (1983) Evaluation de deux méthodes de quantification des macrofossiles dans les matériaux tourbeux. *Naturaliste Canadien*, 110, 429-434.
- Dinel, H., Mathur, S.P. & Lévesque, M.P. (1987) Downward movement of partly degraded materials in dyked marsh soils. *SSSA Journal*, 51, 384-389.
- Dinel, H., Richard, P.J.H., Lévesque, P.E.M. & Larouche, A. (1986) Origine et évolution du marais tourbeux de Keswick, Ontario, par l'analyse pollinique et macrofossile. *Canadian Journal of Earth Science*, 23, 1145-1155.
- Duchaufour, Ph. (1984) Abrégé de pédologie. Masson, Paris. 220pp.
- During, H.J. (1979) Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, 5, 2-18.
- Du Rietz, G.E. (1954) Die Mineralbodenwasserzeigergerenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der Nord- und Mitteleuropäischen Moore. *Vegetatio*, 5-6, 571-585.
- Eberhardt, A. & Krähenbühl, C. (1952) La tourbière des Pontins sur St-Imier. Etude bryologique, pollenanalytique et stratigraphique. *Berichte des Geobotanischen Forschungsinstitutes Rübel Zürich* (eds E.Rübel & W.Lüdi), 1951, pp 87-122.
- Eggelsmann, R. (1964) Die Verdunstung der Hochmoore und deren hydrographischer Einfluss. *Deutsche Gewässerkundliche Mitteilungen*, 8, 138-147.
- Eggelsmann, R. (1967) Oberflächengefälle und Abflussregime der Hochmoore. *Wasser und Boden*, 19, 247-252.
- Eggelsmann, R. (1978) Oxydativer Torfverzehr in Niedermoor in Abhängigkeit vom Klima und mögliche Schutzmassnahmen. *TELMA*, 8, 75-81.
- Eggelsmann, R. (1977) Moorschutz und Hydrologie. *Wasser und Boden*, 12, 350-351.
- Eggelsmann, R. (1987) Hochmoor-Regeneration verlangt eine nahezu horizontale Mooroberfläche. *Natur und Landschaft*, 62, 241-246.
- Eggelsmann, R. (1987) Ökotechnische Aspekte der Hochmoor-Regeneration. *TELMA*, 17, 59-94.
- Eggelsmann, R. (1990) Wasserregelung im Moor. *Moor- und Torfkunde* (ed K.Göttlich), pp 321-348. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Eigner, J. & Schmatzler, E. (1981) Bedeutung, Schutz und Regeneration von Hochmooren. In *Naturschutz Aktuell* (ed W. Erz), 4. Kilda, Greven, 77pp.

- Falinski, J. B.** (1991) La dynamique du paysage interprétée par la dynamique de la végétation. *Colloques Phytosociologiques, XVII, Phytosociologie et Paysage, Versailles 1988* (ed J.M. Gehu), pp 425-444. J. Cramer Verlag, Berlin-Stuttgart.
- Feldmeyer-Christe-Christe, E.** (1990) Etude phyto-écologique des tourbières des Franches-Montagnes (cantons du Jura et de Berne, Suisse). *Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse* Commission géobotanique Académie Suisse Sciences Naturelles), 66, 163pp. F.Flück-Wirth, Teufen AR, Switzerland.
- Fenton, J.H.** (1980) The rate of peat accumulation in Antarctic moss banks. *Journal of Ecology*, 68, 211-228.
- Fergusson, P. & Lee, J.A.** (1983) Past and present sulphur pollution in the southern Pennines. *Atmospheric Environment*, 17, 1131-1137.
- Flatberg, K.I.** (1992) The European taxa in the *Sphagnum recurvum* complex. 1. *Sphagnum isoviitae* sp. nov. *Journal of Bryology*, 17, 1-30.
- Flatberg, K.I.** (1993) The European taxa in the *Sphagnum recurvum* complex. 2. Amended descriptions of *Sphagnum brevifolium* and *S. fallax*. *Lindbergia*, 17, 96-110.
- Francez, A.-J.** (1987) Successions écologiques dans les tourbières: le peuplement de rotifères du lac-tourbière de Chambedaze (Puy-de-Dôme, France). *Bulletin d'Ecologie*, 18, 31-38.
- Francez, A.J.** (1990a) Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à Sphaignes des Monts du Forez (Puy-de-Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution. *Ministère de l'Environnement, S.R.E.T.I.E. / C.E.R.E.M.C.A.* (Thèse), 397pp.
- Francez, A.-J.** (1990b) Evolution du bas-marais à *Carex rostrata* et *Sphagnum fallax* sous l'influence de différents traitements. *Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à Sphaignes des Monts-du-Forez* (Thèse), pp 225-300. Ministère de l'Environnement et C.E.R.E.M.C.A.
- Francez, A.J.** (1992) Croissance et production primaire des sphaignes dans une tourbière des Monts du Forez (Puy-de-Dôme, France). *Vie et Milieu*, 42, 21-34.
- Francez, A.J. & Mollet, A.M.** (1990) Influence des perturbations sur le fonctionnement de la tourbière de Gimel. *Parc Naturel Régional du Pilat, Direction de la Protection de la Nature, C.E.R.E.M.C.A.* Expertise, 81 pp.
- Freléchoux, F.** (*in prep*) Etude écologique du boisement naturel des tourbières jurassiennes dans la perspective de la régénération des milieux. *Thèse*. Université de Neuchâtel, Switzerland.
- Frontier, S.** (1976) Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 25, 67-75.
- Frontier, S. & Pichod-Viale, D.** (1991) Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. Masson, Paris.

- Früh, J. & Schröter, C.** (1904) Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage. *Beiträge zur Geologie der Schweiz, Geotechnische Serie*, 751pp.
- Fuhrer, J.** (1986) Study of acid deposition in Switzerland: temporal variation in the ionic composition of wet precipitation at rural sites during 1983-1984. *Environmental Pollution (Series B)*, 12, 111-129.
- Gaberscik, A. & Martincic, A.** (1987) Seasonal dynamics of net photosynthesis and productivity of *Sphagnum papillosum*. *Lindbergia*, 13, 105-110.
- Garsed, S.G., Farrar, J.F. & Rutter, A.J.** (1979) The effects of low concentrations of sulphur dioxide on the growth of four broadleaved tree species. *Journal of Applied Ecology*, 16, 17-226.
- Gartner, B.L., Chapin, F.S. III & Shaver, G.R.** (1986) Reproduction of *Eriophorum vaginatum* by seed in alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 74, 1-18.
- Gauthier, R.** (1980) La végétation des tourbières et les sphaignes du parc des Laurentides, Québec. *Etudes écologiques* (ed M.M. Grandtner), 3, 634pp. Laboratoire d'écologie forestière, Université Laval, Québec.
- Gebauer, R.L.E., Reynolds, J.F. & Tenhunen, J.D.** (1995) Growth and allocation of the arctic sedges *Eriophorum angustifolium* and *E. vaginatum*: effects of variable soil oxygen and nutrient availability. *Oecologia*, 104, 330-339.
- Gerdol, R.** (1987) Discrimination of *Sphagnum* sect. *Acutifolia* based on a quantitative expression of stemleaf forms. *Lindbergia*, 13, 150-154.
- Geiger, W.** (1980) Phytosociologie des landes de dégradation dans la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois, Suisse). *Documents Phytosociologiques, N.S., V*, 5-10.
- Gignac, L.D.** (1987) Ecological tolerance and niche structure of *Sphagnum* along a pollution gradient near Sudbury, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 65, 1268-1274.
- Gignac, L.D.** (1989) Mineral content of mire surface water and hummock-forming *Sphagnum* species in peatlands of western Canada. *Lindbergia*, 15, 151-160.
- Gignac, L.D.** (1992) Habitat niches of mire bryophytes along climatic and ecological gradients in western Canada. *The Bryologist*, 95, 406-418.
- Gignac, L.D.** (1993) Distribution of *Sphagnum* species, communities, and habitats in relation to climate. *Advances in Bryology* (ed N.G. Miller), 5, 187-222. J.Cramer, Berlin Stuttgart.
- Gignac, L.D. & Vitt, D.H.** (1990) Habitat limitations of *Sphagnum* along climatic, chemical and physical gradients in mires of western Canada. *The Bryologist*, 93, 7-22.
- Giller, K.E. & Wheeler, B.D.** (1988) Acidification and succession in a flood-plain mire in the Norfolk Broadland, U.K. *Journal of Ecology*, 76, 849-866.
- Gillet, F.** (1980) Notes préliminaires sur quelques espèces de sphaignes de la section des *Cuspidata* dans le Jura. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard*, pp 77-81.

- Giugni, G.** (1991) Etude phyto-écologique des bas-marais et marais de pente (*Caricion davalliana*) des Préalpes chablaisiennes (suisse et françaises). *Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse* (Commission géobotanique de l'Académie Suisse des Sciences Naturelles), 67, 198pp. F.Flück-Wirth, Teufen AR, Switzerland.
- Glaser, P.H.** (1987) The ecology of patterned boreal peatlands of Northern Minnesota: a community profile. *U.S. Fish and Wildlife Service Report, Report 85 (7.14)*, Washington D.C. 98pp.
- Glaser, P.H.** (1992) Raised bogs in eastern North America - regional controls for species richness and floristic assemblages. *Journal of Ecology*, 80, 535-554.
- Glima, J.M., Wetzel, R.G. & Kennedy, B.J.** (1982) The effects of bryophytes on succession from alkaline marsh to *Sphagnum* bog. *The American Midland Naturalist*, 108, 209-223.
- Gobat, J.M.** (1984) Ecologie des contacts entre tourbières acides et bas-marais alcalins dans le Haut-Jura Suisse. *Thèse*, 255pp. Université de Neuchâtel, Switzerland.
- Gobat, J.M. & Portal, J.M.** (1985) Caractérisation de cinq tourbes oligotrophes représentatives d'une dynamique de la végétation dans le Jura Suisse. *Science du Sol*, 2, 59-74.
- Gobat, J.M., Grosvernier, Ph. & Matthey, Y.** (1986) Les tourbières du Jura Suisse. Milieux naturels, modifications humaines, caractères des tourbes, potentiel de régénération. *Actes de la Société Jurassienne d'Emulation*, 1986, pp 213-315.
- Gobat, J.M., Grosvernier, Ph., Matthey, Y. & Buttler, A.** (1991) Un triangle granulométrique pour les tourbes: analyse semi-automatique et représentation graphique. *Sciences du Sol*, 29, 23-35.
- Godron, M.** (1984) Ecologie de la végétation terrestre. Masson, Paris. 196pp.
- Goodman, G.T.** (1968) The role of mineral nutrients in *Eriophorum* communities. II. The effects of added ground limestone upon the availability and uptake of inorganic elements in an *E.angustifolium* community. *Journal of Ecology*, 56, 545-564.
- Goodman, G.T. & Perkins, D.F.** (1968b) The role of mineral nutrients in *Eriophorum* communities. III. Growth response to added inorganic elements in two *E.vaginatum* communities. *Journal of Ecology*, 56, 667-683.
- Goodman, G.T. & Parkins, D.F.** (1968b) The role of mineral nutrients in *Eriophorum* communities. IV. Potassium supply as a limiting factor in an *E.vaginatum* community. *Journal of Ecology*, 56, 685-696.
- Göttlich, K. (ed)** (1990) Moor- und Torfkunde. 529pp. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Grace, J.B.** (1987) The importance of preemption and founder effects on the zonation of *Typha* species along lakeshores. *Ecological Monographs*.

- Grandvoinet, D., Bruckert, S. & Campy, M.** (1988) Formation et organisation d'une tourbe acide du Jura. *Science du Sol*, **26**, 55-64.
- Green, B.H.** (1968) Factors influencing the spatial and temporal distribution of *Sphagnum imbricatum* Hornsch. ex Russ. in the British Isles. *Journal of Ecology*, **56**, 47-58.
- Green, B.H. & Pearson, M.C.** (1968) The ecology of Wybunbury Moss, Cheshire. I. The present vegetation and some physical, chemical and historical factors controlling its nature and distribution. *Journal of Ecology*, **56**, 246-267.
- Grigal, D.F.** (1985) *Sphagnum* production in forested bogs of northern Minnesota. *Canadian Journal of Botany*, **63**, 1202-1207.
- Grime, J.P.** (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26-31.
- Grime, J.P.** (1979) Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester. 222 pp.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R.** (1988) Comparative plant ecology. A functional approach to common british species. Chapman and Hall, London. 742 pp.
- Grootjans, A.P., Schipper, P.C. & van der Windt, H.J.** (1985) Influence of drainage on N-mineralization and vegetation response in wet meadows. I-*Calthion palustris* stands. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, **6**, 403-417.
- Grosse-Brauckmann, G.** (1972) Über pflanzliche Makrofossilien mitteleuropäischer Torfe. I. Gewebereste krautiger Pflanzen und ihre Merkmale. *TELMA*, **2**, 19-55.
- Grosse-Brauckmann, G.** (1974) Über pflanzliche Makrofossilien mitteleuropäischer Torfe. II. Weitere Reste (Früchte und Samen, Moose u.a.) und ihre Bestimmungsmöglichkeiten. *TELMA*, **4**, 51-117.
- Grosse-Brauckmann, G.** (1975) Einige allgemeine Ergebnisse von Torf-Grossrestuntersuchungen. *TELMA*, **5**, 39-42.
- Grosse-Brauckmann, G.** (1990) Ablagerungen der Moore. *Torf- und Moorkunde* (ed K. Göttlich), pp 175-236. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Grosse-Brauckmann, G. & Reimann, S.** (1989) Restmoor- und Legmoorflächen des Roten Moores in der Rhön: Ausgangszustand, Renaturierungsmassnahmen und einige vorläufige Befunde und Überlegungen. *TELMA*, Beiheft **2**, pp 37-65.
- Grosvernier, P., Matthey, Y. & Buttler, A.** (1995) Microclimate and physical properties of peat: new clues to the understanding of bog restoration processes. *Restoration of Temperate Wetlands* (eds B.D.Wheeler, S.C.Shaw, W.J.Fojt & R.A.Robertson), pp 435-450. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Grosvernier, P., Matthey, Y. & Mulhauser, G.** (1993) Typologie des milieux tourbeux de l'arc jurassien. *Actes 1992*, pp 145-186. Société jurassienne d'Emulation, Porrentruy, Switzerland.

- Grünig, A. (ed.)** (1994) Mires and man. Mire conservation in a densely populated country - the swiss experience. *Excursion guide and symposium proceedings of the 5th field symposium of the International Mire Conservation Group (IMCG) to Switzerland 1992*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf. 415pp.
- Grünig, A., Vetterli, L. & Wildi, O.** (1984) Inventaire des hauts-marais et marais de transition de Suisse. Non publié, environ 2100 pp., 489 cartes 1:25'000, déposé à l'Institut fédéral de recherches forestières, 8903 Birmensdorf.
- Grünig, A., Vetterli, L. & Wildi, O.** (1986) Les hauts-marais et marais de transition de Suisse. *Institut Fédéral de Recherches Forestières Birmensdorf*, 286, 58 pp.
- Guenet, P. & Reille, M.** (1988) Analyse pollinique du lac-tourbière de Chambedaze (Massif Central, France) et datation de l'explosion des plus jeunes volcans d'Auvergne. *Bulletin de l'Association Française d'Etude du Quaternaire*, 4, 175-194.
- Haig, E.T.W.** (1989) Individual interactions in *Sphagnum* populations. *Ph. D. Dissertation*. University of London, United Kingdom.
- Harley, P.C., Tenhunen, J.D., Murray, K.J. & Beyers, J.** (1989) Irradiance and temperature effects on photosynthesis of tussock tundra *Sphagnum* mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia*, 79, 251-259.
- Hartl, H.** (1976) Untersuchungen über das mineralische Nährstoffangebot in Moorböden und dessen Beziehungen zum Trophiegrad der Gewässer. *Carinthia II*, 166, 329-338.
- Harper, J.L.** (1978) Plant relations in pastures. *Plant relations in pastures* (ed J.R. Wilson), pp 3-14. C.S.I.R.O.
- Hayen** (1990) Moorarchäologie. *Moor- und torfkunde* (ed K. Göttlich), pp 156-174. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany.
- Hayward, P.M. & Clymo, R.S.** (1982) Profiles of water content and pore size in *Sphagnum* and peat, and their relation to peat bog ecology. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 215, 299-325.
- Hayward, P.M. & Clymo, R.S.** (1983) The growth of *Sphagnum*: Experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *Journal of Ecology*, 71, 845-863.
- Heathwaite, L.** (1995) Problems in the hydrological management of cut-over raised mires, with special reference to Thorne Moors, South Yorkshire. *Restoration of temperate wetlands* (eds B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson), pp 315-329. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Heikkilä, R. & Lindholm, T.** (1988) Distribution and ecology of *Sphagnum molle* in Finland. *Annales Botanici Fennici*, 25, 11-19.
- Heikkilä, R. & Löytönen, M.** (1987) Observations on *Sphagnum* species and their relation to vegetation and ecological factors in Östanberg Stormossen, southern Finland. *Suo*, 38, 63-70.

- Helene Lund, K.V., Lindqvist, L.O. & Sundman, C. (1972)** Influence of sampling disturbance on the engineering properties of peat samples. *Proceedings of the Fourth International Peat Congress, Otaniemi, Vol. 2*, pp 229-239.
- Hester, A.J., Miles, J. & Gimingham, C.H. (1991)** Succession from heather moorland to birch woodland. II. Growth and competition between *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* and *Agrostis capillaris*. *Journal of ecology*, **79**, 317-328.
- Hogg, E.H., Lieffers, V.J. & Wein, R.W. (1992)** Potential carbon losses from peat profiles: effects of temperature, drought cycles, and fire. *Ecological Applications*, **2**, 298-306.
- Hoock, J. (1968)** Les savanes de la région de Kourou (Guyane Française). *Thèse* 190 pp. U.S.T.L. Montpellier.
- Horton, D.G., Vitt, D.H. & Slack, N.G. (1979)** Habitats of circumboreal-subarctic *Sphagnum*: I. A quantitative analysis and review of species in the Caribou Mountains, northern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, **57**, 2283-2317.
- Howard, P.J.A. (1964)** The carbon-organic matter factor in various soil types. *Oikos*, **15**, 229-236.
- Hubschmid, F. & Lang, G. (1985)** Les Embreux - Holocene environments of a mire in the swiss Jura mountains. *Dissertationes Botanicae*, **87**, 115-125.
- IATE (Institut pour l'aménagement des terres et des Eaux, EPF Lausanne) (1992)** Etude hydrologique. *Etude des zones tourbeuses de la vallée des Ponts-de-Martel* (ed J.M.Gobat, Laboratoire d'Ecologie végétale et de Phytosociologie, Université de Neuchâtel), rapport, pp 23-50. Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage, Berne.
- Ilomets, M. (1982)** The productivity of *Sphagnum* communities and the rate of peat accumulation in estonian bogs. *Estonian contribution to the International Biological Programm*, **9**, 102-116.
- Ilomets, M. (1988)** Vertical distribution and spatial pattern of *Sphagnum* communities in two Estonian treeless bogs. *Dynamics and Ecology of Wetlands and Lakes in Estonia* (ed M. Zobel), pp 24-39. Academy of Sciences of the Estonian SSR, Tallinn.
- Ingram, H.A.P. (1978)** Soil layers in mires: function and terminology. *Journal of Soil Sciences*, **29**, 224-227.
- Ingram, H.A.P. (1983)** Hydrology. *Mires: Swamp, bog, fen and moor. General studies. Ecosystems of the World* (ed A.J.P.Gore), **4A**, 67-158. Elsevier Scientific Publications Company, New York.
- Institut de Géographie de l'Université de Berne (IGUB) (1992)** Atlas hydrologique de la Suisse. Institut hydrologique et géologique national, Berne.
- Ivanov, K.E. (1953)** *Gidrologiya bolot*. Gidrometeoizdat, Leningrad.

- Jacquard, P.** (1980) Stratégies adaptatives chez les végétaux: aspects démographiques et niveaux d'étude (organe, individu, population, espèce). *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Actes du Colloque d'Ecologie théorique organisé à L'Ecole Normale Supérieure de Paris, mai 1978* (eds R. Barbault, P. Blandin & J.A. Meyer), pp 159-191. Maloine S.A., Paris.
- Janssens, J.A.** (1983) A quantitative method for stratigraphic analysis of bryophytes in holocene peat. *Journal of Ecology*, **71**, 189-196.
- Jäppinen, J.P. & Hotanen, J.P.** (1990) Effect of fertilization on the abundance of bryophytes in two drained peatland forests in Eastern Finland. *Annales Botanici Fennici*, **27**, 93-108.
- Jensen, U.** (1961) Die Vegetation des Sonnenberger Moores im Oberharz und ihre ökologischen Bedingungen. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* (ed Niedersächsisches Landesverwaltungsamt, Hannover), **1**, 85 pp.
- Johansson, L.G. & Linder, S.** (1980) Photosynthesis of *Sphagnum* in different microhabitats on a subarctic mire. *Ecological Bulletins (Stockholm), Ecology of a Subarctic Mire* (ed M. Sonesson), **30**, 181-190.
- Johnson, L.C. & Damman, A.W. H.** (1991) Species-controlled *Sphagnum* decay on a South Swedish raised bog. *Oikos*, **61**, 234-242.
- Johnson, L.C., Damman, A.W.H. & Malmer, N.** (1990) *Sphagnum* macrostructure as an indicator of decay and compaction in peat cores from an ombrotrophic south Sweden peat-bog. *Journal of Ecology*, **78**, 633-647.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M.** (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**, 373-386.
- Jonsson-Ninniss, S. & Middleton, J.** (1991) Effect of peat extraction on the vegetation in Wainfleet Bog, Ontario. *Canadian Field-Naturalist*, **105**, 505-511.
- Joray, M.** (1942) L'étang de la Gruyère (Jura Bernois). Etude pollenanalytique et stratigraphique de la tourbière. *Matériaux pour le Levé Géobotanique de la Suisse* (Commission phytogéographique de la Société helvétique des Sciences naturelles), **52**, 117pp. Huber, Berne.
- Jordan III, W.R., Gilpin, M.E. & Aber, J.D. (eds)** (1992) Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research. 342pp. Cambridge University Press.
- Jortay, A. & Schumacker, R.** (1989) Zustand, Erhaltung und Regeneration der Hochmoore im Hohen Venn (Belgien). *TELMA, Hannover, Beiheft 2*, pp 279-293.
- Jowsey, P.C.** (1966) An improved peat sampler. *The New Phytologist*, **65**, 245-248.
- Jäppinen, J.P. & Hotanen, J.P.** (1990) Effect of fertilization on the abundance of bryophytes in two drained peatland forests in Eastern Finland. *Annales Botanici Fennici*, **27**, 93-108.

- Julve, Ph.** (1989) Sur les relations entre types biologiques et stratégies adaptatives chez les végétaux. *Bulletin d'Ecologie*, 20, 79-80.
- Julve, Ph., Brunhes, J. & Miouze, C.** (1989) Etudes structurales et dynamiques sur des écosystèmes de tourbières acides. 1. Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif Central. *Bulletin d'Ecologie*, 20, 15-26.
- Kaila, A.** (1956) Determination of the degree of humification in peat samples. *Maatalous Akakaoushyia*, 28, 18-35.
- Karche, C.** (1978) L'homme et les zones humides dans la Vallée du Drugeon à l'époque moderne. *Centre Universitaire d'Etudes Régionales, Besançon*, 2, 323-346.
- Karlin, E.F. & Bliss, L.C.** (1984) Variation in substrate chemistry along microtopographical and water chemistry gradients in peatlands. *Canadian Journal of Botany*, 62, 142-153.
- Karunen, P. & Kälviäinen E.** (1985) Senescence and post-mortem changes in ultrastructure of *Sphagnum fuscum* (Klinggr.) Schleich leaf cells. *The New Phytologist*, 100, 419-427.
- Keim, H. & Wegner, H.** (1988) Degenerierte Moorheide als Refugium gefährdeter Schmetterlingsarten. Anmerkungen zum Pflegeplan für das NSG "Hohes Moor" im Landkreis Stade. *Natur und Landschaft*, 63, 458-462.
- Kellner, O.** (1993) Effects on associated flora of silvicultural nitrogen fertilization repeated at long intervals. *Journal of Applied Ecology*, 30, 563-574.
- Kivinen, E.** (1981) Utilization of peatlands in some countries. *Bulletin of the international Peat Society*, 21, 21-27.
- Kuhry, P., Nicholson, B.J., Gignac, L.D., Vitt, D.H. & S.E. Bayley** (1993) Development of *Sphagnum*-dominated peatlands in boreal continental Canada. *Canadian Journal of Botany*, 71, 10-22.
- Kuntze, H.** (1965) Physikalische Untersuchungsmethoden für Moor- und Anmoorboden. *Landwirtschaftliche Forschung*, 18, 178-191.
- Lachaise, D.** (1979) Spéciation, coévolution et adaptation des populations de *Drosophilides* en Afrique tropicale. *Thèse Université de Paris VI*.
- Lane, D.M.** (1977) Extent of vegetative reproduction in eleven species of *Sphagnum* from northern Michigan. *The Michigan Botanist*, 16, 83-89.
- Lawton, J.H. & Jones, C.G.** (1995) Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. *Linking species and ecosystems* (eds C.G. Jones & J.H. Lawton), pp 141-150. Chapman & Hall, London.
- Legendre, L. & Legendre, P.** (1984a) Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. *Collection d'écologie*, 12, 260 pp. Presses de l'Université du Québec, Québec, et Masson, Paris.
- Legendre, L. & Legendre, P.** (1984b) Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. *Collection d'écologie*, Presses de l'Université du Québec, 13, 335 pp. Masson, Paris.

- Lepart, J. & Escarre, J. (1983) La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie*, **14**, 133-178.
- Lesquereux, L. (1844) Quelques recherches sur les marais tourbeux en général. *Mémoires de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles*, **3**.
- Lévesque, M.P. & Diné, H. (1977) Fiber content, particle-size distribution and some related properties of four peat materials in eastern Canada. *Canadian Journal of Soil Sciences*, **57**, 187-195.
- Lévesque, M.P. & Diné, H. (1982) Some morphological and chemical aspects of peats applied to the characterization of histosols *Soil Science*, **133**, 324-332.
- Lévesque, M.P., Mathur, S.P. & Richard, P.J.H. (1982) A study of physical and chemical changes in a cultivated organic soil based on palynological synchronization of subsurface layers. *Naturaliste canadien (Rev. Ecol. Syst.)*, **109**, 181-187.
- Li, Y., Glime, J.M. & Liao, C. (1992) Responses of two interacting *Sphagnum* species to water level. *Journal of Bryology*, **17**, 59-70.
- Lindholm, T. (1980) Dynamics of the height of the hummock dwarf shrubs *Empetrum nigrum* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull. on a raised bog. *Annales Botanici Fennici*, **17**, 343-356.
- Lindholm, T. (1990) Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, **27**, 67-78.
- Lindholm, T. & Vasander, H. (1990) Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire, southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, **27**, 145-157.
- Lindsay, R.A., Charman, D.J., Everingham, F., O'Reilly, R.M., Palmer, M.A., Rowell, T.A. & Stroud, D.A. (1988) The Flow Country. The peatlands of Caithness and Sutherland. Nature Conservancy Council, Peterborough, UK. 174pp.
- Loach, K. (1966) Relations between soil nutrients and vegetation in wet-heaths. I. Soil nutrient content and moisture conditions. *Journal of Ecology*, **54**, 597-608.
- Lottes, A.L. & Ziegler, A.M. (1994) World peat occurrence and the seasonality of climate and vegetation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **106**, 27-37.
- Lüdi, W. (1949) Moore der Schweiz. IV. Kanton Bern (Gutachten aus den Jahren 1943-1951). Schweizerischer Bund für Naturschutz (1973), 10pp.
- Luken, J.O. (1985) Zonation of *Sphagnum* mosses: Interactions among shoot growth, growth form, and water balance. *The Bryologist*, **88**, 374-379.
- Luken, J.D. & Billings, W.D. (1983) Changes in bryophyte production associated with a thermokarst erosion cycle in a subarctic bog. *Lindbergia*, **9**, 163-168.
- Luken, J.O. & Billings, W.D. (1985) The influence of microtopographic heterogeneity on carbon dioxide efflux from a subarctic bog. *Holarctic Ecology*, **8**, 306-312.

- Luken, J.O., Billings, W.D. & Peterson, K.M.** (1985) Succession and biomass allocation as controlled by *Sphagnum* in an Alaskan peatland. *Canadian Journal of Botany*, **63**, 1500-1507.
- Lütke Twenhöven, F.** (1992) Untersuchungen zur Wirkung stickstoffhaltiger Niederschläge auf die Vegetation von Hochmooren. *Dissertation*, 142pp. C.-A.-Universität, Kiel.
- Lütt, S.** (1992) Produktionsbiologische Untersuchungen zur Sukzession der Torfstichvegetation in Schleswig-Holstein. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg* (ed K.Dierssen), Heft **43**, 250pp. Kiel.
- Mac Arthur, R.H. & Wilson, E.O.** (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Malmer, N.** (1962) Studies on mire vegetation in the Arcean area of Southwestern Götaland (South Sweden). I. Vegetation and habitat conditions on the Akhult mire. *Opera Botanica*, **7**, 1-322.
- Malmer, N.** (1988) Patterns in the growth and the accumulation of inorganic constituents in the *Sphagnum* cover on ombrotrophic bogs in Scandinavia. *Oikos*, **53**, 105-120.
- Malmer, N. & Holm, E.** (1984) Variation in the C/N-quotient of peat in relation to decomposition rate and age determination with ^{210}Pb . *Oikos*, **43**, 171-182.
- Mannerkoski, H.** (1985) Effect of water table fluctuation on the ecology of peat soil. *Department of Peatland Forestry* (University of Helsinki, SF), **7**, 190 pp.
- Mathur, S.P., Lévesque, M.P. & Richard, P.J.H.** (1982) The establishment of synchrony between subsurface layers and estimation of overall subsidence of cultivated organic soils by a palynological method. *Canadian Journal of Soil Science*, **62**, 427-431.
- Matthey, F.** (1971) Contribution à l'évolution tardi et postglaciaire de la végétation dans le Jura central. *Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse, Commission Phytogéographique de la Société Helvétique des Sciences Naturelles*, **53**, 86pp. Huber, Bern.
- Matthey, W.** (1964) Observations écologiques dans la tourbière du Cachot. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles*, **87**, 105-135.
- Matthey, W.** (1971) Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Revue Suisse de Zoologie, Annales de la Société Suisse de Zoologie et du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève*, **78**, 367-536.
- Matthey, Y.** (1996) Conditions écologiques de la régénération spontanée du *Sphagnion magellanici* dans le Jura suisse - Typologie, pédologie, hydrodynamique et micrométéorologie. *Thèse*, 334pp. Université de Neuchâtel, Switzerland.
- McKeague, J.A. (ed)** (1976) Manual of soil sampling and methods of analysis. *Canadian Society of Soil Science*. Ottawa, Canada.

- Meade, R.** (1992) Some early changes following the rewetting of a vegetated cutover peatland surface at Danes Moss, Cheshire, UK, and their relevance to conservation management. *Biological Conservation*, **61**, 31-40.
- Menaut, J.C.** (1971) Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte-d'Ivoire. *Thèse*, 141 pp. Paris.
- Michel, R.** (1978) Les tourbières de Bouverans. *Centre Universitaire d'Etudes Régionales, Besançon*, **2**, 373-385.
- Miles, J.** (1987) Vegetation succession: Past and present perceptions. *Colonization, succession and stability* (eds A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards), **1**, 1-29.
- Miller, P.C., Stoner, W.A. & Ehleringer, J.R.** (1978) Some aspects of water relations of arctic and alpine regions. *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra* (ed L.L. Tieszen), pp 343-357. Springer Verlag, New York.
- Mitchell, E. A. D.** (1995) The postglacial developmental history of the praz-Rodet bog, Vallée de Joux, Swiss Jura. *Masters thesis*, 112pp. Université de Neuchâtel, Switzerland.
- Mitsch, W.J. & Gosslink, J.G.** (1993) *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold, New York, 722pp.
- Money, R.P.** (1995) Re-establishment of a *Sphagnum*-dominated flora on cut-over lowland raised bogs. *Restoration of temperate wetlands* (eds B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson), pp 405-422. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Moor, M.** (1952) Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. *Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse* (Commission phytogéographique de la Société helvétique des Sciences naturelles), **31**, 201pp. Huber, Bern.
- Moore, P.D.** (1977) Stratigraphy and pollen analysis of Claish Moss, North-West Scotland: significance for the origin of surface-pools and forest history. *Journal of Ecology*, **65**, 375-397.
- Moore, P.D.** (1978) Studies in the vegetational history of Mid-Wales. Stratigraphy and pollen analysis of Llyn Mire in the Wye Valley. *New Phytologist*, **80**, 281-301.
- Moore, P.D.** (1986) Man and mire: a long and wet relationship. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, **45**, 77-95.
- Moore, P.D. & Beckett, P.J.** (1971) Vegetation and development of Llyn, a Welsh mire. *Nature*, **231**, 363-365.
- Moore, P.D. & Bellamy, D.J.** (1974) *Peatlands*. Paul Elek, London. 221pp.
- Moore, T.R.** (1988) Growth and net production of *Sphagnum* at five fen sites, subarctic eastern Canada. *Canadian journal of Botany*, **67**, 1203-1207.
- Mulhauser, G.** (1989) Contribution à l'écologie des milieux tourbeux secondaires et de leurs communautés d'arthropodes épigés (Vallée des Ponts-de-Martel - Jura neuchâtelois). *Travail de Licence*, 59pp. Université de Neuchâtel, Switzerland.

- Müller, K. (1980) Versuche zur Regeneration von Hochmooren. *TELMA*, 10, 197-204.
- Murray, K.J., Tenhunen, J.D. & Kummerow, J. (1989) Limitations on *Sphagnum* growth and net primary production in the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia*, 80, 256-262.
- Mustin, M. (1987) Le compost. Gestion de la matière organique. Editions François Dubusc, Paris. 954pp.
- NABEL (1995) Pollution de l'air 1994. Mesures du réseau national de surveillance des polluants atmosphériques (NABEL). Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage, Berne. 173pp.
- NATURA (1989) Approche hydrologique des hauts-marais de Bellelay. *Rapport, non publié*, 60pp. Inspection de la Protection de la Nature du canton de Berne.
- NATURA (1993) Tourbière "Les Pontins" - Surveillance scientifique des mesures de gestion. *Rapport Vol.1, non publié*, 69pp. Inspection de la Protection de la Nature du canton de Berne.
- Naucke, W. (1990) Chemie von Moor und Torf. *Moor- und Torfkunde* (ed K. Göttlich), pp 237-261. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Neuhäusl, R. (1975) Hochmoore am Teich Velké Darko. *Vegetace CSSR*, A9, 267pp. Academia, Praha.
- Nichols, D.S. & Brown, J.M. (1980) Evaporation from a *Sphagnum* moss surface. *Journal of Hydrology*, 48, 289-302.
- Nick, K.J. (1985) Wiedervernässung von industriell abgebauten Schwarztorfflächen. *Landschaft und Stadt*, 17, 65-73.
- Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1977) Post-fire succession of plants in mediterranean ecosystems. *Proceedings of the Symposium on Environmental consequences of fire and fuel management in mediterranean ecosystems* (eds H.A.Mooney & C.E. Conrad), WO-3, 27-36. U.S.D.A..
- Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1978) The effect of disturbance on plant succession. *Proceedings of the Ecological Society of Aust.*, 10, 135-145.
- Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43, 5-22.
- Nörr, M. (1974) Hitzeresistenz bei Moosen. *Flora*, 163, 388-397.
- Odum, E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262-270.
- Okruszko, H. (1993) Transformation of fen-peat soils under the impact of draining. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych* (eds H. Okruszko, J. Glinski & E. Sikora), z. 406, 3-73. Dzial Wydawniczo-Polygraficzny KUL, Lublin.
- Overbeck, F. & Happach, H. (1957) Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoorsphagnen. *Flora (Jena)*, 144, 335-402.

- Økland, R.H. (1986) Rescaling of ecological gradients. III. The effect of scale on niche breadth measurements. *Nordic Journal of Botany*, **6**, 671-677.
- Økland, R.H. (1990) A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. III. Diversity and habitat niche relationships. *Nordic Journal of Botany*, **10**, 191-220.
- Pakarinen, P. (1978) Production and nutrient ecology of three *Sphagnum* species in Southern Finnish raised bogs. *Annales Botanici Fennici*, **15**, 15-26.
- Pariat, I. (1988) Etude phytosociologique et pédologique des tourbières de Bellelay. *Travail de Licence*, 64pp. Université de Neuchâtel, Switzerland.
- Payette, S. (1988) Late-holocene development of subarctic ombrotrophic peatlands: allogenic and autogenic succession. *Ecology*, **69**, 516-531.
- Pfadenhauer, J. (1981) Grundlagen, Möglichkeiten und Grenzen der Moor-Renaturierung. *Daten und Dokumente zum Umweltschutz*, Universität Hohenheim, **31**, 75-82.
- Pianka, E.R. (1970) On r and K selection. *American Naturalist*, **104**, 592-597.
- Polozova, T.G. (1970) Biological features of *Eriophorum vaginatum* L. as a tussock former (based on observations in tundras of western Taimyr). *Bot. Zh. SSSR*, **55**, 431-442.
- Poschlod, P. (1988) Vegetationsentwicklung ehemaliger Torfabbauggebiete in Hochmooren des bayerischen Alpenvorlandes. *Tuexenia*, **8**, 31-53.
- Poschlod, P. (1989) Untersuchungen zur Diasporenbank der Bunkerde am Beispiel der Kollerfilze (Rosenheimer Becken; Alpentorfwerke Raubling). *TELMA*, Beiheft 2, pp 295-311.
- Poschlod, P. (1990) Vegetationsentwicklung in abgetorfte Hochmooren des bayrischen Alpenvorlandes unter besonderer Berücksichtigung standortskundlicher und populationsbiologischer Faktoren. *Dissertationes Botanicae* (Berlin), **152**, 331pp. J.Cramer Verlag, Berlin.
- Poschlod, P. & Pfadenhauer, J. (1989) Regeneration vegetativer Sprosssteilchen von Torfmoosen - Eine vergleichende Studie an neun *Sphagnum*-Arten. *TELMA*, **19**, 77-88.
- Poschlod, P. & Schrag, H. (1990) Regeneration vegetativer Teilchen von "Braunmoosen". *TELMA*, **20**, 291-300.
- Press, M.C., Woodin, S.J. & Lee, J.A. (1986) The potential importance of an increased atmospheric nitrogen supply to the growth of ombrotrophic *Sphagnum* species. *The New Phytologist*, **103**, 45-55.
- Proctor, M.C.F. (1995) The ombrogenous bog environment. *Restoration of temperate wetlands* (eds B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson), pp 287-303. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Pujos, J. (1994) Systèmes de croisement et fécondité chez le *Sphagnum*. *Canadian Journal of Botany*, **72**, 1528-1534.

- Raunkiaer, C.** (1934) The life-forms of plants and plant geography. *Collected Papers*. Clarendon Press, Oxford. 632 pp.
- Reille, M.** (1989) L'origine du Pin à crochets dans le Massif Central français. *Bulletin de la Société botanique de France, Lettres botaniques*, **136**, 61-70.
- Rice, R.W.** (1989) Analysing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**, 223-225.
- Richard, J.L.** (1961) Les forêts acidophiles du Jura. Etude phytosociologique et écologique. *Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse* (Commission phytogéographique de la Société helvétique des Sciences naturelles), **38**, 164pp. Huber, Bern.
- Richard, K.H.** (1990) Torfgewinnung und Torfverwertung. *Moor- und Torfkunde* (ed K. Göttlich), pp 411-453. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Rincon, E. & Grime, J.P.** (1989) Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology. *Journal of Ecology*, **77**, 439-446.
- Robert, J.C.** (1969) Appareil de carottage adapté aux sols meubles. *Bulletin de la Fédération des Sociétés d'Histoire Naturelle de Franche-Comté*, **LXXI**, 4, 1-2.
- Rocheport, L., Gauthier, R. & Lequéré, D.** (1995) *Sphagnum* regeneration - Toward an optimisation of bog restoration. *Restoration of temperate wetlands* (eds B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson), pp 423-434. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Rocheport, L., Vitt, D.H. & Bayley, S.E.** (1990) Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*, **71**, 1986-2000.
- Romanov, V.V.** (1968a) Hydrophysics of bogs. Israel Progr. Sci. Transl., Jerusalem. 299pp.
- Romanov, V.V.** (1968b) Evaporation from bogs in the european territory of the U.S.S.R. Israel Program of Scientific Translation, Jerusalem. 183pp.
- Royer, J.M., Vadam, J.C., Gillet, F. & Aumonier, M.F.** (1978) Etude phytosociologique des tourbières acides et alcalines du Haut-Doubs. Réflexions sur leur régénération et leur genèse. *Centre Universitaire d'Etudes Régionales, Besançon*, **2**, pp 109-185.
- Rybnicek, K.** (1984) The vegetation and development of central european mires. *European mires* (ed P.D. Moore), pp 177-201. Academic press, London.
- Rycroft, D.W., Williams, D.J.A. & Ingram, H.A.P.** (1975) The transmission of water through peat. I. Review. *Journal of Ecology*, **63**, 535-556.
- Rydin, H.** (1984) Some factors affecting temperature in *Sphagnum* vegetation. An experimental analysis. *Cryptogamie, Bryol. Lychénol.*, **5**, 361-372.
- Rydin, H.** (1985) Effect of water level on desiccation of *Sphagnum* in relation to surrounding *Sphagna*. *Oikos*, **45**, 374-379.
- Rydin, H.** (1986) Competition and niche separation in *Sphagnum*. *Canadian Journal of Botany*, **64**, 1817-1824.

- Rydin, H. (1993a) Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog. *Oikos*, **66**, 413-423.
- Rydin, H. (1993b) Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. *Advances in Bryology* (ed N.G. Miller), **5**, 153-185. J.Cramer, Berlin Stuttgart.
- Rydin, H. & McDonald, A.J.S. (1985a) Tolerance of *Sphagnum* to water level. *Journal of Bryology*, **13**, 571-578.
- Rydin, H. & McDonald, A.J.S. (1985b) Photosynthesis in *Sphagnum* at different water contents. *Journal of Bryology*, **13**, 579-584.
- Salonen, V. (1990) Early plant succession in two abandoned cut-over peatland areas. *Holarctic Ecology*, **13**, 217-223.
- Salonen, V. & Laaksonen, M. (1994) Effects of fertilization, liming, watering and tillage on plant colonization of bare peat surfaces. *Annales Botanici Fennici*, **31**, 29-36.
- SAS Institute Inc. (1988) SAS/STAT TM User's Guide, Release 6.03 Edition. 1028pp.
- Schmeidl, H. (1978) . Ein Beitrag zum Mikroklima der Hochmoore. *TELMA*, **8**, 83-105.
- Schneebeli, M. (1988) Die Regeneration des Hochmoores Turbenriet - Gamperfin, Gemeinde Grabs SG. *Berichte der Botanisch-Zoologischen Gesellschaft Liechtenstein-Sargans-Werdenberg*, **17**, 101-223.
- Schneebeli, M. (1989) Zusammenhänge zwischen Moorbachstum und hydraulischer Durchlässigkeit und ihre Anwendung auf den Regenerationsprozess. *TELMA, Beiheft 2*, 257-264.
- Schneebeli, M. (1991) Hydrologie und Dynamik der Hochmoorentwicklung. *Dissertation*, 133pp. ETH Zürich.
- Schneebeli, M. & Flühler, H. (1991) Möglichkeiten und Erfahrungen zur Regeneration des Hochmoores Turbenriet, Gamperfin. *Berichte der St.Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, **85**, 45-59.
- Schneekloth, H. (1990) Stellung der Moore im Raum. Klassifizierung. *Moor- und Torfkunde* (ed K. Göttlich), pp 59-64. E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Schouwenaars, J.M. (1993) Hydrological differences between bogs and bog-relicts and consequences for bog restoration. *Hydrobiologia*, **265**, 217-224.
- Schouwenaars, J.M. (1995) The selection of internal and external water management options for bog restoration. *Restoration of temperate wetlands* (eds B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson), pp 331-346. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Schreiber, K.F. (1977) Niveaux thermiques de Suisse. Département Fédéral de Justice et Police, Berne.

- Schulthess, J.** (1990) Der Einfluss von Entwässerung auf die Bewaldung eines Hochmoores. Eine Studie zur rezenten Bewaldungsentwicklung am Etang de la Gruère (JU). *Diplomarbeit*, 190pp. Universität Zürich, Switzerland.
- Schumacker, R. & de Zuttere, Ph.** (1980) Aperçu de la végétation de la tourbière du Misten (Eupen, province de Liège, Belgique). Réflexions sur les associations des *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. & Tx. 1943 en Belgique. *Colloques Phytosociologiques* (ed J.M. Géhu), La végétation des sols tourbeux, Lille, VII, 437-459.
- Silvola, J.** (1985) CO₂ dependence of photosynthesis in certain forest and peat mosses and simulated photosynthesis at various actual and hypothetical CO₂ concentrations. *Lindbergia*, 11, 86-93.
- Silvola, J.** (1990) Combined effects of varying water content and CO₂ concentration on photosynthesis in *Sphagnum fuscum*. *Holarctic Ecology*, 13, 224-228.
- Silvola, J. & Aaltonen, H.** (1984) Water content and photosynthesis in the peat mosses *Sphagnum fuscum* and *S. angustifolium*. *Annales Botanici Fennici*, 21, 1-6.
- Sjörs, H.** (1950) On the relation between vegetation and electrolytes in north swedish mire waters. *Oikos*, 2, 241-258.
- Slack, N.G.** (1990) Bryophytes and ecological niche theory. *Botanical Journal of the Linnean Society of London*, 104, 187-213.
- Slack, N.G. & Høllingbäck, T.** (1992) Community and species responses to environmental gradients in suboceanic mires of the west Swedish coast. *Annales Botanici Fennici*, 29, 269-293.
- Sobotka, D.** (1976) Regeneration and vegetative propagation of *Sphagnum palustre* as factor of population stability. *Acta Societate Botanicae Pol.*, 45, 357-368.
- Sonesson, M., Persson, S., Basillier, K. & Stenström, T.A.** (1980) Growth of *Sphagnum riparium* Ångstr. in relation to some environmental factors in the Stordalen mire. *Ecological Bulletins (Stockholm), Ecology of a Subarctic Mire* (ed M. Sonesson), 30, 191-207.
- SSSA** (1974) Histosols. *SSSA, special publication series (Nr.6)*. Madison, USA.
- Steiner, G. M.** (1992) Österreichischer Moorscutzkatalog. *Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie*. styria medien service, Verlag Ulrich Moser, Graz. 509 pp.
- Succow, M.** (1988) Landschaftsökologische Moorkunde. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 340pp.
- Succow, M. & Jeschke, L.** (1986) Moore in der Landschaft: Entstehung, Haushalt, Lebewelt, Verbreitung, Nutzung und Erhaltung der Moore. Thun, Frankfurt/Main, Germany. 268pp.
- Svensson, G.** (1988) Fossil plant communities and regeneration patterns on raised bog in South Sweden. *Journal of Ecology*, 76, 41-59.

- Tallis, J.H. (1973) Studies on southern Pennine peats. V. Direct observations on peat erosion and peat hydrology at Featherbed Moss, Derbyshire. *Journal of Ecology*, **61**, 1-22.
- Tamm, C.O. & Troedsson, T. (1955) An example of the amounts of plant nutrients supplied to the ground in road dust. *Oikos*, **6**, 61-70.
- ter Braak, C.J.F. (1987) Ordination. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* (eds R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak & O. F. R. van Tongeren), pp 91-173. PUDOC, Wageningen, The Netherlands.
- ter Braak, C.J.F. (1988) CANOCO - a FORTRAN program for Canonical Community Ordination by partial, detrended or canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands. 96pp.
- ter Braak, C.J.F. (1990) Update notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands. 35pp.
- Terasmae, J. (1977) Postglacial history of canadian muskeg. *Muskeg Research Conference, Edmonton* (eds C.O. Brawner & N.W. Radforth), pp 1-30. University of Toronto Press, Toronto and Buffalo, Canada.
- Thorntwaite, C.W. (1948) An approach to a rational classification of climate. *Geographical Review*, **38**, 55-94.
- Titus, J.E. & Wagner, D.J. (1984) Carbon balance for two *Sphagnum* mosses: water balance resolves a physiological paradox. *Ecology*, **65**, 1765-1774.
- Topp, G.C. & Zebchuk (1979) The determination of soil-water desorption curves for soil cores. *Canadian Journal of Soil Science*, **59**, 19-26.
- Touffet, J. (1970) Etude expérimentale de l'influence de la nature des ions du milieu sur le développement des Sphaignes. *Botanica Rhedonica, Série D*, **270**, 2806-2809.
- Touffet, J. (1971) Etude expérimentale de l'influence de la nature et de la concentration minérale du milieu sur le développement et la teneur en cations des Sphaignes. *Botanica Rhedonica, Série A*, **10**, 293-302.
- Touffet, J. (1972) Influence de la teneur en fer du milieu sur le développement des Sphaignes. *Botanica Rhedonica, Série D*, **274**, 2175-2177.
- Tukey, H.B. (1970) The leaching of substances from plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **21**, 305-324.
- Tybirk, K., Bak, J. & Henriksen, L.H. (1995) Basis for mapping of critical loads in nordic sensitive terrestrial ecosystems. *TemaNord*, 1995:610, 69pp.
- van Breemen, N. (1995) How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 270-275.
- van der Heijden, E. (1994) A combined anatomical and pyrolysis mass spectrometric study of peatified plant tissues. *Thesis*. University of Amsterdam.

- Vasander, H. (1982) Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, **19**, 103-125.
- Vasander, H., Kuusipalo, J. & Lindholm, T. (1993) Vegetation changes after drainage and fertilization in pine mires. *Suo*, **44**, 1-9.
- Vaudor, A. (1991) Progiel R.. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Québec.
- Vitt, D.H. & Slack, N.G. (1975) An analysis of the vegetation of *Sphagnum*-dominated kettle-hole bogs in relation to environmental gradients. *Canadian Journal of Botany*, **53**, 332-359.
- Vitt, D.H. & Slack, N.G. (1984) Niche diversification of *Sphagnum* relative to environmental factors in northern Minnesota peatlands. *Canadian Journal of Botany*, **62**, 1409-1430.
- Vitt, D.H., Crum, H. & Snider, J.A. (1975) The vertical zonation of *Sphagnum* species in hummock-hollow complexes in northern Michigan. *The Michigan Botanist*, **14**, 190-200.
- Vitt, D.H., Horton, D.G., Slack, N.G. & Malmer, N. (1990) *Sphagnum* dominated peatlands of the hyperoceanic British Columbia coast: Patterns in surface water chemistry and vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*, **20**, 696-711.
- Wagner, D.J. & Titus, J.E. (1984) Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia (Berlin)*, **62**, 182-187. Springer Verlag.
- Wallén, B., Falkengren-Grerup, U. & Malmer, N. (1988) Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water levels on a South Swedish peat bog. *Holarctic Ecology*, **11**, 70-76.
- Walter, H. (1977) The oligotrophic peatlands of western Siberia - the largest peino-helobiome in the world. *Vegetatio*, **34**, 167-178.
- Waughman, G.J. (1980) Chemical aspects of the ecology of some South German Peatlands. *Journal of Ecology*, **68**, 1025-1046.
- Weber, H.E. (1993) Steuerung und Beobachtung der Vegetation - Leegmoorprojekt. *Naturschutz und Landschaftspflege Niedersachsens*, **29**, 49-78.
- Wein, R.W. (1973) Biological Flora of the British Isles: *Eriophorum vaginatum* L.. *Journal of Ecology*, **61**, 601-615.
- Wein, W. & MacLean, D.A. (1973) Cotton grass (*Eriophorum vaginatum*) germination requirements and colonizing potential in the Arctic. *Canadian Journal of Botany*, **51**, 2509-2513.
- Wheeler, B.D. (1995) Restoration and wetlands. *Restoration of Temperate Wetlands* (eds B.D.Wheeler, S.C.Shaw, W.J.Fojt & R.A.Robertson), pp 1-18. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.

- Wheeler, B. D. & Shaw, S.C.** (1995) A focus on fens - Controls on the composition of fen vegetation in relation to restoration. *Restoration of temperate wetlands* (eds B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson), pp 49-72. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- White, J.M.** (1930) Re-colonisation after peat-cutting. *Royal Irish Academy Proceedings*, XXXIX, sect. B, pp 453-476.
- Wicky, J.D.** (1988) Die Torfmoore von Rechthalten und St.Ursen / Kanton Freiburg. Stratigraphische, ökologische und vegetationskundliche Untersuchungen im Schwandmoos, Entenmoos und Rotmoos. *Dissertation, Philosophisch-naturwissenschaftliche Fakultät*, 207pp. Universität Freiburg, Switzerland.
- Wieder, R.K. & Lang, G.E.** (1983) Net primary production of the dominant bryophytes in a *Sphagnum*-dominated wetland in West Virginia. *The Bryologist*, 86, 280-286.
- Wilcox, D.A. & Andrus, R.E.** (1987) The role of *Sphagnum fimbriatum* in secondary succession in a road salt impacted bog. *Canadian Journal of Botany*, 65, 2270-2275.
- Wildi, O. & Orłóci, L.** (1990) Numerical exploration of community patterns. SPB Academic Publishing bv. 124pp.
- Yefimov, V.N. & Lunina, N.F.** (1986) Change in the composition of organic matter in peat soils during 70 years of cultivation. *Soviet Soil Science*, 18, 41-49.
- Yerly, M.** (1970) Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. *Veröffentlichungen des geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel*, 44, 119 pp.
- Zar, J.H.** (1984) Biostatistical analysis. Prentice-Hall International Edition. 718pp.