

**ÉCOLOGIE DES CONTACTS ENTRE
TOURBIÈRES ACIDES ET MARAIS ALCALINS
DANS LE HAUT-JURA SUISSE**

THÈSE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

par

JEAN-MICHEL GOBAT

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

*Ecologie des contacts entre tourbières acides
et bas-marais alcalins dans le Haut-Jura suisse*

de Monsieur *Jean-Michel Gobat*

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL FACULTÉ DES SCIENCES

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

*MM. les professeurs J.-L. Richard, W. Matthey,
F. Klötzli (EPF-Zurich) et B. Souchier (Nancy)*

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le *17 janvier 1984*

Le doyen:



H. Beck

A l'heure où le soleil se couche, le marais m'enivre et m'affole (...). J'y sens comme la révélation confuse d'un mystère inconnaissable, le souffle originel de la vie primitive qui était peut-être une bulle de gaz sortie d'un marécage à la tombée du jour.

Guy de Maupassant

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	1
2. METHODE DE TRAVAIL	5
3. SITUATION GENERALE	15
4. CLIMATOLOGIE	25
5. HYDROLOGIE	31
6. DESCRIPTION DE LA VEGETATION	34
6.1. L'environnement végétal connu	34
6.2. Les milieux étudiés	35
7. DESCRIPTION DES TRANSECTS	58
7.1. Méthode	58
7.2. Caractères principaux des transects	62
8. PEDOLOGIE	89
8.1. Types de sols mis en évidence par la description classique	89
8.2. Types de sols mis en évidence par l'analyse numérique	122
9. CARACTERES DE LA VEGETATION	139
9.1. Valeurs écologiques indicatrices	139
9.2. Composition minérale des plantes	143
9.3. Phénologie	160
9.4. Niveau d'enracinement	170
9.5. Cultures expérimentales	175
9.6. Phytomasse et productivité	181
10. ECOLOGIE DES BORDS DE TOURBIERES	203
10.1. Introduction	203
10.2. Relations entre la végétation et les sols	203
10.3. Caractères de vieillissement des sols tourbeux	214
10.4. Déterminisme et dynamique des milieux étudiés	217
11. CONCLUSIONS	231
11.1. Conclusions générales	231
11.2. Résumés des principaux résultats	234
Zusammenfassung	239
Summary	243
12. BIBLIOGRAPHIE	247

1. INTRODUCTION

=====

1.1. HISTORIQUE DES RECHERCHES SUR LES TOURBIÈRES DANS LE JURA

Le caractère "nordique" de la végétation a attiré assez tôt les naturalistes et de nombreuses publications concernent les haut-marais jurassiens et leurs abords.

La flore et la végétation ont fait l'objet d'étude de SPINNER (1926), ISCHER (1935), JORAY (1942), FAVRE (1948), CHASTAIN (1952), EBERHARDT & KRAEHEBUEHL (1952), RICHARD (1961), MATTHEY (1964), BUTTLER & CORNALI (1978), ROYER et al. (1978), GALLANOAT (1982).

La faune a été étudiée par les Laboratoires d'écologie animale des Universités de Neuchâtel et Besançon, dans de nombreuses publications, non citées ici.

En raison du développement récent de la pédologie, on ne trouve que peu de travaux concernant les tourbières jurassiennes. Citons ceux de RICHARD (1961), BOUYER et al. (1978) et GAIFFE (1978).

La protection et l'aménagement des tourbières, eu égard aux menaces dont elles font l'objet, ont été discutés par REAL et al. (1977), BUTTLER & CORNALI (1978) et CHEVALLIER (1978).

1.2. RAISONS DU TRAVAIL

Dans aucun de ces ouvrages toutefois, on ne trouve de description détaillée des rapports existant entre la tourbière et les milieux avoisinants. Ces contacts entre haut-marais acides et bas-marais neutro-alcalins n'ont pas encore fait l'objet de recherches précises dans le Jura, englobant à la fois l'hydrologie, la pédologie et l'écologie végétale.

Nous nous sommes attelé à une telle étude au vu des dangers pesant sur les tourbières, et pour les raisons suivantes:

- Les connaissances pédologiques et écologiques précises sont rares au niveau des tourbières du Haut-Jura.
- Malgré le nombre de travaux cités, peu d'entre eux consacrent une place suffisante aux milieux de transition, surtout au point de vue écologique.
- Les groupements végétaux de transition entre tourbière acide et bas-marais n'occupent que de petites surfaces, et comptent quelques espèces particulièrement rares.
- Beaucoup d'espèces atteignent dans ces milieux leur limite écologique, et l'étude de leur comportement y sera très intéressante (phénologie, productivité, fructification, etc.).

- Ces milieux sont importants pour leur rôle de tampon entre la tourbière oligotrophe et les terrains avoisinants soumis à une forte pression anthropozoogène.
- De manière générale, l'étude écologique des milieux tourbeux ne fait que débiter, ainsi que le remarquaient SCHUMACKER et DE ZUTTERE (1978): "Il y a hélas des lacunes formidables dans notre connaissance de l'écologie des tourbières et de l'autoécologie des organismes qui les caractérisent. L'étude fine, en de nombreux endroits, des relations entre la végétation et les principaux facteurs écologiques de ces milieux (...) reste à faire".
- Les publications concernant plus spécialement les mélanges de végétation, en particulier la juxtaposition de terrains oligotrophes et eutrophes, ne sont pas très nombreuses. Il faut pourtant citer l'important travail théorique de VAN LEEUWEN (1966), sur les interactions entre biotopes et biocénoses dans le temps et dans l'espace, la note de BOURNERIAS (1973) au sujet de l'influence des landes oligotrophes sur les groupements végétaux voisins, dans la plaine française, ainsi que les recherches de WILDI (1977) sur les tourbières des Préalpes suisses.

Toutes ces raisons nous semblent justifier l'étude que nous avons entreprise et nous espérons ainsi combler un peu ces lacunes.

1.3. BUTS DU TRAVAIL

Les problèmes posés par la protection de la nature nous ont toujours intéressé et préoccupé. Une recherche dans les tourbières du Haut-Jura ne pouvait que refléter cet état d'esprit.

Les différents buts fixés au travail sont donc les suivants:

- Décrire aussi précisément que possible un certain nombre de contacts naturels, non perturbés par l'homme, entre tourbières et bas-marais.
- Etudier ces points de contact privilégiés dans une optique multidisciplinaire, mais avec un accent particulier sur la pédologie et l'écologie végétale.
- Apporter des informations sur l'autoécologie de certaines espèces croissant en bordure de tourbière.
- Etablir un ou des modèles de contacts naturels et envisager leur dynamique.
- Utiliser les résultats des recherches sur les milieux de transition pour la protection de la végétation des tourbières et autres milieux oligotrophes.

L'ensemble des domaines de recherches concernés est présenté en fig. 1.

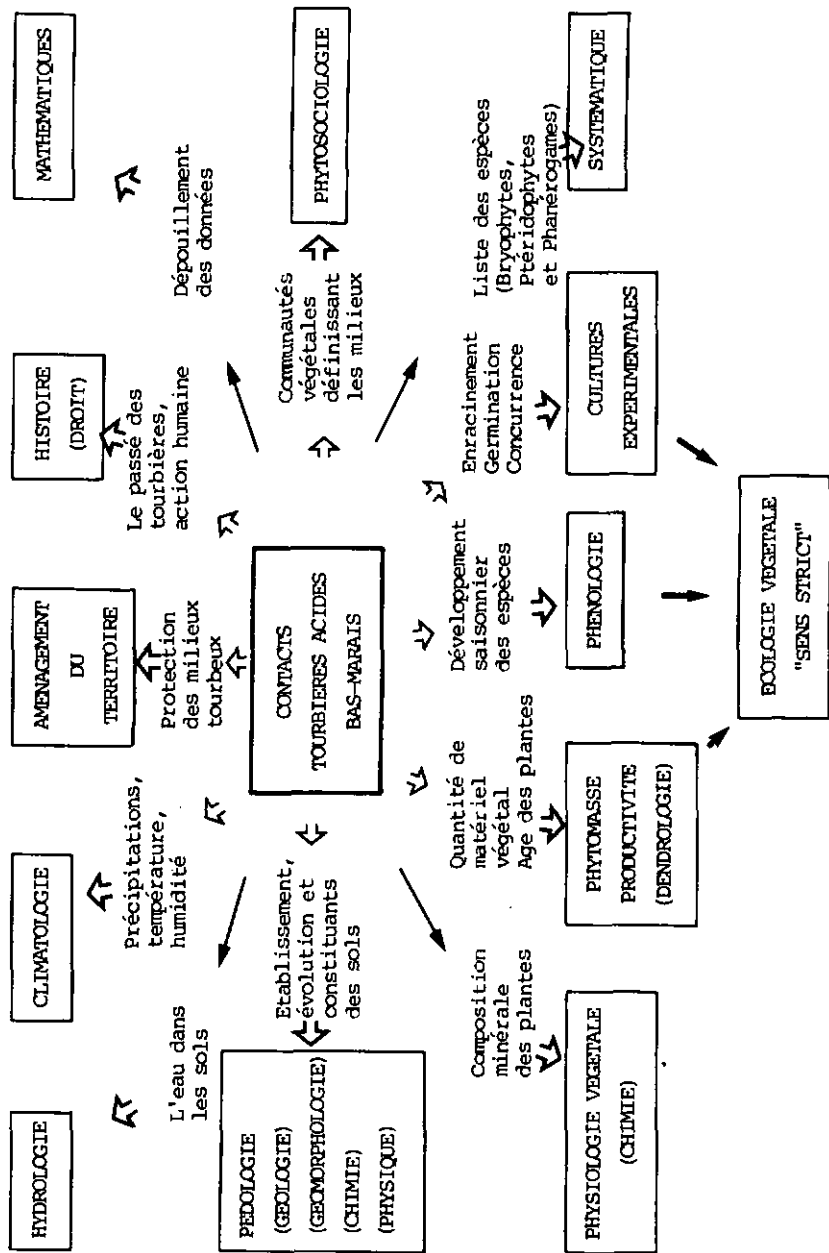


Fig. 1 Domaines de recherches concernés

2. METHODES DE TRAVAIL

=====

Nous mentionnerons ici les méthodes de travail générales, sans trop de précisions techniques, mais avec les références correspondantes. Certaines méthodes plus particulières seront expliquées dans le texte.

2.1. DESCRIPTION DE LA VEGETATION

Les buts du travail rendaient nécessaire l'emploi d'une méthode qui permette de différencier des groupements à surface peu importante.

A cause de la végétation très imbriquée des bords de tourbières, souvent disposée en "ceinture" autour du haut-marais, il était difficile d'utiliser les méthodes de la phytosociologie classique (surfaces homogènes pour les relevés, aire minimale, etc). Nous avons par conséquent employé une méthode linéaire d'analyse (analyse de transects), inspirée de celle de GAUTHIER et GODRON (1976) et de GUILLERM et al. (1976).

Après parcours de l'ensemble des bordures naturelles des tourbières concernées, nous avons choisi 18 transects, reflétant au mieux l'ensemble des contacts naturels observés. Le levé de la végétation s'est fait le long d'une chevillère, avec point de départ dans le haut-marais, généralement boisé, et point d'arrivée dans le bas-marais. Les transects ainsi délimités ont une longueur variant de 17 à 36 m, et traversent l'ensemble des milieux de transition. Le long de la chevillère, nous avons effectué des relevés sur des surfaces de 50 cm de long sur 20 cm de large (10 cm de chaque côté de la chevillère), en notant toutes les espèces, y compris les mousses. Les arbustes et les arbres, cependant, ont été notés jusqu'à une distance de 1 m de la chevillère.

Trois classes de recouvrement ont été différenciées:

- espèces très dominantes couvrant plus du 66 % de la surface; avec un coefficient de "9" dans l'analyse numérique, attribué par analogie avec les valeurs données par SCHMID und KUHN (1970).
- espèces moyennement recouvrantes (de 10 à 66 % de la surface; avec un coefficient de "6").
- espèces peu recouvrantes ou rares (moins de 10 % de la surface; avec un coefficient de "2").

La nomenclature est établie selon AUGIER (1966) pour les bryophytes, selon BINZ et THOMMEN (1976) pour les plantes supérieures. Un herbier des bryophytes a été constitué.

2.2. ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES

2.2.1. Hydrologie

Quelques mesures seulement ont été effectuées:

Acidité:

par pH-mètre "Metrohm"

Conductivité:

par conductimètre "Metrohm"

Niveau phréatique:

par relevés du niveau supérieur de l'eau dans des tubes piézométriques en PVC (diamètre 5 cm), recouverts d'un capuchon.

2.2.2. Pédologie

Le schéma des analyses effectuées est visible dans la fig. 2.

Les méthodes suivantes ont été appliquées, selon ALLEN et al. (1974), sauf avis contraire:

Prélèvement des échantillons

emploi de la tarière no 15 de Plumettaz SA, Bex (VO), qui permet de ressortir des échantillons pratiquement non remaniés.

Description du profil:

selon terminologie et symboles de OUCHAUFOUR (1976) et RICHARD F. et al. (1978).

Couleurs:

selon les "Munsell Soil Color Charts", sur le sol frais.

Teneur en eau:

par séchage à l'étuve à 105° jusqu'à poids constant.

Perte au feu:

par combustion au four à 450° . Le complément à 100 représente la teneur en cendres.

Teneur en matière organique:

Cette valeur peut être obtenue de deux manières:

- a) par multiplication du taux de carbone organique par un coefficient, variable selon les sols (HOWARD, 1964). Cette méthode est difficilement utilisable dans la comparaison de sols et d'horizons aussi différents que ceux des hauts-marais et des bas-marais. Il est en effet très délicat de choisir un coefficient correct pour chaque type de sol rencontré.

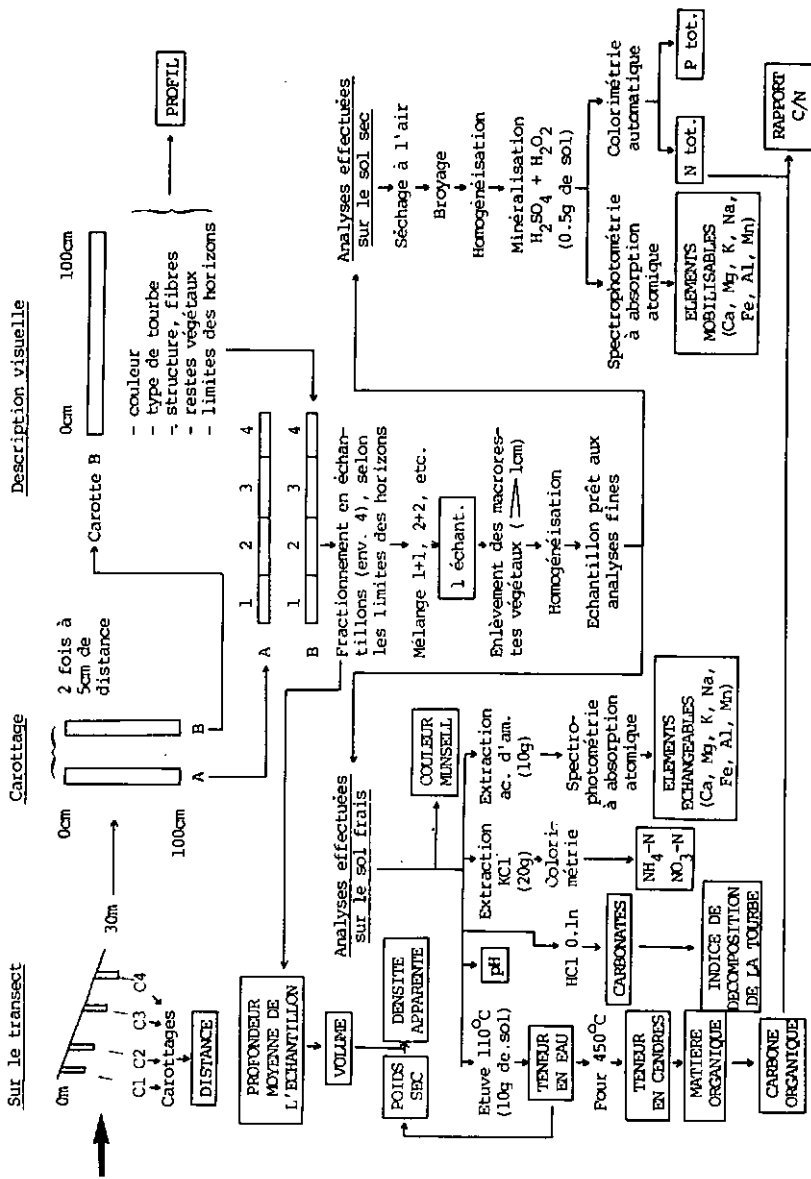


Fig. 2 Schéma des analyses pédologiques

b) par estimation à partir de la perte au feu. La combustion d'un échantillon à 450° provoque certes le départ de toute la matière organique, mais aussi de sels volatils, d'eau structurale et d'ammonium (ALLEN et al., 1974). La perte au feu ainsi mesurée ne correspond pas directement au taux de matière organique. Nous l'avons tout de même utilisée dans ce but, pour les raisons suivantes:

- les grandes différences observées d'un sol à l'autre en bordure de tourbières rend les imprécisions de la méthode négligeables par rapport au gradient édaphique;
- le 90 % environ de nos échantillons se sont révélés être non calcaires, condition qui accroît la fiabilité de la méthode (BALL, 1964);
- la méthode de la perte au feu est simple et rapide, ce qui n'est pas négligeable en raison du grand nombre d'analyses pédologiques et botaniques à effectuer!

Nous avons néanmoins tenu compte de la correction proposée par HOWARD (1964) dans tous les cas où la perte au feu n'atteint pas 60 %, ce qui élimine une partie des erreurs dues à la combustion de matériaux non organiques.

Acidité:

mesure du pH dans l'eau sur pH-mètre "Metrohm" avec un rapport "volume sol: volume eau" égal à 1:2,5.

Cations échangeables:

méthode classique de l'extraction à l'acétate d'ammonium à pH=7, puis dosage au spectrophotomètre d'absorption atomique (SAA), modèle "Perkin-Elmer".

La notion de cations échangeables en milieu tourbeux acide n'est pas tout à fait claire (SOUCHIER, comm. pers.), et il faudra s'en souvenir lors de la discussion des résultats.

Cations mobilisables:

L'analyse des cations mobilisables des sols tourbeux n'est pas chose aisée. Il est souvent délicat de savoir si un échantillon très organique doit être analysé selon les méthodes utilisées pour le matériel végétal ou pour les sols.

Deux possibilités nous étaient offertes:

a) appliquer aux échantillons très tourbeux les méthodes d'analyse concernant la végétation, ainsi que le proposent ALLEN et al. (1974), et aux autres les méthodes d'analyse des sols. Cette solution n'est pas très satisfaisante, car elle implique la comparaison de résultats obtenus à partir de deux méthodes différentes, et elle nécessite un test préalable sur le taux de matière organique.

b) appliquer à tous les échantillons la même méthode. C'est ce que nous avons fait, en utilisant une minéralisation acide:

- (H_2SO_4 conc. + H_2O_2 100 vol.) à chaud.

Cette méthode est appliquée en général aux études de matériel végétal. Elle donne toutefois de bons résultats pour les sols organiques (ALLEN et al. 1974), qui sont la grande majorité de ceux que nous avons rencontrés.

Un des inconvénients en est la précipitation possible de gypse ($CaSO_4$), ce que nous avons observé dans les échantillons les plus calcaires (à partir de 5 % de $CaCO_3$, POCHON, comm. pers.). Dans ce cas, les valeurs de calcium mobilisable sont sous-estimées. Cela ne change d'ailleurs en rien les discussions, puisque ces teneurs, même trop basses, sont de toute manière beaucoup plus élevées que celles des échantillons organiques!

Les cations sont ensuite dosés au SAA.

Le terme de "cations mobilisables" a été préféré à celui de "cations totaux"; ces derniers ne peuvent en effet être dosés qu'après une fusion totale du matériel.

Le terme de "mobilisable" a été choisi en accord avec BLANCHET, in: BONNEAU et SOUCHIER (1979). Il correspond aux éléments des produits secondaires issus de l'altération des minéraux ou contenus dans des combinaisons organiques relativement labiles.

Ceux-ci constituent en fait une réserve d'éléments susceptibles d'être absorbés par la plante, mais à plus long terme que les éléments échangeables, immédiatement accessibles. Les éléments "totaux", non analysés ici, constituent une réserve inaltérée, qui ne peut qu'à très long terme devenir utile aux plantes.

Au point de vue de l'étude de la végétation, le dosage des éléments échangeables et mobilisables uniquement, en négligeant les éléments totaux, est cependant justifié.

Azote et phosphore totaux:

par digestion acide, en même temps que les cations échangeables; dosage par colorimétrie automatique, système "Technicon".

NO_3 -N et NH_4 -N:

par extraction dans KCl 30 %, puis dosage par colorimétrie automatique, système "Technicon".

C organique:

Quelques échantillons ont été testés selon la méthode de TINSLEY (1950), par oxydation au bichromate de potassium. Les résultats peu reproductibles enregistrés, liés aux remarques identiques de BALL (1964), nous ont fait adopter plutôt une simple approximation du taux de C organique, par multiplication de la teneur en matière organique par un coefficient moyen, inverse de ceux proposés par HOWARD (1964). Les rapports C/N ainsi obtenus ne seront à considérer que comme des ordres de grandeur.

Indice de décomposition de la tourbe:

méthode par compression d'un échantillon dans la main et observation du "jus" ainsi libéré (selon SCHLICHTING und BLUME, 1966). On obtient une échelle à 10 points [de 1 (eau claire) = tourbe très fibreuse, non humifiée, à 10 (échantillon complet sous forme de vase) = tourbe totalement humifiée].

Température moyenne des sols:

selon la méthode de PALLMANN et al. (1940), améliorée par BERTHET (1960). La vitesse de l'inversion du saccharose (saccharose = glucose + fructose) dépend de la température et du pH. Une mesure de l'angle de rotation du saccharose après un temps donné, comparée à la situation initiale et à une inversion complète, peut être convertie en quantité de chaleur reçue par la solution de saccharose durant ce temps. Cette quantité de chaleur est ensuite transformée mathématiquement en température moyenne, pour la période considérée. La solution est tamponnée à pH = 2.91, qui assure une inversion relativement lente.

Pratiquement, nous avons disposé la solution de saccharose dans des tubes à comprimés en polyéthylène étanches, eux-mêmes placés dans le sol durant 90 jours (été 1980). La mesure de la température à différentes profondeurs dans le sol a été possible par la disposition "en chapelet" des tubes à comprimés, comme le montre la fig. 3. A chaque fois, deux tubes ont été placés aux profondeurs correspondant aux échantillons de sols analysés.

Ils ont été introduits dans le sol par un tube en PVC (type des piézomètres), après creusage d'un trou à la tarière. Le tube est ensuite retiré, en maintenant bien les ampoules aux profondeurs voulues, puis le trou est rebouché le mieux possible par le matériel extrait à la tarière. La récupération des ampoules s'est faite très facilement dans tous les sols étudiés, par traction lente sur le fil support. La mesure de l'angle de rotation du saccharose a été faite sur polarimètre "Perkin-Elmer".

2.2.3. Matériel végétal

De nombreuses analyses ont été effectuées (fig.4).

Les différentes méthodes seront présentées plus loin, à l'exception du dosage des éléments totaux. Celui-ci s'est fait par minéralisation acide (digestion dans H_2SO_4 conc. + H_2O_2 100 vol.), puis dosage au SAA pour les cations, par colorimétrie automatique pour N et P.

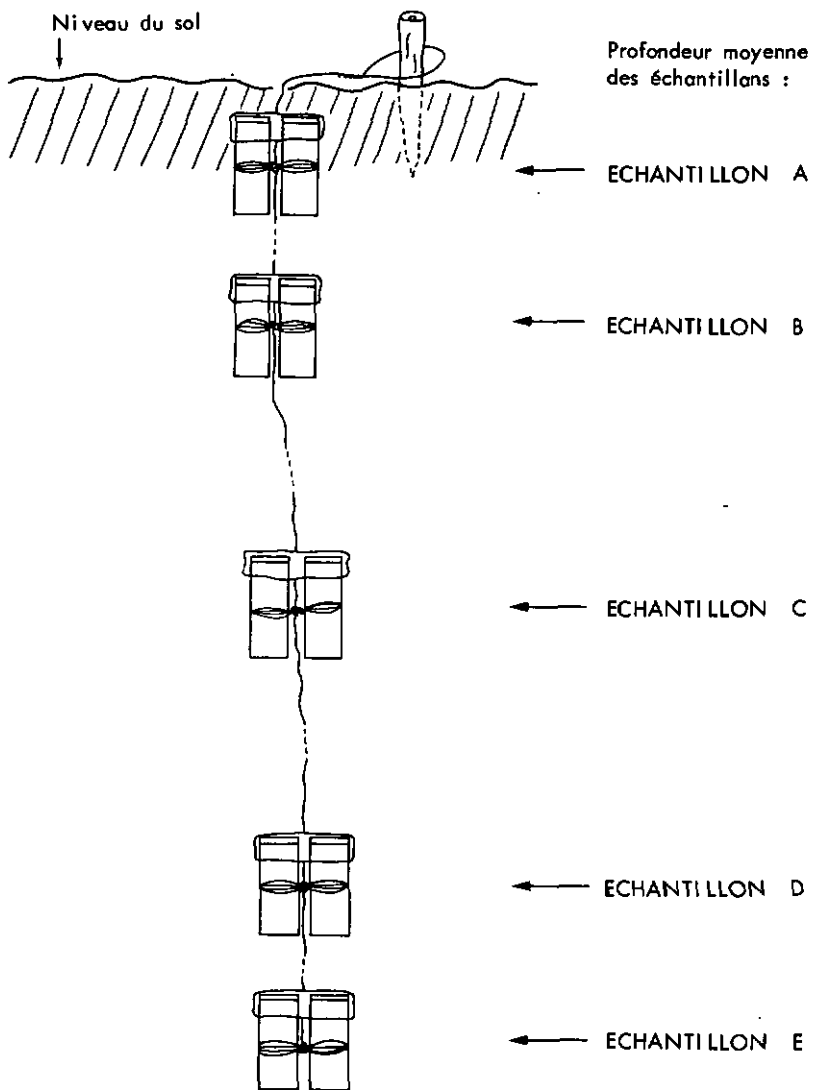


Fig. 3 Méthode de mesure de la température moyenne des sols (vitesse d'inversion du saccharose: disposition des ampoules dans le sol)

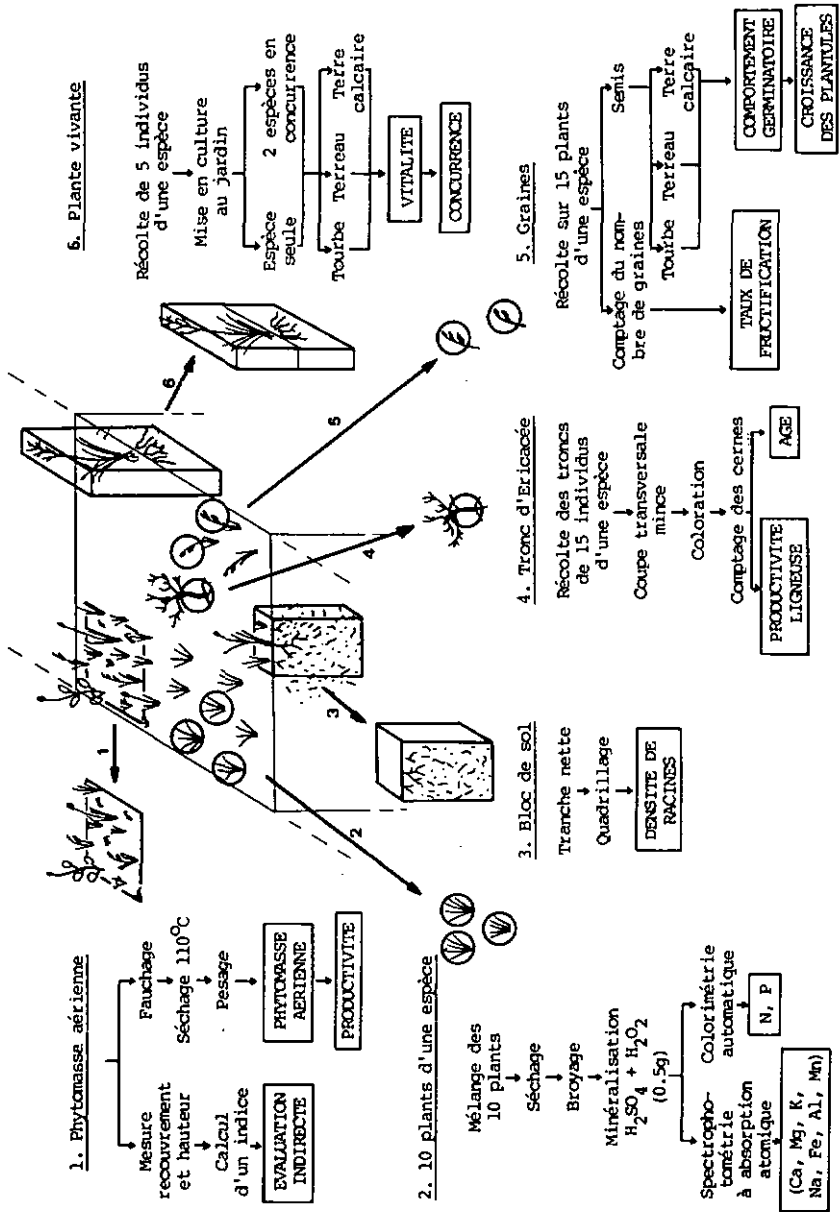


Fig. 4 Schéma des analyses effectuées sur la végétation

2.3. ANALYSES NUMERIQUES

2.3.1. Analyses statistiques simples

Les méthodes statistiques simples (moyennes, écart-type, régression, corrélations, etc) ont été effectuées par nos soins, à l'aide du programme "P-STAT" du Centre de Calcul électronique de l'Université de Neuchâtel.

2.3.2. Analyse factorielle des correspondances

Les relevés de végétation ont été triés et analysés par cette méthode, qui est maintenant d'emploi courant dans l'étude de la végétation (GUINOCHE, 1973; ROYER et al. 1978; GALLANDAT, 1982). Elle a servi aussi à l'étude des valeurs écologiques indicatrices.

Rappelons qu'elle permet, par l'analyse des divers plans factoriels (formés des axes factoriels 1 et 2, 1 et 3, etc., et dans lesquels sont projetées les coordonnées des variables et observations) d'estimer la proximité entre les variables (ici: relevés) et les observations (ici: espèces) ou à l'intérieur de chaque groupe. Cette estimation est d'autant plus proche des liens de parenté réels que le pourcent d'inertie absorbé par chaque axe factoriel est élevé. En phytosociologie, ce pourcent n'est jamais très haut, mais cela n'empêche pas une étude tout à fait satisfaisante des tableaux de végétation (MORET, comm. pers.).

Le programme utilisé est "ANAFAC", du Centre de recherches en méthodes quantitatives de l'Université de Neuchâtel.

2.3.3. Analyse en composantes principales

Cette méthode permet, contrairement à la précédente, de calculer des liens de parenté entre variables et observations ne présentant pas une unité de mesure identique dans tous les cas. Elle est donc parfaitement adaptée à l'étude des paramètres édaphiques (avec des unités de mesure telles que pH, %, milli-équivalents par 100 g, °C, etc.). Nous l'avons utilisée pour établir des groupes d'échantillons de sols, comme expliqué en détail en p. 122, et pour l'étude de la composition minérale des plantes.

L'analyse en composantes principales permet elle aussi de se rendre compte de la proximité des diverses observations (ici: échantillons) ou variables (ici: paramètres édaphiques), à l'aide de la projection de ces valeurs dans les différents plans factoriels.

Les pourcents de variabilité absorbés se sont révélés supérieurs à ceux de l'analyse factorielle des correspondances. Le programme utilisé est le même ("ANAFAC").

Références: LEBART et al., 1977; MORET, 1981.

3. SITUATION GENERALE

=====

4

3.1. SITUATION GEOGRAPHIQUE

3.1.1. Localisation des tourbières étudiées

Les contacts haut-marais - bas-marais restés naturels ne sont pas légion dans le Jura suisse. Quelques tourbières seulement présentent encore des bordures intactes, au moins en partie: La Sagne (Bellelay, Jura), La Tourbière (Les Vacheries des Genevez, Jura), Le Creux de l'Epral (Les Barrières, Jura), Les Pontins (Saint-Imier, Berne), La Vraconne (Sainte-Croix, Vaud), La Burtignière et Praz Rodet (Le Brassus, Vaud).

Trois de ces tourbières ont été choisies comme zones de recherche, pour les raisons suivantes:

- Tourbière de la Burtignière (VO, coord.: 502/156)
 - * Existence d'une carte phytosociologique récente (GALLANDAT 1982).
 - * Divers types de contacts naturels sur une surface restreinte.
- Tourbière de Praz Rodet (VO, coord.: 502/157)
 - * Raisons semblables.
- Tourbière des Pontins (BE, coord.: S6S/219)
 - * Existence d'une carte phytosociologique récente (BUTTLER et CORNALI, 1978).
 - * Type de contact peu fréquent dans le Jura, entre la tourbière et une hêtraie à sapin.

La fig. 5 situe ces endroits par rapport à la Suisse.



Fig. 5 Situation des tourbières étudiées par rapport à la Suisse

3.1.2. Situation des transects étudiés

18 transects ont fait l'objet d'un levé de la végétation: *

- Burtignière : 13 transects
- Praz Rodet : 2 transects
- Les Pontins : 3 transects

La moitié de ceux-ci ont été étudiés de manière approfondie (végétation, sols, eau); ils seront décrits en détail plus loin. Quelques analyses complémentaires ont parfois été effectuées sur les autres transects; les résultats obtenus dans ce cas seront utilisés dans la discussion, et ne font pas l'objet d'une présentation propre.

Les 18 transects sont présentés ci-dessous. Les repères soulignés correspondent aux transects étudiés en détail.

La Burtignière (Transects A à F; J - P, fig. 6)

Les 13 transects décrits ici relient les milieux suivants:

Transects	Milieu 1 (Haut-marais)	→	Milieu 2 (Bas-marais)
<u>A</u> , <u>8</u> , J, } K, L }	{ Sphagno- Piceetum }	→	{ Caricetum fuscae }
			{ Aconito- Filipenduletum }
<u>C</u> , M	Sphagno-Piceetum	→	Aconito-Filipenduletum
<u>D</u> , N	Pino-Sphagnetum	→	Caricetum davallianae
<u>E</u>	Pino-Sphagnetum	→	Caricetum gracilis
<u>F</u> , Q, P	Sphagno-Piceetum	→	Caricetum gracilis

Praz Rodet (Transects G, H, fig. 7)

2 transects ont été décrits ici:

Transect <u>G</u> :	"Pino-Sphagnetum"	→	Caricetum gracilis
Transect <u>H</u> :	Pino-Sphagnetum	→	Caricetum gracilis

Les Pontins (Transects I, Q, R, fig. 8)

3 transects ont été étudiés, en lisière sud de la tourbière.

Transects I, Q, R : Pino-Sphagnetum→Sphagno-Piceetum→Abieti-Fagetum



Fig. 6 Situation des transects à la Burtignière
(Photographie de l'Office fédéral de topographie)



Fig. 7 Situation des transects à Praz Rodet (Photo OFT)

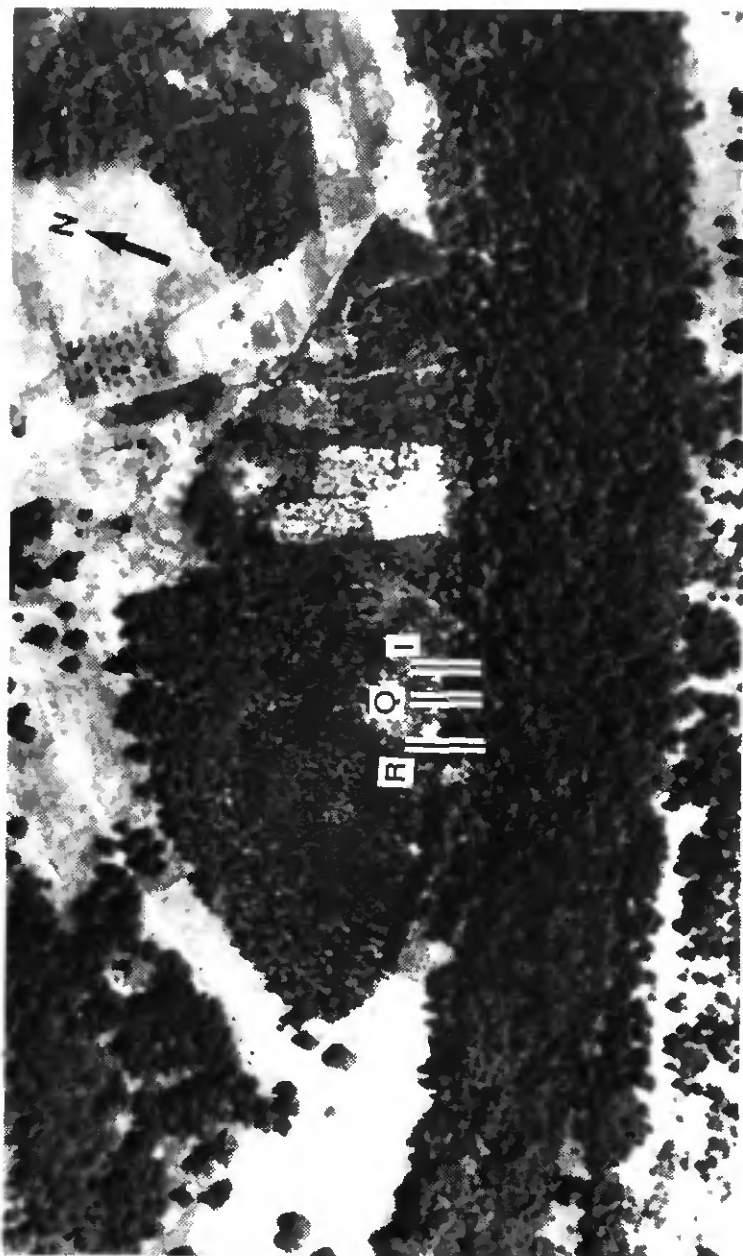


Fig. 8 Situation des transects aux Pontins (Photo OFT)

3.2. SITUATION GEOLOGIQUE

Toutes les tourbières jurassiennes se sont installées sur des substrats imperméables, jurassiques ou quaternaires, bordés de calcaires durs et perméables. Les 3 tourbières étudiées ne font pas exception à la règle.

3.2.1. Vallée de Joux

Les remarquables travaux d'AUBERT (1943, 1971) ont permis de bien connaître la géologie et la géomorphologie de cette région du Jura.

La fig. 9 présente une carte géologique simplifiée de l'extrémité SW de la Vallée de Joux.

3.2.2. Les Pontins

La carte géologique de Chasseral a été établie par SUTER (1936).

La partie concernant la région des Pontins est reprise, simplifiée, dans la fig. 10.

La différence d'âge des substrats entre la Vallée de Joux et les Pontins n'amène pas de différence fondamentale au niveau des groupements végétaux. Les caractéristiques du sous-sol (perméabilité par ex.) sont plus importantes pour l'établissement d'une communauté végétale que son âge.

3.3. SITUATION HISTORIQUE ET JURIDIQUE

Les contacts étudiés ont été choisis en raison de leur qualité "naturelle". L'homme ne les a donc que très peu - ou pas du tout - modifiés. Pourtant, une action humaine ou animale indirecte et faible a pu les toucher (et les touche encore parfois), mais sans que cela, apparemment, ne modifie la végétation.

3.3.1. Vallée de Joux

La pression humaine s'est exercée d'abord sur les tourbières proches des villages (Le Brassus, Le Sentier), qui ont été déboisées et exploitées pour le chauffage. Les tourbières de la Burtignière et de Praz Rodet, plus éloignées, n'ont pas été touchées à ce point de vue.

Elles subissent toutefois depuis des siècles les "retombées" (au propre et au figuré!) du pâturage intensif. En effet, quatre chalets d'alpage proches de tourbières accueillent plusieurs centaines de bêtes chaque été. Les lisières de haut-marais jouxtant directement le pâturage sont très dégradées par la dent et le sabot du bétail. Celui-ci pénètre parfois dans la tourbière, même à Praz Rodet, qui est une réserve naturelle.

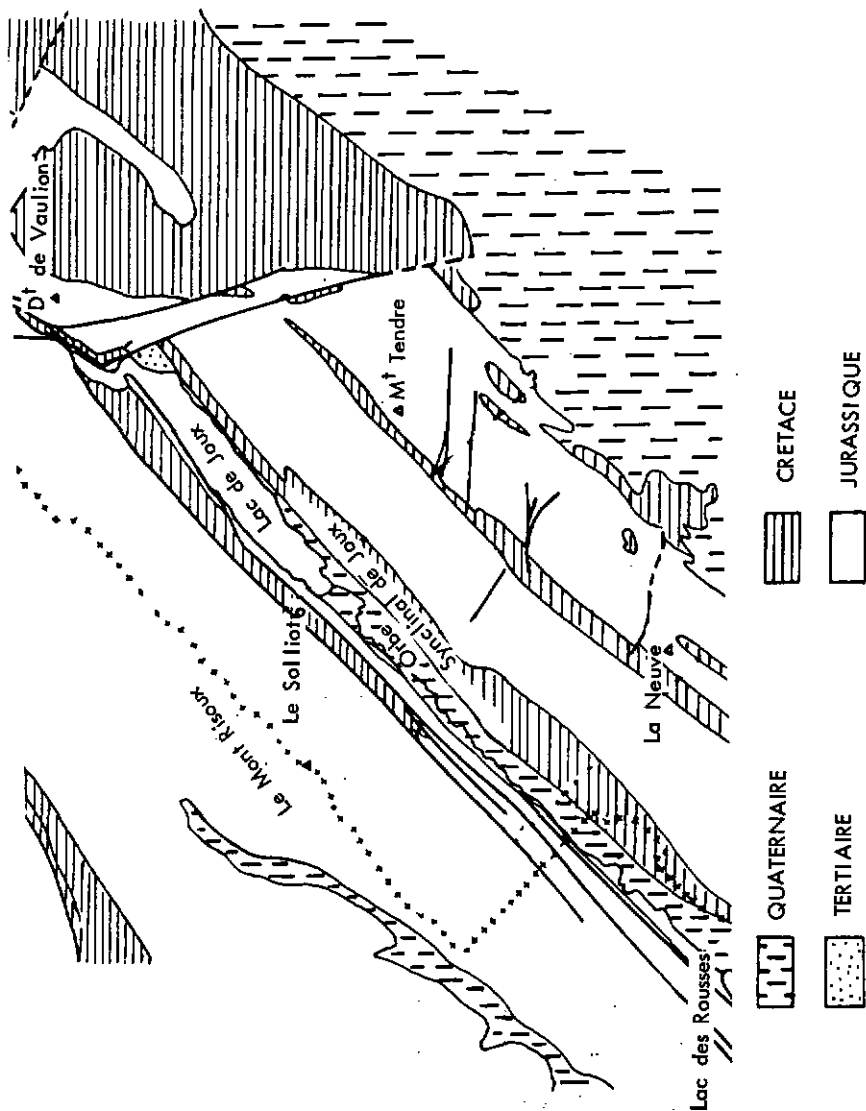
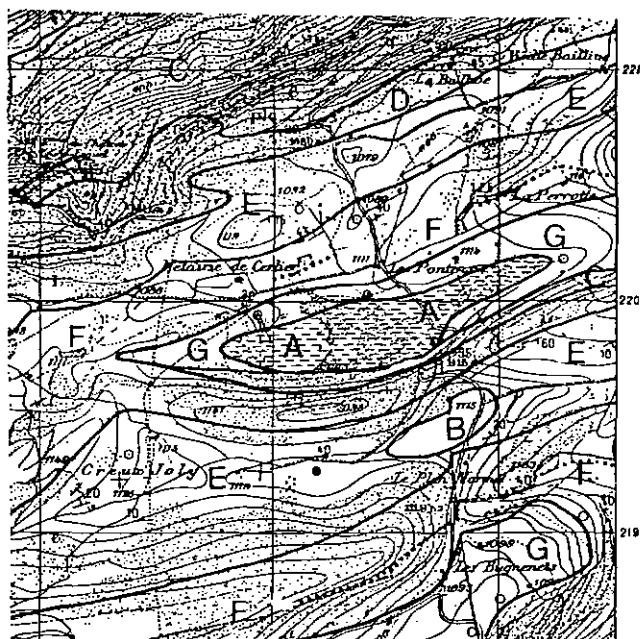


Fig. 9 Carte géologique simplifiée de l'extrémité SW de la Vallée de Joux



LEGENDE


-  Tourbe quaternaire
- B Lehm d'alteration quaternaire
- C Eboulis quaternaires
- D Portlandien
- E Kimméridgien
- F Séquanien
- G Argovien

Fig. 10 Carte géologique simplifiée de la région des Pontins

Si les dégâts des génisses sont indiscutables en bordure SE et SW de la Burtignière, ils sont nuls ou insignifiants sur ses lisières NW et NE, grâce à la présence de l'Orbe ou d'avancées forestières faisant écran. A Praz Rodet, la lisière SE, proche de la rivière, est intacte, alors que les autres sont touchées par le bétail.

Certaines années, les bergers fauchent les prairies à Filipendula ulmaria situées sur les terrasses alluviales bordant l'Orbe. Cela ne touche toutefois pas les surfaces étudiées dans ce travail. Les forêts de haut-marais ne sont pas exploitées, à l'exception de certaines surfaces du Sphagno-Piceetum. Le traitement forestier y reste adapté à la station et ne modifie guère la composition floristique et les caractéristiques des sols.

Au point de vue juridique, la tourbière de Praz Rodet est propriété de la Ligue vaudoise pour la protection de la nature, qui l'a incluse dans la liste des réserves du Canton de Vaud. La tourbière de la Burtignière n'est pas protégée actuellement, mais elle fait partie de l'objet d'importance nationale CPN no 1.24. Les pâturages avoisinants, comme la tourbière, sont propriétés de la commune de Morges.

3.3.2. Les Pontins

Si les tourbières étudiées à la Vallée de Joux n'ont pas été modifiées par l'exploitation de la tourbe, on ne peut en dire autant de celle des Pontins, qui a vu une exploitation parfois intense s'y dérouler jusqu'en 1976. [voir les détails dans EBERHARDT et KRAEHEBUEHL (1952) et BUTTLER et CORNALI (1978)].

Toute la partie W de la tourbière est heureusement restée intacte; c'est là que les transects ont été décrits, entre cette partie non touchée et la forêt la bordant au S.

Cette forêt limitrophe n'est pas comprise dans la surface protégée; l'exploitation forestière y est donc possible. Celle-ci concerne avant tout la hêtraie à sapin, qui couvre la plus grande partie du versant. Quelques clairières, à l'ouest des transects, ont été plantées d'épicéas. Malgré ces traitements, la forêt reste une forêt naturelle, avec les essences typiques de la station. Toute la tourbière des Pontins est sous protection à l'heure actuelle.

4. CLIMATOLOGIE

4.1. CLIMAT GENERAL DU PAYS JURASSIEN

Le climat général du Haut-Jura a été assez décrit ailleurs pour que nous n'y revenions pas (SPINNER, 1926; BURGER, 1959), sinon pour donner quelques points de repères (moyennes de 1953, La Brévine).

Température moyenne annuelle 4,8 C

Température moyenne janvier - 4,0 C

Température moyenne juillet 12,8 C

Précipitations annuelles moyennes : env. 1400 mm

Humidité relative annuelle moyenne : 76 %

4.2. CLIMAT DES REGIONS ETUDIEES

Selon la Carte des niveaux thermiques de la Suisse (SCHREIBER, 1977) les deux stations se trouvent dans l'étage de végétation montagnarde. Le climat est qualifié d'"assez rude" pour le fond de la Vallée de Joux, et de "rude" pour les Pontins.

GENSLER (1946), estime lui à 178 le nombre de jours à T. moyenne dépassant 5 au Sentier, et à 188 ce même nombre aux Pontins.

Les Annales de la Centrale suisse de météorologie apportent d'autres données, concernant les années 1978-1980 (Tabl. 1 et fig. 11).

Tabl. 1 Climat régional

	VALLEE DE JOUX		LES PONTINS	
Station météorologique la plus proche	Poste de douane Le Brassus		Mont Soleil	
Périodes	Avril à octobre	Janvier à décembre	Avril à octobre	Janvier à décembre
Température moyenne (°C)	8,63	4,63	9,27	5,32
Temp. max. moyenne (°C)	14,21	9,57	13,43	8,87
Temp. min. moyenne (°C)	3,68	0,26	5,79	2,17
Précipitations (mm)	896	1781	835	1575
Humidité relative moyenne (%)	80	82	73	75
Evaporation (ml/24 h)	1,42	1,00	----	----
Rayonnement global (cal/m ²)	66	53	----	----

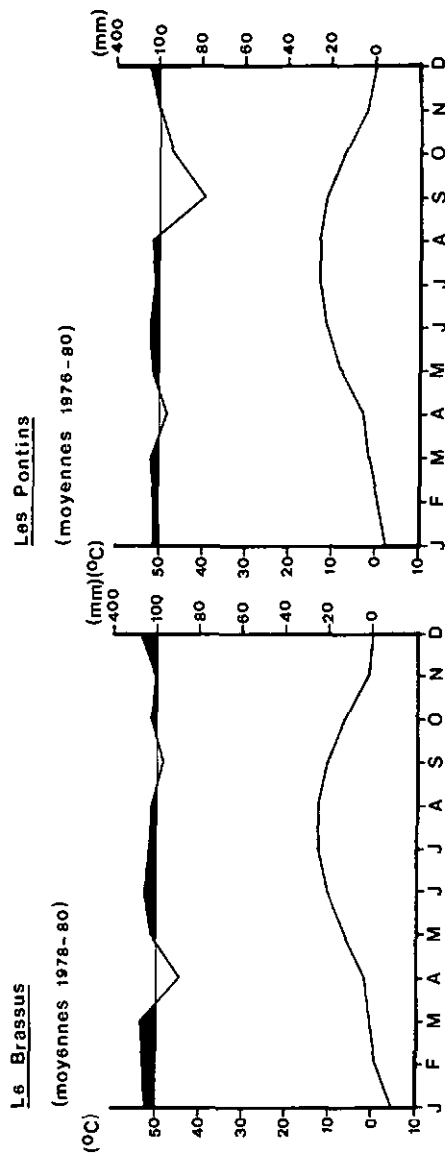


Fig. 11 Diagrammes ombrothermiques

Commentaires:

Les deux stations montrent un climat général semblable, caractérisé par une forte pluviosité annuelle (plus de 1400 mm d'eau par année) et une température moyenne basse (env. 5°C). Les précipitations sont mieux réparties sur l'année à la Vallée de Joux, et les températures moyennes un peu plus basses. Les écarts minima-maxima y sont par contre plus importants (10,53° d'écart durant la période de végétation à la Vallée de Joux, 7,64° d'écart aux Pontins). Le diagramme ombrothermique montre en outre que les automnes 1978-1980 furent plus secs aux Pontins.

4.3. QUELQUES MESURES MICROCLIMATIQUES

Notre travail étant surtout axé sur l'analyse détaillée de la végétation et des sols, le micro-climat n'a pas fait l'objet de recherches systématiques. Il nous est apparu dès le départ que, dans ce genre de milieu, les variations pédologiques devaient avoir beaucoup plus d'influence sur la végétation que les variations micro-climatiques. Quelques pointages microclimatiques ont néanmoins été effectués, en relation avec la phénologie ou la productivité, à la Burtignière. (cf. PERNOT-VISENTIN, 1978).

4.3.1. Température et humidité de l'air

Deux thermo-hygrographes HAENNI ont été placés dans le Caricetum fuscae (Transect B) et dans l'Aconito-Filipenduletum (Transect C) en été 1978, à distance égale de la lisière.

Les mesures effectuées (Température de l'air et humidité relative de l'air, sous abri à 30 cm du sol) ne montrent pas beaucoup de différences entre les deux milieux. Durant les périodes de beau temps, on voit tout de même que l'air se réchauffe moins vite pendant la journée dans l'Aconito-Filipenduletum, et surtout qu'il y est encore très humide vers midi.

Ceci est dû certainement à la hauteur de la végétation, qui "enveloppe" l'abri dans ce milieu (Hauteur moyenne de la végétation: 50 cm), ce qui n'est pas le cas dans le Caricetum fuscae (Hauteur moyenne de la végétation: 25 cm). Les différences sont par contre quasi nulles en cas de temps maussade.

A titre d'exemple, la fig. 12 montre les variations obtenues lors d'une semaine de beau temps (25-31 août) et pour 3 jours de pluie (27-29 septembre), avec le report des mesures de 7h30, 12h30 et 19h30.

4.3.2. Evaporation

Toujours sur le transect B, en août 1978, 6 évaporimètres PICHE ont été placés à 50 cm du sol, durant quelques jours, dans 6 milieux différents:

- 1) Sphagno-Piceetum
- 2) Bordure du Sphagno-Piceetum
- 3) Caricetum fuscae (lande à Calluna)

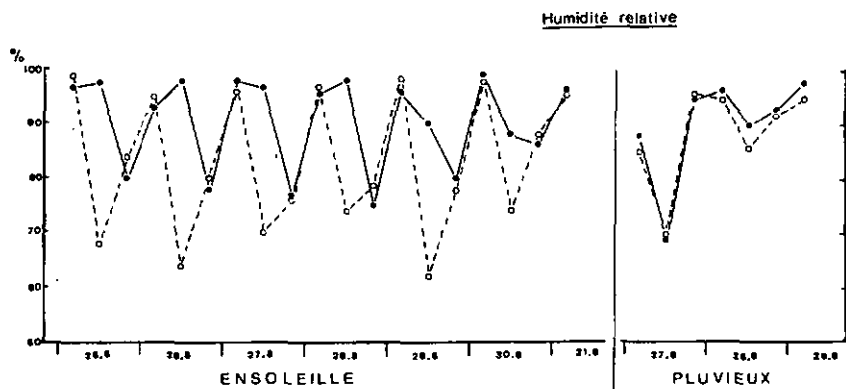
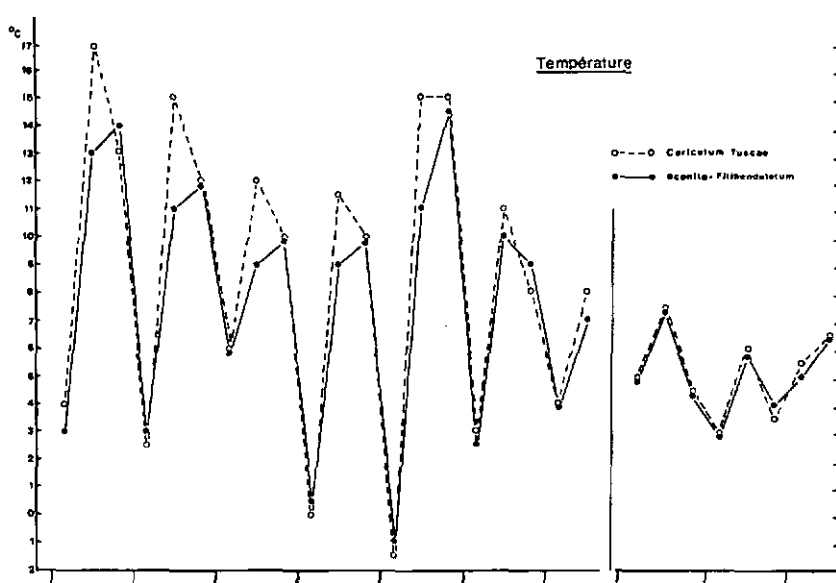


Fig. 12 Température et humidité de l'air dans le Caricetum fuscae et dans l'Aconito-Filipenduletum

- 4) Caricetum fuscae (prairie à Carex fusca)
- 5) Bordure amont de l'Aconito-Filipenduletum
- 6) Centre de l'Aconito-Filipenduletum

Le temps fut variable, avec quelques journées entièrement ensoleillées. (Tabl. 2).

Tabl. 2 Mesure de l'évaporation sur le transect B

	1.Sphagno-Piceetum	2.Bord du Sphagno-Piceetum	3.Lande à Calluna	4.Prairie à Carex fusca	5.Bord de l'Aconito-Filipenduletum	6.Centre de l'Aconito-Filipenduletum
Evaporation totale sur 124h(ml)	200	206	309	386	336	235
Evaporation par jour (ml)	38,6	39,8	59,8	74,6	65,0	45,6
Evaporation à 1'heure (ml)	1,61	1,66	2,49	3,11	2,71	1,90

Commentaires:

L'évaporation est la plus forte dans les milieux les plus ouverts, sans arbres ni trop de hautes herbes (Caricetum fuscae). L'Aconito-Filipenduletum typique (6), bien que le plus tôt ensoleillé le matin, n'a pas la plus forte évaporation, vu la hauteur de la végétation (p.163).

Enfin, comme on pouvait s'y attendre, c'est la forêt d'épicéas faisant obstacle au vent et au soleil qui présente l'évaporation la plus faible. Ce rôle protecteur de la forêt se marque aussi au niveau de la température. En effet, les évaporimètres 4-6 avaient leur eau gelée le 13 septembre, à l'encontre des 3 autres, mieux protégés.

Avec quelques réserves, les résultats de ces mesures micro-climatiques peuvent être utiles pour d'autres transects, vu les situations assez comparables, au moins pour la Vallée de Joux.

4.3.3. Température des sols

Effectuées par un multi-enregistreur SCHENK durant l'été 1978, ces mesures ont concerné la température du sol à 3 profondeurs différentes (5, 35 et 70 cm), dans le Caricetum fuscae du transect B.

De façon régulière, la température augmente à 5 cm de profondeur à partir de 11 - 12 h, pour atteindre un maximum dans l'après-midi, restant stable jusqu'en début de soirée. Elle diminue alors progressivement jusqu'à 4h du matin, moment où elle atteint un palier minimum, qui reste en général inchangé durant près de 8 heures.

L'élévation de la température dans l'après-midi est plus rapide que sa baisse pendant la nuit, ce qui peut s'expliquer par le fait que le sol joue un rôle d'accumulateur, qui ne relâche que peu à peu la chaleur emmagasinée, même si la température de l'air s'abaisse elle très brusquement dès 18h. Le matin en revanche, le soleil chauffe brusquement la surface du sol, qu'il atteint, à cet endroit et à cette époque, vers 10h30, moment où il est déjà assez haut dans le ciel, et donc relativement chaud. On peut noter aussi que la température de l'air s'élève elle dès 8h du matin mais de manière assez progressive.

Les horizons profonds du sol ne sont quant à eux pas influencés par ces variations diurnes de température, ce que RICHARD (1961) avait déjà remarqué dans le cas des tourbes à Sphaignes, qui sont un excellent isolant thermique (chaleur spécifique: 0,40, coefficient de conductivité: $0,2 \times 10^{-3}$; in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979).

La température moyenne de l'air est de $7,5^{\circ}$ pour la période considérée. Elle est de $11,3^{\circ}$ pour les premiers cm du sol, de $9,9^{\circ}$ à 35 cm et de $8,4^{\circ}$ à 70 cm. Fin juillet 1960, MATTHEY (1964) a mesuré au Cachot: dans l'air, 27° ; à 20 cm de profondeur: 14° ; à 30 cm: 10° ; à 75 cm: $8,5^{\circ}$; les valeurs obtenues pour les horizons profonds, peu influencés par le réchauffement diurne sont quasi identiques aux nôtres! AURO1 (1979) trouve des valeurs un peu supérieures, de fin-juin à fin-juillet, au Cachot: à 5 cm: $14,6^{\circ}$; à 20 cm: $13,2^{\circ}$; à 30 cm: $12,5^{\circ}$. Le sol est donc, même à 70 cm, plus chaud que l'air. Ceci n'est pas très étonnant pour le mois de septembre, car c'est seulement alors que le sol commence à évacuer la chaleur reçue de mai à août. La petite baisse de la température à 35 cm et à 70 cm le 19 septembre correspond au refroidissement automnal.

5. HYDROLOGIE

=====

5.1. RESEAU HYDROGRAPHIQUE DES REGIONS ETUDIEES

Le processus classique de formation des tourbières a été décrit par ELLENBERG (1978). Il s'applique sans autres aux Pontins.

A la Vallée de Joux, le processus est quelque peu différent, puisque l'étendue des tourbières est limitée par le cours irrégulier d'une rivière (l'Orbe) et de ses méandres. Actuellement encore, il n'est pas rare que des précipitations importantes fassent quitter son lit temporairement au cours d'eau. D'autre part, l'Orbe affouille ici ou là les tourbières, et contribue ainsi au recul du mur de tourbe. Comme on le voit, rien n'est définitivement fixé dans cette région, où les drainages effectués dans les champs et pâturages n'ont pas réussi à effacer l'ordre désordonné de la nature...

Le réseau hydrographique des tourbières de la Burtignière et de Praz Rodet est représenté sur la fig. 13.

Aux Pontins, la situation paraît plus simple, comme le montre la fig. 14.

5.2. QUALITE DES EAUX

5.2.1. Vallée de Joux

La fig. 13 montre que les tourbières sont traversées à certains endroits par des ruisseaux alimentés par l'eau neutro-alcaline riche des pâturages avoisinants. Contrairement à ce qu'on pourrait craindre, "ces drains naturels", en concentrant les sels nutritifs, semblent empêcher l'eutrophisation des tourbières acides et oligotrophes.

A cet égard, l'exemple du ruisseau A (Burtignière) est particulièrement significatif. La fig. 13 indique en effet que celui-ci passe à deux reprises sous la tourbière, en tunnel. La tourbe a environ 4 m d'épaisseur à cet endroit, et n'est pas altérée par le ruisseau, si ce n'est sur 1 m de chaque côté. Le sommet du tunnel est couvert d'un Pino-Sphagnetum, avec sa nappe perchée propre, acide. Entre les deux tunnels s'est même établie une prairie à Filipendula sur une lentille marneuse entourée de murs de tourbe colonisés par la myrtille!

Malgré leur situation au fond du synclinal, les tourbières de la Vallée de Joux sont en fait des tourbières soli-ombrogènes. Par rapport aux points bas (dans ce cas la rivière), elles se comportent comme des tourbières de pente traversées par des affluents de la rivière principale. A l'exception de la bordure NW de Praz Rodet, jamais les eaux de ces deux tourbières ne se perdent dans des dolines. Elles doivent alimenter, de façon plus ou moins diffuse, les ruisseaux qui les traversent, et parfois même directement la rivière. Il serait intéressant de prouver ceci par des essais de coloration à petite échelle.

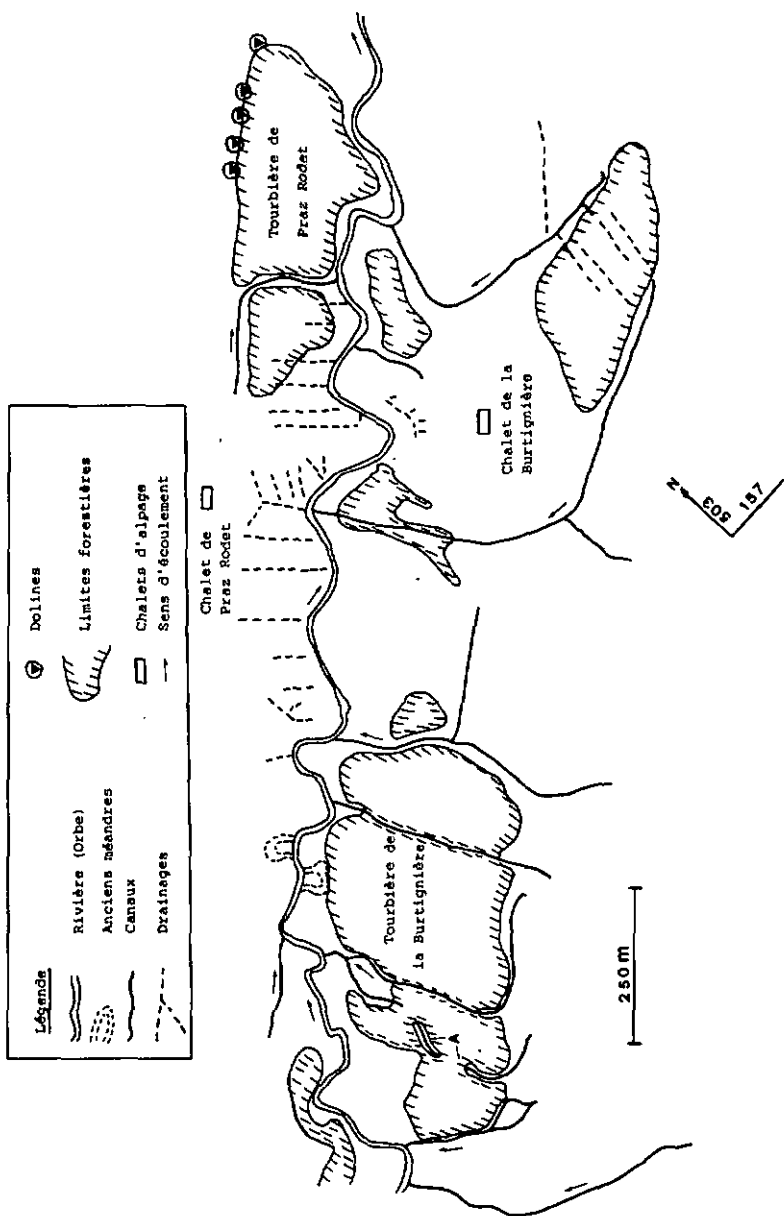


Fig. 13 Réseau hydrographique des tourbières de la Vallée de Joux

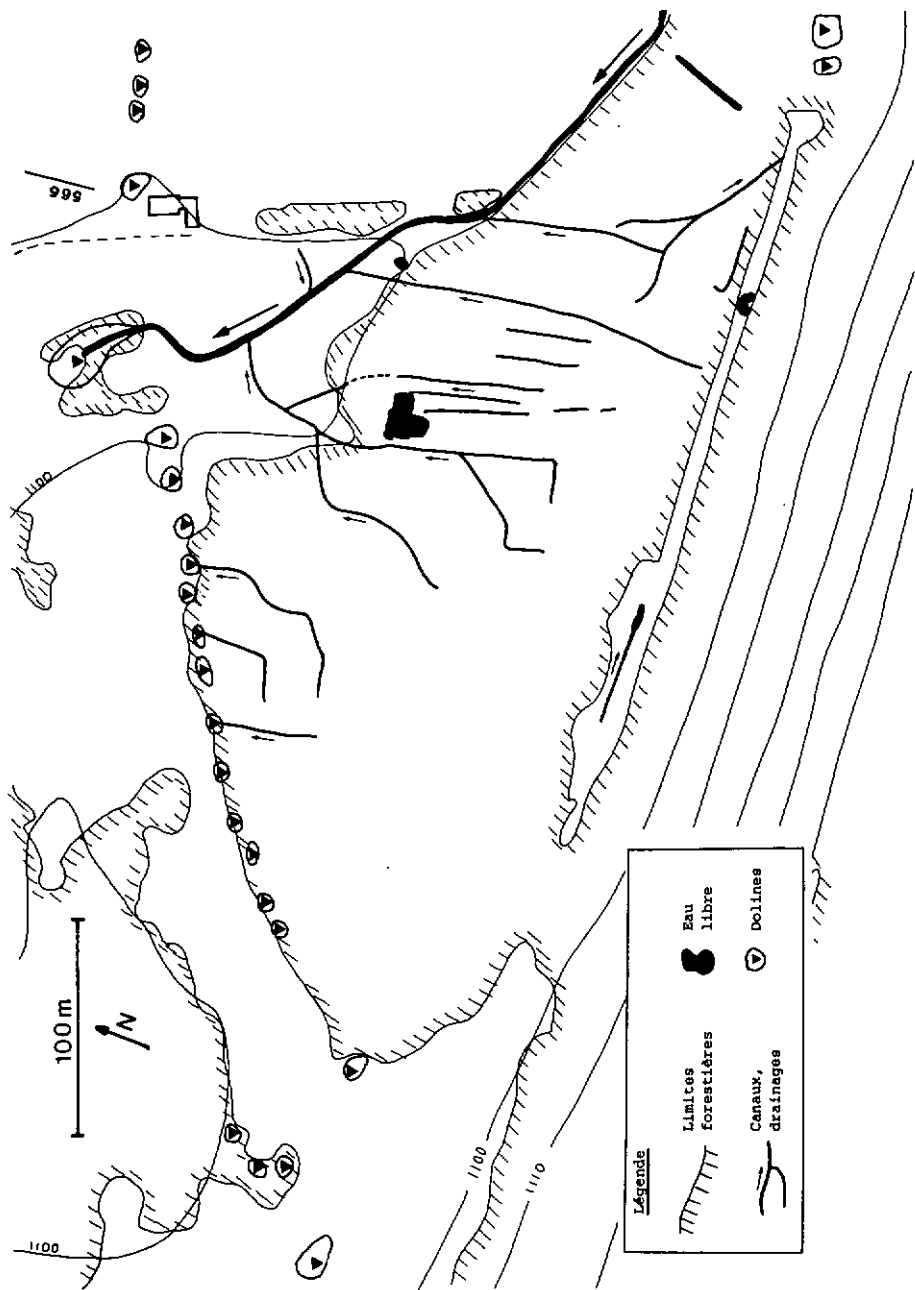


Fig. 14 Réseau hydrographique de la tourbière des Pontins, partie ouest

5.2.2. Les Pontins

La tourbière des Pontins est une tourbière ombrogène. Elle ne reçoit des eaux des surfaces avoisinantes que sur une distance de 300 m, au NE. Partout ailleurs, elle est entourée de canaux, mares et dolines, qui d'une part reçoivent son eau, et d'autre part servent de collecteurs aux eaux riches extérieures, notamment celles du versant boisé dominant la tourbière au sud. La chimie des eaux a fait l'objet de certaines mesures de la part de BUTTLER et CORNALI (1978).

5.3. GEL ET NEIGE

La fonte de la neige, dès fin mars, provoque un engorgement général des zones tourbeuses; le surplus d'eau ne peut plus être absorbé par la tourbe et stagne ou s'écoule lentement en surface. Ceci accélère la fonte aux points bas et provoque un déneigement en mosaïque. Le 9 mai 1978, à la Burtignière, on pouvait par exemple mesurer des linaigrettes (Eriophorum vaginatum) atteignant 20 cm de haut à un endroit, alors que 10 m plus loin - même milieu, même exposition, même pente, mais sans ruisseau dû à la fonte des neiges - on trouvait encore 50 cm de neige. L'épaisseur de la couche atteignait même à certains endroits de la tourbière 105 cm!

L'eau imbibant les tourbes à raison de 80-100 % de leur poids frais, l'effet du gel va être important et, dès fin-octobre, les 15 cm supérieurs du sol sont bloqués par le froid, sous la neige, ce qui fige les sphaignes et les rend dures et cassantes jusqu'au printemps, ce qu'AUROI (1975) a aussi observé au Cachot. Il serait intéressant de suivre les conditions de la vie animale et végétale à ces périodes, qui représentent finalement 6 mois sur 12!

6. DESCRIPTION DE LA VEGETATION

=====

6.1. L'ENVIRONNEMENT VEGETAL CONNU

A dessein, nous avons choisi de décrire nos transects dans des régions où la végétation était connue, afin d'avoir une base solide de travail.

6.1.1. Le climax régional

Les tourbières étudiées sont constituées de groupements spécialisés des classes Vaccinio-Piceetea, Oxycocco-Sphagnetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Molinio-Arrhenateretea et Phragmitetea. Elles sont situées dans l'étage montagnard supérieur, dont le climax est la hêtraie à sapin (Abieti-Fagetum). Cette forêt n'est en contact direct avec la tourbière qu'aux Pontins. A la Vallée de Joux, elle en est séparée par les pâturages et colonise les versants du Mont-Tendre et du Risoux.

6.1.2. Phytosociologie des tourbières étudiées

La carte de GALLANDAT (1982) nous renseignera sur la végétation de la Burtignière et de Praz Rodet (fig. 15). Pour les Pontins, un fragment de la carte de BUTTLER et CORNALI (197B) est reproduit dans la fig. 16.

6.2. LES MILIEUX ETUDIÉS

6.2.1. Généralités sur la méthode utilisée

Les buts de ce travail nécessitant une analyse fine, au niveau du mètre, il devint évident que l'échelle des cartes phytosociologiques existantes ne suffisait pas à délimiter nos milieux avec assez de précision.

Il fut donc nécessaire de différencier avec finesse des milieux de taille souvent réduite (de l'ordre de grandeur du mètre, parfois moins), sans pour autant perdre la possibilité de classer leur végétation dans le système phytosociologique, seul moyen de pouvoir comparer la végétation étudiée ici avec les données existant ailleurs.

6.2.2. Choix des relevés utilisés en analyse numérique

Les relevés de végétation obtenus selon la méthode des transects ont été traités par l'analyse factorielle des correspondances (ci-après ANAFAC). Le programme utilisé permettant d'analyser simultanément 70 relevés (avec projection de 30 autres), il n'était pas possible de prendre en considération d'un coup tous les relevés de tous les transects. (Un transect de 20 m compte en effet déjà 40 relevés, et il y a 9 transects à analyser!).

Un tri a été nécessaire. Pour cela, nous avons sélectionné les relevés effectués aux endroits où des échantillons de sol ont été récoltés. Toutes les zones différenciables de visu (physionomie, pente, etc.) ont fait l'objet d'un prélèvement, et sont ainsi représentées dans l'analyse globale de la végétation.

Ceci offre plusieurs avantages:

- les échantillons de sol ayant été collectés dans tous les milieux physiologiquement différenciables, les relevés de végétation choisis reflètent l'ensemble de la végétation concernée;
- les comparaisons seront plus faciles à établir et plus sûres entre la végétation et les sols, puisque provenant du même endroit;
- ces points d'échantillonnage sont aussi ceux où nous avons récolté les plantes ayant servi à l'analyse chimique du matériel végétal, donc sûreté des déductions accrue dans ce cas aussi.

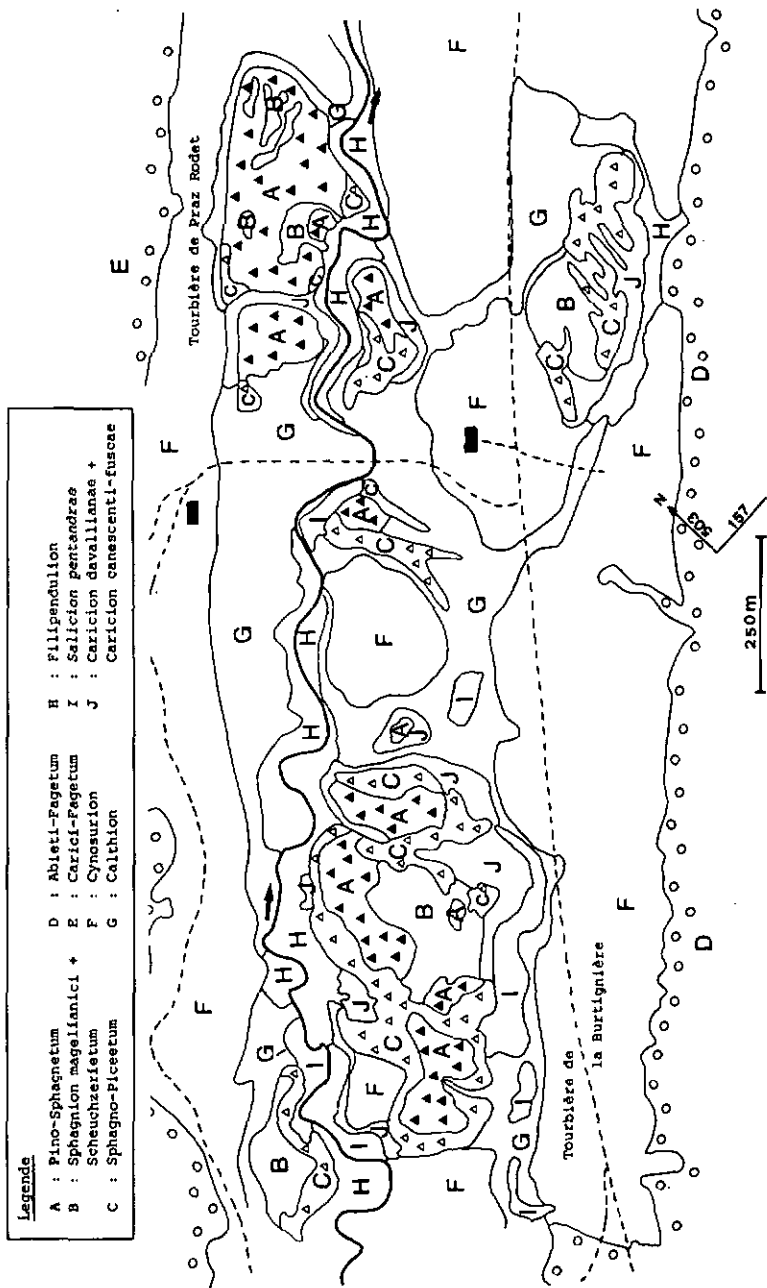


Fig. 15 Carte phytosociologique des tourbières de la Vallée de Joux (d'après GALLANDAT, 1982, simplifié)

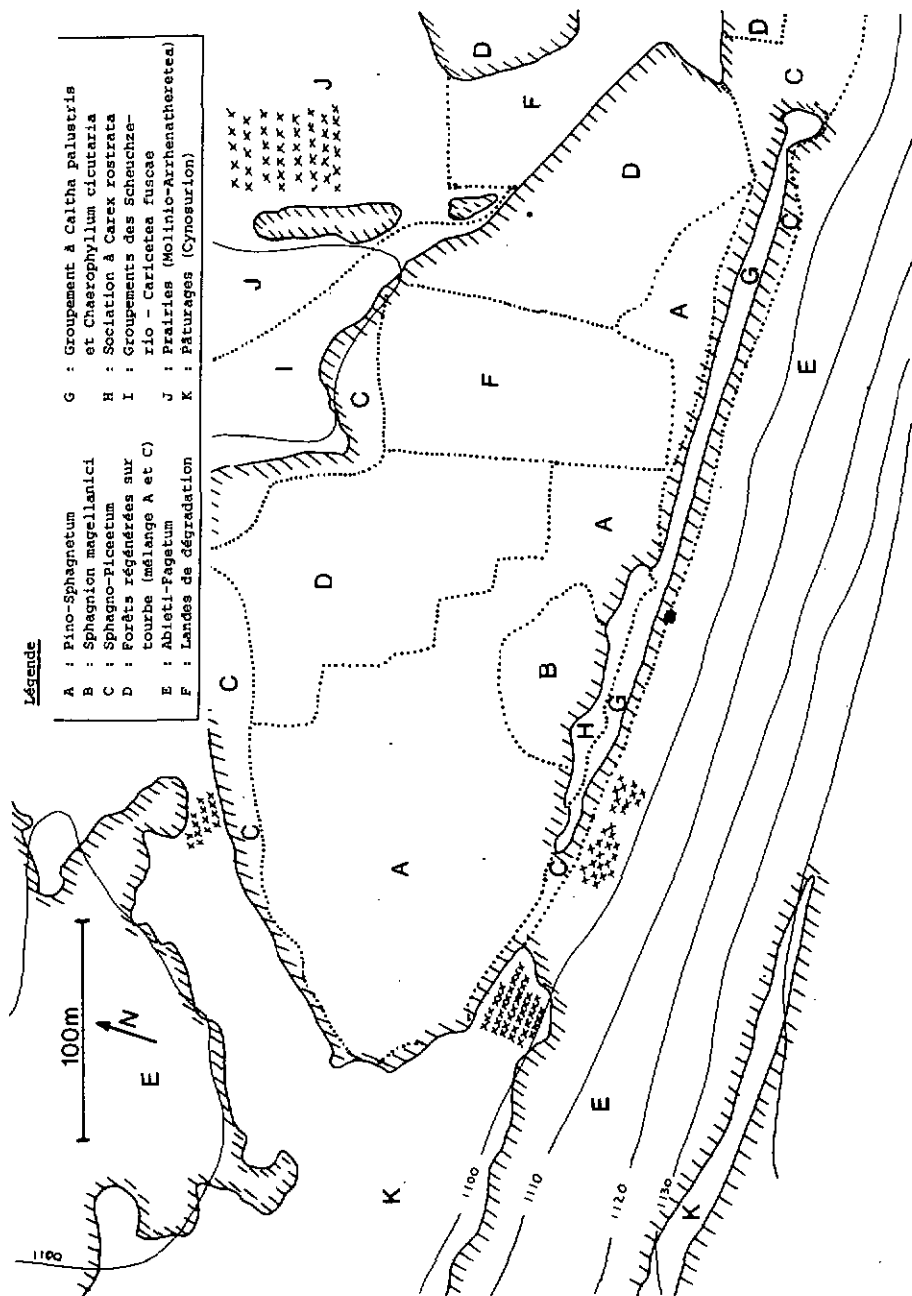


Fig. 16 Carte phytosociologique de la tourbière des Pontins, partie ouest (d'après BUTTLER et CORNALI, 1978, simplifiée)

6.2.3. Méthode détaillée d'analyse de la végétation

Le tabl. 3 précise le choix des relevés de végétation

Transects	A	B	C	D	E	F	G	H	I	TOTAL
Longueur du transect (m)	20.0	20.0	36.5	22.0	17.5	17.0	27.5	21.5	33,0	225 m
Nombre de relevés utilisés en analyse	8	8	7	5	7	6	6	6	8	61

Tabl. 3 Choix des relevés de végétation pour l'analyse numérique

Le codage des relevés se fait en 4 caractères:

1 pour le numéro du transect

3 pour la distance, en dm

Ex : A 130 : transect A, relevé à 13,0 m

I 230 : transect I, relevé à 23,0 m

Une première analyse globale a porté sur la matrice "A" (62 relevés et 121 espèces), puis, après discussion des résultats obtenus, une deuxième analyse, partielle, a été effectuée, portant cette fois sur 50 des 61 relevés de départ. 12 relevés bien individualisés du *Sphagno-Piceetum* et du groupement à *Caltha palustris* sont éliminés entre-temps. La nouvelle matrice "B" comprend 50 relevés et 99 espèces. Ces deux analyses successives ont permis de mettre en évidence 12 groupements végétaux.

Comme troisième étape, une analyse a porté sur chacun des 9 transects, en tenant compte cette fois de tous les relevés du transect. La confrontation des résultats obtenus par ces 3 analyses successives a rendu possible la délimitation des groupements sur chaque transect, par les moyens suivants:

- position phytosociologique connue des relevés traités lors des analyses I et II
- positionnement de ces relevés sur les plans d'analyse de chaque transect
- recherche des limites optimales entre les groupements, sur les plans 1/2 et 1/3 des analyses de chaque transect, à l'aide des distances séparant les relevés et de leur composition floristique. (voir ex. p.64)

6.2.4. Milieux mis en évidence

a) Remarques au sujet des espèces

Les espèces accompagnant les groupements sur l'image factorielle ne sont pas à considérer comme "caractéristiques" ou "différentielles" au sens phytosociologique. Nous trouvons plus adéquat de parler ici d'espèces "préférantes", avec toute la latitude permise. Les groupements auxquels elles sont attribuées sont les milieux où elles ont leur optimum écologique.

Le fait de n'avoir que 1 ou 2 espèces proches de l'origine montre qu'il n'y a pratiquement pas d'ubiquistes, ce qui est assez normal vu la grande variation des conditions écologiques.

b) Groupements mis en évidence

Douze groupements ont été mis en évidence par ces deux analyses successives. Leur projection sur le plan 1/2 (13% de l'inertie totale) est visible sur les fig. 17 (analyse globale) et 18 (analyse partielle). Certains de ceux-ci se rattachent sans difficulté à une association végétale connue (1.).

Pour d'autres, il est plus délicat de le faire, et la nomenclature retenue sent parfois un peu l'approximation. Il n'est toutefois pas possible de l'éviter, la taille des groupements requise par les buts du travail étant bien inférieure à celle nécessaire à la description d'une association.

La nomenclature des groupements a été établie d'abord par comparaison avec les milieux décrits par GALLANOAT (1982), puis dans certains cas, en tenant compte des travaux de JENSEN (1961), RICHARD (1961), STRASSER (1971), OBERDORFER (1977) et BUTTLER et CORNALI (1978).

Un examen de détail des relevés phytosociologiques nous a amené à former deux groupements distincts pour le Sphagno-Piceetum (ss-ass. betuletosum et ss-ass. blechnetosum), ainsi que pour l'Aconito-Filipenduletum (var. à Trollius et var. à Calamagrostis). Avec le groupement à Chaerophyllum, qui n'a pas été introduit dans l'ANAFAC, nous arrivons à un total de 15 unités de végétation, qui sont présentées dans le Tabl.4.

En abrégé, nous n'utiliserons parfois que le nom de l'espèce dominante (p.ex. Picea pour Sphagno-Piceetum; C. davalliana pour Caricetum davallianae, etc.).

Les groupements 4 à 8 correspondent aux "Vegetations-Stufenkomplexen" de JENSEN (1961): "Es handelt sich um die für soli-ombrogene Hanghochmoore typische Abfolge von der reichsten Niedermoor-Vegetation zur ärmsten Hochmoor-Vegetation".

(1.) L'aire minimale n'étant jamais atteinte lors des relevés, il ne faut pas voir ici une description précise des associations végétales mentionnées.

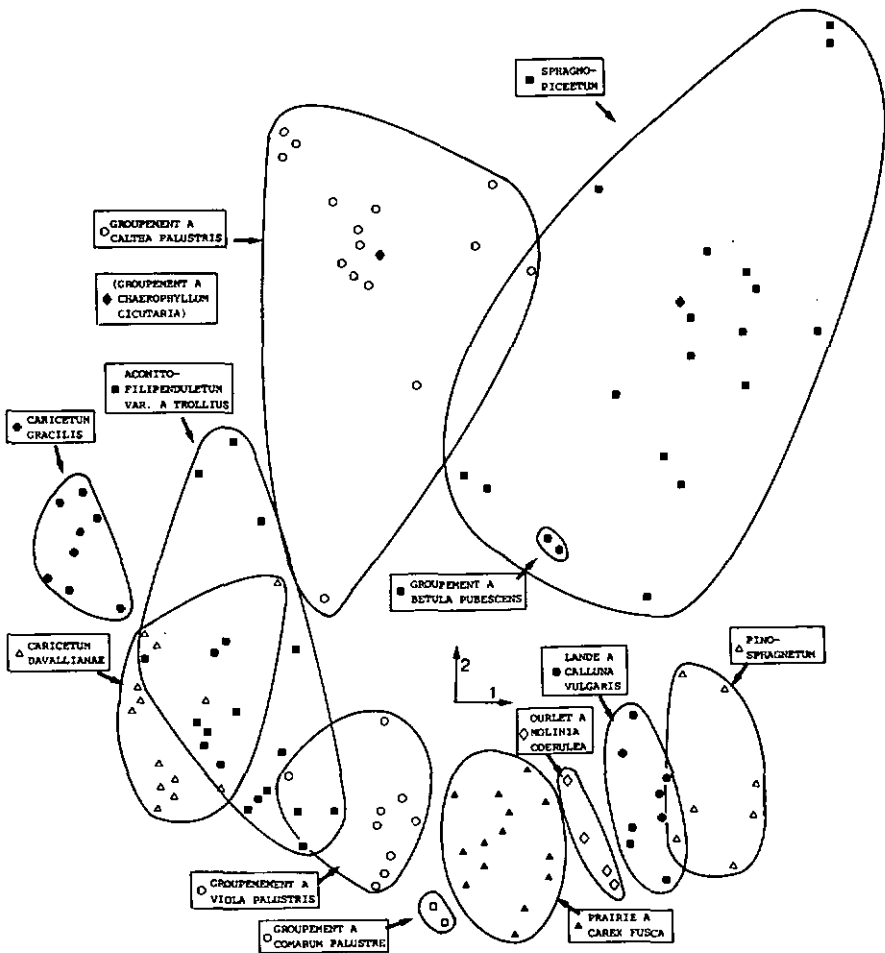


Fig. 17 Analyse factorielle de 62 relevés et 121 espèces (analyse globale, projection des espèces dans le plan 1/2)

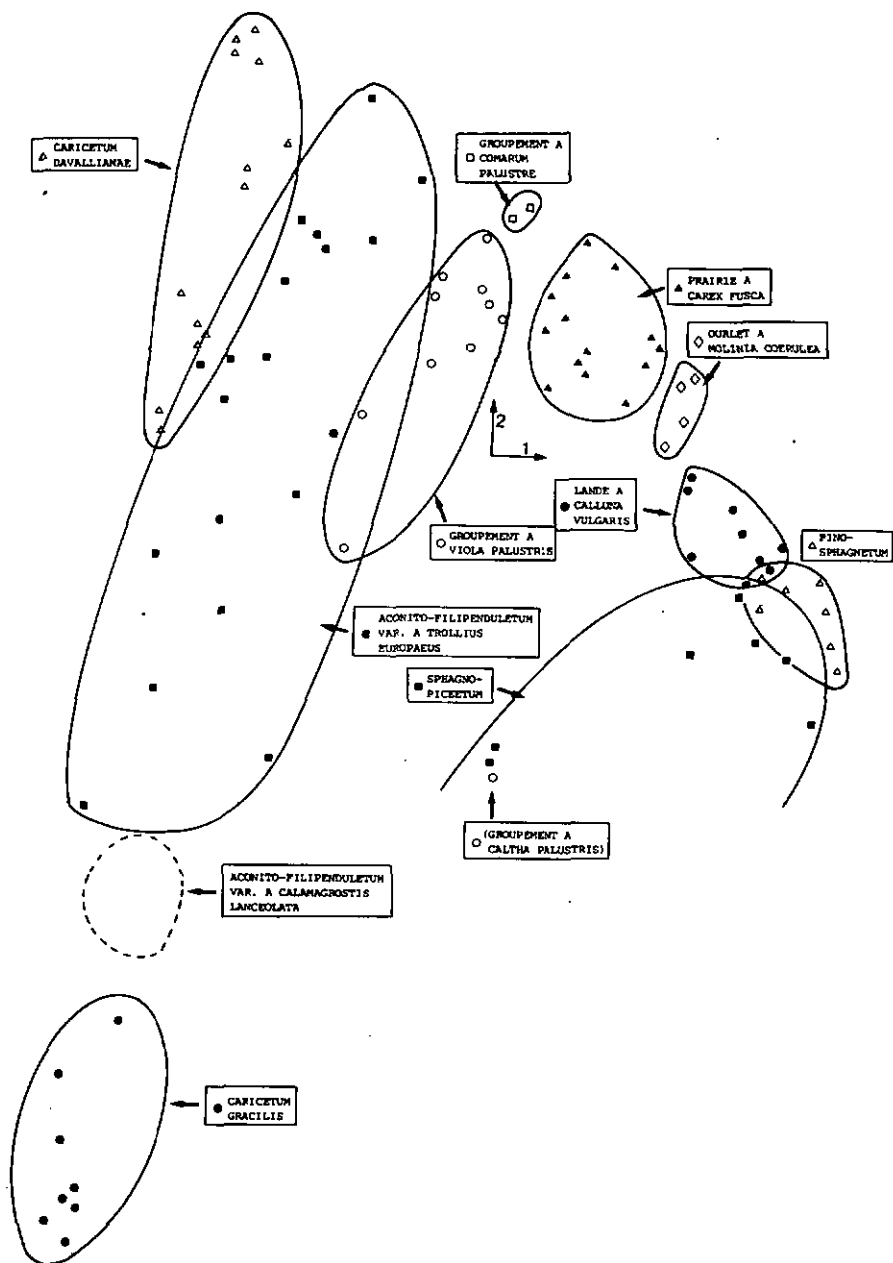


Fig. 18 Analyse factorielle de 50 relevés et 99 espèces (analyse partielle, projection des espèces dans le plan 1/2)

N°	Association dont fait partie le groupement	Classe	Nomenclature utilisée dans le travail
1	Pino-Sphagnetum	Oxycooco-Sphagnetea	Pino-Sphagnetum
2	Sphagno-Piceetum betuletosum	Vaccinio-Piceetia	Sphagno-Piceetum betuletosum
3	Sphagno-Piceetum blechnetosum	Vaccinio-Piceetia	Sphagno-Piceetum blechnetosum
4	Caricetum fuscae trichophoretosum variante à Calluna vulgaris faciès à Calluna vulgaris	Scheuchzerio-Caricetea fuscae	Lande à Calluna vulgaris
5	Caricetum fuscae trichophoretosum variante à Calluna vulgaris faciès à Molinia caerulea	Scheuchzerio-Caricetea fuscae	Ourlet à Molinia caerulea
6	Caricetum fuscae trichophoretosum variante à Calluna vulgaris faciès à Carex fusca	Scheuchzerio-Caricetea fuscae	Prairie à Carex fusca
7	Caricetum fuscae trichophoretosum variante à Festuca commutata	Scheuchzerio-Caricetea fuscae	Groupement à Viola palustris
8	Caricetum fuscae comaretosum	Scheuchzerio-Caricetea fuscae	Groupement à Comarum palustre
9	Aconito-Filipenduletum typicum var. à Trollius europaeus	Molinio-Arrhenatheretea	Aconito-Filipenduletum à Trollius
10	Aconito-Filipenduletum typicum var. à Callamagrostis lanceolata	Molinio-Arrhenatheretea	Aconito-Filipenduletum à Callamagrostis
11	Caricetum gracilis	Phragmitetea	Caricetum gracilis
12	Caricetum davallianae typicum	Scheuchzerio-Caricetea fuscae	Caricetum davallianae
13	Groupement à Caltha palustris et Chaerophyllum cicutaria	?	Groupement à Caltha palustris
14	Groupement à Chaerophyllum cicutaria et Chrysosplenium alternifolium	Artemisietea	Groupement à Chaerophyllum cicutaria
15	Groupement à Carex rostrata	?	Groupement à Betula pubescens

Notes: - les noms d'auteurs sont signalés plus bas
- le groupement 14 n'a pas fait l'objet d'une analyse numérique.

Tabl. 4 Groupements végétaux mis en évidence par l'analyse factorielle

Un tableau synthétique donnant la présence de toutes les espèces rencontrées dans chaque groupement a été établi (Tabl. 5 p44 et p45). Les espèces y sont classées selon leur appartenance à un groupement particulier, d'après les résultats de l'analyse numérique pour 121 espèces, selon la méthode traditionnelle des tableaux, par estimations et rapprochements successifs pour 53 autres. A l'intérieur de chacun de ces 15 groupements, elles sont ordonnées selon leur taux décroissant de présence.

Le Tabl. 6 fournit quant à lui quelques chiffres sur la richesse en espèces des différents milieux, ainsi que sur la provenance des espèces.

- Richesse des groupements et effet d'écotone

Les milieux les plus pauvres en espèces, relativement à la longueur explorée, sont, dans l'ordre, le Pino-Sphagnetum, la prairie à Carex fusca, la lande à Calluna et le Sphagno-Piceetum betuletosum. Ce sont tous des groupements à acidité du sol plus ou moins prononcée. L'association typique du haut-marais ("pinède") est particulièrement pauvre en espèces, ce qui a déjà été constaté ailleurs (JENSEN, 1961).

De façon générale, les milieux mal représentés sur les transects, donc à distance courte, sont les plus riches en espèces, relativement à cette distance. Cela n'est pas extraordinaire, si l'on songe que tous les groupements forment une transition plus ou moins régulière, et sont ainsi souvent étroitement imbriqués les uns dans les autres. Les groupements les plus "courts" seront ainsi très facilement envahis par des espèces des milieux voisins (effet d'écotone).

- Fidélité des espèces

Les groupements à espèces les plus fidèles, c'est-à-dire à espèces transgressant peu dans les autres milieux, colonisent les situations parmi les plus extrêmes. Les conditions particulières de ces biotopes font que les espèces qui y sont rattachées ne peuvent croître que dans les groupements immédiatement voisins, comme c'est le cas du groupement à Betula (espèces présentes dans 3 milieux sur 15), du groupement à Chaerophyllum (4 sur 15), du Caricetum gracilis (5 sur 15) et du Pino-Sphagnetum (6 sur 15).

A l'inverse, les espèces des marais intermédiaires sont les seules à être présentes dans quasi tous les milieux. L'ensemble des espèces du groupement à Viola est présent dans 15 milieux sur 15, celui de la prairie à Carex fusca dans 13 milieux sur 15. Espèces à large amplitude écologique, elles ne semblent pas trop souffrir de la concurrence. Ceci est confirmé par l'analyse, qui place ces espèces le plus près de l'origine.

Groupement	N. d'espèces attribuées au groupem.	N. de group. dans lesquels se trouvent ces espèces	Groupements dans lesquels se trouvent ces espèces															
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
1. Pino-Sphagnetum	14	6	14	3	1	7	5	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. Sphagno-Pic. betul.	15	9	3	15	6	8	1	2	-	-	-	-	-	-	-	9	2	1
3. Sphagno-Pic. blechn.	3	3	-	1	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4. Lande à Calluna	10	12	7	6	1	10	8	8	3	2	2	-	-	-	-	1	1	1
5. Ourlet à Molinia	4	9	1	1	-	2	4	2	1	2	1	J	-	1	-	-	-	-
6. Prairie à Carex fusca	13	13	2	3	-	9	10	12	13	8	5	3	3	5	1	-	2	-
7. Grpt à Viola palust.	11	15	2	3	1	6	4	6	11	2	5	4	1	4	2	1	1	1
8. Grpt à Comarum pal.	2	7	-	1	-	1	-	1	2	2	-	-	-	1	-	-	-	1
9. Filipenduletum (Trol.)	34	12	-	3	-	1	-	6	13	4	34	12	9	21	12	1	2	-
10. Filipenduletum (Cal.)	2	3	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	2	-	-	-	-	-
11. Carioetum gracilis	8	5	-	-	-	-	-	-	3	-	3	5	8	-	2	-	-	-
12. Carioet. davalianae	20	10	-	1	-	-	-	1	4	1	12	1	1	20	3	1	-	-
13. Grpt à Caltha pal.	25	9	-	5	3	-	-	1	-	-	6	-	1	1	25	14	1	-
14. Grpt à Chaetophyllum	11	4	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	11	-	-
15. Grpt à Betula pub.	2	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-
Nombre total d'espèces	174		29	42	16	45	32	41	51	21	68	28	26	52	57	32	11	
"Longueur" totale de chaque groupement (m)			39,0	25,0	5,5	28,5	10,0	26,5	12,0	3,5	26,0	2,0	7,0	13,0	8,5	5,5	2,0	
Nombre d'espèces par mètre			0,74	1,68	2,91	1,58	3,20	1,55	4,25	6,00	2,62	14,0	3,71	4,00	6,71	5,82	5,50	

Tabl. 6 Richesse en espèces des différents milieux

Les espèces croissant, au niveau individuel, dans le plus grand nombre de milieux sont:

<u>Espèce</u>	<u>Milieu préférentiel</u>	<u>Nb de milieux</u>
Rhytidadelphus squarrosus	groupement à Viola	13
Carex rostrata	prairie à C. fusca	12
Pleurozium schreberi	lande à Calluna	11
Carex fusca	prairie à C. fusca	10
Potentilla erecta	groupement à Viola	9
Polygonum bistorta	Aconito-Filipenduletum	9
Molinia coerulea	ourlet à Molinia	9
Sanguisorba officinalis	Aconito-Filipenduletum	8
Caltha palustris	Aconito-Filipenduletum	7
Aulacomnium palustre	prairie à Carex fusca	7
Comarum palustre	groupement à Comarum	7
Anthoxanthum odoratum	prairie à Carex fusca	7

On voit ainsi que seules 12 espèces sur 175 se trouvent dans la moitié ou plus des 15 milieux, confirmant en cela la grande diversité des groupements formant les bords des tourbières bombées.

- Remarques diverses

Une différence très nette est visible entre le Pino-Sphagnetum (qui ne compte que 3 espèces de la pessière) et le Sphagno-Piceetum (ne comportant que 3 espèces de la pinède), malgré leur situation semblable. Ceci confirme l'opportunité de placer le Pino-Sphagnetum (tourbière à Sphaignes boisée de pins) et le Sphagno-Piceetum (forêt d'épicéas sur tourbe) dans deux classes phytosociologiques différentes (Oxycocco-Sphagnetea et Vaccinio-Piceetea) comme le proposent par exemple DIERSSEN (1975) et ROYER et al. (1978).

Une certaine parenté se dégage entre le groupement à Caltha, l'Aconito-Filipenduletum variante à Trollius, le groupement à Chaerophyllum et le Sphagno-Piceetum. Le groupement à Caltha représente un peu le carrefour où se rencontrent les trois autres groupements.

Une différence nette sépare en revanche les deux variantes de l'Aconito-Filipenduletum. La variante à Calamagrostis lanceolata ne compte que 12 espèces sur 34 de la variante à Trollius, mais 5 espèces sur 8 du Caricetum gracilis, avec lequel il est en contact étroit, par la topographie et par des espèces comme Calamagrostis lanceolata ou Carex gracilis.

Description sommaire des groupements

Elle présente la liste des espèces et relevés attribués à chaque groupement.

1. Pino-Sphagnetum (abrégé: Pinus)

Association : Pino mugo-Sphagnetum K&stn. et Fl&ssn. 33 em.

Neuh&usl 69 (= Sphagno-Mugetum Kuoch 54)

Relevés : O 030
E 000; E 030; E 070
H 000; H 070; H 130
I 020

<u>Espèces</u> :	<u>Dicranum bergeri</u>	<u>Andromeda polifolia</u>
	<u>Dicranum rugosum</u>	<u>Orosera rotundifolia</u>
	<u>Mylia anomala</u>	<u>Listera cordata</u>
	<u>Ptilium crista-castrensis</u>	<u>Oxycoccus quadripetalus</u>
	<u>Sphagnum fuscum</u>	<u>Pinus mugo</u>
	<u>Sphagnum acutifolium</u>	<u>Vaccinium uliginosum</u>
		<u>Vaccinium vitis-idaea</u>

Le Pino-Sphagnetum, association climacique du haut-marais, est le point de départ de 4 transects. Cela signifie qu'il est dans ces cas-là relié directement aux marais intermédiaires, sans qu'il y ait la traditionnelle ceinture de Sphagno-Piceetum. La pinède de haut-marais forme elle-même le bord de la tourbière bombée, qui est alors excentrée (cf. les fig. B et 16).

Le Pino-Sphagnetum des Pontins décrit ici est en fait un Sphagnetum magelanicum selon la carte phytosociologique (fig. 16). La différence de nomenclature est due au fait que nous n'avons pas de relevé du haut-marais non-boisé, et que les échelles de travail ne sont pas les mêmes.

2 et 3. Sphagno-Piceetum (Picea, fig. 19)

Association : Sphagno-Piceetum Richard 61

(= Bazzanio-Piceetum Br.-Bl. et Siss. in

Br.-Bl et al. 39)

Sous-associations : a) betuletosum Richard 61

b) blechnetosum Richard 61

Relevés : Sous-association betuletosum : A 000; A 050
B 010; B 050
C 000; C 050
F 000
I 165; I 175
Sous-association blechnetosum: I 230; I 250



Fig. 19 Aspect de la strate herbacée du Sphagno-Piceetum

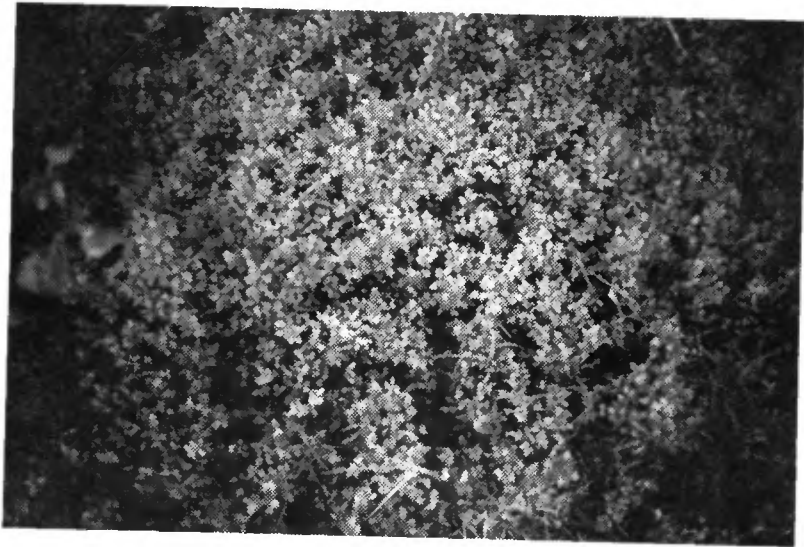


Fig. 20 Aspect de la prairie à *Carex fusca*

<u>Espèces</u> :	<u>Dicranum scoparium</u>	<u>Carex canescens</u>
	<u>Hylocomium splendens</u>	<u>Lonicera nigra</u> arbusatif
	<u>Polytrichum formosum</u>	<u>Lycopodium annotinum</u>
	<u>Rhytidiadelphus loreus</u>	<u>Maianthemum bifolium</u>
	<u>Sphagnum girgensohnii</u>	<u>Picea abies</u>
	<u>Sphagnum palustre</u>	<u>Sorbus aucuparia</u> arbusatif
	<u>Abies alba</u> (ss-ass. blechn.)	<u>Sorbus aucuparia</u> semis
	<u>Betula pubescens</u> arborescent	(ss-ass. blechnetosum)
		<u>Vaccinium myrtillus</u>

Cinq transects sont concernés par la pessière à sphaignes, dont quatre par sa sous-association à Betula pubescens, croissant sur sols tourbeux. Les deux relevés de la sous-association à Blechnum spicant viennent de surfaces forestières colonisant des sols limoneux, avec une couche d'humus brut. Blechnum spicant, différentielle de sous-association, a été vu à quelques mètres du transect I.

Les relevés B 050 et F 000 font la transition vers le Pino-Sphagnetum.

4. Lande à Calluna vulgaris (Calluna) (1.)

Association : Caricetum fuscae Br.-Bl. 15, ss-ass.
trichophoretosum, variante à Calluna
vulgaris Gallandat 82

Relevés : A 080; A 100
D 090
E 100
F 050
G 010; G 070

<u>Espèces</u> :	<u>Pleurozium schreberi</u>	<u>S. quinquefarium</u>
	<u>Polytrichum strictum</u>	<u>S. rubellum</u>
	et <u>juniperinum</u> (2.)	<u>S. tenellum</u>
	<u>Sphagnum apiculatum</u>	<u>Calluna vulgaris</u>
	<u>S. magellanicum</u>	<u>Eriophorum vaginatum</u>
		<u>Melampyrum paludosum</u>

La lande à Calluna vulgaris s'étend en aval de la forêt de résineux, et forme une bande de 2 à 5 m de large, bien différenciée des groupements voisins:

- elle ne comporte pas d'arbres comme les forêts voisines (à l'exception du transect G);

(1.) Le terme de "lande" a été choisi ici comme reflet de la physionomie du groupement, et n'a rien à voir avec les landes de dégradation connues ailleurs (MATTHEY 64, p. ex.)

(2.) Ces deux espèces n'ont pas été différenciées précisément.

- elle compte des espèces qui ne poussent que peu dans la pinède ou la pessière (Calluna vulgaris, Eriophorum vaginatum, Sphagnum tenellum);
- elle montre une dominance des chaméphytes, à la différences des groupements suivants.

Selon GALLANDAT (1982), la variante à Calluna du Caricetum fuscae trichophoretosum comporte deux formes: une forme humide bordant le Pino-Sphagnetum et une forme sèche bordant le Sphagno-Piceetum. Les deux formes ont été mises en évidence dans nos transects, avec la restriction que la forme sèche peut aussi border le Pino-Sphagnetum, dans certaines conditions topographiques (pente assez forte, transect H).

Les relevés G 010; G 070 forment une transition physionomique et floristique vers la pinède. Cette situation intermédiaire sera expliquée plus loin (p. 72).

5. Durllet à Molinia coerulea (Molinia)

Association : Caricetum fuscae Br.-Bl. 15
 ss-ass. trichophoretosum, variante à
Calluna vulgaris Gallandat 1982

Relevés : 8 090
 F 090
 G 135
 H 170

Espèces : Sphagnum contortum Molinia coerulea
 Sphagnum warnstorffianum Solidago virga-aurea

L'ourlet à Molinia coerulea se différencie surtout physionomiquement de ses voisins. Molinia coerulea y montre une belle croissance, formant une guirlande en aval de la lande à Calluna. Le groupement n'occupe qu'une étroite bande et s'imbrique bientôt avec ses voisins, ce qui lui vaut une flore hétérogène, sans espèces vraiment typiques. Il est très différent de ce que GALLANDAT (1982) a nommé "Groupement à Molinia coerulea et Trichophorum caespitosum", placé lui dans le Caricion davallianae:

6. Prairie à Carex fusca (C. fusca, fig. 2D)

Association : Caricetum fuscae Br.-Bl. 15 ss-ass.
trichophoretosum, variante à Calluna vulgaris
 Gallandat 1982.

Relevés : A 130
 8 115
 O 115
 E 115; E 130
 F 110
 G 190
 I 080

<u>Espèces</u> :	Aulacomnium palustre	Anthoxanthum odoratum
	Calliergon stramineum	Betula pubescens semis
	Calliergonella cuspidata	Carex echinata
	Dicranum bonjeani	Carex fusca
	Sphagnum squarrosum	Carex rostrata
	Tomenthypnum nitens	Nardus stricta
		Trichophorum caespitosum

On se trouve ici au centre floristique du Caricetum fuscae, puisque les espèces faisant la transition vers les Oxycocco-Sphagneteta se font plus rares (Vaccinium sp., Sphagnum sp., Melampyrum paludosum, Eriophorum vaginatum), et que les espèces de la variante à Festuca commutata sont encore discrètes, mais présentes tout de même (Viola palustris, Festuca commutata, Agrostis tenuis, Calypogeia neesiana).

7. Groupement à Viola palustris (Viola, fig. 21)

Association : Caricetum fuscae Br.-Bl. 15, ss-ass.
trichophoretosum, variante à Festuca
rubra ssp commutata Gallandat 1982

Relevés : A 150
 B 145
 D 145
 E 150
 F 140

<u>Espèces</u> :	Calypogeia neesiana	Equisetum palustre
	Odontoschisma sphagni	Euphrasia rostkoviana
	Rhytidiadelphus squarrosus	Luzula campestris
	Agrostis tenuis	Potentilla erecta
	Betula pubescens arbustif	Viola palustris
	Carex lasiocarpa	

Le choix de Viola palustris pour nommer ce groupement peut paraître étrange, si l'on sait qu'il fait partie de la combinaison caractéristique du Caricetum fuscae (GALLANDAT, 1982). Selon nos observations toutefois, cette espèce colonise surtout les parties les plus humides du Caricetum fuscae, en bordure du Filipendulion. Nous ne l'avons jamais trouvée dans la lande à Calluna vulgaris ou l'ourlet à Molinia coerulea.

Si nous n'avons pas retenu Festuca rubra ssp commutata pour nommer ce groupement, c'est en raison de sa présence dans l'Aconito-Filipenduletum, où le place d'ailleurs l'analyse numérique.

Le groupement à Viola palustris est le dernier que l'on peut considérer comme faisant partie des marais sur tourbe acide. Sa limite vers l'amont, avec la prairie à Carex fusca, est souvent floue; elle est par contre toujours nette vers l'aval, avec l'Aconito-Filipenduletum ou le Caricetum gracilis. Ce groupement est le groupement charnière entre marais acides et neutro-alkalins. Il est présent dans 7 transects sur 9.



Fig. 21 Aspect du groupement à *Viola palustris*



Fig. 22 Aspect de l'*Aconito-Filipenduletum*

B. Groupement à Comarum palustre (Comarum)

Association : Caricetum fuscae Br.-Bl. 15 ss-ass. comaretosum

Gallandat 1982

Relevés : G 230
H 180

Espèces : Comarum palustre
Salix repens

Mal développé sur nos transects, ce groupement ne se retrouve qu'à Praz Rodet, où il occupe une situation intermédiaire entre la prairie à Carex fusca et le groupement à Viola palustris. Sa présence à cet endroit est expliquée plus loin (p. 77).

9 et 10. Aconito-Filipenduletum (Filipendula, fig. 22)

Association : Aconito-Filipenduletum typicum Gallandat 1982

a) variante à Trollius europaeus Gallandat 1982

b) variante à Calamagrostis lanceolata Gallandat 1982

Relevés : Variante à Trollius : A 170; A 190
B 160; B 175; B 195
C 160; C 350

Variante à Calamagrostis : pas de relevé analysé
numériquement
Présente sur E et F

Espèces :

Climacium dendroides	Galium uliginosum
Mnium seligeri	Geum rivale
M. undulatum	Juncus effusus (var. Calam.)
Thuidium philiberti	Lathyrus pratensis
Alchemilla vulgaris	Lonicera nigra (semis)
Angelica silvestris	Myosotis scorpioides
Astrantia major	Poa trivialis
Caltha palustris	Polygonum bistorta
Carex acutiformis	Rhinanthus minor
C. flava (var. Calam.)	Rumex acetosa
C. leporina	Salix aurita
C. paniculata	Sanguisorba officinalis
Cirsium salisburgense	Scabiosa lucida
Oxyctylis glomerata	Succisa pratensis
Oeschampsia caespitosa	Thalictrum aquilegifolium
Festuca rubra	Thesium pyrenaicum
Filipendula ulmaria	Valeriana dioeca
Galium boreale	Veratrum album
G. palustre	



Fig. 23 Aspect du *Caricetum gracilis*



Fig. 24 Aspect du groupement à *Caltha palustris*

L'Aconito-Filipenduletum représente le type moyen des groupements de bas-marais observés. Situé sur des terrains souvent un peu acides, il colonise les stations pas trop extrêmes. Dans sa bordure en contact direct avec le groupement à Viola palustris, il subit quelque peu les influences des marais plus acides, en montrant p. ex. une productivité plus faible. Inversement quelques espèces de l'Aconito-Filipenduletum prennent parfois pied sur la tourbe acide, dans le groupement à Viola palustris ou la prairie à Carex fusca, mais elles restent souvent stériles.

Deux variantes ont été reconnues sur nos transects. La variante à Trollius la plus fréquente, se trouve sur les sols tourbeux des terrasses alluviales en bordure de l'Orbe, alors que la variante à Calamagrostis lanceolata fait la transition avec le Caricetum gracilis des bords de ruisseaux. La position supposée de la variante à Calamagrostis lanceolata est dessinée sur la fig. 19.

11. Caricetum gracilis (C. gracilis, fig. 23)

Association : Caricetum gracilis Tx. 37, variante à Carex acutiformis Gallandat 1982

Relevés : E 170
F 165
G 260
H 205

<u>Espèces</u> :	<u>Aconitum pyramidale</u>	<u>Galium mollugo</u>
	<u>Calamagrostis lanceolata</u>	<u>Phalaris arundinacea</u>
	<u>Carex gracilis</u>	<u>Ranunculus aconitifolius</u>
	<u>Cirsium oleraceum</u>	<u>Valeriana officinalis</u>

Ce groupement colonise le bord des ruisseaux drainant l'eau riche des pâturages à travers les tourbières. Cette richesse en éléments nutritifs est mise en évidence par Galium mollugo, Cirsium oleraceum, Phalaris arundinacea p. ex. La moyenne des valeurs indicatrices pour la teneur en matières nutritives est d'ailleurs de 3,13, contre 2,29 pour les autres groupements (groupements à Chaerophyllum excepté). (cf. LANDOLT 1977).

Le Caricetum gracilis forme la dernière étape de la zonation "classique" des bords de tourbières naturels (cf. p.222). Occupant une bande étroite, ce groupement subit lui aussi les influences des milieux voisins, et il accueille de nombreuses espèces de l'Aconito-Filipenduletum. Il est plus pur à Praz Rodet, où sa partie centrale est relativement éloignée des influences limitrophes.

12. Caricetum davallianae (C. davalliana)

Association : Caricetum davallianae Outoit 24, ss-ass. typicum
Gallandat 1982

Relevés : C 260
D 210

<u>Espèces</u> :	Bryum pseudotriquetrum	Juncus inflexus
	Rhytidiadelphus triquetrus	Lychnis flos-cuculi
	Briza media	Polygala amara
	Cardamine pratensis	Primula farinosa
	Carex davalliana	Pulmonaria obscura
	C. hostiana	Ranunculus auricomus
	C. panicea	R. steveni
	C. umbrosa	Swertia perennis
	Crocus albiflorus	Trollius europaeus
	Eriophorum angustifolium	Vicia cracca

Le Caricetum davallianae ne fait pas partie de la zonation "classique" (p.222) à l'instar des trois groupements suivants d'ailleurs. Il apparaît lors de circonstances particulières, qui seront discutées plus loin (pH élevé, eau calcaire, etc.). Ces conditions permettent le développement d'espèces calcicoles peu représentées ailleurs (Carex davalliana, Primula farinosa, Carex hostiana) et qui imposent le classement de nos relevés dans l'association mentionnée.

13. Groupement à Caltha palustris (Caltha, fig. 24)

Association : Groupement à Caltha palustris et Chaerophyllum cicutaria Buttler et Cornali 1978

Relevés : C 065; C 085
I 195

<u>Espèces</u> :	Plagiochila asplenioides	Phyteuma spicatum
	Rhodobryum roseum	Poa nemoralis
	Acer pseudoplatanus	Polygonatum verticillatum
	Ajuga reptans	Primula elatior
	Crépis paludosa	Ranunculus nemorosus
	Equisetum silvaticum	Ribes alpinum
	Hieracium murorum	Rubus caesius
	Hypericum maculatum	Sorbus aucuparia arborescent
	Lysimachia nemorum	Veronica chamaedrys
	Melandrium diurnum	V. montana
	Orchis maculata	V. officinalis
	Oxalis acetosella	

Ici aussi, nous avons affaire à un groupement très spécialisé, localisé sur sol marneux, humide et ombragé, en bordure de la forêt d'épicéas.

C'est un milieu difficile à classer dans la synsystématique phytosociologique, puisqu'il tient à la fois du Filipendulion, du Fagion et une peu des Artemisietea. Sur les plans d'analyse numérique, il est d'ailleurs intermédiaire entre la pessière et le Filipenduletum; il ne s'agit toutefois pas d'une "intersection", au sens mathématique, de ces deux ensembles voisins. Il en est bien différencié. La nomenclature employée est uniquement due à la physionomie du groupement, où le peuplage est généralement bien représenté.

14. Groupe ment à Chaerophyllum cicutaria (Chaerophyllum)

Association : Groupe ment à Chaerophyllum cicutaria et Chrysosplenium alternifolium Gobat 1980

Relevés : I 300

<u>Espèces</u> :	Atrichum undulatum	Chaerophyllum cicutaria
	Fissidens taxifolius	Rubus idaeus
	Hypnum cupressiforme	Senecio nemorensis
	"Marchantiale sp."	Stellaria nemorum
	Athyrium filix-femina	Viola silvestris
	Carex digitata	

Le groupe ment à Chaerophyllum cicutaria forme des petites clairières non boisées en lisière des forêts montagnardes. Il est proche de la prairie à Filipendula par sa physionomie, et de la hêtraie à sapins par sa composition floristique.

15. Groupe ment à Betula pubescens (Betula)

Association : "Groupe ment à Carex rostrata Schmitt 1980"

Relevé : I 140

Espèces : Calliergon cordifolium
Mnium punctatum

Un peu énigmatique, le relevé I 140 n'a pas pu être rattaché à un groupe ment. Proche du Sphagno-Piceetum sur les axes 1 et 2, il en est aux antipodes sur l'axe 3. Topographiquement, il est situé entre le Caricetum fuscae et la pessière, aux Pontins. Il occupe une position semblable au groupe ment à Carex rostrata de SCHMITT (1980), qui est une des étapes initiales de la formation d'une boulaie sur sphaignes. Il en a d'ailleurs la physionomie, avec un tapis de mousse colonisé par la laïche enflée, puis par le bouleau.

7. DESCRIPTION DES TRANSECTS

=====

7.1. METHOOE

Afin de rendre compte au mieux de l'ensemble des paramètres étudiés sur chaque transect, nous allons présenter, sur 2 figures pour chacun, un maximum de caractères descriptifs. La première figure présentera les caractères de la végétation, la seconde ceux des eaux et des sols. Les différentes parties de chaque figure sont expliquées ci-dessous, avec les légendes correspondantes. Un tableau résumera les caractères particuliers de chaque transect (Tabl. 7, p. 87). Les figures sont disposées en annexe (fig. nos 25-36).

7.1.1. Légende de la première figure: Caractères de la végétation

Généralités:

Situation géographique

Coordonnées selon CN 1:25'000
















Type de contact selon groupements végétaux

Distance

Fixe la distance en mètres à partir de l'origine du transect et sert de repère à l'ensemble de la figure.

Physionomie de la végétation:

Présente l'aspect de la végétation sur le transect, avec les symboles ci-dessous pour les espèces dominantes:

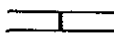

	Picea abies		Carex fusca
	Pinus mugo		Viola palustris
	Betula pubescens		Filipendula ulmaria
	Vaccinium myrtillus		Carex gracilis C. acutiformis C. rostrata
	Vaccinium uliginosum		Chaerophyllum cicutaria
	Calluna vulgaris		Caltha palustris
	Molinia coerulea		Sphagnum sp.
	Carex davalliana		

Pente:

Selon nivellement à la lunette. Rapport échelle verticale / échelle horizontale = 1:1.

Groupements végétaux:

Ils sont nommés selon les résultats de l'ANAFAC, avec leurs limites:

	: limite nette entre deux groupements
	: limite diffuse entre deux groupements

Levé de la végétation:

Les espèces sont classées selon leurs coordonnées sur l'axe 1 des analyses factorielles de chaque transect.

La lettre placée à gauche de chaque espèce donne son attribution aux divers groupements:

- A: espèce du Pino-Sphagnetum
- B: espèce du Sphagno-Piceetum betuletosum
- C: espèce du Sphagno-Piceetum blechnetosum
- O: espèce de la lande à Calluna vulgaris
- E: espèce de l'ourlet à Molinia coerulea
- F: espèce de la prairie à Carex fusca
- G: espèce du groupement à Viola palustris
- H: espèce du groupement à Comarum palustre
- I: espèce de l'Aconito-Filipenduletum, var. à Trollius
- J: espèce de l'Aconito-Filipenduletum, var. à Calamagrostis
- K: espèce du Caricetum gracilis
- L: espèce du Caricetum davallianae
- M: espèce du groupement à Caltha palustris
- N: espèce du groupement à Chaerophyllum cicutaria
- O: espèce du groupement à Betula pubescens

La présence des espèces dans chaque relevé de 50 X 20 cm est notée:

- * si l'espèce est nettement dominante (plus des 2/3 de la surface)
- X si l'espèce est normalement présente (plus de 1/10 et moins des 2/3 de la surface)
- si l'espèce est faiblement représentée (moins de 1/10 de la surface)

Relevés pour l'ANAFAC:

Les relevés utilisés en analyse numérique sont dessinés à leur place sur le transect. Ce sont également les endroits de sondages pédologiques.

7.1.2. Légende de la seconde figure:

Caractères des eaux et des sols

Cette figure comporte des rubriques variables d'un transect à l'autre, selon l'importance relative des paramètres dans chaque cas particulier. Une comparaison plus aisée est possible en la raccordant au bas de la première figure.

HYDROLOGIE

Niveau de la nappe phréatique:

En plus du niveau moyen (trait plein) seront présentés les niveaux minimum (trait interrompu) et maximum (pointillé). L'échelle est celle utilisée pour la pédologie.

"Courbe de durée permanente", [Dauerganglinie de KLOETZLI (1969)]

Présentée de manière simplifiée, elle permet de se faire une bonne idée des divers niveaux phréatiques au cours de la saison.

Eléments physico-chimiques:

Selon les cas, présentation de la conductivité de l'eau phréatique.

PÉDOLOGIE

Les éléments physico-chimiques des profils seront présentés sur des tranches verticales de sol, reliant longitudinalement les différents points de sondages effectués sur les transects.

Représentation graphique:

Pour chaque paramètre on a dessiné un profil longitudinal, où la valeur du paramètre est notée en clair, à la place de l'échantillon. Des courbes de valeurs identiques relient tous les points supposés avoir la même valeur (courbes d'isoteneurs).

Il est donc nécessaire de déterminer des classes de valeurs, ou plutôt des écarts de valeurs d'une courbe à l'autre. Ces écarts sont bien sûr dépendants de l'unité de mesure et de l'amplitude des valeurs trouvées pour chaque paramètre. Ils sont valables pour toutes les classes, à l'exception de la première, comprenant toutes les valeurs "plus petit que" et la dernière, englobant toutes les valeurs "plus grand que".

Les écarts entre les valeurs sont les suivants:

<u>Paramètre</u>	<u>Ecart entre 2 courbes</u>	<u>Courbe de valeur minimum</u>	<u>Courbe de valeur maximum</u>
Teneur en eau	10 %	10 %	90 %
T. en cendres	10 %	10 %	90 %
T. mat. org.	10 %	10 %	90 %
pH	0,2	3,8	7,6
Indice décomp.	1	0,5	6,5
Ca éch.	10 méq/100 g	10 méq/100 g	100 méq/100 g
Ca mob.	10 "	10 "	100 "
Mg éch.	0,2 "	0,4 "	2,6 "
Mg mob.	3 "	2 "	29 "
K éch.	0,1 "	0,1 "	1,0 "
K mob.	2 "	2 "	20 "
Na éch.	0,05 "	0,05 "	0,50 "
Na mob.	0,2 "	0,6 "	2,4 "

Fe éch.	0,02 méq/100 g	0,02 méq/100 g	0,20 méq/100 g
Fe mob.	10 "	10 "	100 "
Al mob.	10 "	10 "	100 "
Mn éch.	0,02 "	0,02 "	0,20 "
Mn mob.	0,02 "	0,02 "	0,20 "
NO ₃ -N	0,05 mg/100 g	0,05 mg/100 g	0,50 mg/100 g
NH ₄ ⁺ -N	0,2 "	0,2 "	2,0 "
N tot.	0,2 %	0,4 %	2,2 %
C/N	5	5	50
P tot.	0,01 %	0,06 %	0,15 %
Température	10° C	30° C	15° C

Tous ces paramètres ne seront pas dessinés pour l'ensemble des transects. Seuls la teneur en matière organique, le pH et le Ca mobilisable seront présentés partout. Ils nous semblent primordiaux pour l'explication des transects.

L'ensemble des résultats d'analyses pédologiques est disponible sur demande à l'auteur.

7.1.3. Buts des figures

L'ensemble de ces figures constitue la base principale de discussion des transects. Elles sont destinées à être consultées à tout moment lors de la lecture des différentes parties du travail. Elles permettent une comparaison immédiate de la végétation, de l'hydrologie et des sols.

7.2. CARACTERES PRINCIPAUX DES TRANSECTS

7.2.1. Généralités

Sans discuter l'ensemble des résultats apparaissant dans ces figures, nous allons présenter quelques caractères importants des transects A, F, G, H, et I. On se rendra ainsi compte de l'originalité de chacun, et de leurs aspects communs. Nous ne ferons que très peu de commentaires sur les transects B, C, D et E, les figures suffisant à les décrire.

En ce qui concerne la pédologie, il ne s'agit pas ici d'une présentation permettant d'établir des types de sols se retrouvant d'un transect à l'autre; ceci fera l'objet du chapitre 8, de même que la discussion du comportement propre des divers paramètres. Les caractères de la végétation (phénologie, productivité...) seront eux discutés dans le chapitre 9. Nous nous contenterons de montrer ici l'évolution des paramètres les plus importants au sein du même transect.

7.2.2. Transect "A" (fig. 25 a et b)

a) Végétation

-Groupements

Ce transect montre une zonation régulière de la végétation de 0 à

15 m, les modifications du couvert végétal se faisant de manière graduelle. Dès 15 m, passage brusque à un autre type de végétation, avec augmentation nette du nombre d'espèces (effet d'écotone). On remarque aussi une augmentation du nombre d'espèces à 6 m, en lisière de forêt, avec l'apparition des espèces de la lande à Calluna et de la prairie à Carex fusca, absentes de la forêt.

- Espèces

Un bon nombre des espèces apparaissant à 6 m croissent aussi dans la haute tourbière (MATHEY, 1964, ROYER et al., 1978). Citons Sphagnum magellanicum, Eriophorum vaginatum, Calluna vulgaris, Melampyrum paludosum. Absentes de la forêt, elles retrouvent dans les marais intermédiaires certaines des conditions de croissance du Sphagnion magellanicum (lumière, humidité, etc.), bien différentes dans la forêt.

Parmi les espèces du Filipenduletum, trois d'entre elles pénètrent dans les milieux acides, en y restant d'ailleurs stériles. Ce sont Sanguisorba officinalis, Polygonum bistorta et Carex acutiformis.

Remarquons parmi les mousses la localisation de quelques espèces, qu'on retrouve dans des milieux semblables ailleurs:

<u>Sphagnum girgensohnii</u>	—————>	Sphagno-Piceetum
<u>Dicranum scoparium</u>	—————>	Sphagno-Piceetum
<u>Polytrichum formosum</u>	—————>	Sphagno-Piceetum + Lande à <u>Calluna</u>
<u>Sphagnum magellanicum</u>	—————>	Lande à <u>Calluna</u>
<u>Rhytidiadelphus squarrosus</u>	—————>	Groupement à <u>Viola</u> + <u>Filipenduletum</u>
<u>Mnium seligeri</u>	—————>	<u>Filipenduletum</u>
<u>Climacium dendroïdes</u>	—————>	<u>Filipenduletum</u>

Analyse factorielle

La fig. 26 donne la représentation, dans le plan 1/2, de l'analyse effectuée sur le transect A.

On y observe:

- une disposition parabolique de l'ensemble des espèces et des relevés (effet Guttman, in BENZECRI, 1973). La partie gauche représente l'aile nettement acide du transect, la partie droite l'aile peu acide.
- le long du collier, une disposition des espèces et des relevés rappelant leur place sur le terrain, sur la ligne de description.
- la limite des groupements, établie par repérage des relevés utilisés dans l'analyse globale (p. 35 ; notés ○ dans la fig. 26) et des espèces, selon leur appartenance à tel ou tel groupe.

On a ainsi établi que:

- la forêt d'épicéas comprend les relevés des distances 0-55 dm
- la lande à Calluna " " " " " 60-100 dm

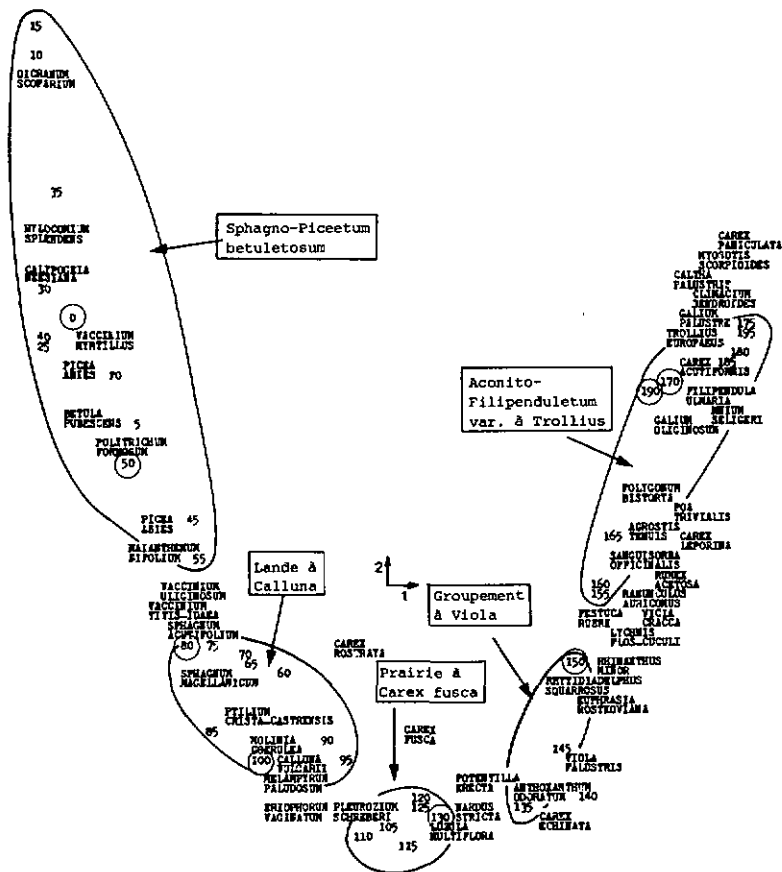


Fig. 26 Analyse factorielle du transect "A" (Plan 1/2, 28% de l'inertie)

- la prairie à C. fusca comprend les relevés des distances 105-130 dm
 - le groupement à Viola " " " " " 135-150 dm
 - le Filipenduletum " " " " " 155-195 dm
- une signification beaucoup moins évidente de l'axe 2, où la forêt et le Filipenduletum montrent un même comportement, en opposition à la prairie à Carex fusca.
- la position proche de l'origine de Carex rostrata et C. fusca, peu exigeants quant à leurs conditions de croissance. Le plan 173 est lui représenté sur la fig. 27.

On y retrouve la disposition linéaire des espèces et des relevés. La forme parabolique est remplacée par une courbe en "S". La pessière et le groupement à Viola s'opposent ici à la lande à Calluna et au Filipenduletum. Ces dispositions "en collier" et en "S" se retrouvent sur tous les transects, sauf sur le transect I.

Les coordonnées des points sur les axes 2 et 3 résultent aussi certainement d'un "effet Guttman", dû à la méthode des relevés sur une ligne. Les axes 2 et 3 jouent alors le rôle d'une fonction quadratique de l'axe 1, et ne peuvent guère être interprétés écologiquement (BENZECRI, 1973).

b) Pédologie

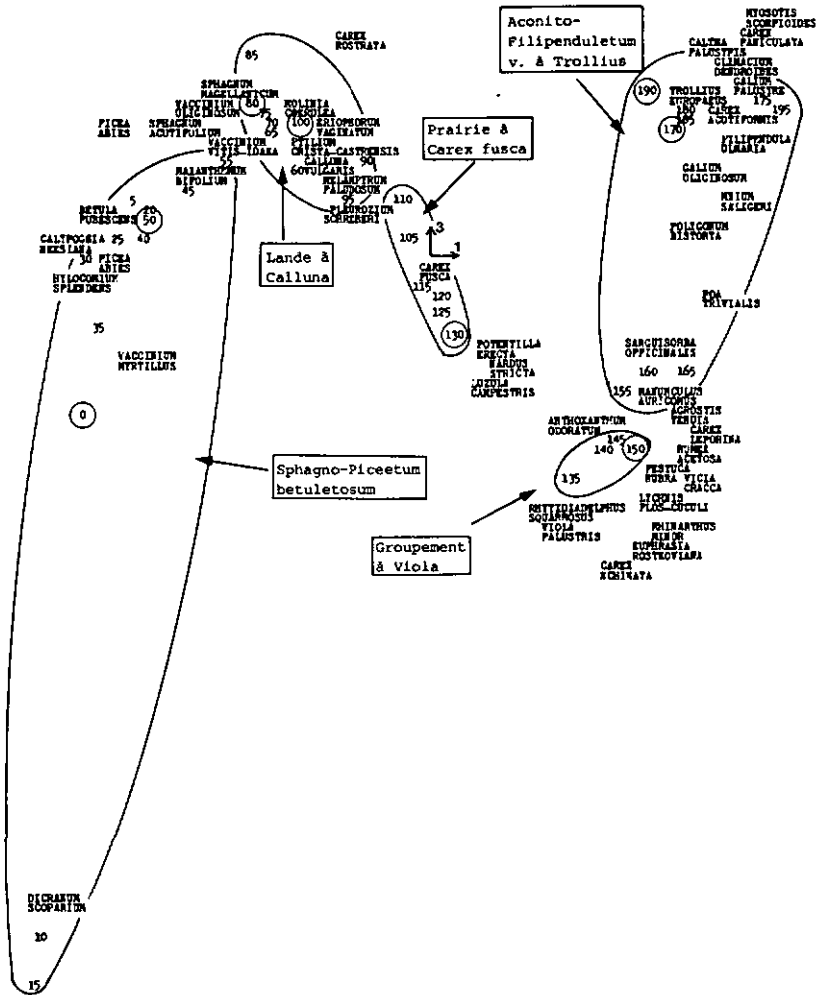
Matière organique

La teneur en matière organique renseigne très bien sur les limites de la tourbe oligotrophe, qui s'avance comme une lentille sur un bourrelet de marne compacte, au niveau de la prairie à Carex fusca (A 100 et A 125). Une très légère baisse du taux de matière organique en surface est visible entre 7 et 13 m, suite peut-être à une accumulation de ions dans la zone de croissance des végétaux.

Acidité

Le pH augmente partout en fonction de la profondeur, et longitudinalement de 0 à 17 m. L'augmentation est régulière, sauf entre 15 et 16 m en surface, où elle est brutale. Cet endroit constitue la véritable limite entre les marais acide et alcalin. On y observe d'ailleurs un changement brusque de la végétation. En profondeur, cette limite nette des pH est également visible, mais plus en amont; ceci n'influence pas la couverture végétale, dont l'enracinement est superficiel.

Il est intéressant de superposer le pH à la matière organique. On remarque alors le rôle très important joué par le bourrelet de marne, qui sépare, en profondeur, les eaux acides de celles qui sont neutro-alcalines. Cette remontée de la couche imperméable est visible dans plusieurs transects (A, B, D, E, F), et limite l'aire de développement de la tourbière.



SPHAGNUM
CIRCUMSCISSUM

Fig. 27 Analyse factorielle du transect "A" (Plan 1/3, 25% de l'inertie)

Calcium mobilisable

La distribution du Ca suit celle du pH, mais sans montrer de limite nette en surface. La teneur élevée à 19 m est due certainement à la végétation, qui présente une forte productivité et une teneur élevée en Ca (p.190).

Le bourrelet de marne est plus pauvre en Ca que la terre plus organique en aval. Ceci est dû à une attaque déjà ancienne de cette marne par les acides humiques provenant de la tourbe, et qui a conduit à une décarbonatation totale de ces profils. Les acides organiques hydrosolubles sont en effet produits en quantité importante en climat froid et humide (PEORO in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979), et doivent jouer un rôle important dans une pédogenèse de ce type. SCHEFFER et al. (1962) ont d'autre part montré que la décarbonatation des calcaires marneux est presque complète au bout de 4000 ans; le temps écoulé depuis le début de la formation des tourbières (au moins 10'000 ans) est donc suffisant pour provoquer la décarbonatation de la marne sous la tourbière, au moins de ses couches superficielles.

D'après WILKE (1975), ce processus est encore plus rapide sur les terrasses würmiennes, dont le substrat est plus filtrant, ce qui est le cas ici (AUBERT, 1943). Dans les horizons minéraux ayant une désaturation très lente et de longue durée, c'est l'ion Al^{+3} qui prend la place des ions basiques, avec un pH aux environs de 5 (LEFEVRE-DROUET, 1966). C'est aussi ce que nous observons, avec une très forte accumulation de l'aluminium à 10 et 12,5 m en profondeur. En aval, l'apport phréatique est déterminant et explique les relativement hautes teneurs en Ca observées. Longitudinalement, l'augmentation de Ca est très régulière et suit celle du pH.

Potassium mobilisable

Le bourrelet de marne est très riche en K, résidu de la décarbonatation, ce qui confirme le processus envisagé plus haut. Bien qu'élément très mobile, K est retenu par les argiles micacées, entre les feuillets (VEOY, 1973). Le potassium diminue avec la profondeur dans les sols très acides et tourbeux (0m), alors que le rapport K éch./K mob. diminue avec la distance.

Azote total

L'azote présente ses plus fortes valeurs dans la tourbe oligotrophe, en % du poids il est vrai. Par rapport au volume, ce sont les bas-marais qui en sont le mieux pourvus. C'est la marne qui est la plus pauvre en azote, ce qui n'a rien d'étonnant puisque l'azote total est formé à 95 % d'azote organique (HEBERT in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979), et que la matière organique n'atteint pas 30 % dans ces milieux.

Phosphore total

Le comportement du phosphore total a ceci de particulier que sa teneur est stable d'un bout à l'autre du profil:

- diminution régulière avec la profondeur
- horizontalité presque parfaite des courbes

- peu de différence entre bas-marais et haut-marais.

Le P ne montre donc aucune corrélation avec les autres paramètres étudiés, et ne varie qu'en fonction de la profondeur.

7.2.3. Transect "B" (fig. 28 a et b)

Les résultats sont livrés sans commentaires particuliers, vu la situation très proche de A.

7.2.4. Transect "C" (fig. 29 a et b)

L'originalité consiste en un contact brutal entre la pessière et l'Aconito-Filipenduletum. Il n'y a pas de langue de tourbe s'amincissant progressivement.

Nous avons donc:

- un groupement acidophile: la pessière
- un groupement de transition: le groupement à Caltha
- deux groupements neutro-basophiles: l'Aconito-Filipenduletum et le Caricetum davallianae.

Les caractéristiques principales du transect sont:

- l'augmentation subite du pH à 4,8m
- l'horizontalité presque parfaite des pH dès 7 m, à travers tous les groupements de bas-marais
- la très forte teneur en Ca dans le Caricetum davallianae
- la forte teneur en Ca du sol à 4,8 m, en profondeur
- le potassium mobilisable est, proportionnellement au calcium, beaucoup moins important dans le Caricetum davallianae;
- l'azote total diminue partout avec la profondeur.

On n'observe pas ici de décarbonatation aussi forte que dans A ou B, malgré la présence d'horizons superficiels très acides, à cause peut-être de l'absence de tourbe dans les horizons supérieurs du profil (p.10D).

7.2.5. Transect "D" (fig. 30 a et b)

Sans faire de commentaires détaillés, nous relèverons les points suivants:

- le contact s'effectue entre le Pino-Sphagnetum (groupement le plus acidophile) et le Caricetum davallianae (groupement le plus calciphile), ce qui implique un gradient édaphique important. A la différence du transect C, où le seuil était plutôt vertical, à 4,8 m, il est ici horizontal, avec une couche de tourbe très mince sous les groupements acidophiles.

- la teneur en matière organique présente deux points faibles:
 - à 11,5 m, où l'on retrouve le bourrelet de marne limitant la tourbière;
 - à 21 m, où la marne affleure, ce qui permet l'établissement du Caricetum davallianae.
- le pH se superpose parfaitement à la teneur en matière organique puisqu'il augmente fortement dans la marne compacte. Il est, en outre, relativement élevé sous la pinède.
- le calcium mobilisable présente une distribution curieuse, puisque ses valeurs sont très faibles dans la marne à 21 m. Elles sont les plus élevées au milieu du transect, sous la lande à Calluna et la prairie à Carex fusca. Nous ne pouvons pas actuellement expliquer ces paradoxes.
- la distribution du fer est très intéressante ici, car il augmente régulièrement en fonction de la profondeur et de l'éloignement de la tourbière. Mobilisé dans la tourbe acide, sur 40-50 cm de profondeur, on le voit déjà s'accumuler sous la pinède à 60-70 cm. Dans le Caricetum davallianae en revanche, il est présent en quantité importante en surface déjà, dans le gley (cf. profil p.117)
- l'azote total est très faible dans le Caricetum davallianae. L'ammonium, à l'instar du phosphore dans le transect A, ne varie qu'en fonction de la profondeur et décroît rapidement dès 10-20 cm. Sa concentration est plus faible dans le Caricetum davallianae.

7.2.6. Transect "E" (fig. 31 a et b)

Le transect E nous permet d'observer le même genre de contact que le transect A, la pessière étant toutefois remplacée par la pinède. Ici aussi, une remontée de la marne est visible dans le sol, à 3 m. Cette marne est pauvre en calcium et à pH bas sur son flanc amont, attaquée par les acides organiques de la tourbe. Elle reste par contre riche en K, Fe et Al, retenus dans les argiles. Le phénomène d'acidolyse du sous-sol est donc visible comme dans le transect A, et il n'est pas impossible que la tourbière gagne du terrain, très lentement, vers l'aval.

Ce bourrelet de marne constitue également le bord de la cuvette où s'est développée la tourbière, isolant celle-ci des eaux alcalines du ruisseau, situé à 18 m.

Les nitrates augmentent vers l'aval, et sont les plus concentrés dans le Magnocaricion, comme le laissait prévoir la végétation (Filipendula ulmaria, Galium mollugo, Calamagrostis lanceolata).

7.2.7. Transect "F" (fig. 32 a et b)

Nous décrivons ce transect en détail puisqu'il présente une zonation complète des groupements végétaux.

a) Végétation

Groupements

Le passage se fait du Sphagno-Piceetum au Caricetum gracilis, avec 5 types de végétation intermédiaires. Les groupements les plus riches en espèces sont le groupement à Viola, le Filipenduletum et la prairie à Carex fusca. La pessière est de loin la plus pauvre, avec 7,44 espèces sur 0,1 m².

Espèces

Plusieurs espèces croissant dans le Pino-Sphagnetum se retrouvent, ici aussi, dans les marais intermédiaires, après un hiatus dans la pessière. Ce sont Vaccinium uliginosum, Eriophorum vaginatum, Calluna vulgaris, Sphagnum magellanicum, Aulacomnium palustre. Le caractère nitrophile des bords du ruisseau se traduit par Galium mollugo, Filipendula ulmaria, Aconitum pyramidale, Cirsium oleraceum et Phalaris arundinacea.

Analyse factorielle

Le plan 1/2 (fig. 33) montre une disposition identique au plan 1/2 du transect A, mais inversée. Une charnière est visible à 12,5 m, où les deux branches font un angle droit.

Bien que "serrés" sur le levé de la végétation, les groupements de 13 à 17 m sont "écartés" sur l'axe 1, au contraire des groupements de 0 à 13 m. Cela signifie que les paramètres de l'axe 1 (pH, calcium) varient peu sur de relativement longues distances (0-13 m) et beaucoup sur de courtes distances (13-17 m), notamment entre 14,5 et 15,5 m, à la limite entre le groupement à Viola et le Filipenduletum.

Le plan 1/3, non représenté, confirme cette observation.

b) Pédologie

Matière organique

La limite de la tourbe oligotrophe est nette, ainsi que l'apparition du traditionnel bourrelet de marne, présent ici sous l'ourlet à Molinia et la prairie à Carex fusca. La diminution d'épaisseur de la tourbe oligotrophe est régulière.

Acidité

Les valeurs du pH, bien corrélées ici au taux de matière organique, présentent une augmentation régulière en profondeur, ainsi qu'en surface de 0 à 17 m. La marne n'est pas acidifiée dans sa partie amont.

Calcium mobilisable

Les valeurs les plus fortes sont situées en amont et au-dessus de la marne, ainsi qu'en son sein. Entre ces 2 zones se trouvent de faibles quantités de calcium, à la surface du bourrelet. Une attaque acide de la marne n'est donc pas aussi évidente ici que dans les transects précédents, ce que confirme le pH.

Magnésium et potassium mobilisables

Leurs valeurs, à comportement semblable, sont très faibles dans la tourbe oligotrophe, sauf où celle-ci devient très mince. Une remontée par capillarité et par action directe des végétaux supérieurs en est peut-être la cause. Dans la tourbe épaisse, les quelques cm superficiels en sont mieux pourvus à la suite d'un stockage dans les sphaignes (DAMMAN, 1978).

La marne isole bien les eaux acides pauvres en Mg et K (de 0 à 7 m environ) des eaux neutro-alkalines plus riches (de 11 à 18 m). Ici aussi le bourrelet de marne marque la limite de la tourbière.

Fer et aluminium mobilisables

De façon générale, le comportement de ces deux éléments est semblable. Deux grandes règles sont déjà bien connues (DUCHAUFOUR, 1977):

- les tourbes acides sont pauvres en Fe et Al, mis en solution si le pH est très bas.
- les horizons minéraux sont riches en Fe et Al, suite à une accumulation (dans les gleys p. ex.), à leur rôle de remplaçants des ions basiques après décarbonatation ou à leur teneur élevée dans la roche-mère.

Le fer paraît un peu faible par rapport à l'aluminium au niveau du groupement à Viola où il est mis en solution et évacué (pas de gley), ce qui n'est pas le cas du transect A.

7.2.8. Transects "G" et "H" (fig. 34 a et b)

Les transects G et H, qui se font face topographiquement, sont réunis dans la même figure. Leur interprétation détaillée permettra d'établir plusieurs hypothèses sur les conditions d'établissement et d'évolution des tourbières.

a) Végétation

Une première approche phytosociologique de ces transects ne montre pas de grandes différences d'un à l'autre. Cependant, un examen plus attentif, de la végétation d'abord, des sols ensuite, nous amena à différencier sérieusement les 2 transects. C'est ce que nous allons faire ci-dessous pour les principaux paramètres étudiés.

Groupements et espèces

Pinède

Transect G (à gauche sur la fig. 34 a):

A la suite de l'analyse factorielle globale (p. 35), la "pinède" formant le début de ce transect s'est révélée une lande à Calluna, boisée de pins, plutôt qu'un véritable Pino-Sphagnetum. Plusieurs espèces présentes dans le Caricetum fuscae s'y trouvent, ce qui n'est pas souvent le cas dans les autres pinèdes étudiées (Sphagnum magellanicum, S. tenellum, S. apiculatum, Melampyrum paludosum, Aulacomnium palustre, Molinia coerulea, Po-

tentilla erecta, Carex rostrata, etc.).

Transect H (à droite)

La pinède est classée nettement dans le Pino-Sphagnetum, et compte même quelques espèces de la pessière, comme Vaccinium myrtillus, Lonicera nigra et Hylocomium splendens.

Autres groupements

Les autres groupements sont les mêmes de part et d'autre du point de contact mais ils occupent de plus grandes surfaces en G, et présentent quelques espèces différentielles:

Transect G:

Les différentielles principales se rattachent à 3 groupes:

- des espèces de gouilles ou de stades de comblement de gouilles: Carex lasiocarpa, Carex rostrata, Sphagnum apiculatum, Comarum palustre.
- des espèces de prairies acides ou de haut-marais: Anthoxanthum odoratum, Aulacomnium palustre, Calliergon stramineum, Carex echinata, Dicranum bonjeani, Melampyrum paludosum, Sphagnum magellanicum, S. tenellum.
- un arbre pionnier des tourbières gorgées d'eau: Betula pubescens.

Transect H:

Les espèces différentielles sont toutes des plantes à optimum forestier (Vaccinio-Piceetea): Dicranum rugosum, Hylocomium splendens, Lonicera nigra, Ptilium crista-castrensis, Sphagnum acutifolium, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Pleurozium schreberi.

Les différentielles du transect G suggèrent des phases évolutives jeunes, et font penser à une végétation dynamiquement active, comblant d'anciennes surfaces d'eau libre et passant progressivement à une jeune pinède.

L'attribution de la pinède de G à la lande à Calluna en est une preuve: il s'agit bien d'un stade (lande à Calluna et Sphagnum apiculatum) dans la série dynamique aboutissant à la forêt. Le transect H, en revanche, est différencié par des espèces nettement forestières et d'endroits plus secs, qui évoquent une végétation en fin d'évolution.

b) Hydrologie

Le niveau de la nappe est semblable dans les deux transects, avec les variations les plus faibles vers le ruisseau, qui a un effet tampon certain de ce point de vue. Les courbes de durée permanente montrent que seules les pinèdes et l'ourlet à Molinia peuvent s'assécher momentanément. Les autres groupements ont des niveaux élevés presque toute l'année, le Caricetum gracilis étant périodiquement inondé.

La conductivité de l'eau phréatique, à part un point aberrant (G 260), montre des valeurs:

- très faibles dans le Pino-Sphagnetum jusqu'à 17,5 m;
- faibles dans le transect G jusqu'à 15 m;
- fortes dans la partie centrale, avec une augmentation lente et régulière depuis la gauche (G) et brutale depuis la droite (H).

c) Pédologie

Les différences édaphiques entre les deux transects apparaissent d'emblée, au moins pour certains paramètres.

Matière organique

Transect G:

Teneur élevée en surface de 0 à 21 m, avec une baisse plus ou moins forte en profondeur. De 22 à 24 m, taux de matière organique important sur toute la profondeur. Au niveau du ruisseau, fortes teneurs en profondeur seulement. A la surface, taux de matière organique plus bas pour deux raisons:

- apport minéral d'origine exogène par le ruisseau
- forte biomasse à teneur élevée en cations (p.146).

La tourbe oligotrophe est donc peu épaisse, et se limite à la zone de 0 à 15 m.

Transect H:

Taux de matière organique très élevé sur toute la profondeur de -10 à 10 m. Entre 10 et 18 m, allure identique au début de G. La tourbe oligotrophe est épaisse jusqu'à 10 m, peu épaisse de 10 à 18 m.

Acidité

Trois domaines de valeurs d'acidité se détachent:

- sur G: zone d'acidité forte à moyenne en surface de 0 à 19 m, avec une stratification très régulière, subhorizontale.
- sur H: zone d'acidité très forte sur toute la profondeur de -10 à 4 m, en surface de 4 à 17,5 m. Stratification subhorizontale très régulière.
- sur G (dès 0 m en profondeur, 19 m en surface) et H (dès 17,5 m en profondeur, 19 m en surface): zone d'acidité faible non stratifiée d'un pH variant de 6,0 à 6,6.

On remarque donc:

- une stratification subhorizontale des pH au niveau de la tourbe oligotrophe;

- une stratification subverticale sur H entre 17 et 18 m;
- pas de stratification dans la tourbe eutrophe (G, de 22 à 28 m).

L'acidité différencie aussi les deux "pinèdes": pH compris entre 4,6 et 4,8 en surface sur G (lande à Calluna boisée), entre 3,8 et 4,2 sur H (Pino-Sphagnetum).

Calcium échangeable et mobilisable

La distribution du calcium est semblable à celle du pH, avec des teneurs très faibles en H, dans la tourbe oligotrophe, faibles en G dans la lande à Calluna, mais chaque fois stratifiées subhorizontalement. Les valeurs sont élevées et non stratifiées dans la tourbe eutrophe. La même limite verticale est visible en H 170, ce qui n'est pas le cas en G.

Magnésium échangeable

La distinction entre la tourbe oligotrophe de H et celle de G se vérifie ici également. H présente une double quantité de Mg échangeable en surface par rapport à G, ce qui est un caractère du haut-marais. Le rapport à la densité apparente réduit cet écart, mais ne le comble pas. Les tourbes de G et H ont donc un comportement différent vis-à-vis de certains éléments.

Magnésium mobilisable

La différence entre les deux tourbières est encore plus nette, avec une teneur élevée également aux abords du ruisseau. H est extrêmement pauvre en Mg, G n'est très pauvre qu'en surface et sur 4 à 5 m.

Autres éléments

Sans discussion particulière, signalons:

- la richesse en K des couches superficielles
- la distribution du K mob., identique au Mg mob.
- le peu de stratification du Na, le plus mobile des cations basiques (DUCHAUFOR, 1977)
- le taux élevé du Fe échangeable dans le Caricetum gracilis, d'où il semble rayonner dans les autres groupements
- l'apport du ruisseau en Fe
- une teneur en Al des couches profondes plus forte en G qu'en H
- la répartition du Mn mob., identique à K et Mg
- la teneur élevée en $\text{NH}_4\text{-N}$ de la pinède en H et des groupements à Carex fusca et Viola palustris en G (surface)
- la teneur élevée en nitrates et azote total de G, en surface surtout
- la forte concentration en P du Caricetum gracilis, peut-être due à l'apport des fertilisants agricoles par le ruisseau
- les rapports C/N plus élevés en H, signe d'une mauvaise minéralisation de la matière organique.

Température moyenne

On observe:

- une diminution régulière de la température avec la profondeur.
- un effet refroidissant certain des "pinèdes" (environ 2°).
- des zones relativement froides sous le ruisseau, dues soit à une résurgence d'eau souterraine fraîche, soit à une bonne isolation des couches profondes, plus organiques.
- un comportement isolant semblable de tous les types de tourbe (4° C environ d'écart entre la surface et la profondeur).

d) Discussion des résultats

L'ensemble des paramètres présentés ci-dessus suggère l'interprétation suivante:

La tourbière de droite (H) est une très vieille tourbière, où les phénomènes d'évolution des sols tourbeux ont eu le temps d'aboutir à des profils typiques de tourbe oligotrophe. Ces derniers sont caractérisés par:

- une stratification généralement régulière, subhorizontale, de l'acidité et des éléments chimiques (DAMMAN, 1978).
- une teneur élevée en Mg et K dans les couches superficielles.
- des teneurs très basses en Fe, Al et Mn sur toute la profondeur.

La tourbière de gauche (G) est une jeune tourbière, en formation actuellement. Les arguments pédologiques en sont les suivants:

- stratification des paramètres uniquement en surface et de 0 à 15 m
- accumulation plus faible de Mg et K en surface
- acidité plus faible
- teneur relativement élevée en Ca
- teneurs très élevées en Fe et Al, qui ne sont pas en conditions suffisamment acides pour être lixiviés.
- teneur assez élevée en nitrates, ce qui n'est pas le cas des sols de haut-marais.

La jeune tourbière est en train de s'isoler actuellement du substrat organo-minéral neutro-alkalin, par croissance des sphaignes, en tapis étendus de bonne vitalité. L'espèce principale est Sphagnum apiculatum (= S. recurvum ssp. mucronatum). GILLET (1980) donne plutôt S. recurvum ssp. angustifolium comme colonisatrice. ROYER et al. (1978) signalent eux un radeau à Sphagnum angustifolium, comprenant des espèces des Oxycocco-Sphagnetum et évoluant vers le Sphagnetum magellanici. MATTHEY (1964) observe un stade de comblement de gouilles sous le nom de Sphagnetum magellanici sphagnetosum recurvi (dont ssp. mucronatum). Sphagnum tenellum quant à lui, présent uniquement en G, est donné par ROYER et al. (1978) comme indicateur de reprise d'activité de la tourbière.

La présence d'anciennes gouilles en voie de comblement est attestée aussi par Carex lasiocarpa (de 13 à 18 m), Carex rostrata (de 2 à 24 m), Comarum palustre (de 22 à 25 m), ainsi que par Sphagnum cuspidatum dans des petits creux d'eau libre (hors du transect).

Où viennent ces anciennes gouilles ?

La topographie des lieux interdit de penser à un comblement d'une ancienne gouille centrale de haute-tourbière du type Scheuchzerietum. Nous penchons plutôt pour le comblement d'un ancien méandre de la rivière, pour les raisons suivantes:

- le cours de celle-ci a souvent varié, comme le montrent la carte de GALLANDAT. (1982) et l'observation des photos aériennes.
- dans le cas présent, la photo aérienne (fig. 7) rend très possible un passage ancien du cours d'eau entre deux tourbières: à l'est, celle du transect H, à l'ouest, celle apparaissant à 300 m de notre transect G, actuellement déboisée et drainée en partie.
- la forme ancienne du cours de l'Orbe entre ces deux tourbières est en demi-cercle, comme le montre la fig. 7.

A l'extérieur du méandre, la rivière affouillait la tourbière H au pied d'un mur de tourbe; ce dernier est visible aujourd'hui sous forme de relique souterraine en H 170, où les pH et le Ca montrent une limite verticale nette. Cet ancien mur de tourbe forme d'ailleurs un écran très fort qui empêche les eaux du ruisseau de pénétrer sous la tourbière, comme on le voit au niveau de la conductivité.

A l'intérieur du méandre, où le courant est plus lent, se sont sédimentés des limons, des sables et de la vase, qu'on retrouve en G de 8 à 22 m en profondeur, et qui ont peu à peu comblé les surfaces d'eau libre. Un sondage (150 à 200 cm) a d'ailleurs mis en évidence des couches de sables stratifiées sous l'ourlet à Molinia et la jeune pinède. A l'extérieur du méandre par contre, le courant plus rapide a empêché un tel dépôt en H, au moins dans un premier temps, d'où un fort gradient écologique et floristique.

Le manque de stratification partiel de G a pour origine un remaniement des dépôts par les crues, ainsi qu'un âge plus jeune. La stratification observée en G en surface de 0 à 18 m est le résultat de la croissance des Sphaignes, qui isolent la tourbière du substrat et dont le sol acquiert peu à peu les caractères de la tourbe oligotrophe.

Le ruisseau actuel, bordé d'un Caricetum gracilis, représente le stade le plus jeune actuellement visible du phénomène d'atterrissement. Une datation précise serait d'ailleurs très utile pour évaluer la vitesse de recolonisation.

D'autre part, une influence "à distance" des nombreux canaux de drainage creusés dans la tourbière située à l'W du transect (cf. photo aérienne) est difficile à estimer. Elle ne change toutefois rien aux observations et hypothèses ci-dessus.

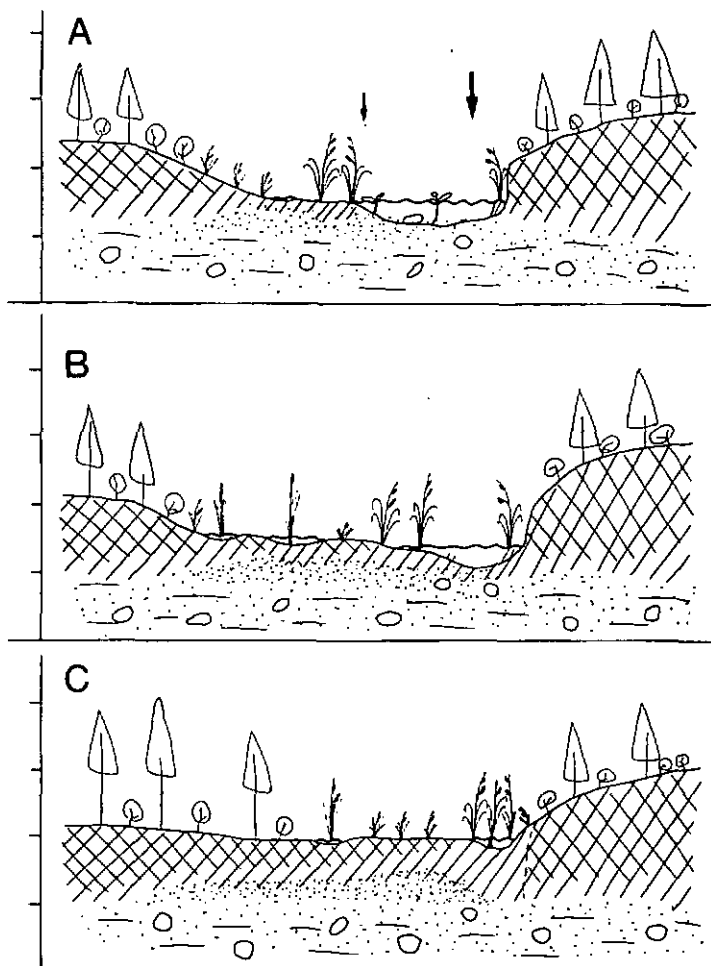
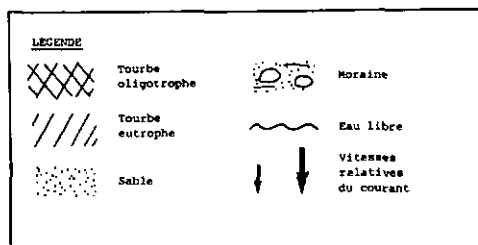


Fig. 35 Evolution supposée d'un ancien méandre en tourbière oligotrophe

La fig. 35 résume ces processus supposés d'évolution.

7.2.9. Transect "I" (fig. 36 a et b)

L'originalité du transect I réside dans le contact entre une hêtraie-sapinière de pente, (Abieti-Fagetum), et la pinède du haut-marais (Pino-Sphagnetum) située en contrebas. La question principale sera:

Comment l'eau calcaire de la pente voisine influence-t-elle la tourbière acide située en contrebas, comment se fait le mélange des eaux ?

L'étude entreprise ici vise à apporter des éléments de réponse à cette question qui n'a encore jamais été étudiée dans le Jura.

a) Végétation

Groupements

Certains groupements de la tourbière des Pontins se distinguent des groupements analogues de la Vallée de Joux par les caractères suivants:

- la prairie à Carex fusca n'est pas comparable à celles décrites à la Vallée de Joux, ni physionomiquement ni floristiquement: peu d'espèces, beaucoup de Carex rostrata, pas d'espèces de la lande à Calluna ou des groupements à Molinia et Viola.
- le Sphagno-Piceetum betuletosum croît sur un sol moins acide ici, alors que la sous-association à Blechnum ne se trouve pas à la Vallée de Joux
- le groupement à Betula ne se trouve qu'aux Pontins.

Analyse factorielle (fig. 37)

Trois groupes principaux se sont formés:

- a) les espèces et relevés de la "pinède" ▲ , de 0 à 7 m
- b) les espèces et relevés de la prairie à Carex fusca ▽ et du groupement à Betula ● , de 7,5 à 14,5 m
- c) les espèces et relevés de la pessière ◆ et du groupement à Caltha ○ , de 15,0 à 25,0 m.

L'axe 1, ailleurs reflet de l'acidité et de la teneur en calcium, n'a plus une signification aussi évidente ici. Nous observons plutôt des tendances au niveau de ces trois groupes, grâce à l'aide des valeurs écologiques indicatrices:

- groupe a): très acide, moyennement humide, mal aéré, très pauvre en substances nutritives
- b): acide, très humide, très mal aéré, pauvre en substances nutritives
- c): peu à fortement acide, peu humide, moyennement aéré, moyennement riche en substances nutritives

Espèces

Quelques espèces méritent une attention particulière:

- Sphagnum apiculatum, sphaigne colonisatrice, qui forme de grands tapis s'avancant dans le canal, en bordure de la pinède.
- Orosera rotundifolia, Andromeda polifolia, Oxycoccus quadripetalus, qui se trouvent en extrême bordure de la tourbière, par suite du décentrement de la pinède .
- Mylia anomala, hépatique peu fréquente des Oxycocco-Sphagnetea.
- Carex rostrata, présent en grande quantité dans le canal et le groupement à Betula. Ce canal est artificiel, mais sans grands effets!
- Calliergon cordifolium, espèce de plaine, rare à cette altitude (GILLET, comm. orale).

b) Hydrologie

Le niveau de la nappe phréatique et sa qualité expliquent pour une bonne part la répartition des groupements végétaux aux Pontins, ce qui n'est pas toujours le cas à la Vallée de Joux.

La nappe présente, sur le transect, 3 secteurs distincts:

- de 0 à 15 m, une nappe peu profonde, subhorizontale, à conductivité très faible jusqu'à 12 m, en augmentation de 12 à 15 m. Il s'agit d'une nappe acide, typique de la haute tourbière.
- de 15 à 24 m, une nappe devenant profonde, à pente bien marquée (même sans l'échelle déformante!), avec une conductivité en hausse constante. Nous avons affaire ici à un mélange de 2 eaux différentes:
 - + celle du haut marais, retenue par capillarité dans la tourbe
 - + celle provenant de la pente boisée, formant une nappe plus profonde, et qui est peu retenue dans les couches superficielles.
- de 25 à 33 m, une nappe profonde (environ 1 m), épousant la faible pente du terrain, et présentant une forte conductivité. Il s'agit de la nappe résultant, en bas de pente, de l'accumulation des eaux infiltrées dans la pente boisée.

On remarque donc:

- que la plupart des eaux calcaires de la hêtraie se joignent à celle de la tourbière en profondeur, après un parcours souterrain.
- que le mélange des eaux se fait au niveau du groupement à Caltha et de la pessière à bouleau.

- que la nappe de la haute-tourbière, au niveau de la pinède et la prairie à Carex fusca, n'est pas du tout influencée par l'eau calcaire, du moins en surface.
- que le canal ne récolte pas l'eau calcaire de la pente. Son creusement n'a apparemment pas modifié le réseau hydrographique naturel.

c) Pédologie

Acidité

Cinq zones apparaissent sur la figure:

- 1) la haute-tourbière (0-6 m), à pH très bas
- 2) une vaste zone intermédiaire (6-19 m), montrant une augmentation régulière du pH de gauche à droite, à l'exception de la surface de la peissière, plus acide
- 3) une zone à pH peu acides, correspondant au groupement à Caltha (19-21m)
- 4) une zone à pH extrêmement acides entre 0 et 50 cm de profondeur (21-27 m), et comprenant la peissière à Blechnum
- 5) une zone à pH neutro-alcalins sur toute la profondeur, correspondant au groupement à Chaerophyllum (27-33 m)

Calcium

Le calcium est présent en faible quantité de 0 à 12 m et de 21 à 27 m, en forte quantité dans la partie centrale, où se mélangent les eaux acides et alcalines. Il n'est pas corrélé au pH entre 17 et 22 m, bien qu'il soit amené par l'eau, à cause de la présence d'argile pauvre en Ca, mais riche en autres cations. Le Ca amené par l'eau n'est pas absorbé par les argiles formant le bourrelet, sur lesquelles passe la nappe, mais il se répand dans les parties plus organiques, situées entre 8 et 17 m.

La peissière à Blechnum en est très pauvre dans les limons lessivés, un peu plus riche en surface.

Autres éléments

- Très fortes teneurs en Mg, K et Na éch. en surface
- très fortes teneurs en Mg et K mob. dans les zones minérales, très faibles dans la tourbe
- fer et aluminium en quantités très importantes dans tous les horizons minéraux, ainsi que sur l'ensemble du groupement à Caltha
- Mn mob. en quantités très importantes dans tous les groupements et à toutes les profondeurs de 16 à 30 m, en quantités très faibles de 0 à 12 m. Cet élément montre donc une distribution très originale, indépendante de l'acidité, de la teneur en matière organique et du régime de la nappe phréatique. Il est présent par contre sous tous les sols en contact avec la peissière. On peut éventuellement l'expliquer comme suit:

- + en profondeur, influence prépondérante des argiles et des limons
- + en surface, immobilisation du Mn, qui peut précipiter en milieu bien aéré (LEMEE, 1978), et participer au cycle superficiel. Il peut d'ailleurs atteindre des concentrations non négligeables dans les litières (GUILLET et SOUCHIER, in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979). C'est ce que nous observons ici, bien que, selon VEDY (1973), il soit rapidement éliminé des humus bruts (mors)
- l'azote total et ammoniacal et le phosphore montrent un minimum dans les horizons minéraux et un maximum au niveau du groupement à Betula, en surface.
- les nitrates ont leurs plus fortes concentrations dans la tourbière et leurs plus faibles dans les horizons minéraux et à l'arrivée de la nappe calcaire. Nous voyons trois raisons à ceci:
 - + la pauvreté générale des sols forestiers en nitrates (HERBERT in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979).
 - + le pouvoir tampon exercé par le groupement à Chaerophyllum, à forte productivité et enracinement profond, qui doit capter une partie non négligeable des nitrates contenus dans l'eau venant de la forêt.
 - + la forte teneur en $\text{NO}_3\text{-N}$ du haut-marais est surestimée en ramenant les quantités au poids du sol.
- le rapport C/N est le plus élevé dans la tourbière et dans l'humus brut du Sphagno-Piceetum à Blechnum, alors qu'il est moyen dans les sols où se fait le mélange des eaux, signe d'une meilleure minéralisation.
- La densité apparente est en général très faible, à l'exception des deux zones minérales.

d) Discussion

La zone à pH élevé (19-21 m) comprend les sols influencés par l'eau calcaire de la pente, qui remonte à cet endroit et en élève le pH. Profonde jusque là, la nappe calcaire bute sur un bourrelet d'argile imperméable, situé entre 17 et 21 m; celui-ci l'empêche de continuer sa route subhorizontalement et la force à remonter. Elle est attirée également par la capillarité du sol tourbeux du Sphagno-Piceetum betuletosum.

Avant de toucher à cette argile imperméable, cette eau calcaire a donc passé sous la peSSIÈRE à Blechnum (cf. niveau moyen de la nappe), qui en est totalement isolée.

Une première observation topographique pouvait laisser croire à une influence directe de la pente voisine sur la peSSIÈRE. Ce n'est donc pas le cas. Les niveaux d'enracinement (p.171) le confirment, en montrant que les plantes de la forêt d'épicéas sont enracinées exclusivement

dans l'humus brut superficiel. Le sol n'est alimenté que par l'eau de pluie, ce qui provoque un lessivage intense des limons sous-jacents. L'humus brut de la surface suffit à retenir assez d'eau, sous forme de petite nappe superficielle temporaire, pour nourrir la végétation, en particulier les sphaignes.

Il est frappant de constater que seuls le pH, le calcium, et, comme on le verra plus loin, la température, ont une distribution qui confirme les hypothèses amenées par l'observation des nappes et des profils. Les autres éléments ne sont pas "touchés" par cette situation et se comportent de manière identique dans les autres transects, où les contacts sont bien différents.

Nous attribuons ceci à plusieurs raisons:

- Ce transect est le seul où de l'eau calcaire arrive dans la tourbière, qui est en position topographique inférieure.
- Des facteurs comme la composition minéralogique des argiles et limons ou la gleyification influencent plus fortement les autres éléments que la présence ou l'absence d'eau calcaire.

Il est par ailleurs intéressant de superposer les valeurs d'acidité avec celles de la température moyenne des sols (fig. 36 et 38).

Dans la zone où les eaux se rencontrent (14-22 m) les courbes respectives se superposent très bien. On observe une baisse extrême de la température moyenne en profondeur, où les pH sont les plus élevés. Ces températures sont dues à l'arrivée de l'eau calcaire de la pente, qui peut être très froide même en été après un parcours souterrain de plusieurs dizaines de mètres au flanc nord d'une pente boisée.

L'ensemble des relations au niveau de ce contact tourbière acide - hêtraie-sapinière est résumé à la fig. 39.

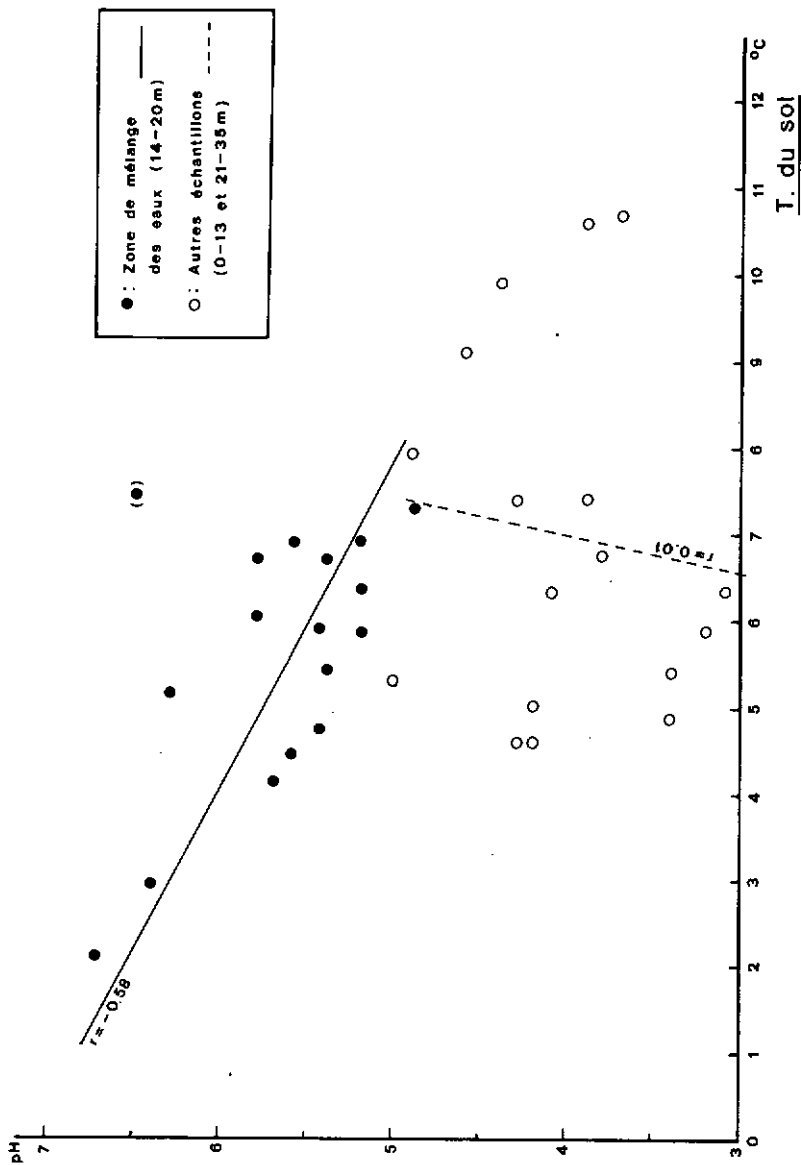


Fig. 38 Relation entre l'acidité et la température moyenne du sol aux Pontins

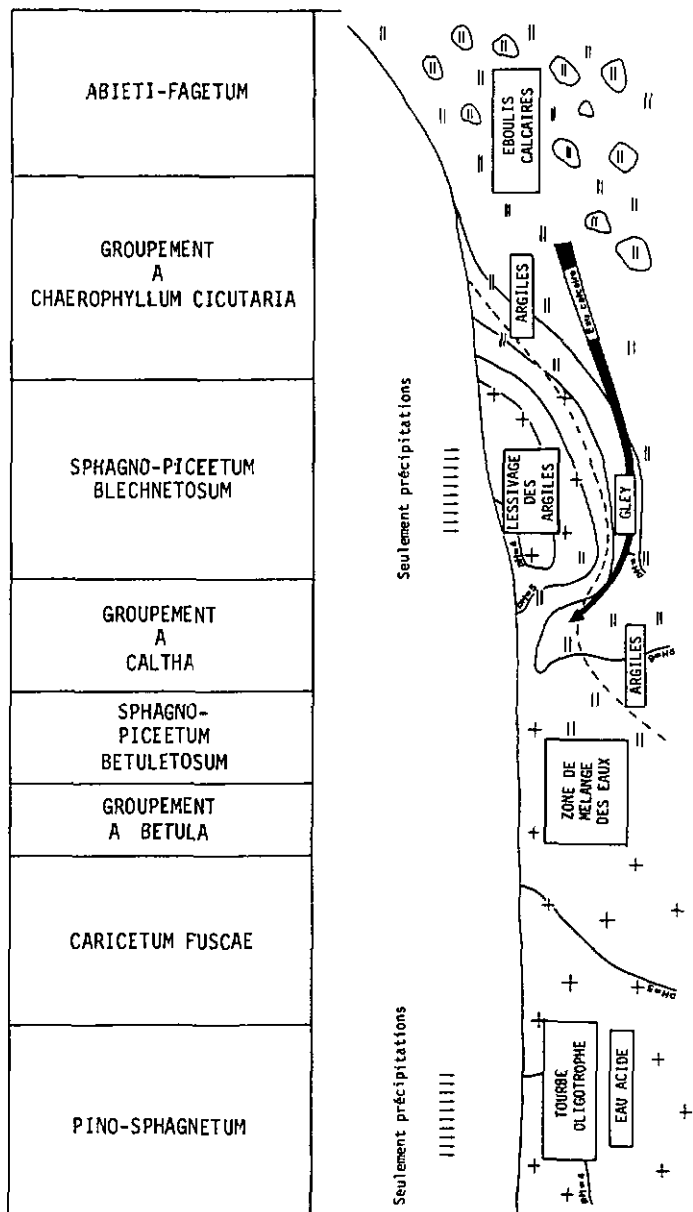


Fig. 39 Ensemble des relations entre la tourbière acide et la hêtraie-sapinière sur calcaire aux Pontins

TRANSECT	SITUATION	CONTACT	SOL	ORIGINALITE	ETUDES PARTICULIERES
A	NW Burtignière	Sphagno-Piceetum ↓ Caricetum fuscae ↓ Filipenduletum	Répartition classique des pH Décarbonatation de la marne	Espèces de la haute-tourbière dans les marais ANAFAC représentée	Productivité Influence de la fauche Composition minérale des plantes
B	NW Burtignière	Sphagno-Piceetum ↓ Caricetum fuscae ↓ Filipenduletum	idem	idem, sans ANAFAC	Productivité Variations saisonnières Phénologie Microclimat Enracinement
C	NW Burtignière	Sphagno-Piceetum ↓ Grpt à Caltha ↓ Filipenduletum	Changement brutal des conditions édaphiques Pas de décarbonatation de la marne	Contact brutal entre tourbière et bas-marais Présence du Caricetum davallianae Espèces calcicoles	Productivité Phénologie Microclimat
D	NW Burtignière	Pino-Sphagnetum ↓ Caricetum fuscae ↓ Filipenduletum	Profils très changeants avec la profondeur pH bien lié à la matière organique	Grpts acidophiles sur tourbe très mince Présence du Caricetum davallianae	
E	NE Burtignière	Pino-Sphagnetum ↓ Caricetum fuscae ↓ Caricetum gracillia	Bourrelet de marne très typique	"Pinède" du haut-marais très décentrée Zonation assez complète de la végétation	Composition minérale des plantes
F	NE Burtignière	Sphagno-Piceetum ↓ Caricetum fuscae ↓ Caricetum gracillia	Limite nette de la tourbe oligotrophe Belle distribution du pH, du Fe, du Mn et de l'azote	Zonation "classique" complète de la végétation ANAFAC représentée	
G	Praz Rodet	Landé à Calluna boisée de pins ↓ Caricetum fuscae ↓ Caricetum gracillia	Jeunes sols de tourbière acide, montrant un passage entre haut-marais et bas-marais	Dynamique d'établissement d'une jeune tourbière, sur un ancien méandre	Composition minérale des plantes Température des sols
H	Praz Rodet	Pino-Sphagnetum ↓ Caricetum fuscae ↓ Caricetum gracillia	Sols typiques du haut-marais: bien stratifiés, pauvres en éléments, très acides	Bord typique d'une ancienne tourbière, relativement sec, avec espèces des Vaccinio-Piceetea Mise en évidence d'un ancien mur de tourbe	Composition minérale des plantes Température des sols
I	Les Pontins	Pino-Sphagnetum ↓ Grpt à Caltha ↓ Sphagno-Piceetum ↓ Grpt à Chaerophyllum	Sol à gradient élevé le long du transect Présence d'un podsol sur gley Rôle évident de la nappe dans le déterminisme de la végétation	Contact naturel remarquable entre une hêtre-sapinière sur calcaire et la tourbière acide sous-jacente Présence d'espèces rares ANAFAC représentée	Température des sols Productivité

Tabl. 7 Caractères principaux des transects

8. P E D O L O G I E

=====

8.1. TYPES DE SOLS MIS EN EVIDENCE PAR LA DESCRIPTION CLASSIQUE

8.1.1. Introduction

a) Généralités

Les transects étudiés présentent une végétation très variée: on passe dans certains cas du Pino-Sphagnetum au Caricetum gracilis en 8 m seulement, et avec 4 groupements intermédiaires (transect E p. ex.!). Les sols n'échappent pas à cette règle, et le nombre de types pédologiques rencontrés est également très important.

Ce grand nombre de profils mis en évidence pose un problème de nomenclature. Il s'agit souvent de types de sols intermédiaires, que nous tenterons de comparer à des profils typiques, bien caractérisés. La nomenclature utilisée sera donc en partie approximative, puisque les ouvrages consultés ne permettent pas une classification très détaillée. Cet inconvénient sera compensé par la mention de quelques caractères importants de différenciation.

Les ouvrages consultés sont les suivants: RICHARD (1961), OUCHAUFOUR (1976, 1977), POCHON (1978). Une discussion générale sur les sols sera effectuée plus loin, après la présentation des résultats de l'écologie végétale (cf. p.217).

b) Groupements végétaux et types de sols

Avant de présenter les sols correspondant aux groupements végétaux étudiés, il est nécessaire de faire quelques remarques intéressant l'ensemble des profils et des relevés.

- Remarques générales

- 1) Tous les profils présentent un caractère plus ou moins marqué d'hydromorphie. Celle-ci est très variable, pour diverses raisons: topographie, chimie de l'eau, et surtout, hauteur et variation de la nappe.
- 2) La grande majorité des sols ont des horizons supérieurs organiques, souvent tourbeux. Cette partie organique du profil peut être très épaisse (groupement du haut-marais) ou très mince (groupement à Viola palustris). On verra qu'elle joue un rôle important pour l'établissement des communautés végétales, en isolant les couches superficielles des horizons profonds, plus minéraux et moins acides.
- 3) L'enracinement est souvent superficiel, sauf dans les groupements à hautes herbes.

4) Sept groupements végétaux ne croissent que sur un seul type de sol. Tous les autres colonisent plusieurs types de sols, et se satisfont de profils assez différents.

5) Puisque la dynamique du sol varie en fonction de la végétation (DUCHAUFOR, 1968), d'éventuels effets en retour de celle-ci sur le sol seront peut-être décelables.

- Remarques sur la présentation des profils

La diversité des profils étant très grande, nous avons été amené à ne présenter ici que les plus caractéristiques d'entre eux, et concernant les groupements végétaux les plus fréquents. Les autres seront résumés dans le tabl. 8 ; le tabl. 9 quant à lui montre les diverses correspondances entre groupements végétaux et types de sols. Le profil-type du haut-marais (Pino-Sphagnetum) et le profil-type du bas-marais (Aconito-Filipenduletum) seront discutés en détail, car ils serviront de points de comparaison pour les autres.

Douze types descriptifs ont été reconnus, dont la nomenclature est la suivante:

- a. sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe épaisse
- b. sol hydromorphe organique sur tourbe oligotrophe
- c. sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe mince sur gley humifère.
- d. sol hydromorphe à gley humifère, à tourbe oligotrophe en surface
- e. sol brun acide humifère sur gley profond
- f. sol podzolique à mor sur gley
- g. gley réduit à anmoor tourbeux
- h. sol hydromorphe organique à tourbe oligo-mésotrophe sur gley
- i. sol hydromorphe organique à tourbe mésotrophe
- j. sol hydromorphe organique à tourbe eutrophe
- k. sol hydromorphe à gley humifère
- l. sol hydromorphe à pseudogley

La classification utilisée est celle de DUCHAUFOR (1977), qui a été détaillée pour les sols hydromorphes organiques.

- Quelques remarques:

- le type a est formé d'une tourbe oligotrophe épaisse (> 1 m), fibreuse et très peu minéralisée sur toute la profondeur.
- le type b est lui aussi formé d'une tourbe oligotrophe épaisse (> 1 m), mais celle-ci a subi une minéralisation marquée en surface, et présente une tendance vers un mor.
- les types c et d se différencient uniquement par l'épaisseur

Group.	Sor.	Prof. ical	pH	Eau (l)	N.O. (%)	Éléments échangeables (mg./100g.)					Éléments mobilisables (mg./100g.)							P tot. (%)	N tot. (%)	C/N	
						Ca	Mg	K	Na	S	Bastiques				Acides						
											Ca	Mg	K	Na	S	Fe	Al				B
1	A	8	4,1	84	91,6	11,6	1,8	0,7	0,4	14,5	26,4	2,1	2,4	1,4	33,3	7,8	37,0	44,8	0,11	1,93	26,8
	B	24	4,1	85	89,2	16,0	0,9	0,3	0,2	17,5	31,4	1,4	2,4	1,7	36,9	7,5	44,1	51,8	0,09	1,93	29,8
	C	42	4,7	81	79,7	23,7	1,1	0,1	0,2	25,1	41,3	2,6	3,4	1,6	48,9	9,4	38,8	48,2	0,07	1,92	22,1
	D	64	5,1	84	70,3	22,6	1,1	0,2	0,2	24,1	55,3	2,7	4,6	1,7	64,3	10,8	59,1	69,8	0,07	1,68	23,7
2	A	8	4,3	80	80,8	21,1	1,9	1,2	0,2	24,4	18,8	3,7	4,5	1,3	48,3	23,4	52,4	75,8	0,12	1,71	25,8
	B	26	4,2	80	77,3	15,1	1,3	0,1	0,2	16,9	29,2	3,2	4,4	1,3	38,2	15,0	57,7	73,5	0,10	1,65	30,6
	C	40	4,6	66	54,7	17,1	0,9	0,2	0,1	18,3	13,7	7,1	2,0	1,5	49,1	18,1	120,9	159,2	0,06	1,26	70,0
	D	61	5,1	58	39,8	30,5	0,7	0,2	0,1	11,5	60,8	13,0	12,2	1,7	88,2	57,3	182,0	239,3	0,08	0,82	20,6
3	A	10	4,4	85	90,7	17,1	1,5	0,7	0,1	19,6	43,0	1,6	2,7	1,5	48,8	17,0	74,9	36,9	0,14	2,22	20,1
	B	28	5,1	86	92,4	25,2	1,1	0,4	0,2	26,9	58,2	1,7	2,0	1,2	62,6	9,1	71,9	31,2	0,11	2,30	21,1
	C	51	5,3	85	80,1	33,4	1,0	0,2	0,2	34,8	75,4	3,6	3,9	1,5	84,4	18,5	57,4	75,9	0,10	1,90	23,9
	D	69	5,6	87	85,4	31,8	0,6	0,2	0,1	17,7	132,8	11,9	5,7	1,6	132,0	43,1	150,8	193,9	0,08	2,28	19,5
4	A	9	4,4	85	91,0	37,9	1,0	0,6	0,2	14,8	30,7	1,7	2,6	1,5	36,5	17,6	44,9	67,5	0,11	2,91	29,9
	B	27	4,9	85	89,6	39,2	0,7	0,2	0,2	20,3	54,1	2,1	2,3	1,4	59,9	20,2	68,5	88,7	0,10	2,09	23,0
	C	44	5,7	83	79,1	34,0	1,0	0,1	0,2	35,3	82,3	10,4	4,8	1,3	98,7	15,9	169,2	205,1	0,06	1,79	13,1
	D	66	6,1	64	22,2	18,6	0,7	0,1	0,1	19,5	41,7	31,4	12,2	2,4	87,7	73,9	434,6	488,5	0,09	0,77	15,7
5	A	9	5,1	86	85,2	23,6	1,5	0,5	0,5	26,1	50,9	3,2	3,6	1,3	59,1	24,6	50,7	75,3	0,14	2,27	20,7
	B	27	5,7	82	71,8	31,2	1,1	0,7	0,2	32,2	72,2	4,1	4,9	1,5	82,7	22,7	76,1	96,8	0,10	1,84	19,8
	C	47	6,2	74	50,1	33,7	1,0	0,1	0,2	35,0	72,4	17,2	7,9	2,0	94,5	36,3	151,6	182,9	0,09	1,73	19,6
	D	68	6,5	68	45,0	29,5	1,0	0,1	0,1	30,7	91,4	20,7	10,4	2,1	124,6	54,7	211,8	266,0	0,09	1,04	24,3
6	A	8	5,1	78	77,7	16,3	1,3	1,3	0,5	19,4	13,7	8,4	8,8	2,3	53,7	34,6	134,5	149,1	0,17	1,95	21,8
	B	24	5,5	75	55,2	19,6	0,7	0,2	0,2	20,7	48,0	9,9	8,4	2,1	68,4	38,9	139,1	178,2	0,13	1,77	16,1
	C	42	6,3	75	52,7	22,3	0,8	0,2	0,1	33,3	70,6	9,2	8,9	2,0	98,7	20,2	99,1	127,5	0,09	1,31	20,9
	D	62	6,6	78	33,2	28,8	0,8	0,1	0,1	39,0	88,4	12,7	6,6	1,8	109,0	54,4	151,0	205,4	0,08	1,02	25,9
7	A	13	5,9	73	42,2	25,1	0,2	0,4	0,2	26,4	68,1	4,5	9,9	2,2	84,7	45,3	136,3	161,6	0,27	1,63	14,2
	B	32	6,1	72	43,2	25,3	0,6	0,2	0,1	26,4	63,0	5,7	10,2	2,1	81,0	33,7	142,2	180,9	0,22	1,23	17,4
	C	49	6,6	65	34,7	30,6	0,9	0,2	0,1	31,7	69,9	4,4	7,2	1,6	81,1	10,4	52,7	63,1	0,10	1,48	21,8
	D	64	6,5	68	35,5	34,1	0,8	0,2	0,1	25,2	61,9	3,0	7,6	1,6	74,3	7,3	33,0	40,5	0,11	1,36	21,9
8	A	11	6,4	72	35,3	28,7	0,9	0,3	0,2	30,3	64,1	23,2	13,6	2,3	103,2	51,0	306,3	357,5	0,15	1,40	13,4
	B	29	6,2	74	45,5	26,8	1,0	0,2	0,2	30,2	63,5	16,9	11,0	2,0	93,4	42,4	142,0	184,4	0,12	1,27	15,4
	C	48	6,6	74	51,6	35,7	1,2	0,3	0,2	37,2	98,3	19,3	8,9	1,7	128,2	40,0	203,5	252,5	0,13	1,47	18,7
	D	71	6,6	74	54,9	43,2	1,6	0,1	0,2	45,3	113,4	16,5	7,5	1,4	138,8	51,0	175,2	228,2	0,09	1,31	20,2
9	A	2	6,5	65	17,8	20,5	0,9	0,4	0,1	29,9	89,8	6,7	10,5	1,5	109,5	57,9	232,3	290,7	0,14	1,48	13,3
	B	20	6,8	57	28,3	44,1	0,6	0,2	0,1	49,1	85,8	6,5	12,1	2,8	107,7	58,9	228,3	287,7	0,12	1,11	12,8
	C	35	7,3	52	27,6	29,0	0,9	0,3	0,1	31,2	81,4	7,1	12,6	2,4	105,5	93,1	225,8	318,9	0,12	0,86	13,5
	D	51	7,7	36	5,5	29,7	0,5	0,1	0,1	30,4	119,0	14,2	9,2	2,0	144,4	34,8	131,7	166,5	0,08	0,70	10,3
10	A	9	5,6	64	43,2	31,4	1,4	0,8	0,2	33,8	84,5	12,1	9,8	2,0	108,4	45,7	163,2	208,9	0,15	1,24	17,7
	B	26	6,6	60	30,9	27,6	0,8	0,2	0,1	28,7	57,9	14,9	10,9	2,8	86,5	91,6	236,7	326,3	0,09	0,78	25,2
	C	44	6,9	58	23,1	35,6	0,9	0,1	0,1	36,7	65,8	8,1	11,2	2,4	87,5	32,9	103,0	135,9	0,10	1,03	21,0
	D	68	6,7	38	8,2	9,8	0,3	0,1	0,1	10,1	14,3	17,6	15,4	3,0	50,3	83,1	306,3	389,4	0,05	0,32	nd
11	A	11	6,6	38	7,6	11,6	0,4	0,1	0,1	12,1	25,0	14,6	15,0	1,9	56,5	72,0	242,0	414,0	0,07	0,79	23,7
	B	25	7,2	33	1,0	7,3	0,2	0,1	0,1	7,5	10,6	11,8	16,7	1,8	40,4	57,3	238,5	795,9	0,05	0,60	8,9
	C	46	7,2	30	0,1	5,9	0,7	0,1	0,1	6,2	10,1	18,2	22,8	2,1	53,2	88,6	296,1	384,7	0,06	0,04	nd
	D	71	7,5	26	0,3	11,4	0,3	0,1	0,1	11,8	25,7	31,9	43,9	2,6	104,1	111,2	363,0	474,0	0,07	0,06	2,7
12	A	10	5,6	91	90,0	46,6	1,9	0,3	0,3	49,1	31,9	3,0	2,7	1,1	78,7	12,0	24,8	46,8	0,14	2,28	20,5
	B	30	4,9	88	83,8	29,7	1,2	0,2	0,2	33,0	50,6	3,7	2,7	0,8	57,3	15,7	56,8	72,5	0,07	1,62	26,7
	C	50	5,4	89	77,5	36,4	1,2	0,2	0,2	37,6	50,7	4,7	3,8	0,5	59,7	18,1	84,7	102,8	0,06	1,78	21,6
	D	70	5,4	89	77,5	46,6	1,6	0,2	0,1	46,3	65,9	9,2	6,5	0,8	82,4	25,5	149,8	175,3	0,08	1,62	24,9

GROUPEMENTS

- 1: Pino-Sphagnetum
- 2: Sphagno-Piceetum (betuletetum + blechetetum)
- 3: Lande + Calluna vulgaris
- 4: Durlet + Molinia caerulea
- 5: Prairie à Carex fusca
- 6: Groupement à Viola palustris
- 7: Aconito-Philipenduletum
- 8: Caricetum gracilla
- 9: Caricetum davallianse
- 10: Groupement à Calcha palustris
- 11: Groupement à Chaerophyllum cicutaria
- 12: Groupement à Betula pubescens

t: élément présent à l'état de traces nd: valeur non déterminée

A: horizon de surface C: horizon profond I
 B: horizon sous-jacent D: horizon profond II

Tabl. 8 Caractères importants des sols des divers groupements végétaux

	Pinus	Picea, betuletosum	Picea, blechnetosum	Calluna	Molinia	Carex fusca	Viola palustris	Comarum	Filipendula	C. gracilis	C. davalliana	Caltha	Chaerophyllum	Betula
a. Tourbe oligotrophe épaisse	6	--	--	--	--	1	--	--	--	--	--	--	--	1
b. Sol organique sur tourbe olig.	--	3	--	3	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
c. Tourbe olig. mince sur gley	--	--	--	4	3	2	--	--	--	--	--	--	--	--
d. Gley à tourbe en surface	3	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
e. Sol brun acide	--	2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
f. Sol podzolique à mor sur gley	--	--	2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
g. Gley réduit à anmoor	--	--	--	--	--	4	--	--	--	--	--	3	--	--
h. Tourbe oligo-mésotrophe	--	--	--	--	--	--	2	--	--	--	--	--	--	--
i. Tourbe mésotrophe	--	2	--	--	--	--	2	2	--	--	--	--	--	--
j. Tourbe eutrophe	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2	--	--	--	--
k. Gley humifère à hydromull	--	--	--	--	--	--	--	--	4	2	2	--	--	--
l. Pseudogley	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1	--

Remarque: Pour la nomenclature exacte des groupements, voir le texte.

Tabl. 9 Correspondances entre les groupements végétaux et les types de sols

de la tourbe, fixée arbitrairement. Epaisse de plus de 50 cm dans le type c, elle est épaisse de moins de 50 cm dans le type d; c'est alors le caractère "gley" qui a été jugé primordial pour la nomenclature.

8.1.2. Description des profils

Pino-Sphagnetum

La pinède colonise deux types de sols, tous deux tourbeux et très acides en surface. Le premier présente une couche de tourbe supérieure à 1 m d'épaisseur, alors que dans le deuxième cette tourbe est épaisse de 40 à 60 cm seulement.

Type I: couche de tourbe très épaisse (fig. 40 et tabl. 10)

Relevé utilisé pour la description: H 000
Autres relevés: E 000 H 130
H-010 I 020
H 070

Niveau de la nappe phréatique: maximal: - 15 cm
moyen: - 33 cm
minimal: - 45 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe épaisse (type descriptif a)

Discussion du profil

Ce type de sol est celui du haut-marais bombé, dont plusieurs descriptions plus ou moins détaillées ont déjà été données (CHASTAIN, 1952, RICHARD, 1961, YERLY, 1970, GAIFFE, 1978).

Constituant typique du centre de la tourbière haute évoluée, nous le rencontrerons sur 3 de nos transects (particulièrement à Praz Rodet, transect H). Ce sol est très acide et extrêmement pauvre en éléments minéraux. La forte épaisseur de tourbe oligotrophe isole la végétation du substrat, et ce n'est que dans quelques cas (H 070, H 130) que l'influence de la marne se fait sentir en profondeur.

Teneur en eau

La teneur en eau étant bien corrélée avec le taux de matière organique (p. 136), elle est par conséquent extrêmement importante dans tous les horizons du profil, où elle dépasse souvent 90 % du poids frais. La faible teneur en eau du point E 000, en surface, suite au dessèchement de la tourbe en surface en été, est responsable d'une certaine surévaluation des éléments chimiques en cet endroit. (Rapportés au poids sec). Un rapport au volume du sol, comme cela a parfois été effectué (p. 114) tempère quelque peu ces valeurs, sans changer toutefois les conclusions.

Hor.	Prof. (cm)	pH	Eau (%)	M.o. (%)	Eléments échangeables (még./100g)					Eléments mobilisables (még./100g)								Azote total (%)	C/N				
					Basiques					Acides				Basiques						Acides			
					Ca	Mg	K	Na	S	Ca	Mg	K	Na	S	Ca	Mg	K			Na	S	Al	S
<u>SOL HYDROMORPHE ORGANIQUE A TOURBE OLIGOTROPHE EPAISSE (fig. 40)</u>																							
Profil: H 100																							
<u>Groupe ment végétal: Pino-mugo-Sphagnetum</u>																							
(L) ¹	0-17	3,8	83,8	87,2	6,7	1,5	0,3	0,4	8,9	13,2	1,8	1,6	1,2	17,8	11,0	49,3	60,3	1,40	32,4				
T2	17-34	3,9	90,7	97,5	8,3	1,2	0,1	0,4	10,0	14,8	1,4	0,8	1,0	18,0	4,5	8,2	12,7	nd	nd				
T3a	34-60	4,1	91,2	98,2	13,7	1,2	0,1	0,5	15,5	19,7	2,1	2,8	1,7	26,3	8,4	48,6	57,0	2,28	21,7				
T3b	60-90	4,2	89,2	98,0	8,5	0,6	0,2	0,4	9,7	16,1	0,6	0,3	1,4	18,4	1,2	5,8	7,0	1,12	45,5				
<u>SOL HYDROMORPHE ORGANIQUE SUR TOURBE OLIGOTROPHE (fig. 41)</u>																							
Profil: F 000																							
<u>Groupe ment végétal: Sphagno-Piceetum betuletosum</u>																							
LA _h	0-15	4,0	82,0	nd	15,0	1,6	0,9	0,2	17,7	26,1	4,2	3,8	1,6	35,7	22,4	76,3	98,7	2,32	22,5				
A _h	15-28	4,2	85,4	96,8	14,1	1,0	0,2	0,2	15,5	38,1	2,0	2,3	2,4	44,8	19,4	65,4	84,8	2,80	18,0				
T1	28-50	4,5	89,3	95,7	21,4	nd	nd	nd	21,4	59,9	1,3	0,8	1,2	63,2	20,5	28,4	48,9	2,68	18,6				
T2	50-72	5,1	88,6	93,8	20,4	0,9	0,4	0,2	21,9	86,8	1,1	0,9	1,4	90,2	20,3	27,1	47,4	2,36	20,7				

Tabl. 10 Analyse des sols du Pino-Sphagnetum et du Sphagno-Piceetum betuletosum (types descriptifs a et b)

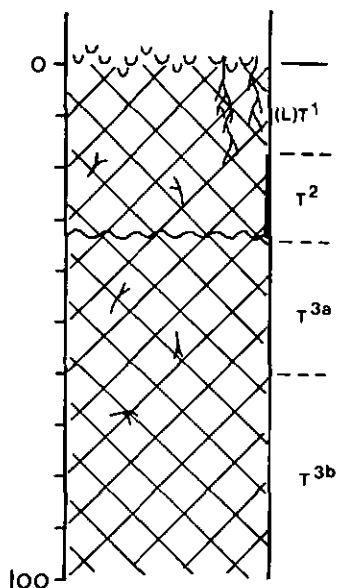


Fig. 40 Profil de sol du Pino-Sphagnetum

pH	Description
3,8	0-17: tourbe noire assez lâche avec racines. Peu de fibres; assez bien décomposé. Couleur: 2,5YR2/4 Mat. org.: 87,2 % Ca mob.: 13,2 mēq.
3,9	17-34: Tourbe noire plus fibreuse. Beaucoup de restes (gainés d'E-riophorum). Compact. Couleur: 2,5YR2/2 Mat. org.: 97,5 % Ca mob.: 14,8 mēq.
4,1	34-60: Tourbe fibreuse assez lâche. Brun-noir. Restes de gainés, branchettes. Couleur: 5YR2/2 Mat. org.: 95,2 % Ca mob.: 19,7 mēq.
4,2	60-90: Tourbe fibreuse lâche, brun-roux. Beaucoup de fibres très fines. Couleur: 10R2/2 Mat. org.: 98,0 % Ca mob.: 16,1 mēq.

Nappe phréatique

- Variations

La nappe phréatique est située à un niveau moyen de 22 cm de profondeur, pour l'ensemble des profils, avec des variations entre 2 et 54 cm, qui sont parmi les plus faibles mesurées. La "courbe de durée permanente" (p. 61) montre d'ailleurs que les valeurs basses ne sont atteintes qu'exceptionnellement. Le niveau moyen de la nappe correspond sensiblement à la limite inférieure de l'enracinement.

- Conductivité

Elle est toujours très faible, et ne dépasse pas 44 μ hos. Expriment en quelque sorte la charge en cations (BURGER, 1959), en milieu non carbonaté, elle est très bien corrélée à la somme des cations majeurs. (fig.34b)

Teneur en matière organique

Ce type de sol est le plus organique rencontré. Le taux de matière organique est toujours supérieur à 85 %, avec les deux exceptions du transect H, en profondeur. Cette forte teneur en matière organique va conditionner bon nombre des phénomènes bio-physico-chimiques du profil.

Densité apparente

Le taux élevé de matière organique induit une densité apparente très faible, accentuée par la mauvaise décomposition des déchets végétaux, qui ne se tassent pas. Les vides occupent un volume important, d'où une porosité souvent élevée, malgré l'aspect "compact" des fibres entrelacées. Cela favorise la circulation de l'eau et l'entraînement des ions, tout en n'empêchant pas la présence de petits interstices capillaires permettant la remontée des éléments.

Acidité

A l'exception d'un seul endroit (E 000), l'acidité est très forte en surface et décroît avec la profondeur. Le transect H montre cette gradation du pH de manière très nette. CHASTAIN (1952) écrit que la présence du pin est la cause principale de l'acidité du haut-marais.

Nous pensons plutôt qu'elle est une cause qui accentue une acidité existant déjà, avant l'apparition du pin, par suite de la lixiviation des ions par l'eau de pluie et la non-neutralisation des acides humiques et fulviques par manque de bases.

Éléments mobilisables

Loin de s'accumuler régulièrement au cours des siècles, lors de la formation de la tourbe, ces éléments subissent des mouvements importants, dus principalement à l'action de la nappe phréatique (DAMMAN, 1978). Le même auteur a montré que les éléments minéraux ont, en forêt de pins (ici Pinus sylvestris), leur plus forte concentration dans les 5 premiers cm du sol, puis décroissent avec la profondeur. Seul Mg et Na restent constants sur les 30 cm supérieurs.

Les résultats obtenus aux Pontins et à la Vallée de Joux, sur 80 à 100 cm de profondeur, amènent les commentaires suivants:

Nous avons aussi observé que plusieurs éléments montrent une concentration plus élevée en surface, et diminuent régulièrement avec la profondeur. C'est le cas assez nettement de Mg, K, Fe, Mn, $\text{NH}_4\text{-N}$, un peu moins de Na et $\text{NO}_3\text{-N}$. Le calcium est régulier sur toute la profondeur, sans accumulation en surface. Il est éliminé rapidement du profil, sans que la raison en soit claire (DAMMAN, 1978). Il n'est en tous cas pas lié à des carbonates, la réaction à HCl étant toujours nulle.

Le Fe est évacué du profil de 2 manières:

- a) par dissolution chimique
- b) par chélation du Fe III, plus facile que celle du Fe II, après oxydation de celui-ci par les micro-organismes (BOUYER et al. (1978).

L'aluminium, en milieu très acide, est mobilisé sous forme de complexes organo-métalliques, et entraîné vers le bas. Il précipite ensuite au contact des horizons minéraux et s'y accumule (OUCHAUFOUR, 1977). MENUT (1974) envisage même une podzolisation de la tourbe acide (voir discussion à ce sujet p. 214). Les tourbes acides de nos transects sont en effet très pauvres en Al, même en profondeur (horizon d'accumulation plus bas que

1 m). L'azote total est présent en quantité relativement importante (1 à 2,5 %), avec une distribution verticale variable. Le phosphore est constant sur le profil, en teneur assez faible.

Pour la végétation, les éléments minéraux sont disponibles surtout en surface, au niveau du tapis de Sphaignes vivantes et dans la zone principale d'enracinement. Dans certains cas, en effet, les racines des plantes supérieures prennent leur nourriture sous la couche très superficielle de Sphaignes, et semblent "happer" au passage les éléments lixiviés depuis l'extrême surface.

La richesse relative en éléments du tapis de Sphaignes a déjà été observée par CLYMO (1963), BREHM (1968) et DAMMAN (1978). Loin d'être représentatives de la pauvreté du milieu, les Sphaignes semblent au contraire être le réservoir nutritif principal de la haute tourbière. Il est vrai que leur teneur totale en éléments est faible, comparée à celle des plantes supérieures (p.146), mais leur biomasse est importante.

Eléments échangeables

Contrairement aux éléments totaux, les éléments échangeables ne montrent pas tous leurs concentrations les plus faibles dans la tourbe oligotrophe, relativement aux autres profils. PUUSTIARVI (1959) et CLYMO (1963) ont montré que la capacité d'échange des Sphaignes est de 3 à 7 fois plus élevée que celle des racines des plantes supérieures vivant dans les mêmes endroits, et de 0,8 à 2 fois plus élevée que celle d'autres mousses acidophiles. STUART CHAPIN III et al. (1979) ont trouvé des proportions élevées de K échangeable, N tot. et P tot. en surface, dans ce type de sol.

Commençons par l'exception à cette règle, le calcium! Sa fraction échangeable représente grosso modo le 25 % de sa valeur en tourbe eutrophe. Le rapport Ca éch./Ca mob. est d'environ 50 à 60 %. Le Ca mobilisable est certes présent en quantité faible, mais il est pour une bonne part utilisable par la végétation. Facilement lessivable, il doit être renouvelé régulièrement par les pluies, puisqu'il n'est pas accumulé de manière importante dans les Sphaignes. Ceci ne pose pas de problème sous notre climat (cf. le diagramme ombrothermique à ces altitudes).

Le magnésium échangeable montre dans ce type de sol ses teneurs les plus élevées, surtout en surface. Nous avons dans ce cas un rapport Mg éch./Mg mob. presque égal à 1. La lixiviation du Mg est donc aussi importante, mais il est mieux retenu que le Ca en surface, et participe peut-être de manière plus intense à un cycle biogéochimique, qui mettrait en jeu les éléments dans les 15 premiers cm du sol.

Le potassium et le sodium disponibles pour les plantes montrent une distribution semblable à celle du magnésium, et pourraient donc participer également à un cycle des éléments superficiel.

MALMER(1962), BREHM (1971) et DAMMAN (1978) pensent même que certains éléments essentiels (K, N, P p. ex.) peuvent être remontés par l'action des plantes supérieures (et lessivage de leurs feuilles) ou par l'évaporation. Ceci permettrait de réapprovisionner le cycle superficiel par d'autres voies que les précipitations.

Les phénomènes physiques de remontée des éléments en tourbière oligotrophe nous semblent prépondérants par rapport aux transports biologiques actifs, l'enracinement des plantes supérieures étant toujours superficiel et les sphaignes ne possédant pas de système racinaire. Songer à une forte évaporation dans ces milieux, pour remonter les éléments, peut paraître exagéré, vu le climat humide de ces régions. Il ne faut toutefois pas oublier que la tourbe se réchauffe très brusquement et fortement en surface, en cas d'ensoleillement intense (MATTHEY, 1964). Cela ne peut manquer d'avoir des répercussions sur l'évaporation, au moins dans les 15 premiers cm. Plus bas, la capillarité doit jouer un rôle prépondérant, la température ne se modifiant guère. Des mesures de température en périodes chaudes et sèches prolongées permettraient peut-être de mettre en évidence, périodiquement, une influence plus grande de la chaleur reçue, en profondeur.

Rapport C/N

Comme déjà constaté ailleurs (DUCHAUFOR, 1977), ce rapport est élevé dans les tourbes oligotrophes, et il varie, dans notre cas, entre 30 et 54.

Indice de décomposition de la tourbe

Il reste très faible en général, témoignant de la mauvaise minéralisation de la tourbe. Il est le plus bas en surface, ce qui peut paraître contradictoire avec le fait connu d'une meilleure minéralisation de la tourbe dans ces horizons (DUCHAUFOR, 1977).

Nous ne pensons pas qu'il s'agit là d'un désaccord: même si la minéralisation est plus rapide en surface, elle se fait sur des végétaux très peu décomposés au départ, puisqu'ils viennent - à l'échelle d'une dizaine d'années! - d'être incorporés au sol. Ils comptent donc encore un taux de fibres très élevé et n'ont pas eu le temps d'être décomposés suffisamment. En revanche, la minéralisation en profondeur, certes plus lente, dure elle depuis des centaines ou des milliers d'années, et a permis de décomposer un peu mieux les végétaux, d'où hausse de l'indice.

Température moyenne du sol

Elle décroît évidemment avec la profondeur, faiblement d'abord (jusqu'à 15 cm), puis de manière plus forte. Ceci va un peu favoriser la minéralisation en surface, qui profite de températures supérieures (BONNEAU in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979).

Type II: couche de tourbe plus mince

Relevés concernés: 0 030, E 030, E 070

Niveau de la nappe: maximal: - 14 cm
moyen: - 31 cm
minimal: - 69 cm

Diagnostic: sol hydromorphe à gley humifère, à tourbe oligotrophe en surface (type descriptif d)

Sphagno-Piceetum

- sous-association betuletosum

Trois types de sols forment le support de cette végétation. Ils sont différenciés par la présence ou non de tourbe fibreuse non décomposée, et classés selon un niveau décroissant d'hydromorphie.

Le type I montre une couche de tourbe mésotrophe épaisse, sur toute la profondeur du profil; le type II présente une couche de tourbe fibreuse à 35 cm seulement, sous un horizon minéralisé.

Quant au type III, il ne comporte aucun horizon tourbeux, les couches minéralisées, de 60 cm d'épaisseur, entrant directement en contact avec la marne sous-jacente.

Cette simple énumération prouve ici la grande variabilité des sols accueillant un même groupement végétal.

Type I: couche de tourbe épaisse

Relevés concernés: I 165, I 175

Niveau de la nappe: maximal: - 12 cm
moyen: - 21 cm
minimal: - 29 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe mésotrophe (type descriptif i)

Type II: couche de tourbe apparaissant à 30 cm de profondeur

Relevé utilisé pour la description: F 000 (fig. 41 et tabl. 10)
Autres relevés: A 000
A 050

Niveau de la nappe: maximal: - 33 cm
moyen: - 58 cm
minimal: <- 82 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique sur tourbe oligotrophe (type descriptif b)

L'effet asséchant des épicéas est ici particulièrement visible. La tourbe oligotrophe fibreuse ne conserve ses caractères propres qu'en profondeur; en surface, elle est minéralisée et se transforme en mor forestier. La nappe est située à 60 cm de profondeur en moyenne, contre 30 cm sous la pinède. L'activité biologique est relativement élevée entre 10 et 30 cm de profondeur, entre la litière d'aiguilles et la tourbe fibreuse.

Si l'assèchement est encore plus prononcé (nappe à 90 cm), il n'y a plus de tourbe, mais uniquement un horizon humifère épais, surmonté d'un mor (type III ci-dessous).

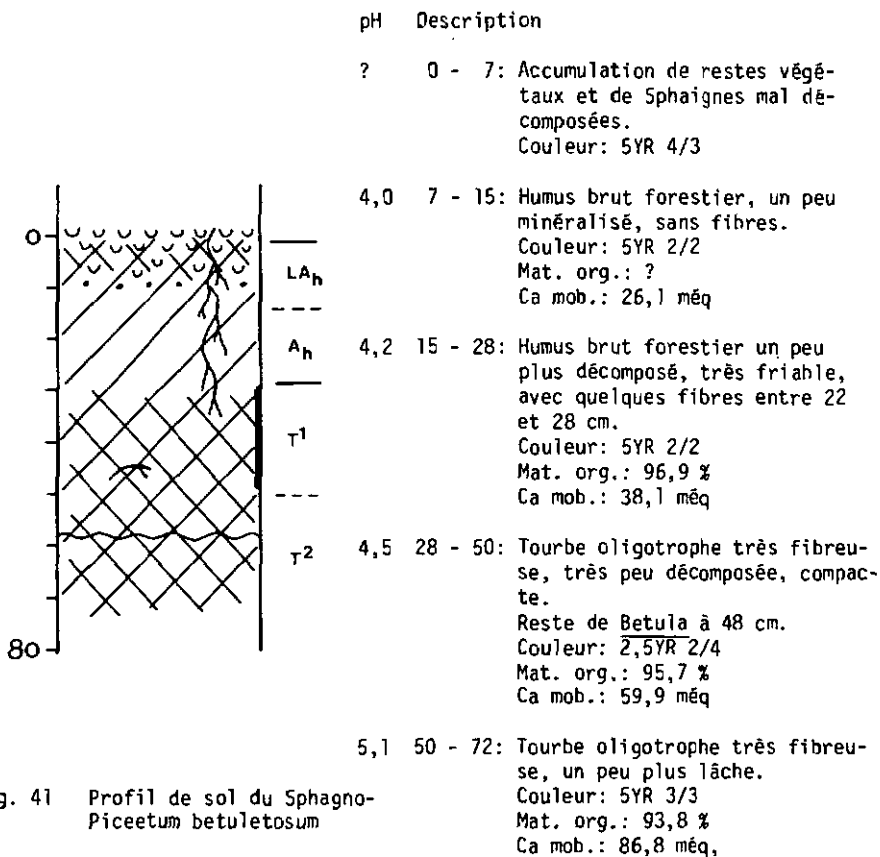


Fig. 41 Profil de sol du *Sphagno-Piceetum betuletosum*

Type III: Terre minérale reposant sur la marne

Relevés concernés: C000, C050

Niveau de la nappe: maximal: - 73 cm
moyen: - 92 cm
minimal: -100 cm

Diagnostic: sol brun acide humifère, sur gley profond (type descriptif e)

- sous-association à *Blechnum spicant* (fig. 42 et tabl. 11, Type IV)

Cette pessière croît sur un genre de sol très particulier, nettement différencié de tous les autres types rencontrés. Il est caractérisé par une couche d'humus brut peu épaisse, recouvrant des limons très lessivés,

Hor.	Prof. (cm)	pH	Eau (%)	M.O. (%)	Eléments échangeables (még./100g)					Eléments mobilisables (még./100g)							Azote total (%)	C/N	
					Ca	Mg	K	Na	S	Basiques			Acides						
										Ca	Mg	K	Na	S	Fe	Al			S
SOL PODZOLIQUE A MOR SUR GLEY (fig. 42)																			
Profil: I 230																			
Groupement végétal: Sphagno-Piceetum blechnetosum																			
L	0-6	4,3	79,4	85,6	14,0	2,5	3,3	0,3	20,1	27,2	7,2	7,1	2,1	43,6	34,1	99,9	134,0	1,12	39,8
A ₀	6-18	3,2	77,3	74,0	16,7	2,1	0,6	0,3	19,7	20,0	2,8	3,4	2,2	28,4	13,2	45,4	58,6	1,30	29,6
A _h	18-28	3,4	26,3	4,9	0,7	0,2	0,1	t	1,0	4,0	13,4	11,7	2,8	31,9	90,4	268,5	358,9	0,16	15,9
E	28-48	4,2	25,7	3,1	1,1	0,2	0,1	t	1,4	4,5	23,0	19,2	2,2	48,9	124,7	350,1	474,8	0,08	19,9
G ₀	48-63	4,9	29,2	1,8	3,1	0,3	0,1	t	3,5	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
G _I	63-80	6,2	24,7	1,0	nd	0,4	0,1	t	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
SOL HYDROMORPHE ORGANIQUE A TOURBE OLIGOTROPHE SUR GLEY (fig. 43)																			
Profil: E 100																			
Groupement végétal: Lande à Calluna																			
L	0-13	4,2	89,2	85,8	15,9	1,5	1,0	0,2	18,6	28,7	1,5	2,2	1,2	33,6	2,8	4,4	7,2	1,50	29,8
T _{1a}	13-31	5,4	84,3	88,7	34,7	0,9	0,2	0,1	35,9	96,8	nd	2,9	1,4	>101,1	1,1	1,1	2,2	2,48	16,6
T _{1b}	31-49	6,6	84,5	73,6	51,9	0,6	0,1	0,1	52,7	88,8	nd	5,0	2,0	>95,8	1,2	1,1	2,3	1,64	20,8
T _{2c}	49-60	6,7	73,7	36,2	46,4	0,9	0,1	0,1	47,5	121,8	nd	9,3	1,9	>133,0	6,2	32,6	38,8	1,20	15,7

Tabl. 11 Analyse des sols du Sphagno-Piceetum blechnetosum et de la lande à Calluna (types descriptifs f et c)

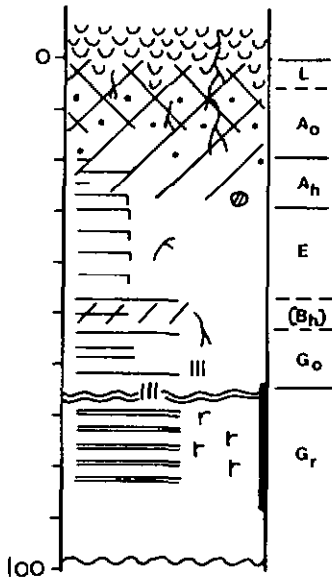


Fig. 42 Profil de sol du Sphagno-Piceetum blechnetosum

pH	Description
?	+10 - 0: Couche d'aiguilles non décomposées, mêlées aux Sphaignes vivantes, assez lâche. Mor.
4,2	0 - 6: Couche de Sphaignes non décomposées, mêlées de brindilles. Couleur: 5YR 5/4 Mat. org.: 85,7 % Ca mob.: 27,2 mēq.
3,2	6 - 18: Horizon humifère très lâche, sec, brun. Restes encore reconnaissables. Couleur: 5YR 3/3 Mat. org.: 74,0 % Ca mob.: 20,0 mēq.
3,4	18 - 28: Horizon humifère limono-sableux, lâche, formant des grumeaux. Brun-gris. Contact entre les horizons humifères et les horizons lessivés. Couleur: 5YR 4/2 Mat. org.: 4,9 % Ca mob.: 4,0 mēq.
4,2	28 - 48: Limon sablonneux jaunâtre-cendré fortement lessivé et compact. Un peu argileux et plus jaunâtre dans le bas. Restes de végétaux, branchettes. Structure particulière. Couleur: 7,5YR 5/8 Mat. org.: 3,1 % Ca mob.: 4,5 mēq.
4,9	48 - 63: Limon argileux très compact. Restes de bois. Quelques taches brun foncé vers 50 cm, rouille vers 60 cm. Couleur: 7,5YR 6/2 Mat. org.: 1,8 % Ca mob.: ?
6,2	63 - 80: Argile compacte, avec taches gris-verdâtre de réduction. Plus de limons. Limite des carbonates à 65 cm. Couleur: 10YR 6/3 Mat. org.: 1,0 % Ca mob.: ?

eux-mêmes sus-jacents à des horizons de gley. On a affaire à un sol podzolique à mor sur gley, identique à celui décrit par RICHARD (1961).

Relevé utilisé pour
la description: I 230

Autre relevé: I 250

Niveau de la nappe: maximal: - 80 cm
moyen: - 96 cm
minimal: -120 cm

Diagnostic: sol podzolique à mor sur gley (type descriptif f)

Ce type de sol est rare dans le Jura, car le substrat généralement calcaire est un obstacle à son développement. La podzolisation est pourtant nette dans ce cas, permise par une situation topographique favorable (cf fig. 39) et un matériau superficiel particulier, peut-être d'origine allochtone (cf. POCHON, 1978).

La podzolisation se marque par un horizon éluvial épais (30 cm), légèrement décoloré, ainsi que par la présence d'un horizon d'accumulation B_h peu marqué, comme c'est souvent le cas chez les sols podzoliques sur gley (OUCHAUFOR, 1977).

L'évolution du sol n'est pas suffisante toutefois pour le classer parmi les podzols, à cause notamment de la décoloration incomplète de l'horizon E et de la présence seulement diffuse des horizons B_h et B_g . Les carbonates, présents dès 65 cm déjà, forment obstacle à cette évolution, ainsi que la présence d'une nappe phréatique calcaire.

Lande à *Calluna vulgaris*

Deux types principaux de sols peuvent être mis ici en évidence. Le premier montre une couche épaisse de tourbe oligotrophe, d'au moins 60 cm, reposant sur une assise marneuse. Le deuxième est constitué en surface d'une couche de terre minéralisée, cachant la tourbe fibreuse, qu'on va retrouver vers 30 cm seulement. Cette différenciation rappelle celle du Sphagno-Piceetum betuletosum, ce qui n'a rien d'étonnant, ces deux groupements se trouvant parfois juxtaposés dans le terrain.

Type I: couche de tourbe fibreuse en surface (fig. 43 et tabl. 11)

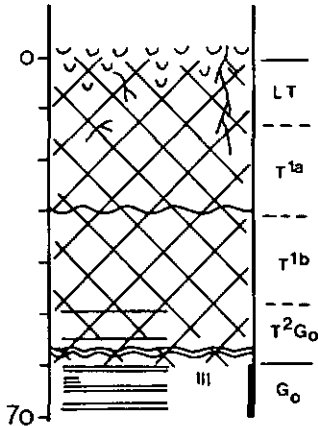
Relevé utilisé pour la
description: E 100

Autres relevés: O 090
G 010
G 070

Niveau de la nappe: maximal: - 13 cm
moyen: - 30 cm
minimal: - 59 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe mince sur gley humifère (type descriptif c)

pH Description



4,2	0 - 13:	Tourbe oligotrophe fibreuse, mal décomposée. Couleur: 2,5YR 3/2 Mat. org.: ? Ca mob.: 28,7 mēq.
5,4	13 - 31:	Tourbe fibreuse brun foncé Couleur: 5YR 2/2 Mat. org.: 88,7 % Ca mob.: 96,8 mēq.
6,6	31 - 49:	Passage diffus à une tourbe non fibreuse, mieux décomposée. Couleur: 2,5YR 2/4 Mat. org.: 73,6 % Ca mob.: 88,8 mēq.
6,7	49 - 60:	Tourbe non fibreuse, légèrement argileuse, très décomposée. Limite nette avec l'horizon sous-jacent. Couleur: 5YR 3/3 Mat. org.: 36,2 % Ca mob.: 121,8 mēq.
?	60 - ? :	Marne calcaire compacte avec petits grains de sable. Plus clair. Couleur: 10YR 6/2

Fig. 43 Profil de sol de la lande à Calluna

Type II: Tourbe fibreuse en profondeur

Relevés concernés A 080 A 100 F 050

Niveau de la nappe: maximal: - 12 cm
moyen: - 34 cm
minimal: - 75 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique sur tourbe oligotrophe (type descriptif b)

Ourllet à *Molinia coerulea* (fig. 44 et tabl. 12)

Un seul type de sol pour ce groupement, caractérisé par une couche de tourbe oligotrophe de 50 cm environ d'épaisseur, reposant, avec une limite plus ou moins nette, sur la marne.

Relevé utilisé pour la description: F 090

Hor.	Prof. (cm)	pH	Eau (%)	M.o. (%)	Eléments échangeables (méq./100g)					Eléments mobilisables (méq./100g)										Azote total (%)	C/N
					Ca Mg K Na S					Basiques					Acides						
					Ca	Mg	K	Na	S	Ca	Mg	K	Na	S	Fe	Al	S				
SOL HYDROMORPHE ORGANIQUE A TOURBE OLIGOTROPHE SUR GLEY (fig. 44)																					
Profil: F 090																					
Groupement végétal: Ourlet à Molinia																					
(L)T ¹	0-20	4,5	85,2	94,9	12,6	0,9	0,2	0,2	13,9	50,9	2,4	3,2	1,3	57,8	11,7	62,9	74,6	2,28	21,6		
T ²	20-37	5,2	83,4	87,6	25,6	0,9	0,1	0,2	26,8	81,9	3,1	2,2	1,0	88,2	24,3	86,5	110,8	1,64	27,8		
T ³	37-48	6,1	78,8	69,5	30,1	0,7	0,1	0,2	31,1	105,8	2,4	1,4	0,7	110,3	27,5	49,1	76,6	1,52	23,8		
G ₀	48-64	6,8	47,9	8,2	10,7	0,5	0,1	0,1	11,4	26,6	41,9	12,8	2,4	83,7	103,1	478,1	581,2	0,24	17,7		
GLEY REDUIT A ANMOOR TOURBEUX (fig. 45)																					
Profil: F 110																					
Groupement végétal: Prairie à Carex fusca																					
A ₀ T ¹	0-12	5,3	84,6	86,8	23,6	1,5	0,4	0,3	25,8	63,2	6,2	3,6	2,0	75,0	33,7	57,4	91,1	2,48	18,2		
T ²	12-23	6,0	73,1	47,1	20,9	0,7	0,2	0,1	21,9	81,8	13,0	7,6	1,8	104,2	46,3	178,6	224,9	1,52	16,1		
G ₁	23-43	6,7	46,5	9,5	9,8	0,5	0,1	0,1	10,5	31,5	47,6	13,4	3,0	95,5	126,7	478,1	604,8	0,26	19,0		
G ₂	43-70	7,1	41,2	3,1	12,9	0,5	0,1	0,1	13,6	65,9	61,4	18,4	3,3	149,0	182,6	547,0	729,6	0,14	11,4		

Tabl. 12 Analyse des sols de l'ourlet à Molinia et de la prairie à Carex fusca (types descriptifs c et g)

Autres relevés: G 135
H 170

Niveau de la nappe: maximal: - 8 cm
moyen: - 29 cm
minimal: - 59 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe mince sur gley humifère (type descriptif c)

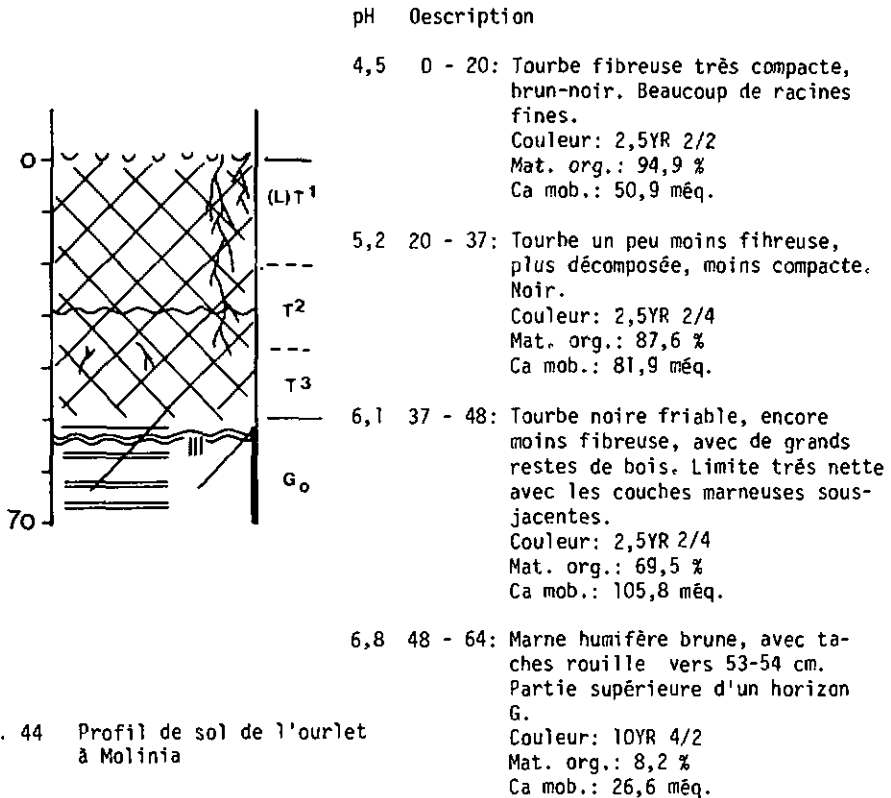


Fig. 44 Profil de sol de l'ourlet à Molinia

Les commentaires sont les mêmes que ceux concernant la lande à Calluna.

Prairie à Carex fusca

Pour ce groupement végétal, nous trouvons trois types de sols, ayant en commun une couche de tourbe fibreuse en surface. Les différences apparaissent avec le substrat sous-jacent, qui présente trois états:

- un substrat tourbeux, identique aux couches superficielles (Type I)

- un substrat de terre minérale bien décomposée, avec passage lent à la marne argileuse (Type II)
- un substrat argileux formant une limite très nette avec les couches superficielles, à anmoor tourbeux (Type III).

Type I: Tourbe oligotrophe sur toute la profondeur

Relevé concerné: I 080

Niveau de la nappe: maximal: 0 cm
 moyen: - 3 cm
 minimal: - 7 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe épaisse (type descriptif a)

Type II: Tourbe oligotrophe sur terre minérale

Relevés concernés: A 130, G 190

Niveau de la nappe: maximal: - 22 cm
 moyen: - 43 cm
 minimal: <- 70 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe mince sur gley humifère (dans ce cas le gley est très humifère et profond).
 (type descriptif c)

Type III: "Tourbe" oligotrophe à limite très nette avec la marne (fig.45 et tabl. 12)

Relevé utilisé pour la description: F 110

Autres relevés: O 115
 E 115
 E 130

Niveau de la nappe: maximal: - 5 cm
 moyen: - 25 cm
 minimal: <- 55 cm

Diagnostic: gley réduit à anmoor tourbeux (type descriptif g)

A la différence des 2 profils décrits ci-dessus (Calluna et Molinia), et malgré une apparence semblable, celui-ci supporte une végétation acidophile certes, mais parfois mêlée d'espèces plus mésophiles. Cela s'explique par un enracinement plus profond (—30 cm), une limite des carbonates un peu plus élevée, et une nappe phréatique atteignant les carbonates, à amplitude permettant une remontée des éléments nutritifs jusqu'à 5 cm sous la surface. Ceci provoque une élévation sensible du pH (4,2 pour la lande à Calluna, 4,5 pour l'ourlet à Molinia, 5,3 pour la prairie à Carex fusca), bien sûr favorable aux espèces mésophiles.

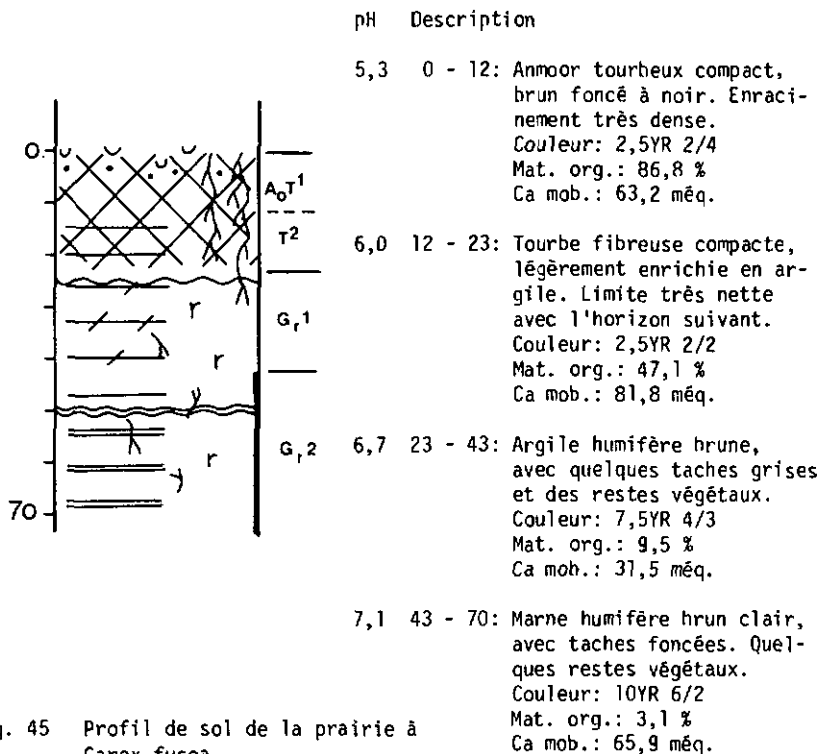


Fig. 45 Profil de sol de la prairie à *Carex fusca*

Groupe à *Viola palustris*

Deux types de sols pour ce groupement, différenciés le premier par une grande épaisseur de tourbe, atteignant 70 cm de profondeur, le second par une couche de tourbe superficielle, reposant sur des horizons minéralisés.

Type I: Tourbe sur toute la profondeur (fig. 46 et tabl. 13)

Relevé utilisé pour la description: D 145

Autre relevé: A 150

Niveau de la nappe: maximal: + 1 cm
moyen: - 17 cm
minimal: - 40 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe oligo-mésotrophe sur gley (type descriptif h)

Hor.	Prof. (cm)	pH	Eau (%)	M.o. (%)	Éléments échangeables (még./100g)				Éléments mobilisables (még./100g)								Azote total (%)	C/N	
					Basiques				Acides										
					Ca	Mg	K	Na	Na	S	Ca	Mg	K	Na	S	Fe			Al
SOL HYDROMORPHE ORGANIQUE A TOURBE OLIGO-MESOTROPHE (fig. 46)																			
Profil: D 145																			
Groupement végétal: <u>Groupement à Viola palustris</u>																			
(u)T ¹	0-13	4,8	87,7	90,2	19,7	2,4	3,5	0,7	26,3	30,9	nd	4,0	2,2	37,1	30,4	17,1	47,5	1,72	15,5
T ^{1a}	13-35	5,8	84,4	77,9	24,1	0,7	0,3	0,2	25,3	69,9	1,6	3,0	2,0	76,5	50,3	62,3	112,6	1,16	16,4
T ^{1b}	35-54	6,3	80,8	69,4	44,6	0,7	0,5	0,1	45,9	97,8	1,7	6,2	2,4	108,1	47,8	68,9	116,7	nd	nd
T ²	54-72	7,0	79,6	61,5	56,2	0,9	0,2	0,2	57,5	107,8	2,0	3,4	1,8	115,0	70,4	68,5	138,9	2,20	20,2
SOL HYDROMORPHE A GLEY HUMIFERE, A HYDROMULL SUR ANWOOR (fig. 47)																			
Profil: C 350																			
Groupement végétal: <u>Aconito-Filipenduletum</u>																			
LA ₀	0-23	6,7	70,1	36,4	30,5	0,9	0,5	0,2	32,1	105,8	7,1	10,7	2,1	125,7	5,1	7,8	12,9	2,60	7,3
A _h	23-38	6,6	62,7	23,3	18,4	0,6	0,1	0,1	19,2	64,9	6,4	13,6	2,3	87,4	8,4	33,8	42,2	0,88	13,7
G _{0h}	38-50	6,8	52,9	10,8	11,5	0,5	0,1	0,1	12,2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
G _{0f}	50-74	6,9	53,5	10,6	11,5	0,5	0,2	0,1	12,3	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd

Tabl. 13 Analyse des sols du groupement à *Viola palustris* et de l'*Aconito-Filipenduletum* (types descriptifs h et k)

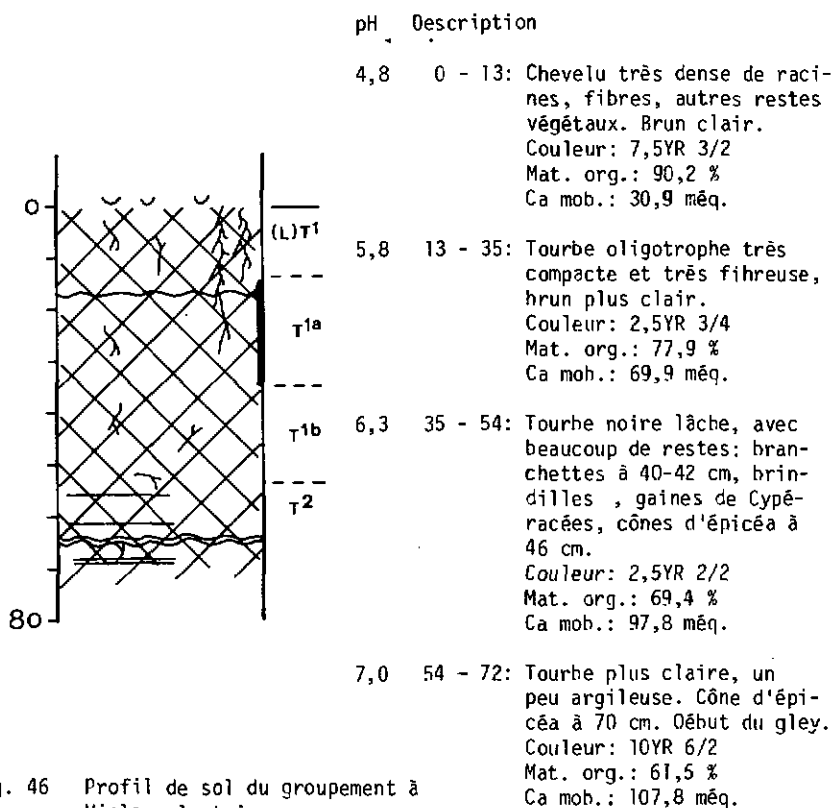


Fig. 46 Profil de sol du groupement à *Viola palustris*

La tourbe est à nouveau plus épaisse ici, mais il s'agit d'une tourbe oligo-mésotrophe, avec un enracinement plus profond. La végétation est un mélange d'acidophiles, de mésophiles et même de basiphiles, qui s'explique peut-être par une influence latérale de l'eau de l'Aconito-Filipenduletum, plus riche en bases.

Type II: Tourbe superficielle

Relevés concernés: F 140, E 150

Niveau de la nappe: maximal: - 5 cm
moyen: - 25 cm
minimal: - 55 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe mésotrophe (type descriptif i)

Groupe ment à Comarum palustre

Le sol de ce groupe ment rappelle fortement le type I de la prairie à *Carex fusca*. Ils ont en commun une couche épaisse de tourbe et servent de support à des groupe ments végétaux colonisateurs d'eau libre.

Relevés concernés: G 230, H 180

Niveau de la nappe: maximal: - 4 cm
moyen: - 13 cm
minimal: - 19 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe mésotrophe (type descriptif i)

Aconito-Filipenduletum, var. à Trollius (fig. 47 et tabl. 13)

Les 4 profils étudiés peuvent être rattachés au même type de sol, qui est un sol hydromorphe à gley. Il présente, il est vrai, des variations assez importantes, surtout quant à l'épaisseur des horizons humifères.

Relevé utilisé pour la description: C 350

Autres relevés: A 170
A 190
C 165

Niveau de la nappe: maximal: - 1 cm
moyen: - 31 cm
minimal: - 86 cm

Diagnostic: sol hydromorphe à gley humifère, à hydromull sur anmoor (type descriptif k)

Discussion du profil

Ce type de sol est celui de l'Aconito-Filipenduletum, qui représente le groupe ment "moyen" des bas-marais. Il repose sur les alluvions de l'Orbe, distribuées en terrasses subhorizontales aux abords des tourbières. Il est décrit chez KLOETZLI (1969). Dans le Jura, il n'a fait à notre connaissance l'objet d'aucune investigation précise.

Il a été étudié sur deux de nos transects, mais forme probablement le support de la grande majorité des prairies de l'Aconito-Filipenduletum, moyennant quelques modifications locales. C'est un sol faiblement acide en surface, neutro-alcalin en profondeur et riche en éléments minéraux. Il est alimenté en eau de trois manières:

- par la nappe phréatique liée à la rivière, qui est sa principale source d'approvisionnement;
- par l'eau des tourbières voisines, à la suite du drainage latéral, ce qui a un effet non négligeable sur la vitalité de l'association (p. 190).
- par l'eau météorique, dont l'apport dans ce cas est relativement faible.

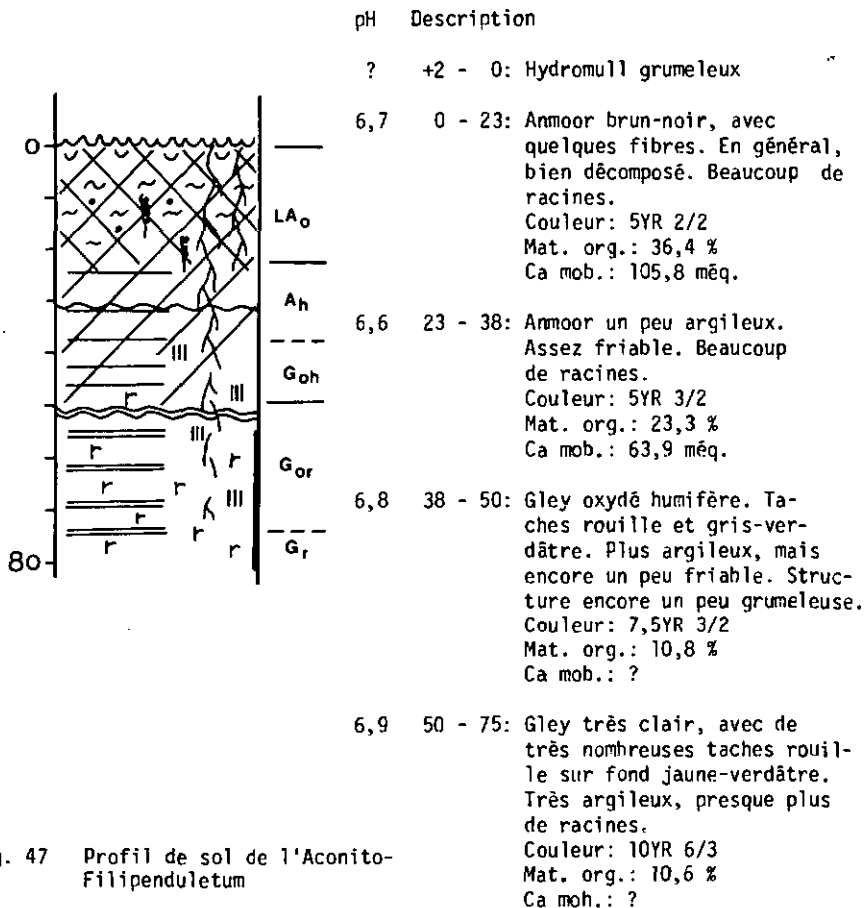


Fig. 47 Profil de sol de l'Aconito-Filipenduletum

Teneur en eau

Rapportée au poids frais, elle en constitue le 40 à 85 %, selon le taux de matière organique et la présence ou non d'argiles. Une carence en eau dans le sol est très improbable dans ce milieu, même dans les horizons supérieurs:

- le niveau moyen de la nappe est à 30 cm de la surface;
- comme on l'a vu, les moyens d'approvisionnement en eau sont triples;
- l'évaporation est relativement faible (cf. p.29)

La transpiration des plantes est certes forte, mais le volume de l'eau utile est largement suffisant, puisque l'enracinement est profond.

Nappe phréatique

- Variations

Compris à une profondeur moyenne de 30 cm, le niveau d'eau montre des valeurs extrêmes fort éloignées (maximum: 1 cm, minimum: 86 cm). La courbe de durée permanente montre que le niveau minimum n'est atteint qu'exceptionnellement. De toute manière, même en absence temporaire de nappe, il reste suffisamment d'eau pour les plantes au niveau du complexe argilo-humique, particulièrement développé dans ce type de sol. L'hydromull est d'ailleurs un humus réputé pour sa forte activité biologique (BERTHELIN et TOUTAIN, in: BONNEAU et SOUCHIER, 1980).

- Conductivité

Aucune mesure ne provenant de ce milieu, nous estimons la conductivité à environ 250 μ mhos, par comparaison avec les valeurs obtenues dans le Caricetum gracilis.

Teneur en matière organique

Elle diminue avec la profondeur dans le cas typique, ce qui est la preuve d'une minéralisation régulière dans les horizons de surface. Au niveau du gley (G_{or}), elle atteint encore 10 %, et la minéralisation semble se ralentir à cette profondeur, à cause de l'asphyxie temporaire de cet horizon. L'accumulation de litière est importante en automne. Une bonne part est emportée au printemps suivant par les crues de la rivière, le reste se minéralise sur place de façon rapide. L'acidité faible est d'ailleurs un facteur extrêmement favorable à ce point de vue (TOUTAIN, 1974).

Densité apparente

Ses valeurs atteignent 0,32, ce qui est le quadruple environ des sols de haut-marais. La compacité ainsi révélée n'est toutefois pas extrême et permet encore un bon enracinement.

Acidité

Elle diminue très régulièrement avec la profondeur, et peut devenir nulle au niveau de la marne. Les pH atteints dans la nappe (entre 5,8 et 7,4) sont plus acides que ceux de la rivière, où les valeurs mesurées s'échelonnent entre 7,45 et 8,50. Les raisons en sont les suivantes:

- L'eau de la rivière n'est pas la seule à alimenter la nappe, et l'influence de l'eau de la tourbière est loin d'être négligeable.
- Le cours d'eau véhicule bon nombre de polluants souvent alcalins (détergents) du village situé en amont, qui n'ont pas tous le temps de s'infiltrer au loin du cours d'eau.
- Le cordon de hautes herbes nitrophiles bordant la rivière joue un rôle tampon évident vis-à-vis de certaines substances polluantes, comme l'a montré BOLLER-ELMER (1977).

L'Aconito-Filipenduletum, au moins les surfaces étudiées, proches des tourbières, est d'abord influencé par l'eau de la nappe phréatique, mais cette eau n'est pas identique à celle de la rivière.

Eléments mobilisables

Le calcium est présent en quantité importante dans tout le profil, moins toutefois que dans le Caricetum davallianae. Il présente sa plus faible concentration en A 165, en contact très proche avec les marais intermédiaires (groupement à Viola palustris). Il n'est pas présent sous forme de calcaire dans les couches superficielles du sol, où il n'y a pas de carbonates, mais plutôt sous forme dissociée. C'est dans les sols de cette association que les autres cations présentent leurs plus fortes concentrations. Déjà élevées en surface, elles se maintiennent ou augmentent même en profondeur.

L'azote total représente en moyenne le 1,5 % du sol sec, ce qui est plus faible que pour la haute-tourbière. Compte tenu de la densité apparente, les 2 concentrations s'inversent et, par rapport au volume du sol, l'Aconito-Filipenduletum montre une concentration supérieure d'azote.

Le rapport à la densité ne change pas les conclusions concernant les autres éléments.

Le phosphore diminue avec la profondeur, avec il vrai une petite augmentation vers 60 cm, dans le gley G_{or} .

Eléments échangeables

Le calcium mis à part, les cations rapportés au volume ou au poids sec ne montrent pas leur plus grande teneur sous forme échangeable dans ce milieu. Les horizons superficiels en sont les plus riches; en-dessous, la teneur en bases échangeables décroît généralement pour atteindre ses plus faibles valeurs dans les horizons riches en argile.

La demande en ions étant très forte dans ce milieu, vu la grande productivité, la faible quantité d'éléments échangeables à disposition doit être renouvelée rapidement pour que la balance offre-demande ne se déséquilibre pas. Ce renouvellement est possible grâce à la grande quantité d'ions mobilisables (=réserves) présente dans le profil et dans l'eau phréatique. Les variations de la nappe, autour d'une profondeur moyenne de 30 cm, sont d'ailleurs favorables à une mise en solution des ions dans la zone principale d'enracinement.

Rapport C/N

Nettement plus faible que dans la tourbe oligotrophe, il varie entre 7,3 et 27,2, témoignant ainsi d'une bonne minéralisation de la matière organique.

Horizons de gley

Les variations de la nappe provoquent la formation d'un horizon G_{or} assez épais (35 cm environ), avec prédominance des taches rouges (zones aérées) sur quelques taches verdâtres (réduction). L'accumulation du fer sous forme $FeCO_3$ intervient donc déjà vers 40 cm, ce qui n'est pas très étonnant vu le niveau moyen de la nappe. Cette accumulation reste faible, liée à quelques taches. La couleur gris-verdâtre devient plus uniforme à partir de 50-60 cm, dans les zones noyées de façon quasi permanente.

Caricetum gracilis

Les bords de ruisseaux à grandes laïches montrent deux types distincts de profils: à Praz Rodet, le sol est formé entièrement de tourbe de bas-marais, au moins jusqu'à 1 m de profondeur, alors qu'à la Surtignière, cette association croît sur un substrat minéral, rappelant celui de l'Aconito-Filipenduletum.

Type I: Tourbe de bas-marais en couche épaisse (fig. 48 et tabl. 14)

Relevé utilisé pour la description: H 205

Autre relevé: G 260

Niveau de la nappe: maximal: + 4 cm
moyen: - 8 cm
minimal: - 15 cm

Diagnostic: sol hydromorphe à tourbe eutrophe (type descriptif j)

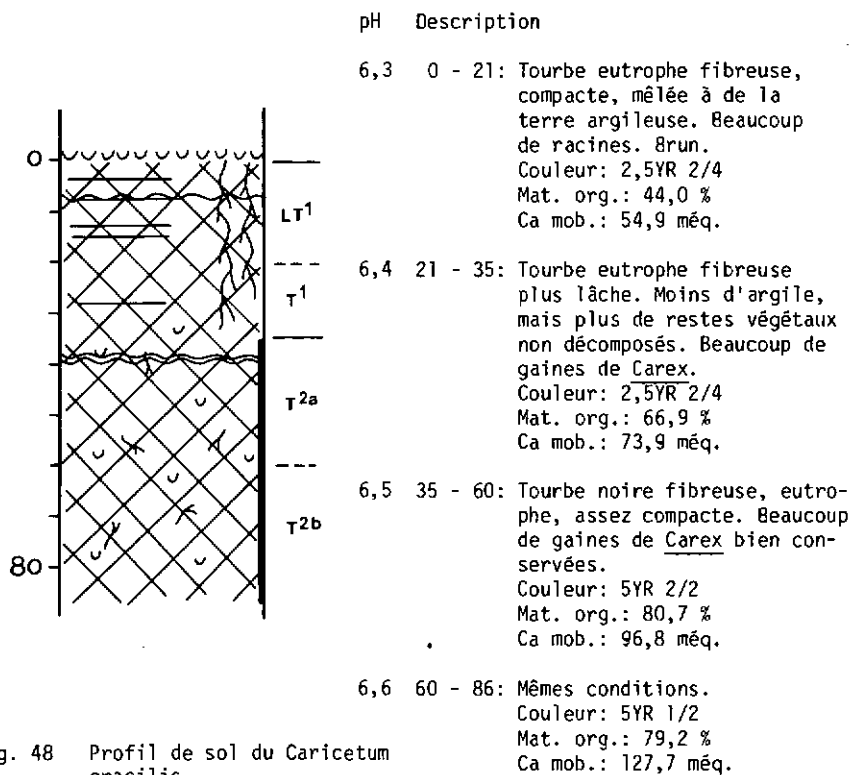


Fig. 48 Profil de sol du Caricetum gracilis

Hor.	Prof. (cm)	pH	Eau (%)	M.O. (%)	Éléments échangeables (mg./100g)				Éléments mobilisables (mg./100g)								Azote total (%)	C/W	
					Ca	Mg	K	Na	S	Basiques				Acides					
										Ca	Mg	K	Na	S	Fe	Al			S
SOL HYDROMORPHE ORGANIQUE A TOURBE EUTROPHE (fig. 48)																			
Profil: H 205																			
Groupement végétal: <u>Caricetum gracilis</u>																			
LT1	0-21	6,3	76,4	44,0	26,1	0,8	0,1	0,2	27,2	54,9	19,4	14,5	2,5	91,3	46,4	361,1	407,5	1,74	13,1
T1	21-35	6,4	81,3	66,9	40,3	1,3	0,1	0,3	42,0	73,9	8,6	8,5	2,1	93,1	22,8	143,2	166,0	2,00	17,4
T2a	35-60	6,5	84,7	80,7	49,7	2,0	0,1	0,3	51,8	96,8	11,3	5,2	1,5	114,8	27,9	160,1	188,0	1,98	21,2
T2b	60-86	6,6	87,0	79,2	50,6	2,0	0,1	0,3	53,0	127,7	7,6	5,9	1,4	142,6	26,0	113,2	139,2	1,60	25,7
SOL HYDROMORPHE A GLEY OXYDE HUMIFERE (fig. 49)																			
Profil: C 260																			
Groupement végétal: <u>Caricetum davallianae</u>																			
(L)A _h	0-18	6,7	76,4	54,5	35,1	1,2	0,4	0,1	36,8	134,7	6,1	6,3	1,9	151,0	22,6	64,2	86,8	2,12	13,4
A _h 1	18-30	6,9	76,6	49,2	72,5	1,1	0,3	0,1	74,0	136,7	5,0	9,8	1,8	153,3	8,9	56,3	65,2	1,88	13,6
A _h 2	30-45	6,6	78,3	52,9	46,1	1,5	0,5	0,1	48,2	120,8	3,2	8,7	1,5	134,2	3,5	18,0	21,5	1,60	17,2
G _o 1	45-53	7,4	53,6	10,5	50,9	0,9	0,2	0,1	52,1	519,0	14,9	6,4	1,3	541,6	13,6	34,3	47,9	0,36	15,2
G _o 2	53-65	7,8	18,3	t	6,1	0,2	0,1	t	6,4	500,0	15,2	5,1	0,9	521,2	1,7	7,3	9,0	0,02	nd

Tabl. 14 Analyse des sols du *Caricetum gracilis* et du *Caricetum davallianae* (types descriptifs j et k)

Le profil est très peu différencié verticalement, comme l'a observé MENUT (1974) dans le cas des tourbes eutrophes. On remarque toutefois un léger dépôt argilo-limoneux en surface, qui abaisse le taux de matière organique, et qui est dû à un apport allochtone par le ruisseau. L'enracinement est assez profond, jusqu'au niveau des carbonates.

Type II: Terre minérale sur gley

Relevés concernés: E 170, F 165

Niveau de la nappe: maximal: - 14 cm
moyen: - 31 cm
minimal: - 43 cm

Diagnostic: sol hydromorphe à gley humifère (le gley est profond)
(type descriptif k)

Caricetum davallianae (fig. 49 et tabl. 14)

Dans les deux cas étudiés, le sol du Caricetum davallianae peut se rattacher à un sol hydromorphe à gley.

Relevé utilisé dans la description: C 260

Autre relevé: D 210

Niveau de la nappe: maximal: - 2 cm
moyen: - 24 cm
minimal: - 70 cm

Diagnostic: sol hydromorphe à gley oxydé humifère (type descriptif k)

Le profil est aisément explicable, avec un gley oxydé épais, carbonaté, surmonté d'un horizon humifère à bonne minéralisation. La présence d'espèces calcicoles est due à un niveau d'apparition des carbonates peu profond (27 cm), facilement atteint par les racines et correspondant au niveau moyen de la nappe.

Groupement à Caltha palustris (fig. 50 et tabl.15)

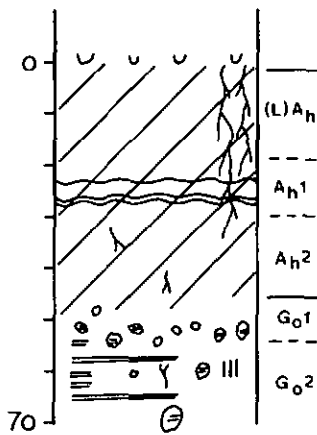
Ce groupement correspond au même type de sol à la Vallée de Joux et aux Pontins. Celui-ci est caractérisé par un horizon superficiel peu décomposé, puis par une couche épaisse de terre minéralisée reposant sur la marne.

Relevé utilisé pour la description: I 195

Autres relevés: C 065
C 085

Niveau de la nappe: maximal: - 7 cm
moyen: - 19 cm
minimal: - 32 cm

Diagnostic: gley réduit humifère à anmoor (type descriptif g)



pH Description

- 6,7 0 - 18: Hydromull bien décomposé, un peu friable. Très nombreuses racines.
Couleur: 2,5YR 2/4
Mat. org.: 54,5 %
Ca mob.: 134,7 mēq.
- 6,9 18 - 30: Idem, mais moins friable.
Couleur: 2,5 YR 3/2
Mat. org.: 49,2 %
Ca mob.: 136,7 mēq.
- 6,8 30 - 45: Horizon humifère minéralisé peu friable, brun-noir. Beaucoup de fibres et de restes de branchettes isolées.
Couleur: 2,5 YR 2/4
Mat. org.: 52,9 %
Ca mob.: 120,8 mēq.
- 7,4 45 - 53: Mélange de terre brune et de petit gravier jaunâtre, de 1 à 25 mm de diamètre. De 50 à 53 cm, passage très graveleux.
Couleur: 2,5YR 2/4
Mat. org.: 10,5 %
Ca mob.: 519,0 mēq.
- 7,8 53 - 65: Mélange de sable fin et d'argile, avec quelques cailloux, le tout enrobant des restes de fibres végétales. Quelques taches ocre dans le sable.
Couleur: 10YR 6/4
Mat. org.: 0 %
Ca mob.: 500,0 mēq.

Fig. 49 Profil de sol du Caricetum davallianae

Hor.	Prof. (cm)	pH	Eau (%)	M.o. (%)	Eléments échangeables (mg./100g)				Eléments mobilisables (mg./100g)								Azote total (%)	C/N	
					Ca	Mg	K	Na	S	Basiques				Acides					
										Ca	Mg	K	Na	S	Fe	Al			S
GLEYS REDUIT HUMIFERE A ANFOOR (fig. 50)																			
Profil: I 195																			
Groupement végétal: <u>Groupement à <i>Caltha palustris</i></u>																			
L _A 0	0-10	5,2	67,7	35,7	26,4	2,1	1,5	0,2	30,2	75,9	13,0	10,1	1,5	100,4	75,7	194,4	270,1	0,96	19,3
A _h	10-33	6,5	61,1	22,8	32,0	0,8	0,1	±	32,9	57,9	14,9	10,9	2,8	86,5	91,6	236,7	328,3	0,78	15,2
G _r 1	33-60	6,4	61,1	19,5	34,9	1,0	0,1	0,1	36,1	42,9	11,6	10,7	2,7	67,9	63,5	198,9	282,4	0,74	13,7
G _r 2	60-75	6,7	37,6	8,2	9,8	0,3	±	±	10,1	14,3	17,6	15,4	3,0	50,3	83,1	306,3	389,4	0,12	nd
G _r 3	75-95	6,3	30,6	±	11,5	0,4	0,1	±	12,0	16,8	31,9	25,8	3,5	78,0	166,3	412,1	578,4	0,06	nd
SOL HYDROMORPHE A PSEUDOGLEY (fig. 51)																			
Profil: I 340																			
Groupement végétal: <u>Groupement à <i>Chaerophyllum cicutaria</i></u>																			
(L)A _h	0-21	6,6	36,0	7,6	11,6	0,4	0,1	±	12,1	25,0	14,6	15,0	1,9	56,5	72,0	242,0	314,0	0,29	13,7
S _w 1	21-28	7,2	23,2	1,0	7,3	0,2	±	±	7,5	10,6	11,8	16,2	1,8	40,4	57,3	238,5	295,9	0,06	8,9
S _w 2	28-65	7,2	20,1	±	5,9	0,2	0,1	±	6,2	10,1	19,2	22,8	2,1	53,2	88,6	296,1	384,7	0,04	nd
S _w 3	65-80	7,5	25,5	0,3	11,4	0,3	0,1	±	11,8	25,7	31,9	43,9	2,6	104,1	111,2	363,0	474,0	0,06	2,7
C	80-99	7,7	25,8	0,2	12,5	0,4	0,1	±	13,0	135,7	41,1	39,2	2,3	219,3	134,5	394,1	528,6	0,08	1,3

Tabl. 15 Analyse des sols du groupement à *Caltha palustris* et du groupement à *Chaerophyllum cicutaria* (types descriptifs g et l)

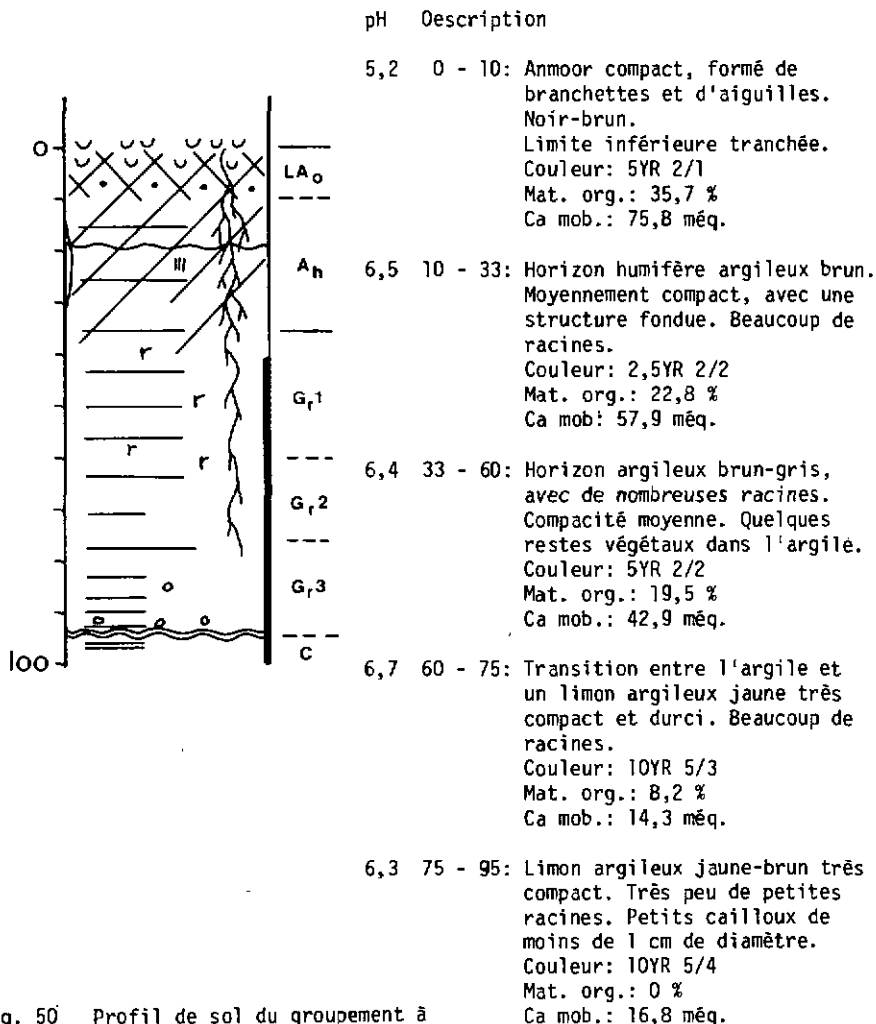


Fig. 50 Profil de sol du groupement à *Caltha palustris*

Groupement à *Chaerophyllum* et *Chrysosplenium* (fig. 51 et tabl. 15)

Ce groupement présente un sol nettement distinct de tous les autres présentés ici. Situé en contrebas de la hêtraie-sapinière, il joue un rôle important entre celle-ci et la pessière à sphaignes (sous-association à *Slechnum*).

Relevé utilisé dans la description: I 300

Niveau de la nappe: maximal: - 59 cm
moyen: - 74 cm
minimal: - 80 cm

Diagnostic: sol hydromorphe à pseudogley (type descriptif 1)

pH Description

6,6 0 - 21: Anmoor argileux brun-noir. Beaucoup de racines. Structure fondue. Couleur: 5YR 3/3 Mat. org.: 7,6 % Ca mob.: 25,0 m \acute{e} q.

7,2 21 - 28: Limon gris-verdâtre, avec taches ocre. Couleur: 10YR 6/4 Mat. org.: 1,0 % Ca mob.: 10,6 m \acute{e} q.

7,2 28 - 65: Limon argileux avec taches gris-verdâtre. Peu de racines. Couleur: 10YR 6/6 Mat. org.: 0 % Ca mob.: 10,0 m \acute{e} q.

7,5 65 - 80: Limon argileux. Sol gorgé d'eau. Plus de racines. Couleur: 7,5YR 6/4 Mat. org.: 0,3 % Ca mob.: 25,7 m \acute{e} q.

7,7 80 -100: Cailloux calcaires jaunes et blancs, incorporés dans l'argile, qui devient sableuse en profondeur. Couleur: 7,5YR 6/6 Mat. org.: 0,2 % Ca mob.: 135,7 m \acute{e} q.

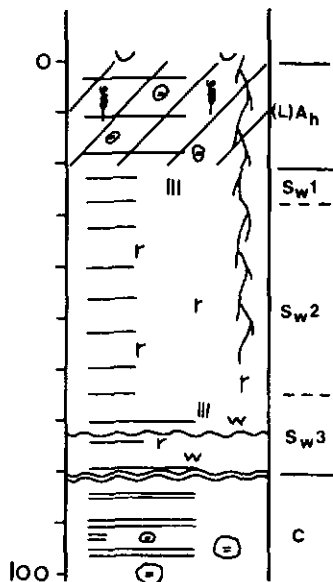


Fig. 51 Profil de sol du groupement à *Chaerophyllum cicutaria*

Situé au pied des éboulis calcaires, ce profil présente un taux élevé de calcium mobilisable, bien qu'il soit décarbonaté jusqu'à 80 cm de profondeur. La forte teneur en argile en surface permet une bonne rétention d'eau, même durant les périodes sèches. L'enracinement atteint le niveau moyen de la nappe, qui est une réserve profonde.

Groupement à *Betula*

Le seul profil analysé montre un sol formé sur toute sa profondeur de tourbe de haut-marais fibreuse, à pH moyennement acides.

Relevé concerné: I 140

Niveau de la nappe: moyen: env. 20 cm

Diagnostic: sol hydromorphe organique à tourbe oligotrophe épaisse (type descriptif a)

8.2. TYPES DE SOLS MIS EN EVIDENCE PAR L'ANALYSE NUMERIQUE

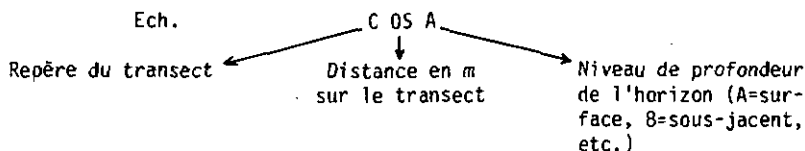
8.2.1. Méthode d'analyse

Pour compléter la description classique des profils et essayer de mettre en évidence des liens de parenté entre les sols des divers groupements, nous avons procédé à une analyse en composantes principales, (=ACP) portant sur les paramètres physico-chimiques analysés (9 à 27 selon les transects). Le temps à disposition n'a pas permis de procéder à une analyse complète de tous les échantillons (291 échantillons pour les 9 transects principaux).

Cette analyse en composantes principales doit permettre d'une part d'établir des liens de parenté entre échantillons provenant de transects différents, d'autre part de mettre en évidence les paramètres de sols corrélés (grâce aux angles entre vecteurs, selon la théorie de l'ACP) et d'en faire ressortir les principaux. Il ne faut toutefois la considérer que comme un essai, les difficultés d'interprétation étant nombreuses, ainsi que le souligne une tentative antérieure (BOTTNER, 1975).

Après élimination de quelques échantillons (valeurs manquantes), nous avons obtenu une matrice de 235 observations (=horizons) sur 18 variables (=paramètres: Al mob., Ca éch., Ca mob., C org., C/N, cendres, teneur en eau, Fe mob., K éch., K mob., Mg éch., Mg mob., Na éch., Na mob., N tot., pH, P mob., matière organique).

Les horizons ont été codés de la manière suivante: (exemple)



Cette méthode permet de repérer immédiatement:

- les différents horizons d'un même transect (1er caractère semblable)
- les différents horizons d'un même profil (3 premiers caractères semblables)
- les différents horizons d'une même profondeur (4ème caractère semblable), p. ex. tous les échantillons de surface d'un transect.

Terminologie

Nous appellerons:

Groupe d'horizons

ensemble des horizons présentant des caractères semblables sur le plan 1/2 de l'ACP.

Groupe de sols:

ensemble des profils présentant des horizons de surface et sous-jacents semblables, appartenant aux mêmes groupes d'horizons sur le plan 1/2.

Types de profils ACP:

ensemble des profils présentant des horizons de surface, sous-jacents et profonds à caractères proches, c'est-à-dire ensemble des profils semblables pour les paramètres analysés en ACP.

Types de profils descriptifs:

ensemble des profils-types selon la description classique, faite par groupements végétaux (p. 89 à 122).

Le schéma général des études de profils est établi à la fig. 52.

8.2.2. Résultats (fig. 53)

L'analyse en composantes principales a permis d'établir 9 groupes d'horizons, sur le plan 1/2, correspondant à la projection des nuages de points. Le pourcentage d'inertie absorbé par les différents axes est le suivant:

Axe 1 : 51 %	Axe 4 : 8 %
Axe 2 : 12 %	Axe 5 : 6 %
Axe 3 : 9 %	

Le plan 1/2 absorbe à lui seul déjà 63 % de l'information globale.

Selon les contributions des variables aux facteurs, les paramètres jouant le plus grand rôle pour l'interprétation des différents axes sont les suivants, dans l'ordre décroissant des contributions:

Axe 1 : Contribution positive : Teneur en cendres, K mob., Al mob., Mg mob., Fe mob.

Contribution négative : Teneur en matière organique, C organique, teneur en eau, N tot.

Axe 2 : Contribution positive : Ca échangeable, Ca mob., pH.

Axe 3 : Contribution positive : K échangeable, P tot., Mg éch.

Axe 4 : Contribution positive : P tot., N tot.

Contribution négative : C/N

Les paramètres présentant la meilleure projection sont ceux situés le plus près du cercle de rayon $r=1$ (cendres, matière organique, K mob., Mg mob.), qui est lui-même la projection de la sphère à $n=18$ dimensions de corrélation $r=1$.

Les 9 groupes d'horizons sont représentés sur la fig. 53, avec la position

SCHEMA ET BUTS DES ETUDES DE PROFILS DE SOLS

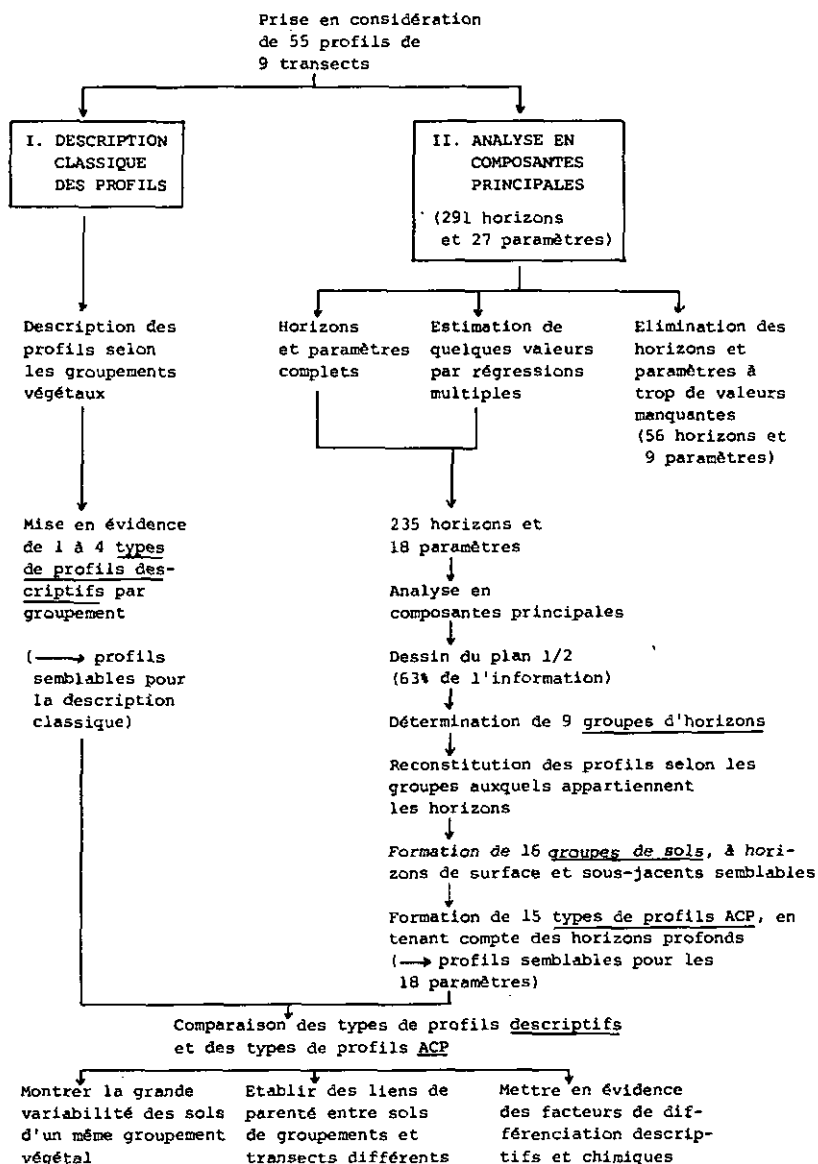


Fig. 52 Schéma général des études descriptives et mathématiques des profils de sol

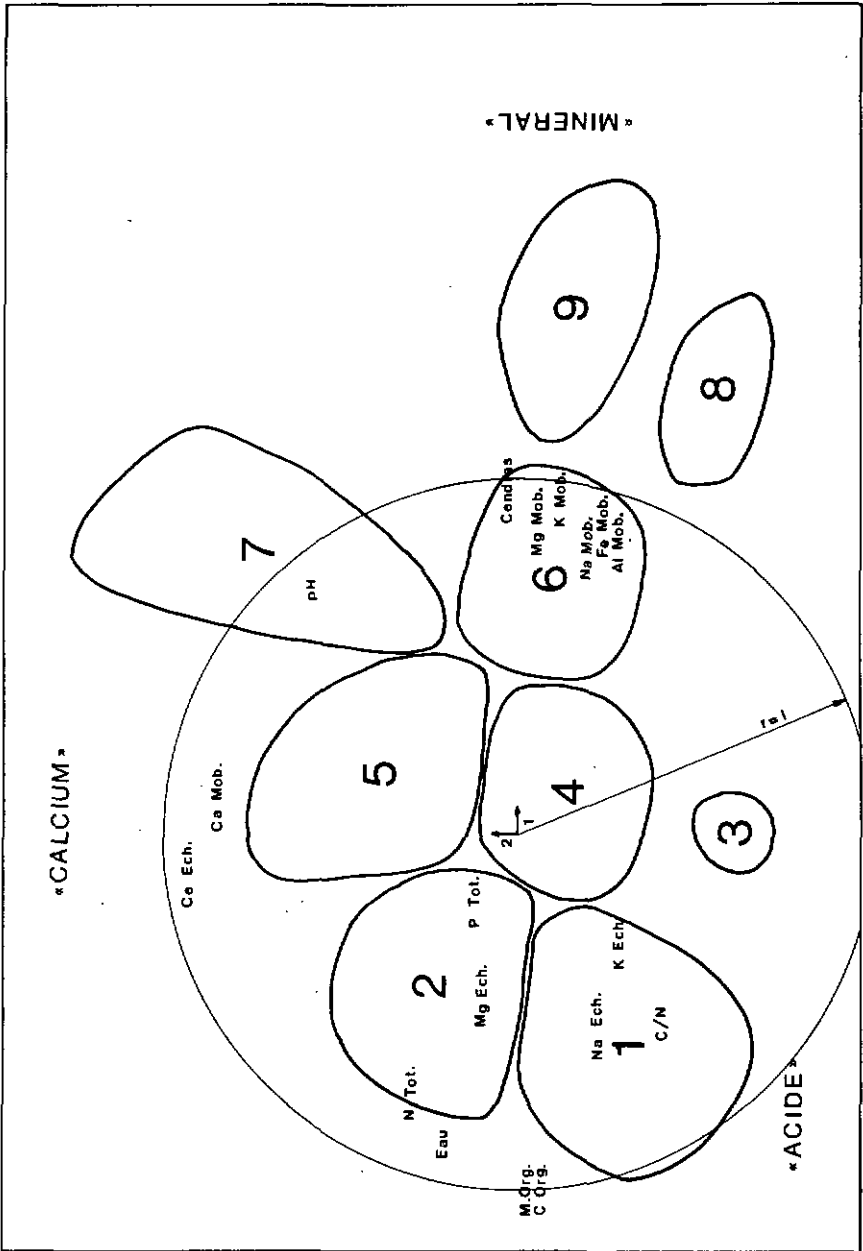


Fig. 53 Groupes d'horizons établis à la suite de l'analyse en composantes principales (Projection du plan 1/2, 63% de l'inertie)

des 18 paramètres. Nous avons renoncé à dessiner les projections des 235 horizons analysés. Quelques exemples seront simplement présentés plus loin (p.133). Les valeurs moyennes des paramètres de chaque groupe d'horizons sont visibles dans le tabl.16 .

La situation des horizons et des paramètres sur le plan 1/2 permet de suggérer certaines interprétations écologiques. On observe ainsi :

- Une diminution du taux de matière organique et une augmentation du taux de cendres de la gauche vers la droite (axe 1);
- Une augmentation de la teneur en Ca échangeable et total de bas en haut (axe 2);
- Une augmentation du pH de "bas" en "haut" (en réalité du SSW vers le NNE!) (axe 2);
- Une diminution de la teneur en eau de gauche à droite (axe 1).

Les profils ont ensuite été "reconstitués", en repérant dans le plan 1/2 les horizons appartenant au même sondage (3 premiers caractères du code semblables) et en les ordonnant selon la profondeur, (4ème caractère du code). Il suffit alors d'indiquer auxquels des 9 groupes appartiennent les horizons considérés, et de regrouper les profils présentant, en profondeur, la même succession d'horizons. C'est ce que nous avons fait sur le tabl. 17 .

Nous avons groupé ces profils en 16 groupes de sols (colonne 1 du tableau). Chaque groupe contient tous les profils présentant des horizons de surface et sous-jacents appartenant aux mêmes nuages sur le plan 1/2 (colonnes 2 et 3). Nous avons procédé ainsi en supposant les horizons de surface et sous-jacents primordiaux pour la végétation, pour les raisons suivantes :

- l'enracinement est presque toujours superficiel (limité aux 40 cm supérieurs);
- il n'est pas rare de trouver la même association sur des épaisseurs très variables de tourbe, ce qui laisse supposer une faible influence des couches marneuses profondes.

Pour tenir compte tout de même des horizons profonds, nous avons ensuite rapproché, à l'intérieur de chaque groupe de sols, les profils présentant des horizons profonds semblables pour les paramètres importants du plan 1/2. Ces horizons peuvent appartenir au même nuage ou à des nuages voisins sur le plan 1/2 (colonnes 4 et 5). Nous en déduisons des types de profils ACP (colonne 6), englobant tous les profils (colonne 7) à liens de parenté étroits pour les paramètres analysés en ACP. Ces types de profils ACP, formés en général à l'intérieur des groupes de sols de départ, peuvent aussi contenir des profils de plusieurs groupes; nous avons alors jugé que les caractères des horizons profonds prenaient le pas sur les différences des horizons de surface.

Les groupements végétaux concernés (colonne 8) sont mentionnés, avec,

Groupe	Teneur en matière organique(%)	Teneur en cendres(%)	Teneur en Ca éch. (méq/100g)	Teneur en Ca mob. (méq/100g)	Acidité (pH)	Teneur en eau(%)
1	forte à très forte $\bar{x} = 92,4$ $s = 5,37$	très faible à faible $\bar{x} = 7,51$ $s = 5,41$	très faible à faible $\bar{x} = 11,90$ $s = 5,03$	très faible à faible $\bar{x} = 26,79$ $s = 14,01$	très acide $\bar{x} = 4,22$ $s = 0,36$	forte à très forte $\bar{x} = 84,36$ $s = 5,23$
2	forte à très forte $\bar{x} = 81,27$ $s = 8,92$	très faible à faible $\bar{x} = 18,72$ $s = 8,84$	moyenne à forte $\bar{x} = 37,27$ $s = 13,00$	moyenne à forte $\bar{x} = 79,51$ $s = 24,53$	acide $\bar{x} = 5,65$ $s = 0,55$	forte à très forte $\bar{x} = 85,88$ $s = 3,23$
3	moyenne $\bar{x} = 53,15$ $s = 3,75$	moyenne $\bar{x} = 45,90$ $s = 3,68$	très faible $\bar{x} = 8,30$ $s = 3,68$	très faible $\bar{x} = 13,60$ $s = 3,54$	très acide $\bar{x} = 3,45$ $s = 0,49$	faible à moyenne $\bar{x} = 67,65$ $s = 5,30$
4	moyenne $\bar{x} = 53,79$ $s = 12,06$	moyenne $\bar{x} = 45,56$ $s = 11,20$	faible à moyenne $\bar{x} = 18,65$ $s = 7,72$	faible à moyenne $\bar{x} = 51,39$ $s = 16,59$	acide $\bar{x} = 5,26$ $s = 0,50$	moyenne $\bar{x} = 74,64$ $s = 6,91$
5	moyenne $\bar{x} = 54,95$ $s = 14,35$	moyenne $\bar{x} = 44,78$ $s = 14,10$	moyenne à forte $\bar{x} = 43,39$ $s = 11,39$	moyenne à forte $\bar{x} = 109,93$ $s = 36,06$	peu acide $\bar{x} = 6,41$ $s = 0,37$	moyenne $\bar{x} = 78,31$ $s = 6,80$
6	faible $\bar{x} = 28,97$ $s = 10,92$	forte $\bar{x} = 69,63$ $s = 10,64$	faible à moyenne $\bar{x} = 22,21$ $s = 8,21$	faible à moyenne $\bar{x} = 53,28$ $s = 14,94$	peu acide $\bar{x} = 6,16$ $s = 0,54$	faible à moyenne $\bar{x} = 65,88$ $s = 8,22$
7	faible $\bar{x} = 16,37$ $s = 11,22$	forte $\bar{x} = 82,11$ $s = 11,25$	moyenne à forte $\bar{x} = 33,29$ $s = 17,09$	moyenne à très forte $\bar{x} = 300,20$ $s = 203,94$	neutro-alkalin $\bar{x} = 7,17$ $s = 0,40$	faible $\bar{x} = 49,59$ $s = 13,75$
8	très faible $\bar{x} = 2,40$ $s = 2,03$	très forte $\bar{x} = 95,65$ $s = 1,98$	très faible $\bar{x} = 0,95$ $s = 0,19$	très faible $\bar{x} = 4,22$ $s = 0,32$	très acide $\bar{x} = 3,82$ $s = 0,49$	très faible $\bar{x} = 25,70$ $s = 1,85$
9	très faible $\bar{x} = 3,98$ $s = 4,23$	très forte $\bar{x} = 94,26$ $s = 4,31$	très faible à faible $\bar{x} = 10,73$ $s = 2,73$	très faible à faible $\bar{x} = 33,71$ $s = 31,88$	neutro-alkalin $\bar{x} = 7,03$ $s = 0,62$	très faible $\bar{x} = 31,89$ $s = 10,27$

Tabl. 16 Valeurs moyennes de 6 paramètres édaphiques pour les groupes d'horizons formés par l'ACP

GROUPES DE SOLS	GROUPES D'HORIZONS SELON LE PLAN 1/2 DE L'ACP				TYPES DE PROFILS ACP	REPERES DES PROFILS	GROUPEMENT VEGETAL	TYPES DE PROFILS DESCRIPTIFS
	Surf.	Sa-I	Prof. I	Prof. II				
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1	1	1	1	A	A 000 Sphagno-Piceetum bet.		
						A 050 Sphagno-Piceetum bet.		
						A 080 Lande à Calluna		
						E 000 Pino-Sphagnetum		
						H-010 Pino-Sphagnetum		
						H 000 Pino-Sphagnetum		
						I 020 Pino-Sphagnetum		
						I 080 Caricetum fuscae		
		1	1	1	2	B		F 000 Sphagno-Piceetum bet.
		1	1	1	4			F 050 Lande à Calluna
		1	1	1	6			C 000 Sphagno-Piceetum bet.
		1	1	1	6			D 030 Pino-Sphagnetum
		1	1	1	6			A 100 Lande à Calluna
		1	1	2	2			H 070 Pino-Sphagnetum
		1	1	2	6			H 170 Ourlet à Molinia
		1	1	5	2			H 130 Pino-Sphagnetum
	1	1	6	6	A 130 Caricetum fuscae			
					E 030 Pino-Sphagnetum			
	1	1	8	8	C	I 230 Sphagno-Piceetum ble.		
2	1	2	2	5	D	A 150 Grpt à Viola		
						E 070 Pino-Sphagnetum		
						E 100 Lande à Calluna		
	1	2	2	9		G 010 Lande à Calluna		
	1	2	5	5		F 090 Ourlet à Molinia		
						D 145 Grpt à Viola		
		1	2	5		6	G 070 Lande à Calluna	
		1	2	5		9	G 135 Ourlet à Molinia	
					D 115 Caricetum fuscae			
3	1	4	6	7	E	C 050 Sphagno-Piceetum bet.		
4	1	6	6	6	E	E 130 Caricetum fuscae		
5	2	2	2	2	F	G 230 Groupement à Comarum		
	2	2	2	4		I 165 Sphagno-Piceetum bet.		
	2	2	2	5		H 180 Groupement à Comarum		
	2	2	2	5		D 090 Lande à Calluna		
	2	2	2	5		E 115 Caricetum fuscae		
					G 190 Caricetum fuscae			
6	2	4	2	5	G	A 170 Acon.-Filipenduletum		
						A 190 Acon.-Filipenduletum		
	2	4	4	9		H	I 175 Sphagno-Piceetum bet.	
	2	4	9	9	F	F 110 Caricetum fuscae		
7	3	3	8	8	C	I 250 Sphagno-Piceetum ble.		
8	4	5	7	-	I	C 065 Grpt à Caltha		
9	4	6	6	6	J	E 150 Grpt à Viola		
	4	6	6	6		F 140 Grpt à Viola		
	4	6	6	9		I 195 Grpt à Caltha		
10	5	5	5	7	K	C 260 Caric. deavallianae		
11	5	6	6	6	J	C 350 Acon.-Filipenduletum		
						E 170 Caricetum graciliis		
	5	6	7	-		C 165 Acon.-Filipenduletum		
12	6	5	2	2	L	H 205 Caricetum graciliis		
13	6	6	5	5	J	G 260 Caricetum gracilife		
	6	6	6	6		F 165 Caricetum graciliis		
14	6	9	9	9	M	D 210 Caric. deavallianae		
15	7	7	7	-	N	C 085 Grpt à Caltha		
16	9	9	9	9	O	I 300 Grpt à Cheerophyllum		

TYPES DESCRIPTIFS

A Tourbe oligotrophe D Gley à tourbe superficielle G Gley réduit à amorce J Tourbe eutrophe
 B Sol sur tourbe E Brun acide sur gley H Tourbe ol.-més. K Gley humifères
 C Tourbe olig. s. gley F Podzolique à mor I Tourbe mésotrophe L Pseudogley

Tabl. 17 Etablissement de types de profils à partir de l'ACP (colonne 6), et comparaison avec les types de profils issus de la description classique (colonne 9)

pour chaque endroit, le type descriptif déduit de la description classique (colonne 9).

8.2.3. Caractères généraux des profils

- Plus de la moitié des profils (30 sur 55) montrent un horizon de surface très acide et très organique (groupes de sols 1 à 4). Cela concerne tous les groupements sauf l'Aconito-Filipenduletum, le Caricetum gracilis, le Caricetum davallianae et les groupements à Caltha et à Chaerophyllum.
- Les sols peu organiques en surface (groupes de sols 12 à 16) sont peu nombreux (6 profils); ils touchent le Caricetum gracilis, le Caricetum davallianae et les groupements à Caltha et à Chaerophyllum.
- Un grand nombre de profils se rencontrent dans le type de profils ACP "A", à horizons supérieurs très acides et très organiques. Ce sont tous des profils à tourbe oligotrophe assez épaisse, isolant complètement la végétation du substrat marneux. On remarque d'emblée que ce type de sol n'est pas limité à la pinède, association climacique du haut-marais, mais qu'on le trouve aussi sous la pessière, la lande à Calluna et la prairie à Carex fusca. D'autres facteurs que ceux analysés ici entrent en jeu dans le déterminisme de la végétation, comme la concurrence, l'évolution du milieu, le micro-climat, etc.
- Une limite nette se détache entre les groupes de sols 1 à 7 et 8 à 16, qu'une seule association arrive à franchir, l'Aconito-Filipenduletum. Les groupes de sols 1 à 7 ont tous des horizons de surface et sous-jacents souvent très organiques et très acides, alors que les groupes de sols 8 à 16 montrent des horizons de surface - rarement - et des horizons sous-jacents - jamais - très acides. Les horizons profonds des groupes de sols 8 à 16 sont les mêmes que ceux des groupes 1 à 7, ce qui est une nouvelle preuve de l'importance primordiale des horizons superficiels.

8.2.4. Caractères des profils de chaque groupement

Ce paragraphe compare les résultats obtenus par l'ACP et par la description classique, pour chaque groupement. On y "sentira" l'apport et les limites de chaque méthode.

Pino-Sphagnetum

La pinède croît toujours sur des sols très organiques et très acides en surface. Ces caractères sont conservés ou non en profondeur. Le profil E 030, p. ex., montre une teneur en cendres forte en profondeur, avec une acidité moyenne.

Le type descriptif a (tourbe oligotrophe épaisse, 6 profils selon la description classique) se retrouve ici dans les 2 types ACP A et B, B comprenant les 2 profils G 070 et G 135, déjà un peu différenciés à la description. Le type descriptif d (gley humifère à tourbe en surface), à couche de tourbe plus mince, est décalé vers le bas par rapport au premier dans le tabl.17, ce qui sous-entend une augmentation de la teneur en cendres

et en Ca, au moins en profondeur.

Les résultats de l'ACP n'amènent pas ici de nouveauté par rapport à la description classique.

Sphagno-Piceetum

Dans ce cas en revanche, l'ACP sépare nettement le type descriptif i de la description classique (tourbe mésotrophe) des autres, en le plaçant relativement en bas du tableau, avec des horizons de surface très organiques, mais peu acides. Ceci nous montre que la peissière des Pontins (profils I 165 et I 175), bien que sur tourbe épaisse, subit fortement les influences latérales du groupement à Caltha, à sol plus riche en éléments minéraux. L'analyse factorielle de la végétation montre également une tendance de ces deux relevés à se rapprocher un peu du groupement à Caltha, relativement aux autres relevés du Sphagno-Piceetum. La corrélation est bonne entre le comportement de la végétation et les caractéristiques physico-chimiques du profil. Le type descriptif b (tourbe oligotrophe) est le plus acide-organique, alors que le type e (sol brun acide humifère sur gley) est un peu décalé vers le bas, mais nettement moins que le type i.

Le profil de la sous-association à Blechnum, (type descriptif f, sol podzoli-que) procédant des classes 1 et 7, est bien caractérisé par ses horizons profonds (groupe d'horizons 8), très minéraux et très acides.

Lande à Calluna

La lande à Calluna ne colonise que des sols à horizons de surface et sous-jacents très organiques, très acides à peu acides. Elle ne tolère pas la présence d'horizons argileux près de la surface, même si la matière organique est relativement bien décomposée (type descriptif b, sur tourbe oligotrophe). Il est à remarquer que le type descriptif b est placé plus haut dans le tableau par l'ACP que le type descriptif c à tourbe oligotrophe fibreuse, ce qui paraît contradictoire. Nous pensons dans ce cas que l'attribution des horizons de surface au groupe d'horizons 1 tient surtout à l'acidité - très forte - et moins au taux de matière organique.

Ourlet à Molinia

L'ourlet à Molinia ne se trouve jamais sur une grande épaisseur de tourbe acide, même si la surface l'est fortement. En-dessous, nous notons toujours la présence de tourbe peu acide, assez riche en Ca, et d'horizons profonds argileux.

Prairie à Carex fusca

La prairie à Carex fusca justifie une fois de plus sa position centrale, avec des profils de 6 types ACP. On passe de la tourbe oligotrophe épaisse (type A) à un profil de tourbe peu acide sur horizons très minéraux (type H). Le type descriptif c (tourbe oligotrophe sur gley) éclate dans des groupes assez éloignés, suite en général à une augmentation du pH, qui n'apparaît pas comme primordiale à la description. Le type descriptif g (gley réduit à anmoor tourbeux) est plus groupé, et décalé vers le bas du tableau. Les 4 profils de ce type sont un peu plus riches en Ca.

Groupe ment à Viola

L'ACP sépare de façon très nette les deux types descriptifs, suite à des conditions de surface très différentes. Le type descriptif h (tourbe oligo-mésotrophe) est acide-organique en surface, le type descriptif i (tourbe mésotrophe) moins acide et moins organique avec des horizons profonds très minéraux. La distinction faite par la description classique est non seulement confirmée, mais accentuée par l'ACP.

Groupe ment à Comarum palustre

Proches du type descriptif a (tourbe oligotrophe) de la prairie à Carex fusca par la description classique, les 2 profils de ce groupe ment en sont fort éloignés à la suite de l'ACP, à cause du pH moins acide, et rattachés pour cela à la tourbe mésotrophe. Les 2 profils sont très rapprochés l'un de l'autre.

Aconito-Filipenduletum

Le fait déjà établi (p.111) d'une influence de la tourbière sur les surfaces adjacentes d'Aconito-Filipenduletum est bien visible sur le tableau, où les deux profils du transect A, légèrement acides en surface, sont bien séparés de ceux du transect C, moins influencés par la tourbière. La réunion de tous les profils de ce groupe ment en un seul type descriptif (k: gley humifère) est donc nuancé par l'ACP. Il faut remarquer aussi les liens de parenté étroits entre les sols du Filipenduletum et ceux du Caricetum gracilis.

Caricetum gracilis

L'ACP confirme tout à fait la répartition des profils selon la description classique, en mettant d'une part en évidence l'augmentation de la matière organique en profondeur du type ACP L (=type descriptif j, tourbe eutrophe), d'autre part la forte teneur en cendres des 2 autres profils (=type descriptif k, gley humifère).

Caricetum davallianae

Les deux profils du Caricetum davallianae ne sont pas distribués dans le même type ACP, alors que nous les avons réunis dans un seul type descriptif (k: gley humifère). Le Caricetum davallianae du transect C a une teneur en matière organique moyenne à faible, celui du transect D très faible. Bien que cela n'apparaisse pas nettement dans la description classique, ces deux profils sont tout de même assez différents pour les paramètres principaux du plan 1/2.

Groupe ment à Caltha

Ici également, l'ACP éloigne les 3 profils, réunis en un seul type descriptif (g: gley réduit à anmoor). La cause en est une teneur en matière organique moyenne et un pH relativement bas pour les profils C 065 et I 195, alors que le profil C 085 montre un pH presque neutre.

Groupe ment à Betula

Pas d'ACP sur le profil.

Groupement à Chaerophyllum

Pas de problème pour ce groupement, séparé nettement des autres par les deux méthodes. Seul profil riche en squelette, il montre sur toute la profondeur des pH presque neutres. Le profil qui lui est le plus proche est celui du Caricetum davallianae D 210 (type ACP "M").

8.2.5. Critique et limites de l'analyse en composantes principales

Les résultats de l'ACP doivent être considérés de manière critique, car ils sont issus d'analyses partielles, ne tenant pas compte de tous les éléments descriptifs d'un profil. On n'y trouve pas les paramètres suivants:

- les facteurs physico-chimiques n'apparaissant pas comme discriminants à l'analyse numérique, au moins sur le plan 1/2:
C/N, K éch., Mg éch., Na éch., P mob.
- les facteurs physico-chimiques n'ayant pu être traités statistiquement par manque de données: indice de décomposition, Fe éch., Mn mob., NH₄-N, NO₃-N, densité apparente, température moyenne.
- les autres éléments descriptifs du profil, souvent non chiffrables par les méthodes utilisées: couleur, taux de fibres, texture, etc.

Les paramètres choisis comme les plus significatifs par l'ordinateur sont tout de même assez importants pour amener des compléments aux descriptions classiques:

- le taux de matière organique (ou de cendres) permet de différencier les horizons ou profils riches ou pauvres en éléments minéraux et donner une indication sur le type de tourbe du sol.
- l'importance du pH et du Ca n'est pas à démontrer si l'on veut comparer des hauts-marais acides à des bas-marais alcalins!

L'ACP est une technique de complément à la description des profils. Elle est très utile pour comparer les profils de groupements différents, car elle ne tient compte ni du couvert végétal, ni de la situation topographique. La représentation des profils sur le plan d'analyse 1/2 est parlante et caractérise très bien l'évolution des paramètres avec la profondeur (fig. 54).

Il en est de même si l'on représente tous les horizons de surface d'un transect p. ex.: les solutions de continuité apparaissent immédiatement et permettent de fixer les seuils écologiques principaux (fig. 55).

Elle est très utile aussi pour analyser le comportement relatif des éléments chimiques et leurs corrélations.

En revanche, nous ne pensons pas que l'ACP soit suffisante pour établir des types de profils directement comparables à ceux de la littérature. Trop de paramètres manquent. On y arriverait - peut-être - en prenant plus de facteurs en considération, et en y ajoutant d'une manière ou d'une

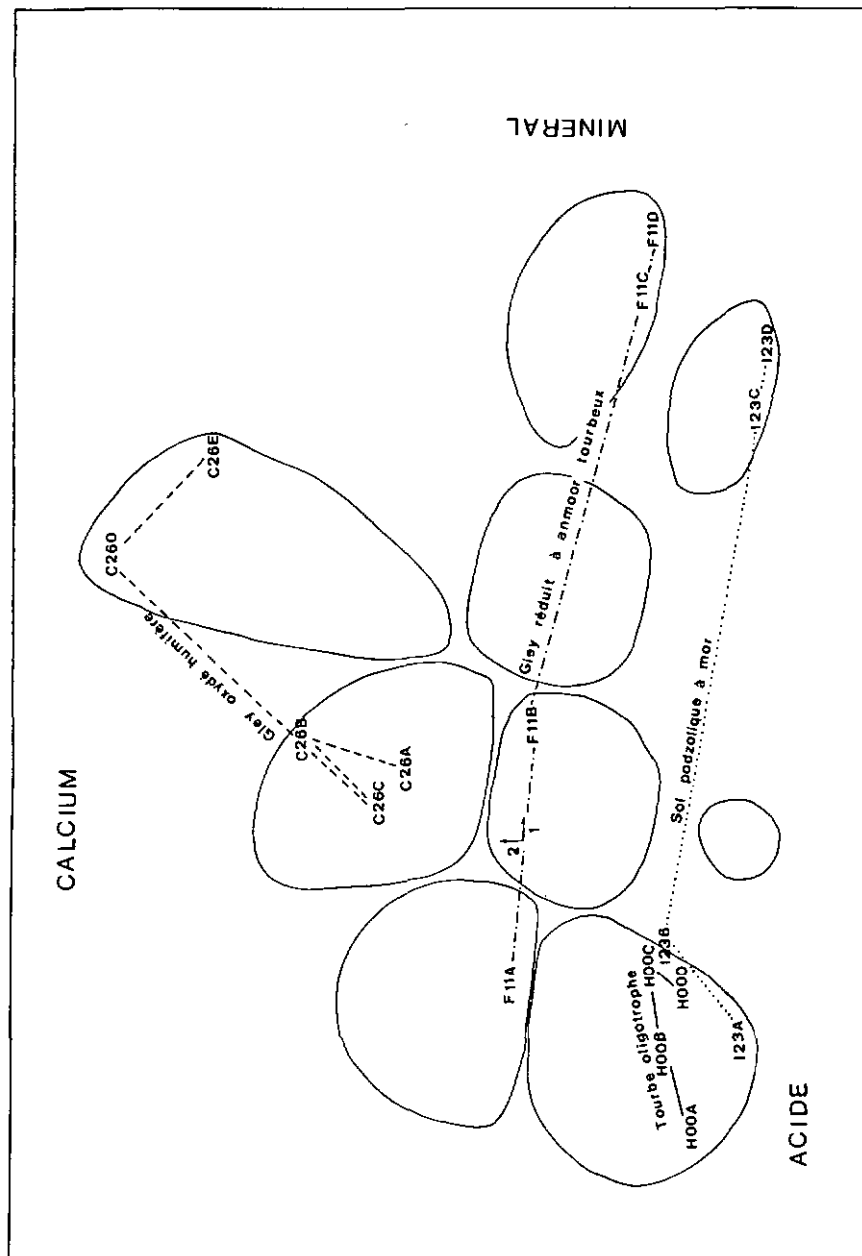


Fig. 54 Exemples de profils reconstitués sur le plan 1/2 de l'ACP

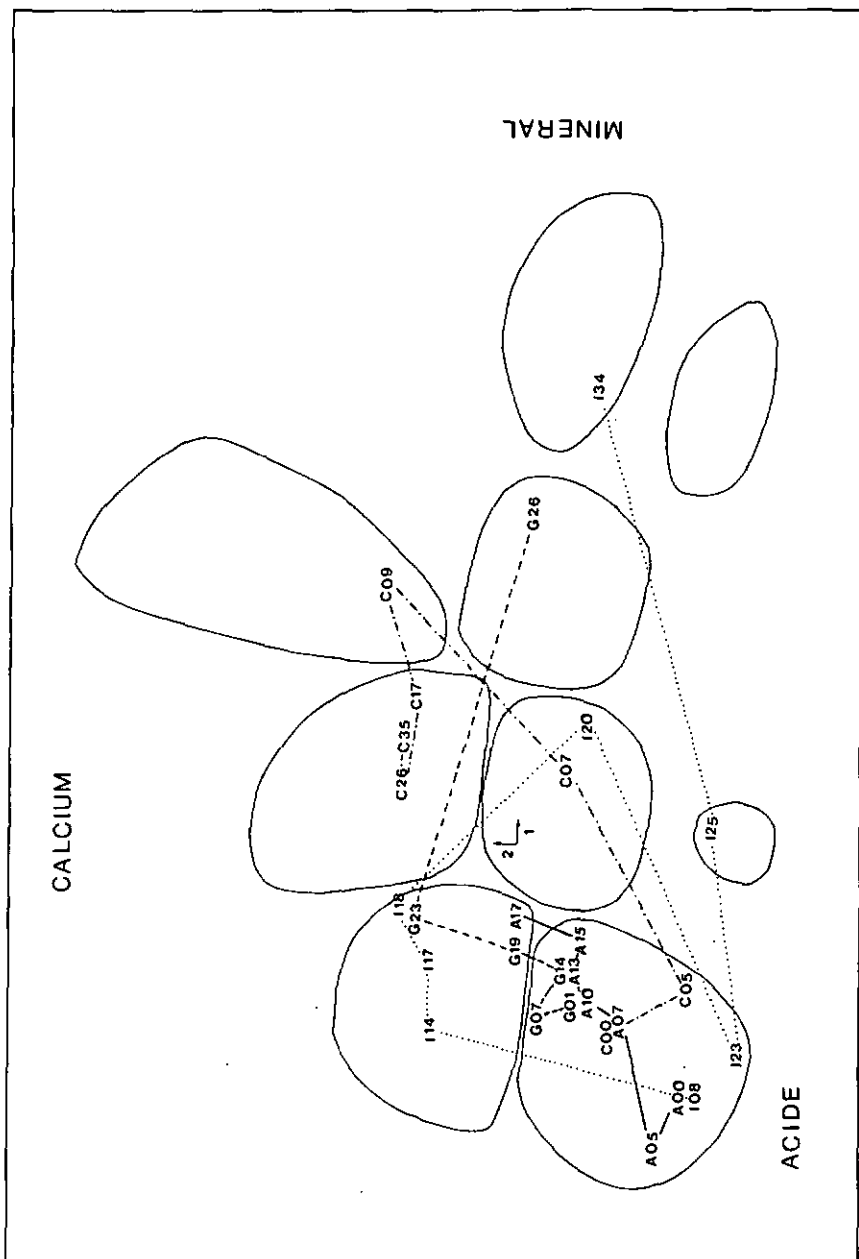


Fig. 55 Horizons de surface sur le plan 1/2 de l'ACP. Exemple des transects A, C et I

autre les éléments de description visuelle (structure, couleur, etc.). Il faudrait aussi pondérer certains paramètres par rapport à d'autres, etc.

Mais tout cela ne nous semble guère nécessaire! Une ACP envisagée uniquement comme complément, mais complément important, d'une description classique est une très bonne solution, surtout si le nombre d'échantillons et de paramètres est important.

8.3. CORRELATIONS ENTRE PARAMETRES EOAPHIQUES

Le calcul du coefficient de corrélation linéaire a permis de mettre en évidence de nombreuses relations entre paramètres.

Le tabl. 18 donne toutes les corrélations significatives pour un risque de $p = 0,001$ (extrêmement significatif pour $r \geq 0,23$).

Certaines corrélations sont à mettre en évidence:

a) entre calcium et acidité

Ca éch. ----- Ca mob. : $r = 0,52$

Ca éch. ----- pH : $r = 0,54$

Ca mob. ----- pH : $r = 0,55$

b) de manière générale, entre les cations et la teneur en cendres (à l'exception du calcium)

c) entre les éléments échangeables Mg, K, Na eux-mêmes ou avec $\text{NH}_4\text{-N}$

d) divers:

Teneur en eau ----- matière organique : $r = 0,87$

Teneur en eau ----- azote total : $r = 0,76$

Teneur en eau ----- rapport C/N : $r = 0,58$

Azote total ----- matière organique : $r = 0,79$

Fer éch. ----- Mn éch. : $r = 0,74$

pH ----- matière organique : $r = 0,67$

pH ----- rapport C/N : $r = 0,52$

Rapport C/N ----- matière organique : $r = 0,62$

Les liens ainsi établis n'indiquent pas forcément une tendance de cause à effet entre paramètres. La teneur en Mg mob. p. ex. ne dépend pas de celle en Al mob. (malgré $r = 0,86$), mais les deux sont tributaires de la composition de la roche-mère ou des argiles.

Dans d'autres cas, la corrélation reflète une relation chimique directe évidente, p. ex. entre le calcium, élément alcalin participant à l'équilibre $\text{CaCO}_3 - \text{CO}_2 - \text{H}_2\text{O}$ des sols calcaires, et la pression de CO_2 , elle-même

	pH Eau Cen.	M.O. Ca e. Ca m.	Mg e. Mg m.	K e. K e.	K m. Na e. Na m.	Fe e. Fe m. Al m.	Mn e. Mn m.	NH ₄	NO ₃ N t. C. O.	C/N P t.
pH	100 -49 67	-67 54 55	-29 49 -37	55 -40 38	-	42 41	-	45 -	-25 -40 -67	-52 -
Ten. en eau	100 -87	87 26 -	56 -55 23	-78 51 -55	-	-61 -56	-	-57 29	31 76 87	58 -
Cendres	100	-100 -	-55 65 -33	84 -54 66	-	62 64	-	63 -32	-32 -79 -100	-62 -
Mat. organ.	100	-	55 -65 33	-84 54 -66	-	-62 -64	-	-63 32	32 79 100	62 -
Ca échang.	100	52	32	-	-	-	50	-	-	-
Ca mobilis.	100	-	-	-	-	-	57 36	-	-	-24 -
Mg échang.			100 -25 57	-44 66 -40	-	-32 -33	-	55	38 40 55	41 -
Mg mobilis.			100	72 -36 55	-	75 86	-	44	-56 -65	-38 -
K échang.			100	-	58	-	-24	80	24	33 27 29
K mobilis.				100 -48 67	-	66 70	-	58	-33 -70 -84	-55 -
Na échang.				100 -27	-	-31 -34	-	-42 58	54 35 54	55 -
Na mobilis.				100	63	-	59	33	-	-51 -66 -36
Fe échang.					100	-	74 48	-	-	-
Fe mobilis.						100 88	-	43	-53 -63	-41 -
Al mobilis.						100	-	32 -31	-24 -54 -64	-39 -
Mn échang.							100	-	-	-
Mn mobilis.							100	-	-49 -63	-41 -
NH ₄ -N								100	-	32 -
NO ₃ -N									100	31 36 -
N total									100 79	- 42
C organique									100	62 -
Rapport C/N									100 -25	100 62 -
P total										100

Tabl. 18 Corrélations linéaires entre paramètres édaphiques

influençant fortement le pH (BRUCKERT et ROUILLER, in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979).

Les remarques finales sont les suivantes:

- corrélations très nombreuses et extrêmement significatives entre les paramètres mesurés.
- comportement distinct du calcium vis-à-vis des autres cations, basiques ou acides.
- corrélations très fortes entre Fe moh. et Al mob. (0,88), eau et matière organique (0,87), Mg mob. et Al mob. (0,86), K éch. et matière organique (0,84), $\text{NH}_4\text{-N}$ et K éch. (0,80), N tot. et matière organique (0,79).
- comportement isolé du phosphore, lié tout de même à l'azote total ($r = 0,42$) mais moins que dans les plantes ($r = 0,90$, p.148).

Certaines de ces corrélations sont représentées à la fig. 56.

Ces corrélations sont calculées sur l'ensemble des échantillons. D'autres calculs ont regroupé les échantillons selon les classes de pH, afin de voir si les corrélations se modifient selon l'acidité du sol. Les coefficients obtenus sont parfois fort variables d'une classe à l'autre de pH, mais on n'observe pas de variation régulière des corrélations en fonction du pH (p. ex. corrélations fortes en milieu acide, faibles en milieu basique).

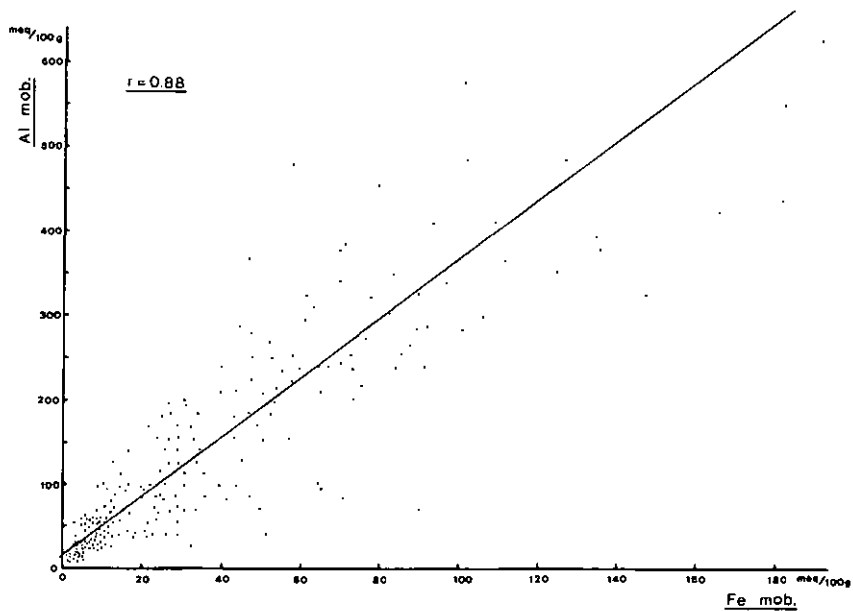
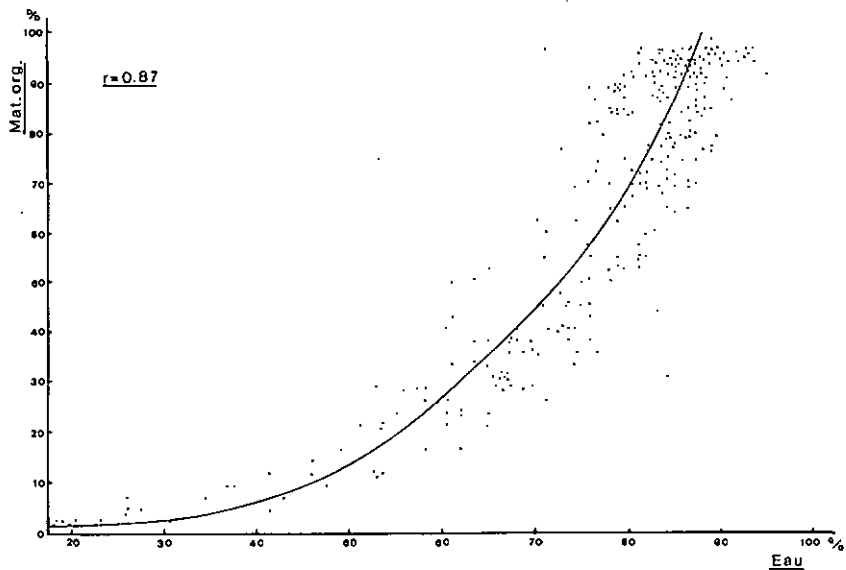


Fig. 56 Quelques corrélations entre paramètres édaphiques

9. CARACTERES DE LA VEGETATION

=====

9.1. VALEURS ECOLOGIQUES INDICATRICES

L'emploi des valeurs écologiques indicatrices, (LANDOLT, 1977; ELLENBERG, 1979) commence à apparaître dans les travaux phytosociologiques et écologiques (GALLANDAT, 1982; GALLAND, 1981; PERSSON, 1981).

Ces valeurs permettent d'estimer les conditions d'existence des végétaux et de leurs communautés, sans analyses climatologiques ou pédologiques.

Ces valeurs sont les suivantes: (selon LANDOLT)

- F = valeur d'humidité (1 = sols très secs, 5 = sols détrempés)
R = valeur de réaction (1 = sols très acides, 5 = sols riches en bases)
N = valeur de substances nutritives (1 = sols très pauvres, 5 = sols à teneur excessive en substances nutritives)
H = valeur d'humus (1 = sols bruts, 5 = sols à humus brut tourbeux)
D = valeur de dispersité (*) (1 = sols très aérés, 5 = sols très mal aérés, argileux ou tourbeux)
L = valeur de lumière (1 = stations très ombragées, 5 = pleine lumière)
T = valeur de température (1 = stations fraîches, 5 = stations chaudes)
K = valeur de continentalité (1 = climat océanique, 5 = climat continental)

Dans le cadre de ce travail, elles serviront à la comparaison des milieux étudiés; elles seront aussi rapprochées des mesures édaphiques effectuées. Pour cela nous calculerons les moyennes des valeurs indicatrices de toutes les espèces présentes dans chaque milieu. Les trois moyennes inférieures (----) et supérieures (—) sont soulignées (tabl. 19).

Dans l'ensemble, ces moyennes sont bien corrélées aux observations et analyses effectuées. Nous avons présenté dans la fig. 57 les relations entre 3 valeurs indicatrices et les paramètres mesurés correspondants, au sein de chaque groupement.

Nous constatons une très bonne relation linéaire entre pH et valeur de réaction ($r = 0,91$), une moins bonne relation entre matière organique et valeur d'humus ($r = 0,80$), enfin une relation asymptotique entre la profondeur de la nappe et la valeur d'humidité. Dans ce dernier cas, il n'y a absolument pas linéarité ($r = 0,27$). Aucune corrélation significative n'apparaît entre la valeur d'humidité F et la teneur en eau du sol par séchage à l'étuve.

(*) Traduit de l'allemand "Dispersität" (in: LANDOLT, 1977)

Groupements	F	R	N	H	D	L	T	K
Pino-Sphagnetum	3,65	<u>1,67</u>	<u>1,61</u>	<u>4,62</u>	4,69	3,04	<u>2,74</u>	<u>2,91</u>
Sphagno-Piceetum	<u>3,54</u>	2,14	2,27	4,22	4,57	<u>2,46</u>	<u>2,76</u>	2,82
Lande à Calluna	3,57	<u>1,97</u>	<u>2,00</u>	4,33	<u>4,52</u>	3,03	<u>2,74</u>	<u>2,94</u>
Ourlet à Molinia	<u>3,77</u>	<u>1,80</u>	<u>1,77</u>	<u>4,50</u>	4,60	3,14	<u>2,77</u>	<u>2,91</u>
Prairie à Carex fusca	3,64	2,31	2,14	4,22	4,61	3,25	2,91	<u>2,91</u>
Groupement à Viola	<u>3,77</u>	2,69	2,47	4,17	<u>4,74</u>	<u>3,35</u>	<u>3,02</u>	2,90
Aconito-Filipenduletum	3,67	2,91	<u>2,90</u>	<u>3,88</u>	4,56	3,25	2,94	<u>2,80</u>
Caricetum gracilis	<u>3,97</u>	<u>3,00</u>	<u>3,13</u>	4,04	<u>4,79</u>	3,23	<u>3,07</u>	2,90
Caricetum davallianae	3,70	<u>3,09</u>	2,68	3,96	4,62	<u>3,51</u>	2,98	2,87
Groupement à Caltha	<u>3,42</u>	2,75	<u>2,90</u>	<u>3,70</u>	<u>4,33</u>	<u>2,68</u>	2,96	<u>2,76</u>
Groupement à Betula	<u>4,25</u>	2,57	2,13	<u>4,38</u>	<u>4,83</u>	<u>3,38</u>	<u>3,13</u>	2,86
Groupement à Chaerophyllum	3,60	<u>2,93</u>	<u>3,40</u>	<u>3,73</u>	<u>4,47</u>	<u>2,13</u>	<u>3,07</u>	<u>2,47</u>
Amplitude:	0,83	1,42	1,79	0,92	0,50	1,38	0,39	0,47

Tabl. 19 Valeurs écologiques indicatrices moyennes

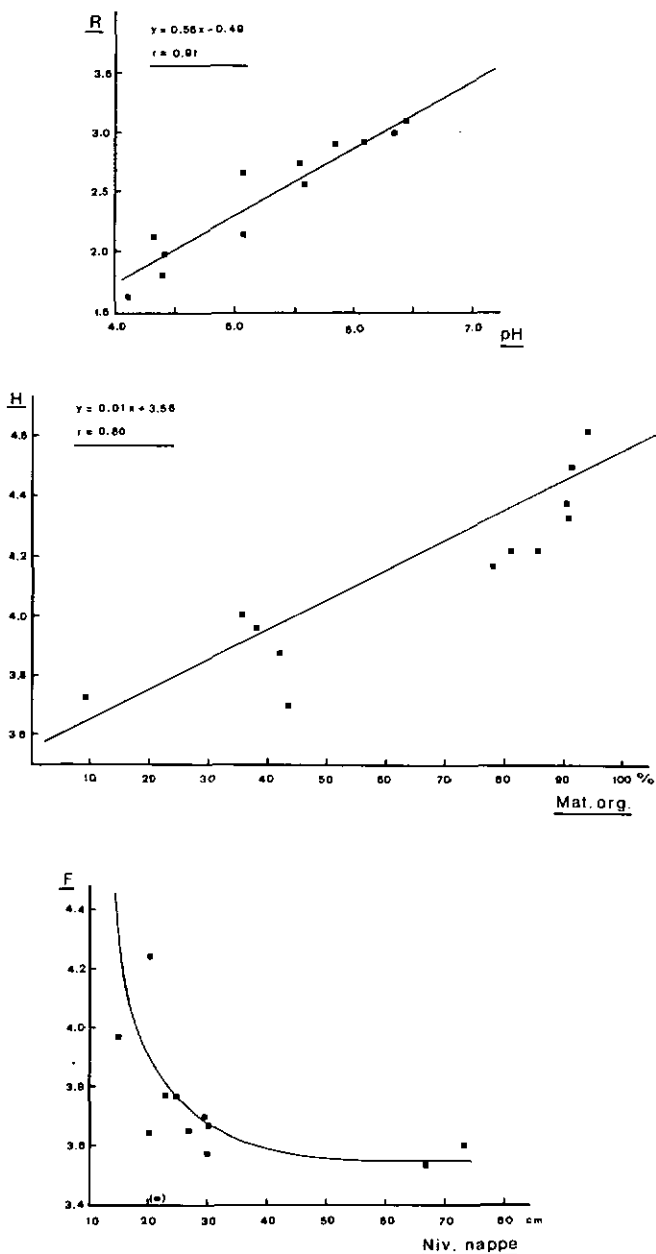


Fig. 57 Corrélations entre 3 valeurs indicatrices et les paramètres édaphiques mesurés correspondants (R = valeur d'acidité, H = valeur d'humus, F = valeur d'humidité du sol)

Les autres valeurs indicatrices ne peuvent pas être comparées directement à des mesures effectuées. Nos observations permettent toutefois de confirmer:

- la répartition des valeurs de lumière (groupements proches de la pessièrre avec valeurs minimales, prairie à strate herbacée courte avec valeurs maximales)
- la richesse en substances nutritives des groupements à hautes herbes, due soit à l'effet tampon entre la pente et la tourbière (groupement à Caltha et Chaerophyllum), soit à l'apport de substances par la rivière (Filipenduletum) ou le ruisseau (Caricetum gracilis)
- la bonne minéralisation des sols des groupements à Caltha et Chaerophyllum et du Filipenduletum, pauvres en humus.

L'amplitude des variations entre les valeurs indicatrices des divers milieux est intéressante à relever. Elle permet de mettre en évidence les facteurs variant fortement d'un groupement à l'autre, et ceux qui sont presque semblables à travers les milieux étudiés.

3 facteurs présentent des amplitudes fortes:

- la richesse en substances nutritives
- l'acidité
- la lumière

2 facteurs présentent des amplitudes moyennes:

- la teneur en humus
- l'humidité

3 facteurs présentent des amplitudes faibles:

- la dispersité (=aération)
- la continentalité
- la température

Les trois premiers facteurs différencient fortement les groupements, et comptent peut-être parmi ceux qui sont responsables de la distribution des groupements végétaux. Comme l'ont montré les analyses de sol, la richesse en substances nutritives et l'acidité sont effectivement importantes à ce point de vue. Le facteur "lumière" n'a pas été étudié, à la suite de notre postulat de base (p. 27). Les valeurs N et R sont par ailleurs assez bien corrélées ($r = 0,48$).

Les valeurs de température et de continentalité, à amplitudes très faibles, indiquent bien que le climat régional supplante le microclimat dans le déterminisme de la végétation. Mettons toutefois en évidence les milieux les plus frais, à savoir les quatre groupements les plus proches du haut-marais. Ceci est à rapprocher du gel des couches superficielles du sol en hiver et du déneigement tardif des tourbières au printemps, relativement aux autres milieux (cf. p. 34).

L'emploi des valeurs indicatrices nous paraît être judicieux pour caractéri-

ser les conditions de croissance des végétaux. Il est toutefois nécessaire de penser aux points suivants, mis en évidence et valables pour les milieux étudiés ici :

- les valeurs indicatrices font ressortir les caractères différenciant nettement les groupements; elles ne permettent pas de voir des distinctions fines entre milieux presque semblables.
- elles ont de bonnes corrélations avec les paramètres mesurés correspondants, mais pas toujours de façon linéaire.
- les valeurs de l'un ou l'autre groupement ne suivent pas toujours la corrélation générale (p. ex. la valeur d'humidité pour le groupement à Caltha).
- la meilleure relation est celle entre la valeur de réaction et le pH. L'acidité est un facteur envers lequel les plantes ont peut-être des exigences plus strictes que pour les autres, ou alors le comportement des végétaux vis-à-vis de ce paramètre est mieux connu, d'où une attribution plus précise des valeurs indicatrices.

9.2. COMPOSITION MINERALE DES PLANTES

9.2.1. Introduction

L'étude de la composition chimique des plantes a fait l'objet de nombreuses publications, d'ordre général (BLANCHET in: CARLES, 1967; LARCHER, 1976; LEMEE, 1978; BONNEAU et SDUCHIER, 1979) ou particulier.

Les publications spéciales concernent :

- l'absorption des éléments au niveau racinaire et (ou) moléculaire: HELLER (1969, 1981), WACQUANT (1969, 1977, 1978)
- la répartition et l'état des éléments dans les diverses parties de la plante: FINK (1969)
- le rôle de chaque élément dans la vie du végétal: FINK (1969)
- les relations entre éléments, dans la plante ou le milieu: PASSAMA et al. (1973, 1975), EPHRITIKHINE et al. (1977 a et b)
- la composition minérale des plantes proprement dite : MALMER and SJORS (1955), DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET (1962), PASSAMA (1970), DENUOT (1975), TOSCA et LABROUE (1981)
- le bilan entre la plante et le sol: DUVIGNEAUD (1974), OAMMAN (1978) WAUGHMAN (1980).

Nos recherches ne pouvant englober la totalité de ces domaines, nous nous sommes limité à l'étude de la composition minérale des plantes et de sa relation avec le sol. Dans ces domaines, la grande majorité des travaux

concernent des plantes cultivées ou d'endroits cultivés, et il n'y a que peu de références pour les plantes dites sauvages.

Notre étude a donc pour buts:

- Apporter de nouvelles informations sur la teneur minérale d'espèces peu ou pas encore étudiées.
- Trouver des relations entre la composition chimique des plantes et du sol.
- Evaluer les bilans chimiques (cycles?) entre la végétation et le sol.

9.2.2. Matériel

Les analyses ont porté sur un choix de 20 espèces, dont l'échantillonnage est précisé dans le tabl. 20.

9.2.3. Composition minérale au niveau spécifique

a) Résultats

Nous allons présenter ici, par espèce, les résultats acquis sur l'ensemble des échantillons, sans tenir compte des paramètres édaphiques. Le tabl. 21 montre les valeurs obtenues pour les différents éléments. On y trouve la moyenne de tous les échantillons analysés, ainsi que, s'il y a lieu, la moyenne de valeurs déjà publiées [d'après: MALMER and SJORS (1955); HANDBUCH (1958); SCHDENHAMSGRUBER (1959), DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET (1962, 1970, 1973); DENAYER-DE SMET (1964, 1966), PASSAMA (1970), BORNKAMM and BENNERT (1971); DENUDT (1975), ALLEN et al. (1974), DAMMAN (1978)].

La fig. 58 présente le plan 1/2 d'une analyse en composantes principales effectuée sur les valeurs du tabl. 21.

Les résultats sont en général semblables à ceux de la littérature, bien qu'on ne connaisse souvent pas les conditions de croissance des espèces signalées. Quelques-uns sont à mettre en évidence:

- la forte teneur en Ca et K d'Equisetum silvaticum, qui peut accumuler des cristaux de pectate de calcium (VIDAL, 1896, in: HEGNAUER, 1962); il est riche en silice (env. 8 %), mais pauvre en Al (HEGNAUER, 1962), ce que confirment nos recherches.
- la forte teneur en azote, phosphore et potassium de Caltha palustris.
- la forte teneur en fer de Sphagnum sp. et Comarum palustre.

Par rapport aux données connues, nous observons des teneurs généralement un peu plus basses en K et N, qu'on ne pourrait expliquer qu'en connaissant les conditions de prélèvement des autres auteurs (effet d'engraisement agricole N, P, K?). Signalons d'ailleurs la proximité de ces trois éléments dans la fig. 58, connus pour leur importance capitale dans la croissance

Espèces	Transectés	Nb d'échantillons (1 ech. = 10 plants)	Nb de références bibliographiques
<i>Sphagnum apiculatum</i>	G	1	6
<i>Equisetum silvaticum</i>	C	4	0
<i>Picea abies</i>	C	1	2
<i>Pinus mugo</i>	E, G, H	10	0
<i>Molinia coerulea</i>	A, E, G, H	12	5
<i>Eriophorum vaginatum</i>	A, E, G, H	13	3
<i>Carex fusca</i>	A, G	9	1
<i>C. acutiformis</i>	A, C	7	0
<i>C. gracilis</i>	G, H	2	0
<i>Betula pubescens</i>	G	5	2
<i>Polygonum bistorta</i>	A	6	1
<i>Caltha palustris</i>	B, C	5	2
<i>Filipendula ulmaria</i>	A, C	7	3
<i>Comarum palustre</i>	G, H	5	1
<i>Potentilla erecta</i>	G, H	5	1
<i>Calluna vulgaris</i>	A, G, H	9	4
<i>Vaccinium myrtillus</i>	A, C, E, H	8	5
<i>V. vitis-idaea</i>	A, C, E, H	10	1
<i>V. uliginosum</i>	A, C, E, H	12	0
<i>Melampyrum paludosum</i>	A, G, H	10	1

Tabl. 20 Espèces étudiées pour leur composition minérale

ESPÈCES	Ca		Mg		K		Na		Fe		Al		Mn		N		P		Cat.	An.
◇ Sphagnum sp.	0.32	0.09	0.02	0.09	0.08	0.43	0.027	0.070	1170	363	-	290	32	130	0.94	0.86	0.07	0.05	0.57	1.01
◆ Equisetum silvaticum	1.88	-	0.34	-	1.96	-	0.012	-	149	-	55	-	68	-	1.75	-	0.21	-	4.22	1.96
▲ Picea abies	0.38	0.76	0.08	0.09	0.38	0.55	0.010	0.020	122	100	60	100	68	250	0.94	1.45	0.13	0.13	0.88	1.07
△ Pinus mugo	0.36	-	0.12	-	0.48	-	0.015	-	185	-	198	-	218	-	0.94	-	0.12	-	1.04	1.06
▼ Molinia caerulea	0.17	0.17	0.09	0.16	1.02	1.11	0.018	0.030	124	107	56	170	179	311	1.13	1.41	0.14	0.10	1.33	1.27
○ Eriophorum vaginatum	0.18	0.11	0.12	0.11	0.92	0.59	0.018	0.031	117	60	63	60	55	190	1.53	1.34	0.18	0.17	1.26	1.71
○ Carex fusca	0.31	0.45	0.20	0.17	1.12	1.60	0.019	0.120	247	100	130	-	77	280	1.81	1.60	0.22	0.13	1.69	2.03
○ C. gracilis	0.65	-	0.14	-	1.02	-	0.012	-	154	-	61	-	99	-	1.91	-	0.17	-	1.85	2.08
○ C. acutiformis	0.63	-	0.15	-	1.09	-	0.015	-	134	-	60	-	313	-	1.69	-	0.16	-	1.94	1.85
□ Betula pubescens	0.66	0.69	0.38	0.27	0.81	1.00	0.013	0.010	194	110	100	100	300	1400	2.51	2.00	0.25	0.19	1.92	2.76
▽ Polygonum bistorta	1.40	1.19	0.50	0.51	1.54	2.70	0.019	0.040	399	287	107	-	611	304	1.80	2.50	0.26	0.30	3.57	2.06
■ Caltha palustris	0.91	0.95	0.24	0.45	3.74	3.41	0.017	0.140	335	239	172	-	64	47	3.84	2.70	0.59	0.35	4.97	4.43
● Filipendula ulmaria	0.83	0.84	0.37	0.59	1.22	1.74	0.014	0.030	208	114	90	-	205	265	1.29	3.00	0.15	0.24	2.48	1.44
● Comarum palustre	1.12	-	0.31	-	1.43	-	0.034	-	679	-	89	-	293	-	1.51	-	0.21	-	3.00	1.72
● Potentilla erecta	1.31	1.10	0.39	0.65	1.17	1.50	0.017	0.090	243	190	193	-	228	110	1.40	1.90	0.18	0.12	2.95	1.58
▲ Calluna vulgaris	0.43	0.34	0.22	0.13	0.51	0.44	0.021	0.050	149	360	131	160	525	620	1.11	1.11	0.12	0.07	1.26	1.23
▲ Vaccinium vitis-idaea	0.62	0.75	0.16	0.20	0.47	0.90	0.021	0.030	92	150	125	120	480	1000	0.95	1.30	0.12	0.12	1.34	1.07
▲ V. myrtillus	0.71	0.92	0.19	0.21	0.52	1.14	0.020	0.020	88	195	154	100	551	3340	1.18	1.93	0.12	0.16	1.52	1.30
▲ V. uliginosum	0.54	-	0.18	-	0.49	-	0.013	-	122	-	95	-	313	-	1.36	-	0.13	-	1.28	1.49
▽ Melampyrum paludosum	0.97	1.60	0.44	0.21	1.91	2.35	0.020	-	159	-	133	-	573	-	1.64	3.80	0.44	0.33	3.43	2.08

Remarques: Ca, Mg, K et Na sont donnés en % du poids sec
 Fe, Al et Mn sont donnés en µg/g de poids sec
 N et P sont donnés en % du poids sec

Cat. = somme des cations Ca+Mg+K+Na+Fe+Al+Mn

Sous chaque élément, la première colonne indique les valeurs
 obtenues dans le présent travail, alors que la seconde donne
 la valeur moyenne des différentes mentions de la littérature.

An. = somme des "anions" N+P.

Tabl. 21 Composition minérale de 20 espèces des bords de tourbières

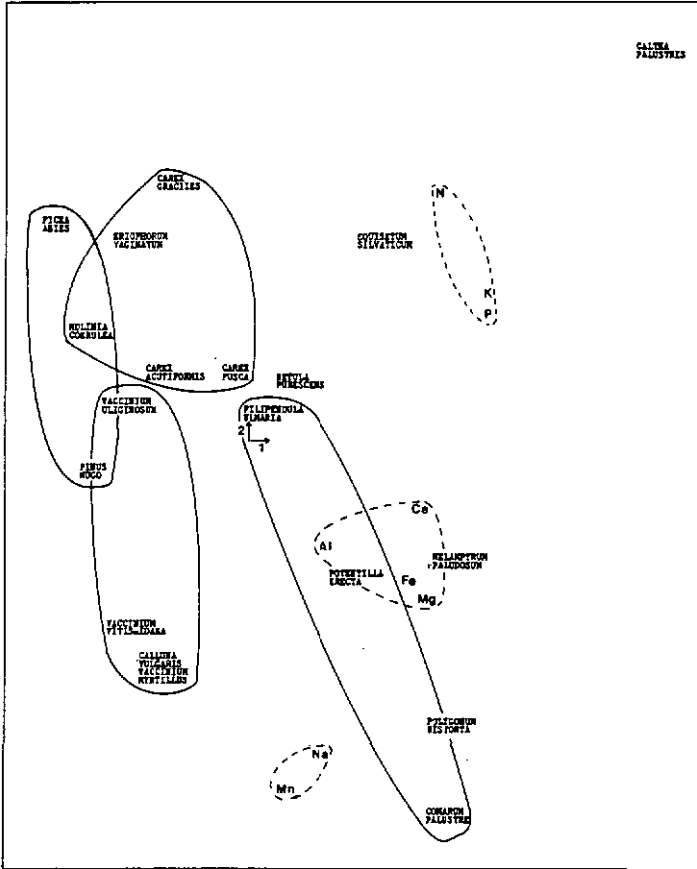


Fig. 58 Analyse en composantes principales effectuée sur la composition minérale de 19 espèces (Plan 1/2)

des végétaux (CARLES, 1967; LARCHER, 1976).

La somme des cations est très variable, mais en général semblable au sein des différentes "familles" (choix selon les conclusions de DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET, 1962), qui s'ordonnent de cette manière d'après le taux croissant de cations:

Bryophytes (0,57 %), Gymnospermes (0,96 %), Ericacées (1,35 %), Graminées + Cypéracées (1,61 %), Rosacées (2,81 %), Scrophulariacées (3,43 %), Ptéridophytes (4,22 %), Polygonacées + Renonculacées (4,27 %).

Le rapport Σ cations/ Σ anions met bien en évidence le comportement, semblable à ce point de vue, des espèces parentes. La somme des cations est peu variable à l'intérieur d'une espèce, et peut être considérée comme une constante génotypique, peu influencée par le substrat nutritif si la plante a une bonne vitalité (BEAR, 1950; VENEMA, 1952).

b) Corrélations

Les éléments contenus dans la plante ne sont pas distribués de manière indépendante, mais on observe de nombreuses corrélations extrêmement significatives (calculées sur les échantillons, et non sur les moyennes):

Eléments	Corrélation dans la plante	Corrélation dans les sols correspondants
N et P	$r = 0,90$	$r = 0,42$
P et K	$r = 0,63$	$r = -0,02$
Ca et Mg	$r = 0,62$	$r = 0,11$
K et Mg	$r = 0,58$	$r = 0,72$
K et Ca	$r = 0,51$	$r = 0,02$
K et N	$r = 0,40$	$r = -0,70$

La fig. 59 présente la relation entre N et P dans la plante pour tous les échantillons mesurés.

Si l'on considère les mêmes corrélations pour les éléments dans le sol, on remarque de notables différences. Les rapports entre éléments dans le sol sont le jeu d'un grand nombre de phénomènes inertes ou vivants et des constituants de ce sol. Dans la plante, ils sont le fait de l'action du végétal lui-même ou de la lixiviation due à la pluie. Ces différences dans les coefficients de corrélation mettent en évidence l'action sélective de la plante vivante, qui ne "pompe" pas sans distinction les éléments du sol, mais qui les trie ou les accumule selon ses besoins.

L'absorption cationique préférentielle a déjà fait l'objet de nombreux travaux (CRDOKE and KNIGHT, 1962; STEUBING und WESTHDF, 1966; WACQUANT,

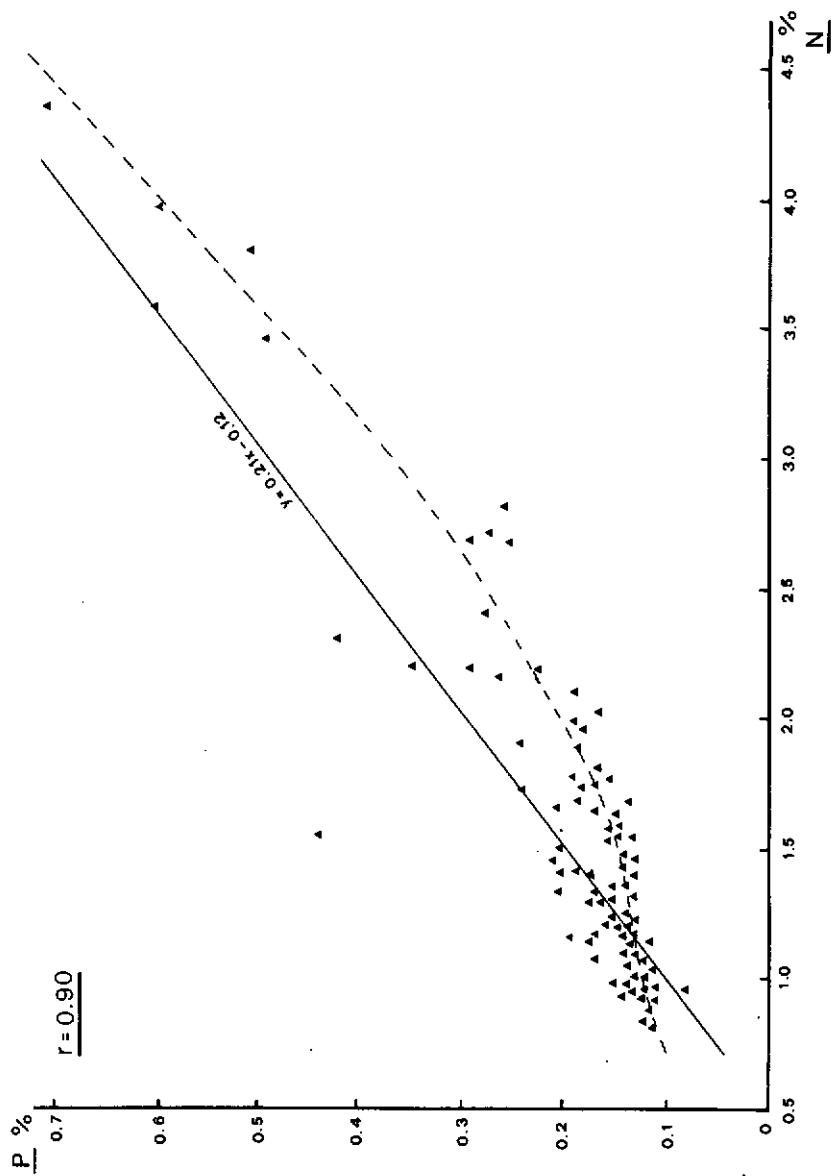


Fig. 59 Relation entre N et P dans la plante (20 espèces)

1969, 1977), et nous semble un élément primordial d'explication de la teneur en ions d'un végétal. Nous n'avons malheureusement pas fait d'étude à ce sujet, et nous nous contenterons de la comparaison des quantités d'ions dans la plante ou le sol.

Auparavant, il est intéressant de représenter le rapport Ca/K dans la plante. Plusieurs auteurs (MAUME, 1946, DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET, 1962; DENAYER-DE SMET, 1964; STRAUB, 1964) ont mis en évidence deux catégories de plantes selon leurs teneurs en Ca et K: des plantes à calcium (feuillus, légumineuses fourragères, dicotylédones messicoles), et des plantes à potassium (Graminées, Cypéracées, Joncacées).

Cette distinction ressort clairement de nos analyses, comme en témoigne la fig. 60, fondée sur les tabl. 21 et 22, et qui montre aussi la place d'autres espèces de nos transects, que nous n'avons pas analysées, mais pour lesquelles les teneurs en Ca et K sont connues.

Espèces	Teneur en Ca (%)	Teneur en K (%)
▼ <i>Nardus stricta</i>	0,19	1,28
▼ <i>Agrostis tenuis</i>	0,28	1,90
▼ <i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,31	1,90
▼ <i>Deschampsia caespitosa</i>	0,33	2,28
▼ <i>Festuca rubra</i>	0,37	1,66
▼ <i>Briza media</i>	0,43	2,77
○ <i>Carex lasiocarpa</i>	0,44	0,97
◇ <i>Maianthemum bifolium</i>	0,56	2,20
○ <i>Carex panicea</i>	0,57	1,36
▽ <i>Cardamine pratensis</i>	0,85	3,10
▽ <i>Solidago virga-aurea</i>	0,85	4,20
● <i>Sorbus aucuparia</i>	0,92	1,64
◆ <i>Athyrium filix-femina</i>	1,00	3,30
● <i>Sanguisorba officinalis</i>	1,16	1,61
▽ <i>Succisa pratensis</i>	1,51	3,01
■ <i>Trollius europaeus</i>	1,72	3,03
■ <i>Aconitum pyramidale</i>	2,01	2,57
● <i>Geum rivale</i>	2,20	2,10

Tabl. 22 Teneur en Ca et K de quelques espèces, selon la littérature (références dans le texte)

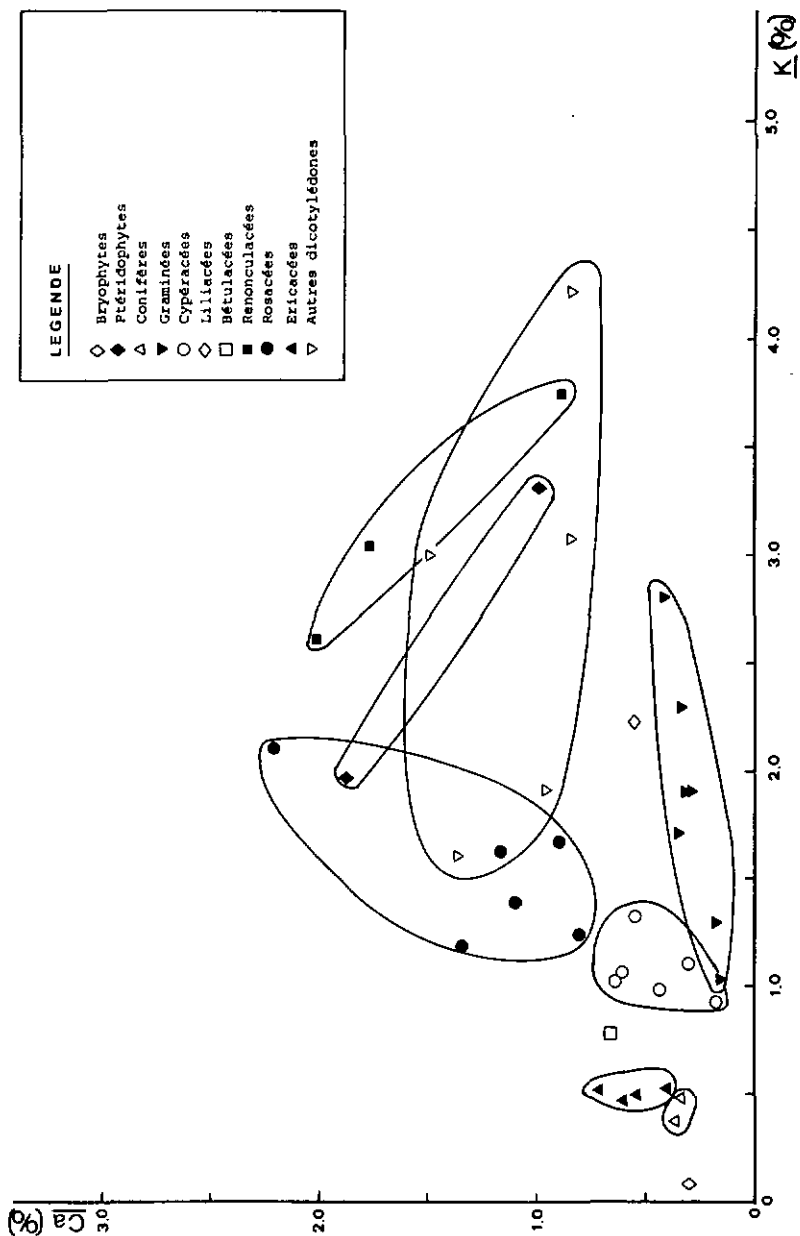


Fig. 60 Relation entre le calcium et le potassium dans 38 espèces des bords de tourbière

c) Discussion

- Les regroupements par familles sont nets dans tous les cas, avec toutefois des nuages de points plus ou moins étalés:
 - * Les Rosacées et les Renonculacées montrent de grandes variations de Ca et de K.
 - * Le calcium des Graminées est peu variable, à la différence du potassium; de toute manière, la dominance de ce dernier sur le Ca est nette.
 - * Les Gymnospermes et les Ericacées ont de faibles taux de Ca et de K, avec une balance toutefois presque équilibrée.
- De manière générale, le taux de K est plus élevé que celui de Ca, avec 5 exceptions: Potentilla erecta, Geum rivale, Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum. Notons bien sûr la dominance du Ca chez les trois Vaccinium, toutes espèces de lieux acides pauvres en Ca. Un effet d'accumulation dans les organes âgés (bois, écorces) des calcifuges est possible en milieu basique (CONTEJEAN, 1875; LEMEE, 1978) alors qu'il n'a guère lieu en milieu acide (DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET, 1962; PASSAMA, 1970). Les concentrations observées ici, si elles sont plus fortes que celles du K, n'en restent pas moins inférieures à celles de végétaux calcicoles.

9.2.4. Comparaison entre la chimie des plantes et celle des sols

a) Généralités

La question de savoir s'il y a correspondance entre la teneur en éléments des végétaux et des sols a déjà été débattue à de nombreuses occasions. LARCHER (1976) indique que la teneur en cendres des plantes (= teneur en éléments minéraux) est dépendante de la richesse des sols en ces éléments. On connaît d'autre part le pouvoir d'accumulation élevé des espèces halophiles en Na, Mg, Cl et S (LEMEE, 1978). VAN SCHOOR (1955) et BOGNER und DIETRICH (1968) se sont intéressés aux influences de milieux de culture particuliers. DENUOT (1975) signale lui une proportion directe entre la teneur en Ca du sol et des végétaux, en prairie de fauche. En laboratoire, PASSAMA et al. (1975) ont montré une augmentation du Ca chez des plantes cultivées sur sol calcaire par rapport à un sol non enrichi en CaCO_3 . Cet accroissement est en outre plus fort chez les calcifuges que chez les calcicoles. Les mêmes auteurs notent pourtant qu'une forte accumulation ne survient que pour des teneurs du sol très élevées en Ca.

La plupart de ces exemples font appel à des conditions un peu spéciales, où les sols montrent des teneurs anormalement élevées en un ou deux éléments particuliers.

Dans d'autres milieux, une relation directe entre le chimisme de la plante et du sol est beaucoup moins évidente. DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET (1962) le signalent pour de nombreuses espèces dans des associations végétales bien équilibrées avec leur milieu. Dans ce cas, la teneur en éléments

minéraux est plutôt réglée par des facteurs internes, génétiques. Tous types de sols confondus, nous avons déjà remarqué des similitudes en teneurs minérales entre plantes de la même famille (p. 152). Sur dolomie alpine, GALLAND (1981) ne remarque pas d'augmentation du Mg dans la plante alors que pour MALMER (1958) il n'y pas de corrélations étroites entre les contenus chimiques de la plante et de la tourbe.

b) Résultats et discussion

- Concernant l'ensemble des espèces

Nous avons comparé ici les teneurs des divers échantillons végétaux analysés aux teneurs des sols correspondants.

Les résultats ne permettent pas de dire que, globalement, la teneur de la plante soit dépendante ou indépendante de celle du sol.

* Nombre de corrélations significatives

Le nombre de corrélations statistiquement significatives pour un risque de $p = 0,001$ diminue en fonction de la profondeur, entre la teneur en éléments dans la plante et dans le sol. Pour l'ensemble des éléments et des horizons, on obtient les corrélations significatives suivantes:

<u>Niveau de l'horizon de sol analysé</u>	<u>Nombre de corrélations significatives</u>
En surface (env. 0-20 cm)	31
Sous-jacent (20-40 cm)	21
En profondeur (40-60 cm)	6

On voit ainsi que les éléments de la plante sont plus liés, au point de vue quantitatif, à ceux des horizons superficiels qu'à ceux des horizons profonds. Cela ne veut toutefois pas dire que la plante prend la plus grande partie de ces éléments nutritifs en surface. Il est nécessaire, pour préciser cela, de tenir compte aussi des niveaux d'enracinement, du niveau de la nappe, du rapport entre éléments échangeables et mobilisables, etc.

Cela permet néanmoins d'apporter un argument de plus qui confirme les liens privilégiés unissant la plante aux horizons de surface des sols, au moins dans les milieux que nous avons étudiés.

* Corrélations entre éléments (pour les horizons de surface)

La majorité des éléments ne montrent aucune corrélation significative entre leur teneur dans la plante et dans le sol (Mg, K, Na, Al, Mn, P).

Deux d'entre eux seulement montrent un lien significatif entre leurs teneurs dans la plante et dans le sol, le fer et le calcium:

<u>Plante</u>	<u>Sol</u>	<u>Corrélation</u>
Fe	Fe mob.	$r = 0,51$
Ca	Ca éch.	0,37
Ca	Ca mob.	0,35

1. Fer

Une bonne corrélation linéaire lie la teneur en fer de la plante à celle du sol. La fig. 61 présente cette relation, et permet de la détailler.

On voit ainsi que la teneur en fer de la végétation dépend de deux facteurs:

* facteur interne

La présentation des valeurs par familles montre que certes toutes les espèces ont des variations fortes de leurs teneurs en fer, mais que les Ericacées et Graminoïdes ont en général des teneurs plus faibles de moitié que les "plantes supérieures" et les Conifères.

* facteur édaphique

Mais la teneur en fer des plantes augmente aussi en fonction de celle du sol ($r = 0,51$). On remarque même un "no man's land" de valeurs pour une teneur en fer du sol plus élevée que 10 méq/100 g et une teneur dans la végétation plus basse que 130 $\mu\text{g/g}$.

On peut dire que, en dessous d'une teneur en fer du sol de 10 méq/100 g, la teneur en fer de la végétation est très variable (entre 28 et 266 $\mu\text{g/g}$, soit d'un facteur 10), et que le facteur interne - spécifique - domine comme régulateur de la teneur en fer de la plante.

Quand la teneur en fer du sol dépasse 10 méq/100 g, les espèces montrent une adaptation nette à cette condition, puisqu'elles ont toutes des teneurs en fer dépassant 120 $\mu\text{g/g}$, et ceci dans l'ensemble des familles (tabl.23).

Il apparaît en outre que les Graminoïdes sont de meilleures indicatrices de la teneur en fer du sol que les autres groupes, leurs variations internes ayant moins d'amplitude, ce qui fait mieux ressortir les variations édaphiques. Nous confirmons ici l'hypothèse de BOUYER et POCHON (1980), qui ont mis en évidence un lien entre la teneur en fer de certains Carex et les sols à gley. Nous ajouterons que ce lien existe aussi pour d'autres types de sols, étudiés ici.

La discussion est ancienne, entre les auteurs qui attribuent la prédominance à la régulation spécifique de l'équilibre chimique de la plante et ceux qui donnent plus d'importance aux facteurs édaphiques. En ce qui concerne le fer, nous avons réussi à montrer que, en conditions naturelles, les deux influences existent et se superposent, de manière différenciée selon le type de sol:

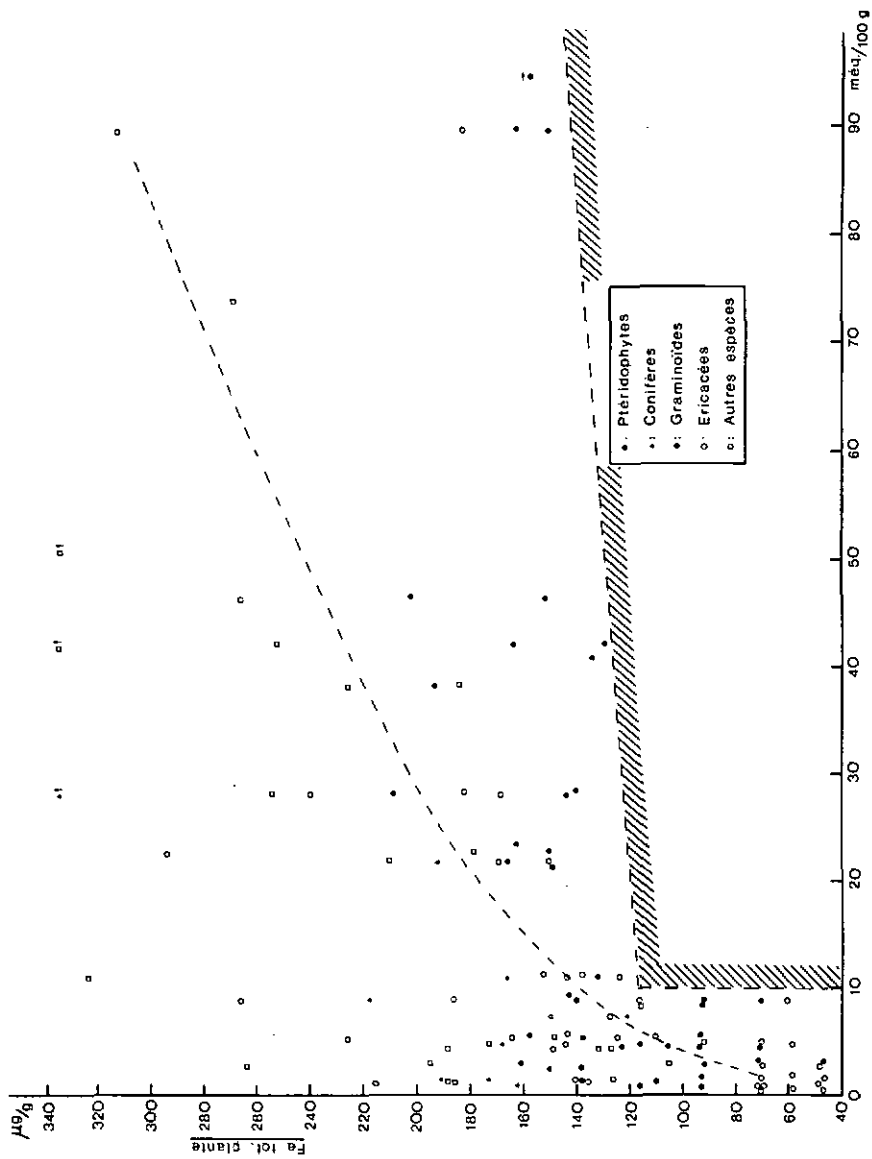


Fig. 61 Relation entre le fer contenu dans la plante et le fer mobilisable du sol

"GROUPE"	Teneur en fer dans la plante ($\mu\text{g/g}$)		
	Moyenne (facteur génétique)	Moyenne pour des éch. de sols où Fe < 10 méq/100g (facteur édaphique)	Moyenne pour des éch. de sols où Fe > 10 méq/100g
Ericacées	113	102	155
Graminoïdes	118	106	160
Equisétacées	149	150	148
Conifères	180	159	235
Plantes supérieures	226	157	295

Tabl. 23 Teneurs en fer des différents "groupes"

- sur sols pauvres en Fe (<10 méq/100 g) : facteur interne prédominant
- sur sols riches en Fe (>10 méq/100 g) : facteur édaphique prédominant.

En termes économique-humoristiques, on pourrait dire que les espèces végétales sont des consommateurs de denrées; si l'offre est faible (ici: peu de fer dans le sol), certains vont économiser et acheter peu, pour ne pas détruire le stock (Ericacées et Graminoïdes), d'autres montrent au contraire un tempérament d'accapareurs à outrance, au cas où il n'y aurait plus rien! (Conifères et Plantes supérieures). En cas d'abondance par contre, plus de différences, tout le monde succombe à l'offre et à la "publicité" (beaucoup de fer dans le sol), et achète en oubliant ses vieux principes! A la décharge des plantes, signalons qu'elles ne courent guère de risque de rupture de stock sur les sols riches, l'approvisionnement étant assuré pour longtemps (p. 91)!

2. Calcium

* Par groupes d'espèces

Comme l'ont déjà montré PASSAMA *et al.* (1975) et OENUOT (1975), il y a effectivement un lien entre la teneur en Ca de la plante et celle du sol. Nous ajoutons que cette relation concerne aussi bien le calcium échangeable que le calcium mobilisable. Elle reste toutefois relativement faible en conditions totalement naturelles comme ici, si l'on tient compte de l'ensemble des espèces (fig. 62). Le détail des familles amène par contre d'autres indications:

- les Ericacées ont des taux moyens de Ca; elles ne croissent pas sur des sols à teneur en Ca supérieure à 60 méq/100 g. Sans négliger l'effet de la concurrence, un effet toxique d'une forte teneur en calcium est possible, et semble confirmé par nos cultures expérimentales (p. 179). Leur teneur en Ca est indépendante de celle du sol.
- les Conifères présentent les mêmes caractéristiques, avec des teneurs un peu plus faibles.
- les "plantes supérieures" ont des teneurs très fortes en calcium, quelle que soit la richesse du sol. Un manque de Ca dans le sol ne les empêche pas d'accumuler autant de calcium qu'il est nécessaire. Il faut toutefois nuancer ceci, en rappelant que ces relations tiennent compte des horizons de surface. Le groupe des "plantes supérieures", dont certaines sont enracinées plus profondément, absorbent peut-être leur calcium plus bas; ceci explique en partie la présence d'espèces neutro-basiphiles dans les marais intermédiaires (Polygonum bistorta, Sanguisorba officinalis, Carex acutiformis, etc.).
- les Graminoïdes, et dans une moindre mesure Equisetum silvaticum, sont les seules à montrer, en plus des influences internes, une action édaphique nette sur leur teneur en Ca, qui augmente en fonction de celle du sol.

* Par classes de pH

Il est intéressant de comparer la teneur en Ca de la végétation et du sol

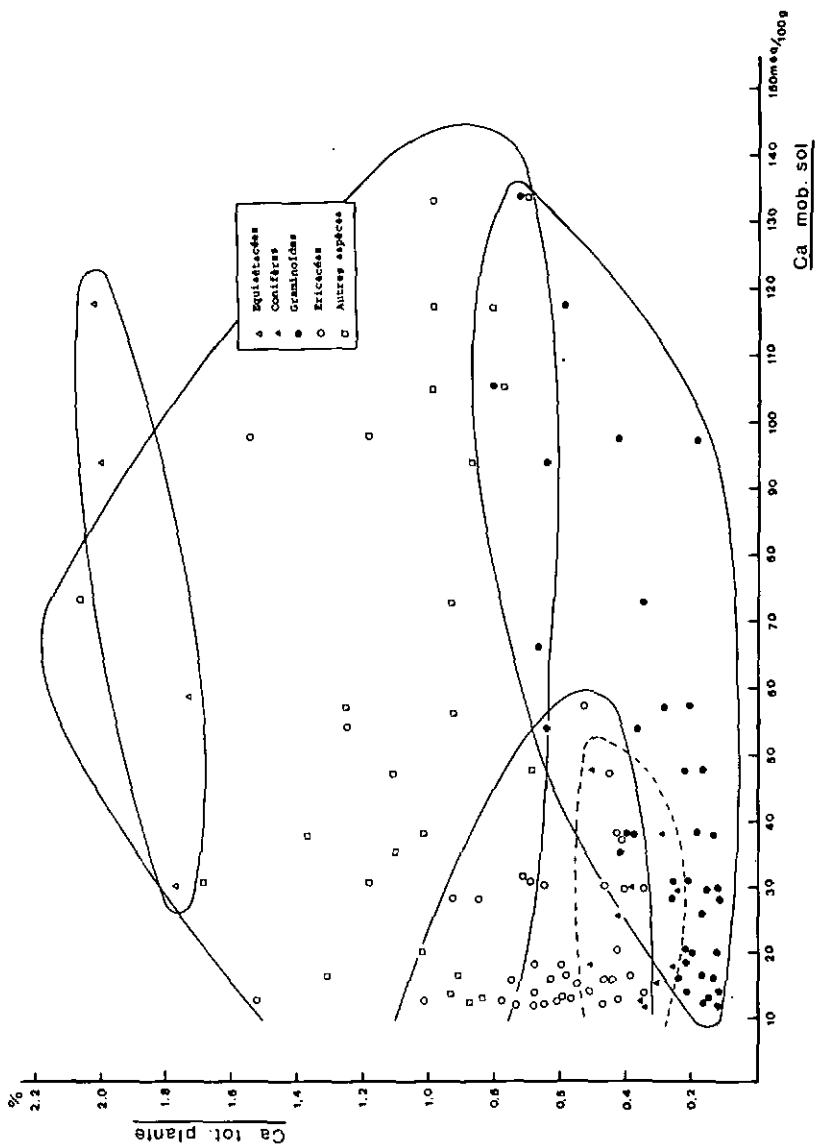


Fig. 62 Relation entre le calcium contenu dans la plante et le calcium mobilisable du sol

par rapport au pH du sol (fig. 63 et tabl. 24).

pH du sol	Nombre d'espèces	Corrélation	Variations du Ca dans le sol (% poids sec)	Variations du Ca dans la végétation relativement à celles du sol
< 4,0	5	Faible corrélation négative (0,28)	Faibles (0,25 - 0,37%)	Fortes (0,43 - 0,82%)
4,0 - 4,9	13	Bonne corrélation positive (0,62)	Fortes (0,29 - 1,20%)	Fortes (0,25 - 1,72%)
5,0 - 5,9	5	Assez bonne corrélation positive (0,54)	Fortes (0,59 - 1,48%)	Moyenne (0,51 - 1,12)
> 6,0	8	Très faible corrélation positive (0,10)	Très fortes (1,10 - 2,69)	Faibles (0,66 - 1,12)

Tabl. 24 Taux de calcium selon le pH, dans la plante et dans le sol

Ce n'est qu'aux pH intermédiaires qu'il y a un lien direct net entre la teneur en Ca des plantes et celle du sol. On voit d'autre part que, sur sols à $\text{pH} < 5$, les plantes ont souvent plus de Ca, en % du poids sec, que le sol correspondant, alors que c'est l'inverse sur sols à $\text{pH} > 5$.

Le facteur interne mis en évidence plus haut, pour le fer et le calcium, ne règle donc pas seulement la quantité d'un élément au sein du végétal, mais également la possibilité d'adapter ou non cette quantité à celle du sol.

Concernant quelques espèces

Prises isolément, les espèces livrent quelques résultats originaux, masqués par le calcul des moyennes. Dans certains cas en effet, quelques éléments montrent un lien très significatif entre l'espèce en question et le sol (tabl. 25).

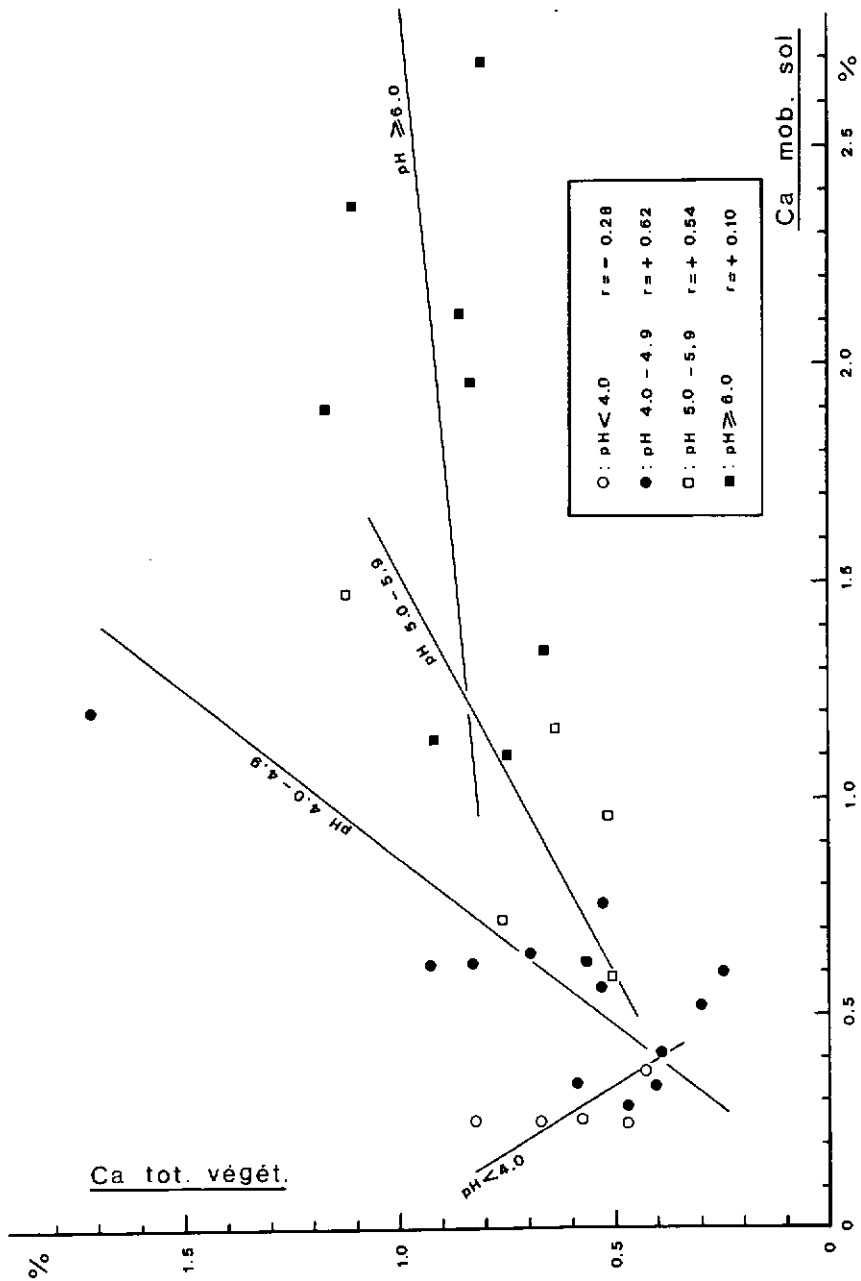


Fig. 63 Relation entre le calcium de la plante et du sol, selon le pH du sol (horizons de surface)

Tabl. 25 Exemples de corrélations extrêmement significatives entre la composition minérale des espèces et celle du sol

Espèce	Elément dans la plante	Elément dans le sol	Corrélation
Molinia coerulea	Fe et Al	Cations sauf Ca	Diverses
Filipendula ulmaria	Ca	Ca mob.	-0,94
Calluna vulgaris	Al	Al mob.	-0,90
	P	P mob.	+0,76
Vaccinium vitis-idaea	K	K mob.	+0,72

Remarquons:

- la relation opposée à la moyenne, entre le Ca de la plante et du sol chez Filipendula ulmaria. Moins le sol en contient, plus cette espèce en est riche;
- la relation Al de Calluna - Al du sol;
- le seul lien significatif entre le K de la plante et du sol, qui est le fait de Vaccinium vitis-idaea.

9.3. PHENOLOGIE

9.3.1. Introduction

Les recherches phénologiques ont fait l'objet de nombreuses publications en zoologie comme en botanique. Leur utilité est multiple: apporter des éléments de différenciation entre espèces ou groupements (BALATOVA-TULACKOVA, 1971; GOBAT, 1978); suivre la croissance des végétaux par rapport aux facteurs climatiques (AUROI, 1975); étudier le comportement des populations animales (GEIGER, 1981); établir des cartes climatiques (SCHREIBER, 1977; ELLENBERG, 1974).

Nos buts seront les suivants:

- suivre le développement saisonnier de quelques-uns des groupements décrits et en mesurer la croissance globale (hauteur et recouvrement), afin de mettre celle-ci en relation avec les mesures de productivité.
- comparer la croissance de quelques espèces-types dans ces différents milieux, et particulièrement leur taux de fructification.

GROUPEMENT	DATES											Accroissement journalier du journalier du 27.5 au max.	Recouvrement des mousses	Recouvrement des sphagnums	
	Mai		Juin			Juillet			Août		S. O.				
	9	27	3	10	15	1	11	22	11	24	12				5
a) <u>Hauteur moyenne de la végétation, sans les arbres et arbustes (cm)</u>															
1. Picea	23	25	27	31	31	33	33	34	34	33	32	30	0.15		
2. Picea bord	18	18	19	23	25	27	28	29	29	29	27	25	0.15		
3. Calluna	2	8	12	18	19	21	25	26	32	36	38	36	0.29		
4. C. fusca	1	8	12	15	17	21	22	25	28	30	28	24	0.27		
5. Viola	1	5	9	16	18	21	25	27	30	29	28	24	0.31		
6. Filipendula b.	4	12	23	40	43	52	55	65	73	73	72	68	0.73		
7. Filipendula	5	11	21	32	38	50	56	65	66	64	61	56	0.65		
8. C. davalliana	5	10	16	25	25	25	25	25	25	25	20	18	0.63		
9. Caltha	5	15	26	40	45	50	60	63	65	60	60	60	0.64		
b) <u>Taux de recouvrement moyen (%)</u>															
1. Picea	40	47	51	80	85	88	89	86	80	76	65	43	0.78	31	0
2. Picea bord	20	23	37	60	67	68	72	72	65	62	53	40	0.83	63	27
3. Calluna	7	17	23	33	42	45	50	53	57	60	60	48	0.49	80	24
4. C. fusca	3	9	18	38	49	59	61	68	78	81	80	59	0.73	85	30
5. Viola	2	13	28	50	63	68	70	85	92	92	88	73	0.96	95	3
6. Filipendula b.	4	18	40	68	82	92	95	98	94	91	83	55	1.27	30	0
7. Filipendula	5	20	41	70	78	90	94	96	89	85	79	54	1.23	48	0
8. C. davalliana	40	50	65	70	70	70	90	95	95	95	90	75	0.74	100	0
9. Caltha	10	20	35	40	45	65	70	85	90	85	80	75	0.85	1	0
c) <u>Volume du matériel sur pied (dm³/m²)</u>															
1. Picea	92	118	138	248	264	290	294	292	272	252	208	130	294		
2. Picea bord	36	42	70	138	168	184	202	208	188	180	144	100	208		
3. Calluna	2	14	28	60	80	94	126	138	182	216	228	172	228		
4. C. fusca	0	8	22	58	84	124	134	170	218	244	224	142	244		
5. Viola	0	6	26	80	114	142	176	230	276	266	246	176	276		
6. Filipendula b.	2	22	92	272	352	478	522	638	686	664	598	374	686		
7. Filipendula	2	22	86	224	296	450	526	624	588	544	482	302	624		
8. C. davalliana	20	50	104	176	176	176	226	238	238	238	180	136	238		
9. Caltha	6	30	92	160	202	326	420	536	586	510	480	450	586		

Tabl. 26 Valeurs phénologiques moyennes au cours de l'année 1978 (hauteur de la végétation, taux de recouvrement, volume de croissance)

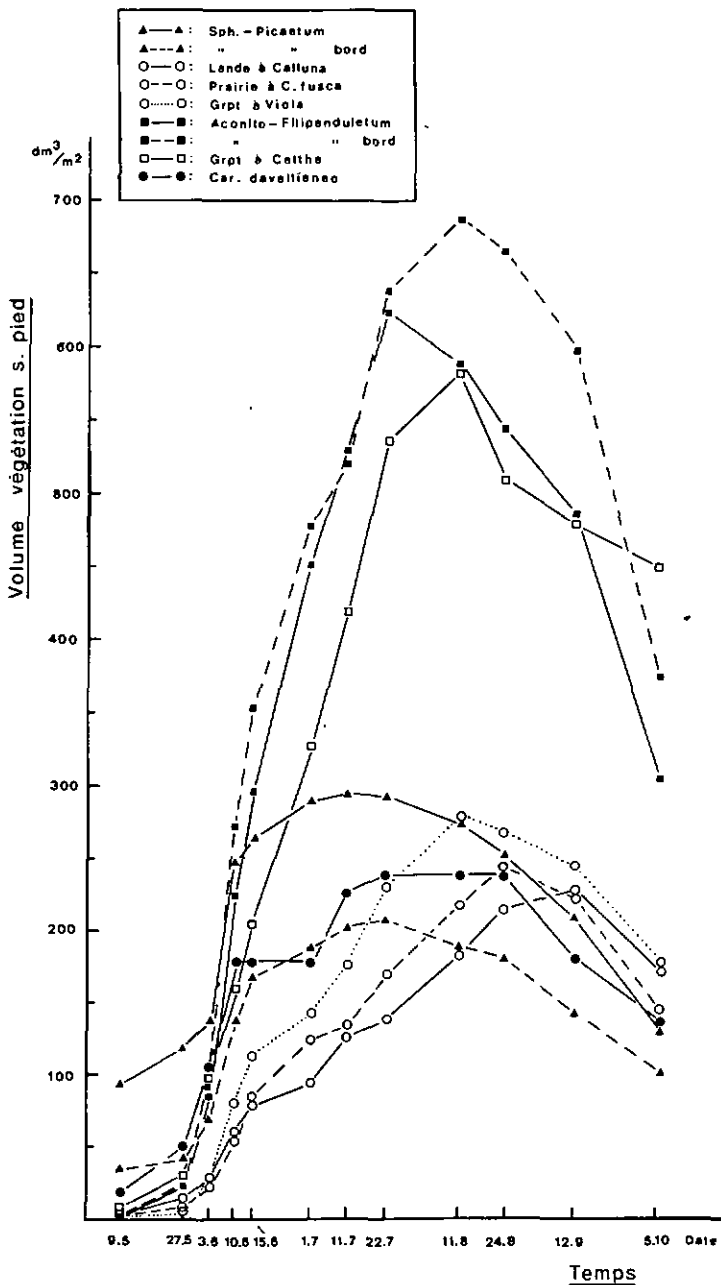


Fig. 64 Variations saisonnières du volume de matériel végétal sur pied au cours de l'année 1978

2) Caricetum fuscae

(Calluna, C.fusca, Viola)

+ croissance lente et régulière, puis décroissance dès mi-août par dessèchement des espèces herbacées. Le maximum est atteint:

le 11.8. pour le groupement à Viola
le 24.8. pour la prairie à Carex fusca
le 12.9. pour la lande à Calluna

3) Caricetum davallianae

+ croissance très rapide de mi-mai à début juin, palier en juin, puis redémarrage jusqu'au maximum, atteint à mi-juillet. Dès cette date, long palier, avec décroissance à fin août.

4) Aconito-Filipenduletum et groupement à Caltha

+ croissance explosive de fin mai à fin juillet, moment où une décroissance apparaît. Les moyennes journalières montrent un accroissement de 0,64 à 0,73 cm/jour en hauteur et de 7,3 à 10,8 dm³/jour en volume.

Discussion

Au sujet des divers groupements

1) Sphagno-Piceetum

Le ton est donné par Vaccinium myrtillus, toujours dominant dans ces milieux. La myrtille se porte moins bien en bordure de forêt, ce qui sera confirmé plus bas.

L'allure de sa courbe de croissance n'est pourtant pas modifiée par cette baisse de vitalité. Le retour à la situation de départ, en octobre déjà, montre que les conditions hivernales n'ont pas grande influence sur la "décroissance" des végétaux de ce milieu.

2) Caricetum fuscae

Une analyse fine des résultats montre, au sein d'une croissance régulière, un certain palier entre mi-juin et mi-juillet, ce qu'a déjà constaté GEIGER (1981) pour les périodes de floraison. La croissance plus lente en amont (lande à Calluna) peut être imputée à Molinia coerulea, espèce à développement tardif. La présence d'espèces du Filipendulion dans le groupement à Viola amène quant à elle une croissance plus précoce à ce niveau. On voit à nouveau que les espèces ont le même type de développement en conditions optimales ou en conditions défavorables, seules les valeurs quantitatives changent.

3) Caricetum davallianae

Il s'agit du seul groupement présentant de véritables paliers, où la

croissance s'arrête pratiquement à certaines périodes. Entre celles-ci, l'accroissement de volume est dû uniquement à l'influence du taux de recouvrement, la hauteur ne variant pas entre le 10 juin et le 24 août. Ce groupement présente donc une certaine stabilité de structure à travers l'été, ce qui doit être important pour les espèces animales y trouvant refuge.

4) Aconito-Filipenduletum

Sa croissance est explosive, ce qui ne doit pas aller sans conséquence sur le microclimat, le développement des espèces précoces, la faune du sol ou le niveau de la nappe phréatique. Cette dernière influence est toutefois tempérée par les précipitations, abondantes à cette période de l'année (p. 26), et par l'effet tampon dû à la rivière et aux argiles retenant l'eau; il n'y a pas ainsi d'assèchement du sol, malgré le fort prélèvement nécessaire à la croissance de ce groupement.

Il faut remarquer aussi des phénomènes de pourrissement des feuilles inférieures, dus à l'atmosphère humide (p. 27), et de séchage des feuilles supérieures dès fin juillet, provoquant une baisse nette du taux de recouvrement.

Malgré une décroissance rapide entre début août et octobre, la situation de départ n'est pas retrouvée. Elle ne le sera qu'au cours de l'hiver; seule la neige détruira totalement le matériel sur pied restant, dont les déchets seront en partie évacués par les crues printanières.

Au sujet de l'ensemble des groupements

Les variations de croissance saisonnière des groupements sont intéressantes à plus d'un titre:

- elles permettent de situer précisément le moment où doivent être faits les prélèvements de phytomasse;
- elles sont d'une grande utilité dans l'étude de la faune du sol et des prairies, au point de vue gîte, nourriture à disposition, variations des conditions de vie, etc;
- elles montrent enfin que, sous un mésoclimat semblable, avec un départ quasi identique à fin mai, les divers groupements des bords de tourbière ont des allures de développement extrêmement différentes. Ces dernières dépendent avant tout des espèces constituant les groupements, et non des facteurs climatiques: le groupement à *Caltha*, très ombragé, présente un développement identique à celui du Filipenduletum, bien ensoleillé, mais à espèces de types biologiques assez semblables.

b) Phénologie de quelques espèces

A titre d'exemple, nous présentons ci-dessous la phénologie "individuelle" de 10 espèces représentatives de l'ensemble des groupements (tabl. 27 et fig. 65).

ESPECES	GROUPEMENTS	HAUTEUR MAXIMALE MOYENNE	RECOURV. MAXIMAL MOYEN	HxR 10	% DE TIGES FLEURIES	% DE TIGES AVEC FRUC- TIFICATIONS
Vaccinium myrtillus	Picea	43 cm	88 %	378	env. 50	50
	Picea bord	21	42	88	env. 60	60
	Calluna	10	14	14	0	0
	Caltha	10	2	2	20	20
V. vitis-idaea	Picea	11 cm	8 %	9	0-70	0-70
	Picea bord	12	2	2	0-7	0-7
	Calluna	5	1	1	0	0
Eriophorum vaginatum	Picea	32 cm	2 %	6	100	65
	Picea bord	33	18	59	100	90-100
	Calluna	31	16	50	95-100	95-100
	C. fusca	33	8	26	100	100
	Viola	34	2	7	100	65-100
Molinia caerulea	Picea	55 cm	3 %	17	0	0
	Picea bord	50	10	50	env. 20	env. 20
	Calluna	81	28	227	env. 70	env. 70
	C. fusca	77	18	137	env. 50	env. 50
Melampyrum paludosum	Picea	23 cm	3 %	7	0-80	0-80
	Picea bord	24	4	10	30-90	0-90
	Calluna	23	11	25	60-90	60-90
	C. fusca	25	25	63	env. 90	env. 90
	Viola	25	15	38	env. 90	env. 90
	Caltha	35	7	25	65	65
Anthoxanthum odoratum	Picea	55 cm	2 %	11	100	100
	Picea bord	70	2	14	83	65
	Calluna	50	2	10	10	10
	C. fusca	50	5	25	83-100	83-100
	Viola	45	15	68	env. 90	env. 90
Carex fusca	Picea bord	28 cm	2 %	6	0-30	0-30
	Calluna	26	7	18	30-60	30-60
	C. fusca	31	26	81	60-90	60-90
	Viola	27	28	76	70-90	70-90
	Filipendula bord	25	1	3	40	40
	C. davalliana	32	10	32	60	60
Polygonum bistorta	Picea	40 cm	5 %	20	0	0
	Picea bord	28	5	14	0	0
	Calluna	10	10	10	0	0
	C. fusca	24	8	19	0-4	0
	Viola	28	12	34	0-15	0-15
	Filipendula bord	70	20	140	70-80	70-80
	Filipendula	68	28	190	20-80	20-80
	C. davalliana	20	5	10	0	0
	Caltha	65	12	78	19	6
Filipendula ulmaria	Viola	24 cm	5 %	12	0	0
	Filipendula bord	87	28	244	55-90	55-90
	Filipendula	79	44	348	12-90	0-90
	C. davalliana	23	3	7	0	0
	Caltha	65	30	195	10	7
Carex acutiformis	Picea bord	95 cm	10 %	95	0	0
	C. fusca	23	2	5	0	0
	Filipendula bord	90	35	315	env. 50	env. 50
	Filipendula	80	19	152	10-60	10-60
	C. davalliana	60	5	30	17	17
	Caltha	100	35	350	env. 5	env. 5

Tabl. 27 Phénologie et vitalité résumées de 10 espèces représentatives de l'ensemble des groupements

Légende

- ▲ Volume du matériel sur pied
- △ Espèce ne fructifiant pas
- Fructification < 33%
- Fructification entre 33 et 66%
- ▣ Fructification > 66%

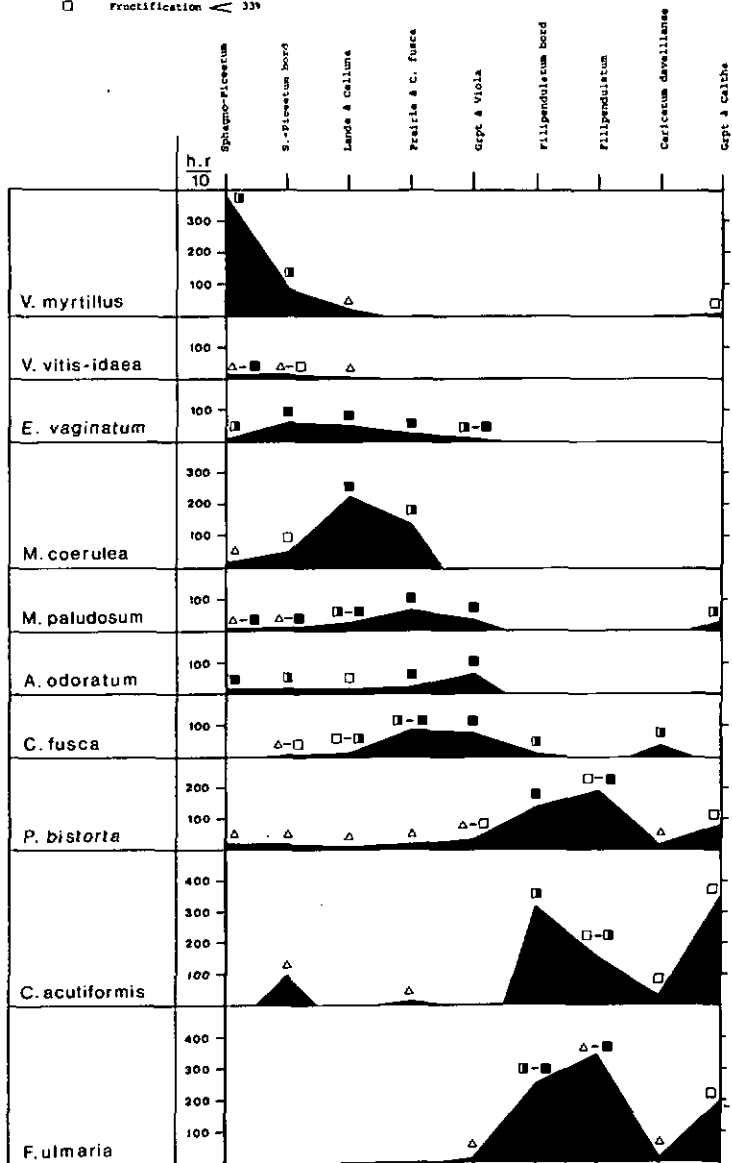


Fig. 65 Phénologie et vitalité résumées de 10 espèces représentatives de l'ensemble des groupements

Nous en tirons les conclusions suivantes, à mettre en relation avec les essais de germination et de culture (p.176):

- Aucune espèce, si ce n'est Eriophorum vaginatum et Melampyrum paludosum, ne montre une bonne fructification dans tous les milieux où elle se trouve. Il existe dans chaque cas des groupements où l'espèce n'est présente qu'à l'état végétatif. C'est particulièrement vrai pour Polygonum bistorta, dans 6 milieux sur les 9 où il croît. En tant que géophyte, il n'a aucune peine à vivre de cette manière, son rhizome permettant une bonne accumulation de réserves.

Pour les autres espèces vivaces, une reproduction végétative à partir d'organes subsistant l'hiver est fort possible. Une des deux annuelles étudiées, Melampyrum paludosum, peut vivre à l'état stérile dans le Sphagno-Piceetum. On n'y explique sa présence que par zoochorie.

- Les espèces montrent en général leur meilleur taux de fructification dans les milieux où elles ont un développement maximal en hauteur et recouvrement. Le phénomène est très visible chez Vaccinium myrtillus, Molinia coerulea, Carex fusca et Filipendula ulmaria. Seul Anthoxanthum odoratum fait quelque peu exception.
- Ce taux de vitalité optimum apparaît en général au sein du groupement auquel l'espèce a été attribuée par l'analyse factorielle des correspondances. Comme nous le laissons supposer (p. 39), l'attribution purement statistique d'une espèce à un milieu correspond en fait à une réalité écologique, au moins à ce point de vue. Ceci est vérifié par l'étude phénologique d'autres espèces, non exposées ici (Vaccinium uliginosum, Calluna vulgaris, Nardus stricta, Sanguisorba officinalis, Trollius europaeus, Caltha palustris, etc.).

Deux exceptions à cette règle, Melampyrum paludosum, annuelle, et Anthoxanthum odoratum, qui se satisfont peut-être de certaines conditions superficielles leur permettant une bonne germination. Leur système racinaire est d'ailleurs peu développé en profondeur.

Les relevés phénologiques montrent aussi qu'il n'y a guère de décalage de la floraison dû au type de groupement ou à sa situation, même en cas de faible floraison. Des conditions édaphiques défavorables ne provoquent pas un retard dans la floraison, elles l'empêchent. Partout où la plante fleurit, elle le fait au même moment.

c) Variations du taux de fructification

- Résultats

Le nombre de graines par plant a été compté sur quelques espèces typiques des marais intermédiaires, à large répartition. Les échantillons ont été récoltés au hasard, sur 1 m² ; nous n'avons pas tenu compte des pieds stériles. Deux exemples sont donnés dans le tabl. 28.

Distance dm	Groupement	Nombre d'in- dividus étudiés	Nombre total de graines	Nombre de graines par plant	pH du sol en surface
020	Picea	6	2	0,33	3,5
060	Picea bord	9	25	2,78	3,8
075	Calluna	7	24	3,43	4,1
120	C. fusca	6	46	7,67	4,3
140	Viola	4	33	8,25	4,7

Distance dm	Groupement	Nombre d'indi- vidus étudiés	Nombre total d'épillets	Nombre d'épillets par pied	Nombre total de graines	Nombre de graines par épillets	Nombre de grai- nes par pied
145	Calluna	13	30	2,31	1350	45	103,8
165	Molinia	13	33,5	2,58	1421	42,4	109,3
205	C. fusca	15	38	2,53	1794	47,2	119,6
235	C. fusca	15	40,5	2,70	2123	52,4	141,5
265	Viola	12	34	2,83	1933	56,9	161,1

Tabl. 28 Variation du taux de fructification de *Melampyrum paludosum* et *Carex fusca* selon un gradient de pH du sol

La phénologie et l'observation directe nous ont montré que les différences obtenues ne sont pas dues à une maturité des graines plus précoce au début du transect, mais qu'elles sont réellement le reflet de variations physiologiques. La relation avec le pH est évidente.

L'augmentation du nombre de graines par pied est très nette en direction du bas-marais. Le sol, plus riche, permet une fructification maximale. Les épillets sont plus gros et mieux fournis vers l'aval.

Sans généraliser à d'autres espèces, on remarque, dans ces deux cas, une fructification plus intense sur les sols plus riches et moins acides, à l'approche du bas-marais; cette meilleure fructification vers l'aval peut être due à l'action de certains ions la favorisant, l'azote par exemple.

9.4. NIVEAUX D'ENRACINEMENT

9.4.1. Introduction

La connaissance des niveaux d'enracinement est importante dans l'étude des relations plantes-sols. De nombreux ouvrages y font référence, avec plusieurs méthodes de mesure. Notre terrain était favorable à celle de OSKAMP and BATJER (1932), qui a été utilisée. Les racines sont comptées sur une tranche de sol nette, divisée en mailles de 4 cm². Des observations in situ ont complété cette étude, notamment au point de vue de l'enracinement spécifique. Deux classes de grandeur ont été retenues:

- grandes racines: plus de 2 mm de diamètre
- petites racines: moins de 2 mm de diamètre

9.4.2. Résultats

Trois groupements ont été étudiés:

- un groupement du haut-marais, le Sphagno-Piceetum (B 030)
- un groupement de marais intermédiaire: la prairie à Carex fusca (B 135)
- un groupement de bas-marais: l'Aconito-Filipenduletum (B 190)

a) Sphagno-Piceetum (fig. 66)

L'enracinement est très superficiel, comme on l'a laissé entendre plus haut. Dès 16 cm il n'y a pratiquement plus de racines. Le rapport des petites aux grosses racines est peu variable avec la profondeur, et oscille entre 1 et 2. La proportion de grandes racines est donc relativement élevée, ce qui s'explique par la dominance de Picea abies et Vaccinium myrtillus, plantes à racines lignifiées nombreuses.

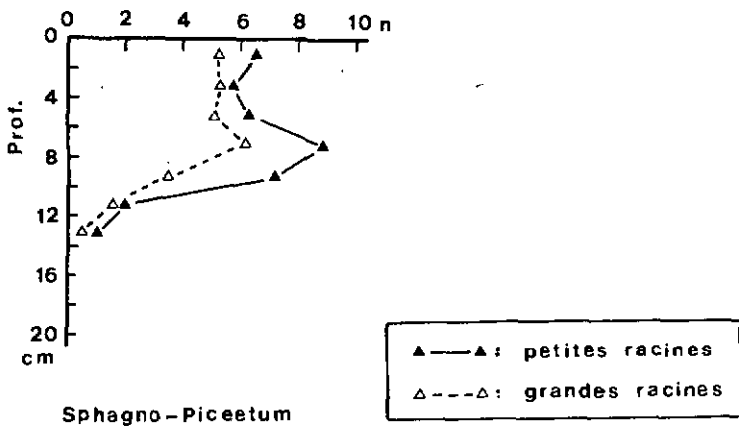


Fig. 66 Densité de racines dans le Sphagno-Piceetum

b) Caricetum fuscae (fig. 67)

Le rapport entre petites et grandes racines est fort différent du précédent. Il oscille entre 10 et 20 jusqu'à 20 cm de profondeur, moment où les grandes racines diminuent très fortement. L'enracinement est le plus dense en surface, et décroît régulièrement jusqu'à 30 cm, brusquement dès cette profondeur. Il est plus profond et nettement plus dense que le précédent.

c) Aconito-Filipenduletum (fig. 68)

L'enracinement relativement profond du Filipenduletum, déjà mis en évidence lors de la description des profils, est confirmé ici. Il présente les caractères suivants:

- forte densité de petites racines de 0 à 22 cm, baisse graduelle jusqu'à 30 cm, plus rapide entre 30 et 40 cm, profondeur à partir de laquelle ne subsistent que quelques petites racines. Il n'y en a plus dès 73 cm.
- densité des grosses racines décroissant régulièrement dès la surface, pour être nulle dès 50 cm.

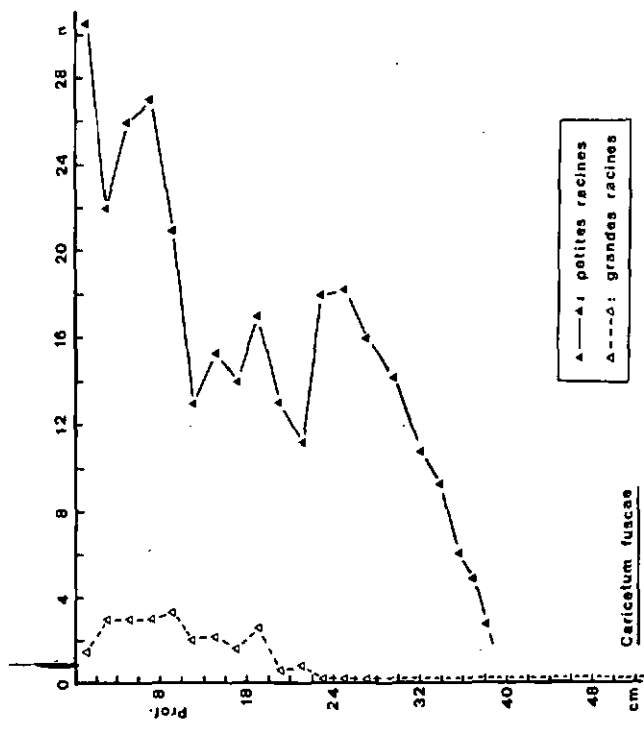


Fig. 67 Densité de racines dans le *Caricetum fuscae*

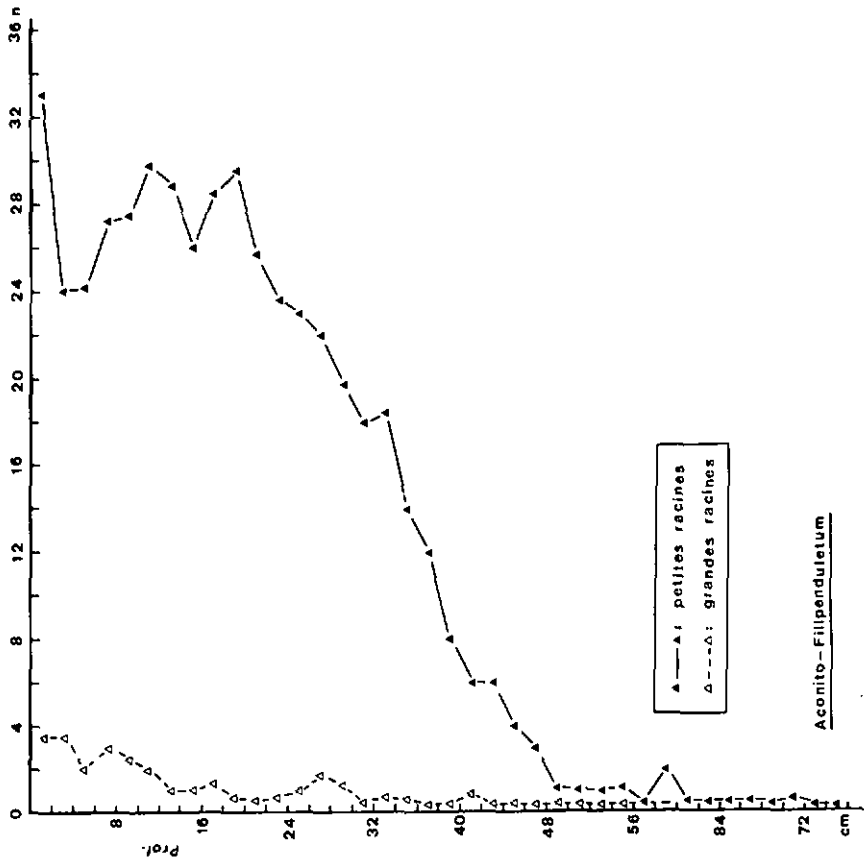


Fig. 68 Densité de racines dans l'Aconito-Filipenduletum

9.4.3. Discussion

L'enracinement est:

- très superficiel dans le Sphagno-Piceetum (15 cm)
- moyen dans le Caricetum fuscae (30 cm)
- plus profond dans l'Aconito-Filipenduletum (40 cm)

La comparaison de ces niveaux d'enracinement avec les paramètres édaphiques étudiés nous suggèrent les hypothèses suivantes:

- a) L'enracinement superficiel du Sphagno-Piceetum est dû aux facteurs chimiques du sol. Nous avons vu en effet (p. 93) que les horizons supérieurs des hauts-marais sont plus riches en éléments que les horizons sous-jacents et profonds. La plante développe donc son système dans les couches favorables au point de vue nutritif. Une limitation physique est peu plausible, la structure du sol ne changeant guère avec la profondeur. Une action hydrique n'est pas à envisager non plus, la nappe étant profonde à cet endroit (env. 100 cm).
- b) L'enracinement moyen du Caricetum fuscae semble être dû à une combinaison de facteurs chimiques et physiques. Le niveau limite d'enracinement correspond au niveau inférieur de la tourbe acide. Il correspond aussi au niveau d'apparition des couches argileuses sous-jacentes, qui doivent opposer un frein, par leur structure compacte, à la progression des racines.
- c) La limite d'enracinement de l'Aconito-Filipenduletum est due à des facteurs physiques, précisément hydriques. Elle correspond en effet au niveau phréatique moyen (p.214). Les horizons inondés de façon quasi permanente (dès 70 cm) ne contiennent plus de racines. Les horizons superficiels, à racines nombreuses, sont inondés temporairement seulement, et en général bien oxygénés. Les conditions y sont donc optimales pour la nutrition des plantes. Les facteurs physico-chimiques du sol ne varient guère sur l'ensemble du profil, et ne semblent pas avoir une forte influence sur le niveau d'enracinement.
- d) Les espèces du Filipendulion présentent un enracinement profond. Comme l'observation *in situ* l'a montré, elles conservent ce type d'enracinement même dans les milieux légèrement acides. Ceci explique le mélange des espèces acidophiles (enracinement superficiel, ex: Nardus stricta) et basiphiles (enracinement profond, ex: Filipendula ulmaria) que l'on rencontre parfois (cf. p.107).
- e) L'enracinement se révèle très changeant le long des transects, et ses facteurs limitants sont différents d'un endroit à l'autre. A l'instar d'autres paramètres, il montre que les conditions de croissance des plantes sont très nuancées, même sur de petites surfaces.

9.5. CULTURES EXPERIMENTALES

Quelques essais, sommaires, de cultures expérimentales ont été effectués en jardin botanique. Nous avons tenté par là d'estimer le comportement de certaines espèces (germination, croissance des plantules, développement des plantes adultes), et ceci dans 3 milieux de culture:

- tourbe acide, pH = 3,9
- terreau organique, pH = 7,2
- terre minérale, pH = 7,9

Les résultats obtenus sont fragmentaires, et nous ne ferons que les résumer ci-dessous, mais ils donnent déjà certaines tendances:

9.5.1. Essais de germination

La faculté de germination dans différents milieux est un des nombreux facteurs régissant la distribution des taxons (FOSSATI, 1981).

Les taux de germination obtenus sont faibles, les plantes n'ayant subi aucune vernalisation (FAVARGER, 1953):

- Melampyrum paludosum, Molinia coerulea, Carex rostrata, Filipendula ulmaria: de 0 à 0,8 % dans tous les milieux
- Carex fusca: 8,5 % sur tourbe, 1,5 % sur terreau ou terre calcaire
- Carex echinata: 41 % sur tourbe, 23 % sur terreau, 30 % sur papier filtre, remplaçant ici la terre calcaire.

9.5.2. Croissance des plantules

Le comportement des espèces vis-à-vis des facteurs écologiques variant avec l'âge de la plante (LANDOLT, 1977), il nous a paru intéressant de mesurer la croissance des plantules de deux espèces, Carex echinata et Eriophorum vaginatum.

Au début de la croissance des plantules (14 mars au 4 avril 1979), nous avons mesuré la longueur de toutes les plantules issues des essais de germination, et effectué la moyenne des mesures.

Par la suite, nous avons comparé la croissance globalement, sans mesures précises.

- Carex echinata (fig. 69 et 70)

La croissance est la plus forte, pour les premiers jours, s'il y a concordance entre le milieu de provenance des graines et le milieu de culture (graines provenant de la lande à Calluna mises sur tourbe acide, graines du groupement à Viola sur terreau alcalin). Après 8 jours, toutes les plantules cultivées sur la tourbe montrent le meilleur

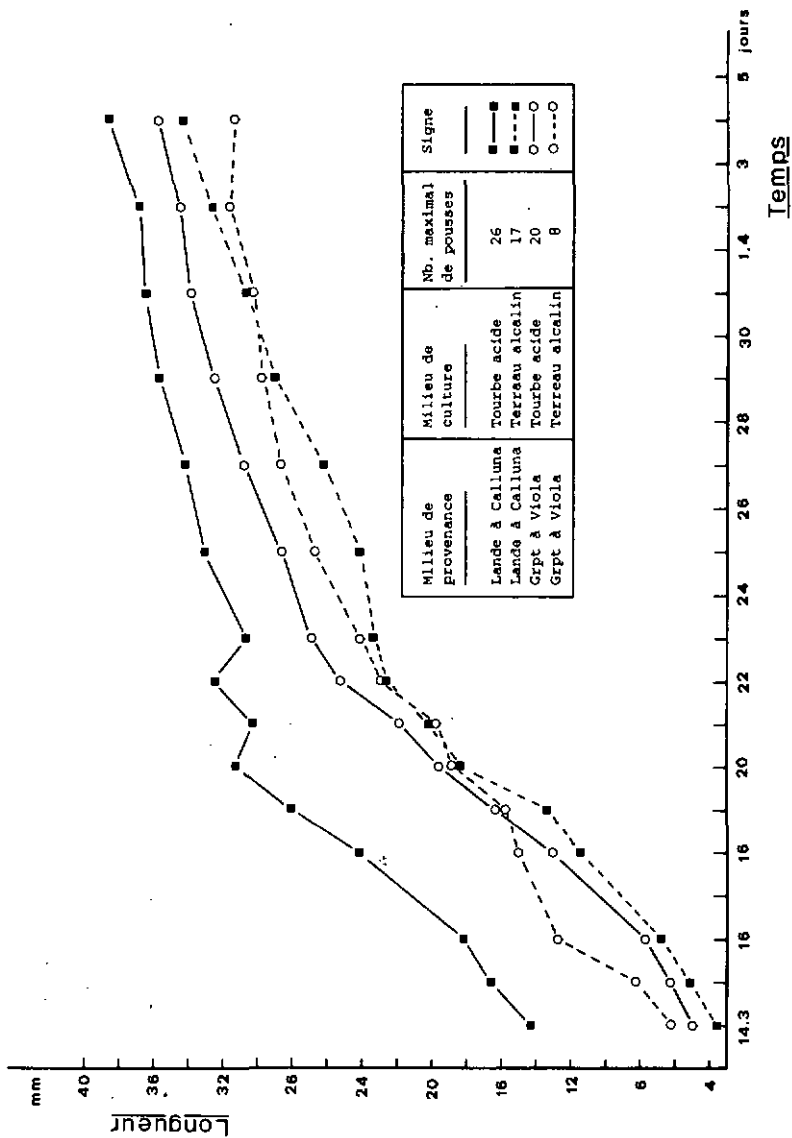


Fig. 69 Croissance des plantules de *Carex echinata* sur tourbe acide et sur terreau alcalin

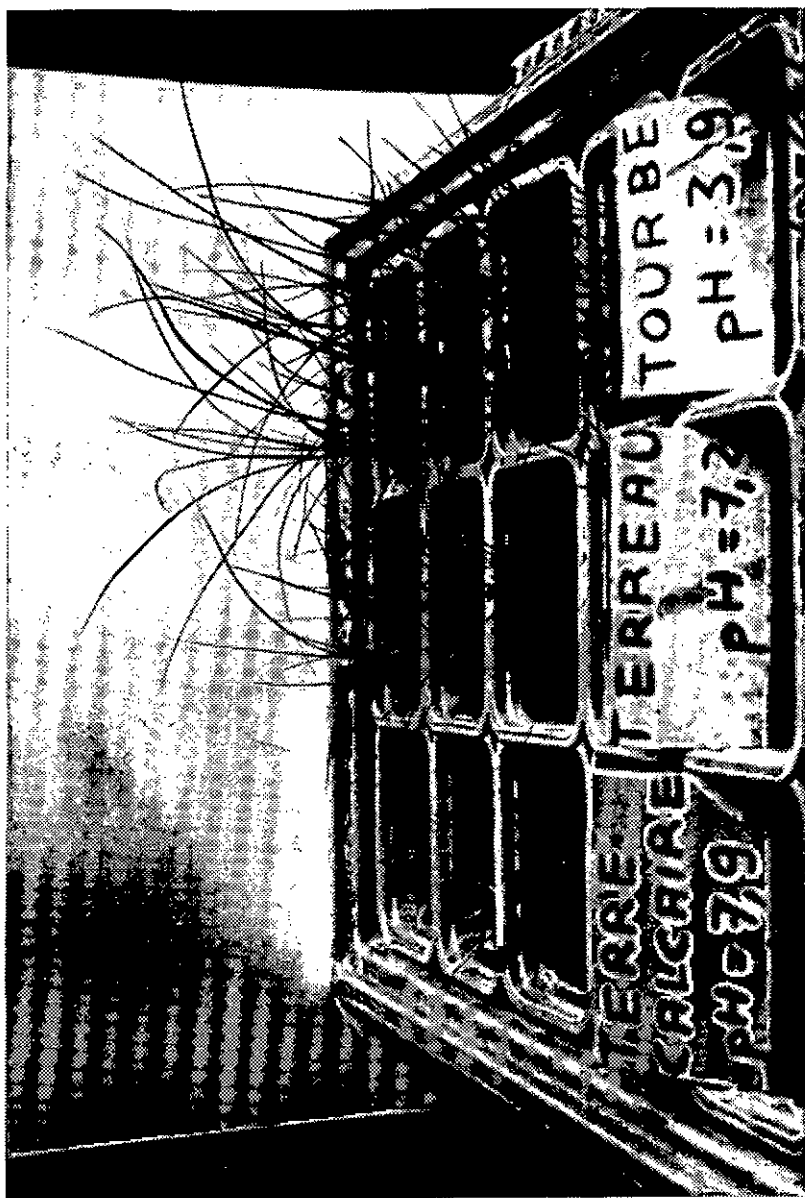


Fig. 70 Semis de *Carex echinata* après 4 mois de culture dans 3 milieux différents

développement. Tout se passe comme s'il y avait "souvenir", dans la graine, des conditions de croissance in situ de la plante-mère, puis adaptation au milieu de culture.

Après 4 mois, Carex echinata est très bien développé sur la tourbe acide, moyennement sur le terreau, alors qu'il a disparu de la terre calcaire (graines germées sur papier filtre). L'influence du milieu de culture est ici évidente.

- Eriophorum vaginatum

Après 6 semaines, sa croissance est maximale sur tourbe (plants de 6 à 16 cm), moyenne sur terreau (4 à 10 cm), faible sur terre calcaire (2 à 8 cm).

De manière générale, la croissance est très forte au début (2,5 à 3mm/j), puis elle baisse à 0,7-1,2 mm/j après 10 jours.

9.5.3. Développement des plantes adultes

Nous nous sommes inspiré des essais de BECKER (1971), GIGON (1971) et JELMINI (1980), en poursuivant un double but:

- observer la croissance de quelques espèces dans les 3 milieux
- observer la croissance de trois couples d'espèces en concurrence dans les 3 milieux:

1) Molinia coerulea + Eriophorum vaginatum

Concurrence entre 2 espèces à phénologie différenciée, mais croissant dans le même milieu.

2) Molinia coerulea + Anthoxanthum odoratum

Concurrence entre 2 graminées très répandues dans les marais intermédiaires, à phénologie rapprochée.

3) Carex davalliana. + Nardus stricta

Concurrence entre 2 espèces à port semblable, mais croissant en milieux différents.

Les états de croissance, relevés le 30 juin de la 3e année suivant la mise en culture, apparaissent dans le tabl. 29 (cultures isolées) et le tabl. 30 (cultures en concurrence).

Résultats par espèces

* Vaccinium myrtillus

Seules les plantes sur tourbe acide vivent encore bien après 3 ans. Une toxicité des milieux alcalins sur les éricacées acidiphiles, bien connue (LEMEE, 1978; AUBERT, 1978; MARRS and BANNISTER, 1978), est évidente.

ESPECES	TOURBE ACIDE (pH = 3.9)	TERREAU ALCALIN (pH = 7.2)	TERRE CALCAIRE (pH = 7.9)
<i>Vaccinium myrtillus</i>	30 pousses; quelques fructifications Surface couverte: env. 150cm ² Hauteur moyenne: 10-15cm	Les plantes sont mortes	4 pousses; pas de fructifications Surface couverte: env. 4cm ² Haut. moy.: 4cm
<i>Molinia coerulea</i>	4 tiges fertiles Haut. moy. feuilles: 20cm Haut. moy. tiges: 56cm	2 tiges fertiles Haut. moy. filles: 20cm Haut. moy. tiges: 46cm	1 tige fertile Haut. moy. filles: 20cm Haut. moy. tiges: 70cm
<i>Eriophorum vaginatum</i>	Pas de floraison Haut. moy. filles: 12cm	Pas de floraison Haut. moy. filles: 6cm	2 tiges fertiles Haut. moy. filles: 11cm Haut. moy. tiges: 9cm
<i>Nardus stricta</i>	Beau développement Pas de floraison Surface couverte: 140cm ² Haut. moy. filles: 10cm	Développement moyen Pas de floraison Surf. couv.: 60cm ² Haut. moy. filles: 6cm	Développement moyen Pas de floraison Surf. couv.: 45cm ² Haut. moy. filles: 5cm
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Beau développement 6 tiges fertiles Haut. moy. filles: 6cm Haut. moy. tiges: 42cm	Développement moyen 4 tiges fertiles Haut. moy. filles: 6cm Haut. moy. tiges: 26cm	Faible développement 4 tiges fertiles Haut. moy. filles: 6cm Haut. moy. tiges: 19cm
<i>Carex davalliana</i>	Totalement remplacé par <i>Festuca rubra</i>	Totalement remplacé par <i>Festuca rubra</i>	Remplacé aux $\frac{1}{4}$ par <i>Festuca rubra</i>

Tabl. 29 Etat de croissance après 3 ans de 6 espèces cultivées isolément sur 3 substrats différents

ESPÈCES	TOURBE ACIDE (pH = 3.9)	TERREAU ALCALIN (pH = 7.2)	TERRE CALCAIRE (pH = 7.9)
Molinia coerulea + Eriophorum vaginatum	Les deux espèces subsistent. Beau développement de Molinia coerulea (9 tiges fertiles), moyen de Eriophorum, qui ne fleurit pas. Haut. moy. filles Mol.: 16cm H. m. plante Molinia: 54cm H. m. filles Eriophorum: 12cm	Les deux espèces subsistent. Développement moyen de Molinia coerulea (6 tiges fertiles), très faible de Eriophorum, qui ne fleurit pas. H. m. f. Molinia: 15cm H. m. p. Molinia: 46cm H. m. f. Eriophorum: 9cm	Eriophorum a presque disparu. Beau développement de Molinia coerulea (3 tiges fertiles) H. m. f. Molinia: 16cm H. m. p. Molinia: 54cm H. m. f. Eriophorum: 6cm
Molinia coerulea + Anthoxanthum odoratum	Les 2 espèces subsistent. Beau développement de Molinia (5 tiges fertiles), moyen d'Anthoxanthum (1 tige fertile) H. m. f. Molinia: 16cm H. m. p. Molinia: 50cm H. m. f. Anth.: 10cm H. m. p. Anth.: 42cm	Molinia a disparu. Développement moyen d'Anthoxanthum (5 tiges fertiles) --- --- H. m. f. Anth.: 11cm H. m. p. Anth.: 20cm	Les 2 espèces subsistent. Beau développement de Molinia (4 tiges fertiles), faible d'Anthoxanthum (2 tiges fertiles) H. m. f. Molinia: 18cm H. m. p. Molinia: 54cm H. m. f. Anth.: 8cm H. m. p. Anth.: 21cm
Carex davalliana + Nardus stricta	Carex davalliana a disparu, remplacé par Festuca rubra. Nardus montre un beau développement (4 tiges fertiles). --- H. m. f. Nardus: 9cm H. m. p. Nardus: 21cm	Les 2 espèces subsistent, mais C. davalliana, qui ne fleurit pas, est remplacé en partie par Festuca rubra. Nardus ne fleurit pas. H. m. f. Carex: 7cm H. m. f. Nardus: 9cm ---	Carex davalliana a disparu. Nardus montre un faible développement et reste stérile. --- H. m. f. Nardus: 5cm ---

Tabl. 30 Etat de croissance après 3 ans de 5 espèces cultivées sur 3 substrats différents, en situation de concurrence

* Molinia coerulea

Cultivée seule, elle montre une bonne croissance dans les 3 milieux, alors qu'elle cède la place à Anthoxanthum sur terreau alcalin.

* Eriophorum vaginatum

Seule, la linaigrette subsiste bien sur terre calcaire, alors qu'elle y disparaît si elle est cultivée avec Molinia. La concurrence entre ces deux espèces a déjà été remarquée par SCHUMACKER et DE ZUTTERE (1978) en Belgique.

* Nardus stricta

En culture isolée ou en concurrence avec Carex davalliana, le nard ne montre un beau développement que sur la tourbe acide. GIGON (1971) note aussi un dépérissement du nard sur sol calcaire.

* Anthoxanthum odoratum

Sa croissance est semblable en culture isolée ou en concurrence avec Molinia, avec une bonne croissance sur la tourbe, moyenne sur terreau, faible sur calcaire.

* Carex davalliana

Malgré un envahissement des cultures par Festuca rubra après 3 ans, on observe déjà une baisse de croissance générale, due à un taux d'humidité du sol insuffisant.

9.6. PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITE

9.6.1. Introduction

L'importance des recherches sur la phytomasse et la productivité n'est plus à démontrer. De nombreux travaux s'y rapportent, dans plusieurs domaines (p. ex. OUVIGNAUD, 1974; LEMEE, 1978).

Nos recherches ont porté sur les domaines suivants:

1. Mesure de la quantité de litière
2. Détermination de l'âge et de la productivité des chaméphytes
3. Mesure de la phytomasse et de la productivité aériennes herbacées.
4. Influence du prélèvement de matière vivante sur la croissance de la végétation.
5. Mise au point d'une méthode d'évaluation indirecte de la phytomasse et de la productivité.

9.6.2. Matériel et méthodes (pour points 1 à 4)

a) Définitions

Comme le propose LEMEE (1978), nous adopterons le vocabulaire suivant:

Phytomasse = masse totale du matériel végétal sur pied

Phytomasse aérienne = partie de la phytomasse située au-dessus de la surface du sol (=standing crop)

Phytomasse ligneuse = matériel végétal ligneux

Productivité = accroissement annuel de la phytomasse, à la suite de la photosynthèse. Nous considérons ici la productivité nette, après déduction des consommations respiratoires de la productivité brute.

b) Mesure de la litière

La quantité de litière accumulée sur le sol est mesurée par récolte sur 0,25 m², séchage à l'étuve à 105° et pesage. Les résultats sont donnés en g de matière sèche par m².

c) Détermination de l'âge et de la productivité des chaméphytes

La productivité des éricacées a été déterminée en deux temps:

1. Récolte des parties herbacées (feuilles, jeunes pousses) sur 0,25 m², séchage et pesage.
2. Récolte de quelques populations et détermination de leur âge spécifique moyen.

Nous avons ensuite divisé la phytomasse ligneuse par cet âge moyen. Ceci nous donne un accroissement annuel (= productivité) ligneux moyen, typique pour chaque espèce et pour chaque milieu. Celui-ci est ensuite ajouté aux valeurs de la productivité herbacée des chaméphytes (= productivité des feuilles et branchettes annuelles).

En résumé:

Productivité totale des éricacées	=	Productivité herbacée	+	Productivité ligneuse
---	---	--------------------------	---	--------------------------

Productivité ligneuse	=	$\frac{\text{Phytomasse ligneuse}}{\text{Age moyen de la population}}$
--------------------------	---	--

Cette méthode, inspirée de celles de l'économie forestière (rapport de

la phytomasse à l'âge), est évidemment approximative; elle est néanmoins tout à fait satisfaisante pour comparer les milieux étudiés. Elle permet surtout de ne pas raser entièrement tous les endroits où des analyses de productivité ont été effectuées, l'âge spécifique moyen étant déterminé une fois pour toutes pour chaque groupement.

La détermination de l'âge se fait par comptage des cernes d'accroissement annuels, au microscope, sur des coupes minces de troncs colorés au vert diode (coloration des tissus sclérifiés). Deux comptages perpendiculaires sont entrepris par coupe. L'observation a en effet montré que l'accroissement n'était pas identique sur toute la circonférence du tronc, et qu'une année pouvait même manquer sur une portion du tour. L'âge considéré est la moyenne de ces deux valeurs, mesurées sur 12 échantillons de 10 à 20 individus.

d) Mesure de la phytomasse et de la productivité aériennes

1. Phytomasse

Plusieurs méthodes ont été décrites (LIETH a. WHITTAKER, 1975; LEMEE, 1978; CHAPMAN, 1979).

Nous en utiliserons deux, la seconde étant indirecte (cf. p. 195). Seule la phytomasse de la strate herbacée a été étudiée, comme cela fut le cas d'autres recherches (phénologie, cultures expérimentales, etc.). Nous nous contenterons d'indications bibliographiques pour les autres strates.

Méthode: fauchage de la strate herbacée, y compris les chaméphytes ligneux, sur une surface de $0,25 \text{ m}^2$, récolte et séchage à l'étuve ($105 \text{ }^\circ\text{C}$) du matériel coupé, puis pesée. Les résultats sont donnés en g de matière sèche par m^2 .

2. Productivité

Les valeurs de productivité sont obtenues de deux manières:

- pour les échantillons où l'on a estimé la phytomasse: tri du matériel en parties annuelles et vivaces. L'accroissement de la partie vivace des éricacées est déterminée selon la méthode ci-dessus c).
- pour des mesures de la seule productivité, comme cela a parfois été fait:
 - * prairies où toute la végétation aérienne est annuelle (p. ex. *Filipenduletum*, *Caricetum gracilis*): fauchage de surfaces de $0,25 \text{ m}^2$, séchage et pesage. Dans ce cas, la productivité est égale à la phytomasse; tout le matériel mort est à terre à la suite de l'hiver.
 - * autres milieux: récolte des pousses annuelles uniquement.

e) Influence de la fauche sur la productivité

Les méthodes décrites ci-dessus en c) et d) ont été appliquées durant 2 ans, d'une part sur des surfaces jamais étudiées, d'autre part, la deuxième année, sur quelques surfaces déjà étudiées l'année précédente. Le but est de voir de quelle manière le groupement réagit à un prélèvement de matière vivante.

9.6.3. Résultats et discussion

a) Mesure de la litière (tabl. 31)

La litière a été récoltée sur 5 échantillons du transect B.

MILIEUX	Sphagno- Piceetum	Sphagno- Piceetum bord	Lande à Calluna	Prairie à Carex fusca	Aconito- Filipenduletum
Distance (m) ₂	0	5,5	8,5	13,5	18,0
Litière (g/m ²)	1080	208	102	24	480
Eau (%)	22	48	42	75	?
Composition de la litière (% du volume)					
Picea abies	75	5	-	2	-
Betula pubescens	10	75	10	1	-
Ericacées	10	5	5	-	-
Graminées acidophiles	5	15	85	90	-
Espèces de bas-marais	-	-	-	7	100

Tabl. 31 Composition de la litière de 5 groupements des bords de tourbière

La litière diminue régulièrement du haut-marais vers le bas-marais avec une remontée nette dans le Filipenduletum.

b) Détermination de l'âge et de la productivité des éricacées

- Résultats

Ils apparaissent dans le tabl. 32

ESPECE	Vaccinium myrtillus	Vaccinium vitis-idaea	Vaccinium uliginosum	Calluna vulgaris
<u>AGE MOYEN (ans)</u>				
Pino-Sphagnetum	3,82	----	2,36	5,07
Sphagno-Piceetum	3,98	2,18	----	----
idem, en bordure	5,05	2,70	----	3,82
Lande à Calluna	3,58	2,35	----	4,96
Prairie à Carex fusca	----	----	----	3,55
<u>ACCROISSEMENT MOYEN, mesuré sur le rayon (10⁻² mm)</u>				
Pino-Sphagnetum	18,12	----	45,66	19,26
Sphagno-Piceetum	22,33	16,26	----	----
idem, en bordure	14,47	14,38	----	12,30
Lande à Calluna	14,83	14,65	----	12,34
Prairie à Carex fusca	----	----	----	22,22

Tabl. 32 Age et accroissement annuel moyen de 4 éricacées

- Remarques

- Vaccinium myrtillus et V. vitis-idaea montrent toutes deux leurs populations les plus âgées en bordure de la pessière, Calluna par contre dans la lande.
- Pour les Vaccinium, l'accroissement est le meilleur dans le Sphagno-Piceetum, pour Calluna dans la prairie à Carex fusca.
- Tous milieux confondus, les âges moyen et maximal, ainsi que l'accroissement moyen par espèce sont les suivants:

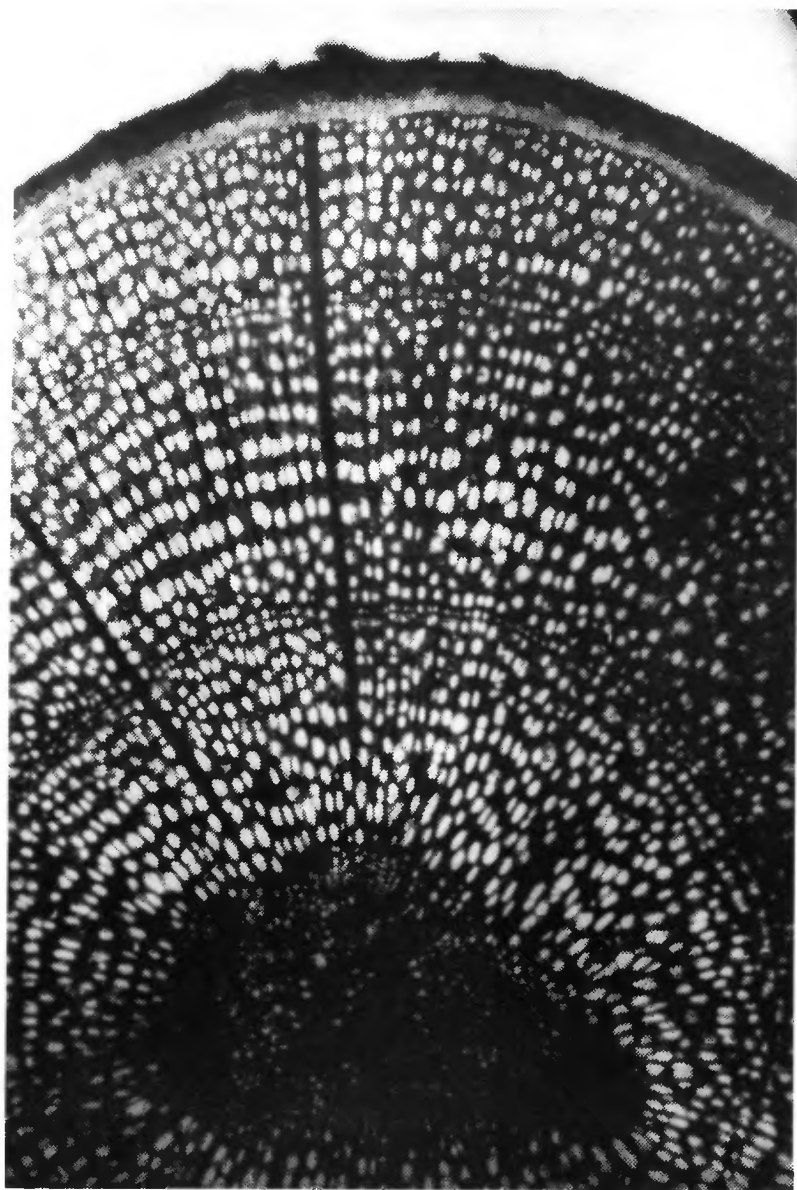
Vaccinium myrtillus: 4,11 ans (max. 8,5 ans); acc.: 0,17 mm/an

V. vitis-idaea: 2,41 ans (max. 4,5 ans); acc.: 0,15 mm/an

V. uliginosum: 2,36 ans (max. 3,5 ans); acc.: 0,46 mm/an

Calluna vulgaris: 4,35 ans (max. 9,5 ans); acc.: 0,16 mm/an

La fig. 7) présente une coupe transversale d'un "tronc" de Vaccinium uliginosum



rayon : 2,16 mm.

Fig. 71 Coupe transversale d'un "tronc" de *Vaccinium uliginosum*

A la productivité des feuilles et branchettes mesurée directement, par récolte, doit donc être ajoutée celle des parties ligneuses, ce qui sera fait pour les milieux à forte présence de chaméphytes (tabl. 33) Le fait de n'avoir parfois qu'une proportion faible de sous-arbrisseaux n'empêche pas d'utiliser cette méthode, puisque la correction des valeurs de productivité s'effectue sur la phytomasse ligneuse, qui n'est justement constituée que de chaméphytes de la famille des éricacées.

Une autre méthode a été utilisée par FORCELLA and WEAVER (1977) chez Vaccinium scoparium. Ces auteurs estiment que l'accroissement annuel de bois des troncs est équivalent au 40 % de l'accroissement annuel des feuilles et branchettes. L'application de cette méthode à nos groupements est moins sûre, car la correction joue sur la productivité herbacée, qui englobe aussi des espèces autres que les chaméphytes. Nous l'avons néanmoins signalée à titre de comparaison.

c) Mesure de la phytomasse et de la productivité de tous les groupements

- Résultats

Le tabl. 34 présente la phytomasse et la productivité (herbacées et chaméphytes) de tous les groupements étudiés. Nous avons précisé s'il y a lieu la récolte d'échantillons en bordure du groupement, à sa limite avec son voisin, ou la rivière dans le cas de l'Aconito-Filipenduletum.

Pour des raisons techniques, la phytomasse et la productivité des arbres n'ont pas été mesurées. On en trouvera néanmoins une approximation dans les valeurs du tabl. 35.

En ce qui concerne la phytomasse de la strate herbacée, les groupements s'ordonnent de cette manière:

- phytomasse très faible ($\leq 250 \text{ g/m}^2$)

Sphagno-Piceetum blechnetosum	124 g/m^2
Lande à Calluna	170 "
Groupe ment à Betula	174 "
Prairie à Carex fusca	194 "
Groupe ment à Viola palustris	211 "
Caricetum davallianae	228 "

- phytomasse faible ($250 - 350 \text{ g/m}^2$)

Pino-Sphagnetum	288 g/m^2
Groupe ment à Caltha	290 "
Sphagno-Piceetum betuletosum	331 "
Aconito-Filipenduletum bord	339 "

- phytomasse moyenne à forte ($350 - 450 \text{ g/m}^2$)

Groupe ment à Chaerophyllum	360 g/m^2
Sphagno-Piceetum betuletosum bord	395 "

Groupement	Espèce dominante	Productivité herbacée moyenne du groupe-ment (g/m ² /an)	Phytomasse lignieuse (g/m ²)	Age moyen de l'espèce dominante (ans)	Productivité ligneuse (g/m ² /an)	Productivité totale (g/m ² /a)	Productivité selon FORCELLA (g/m ² /an)	Productivité totale Productivité herbacée
Pino-Sphagnetum	Vaccinium myrtillus	104	184	3,82	48	152	146	1,46
Sphagno-Piceetum betuletosum	Vaccinium myrtillus	52	293	3,98	74	126	73	2,42
Sphagno-Piceetum betuletosum bord	Vaccinium myrtillus	101	293	5,05	58	159	142	1,57
Sphagno-Piceetum blechnetosum	Vaccinium myrtillus	52	72	4,11	18	70	73	1,35
Lande à Calluna	Calluna vulgaris	120	50	4,96	10	130	168	1,08

Tabl. 33 Calcul de la productivité des strates à forte présence de chaméphytes

Groupement	Nombre d'échantillons	pH moyen en surface du sol	Phytomasse moyenne (g/m ²)	Productivité moyenne (g/m ² /an)	Rapport productivité:phytomasse (%)	Teneur en eau (%)
Pino-Sphagnetum	1	4,1	288	152	53	59
Sphagno-Piceetum	13	4,1	331	126	38	54
Sphagno-Piceetum bord	8	4,4	395	159	40	59
Sphagnum-Piceetum blechnetosum	1	3,9	124	70	56	61
Lande à Calluna	5	4,1	170	130	76	66
Prairie à Carex fusca	10	4,5	194	175	90	69
Groupement à Viola	3	4,7	211	200	95	66
Aconito-Filipenduletum bord	11	5,9	339	339	100	70
Aconito-Filipenduletum	13	6,2	441	441	100	69
Aconito-Filipenduletum rivière	5	???	790	790	100	72
Caricetum gracilis	2	7,0	616	616	100	68
Caricetum davallianae	2	6,7	228	182	80	69
Groupement à Caltha	3	5,0	290	220	76	71
Groupement à Betula	1	5,6	174	174	100	??
Groupement à Chae-rophyllum	1	6,1	360	360	100	91

Tabl. 34 Phytomasse et productivité moyenne des groupements végétaux des bords de tourbière

Groupement (Gobat.)	Productivité moyenne (Gobat.) (g/m ² /an)	Productivité moyenne (auteurs) (g/m ² /an)	Groupement végétal considéré (auteurs)	Auteurs
Pino-Sphagnetum	<u>strate herbacée</u> 152	19	Ass. à Pinus albicaulis et Vaccinium scoparium	FORCELLA and WEAVER, 1977
	<u>toutes les strates</u> ?	410 800 340	Ass. à Pinus contorta et Vaccinium myr- tillus Sphagnion medii	MOIR, 1972 MOORE and BELLAMY, 1974
Sphagno-Picee- tum	<u>strate herbacée</u> 118	?		
	<u>toutes les strates</u> ?	500 800 700	Forêt boréale " " " "	LARCHER, 1976 LEMEE, 1978 MOORE and BELLAMY, 1974
Lande à Calluna	130	245 635 200	Calluna vulgaris Marais à Calluna Landes à Calluna vulgaris	MILLER, 1979 MOORE and BELLAMY 1974 CHAPMANN and WEBB 1978
Prairie à Carex fusca	175	156 210	Sphagno-Trichopho- retum Caricetum fuscae	YERLY, 1970 BOLLER-ELMER, 1977
Aconito-Filipen- duletum	523	642 657	Junco-Filipendule- tum Valeriano-Filipen- duletum	YERLY, 1970 BOLLER-ELMER, 1977
Caricetum gracilis	616	410 506	Caricetum elatae Epilobio-Caricetum rostratae	BOLLER-ELMER, 1977 YERLY, 1970
Caricetum davallia- nae	182	283	Caricetum daval- lianae	BOLLER-ELMER, 1977
		314	Caricetum daval- lianae	YERLY, 1970

Tabl. 35 Valeurs comparatives de la productivité moyenne de quelques groupements végétaux

Aconito-Filipenduletum 441 g/m²

- phytomasse forte (≥ 450 g/m²)

Caricetum gracilis 616 g/m²
Aconito-Filipenduletum rivière 790 "

La phytomasse ne dépend en général pas directement du sol sur lequel croît le groupement, au moins au point de vue acidité, teneur en éléments ou niveau de la nappe. On observe des phytomasses faibles sur sols acides ou neutres, des phytomasses élevées sur sols non calcaires ou calcaires.

L'Aconito-Filipenduletum présente une phytomasse nettement plus élevée en bordure de la rivière, ce qu'on peut attribuer à la charge élevée des eaux en nitrates et à l'effet tampon qui en découle.

Le Caricetum gracilis, pôle nitratophile selon les valeurs écologiques indicatrices, montre lui aussi de fortes valeurs de phytomasse.

Pour la productivité de la strate herbacée, les valeurs se groupent comme suit:

- productivité faible (≤ 150 g/m²/an)

Sphagno-Piceetum blechnetosum 70 g/m²/an
Sphagno-Piceetum betuletosum 126 "
Lande à Calluna 130 "

- productivité faible à moyenne (150 - 300 g/m²/an)

Pino-Sphagnetum 152 g/m²/an
Sphagno-Piceetum betuletosum bord 159 "
Groupement à Betula 174 "
Prairie à Carex fusca 175 "
Caricetum davallianae 182 "
Groupement à Viola 200 "
Groupement à Caltha 220 "

- productivité moyenne à forte (300 - 450 g/m²/an)

Aconito-Filipenduletum bord 339 g/m²/an
Groupement à Chaerophyllum 360 "
Aconito-Filipenduletum 441 "

- productivité forte (≥ 450 g/m²/an)

Caricetum gracilis 616 g/m²/an
Aconito-Filipenduletum rivière 790 "

A la différence de la phytomasse, la productivité herbacée reflète parfaitement l'acidité des sols, ainsi que le montre la fig. 72. Le Caricetum davallianae fait seule exception, avec un pH élevé et une faible productivité. Tous les faciès du Sphagno-Piceetum ont une productivité faible, ne dépassant pas 160 g/m²/an.

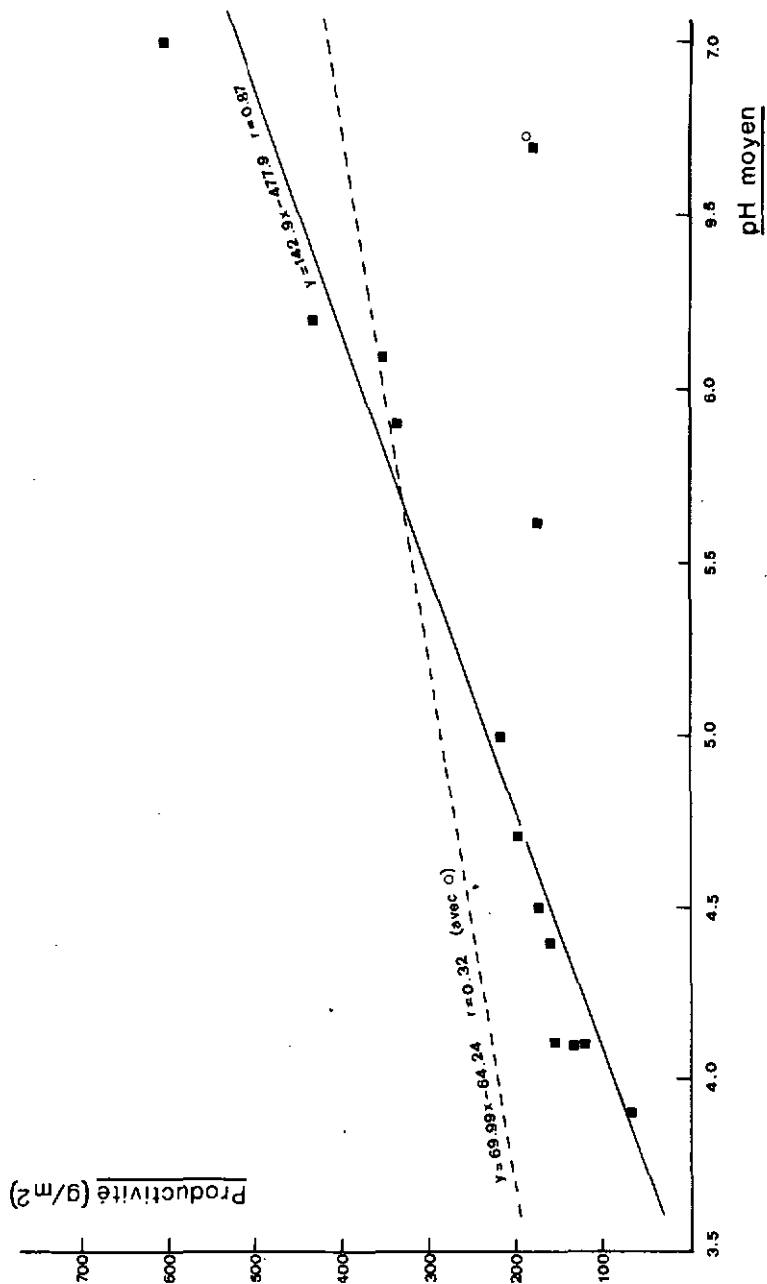


Fig. 72 Relation entre la productivité herbacée aérienne et le pH superficiel du sol

Le rapport productivité / phytomasse relève de la structure de la végétation, et particulièrement de la proportion des divers types biologiques. La croissance relativement lente des chaméphytes amène une productivité faible pour une phytomasse ligneuse importante.

Discussion

- 1) La comparaison de nos valeurs avec celles de la littérature est délicate, car il n'existe que très peu de données pour ce genre de milieu. Nous avons procédé par approximations, quand cela était possible (tabl. 35).
- 2) Bien que la productivité arborescente des forêts étudiées ici soit faible vis-à-vis d'autres peuplements d'arbres, elle est loin d'être négligeable en ce qui concerne les milieux tourbeux. La part élevée des restes d'épicéas dans la litière de la pessière montre qu'une productivité faible peut avoir de grandes conséquences au niveau du sol. Ces retombées d'aiguilles et de branchettes provoquent une accumulation épaisse d'humus brut acide.

En conditions d'acidité semblables, la pinède ne présente pas de telles accumulations d'aiguilles, ceci étant la résultante de nombreux facteurs (nappe proche de la surface, productivité et densité du pin plus faibles que celles de l'épicéa, etc.). Une certaine humidité étant indispensable à une bonne décomposition des litières (DUCHAUFOR, 1977), il est clair que la nappe profonde du Sphagno-Piceetum n'est pas favorable, de même que la relative sécheresse de cette litière.

En résumé:

- La phytomasse est indépendante du type de sol.
- La productivité de la strate herbacée est directement proportionnelle au pH, à l'exception du Caricetum davallianae. Dans ce cas, la chimie du sol n'apparaît pas comme facteur déterminant la productivité.
- Une litière importante est due:
 - + à une mauvaise décomposition de la matière organique, même avec un apport relativement faible (Sphagno-Piceetum);
 - + à un fort apport annuel, même avec une bonne minéralisation (Aconito-Filipenduletum). Il est possible tout de même que la densité élevée de Carex acutiformis dans cette association ralentisse la décomposition de la litière, comme c'est le cas pour Carex rostrata (DANELL and SJOEBERG, 1979).

d) Influence de la fauche sur la productivité

Le but de cet essai est d'évaluer la capacité d'un groupement à subir une exportation forte de matière vivante, et à la régénérer l'année suivante.

Résultats

Les résultats sont présentés dans le tabl. 36 et la fig. 73. On y trouve la productivité herbacée mesurée en 1978 et celle de 1979 sur les mêmes surfaces, déjà fauchées l'année précédente; la productivité d'échantillons témoins juxtaposés aux premiers, mais non fauchés, est aussi présentée, afin de juger des variations annuelles. Par "fauche", nous entendons le prélèvement de la productivité selon les méthodes de la p.184.

Les faits importants sont les suivants:

- Tous les milieux accusent une baisse de productivité après fauchage. La diminution est la plus faible pour l'Aconito-Filipenduletum, le Sphagno-Piceetum et la lande à Calluna, la forte pour le Caricetum gracilis, la prairie à Carex fusca et le groupement à Caltha. En moyenne, cette baisse atteint 22 %.
- Elle est encore accrue si on compare les valeurs de productivité des deux années successives. En moyenne, le climat de 1979 a permis une production de 28 % supérieure à celle de 1978, pour des milieux non fauchés. La baisse réelle de productivité, en tenant compte du climat annuel, est de 35,8 % (calculé sur les échantillons).
- Les groupements du Filipendulion ont le moins réagi aux différences climatiques annuelles, puisque leur productivité ne progresse que de 5,6 %. Au contraire, les chaméphytes montrent un accroissement de productivité de 48 %, comme la prairie à Carex fusca.

Discussion

L'effet de la fauche est net. Dans tous les cas, le prélèvement de matière vivante au maximum de la croissance et le traumatisme y relatif sont néfastes à la croissance future des groupements, au moins au bout d'un an. La mise en réserve de substances n'ayant pu se faire de manière complète, il est clair que la plante va manquer de ressources au printemps suivant. Il n'est pas étonnant dès lors que les chaméphytes montrent en moyenne la meilleure résistance.

e) Evaluation indirecte de la phytomasse et de la productivité

Généralités

Dans le but de préserver le milieu d'étude, plusieurs méthodes d'évaluation indirecte de la phytomasse ont été proposées (in: GOUNDT, 1969; LEMEE, 1978).

Nous avons quant à nous assimilé la croissance d'une plante (par extension, d'un groupement) à une croissance en volume. La plante, de jeune pousse qu'elle est au départ, va peu à peu occuper une certaine portion d'espace. Nous avons estimé ce volume d'espace occupé par la plante et nous l'avons comparé à nos mesures réelles de phytomasse.

Groupement	Nb éch.	Productivité 1978	Productivité 1979	Différence 78-79 (fauché)	En (%)	Productivité 1979 (témoin)	Différence 78-79 non fauché	En (%)
Picea	4	43	40	- 3	- 7,0	58	+ 15	+ 34,9
Picea bord	3	65	60	- 5	- 7,7	104	+ 39	+ 60,0
Calluna	1	128	116	- 12	- 9,4	---	--	----
C. fusca	2	197	138	- 59	- 30,0	292	+ 95	+ 48,2
Filipendula bord	4	298	258	- 40	- 13,4	336	+ 38	+ 12,8
Filipendula	4	445	429	- 16	- 3,6	451	+ 6	+ 1,3
Filipendula rivière	1	772	592	- 180	- 23,3	792	+ 20	+ 2,6
C. gracilis	1	528	308	- 220	- 41,7	704	+ 176	+ 33,3
C. davalliana	1	203	152	- 51	- 25,1	252	+ 49	+ 24,1
Caltha	1	132	96	- 36	- 27,3	180	+ 48	+ 36,4
Moyenne	22	281	219	- 62	- 22,1	352	+ 54	+ 28,2

Tabl. 36 Influence de la fauche sur la productivité

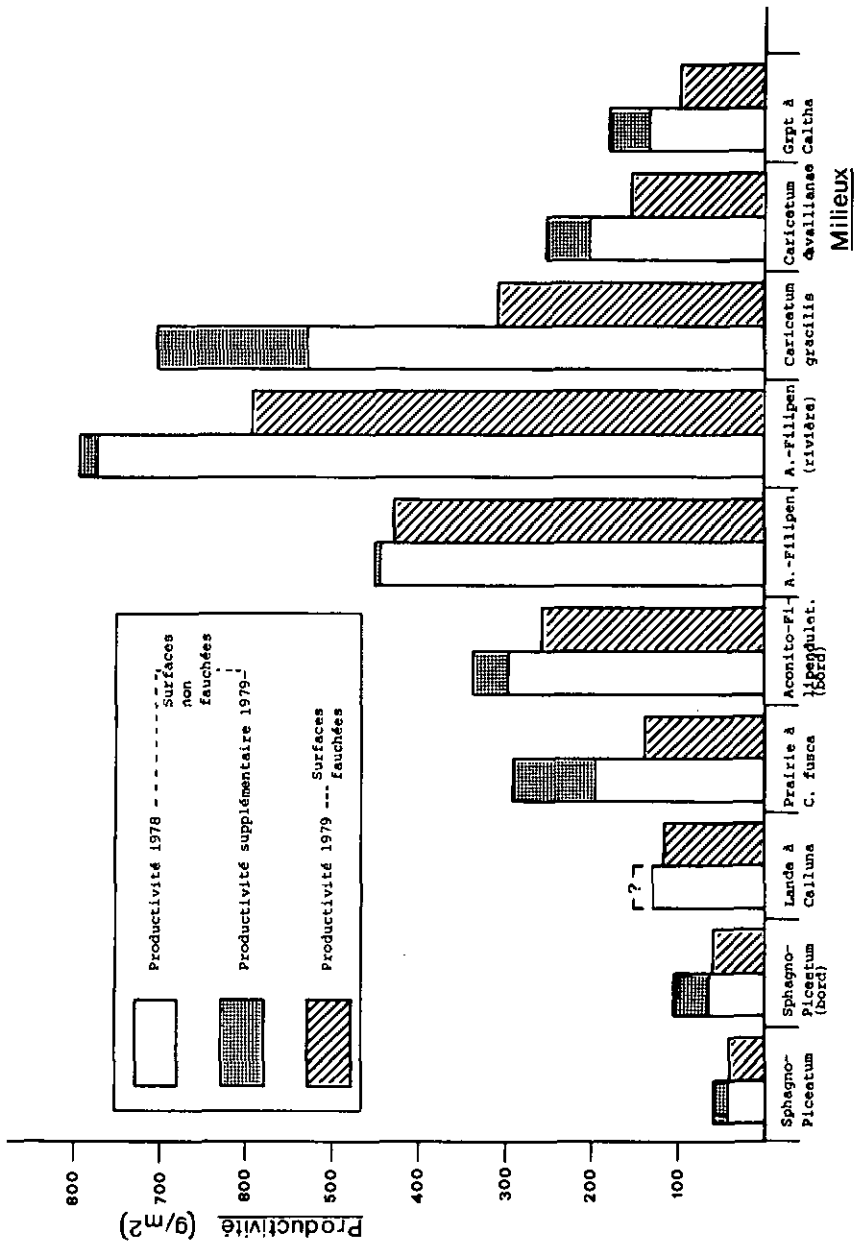


Fig. 73 Influence de la fauche sur la productivité

- Méthodes

* Définition du volume de croissance

Un volume est égal au produit d'une surface par une hauteur. Dans ce cas, la surface sera le taux de recouvrement de la végétation, la hauteur sera la hauteur maximale moyenne du groupement.

L'établissement d'un lien entre un volume et un poids (phytomasse réelle) passe par une densité. Nous postulons donc que la densité des végétaux considérés et de l'espace occupé est constante et typique d'une espèce et, par conséquent, d'un groupement.

Ce fait a été vérifié en partie par la mesure de la teneur en eau de la végétation. Comme on l'a vu plus haut, celle-ci est peu variable et oscille entre 60 et 70 %, avec une exception expliquée plus bas.

* Calcul d'un indice théorique

Plutôt que d'utiliser directement le produit "taux de recouvrement (%) x hauteur moyenne (cm)", qui donne des valeurs numériques peu pratiques, nous préférons calculer un indice de phytomasse, défini comme suit:

$$\text{Indice de phytomasse} = \frac{\text{Taux de recouvrement de la végétation (\%)} \times \text{Hauteur maximale moyenne (cm)}}{100}$$

Cet indice est à comparer aux mesures réelles de phytomasse aérienne. Il peut être utilisé aussi pour l'estimation de la productivité et c'est ce que nous avons fait en priorité. Il faut dans ce cas tenir compte des parties vivaces de la plante.

L'indice devient:

$$\text{Indice de productivité} = \frac{(R_{\text{max}} - R_0) \times (H_{\text{max}} - H_0)}{100}$$

avec: R_{max} et H_{max} = Taux de recouvrement et hauteur maximale moyenne au maximum de développement de la végétation

R_0 et H_0 = Taux de recouvrement et hauteur maximale moyenne en début de saison, juste avant le départ printanier de la végétation.

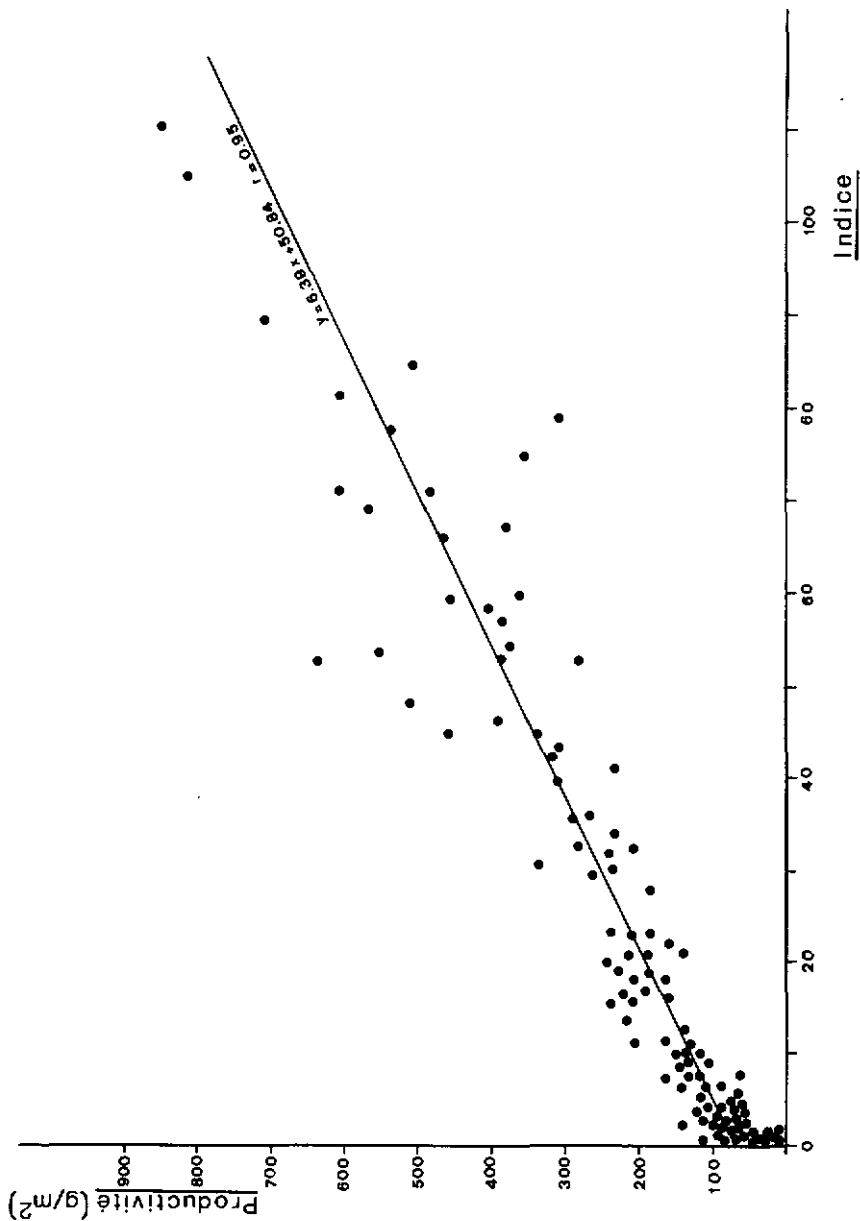


Fig. 74 Relation entre la productivité mesurée et l'indice calculé, pour 122 échantillons de 0,25 m²

Si la productivité est égale à la phytomasse, $T_0 = H_0 = 0$

- Résultats

Nous avons appliqué cette méthode à 122 échantillons. Les valeurs moyennes obtenues diffèrent un peu de celles citées en p. 188. Cela est dû à deux raisons:

- l'indice n'a pas été établi pour tous les échantillons de productivité récoltés.
- il a par contre été calculé pour de nombreux échantillons où seule la productivité a été récoltée, et non la phytomasse. Ces résultats n'ont donc pas pu être introduits dans le tabl. 32.

La fig. 74 présente la relation entre la productivité réelle et l'indice de productivité pour ces 122 échantillons.

La fig. 75 établit la relation entre la productivité et l'indice moyens pour chacun des groupements, selon les valeurs du tabl. 37.

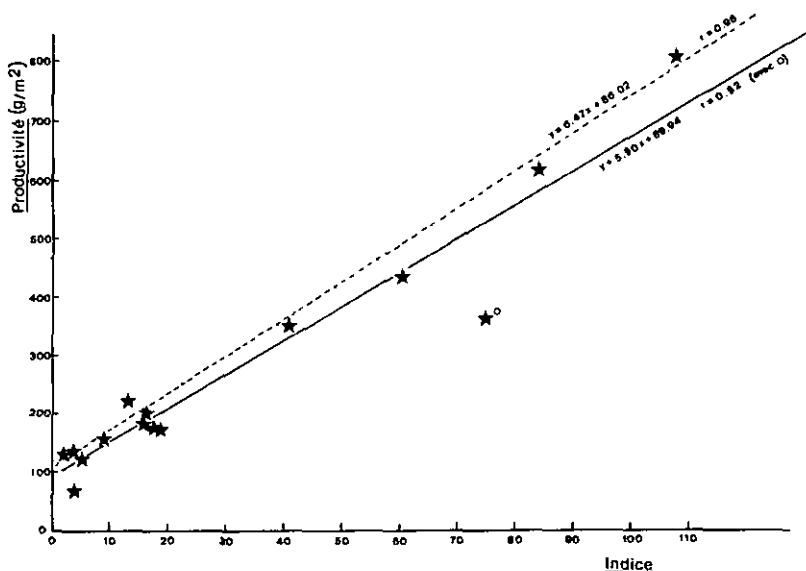


Fig. 75 Relation entre la productivité mesurée et l'indice calculé, pour 15 groupements végétaux (valeurs moyennes)

Groupements	Productivité moyenne (g/m ² /an)	Indice de productivité
Pino-Sphagnetum	152	9,20
Sphagno-Pic. betul.	133	2,20
Sphagno-Pic. betul. bord	135	3,42
Sphagno-Pic. blechn.	70	4,20
Lande à Calluna	120	5,50
Prairie à C. fusca	175	17,70
Grpt à Viola palustris	200	16,56
Filipenduletum bord	351	40,14
Filipenduletum	441	60,60
Filipenduletum rivière	816	107,50
Carioetum gracilis	616	84,20
C. davallianae	182	15,96
Grpt à Caltha palustris	220	13,40
Grpt à Chaerophyllum	360	75,00
Grpt à Betula pubescens	174	18,00

Tabl. 37 Valeurs moyennes de la productivité mesurée et de l'indice calculé, pour 15 groupements végétaux

Auteur	Groupement végétal	Matériel considéré	Coefficient de corrélation	Mesure effectuée
FORCELLA and NEAVER (1977)	Vaccinium scoparium	Phytomasse aérienne	0,94	Taux de recouvrement
		Phytomasse souterraine	0,95	Taux de recouvrement
		Productivité des feuilles	0,89	Taux de recouvrement
		Productivité des branches	0,83	Taux de recouvrement
GOBAT (présent travail)	Plusieurs groupements de marais	Productivité aérienne herbacée	0,95	Recouvrement x hauteur

Tabl. 38 Corrélation entre le taux de recouvrement et la phytomasse ou la productivité aériennes

La corrélation est donc excellente dans les deux cas (extrêmement significative pour $p=0,01$), et la méthode permet d'obtenir une bonne approximation de la productivité des milieux concernés.

Remarquons toutefois les variations relativement importantes de la productivité du Filipenduletum (hautes valeurs de la courbe, fig. 74), pour lequel la méthode est moins précise. (Taux de recouvrement dépassant 100 % à la suite du fort étagement de la végétation). Le groupement à Chaerophyllum fait exception à la règle, sa productivité étant plus faible que ne le laissait prévoir l'indice. Cette différence est due à la forte teneur en eau (91 %) de ses plantes, et particulièrement de Chaerophyllum cicutaria.

La partie inférieure de la courbe n'apparaît pas tout à fait linéaire. Un ajustement à une fonction $\sqrt{\quad}$ paraît plus adéquat pour des valeurs de l'indice inférieures à 20.

Nous proposons donc, pour l'ensemble des valeurs, la droite de régression suivante:

$$y = 6.38 x + 50.84 \quad (r = 0,95)$$

avec: x = indice théorique de phytomasse ou productivité

y = phytomasse ou productivité à estimer, en g/m^2

- Discussion

La bonne corrélation obtenue nous permet d'améliorer quelque peu une méthode déjà utilisée, qui compare la phytomasse au seul taux de recouvrement (tabl. 38).

Dans le cas précité toutefois, les auteurs se sont limités à une seule espèce. Notre méthode a été testée dans des milieux aussi différents qu'une strate dense de chaméphytes, des marais intermédiaires à végétation basse ou des groupements à hautes herbes de bords de rivière. D'autres essais effectués par nos soins en bas-marais de plaine (Juncetum subnodulosi, Cladietum marisci, Scirpo-Phragmitetum, Orchio-Schoenetum, etc.) ont amené un coefficient de corrélation de 0,93 entre l'indice et la phytomasse.

La méthode semble donc utilisable dans une grande variété de milieux à végétation herbacée. L'utilisation de la hauteur dans le calcul de l'indice permet de comparer davantage de milieux, qui peuvent présenter des taux de recouvrement semblables et des hauteurs de végétation très différentes. Elle évite surtout de détruire les milieux naturels, ce qui est important dans les études écologiques à petite échelle ou pour la protection de groupements sensibles.

10. ECOLOGIE DES BORDS DE TOURBIÈRES

=====

(Synthèse des résultats)

10.1 INTRODUCTION

Les résultats et discussions exposés dans les chapitres précédents ont déjà permis de présenter plusieurs faits et hypothèses concernant l'écologie des bords de tourbières acides. Nous allons compléter ceci lors de ce chapitre, qui nous permettra de faire la synthèse des données acquises lors de cette recherche. Nous établirons pour cela trois lignes de force, à savoir:

- les relations entre la végétation et les sols
- les caractères de vieillissement des sols tourbeux
- le déterminisme et la dynamique des milieux concernés

10.2. RELATIONS ENTRE LA VEGETATION ET LES SOLS

10.2.1. Rapports entre la chimie des plantes et celle des sols

a) Répartition des espèces vis-à-vis du pH des sols

Déjà présentée par quelques auteurs (STRASSER, 1971; TURMEL, 1969, 1972), la distribution des espèces par rapport au pH permet une comparaison immédiate des possibilités de croissance de chaque taxon en fonction de l'acidité du sol, facteur primordial s'il en est.

Bryophytes

La fig. 76 présente la distribution de toutes les espèces rencontrées sur les transects, classées par ordre croissant du pH moyen (barycentre).

On distingue assez facilement 6 groupes d'espèces (pour des valeurs de pH inférieures à 7,2):

1) Espèces très acidophiles, sur sols à pH inférieur à 4,4:

<i>Fissidens taxifolius</i>	<i>Rhytidiadelphus loreus</i>
<i>Hypnum cupressiforme</i>	<i>Polytrichum formosum</i>
<i>Dicranum bergeri</i>	<i>Ptilium crista-castrensis</i>
<i>D. rugosum</i>	<i>Sphagnum acutifolium</i>
<i>Mylia anomala</i>	<i>S. contortum</i>
<i>Sphagnum rubellum</i>	<i>S. warnstorffianum</i>
<i>S. fuscum</i>	

2) Espèces acidophiles, sur sols à pH compris entre 3,6 et 5,6:

<i>Hylocomium splendens</i>	<i>Sphagnum girgensohnii</i>
<i>Dicranum scoparium</i>	<i>S. magellanicum</i>

Polytrichum strictum

S. quinquefarium
Odontoschisma sphagni

3) Espèces faiblement acidophiles, sur sols à pH compris entre 4,4 et 5,6:

Sphagnum palustre
Sphagnum tenellum

Dicranum bonjeani
Calliergon cordifolium

4) Espèces à large amplitude, préférant toutefois les sols à pH inférieur à 5,2:

Pleurozium schreberi
Calypogeia neesiana
Sphagnum apiculatum

Aulacomnium palustre
Plagiochila asplenioides

5) Espèces à large amplitude, préférant toutefois les sols à pH supérieur à 5,2:

Sphagnum squarrosum
Calliergon stramineum
Rhytidiadelphus squarrosus
Tomenthypnum nitens

Atrichum undulatum
Marchantia sp.
Mnium punctatum

6) Espèces basiphiles, exceptionnellement sur sols à pH inférieur à 5,2:

Rhodobryum roseum
Calliergonella cuspidata
Rhytidiadelphus triquetrus
Mnium seligeri

Thuidium philiberti
Bryum pseudotriquetrum
Climacium dendroides
Mnium undulatum

La comparaison avec les valeurs indicatrices de LANDOLT (1977) montre une assez bonne concordance, compte tenu du fait que les valeurs indicatrices représentent un comportement "moyen" des espèces. Seul *Fissidens taxifolius* fait exception, à la suite certainement de l'échantillonnage (présence dans le *Sphagno-Piceetum*, à quelques cm du groupement à *Caltha*, sur sol plus alcalin!).

Plantes supérieures

Nous avons présenté sur la fig. 77 la répartition de 55 espèces, soit toutes celles présentes plus de 20 fois, ainsi qu'un choix de 12 autres, différentielles importantes de nos milieux.

Les plantes supérieures montrent des exigences en général moins strictes que les bryophytes. Il est ainsi plus difficile de regrouper les espèces selon leur comportement vis-à-vis du pH du sol. Nous proposons néanmoins la formation de 7 ensembles, avec quelques exceptions possibles:

1) Espèces très acidophiles, sur sols à pH inférieurs à 5,2:
(valeur indicatrice moyenne: 1,57)

Vaccinium vitis-idaea

Pinus mugo

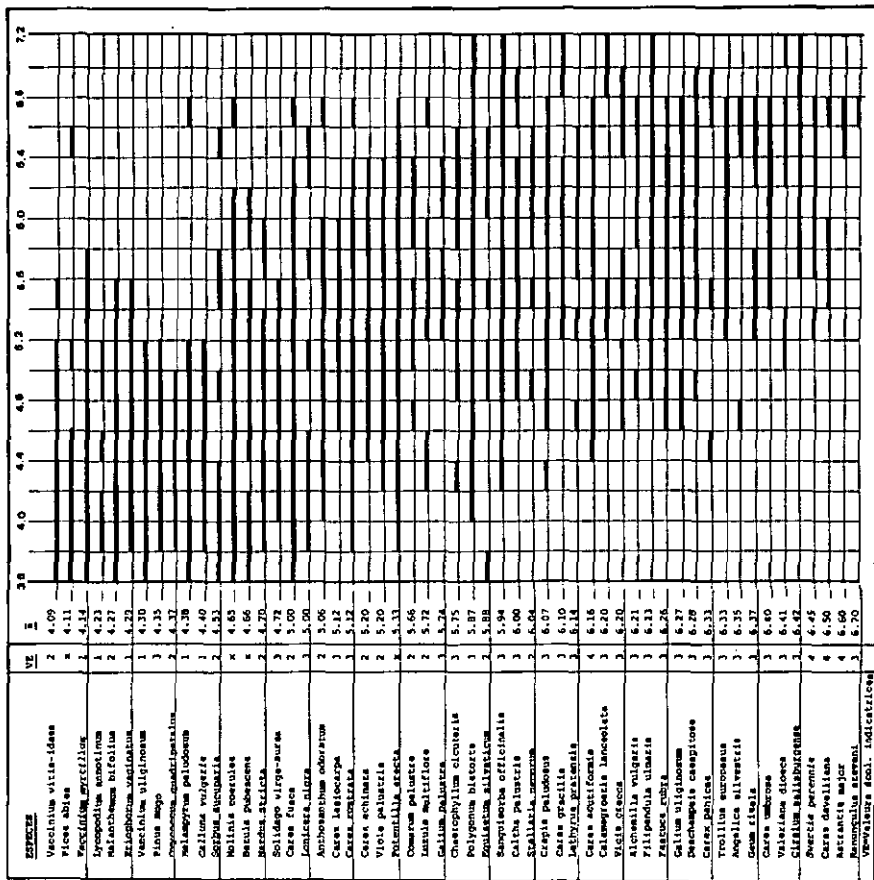


Fig. 77 Distribution de 55 plantes vasculaires en fonction du pH superficiel des sols

Picea abies
Lycopodium annotinum
Vaccinium uliginosum

Oxycoccus quadripetalus
Melampyrum paludosum
Calluna vulgaris

2) Espèces acidophiles, sur sols à pH inférieurs à 5,6: (1,80)

Vaccinium myrtillus
Maianthemum bifolium
Eriophorum vaginatum

Sorbus aucuparia
Solidago virga-aurea

3) Espèce faiblement acidophile, sur sols à pH compris entre 4,0 et 6,0: (3,0)

Carex lasiocarpa

4) Espèces à large amplitude, préférant toutefois les sols à pH inférieur à 5,2: (2,28)

Molinia coerulea
Betula pubescens
Nardus stricta
Carex fusca
Lonicera nigra

Anthoxanthum odoratum
Carex rostrata
C. echinata
Viola palustris

5) Espèces à large amplitude, préférant toutefois les sols à pH supérieur à 5,2: (2,75)

Potentilla erecta
Comarum palustre
Luzula multiflora
Chaerophyllum cicutaria
Polygonum bistorta

Equisetum silvaticum
Sanguisorba officinalis
Crepis paludosa
Carex acutiformis

6) Espèces faiblement basiphiles, sur sols à pH supérieur à 4,8: (2,92)

Galium palustre
Caltha palustris
Stellaria nemorum
Carex gracilis
Lathyrus pratensis
Calamagrostis lanceolata

Vicia cracca
Alchemilla vulgaris
Filipendula ulmaria
Festuca rubra
Galium uliginosum
Deschampsia caespitosa

7) Espèces nettement basiphiles, sur sols à pH supérieur à 5,4: (3,27)

Carex panicea
Trollius europaeus
Angelica silvestris
Geum rivale
Carex umbrosa
Valeriana dioeca

Cirsium salisburgense
Swertia perennis
Carex davalliana
Astrantia major
Ranunculus steveni

Nos résultats ne concordent pas toujours avec ceux de TURMEL (1969), pour qui Vaccinium uliginosum et V. myrtillus croissent même sur des sols à pH atteignant 7,25, alors que Carex rostrata est plus exigeant (pH compris entre 4 et 6). Les autres espèces étudiées par TURMEL (Alchemilla vulgaris, Caltha palustris, Carex fusca, Nardus stricta et Potentilla erecta) montrent un comportement semblable aux nôtres. A l'exception de Carex lasiocarpa, les valeurs écologiques indicatrices moyennes de chaque groupe concordent bien avec nos résultats.

b) Composition minérale des plantes et des sols

Détaillées en p. 152, les relations entre la composition minérale des plantes et celle des sols permettent de formuler les hypothèses suivantes:

En conditions naturelles, il n'y a généralement pas de relation directe entre la composition minérale des plantes et celle des sols. Au début de nos recherches, nous pensions que la composition minérale des végétaux dépendait étroitement de celle du substrat, tant le gradient édaphique était important. Or nous avons dû constater que cette composition chimique était avant tout fonction de facteurs internes à la plante. Dans deux seuls cas (fer et calcium) nous avons pu montrer une influence du sol.

Nous n'avons donc pas pu mettre en évidence, dans la composition minérale des plantes, le reflet des conditions édaphiques. La teneur en calcium relativement élevée des éricacées par exemple en est une excellente preuve. Dans le même ordre d'idée, citons Carex acutiformis, espèce basiphile selon LANDDLT (1977), et qui contient moins de calcium que Vaccinium myrtillus!

Discutée dans de nombreux travaux, la relation entre la chimie de la plante et celle du sol n'est pas explicable par la comparaison quantitative des éléments uniquement. C'est au niveau physiologique que doit se trouver la réponse, et notamment dans l'étude de l'absorption cationique préférentielle et du rôle - positif ou toxique - des ions au sein du végétal.

En revanche, la quantité globale des ions au sein de la plante est liée à celle du sol, plus précisément à sa teneur en cendres: les plantes acidophiles, croissant sur sol pauvre, ont une teneur en ions relativement faible, alors que toutes les plantes de bas-marais montrent une teneur élevée en éléments. Ceci est un facteur important à considérer lors de l'établissement des cycles biogéochimiques des milieux étudiés.

c) Cycles biogéochimiques

La représentation des cycles biogéochimiques en bordure de tourbière n'est pas chose aisée, tant les interactions sont nombreuses entre les constituants du système. Nous allons essayer de le faire pour les cations, les résultats acquis dans ce domaine permettant une assez bonne approche de leur distribution, mais uniquement du point de vue qualitatif.

Les facteurs influençant les cycles des éléments nous apparaissent de deux sortes:

- facteurs physiques

- + précipitations: apports d'éléments par le vent, les pluies et la neige, primordial pour le haut-marais;
- + évaporation: remontée d'éléments dans les couches superficielles du sol, si la couverture végétale n'est pas trop importante, et effet de concentration des éléments en surface;
- + action de l'eau phréatique profonde: réserve en éléments dissous pouvant être remontés par le battement de la nappe; ce même battement peut emporter des ions en profondeur;
- + apport de la rivière: réapprovisionnement d'une partie des bas-marais;
- + épaisseur de la tourbe: isolement plus ou moins important de la végétation par rapport au substrat minéral;
- + crues printanières: exportation d'éléments contenus dans la litière des prairies à *Filipendula*, et apport d'éléments en surface par sédimentation de limons en fin des crues.

- facteurs biologiques

- + rétention d'éléments par les sphaignes, en surface du haut-marais;
- + rétention d'éléments dans les plantes supérieures, p. ex. calcium dans les organes âgés et ligneux, LEMEE (1978);
- + remontée active d'éléments par quelques espèces à enracinement profond, dans le cas des marais intermédiaires;
- + remontée, descente, importation ou exportation d'éléments par la faune du sol (surtout bas-marais).

Il n'y a pratiquement pas d'influence anthropozoogène, les transects ayant été choisis dans des milieux tout à fait naturels.

Cette énumération laisse sous-entendre des différences notables entre haut-marais et bas-marais. Nous allons le confirmer dans la fig. 78. Celle-ci présente les cycles biogéochimiques supposés des cations en général, sans valeurs quantitatives, établis à la lumière de nos résultats et observations de terrain. Nous allons le faire pour le haut-marais (*Pino-Sphagnetum*), le marais intermédiaire (*Caricetum fuscae*) et le bas-marais (*Aconito-Filipenduletum*).

Les particularités de chaque milieu sont les suivantes:

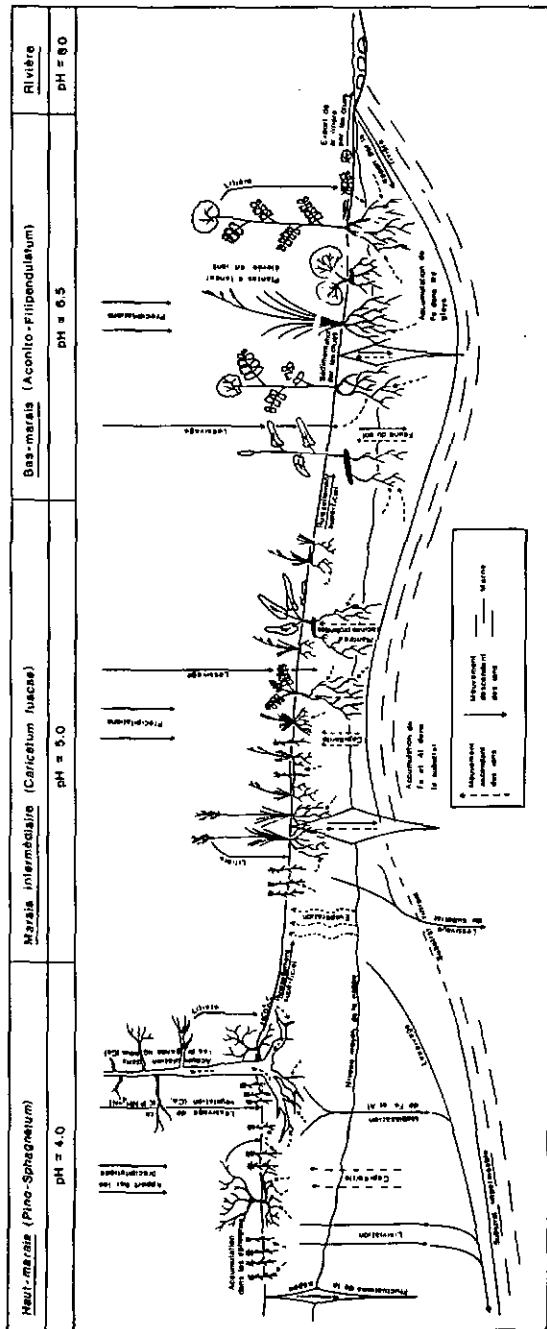


Fig. 78 Particularités qualitatives des cycles des cations en bordure des tourbières bombées jurassiennes

- Haut-marais (Pino-Sphagnetum)

- + Nappe phréatique acide, à niveau supérieur toujours isolé des horizons minéraux;
- + Pas de remontée des éléments par la nappe, mais plutôt par capillarité ou évaporation;
- + Apport d'ions par les précipitations et le vent exclusivement;
- + Besoin relativement faible des plantes en éléments (teneurs spécifiques basses et faible productivité);
- + Réservoir d'ions constitué par les sphaignes;
- + Accumulation de calcium dans les parties ligneuses.
- + Lixiviation des ions, y compris Fe et Al (podzolisation).

- Marais intermédiaire (Caricetum fuscae)

- + Nappe phréatique à niveau supérieur atteignant parfois le substrat minéral;
- + Mise en solution et remontée d'ions mobilisables par la nappe;
- + Remontée d'ions par plantes à enracinement profond (espèces de bas-marais) ou par évaporation en cas de faible couverture végétale;
- + Sur substrat plus filtrant, lessivage de la marne et perte d'ions en profondeur;
- + Apport latéral par ruissellement superficiel.

- Bas-marais (Aconito-Filipenduletum)

- + Teneur en ions élevée sur toute la profondeur;
- + Apport par les précipitations, le substrat, la rivière et le ruissellement superficiel;
- + Perte d'ions par exportation de la litière lors des crues printanières;
- + Forte accumulation dans la végétation (phytomasse élevée à forte teneur en cations);
- + Demande élevée des plantes en éléments (teneurs spécifiques élevées et forte productivité).

Le schéma ainsi établi permet de se faire une idée des cycles biogéochimiques de tous les groupements participant à la zonation "classique" des bords de tourbière (p.222).

Pour les autres, quelques particularités apparaissent:

- Sphagno-Piceetum blechnetosum

- + Apport exclusif d'ions par les précipitations, avec faible accumulation dans l'humus brut, et lixiviation très intense des couches minérales sous-jacentes (podzolisation);
- + Le réservoir d'ions est en fait "au-dessus" du sol, dans la phytomasse arborescente.
- + Les ions ainsi stockés sont rendus disponibles par chute du matériel végétal mort et lixiviation des écorces, des feuilles, et de la litière.

- Caricetum davallianae

- + Teneur en ions élevée sur tout le profil;
- + Peu de circulation latérale (pente très faible);
- + Faible accumulation dans la végétation (phytomasse peu importante).

- Groupement à Caltha palustris

- + Apport principal d'ions par la profondeur, à la suite de la richesse des couches inférieures du sol et de l'action de la nappe.

- Groupement à Chaerophyllum cicutaria

- + Apport latéral par ruissellement de la pente calcaire, et apport interne par désintégration lente de la roche-mère.

- Groupement à Betula pubescens

- + Apport latéral primordial, par action de la nappe, peu profonde à cet endroit.

10.2.2. Amplitude écologique des espèces et mélanges de végétation

L'attribution des espèces à des groupements végétaux particuliers est une des bases de travail de la phytosociologie. Elle se fait par la comparaison de relevés effectués où la végétation paraît la plus homogène, en évitant les zones hétérogènes et les mosaïques. Ceci conduit à laisser de côté une partie non négligeable du tapis végétal, qui sera considéré comme intermédiaire entre deux groupements-types. Ces "zones de passage" sont pourtant le lieu où se révèlent au mieux les limites écologiques des espèces, surtout si la transition est relativement régulière.

En conditions limites de croissance, comme c'est le cas ici pour plusieurs espèces, les plantes laissent en effet voir certaines modifications de comportement ou de distribution. Nous l'avons déjà mis en évidence pour

quelques unes à l'examen des valeurs écologiques indicatrices.

Les contacts étudiés dans ce travail permettent les remarques suivantes:

- De nombreuses espèces reconnues comme acidophiles (selon STRASSER, 1971; LANDOLT, 1977) peuvent croître dans les marais du Caricetum fuscae, à acidité relativement faible:

Dicranum scoparium	Sphagnum quinquefarium
Hylocomium splendens	Vaccinium myrtillos
Sphagnum magellanicum	Eriophorum vaginatum
Pleurozium schreberi (→pH=6,6!)	Nardus stricta
Sphagnum apiculatum	

Elles supportent un pH et un taux de calcium plus élevé que dans les endroits où elles ont leur optimum écologique (Sphagnion magellanici, Vaccinio-Piceion), mais leur vitalité y est souvent réduite.

- Plusieurs espèces des bas-marais s'installent fréquemment dans les marais intermédiaires, à pH relativement bas. Elles y restent souvent stériles, mais jouent un rôle important dans le cycle des éléments:

Sanguisorba officinalis	Festuca rubra
Polygonum bistorta	Filipendula ulmaria
Carex acutiformis	Caltha palustris

La baisse de vitalité de Polygonum bistorta en conditions limites a déjà été observée par TURMEL (1972).

- Les mélanges de végétation ainsi visibles au niveau du Caricetum fuscae ne signalent à notre avis aucune tendance dynamique rapide de la végétation vers les haut-marais ou les bas-marais. Les espèces en question ne sont en effet pas concurrentielles, à court terme, pour celles du Caricetum fuscae, comme le montrent la phénologie et les relevés de végétation.

Nous penchons pour une simple "zonation", rendue possible par la mince couche de tourbe. Celle-ci isole suffisamment les espèces acidophiles du substrat minéral, mais n'empêche pas les espèces de bas-marais de l'atteindre. Une évolution très lente n'est pourtant pas à exclure (cf. p.228).

10.2.3. Relations entre les groupements végétaux et la nappe phréatique

En vue d'apprécier un peu mieux les effets de la nappe sur les groupements (niveaux d'asphyxie, remontée d'ions, etc.), il est possible de grouper ces derniers selon deux critères, le niveau moyen (\bar{x}) et l'écart-type (s) par rapport à la moyenne (tabl. 39 et 40).

Tabl. 39 Niveaux de profondeur de la nappe phréatique

Groupements	\bar{x}	s	Max.	Min.
Pinus	31,8	14,5	2	69
Picea, betuletosum	52,2	20,6	11	100 ↓
Picea, blechnetosum	93,0	11,7	73	120 ↓
Calluna	31,0	18,9	0	80
Molinia	30,5	17,9	5	80
Carex fusca	25,0	16,4	0	75
Viola	22,0	22,2	+1	80
Filipendula	26,5	23,0	+3	86
Carex gracilis	14,5	13,6	+9	43
Carex davalliana	27,3	21,5	2	85
Caltha	34,3	18,8	7	75
Betula	11,0	4,2	0	17
Chaerophyllum	74,0	11,4	59	90 ↓

On remarque notamment le comportement semblable, à ce point de vue, des 3 groupements participant du Caricetum fuscae, variante à Calluna (lande à Calluna, ourlet à Molinia, prairie à Carex fusca). Ils ne se différencient pas à la suite des conditions physiques de la nappe ou des sols, ceux-ci étant très semblables (cf. p.105). Le gradient chimique dû à l'éloignement de la tourbière et la topographie du sous-sol semblent plus déterminants. En revanche, le Caricetum fuscae, var. à Festuca commutata, représenté ici par le groupement à Viola palustris, montre un régime hydrique différent, avec un niveau moyen plus superficiel et des variations plus fortes.

Le tabl. 39 montre aussi l'humidification croissante, quoique discrète, des groupements de marais intermédiaires, de 31,0 cm de profondeur moyenne pour la lande à Calluna, à 22,0 cm pour le groupement à Viola. Ce dernier groupement, avec l'Aconito-Filipenduletum et le Caricetum gracilis, est le seul à être inondé occasionnellement.

10.3. CARACTERES DE VIEILLISSEMENT DES SOLS TOURBEUX

L'étude des transects G et H, liée aux observations faites ailleurs, nous permet de différencier ainsi un sol tourbeux oligotrophe jeune, en voie d'établissement, d'un sol plus âgé (tabl. 41).

Niveau moyen de la nappe (\bar{x})					
	Superficiel (0 - 25 cm)	Peu profond (25 - 50)	Profond (50 - 75)	Très profond (75 - 100)	
<u>Variations</u>					
Très faibles (s: ≈10)	Betula	-----	-----	-----	
Faibles (s: 10-15)	Carex gracilis	Pinus	Chaerophyl- Tum	Picea, blechneto- sum	
Moyennes (s: 15 - 20)	-----	Calluna Molinia Carex fusca Caltha	-----	-----	
Fortes (s: 20 - 25)	Viola	Filipendula Carex davalliana	Picea, betuleto- sum	-----	

Tabl. 40 Types de réaction des groupements végétaux aux niveaux de la nappe phréatique

	Sol tourbeux jeune	Sol tourbeux âgé
Végétation	<u>Caricetum fuscae</u> avec tendance vers le <u>Sphagnion magellanici</u> et espèces reliques de gouilles	<u>Pino-Sphagnetum</u> avec espèces des <u>Vaccinio-Piceetea</u>
Aspect macroscopique de la tourbe	Tourbe fibreuse sur tout le profil, un peu argileuse en profondeur	Tourbe fibreuse sur tout le profil
Niveau phréatique moyen	20 à 30 cm de profondeur	20 à 30 cm de profondeur
Conductivité de l'eau phréatique	Faible à moyenne (40 à 110 $\mu\text{mhos/cm}$)	Faible (30 à 90 $\mu\text{mhos/cm}$)
Stratification des paramètres édaphiques	Régulière et subhorizontale en surface, nulle en profondeur	Régulière et subhorizontale sur tout le profil
Acidité	Moyenne à forte en surface, faible en profondeur (pH de 4,6 à 6,2)	Très forte sur toute la profondeur (pH de 3,8 à 4,6)
Taux de matière organique	Élevé en surface (80-95%), faible à moyen en profondeur (30-80%)	Très élevé sur tout le profil (80-95%)
Densité apparente	Moyenne (0,10 à 0,34)	Faible (0,05 à 0,17)
Calcium mobilisable	Teneur faible en surface, plus élevée en profondeur (30-90 még/100 g)	Teneur faible sur toute la profondeur (8-20 még/100 g)
Magnésium et potassium échangeables	Teneur faible en surface (1-1,3 még/100 g de Mg)	Teneur plus élevée en surface (1,5-2,7 még/100 g de Mg)
Mg et K mobilisables	Teneur faible en surface, (\ll 4 még/100 g), plus élevée en profondeur (\ll 25 még/100 g)	Teneur très faible sur tout le profil (\ll 3,2 még/100 g)
Fe et Al mobilisables	Teneur élevée (de 9 à 70 még/100 g de Fe), car l'acidité n'est pas assez forte pour provoquer leur lessivage	Teneur très faible (de 1 à 11 még/100 g), à cause de la forte acidité
NO ₃ - N	Teneurs moyennes (0,1 à 0,5 mg/100 g)	Teneurs faibles (0,05 à 0,2 mg/100 g)
N total	Teneurs élevées (1,8 à 2,4%)	Teneurs moyennes à élevées (0,7 à 2,3%)
Rapport C/N	Compris entre 15 et 22	Compris entre 20 et 45

Tabl. 41 Comparaison physico-chimique d'un sol tourbeux jeune et d'un sol tourbeux âgé

Le sol âgé est totalement isolé du substrat minéral, et n'est alimenté que par l'eau de pluie. La lixiviation des ions sous forme de complexes organo-métalliques est intense, y compris Fe et Al, mobilisés à pH inférieur à 4,8 (COPPENET et JUSTE in: BONNEAU et SOUCHIER, 1979). La principale réserve nutritive pour la végétation est formée par le tapis de sphaignes. La podzolisation envisagée par MENUT (1974) est pleinement confirmée.

Le sol tourbeux plus récent est encore en contact avec le substrat minéral. La lixiviation des ions n'est intense qu'en surface, où les couches de tourbe acide "s'éloignent" peu à peu du substrat. La réserve d'ions en surface prend avec le temps plus d'importance pour la végétation que la réserve en profondeur.

10.4. DETERMINISME ET DYNAMIQUE DES MILIEUX ETUDIÉS

10.4.1. Conditions d'établissement et originalité des divers groupements

Les milieux étudiés, bien différenciés par leur composition floristique, le sont également par les conditions physico-chimiques permettant leur établissement. Nous allons résumer ci-dessous pour chacun d'eux quelques facteurs déterminants, ainsi que leurs caractères originaux.

Pino-Sphagnetum

Stade final de l'évolution des tourbières acides dans le Jura, cette association ne se trouve pas qu'au centre de celles-ci, comme c'est souvent le cas, mais aussi en bordure du haut-marais. Ceci suggère une dynamique de la végétation des marais bombés vers la périphérie de ceux-ci, si les conditions générales le permettent. Habituellement cité sur tourbe oligotrophe épaisse, le Pino-Sphagnetum réussit également à croître sur une mince couche de tourbe, comme le montre le transect D.

La réserve principale en éléments nutritifs se trouve au niveau de la couche de sphaignes; pauvre en éléments mobilisables, elle est riche en éléments échangeables. La faible demande en ions par la végétation (productivité et teneur minérale peu élevées) ne met pas en danger le petit stock d'éléments mobilisables, renouvelé régulièrement par des apports pluviaux ou éoliens.

Sphagno-Piceetum betuletosum

Groupement de ceinture autour des tourbières acides, il semble marquer une limite à l'extension de celles-ci (cf. p. 228). Sa présence en bordure des hauts-marais cache en fait des conditions de croissance plus difficiles pour la végétation herbacée que celles régnant au centre de la tourbière:

- acidité très forte, semblable au Pino-Sphagnetum;
- sol relativement sec, avec une épaisse litière acide à décomposition lente;
- forte obscurité du sous-bois;

- faible teneur en ions;
- nappe phréatique profonde, n'atteignant que rarement la zone d'enracinement, et par-là peu favorable à un apport d'ions depuis le bas.

Sphagno-Piceetum blechnetosum

Situé au pied de la pente calcaire, aux Pontins par exemple, il en est totalement isolé au point de vue de la chimie du sol et de l'hydrologie. S'établissant sur des limons très lessivés surmontés d'une couche épaisse d'humus brut, il présente des conditions de croissance encore plus défavorables que le précédent; les faibles valeurs de la productivité herbacée sont là pour le prouver, alors que la strate arborescente présente, elle aussi, un accroissement faible (RICHARD, 1961).

La présence d'un sol podzolique sur gley dans le Jura, signalée pour la première fois par RICHARD (1961), est assez rare pour conférer une originalité certaine à ce groupement. Bien que le climat général soit très propice à la formation de tels sols, le Jura n'en montre que de rares exemples: la couverture pédologique trop mince implique que les sols demeurent généralement dans la zone d'influence du substrat calcaire (POCHON, 1978).

Lande à Calluna vulgaris

Assez semblable en apparence aux landes de dégradation décrites dans d'autres tourbières jurassiennes, mais qui sont de formation secondaire, le groupement étudié ici est primaire. Situé en lisière immédiate de la pessière ou de la "pinède", il marque la transition entre les groupements à chaméphytes et ceux à hémicryptophytes dominants.

Loin d'être un stade signifiant l'arrêt de la croissance du haut-marais, comme les landes de dégradation citées plus haut, il est au contraire, en bordure de "pinède" et dans sa variante humide, pionnier du Pino-Sphagnetum. La variante sèche en revanche, située en général en bordure de la pessière, nous paraît constituer un obstacle à l'extension de la tourbière.

Ourlet à Molinia caerulea

Ce groupement est le premier à apparaître sur le bourrelet de marne bordant la tourbière. Son épaisseur de tourbe n'est pas très importante (jusqu'à 50-60 cm), avec un pH semblable au précédent. Le battement de la nappe entre 3 et 59 cm permet une mise en solution et une remontée idéale des éléments mobilisables de la roche-mère. La dominance de la molinie s'explique ainsi parfaitement, elle qui supporte à la fois les sols temporairement inondés ou secs (BECKER, 1971), et qui est indifférente à l'acidité du sol (LANDOLT, 1977).

Prairie à Carex fusca

Groupement de transition par excellence, il accueille trois types de plantes:

- des espèces du haut-marais acide, se satisfaisant de la faible épaisseur de tourbe (ex.: Oxycoccus quadripetalus, Calluna vulgaris, Eriophorum vaginatum, Sphagnum magellanicum);

- des espèces des marais intermédiaires (ex: Carex echinata, C. fusca, Oicranum bonjeani, Nardus stricta, Calliergon stramineum, Viola palustris);
- quelques espèces de bas-marais, atteignant la marne par leur enracinement plus profond (ex: Succisa pratensis, Angelica silvestris, Festuca rubra, Sanguisorba officinalis, Polygonum bistorta).

Il recèle ainsi un mélange d'espèces, qui n'est pas dû à une délimitation imprécise du groupement, mais qui reflète une situation écologique particulière. Sa présence sur tourbe généralement assez mince (20-60 cm) en fait un parfait indicateur des limites atteintes par la tourbe oligotrophe.

Groupement à Viola palustris

Encore classé dans le Caricetum fuscae, ce groupement est le plus proche de la prairie à Filipendula. L'épaisseur variable de tourbe (20-70 cm), une acidité moyenne à faible (pH entre 4,7 et 6,5) et une bonne mise en solution des ions par la nappe (niveau moyen vers 20 cm) permet la croissance d'espèces des marais intermédiaires et des bas-marais, en nombre plus important que dans le précédent. Les espèces de haut-marais ont par contre disparu. L'enracinement est très dense sur 20 cm, juste au-dessus de la nappe, et correspond aux espèces acidophiles. Les autres lancent leurs racines jusqu'à 40-50 cm environ.

Groupement à Comarum palustre

La présence de ce groupement signale une dynamique de la végétation, et représente un des stades du comblement d'anciennes surfaces d'eau libre, parallèlement ou après le Caricetum lasiocarpae (p. 76). Il ne fait pas partie de la zonation "classique", mais apparaît uniquement lors de cette circonstance particulière.

Aconito-Filipenduletum, variante à Trolius europaeus

La productivité est très importante dans ce milieu, ce qui sous-entend un réapprovisionnement régulier du sol en eau et en ions. Une intense activité biologique en surface est garante d'une bonne minéralisation de la matière organique.

Les conditions pédologiques et hydrologiques n'ont rien de celles des tourbières acides, et semblent assez "fortes" pour que le groupement ne soit pas influencé par la présence proche du haut-marais. Ce n'est pourtant pas le cas, les surfaces proches des tourbières montrant les caractères suivants:

- légère baisse du pH, qui atteint 5,5;
- présence occasionnelle de quelques espèces acidophiles: Melampyrum paludosum, Pleurozium schreberi, Nardus stricta, Carex fusca, Viola palustris;
- baisse importante de la productivité, n'atteignant que le 77 % de celle du centre de l'association et le 43 % de celle mesurée en bordure de rivière.

Aconito-Filipenduletum, variante à Calamagrostis lanceolata

Son originalité réside surtout dans la présence de Calamagrostis lanceolata, espèce rare dans le Jura, et dans sa position en bordure des ruisseaux, lui permettant d'absorber une part importante des fertilisants venus du pâturage.

Caricetum gracilis

Présentant le niveau phréatique moyen le moins profond (15 cm), il constitue, à Praz Rodet, la première phase de colonisation d'un plan d'eau par la tourbière. La litière, formée en grande quantité, ne comble toutefois que lentement le ruisseau, car l'exportation de matière est importante au printemps. Il est même probable qu'il faudra un très grand nombre d'années, voire de siècles, pour y arriver! Ce groupement est le dernier de la zonation "classique" des bords de tourbières acides.

Caricetum davallianae

N'apparaissant que lors d'un affleurement de la marne, il présente l'air nettement calcicole des milieux étudiés. Sa présence peut être jugée étonnante à si peu de distance de la tourbière. Ce n'est toutefois pas le cas si l'on se souvient du gradient édaphique très important.

Groupe à Caltha palustris

Révéléateur du mélange des eaux acides et calcaires, c'est un groupement qui demanderait à être plus étudié au point de vue phytosociologique. Sa découverte à la Vallée de Joux, dans une variante un peu sèche, après sa description aux Pontins sur Saint-Imier, (BUTTLER et CORNALI, 1978), confirme sa situation floristique intermédiaire entre la forêt d'épicéas et les prairies à hautes herbes.

Groupe à Chaerophyllum cicutaria

Présent dans tout le Jura (GOBAT, 1980), ce groupement n'est pas obligatoirement en contact avec les milieux tourbeux. Si c'est le cas, il joue un rôle de tampon vis-à-vis des eaux calcaires descendant la pente, grâce en partie à sa productivité élevée. Il montre une affinité floristique évidente avec le précédent.

Groupe à Betula pubescens

Sa particularité réside dans la dynamique de la végétation qu'il annonce. Il semble recoloniser peu à peu l'eau libre du canal, aux Pontins, grâce à Carex rostrata d'abord, puis à Calliargon stramineum et C. cordifolium, qui s'installent entre les tiges de la laïche.

10.4.2. Zonation "classique" de la végétation et des sols en bordure de tourbière

Des transects étudiés se dégagent un modèle de zonation que nous appellerons

"classique" (fig. 79).

Ce modèle se trouve "in extenso" sur le transect F, et avec de légères modifications sur les transects A, B, D, E, G, et H. Les transects C et I montrent quant à eux une zonation plus particulière.

Les modifications visibles ailleurs sont facilement déduites du cas typique, comme le montre la fig. 80.

La zonation des sols (fig. 81) a été établie par juxtaposition des profils de chaque groupement. Nous avons pour cela choisi le type descriptif paraissant le mieux caractériser les sols des différents milieux.

10.4.3. Dynamique des contacts entre haut-marais et bas-marais

a) Introduction

De nombreux schémas d'évolution et de régénération des tourbières bombées, parfois contradictoires, ont été proposés.

On peut les grouper en trois catégories:

- évolution générale des marais bombés: ISCHER (1935), CHASTAIN (1952), JENSEN (1961), MATTHEY (1964), ROYER et al. (1978);
- évolution et recolonisation d'anciennes fosses d'exploitation: MATTHEY (1964), ROYER et al. (1978), SCHMITT (1978);
- évolution des premiers stades d'établissement d'une tourbière: JENSEN (1961), ROYER et al. (1978).

Certains des transects analysés ici nous permettent de mettre en évidence une dynamique de la végétation des hauts-marais; elle présente, selon nous, deux aspects:

- établissement et régénération de nouveaux groupements acidophiles
- progression spatiale de groupements acidophiles existants

b) Etablissement ou régénération de groupements acidophiles

La question se pose de savoir si, dans le Jura, on peut assister actuellement encore à l'établissement de nouvelles tourbières, ou si les conditions climatiques et anthropogènes rendent impossible une telle éventualité.

Le climat actuel du Haut-Jura (précipitations importantes et régulières, température moyenne annuelle basse, etc.) ne s'oppose sûrement pas à la création de nouvelles tourbières.

ROYER et al. (1978, 1979) observent de nombreux cas de régénération ou d'édification de tourbières, aboutissant parfois à la végétation climaci -

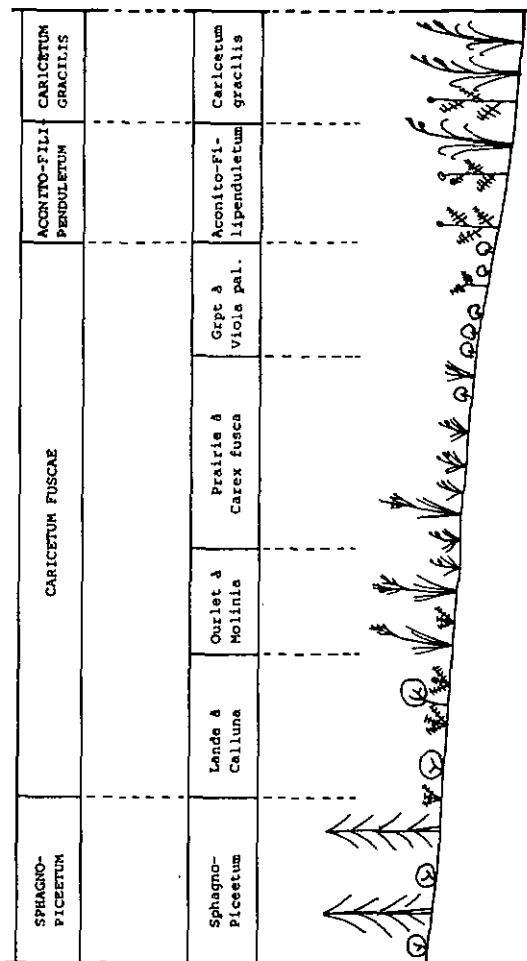


Fig. 79 Zonation "classique" de la végétation dans les bordures naturelles des tourbières jurassiennes

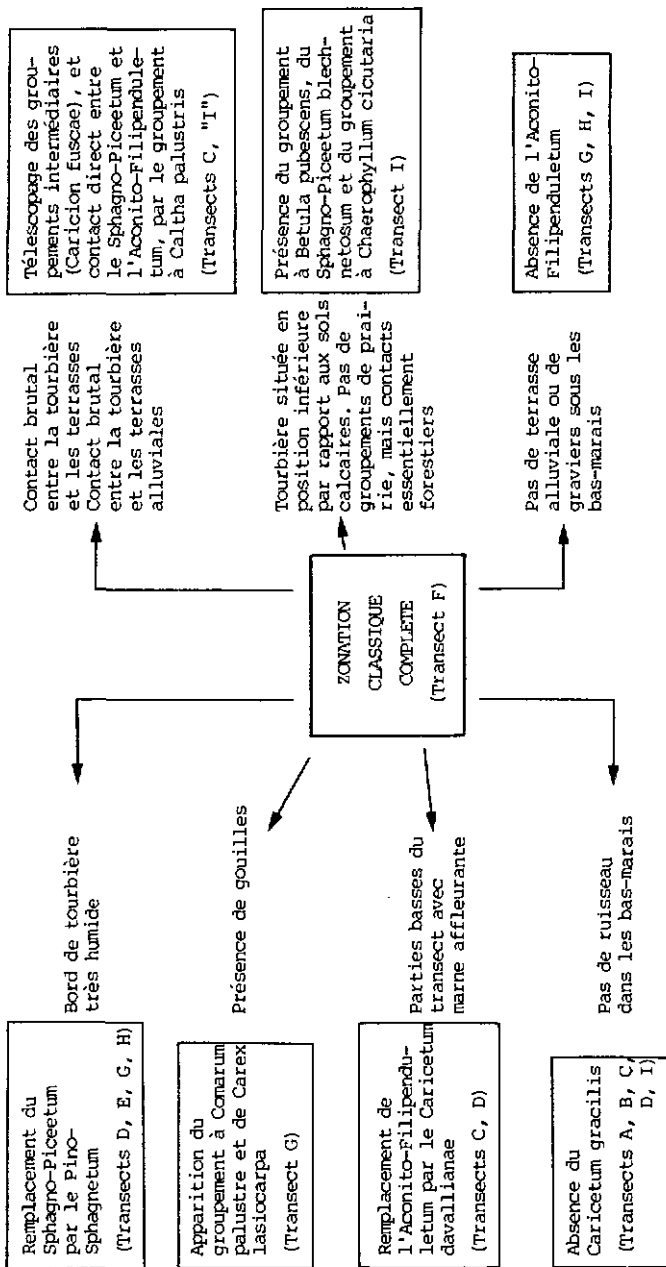


Fig. 80 Modifications de la zonation "classique" de la végétation, dues à des facteurs locaux

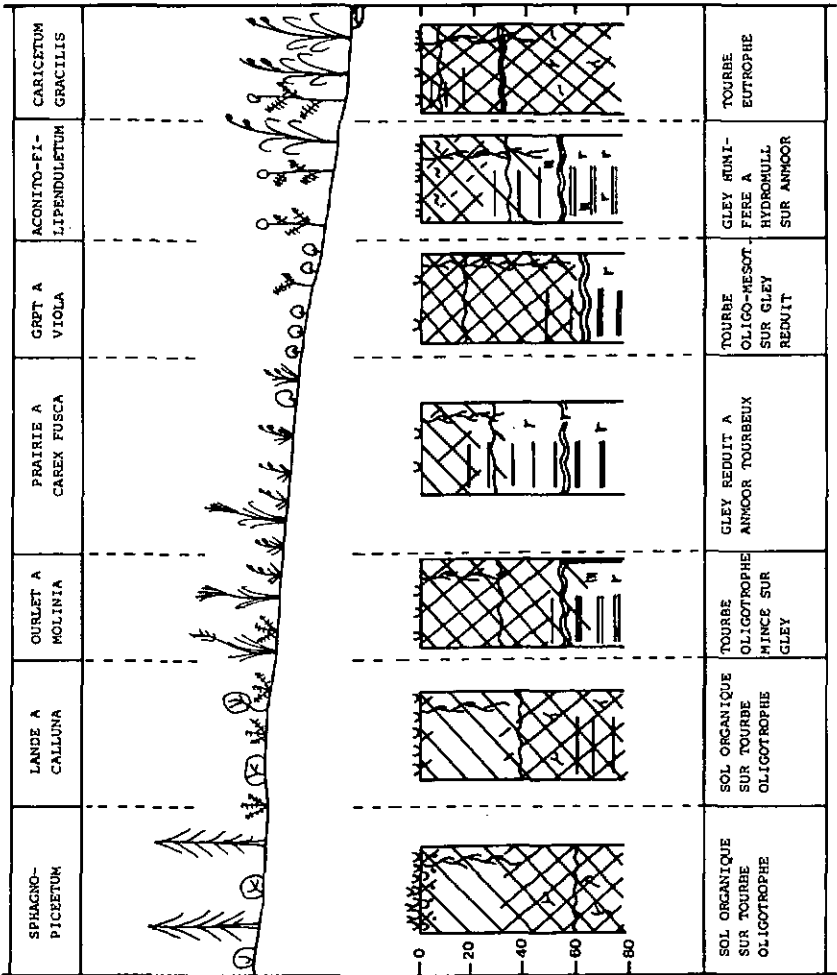


Fig. 81 Zonation "classique" des sols dans les bordures naturelles des tourbières jurassiennes

que, ainsi que plusieurs groupements relictuels boréo-arctiques.

Etablissement d'une nouvelle tourbière

Le transect G (Praz Rodet) nous a permis de montrer l'établissement actuel d'une tourbière bombée sur un ancien méandre. La succession des groupements, par comparaison avec d'autres méandres à la Vallée de Joux, paraît être la suivante (fig. 82):

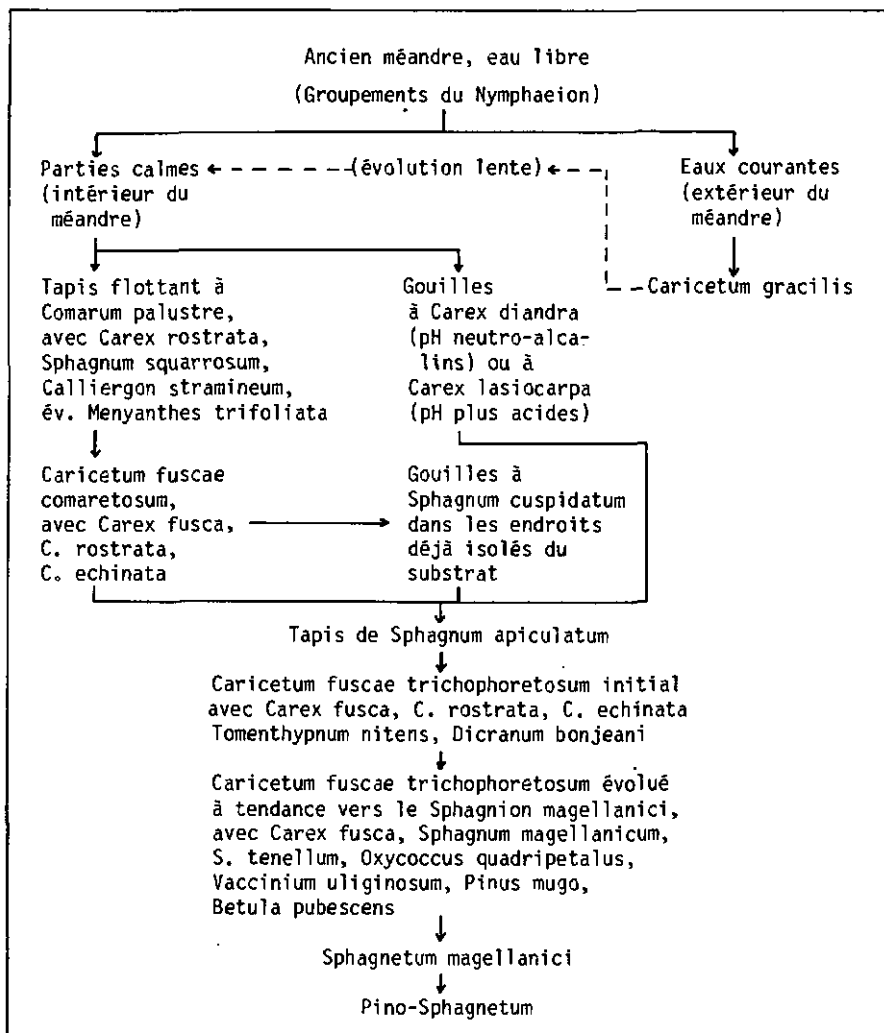
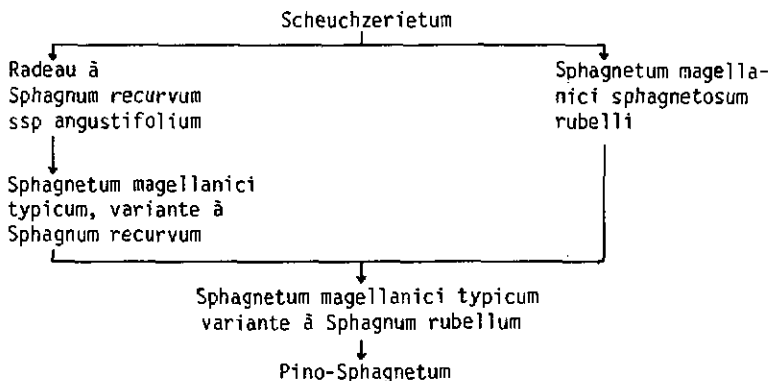


Fig. 82 Succession des groupements conduisant à l'établissement d'une nouvelle tourbière

Nous proposons ainsi un deuxième schéma d'établissement actuel d'une tourbière oligotrophe dans le Jura, après celui de ROYER et al. (1978). Dans les deux cas, la tourbière oligotrophe prend son départ dans une surface d'eau neutro-alcaline. Dès le départ, les voies diffèrent, puisque ROYER et al. (1978) observent, après un Caricetum lasiocarpae, la croissance d'un tapis flottant à Trichophorum alpinum et T. caespitosum. Celui-ci évolue ensuite, d'une part en prairies basiphiles (Magnocaricion et Trollio-Molinietum), d'autre part en Sphagnetum magellanici par des buttes à Paludella squarrosa, Sphagnum teres, S. warnstorffianum, et, plus tard, S. recurvum, S. magellanicum et S. rubellum. Il serait intéressant de connaître les conditions écologiques de la série évolutive ainsi proposée, afin de la différencier de la nôtre.

Aucun des deux cas ne mentionne toutefois le Scheuchzerietum, qui est pourtant considéré généralement comme point de départ de l'évolution du haut-marais dans le Jura, ainsi que le montre la série évolutive suivante (selon MATTHEY, 1964 et ROYER et al. 1978):



Il reste donc à rechercher l'origine du Scheuchzerietum. Nous devons admettre qu'un passage direct de l'eau libre du bas-marais au Scheuchzerietum nous paraît très improbable, à cause des conditions écologiques initiales. Les gouilles à Sphagnum cuspidatum actuellement observées à Praz Rodet semblent ne s'établir qu'après le stade initial à Comarum palustre et le Caricetum fuscae comaretosum. Ces gouilles ne se forment qu'après isolement des couches superficielles de tourbe du substrat plus minéral et plus alcalin.

Les auteurs (comme ISCHER, 1935) qui proposent une succession de type bas-marais → Sphagnum cuspidatum → Scheuchzerietum semblent ne pas assez tenir compte des différences écologiques et édaphiques importantes existant entre ces divers milieux. Une succession existe bien sûr, mais en passant par un stade intermédiaire constitué d'espèces à large amplitude vis-à-vis du pH (Comarum palustre, Carex rostrata, Carex diandra, voire Carex lasiocarpa), et dont les rhizomes, les tiges et la litière forment un tapis s'épaississant et s'acidifiant avec le temps.

Les deux observations d'un établissement actuel d'une tourbière bombée (ROYER et al., 1978; GOBAT, présent travail) montrent donc que le schéma classique signalé plus haut mérite deux compléments:

- Il faudrait rattacher le stade initial (Scheuchzerietum) aux groupements de bas-marais et d'eau libre, par exemple par un stade à Comarum palustre, pour établir vraiment la liaison entre la tourbière acide et le bas-marais.
- il faut admettre deux autres possibilités naturelles d'établissement du Sphagnetum magellanicum, parallèles à celle présentée généralement:
 - a) par un tapis flottant à Trichophorum sp. (ROYER et al. 1978)
 - b) par un Caricetum fuscae, avec gouilles à Sphagnum cuspidatum (GOBAT, présent travail)

Régénération d'une tourbière

Parmi les schémas déjà proposés, nous retiendrons celui de SCHMITT (1978), qui nous rappelle la situation observée aux Pontins sur Saint-Imier. Nous y observons en effet une recolonisation évidente d'un canal artificiel, bordé d'une part du Pino-Sphagnetum, d'autre part du Sphagno-Piceetum (tabl. 42).

Bord du canal proche du Pino-Sphagnetum	Bord du canal proche du Sphagno-Piceetum
Eau libre, avec <i>Carex rostrata</i>	Eau libre, avec <i>Carex rostrata</i>
↓	↓
Tapis flottant à <i>Sphagnum apiculatum</i> , <i>Carex rostrata</i> , <i>C. fusca</i> , <i>C. echinata</i> , <i>Calliergon stramineum</i>	Etablissement du groupement à <i>Betula pubescens</i> , avec <i>Carex rostrata</i> , <i>Calliergon stramineum</i> , <i>C. cordifolium</i> , <i>Mnium punctatum</i> et <i>Galium palustre</i>
↓	↓
Stade plus stable à <i>Comarum palustre</i> , <i>Potentilla erecta</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Sphagnum magellanicum</i>	Groupement à <i>Betula pubescens</i> et <i>Picea abies</i> Schmitt 1978
↓	↓
Buttes du <i>Sphagnetum magellanicum</i>	<i>Sphagno-Piceetum</i>
↓	
<i>Pino-Sphagnetum</i>	

Tabl. 42 Régénération d'une tourbière dans un ancien canal aux Pontins

c) Progression spatiale des groupements acidophiles existants

En bordure extrême de la tourbière, nous avons remarqué, dans la majorité de nos transects, la présence d'un bourrelet de marne au niveau du Caricetum fuscae. Celui-ci traduit la remontée des couches imperméables du fond de la cuvette où s'est installée la tourbière. BROSSARD (1978) écrit d'ailleurs, au sujet des tourbières de la région de Frasné: "La plaine abandonnée par les glaciers était décomposée en nombreuses cuvettes (...), constituant des sites favorables à l'établissement de tourbières flottantes".

Ce bourrelet de marne est à nos yeux le facteur déterminant l'aire de la tourbière. Lui seul a pu isoler l'intérieur des cuvettes des parties externes en contact avec l'eau alcaline de la rivière. Ceci a permis l'établissement et la juxtaposition des deux milieux fort différents que sont la tourbière acide et le bas-marais alcalin.

Nos observations montrent toutefois que la limite de l'aire de développement de la tourbière n'est pas forcément figée.

Premier cas: Limite de la tourbière paraissant figée

La forêt d'épicéas est dans ce cas en contact direct avec la prairie à Filipendula (transect C). Cette situation est due à l'alluvionnement de la rivière, qui s'est effectué jusqu'à l'extrême limite de la tourbière existante ou en formation. Celle-ci n'a pas pu croître de manière régulière sur ses bords, d'où absence de langue de tourbe s'amincissant progressivement. L'établissement d'une peissière sur couche de terre organique peu importante et relativement sèche, rend impossible toute croissance d'espèces pionnières des Oxycocco-Sphagnetea. Les paramètres édaphiques montrent d'autre part qu'il n'y a pas, ici, de lessivage ou de lixiviation du substrat, et que celui-ci reste nettement neutro-alcalin.

Une implantation naturelle de l'épicéa dans le bas-marais avoisinant (Aconito-Filipenduletum) nous semble impossible à cause de la force de concurrence extraordinaire des hautes herbes de ces prairies (GOBAT, 1980). En effet, en raison de la présence d'une nappe phréatique élevée, celles-ci n'ont probablement jamais été boisées (on observe seulement quelques bosquets de Salix pentandra en bordure de la rivière).

Second cas : Limite de la tourbière ne paraissant pas figée

Il faut distinguer ici deux situations:

1. Le Sphagno-Piceetum forme le bord du haut-marais

Même si la présence d'une peissière en bordure de tourbière rend presque impossible une bonne croissance et une dynamique des espèces (et groupements) des Oxycocco-Sphagnetea, il n'est pas exclu d'envisager une extension lente de la tourbière, à "l'extérieur" de la peissière. Celle-ci mettrait en jeu deux facteurs, l'un édaphique, l'autre biologique, au niveau du Caricetum fuscae:

- * Les profils pédologiques montrent souvent une décarbonatation totale et une lixiviation importante des parties supérieures de la marne.
- * L'action de ces processus, et surtout une nappe plus superficielle que dans le Sphagno-Piceetum, permet la croissance d'espèces de haut-marais, et même parfois de tapis assez étendus de sphaignes, comme dans le transect F. Il n'est pas exclu de prévoir ici un épaissement progressif de la couche de tourbe et l'établissement d'un Caricetum fuscae à tendance Sphagnetum magellanicum. Nous avons vu (transect D p. ex.) qu'il n'y a pas obligatoirement plusieurs mètres de tourbe sous les associations de haut-marais!

Une avance de la pessière tendant à remplacer le Caricetum fuscae, comme le propose CHASTAIN (1952), n'est pas à exclure, mais elle paraît peu probable si la nappe phréatique garde un niveau assez élevé. Nous l'envisagerions par contre aisément en cas d'abaissement, artificiel par exemple, du niveau de l'eau.

Les horizons de surface, pauvres en éléments et acides, semblent donc peu à peu "gagner du terrain" en profondeur, sur le versant-tourbière du bourrelet de marne. Ceci amène une isolation de plus en plus forte de la surface du sol vis-à-vis des couches profondes.

Les conditions écologiques globales permettant une telle évolution sont résumées en fig. 83, qui explique aussi pourquoi une telle dynamique n'est pas envisageable sur l'autre flanc du bourrelet de marne.

2. Le Pino-Sphagnetum forme le bord du haut-marais

Dans ce cas, il est probable que la tourbière puisse s'étendre, car toutes les conditions sont favorables à la croissance des sphaignes:

- acidité forte, mais pas trop extrême;
- humidité du sol très élevée;
- faible action asséchante de la litière;
- bonnes conditions d'ensoleillement, etc.

Le lessivage du bourrelet de marne facilite cette croissance du haut-marais, mais elle n'est pas indispensable, car la croissance a lieu à partir de la surface.

Une pinède excentrée, (type des transects D, E, H, I) ou une lande à Calluna boisée de pins (transect G) va donc s'étendre jusqu'à ce qu'elle rencontre un obstacle naturel qui freinera sa progression.

Cet obstacle sera:

- soit un ruisseau qui érode l'aval de la pinède (transects E, H)
- soit une remontée des couches marneuses jusqu'à la surface, permettant l'établissement d'une végétation calcicole (transect D)

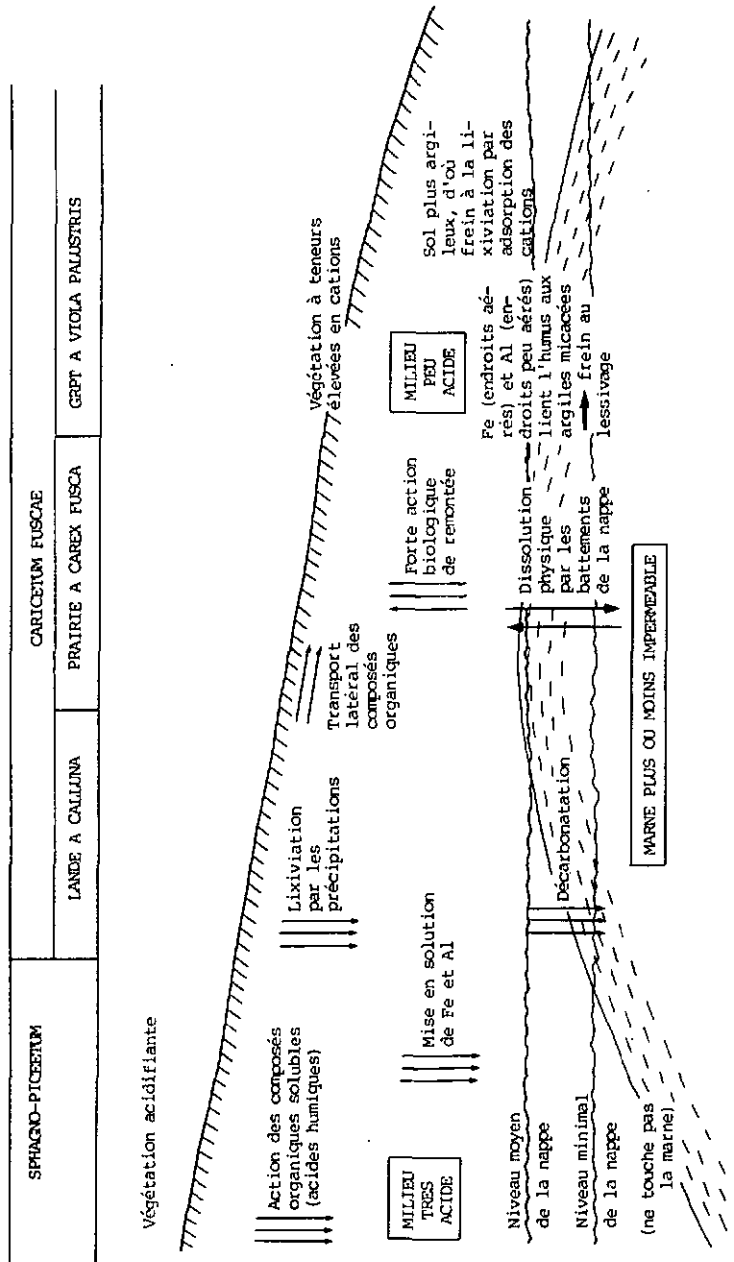


Fig. 83 Modalités d'une évolution lente de la végétation et des sols en bordure de tourbière

- soit une couche marneuse riche en eau calcaire (transect 1)

d) Conclusions et applications pratiques

Il apparaît donc que le principal facteur limitant l'extension des tourbières dans l'espace est le niveau de la nappe phréatique. Le facteur acidité, le plus important pour l'explication de la zonation actuelle de la végétation, ne semble pas être limitant à long terme pour l'extension d'une tourbière.

Ceci sera important à considérer en cas d'aménagement ou de récréation de tourbières.

Les faits et hypothèses discutés dans l'ensemble de ce paragraphe permettront ainsi de mieux savoir où fixer les limites des tourbières à aménager, suivant le niveau des nappes; ils seront utiles également pour établir les conditions d'évolution possible de tels milieux, en relation avec les paramètres édaphiques.

Dans presque tous les cas de rétablissement de milieux tourbeux, on se trouvera en conditions de bordure de tourbière, telles que nous les avons étudiées ici.

11. CONCLUSIONS GENERALES

=====

RESUME DES RESULTATS ET RECHERCHES

=====

FUTURES

=====

11.1. CONCLUSIONS GENERALES

11.1.1. Concernant la protection des tourbières étudiées

a) Vallée de Joux

A moyen terme, une mise sous protection individuelle de chaque tourbière ne nous semble guère indiquée. Il faut voir le problème à l'échelle régionale, et adapter les mesures de protection aux principes énumérés dans l'Inventaire des paysages et des sites d'importance nationale, qui inclut la Vallée de Joux (Objet CPN no 1.24).

Un statut particulier devrait être établi pour toute l'extrémité sud-ouest de la Vallée de Joux, à partir du chalet de la Bursine.

Il suffirait de définir clairement 5 types d'affectation:

1. Zones de protection totale: tourbières et prairies à hautes herbes

le long de la rivière, ainsi que la rivière elle-même.

2. Zones d'élevage extensif (=zones tampon): ex. pâturage entre la route et la tourbière de la Burtignièrre.
3. Zones d'élevage intensif (mais pas de surpâturage!): ex. pâturage au sud de la route.
4. Zones d'exploitation forestière très modérée: ex. Bois du Carre.
5. Zones d'exploitation forestière libre: pentes boisées.

Le rôle de délassement joué par cette région (pêche, cueillette, ski de fond, promenade, etc.) ne serait pas mis en cause par ces propositions. Il est clair toutefois que tout nouveau drainage ou canalisation sont à proscrire, l'homme d'aujourd'hui prenant nettement moins de précautions que ses ancêtres dans ce genre d'intervention!

La présence au fond de la vallée d'une rivière au cours naturel et d'une nappe phréatique importante sont de bons obstacles à un assèchement des tourbières. Les nombreux drainages effectués au cours des siècles (cf. photos aériennes) n'ont heureusement pas réussi à détruire tous ces hauts-marais. La menace principale provient de la surcharge des pâturages par le bétail. En effet, le piétinement du gros bétail, en labourant ces terrains mous, mélange les horizons superficiels acides avec les couches marneuses plus profondes, et modifie sensiblement l'écologie des bordures de tourbières.

Comme mesure immédiate de protection, nous proposons, ainsi que cela a été fait par places à la Burtignièrre en 1981, d'interdire totalement au bétail l'accès des tourbières et de leurs abords, par une clôture solide. La situation est particulièrement grave à Praz Rodet, réserve naturelle, que rien ne sépare du pâturage avoisinant!

b) Les Pontins sur Saint-Imier

L'extension de la réserve naturelle jusqu'au haut du versant surplombant la tourbière au sud, déjà proposée par BUTTLER et CORNALI (1978), nous paraît tout à fait justifiée.

L'étude de la zone de contact entre la tourbière et la forêt de pente nous a suggéré les arguments suivants en faveur de l'extension de la réserve:

- le contact entre une hêtraie-sapinière et une tourbière est rare dans le Jura;
- dans le cas des Pontins, les stations en contact sont originales et leur végétation bien conservée;
- on y a mis en évidence des groupements végétaux peu fréquents (Pino-Sphagnetum, groupement à Caltha palustris, Sphagno-Piceetum b1ech-

netosum, parfois sur sols originaux (sol podzolique sur gley p. ex.);

- on y rencontre quelques espèces rares (Corallorhiza trifida, Drosera rotundifolia, Listera cordata, Blechnum spicant, Lycopodium annotinum, Calliergon cordifolium, Mylia anomala);
- c'est ici que nous avons mis en évidence un modèle de régénération de tourbière encore non décrit;
- la variété des stations colonisées par les sphaignes est remarquable:
 - + gouilles du Pino-Sphagnetum: Sphagnum cuspidatum, S. rubellum
 - + buttes du Pino-Sphagnetum: S. magellanicum, S. fuscum
 - + tapis flottants: S. apiculatum
 - + Sphagno-Piceetum: S. girgensohnii, S. acutifolium
 - + bords du Sphagno-Piceetum, en contact avec le groupement à Caltha palustris: S. squarrosum, S. palustre
- Enfin, c'est un bel exemple pédagogique de l'interaction de deux milieux différents.

La tourbière est en position inférieure par rapport au milieu environnant, au moins dans sa partie sud. La zone la plus sensible est celle où se fait le mélange des eaux acides et calcaires (groupement à Caltha palustris notamment). Il faut donc absolument préserver ce milieu des impacts humains (drainages notamment), afin de respecter le réseau hydrographique naturel.

Une exploitation forestière pas trop intense peut se faire dans la pente calcaire au sud de la tourbière, mais il faut éviter des dégâts en bas de pente, dans la zone de contact avec la tourbière. Toute exploitation des deux types de pessière est par contre à éviter. Le creusage du canal qui longe la tourbière au sud, en milieu tourbeux, n'a heureusement pas eu de grandes influences sur le haut-marais, qui s'y régénère très bien. Pour l'intégrité du site, il convient toutefois de ne plus entreprendre de tels travaux.

11.1.2. Conclusions concernant la recherche entreprise

a) Choix de la méthode

Les résultats obtenus nous ont montré que l'étude de petites surfaces et la description de groupements de faible taille étaient bien adaptées au problème envisagé. Elles seules nous ont permis de mettre en évidence les finesses de ces milieux de transition, et notamment certaines variations écologiques ou édaphiques très grandes sur de petites distances.

La carence de résultats sur l'aspect hydrologique du problème ne s'est

pas trop fait sentir, bien que des précisions sur la circulation latérale de l'eau eussent été les bienvenues. La prise en compte de nombreux paramètres a par contre été très utile pour l'approche globale de ces milieux de transition.

L'emploi des méthodes mathématiques d'analyse s'est révélée indispensable au traitement des nombreux paramètres étudiés. Les résultats obtenus par l'analyse en composantes principales dans le domaine des sols ne permettent toutefois pas une comparaison aisée de nos profils avec ceux de la littérature. Ils sont par contre extrêmement profitables dans l'appréhension des corrélations entre les divers paramètres.

b) Complexité des milieux de transition

Une juxtaposition de milieux, simple à première vue (contact entre tourbière acide et bas-marais), s'est montrée à l'étude fine extrêmement complexe. Si un modèle "classique" de la zonation de la végétation a pu être facilement mis en évidence, de nombreuses variations locales se faisaient jour. Le gradient édaphique est particulièrement important.

Il faut donc se garder de généraliser lors d'études de la végétation à une telle échelle, et être prudent dans l'interprétation des cartes phytosociologiques traditionnelles. De grande valeur pour l'étude de la végétation d'une région ou pour l'aménagement du territoire, celles-ci ne sont généralement pas assez détaillées pour l'étude de phénomènes écologiques précis, notamment dans les zones de contact ou les complexes topographiques, où la carte classique doit procéder par abstraction (MOOR, in: MOOR u. SCHWARZ, 1957).

Ces phénomènes exigent souvent l'étude de groupements plus physionomiques (butte, creux, etc.) que floristiques, difficiles à rattacher au système phytosociologique. Les milieux étudiés dans ce travail et les documents existants s'y prêtant, nous avons essayé d'"unir" au mieux les deux conceptions.

La végétation est la même pour l'écologue et le phytosociologue. Le premier sera plutôt préoccupé par le déterminisme, alors que le second placera la description au premier plan. Nous croyons avoir démontré qu'un lien étroit entre les deux méthodes (écologie végétale et phytosociologie descriptive) permettait une approche plus approfondie des phénomènes biologiques. Cette approche multidisciplinaire nous paraît particulièrement nécessaire lorsqu'il s'agit de problèmes d'aménagement du territoire et de conservation de milieux sensibles comme les tourbières.

11.2. Résumé des principaux résultats

L'auteur a étudié les contacts entre 3 tourbières acides du Jura (La Burtignière, Praz Rodet, Les Pontins) et leurs abords, constitués de bas-marais neutro-alcalins. Les principaux résultats de cette recherche sont les suivants:

11.2.1. Concernant la végétation

Quinze groupements végétaux ont été décrits sur des transects reliant les hauts-marais acides aux bas-marais. Sept d'entre eux forment une zonation "classique" très fréquente, en ceintures concentriques autour de la tourbière:

1. Sphagno-Piceetum
- 2-5. Caricetum fuscae trichophoretosum
 - groupement à *Calluna vulgaris*
 - " à *Molinia caerulea*
 - " à *Carex fusca*
 - " à *Viola palustris*
6. Aconito-Filipenduletum
7. Caricetum gracilis

Ces groupements présentent un gradient évident en ce qui concerne leur tolérance envers l'acidité du sol. Il est précisé la répartition de plusieurs espèces, dont des bryophytes, envers le pH. Les relevés phénologiques montrent qu'il n'y a pas de décalage dans la floraison des espèces d'un milieu à l'autre. Par contre, leur vitalité générale (taux de floraison, de fructification, de recouvrement, etc.) est fortement influencée par les conditions du milieu (notamment le pH, la teneur du sol en Ca^{++} , le niveau d'apparition des carbonates et le battement de la nappe phréatique).

Conséquence directe de cette vitalité, la productivité herbacée croît de manière régulière des milieux acides vers les milieux alcalins (valeurs s'étageant entre 70 et 790 g/m²/an). Une méthode indirecte d'évaluation de la productivité est proposée, qui présente une corrélation de $r=0,95$ avec les mesures réelles. La composition chimique élémentaire a été mesurée sur 20 espèces, dont quelques unes très peu étudiées jusqu'à présent (p. ex. *Pinus mugo*, *Carex gracilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex fusca*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melampyrum paludosum*, etc.). On observe de bonnes corrélations entre N et P, K et P, Ca et Mg.

11.2.2. Concernant les sols

Les nombreux profils décrits sur le terrain correspondent en fait à douze types de sols. Certains d'entre eux se rattachent sans autre à des types déjà décrits ailleurs (tourbe oligotrophe, tourbe eutrophe, gley humifère etc.). Un bon nombre d'entre eux toutefois se présentent comme des intergrades, reflétant les conditions fines de zonation des sols.

De manière générale, les transects relient la tourbe oligotrophe épaisse à la tourbe eutrophe ou au gley, par des intergrades de tourbe oligotrophe mince, reposant sur une assise minérale carbonatée. Les caractères physico-chimiques de ces sols sont étudiés en détail, notamment ceux permettant de différencier des tourbes jeunes et des tourbes anciennes.

Un type de sol rare pour le Jura est décrit: le sol podzolique à mor sur gley, support de la sous-association à *Blechnum* de la pessière à sphaignes.

Les processus de "podzolisation" des tourbes mis en évidence par MENUT (1974) sont confirmés. Nous pouvons ajouter que, en tourbière bombée, le réservoir nutritif principal se trouve au niveau des sphaignes vivantes, où la concentration en ions est presque toujours supérieure à celle des horizons sous-jacents.

11.2.3. Concernant les relations entre la végétation et les sols

Les facteurs écologiques principaux permettant l'établissement des quinze groupements décrits sont précisés. Il apparaît, à la synthèse des résultats, qu'on ne peut pas attribuer à un seul facteur écologique la responsabilité de la répartition de la végétation, malgré un gradient d'acidité évident.

L'acidité du sol constitue ce qu'on pourrait appeler un canevas de base pour la croissance des groupements (facteur écologique général), mais elle est combinée à de multiples autres facteurs, agissant de cas en cas (facteurs écologiques micro-stationnels).

Ce sont par exemple:

- le niveau moyen de la nappe phréatique, qui différencie, sur tourbe oligotrophe très acide, la pinède de la pessière;
- la profondeur d'apparition de la marne imperméable, liée au battement et à la richesse en ions de la nappe, qui différencie les groupements des marais intermédiaires (Caricion fuscae);
- la distance à la tourbière, et donc la richesse en éléments nutritifs, qui met en évidence des zones à productivité plus ou moins forte dans l'Aconito-Filipenduletum;
- la granulométrie du sol, la position topographique et la circulation des eaux souterraines, qui explique la présence d'une pessière sur sol podzolique, en contact direct avec la pente calcaire;
- la dynamique de la végétation, qui permet de comprendre la présence de certains groupements dans des conditions un peu marginales (p. ex. gouilles à Sphagnum cuspidatum et Carex lasiocarpa dans le Caricetum fuscae).

Les cycles biogéochimiques qualitatifs des cations en bordure des tourbières jurassiennes ont pu être présentés pour la première fois dans ce travail, grâce à une recherche entreprise dans de nombreux domaines (teneurs en ions du sol et de la végétation, hydrologie, étude de la productivité, topographie du sous-sol, etc.).

Cette étude multidisciplinaire a permis également de découvrir une dynamique nouvelle de croissance d'une tourbière oligotrophe, par une succession Nymphaeion - Caricion lasiocarpae - Caricion fuscae - Sphagnum magellanicum. On remarque en particulier que l'acidité du sol explique en bonne partie la répartition actuelle des groupements, mais qu'elle n'est pas un obstacle pour une évolution future de la végétation. Le niveau moyen et les battements de la nappe paraissent plus importants à cet égard, ce qui peut être utile à connaître pour une protection active et à long terme des tourbières oligotrophes.

11.3. RECHERCHES FUTURES

Les résultats obtenus nous suggèrent quelques exemples de recherches futures concernant ces milieux:

- Etude précise, selon les méthodes utilisées ici, de contacts haut-marais - bas-marais bouleversés par l'homme, afin d'observer d'éventuels changements écologiques (agriculture, exploitation de la tourbe, etc.).
- Etude écologique des processus de régénération de milieux oligotrophes, notamment de l'évolution des paramètres édaphiques et hydriques.
- Etude complète et détaillée (phytosociologie, écologie, hydrologie) de l'évolution d'anciens méandres (de l'Orbe p. ex.), de leur atterrissement et des changements de végétation.
- Précisions sur le rôle de tampon joué par certains des groupements; voir quels sont les éléments ou composés chimiques bien retenus, ceux qui le sont moins, etc.
- Evolution quantitative précise des cycles biogéochimiques en bordure de tourbière, au point de vue botanique et zoologique; indications sur le bilan minéral global des tourbières oligotrophes dans le Jura.
- Approfondir le problème de la régulation interne ou externe des teneurs minérales dans la plante, notamment par l'étude d'espèces ubiquistes.
- Etude précise de la chimie et du régime des eaux dans les milieux de transition (notamment sur toute la lisière sud de la tourbière des Pontins).
- Recherches précises sur les conditions d'établissement des sols podzoliques dans le Jura.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor hat in drei jurassischen Moorgebieten die Uebergangszonen zwischen den Hochmoor- und den angrenzenden basischen Niedermoorbereichen untersucht. Die wichtigsten Ergebnisse betreffen:

a) Vegetation:

Anhand mehrerer Transekten, vom Hochmoor bis ins Niedermoor gelegt, liessen sich fünfzehn Vegetationseinheiten beschreiben. Sieben davon bilden mit der Abfolge der Einheiten:

1. Sphagno-Piceetum
- 2.-5. Caricetum fuscae trichophoretosum
 - Facies mit *Calluna vulgaris*
 - Facies mit *Molinia coerulea*
 - Facies mit *Carex fusca*
 - Facies mit *Viola palustris*
6. Aconito-Filipenduletum
7. Caricetum gracilis

die klassische, sehr häufig anzutreffende Zonierung des Hochmoorrandes. Das Hochmoorzentrum ist (mehr oder weniger) von diesen Vegetationseinheiten konzentrisch umgürtet.

Die Vegetation ist bezüglich der Toleranz gegenüber der Bodensäure offensichtlich gradientartig angeordnet. Die Verteilung einiger Arten in Abhängigkeit des pH-Wertes, insbesondere diejenige der Bryophyten, wird näher erörtert.

Die phänologischen Erhebungen zeigen, dass die unterschiedlichen Standortbedingungen auf die Blütezeit fast keinen Einfluss haben. Dagegen wird die allgemeine Vitalität (wie z. B. %-Anteil der blühenden resp. fruchtenden Individuen, Deckungsgrad, usw.) stark von den Standortbedingungen beeinflusst, und zwar v.a. vom pH-Wert, vom Ca-Gehalt, von der Tiefe des Karbonathorizonts und von den Wasserstandsschwankungen.

Ebenso nimmt die Produktivität entlang des Gradienten, der vom sauren zum basischen Milieu führt, kontinuierlich zu (Die Werte reichen von 70 bis 790 g/m²/Jahr). Es wird eine indirekte Methode zur Schätzung des Produktivität vorgeschlagen; die gemessenen Werte korrelieren mit $r=0,95$.

Die chemische Grundzusammensetzung wurde von 20 Arten bestimmt. Darunter sind einige, die bis jetzt kaum untersucht worden sind (z.B. *Pinus mugo*, *Carex gracilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex fusca*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melampyrum paludosum*, usw.). Es sind gute Korrelationen zwischen N und P, K und P, Ca und Mg zu beobachten.

b) Boden

Die zahlreichen untersuchten Bodenprofile konnten schliesslich 12 Typen zugeordnet werden. Einige davon sind bereits aus der Literatur bekannt (Hochmoor, Gley-Boden, Niedermoor, usw.). Eine grosse Anzahl sind jedoch Zwischenformen, welche die feine Zonierung der Böden widerspiegeln.

Im allgemeine liegen die beider Endpunkte einer Transekte auf mächtigem Hochmoortorf resp. auf Niedermoor- oder Gleyboden. Dazwischen befindet sich meist ein Abschnitt mit oligotrophen, nur schwach entwickelten Torfen, welche einer kalkhaltigen Gesteinsschicht aufliegen. Die physikalisch-chemische Eigenschaften dieser Böden wurden detailliert untersucht, vor allem diejenigen, welche erlaubten die jungen und alten Torfe zu unterscheiden.

Ein im Jura seltener Bodentyp wurde beschrieben: der podsoliierte Rohhumusboden auf Gley. Er bildet das Substrat für das Sphagno-Piceetum blechnetosum. Die von Menut (1974) beschriebenen "Torf-podsolisierungsprozesse" wurden hier also bestätigt. Wir können anfügen, dass sich im Hochmoor der Hauptvorrat der Nährstoffe in den lebenden Sphagnum befindet. Dort ist der Ionengehalt fast immer grösser als in den darunterliegenden Schichten.

c) Zusammenhang zwischen Vegetation und Boden

Es werden die wichtigsten ökologischen Faktoren beschrieben, welche die fünfzehn Vegetationseinheiten differenzieren und bedingen. Beim Zusammenstellen aller Resultate zeigt es sich, dass - trotz eines offensichtlichen pH-Gradienten - das Vegetationsmuster nicht nur mit einem einzigen ökologischen Faktor erklärt werden kann.

Die Bodenazidität bildet als Hauptfaktor das Grundgerüst für die Anordnung der verschiedenen Vegetationseinheiten. Sie wird aber meist noch von mehreren anderen Faktoren (sogennanten Mikrostandorts-Faktoren) überlagert, die von Fall zu Fall wirksam sind.

Es sind dies beispielsweise:

- der mittlere Wasserstand, der auf dem sehr sauren Hochmoortorf den Föhren- vom Fichtenwald trennt;
- die Mächtigkeit des Torfschicht, beziehungsweise die Tiefenlage der Wasserundurchlässigen Schicht. Dieser Faktor beeinflusst die Wasserspiegelsschwankungen und den Ionengehalt, wodurch sich die Zwischenmooreinheiten (Caricion fuscae) unterscheiden lassen.
- die Distanz zum Hochmoor (und infolgedessen der Gehalt an Nährstoffen) Damit lassen sich im Aconito-Filipenduletum die Bereiche mit hoher oder relativ niedriger Produktivität kennzeichnen.
- die Körnung des Bodens, die topographische Lage und die Wasserbewegungen unter Flur. Diese Faktoren erklären das Vorkommen eines Podsol-

Fichtenwaldes, welcher in direktem Kontakt zu einem Kalkhang steht.

- die Dynamik der Vegetation. Damit lässt sich erklären, weshalb gewisse Einheiten nur in ihrem ökologischen Randbereich vorkommen (z.B. sind die Schlenken mit Sphagnum cuspidatum und Carex lasiocarpa im Caricetum fuscae anzutreffen).

Dank der breit angelegten Untersuchung (z.B. der Ionengehalte von Boden und Vegetation, der Hydrologie, der Produktivität, der Topographie des Mineralsboden, usw.) konnten, in jurassischen Hochmooren zum ersten Mal, die biogeochemischen Kationenkreisläufe in den Moorrandzonen qualitativ aufgezeigt werden.

Der multidisziplinäre Ansatz führte ebenfalls zur Entdeckung einer bisher bei Hochmooren unbekanntem Entwicklungsgeschichte, wobei der Sukzessionsverlauf vom Nymphaeion über das Caricion lasiocarpae und Caricion fuscae zum Sphagnion magellanici führt. Besonders bemerkenswert ist, dass die Bodenazidität zu einem grossen Teil die aktuelle Anordnung der Vegetationseinheiten erklärt; sie verhindert aber nicht die weitere Entwicklung der Vegetation. Diesbezüglich scheint die mittlere Lage des Wasserspiegels sowie sein Schwankungsbereich wichtiger zu sein. Ein aktiver und nachhaltiger Hochmoorschutz hat dies gebührend zu berücksichtigen.

Traduction: A. Grünig
et A. Buttler

SUMMARY

The author has studied the vegetation limits found between acid peat bogs and wet neutro-alkaline meadows in three localities of the Swiss Jura mountains. The main results concern vegetation, soil and the relationship between them.

a) Vegetation

Fifteen vegetation units have been recognized on transects covering all habitats between peat bog and wet meadow, seven of which build an usual and frequent circular zonation:

1. Sphagno-Piceetum
- 2.-5. Caricetum fuscae trichophoretosum
 - groupement à Calluna vulgaris
 - groupement à Molinia coerulea
 - groupement à Carex fusca
 - groupement à Viola palustris
6. Aconito-Filipenduletum
7. Caricetum gracilis

Tolerance of vegetation towards soil acidity shows a clear increase from the border to the center of the peatbog, and behaviour of Bryophyta are specially discussed. Phenological data have shown rather synchronous flowering of the species within the various vegetation types. However, their general vitality depends strongly on the habitat conditions (acidity calcium in soil, carbonate upper layer and variations of water table).

As a direct consequence of this vitality, grass productivity increases regularly from acid to neutro-alkaline habitats (range between 70-790 g/m²/y). A non-destructive method for measuring productivity is described, the correlation of which is excellent ($r = 0,95$).

Some very little studied species such as Pinus mugo, Carex gracilis, Vaccinium uliginosum, Carex fusca, Vaccinium vitis-idaea, Melampyrum paludosum, etc. have been studied for their chemical elements. Strong correlations were noted between N and P, K and P, Ca and Mg.

b) Soils

The many soils profiles described in the field can be grouped in twelve types of soils. Some of these are indentical to types already described elsewhere (oligotrophic peat, eutrophic peat, humic gley). However others must be considered as intermediate, bound to the micro-zonation.

In a general way oligotrophic peat is separated from eutrophic peat or gley by intermediates, characterized by a thin oligotrophic peat level, laying on carbonated mineral substrat. The various soils were studied physico-chemically, enabling to separate young and old peats.

An unusual type of soil in the Jura is described: the podzolic soil, which supports the Sphagno-Piceetum blechnetosum.

Podzolisation of acid peat, first shown by Menut (1974), has been confirmed. We can add that, in the acid peat bog, the main nutrients reserve is found within the living Sphagnum, where ionic concentration is nearly always higher to that found in the inferior levels.

c) Relationships between vegetation and soils

Main ecological factors are stressed: in spite of an evident acidity gradient, the vegetation distribution is not related to a single cause. Soil acidity is of course the main factor, but must be considered with many others, which occur only locally:

- Mean level of water-table, which separates, on acid peat, Pinus and Picea forests.
- Depth of non-permeable clay, of which depend together the variations of water level and its ionic density (differentiation between the types within the Caricion fuscae).
- Distance to acid peat, and consequently nutrients density, which induces strong or low productivity of the Aconito-Filipenduletum.
- Soil granulometry, topographical position and underground water movements, which permit the installation of a Piceetum on podzolic soil, directly in contact with the limestone slope.
- Vegetation dynamics, which explain some unusual groupements (ponds with Sphagnum cuspidatum and Carex lasiocarpa lying in the range of the Caricetum fuscae).

Qualitative biogeochemical cycles of cations on the border of the Jura peat bogs have been described for the first time, through a multidisciplinary research: ionic analysis of soil and vegetation, hydrology, productivity, topography of the substrat, etc.

An original increase of an oligotrophic peat bog is shown, through the succession of the following groupements: Nymphaeion - Caricion fuscae - Sphagnion magellanici.

As a conclusion it must be stressed that soil acidity will explain for a good deal the vegetation observed nowadays. However, it is by no means a barrier for future evolution of the habitats. Mean level and variations of the water table are much more important in this respect. Active protection for long term preservation of peat bog should take this last point in account.

Trad.: Ch. Dufour

Remerciements

Je suis très reconnaissant au Prof. Jean-Louis Richard d'avoir accepté la direction de cette thèse. C'est avec une compétence, une disponibilité et un accueil amical jamais mis en défaut qu'il m'a conseillé tout au long de ce travail, en me laissant toutefois une liberté d'action que j'ai beaucoup appréciée. Je l'en remercie profondément.

Ma gratitude va également au Prof. Willy Matthey, de l'Institut de Zoologie de Neuchâtel. Sa vaste connaissance de l'écologie des tourbières jurassiennes fut très stimulante, de même que la manière chaleureuse avec laquelle il m'a souvent reçu.

C'est un grand honneur que m'a fait le Prof. Bernard Souchier, directeur du Centre de Pédologie biologique de Nancy, de participer au jury de thèse. Je l'en remercie très sincèrement.

Je remercie tout particulièrement le Prof. Frank Klotzli, de l'Institut Géobotanique de l'EPF Zurich, d'avoir participé également au jury. Ses occupations multiples ne l'ont pas empêché de porter un grand intérêt à ce travail, notamment sur le terrain.

Je suis très redevable au Prof. Claude Favarger, directeur de l'Institut Botanique de Neuchâtel, pour les discussions enrichissantes que nous avons eues, ainsi que pour les très bonnes conditions de travail rencontrées à l'Institut.

Mon ami Pierre Galland, compagnon de recherche durant 5 ans, se souviendra encore longtemps des premiers essais effectués, des inévitables "bricolages" inhérents à tout travail de ce genre, ou des fameux jeux de mots du vendredi après-midi! Nos deux travaux parallèles, mais dans le même domaine de recherche, ont permis une stimulation et une critique constante réciproques, qui furent extrêmement profitables.

Ce travail n'aurait pas débuté dans d'aussi bonnes conditions sans les nombreuses sorties effectuées à la Vallée de Joux et dans le reste du Haut-Jura avec mon ami et prédécesseur Jean-Daniel Gallandat, qui me révéla la richesse des tourbières et des prairies humides jurassiennes.

Je tiens à relever encore l'amabilité des personnes suivantes, pour la mise à disposition d'appareillage ou pour tout autre appui. Je les remercie très sincèrement de leur aide:

- MM. P. Correyon, M. Jacot et R. Lutz, du Jardin botanique de Neuchâtel, pour le soin mis à l'entretien des cultures expérimentales;
- M. le Prof. M. Aragno et ses collaborateurs du Laboratoire de Microbiologie, pour le prêt de matériel et pour de nombreuses discussions;
- M. le Prof. B. Kübler, MM. Ph. Faugel et G. Magranville, de l'Institut de Géologie de Neuchâtel, pour la mise à disposition de nombreux appareils d'analyse;

- Feu le Prof. M. Pochon, ainsi que J.-P. Dubois, du Laboratoire de Pédologie de l'EPFL, pour les appuis techniques et les entretiens enrichissants que nous avons eus;
- Mme J. Moret, du Centre de Calcul de l'Université de Neuchâtel, pour la compétence avec laquelle elle m'a conseillé lors de mes analyses statistiques;
- M. G. Jeanneret, de l'Institut de Chimie de Neuchâtel, pour la mise à disposition du polarimètre;
- Mon ami Ch. Auroi, de l'Institut de Zoologie, pour la mise à disposition de données microclimatiques en tourbière;
- M. Ch. Orcel, du Laboratoire de Dendrochronologie de Neuchâtel, chez qui nous avons effectué plusieurs comptages;
- M. F. Gillet, de l'Université de Besançon, pour la détermination de plusieurs espèces de bryophytes.

Une recherche de ce type ne peut se faire sans de nombreux "coups de mains" et sans une ambiance de travail favorable. Je les ai trouvés chez mes amis et collaborateurs de l'Institut de Botanique, notamment Ph. Cornali, N. Galland et Ch. Roulier. Qu'ils sachent à quel point j'ai apprécié leur aide et leur amitié.

La dactylographie du texte est de Gaby Regazzi et Catherine Joye, que je remercie chaleureusement pour le soin avec lequel elles ont effectué ce travail.

Il m'est bien sûr agréable de remercier pour terminer mes parents qui m'ont fait aimer très tôt la nature et la botanique, ainsi que Sylvette, ma femme, pour la très bonne ambiance dans laquelle nous avons passé cette "tranche de vie" que représente une thèse.

12. BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN S.E., GRIMSHAW H.M., PARKINSON J.A. and QUARMBY C. - 1974. Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 566 p.
- AUBERT D. - 1943. Monographie géologique de la Vallée de Joux (Jura vaudois). Mat. Carte géol. Suisse, N.S., 78e livraison, Kümmerly et Frey, Berne, 134 p.
- 1971. Les graviers du Mammouth de Praz Rodet (Vallée de Joux, Jura vaudois). Bull. Soc. vaud. Sci. nat., No 334, vol. 70: 1-10.
- AUBERT G. - 1978. Relations entre le sol et cinq espèces d'éricacées dans le sud-est de la France. Oecol. Plant. 13(3): 253-269.
- AUGIER J. - 1966. Flore des bryophytes. Lechevalier, Paris, 702 p.
- AUROI Ch. - 1975. Etude comparative de quelques associations végétales dans la tourbière du Cachot: Caractères microclimatiques et phénologie. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. Tome 98: 125-148.
- 1979. Recherches sur l'écologie des Tabanidae et de Hybomitra bimaculata (Macquart) en particulier, dans une tourbière du Haut-Jura neuchâtois. Thèse Univ. Neuchâtel, 394 p.
- BALATOVA-TULACKOVA E. - 1971. Phänospektrum-Diagramme der Wiesen im Opava-Tal und ihre Auswertung. Acta Sci. Nat. Brno 5 (6): 1-60.
- BALL D.F. - 1964. Loss-on-ignition as an estimate of organic matter and organic carbon in non calcareous soils. J'nal of Soil Science, 15: 84-92.
- BEAR F.E. - 1950. Cation and anion relationships in plants and their bearing on crop quality. Agron. J. 42: 176-178.
- BECKER M. - 1971. Etude des relations sol-végétation, en conditions d'hydromorphie, dans une forêt de la plaine lorraine. Thèse Univ. Nancy I, 266 p.
- BENZECRI J.-P. - 1973. L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Gunod, Paris.
- BERTHET P. - 1960. La mesure écologique de la température par la détermination de la vitesse d'inversion du saccharose. Vegetatio 9 (3): 197-207.
- BINZ A. et THOMMEN E. - 1976. Flore de la Suisse. Ed. du Griffon, Neuchâtel, 393 p.
- BOGNER J. und OIETRICH W. - 1968. Weitere Kulturversuche mit variiertem Stickstoff-Form und abgestufter Azidität. Mitt. vereins. f. förstl. Standortskunde u. Forst. Nr 18, Stuttgart.

- BOLLER-ELMER K. Ch. - 1977. Stickstoff-Düngungseinflüsse von Intensiv-Grünland auf Streu- und Moorzweiden. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, 63. Heft, 103 p.
- BONNEAU M. et SOUCHIER B. - 1979. Pédologie, 2 : Constituants et propriétés du sol. Masson, Paris, 459 p.
- BORNKAMM R. and BENNERT W. - 1971. Chemical composition of plants of the field layer. Ecol. Stud. 2: 57-60.
- BOTTNER P. - 1975. Classification des sols par une méthode multi-variable. Application à une séquence bioclimatique méditerranéo-alpine sur roches-mères calcaires. Geoderma 14: 15-46.
- BOURNERIAS M. - 1973. Influence des landes oligotrophes sur les groupements végétaux voisins; leurs conséquences quant à la conservation de biotopes et biocénoses rares ou relictuels. Coll. phyt. II, Lille: 213-224.
- BOUYER Y., MISEREZ J.-J. et POCHON M. - 1978. Inventaire géochimique et bilan du fer dans le sol et les eaux du karst jurassien: Etat, importance, déplacements. EPF Lausanne, Péd. 1, 94 p.
- BREHM K. - 1968. Die Bedeutung des Kationenaustausches für des Kationengehalt lebender Sphagnen. Planta 79: 324-345
- 1971. Ein Sphagnum-Bult als Beispiel einer natürlichen Ionenaustauschersäuler. Beitr. Biol. Pflanzen 47: 287-312
- BROSSARD T. - 1978. Carte géomorphologique de la région de Frasne - Bonnevaux. Etude des zones humides région Frasne - Bonnevaux, Besançon, 17 p.
- BURGER A. - 1959. Hydrogéologie du Bassin de l'Areuse. Bull. Soc. neuchâtel. Géogr. Tome 52: 5-304.
- BUTTNER A. et CORNALI Ph. - 1978. Etude phytosociologique et écologique de la Tourbière des Pontins sur Saint-Imier. Trav. lic. Univ. Neuchâtel, 189 p. publié dans Mat. pour le levé géobot. de la Suisse, 59, 1983.
- CARLES J. - 1967. La nutrition de la plante. Que sais-je? No 849, Presses univ. France, 128 p.
- CHAPMANN S. B. - 1979. Some interrelationships between soil and root respiration in lowland Calluna Heathland in Southern England. J. Ecol. 67: 1-20.
- CHAPMANN S. B. and WEBB N. R. - 1978. The productivity of a Calluna Heathland in Southern England. Ecol. Stud. Vol. 27: 247-262.
- CHASTAIN A. - 1952. Recherches écologiques et floristiques sur le "Pinetum" de la haute-tourbière de la Vraconnaz (Jura helvétique vaudois). Rec. Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier, Suppl. no 2, 176 p.
- CHEVALLIER A. - 1978. L'aménagement des zones humides dans les communes de Bonnevaux et Bouverans. Publications du C.U.E.R., Univ. de Franche-Comté, Besançon, No 2: 424-436.

- CLYMO R. S. - 1963. Ion exchange in Sphagnum and its relation to bog ecology. Ann Bot. NS 27: 309-324
- CONTEJEAN C. - 1875. Influence du Ca sur la dispersion des plantes dites calcifuges. C.R. Acad. Sci. France 81: 51.
- CROOKE W.M. and KNIGHT A.H. - 1962. An evaluation of published data on mineral composition of plants in the light of the cation exchange capacities of their roots. Soil Sci. 93: 365-373.
- DAMMAN A.W. H. - 1978. Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat bogs. Oikos 30: 480-495.
- DANELL K. and SJOEBERG K. - 1979. Decomposition of Carex and Equisetum in a northern swedish lake: dry weight loss and colonization by macro-invertebrates. J. Ecol. 67: 191-200.
- DENAYER - DE SMET S. - 1964. Note sur la composition minérale des Graminées et plantes graminoides des tapis végétaux naturels de Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 99: 331-343.
- DENUOT G. - 1975. Essai de caractérisation de la flore et de la végétation prairiale à l'aide des teneurs minérales. Thèse Univ. cath. Louvain.
- DIERSSEN K. - 1975. Zur Synökologie von Betula nana in Mitteleuropa. Phytocoenologia, 4(2): 180-205.
- DUCHAUFOUR Ph. - 1968. L'évolution des sols. Masson, Paris, 94 p.
- 1976. Atlas écologique des sols du monde. Masson, Paris, 178 p.
- 1977. Pédologie: 1. Pédogenèse et classification. Masson, Paris, 477 p.
- DUVIGNEAUD P. - 1974. La synthèse écologique. Boin, Paris, 296 p.
- DUVIGNEAUD P. et DENAYER - DE SMET S. - 1962. Distribution de certains éléments minéraux (K, Ca et N) dans les tapis végétaux naturels. Bull. Soc. franç. Physiol. vég. Tome B: 96-104.
- 1970. Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de Haute-Belgique. Oecol. Plant. V: 1-32.
- 1973. Considérations sur l'écologie de la nutrition minérale des tapis végétaux naturels. Oecol. Plant. 8 (3): 219-246.
- EBERHARDT A. et KRAENBUEHL Ch. - 1952. La tourbière des Pontins sur Saint-Imier. Bericht. Geobot. Inst. Rübel, Zurich: 87-122.
- ELLENBERG H. - 1974. Wuchsklima - Gliederung von Hessen 1:200'000 auf pflanzenphänologischer Grundlage. Hess Minister für Landw. u. Umwelt (Hg.), Wiesbaden.

- 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart, 982 p.
- 1979. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica IX.
- EPHRITIKHINE G., SALSAC L. et HELLER R. - 1977 a. L'interaction Ca / K chez la féverole (calcicole) et le lupin (calcifuge). I. Action du CaCl₂ sur l'absorption nette du K. Physiol. vég. 15 (4): 771-782.
- EPHRITIKHINE G., GRIGNON C., et HELLER R. - 1977b. L'interaction Ca/K chez la féverole (calcicole) et le lupin (calcifuge). II. Action du CaCl₂ sur les flux de K. Physiol. vég. 15 (4): 783-795.
- FAVARGER Cl. - 1952. Sur la germination des gentianes. Inst. Bot. Univ. Neuchâtel: 275-289.
- FAVRE K. - 1948. Les associations fongiques des hauts-marais jurassiens. Mat. Flore Crypt. Suisse, 10 (3), 228 p.
- FINK W.H. - 1969. Pflanzenernährung in Stichworten. F. Hirt, Kiel.
- FORCELLA F. and WEAVER T. - 1977. Biomass and productivity of the subalpine *Pinus albicaulis* - *Vaccinium scoparium* association in Montana, USA. Vegetatio 35,2: 95-105.
- FOSSATI A. - 1980. Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, 73. Heft, 193 p.
- GAIFFE M. - 1978. Observations pédologiques dans les zones humides de Bonnevaux-Frasne. Publications du C.U.E.R., Univ. de Franche-Comté, Besançon: 187-206.
- GALLAND P. - 1981. Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc national suisse. Thèse Univ. Neuchâtel. 298 p.
- GALLANOAT J.-D. - 1982. Prairies marécageuses du Haut-Jura. Mat. Levé géobot. Suisse. Fasc. 58.
- GAUTHIER B. et GODRON M. - 1976. La recherche de limites ou de coupures optimales; application à un relevé phytosociologique. Natural. Canad. 103: 203-214.
- GEIGER W. - 1981. Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). III. Phénologie et rapport entre chronologie de la faune et de la flore. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. Tome 104: 63-78.
- GENSLER G. A. - 1946. Der Begriff der Vegetationszeit. Engadin Press, Samedan und St-Moritz, 142 p.
- GIGON A. - 1971. Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, 48. Heft, 163 p.
- GILLET F. - 1980. Notes préliminaires sur quelques espèces de sphaignes de la section des cuspidata dans le Jura. Bull. Soc. Hist. nat. Pays de Montbéliard: 77-81.

- GOBAT J.-M. - 1978. Phénologie de quelques groupements en bordure de tourbière dans le Haut-Jura vaudois (Suisse). Coll. phyt. VII, Lille: 183-202.
- 1980. Le groupement à Chaerophyllum cicutaria et Chrysosplenium alternifolium, un nouveau type d'ourlet préforestier pour le Jura suisse. Doc. phyt. NS Vol. V: 141-156.
- GUILLEM J.-L., GAUTHIER B. et ROMANE F. - 1976. Deux applications en phytécologie de la notion de limite optimale. Vegetatio, Vol. 33; 1: 1-11.
- GUINOCHET M. - 1973. Phytosociologie. Masson, Paris, 227 p.
- HANDBUCH der Pflanzenphysiologie. - 1958. Band IV: Die mineralische Ernährung der Pflanze. Springer-Verlag.
- HEGNAUER R. - 1962. Chemotaxonomie der Pflanzen. Birkhäuser Verlag, Basel.
- HELLER R. - 1969. Biologie végétale. II. Nutrition et métabolisme. Masson, Paris, 578 p.
- 1981. Physiologie végétale. I. Nutrition. Masson, Paris, 244 p.
- HOWARD P.J.A. - 1964. The carbon-organic matter factor in various soil types. Oikos 15: 11: 229-236.
- ISCHER A. - 1935. Les tourbières de la Vallée des Ponts-de-Martel. Trav. Inst. Bot. Univ. Neuchâtel 3: 163 p.
- JELMINI G. - 1980. Influence de deux types de tourbe (acide et mésotrophe) sur la production de matière sèche, surface foliaire, développement phénologique et composition chimique de Lolium multiflorum Lam. et Trifolium pratense L. EPF Lausanne, Péd. 5, 25 p.
- JENSEN U. - 1961. Die Vegetation des Sonnenberger Moores im Oberharz und ihre ökologischen Bedingungen. Veröff. Nieders. Landesverw. - Natursch. u. Landsch. Hannover, 80 p.
- JORAY M. - 1942. L'étang de la Gruère, Jura bernois. Etude pollénoanalytique et stratigraphique de la tourbière. Mat. Levé géobot. Suisse, Fasc. 25, 117 p.
- KLOETZLI F. - 1969. Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorbiesen im nördlichen Schweizer Mittelland. Beitr. Geobot. Land. Schw. Heft 52, 296 p.
- LANOULT E. - 1977. Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, 64. Heft, 208 p.
- LARCHER W. - 1976. Oekologie der Pflanzen. UTB, Ulmer Verlag, 320 p.
- LEBART L., MOLINEAU A. et TABARD N. - 1977. Techniques de la description statistique. Ounod, Paris.
- LEFEVRE-DROUET E. - 1966. Bilan des cations échangeables en divers types de sols acides. Ann. agron., 17(5): 553-570.

- LEMEE G. - 1978. Précis d'écologie végétale. Masson, Paris, 285 p.
- LIETH H. and WHITTAKER R.H. - 1975. Primary productivity of the Biosphere. Ecol. Stud., 14, Springer Verlag, Berlin, 339 p.
- MALMER N. 1962. Studies on mire vegetation in the Archaean area of southwestern Götaland. II. Distribution and seasonal variation in elementary constituents on some mire sites. Opera Bot. (Lund) 7 (2): 1-67.
- MALMER N. and SJOERS H. - 1955. Some determinations of elementary constituents in mire plants and peat. Bot. Not., Vol. 108, Fasc. 1: 46-80.
- MARRS R.H. and BANNISTER P. - 1978. Response of several members of the Ericaceae to soils of contrasting pH and base-status. J.Ecol. 66: 829-834.
- MATTHEY W. - 1964. Observations écologiques dans la tourbière du Cachot. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. Tome 87: 103-135.
- MAUME L. - 1946. Rapports physiologiques N, P₂O₅, K₂O, CaO, MgO, remarquablement distincts entre Graminées et Légumineuses de prairies dans un même milieu. C.R. Acad. Sci. Paris, 222: 105-107.
- MENUT G. - 1974. Recherches écologiques sur l'évolution de la matière organique des sols tourbeux. Thèse Univ. Nancy I.
- MILLER G.R. - 1979. Quantity and quality of the annual production of shoots and flowers by Calluna vulgaris in North-East Scotland. J. Ecol. 67: 109-129.
- MOIR W.H. - 1972. Litter, foliage, branch and stem production in contrasting lodgepole pine habitats of the Colorado Front Range. In: Franklin J.F., L.J. Dempster and R. Waring (eds). Proceedings - Research on Coniferous forest ecosystems - a Symposium, p. 189-193. Pac. Northwest Forest and Range Exp. Sta., Portland, Oregon.
- MOOR M. und SCHWARZ U. - 1957. Die Kartographische Darstellung der Vegetation des Creux du Van - Gebietes. Beitr. Geobot. Landes. Schw. Heft 37, 147 p.
- MOORE P.O. and BELLAMY O.J. - 1974. Peatlands. Elek Science, London, 221 p.
- MORET J. - 1981. L'analyse factorielle des correspondances; l'analyse en composantes principales. Notes techniques. Centre de calcul électronique de l'Université de Neuchâtel, 13 p.
- OBERDORFER E. - 1977. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 311 p.
- OSKAMP J. and BATJER L.P. - 1932. Soils in relation to fruit growing in New York. Part II. Size, production and rooting habit of apple trees on different soils types in the Hilton and Morton areas, Monroe Country. Cornell Univ. Agric. Exp. Stn. Ithaca, New York, Bull. 550, 45 p. in: Ecol. Stud. 33: 48-60, 1979.
- PALLMANN H., EICHENBERGER E. und HASLER A. - 1940. Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen. Ber. Schw. Bot. Ges. 50: 337-362.

- PASSAMA L. - 1970. Composition minérale de diverses espèces calcicoles et calcifuges de la région méditerranéenne française. Oecol. Plant. V: 225-246.
- PASSAMA L., HAMZEM M. et WACQUANT J.-P. - 1973. Comportement comparé de deux espèces calcicoles et de deux espèces calcifuges sur terre humifère acide enrichie ou non en calcaire. Oecol. Plant. 8 (1): 1-16.
- PASSAMA L., GHORBAL M.H., HAMZE M., SALSAC L. et WACQUANT J.-P. - 1975. Sur quelques facteurs de différenciation entre calcicoles et calcifuges en milieu calcaire. Rev. Ecol. Biol. Sol. 12 (1): 309-327.
- PERNOT-VISENTIN O. - 1978. Climatologie et microclimatologie de quelques biotopes caractéristiques de la région de Bonnevaux - Frasne - Bouverans. Publications de C.U.E.R., Univ. de Franche-Comté, Besançon. Tome 2: 67-108.
- PERSSON S. - 1981. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. J. Ecol. 69: 71-84.
- POCHON M. 1978. Origine et évolution des sols du Haut-Jura suisse. Mém. Soc. helv. Sci. nat. Vol. XC, 190 p.
- PUUSTJAERVI V. - 1959. On the cation uptake mechanism of Sphagnum mosses. Maa-tal. Aikak. Suomi 31: 103-119.
- REAL P. et al. (B coll.). - 1977. Connaissance et sauvegarde des tourbières de la chaîne jurassienne. Comité de liaison pour les recherches éco-faunistiques dans le Jura, Fac. des Sciences, Univ. de Besançon.
- RICHARD F., LUESCHER P. und STROBEL Th. - 1978. Physikalische Eigenschaften von Böden der Schweiz. Eidg. Anst. f. forstl. Versuchsw., Birmensdorf.
- RICHARD J.-L. - 1961. Les forêts acidophiles du Jura. Mat. Levé géobot. Suisse. Fasc. 3B, 164 p.
- ROYER J.-M., VADAM J.-Cl., GILLET F., AUMONIER J.-P. et AUMONIER M.-F. - 1978. Etude phytosociologique des tourbières acides du Haut-Doubs. Réflexions sur leur régénération et leur genèse. Coll. phyt. VII, Lille: 295-344.
- ROYER J.-M., GALLANDAT J.-O., GILLET F. et VADAM J.-Cl. - 1979. Sur la présence de groupements relictuels d'affinités boréoarctiques au niveau des marais tremblants du Jura franco-suisse. Doc. phyt. Vol. IV: 1081-1092.
- SCHIEFFER F., WELTE E. und MEYER B. - 1962. Die Rendsinen der mitteldeutschen Berg- und Hügellandschaften (Leine- Weser - Bergland). Zeitschr. Pflanzenen. Bodenkunde, 9B. (143.) Band, Heft 1.
- SCHLICHTING E. und BLUME H.P. - 1966. Bodenkundliches Praktikum. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 209 p.
- SCHMID P. und KUHN N. - 1970. Automatische Ordination von Vegetationsaufnahmen in pflanzensoziologischen Tabellen. Die Naturwissenschaften, Heft 9, S. 462.

- SCHMITT A. - 1978. Observations phytosociologiques sur les forêts sur tourbe dans le Jura. Coll. phyt. VII, Lille: 345-357.
- SCHOENHAMSGRUBER H. - 1959. Mineralstoffuntersuchungen an Waldgesellschaften Baden-Württembergs. Ber. dtische Bot. Gesell. 72: 210-229
- SCHREIBER K.-F. - 1977. Niveaux thermiques de la Suisse. Bases pour l'aménagement du territoire, Berne, 69 p.
- SCHUMACKER R. et DE ZUTTERE Ph. - 1978. Aperçu de la végétation de la tourbière du Misten (Eupen, Prov. Liège, Belgique). Réflexion sur les associations des Dxycocco-Sphagneteta Br.-Bl. et R. Tx. 1943 en Belgique. Coll. Phyt. VII, Lille: 437-459.
- SPINNER H. - 1926. Le climat de la Vallée de la Brévine. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. Tome 51: 20-32.
- STEBING L. und WESTHOFF V. - 1966. Kationenaustauschkapazität der Wurzeln und Nährstoffpotential des Bodens in psammophilen und halophilen Pflanzengesellschaften der niederländischen Meeresküste. Vegetatio 13: 293-301.
- STRASSER W. - 1971. Die Vegetation des Seeliswaldes im Reutigenmoos südlich von Thun. Inaug. Diss. Univ. Bern, 206 p.
- STRAUB R. - 1964. Untersuchungen über die Kationenumtauschkapazität der Wurzeln von Trockenrasen- und Wiesenpflanzen. Diss. Würzburg, 99 p.
- STUART CHAPIN III F., VAN CLEVE K. and CHAPIN M.C. - 1979. Soil temperature and nutrient cycling in the tussock growth form of Eriophorum vaginatum. J. Ecol. 67: 169-189.
- SUTER H. 1936. Description géologique de la carte: Les Bois et Saint-Imier. Mat. pour la carte géol. No 72.
- TINSLEY J. - 1950. The determination of organic carbon in soils by dichromate mixtures. Trans. 4th. Int. Cong. Soil Sci. 1, 161-165.
- TOSCA C. et LABROUE L. - 1981. Calcicoles et calcifuges: Composition minérale de quelques espèces des pelouses d'altitude. Decol. Plant. Vol. 2 (16), no 2: 149-154.
- TOUTAIN F. - 1974. Etude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles. Thèse Univ. Nancy I. CNRS A.D. 9650.
- TURMEL J.-M. 1969. Réaction de quelques espèces végétales vivant dans la tourbière de Sommant (Haute-Savoie) vis-à-vis du potentiel d'oxydo-réduction et du pH des sols. Bull. Mus. Hist. nat. 2e série, Tome 41, No 4: 980-989.
- 1972. La tourbière de la Rosière. Notes écologiques. Mus. nat. Hist. nat. Travaux du Laboratoire de "La Jaysinia", 4e fasc., 24 p.
- VAN LEEUWEN Ch. G. - 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia 15: 25-46.

- VAN SCHOOR G.H.J. - 1955. Proportion des éléments minéraux dans la plante et dans le milieu nutritif. Bull. Acad. Roy. Belg., Classe des Sciences: 1147-1167.
- VEDY J.C. - 1973. Relations entre le cycle biochimique des cations et l'humification en milieu acide. Thèse Doc. Etat, Univ. Nancy I.
- VENEMA K.C.W. - 1952. Quelques considérations nouvelles sur la fertilisation. Partie E: Sur la constance de la somme des cations. Rev. Potasse (1,13): 1-5.
- WACQUANT J.-P. - 1969. Adsorption, absorption cationique préférentielle et écologie végétale. Bull. Soc. franç. Physiol. vég. 15,2: 237-251.
- 1977. Adsorption racinaire des ions Fe selon les espèces. C.R. Acad. Sci. Paris Tome 284, Série D: 2115-2117.
- 1978. Sur quelques propriétés des racines et leurs conséquences écologiques révélées par l'étude de l'adsorption cationique en fonction du pH. Physiol. vég. 16(1): 67-79.
- WAUGHMAN G.J. - 1980. Chemical aspects of the ecology of some south German peatlands. J. Ecol. 68: 1025-1046.
- WILOI O. - 1977. Beschreibung exzentrischer Hochmoore mit Hilfe quantitativer Methoden. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, 60. Heft. 128 p.
- WILKE B.M. - 1975. Bodenchronosequenzen aus Lockersedimenten der Lechtterrassen. Zeitsch. Pflanzenern. Bodenk., Heft 2: 153-171.
- YERLY M. - 1970. Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, 44. Heft, 119 p.

Imprimé par REPRO-SERVICE
Marc-A. Bétrix CH 2034 RESEUX
Mars 1984

Transect B

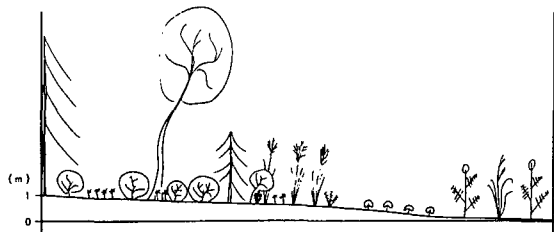
Figure 28 a & 28 b

SITUATION : Bordure NW de la tourbière de la Burignière, vallée de Joux (VD)

COORDONNÉES : 502.050 / 156.900

CONTACT : Sphagno - Piceetum \Rightarrow Coricetum fuscae \Rightarrow Aconito - Filipenduletum

SCHEMA :

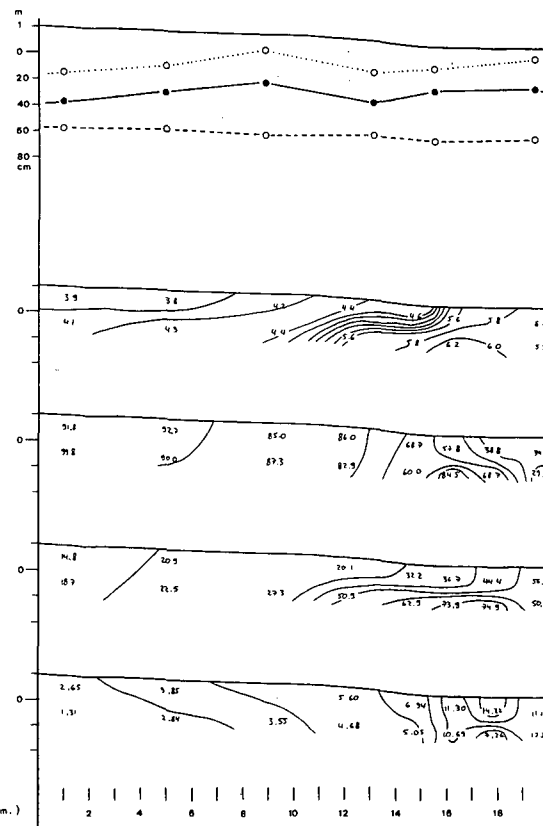


DISTANCE (m) 0 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20

GROUPEMENTS	SPHAGNO - PICEETUM betulet.	L. b CALLUNA	MOLI PR. b CAREX FUSCA	VIOLA	ACON. - FILIPENDULET.		
RELEVÉS DE LA VEGETATION							
B Rhytidadelphus lowei	X X						
B Dicranum scoparium	X X X X X X X						
A Sphagnum acutifolium	X X X X X X X X X X						
B Picea abies ?	X						
B Betula pubescens ?	X X X X X						
D Pleurozium schreberi	X X X X X						
B Vaccinium myrtillus	X X X X X X X X X X X X						
B Sphagnum splendens	X X X X X X X X X X X X						
C Sorbus aucuparia ss	X X X X X X X X X X X X						
B Lonicera nigra x	X X X X X X X X X X X X						
B Malanthemum bifolium	X X X X X X X X X X X X						
B Picea abies x	X X X X X X X X X X X X						
A Vaccinium vitis-idaea	X X X X X X X X X X X X						
D Sphagnum magellanicum	X X X X X X X X X X X X						
A Vaccinium uliginosum	X X X X X X X X X X X X						
D Sphagnum rubellum	X X X X X X X X X X X X						
B Polytrichum formosum	X X X X X X X X X X X X						
B Molinia caerulea	X X X X X X X X X X X X						
D Calluna vulgaris	X X X X X X X X X X X X						
A Ptilium crista-castrensis	X X X X X X X X X X X X						
F Betula pubescens ss	X X X X X X X X X X X X						
D Melampyrum pulchrum	X X X X X X X X X X X X						
D Eriophorum vaginatum	X X X X X X X X X X X X						
F Hardia stricta	X X X X X X X X X X X X						
F Carex rostrata	X X X X X X X X X X X X						
G Potentilla erecta	X X X X X X X X X X X X						
B Rhytidadelphus squarrosus	X X X X X X X X X X X X						
F Anthoxanthum odoratum	X X X X X X X X X X X X						
L Carex panicea	X X X X X X X X X X X X						
G Agrostis tenuis	X X X X X X X X X X X X						
F Carex echinata	X X X X X X X X X X X X						
G Viola palustris	X X X X X X X X X X X X						
L Carex isporina	X X X X X X X X X X X X						
I Sanguisorba officinalis	X X X X X X X X X X X X						
I Polygonum bistorta	X X X X X X X X X X X X						
I Festuca rubra	X X X X X X X X X X X X						
L Vicia cracca	X X X X X X X X X X X X						
I Deschampsia cespitosa	X X X X X X X X X X X X						
I Lathyrus pratensis	X X X X X X X X X X X X						
I Galium uliginosum	X X X X X X X X X X X X						
I Ranunculus acris	X X X X X X X X X X X X						
I Cirsium demissa	X X X X X X X X X X X X						
I Filipendula ulmaria	X X X X X X X X X X X X						
L Geum rivale	X X X X X X X X X X X X						
I Galium palustre	X X X X X X X X X X X X						
L Cardamine pratensis	X X X X X X X X X X X X						
I Carex acutiformis	X X X X X X X X X X X X						
I Oxalis palustris	X X X X X X X X X X X X						
X Delanagrostis lancoetata	X X X X X X X X X X X X						
RELEVÉS UTILISÉS DANS L' ANALYSE NUMÉRIQUE	B 000	B 050	B 090	B 145	B 160	B 175	B 195

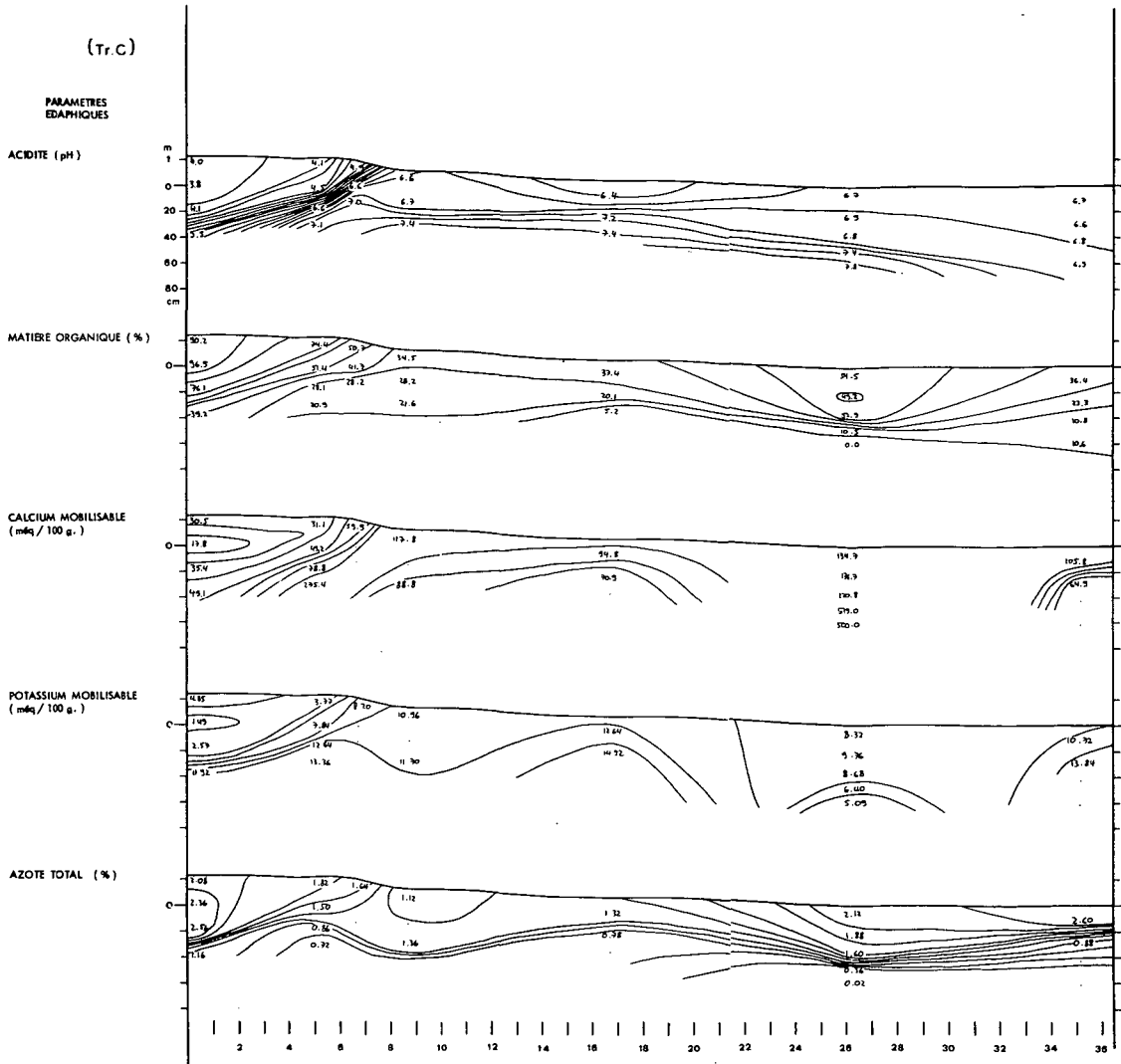
HYDROLOGIE

NIVEAU DE LA NAPPE PHREATIQUE



TRANSECT C

Figure 29 b



Transect D

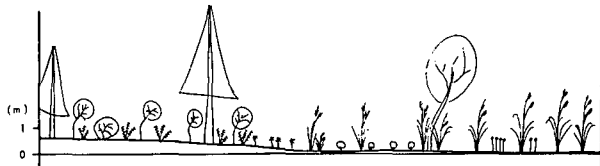
Figure 30 a & b

SITUATION : Bordure de la tourbière de la Butignière, vallée de Joux (VD)

COORDONNÉES : 502.250 / 157.160

CONTACT : Pino - Sphagnetum ► Caricetum fusca ► Caricetum davallianae

SCHEMA :



DISTANCE (m) 0 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22

GROUPEMENTS PINO - SPHAGNETUM L. & CALLUNA PR. & FUSCA GR. & VIOLA P. CARICETUM DAVALLIANAE

RELEVÉS DE LA VEGETATION

B Vaccinium myrtillus	- XX	XXXXXXXXXX			
A V. vitis-idaea	-	X			
A Pinus unguis					
A P. mugo L.					
A Vaccinium uliginosum	XXXXXXXXXXXXXXXXXXXX	XXXXXXXXXX			
D Eriophorum vaginatum	XXXXXXXXXXXXXXXXXXXX	XXXX			
D Calluna vulgaris	XXXXXXXXXXXXXXXXXXXX	XXXX			
F Alopecurium palustre		X			
D Polytrichum strictum		X			
D Pleurozium schreberi	X				
D Sphagnum squarrosum		XXXXXXXXXX			
D Helmspium paludosum		XXXX			
A Oxycochus quadrifidus		X			
F Carex rostrata		XXXXXXXXXX	XXXX		
B Comus palustris		X			
F Anthoxanthum odoratum		XX			
F Hardus stricta					
F Solidago virga-aurea		XXXXXX			
B Hylacomium splendens		XX			
I Angioses silvestris					
F Trichophorum cespitosum		XXXXXX			
G Viola palustris		XX			
G Molinia caerulea		XXXXXXXXXX			
G Betula pubescens L.		XXXXXX			
F Carex flacca		XXXX			
F Calligonum stramineum		X			
G Potentilla erecta		XXXXXXXXXX	XXXX		
F Carex echinata		XXXXXX	XXXX		
G Rhytidadelphus squarrosum		XX			
G Carex lasiocarpa		XXXXXX	XXXX		
I Sanguisorba officinalis		XXXXXX	XXXXXX		
I Succisa pratensis		X			
M Carex paludosa		X			
L Carex panicea					
I Carex acutiformis					
L Carex davalliana					
I Galium uliginosum					
G Quisquater palustre					
L Pulmonaria obscura					
I Galium boreale					
L Oxyria nemoralis					
I Nottus seligeri					
L Trollius europaeus					
L Ranunculus auricomus					
L Juncus inflexus					
I Festuca rubra					
I Lathyrus pratensis					
L Rhytidadelphus triquetrus					
L Thuidium philiberti					
L Crocus albiflorus					
L Carex umbrosa					
I Polygonum bistorta					
G Lunula multiflora					
L Bryum pseudotriquetrum					
I Carex lasiocarpa					
I Cladonia dendroidea					

RELEVÉS UTILISÉS DANS L'ANALYSE NUMÉRIQUE

D000

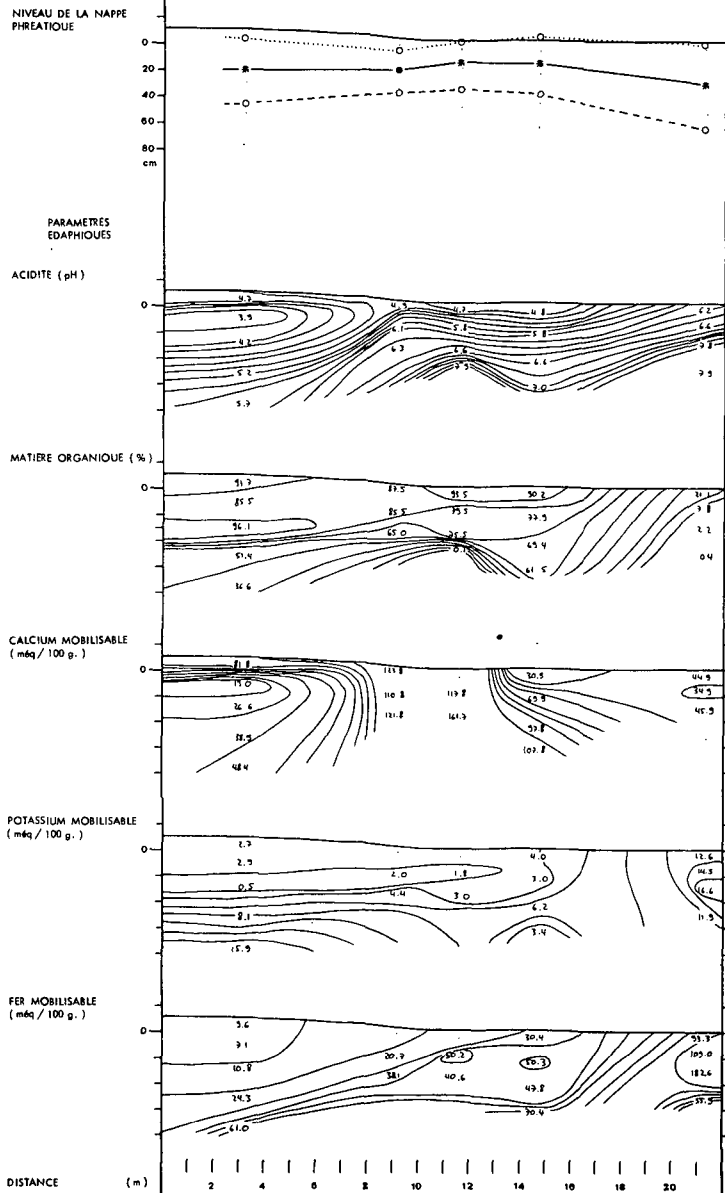
D090

D118

D145

D210

HYDROLOGIE



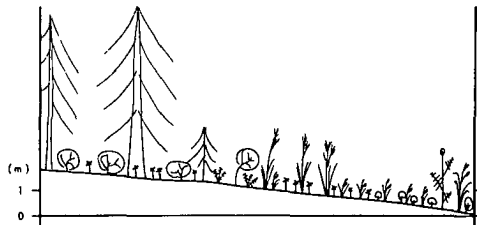
DISTANCE (m) 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20

SITUATION : Bordure NE de la tourbière de la Burtignière, vallée de Joux (VD)

COORDONNÉES : 502.400 / 157.120

CONTACT : Sphagno - Piceetum ► Caricetum fuscae ► Caricetum gracilis

SCHEMA :



DISTANCE

(m) 0 2 4 6 8 10 12 14 16

GROUPEMENTS

SPHAGNO
- PICEETUM ba.
L. A. CALLUNA
MOLINIA
C. FUSCA
VIOLA
FIL.
CG.

RELEVÉ DE LA
VEGETATION

	SPHAGNO - PICEETUM ba.	L. A. CALLUNA	MOLINIA	C. FUSCA	VIOLA	FIL.	CG.
B Picea abies x							
B Dicranum scoparium x							
B Picea abies T							
B Lonicera nigra x							
B Vaccinium myrtillus							
B Malloestemum bifidum							
A Vaccinium vitis-idaea							
B Hydrocotyle splendens							
D Sphagnum apiculatum							
D Polypodium strictum							
A Vaccinium uliginosum							
O Olygopogon caesiatus							
D Ericophorum vaginatum							
D Calluna vulgaris							
D Sphagnum quinquefarium							
D Pleurozium schreberi							
B Solidago virginiana							
D Sphagnum magellanicum							
B Molinia caerulea							
F Aulacomnium palustre							
F Anthoxanthum odoratum							
F Carex stricta							
O Potentilla atrata							
F Dicranum bonjeani							
F Carex sibirica							
O Elytidelphium squarrosum							
F Carex flacca							
O Odonotrichia sphagni							
F Calliergonella cuspidata							
F Sphagnum squarrosum							
I Veratrum album							
B Calluna vulgaris lanceolata							
C Lumnitzera multiflora							
F Carex rostrata							
F Betula pubescens es							
C Equisetum palustre							
O Agrostis tenuis							
C Viola palustris							
I Hottentotta mollis							
I Polygonum bistorta							
J Sanguisorba officinalis							
J Juncus effusus							
I Cladonia dendroidea							
J Carex flacca							
B Calluna mollugo							
J Deschampsia cespitosa							
B Carex gracilis							
I Filipendula ulmaria							
I Gium rivale							
I Thuidium philibertii							
B Ranunculus acris							
I Carex scutiformis							
B Aconitum pyramidalis							
B Valeriana officinalis							
I Calluna palustris							
B Carex clareocoma							
B Phalaris arundinacea							

RELEVÉS UTILISÉS DANS
L'ANALYSE NUMÉRIQUE

F 000

F 080

F 090

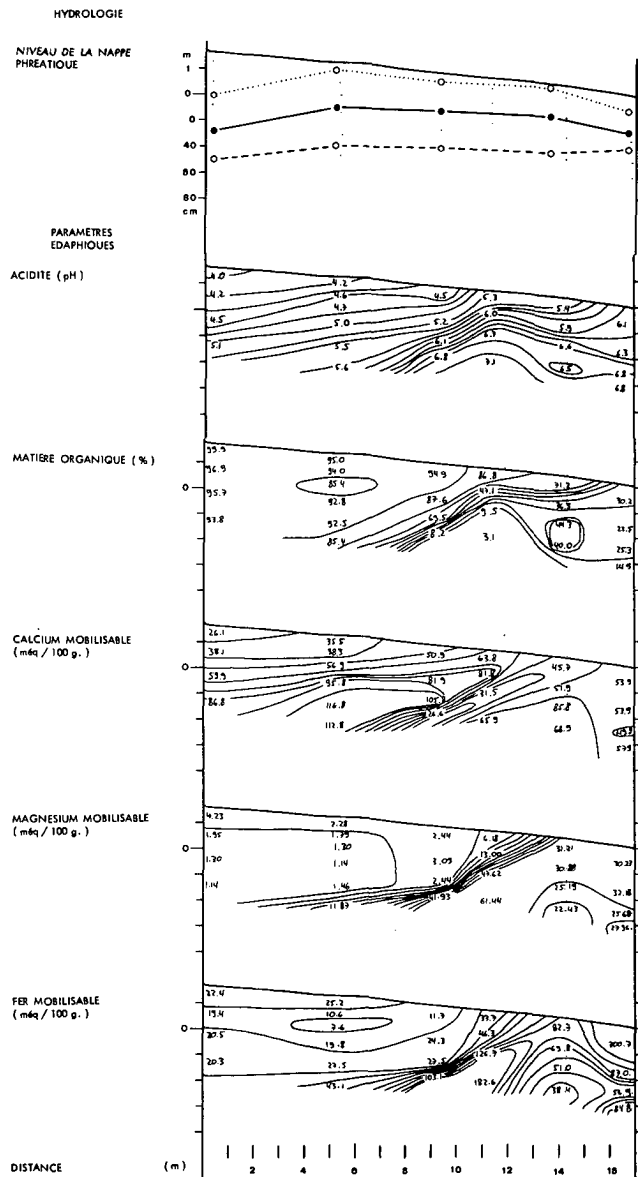
F 110

F 140

F 168

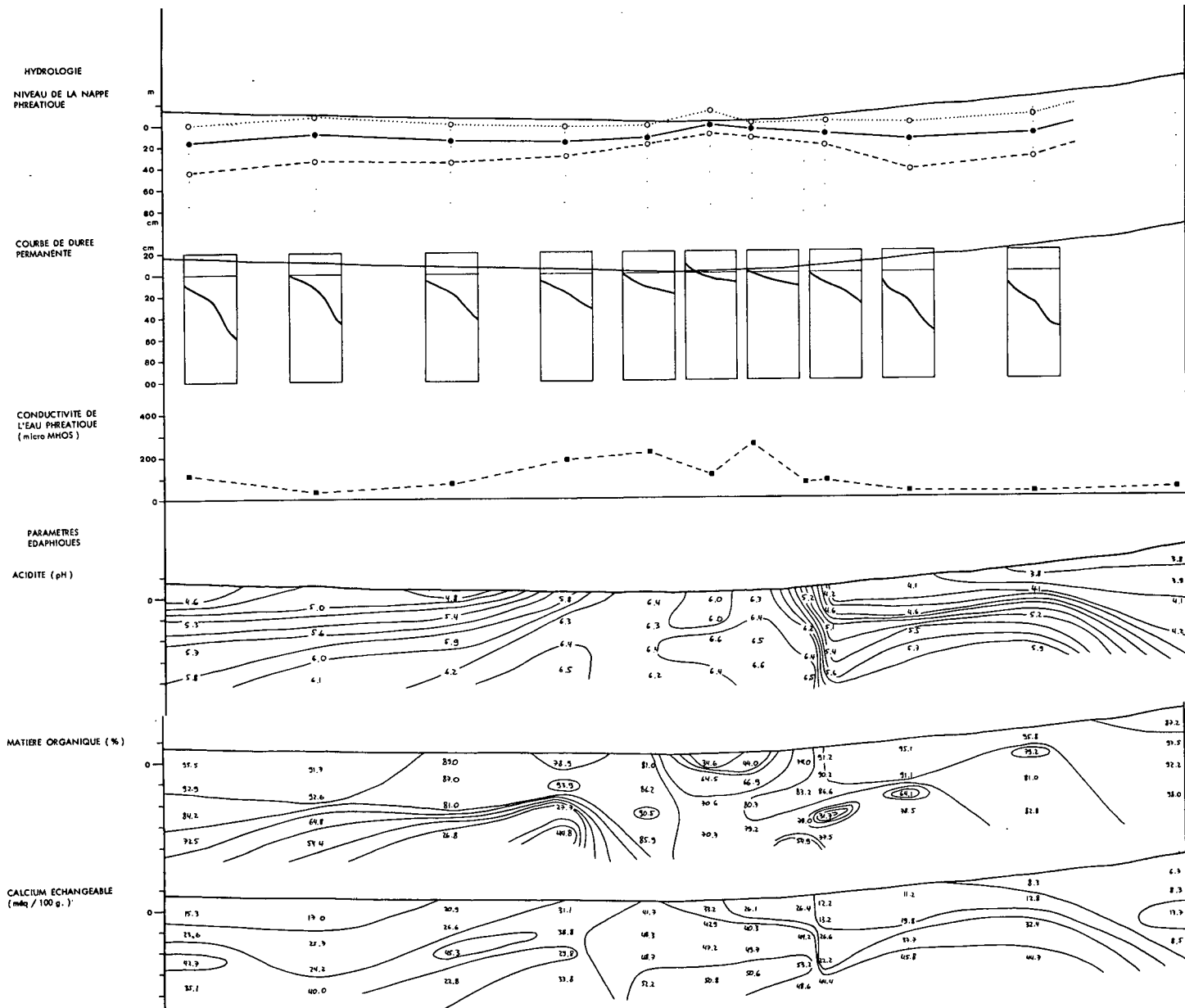
Transect F

Figure 32 a & b



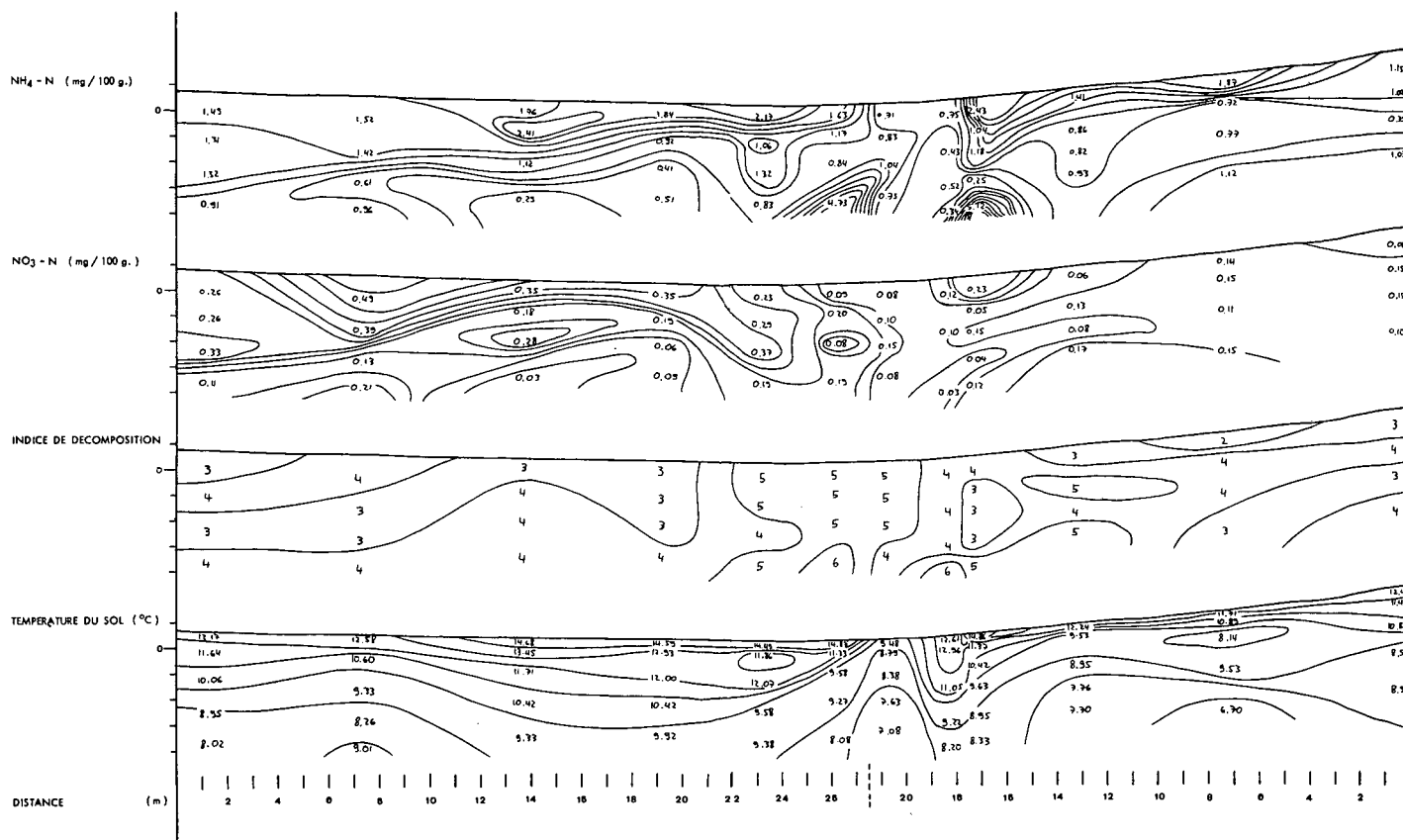
TRANSECT G + H

Figure 34 b



TRANSECT G + H

Figure 34 b (suite)



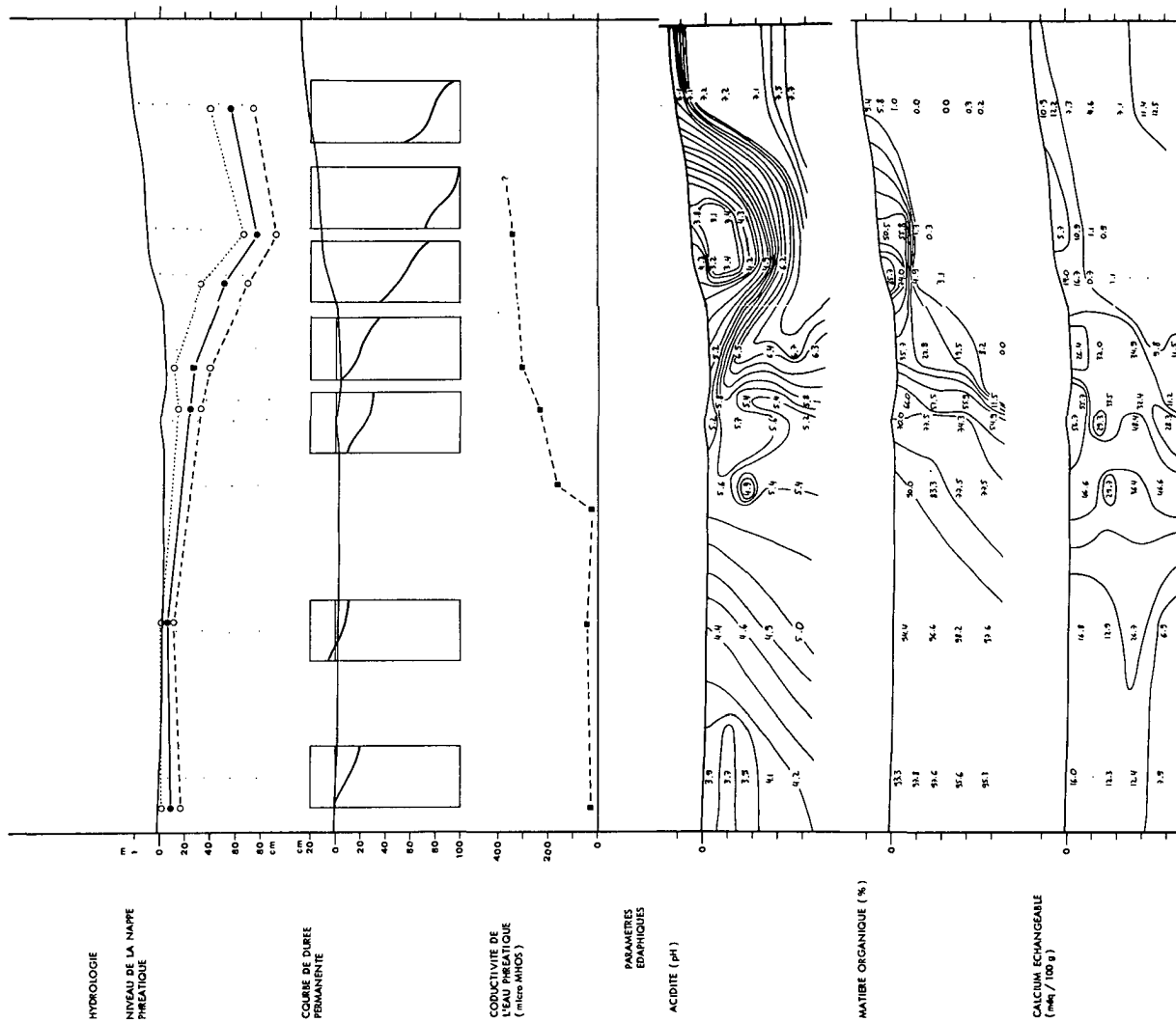
TRANSECT G + H

Figure 34 b (suite)



TRANSECT I

Figure 36 b



TRANSECT I

Figure 36 b (suite)

