

ÉTUDES STRUCTURALES ET DYNAMIQUES SUR DES ÉCOSYSTÈMES DE TOURBIÈRES ACIDES I — DYNAMIQUE DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX ET HYDROLOGIE D'UNE TOURBIÈRE DE L'ÉTAGE MONTAGNARD DU MASSIF CENTRAL*

par Ph. JULVE (1), J. BRUNHES (2), C. MIOUZE (3)

MOTS-CLÉS : Tourbière acide - Microclimatologie - Hydrologie - Groupements végétaux.

KEY-WORDS : Peat bog - Microclimatology - Hydrology - Vegetal groupements.

RÉSUMÉ (Travail original)

Les auteurs ont engagé une étude pluridisciplinaire des tourbières acides du Massif central français. Dans ce premier article ils présentent la tourbière de Chambedaze où se déroule la majeure partie des recherches.

Des sondages et des carottages permettent de retracer l'histoire de cette tourbière dont le lac se soulève en même temps qu'il se comble. Par ailleurs les cendres volcaniques qui ont par deux fois recouvert le site semblent actuellement jouer le rôle de couche drainante profonde. L'eau de surface se déminéralise et s'acidifie depuis les sources périphériques jusqu'au haut-marais terminal.

Les successions primaires progressives de la végétation d'une tourbière montagnarde représentative sont décrites de manière fonctionnelle et sont intégrées dans un modèle à valeur plus générale. Les différents complexes de végétation sont analysés floristiquement et écologiquement et sont replacés dans le cadre de leurs liaisons dynamiques. Une carte des complexes de groupements végétaux illustre le texte.

Les tourbières à sphaignes présentent une végétation organisée en complexes : mosaïques, superpositions, zonations. Cet agencement résulte d'une évolution dynamique autogène à partir d'un plan d'eau, d'une source ou d'une zone mal drainée. Si les conditions hydrologiques et climatiques le permettent, cette évolution conduit, au cours de successions végétales ordonnées à la création de biotopes originaux et sélectifs utilisés par des communautés d'arthropodes spécifiques.

Un ensemble d'études, coordonnées par le laboratoire d'Écologie Appliquée de l'Université de Clermont-Ferrand, a été entrepris avec pour objectif de caractériser ces diffé-

SUMMARY (Original scientific paper)

Studies on structure and dynamics of acid peat-bog ecosystems. I. Dynamics of vegetation and hydrology in a peat-bog in the French Massif central

The authors have engaged upon a pluridisciplinary study of acid peat-bogs in the french Massif central. In this first article they present the Chambedaze peat-bog where the major part of their research has been carried out.

Probing and test-bores allow the authors to trace the history of the peat-bog whose lake rises and at the same time fills itself up. Moreover, volcanic ashes, which has covered the site on two occasions, presently appears to be acting as a deep drainage layer. Surface water is demineralised and becomes acidic from the peripheral springs towards the terminal raised bog.

The progressive primary successions of a mountain bog vegetation are functionally described and are integrated in a more generalized model. The different vegetation complexes are floristically and ecologically analysed and placed in the frame of their dynamical connections. A map of vegetation communities complexes is joined.

rentes communautés, de mettre en évidence les liaisons qui peuvent exister entre elles et les groupements végétaux et enfin de souligner les éventuels parallélismes entre les phénomènes successionnels affectant producteurs primaires, secondaires et prédateurs. Les résultats obtenus seront présentés en une suite d'articles que débute cette présentation des deux tourbières étudiées.

Plus globalement, ce programme de recherche vise, à partir de l'étude de deux tourbières représentatives, à l'élaboration de modèles transposables à d'autres tourbières de la région paléarctique. Un réseau de collaboration oeuvrant d'ores et déjà à la définition d'une méthodologie commune permettra de procéder aux vérifications indispensables.

L'intérêt majeur s'est porté sur la tourbière de Chambedaze (Massif central) qui est la plus diversifiée et la mieux conservée des tourbières de l'étage montagnard en Auvergne. Le complexe tourbeux de la Barthe a par ailleurs été choisi pour la relative simplicité de ses groupements et pour son

(1) Station Internationale de Phytosociologie, Haendries — 59270 BAILLEUL.

(2) Écologie Appliquée, Université B. Pascal, B.O. 45 — 63170 AUBIÈRE.

(3) Centre d'Études Techniques Equipement, 8-10 rue B. Palissy, B.P. 11 — 63014 CLERMONT-FERRAND.

* Reçu le 11 novembre 1987, version révisée acceptée le 10 juin 1988.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 27.458 ex 1

Cote : B

8 FEVR. 1990

P161

accessibilité ; nous y avons installé une station météorologique automatique.

PRÉSENTATION DE LA TOURBIÈRE DE CHAMBEDAZE

I — LE SITE ET SON HISTOIRE

La tourbière de Chambedaze, où nous avons effectué l'essentiel de notre étude, est située dans le Massif central (coordonnées Lambert : 642 est et 349,4 nord), au sud-est du Massif du Sancy, sur la bordure ouest du vaste manteau de laves basaltiques qui forme le plateau du Cézallier.

Ce plateau, doucement vallonné en son centre, mais profondément entaillé sur ses bords, a une altitude moyenne de 1200 mètres.

La cuvette de surcreusement glaciaire dans laquelle s'est développée la tourbière mesure une cinquantaine d'hectares ; elle est bordée au nord et au sud-est par deux édifices volcaniques anciens.

Le comblement du site (GUENET, 1986) a commencé au Dryas ancien (13000 ans BP) par des dépôts d'argiles ; l'acti-

vité turfigène semble avoir débuté vers 11.000 ans BP, à l'Allerod et au Bölling. Elle se poursuit actuellement, et le lac primitif n'occupe plus que 6 à 7 hectares. Le fonctionnement de la tourbière a été perturbé par deux explosions volcaniques proches, dont les projections ont entièrement, mais inégalement, recouvert le site.

A Chambedaze, des sondages selon les transects AB et CD (Fig. 1 et 2) ont en effet révélé la présence de telles projections dont l'épaisseur varie de 2 à 60 centimètres et qui ont été mises en place au cours de l'Atlantique (GUENET, 1986) entre 6500 ans et 5800 ans BP. Ces cendres grossières proviennent d'abord du Montcineyre, distant de 2,5 kilomètres, qui a fonctionné vers 6500 ans BP, puis du Pavin, distant de 6 kilomètres, qui était actif vers 5800 ans BP (JUVIGNE & GILOT, 1986). Ces projections volcaniques ont ainsi par deux fois submergé l'ensemble du site, encadrant une période de sept à huit siècles pendant laquelle l'activité turfigène a été faible. L'essentiel de ces deux séries de projections se rencontre actuellement à une profondeur qui varie entre -1,90 et -7,50 mètres.

En ce qui concerne l'histoire de la tourbière, cette couche de cendres nous renseigne de façon très précise sur le profil topographique du site au moment des explosions et sur l'activité turfigène qui a suivi cet événement.

Ces pluies de cendres nous montrent ainsi qu'au moment où elles se sont mises en place le lac avait sensiblement la

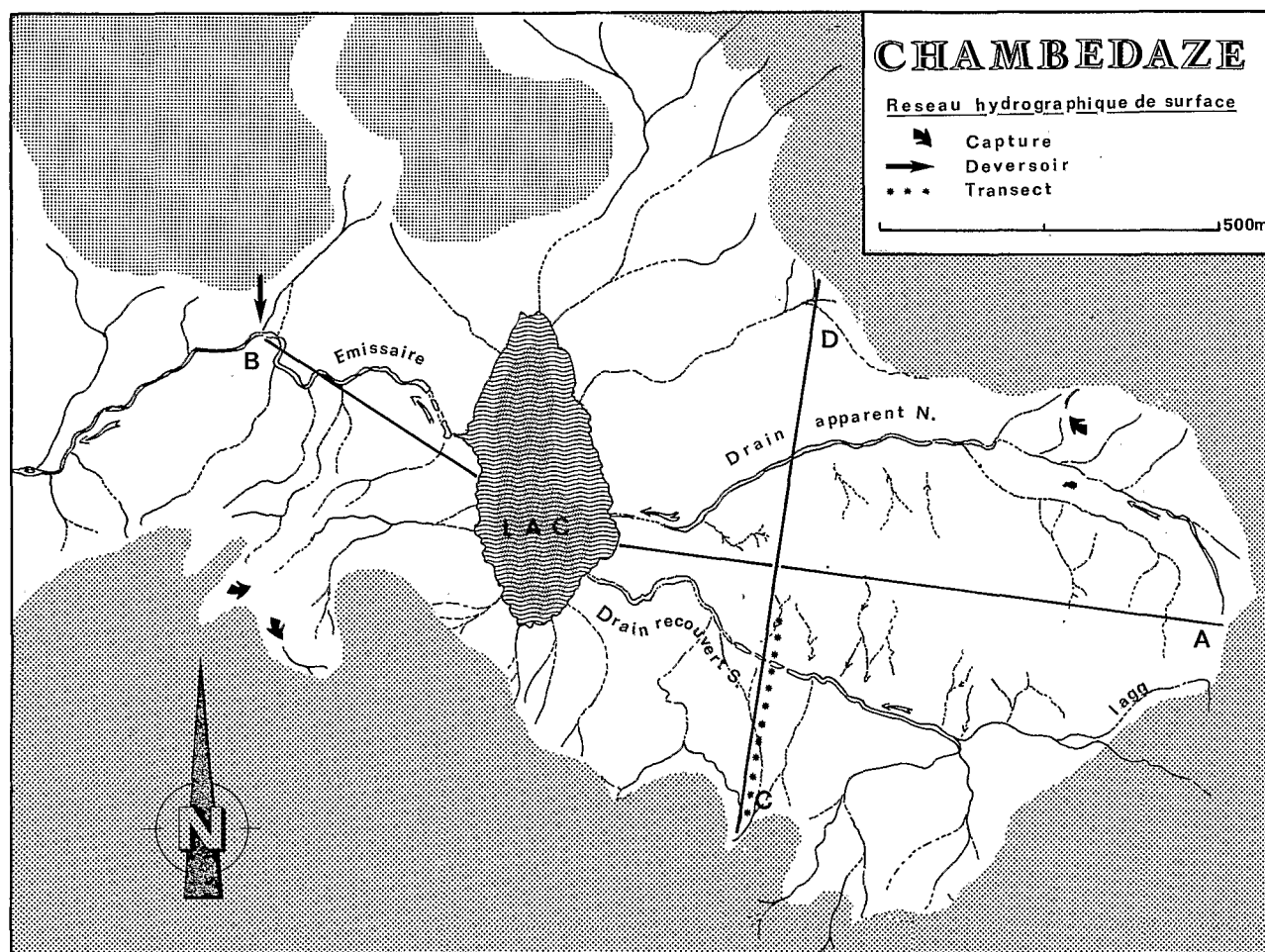


FIG. 1. — Circulation superficielle de l'eau sur la tourbière de Chambedaze. Réseau drainant naturel.

forme d'un croissant dont les deux cornes remontaient dans deux dépressions situées à l'aplomb des deux canaux drainants actuels et entouraient une zone de hauts-fonds, peut-être même une île ou une presqu'île (Fig. 2). La nature de la tourbe accumulée sous ces cendres indique que l'activité turfigène antérieure à l'épisode éruptif était essentiellement due à des groupements minérotrophes. Il est possible que quelques groupements plus oligotrophes aient été également recouverts et enfoncés profondément au fond du lac sous le manteau de cendres, ainsi que le montre un carottage effectué par GUENET (1986).

Après la phase minérotrophe qui a suivi cette éruption volcanique, les groupements oligotrophes générateurs de tourbe claire ont été très actifs. Ils ont progressivement comblé les deux « cornes » du lac primitif et réduit la partie la plus profonde du lac à sa superficie et son volume actuels (7 hectares, et 2,5 mètres de profondeur).

Cependant, en même temps que les bas-marais très turfigènes comblaient le lac, l'émissaire voyait son écoulement freiné par l'invasion des groupements pionniers. Son fond se soulevait progressivement, si bien que le lac se situe actuellement à 1,15 mètre au-dessus de son déversoir. Ce soulèvement du niveau du lac a contribué à entretenir des groupements de croissance qui, sinon, auraient rapidement évolué vers les stades de repos (haut-marais terminal). Ce double mouvement de comblement du lac et de surélévation de son niveau est toujours d'actualité. D'importants radeaux d'hydrophytes se développent en effet dans la partie est du lac, alors qu'un bourrelet de groupements pionniers minérotrophes s'avance sur le plan d'eau, abritant derrière lui des groupements de bas-marais très turfigènes.

Le fond du lac est actuellement occupé par une boue organique qui reste très meuble sur plus de 7,5 mètres, mais qui arrête le lest de la sonde à une profondeur de 2,5 mètres.

II — QUELQUES ÉLÉMENTS D'HYDROLOGIE

1. CIRCULATION SUPERFICIELLE ET PROFONDE

Si on utilise les relevés pluviométriques effectués dans les trois stations météorologiques les plus proches (Picherande à l'ouest, Besse-en-Chandesse au nord, et Egliseneuve au sud) on peut estimer à 1400 mm/an les précipitations reçues par le site de Chambédaze. Celles-ci tombent essentiellement en hiver, de novembre à février, puis en mai et août.

Les eaux qui circulent sur ou dans cette tourbière de type « effluent bassin » (IVANOV, 1975), peuvent être classées en six groupes suivant leur vitesse et leur lieu de transit. On distinguera (INGRAM, 1983), (Fig. 1 et 2) :

- les eaux de ruissellement provenant du bassin versant (Qi),
- les eaux de ruissellement provenant du haut-marais (Qe),
- les eaux de source (Vi),

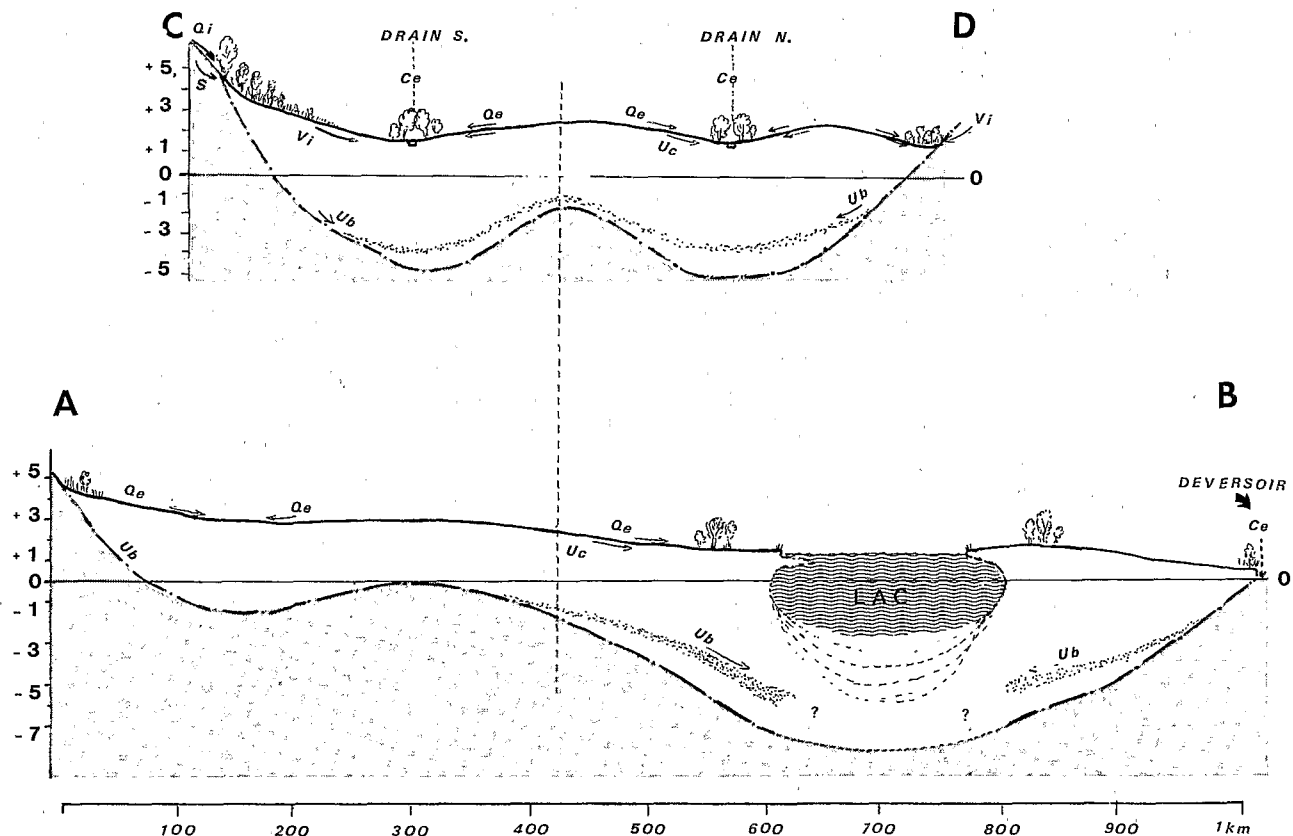


FIG. 2. — Coupes longitudinale (AB) et transversale (CD) du lac-tourbière de Chambédaze. Réseau drainant profond (Uv) et de surface.

— les eaux drainées par les couches superficielles de la tourbe (Uc),

— l'eau drainée en profondeur près du socle, et par les cendres volcaniques ou tephres (Ub),

— l'eau drainée par les pseudo-laggs (*) périphériques et les drains naturels (Ce).

Les eaux de ruissellement (Qi) ne se déversent dans la cuvette qu'à la fonte des neiges et pendant les forts orages de l'été. Mais ces eaux ne pénètrent pas réellement dans la tourbière car elles sont rapidement captées par les pseudo-laggs périphériques qui se poursuivent par deux canaux drainants naturels aboutissant au lac. Cependant, en période de fonte des neiges, c'est une lame d'eau de plus de 30 cm d'épaisseur et de 2 à 5 mètres de large qui transite au-dessus des drains, dont les lits habituels sont totalement submergés. Il est à noter que pendant ces rares phases paroxysmiques, les hauts-marais terminaux restent à l'abri d'une submersion qui n'affecte que les bas-marais.

En dehors de ces périodes exceptionnelles, l'eau provenant du bassin versant arrive dans le site par de très nombreuses sources (Vi) qui apparaissent tout autour de la cuvette (Fig. 1). Les plus importantes de ces sources ne restent apparentes que sur quelques centaines de mètres ; le plus grand nombre d'entre elles disparaissent au bout de quelques dizaines de mètres, parfois beaucoup moins. Ces disparitions se font de trois façons distinctes : l'écoulement peut rester groupé dans un chenal que dominent une mégaphorbiaie et des alignements de bouleaux et de saules, qui deviennent de plus en plus chétifs à mesure que le drain s'enfonce dans la tourbe en direction du lac puis disparaît. L'écoulement peut aussi se faire en nappe, donnant alors naissance à une mégaphorbiaie plus vaste, puis à une phragmitaie, et enfin à des groupements où dominent *Carex rostrata* puis *Carex lasiocarpa*. Dans des conditions un peu exceptionnelles, l'eau de source arrivant dans la tourbière disparaît brusquement dans un «aven» d'un mètre de profondeur qui est en rapport avec la couche de tephres dont la présence a été signalée ci-dessus. Trois de ces captures ont été repérées autour du site de Chambedaze (Fig. 1), et nous laissent penser, sans que nous en ayons la preuve formelle, que les couches de cendres volcaniques jouent un rôle important dans le drainage du site, accentuant ainsi les caractéristiques ombrotrophes de ce type de tourbière. Il est par ailleurs possible que cette circulation profonde au travers de cendres volcaniques modifie la composition chimique de l'eau qui arrive dans le lac par cette voie.

Les zones de haut-marais et tout particulièrement le haut-marais central sont ainsi, grâce à différents fraignages périphériques, totalement hors de portée des eaux minéralisées provenant du bassin versant. Les groupements végétaux des hauts-marais et les communautés animales qu'ils hébergent sont ainsi alimentés par des eaux d'origine strictement ombrogène, peu minéralisées et donc fortement et rapidement acidifiables.

Les pluies qui tombent sur les hauts-marais ne peuvent que très faiblement s'évacuer par percolation et diffusion latérale, car la tourbe compacte est un matériau imperméable (RICOUX, 1982). La majeure partie, sinon la totalité des précipitations, s'écoule donc par ruissellement au niveau des premiers centimètres de la tourbière (Qe) (IVANOV, 1975 ; UBGRAL, 1983 ; MIOUZE, 1986). Sur les photos aériennes, un réseau drainant de surface (schlenken) apparaît très nettement ; il découpe le haut-marais en une multitude de petites buttes séparées par des dépressions qui se remplissent en période de pluie, puis se vident les unes dans les autres, s'écoulant dans des «gouilles» de plus en plus larges, jusqu'aux drains naturels nord et sud.

Le haut-marais terminal offre ainsi à la faune une mosaïque de biotopes : les uns, qui participent au réseau drainant superficiel, sont gorgés d'eau pendant une bonne partie de l'année, les autres, en relief, ne sont alimentés directement que lors des précipitations.

2. CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DE L'EAU DE SURFACE

Afin de préciser les caractéristiques physico-chimiques des gîtes larvaires des insectes étudiés, nous avons analysé les variations de la composition chimique de l'eau libre en surface le long d'un transect mentionné sur la coupe CD (Fig. 1 et 3). Ce transect débute près d'une source, et se termine sur un haut-marais terminal. Dans ce but, nous avons prélevé de l'eau libre tous les deux mois, depuis avril jusqu'à octobre, au niveau de la source et des cinq stations d'échantillonnage zoologique (Tableau 1 en annexe et Figs. 4 et 5).

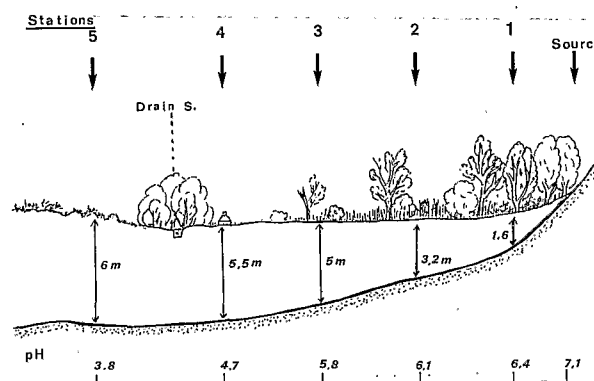


FIG. 3. — Situation des stations d'échantillonnage dans la tourbière de Chambedaze (variations du pH depuis la source jusqu'au bombement central, évolution du couvert végétal et de l'épaisseur de tourbe).

A la source, l'eau apparaît peu minéralisée et son pH est toujours proche de la neutralité. A une dizaine de mètres de la source, dans la mégaphorbiaie qui se développe sur tourbe (station 1), le sol est en permanence gorgé d'eau ; la minéralisation y est plus élevée alors que le pH s'abaisse un peu.

Le long du transect, nous assistons ensuite à une baisse régulière du pH et des teneurs en Ca, Na, K et Mg. Dans la zone à *Carex rostrata* qui reste en permanence plus ou moins inondée (station 2), le pH oscille légèrement autour de 6, pour passer à 5,8 à la hauteur de la station 3 où domine *Carex lasiocarpa* et où les sphaignes font leur apparition. Dans le groupement ombrogène de croissance sur lequel nous avons placé nos pièges à émergences, l'eau n'apparaît plus que sporadiquement entre les buttes de sphaignes ; le pH s'abaisse à 4,7.

Le haut-marais sur lequel a été placée la station 5 est soumis à une alimentation hydrique strictement ombrogène. Ce type d'alimentation rend bien compte de la très faible minéralisation de l'eau de surface et de la facilité avec laquelle l'activité des sphaignes fait chuter le pH jusqu'à 3,8.

Par contre, les eaux du lac ont un pH neutre ou basique ($7 < \text{pH} < 9$), avec un taux de 4,00 ppm pour le calcium et de 2,99 ppm pour le sodium. Ces taux sont environ deux fois plus élevés que ceux de l'eau de source qui alimente la tourbière.

* Lagg (terme suédois) = Rand (terme allemand) : bordure déprimée entourant une tourbière bombée, servant de drain et formant transition entre un sol minéral et un sol tourbeux.

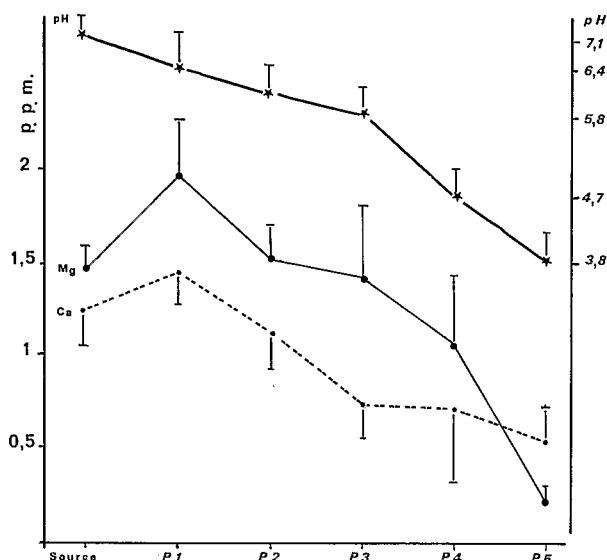


FIG. 4. — Évolution du pH, de la teneur en magnésium et en calcium de l'eau de surface le long du transect d'échantillonnage.

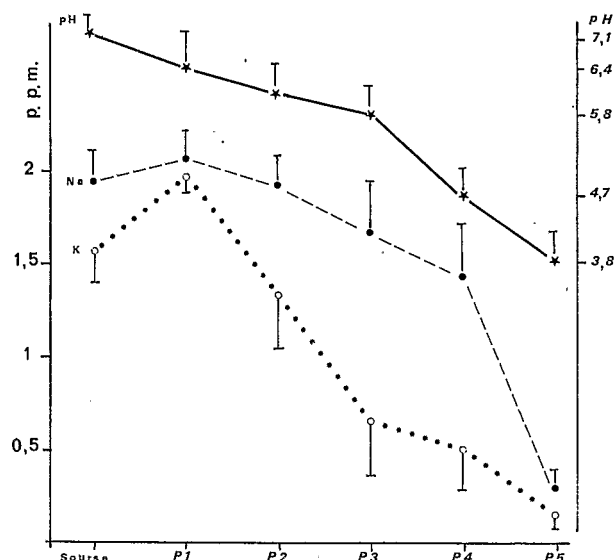


FIG. 5. — Évolution du pH, de la teneur en potassium et en sodium de l'eau de surface le long du transect d'échantillonnage.

III — DYNAMIQUE PRIMAIRE ET GROUPEMENTS VÉGÉTAUX REPRÉSENTÉS

La tourbière de Chambedaze est une tourbière topogène issue de la colonisation végétale, à partir de rives, d'un lac d'origine glaciaire, en climat montagnard (Pseudohochmoor — Shwingrasen mit Restsee, BICK 1985).

1. DYNAMIQUE PRIMAIRE DES TOURBIÈRES DU TYPE DE CHAMBEDAZE

La reconstitution de séries dynamiques en milieux tourbeux se heurte à certaines difficultés :

- nécessité de distinguer les successions liées au fonctionnement de la végétation (dynamique autogène) de celles liées à des influences externes (dynamique allogène), telles les variations climatiques historiques ou les influences anthropozoogènes (drainage, incendie, exploitation, ...);

- nécessité de distinguer, dans la dynamique autogène, la colonisation primaire progressive des recolonisations secondaires progressives de « cicatrisation »;

- nécessité de distinguer, en présence d'observations synchroniques, ce qui peut évoquer une dynamique de ce qui peut résulter d'une simple juxtaposition en zonation stable, notamment le long du gradient « centre tourbière <----> lagg ».

De plus, la durée de persistance de certains stades et la méconnaissance des structures et mécanismes adaptatifs (« attributs vitaux ») de plusieurs plantes accentuent encore le caractère hypothétique de nombreux modèles issus de la bibliographie.

Enfin, l'échantillonnage sociologique est particulièrement délicat dans ces milieux, ce qui rend difficile les comparaisons bibliographiques dans l'espace (généralisation à l'échelle

européenne), mais aussi dans le temps pour les travaux anciens (affinement méthodologique sensible depuis une dizaine d'années).

L'application progressive des méthodes de l'approche synusiale intégrée (GILLET 1986a, 1986b, 1987, DE FOUCAULT 1986a, JULVE 1986, 1988a, 1988b), devrait permettre de renforcer considérablement les conclusions actuelles des phytosociologues en zones tourbeuses.

C'est cette conception, considérée comme un perfectionnement de l'approche sigmatiste classique, qui a été utilisée pour l'élaboration de la carte. On se reportera aux articles cités pour les détails techniques concernant la réalisation des relevés et la définition des unités.

D'une manière générale, et compte tenu des réserves ci-dessus, la dynamique primaire progressive des tourbières du type de Chambedaze s'opère en deux phases :

- une **phase minérotrophe** où l'alimentation hydrique et minérale des végétaux est assurée par les eaux phréatiques du lac issues de la collecte du bassin versant (sources, ruissellements). Dans cette phase, la colonisation suit le modèle linéaire (voir JULVE 1988a), les groupements végétaux étant agencés en ceintures concentriques. Les phanérogames sont des herbacées héliophytes ou hémicryptophytes à pollinisation surtout anémophile et dissémination hydrochore ou barochore. A l'échelle européenne, le déterminisme de la variation des groupements végétaux est principalement édaphique, lié à l'hygrophilie et au niveau trophique (teneurs en azote et phosphore).

- une **phase ombrotrophe** où l'alimentation hydrique et minérale est essentiellement assurée par les eaux de pluie. Dans cette phase, la colonisation suit le modèle en taches (voir JULVE 1988a), les groupements végétaux étant agencés en mosaïque de stades évolutifs variés. Les phanérogames sont, pour la plupart, des ligneux chaméphytes à pollinisation entomophile dominante et dissémination zoochore. A l'échelle holarctique, le déterminisme de la variation des groupements phanérogamiques semble surtout climatique, les conditions édaphiques étant, pour ces stades, assez semblables sur l'ensemble de l'aire. Quelques espèces sont cepen-

dant typiques de ces groupements : *Vaccinium microcarpum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Betula nana* en Europe boréo-continentale ; *Scirpus cespitosus* spp. *cespitosus*, *Vaccinium oxycoccus* en Europe moyenne ; *Erica tetralix*, *Erica ciliaris*, *Scirpus cespitosus* spp. *germanicus* en Europe océanique ; *Ledum groenlandicum*, *Kalmia angustifolia*, *Kalmia polifolia*, *Vaccinium macrocarpum* et *Chamaedaphne calyculata* en Amérique boréale.

Les bryophytes, quant à eux, se succèdent de manière continue au cours de ces deux phases et sont déterminées par l'hygrophilie et la teneur en cations échangeables du milieu, d'autant mieux corrélée au pH que l'on se rapproche des valeurs acides. Dans les tout derniers stades apparaissent des bryophytes de landes, et même des lichens, qui peuvent être d'autant plus abondants que le régime hydrique est plus perturbé. La figure 6 présente schématiquement la succession des principales sphaignes rencontrées à Chambédaze.

Il est à noter que les phanérophytes peuvent s'implanter à n'importe quel stade de la succession sous certaines conditions :

- en phase minérotrophe (*Betula pubescens*, *Betula carpatia*, divers *Salix* : *pentandra*, *lapponum*, *aurita*, *caprea*, et leurs hybrides), si la graine peut germer, ce qui exclut les stades intra-aquatiques, et si un certain mouvement de l'eau pallie l'asphyxie relative des racines. L'apport de fertilisants (nitrates, phosphates) peut avoir le même résultat car les anions sont susceptibles d'assurer les réactions oxydatives de la chaîne des cytochromes en donnant leurs électrons.

- en phase ombrotrophe (*Pinus rotundata*), si la mycorhization des racines peut se faire, d'où la régénération en bouquets plus fréquents et la germination plus aisée des graines sur d'anciennes souches.

A l'étage planitiaire-collinéen, *Alnus glutinosa* dans la phase minérotrophe et *Pinus sylvestris* dans la phase ombrotrophe participent à la colonisation ligneuse d'autres types de tourbières.

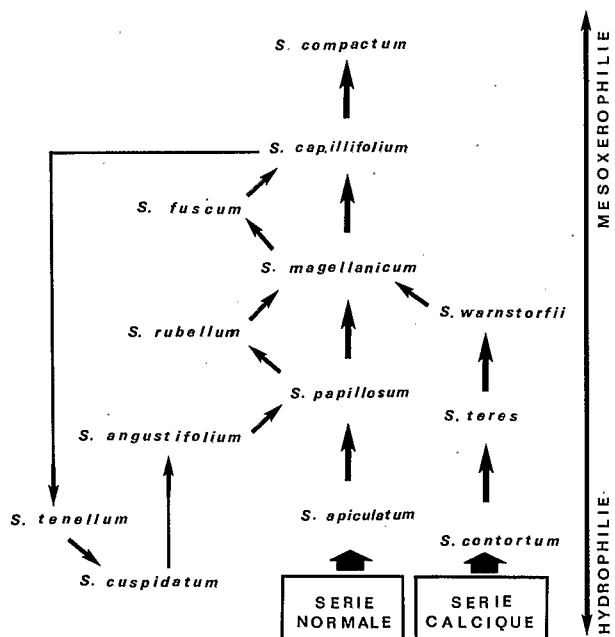


FIG. 6. — Successions dans deux séries, l'une calcique, l'autre «normale», des principales sphaignes présentes à Chambédaze.

2. GROUPEMENTS VÉGÉTAUX OBSERVÉS À CHAMBÉDAZE

Compte-tenu de l'échelle choisie et du but recherché, la carte de végétation (Fig. 7) ne représente pas systématiquement des phytocoénoses ou des synusies mais des complexes de groupements végétaux ; leur déterminisme écologique et leur structure architecturale et sociologique sont brièvement évoqués ci-après.

PHASE AQUATIQUE

Elle est représentée par l'ensemble de hydrophytes intra-aquatiques et de surface qui concourent à la sédimentation de la gyttja de fond (boue organique). Cette phase aquatique est indépendante de la colonisation tourbeuse proprement dite. On distingue un groupement à *Elodea canadensis* et *Myriophyllum spicatum*, ainsi qu'un groupement à *Potamogeton natans* et *Nymphaea alba*. Le pH oscille entre 7 et 9 suivant les points du lac, les années, les saisons.

PHASE MINÉROTROPHE, BAS-MARAIS TREMBLANT

Elle est représentée par la succession en zonation de trois groupements végétaux minérotrophes et mésotrophes hydrophiles plus ou moins développés selon les endroits du lac. En suivant la colonisation progressive primaire, on reconnaît les stades suivants :

□ Stade 1

Le *Potentillo palustris-Equisetum fluviatilis* est une forme mésotrophe et montagnarde de l'association de STEFFEN (1931). Le pH oscille ici autour de 7. C'est le groupement le plus aquatique.

□ Stade 2

Le *Cicuto virosae-Caricetum rostratae*, où l'apiacée est peut-être représentée par la forme *angustifolia* (= *Cicuta tenuifolia* FROLICH), a un pH qui oscille autour de 6.5. Ce groupement est à distinguer de certaines cariçaies plus planitaires et plus eutrophes (*Caricetum rostrato-vesicariae*), et de groupements de cicatrification de gouilles acides de grande taille ou de lagg pouvant également être dominés par *Carex rostrata*.

Il n'est guère possible de savoir si la population de *Carex paniculata* observée se rattache à cette association ou si elle constitue un groupement autonome : où s'arrête la multiplication végétative des individus et où commence la sociologie des espèces ?

□ Stade 3

Le *Caricetum diandro-lasiocarpae*, est le premier groupement dans lequel on peut s'aventurer en bottes sans trop de risques. Le pH oscille autour de 6,0. Quelques ligneux (*Betula* cf. *pubescens*, *Salix lapponum*) peuvent commencer à s'y développer. C'est dans ce groupement qu'apparaît un synusie de

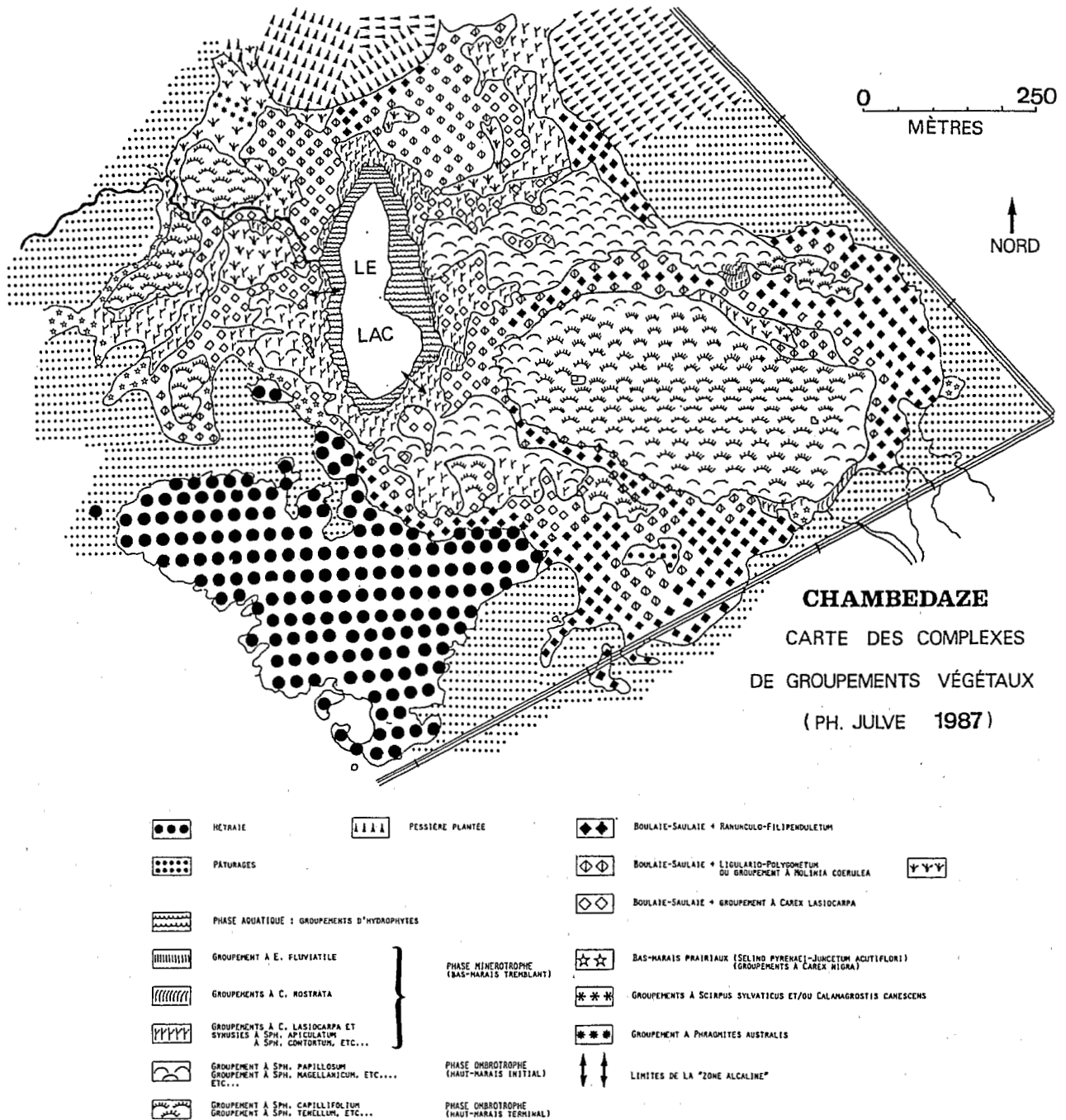


FIG. 7. — Carte des complexes de groupements végétaux présents à Chambedaze.

Sphagnum apiculatum (= *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum*) qui forme un tapis plat et continu dont le pH est compris entre 4,5 et 5,0.

PHASE OMBROTROPHE, HAUT-MARAIS INITIAL :
(«complexe de croissance» des auteurs germanophones)

Les groupements typiques sont ombrotrophes, oligotrophes et hygrophiles ; l'activité turfigène des sphaignes y est intense. On peut distinguer les stades suivants :

□ Stade 4

Dans la phytocénose décrite précédemment, sur le tapis de *Sphagnum apiculatum*, vont apparaître des buttes à *Sphagnum papillosum*, suivant le modèle de colonisation en taches typique de la phase ombrotrophe. Le lacs de *Carex lasiocarpa*, qui s'enracine au contact de la nappe minérotrophe, persiste mais la plante est souvent stérile. Progressivement, les buttes confluent, s'élargissant pour former de grands matelas très turfigènes où le pH oscille entre 4,0 et 4,5. Les petits chaméphytes ombrotrophes (*Vaccinium oxycoccus*, *Andromeda polifolia*) s'installent sur les buttes. Si la synusie des buttes est typiquement ombrotrophe, la phytocénose peut-être mixte, car elle résulte de l'assemblage de ces buttes et de la «trame» d'héliophytes minérotrophes.

□ Stade 5

Il concerne les buttes à *Sphagnum magellanicum* qui succèdent aux précédentes. Le milieu est en général un peu plus acide (pH voisin de 4,0) et franchement ombrotrophe. A la périphérie des complexes tourbeux ou dans les tourbières soligènes (de pente) il peut exister un «squelette herbacé minérotrophe» : il s'agit alors d'un autre type de phytocénose mais comportant la même synusie muscinale (voir BICK 1985). Dans les formes initiales *Sphagnum rubellum* peut s'installer (il est aussi présent dans le stade 4) et *Sphagnum fuscum*, qui est beaucoup plus rare, peut apparaître dans les formes terminales. Alors que le stade 4 peut localement accueillir quelques bouleaux (*Betula carpatica*, *Betula cf. pubescens*), le stade 5 peut être colonisé par le pin (*Pinus rotundata*) mais ce n'est nullement obligatoire car les conditions d'implantation sont délicates (proximité des semenciers, nécessité d'une mycorhization). Dans les deux cas, l'ombrage léger des arbres favorise l'installation de *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense* spp. *paludosum*; *Vaccinium vitis-idaea*, absent de Chambedaze, est par contre présent dans le Forez, le Jura, les Vosges, etc.

PHASE OMBROTROPHE, HAUT-MARAIS TERMINAL :
(«complexe de repos et complexe d'érosion» des auteurs germanophones)

Alors que le haut-marais initial possède comme phanérogames typiques *Carex pauciflora*, *Vaccinium oxycoccus*, *Drosera rotundifolia*, *Andromeda polifolia*, le haut-marais terminal présente une synusie phanérogamique surtout dominée par *Scirpus cespitosus* spp. *cespitosus*, *Eriophorum vaginatum*, *Calluna vulgaris*, et parfois *Deschampsia flexuosa* (*Eriophorum cespitosum*).

Les groupements typiques, c'est-à-dire non influencés par le ruissellement périphérique qui fait apparaître des espèces minérotrophes, sont toujours ombrotrophes mais moins hygrophiles. L'activité turfigène s'y ralentit et des processus d'érosion apparaissent. On peut distinguer :

□ Stade 6

Ce stade est représenté par les grosses buttes à *Sphagnum capillifolium* (= *nemoreum*=*acutifolium*) et *Dicranum bergeri* dont la croissance en hauteur provoque l'assèchement apical. On a alors une relative minéralisation superficielle qui permet parfois l'installation d'espèces de landes caractéristiques du stade suivant. Le pH est inférieur à 4,0.

□ Stade 7

A ce stade apparaissent *Sphagnum compactum*, *Leucobryum glaucum*, *Pleurozium schreberi* et une synusie lichénique proche du «*Cladonietum mitis*» s.l. avec *Cladonia arbuscula*, *Cl. rangiferina*, *Cl. uncialis*, etc. Il est d'ailleurs probable qu'il existe plusieurs groupements lichéniques (voir RONDON 1980) liés à la tourbe nue, plus ou moins érodée, du haut-marais terminal. Le pH est autour de 3,5.

Divers facteurs climatiques, (fonte des neiges, orages d'automne succédant à une sécheresse estivale, vents violents, etc.), (voir BICK 1985), peuvent provoquer une érosion superficielle et une mise à nu de la tourbe qui permet l'apparition du groupement lichénique précité mais aussi de la synusie muscinale combinant *Telaranea setacea*, *Cephalosia conivens*, *Mylia anomala*, et *Odontoschisma sphagni*. La première de ces espèces n'a pas été observée à Chambedaze ; elle a par contre été trouvée dans la tourbière voisine de Montcineyre.

Cette érosion peut aussi être beaucoup plus intense, en particulier entre les buttes à *Sphagnum tenellum* ; elle provoque alors la formation de nombreux chenaux peu profonds dont la cicatrisation est assurée par *Sphagnum tenellum* (pH de 3,5 à 4,0).

Enfin, si les chenaux plus profonds restent toujours en eau, ce sont *Sphagnum cuspidatum* et *Drepanocladus fluitans* (du *Drepanocladetum fluitantis* dont le pH oscille autour de 4,0) qui s'installent ; la recolonisation secondaire progressive vers le *Sphagnetum magellanicum* s'opérant alors par la transition d'une synusie muscinale à *Sphagnum angustifolium* (pH de 4,0 à 4,5).

Dans les fosses de tourbages de quelques mètres carrés, creusées dans le haut-marais terminal, la recolonisation suit la succession synusiale sphagnale indiquée ci-dessus. Il s'y adjoint une synusie phanérogamique à *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex curta*, etc., qui rappelle le groupement déjà étudié mais ne conserve que les espèces tolérant une oligotrophie et une forte acidité. Ces zones déprimées, qui jouent le rôle de réceptacle pour les eaux de fonte de neiges, justifient des synusies herbacées minérotrophes car elles reçoivent des eaux dystrophes chargées en acides organiques. Ces eaux se sont aussi minéralisées au cours de leur ruissellement par la collecte de cations. Il est à noter que les véritables lags de tourbières ombrogènes, qui reçoivent des eaux aux propriétés identiques hébergent des phytocénoses assez semblables.

AUTRES GROUPEMENTS REMARQUABLES

□ Série calcique et psychrophile

Le schéma présenté ci-dessus (cf. Fig. 6) illustre la dynamique observée dans les parties nord et est du lac, à l'exclusion des phénomènes de contact avec le sol minéral qui seront décrits plus loin dans le cadre des groupements du «pseudo-lag».

Toutefois, pour des raisons non encore éclaircies, mais peut-être liées à l'influence du bassin versant, les parties sud-ouest du lac sont de nature plus alcaline (*). Il est possible que les importants névés qui se forment dans cette zone

* Il existe des systèmes encore plus alcalins, dans le Jura par exemple : ROYER *et al.* 1978, ROYER *et al.* 1980, GILET *et al.* 1980, GILLET & GUENAT 1983, ROYER *et al.* 1979, BIDAULT 1982.

tout particulièrement exposée au nord et abritée par une hêtraie génèrent des eaux plus froides qui permettent le développement de groupements typiques (RHUUHJARVI 1960, HAVAS 1961, RYBNICEK 1974, GILLET 1982). La dynamique primaire que l'on y observe est homologue de celle déjà décrite mais avec des groupements différents.

Les différences éventuelles de la phase aquatique ne sont pas encore étudiées. En ce qui concerne la phase minéro-trophe, les stades 1 et 2 sont trop insuffisamment développés pour qu'il soit possible actuellement d'évaluer ressemblances et différences.

Le stade 3 est, par contre, bien représenté par un tremblant où domine *Carex lasiocarpa* (avec *Carex diandra*), mais ici le tapis plat de la synusie muscinale est formé de *Sphagnum contortum* ; le pH est voisin de 6. Dans ce groupement, le piétinement dû au passage d'êtres humains ou de gros animaux provoque la formation de légères dépressions plus hygrophiles, en mosaïque dans le tremblant, où se développent *Carex limosa*, *Carex flava*, mais aussi *Scheuchzeria palustris*, et ceci bien que le pH reste toujours voisin de 6. De très nombreuses mousses caractéristiques accompagnent ces deux groupements et forment des synusies muscinales associées, sans qu'il soit toujours facile de préciser leur rattachement préférentiel au tremblant ou aux dépressions ; on peut citer ainsi : *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus vernicosus*, *Campylium stellatum*, *Calliergon giganteum*, *Calliergon trifarium*, *Riccardia pinguis*, *Tomenthypnum nitens* et *Meesia triquetra*. Une végétation très proche de celle-ci a été reconnue dans le Jura par GILLET (1980).

C'est dans ce système que s'implantent, d'une manière analogue à celle décrite dans le Jura par GILLET (1982), des buttes à *Sphagnum teres* (vicariant du *Sphagnum papillosum*, stade 4 ombrotrophe) et à *Sphagnum warnstorffii* (vicariant de *Sphagnum rubellum*). L'évolution de ces buttes rejoint alors la série « principale » au niveau du stade 5 à *Sphagnum magellanicum*, suivi éventuellement d'un haut-marais terminal (Fig. 6).

□ Les zones périphériques

A la périphérie de la tourbière s'observe un pseudo-lagg. On ne parle en effet de lagg que dans le cas d'une tourbière ombrogène, formant de par sa croissance un bombement plus élevé que le paysage environnant. Dans ce cas, l'eau de gravité qui s'accumule dans le lagg ne peut provenir que du ruissellement superficiel sur la tourbière. A Chambédaze, qui est une tourbière d'origine topogène, les environs sont plus élevés que la tourbière et le pseudo-lagg reçoit essentiellement les eaux du bassin versant (ruissellement superficiel et sources). L'essentiel du pseudo-lagg est couvert d'un boisement plus ou moins lâche de bouleaux et de saules (*Salix aurita*, *Salix* cf. *caprea*). Sous ce boisement apparemment uniforme, se distinguent plusieurs synusies herbacées :

- à la sortie des sources se développe un groupement à *Chrysosplenium oppositifolium* sur sol minéral ;

- la collecte des eaux abondantes issues des sources et du bassin versant entraîne la formation de véritables petits ruisseaux de un à deux mètres de large environ, dans lesquels la vitesse du courant peut facilement atteindre un mètre par seconde. Dans ces sols alimentés par de l'eau courante et oxygénée apparaît une mégaphorbiaie : le *Ranunculo aconitifolii-filipenduletum* (voir JULVE 1983, BALATOVA-TULACKOVA & HUBL 1979, DE FOUCAULT 1986b). Celle-ci peut exister en conditions héliophiles et aussi bien sur tourbe que sur sol minéral. Elle forme une « galerie » qui souligne de loin l'existence d'un ruisseau drainant. Habituel-

lement linéaire, elle peut devenir spatiale sur les pentes lorsque d'importantes nappes d'eau s'écoulent en surface ;

— lorsqu'on s'éloigne du ruisseau, et autour du groupement précédent, s'établit une autre mégaphorbiaie très particulière : le *Ligulario sibiricae-Polygonetum bistortae*. Celle-ci nécessite des eaux plus stagnantes et un substrat tourbeux. Des espèces de bas-marais telles *Molinia coerulea*, *Dactylorhiza maialis*, *Valeriana dioica*, *Potentilla palustris*, *Viola palustris*, etc. s'associent alors aux espèces de la mégaphorbiaie précédente. Ce groupement est en général spatial et occupe la majorité du pseudo-lagg. On ne connaît pour l'instant que des formes hémiscaphiles sous boisement plus ou moins dense.

Dans certaines tourbières l'accumulation d'eau dans les lags ou pseudo-lags est tellement importante que l'on peut obtenir de petits « lacs » annulaires où une colonisation primaire progressive du type de celle déjà décrite à partir du lac de Chambédaze peut s'observer. On retrouve alors des groupements à *Carex lasiocarpa*, *Carex rostrata*, voire *Equisetum fluviatile*. Bien que très atténuée, une tendance vers ce phénomène peut s'observer à Chambédaze, en particulier à la périphérie sud de la principale zone de haut-marais terminal (cf. BRUNHES 1984).

Les courants d'eau provenant du bassin versant peuvent être par ailleurs si puissants à Chambédaze qu'ils réussissent à pénétrer sur la tourbière, suivant un cheminement qui parfois semble aléatoire. A la longue une érosion de la tourbe s'est ainsi produite provoquant la formation de canaux très profonds, aux parois verticales creusées dans la tourbe meubles. Les diverses phytocénoses du pseudo-lagg pénètrent ainsi au cœur du complexe tourbeux principal en suivant ces profonds canaux drainants. Deux d'entre eux, les « drains » nord et sud, se rejoignent à travers la tourbière avant de disparaître dans la nappe phréatique du lac. Le ralentissement progressif du courant, dû en particulier au contact avec la nappe du lac qui s'étend sous les tremblants, est bien marqué par la disparition progressive du *Ranunculo aconitifolii-Filipenduletum*, puis le *Ligulario-Polygonetum* et par l'éclaircissement de la couverture de bouleaux le long des canaux.

BRÈVE PRÉSENTATION DE LA TOURBIÈRE DE LA BARTHE

Conjointement aux études conduites à Chambédaze nous avons effectué une série d'échantillonnages complémentaires sur la tourbière voisine de la Barthe. Cette tourbière a été choisie car ses groupements végétaux sont relativement simples et peu nombreux ; elle est par ailleurs facile d'accès et son site convenait parfaitement à l'implantation d'une station météorologique automatique.

Cet ensemble tourbeux est situé sur un étroit plateau basalitique qui borde à l'est le massif du Sancy (cf. fig. 8). Sur ce plateau le réseau hydrographique hésite avant de diverger vers le nord (bassin de la Loire) ou vers le sud (bassin de la Garonne). Son altitude moyenne (1200 mètres) est la même que celle de Chambédaze dont il n'est distant que de 4 kilomètres.

Ce plateau gorgé d'eau et largement ouvert aux vents du nord a permis le développement de plusieurs aires tourbeuses topogènes ou soligènes qui ont aujourd'hui atteint sur la plus grande partie de leur surface la phase ombrotrophe du haut-marais terminal (stade 7 décrit ci-dessus). Cependant, quelques drains creusés dans l'espoir d'un assèchement de la tourbière ainsi que de rares fosses de tourbage ont permis l'installation de groupements de cicatrization particulièrement turfigènes.

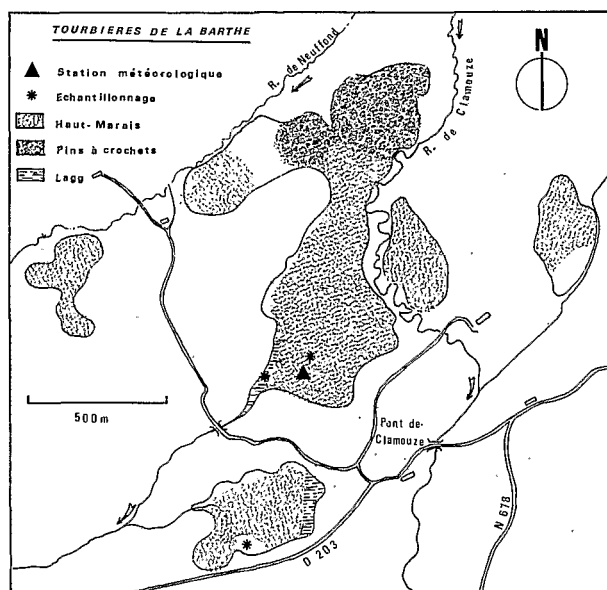


FIG. 8. — Carte de situation des principales tourbières de la Barthe et localisation des points d'échantillonnage de faune.

Autour de ces hauts-marais terminaux se sont établis des pseudo-laggs alimentés par l'eau de ruissellement en provenance des schlenken du haut-marais et du bassin versant périphérique. Comme à Chambedaze, ils sont colonisés par quelques bouleaux et quelques saules ; un *Ranunculo aconitifolii-Filipenduletum* se développe sur les bords des ruisseaux drainants alors qu'un peu plus loin, les zones plus sèches et moins oxygénées sont occupées par le *Ligulario sibiricae-Polygonetum bistortaie*.

Dans certains pseudo-laggs particulièrement inondés se rencontrent des groupements à *Carex lasiocarpa*, *Carex rostrata* et parfois *Equisetum fluviale*.

Il convient enfin de souligner que contrairement à ce que nous avons montré à Chambedaze ces tourbières ombrogènes ne sont entourées que par des groupements prairiaux de fauche qui n'établissent avec la tourbière que des écotones peu profonds.

Dans ces tourbières de la Barthe les échantillonnages de faune ont été effectués dans les trois groupements les mieux représentés : le haut-marais terminal, les groupements de cicatrisation et les pseudo-laggs périphériques (cf. Fig. 8).

DISCUSSION

L'étude structurale et dynamique des peuplements arthropodiens des tourbières acides que nous avons entreprise et dont nous exposerons les résultats dans les prochains articles a été conduite dans ces deux tourbières proches mais profondément différentes.

● La tourbière de Chambedaze s'est développée et se développe encore aujourd'hui, aux dépens d'un lac autour duquel s'observent des groupements concentriques. Par ailleurs, son bassin versant très vaste fournit une alimentation hydrique abondante qui permet à la fois le maintien des groupements occasionnels de type soligènes et la pénétration profonde à la faveur des drains de groupements minéro-trophes et oxyphiles.

Enfin on soulignera que l'étendue du site autorise cette extrême variété ainsi que le développement de vastes peuplements végétaux caractéristiques et ordonnés.

On notera aussi que les écosystèmes périphériques (hêtraie climacique et prairies) ont établi avec la tourbière des écotones d'un grand intérêt écologique.

● La structure successione phyto-sociologique de la tourbière de la Barthe est infiniment plus simple que celle de Chambedaze. Ces zones tourbeuses topogènes, soligènes ou ombrogènes ont toutes largement atteint le stade de haut-marais terminal et les groupements végétaux y sont peu nombreux. Par ailleurs, les écotones développés avec les écosystèmes périphériques, très anthropisés, sont plus brefs et d'un intérêt moindre.

La diversité de ces deux tourbières voisines devrait nous permettre la mise en évidence d'éventuelles connectivités des peuplements en présence sur ces sites ainsi que la définition des communautés les plus caractéristiques de l'écosystème tourbière.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉ J.P., 1981. — Structure morphologique des tourbières en relation avec leurs propriétés physiques. *P.H.M. - Revue Horticole*, 221.
- BALATOVA-TULACKOVA E. & HUBLE., 1979. — Beitrage zur kenntnis von Feuchtwiesen und Hochstaudengesellschaften Nordost-Osterreichs. *Phytocoenologia*, 6 : 259-286.
- BICK H., 1985. — Die Moorvegetation der Zentralen Hochvogesen. *Dissert. Bota.* 91 : 1-288.
- BIDAULT M., 1982. — Les zones humides du secteur Frasne-Bonnevaux (Doubs). *Bull. Ecol.*, 13 (2) : 241-263.
- BRUNHES J., 1984. — Relations entre gîtes larvaires de quelques Diptères (Limonides et Tipulides) et associations végétales des tourbières d'Auvergne. *Acta. Biol. Mont.*, 4 : 277-289.
- BRUNHES J., FRANCEZ A.J., MOLLET A.M. et VILLEPOUX O., 1982. — Étude botanique et zoologique du site de Chambedaze. *Université Clermont II. Rapport multigraphié*, 103 pp.
- BRUYANT C., 1913. — Les tourbières du Massif Mont-Dorien. *Ann. biol. lacustre*, 6, 339-391.
- CLEMENT B., 1986. — Structure et dynamique de deux populations de *Polytrichum commune* des landes et tourbières des Monts d'Arrée (Bretagne, France). II. Croissance et productivité. *Acta Oecologica, Oecologica generalis*, 7, 115-133.
- FOULCAULT DE B., 1986. — Fractals, géomorphologie et phytosociologie fondamentale. *Coll. Phytosoc. XIII «végétation et Géomorphologie»*, Bailleul 1985 : 85-100.
- FOULCAULT DE B., 1986a. — La phytosociologie sigmatiste : une morpho-physique. p. 147. Lille.
- FOULCAULT DE B., 1986b. — Contribution à une étude systématique des prairies de l'Aubrac. (Massif central français). *Doc. Phytosoc. N.S.X.* : 255-305.
- GILLET F., 1980. — La seigne des Cerneux-Gourinots. Un exemple original de tourbière jurassienne. *Bull. Soc. hist. nat. du Pays de Montbéliard* : 65-76.
- GILLET F., 1982. — L'alliance du Sphano-Tomenthypnion dans le Jura. *Doc. Phytosoc. N.S.VI.* : 155-180.
- GILLET (P.), 1986. — Analyse concrète et théorique des relations à différents niveaux de perception phytocologique entre végétation forestière et géomorphologie dans le Jura nord-occidental. *Coll. Phytosoc. XIII «Végétation et Géomorphologie»*, Bailleul 1985 : 101-132.

- GILLET (F.), 1986a. — Aperçu sur la végétation muscinale de la réserve de Remoray (Doubs). *Cah. Env., Études Rech. Ecol. comtoise* 2, p. 14.
- GILLET F., 1986b. — Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée. *Thèse, Besançon*, 604 pp. + 100 tabs.
- GILLET F., 1987. — Végétation muscinale et phytocoenoses de la réserve Valbois (Doubs). *Cah. Env., Études Rech. Ecol. comtoise* 3 (à paraître).
- GILLET F., 1985. — L'approche synusiale intégrée des phytocoenoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Coll. phytosociologie et Foresterie*. Nancy 1985 (sous presse).
- GILLET F. et GUENAT A., 1983. — Étude phytosociologique du marais de Porsel. *Bull. Soc. Vaud. Sc. nat.*, n°363, Vol. 76 : 257-279.
- GILLET (F.), ROYER (J.M.) et VADAM (J.C.), 1980. — Rapport concernant une étude monographique des tourbières du département du Doubs et du nord du département du Jura. 125-143. in *Etude pluridisciplinaire des zones humides formant le complexe de Frasné (Doubs)*. Univ. Franche-Comté.
- GOBAT J.M., 1984. — Écologie des contacts entre tourbières acides et marais alcalins dans le Haut-Jura suisse. *Thèse Univ. Neuchâtel*, 255 p. + tab.
- GOBAT J.M., GROVERNIER Ph. et MATTHEY Y., 1986. — Les tourbières du Jura Suisse. *Soc. Jur. Emulation*, 1-315.
- GORE A.J.P., 1983. — Ecosystems of the world. 4 A. Mires : Swamp, bog, fen and moor, general studies. *Elsevier scientific publishing company Amsterdam*. 440 pp.
- GUENET P., 1986. — Analyse pollinique de la tourbière de Chambedaze et recherches polleanalytiques dans les Monts-Dores et le Cézaillier, France. *Thèse Univ. Aix-Marseille*, 107 pp.
- HAVAS P., 1961. — Vegetation und ökologie der ostfinnische, Hangmoore. *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo»*, 31 (2) : 1-177.
- IVANOV K.E., 1975. — Vodoobmen v bolotnykh landshaftakh. Gidrometeoizdat, Leningrad, 280 p. Water movement in Mirelands. Thomson (A.) et Ingram (H.A.P.) traducteurs. *Academic Press, London*, 277 pp. (1981).
- JVIGNE E. et GILOT O., 1986. — Ages et zones de dispersion de téphra émises par les volcans du Montcineyre et du lac Pavin (Massif central, France). *Z. dit. Geol. Ges.*, 137 : 613-623.
- JULVE Ph., 1983. — Les groupements de prairies humides et de bas-marais : étude régionale et essai de synthèse à l'échelle de l'Europe occidentale. *Thèse 3ème cycle, Orsay*, 224 pp.
- JULVE Ph., 1986. — Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Coll. Phytosoc. XIII «Végétation et Géomorphologie»*, Bailleul 1985 : 65-84.
- JULVE Ph., 1988a. — Réflexion sur la structure et la dynamique des lisières forestières. Conséquences sur le synsystème. *Coll. Phytosociologie et Foresterie*, Nancy 1985.
- JULVE Ph., 1988b. — La classification des forêts planitiaires-collinéennes, mésophiles, mésotrophes, de la moitié nord de la France : nouvelles orientations. *Coll. Phytosociologie et Foresterie*, Nancy 1985.
- LEGAY J.M., 1986. — Quelques réflexions à propos d'écologie : défense de l'indisciplinarité. *Acta Oecologica, Oecol. gener.* 7 (4) : 391-398.
- LEMEE G., 1945. — Morphologie et végétation actuelle des tourbières d'Auvergne. *Rev. Sci. Nat. d'Auvergne*, 11 (3-4), 59-70.
- MIOUZE C., 1985. — Étude hydrobiologique et hydrogéologique du site expérimental de la Barthe. *D.E.A. Science de l'Eau, Université Paris IV*, 88 pp.
- MOLLET A.M., FRANCEZ A.J., GILLET F. et SCHUMAKER R., 1985. — Contribution à la connaissance des tourbières d'Auvergne. Végétation et physico-chimie des sites de Chambedaze et de la Godivelle. *Rev. Sci. nat. Auvergne*, 51 : 51-59.
- MOORE J.J., 1975. — Glenamoy, Ireland. In Structure and function of tundra ecosystems. *Eco. Bull. Stockholm*, 20 : 321-343.
- REAL P., 1982. — Les caractéristiques des tourbières de la chaîne jurassienne. *Bull. Ecol.*, 13 (2) : 145-164.
- RONDON Y., 1979. — La végétation lichénique de trois tourbières franco-suisse. *Coll. Phytosoc. VII. «La végétation des sols tourbeux»*, Lille 1978 : 287-294.
- ROYER J.M., VADAM J.C., GILLET F., AUMONIER J.P. et M.F., 1978. — Étude phytosociologique des tourbières acides et alcalines du Haut-Doubs. *Publications du CUER*, 2 Besançon : 109-185.
- ROYER J.M., GALLANDAT J.D., GILLET F. et VADAM J.C., 1979. — Sur la présence de groupements relictuels d'affinités boréo-arctiques au niveau des marais tremblants (Scheuchzeria) du Jura Franco-Suisse. *Doc. Phytosoc. N.S. IV*, Lille : 1081-1092.
- ROYER J.M., VADAM J.C., GILLET F., AUMONIER J.P. et M.P., 1980. — Étude phytosociologique des tourbières acides du Haut-Doubs. Réflexions sur leur régénération et leur genèse. *Coll. Phytosoc. VII «La végétation des sols tourbeux»*, Lille 1978 : 295-344.
- RUUHIJARVI R., 1960. — Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. *Ann. Bot. oc. «Vanamo»*, 31 (1) : 360 p. Helsinki.
- RYBNICEK K., 1974. — Die Vegetation der Moore im südlichen Teil der Böhmischo-Mährischen Höhe. *Vegetace CSSR A6* : 243 pp.
- STEFFEN H., 1931. — Vegetationskunde von Ostpreussen. *Pflanzensoziologie A. Jena*.
- TOUFFET J., 1969. — Les Sphaignes du Massif armoricain. Recherches phytogéographiques et écologiques. *Thèses Université de Rennes*, n°91, 1-340.
- TOUFFET J., 1982. — Contribution à l'étude des zones humides de Bretagne. *Bull. Ecol.*, 13, 329-338.
- VANDEN BERGEN C., 1951. — Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. *Bull. Soc. r. Bot., Belgique*, 84 : 157-225.

ANNEXE

TABLEAU 1

Quelques caractéristiques physico-chimiques des biotopes au niveau des 5 points d'échantillonnage

Caractéristiques Physico-chimiques	Source	1	2	3	4	5
Epaisseur de tourbe (en mètres)	0	1,6	3,2	5,2	5,5	6
% de matière organique (matière sèche)	0	72,7	84,4	92,0	96,4	96,2
pH de l'eau	7,12	6,45	6,09	5,80	4,70	3,8
Teneur en calcium*	1,26	1,48	1,15	0,77	0,74	0,57
Teneur en magnésium*	1,49	1,98	1,53	1,41	1,17	0,22
Teneur en sodium*	1,95	2,04	1,93	1,67	1,44	0,40
Teneur en potassium*	1,59	1,97	1,32	0,65	0,52	0,14

* Spectrophotomètre à absorption atomique (valeurs en ppm).