Végétations et fonctionnement écologique des tourbières de montagne Bourbonnaise (Allier, France)

Pierre Goubet

▶ **To cite this version:**

Pierre Goubet. Végétations et fonctionnement écologique des tourbières de montagne Bourbonnaise (Allier, France). Biologie végétale. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II; Université d'Auvergne - Clermont-Ferrand I, 2007. Français. NNT : 2007CLF21742 . tel-00717834

HAL Id: tel-00717834

https://theses.hal.science/tel-00717834

Submitted on 13 Jul 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ BLAISE PASCAL **UNIVERSITÉ D'AUVERGNE**
N° D.U. 1742 ANNÉE 2007

ÉCOLE DOCTORALE
DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ
N° D'ORDRE 456

THÈSE

Présenté à l'Université Blaise Pascal
pour l'obtention du grade de

Docteur d'Université

(SPÉCIALITÉ : ÉCOLOGIE)

Soutenue le

16 avril 2007

PIERRE GOUBET

VÉGÉTATIONS ET FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE DES TOURBIÈRES DE LA MONTAGNE BOURBONNAISE (ALLIER, FRANCE)

Président : Philippe Julve
Membres : Jean-Michel Gobat, Gilles Pétel (Directeur), Jean-François Ponge (Rapporteur), René Schumacker (Rapporteur), Gilles Thébaud (Directeur)

INSTITUT DES HERBIERS UNIVERSITAIRES DE CLERMONT-FERRAND

VÉGÉTATIONS ET FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE DES TOURBIÈRES DE LA MONTAGNE BOURBONNAISE (ALLIER, FRANCE)

PIERRE GOUBET

2007

À Jean-Pierre Laveine et Hermann Pfefferkorn,

REMERCIEMENTS

Qu'il me soit permis ici d'exprimer ma gratitude à tous ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail.

Au Pr Gilles Pétel, en tant que directeur de thèse, qui m'a donné sa confiance et m'a permis d'intégrer les Herbiers Universitaires et l'Université Blaise Pascal.

Au Dr Gilles Thébaud, mon autre directeur de thèse, qui a proposé les tourbières comme sujet d'étude, excellente idée. Il m'a accueilli au sein des Herbiers et conseillé sur divers sujets botaniques, phytosociologiques et écologiques. Nos discussions ont été fructueuses et passionnées et restent de grands moments de cette tranche de vie. Il a aussi été le premier lecteur et correcteur de mes écrits : l'effort mérite gratitude !

Au Pr René Schumacker, spécialiste des tourbières, des mousses et des hépatiques, qui m'a initié à cette science chère aux fabricants de matériel d'optique qu'est la bryologie. Bien qu'il soit éloigné géographiquement, sa grande disponibilité m'a permis de bénéficier de conseils sur la conduite de ce travail, de copies d'articles, de confirmations de déterminations, de corrections d'articles et de l'évaluation du travail en tant que rapporteur. Je remercie aussi son épouse, le Dr Cécile Wastiaux, pour son aide dans la recherche bibliographique, les commentaires sur les articles et la conduite de l'exploration radar de hauts-marais bourbonnais. Tous deux m'ont agréablement reçu sur les tourbières des Hautes-Fagnes, autre raison de leur exprimer mon amitié et ma gratitude.

Au Pr Jean-Michel Gobat, écologue, en particulier du sol, pour son accueil lors de ma visite des hauts-marais suisses et sa participation à l'évaluation de ce travail.

Au Pr Jean-François Ponge, un autre écologue du sol, pour sa confiance, ses encouragements et sa participation à l'évaluation de ce travail en tant que rapporteur.

Au Dr Philippe Julve, dont les bottes portent traces des tourbières de France, d'Europe et du reste du monde, pour nos passionnantes discussions sur la flore et le fonctionnement des tourbières et sa participation au jury de thèse.

Aux salariés, stagiaires et bénévoles des Herbiers Universitaires, en particulier Arnaud Delcoigne, pour son aide sur des sujets aussi variés que la recherche bibliographique ou l'adresse d'un fournisseur.

A tous les chercheurs qui m'ont envoyé des articles ou partagé quelques moments de discussion sur ces fabuleux écosystèmes que sont les tourbières.

Aux gestionnaires d'espaces naturels, en particulier ceux travaillant sur les tourbières bourbonnaises, Armel Sicart, Fabrice Frappa, Laurent Russias, et ceux avec qui j'ai passé d'agréables moments de discussion, d'étude ou de visite de sites, Sylvain Moncorgé, Loïc Duchamp, Philippe Boichut, Arnaud Duranel, Céline Peillon…

Aux élus et techniciens du Conseil Général de l'Allier qui m'ont permis d'obtenir une bourse d'étude pour la réalisation de ce doctorat.

A mon épouse, Christine, car au-delà de tout, chaque jour depuis l'émergence de l'idée de réaliser une thèse en écologie, c'est son soutien moral et financier qui m'a permis de concrétiser de ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS 3

TABLE DES MATIÈRES 4

LISTE DES ANNEXES 7

INTRODUCTION 8

Problématique 9

Structuration de la thèse 9
Partie 1 : Les hauts-marais : données sur l'écosystème et proposition d'un modèle conceptuel 10
Partie 2 : Description des hauts-marais du département de l'Allier 10
Partie 3 : Fonctionnement des hauts-marais de l'Allier 10

PARTIE 1 : LES HAUTS-MARAIS : DONNÉES SUR L'ÉCOSYSTÈME ET PROPOSITION D'UN MODÈLE CONCEPTUEL 11

Introduction 11
Tourbes et tourbières 12
Définitions générales 12
Remarques sur les sols 12
Remarques sur les végétations 12
Remarques sur les écosystèmes 13

Matériel et méthode 14

Principaux résultats et discussion 15
Qu'est-ce qu'un haut-marais et comment adapter le vocabulaire à la réalité fonctionnelle ? 15
La nécessaire référence à un modèle fonctionnel 16
L'apport d'une approche systémique dans la compréhension des processus dynamiques (apport conceptuel) et dans la typologie des unités fonctionnelles (apport opérationnel) 17

PARTIE 2 : DESCRIPTION DES HAUTS-MARAIS DE L'ALLIER 18

Introduction 18

Matériel 19

Méthodologie 19

Résultats 23
Les profils intégrés : généralités 23
Les profils topographiques de surface et de subsurface 23
Narces 23
Verrerie 24
Font-Blanche 25
Mépart 25
Leydy 26
Sources de la Besbre 27

Les groupements synusiaux : aspect floristique 30
Arbres 30
Arbustes 30
Herbes 31
Hépatiques et mousses 32
Les groupements synusiaux : aspect spatial 37
Synusies arborescentes 37
ABIES 37
ABIEBET 37
ABIEBETPIN 38
PINUS 38
PICEA 38
Synusies arbustives 39
POP-S 39
ABIES-S 39
PICEA-S 39
BETULA-S 40
PINUS-S 40
La plantation de pins à crochet 40
Synusies herbacées 40
Hépatiques et mousses 41
Les profils phytocénotiques 47
Narces 47
Verrerie 48
Font-Blanche 49
Mépart 49
Leydy 49
Besbre 50
Analyse synusiale et spatiale 51
Le pôle « haut-marais » (Annexe 13a) 51
Les zones à *Campylopus introflexus* et callune (aFB1) 51
Les zones à *Eriophorum angustifolium* (*E. angustifolium*) 52
La callunaie à pleurocarpes 52
Le gazon à trichophore 52
La callunaie à *Sphagnum capillifolium* 52
Les zones à andromède 53
Le pôle « bas-marais et prairies tourbeuses » (Annexe 13b) 53
La moliniaie 53
La jonchaie 54
La Cariçaie 54
Le pôle forestier (Annexe 13c) 54
La myrtillaie ouverte de haut-marais 54
La sapinière 54
La pessière 55
La transition sapinière-pessière 55
La Sapinière à bouleau et la sapinière à bouleau et pin sylvestre 55
Cartographie d'éléments fonctionnels 56
Généralités 56
Géométrie des édifices 57
Narces 57
Verrerie 57
Font-Blanche 57
Mépart 58
Leydy 58
Sources de la Besbre 58
Cartographie des végétations 59
Narces (Annexe 16a) 59
Verrerie (Annexe 16b) 59
Font-Blanche 60
Mépart (Annexe 16c) 60

Leydy (Annexe 16d) 60
Sources de la Besbre (Annexe 16e) 60
Les données historiques et régimes de perturbation 62
Narces 62
Verrerie 63
Font-Blanche 64
Mépart 64
Leydy 64
Sources de la Besbre 65

Discussion 66
Arbres et arbustes 66
Herbacées 67
Mousses et hépatiques 68
Les phytocénoses 75
Les zones à *Campylopus introflexus* et callune 75
Les zones à *Eriophorum angustifolium* 75
Les zones à *Polytrichum commune* et *Sphagnum fallax* 76
La callunaie à pleurocarpes 76
Le gazon à trichophore 76
La callunaie à *Sphagnum capillifolium* 77
La moliniaie 77
La jonchaie 77
La cariçaie 78
La sapinière, la sapinière à bouleau, la sapinière à bouleau et pin sylvestre 78
La pessière 78

Conclusions 80
Concernant la méthode 80
Concernant les complexes 80

PARTIE 3 : LE FONCTIONNEMENT DES HAUTS-MARAIS DE L'ALLIER 82

BIBLIOGRAPHIE 83

ARTICLE I (PAGINATION PROPRE)

ARTICLE II (PAGINATION DE LA REVUE)

ARTICLE III (PAGINATION DE LA REVUE)

ARTICLE IV (PAGINATION PROPRE)

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1 : Localisation des sites étudiés
ANNEXE 2a et b : Données météorologiques de la zone étudiée.
ANNEXE 3 : Données des profils topographiques et phytocénotiques
ANNEXE 4a-g : Profils topographiques de surface et de subsurface des complexes
ANNEXE 5 : Tableaux ordonnés des relevés des synusies arborescentes et arbustives
ANNEXE 6a-d : Tableaux ordonnés des relevés des synusies herbacées
ANNEXE 7a-f : Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques
ANNEXE 8 : Répartitions sur les profils des synusies trachéophytiques
ANNEXE 9 : Répartitions relatives des synusies arborescentes et arbustives
ANNEXE 10 : Répartitions relatives des synusies herbacés
ANNEXE 11a à f : Répartitions relatives des synusies bryophytiques
ANNEXE 12a-f : Profils phytocénotiques des complexes
ANNEXE 13a-d : Tableaux des phytocénoses
ANNEXE 14a-e : Répartitions spatiales des phytocénoses
ANNEXE 15a-c : Schémas de situation topographique et unités majeures des complexes
ANNEXE 16a-e : Cartographies des végétations des complexes
ANNEXE 17a-d : Photographies aériennes des complexes.

INTRODUCTION

Pendant longtemps les tourbières ont été considérées comme des lieux étranges, malsains, où il ne fallait pas s'attarder au risque de s'y perdre…pour toujours. Aujourd'hui encore certains continuent de les voir comme des endroits « pauvres », « inutiles » et souhaitent qu'elles fassent l'objet d'aménagements les rendant plus « attractives », leur donnant une vocation forestière, agricole ou de loisirs. D'autres, éclairés, ont découverts les nombreuses richesses naturelles ou culturelles qu'elles recèlent et tentent d'intervenir pour les préserver, pour réparer les erreurs du passé, pour limiter celles du présent. Grâce à leur travail, une partie des tourbières non détruites a fait l'objet de mesures de protection plus ou moins efficaces suivant les volontés publiques ou privées à différentes échelles, de l'Europe au propriétaire privé. Beaucoup reste à faire dans ce domaine, mais fort heureusement d'extraordinaires sites ont pu être préservés et constituent aujourd'hui des joyaux naturels dans un pays malmené de ce point de vue.

Si la bonne volonté publique ou privée est nécessaire à la préservation des tourbières, elle ne suffit pas. Il est illusoire de tenter de préserver des milieux naturels sans en connaître le fonctionnement, préservation et connaissance scientifique allant de pair : la préservation bénéficiant de la connaissance pour pérenniser l'objet, et la pérennisation de l'objet assurant celle de la recherche scientifique, car si l'objet disparaît, la recherche aussi. Pour protéger les tourbières, et les organismes qui y vivent, il faut donc : savoir comment elles fonctionnent ; pouvoir proposer des modèles de développement pour en définir l'état ; pouvoir disposer de schémas dynamiques pour déterminer leur devenir ; mettre en place des protocoles de diagnostics écologiques et de suivis (monitoring écologique).

Ce travail propose donc, à travers l'exemple des tourbières de la montagne Bourbonnaise, une méthodologie d'étude et d'évaluation fonctionnelle des hauts-marais.

Il s'intègre dans une démarche de globalité, constituée d'une part de questionnements et connaissances pouvant apparaître abstraits et théoriques, que nous nommerons « conceptuels », et d'autre part de préoccupations pratiques, élaboration de protocoles expérimentaux, diagnostic de terrain et préconisations d'opérations de gestion relevant d'un domaine nommé « opérationnel ». Puisqu'il s'agit d'écologie, il est inutile d'y voir un aspect théorique et un autre pratique, car dans ce champ scientifique ces distinctions sont caduques et la recherche intègre à la fois le conceptuel et l'opérationnel. De ce fait, les concepts les plus synthétiques, comme une approche systémique incluant des notions de non-linéarité, modifient la perception même des écosystèmes. Les concepts s'immiscent dans le champ de la sensation, et donc de l'opérationnel, de façon diffuse et parfois inconsciente. D'un autre côté, l'opération de gestion peut-être considérée comme une expérience scientifique, pour peu qu'elle soit effectuée dans un cadre méthodologique étudié. Elle peut donc participer à l'élaboration et la validation des concepts comme un moteur à induction ou déduction. Il est d'ailleurs regrettable que cette notion de globalité conceptuelle et opérationnelle ne soit pas prise en compte dans sa juste valeur dans les pratiques françaises de recherche et de préservation ayant trait aux espaces naturels.

De plus, parce qu'il s'agit de milieux naturels, d'écosystèmes, et donc d'écologie, comprise comme une discipline de synthèse faisant intervenir à peu près toutes les autres disciplines scientifiques, ce travail est également transversal. Cet aspect pluridisciplinaire s'est réalisé au détriment de la diversité des milieux abordés et c'est surtout un type de tourbières qui a fait l'objet de la recherche : le haut-marais.

PROBLÉMATIQUE

L'objectif global de la thèse est de définir à des fins de connaissances et de préservation l'état et la dynamique de 5 complexes tourbeux de la montagne Bourbonnaise, situés au moins en partie dans le département de l'Allier. Un sixième situé dans la Loire a fait l'objet d'une étude partielle, principalement pour augmenter le nombre d'échantillons.

Il s'agit ainsi : (1) de décrire les complexes ; (2) de proposer un schéma fonctionnel pour chacun d'eux et (3) de proposer, si nécessaire, des opérations de gestion et de recherches complémentaires visant, soit à tester les hypothèses proposées, soit à influer sur la dynamique pour pérenniser l'écosystème.

La première question posée est donc : comment décrire le système, le complexe tourbeux, pour en effectuer une image à t_o, le diagnostic écologique. L'image ainsi produite doit permettre d'élaborer un état des lieux, un jeu de données, pour proposer des hypothèses dynamiques et constituer l'état de référence d'un suivi ultérieur. Que doit-il être décrit pour que cet état des lieux soit pertinent au regard de la connaissance actuelle de l'écosystème ?

Pour répondre à cette question, il faut pouvoir disposer d'un schéma dynamique de l'écosystème, de modèles conceptuels ou numériques ; ce qui amène une autre problématique : comment fonctionne l'écosystème, quels sont les modèles proposés ? D'ailleurs, si le modèle est utile pour élaborer la description, objectif 1, il le sera aussi pour répondre à l'objectif 2 correspondant à l'analyse fonctionnelle des 5 complexes. Du point de vue chronologique, l'élaboration d'un modèle de fonctionnement est donc préalable à la définition d'une méthodologie de description des sites et, cela va de soi, à l'acte même de description des complexes.

STRUCTURATION DE LA THÈSE

La structuration de la thèse telle qu'elle est présentée répond aux exigences de l'école doctorale « Vie et Santé » de l'Université Blaise Pascal et à un objectif de clarté de présentation. Elle correspond aux grands thèmes de recherches abordés au cours de l'étude. Elle est modulaire, scindée en trois parties et quatre articles, la première partie synthétisant la connaissance sur les hauts-marais et proposant un modèle conceptuel de fonctionnement, la seconde décrivant les hauts-marais (HM) de l'Allier, la troisième, reposant sur les deux premières, en constitue la synthèse et vise à proposer une description globale et un modèle fonctionnel de chaque édifice tourbeux.

Du fait des exigences de l'école doctorale pour ce qui est du format de la thèse (100 pages maximum et articles en annexes sans restriction de quantité), le document se présente en deux parties : le texte et les annexes. Le premier volume, presque exclusivement du texte, comprend tous les éléments conventionnels, ceux essentiels à la compréhension du travail de recherche hormis les figures et tableaux et à la suite du texte, les quatre articles de la thèse, dans leur format et pagination propre. Les annexes comprennent les figures et tableaux. Bien qu'elle soit peu habituelle, la présentation sous forme texte et « atlas » permet au lecteur d'accéder facilement à toute l'iconographie sans avoir à quitter la page de texte.

Les objectifs, les sous-parties majeures et les articles correspondant aux trois parties de la thèse sont résumés ci-dessous. Les articles non encore soumis comportent des titres provisoires.

Partie 1 : Les hauts-marais : données sur l'écosystème et proposition d'un modèle conceptuel

Objectifs :
(1) Réaliser une synthèse bibliographique dans le but de dégager les processus essentiels du fonctionnement de l'écosystème ;
(2) Proposer un modèle conceptuel de fonctionnement appliqué au diagnostic fonctionnel et à l'élaboration et au suivi des actions de gestion ;

L'objectif 1 se décline en deux parties : (1) la synthèse des données afférentes aux compartiments, flux et gradients dans les HM (Article I) ; (2) la synthèse des données concernant le développement des édifices tourbeux et les végétations à l'origine de la tourbe (Article II).
L'objectif 2 est restitué sous la forme d'un article (Article III).

Les articles correspondant à cette partie sont :
(I) Goubet P., Thébaud G. & Pétel G. (en préparation).- Compartiments, flux et gradients dans les hauts-marais: éléments clés pour la compréhension du fonctionnement de l'écosystème.
(II) Goubet P., Thébaud G. & Pétel G. (2005).- Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières. Géocarrefour, 79(4) : 303-315.
(III) Goubet P., Thébaud G. & Pétel G. (2006).- La dynamique des hauts-marais et les paramètres écologiques qui la contrôlent : proposition d'un schéma fonctionnel et applications à la conservation. Revue d'Écologie (Terre & Vie), 61 : 101-116.

Partie 2 : Description des hauts-marais du département de l'Allier

Objectifs :
(1) Définition des outils méthodologiques pour la description des végétations et l'analyse du fonctionnement ;
(2) Description et analyse des végétations des HM et de leurs écosystèmes associés (bas-marais, prairies forêts sur tourbe) ;
(3) Description ou acquisition d'une part, et analyse d'éléments complémentaires à l'interprétation de la dynamique des végétations (profils topographiques, photographies aériennes, témoignages).

Partie 3 : Fonctionnement des hauts-marais de l'Allier

Objectifs :
(1) Confronter les données de terrain (Partie 2) au modèle de fonctionnement (Partie 1) pour établir la dynamique actuelle des HM de l'Allier ;
(2) Établir des propositions à court, moyen et long terme pour la conservation des édifices ;
(3) Proposer des pistes de recherches complémentaires (Chapitre Perspectives).

L'article de cette partie est :
(IV) Goubet P., Thébaud G. & Pétel G. (en préparation).- Description, Diagnostic écologique, perspectives d'évolution et stratégies de conservation des hauts-marais de La montagne Bourbonnaise (Allier, France)

PARTIE 1
LES HAUTS-MARAIS : DONNÉES SUR L'ÉCOSYSTÈME ET PROPOSITION D'UN MODÈLE CONCEPTUEL

Rappel des objectifs :

(3) Réaliser une synthèse bibliographique dans le but de dégager les processus essentiels du fonctionnement de l'écosystème ;
(4) Proposer un modèle conceptuel de fonctionnement appliqué au diagnostic fonctionnel et à l'élaboration et au suivi des actions de gestion ;

L'objectif 1 se décline en deux parties : (1) la synthèse des données afférentes aux compartiments, flux et gradients dans les HM (Article I) ; (2) la synthèse des données concernant le développement des édifices tourbeux et les végétations à l'origine de la tourbe (Article II).

L'objectif 2 est restitué sous la forme d'un article (Article III).

INTRODUCTION

Pour proposer le schéma dynamique d'un site dans un cadre opérationnel, il faut pouvoir s'appuyer sur un modèle conceptuel de fonctionnement de l'écosystème. Pour établir un diagnostic pouvant être utilisé comme état zéro d'un processus de suivis ou d'expérimentation, il faut s'appuyer sur un modèle conceptuel justifiant les données à collecter et à suivre. Au-delà des objectifs opérationnels, un modèle permet aussi de mettre en place des protocoles expérimentaux de recherche dans une multitude de domaines liés à l'écosystème, et d'éviter des erreurs dans l'interprétation des résultats.

La référence à un modèle fonctionnel est donc préalable à la réalisation des objectifs de ce travail de recherche. Mais avant tout, il est nécessaire de définir certains des termes utilisés et les types d'écosystèmes sur lesquels s'est focalisée la recherche.

TOURBES ET TOURBIÈRES

Définitions générales

La définition de la tourbe retenue ici est celle de Gobat *et al*. (2003), il s'agit d'un « matériau formé par l'accumulation en conditions hydromorphes anoxiques, de matière organique plus ou moins décomposée ». Suivant les mêmes auteurs, la tourbière est : « une biogéocénose marécageuse dont le sol est constitué de tourbe, comprenant des communautés animales et végétales spécialisées ». Ces définitions ont l'avantage de rester floues au regard du taux de matière organique ou de l'épaisseur du sol qui entre dans des définitions plus restrictives proposées par ailleurs (Manneville *et al.*, 1999). Elles mettent aussi en relief le lien étroit, à de multiples échelles, entre le sol et le vivant. La définition de la tourbe, proposée plus haut permet d'inclure tout sol tourbeux exondé, donc en conditions aériennes et aérobies, fréquemment rencontrées dans les zones de tourbières dégradées ou boisées ; mais elle est contradictoire avec la définition des tourbières qui exclut les biogéocénoses sur tourbe sèche, non-marécageuses. La définition des tourbières retenue ici sera celle d'écosystèmes dont le sol est constitué de tourbe (suivant le concept de tourbe cité plus haut), parfois seulement en partie car il faut y inclure les zones d'eau libre couverte au moins en partie de radeaux flottants de matière végétale où la notion de sol est toute relative.

Remarques sur les sols

Du point de vue pédologique, les sols tourbeux ont des caractères propres, mi-sol, mi-litière, ce qui rend complexe leur description et leur étude par les méthodes classiques de la pédologie (Gobat *et al.*, 2003). L'étude des sols des tourbières de l'Allier n'a pas été entreprise dans ce travail, il en sera donc peu question. Une seule notion mérite d'être précisée car elle concerne directement les communautés végétales, en particulier celles des mousses et hépatiques : la forme d'humus. Cette notion, encore peut explorée pour ce qui est des processus dynamiques du sol des tourbières, sera simplifiée et deux termes utilisés ; soit l'humus est de type tourbe lorsqu'il est issu de végétaux turfigènes dans un contexte relativement humide (Article II), soit de type mor (ou hydromor) lorsqu'il découle de végétaux autres que turfigène, dans un contexte plus sec. Des mors à composante organique dominée par des feuillages d'éricacées, des aiguilles de conifères et des bryophytes « humicoles » à préférence forestière sont souvent rencontrés sur des tourbières altérées ou en marge de complexes fonctionnels. Dans ce cas, la tourbe « vraie », souvent dégradée se rencontre à quelques centimètres de profondeur. La différenciation visuelle et physico-chimique des deux types d'humus est simple et du point de vue fonctionnel, l'existence de l'un ou de l'autre est important, il s'agit donc d'un élément diagnostique intéressant qui mériterait d'être développé.

Remarques sur les végétations

Parmi la grande diversité des tourbières françaises (Manneville *et al.*, 1999), les tourbières de la montagne Bourbonnaise sont des tourbières acides, associant des hauts-marais, de rares tremblants, des bas-marais, des pelouses tourbeuses et des forêts et fourrés sur tourbe. Au sein de chacun de ces groupes s'individualisent encore des écosystèmes différents (biocénoses et processus écologiques propres).

Les hauts-marais sont caractérisés par leur végétation, dominée par des sphaignes, et leur type d'alimentation hydrique et minérale, dite ombrotrophique, exclusivement par voie atmosphérique. Ils forment les édifices tourbeux les plus épais, se présentant souvent sous

forme de lentilles convexes et ainsi qualifiés de « hauts-marais bombés », ou aussi de « tourbières hautes bombées ».

Les tremblants sont des tapis de végétaux, d'épaisseur variable, s'étendant sur une nappe d'eau libre. Ils sont exceptionnellement rencontrés dans la montagne Bourbonnaise. Ils sont proches des bas-marais.

Les bas-marais sont caractérisés par une alimentation hydrique et minérale par voie atmosphérique et par voie tellurique (transitant sur ou dans le socle minéral).

Les prairies tourbeuses sont caractérisées par une végétation de « hautes herbes » (joncs, carex, poacées) accompagnées de diverses dicotylédones, dont l'assemblage résulte probablement des activités de fauches et de pâturages sur des substrats tourbeux, ou tout au moins humides.

Les forêts et fourrés sur tourbe sont respectivement dominés par des arbres ou des arbustes.

Remarques sur les écosystèmes

Les hauts-marais sont les milieux les plus étudiés dans ce travail à cause de leur mode de fonctionnement original, leur importance du point de vue patrimonial et la grande littérature qui leur est consacrée Ils seront donc développés dans cette partie. Les caractéristiques phytocénotiques et écologiques des autres groupes seront développées dans les parties 2 et 3.

Le terme de haut-marais est consacré en Suisse depuis de longues années (Grünig *et al*., 1986), explicite, il sera utilisé préférentiellement ici.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La définition des éléments constitutifs fondamentaux de l'écosystème (article I), le modèle ontogénique proposant son développement (article II) et le schéma dynamique développant son fonctionnement (article III) ont été élaborés grâce à une étude bibliographique portant sur 750 références dans des domaines très variés de la biologie et de la systématique végétale (biologie des plantes vasculaires, des bryophytes et surtout des sphaignes), de l'hydrologie, de la pédologie (ce qui inclut ici les processus de circulation des éléments minéraux et de la matière organique ainsi que la microbiologie), de l'écologie (en particulier les concepts relativement récents de systémique, de non-linéarité, d'espèces clés au sens large…).

La recherche bibliographique s'est concentrée sur les trente dernières années, il ne s'agissait pas d'une étude historique présentant les thèmes et les courants développés depuis l'émergence de l'écologie des tourbières, mais d'une sélection de références pouvant contribuer directement à élaborer un modèle conceptuel. Il s'agissait d'appuyer le modèle sur des données collectées dans le respect de procédures scientifiques et non sur des opinions, parfois elles même reprises d'auteurs antérieurs. Le modèle est quand à lui une opinion.

Un exemple illustrant la démarche est celui de la nature récalcitrante à la dégradation de la matière végétale de la tourbe. Gorham (1953) reporte que dès 1810, un auteur du nom de Rennie propose cette idée pour expliquer la différence dans le potentiel de conservation de la tourbe des hauts-marais et de ceux des bas-marais. Il faut pourtant attendre les années 1990 pour voir se publier des preuves expérimentales de la nature récalcitrante des sphaignes (Painter, 1991, 1998, 2003 ; Verhoeven & Toth, 1995).

De plus, une partie importante de la littérature sur les tourbières concerne des études botaniques, phytosociologiques ou synécologiques, qui n'ont pas été étudiées dans le détail ; d'une part, parce qu'elles le sont dans un autre cadre (Thébaud, en préparation) et d'autre part, parce qu'elles n'abordent que rarement les liens entre végétations et paramètres écologiques de manière expérimentale.

L'étude de la bibliographie s'est focalisée sur la littérature en langue anglaise et française, ne prenant pas en compte la plus grande partie de la littérature en allemand et surtout celle en russe, particulièrement féconde pour ce qui est des concepts d'hydromorphologie des complexes tourbeux et celle en langues scandinaves.

Il est de toute manière fort probable que la plupart des concepts importants aient été à un moment ou un autre intégrés dans des documents en langue anglaise ou française (concepts des écoles baltes par Zobel, 1986 ; des écoles scandinaves par exemple dans Økland, 1989a,b et 1990, nombreuses publications des auteurs scandinaves, allemands et néerlandais en anglais depuis une trentaine d'années).

PRINCIPAUX RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les trois articles complémentaires à cette partie du travail sont explicites et il n'est pas nécessaire d'en faire ici des résumés (chacun d'eux en proposant) ou même des commentaires. Par contre, certains éléments transversaux ou fondamentaux peuvent être développés sous un angle non entrepris dans les articles, en particulier pour aborder des sujets à large amplitude conceptuelle ou ayant des conséquences opérationnelles importantes. Certains autres thèmes n'ont pas été suffisamment abordés dans les articles et méritent un développement plus important.

Les questions complémentaires à développer concernent : la nature du haut-marais et les problèmes de vocabulaire afférents à l'expression de concepts émergeants ; la nécessité de reposer toute démarche d'expérimentation et d'opérations dans un cadre conceptuel défini ; les apports de l'approche systémique, les dualités analogues entre buttes/cuvettes d'une part et hauts-marais/bas-marais à une autre échelle ;

QU'EST-CE QU'UN HAUT-MARAIS ET COMMENT ADAPTER LE VOCABULAIRE À LA RÉALITÉ FONCTIONNELLE ?

La notion de haut-marais, ou de tourbière haute, est formellement délimitée du point de vue opérationnel (Dupieux, Cahiers d'Habitats, non daté). Dans les faits, il est souvent impossible de connaître le bien-fondé de l'utilisation du terme pour un site donné ; d'une part à cause de l'inadéquation entre la difficulté d'analyse du site et les compétences du descripteur ; et d'autre part, pour des raisons stratégiques de préservation. En effet, les hauts-marais bénéficiant d'un statut de considération particulier dans la « Directive Habitat » (Habitat Prioritaire ; Directive 92/43 CEE du 21 mai 1992), il est toujours préférable, dans le doute ou non, d'attribuer le terme et le statut de tourbière haute à un site plutôt que de prendre le risque qu'il soit tout simplement écarté de toute prise en compte réglementaire et de le voir disparaître à plus ou moins court terme. La portée scientifique des documents opérationnels est donc limitée et bon nombre d'entre eux ne peuvent être utilisés de façon fiable pour déterminer, par exemple, la répartition des hauts-marais, leur fréquence ou leur état fonctionnel sans une vérification de terrain.

Du point de vue conceptuel, l'utilisation de termes dynamiques inadaptée provoque également des erreurs d'interprétation. Par exemple, il est souvent signalé que le haut-marais apparaît, s'étend, et « évolue » naturellement vers la forêt. Or, à l'heure actuelle, si il est fréquemment constaté que le haut-marais peut donner suite à une forêt sur tourbe, mais pas exclusivement, rien n'étaye le fait que ce changement soit lié à un processus interne, autogène, d'évolution ou de « vieillissement » du système. Au contraire, de nombreux faits viennent corroborer que ce processus résulte d'une perturbation fonctionnelle exogène ; l'écosystème étant « tamponné » des arrêts fonctionnels autogènes par des processus de rétroaction qui lui permettent souvent de traverser les millénaires (Article 3). L'erreur d'interprétation résulte dans le choix non argumenté par des preuves expérimentales ou des données de terrain d'une des deux hypothèses dynamiques possibles : changement induit par un phénomène autogène, le « vieillissement » ou par un phénomène exogène (d'origine anthropique dans la plupart des cas).

Un autre problème sémantique est induit par l'utilisation du terme haut-marais, ou tourbière haute, pour à la fois un écosystème fonctionnel, turfigène, et un édifice de tourbe dont le fonctionnement s'écarte radicalement du premier.

Il arrive ainsi que la végétation turfigène à l'origine du tertre soit remplacée par une autre ne fabricant pas de tourbe. Du point de vue topographique, l'édifice reste un haut-

marais bombé, mais étant donné que les végétations sont différentes, que les flux de matières et d'énergie le sont aussi, il est tout à fait justifié de considérer chacun d'eux comme des écosystèmes à part entière et bien différents, n'ayant en commun que le substrat. Il faut donc distinguer d'une part un haut-marais *sensu stricto* ou fonctionnel, représentant un écosystème pérenne, à longévité indéfinie, même si du point de vue morphologique, son expansion verticale et horizontale est limitée (Article III) ; et d'autre part un écosystème transitoire, appelé haut-marais en phase corrosive-érosive, ou non fonctionnel, qui ne durera que le temps de la minéralisation de la matière organique de l'édifice. La limite entre les deux types reste floue, surtout pour des raisons spatiales et temporelles, le remplacement de la végétation turfigène pouvant être localisé dans l'espace et le temps, des phénomènes d'ajustement pouvant apparaître. Par analogie entre systèmes écologiques, le haut-marais fonctionnel peut être comparé à un arbre, montrant un stade de développement spatial (en fonction des conditions locales), puis de vie en équilibre, montrant parfois des ajustements localisés lors de perturbations. Le haut-marais en phase corrosive-érosive correspond à la dépouille de l'arbre après sa mort, caractérisée par une dégradation lente des tissus accumulés qui profite à de nombreux organismes saprophytes. Entre l'arbre vivant et l'arbre mort s'immisce une phase où l'arbre est moribond ou diminué suivant l'issue *a posteriori* ! A la différence des arbres, le haut-marais n'a pas de mort « génétiquement » programmée puisque le système possède une auto-régulation (boucles de rétroaction négative) lui permettant de rester en équilibre avec les paramètres écologiques pendant des millénaires.

LA NÉCESSAIRE RÉFÉRENCE À UN MODÈLE FONCTIONNEL

Les hauts-marais sont des systèmes écologiques complexes où les processus fonctionnels s'organisent suivant des compartiments, des flux et des gradients plus ou moins bien connus. Historiquement, ils ont fait l'objet de nombreuses études dans une large diversité de disciplines scientifiques. La synthèse des résultats de cet ensemble est restée relativement partielle et nombre d'études apportant d'importants éléments dans une discipline restent peu intégrées aux autres. De plus, l'intégration fonctionnelle entre les plantes, l'eau et les communautés microbiennes autotrophes et hétérotrophes est telle qu'il n'est plus imaginable d'étudier l'une sans prendre en compte les deux autres.

La végétation conditionnant la qualité de la matière organique, il apparaît comme déterminant de préciser la nature de celle-ci dans toute étude sur les processus de production ou de dégradation de matière ou de flux minéraux. La matière sphagnale jouant un rôle déterminant grâce à sa résistance, la végétation bryophytique doit être déterminée au niveau spécifique.

L'hétérogénéité spatiale des unités fonctionnelles élémentaires, les microformes, rend nécessaire la précision du lieu à cette échelle de tout prélèvement de matière servant à quelque analyse que se soit. Par exemple, un profil en profondeur des concentrations en éléments minéraux de la tourbe sera différent si il est réalisé dans une butte ou dans une dépression (Damman, 1988), de la même manière, les logiques de dégradation de matière organique sont différentes (Article 3).

Dans le domaine de l'opérationnel, le modèle permet d'établir les fondations d'une démarche à différentes échelles, tant du point de vue stratégique que tactique. Le modèle clarifiant les processus favorables ou défavorables au maintien d'un haut-marais fonctionnel, il permet d'affirmer qu'une stratégie de préservation à quelques échelles géographiques ou administratives que ce soit doit s'intéresser en priorité aux édifices les moins altérés, les mieux « tamponnés ». Ceux-ci possèdent des qualités fonctionnelles leur assurant la meilleure longévité pour un investissement minimum. Par contre, leur biodiversité est

souvent moindre que les édifices en phase corrosive-érosive ou de nombreuses communautés végétales profitent des éléments minéraux issus de la tourbe en décomposition pour apparaître ou s'étendre. Du point de vue tactique, le modèle permet de définir différents groupes d'actions, la restauration, la facilitation, le suivi… La restauration du mésotope s'attache à corriger les perturbations induites le plus souvent par l'action directe de l'homme. Elle n'est possible qu'à la condition de pouvoir identifier et intervenir sur toute la chaîne des désordres induits jusqu'à la perturbation primaire (Article III). Elle n'est envisageable que si cette chaîne est courte, et que sa mise en place est récente. Face à l'impossibilité théorique ou technique de restaurer un édifice existant, il est possible de faciliter l'apparition de nouveaux édifices « sur les ruines de l'ancien ». Le modèle propose quelques éléments théoriques fondamentaux, l'importance de certaines espèces de sphaignes par exemple, mais il reste encore de nombreuses questions, malgré les recherches récentes dans la discipline (Grosvernier, 1996 ; Matthey, 1996).

L'APPORT D'UNE APPROCHE SYSTÉMIQUE DANS LA COMPRÉHENSION DES PROCESSUS DYNAMIQUES (APPORT CONCEPTUEL) ET DANS LA TYPOLOGIE DES UNITÉS FONCTIONNELLES (APPORT OPÉRATIONNEL)

L'approche systémique est probablement un outil essentiel dans l'amélioration des connaissances sur le fonctionnement des tourbières, tant du point de vue conceptuel qu'opérationnel ; quelques exemples seront développés ci dessous.

La typologie des unités fonctionnelles, à quelque échelle qu'il soit, est un outil conceptuel et opérationnel de premier ordre. Par exemple pour l'aspect théorique, depuis très longtemps, le phytosociologue tente de réaliser une description et une hiérarchisation des végétations, sans pour autant trouver un consensus sur la réalité fonctionnelle des unités proposées.

Première question : à partir de quel stade ontogénique se situe la limite entre la butte ombrotrophe (une microforme), et un haut-marais (le mésotope) ? La distinction des microtopes, échelle intermédiaire entre microformes et mésotope a-t-elle une justification systémique ou correspond-elle a des structures de groupes, certes délimitées dans l'espace, mais sans réel changement d'échelle systémique, sans justification fonctionnelle ?

En systémique, le principe de changement d'une échelle à une autre s'effectue sur la base de l'émergence de propriétés nouvelles (Narbonnes, 2005). Si le même principe est appliqué dans la question de la définition systémique du haut-marais, la limite entre une unité supérieure, microtope ou mésotope, et la butte ombrotrophe, une microforme, se situe à l'émergence de propriétés fonctionnelles nouvelles. De telles propriétés peuvent être recherchées, par exemple, dans l'apparition d'un réseau de drainage ombrotrophe entre les différentes buttes émergentes ou sur la surface d'un large replat ou d'une butte étendue.

En conclusion, la systémique se montre puissante dans le conceptuel, pour différencier les unités fonctionnelles, pour caractériser les processus dynamiques et dans l'opérationnel, par exemple en permettant d'établir des limites argumentées aux systèmes écologiques, autorisant les typologies nécessaires aux inventaires et à la hiérarchisation intégrés aux politiques de préservation des espaces naturels. Une fois de plus, elle illustre de manière parfaite, la réalité, en écologie, de l'intégration du conceptuel et de l'opérationnel.

PARTIE 2
DESCRIPTION DES HAUTS-MARAIS DE L'ALLIER

Rappel des objectifs de cette partie :

(4) Définition des outils méthodologiques pour la description des végétations et l'analyse du fonctionnement ;
(5) Description et analyse des végétations des HM et de leurs écosystèmes associés (bas-marais, prairies, forêts sur tourbe) ;
(6) Description ou acquisition d'une part, et analyse d'autre part, d'éléments complémentaires à l'interprétation de la dynamique des végétations (profils topographiques, photographies aériennes, témoignages).

INTRODUCTION

Le modèle proposé dans la première partie définit un ensemble de données à collecter en vue de la réalisation du diagnostic fonctionnel des hauts-marais. Il s'agit en particulier des plantes, de l'eau, du sol et des éléments historiques (Article III, figure 3). Cette deuxième partie s'attache donc à présenter un ensemble de données constituant des représentations virtuelles des systèmes étudiés pour satisfaire deux besoins : (1) disposer d'un « état zéro » en vue d'un suivi écologique et (2) permettre une analyse fonctionnelle des systèmes. Il s'agit aussi de proposer, pour chaque type de données collectées, une interprétation des résultats, sans pour autant réaliser une interprétation intégrant tous les types de données puisque celle-ci fait l'objet de la troisième partie du travail.

Les méthodes d'étude choisies tentent de répondre aux particularités des hauts-marais telles que la nature systémique de leur organisation, tant du point de vue hydromorphologique que celui des végétations. Sur ces deux bases, hydromorphologie et floristique, les approches ont été volontairement indépendantes pour permettre une comparaison *a posteriori* des résultats.

L'échelle d'analyse des systèmes étudiés varie en fonction des enjeux et de l'équilibre coût/intérêt. L'approche choisie privilégie trois échelles, centrées sur des profils rectilignes : le profil de base couvrant le haut-marais et ses marges, plusieurs profils par édifice étant réalisées suivant les axes les plus représentatifs ; des portions de profil plus détaillées si un enjeu fonctionnel nécessite une description plus précise ; une extrapolation à l'ensemble des édifices sous forme cartographique des résultats acquis sur les profils.

Les données de terrain générées, analogues dans la démarche aux données expérimentales d'autres disciplines comme la physique, s'expriment sous différentes formes, suivant les échelles d'investigation concernées. Les données concernant la végétation s'expriment soit sous forme de relevés de végétation opérant à plusieurs échelles structurales (les arbres, les arbustes, les plantes herbacées et les bryophytes), les relevés permettant la définition des communautés végétales ; soit sous forme de matrices représentant la répartition et l'organisation de ces communautés sur les profils de végétation à l'échelle du mètre. Le croisement des données floristiques, les communautés végétales déduites, avec les données spatiales, les profils de végétations, permet de générer des données concernant la répartition, ou les liens, entre les différents éléments structuraux de la végétation, des arbres aux bryophytes.

Les données concernant la topographie se présentent sous forme de profils en coupe.

MATÉRIEL

L'étude a porté sur 5 complexes tourbeux du département de l'Allier et un de celui de la Loire. Les données de localisation sont détaillées dans l'Annexe 1. L'altitude varie de 990 m (Leidy) à 1190 m (sources de la Besbre). Les cinq édifices de l'Allier ont été choisis car ils représentent des complexes tourbeux qui s'organisent toujours autour de hauts-marais parfaitement identifiables quel que soit leur état.

Le substrat géologique de la zone est composé de roches granitiques (Goubet *et al.*, 2004). Sur les replats d'altitude, ces roches sont recouvertes d'une couche d'épaisseur variable d'arènes à blocs dont l'origine reste discutée (Cubizolle, com. pers, 2003).

Les données climatiques de la zone d'étude sont issues de deux stations de mesures. L'une située prés des sites de la Verrerie et des Narces (Saint-Nicolas-des-Biefs), l'autre près du Mépart (Laprugne). Aucune station d'altitude n'est présente au nord-est des Bois-Noirs. Les données des précipitations, des jours de gelées et des températures pour la station de Saint-Nicolas-des-Biefs sont présentés en Annexe 2a,b (tableaux 1 à 3), les données concernant les précipitations à la station de Laprugne en Annexe 2b (tableau 4).

Le montant de précipitations annuelles se situe entre 1100 et 1800 mm avec une moyenne pour les deux sites vers 1433 mm. Les températures annuelles se situent entre 7,2 et 9,0 °C. avec une moyenne de 8,06 °C.

MÉTHODOLOGIE

La méthode retenue répond à deux objectifs : d'une part décrire le site de façon reproductible, d'autre part réaliser cette description à des échelles compatibles avec l'analyse fonctionnelle du site.

La description du complexe tourbeux - pris ici dans le sens de l'ensemble des milieux possédant un sol tourbeux d'au moins 20 cm à peu près, pouvant être contiguës ou non – peut s'effectuer à différents niveaux de précision allant théoriquement de la délimitation cartographique du complexe à la cartographie des différents organismes présents au clone près. Se pose alors la question de définir les niveaux de description et de précision de façon pertinente, du point de vue strictement scientifique, mais aussi en tenant compte du rapport temps passé pour les mesures / valeurs des renseignements obtenus sachant que le résultat doit répondre à deux exigences : d'une part il doit donner une image à un temps donné (t_o) servant de référence pour suivre l'évolution du complexe et, d'autre part, il doit servir d'outil d'analyse du fonctionnement du complexe. De plus, pour pouvoir servir à l'interprétation fonctionnelle, la méthode doit pouvoir s'intégrer dans un modèle de fonctionnement de l'écosystème. La méthode choisie ici est donc une tentative de compromis entre ces différentes exigences, nouvelle sans être révolutionnaire. Le travail présenté ici est un essai dont l'expérience a permis, *a posteriori*, une amélioration de la méthode qui sera proposée en conclusion.

Le modèle proposé en première partie met en relief les éléments essentiels à prendre en compte dans le diagnostic fonctionnel d'un haut-marais, ils peuvent être groupés en : (1) les éléments « factuels » comprenant la végétation, la topographie et des données hydrologiques et pédologiques, et (2) des éléments historiques, représentés surtout par des photos ou cartes anciennes et des témoignages. Les éléments factuels sont quantifiables, disponibles sur l'ensemble des sites de façon reproductible ; les éléments historiques sont d'une précision variable, parfois inexistants. La frontière pour certains éléments reste floue, par exemple dans le cas d'un profil stratigraphique comprenant soit une étude pollinique ou

une étude des macrorestes ; les mesures restent partielles (conservation différentielle, lacunes de sédimentation), pas forcément reproductibles (lacunes diachroniques locales, entre autre) tout en restant dans le domaine du quantifiable.

Les éléments factuels relevés pour l'étude concernent deux champs disciplinaires : la végétation et la topographie. Des données hydrologiques auraient pu être collectées mais à l'époque de la mise en place du protocole expérimental, aucune méthode satisfaisante du point de vue du rapport coût / résultats ne pouvait être mise en place.

La méthode s'appuie donc sur la végétation et la topographie, sur un principe d'intégration des données à plusieurs échelles. Le complexe est décrit à des niveaux de précision variant suivant les moyens et les enjeux. Le niveau de détail le plus précis est réalisé sur des profils (appelés aussi transects pour éviter les répétitions) reportant à la fois la végétation et la topographie. Certains profils ne relèvent que la topographie et sont utilisés pour décrire la géométrie de l'édifice tourbeux.

Les profils topographiques ont été réalisés avec un niveau automatique Nikon AX S1. La méthode consiste à relever l'altitude du sol par rapport à un point de référence situé en début de profil, puis d'évaluer par sondage à la perche l'épaisseur de tourbe au même endroit. La distance entre les points mesurés varie de 1 à 40 m en fonction de la topographie de surface. Après une série de corrections, deux courbes peuvent être générées représentant pour l'une la topographie de surface, à l'interface de l'air et du sol, et pour l'autre, la topographie de subsurface, à l'interface de la tourbe et du socle minéral. A cet endroit se situe souvent une argile verdâtre, qui est aussi traversée par la perche, et dont l'épaisseur est difficile à déterminer. L'épaisseur de tourbe telle que présentée ici inclut donc l'épaisseur d'argile, estimée entre 10 et 20 cm. Les profils des Narces, de la Verrerie et de Leydy ont été sondés grâce à un radar de subsurface de type RAMAC GPR (Suède), utilisé avec des antennes de fréquence nominale 200 MHz, non blindées, sous la responsabilité du Dr. Cécile Wastiaux, Université de Liège (service de phytosociologie, flore et végétation des Hautes-Fagnes du Prof. R. Schumacker) en collaboration avec le Dr. Ing. Lucien Halleux de la société G-Tec, Blégny-Barchon, Belgique.

Les profils de végétation sont réalisés à partir d'une méthode fortement inspirée de la phytosociologie synusiale intégrée (Gillet *et al.*, 1991; Gillet, 2000). Il s'agit, à l'instar de la phytosociologie dite sigmatiste (Guinochet, 1973), de réaliser des relevés de végétation sur une aire déterminée en fonction de propriétés d'homogénéités floristiques et écologiques. En phytosociologie synusiale, le principe est de relever d'une part des synusies et d'autre part des phytocénoses. La synusie est définie par Gillet *et al.* (1991) comme un ensemble, connexe ou fragmenté spatialement, d'écodèmes (ensembles des organismes d'une même espèce parvenus à un même stade ontogénique) dont les organismes sont suffisamment proches par leur espace vital, leur comportement écologique et leur périodicité pour partager à un moment donné un même milieu isotrope à l'intérieur d'une biogéocénose. La phytocénose est définie par les mêmes auteurs comme un complexe de synusies organisées spatialement, temporellement, et fonctionnellement au sein d'une même biogéocénose.

Les techniques de relevés propres à la phytosociologie synusiale intégrée sont décrites dans Gillet (2000). En montagne Bourbonnaise, les relevés synusiaux et phytocénotiques ont été réalisés suivant des modalités particulières, incluses dans une démarche de description consistant en 6 étapes successives ou synchrones suivant les cas : (1) le choix du profil ; (2) le relevé du profil incluant (3) la réalisation des relevés de végétation ; (4) l'analyse des relevés de végétations menant à la définition de communautés végétales à l'échelle de la synusie ; (5) l'analyse de la répartition sur les profils de ces groupements synusiaux pour la délimitation

des phytocénoses ; au final, (6) la cartographie des communautés végétales à différentes échelles.

Dans le détail, ces différentes étapes se caractérisent ainsi.

1. Les profils ont été choisis sur la base de la représentativité de la diversité du complexe tourbeux. Leur nombre et leur position dépend de la forme du haut-marais et de la complexité de l'édifice, cette dernière étant évaluée lors d'une visite générale aidée de la photographie aérienne.

2. Le relevé du profil de végétation, appelé aussi profil phytocénotique, correspond au report, dans un tableau, de tous les groupements synusiaux présents sur le linéaire du profil. Chaque groupement synusial est noté comme présent ou absent pour chaque mètre du profil. Ainsi, les différentes communautés d'arbres, d'arbustes, de plantes herbacées et de bryophytes sont reportées, indépendamment les unes des autres, dans un tableau aux abscisses correspondant au groupements synusiaux, et aux ordonnées correspondant à chaque mètre du profil. A ce moment de l'étude, les relevés sont codés par des numéros.

3. Pour reporter la répartition des groupements synusiaux sur le profil (étape 2), il est nécessaire de caractériser chacune d'elles au moment du report, ce qui est réalisé par l'intermédiaire d'un relevé floristique synusial. Chaque communauté apparaissant comme nouvelle, c'est-à-dire dont la composition floristique s'éloigne de toutes les communautés observées jusqu'alors sur le profil, fait l'objet d'un relevé. Cette délimitation étant difficile, il arrive qu'à l'analyse des relevés entre eux (étape 4), les relevés s'avèrent être suffisamment proches pour ne faire qu'un seul groupement synusial. Les relevés synusiaux sont réalisés au moment de la réalisation du relevé du profil de végétation, et codés par des numéros.

Les données de terrain générées lors des étapes 1 à 3 se présentent sous forme de tableaux : des tableaux de relevés de synusies (étape 3), similaires à ceux générés en phytosociologie sigmatiste (TAXON X NUMÉRO RELEVÉ), compilés en Annexe 13a à 13d ; et des tableaux de situation des synusies (étape 2) (POSITION TRANSECT X NUMÉRO RELEVÉ) compilés en Annexe 12a à 12j. Dans ces tableaux, les relevés et les synusies qu'ils représentent ne sont pas codés par des numéros, mais par un code explicite, issu des résultats de l'étape 4.

4. Les tableaux de relevés font l'objet, pour chaque niveau structural, des arbres aux bryophytes, d'une analyse par tri visuel visant à regrouper par similarité floristique les relevés. Quatre ensembles de groupements synusiaux (arbres, arbustes, herbacées et bryophytes) sont ainsi définies. Strictement, les groupes de relevés devraient s'appeler des syntaxons élémentaires (Gillet, 2000), avant d'être rattacher par comparaison à des synusies végétales. Dans le texte qui suit, les termes utilisés pour nommer ces groupes de relevés est celui de « groupement synusial », parfois « communautés synusiales » ou celui de « synusie ».

5. Une fois les groupement synusiaux délimités, leur répartition sur les profils peut être étudiée. Cette analyse permet, entre autre, de définir des tronçons de profils possédant une composition synusiale relativement homogène, puis de traduire cette composition en relevés de phytocénose et de comparer, dans des tableaux, ces relevés. Cela se rapproche de la définition des phytocénoses de la phytosociologie synusiale intégrée (Gillet, 2000), mais cette étape est ici réalisée non pas sur le terrain mais sur la base des profils de végétation.

La présentation des résultats s'effectue sous forme de tableaux similaires à ceux des tableaux phytosociologiques, mais les synusies remplacent les taxons en ordonnées. La surface du relevé est remplacée par la longueur du tronçon délimité, en mètre, et le coefficient d'abondance-dominance est remplacé par le nombre d'occurrence de la synusie pour chaque mètre du tronçon, exprimé en pourcentage. Ainsi, une synusie relevée sur 10 incréments d'un tronçon en faisant 20 (et donc 20 m) a une présence équivalente à 50%.

A partir des profils de végétation, d'autres analyses de répartition peuvent être réalisées, par exemple les co-occurrence des différentes synusies peuvent être étudiées de manière statistique. Par exemple, il peut s'agir de calculer, par profil, par site ou sur l'ensemble des profils, la répartition d'une synusie herbacées par rapport aux synusies arbustives ou arborescentes (Annexe 10). Les résultats sont exprimés dans un tableau pour chaque groupement synusial herbacée, avec en abscisses les profils et en ordonnées les synusies arbustives et arborescentes. Ils sont exprimés sous la forme de deux nombres, le premier représentant le nombre absolu d'occurrences communes pour chaque mètre, le second le pourcentage correspondant par rapport au total de la répartition de la synusie herbacée, indiquée dans la seconde ligne en partant du haut.

Par exemple, dans l'Annexe 10, la synusie codée CEa (en haut à gauche), a été rencontrés dans 137 m du profil N1, 39 fois en co-occurrence avec la synusie PINUS-S. Cela se traduit ainsi : sur N1, PINUS-S, qui correspond à une synusie arbustive de pins sylvestres et bouleaux, couvre 28 % de la synusie herbacée CEa. Pour connaître la réciproque, sur N1, le pourcentage que représente la synusie CEa comme couverture herbacée de la synusie arbustive PINUS-S, il faut se reporter au tableau PINUS-S de l'Annexe 9. CEa représente 72 % du couvert herbacé sous PINUS-S.

6. L'analyse de végétation réalisée dans les étapes antérieures permet de définir des entités à cartographier sur l'ensemble du complexe ; il peut s'agir de synusies ou de phytocénoses suivant les cas. Il faut pour cette étape une nouvelle étude de terrain. Les résultats générés lors de cette étape sont exprimés sous forme de carte (Annexe 16a à 16e).

La nomenclature suit pour les plantes vasculaire Bock (2006) et pour les bryophytes Dierssen (2001).

RÉSULTATS

Les résultats sont présentés dans l'ordre logique : description de la topographie des profils, description de la composition floristique des groupement synusiaux, description de la répartition spatiale des groupements synusiaux, délimitation des tronçons de composition synusiale homogène sur les profils de végétation, description synusiale et répartition spatiale des phytocénoses.

LES PROFILS INTÉGRÉS : GÉNÉRALITÉS

Dix sept profils de végétations ont été réalisés dans les 6 sites étudiés. La longueur totale représente 2753 m. Le détail par site des différents profils et leur localisation est présenté en Annexe 3.

LES PROFILS TOPOGRAPHIQUES DE SURFACE ET DE SUBSURFACE

Les profils topographiques N, M, M', L, SB ont été réalisés pour mieux décrire la structure de l'édifice tourbeux mais n'ont pas fait l'objet de profil de végétation.

Narces

Les profils réalisés sur les Narces sont présentés en Annexe 4a.

Les Narces ayant été boisées avec un conifère arbustif (*Pinus uncinata* subsp. *rotundata*), il est difficile de réaliser des profils topographiques sans avoir à réaliser des travaux de coupe. De ce fait, les profils ont été choisis par rapport à l'ouverture du boisement et ne sont pas tous rectilignes.

Le profil N est orienté suivant deux axes, SW-NE dans la partie ouest, et W-E dans sa partie est. La pente du socle minéral est relativement constante sur la plus grande partie du profil et approche les 2 %, une pente plus forte, entre 7 et 8 % est remarquable sur les 50 derniers mètres du profil (D_N). Ce dernier peut être scinder en 4 tronçons, d'est en ouest :

- A_N, correspond à un talus de pente modérée orientée à l'est dont la puissance de la tourbe passe progressivement de 0 à 5 m d'est en ouest ;
- B_N, est un talus de pente inverse, où la puissance de la tourbe passe inversement de 5 m à moins de 1 m sur une distance un peu plus longue que celle de A_N.
- C_N, est un tronçon irrégulier, tant du point de vue de la surface que de la subsurface, caractérisé surtout par une épaisseur de tourbe relativement faible de moins de 2 m ; certains éléments semblent d'origine anthropiques (drains ou profilage de cours d'eau préexistants) ;
- D_N, montre des pentes plus fortes et une épaisseur de tourbe faible (moins de 1 m) qui suggère un simple placage de tourbe minérotrophe.

Le profil N1 représente le site dans un axe N-S. Le socle minéral montre une pente régulière vers le nord (3 %).

- A_{N1}, représente une zone plate d'une épaisseur de tourbe d'une soixantaine de centimètres, étant donné les perturbations d'origine anthropique, il est possible que cette partie résulte d'une exploitation de tourbe ;
- B_{N1}, correspond à un talus de pente forte, approchant les 10 %, orienté vers le nord ;

- C_{N1}, représente la plus grande partie du profil, la pente de la tourbe, vers le nord, y est très faible, autour de 1 %, mais la microtopographie de surface y est marquée. Il s'agit en fait d'une mosaïque de chenaux d'érosion et de buttes reliques.

Le profil N2 représente le site dans son axe NNE-SSW. Sur la base du relief de surface et de subsurface, le profil peut se décomposer en 4 tronçons, du nord au sud :
- A_{N2}, représente la conjonction d'une cuvette en surface et d'un plan incliné du socle ;
- B_{N2}, montre un talus de tourbe de faible pente (moins de 1 %), sur un socle plat, sauf dans sa partie sud ou la pente de la partie suivante s'amorce, l'épaisseur de la tourbe est maximale et supérieure à 4,5 m sur la plus grande partie du profil ;
- C_{N2}, représente un talus de pente approchant les 8 %, sur un socle de pente légèrement plus faible menant vers se sud à un puissance de tourbe inférieure à 2 m ;
- D_{N2}, représente une zone très légèrement inclinée vers le nord, avec une puissance de tourbe passant de 1,5 à 0 m sur 70 m ; la pente du socle est à cet endroit inversée par rapport au reste du profil, ce qui indique le culot de la vallée minérale.

Verrerie

Les profils réalisés sur la Verrerie sont présentés en Annexe 4b.

Le profil V1V2 représente le site dans son axe longitudinal suivant une direction E-W. La pente générale est à peu constante, entre 2 et 3 %. Il peut se concevoir suivant trois compartiments :
- A_{V1V2}, représente un replat, légèrement concave en son centre, en respect de la pente minérale, l'épaisseur de tourbe passe de 0 à 2,5 m ;
- B_{V1V2}, correspond à un plan incliné, presque parallèle à la pente minérale mais légèrement convexe, avec une puissance maximale à 4 m au premier tiers du tronçon (300 m) ;
- C_{V1V2}, représente le tout début d'un replat où l'épaisseur de tourbe est inférieure au mètre.

Le profil V3 représente la partie est, l'amont, du complexe de la Verrerie, transversalement à l'axe principal du bombement. La pente minérale, vers le nord, n'atteint pas le demi pour cent, les tronçons s'individualisent donc suivant la pente de surface et son corollaire, la puissance de la tourbe.
- A_{V3}, représente un long replat de pente de 2 % vers le nord, faisant passer la puissance de la tourbe d'un demi mètre au nord à 2,5 m au sud, à la limite du tronçon suivant qui amorce une pente en sens inverse ;
- B_{V3}, représente donc la pente inverse orientée au sud, cette pente nord est plus faible, 1,5 % en moyenne ;
- C_{V3}, correspond à un court talus de pente forte qui annonce la fin du complexe..

Le profil V4 a été réalisé suivant un axe transversal à l'ouest, à l'aval du complexe. Le socle minéral montre une concavité dissymétrique, la pente nord étant plus la forte, autour de 2 %, la pente sud atteignant à peine 1 %. La pente générale de la surface s'oriente vers le sud. Quatre tronçons peuvent être délimités :
- A_{V3}, au nord, montre une surface plane, et une puissance de tourbe passant de 0 à plus de 2 m en une vingtaine de mètres en respect d'une pente forte du substrat minéral ;
- B_{V3}, représente un replat d'une cinquantaine de mètres, entaillé d'un sillon en son milieu, la puissance de la tourbe ne variant qu'au niveau de ce sillon ;

- C_{V3}, est un talus approchant les 3 %, la pente minérale restant nulle, la puissance de la tourbe passant de 3 à 1,5 m ;
- D_{V3}, est un plateau, la tourbe s'adossant à la pente minérale pour devenir nulle au sud.

Font-Blanche

Le profil réalisé sur Font-Blanche est présenté en Annexe 4c. Il est orienté d'ouest en est. La pente minérale dépasse de peu les 1%, elle est un peu supérieure à celle de la tourbe sur la plus grande partie du profil en dehors des talus. Ainsi, trois tronçons peuvent être délimités sur la base de la topographie de surface :

- A_{FB}, représente le talus ouest, particulièrement pentu (résultant d'une exploitation de tourbe des années 1970) ;
- B_{FB}, montre un plateau de puissance n'atteignant pas 3 m, épaisseur faible comparée aux autres tourbières étudiées ;
- C_{FB}, représente le talus est, talus aval, la tourbe s'amenuise régulièrement pour devenir nulle en une cinquantaine de mètres.

Mépart

Le complexe du Mépart s'organise en deux édifices distincts, ouverts, et séparés par une plantation d'épicéa. Les deux bombements sont de tailles différentes, un grand, au nord-ouest, représenté par M1 et M, et un petit, au sud-est représenté par M2 et M'. Le complexe se situe sur le flanc orienté au nord-est d'un talweg de pente nord-ouest.

Les profils réalisés au Mépart sont présentés en Annexe 4d.

Le profil M1 est orienté SW-NE dans la direction de la pente principale, dirigée vers un ruisseau. Il se décompose en deux tronçons, A_{M1} et B_{M1}, suivant la pente du socle minéral.

La surface minérale montre au sud-ouest une pente de l'ordre de 6 %, A_{M1}, qui devient nulle au nord-est, pour reprendre à l'extrémité nord-est, aux abords du ruisseau.

L'épaisseur de tourbe passe progressivement de quelques décimètres au sud-ouest à 4 m vers la limite entre A_{M1} et B_{M1}. La zone de plus forte épaisseur se situe donc en amont et en aval de la rupture de pente du substrat minéral.

La topographie de surface gomme celle du socle, la pente est en moyenne constante de l'ordre de 8 %. Une dépression, correspondant à un chenal en coupe transversale, est visible à la limite entre les deux tronçons. L'origine de ce chenal n'est pas connue.

Le profil M est orienté au nord, dans sa ligne de plus grande pente. Il s'organise de façon identique au précédent avec une épaisseur en générale plus élevée, en moyenne entre 3,50 et 4 m, allant jusqu'à 4,50 m. L'extrémité nord montre un talus plus pentu, de l'ordre de 35 %.

L'origine naturelle des talus de l'édifice est suspecte, le nord du complexe à fait l'objet de plantation et une ligne de chemin de fer touristique bordait le ruisseau du fond de vallon. Il est probable que les talus aient été rabotés lors de ces deux aménagements.

Le profil M2 est orienté S-N. La topographie du socle est régulière, la pente, orientée au nord est régulière et approche les 3 %. Un léger replat se démarque au nord.

L'épaisseur de tourbe maximale relevée est de 3,35 m à 63 m du départ. Elle se situe entre 1,50 et 2,50 m sur la plus grande partie du profil.

La topographie de surface permet de différencier deux tronçons sur le profil :

- A_{M2}, correspond à un replat, et peut-être même à une légère convexité ;

- B_{M2}, correspond à une pente parallèle à celle du socle de 3 %.

Le profil M' est orienté SE-NW. Il peut être différencié en trois tronçons aux limites subtiles.

Un premier tronçon, $A_{M'}$, au sud-est, est caractérisé par une pente régulière vers le sud-est, un socle plat et une épaisseur de tourbe s'amenuisant vers le sud-est à partir d'un maximum approchant 1,20 m. Le socle est plat.

Un second tronçon, B, correspond à une zone plate du socle minéral, où l'épaisseur de tourbe est la plus importante du profil avoisinant les 3 m. La surface est elle aussi assez plate.

Un dernier tronçon, $C_{M'}$, à la topographie de surface en forme de mamelon, montre une épaisseur de tourbe assez constante, autour des 3 m au nord-ouest, et entre 1 et 2 m plus loin dans cette direction. Le socle montre une forme similaire à celle de la surface.

L'édifice tourbeux du grand bombement du Mépart s'inscrit dans un ellipsoïde orienté dans la ligne de plus grande pente, vers le nord. Il est probable qu'il soit situé à la rupture de pente matérialisée par un talus, entre le socle minéral rocheux, pentu, et un fond de vallon alluvionné, plutôt plat.

L'édifice tourbeux du petit bombement se situe sur une pente orientée au NNE. Sa forme est circulaire.

Leydy

Le complexe de Leydy s'organise en trois unités distinctes de tailles différentes. D'ouest en est : une petite zone de bas-marais et forêt tourbeuse, profil L4 ; un grand ensemble diversifié, constitué de trois parties, chacune matérialisée par une ouverture dans la forêt et se succédant du nord au sud, profils L, L1, L' et L3 ; une autre ouverture correspondant à un haut-marais, L2 et L''.

Les profils de Leydy sont présentés en Annexe 4e et 4f.

Le profil L4 décrit la zone à l'est dans le sens de la pente générale, soit E-W.

La topographie du socle correspond à une alvéole creusée au sein d'une pente générale approchant les 16 %.

La topographie de surface est atténuée par la tourbe dont l'épaisseur maximale approche les 2 m.

Trois tronçons peuvent être délimités : A_{L4} représente le talus amont, où la forte pente du socle contraste avec celle de la tourbe pour voir la puissance de cette dernière passée en une quinzaine de mètres de 0 à 2 m ; B_{L4} correspond au replat du socle et de la surface ; C_{L4} figure la reprise du talus rocheux et tourbeux, la puissance de la tourbe diminuant progressivement pour devenir nulle au bout d'une trentaine de mètres (non figurée).

Le profil L, longitudinal et orienté E-W, représente le grand ensemble pris dans la direction de la ligne de plus grande pente générale, celle du flanc montagneux.

La topographie du socle minéral montre une série de trois dépressions de taille décroissante d'ouest en est, dans le sens de la pente. Chacune des dépressions peut se schématiser en un talus amont succédé d'une zone plate, jusqu'au talus de la dépression suivante.

La surface topographique montre une pente assez régulière, de 5,5 %, sur la grande partie du profil sauf en amont, à l'ouest, où le socle minéral affleurant à cet endroit est nettement plus pentu, de l'ordre de 10 %, et en aval, à l'est, où la pente devient nulle. Un talus de deux mètres est présent à l'est, peu avant la zone plate finale.

Grâce à l'épaisseur de tourbe, 4 tronçons peuvent être délimités ; les trois en amont, A_L, B_L, C_L, correspondent à trois lentilles tourbeuses adossées sur chaque talus des dépressions du socle et s'étendant sur le replat correspondant ; le dernier tronçon, D_L, correspond à la zone plate de l'est.

Le profil L1, transversal, est perpendiculaire au précédent et se situe à l'est, en amont.

Le socle minéral montre une large dépression délimité au sud et au nord par un talus lui donnant un aspect légèrement dissymétrique, une pente vers le sud étant perceptible.

La topographie de surface montre une pente régulière de 4 % vers le sud sur tout le profil.

L'épaisseur de tourbe, d'au maximum 2,50 m, illustre la différence entre la pente du socle et celle de la surface, elle décroît sensiblement du nord au sud, étant beaucoup plus faible à l'extrême nord et nulle au sud.

Le profil L', transversal et en position intermédiaire, recoupe la seconde dépression délimitée sur le profil L.

Le socle minéral montre deux concavités, subtilement asymétriques, la pente nord étant un peu plus marquée que celle au sud.

La topographie de surface se décompose en deux parties, une cuvette au nord, en amont, suivie au sud d'une pente douce voisine de 2,5 %.

L'épaisseur de tourbe permet de délimiter deux unités sur le profil :

- $A_{L'}$, au sud, correspondant à une petite lentille d'épaisseur égale au mètre, masquant une petite dépression du socle ;
- $B_{L'}$, au nord, une lentille plus conséquente, d'épaisseur plus importante, approchant les deux mètres.

Le profil L3 est transversal également et se situe à l'est du complexe, dans la zone de plus forte épaisseur.

Le substrat minéral est irrégulier, globalement peu pentu vers le sud ; une dépression à chaque extrémité est présente.

La surface topographique représente un tertre dissymétrique s'élevant de 4 à 6 mètres par rapport aux abords.

L'épaisseur de tourbe, d'au maximum 4 m, est assez régulière sur la totalité du profil à l'exception des deux extrémités où la tourbe passe d'une puissance de 2,5 m à une puissance nulle en une vingtaine de mètre.

Quatre unités peuvent être délimitées sur la base de la topographie de surface et de subsurface et l'épaisseur de tourbe :

- A_{L3}, au sud, correspond à un talus du socle et de la tourbe, de 18 % ;
- B_{L3}, est caractérisé par une puissance régulière et par conséquent une pente de surface parallèle à celle du socle, avoisinant les 3 % ;
- C_{L3} est une zone de pentes de surface et du socle opposées à celles des deux tronçons précédents, où la tourbe s'amenuise régulièrement pour approcher le mètre. Elle correspond au talus nord de l'édifice, de pente approchant les 7 % ;
- D_{L3}, au nord, correspond à une zone relativement plate où le socle s'élève et la topographie diminue doucement, ce qui à pour effet d'amenuiser l'épaisseur de tourbe.

<u>Sources de la Besbre</u>

Le complexe des sources de la Besbre, le plus petit, s'organise en une seule unité, allongée suivant l'axe nord-sud.

Les profils réalisés aux sources de la Besbre sont présentés en Annexe 4g.

Le profil SB, orienté NNW-SSE, représente la plus grande longueur du complexe (profil longitudinal), suivant la ligne de plus grande pente par rapport au socle minéral.

Sur la base de la géométrie des contours de surface et de subsurface, le profil peut se décomposer en 3 tronçons.

Le socle minéral est représenté par trois tronçons :

- A_{SB}, talus de pente moyenne (5 %), long d'une quarantaine de mètres ;
- B_{SB}, plateau d'une soixantaine de mètres ;
- C_{SB}, autre talus de même pente que le premier.

La surface topographique peut se schématiser de la même façon, le segment B_{SB} montrant une faible pente vers le NNW, inversant à cette endroit la pente générale. Le tronçon C_{SB} se termine au SSE par un talus plus pentu avoisinant les 20 %

L'épaisseur de tourbe varie de 0 à 3,60 m. A_{SB} et B_{SB} se caractérisent par une épaisseur de tourbe assez constante autour de 1,20 m. Le tronçon C_{SB} montre des épaisseurs plus importantes autour de 3 m.

Le profil SB1, orienté W-E, représente un axe transversal du complexe, au nord (partie basse), suivant une pente faible orientée vers un talweg à l'ouest.

Le profil se décompose en deux parties.

Le socle minéral montre :

- A_{SB1}, plateau légèrement déprimé au centre;
- B_{SB1}, talus en pente douce de 1 à 2 %.

Sur la base de l'épaisseur de tourbe, le profil peut se décomposé en deux parties aussi :

- A_{SB1}, zone en cloche de 0 à 3 m d'épaisseur ;
- B_{SB1}, zone d'épaisseur relativement constante autour de 1,30 m.

La topographie peut se résumer aussi en deux zones, une cloche symétrique de pente à 8 % en A_{SB1} et un talus de pente avoisinant 2 % en B_{SB1}.

Le profil SB2, orienté SW-NE, représente un autre axe transversal du complexe, à mi-distance des extrémités nord et sud.

Il se résume en un unique tronçon , A_{SB3}, où le socle minéral montre un replat un peu creux au centre. L'épaisseur de tourbe varie, toujours en forme de cloche, de 0 à 3,60 m. La topographie de surface représente une cloche dissymétrique, de pente à 8 % à l'est et de 20 % à l'ouest.

Le profil SB3, également orienté SW-NE, passe juste au dessus à l'amont de l'édifice principal.

D'une pente minérale faible, moins de 2 %, la puissance de la tourbe varie de 0 à 1,40 m. De façon simple, deux tronçons peuvent se distinguer : A_{SB4}, correspond à un plateau tourbeux épais d'un mètre, au bord d'un talus, à l'ouest, correspondant à un ruisseau ; B_{SB4} correspond à une structure bombée, épaisse de 2 m à son maximum.

Le profil SB4, orienté W-E, suit un axe transversal à l'extrémité sud (partie haute) du complexe.

Il se compose d'un unique tronçon, ASB4, montrant une pente vers l'ouest de 6%, s'aplanissant aux deux extrémités. Le socle montre une pente moyenne du même ordre, altérée par une topographie fine dont la réalité reste difficile à apprécier du fait des

incertitudes inhérentes à la méthode. L'épaisseur moyenne de tourbe approche le mètre, avec une profondeur maximale à 1,70 m à l'ouest du centre du profil.

LES GROUPEMENTS SYNUSIAUX : ASPECT FLORISTIQUE

Les relevés ont été groupés par affinité floristique. Chaque groupements synusial, une fois délimité, a été nommé par un code explicite pour simplifier la lecture de l'ensemble des documents générés par l'étude. Le code en question est inscrit en majuscules lorsqu'il s'agit du groupement, en minuscules lorsqu'il s'agit d'un code de relevé. Les noms de phytocénoses seront soulignés.

Pour faciliter la lecture, dans les tableaux comme dans le texte, les relevés ne sont donc pas désignés par un numéro mais par un code explicite du point de vue de son rattachement à un groupement synusial.

Arbres

Les relevés ordonnés de la strate arborescente sont présentés en Annexe 5.

Les 14 relevés se répartissent en 5 groupes correspondant à 5 groupements synusiaux.

Le groupe nommé ABIES représente 5 relevés de peuplements de sapinières monospécifiques d'*Abies alba* et un relevé, toujours de sapinière, mais plus diversifié *avec Fagus sylvatica* qui dénote la présence proche du substrat minéral, *Alnus glutinosa* et *Sorbus aucuparia*. Le recouvrement n'est pas total et peut même être lâche (Abies3, Pinus2).

Le groupe de deux relevés nommé ABIEBET correspond à des relevés contenant *Abies alba* et *Betula pubescens* (voir page 92 les remarques sur ce taxon), recouvrant, et *Alnus glutinosa*, rare. A eux deux, le sapin et le bouleau ferment totalement le milieu.

Deux autres relevés, groupés sous le terme ABIEBETPIN sont caractérisés par *Abies alba*, *Betula pubescens* et *Pinus sylvestris* en recouvrements à peu près identiques. *Fagus sylvatica* est présent en faible recouvrement dans un des relevés. Le recouvrement total approche les trois quarts.

PINUS est le terme choisi pour un groupe de deux relevés exclusivement composés de *Pinus sylvestris*, à des recouvrements parfois très faibles.

Les deux derniers relevés, groupés sous le terme PICEA, contiennent *Picea abies*, avec pour l'un d'entre eux un peu de *Pinus sylvestris*. Les recouvrements sont variés.

Arbustes

Les relevés ordonnés de la strate arbustive sont présentés en Annexe 5.

Les 21 relevés se répartissent en 6 groupes.

Un premier groupe, composé de 4 relevés et intitulé POP-S correspond à un groupement comportant principalement *Salix aurita*, *Betula pubescens* et *Populus tremula*, en formation recouvrante, auxquels s'adjoignent ponctuellement d'autres petits saules.

Un second groupe de 5 relevés appelé ABIES-S est caractérisé par la présence simultanée quasi constante de *Betula pubescens*, *Salix aurita*, *Abies alba* et *Sorbus aucuparia*. Le recouvrement de la strate est assez limité dans la plupart des cas et jamais total.

PICEA-S rassemble 5 autres relevés contenant de façon constante *Picea abies* et *Betula pubescens*, et parfois *Salix aurita* et *Sorbus aucuparia*. Le plus souvent le recouvrement des arbustes reste faible, vers 30 %.

Trois relevés ont été groupés sous le terme de BETULA-S. Seul *Betula pubescens* y est bien représenté, *Salix aurita* et *Abies alba* ayant été observé ponctuellement. Le recouvrement est très variable.

Un groupe de trois relevé à été nommé PINUS-S ; il est caractérisé par la présence constante de *Pinus sylvestris* et de *Betula pubescens*. Le recouvrement des arbustes est variable mais toujours faible à moyen.

Le dernier relevé correspond à une pinière à *Pinus uncinata* subsp. *rotundata* plantée. Ce groupement est référencé comme « Pins à crochet ».

Herbes

L'analyse des 72 relevés herbacés est plus complexe, et plus subjective, que celle des arbres et arbustes. La diversité est plus forte, il est difficile de choisir entre un regroupement basé sur la composition floristique globale ou en privilégiant les espèces les plus couvrantes ; du point de vue descriptif ou écologique, chacune des approches se justifiant. Le regroupement proposé reste donc approximatif et constitue une première tentative dans la compréhension des végétations. Les relevés ordonnés de la strate herbacées sont présentés en Annexe 6a. Ce tableau général permet d'observer la répartition de l'ensemble des relevés, trois sous-tableaux, Annexe 6b à 6c, présentent dans le détail les relevés.

En tout, 11 groupements synusiaux peuvent être délimitées (Ea, CEa, CEv, VMIC, ANDRO, T, J, CAREX, MV, V et LUZ), 5 relevés semblent de nature intermédiaire entre deux groupes ou sont « inclassables ».

Le premier tableau, en Annexe 6b représente des relevés de groupements de haut-marais ouverts.

Les 3 premiers relevés, codés « Ea », représentent des gazons lâches à *Eriophorum angustifolium*, dans lesquels se rencontre ponctuellement des taxons des groupements voisins comme *Trichophorum cespitosum* et *Drosera rotundifolium*.

Un groupe de 4 relevés est nommé « CEa ». Ils sont dominés le plus souvent par *Calluna vulgaris*, et contiennent *Eriophorum angustifolium* et plus rarement *Eriophorum vaginatum*.

Un relevé unique codé C représente une lande à *Calluna vulgaris* pure. Cette lande monospécifique a été observée dans d'autres complexes du Massif central et mérite d'être considérée en tant que groupement à forte signification écologique. Il est probable que les relevés CEa et C appartiennent à un même ensemble écologique de callunaie sur tourbe sèche (drainage, exploitation), les premiers, particuliers au plateau de la Verrerie, s'enrichissant d'*Eriophorum angustifolium* pour des raisons locales encore floues.

Les 6 relevés suivants, codés « CEv » correspondent à une végétation co-dominée par *Calluna vulgaris et Eriophorum vaginatum* où s'intègrent rarement d'autres taxons comme *Molinia caerulea*. Les différences floristiques par rapport aux unités précédentes apparaissent faibles mais d'une part la physionomie de la végétation est différente et d'autre part les groupements synusiaux bryophytiques accompagnateurs sont différents.

Les 4 relevés suivants, codés « VMIC » et « ANDRO » ne font pas l'objet d'une analyse détaillée. Il se caractérisent surtout par la présence d'éricacées rares : *Vaccinium microcarpum* et *Andromeda polifolia* sur un fond relativement proche du groupement précédent. Une caractérisation plus poussée, par une autre série de relevés, serait nécessaire pour mieux délimiter un éventuel groupement particulier. Il faudrait dans ce cas élargir le champ géographique de l'étude.

Les 8 relevés codés « T » représentent des végétations riches en *Trichophorum cespitosum*, souvent accompagné de *Drosera rotundifolia*, de *Calluna vulgaris*, d'*Eriophorum vaginatum* et plus rarement de *Molinia caerulea.*

Le second tableau, en Annexe 6c, rassemblent des relevés de bas-marais et de prairies tourbeuses.

Le groupe suivant nommé « J » consiste en 12 relevés caractérisés par une forte diversité spécifique (13 taxons en moyenne), la présence assez constante *de Juncus acutiflorus*, accompagné d'un ensemble de « prairiales » (cf. tableau).

Un autre relevé, inclassable, est situé en transition avec le groupe suivant nommé « CAREX ». Ce groupe est caractérisé par la présence simultanée de *Carex rostrata* et *Molinia caerulea* et l'absence générale d'autre taxon en quantité significative.

Une nouvelle fois, un relevé est inséré comme transition avec le groupe de relevés suivant, appelé « MV ». Les relevés de ce groupe montrent la part dominante de *Molinia caerulea*, accompagnée de manière significative par *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* et *Deschampsia flexuosa*. Des relevés relativement paucispécifiques, centrés sur la molinie et la callune et la myrtille, on passe à des relevés beaucoup plus diversifiés s'enrichissant en particulier de *Potentilla erecta*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Dryopteris carthusiana*, *Galium saxatile*. Un dernier relevé inclassable, semble intermédiaire avec le groupe suivant.

Le troisième tableau, Annexe 6d, reprend principalement des relevés forestiers, sauf le dernier, sans affinités particulières mais qui correspond à un bas-marais.

Les 12 autres relevés sont nommés « V » en rapport avec la constance et la dominance *de Vaccinium myrtillus*. Il s'exprime à travers les nombreux relevés un gradient entre un pôle caractérisé par *Calluna vulgaris* et *Eriophorum vaginatum* et un autre par *Abies alba*, *Rubus* sp., *Dryopteris dilatata*, *Blechnum spicant*, *Luzula sylvatica*.

Deux relevés ont été réalisés sur des pelouses denses à *Luzula sylvatica*, et un dernier sur des pelouses à *Carex nigra*. A posteriori, ces relevés ne représentent certainement que des colonisations rapides et ponctuelles de ces taxons et une analyse plus détaillées, sans autres relevés, ne semble pas requise.

Hépatiques et mousses

Les tableaux des relevés des synusies bryophytiques sont en Annexe 7a à 7f.

En tout, 77 espèces ont été identifiées dans les récoltes et incluses dans l'analyse des 216 relevés effectués. Les codes correspondants à ceux utilisés dans les tableaux et profils sont indiqués dans l'entête de chaque groupement. 40 groupements synusiaux peuvent être délimités sur la base d'au moins deux relevés. Quelques relevés uniques représentent probablement d'autres synusies peu représentées dans la montagne Bourbonnaise.

- Les coussins de *Dicranum scoparium* (DICRA SCOP ; ANNEXE 7a)

Dicranum scoparium forme des coussins, généralement de un à quelques décimètres carrés plus ou moins étendus, relativement homogènes, probablement d'origine clonale, ou peuvent s'insinuer en particulier *Polytrichum formosum* et *Hypnum jutlandicum*.

- Les tapis d'*Hypnum jutlandicum* (HYP JUT ; ANNEXE 7a)

Hypnum jutlandicum forme des tapis larges et épais dans lesquels s'immiscent souvent *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi* et *Hylocomium splendens*.

- Les tapis à *Pleurozium schreberi* (PLEURO SCHR ; ANNEXE 7a)

De la même manière, *Pleurozium schreberi* forme des tapis étendus et épais dans lesquels d'autres mousses s'intègrent en proportions limitées à l'exception de *Polytrichum strictum* souvent présent en quantités importantes.

- Les tapis d'*Hylocomium splendens* (HYLO SPLEND ; ANNEXE 7a)

Hylocomium splendens forme des tapis de taille variable où il est largement majoritaire.

- Les tapis mixtes à *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi* et *Hylocomium splendens*. (HYP MIXT ; ANNEXE 7a)

Les trois espèces qui dominaient dans les unités précédentes peuvent s'associer pour former des tapis mixtes relativement homogènes, composés en proportions égales des trois taxons.

- Les tapis à *Rhytidiadelphus loreus* (RHYTI LOR ; ANNEXE 7a)

Comme les unités précédentes, une pleurocarpe, ici *Rhytidiadelphus loreus* domine de grands tapis recouvrant le sol en mélange avec *Hylocomium splendens*.

- Les tapis à *Ptilium crista-castrensis* (PTILI CAST ; ANNEXE 7a)

Des tapis à *P. crista-castrensis*, avec plus ou moins de *H. splendens* et *R. loreus*, couvrent une partie du sol des profils des sources de la Besbre.

- Tapis à *Sphagnum girgensohnii* (SPHA GIRGEN ; ANNEXE 7b)

Sphagnum girgensohnii forme de grands tapis où seul *Polytrichum commune* est présent avec une grande constance, *Sphagnum palustre* s'immisçant parfois à partir de tapis voisins.

- Tapis et buttes à *Polytrichum commune* (POL COM ; ANNEXE 7b)

En formations denses, *Polytrichum commune* forme soit des buttes hautes et monospécifiques, dans ce cas les individus sont très grands (plusieurs décimètres), soit des coussins plats souvent enrichis d'autres mousses et principalement des sphaignes, dans ce cas les individus mesures quelques centimètres. Les deux types sont difficiles à distinguer du point de vue floristique sur un tableau.

- Tapis à *Sphagnum flexuosum* (SPHA FLEX ; ANNEXE 7b)

Les quelques tapis où *Sphagnum flexuosum* est majoritaire possèdent aussi *Sphagnum palustre* ou *Sphagnum squarrosum*.

- Les tapis à *Sphagnum palustre* (SPHA PAL et SPHA FAL/PAL ; ANNEXE 7b)

Sphagnum palustre forme de larges tapis, soit monospécifiques, soit avec le plus souvent *Polytrichum commune* ou *Sphagnum fallax*, ce second mélange à fait l'objet d'une distinction sous le code SPHA FAL/PAL.

- Les tapis à *Sphagnum fallax* (SPHA FAL ; ANNEXE 7b)

Sur de grandes surfaces, *Sphagnum fallax* s'étend dans la grande majorité des cas en tapis monospécifiques.

- Tapis à *Sphagnum squarrosum* (SPHA SQUA ; ANNEXE 7b)

Sphagnum squarrosum a été rencontré deux fois sur les transects, une première fois en tapis avec *S. palustre*, une autre avec *S. flexuosum*.

- Buttes à *Sphagnum quinquefarium* (SPHA QUINQ ; ANNEXE 7c)

Sphagnum quinquefarium forme de hautes buttes monospécifiques très compactes.

- Buttes à *Sphagnum fuscum* (SPHA FUSC ; ANNEXE 7c)

Quelques hautes buttes à *Sphagnum fuscum* ont été relevées, en formations denses, accompagnées de mousses diverses.

- Buttes basses à *Sphagnum rubellum* (SPHA RUB ; ANNEXE 7c)

Lorsqu'il ne forme pas de tapis avec *S. magellanicum*, *S. rubellum* se rencontre en buttes ou flancs de buttes denses où seul *Polytrichum strictum* et *Sphagnum papillosum* s'immiscent de manière significative.

- Le complexe des tapis à *Sphagnum magellanicum* (SPHA MAG ; ANNEXE 7c)

Sphagnum magellanicum, lorsqu'il contribue fortement à la couverture muscinale, forme soit des buttes denses et monospécifiques soit des tapis riches en diverses autres espèces de sphaignes comme *S. rubellum*, *S. russowii* ou *S. fallax*.

- Tapis de *Sphagnum russowii* (SPHA RUS ; ANNEXE 7c)

Cette sphaigne forme parfois des tapis plus ou moins denses dans lesquels s'immiscent quelques autres mousses dont *Sphagnum magellanicum* et *S. angustifolium*.

- Tapis de *Sphagnum angustifolium* (SPHA ANG ; ANNEXE 7c)

Sphagnum angustifolium forme des tapis relativement denses associés à une large série d'autres bryophytes.

- Buttes à *Sphagnum capillifolium* (SPHA CAP ; ANNEXE 7c)

Sphagnum capillifolium forme des buttes plus ou moins hautes, se transformant parfois en grand replats, fréquemment accompagnés de *Polytrichum strictum*.

- Coussins à *Sphagnum molle* (SPHA MOL ; ANNEXE 7d)

Sphagnum molle forme de petits tapis bas, souvent associé à quelques brins de *S. compactum*. La rareté de cette sphaigne, exclusivement présente à la Verrerie n'a pas permis de réaliser d'autres relevés.

- Coussins bas à *Sphagnum compactum* (SPHA COMP ; ANNEXE 7d)

Il s'agit de coussins bas, très compacts, de forme circulaire à elliptique, monospécifiques pour la plupart.

- Coussins à *Sphagnum subnitens* (SPHA SUB ; ANNEXE 7d)

Quelques coussins de *S. subnitens* ont été rencontrés, ils contiennent en quantité restreinte *Sphagnum rubellum*, *S. papillosum* ou *S. tenellum*.

- Tapis à *Sphagnum papillosum* (SPHA PAP ; ANNEXE 7d)

Sphagnum papillosum forme des tapis ou des basses buttes ou s'immiscent quelques brins de *Sphagnum tenellum* provenant des coussins voisins, situés un peu plus bas.

- Tapis à *Sphagnum cuspidatum* (SPHA CUSP ; ANNEXE 7d)

Sphagnum cuspidatum forme aussi des tapis denses plus ou moins exondés, mais lorsque c'est le cas, toujours à proximité de la limite de l'eau libre, dans lesquels seuls *Sphagnum papillosum* et *S. tenellum* se rencontrent.

- Tapis à *Sphagnum tenellum* (SPHA TEN ; ANNEXE 7d)

Sphagnum tenellum forme des tapis bas dans les dépressions de tourbe nue mouillées proche du niveau de d'eau estival moyen.

- Communautés de microhépatiques à *Odontoschisma sphagni* et *Cephalozia connivens* (ODONT SPHA ; ANNEXE 7d)

Une communauté de petites hépatiques est caractérisée par *Odontoschisma sphagni* accompagnée de *Cephalozia connivens* et de quelques brins de *Sphagnum tenellum*, et *Calypogeia sphagnicola*.

- Communautés de microhépatiques à *Calypogeia sphagnicola* (CALY SPHA ; ANNEXE 7d)

Un autre groupe de relevés correspond à des communautés à microhépatiques. Il est caractérisé par la présence constante de *Calypogeia sphagnicola* qui lorsqu'elle ne forme de petits tapis monospécifiques est accompagnée de *Cephalozia bicuspidata* et *Calypogeia fissa*.

- Communautés d'hépatiques à *Calypogeia fissa* (CALY FIS ; ANNEXE 7d)

Cette hépatique forme des petits lacis monospécifiques.

- Tapis à *Aulacomnium palustre* (AULACO PAL ; ANNEXE 7e)

Aulacomnium palustre forme des tapis denses accompagnés fréquemment de *Polytrichum commune*.

- Tapis à *Brachythecium rutabulum* (BRACHY RUT ; ANNEXE 7e)

Cette pleurocarpe forme des enchevêtrements lâches plus ou moins entremêlés de *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Lophocolea bidentata*, d'*Eurhynchium praelongum,* etc.

- Tapis à *Lophocolea* spp. (LOPHOCOL ; ANNEXE 7e)

Lophocolea heterophylla et *L. bidentata* se rencontrent assez souvent entremêlés dans de petits tapis.

- Communautés à *Calypogeia neesiana* et *Lophozia ventricosa* (CALY NEES ; ANNEXE 7f)

Ces deux hépatiques forment des entrelacs de quelques cm^2, généralement groupés en amas.

- Les basses buttes à *Leucobryum glaucum* (LEUCO ; ANNEXE 7f)

Des buttes compactes à *Leucobryum glaucum* hébergent parfois quelques autres taxons répandus aux alentours, en fonction de leur propre situation au sein des complexes.

- Communautés à *Calypogeia mulleriana* et *Dicranum scoparium* (CALY MUEL ; ANNEXE 7f)

Calypogeia mulleriana se rencontre en petits placages denses et accompagné de quelques individus de *Dicranum scoparium*.

- Communautés à *Dicranodontium denudatum* (DICRA DENUD ; ANNEXE 7f)

Dicranodontium denudatum forme de petits des tapis avec divers *Calypogeia* et *Lepidozia reptans*.

- Tapis à *Pellia epiphylla* et *Hookeria lucens* (PELLIA ; ANNEXE 7f)

Ces deux espèces forment de larges tapis sur les parois tourbeuses ou rocheuses des ruisseaux bordant les hauts-marais.

- Tapis et buttes à *Polytrichum strictum* (POL STRICT ; ANNEXE 7f)

Polytrichum strictum, accompagné d'*Aulacomnium palustre* et de quelques brins de *Sphagnum capillifolium*, forme des tapis ou des buttes basses.

- Replats à *Campylopus introflexus* (CAMPYLO ; ANNEXE 7f)

Campylopus introflexus forme de larges replats, denses, ou seul survit par place *Polytrichum strictum*.

- Tapis à *Mnium hornum* (MNIUM ; ANNEXE 7f)

Mnium hornum se rencontre en grands replats accompagné de diverses mousses comme *Sphagnum palustre*, *Rhytidiadelphus loreus* ou *Hypnum jutlandicum*.

Quelques autres bryophytes ont été rencontrées une ou deux fois sur les profils réalisés. Il s'agit en particulier de *Gymnocolea inflata*, *Mylia anomala*, *Plagiothecium denticulatum*, *Lophozia longiflora*, *Plagiothecium curvifolium*, *Scapania irrigua*, *Kurzia pauciflora*, *Cephalozia loitlesbergeri*, *Cephalozia bicuspidata*, *Sphagnum subsecundum*, *Calliergonella cuspidata.* Étant donné le faible nombre de relevés, ils seront présentés dans la section suivante.

LES GROUPEMENTS SYNUSIAUX : ASPECT SPATIAL

Les relations spatiales entre les différents groupements synusiaux décrits plus haut sont analysées sur la base des profils de végétations. Elles peuvent être étudiées du point de vue des superpositions (stratification verticale), et une base de juxtaposition, comment elles partagent l'espace les unes à côté des autres. Ce second volet sera étudié plus tard sur une base phytocénotique et non synusiale. Par contre, la répartition des différentes synusies par rapport aux critères topographiques des complexes peut être entreprise.

Les groupements synusiaux seront analysés les uns par rapport aux autres dans l'ordre suivant : arbres par rapport aux arbustes et aux herbacées, arbustes par rapport aux arbres et aux herbacées, herbacées par rapport aux arbustes et aux arbres. Les relations des bryophytes par rapport au autres synusies sont traitées en fin de section. Lorsque nécessaire, les rapports des synusies et de la topographie seront abordés.

Par souci de clarté, les noms de phytocénoses sont soulignés.

Synusies arborescentes

Les importances relatives sur les profils des synusies arborescentes sont compilées dans l'Annexe 8. L'Annexe 9 rassemble les tableaux des taux d'occurrences simultanées de chaque synusie arborescente avec celles des synusies arbustives et herbacées.

Les formations arborescentes représentent 18,8 % du linéaire des profils, variant de 0, à la Verrerie, à 45,8-48,4 % à Leydy et aux sources de la Besbre.

ABIES

Le groupement ABIES est présent sur les complexes du Mépart (M1), de Leydy (L2, L4) et des sources de la Besbre (SB1, SB2, SB3 et SB4) où il constitue respectivement 8, 7 et 38 % des profils cumulés de chaque site. Ces chiffres peuvent être corrélés à un gradient nord-sud ou même à un gradient d'altitude. Les complexes du plateau de la Verrerie et ces environs en sont dénués.

D'après les profils, ABIES est exclu des zones de tourbe d'épaisseur supérieure à 2 m ; il se rencontre donc en périphérie des édifices les plus épais.

La strate arbustive sous-jacente à ABIES, lorsqu'elle est présente (SB3 en est dénué), est composée soit de ABIES-S soit de PICEA-S (*Betula pubescens*, *Salix aurita* et *Sorbus aucuparia* faisant partie des groupements). Dans ces cas, la couverture arbustive est régulière, même si les taux de recouvrement sont parfois faibles (SB1, M1). PICEA-S là où il est présent indiquerait la substitution d'une « sapinière » (ABIES) par une « pessière » (PICEA).

ABIES ne cohabite qu'avec un unique type de couverture herbacée : V. Parfois le sol reste nu (SB3, L4).

ABIEBET

Ce groupement n'a été rencontré que sur le complexe de Leydy. Il y occupe une proportion de 73 % sur L1 et 26 % sur L2.

Il occupe des zones d'épaisseur de tourbe inférieure à 2,5 m, dans des contextes de pente.

La strate arbustive est surtout représentée par des groupements du groupe ABIES-S (92%) et dans une moindre mesure BETULA-S (6%) et PINUS-S (1%). Ceci pourrait

indiquer que groupement arborescent est transitoire et voué à évoluer vers une composition floristique assimilable à celle d'un relevé de ABIES.

ABIEBET héberge des tapis herbacés appartenant en majorité à des groupements assimilables à V et dans une moindre mesure des formations indiquant une humidité plus forte comme CAREX ou MV.

ABIEBETPIN

Ce groupement mixte n'a été rencontrée que sur les complexes de Font-Blanche (FB1) et Leydy (L3) où il représente respectivement 16 et 11 % de la longueur du profil.

Il y occupe, comme pour les groupements précédents, des zones périphériques aux édifices principaux, sur une épaisseur de tourbe relativement faible, 1,5 m.

La strate arbustive est soit nulle (FB1) soit constituée de ABIES-S. Il semble donc que le groupement est lui aussi transitoire et un groupement de type ABIES devrait s'y substituer à moyen terme, autrement dit, une sapinière devrait s'installer.

La couverture herbacée est constituée de groupements issus de V (100 % sur FB1 et 40 % sur L3) ou de MV (60 % sur L3).

PINUS

PINUS a été reporté sur 39 % du profil L2 à Leydy et 56 % du SB2 des sources de la Besbre.

Il est toujours situé sur la partie haute, le plateau central, du haut-marais, sur des épaisseurs de tourbe supérieures à 4 m.

Il coexiste soit avec les groupements arbustifs de type ABIES-S (8% sur L2), soit ceux de BETULA-S (100 % sur SB2), soit ceux de PINUS-S (73 % sur L2). Il semble cantonné aux Bois-Noirs. La dynamique des groupements de PINUS semble complexe et variable suivant les situations.

La couverture herbacée est double, soit V, soit un groupement à callune et andromède (ANDRO) sur L2.

PICEA

Ce groupement est présent aux Narces, sur N2 où il représente 14 % du profil, avec une partie correspondant à une plantation d'épicéas, une autre semblant correspondre à des semis naturels, et au Mépart où elle représente 18 % sur M1 et 48 % sur M2. Il est donc présent seulement dans les monts de la Madeleine, là où les plantations aux abords des complexes sont importantes.

Les groupements de type PICEA se situent sur les marges des édifices, sur des épaisseurs de tourbes approchant les 2 m.

Il coexiste avec PICEA-S au Mépart et avec une plantation de pins à crochets arbustifs (*Pinus x rotundata*). Il semble qu'il a d'ailleurs supplanté cette dernière.

La couverture herbacée est quant à elle particulièrement variée mais les groupements de type V sont partout présents, même en petite quantité, MV, CAREX et CEv sont eux aussi reportés. Cette diversité s'explique plus par des effets de lisière plutôt qu'en terme de diversité intrinsèque des communautés herbacées sous PICEA.

Synusies arbustives

La répartition des synusies arbustives est compilée dans l' Annexe 8, elles ont été recensées sur un tiers du linéaire des profils (32,9%), parfois avec des taux de recouvrement faibles. Les groupements du type ABIES-S et la PICEA-S, les mieux représentés avec 9,3 et 6,1 %, correspondent à la moitié du total.

Les comparaisons de la répartition des synusies arbustives avec les synusies arborescentes et herbacées (taux d'occurrence simultanée), sont présentés en Annexe 9.

POP-S

Ce groupement est présent sur le plateau de la Verrerie, aux Narces et à la Verrerie. Le tremble est d'ailleurs rare ou absent sur les autres complexes étudiés.

Ils se présente généralement comme un linéaire aux marges des complexes, il est donc peu représenté sur les profils qui lui sont plus ou moins perpendiculaires.

Ces communautés arbustives sont récentes, comme le montrera l'analyse des photographies aériennes, et transitoires car les peupliers et les bouleaux formeront probablement à terme une strate arborescente, certains d'entre eux atteignent déjà une dizaine de mètres.

La localisation du groupement sur les profils indique qu'il est généralement en marge des édifices, sur tourbe peu épaisse, mais atteignant parfois 2,5 m.

La strate herbacée est principalement constituée de groupements attribués à J (43%) et à CAREX (34%) mais ceux de MV, T et ceux à *Carex nigra* sont aussi reportés dans des proportions moins importantes.

ABIES-S

Ce groupement n'est présent que dans les deux sites des Bois-Noirs où il se rencontre sur à peu près le tiers des formations tourbeuses, soit en complément de ABIES (63%), soit avec ABIEBETPIN (21%), rarement avec PINUS ou en zone dépourvue de formation arborescente (15%).

Il se rencontre en majorité en périphérie des complexes, sous ABIES, parfois un peu plus en avant vers le centre des hauts-marais.

La couverture herbacée est variable et d'une nature différente suivant les deux complexes. Aux sources de la Besbre, V est largement majoritaire et complété par des *tapis à luzule*. Par contre, à Leydy, de nombreuses végétations herbacées sont présentes sous ABIES-S, en plus de V, encore représentée à 48%. Cette diversité pourrait s'expliquer par une certaine dynamique du complexe de Leydy.

PICEA-S

Ce groupement se rencontre au Mépart et à Leydy. L'épicéa ayant été fortement planté au Mépart, PICEA-S y représente 44% des profils. Il n'est pas possible d'évaluer strictement ce qui est du ressort des plantations de ce qui est du ressort de semis naturels, les perturbations anthropiques récentes, dont des coupes y étant nombreuses. La moitié du linéaire représenté par PICEA-S se rencontre sous PICEA. A Leydy, PICEA-S est issue de semis naturels s'installant sur une partie marginale de l'ouest du complexe, à couvert de ABIES ou en milieu ouvert.

PICEA-S se répartit de la même façon que PICEA mais montre une extension plus grande vers les parties à tourbe plus épaisse des édifices.

La strate herbacée sous PICEA-S est variée. Les groupements assimilables à V y représentent le tiers, ceux de CAREX et CEv un autre tiers. Le dernier tiers est représenté par des couvertures nulles ou bryophytiques ou des milieux en position transitoire dans l'analyse des relevés. Ces derniers sont probablement à mettre en lien avec l'instabilité dynamique des systèmes où PICEA-S est présente, sans qu'il puisse être démontré que cette instabilité est une cause ou une conséquence de l'installation du groupement.

BETULA-S

Les groupements assimilables à BETULA-S sont peu représentés sur les profils, présents seulement aux sources de la Besbre et à Leydy. Ils se rencontrent soit seuls, soit sous ABIEBET ou PINUS.

Ils peuvent coloniser toute les zones des complexes, quelque soit l'épaisseur de la tourbe, comme sur L2 où cette dernière atteint les 4 m.

La strate herbacée est principalement représentée par des groupements assimilables à V (44%) et à CAREX (12%).

PINUS-S

La Pinière arbustive a été recensée sur les profils N1, L2 et L3. Les taux de recouvrement sont faibles. Soit elle est seule, soit elle est accompagnée d'une strate arborescente de PINUS.

Sa répartition sur les complexes montre qu'elle est plus fréquente sur la partie la plus épaisse des édifices.

La strate herbacée est diversifiée et recouvre une bonne partie des synusies herbacées présentes sur les hauts-marais. La tourbe nue est également un substrat sous-jacent comme sur L3.

LA PLANTATION DE PINS À CROCHET

Les plantations de pins à crochets ont été réalisées sur les hauts-marais des Narces et du Mépart. Les variétés utilisées sont différentes sur les deux complexes. Aux Narces, *Pinus uncinata* subsp. *rotundata* a été plantée alors que *Pinus uncinata* subsp. *uncinata* a été plantée au Mépart. Les deux taxons ne seront pas différenciés.

PICEA supplante à certains endroits des Narces la plantation de pins à crochets mais cette dernière se rencontre jusqu'aux épaisseurs les plus fortes de plus de 4 m.

La strate herbacée est représentée par une variété de synusies du haut-marais, comme si la plantation n'avait pas affecté de façon significative la diversité floristique du haut-marais.

Synusies herbacées

La répartition sur les profils des différentes synusies herbacées est présentée en Annexe 8. Les taux d'occurrence simultanée sont présentés en Annexe 10.

Les zones à *Eriophorum angustifolium* (Ea), les formations à *Calluna vulgaris* pure ou en mélange avec *Eriophorum angustifolium* (C et CEa), celles à *C. vulgaris* et *E. vaginatum* (CEv) et les gazons à trichophore (T) sont rarement rencontrés sous des synusies arbustives

ou arborescentes. Lorsque c'est le cas, il s'agit surtout de PINUS-S et des plantations de pins à crochets. Tous se rencontrent sur les épaisseurs de tourbes les plus grandes. L'ensemble de ces synusies peut donc être considéré comme de pleine lumière.

Le groupement codé J est aussi dépourvu de couverture haute à l'exception de POP-S, qui se rencontre sur les zones de tourbe de faible épaisseur, à la périphérie de certains complexes.

CAREX montre au contraire une couverture régulière soit arborescente (ABIEBET et PICEA), soit arbustive (tous les groupements sauf PINUS-S), mais le recouvrement reste partiel et CAREX se rencontre aussi en pleine lumière. Il est cantonné dans les zones d'épaisseur inférieures à 2 m.

MV se rencontre dépourvu de couverture haute sur la plus grande partie des profils, mais peu supporter une couverture arborescente (ABIEBET, ABIEBETPIN et PICEA) ou arbustive variable. Cette diversité de couverture indique peut-être un caractère opportuniste de la MV dans des zones dynamiquement actives. Les épaisseurs sous MV sont de l'ordre de 2 m au maximum.

V est le groupement le plus rarement rencontré dans les zones ouvertes (SB1 et SB2), et dans ce cas la forêt est proche de quelques mètres. Il se rencontre sous tous les groupements arborescents et tous les groupements arbustifs sauf la plantation de pins à crochets. Il est présent sur toutes les épaisseurs de tourbe, jusqu'aux 4 m des bombements de Leydy et des sources de la Besbre.

Hépatiques et mousses

Les tableaux des taux d'occurrence simultanée des synusies bryophytiques avec celles des trachéophytes sont présentées en Annexe 11a à 11f.

Pour les synusies bryophytiques, il est opportun de présenter les arrangements spatiaux localisés généralement réalisés au sein des phytocénoses. Pour cela, ce sont les tableaux des relevés phytocénotiques élaborés à partir des transects phytocénotiques qui serviront de base. Ces tableaux sont présentés en Annexe 14a-d.

- Les coussins de *Dicranum scoparium* (DICRA SCOP ; Annexe 11a)

Ces coussins se rencontrent sur l'ensemble des complexes, dans des assemblages synusiaux variés, notamment avec les synusies arborescentes ou arbustives comme ABIES ABIES-S, PICEA et PICEA-S, ou herbacées comme T, MV et V. Ils sont souvent associés au tapis d'*Hypnum jutlandicum* et de *Pleurozium schreberi* (HYP JUT et PLEURO SCHR) dans les milieux ouverts et aux petits lacis de *Lophocolea* spp. (LOPHOCOL) en sous-bois de pessières et de sapinières à bouleau et pin sylvestre. Ils sont exclus de la sapinière, même celle dont la strate d'avenir est constituée d'épicéas.

- Les tapis d'*Hypnum jutlandicum* (HYP JUT ; Annexe 11a)

Ces tapis sont présents sur la plupart des complexes étudiés, mais en faible quantité dans ceux des Bois-Noirs. Ils se rencontrent surtout associés à CEa, CEv et T, un peu avec MV et PICEA, ce qui explique leur répartition chorologique, les trois premières phytocénoses étant rares ou absents dans les Bois-Noirs.

Malgré cette rareté relative dans les Bois-Noirs, les tapis d'*Hypnum jutlandicum* constituent la synusie bryophytique la plus répandue de la dition, en particulier dans les hauts-marais ouverts. Ils ont été rencontrés sur 21% (575/2750) des profils.

- Les tapis à *Pleurozium schreberi* (PLEURO SCHR ; Annexe 11a)

Ils sont présents dans la plupart des complexes, sauf à Leydy et surtout répandus dans les complexes des Narces et de la Verrerie, probablement pour des raisons écologiques ; les tapis à *P. schreberi* vont être rencontrés dans les phytocénoses les plus représentées dans ces deux complexes, la callunaie à pleurocarpes et le gazon à trichophore.

- Les tapis d'*Hylocomium splendens* (HYLO SPLEND ; Annexe 11a)

Ils sont présents sur la plupart des complexes sauf les Narces et Font-Blanche, souvent rares, exceptés aux sources de la Besbre, site le plus élevé et le plus fermé du point de vue forestier. Ils s'y rencontrent dans la sapinière, parfois dans la pessière ou en haut-marais ouvert mais toujours dans la vacciniaie (les trois quarts des occurrences s'y situent) ou sur sol dépourvu de couvert herbacé. A la Verrerie, c'est la moliniaie qui les abrite.

- Les tapis mixtes à *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi et Hylocomium splendens*. (HYP MIXT ; Annexe 11a)

Ils se rencontrent dans différents complexes, dans les callunaies, mais sont en quantité importante au Mépart, dans la pessière sur haut-marais. Le caractère commun étant la présence de *Vaccinium myrtillus* formant une nappe importante (V).

- Les tapis à *Rhytidiadelphus loreus* (RHYTI LOR ; Annexe 11a)

Ils sont plutôt rares et n'ont été rencontrés qu'aux Narces et à Leydy. En majorité il couvrent le sol de la sapinière, avec V en couvert herbacé. Ils sont très fréquents dans la sapinière environnante sur substrat minéral.

- Les tapis à *Ptilium crista-castrensis* (PTILI CRIS ; Annexe 11a)

Des tapis à *P. crista-castrensis*, plus ou moins mélangé à *H. splendens* et *R. loreus*, couvrent une partie du sol des profils des sources de la Besbre.

Ils ont été rencontrés associés à V qui couvre l'aval du haut-marais, sous un couvert de pins sylvestres et de bouleaux pubescents, plutôt ouvert.

- Tapis à *Sphagnum girgensohnii* (SPHA GIRGEN ; Annexe 11b)

L'espèce ayant besoin d'ombre et d'apports minéraux (Daniels & Eddy, 1985 ; Dierssen, 2001), ses tapis se rencontrent principalement dans la sapinière, parfois la pessière, et très rarement dans la peupleraie ; ils s'y associent principalement avec V et MV.

Relativement rares sur les profils des Narces, de la Verrerie et des sources de la Besbre, les tapis se rencontrent en quantités plus importantes sur les profils du Mépart et L3 de Leydy.

- Tapis et buttes à *Polytrichum commune* (POL COM ; Annexe 11b)

Sans que cela puisse se déduire des tableaux, tapis et buttes à *P. commune* se rencontrent dans des milieux différents : les tapis généralement en sous-bois, sous les ABIES et PICEA ou sur le haut-marais ouvert, associés à CEv ; les buttes, en milieu ouvert, associées surtout à MV.

Tous les complexes montrent des zones à tapis ou buttes de polytric commun mais ils sont particulièrement nombreux à la Verrerie et aux Narces, sous forme de buttes dans la

moliniaie ou dans la callunaie à pleurocarpes. Ils ont été relevés sur près de 10% du linéaire des profils (257/2753).

- Tapis à *Sphagnum flexuosum* (SPHA FLEX ; Annexe 11b)

Ils se rencontrent dans la sapinière ou en milieu ouvert, dans la cariçaie ou la vacciniaie de haut-marais ouvert.

- Les tapis à *Sphagnum palustre* (SPHA PAL et SPHA PAL/FAL ; Annexe 11b)

Les tapis du premier sous-groupe, à *S. palustre* et *P. commune* se rencontrent dans des milieux variés, boisés ou non, mais le plus souvent dans la cariçaie. Ceux où *S. fallax* est bien représenté semblent plutôt affiliés à la moliniaie, tout en restant bien représentés dans la cariçaie et la jonchaie.

Les tapis à *S. palustre* n'ont pas été relevés sur les profils de Font-Blanche et du Mépart.

- Les tapis à *Sphagnum fallax* (SPHA FAL ; Annexe 11b)

Ces tapis s'associent avec de nombreux groupements herbacés, principalement la moliniaie, la jonchaie, la cariçaie et la callunaie à pleurocarpes, en sous-bois ou en milieux ouverts.

Ils se rencontrent dans tous les complexes sauf Font-Blanche, sur 143 des 2753 m de profil relevés, ce qui en fait une des synusies les plus fréquemment relevées.

- Buttes à *Sphagnum fuscum* (SPHA FUSC ; Annexe 11c)

Elles sont situées en zone de haut-marais, ouvert ou non. Elles ont été rencontrées, comme *S. fuscum*, uniquement dans les Bois-Noirs, à Leydy et aux sources de la Besbre.

- Buttes basses à *Sphagnum rubellum* (SPHA RUB ; Annexe 11c)

Elles s'associent en grande majorité avec le gazon à trichophore et les deux callunaies, dénuées d'arbres et d'arbustes.

Sphagnum rubellum se rencontre sur tous les complexes mais les basses buttes se rencontrent en nombre important surtout sur les complexes des Narces, de la Verrerie et de Font-Blanche.

- Le complexe des tapis à *Sphagnum magellanicum* (SPHA MAG ; Annexe 11c)

L'amplitude écologique de *S. magellanicum* est large (Daniels et Eddy, 1985 ; Gignac, 1991), la répartition des tapis de cette espèce dans la montagne Bourbonnaise l'est aussi. Les tapis se rencontrent dans le gazons à trichophore, les callunaies, la cariçaie, la jonchaie, la moliniaie ; en milieu ouvert ou sous la sapinière et la pinière.

Ces tapis sont surtout bien représentés sur les profils de Leydy et des sources de la Besbre dans les Bois-Noirs.

- Tapis de *Sphagnum russowii* (SPHA RUS ; Annexe 11c)

Cette sphaigne forme parfois des tapis plus ou moins denses dans lesquels s'immiscent quelques autres mousses, dont *Sphagnum magellanicum* et *S. angustifolium*.

Les tapis se situent en marge des haut-marais dans la Sapinière, associés aux synusies V et CEa et une synusie intermédiaire entre J et CAREX.

Les tapis de *Sphagnum russowii* ont été relevés en situation boisée sur les complexes du Mépart, de Leydy et des sources de la Besbre.

- Tapis de *Sphagnum angustifolium* (SPHA ANG ; Annexe 11c)

Ils se rencontrent préférentiellement dans la moliniaie et la jonchaie, sous une large gamme de synusies arbustives ou arborescentes, mais préférentiellement sous PICEA et la plantation de pin à crochets.

- Buttes à *Sphagnum capillifolium* (SPHA CAP ; Annexe 11c)

Sphagnum capillifolium forme des buttes plus ou moins hautes, se transformant parfois en grands replats, fréquemment accompagnés de *Polytrichum strictum*.

La grande majorité des buttes est associée à la CEV, parfois sous la PINUS ou la PICEA.

Ces buttes ont été relevées sur 14 % des profils, constituant le seconde synusie la plus représentée après les tapis à *Hypnum jutlandicum*. Mais elles ne sont bien représentées que dans les complexes de Font-Blanche du Mépart et de Leydy (L2 et L3).

- Coussins à *Sphagnum subnitens* (SPHA SUB ; Annexe 11d)

Les rares coussins de *S. subnitens* se rencontrent sur tourbe nue, dans la callunaie à pleurocarpes et le gazon à trichophore ; exceptionnellement dans la cariçaie. Ils supportent l'ombre des pins à crochets plantés. Ils n'ont été reportés qu'aux Narces et à la Verrerie.

- Coussins bas à *Sphagnum compactum* (SPHA COMP ; Annexe 11d)

Il s'agit de coussins bas, très compacts, de forme circulaire à elliptique, monospécifiques pour la plupart. Ils se situent pour la majorité dans la callunaie à pleurocarpes et le gazon à trichophore. Ces buttes ont été rencontrées uniquement sur les profils des Narces et de la Verrerie.

- Tapis à *Sphagnum papillosum* (SPHA PAP ; Annexe 11d)

Souvent associés aux tapis de *S. tenellum*, ceux de *S. papillosum* se situent topographiquement quelques centimètres au dessus. Ils se rencontrent principalement dans le gazon à trichophore, plus rarement dans la callunaie à pleurocarpes et la cariçaie. Ils n'ont été rencontrés qu'aux Narces et à la Verrerie.

- Tapis à *Sphagnum cuspidatum* (SPHA CUSP ; Annexe 11d)

Sphagnum cuspidatum forme aussi des tapis denses plus ou moins exondés, mais lorsque c'est le cas, toujours à proximité de la limite de l'eau libre. Ils se rencontrent soit dans les zones à linaigrette à feuilles étroites, soit dans le gazon à trichophore. Ils n'ont été rencontrés qu'aux Narces et à la Verrerie.

- Tapis à *Sphagnum tenellum* (SPHA TEN ; Annexe 11d)

Sphagnum tenellum forme des tapis bas dans les dépressions de tourbe nue humides mais non submergées. Ils s'associent en grande majorité avec le gazon à trichophore, parfois la callunaie à pleurocarpes ou la callunaie à *Sphagnum capillifolium*. Ils n'ont, eux aussi, été rencontrés qu'aux Narces et à la Verrerie.

- Communautés de microhépatiques à *Odontoschisma sphagni* et *Cephalozia connivens* (ODONT SPHA ; Annexe 11d)

Ces petits entrelacs dans les flancs de buttes, s'intègrent dans les phytocénoses de la callunaie à pleurocarpes et du gazon à trichophore des tourbières de la Verrerie et de Font-Blanche.

- Communautés de microhépatiques à *Calypogeia sphagnicola* (CALY SPHA ; Annexe 11d)

Un autre groupe de relevés correspond à des communautés de microhépatiques ; il est caractérisé par la présence constante de *Calypogeia sphagnicola* qui lorsqu'elle ne forme de petits tapis monospécifiques est accompagnée de *Cephalozia bicuspidata* et *Calypogeia fissa*. Il s'agit là aussi d'entrelacs posés sur la matière organique en décomposition dans le gazon à trichophore et les deux callunaies. Ils ont été rencontrés sur le complexe de la Verrerie.

- Communautés d'hépatiques à *Calypogeia fissa* (CALY FIS ; Annexe 11d)

Cette hépatique forme des petits lacis monospécifiques qui se rencontrent dans la callunaie à pleurocarpes et le gazon à trichophore ; sur la tourbière de la Verrerie.

- Tapis à *Brachythecium rutabulum* (BRACHY RUT ; Annexe 11e)

Cette pleurocarpe forme des enchevêtrements lâches plus ou moins entremêlés de *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Lophocolea bidentata*, d'*Eurhynchium praelongum,* etc. Ils s'intègrent surtout à la moliniaie et à la jonchaie. Ils sont reportés sur les profils des Narces, de la Verrerie de Leydy et des sources de la Besbre, complexes où sont présentes les deux phytocénoses.

- Tapis à *Lophocolea* spp. (LOPHOCOL ; Annexe 11e)

Lophocolea heterophylla et *L. bidentata* se rencontrent assez souvent entremêlés dans de petits tapis. Ils sont associés à de nombreuses synusies de plantes vasculaires herbacées, arbustives ou arborescentes sur la presque totalité des complexes.

- Communauté à *Calypogeia neesiana* et *Lophozia ventricosa* (CALY NEES ; Annexe 11e)

Ces deux hépatiques forment des entrelacs récurrents sur le sol de la callunaie à *Sphagnum capillifolium*, de la moliniaie et de la vacciniaie des complexes de la Verrerie, du Mépart, de Leydy et des sources de la Besbre.

- Communauté à *Calypogeia mulleriana* et *Dicranum scoparium* (CALY MUEL ; Annexe 11f)

Cette communauté se rencontre soit sur sol nu ou associé à V, dans la sapinière et la pessière.

- Communauté à *Dicranodontium denudatum* (DICRA DENUD ; Annexe 11f)

Cet communauté est relevée sur les profils de la sapinière des sources de la Besbre.

- Coussins à *Polytrichum strictum* (POL STRICT ; Annexe 11f)

Polytrichum strictum se rencontre sur une grande partie des profils, en particulier au sein des buttes à *S. capillifolium*. Par contre, il lui arrive de former des coussins, parfois des buttes, monospécifique dans les milieux ouverts associés notamment à T, et parfois à CEa et MV, seulement sur des profils des Narces et de la Verrerie.

- Coussins à *Campylopus introflexus* (CAMPYLO ; Annexe 11f)

Les quelques coussins à *C. introflexus* rencontrés sur les profils concernent le Mépart et Font-Blanche. Pour le premier, il s'agit d'une petite zone dans le couvert herbacé à *Vaccinium myrtillus* dans une pessière ; pour Font-Blanche, les tapis se rencontrent avec une callunaie pure, juste en début de profil, sur la corniche d'un ancien front de taille ayant subi au début des années 2000 une coupe de bouleaux.

- Tapis à *Pellia epiphylla* et *Hookeria lucens* (PELLIA ; Annexe 11f)

Ces tapis tapissent les parois et le fond des ruisseaux coulant sur les bords des hauts-marais, en particulier à Leydy où ils sont représentés sur les profils.

- Buttes à *Sphagnum quinquefarium* (SPHA QUINQ ; Annexe 11f)

Ces structures, très compactes et hautes sont exceptionnelles sur les complexes étudiés, bien qu'elles se rencontrent dans les sapinières sur socle minéral des Bois-Noirs. Elles n'ont été observées que sur une petite zone, en marge amont du haut-marais de la Verrerie.

- Les basses buttes à *Leucobryum glaucum* (LEUCO)

Elles sont peu répandues, relevées à Font-Blanche et Leydy dans la callunaie à *Sphagnum capillifolium*.

- Tapis à *Sphagnum squarrosum* (SPHA SQUA)

Sphagnum squarrosum a été rencontré deux fois sur les transects, une première fois en tapis avec *S. palustre*, une autre avec *S. flexuosum*.

- Tapis à *Aulacomnium palustre* (AULACO PAL ; Annexe 11f)

Aulacomnium palustre forme des tapis denses accompagnés fréquemment de *Polytrichum commune*. Ils s'intègrent surtout aux jonchaie et moliniaie, plus rarement aux cariçaie et gazon à trichophore. Ils ont été relevés aux Narces, à la Verrerie et aux sources de la Besbre.

- Coussins à *Sphagnum molle* (SPHA MOL ; Annexe 11e)

Sphagnum molle, signalé à la Verrerie par Courtejaire et Deschâtre (1965), a été rencontré sur le profil V2. Il est très localisé, en petite quantité, dans un gazon à trichophore.

- Tapis à *Mnium hornum* (MNIUM ; Annexe 11f)

De la même façon, *M. hornum* forme des tapis sur les corniches du ruisseau du Sapey, en contrebas de l'édifice du Mépart et dans une zone atypique de la Verrerie, dénotant le caractère fortement perturbé de cet édifice.

- Autres bryophytes

Gymnocolea inflata a été rencontrée seulement aux Narces où elle forme des tapis bas sur tourbe nue, sur les replats des systèmes d'érosion. *Mylia anomala* a été trouvé aux Narces, dans des conditions similaires. *Scapania irrigua* n'a été reportée qu'à l'amont du complexe de la Verrerie, sur tourbe peu épaisse. *Calliergonella cuspidata*, commun dans les jonchaies, moliniaie, aulnaie et autres milieux tourbeux minérotrophique n'a été reportée sur les profils qu'à la Verrerie, dans la jonchaie. *Plagiothecium denticulatum*, *Lophozia longiflora, Plagiothecium curvifolium*, *Kurzia pauciflora*, *Cephalozia loitlesbergeri*, *Cephalozia bicuspidata* et *Sphagnum subsecundum* forment exceptionnellement sur les profils de petits groupements.

LES PROFILS PHYTOCÉNOTIQUES

La méthodologie adoptée dans ce travail n'est pas adaptée à la définition de phytocénoses au sens de Gillet *et al.* (1991). Néanmoins, elle permet de délimiter des unités de végétation de niveau systémique supérieur à la synusie, par analyse de la répartition spatiale de celles-ci sur les profils de végétation et par une corrélation statistique des synusies entre elles. Leur caractérisation ne repose que sur une base statistique d'homogénéité et aucune autre considération n'entre en jeu. Ces unités supérieures seront dénommées phytocénoses.

De la même manière que les profils topographiques, les profils phytocénotiques peuvent être décomposés en tronçons d'assemblage de synusies. Chaque tronçon peut être ensuite analysé en terme de phytocénose, de manière empirique mais argumentée. Le choix des limites des tronçons sur un profil procède d'un affinage progressif en fonction de l'amélioration de la connaissance des phytocénoses sur l'ensemble des profils.

Chaque tronçon sera caractérisé en fonction de son assemblage synusial ; les phytocénoses issues de cette analyse seront présentées à la suite.

Pour chaque profil, une idée de la composition floristique globale peut être déduite de l'analyse des tableaux de relevés correspondant à chaque synusie.

Les limites des tronçons sont présentées comme ponctuelles mais en réalité elles peuvent être progressives. La limite présentée est donc arbitraire et pourrait être déplacée de quelques mètres d'un côté ou de l'autre.

Narces

Les profils N1 et N2 sont présentés dans l'Annexe 12a.

Le profil N1 débute au bord d'une plantation haute d'épicéa sur substrat minéral.
- a_{N1}, correspond à une synusie unique de tapis de *Polytrichum commune*, à l'endroit d'une coupe récente d'une ancienne plantation d'épicéa.
- b_{N1} est structuré autour de trois synusies, CEa, HYP JUT et HYP MIXT.
- c_{N1}, correspond à une synusie herbacée d'*Eriophorum angustifolium* poussant dans des chenaux d'érosion du haut-marais.
- d_{N1} regroupe CEa et HYP JUT, et se rapproche du tronçon b_{N1}.
- Après, une zone de tourbe nue correspondant à un chenal d'érosion, e_{N1} équivaut à c_{N1}.
- le tronçon f_{N1} regroupe un complexe de deux phytocénoses mosaïquées, l'une proche de l'assemblage de b_{N1} et d_{N1}, centrée sur CEa, HYP JUT et PLEUROCHREB, l'autre représentée par T, SPHA TEN, SPHA PAP et SPHA COMP. Une synusie PINUS-S se répartie sur certaines parties du tronçon sans réellement influencer la composition synusiale sous-jacente.
- g_{N1} correspond à b_{N1}.
- h_{N1} est une transition entre les deux tronçons adjacents, SPHA FAL semble caractéristique de cette transition.
- i_{N1} correspond à une phytocénose centrée sur la POP-S, CAREX, SPHA PAL et POL COM.

Après la fin du profil, le milieu reste semblable à i_{N1} mais la densité de végétation rend impossible la continuation de la description.

Le profil N2 débute aussi en bordure d'une plantation d'épicéa sur substrat minéral.
- a_{N2}, représente une pessière plantée, peu diversifiée du point de vue des synusies.
- b_{N2}, est caractérisé par CAREX accompagné des synusies bryophytiques, HYP JUT, LOPHOCOL et surtout SPHA ANG et SPHA PAL. La couverture arborescente est assez présente et représentée par la pessière plantée.

- c_{N2}, regroupe MV sous couverture arborescente et arbustive assez présente et représentée par la PICEA (pessière plantée) et la plantation de pins à crochets. La couverture bryophytique est représentée par POL COM, SPHA ANG.
- d_{N2}, est de même nature que f_{N1}.
- e_{N2}, apparaît comme une zone originale à CAREX accompagnée de SPHA PAP.
- f_{N2}, représente les zones à *Eriophorum angustifolium* des chenaux d'érosion comme en c_{N1}.
- g_{N2}, regroupe CEa et HYP JUT.
- h_{N2}, T, SPHA PAP et CALY SPHA.
- i_{N2}, est équivalent à f_{N2}.
- j_{N2}, correspond à un groupe représenté par PICEA, V et DICRA SCOP ; une phytocénose forestière.
- k_{N2}, est un complexe de synusies centré sur J, POL COM et SPHA FAL, sous une couverture partielle de POP-S.
- l_{N2}, s'apparente à une mosaïque intriquant la MV, avec une CEv, la première accompagnée de BRACHY RUT, la seconde par HYP JUT et PLEURO SCHR. POP-S se rencontre sur une petite partie du tronçon.

Le profil se poursuit ensuite sur substrat minéral par une lande.

Verrerie

La répartition des synusies sur les profils de la Verrerie est présentée dans l'Annexe 12b.

Le profil V1 se décompose en 5 tronçons.
- a_{V1}, correspond à un assemblage de T, SPHA TEN, SPHA PAP, SPHA COMP, SPHA CUSP, ODONT SPHA, CALY SPHA, SPHA SUB, CEPHAL LOIT et HYP JUT et PLEURO SCHR.
- b_{V1}, constitue une sorte de transition entre le tronçon précédent et celui qui suit ; caractérisé par POP-S, SPHA FAL, DICRA SCOP et SCLERO PURUM, accompagnés des synusies adjacentes T et HYP JUT.
- c_{V1}, regroupe MV, BRACHY RUT, AULACO PAL et HYLO SPLEND.
- d_{V1}, proche du précédent, MV laisse place à J.
- e_{V1}, est caractérisé par MV et SPHA PAL/FAL.

Le profil V2 présente 4 parties.
- a_{V2}, est de même composition que a_{V1}, il s'agit d'ailleurs du son prolongement.
- b_{V2}, est une zone centrée sur CEa, HYP JUT et PLEURO SCHR mais enrichie de POL STRICT, CALY SPHA, SPHA PAP et POL COM.
- c_{V2}, apparaît comme une zone de transition entre les deux assemblages adjacents.
- d_{V2}, consiste principalement en une mosaïque de tapis de polytriche commun (codé POL COM) et de communautés de sphaignes : SPHA FAL, SPHA PAL, SPHA RUB et SPHA FLEX.

V3 est composé de 6 parties.
- a_{V3}, rassemble J et des communautés bryophytiques localisées comme BRACHY RUT, CALLIERG CUSP, SPHA FAL, SPHA FLEX et SPHA PAL.
- b_{V3}, est centré sur CEv et alternativement POL COM et HYP JUT ; s'y ajoute ponctuellement CALY FISS, CALY NEES, SPHA FAL, SPHA TEN, CALY SPHA et SPHA COMP, et exceptionnellement HYLO SPLEND et DICRA SCOP.
- c_{V3}, représente un rideau de POP-S.
- d_{V3}, correspond à un assemblage original de tapis de *Carex nigra* (codé CNIGRA) accompagné de plage à *Sphagnum girgensohnii* (codé SPHA GIRGEN).
- e_{V3}, est de même nature que b_{V3}.

- f_{V3}, regroupe J, POP-S et quelques zones à HYP JUT, SPHA FAL et POL COM.

Les tronçons de V4 sont au nombre de 7.
- a_{V4}, correspond à J accompagnée ponctuellement de BRACHY RUT.
- b_{V4}, regroupe surtout MV et POL COM, parfois accompagnés de BRACHY RUT et SPHA FAL, exceptionnellement de HYLO SPLEND.
- c_{V4}, est centré sur CEa et HYP JUT, accompagnée de PLEURO SCHR et aussi de SPHA CAP.
- d_{V4}, rassemble principalement T, SPHA TEN et HYP JUT. SPHA RUB est aussi bien représenté.
- e_{V4}, correspond à c_{V4}.
- f_{V4}, correspond à b_{V4} enrichi avec SCLERO PURUM.
- g_{V4}, correspond à a_{V4}.

Font-Blanche

Le profil FB, présenté en Annexe 12c, se décompose en 5 tronçons.
- a_{FB}, regroupe une callunaie pure (C) et des tapis de *Campylopus introflexus*.
- b_{FB}, correspond à un groupe représenté par les groupements synusiaux CEv, SPHA CAP et HYP JUT.
- c_{FB}, correspond à une zone représentée par ANDRO et SPHA RUB.
- d_{FB}, est proche de b_{FB} mais il s'enrichit de quelques zones à PLEURO SCHREB et LEUCO.
- e_{FB}, regroupe une ABIEBETPIN, une V et DICRA SCOP et HYLO SPLEND.

Quelques zones montrent la présence de SPHA RUB et ODONT SPHAG ; indiquant une humidité accrue.

Mépart

La répartition des synusies sur les profils du Mépart est présentée dans l'Annexe 12d.
Le profil M1 se décompose en 4 tronçons.
- a_{M1}, regroupe principalement ABIES couvrant une PICEA-S et V, la couverture du sol étant réalisée par un tapis de *Sphagnum girgensohnii*, codé SPHA GIRGEN.
- b_{M1}, est représentée principalement par CEv et SPHA CAP, accompagné de HYP MIXT, HYP JUT et PLEURO SCHREB.
- c_{M1}, pourrait correspondre à une transition entre la zone précédente et a_{M1}, autrement dit entre la zone précédente et une pessière. SPHA RUS y est bien développé.
- d_{M1}, correspond à une pessière plantée très pauvre pour ce qui est autre chose que les fûts d'épicéa.

Le profil M2 se décompose en 4 tronçons également.
- a_{M2}, regroupe PICEA et la PICEA-S, MVV-Trans, HYLO SPLEND et DICRA SCOP.
- b_{M2}, correspond à une transition semblable à c_{M1}.
- c_{M2} est semblable à b_{M1}.
- d_{M2}, rassemble PICEA, PICEA-S et la V.

Sur les deux profils, SPHA FAL se positionne dans une zone de bordure des tronçons forestiers bordant les zones ouvertes.

Leydy

La répartition des synusies sur les profils de Leydy est présentée dans l'Annexe 12e.
Le profil L1 a été tronçonné de a à d.

a_{L1}, regroupe la ABIEBET, ABIES-S, V et SPHA FLEX. Jcarex-trans empiète ici à partir du tronçon suivant.
b_{L1}, correspond au groupement Jcarex-Trans, apparaissant sur les tableaux floristiques comme intermédiaire entre J et CAREX. La couverture bryophytique, inconstante est représentée soit pas SPHA RUS, soit pas SPHA FLEX.
c_{L1}, regroupe ABIEBET, la ABIES-S, la CAREX, BRACHY RUT et SPHA FLEX.
d_{L1}, est centré sur ABIEBET et la ABIES-S, avec quelques tapis de *Sphagnum russowii*.

Le profil L2 est présenté en 6 tronçons.
- a_{L2}, regroupe ABIES, la ABIES-S, la V et RHYTI LOR.
- b_{L2}, PINUS et la PINUS-S, V, SPHA CAP et SPHA MAG.
- c_{L2}, correspond à un assemblage proche du précédent mais V y est remplacé par un groupement riche en *Andromeda polifolia* (codé ANDRO), et SPHA MAG est absent.
- d_{L2}, est identique à b_{L2}.
- e_{L2}, regroupe MV accompagnée de groupement de sphaignes vertes, SPHA ANG, SPHA FAL, SPHA PAL.
- f_{L2}, correspond au regroupement de ABIEBET, de la ABIES-S, de la BETULA-S, de V accompagnées de RHYTI LOR et DICRA SCOP.

Le profil L3, le plus long du complexe, est découpé en 8 tronçons.
- a_{L3}, rassemble ABIEBETPIN, ABIES-S, V, SPHA GIRGEN, RYTI LOR et LOPHOCOL.
- b_{L3}, proche du précédent, ABIEBETPIN, ABIES-S et SPHA GIRGEN se combine avec une MV et SPHA PAL/FAL.
- c_{L3}, rassemble CEv, SPHA CAP, HYP JUT et très ponctuellement LEUCO.
- d_{L3}, s'y combine principalement T et SPHA MAG, ponctuellement SPHA CAP.
- e_{L3}, s'approche de c_{L3}, avec SPHA MAG en plus.
- f_{L3}, forme une transition avec les deux phytocénoses adjacentes avec le particularisme d'une synusie PINUS-S.
- g_{L3}, rassemble J, SPHA ANG et POL COM.
- h_{L3}, groupe une MV, ABIES-S et SPHA ANG.

Malgré sa petite longueur, le profil L4 montre 5 tronçons distincts. PICEA-S y est partout présente.
- a_{L3}, ABIES accompagnée seulement de la PICEA-S.
- b_{L3}, rassemble un groupement intermédiaire entre CAREX et MV accompagné de la PICEA-S et de SPHA PAL.
- c_{L3}, groupe une CAREX bien caractérisée, SPHA MAG et PICEA-S.
- d_{L3}, la CAREX s'estompe au profit de tapis de SPHA PAL/FAL, puis de SPHA PAL.

Besbre

La répartition des synusies sur les profils des sources de la Besbre est présentée dans l'Annexe 12f.

SB1 est tronçonné en 5.
- a_{SB1}, rassemble ABIES, ABIES-S, V, HYLO SPLEND, et DICRA DENU.
- b_{SB1}, regroupe CAREX, SPHA FAL couvert par une BETULA-S.
- c_{SB1}, correspond à MV sous BETULA-S accompagnée de SPHA MAG et SPHA RUB.
- d_{SB1}, tronçon hétérogène, sous BETULA-S se développe surtout V, accompagnée de PLEURO SCHR et CALYPO MUEL.
- e_{SB1}, proche de a_{SB1}, s'y ajoute PTILI CRIST.

Le profil SB2 se décompose en 3 tronçons.
- a_{SB2}, est proche de a_{SB1}.
- b_{SB2}, regroupe PINUS, la BETULA-S, V, SPHA CAP, PTILI CRIST, HYP MIXT, SPHA FUSC et quelques zones à SPHA ANG et PLEURO SCHREB.
- c_{SB2}, est proche de a_{SB2}, avec PTILI CRIST en plus.

Le profil SB3
- a_{SB3}, regroupe juste ABIES, sur une petite longueur, et la ABIES-S.
- b_{SB3}, correspond à un assemblage de BETULA-S, de MV, de SPHA FAL et de POL COM.
- c_{SB3}, rassemble la BETULA-S, CAREX, SPHA FAL et SPHA ANG.
- d_{SB3}, groupe un tapis de luzule et principalement de petites zones à SPHA ANG et LOPHOCOL.

SB4 se décompose en 4 tronçons.
- a_{SB4}, est identique à c_{SB2}.
- b_{SB4}, groupe une synusie herbacée à *Vaccinium microcarpum* (codée VMIC), HYP MIXT, SPHA FAL et POL COM.
- c_{SB4}, rassemble la CAREX et HYP MIXT.
- d_{SB4}, ne regroupe que V et HYLO SPLEND.

Analyse synusiale et spatiale

L'analyse des assemblages de synusies sur chaque tronçon met en lumière la récurrence de certains d'entre eux. L'objectif de cette partie est de présenter ces assemblages récurrents et de les caractériser du point de vue de leur composition et de leur répartition spatiale sur les complexes et les unes par rapport aux autres. Comme pour la floristique, chaque tronçon peut faire l'objet d'un relevé quantifié de synusies. Les relevés peuvent être groupés dans un tableau et ordonnés comme des relevés phytosociologiques.

Les résultats sont synthétisés dans quatre figures en Annexe 13a-d. Les phytocénoses peuvent être réparties dans trois pôles principaux : hauts-marais ; bas-marais et prairies tourbeuses ; forêts. Un dernier tableau, Annexe 13d, reprend les relevés sans affinité précise.

La répartition des phytocénoses délimitées peut être déduite des figures présentées en Annexe 14a-e.

LE PÔLE « HAUT-MARAIS » (ANNEXE 13a)

Le tableau des 29 relevés de phytocénoses de ce pôle comporte 5 groupes (*E. angustifolium* pour zones à *E. angustifolium*, callunaie à pleurocarpes, gazon à trichophore, callunaie à *S. capillifolium* et andromède pour zones à andromède), 2 relevés de transition (cV_4, bV_3), 2 relevés isolés 2 (aFB_1, dL_3).

Les zones à *Campylopus introflexus* et callune (aFB1)

Il s'agit d'un assemblage simple de callune et de tapis de *Campylopus introflexus*.

Relevé à la Font-blanche, il a été observé ailleurs dans l'axe du Forez (Au Mépart et à la Tourbière d'Ayguebonne à Vollore-Ville, Pierre Goubet, 2005). Partout, il fait suite à une coupe d'arbres ou d'arbustes sur tourbe épaisse et relativement sèche (suite à un drainage ou au bord d'un ancien front de taille). A la Font-Blanche, la phytocénose se situe à l'endroit d'une coupe récente de bouleaux, en corniche de front d'un front de taille non restauré.

Les zones à *Eriophorum angustifolium* (*E. angustifolium*)

Il s'agit de tapis plus ou moins denses d'*Eriophorum angustifolium* situés dans des dépressions du haut-marais, sur tourbe épaisse, correspondant soit à des chenaux d'érosion, soit aux fonds plats des dépressions humides (« mud-bottoms »).

Cette phytocénose est présente aux Narces, où elle forme de grands ensembles complexes au sein des chenaux, et dans quelques cuvettes de la Verrerie

La callunaie à pleurocarpes

Un ensemble de 8 relevés des Narces ou de la Verrerie caractérisé par la présence de CEa et de HYP JUT accompagnés ou non de synusies bryophytiques de la phytocénose suivante, notamment : SPHA TEN, CALY SPHA et SPHA PAP. DICRA SCOP, SPHA RUB et PLEURO SCHREB sont aussi présents dans une partie des relevés. Une autre caractéristique de cette phytocénose est la présence de grande surface de tourbe nue plus ou moins peuplées de cladonias. Elle est parfois difficile à délimiter par rapport à une callunaie pure, à faible couvert de bryophyte et lichen, ou à l'inverse à une callunaie plus riche en plantes vasculaires, avec par exemple *Eriophorum vaginatum* mais sans sphaignes. Par exemple, sur le complexe de la Verrerie, les profils de la Verrerie, la même synusie herbacée est classée comme CEv sur V3 et comme CEa sur V2, ce qui implique que le tronçon correspondant y est indexé comme une Callunaie à pleurocarpes. Pourtant , chaque état est probablement significatif du point de vue fonctionnel et la délimitation cartographique riche d'enseignement, bien que sa mise en œuvre difficile.

La répartition de ces zones à callune presque pure et pleurocarpes est exclusive des Narces et de la Verrerie, mais particulièrement des Narces, dans les zones à chenaux de ce complexe. Elle se rencontre souvent en mosaïque complexe avec le Gazon à trichophore. Sur le terrain, elle se présente comme les zones de haut-marais les plus sèches.

Le gazon à trichophore

4 relevés provenant des Narces ou de la Verrerie caractérisés par T, SPHA TEN, CALY SPHA, SPHA COMP, SPHA PAP, SPHA CUSP et SPHA SUB. HYP JUT, DICRA SCOP, SPHA RUB et PLEURO SCHREB sont aussi présents. Un relevé est intermédiaire avec la phytocénose précédente, un autre avec celle qui suit.

Le gazon à trichophore a été relevé sur les complexes des Narces, de la Verrerie, où il est abondant, et à Leydy. Il s'agit toujours de zone de haut-marais sur tourbe épaisse, les zones concernées étant toujours proches de pâturages.

La phytocénose se rencontre le plus souvent en mosaïque avec soit la callunaie à *E. angustifolium,* soit la callunaie à *S. capillifolium*, elle constitue dans ce cas le pôle d'aspect le plus humide, souvent en situation de proximité avec la nappe.

La callunaie à *Sphagnum capillifolium*

8 relevés issus de profil de la Verrerie, de Font-Blanche, du Mépart et de Leydy sont caractérisés par CEv et SPHA CAP accompagnés le plus souvent de HYP JUT. Sur le terrain, la phytocénose se présente comme une surface homogène, de faible pente, à microtopographie marquée, les buttes à *S. capillifolium* alternant avec des dépressions de tourbe nue, l'amplitude entre sommet de butte et le culot des dépressions se situant entre 50 et 100 cm.

Cette phytocénose représente une grande partie des profils de Font-Blanche et du Mépart, une partie du haut-marais nord de Leydy, une petite partie des sources de la Besbre.

Une petite zone a aussi été rencontrée sur le complexe des Narces, non sur les profils mais lors de la cartographie de végétation. (carte en Annexe 16a). Une grande zone du haut-marais de la Verrerie est couverte des plantes vasculaires de la phytocénose mais il manque les buttes à *S. capillifolium* qui ne se rencontrent que dans la partie aval, à l'est, du haut-marais.

Les zones à andromède

Deux relevés rassemblent des synusies à andromède (ANDRO) et SPHA CAP. Ces zones sont localisées, assez caractéristiques sur le terrain, l'andromède poussant sur des tapis de sphaignes bien dégagés de toutes autres plantes vasculaires, en dépression par rapport à la callunaie à *S. capillifolium* environnante. Une étude étendue à une dition plus large permettrait peut être de mettre en évidence la particularité de ces zones. Pour le moment, elles seront intégrée à la phytocénose précédente.

Le dernier relevé regroupe T et SPHA MAG. Il est difficile de le relier à un groupe de relevés.

En tout, ce sont donc 3 phytocénoses bien individualisées et caractérisées, de répartition importante sur les profils ou sur la zone d'étude, qui sont décrites (callunaie à pleurocarpes, gazon à trichophore, callunaie à *S. capillifolium*). S'y ajoutent deux groupements, de composition floristique et d'écologie marquée, mais qui ne sont ni représentés en grande proportion sur les profils, ni par un nombre de relevés provenant de sites variés (zones à *E. angustifolium* et zones à *Campylopus introflexus* et callune).

LE PÔLE « BAS-MARAIS ET PRAIRIES TOURBEUSES » (ANNEXE 13b)

Le tableau des bas-marais et prairies tourbeuses montre 3 ensembles (moliniaie, jonchaie et cariçaie) et deux relevés isolés (eV_1 et eN_2).

La moliniaie

Douze relevés provenant des Narces, de la Verrerie, de Leydy et de la Besbre sont caractérisés par la présence de MV. BRACHY RUT et SCLERO PURUM sont aussi présents mais se rencontrent aussi dans la phytocénose suivante. Deux sous-groupes s'individualisent sur la base de la présence de SPHA PAL et POL COM pour l'un et de HYP JUT, DICRA SCOP et PLEURO SCHREB pour l'autre. Un relevé s'isole par la présence forte de SPHA RUB et SPHA MAG.

Un dernier relevé semble intermédiaire avec la phytocénose suivante.

En général, la Moliniaie se présente sous une forme de zone homogène, largement dominée par la molinie qui forme des tourradons haut de 20 à 100 cm suivant les cas. Entre ces tourradons, ou plus souvent sur, s'immiscent quelques plantes vasculaires, callune, linaigrette engainante, tormentille, gaillet des rochers et canche flexueuse. Sous la matière organique du sol des dépressions, souvent des feuilles de molinie, s'étendent quelques petits amas de bryophytes comme : *Sphagnum palustre*, *Brachythecium rutabulum, Scleropodium purum*. Entre les tourradons de molinie se rencontrent aussi des hautes buttes à *Polytrichum commune*, au sommet desquelles d'autres bryophytes s'installent aussi : *Dicranum scoparium*, *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi*.

La Moliniaie se rencontre dans tous les complexes à l'exception de Font-Blanche et du Mépart. Le plus souvent elle se situe en marges des édifices, sur une tourbe de puissance

moyenne, d'un maximum de 2 m. Elle forme souvent des transitions avec la Jonchaie, dans les complexes de zones ouvertes comme aux Narces, à la Verrerie ou à Leydy, ou avec la Cariçaie, dans les zones plus fermées, en particulier à Leydy et au sources de la Besbre.

Le relevé isolé eV_1, au vu de sa composition floristique, correspond certainement à une transition spatiale entre Moliniaie et Jonchaie.

La jonchaie

Sept relevés provenant des Narces, de la Verrerie et de Leydy rassemblent J, BRACHY RUT, SCLERO PURUM, SPHA FAL et POL COM.

Comme la moliniaie, la jonchaie est une phytocénose de complexe en zone ouverte à vocation pastorale comme aux Narces, à la Verrerie et à Leydy, dans la partie anciennement aménagée de clôtures. Elle se situe surtout en périphérie des hauts-marais, en contact avec les zones minérales. Elle est exclue des complexes en zone forestière comme Font-Blanche, Mépart et sources de la Besbre.

La Cariçaie

Caractérisé par CAREX comme unique synusie constante. Elle intègre de nombreuses synusies, en particulier les synusies bryophytiques des phytocénoses adjacentes.

Elle se rencontre sur les profils des Narces, de Leydy et des sources de la Besbre et semble donc mieux représentée dans les zones où les boisements sont présents, et où des flux hydriques superficiels sont possibles par rapport à la topographie des lieux ; ce dernier point expliquant peut-être son absence de Font-Blanche et du Mépart.

Le relevé eN_2 correspond à un mélange de synusie de la cariçaie et de celle du gazon à trichophore. Les profils ne permettent d'expliquer ce fait.

LE PÔLE FORESTIER (ANNEXE 13c)

Le tableau s'organise autour de 6 groupes de relevés, l'un d'eux constituant une transition nette.

La myrtillaie ouverte de haut-marais

Trois relevés dSB4, dL2, dSB1 correspondent à des assemblages relativement originaux ouverts ou sous couverts arbustifs caractérisés par un couvert herbacé de myrtille, il est difficile de les rattacher aux autres relevés.

La sapinière

Cette phytocénose est centrée sur ABIES, la ABIES-S, V et HYLO SPLEND.

La plupart des relevés proviennent des sources de la Besbre, un seulement de Leydy, ce qui diminue la valeur statistique de la phytocénose.

La sapinière semble restreinte aux marges des édifices, sur une tourbe parfois épaisse (3 m et plus), ne formant, au contraire de la pessière, des groupes isolés sur tourbe épaisse.

La pessière

Les relevés proviennent de quatre sites différents. Ils sont caractérisés surtout par PICEA, V, PICEA-S. La plupart des relevés montrent la présence de SPHA CAP, HYP JUT et HYP MIXT, ce qui contraste avec les autres phytocénoses du tableau. LOPHOCOL ET DICRA SCOP sont aussi présents, au contraire de la phytocénose précédente.

La pessière est fortement présente sur les complexes proche de plantations importantes de cette essence, au Mépart et aux Narces, aux marges des ouvertures, mais bien au-delà de ce qui devait être la limite des édifices tourbeux des hauts-marais pour ce qui est du Mépart.

La transition sapinière-pessière

Les 3 relevés de ce groupe, provenant de 3 sites différents, indique une transition floristique et probablement dynamique de la sapinière vers la pessière ; l'aspect dynamique étant marqué par la substitution dans la strate d'avenir (arbustive) de la sapinière (ABIES-S) par la pessière (PICEA-S).

La Sapinière à bouleau et la sapinière à bouleau et pin sylvestre

Six relevés sont séparés du reste sur la base de l'existence d'un groupement arborescent particulier, soit la ABIEBET soit la ABIEBETPIN (qui regroupe le sapin, le bouleau et le pin sylvestre). Cinq relevés proviennent de Leydy, un de Font-Blanche. Les 6 relevés se rapproche à la fois de la sapinière et un peu de la pessière par la présence de LOPHOCOL et DICRA SCOP.

Trois relevés correspondant à 3 tronçons consécutifs de L1 se regroupent et traduisent probablement une transition complexe autour ABIEBET, de ABIES-S et d'un groupement herbacé de transition entre la J et la CAREX.

La faible valeur statistique des relevés ne permet pas de discuter de la validité de la délimitation des deux phytocénoses, elles ne peuvent être conservées qu'à titre provisoire.

La sapinière à bouleau et la sapinière à bouleau et pin sylvestre se rencontrent toutes deux aux marges des hauts-marais sur les complexes de Font-Blanche, de Leydy et des sources de la Besbre.

CARTOGRAPHIE D'ÉLÉMENTS FONCTIONNELS

Généralités

Les profils permettent la description des tourbières sur un linéaire, horizontale, la dimension verticale de ce linéaire pouvant être extrapolée grâce à la superposition des quatre types de synusies, bryophytique, herbacée, arbustive et arborescente. Cet approche linéaire est un compromis entre le temps (le coût) et la qualité de la description, la prise en compte de la répartition spatiale des différents éléments étant un avantage fondamental par rapport à d'autres méthodes ne spatialisant ni les unités fonctionnelles (ici les synusies) ni les relevés effectués.

Effectuer la description sur une base cartographique, suivant deux dimensions horizontales, permet de décrire encore plus fidèlement le système, par contre, le temps nécessaire pour apporter des éléments supplémentaires, suivant la méthode utilisée pour la description linéaire, est prohibitif. La description cartographique doit donc se réaliser avec une perte d'information, en choisissant les éléments les plus significatifs vis-à-vis des objectifs de la cartographie. Le problème réside alors dans la définition des éléments à cartographier.

L'élément le plus simple à cartographier est la tourbe, avec une petite restriction dans les zones les moins épaisses, où la limite avec les mors du socle minéral peut être floue. La délimitation de la puissance de la tourbe sur un complexe est un élément important menant parfois à la délimitation des principaux édifices tourbeux préalable à la délimitation des mésotopes. Par extension, la cartographie de la topographie de surface de subsurface, qui va demander un investissement plus important permet de réaliser une description beaucoup pertinente, d'une grande valeur descriptive, indispensable pour un suivi à moyen et long terme.

La végétation est un autre élément de cartographie relativement accessible mais qui pose le problème du choix des échelles et de la typologie à choisir parmi celles qui sont proposées par ailleurs (phytosociologie sigmatiste, synusiale, Corine Biotope, Natura2000, etc…) ou à définir à partir d'une étude spécifique locale. L'idéal est de choisir la typologie la mieux adaptée à l'objectif défini en amont. Par exemple, si l'objectif est biogéographique, l'approche phytosociologique sigmatiste est satisfaisante, si l'objectif est une évaluation administrative des zones concernées, la cartographie suivant la typologie Natura2000 est suffisante. Par contre, si l'objectif a des fins de diagnostic fonctionnel, il doit absolument prendre en considération les échelles et les éléments fonctionnels de l'écosystème (Article II). Les éléments fonctionnels directement liés à la végétation peuvent être en partie déduits du modèle proposé en Partie 1 (Article III). Ils s'agit des communautés de sphaignes, notamment les communautés turfigènes, des zones de colonisation des ligneux arbustifs ou arborescents, des zones à molinie. La typologie établie sur les profils phytocénotiques peut servir comme base typologique pour la cartographie des végétations.

Les caractéristiques hydromorphologiques, mésotopes, microtopes, microformes, (Article II) sont d'autres éléments intéressants à cartographier. Elles sont relativement simples à définir mais découlent d'un historique parfois complexe, peu accessible sans moyens considérables ; elles sont liées à des végétations passées et présentes. Elles représentent des unités fonctionnelles synthétiques intégrant la forme (topographie de surface et de subsurface), la végétation et un système fonctionnel (plus une interprétation qu'une

description). Différents types d'unités hydromorphologiques ont été définis (Zobel, 1988 ; Økland, 1989b ; Lindsey, 1995), c'est le système de Lindsey (1995) qui sera utilisé ici. Par contre, la définition non pas des types, mais des éléments constituant ces types est plus rare notamment pour les unités inférieures, microtopes et microformes (Lindsey *et al.*, 1985). La mise en place d'une typologie pour la France, et par conséquent pour la montagne Bourbonnaise est nécessaire et fera l'objet d'un paragraphe ultérieur.

Les éléments de cartographie sont donc d'au moins trois types : la géométrie de l'édifice projetée sur deux dimensions correspondant aux profils topographiques ; les végétations, avec un choix possible suivant les objectifs ; et les unités hydromorphologiques, constituant une forme de synthèse imparfaite de la géométrie et des végétations et relativement interprétative. Dans la Partie 3 sera proposée une approche cartographique synthétique résumée sous le terme de schéma structural du complexe.

Géométrie des édifices

Pour des raisons de moyens, la géométrie des édifices n'a pas été définie avec précision mais les profils topographiques de surface et de subsurface réalisés sont déjà une base de travail intéressante, surtout quand ils sont intégrés au cadre géomorphologique tiré de la carte topographique au 1/25 000 de l'Institut Géographique National.

NARCES

La prise en compte des trois profils des Narces (Annexe 4a) permet de délimiter un haut-marais bombé, situé dans la partie amont du complexe (A_N, B_N, B_{N1}, $C_{N1,}$ B_{N2}). Deux autres zones se distinguent, à l'aval, un ensemble mal défini mais différencié du haut-marais par une épaisseur de tourbe faible (C_N, D_N et D_{N2}) et à l'amont, une zone non explorée dans le détail du point de vue topographique mais proche du point de vue physionomique de la zone en aval.

Le complexe se situe sur un col minéral, en partie caché par la tourbe, la tourbière réalise donc un ensellement. Au vue du barycentre du haut-marais actuel, il semble que cet ensellement soit secondaire, conséquent à la croissance amont du haut-marais. Une des conséquences de cet ensellement est la contribution de la tourbière à deux bassins versants, un à l'est et l'autre à l'ouest.

VERRERIE

Les profils de la Verrerie (Annexe 4b) et la topographie environnante permet d'établir que le complexe se compose d'un haut-marais, et d'une annexe à l'amont. Le haut-marais est dans une position de col, montrant 2 exutoires, l'un au sud-ouest, l'autre au nord-est. Un talweg est présent au nord, mais un seuil le sépare du bassin de la tourbière.

Le haut-marais est typiquement de forme ellipsoïdale, mais un talus minéral induit une déformation dans la partie nord-ouest.

FONT-BLANCHE

Le complexe de Font-Blanche n'a pas fait l'objet d'une étude détaillée et l'unique profil topographique réalisé limite l'interprétation géométrique. Le contexte est celui d'un col, la tourbière se situant presque parfaitement sur le col, devant avoir à l'origine 2 exutoires

opposés, mais du fait d'une dépression à l'ouest conséquente à une exploitation de tourbe, ce second exutoire est moins visible.

Ainsi, le complexe se compose d'un haut-marais sur sa plus grande partie, et d'une annexe correspondant à la dépression de l'ancienne exploitation au sud-ouest.

MÉPART

Le complexe du Mépart s'inscrit dans un vaste ensemble de tourbières profondément modifié du plateau du gué de la Chaux. Il est constitué de 2 bombements ouverts dont les liens n'ont pas été explorés, principalement à cause de la densité des plantations environnantes qui rend difficile toute étude topographique sans travaux importants.

Le premier édifice, au nord-ouest, correspond à un haut-marais, sans annexe visible, le second, à un autre haut-marais, dont les limites restent obscures, en particulier parce qu'elles ont certainement été modifiées par de larges drains. Ici aussi, les annexes sont absentes.

L'environnement correspond à une tête de talweg, l'édifice nord-ouest se situant dans la pente sud, l'édifice sud-est sur un replat proche d'un col.

LEYDY

Leydy représente le complexe le plus diversifié. Trois unités majeures se distinguent : une unité nord, située sur un replat du socle constituant un épaulements large et localisé ; une unité au centre, la plus étendue et la plus complexe, située sur une série d'épaulement dans une amorce de talweg en partie masquée par la tourbe ; une unité sud, située sur un épaulement peu large, mais assez allongé.

Les profils réalisés (L2 et L'') sur l'unité nord permettent de distinguer un haut-marais bombé sur toute sa circonférence, adjoint d'une annexe déprimée sur sa partie ouest. Les profils de la zone centrale (L1, L3, L, L') montrent la diversité et la complexité de cet ensemble. Le socle minéral montre trois épaulements successifs dans lesquels se sont nichées trois édifices tourbeux distincts sur le profil, et probablement distincts quel que soit l'axe choisi. L'épaisseur de tourbe varie pour chaque sous-partie, elle est maximale à l'aval, où un haut-marais s'appuie sur le talus à l'ouest, pour atteindre 5 m ; elle atteint 2 m dans les autres unités en amont. Il peut ainsi se distinguer quatre unités majeures : un haut-marais, sur l'épaulement aval, une annexe adjacente sur son flanc nord et est, et deux annexes en amont, situées sur les épaulements supérieurs.

Sur un principe de continuité des caractéristiques géomorphologiques, la corniche des deux épaulements supérieurs correspond à un amas de blocs anguleux rappelant un dépôt morainique.

La zone sud correspond à une petite unité de tourbe peu épaisse, 2 m, située dans la continuité de l'épaulement amont de la zone centrale. Comme elle, c'est un amas de blocs qui constitue la limite aval du système.

SOURCES DE LA BESBRE

La partie la plus épaisse du complexe se situe sur une pente juste en contrebas d'un petit épaulement mis en évidence sur les profils, mais pas sur la carte topographique où la résolution est insuffisante vue l'échelle en question. Le complexe se situe dans un contexte de pente générale orientée au nord.

Les profils mettent aussi en évidence la présence d'un haut-marais bombé et allongé dans l'axe de la pente, d'une épaisseur de 4,5 m au plus. Cet édifice est adjoint de deux

annexes, une à l'aval et une autre à l'amont, développant des épaisseurs allant jusqu'à deux mètres.

Cartographie des végétations

Les unités pertinentes du point de vue écologique et pouvant être perceptibles sur le terrain ou sur les photos aériennes sont :

Les phytocénoses, lorsque l'information fonctionnelle est suffisante à cette échelle, il s'agit par exemple de la sapinière, la pessière, les callunaies, la moliniaie, la cariçaie, la jonchaie.

Les synusies arborescentes telle que la pinière, qui se rencontre souvent sur le haut-marais en s'intégrant alors à des phytocénoses de se mésotope ;

Les synusies arbustives, qui de la même façon s'intègre à des phytocénoses de haut-marais, de bas-marais ou de prairies, comme la plantation de pins à crochets, les nappes de bouleaux et les zones à trembles, les saulaies, les pessières ;

Les synusie herbacées sont plus difficiles à cartographier indépendamment, notamment pour des raisons d'échelles et d'assemblages en mosaïques complexes, en général, c'est la phytocénose qui est privilégiée.

Les synusies bryophytiques ne sont pour la plupart pas cartographiables bien que certaines soient importantes du point de vue fonctionnel. Les buttes à *Sphagnum capillifolium* faisant partie de la phytocénose de la callunaie à *S. capillifolium*, leur cartographie est de fait réalisée. Étant donné l'importance fonctionnelle, leur rareté et les interrogations concernant leur participation à l'élaboration de l'édifice tourbeux, les rares buttes à *S. fuscum* ont aussi été cartographiées.

NARCES (Annexe 16a)

L'environnement du complexe est forestier dans la partie E (plantations d'épicéa) et pastoral dans la partie W (pastoralisme abandonné depuis peu ?).

Le complexe des Narces s'organise autour d'une large zone de mosaïque de phytocénoses comprenant le gazon à trichophore, la callunaie à *E. angustifolium* et les zones à *E. angustifolium*, auxquelles se superpose une synusie « artificielle » représentée par la plantation de pin à crochets. Autour de cette mosaïque s'est installée la callunaie à *E. angustifolium* et très localement une callunaie à *S. capillifolium*. L'annexe NE est constituée aussi de cette phytocénose, où se superpose la plantation de pin à crochets. L'annexe SW correspond à une mosaïque d'une phytocénose à arbustes et arbres dominants nommé POP-S, qui correspond donc à un bosquet de tremble, bouleau et saules, et de phytocénoses ouvertes, soit une callunaie pure, soit la moliniaie, la jonchaie. Aucune logique géométrique n'apparaît sur la carte. Une limite entre le haut-marais et l'annexe SW semble se matérialiser par la présence de la pessière. Une petite zone de cariçaie est présente en limite du haut-marais et de l'annexe NE. En fait, la cariçaie est présente par place sous la boulaie à tremble mais n'a pas été cartographiée dans le détail pour des raisons de densité des synusies arbustive (souvent forte) et herbacée (souvent faible).

VERRERIE (Annexe 16b)

Le complexe de la Verrerie se situe dans un environnement pastoral plus ou moins actif suivant les zones.

Comme pour les Narces, la zone principale, correspondant au tertre de tourbe, correspond à une mosaïque de gazon à trichophore, de callunaie à pleurocarpes et de peu de

zones à *E. angustifolium*. A l'ouest, à l'aval de l'édifice s'individualise une petite callunaie à *S. capillifolium*. Une grande partie de la marge au nord et à l'ouest est constituée d'une moliniaie, alors qu'au sud une jonchaie est présente, et à l'est c'est un groupement original à sphaignes (*S. fallax*, *S. magellanicum*) sur tourbe peu épaisse. Une bonne partie de la mosaïque est cerclée d'une boulaie à tremble, comme dans la partie sud-ouest du Mépart.

FONT-BLANCHE

Font-Blanche ayant été étudiée pour compléter l'approche phytocénotique, la cartographie n'a pas été réalisée.

MÉPART (Annexe 16c)

Les bombements ouverts sont caractérisés par une végétation monotone de callunaie à *S. capillifolium*, cerclée de pessière au sol occupé par la vacciniaie. L'édifice nord-ouest montre de petites zones de moliniaies localisées, au sud et au nord est. Une plantation lâche de pin à crochets (*Pinus uncinata*) est présente sur la moitié sud. Une plantation à *Picea sitchensis* occupe une zone sur substrat minéral au nord-ouest. L'édifice sud-est est occupé au sud par une zone perturbée, probablement une plantation éclaircie, représentée aujourd'hui par une mosaïque de callunaie à *Campylopus introflexus*, de callunaie à *S. capillifolium*, colonisée par endroit par le bouleau.

LEYDY (Annexe 16d)

Le complexe de Leydy se situe majoritairement dans une zone boisée de sapinières où le hêtre est exclu par le sylviculteur.
Les trois parties du complexe de Leydy sont majoritairement représentées pas une moliniaie, ouverte ou sous un couvert de boulaie (BETULA-S), de sapinière arbustive ou arborescente (ABIES et ABIES-S), l'ensemble se situant en général sur tourbe peu épaisse, en périphérie des bombements principaux. La cariçaie est aussi parfois présente, soit bien individualisée, soit en mélange avec la moliniaie.

La parties est de la zone centrale, correspondant à un bombement épais, est caractérisée une mosaïque de gazon à trichophore et de callunaie à *S. capillifolium*. Une zone au sud-ouest de ce bombement est représentée par une partition plus nette entre les différentes phytocénoses, la callunaie s'individualisant sous forme d'îlots surélevés. Sur les talus nord-est et sud s'individualise une pinière.

Deux zones à *S. fuscum* sont présentes, une sur le bombement principal, et une autre sur une zone minérotrophe.

Le bombement nord est caractérisé par une combinaison originale de vacciniaie ouverte, ou sous couvert de sapinière, aux côtés d'une callunaie à *S. capillifolium* sous pinière arbustive et arborescente.

SOURCES DE LA BESBRE (Annexe 16e)

Le complexe, de petite taille par rapport aux autres, se situe dans une sapinière.

La partie centrale, correspondant à un tertre de tourbe épais, est caractérisée par une callunaie à *Sphagnum capillifolium*, où *Vaccinium myrtillus* est bien représenté. Une belle population de *S. fuscum* y est également présente. Le tout se situe sous un couvert peu lâche

de pins arbustifs et arborescente (PINUS-S ET PINUS). Autour de se noyau s'étend une sapinière sur tourbe d'où prograde vers l'ouverture la vacciniaie du couvert herbacé.

L'annexe nord est couverte d'une petite jonchaie et d'une cariçaie.

L'annexe sud est plus complexe et se décompose en cariçaie, moliniaie et callunaie à *S. capillifolium*. Cette dernière zone rappelle, par sa nature et sa position par rapport au complexe à l'annexe est du complexe des Narces.

LES DONNÉES HISTORIQUES ET RÉGIMES DE PERTURBATION

Les données historiques potentiellement disponibles sur les complexes étudiés appartiennent à plusieurs types : les photos aériennes, les traces d'activités diverses, les cartographies scientifiques, les documents d'usages (incluant les documents forestiers), les rapports historiques (ouvrages locaux, récits dans les bulletins des sociétés savantes) et les témoignages. Le potentiel de données dépend de l'usage et du propriétaire, le plus souvent, il reste faible, quelques données floristiques et palynologiques sont disponibles (Dubois & Dubois, 1946 ; Courtejaire & Deschâtres, 1965) et des sites proches ont fait l'objet de publications intégrant des thématiques diverses (Chassagne, 1938 ; Thébaud *et al.*, 2003, Cubizolle *et al.*, 2003).

Pour ce qui concerne le fonctionnement des hauts-marais, les données historiques les plus importantes à collectées sont celles relatives à l'usage et dans ce cadre aux perturbations subies par les complexes.

L'analyse des photographies aériennes est dans le contexte de la montagne Bourbonnaise l'approche la plus fiable. Si elle ne permet pas toujours de délimiter avec précision la composition ou la nature des éléments fonctionnels intéressants, elle donne une idée de la vitesse des processus dynamiques et de leur direction. La zone d'étude a été couverte par des campagnes de photographies aériennes de l'Institut Géographique National à partir de 1946. La comparaison sera effectuée sur trois campagnes (1946, 1979 et 1995) pour les complexes des Narces et de la Verrerie, deux campagnes (1946, 1995) pour celui de Leydy et des sources de la Besbre. Font-Blanche et Mépart n'ont pas fait l'objet de recherche historique sur photographie aérienne.

Narces

Les Narces sont territoire communal et sont soumis à la gestion forestière de l'Office National des Forêts.

Les photographies aériennes sont présentées en Annexe 17a

Le plateau de la Verrerie, où se situe ce complexe, défriché il y a un temps, était encore peu boisé en 1946, au moins aux alentours immédiats de la tourbière (Photographie aérienne IGN). Pendant la seconde guerre mondiale, une exploitation artisanale de tourbe s'est tenue à l'extrémité sud est du complexe (Deschatres, 2002, com. pers.), elle est visible sur la photographie aérienne de 1946. Il s'agit de la perturbation directe et localisée la plus ancienne qui puisse être mis en évidence.

La photographie aérienne de 1979 montre deux nouvelles perturbations, une plantation d'épicéas sur les marges de la tourbière, et une plantation de pins à crochet sur une part du haut-marais. Cette dernière plantation a été réalisée en 1956 (Lejean, 2002, com. pers.) et résulte probablement d'une erreur, l'essence plantée, *Pinus* x *rotundata* ne formant pas d'individus valorisables pour l'industrie forestière. Les plantations d'épicéas et une partie de celles de pins à crochet ont fait l'objet, dans toute la partie nord, d'un drainage préliminaire encore visible aujourd'hui sur le terrain, certains drains sont encore fonctionnels aujourd'hui.

D'autres drains sont présents dans la partie sud-ouest du complexe ; certains sont visibles sur les photographies aériennes de 1979 et 1995. La fonction de ces drains semble liée à l'exploitation agricole des zones concernées (délimitation par des clôtures).

Une série de captages relativement récents (non signalés sur la carte topographique de 1984) est également située en zone minérale au sud du complexe.

Comme le signale Chassagne (1938), la majeure partie des tourbières d'Auvergne, à l'exception de celles des Bois-Noirs, a subi pâturage et incendies. Il est vraisemblable qu'aux Narces, comme à la Verrerie, dans un contexte de landes pâturées, cela a été le cas également.

Les photographies aériennes de 1946, 1979 et 1995 permettent une analyse de l'évolution de certaines synusies ou phytocénoses.

La photographie de 1946 met en relief la forme elliptique de l'édifice principal, déjà déduit des profils topographiques présentés antérieurement, atténuée à l'ouest par une structure cunéiforme (A). L'annexe est s'individualise nettement. Le centre du haut-marais, plus clair, montre un ensemble de structures dont l'interprétation est difficile (ZC). Vu la forme des structures, il est possible qu'il s'agisse de chenaux d'érosion ou de dépressions humides. Les synusies arborescentes et arbustives sont absentes de la photographie de 1946 : le complexe et son environnement est ouvert.

La photographie de 1979 montre encore mieux l'ellipse de l'édifice en détachant nettement l'annexe ouest du haut-marais. Ce dernier peut être scindé en deux parties concentriques : un centre clair (ZC) auréolé par un cercle plus foncé. Il est probable que la partie centrale corresponde à l'extension de la végétation représentée en clair dans la photographie de 1946. Des zones noires apparaissent sur le haut-marais, en particulier au sud (ZN), il s'agit de grandes cuvettes de tourbes nues, présentes encore aujourd'hui, siège du développement des zones à *E. angustifolium*. Une structure linéaire, peut-être un long chenal, est présent au sud-est (C).

La présence de ligneux arbustifs ou arborescents contraste avec la situation de 1946. 33 ans plus tard, le complexe montre, soit des plantations, soit des colonisations naturelles. Les plantations d'épicéa sont visibles au nord-ouest et au sud-est. La plantation à pin à crochets sur le haut-marais est visible aussi, mais reste discrète dans certaines zones pourtant plantée aux vues de la végétation actuelle. Des bosquets à bouleaux et tremble s'étendent en densité plus ou moins forte, en particulier en auréole autour du haut-marais.

La photographie de 1995 montre surtout une extension et une densification des ligneux arbustifs et arborescents déjà présents en 1979. Aucun milieu n'est épargné, les marges immédiates du bombement étant préférentiellement occupées par les trembles, les bouleaux et les saules, tandis que les plantations et leur bordures sont le siège d'une croissance importante des essences plantées. Le fond herbacé du haut-marais semble aussi dynamique, les zones claires en 1979 ne sont pas identiques à celles de 1995.

La comparaison de l'analyse de terrain et de la photographie aérienne de 1995 permet d'attribuer les zones les plus claires aux végétations du gazon à trichophore.

Verrerie

Le complexe de la Verrerie ne témoigne pas de perturbations particulières, ni sur les photographies aériennes, ni sur le terrain. Étant donné le contexte agricole prononcé, en particulier sur toute la partie sud et la partie nord-ouest, le site a certainement fait l'objet d'incendies et de pâturage répétés.

Les photographies aériennes annotées sont présentées en Annexe 17b.

La photographie de 1946 montre comme aux Narces un complexe et un environnement minéral dénué de boisements, même bas. Les parcelles à l'ouest semblent dédiées à la fauche ou au pâturage. Le haut-marais montre, comme aux Narces, des zones

plus claires dans la partie sud. La limite des ces zones claires avec le reste du haut-marais plus sombre est franche mais non linéaire, ce qui est contre indicatif d'une origine anthropique directe comme une limite d'usage matérialisée par une clôture.

La photo de 1979 montre une présence modeste de groupe d'arbustes sur les marges du haut-marais, développés surtout au sud. Le haut-marais est encore occupé par des zones claires et des zones sombres, les premières ayant une surface plus importante qu'en 1946, gagnée sur la partie nord.

La photo de 1995 montre, comme aux Narces, une extension et une densification des bosquets de bouleaux, tremble et saules, en particulier sur toute la partie sud (S) et le bord nord-est (S). Les parties claires se sont encore étendues au détriment des parties sombres qui ne représentent plus qu'une fraction minoritaire du haut-marais.

Comme pour les Narces, les parties claires de la photographie de 1995 correspondent aux zones du gazon à trichophore. Il semble donc que cette phytocénose se soit étendue depuis les années 40 au détriment d'une autre phytocénose difficile à caractériser.

Font-Blanche

Ce haut-marais a fait l'objet d'une exploitation sauvage de tourbe dans les années 70 par une société de Roanne. Une partie de la zone sud-ouest a ainsi été exploitée. La photographie aérienne de 1995 montre une structure linéaire, peut-être un drain lié à l'exploitation.

Mépart

Le Mépart se situe en propriété domaniale à vocation forestière. D'après les documents de gestion, depuis 1843 les parcelles environnantes ont été plantées en épicéas. Les bombements du Mépart ont fait l'objet de drainages périphériques, en particulier le petit bombement du sud. Sur la base de l'observation directe, le grand haut-marais à fait l'objet d'une excavation dans sa partie nord, et une structure étrange, rappelant une excavation, est présente au nord-est. D'autre part, les vestiges d'une ligne électrique sont visible.

Le plateau du gué de la Chaux a été équipé d'un chemin de fer touristique, les reliques de ce chemin de fer sont visibles en particulier sur la rive gauche du ruisseau du Sapey, donc en limite nord du grand bombement.

Leydy

Comme les sources de la Besbre, le complexe de Leydy est du domaine privé, établi sur un parcellaire complexe et dans une zone encore peu accessible avant la réalisation des nombreuses pistes forestières existant aujourd'hui. Peu de données historiques ont été collectées. La tenue d'un pâturage à Leydy est attesté par la présence d'un réseau de clôture.

Les photographies aériennes annotées de 1946 et 1995 sont présentées en Annexe 17c.

La photographie de 1946 montre l'importance de la forêt comme environnement immédiat du complexe et la forte proportion de zones ouvertes sur les partie tourbeuses. L'homogénéité du peuplement sur une grande partie de la photographie laisse penser que la forêt est principalement constituée d'une sapinière à l'exception des bordures des ouvertures où les ligneux semblent plus bas, plus serrés (B et BC). L'analyse de la photographie de 1995 et du terrain indique qu'il s'agit de boulaies et de saulaies. L'îlot minéral de la zone centrale (BC) est matérialisé par une végétation arborescente. Le haut-marais de la zone centrale

(HMC), de forme circulaire, est particulièrement homogène ; seuls de petits chenaux plus clairs sont visibles dans sa partie sud-ouest (flèche). Le haut-marais au nord est lui aussi caractérisé par une zone ouverte importante.

La photographie de 1995 montre au contraire une fermeture importante du milieu, les zones ouvertes de 1995 ne représentant plus que la moitié de celles de 1946, la plupart de la réduction étant imputable à l'expansion des bouleaux, en particulier sur les zones périphériques des haut-marais et toutes les annexes de ces derniers, aujourd'hui occupées par la moliniaie ou la cariçaie ; les zones de jonchaie étant relativement épargnées par le phénomène.

Le haut-marais central montre nettement la partition entre une zone nord, claire (flèche noire), et une zone sud, foncée, dans laquelle les chenaux présents sur la photographie de 1946 sont encore plus visibles en 1995. La zone claire correspond à une mosaïque de gazon à trichophore où *S. magellanicum* est bien représenté dans la strate bryophytique (voir le profil phytocénotique L3 en Annexe 12j). La zone sombre correspond à une callunaie à *S. capillifolium*.

Si la végétation de la zone sombre est la même que celle de 1946, le haut-marais central évoluerai donc d'une callunaie à *S. capillifolium* vers un gazon à trichophore riche en *S. magellanicum*.

Le talus, au sud-est, du haut-marais central s'est fortement peuplé de ligneux depuis 1946 (T).

Au contraire du haut-marais central, au plateau peu boisé, le haut-marais nord montre une colonisation importante des ligneux, aussi bien sur les marges que sur le plateau.

Sources de la Besbre

Aucune donnée historique n'a été collectée sur les sources de la Besbre, seules les photographies aériennes peuvent apporter des renseignements historiques, mais étant donné la taille de la tourbière et la résolution des photographie (Annexe 17d), peu de commentaires peuvent être fait.

Il semble que le complexe n'a pas subit de profond changement si ce n'est une réduction des zones ouvertes au profit de ligneux comme des bouleaux et des pins sylvestres. Mais les proportions de ce changement sont beaucoup moins importantes que dans le cas des autres complexes.

DISCUSSION

La composition floristique et la répartition spatiale sur les complexes de chaque synusie maintenant décrites peuvent être analysées à la lumière des indications bibliographiques et sous un angle fonctionnel.

De la même manière, les phytocénoses délimitées dans les chapitres précédents peuvent être interprétées d'un point de vue dynamique, en analyse des résultats présentés précédemment ou en comparaison avec la littérature.

La discussion sur le fonctionnement des complexes fait l'objet de la Partie 3.

ARBRES ET ARBUSTES

De façon générale, les synusies arbustives et arborescentes jouent un rôle fonctionnel fondamental (Article III). En montagne Bourbonnaise, les résultats montre en particulier une forte pression des ligneux sur l'environnement immédiat et sur les marges de tous les hauts-marais sauf Font-Blanche où les données sont manquantes. Les plateaux de celui de la partie nord de Leydy et celui des sources de la Besbre, sont aussi le siège d'une croissance des individus et peut-être d'une densification du peuplement de pin sylvestre.

Pour le haut-marais, quatre espèces arborescentes sont susceptibles de jouer un rôle fonctionnel important : le sapin, l'épicéa, le pin sylvestre et le bouleau pubescent ; ce dernier sous une forme particulière, aux jeunes rameaux partiellement verruqueux, aux bourgeons fortement odorants, ne correspondant pas au type croissant sur substrat minéral des deux taxons communs (*B. pubescens* et *B. pendula*), mais ne correspondant pas non plus à la sous-espèce *Betula pubescens* Ehrh. subsp. *glutinosa* Berher (= *B. carpatica* Waldst. & Kit. ex Willd.) (Julve, 2006, com. pers.). Pour les bas-marais et prairies tourbeuses s'ajoutent les saules, en particulier le saule à oreillettes et le tremble.

Les autres espèces arbustives ou arborescentes, les sorbiers (*Sorbus aucuparia* et *S. aria*) et le hêtre ne s'aventurent pas sur la tourbe épaisse et joue donc un rôle fonctionnel limité.

Le sapin est typiquement l'essence des marges de haut-marais, en particulier des talus. En strate du présent, il se rencontre en population pure ou en mélange avec le bouleau et plus rarement le pin sylvestre. La strate d'avenir est constituée le plus souvent de jeunes sapins ou d'épicéas. Il semble donc y avoir une dynamique de remplacement des peuplements en sapin, bouleau et pin sylvestre par une sapinière pure, ailleurs, là où l'épicéa est représenté par des populations importantes, en général des plantations, la strate d'avenir sous la sapinière est représentée par l'épicéa ; ci qui indiquerait qu'aujourd'hui, près de 150 ans après son introduction dans la dition, l'épicéa se substitue naturellement au sapin sur une partie des tourbières. Il se peut aussi qu'il s'agissent, comme dans les Vosges, d'une série dynamique récurrente où le sapin succède à l'épicéa et l'épicéa au sapin (Drapier, 1985).

L'épicéa n'est pas indigène dans le Massif central (de Beaulieu *et al.*, 1988), il y a été planté en grand à partir du 19^{ième} siècle. En montagne Bourbonnaise, les plantations majeures se rencontrent dans les monts de la Madeleine, les complexes des Bois-Noirs ayant été épargnés. Aujourd'hui, le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) se substitue au sapin et surtout à l'épicéa dans les plantations industrielles qui n'épargnent plus aucun massif, pour le moment, il n'a pas été rencontré sur les tourbières étudiées.

L'épicéa s'installe de façon naturelle, pionnière, sur le plateau des hauts-marais du Mépart. A Leydy, sur la zone sud, aux sources de la Besbre, l'épicéa se substitue au sapin

dans la strate d'avenir ; aux Narces et à la Verrerie, il s'installe aux marges des hauts-marais. L'impression de terrain, confirmée par les indications sur les profils, montre que le couvert herbacé et bryophytique est moins important sous les épicéas que sous les sapins. Les contraintes d'ombre, d'interception des pluies et de composés phytotoxiques jouent certainement un rôle important dans ce processus.

A la différence des deux essences précédentes, le pin sylvestre montre une présence plus forte sur le plateau des hauts-marais que sur ces marges, d'où il est probablement exclu par un défaut de compétitivité. Les individus y sont le plus souvent chétifs, contournés, laissant présumé d'une croissance difficile. Les couverts herbacé et bryophytique ne semblent pas fortement affectés par la présence des arbres sur les hauts-marais de Leydy et des sources de la Besbre ; par contre sous les pins isolés de la Verrerie, le couvert est différent de celui de la tourbière.

Le couvert à pin sylvestre pose donc un problème fonctionnel, les hauts-marais bombés semblant les plus turfigènes (Leydy Nord, Besbre), édifices à buttes à *Sphagnum capillifolium*, à *S. fuscum*, tapis à *S. magellanicum*, tous recouvrant rapidement des éléments chutés à terre, branches, troncs, supportent une population de pins sylvestres. Ce phénomène s'observe sur d'autre tourbières des Bois-Noirs (Étui, Roussis), est signalé dans la Haute-Loire (Tort, 2005) et dans les Vosges du Nord (Duchamp, 2005, com. pers.; Goubet, 2006, obs. pers.). Sous certaines condition, le pin sylvestre permet-il une évolution du microclimat favorable aux sphaignes turfigène ? Une étude historique, incluant les macrorestes, pourrait répondre à cette question dont les conséquences en terme de gestion et de restauration sont importantes.

Le bouleau pubescent dans sa forme glutineuse (voir page 92) est présent aussi bien sur les hauts-marais que dans les tourbières basses et prairies tourbeuses, en général il s'intègre soit aux synusies arborescentes centrées sur le sapin, soit aux synusies arbustives centrées sur le sapin ou l'épicéa ; il forme plus rarement des peuplements arbustifs pures (BETULA-S) qui dans ce cas s'installe en nappe en périphérie des hauts-marais, sur tourbe épaisse, ou des peuplements en mélange avec le tremble et les saules, et dans ce dernier cas il se rencontre dans les bas-marais et prairies tourbeuses.

Les nappes de bouleaux auréolant les hauts-marais, entre ouverture et sapinière ou pessière, semble découler d'une dynamique récente, initiée après la seconde guerre mondiale et peut-être encore plus récemment. Il s'agit d'un problème majeur de la conservation des tourbière.

Le tremble, accompagné par le bouleau et les saules, s'installe en périphérie des hauts-marais, seulement dans les zones ouvertes où l'agriculture à une empreinte lisible (Narces et Verrerie). Le saule le plus fréquemment rencontré est le saule à oreillettes (*Salix aurita*) qui forme parfois des populations hybrides avec *S. caprea* et *S. acuminata*. Les saules s'observent dans de nombreux endroits sous forme d'arbustes malingres, sous la sapinière ou la pessière, donnant l'impression d'une prédominance récente de ces deux arbres ; ils se rencontrent aussi en bosquets denses dans les bas-marais annexes des complexes, parfois seuls, mais plus souvent intégrés à des synusies dominées par le tremble ou le bouleau pubescent.

HERBACÉES

Les synusies herbacées de haut-marais sont CEa, CEv, C, T, ANDRO, VMIC et V.

La difficulté de séparer ces entités a été discutée dans la section « Résultats ». Le faible nombre de sites ne permet pas une analyse statistique satisfaisante, en particulier pour ANDRO et VMIC. CEa est probablement une variante à *Eriophorum angustifolium* de C, l'ensemble correspondant à une synusie de tourbe « asséchée », constituant un pôle dans le gradient hydrique. CEv correspond au pôle humide de ce gradient, alors que T, aussi partie du pôle humide, fait probablement entrer en jeu un autre gradient relatif à la disponibilité des éléments minéraux de l'eau de surface ou de la tourbe. V se situe vers le pôle « sec », mais où l'ombre, ou la fermeture du milieu joue un rôle important, comme aux sources de la Besbre ou sur le haut-marais nord de Leydy. En fait, l'humidité, la charge en nutriment et l'ombre font intervenir des processus complexes, en chaîne, présenté dans la Partie 1 (Article I, II et III). Le sujet sera développé dans la Partie 3.

Dans les bas-marais et les prairies tourbeuses, une des synusies herbacées, J, CAREX, MV est souvent la synusie unificatrice (Gillet, 2000) de la phytocénose. Elles seront donc traitées dans la partie correspondante.

MOUSSES ET HÉPATIQUES

Les synusies de bryophytes sont nombreuses et leur importance en terme fonctionnel diverse. L'étude phytocénotique réalisée en montagne Bourbonnaise permet de préciser l'écologie de certains taxons, bien que la répartition sur les complexes n'ait pas été étudiée sur une base spécifique.

- Les coussins de *Dicranum scoparium* (DICRA SCOP)

Dicranum scoparium est une espèce à large amplitude écologique. Dierssen (2001) indique, pour ses occurrences phytosociologiques, un ensemble de syntaxons dont les Vaccinio-Piceetea, auxquels se rattachent les milieux boisés des complexes étudiés. Par contre, la présence des coussins de *D. scoparium* dans le gazon à trichophore, rattaché aux Oxyccoco-Sphagnetea et dans la moliniaie, difficile à rattacher du point de vue phytosociologique, n'est pas mentionnée par cet auteur. Les milieux concernés sont tous caractérisés par la présence de substrats nus riches en matière organique : litière forestière, litière de feuilles de molinie, tourbe. La présence originale de *Dicranum scoparium* dans le haut-marais a-t-elle un rapport avec l'absence de *Dicranum bergeri*, espèce des Oxycocco-Sphagnetea (Dierssen, 2001), et fréquent dans les hauts-marais de l'ouest du Massif central (Goubet *et al.*, 2004), des Vosges (Bick, 1985 ; Frahm, 2002) et du Jura (Fréléchoux, 1997) ? Le premier profite-t-il de la niche laissée par le second dans un processus de vicariance ? *Dicranum bergeri* est rare dans les complexes étudiés, il y forme de petits coussins sur des buttes à sphaignes (Verrerie, Leydy).

Le rôle fonctionnel des coussins de *D. scoparium* semble faible. Au plus, il est probable qu'ils limitent la colonisation du milieu par d'autres bryophytes ou plantes vasculaires.

- Les tapis d'*Hypnum jutlandicum* (HYP JUT)

Les tapis d'*Hypnum jutlandicum* se rencontrent dans les phytocénoses ouvertes mais transgressent parfois les lisières forestières. L'espèce se rencontre dans la pessière et forme alors un groupement avec *Pleurozium schreberi* et *Hylocomium splendens*. Les tapis à *Hypnum jutlandicum* sont particulièrement répandus dans les callunaies à pleurocarpes ou à *Sphagnum capillifolium* et le gazon à trichophore et dans la pessière.

Le rôle fonctionnel des tapis d'*Hypnum jutlandicum* ne s'inscrit pas dans une logique turfigène. Ils se situent le plus souvent sur les sommets de buttes ou dans les dépressions ou replats secs. Les buttes résultant de l'activité de sphaignes, il est probable que les tapis se forment après l'arrêt de cette activité. Les tapis d'*Hypnum jutlandicum* ne sont pourtant pas des indicateurs exclusifs de l'assèchement du haut-marais puisqu'ils se rencontrent aussi bien dans la callunaie à pleurocarpes et le gazon à trichophore, interprétés comme des états érosifs-corrosifs du haut-marais, et la callunaie à *Sphagnum capillifolium*, pouvant être considérée comme un état turfigène ou d'équilibre du haut-marais (Partie III).

- Les tapis à *Pleurozium schreberi* (PLEURO SCHR)

L'interprétation de la répartition des tapis à *Pleurozium schreberi* doit tenir compte de la possibilité pour l'espèce de former des tapis mixtes avec *Hypnum jutlandicum* et *Hylocomium splendens* (HYP MIXT). Ces tapis mixtes sont bien représentés dans les Callunaies et dans la Pessière. Par contre, les tapis à *Pleurozium schreberi* se rencontrent surtout dans gazon à trichophore. *Pleurozium schreberi* formerait donc des tapis monospécifiques là où *Hypnum jutlandicum* et *Hylocomium splendens* seraient exclus pour des raisons non élucidées, peut-être liées à l'humidité, à l'érosion (piétinement inclus), ou à la lumière directe.

Le rôle fonctionnel des tapis à *P. schreberi* est sans doute de même nature que ceux à *Hypnum jutlandicum*.

- Les tapis d'*Hylocomium splendens* (HYLO SPLEND)

Hylocomium splendens est présent dans la plupart des phytocénoses forestières étudiées, soit sous forme de mélange avec *Hypnum jutlandicum* et *Pleurozium schreberi*, soit sous forme de tapis pures.

Sa présence dans la Moliniaie de la Verrerie est en accord avec Dierssen (2001) qui signale l'espèce comme commune dans un « Molinion acide » difficile à classer dans la synsytématique sigmatiste.

Comme pour les unités précédentes, il semble que le rôle fonctionnel de ces tapis soit celui d'un couvre sol, avec ce que cela implique en terme de circulation des nutriments (Økland *et al.*, 1999). Ces tapis à *H. splendens* joueraient en milieu boisé, un rôle similaire à celui des tapis à *H. jutlandicum* et ceux à *P. schreberi* dans les zones les plus ouvertes.

- Les basses buttes à *Leucobryum glaucum* (LEUCO)

Les basses buttes à *Leucobryum glaucum* sont rares dans les zones ouvertes de haut-marais, mais fréquentes dans la sapinière sur substrat minéral alentour. Dans d'autres contextes locaux, en particulier dans l'ouest de l'Auvergne, ces buttes sont abondantes sur les hauts-marais, phénomène connu ailleurs en Europe (Dierssen, 2001) ; là encore, la montagne Bourbonnaise fait exception.

- Tapis et buttes à *Polytrichum commune* (POL COM)

Par leur importance en terme de recouvrement sur certains édifices et leur répartition en particulier dans la moliniaie et les callunaies, les tapis et buttes à *P. commune* jouent un rôle fonctionnel non négligeable. Par contre, des données bibliographiques concernant ce problème n'ont pas été trouvées.

- Tapis à *Sphagnum flexuosum* (SPHA FLEX)

Sphagnum flexuosum paraît relativement rare sur les complexes mais la polymorphie de *S. fallax* rendant difficile la distinction entre les deux espèces sur le terrain, il se peut que *S.*

flexuosum soit sous-représenté. En montagne Bourbonnaise, l'amplitude écologique de *S. flexuosum* est largement couverte par celle de *S. fallax*.

- Les tapis à *Sphagnum palustre* (SPHA PAL et SPHA PAL/FAL)

S. palustre est une sphaigne de large amplitude écologique, mais en général exclue des zones ombrotrophiques (Daniels & Eddy, 1985 ; Dierssen, 2001). En montagne Bourbonnaise, les tapis à *S. palustre* montrent une telle diversité de situation, avec l'exclusion des zones de haut-marais non boisées.

- Les tapis à *Sphagnum fallax* (SPHA FAL)

S. fallax ne semble pas contribuer fortement à la production de tourbe, en tout cas beaucoup moins que les espèces de buttes ou que *S. magellanicum* et même *S. papillosum* (Article II).

Néanmoins, le rôle fonctionnel des tapis de *S. fallax* est sans doute important mais peut prendre plusieurs formes qu'il n'est pas simple de déterminer. En considérant les deux extrêmes, les tapis peuvent agir comme une couverture stable, issu du remplacement des communautés de haut-marais (Lütke Twenhöven, 1992 ; Hindryckx, 2000), semblant stable et bloquant donc la dynamique, ou s'inscrire dans une logique de transition, à partir de zones périphériques aux haut-marais, en général minérotrophes, en permettant la modification du milieu au profit d'autres sphaignes plus turfigènes, notamment *S. magellanicum* (Observés à la Verrerie, au gué de la Chaux au sud des monts de la Madeleine, dans l'ouest du Massif central, etc...).

En montagne Bourbonnaise, les tapis à *S. fallax* se développent essentiellement dans la moliniaie et la jonchaie, dans certaines cariçaies ; donc dans des contextes à minérotrophie marquée, soit sur tourbe de puissance limitée, soit sur une tourbe épaisse d'ancien haut-marais. Dans la moliniaie et la jonchaie, les tapis alternent avec des tapis ou des buttes à *Polytrichum commune*. Il est donc probable que sur les complexes étudiés, les tapis à *S. fallax* sont de nature stable, découlant de la disparition des communautés turfigènes dans le cas de la moliniaie, peut être en trouvant une écologie de perturbations qui lui convient dans la jonchaie.

- Les tapis mixtes à *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi et Hylocomium splendens*, les tapis à *Rhytidiadelphus loreus* (RHYTI LOR), à *Ptilium crista-castrensis* (PTILI CRIS), à *Sphagnum girgensohnii* (SPHA GIRGEN), à *S. squarrosum* (SPHA SQUA) ne nécessitent pas de commentaires particuliers.

- Buttes à *Sphagnum quinquefarium* (SPHA QUINQ)

Sphagnum quinquefarium forme de hautes buttes monospécifiques très compactes. Elles n'ont été observées qu'à la Verrerie, en zone de haut-marais, tout comme l'espèce, déjà signalée par Courtejaire et Deschâtre (1965). La présence de cette sphaigne sur un haut-marais ouvert est originale par rapport à son écologie habituelle en montagne Bourbonnaise : les rochers humides de zones forestières ou de landes. Il est possible qu'à la Verrerie, haut-marais en phase d'érosion-corrosion, l'espèce retrouve les conditions de landes humides qui lui sont connues favorables ailleurs (Dierssen, 2001). Elle peut ainsi être comparée à *S. compactum*, lui aussi présent à la Verrerie et montrant la même affinité pour les landes humides un peu tourbeuses.

- Buttes à *Sphagnum fuscum* (SPHA FUSC)

Sphagnum fuscum est très rare sur les sites étudiés ; il n'est présent que sur deux ou trois buttes sur chacun des complexes des sources de la Besbre et de Leydy.

Le rôle de cette sphaigne dans le fonctionnement des haut-marais en Europe est fondamental (Article II et III) ; mais les données précises concernant la France sont rares, notamment pour ce qui concerne la contribution de l'espèce en tant que producteur de tourbe.

- Buttes basses à *Sphagnum rubellum* (SPHA RUB)

Sphagnum rubellum est une sphaigne commune en montagne Bourbonnaise, mais elle ne forme des buttes que dans les monts de la Madeleine, aux Narces, à la Verrerie, où elles abondent, à quelques endroits de Font-Blanche et du Mépart et aux sources de la Besbre dans les Bois-Noirs.

Ces buttes forment des assemblages assez réguliers sur les coussins de *S. papillosum* dans le gazons à trichophore ou la callunaie à pleurocarpes. Ils se rencontrent aussi, sans logique apparente, dans les autres phytocénoses.

S. rubellum est une contributrice de tourbe (Article II), comme *S. capillifolium*, espèce proche dont il est parfois difficile de la séparer, en particulier dans les profils de tourbe. Son rôle fonctionnel en montagne Bourbonnaise est difficile à établir. Elle est répandue surtout dans les faciès d'érosion-corrosion du haut-marais ou dans des zones déprimées, résultant peut-être de perturbations d'origine anthropique (ancien drain, passage) ; elle ne représente pas une surface considérable. Elle reste néanmoins un élément favorable au maintien d'une activité turfigène localisée, compensant en partie les phénomènes de dégradation.

- Le complexe des tapis à *Sphagnum magellanicum* (SPHA MAG)

Sphagnum magellanicum est une sphaigne turfigène, constituant de grandes épaisseurs de tourbe dans de nombreux profils en Europe (Partie 2). En montagne Bourbonnaise, elle est souvent présente mais ne forme des tapis que localement, en particulier dans les complexes des Bois-Noirs.

Aux sources de la Besbre, les tapis coexistent avec ceux de *S. rubellum* dans une moliniaie en périphérie de l'édifice, sur une tourbe approchant la puissance du mètre. Dans l'annexe sud du complexe de Leydy, les tapis sont dans un complexe similaire, dans une cariçaie adjacente à une moliniaie, sur tourbe un peu moins épaisse. Par contre, sur le bombement principal de Leydy, les tapis s'immiscent dans un gazon à trichophore et une callunaie à *S. capillifolium*, et sur l'annexe nord, sous une pinière, à des tapis à Andromède, dans les deux cas sur tourbe épaisse d'au moins 4 m.

D'après ces données, les tapis à *S. magellanicum* semblent se développer autant en zones minérotrophiques qu'ombrotrophiques.

D'après les photographies aériennes, la zone à *S. magellanicum* du grand bombement de Leydy semble dérivée d'une callunaie à *S. capillifolium* ; cet aspect dynamique sera développé dans la partie 3.

- Tapis de *Sphagnum russowii* (SPHA RUS)

Cette sphaigne forme parfois des tapis plus ou moins denses dans les marges boisées des haut-marais ; elle se rencontre aussi en mélange avec diverses autres sphaignes dans les mêmes contextes. Sont rôle fonctionnel est relativement modeste, elle n'est pas considérée comme un producteur de tourbe important (Article II).

- Tapis de *Sphagnum angustifolium* (SPHA ANG)

Sphagnum angustifolium se rencontre préférentiellement dans des contextes minérotrophes : moliniaie, jonchaie et cariçaie ; et associée à d'autres sphaignes pour former

des groupements synusiaux diversifiés dans les marges de hauts-marais comme aux sources de la Besbre.

En Amérique du Nord, Janssens et Glaser (1986) citent l'espèce comme importante pour la formation de tourbe, mais elle semble absente des profils stratigraphiques effectués en Europe (Article II). En général, elle ne semble pas participer à la formation des buttes des hauts-marais européens, mais forme de larges tapis dans des contextes de bas-marais, parfois tremblants, où il est possible qu'elle joue un rôle turfigène important.

En montagne Bourbonnaise, *S. angustifolium* joue un rôle modeste, contrastant avec celui joué dans l'ouest du Massif central où elle est largement répandue et parfois dominante. Faut-il y voir une préférence pour les zones enrichies en bases ?

- Buttes à *Sphagnum capillifolium* (SPHA CAP)

Sphagnum capillifolium, typiquement sous la forme de hautes buttes ou de larges replats exhaussés de leur environnement immédiat, peut-être considérée comme la sphaigne dominante des hauts-marais de la montagne Bourbonnaise, en particulier des complexes de Font-Blanche, du Mépart, de Leydy et des sources de la Besbre. Dans une moindre mesure elle se rencontre dans certaines zones des Narces et est très localisée à la Verrerie, deux complexes montrant des indices forts d'érosion-corrosion.

S. capillifolium participe activement à l'édification de tourbe (Article II). Sur le terrain, elle forme rapidement des buttes qui submergent des branches tombées à terre ou la base de tronc de pin ou de bouleau. Ces tapis supportent bien l'ombre de la pessière et la sapinière mais ne se rencontrent jamais dans des contextes de moliniaie, jonchaie ou cariçaie. Elle parait donc extrêmement compétitive en situation ombrotrophique.

Mais faut-il toujours pour autant la considérer comme un indicateur de turfigenèse ombrotrophique ? Ou suivant le contexte, peut-elle déjà indiquer un arrêt de la turfigenèse comme l'indique Julve (1996) ; la considérer comme ayant succédé aux communautés turfigènes à l'origine des hauts-marais de la montagne Bourbonnaise ? Il est possible que le rôle fonctionnel des buttes à *S. capillifolium* dépende de la phytocénose dans laquelle elles sont présentes, et notamment de la nature des végétations des dépressions entre les buttes. La question est cruciale dans l'optique d'un diagnostic des hauts-marais et sera développée dans la partie 3.

Les buttes à *S. capillifolium* se rattachent au **Polytricho stricti-Sphagnetum capillifolii** Julve, 92 prov.

- Coussins à *Sphagnum molle* (SPHA MOL)

Les petits coussins bas à *Sphagnum molle*, signalés à la Verrerie par Courtejaire et Deschâtre (1965), a été rencontré sur le profil V2. Étant donné la rareté de cette sphaigne sur le territoire national (Gauthier et Pujos, 1990 ; Muller et Wolff, 1990), l'intérêt patrimonial de la station de la Verrerie devrait être pris en compte dans les mesures de gestion du site.

- Coussins à *Sphagnum subnitens* (SPHA SUB)

Sphagnum subnitens est une sphaigne rare en montagne Bourbonnaise. Les coussins qu'elle forme appartiennent à la phytocénose du gazon à trichophore. Elle n'est pas reportée comme une sphaigne turfigène (Article II) et son rôle fonctionnel est probablement mineur, au mieux elle intervient dans les logiques de colonisation des zones de tourbe érodée-corrodée, en compétition avec *S. compactum*, *S. tenellum*, *S. papillosum* et *S. rubellum*. Les coussins à *S. molle* s'intégreraient dans le **Sphagnion cuspidati** Chipon, Deny, Estrade Nardin et Vadam 1988 tel que conçu par Julve (1996).

- Coussins bas à *Sphagnum compactum* (SPHA COMP)

Bien qu'en Europe son amplitude écologique soit relativement large dans les milieux ouverts, en montagne Bourbonnaise *Sphagnum compactum* peut être considéré comme un indicateur des systèmes d'érosion-corrosion des hauts-marais. Les petits coussins bas qu'il forme participe à une phytocénose centrée sur le gazon à trichophore. Ils se rencontrent éloignés des zones de dépressions humides où se développent *S. tenellum*, *S. papillosum* et *S. rubellum*, sur la tourbe nue et dégagée. Comme précédemment, les coussins s'intégreraient au **Sphagnion cuspidati** Chipon, Deny, Estrade Nardin et Vadam 1988 tel que conçu par Julve (1996).

- Tapis à *Sphagnum papillosum* (SPHA PAP)

Les tapis à *Sphagnum papillosum* apparaissent, en montagne Bourbonnaise, liés aux systèmes d'érosion du haut-marais. Typiquement, ils se rencontrent en situation de bord de cuvette humide ou de chenal d'érosion, surtout aux Narces où ces structures sont bien exprimées. Topographiquement, ces tapis s'intercalent entre les tapis à *S. tenellum* et les buttes basses à *S. rubellum*.

Dans ces contextes, le rôle fonctionnel de *S. papillosum* est celui d'un stabilisateur des processus d'érosion-corrosion, avec un effet fort en particulier sur l'érosion (comprise comme un processus physique, ou mécanique, alors que la corrosion, correspondant à la minéralisation de la matière organique est un processus biochimique). Ce thème sera développé dans la partie III.

Peut-on attribuer un rôle turfigène à *S. papillosum* ? D'après Daniels et Eddy (1985) cette sphaigne serait un des principaux producteurs de tourbe, mais dans les profils de tourbes d'Europe, elle ne semble pas constituer d'épaisses couches (Article II), sauf dans la partie supérieure de certains profils des Iles Britanniques (Mauquoy & Barber, 1999).

Comme précédemment, les coussins s'intégreraient au **Sphagnion cuspidati** Chipon, Deny, Estrade Nardin et Vadam 1988 tel que conçu par Julve (1996).

- Tapis à *Sphagnum cuspidatum* (SPHA CUSP)

Sphagnum cuspidatum n'a été rencontré que dans la partie ombrotrophique des deux complexes montrant des zones d'érosion-corrosion des Narces et de la Verrerie. Ces tapis se développent dans les dépressions les plus humides, parfois dans l'eau.

Dans les hauts-marais, cette sphaigne n'est pas turfigène, au mieux, elle laisse dans les profils quelques passées signalant une cuvette ancienne (Article II). Son rôle fonctionnel n'est néanmoins peut être pas négligeable dans le sens ou sa croissance assez rapide permet de fermer les cuvettes d'eau libre et de construire ainsi un substrat ferme pour le développement d'autres sphaignes comme *S. papillosum* et *S. rubellum*, un contributeur de tourbe certain (Article II).

Les tapis à *Sphagnum cuspidatum* peuvent être rattaché au **Sphagnetum cuspidati** Fréléchoux, 1997.

- Tapis à *Sphagnum tenellum* (SPHA TEN)

Sphagnum tenellum est une sphaigne très contrainte du point de vue écologique (Økland, 1990 ; Gignac *et al.*, 1991 ; Gignac & Vitt, 1990 ; Zechmeister, 1995). Elle se rencontre surtout sur tourbe nue, dans les dépressions humides des zones ombrotrophiques, parfois sur accompagnée de *S. compactum* sur les zones de tourbes brûlées (Daniels et Eddy, 1985). En montagne Bourbonnaise elle participe surtout à la phytocénose du gazon à trichophore, transgressant un peu dans les phytocénoses adjacentes des deux callunaies. A ce titre, elle forme un complexe de synusies bryophytiques avec *S. papillosum, S. cuspidatum*, *S. rubellum*, *S. compactum* et les communautés de microhépatiques à *Calypogeia sphagnicola*

typiques des hauts-marais en érosion-corrosion des Narces et de la Verrerie. Les tapis s'intègrent au **Sphagnion cuspidati**.

Les communautés de microhépatiques à *Odontoschisma sphagni* et *Cephalozia connivens* (ODONT SPHA), celles à *Calypogeia sphagnicola* (CALY SPHA) et celles à *Calypogeia fissa* (CALY FIS) sont caractéristiques des phytocénoses de haut-marais et en particulier du gazon à trichophore. Étant donné leur rareté et faible biomasse, il est probable que leur rôle fonctionnel soit nul. Ces communautés semblent s'exprimer dans les zones d'érosion-corrosion des hauts-marais, sur la tourbe nue, à l'abri de la concurrence des autres bryophytes, profitant peut-être de la mise à disposition d'éléments minéraux lors de la minéralisation de la tourbe. Ailleurs, les espèces constituant les communautés se rencontrent au hasard des collectes au sein des tapis de sphaignes.

- Tapis à *Aulacomnium palustre* (AULACO PAL)

L'espèce est commune des zones minérotrophiques, bas-marais ou en périphérie de haut-marais. Elle forme de grand tapis ou des replats. La bibliographie concernant son rôle fonctionnel est éparse. Aucun élément d'interprétation ne peut être déduit de l'étude.

- Tapis à *Brachythecium rutabulum* (BRACHY RUT)

Cette pleurocarpe est typique de la moliniaie dans laquelle elle forme le plus souvent des petits entrelacs monospécifiques récurrents. Il ne s'agit pas de *B. mildeanum*, signalé comme commun dans ce type d'habitat (Dierssen, 2001).

- Coussins à *Polytrichum strictum* (POLY STRICT)

Polytrichum strictum est commun sur la plupart des profils, pourvu que les couverts arbustifs et arborescents soient nuls. Les zones où il s'étend de façon considérable en excluant les autres bryophytes sont rares, cantonnées dans les hauts-marais en érosion-corrosion. Le rôle fonctionnel de *P. strictum* semble important au regard de travaux réalisés dans des hauts-marais exploités (Grosverniers et al., 1995 ; Matthey, 1996). Il favoriserait en particulier l'installation de sphaignes sur la tourbe nue en créant une humidité édaphique favorable (Matthey, 1996). En montagne Bourbonnaise, la faible présence des tapis de *P. strictum*, comparée à celle des tapis de *P. commune*, limite l'importance fonctionnelle de ces structures.

Fréléchoux (1997) indique un groupement à *Polytrichum strictum* mal caractérisé du point de vue dynamique et rattaché au **Dicrano affinis - Sphagnion capillifolii** Gillet prov. in Julve 1992, qui pour Julve (1996) correspond au stade terminaux des buttes tourbeuses, peu ou pas turfigènes, parfois sur des zones de tourbe plus ou moins érodées.

- Coussins à *Campylopus introflexus* (CAMPYLO)

Les coussins à *C. introflexus* sont des structures récurrentes au sein des hauts-marais dégradés du nord Massif central occidental (Obs. pers.). Ils se rencontrent dans les zones d'érosion-corrosion, apparaissant sèches, où seule la callune semble perdurer, souvent à l'endroit de coupes d'arbres ou d'arbustes récentes (Font-Blanche, Mépart, Ayguebonne à Vollore-Montagne). L'importance limitée des tapis de *C. introflexus* modère *a priori* l'importance fonctionnelle de ce taxon, mais le fait qu'il s'agissent d'une xénophyte sud-américaine, s'étendant en Europe au cours du 20^{ième} siècle, rend nécessaire un suivi particulier. Dans l'état actuelle des connaissances, la possibilité pour *C. introflexus* de bloquer la dynamique des plantes vasculaires n'a pas été démontrée (Equihua & Usher ;

1993), mais aucune étude n'a abordée les relations entre le campylopus et les autres bryophytes.

Du point de vue phytosociologique, les coussins à *Campylopus introflexus* sont à intégrer au **Dicranellion cerviculatae** von Hübschmann 1957 (Julve, 1996, Bardat et Hauguel, 2002), suivant Julve (1996) il s'agit de végétations muscinales pionnières des zones érodées de tourbe pure, plus ou moins minéralisée en surface. Il faut ajouter pour le groupement à *Campylopus introflexus* un rôle du couvert arborescent ou arbustif dans la transformation de la tourbe de surface pour qu'elle favorise l'arrivée des tapis.

Les tapis à *Lophocolea* spp. (LOPHOCOL), les communautés à *Calypogeia neesiana* et *Lophozia ventricosa* (CALY NEES), celles à *Calypogeia mulleriana* et *Dicranum scoparium* (CALY MUL), à *Dicranodontium denudatum* (DICRA DENUD) et les tapis à *Pellia epiphylla* et *Hookeria lucens* (PELLIA), ceux à *Mnium hornum* (MNIUM), ne présentent pas de rôle fonctionnel important.

Quelques commentaires complémentaires sur *Sphagnum fimbriatum*, *Cephalozia loitlesbergeri* paraissent nécessaires.

Sphagnum fimbriatum est relativement rare en montagne Bourbonnaise et dans l'axe du Forez en général (Thébaud & Goubet, 2003). Cette sphaigne est reportée comme une espèce planitaire (Daniels et Eddy, 1985), par exemple ne s'élevant pas au delà de 1000 m en Suisse (Feldmeyer-Christe *et al.*, 2001). Des données récentes indiquent que *S. fimbriatum* s'étend en limite de son aire de répartition au moins (Szurdoki & Ódor, 2004) et colonise de nouvelles localités. Dans le cadre d'un suivi, les données reportées pour les complexes étudiés ont été menées pour tendre vers l'exhaustivité. Les stations, sur les complexes étudiés, qui seraient découvertes à l'avenir peuvent être considérées comme nouvelles.

Cephalozia loitlesbergeri est une hépatique rare, au moins dans le Massif central (Schumacker & Sapaly, 1997 ; Thébeaud & Goubet, 2004). Son écologie en montagne Bourbonnaise est restreinte aux systèmes d'érosion des Narces et de la Verrerie, sur de la tourbe nue des replats ou plus souvent sur les flancs de buttes ou de replats érodés.

LES PHYTOCÉNOSES

Les zones à *Campylopus introflexus* et callune

Cette phytocénose, reportée sur un seul profil mais vue sur d'autres complexes, joue certainement un rôle fonctionnel important dans la dynamique des zones de tourbe asséchée sous d'anciens boisements primaires ou secondaires (au sens des perturbations de l'article III). Du point de vue floristique, la phytocénose serait à rapprocher d'un groupement de lande sur lithosol ou un mor, et du point de vue écologique, l'histosol tourbeux du haut-marais jouant probablement le même rôle que ces deux type de sol. Ceci permet de rattacher le groupement, dans la classification proposée par Julve (1998), à la classe des landes des **Calluno vulgaris - Vaccinietea myrtilli** (Braun-Blanquet, Sissingh & Vlieger 1939) de Foucault 1990.

Les zones à *Eriophorum angustifolium*

Cette phytocénose est bien caractérisée sur le terrain et joue un rôle fonctionnel important dans la stabilisation de la tourbe dans les chenaux d'érosion des hauts-marais. Du point de vue floristique, la phytocénose est si pauvre qu'elle devient inclassable, par contre, du point de vue écologique, elle peut être rattachée au **Drosero anglicae -**

Rhynchosporetalia albae Tüxen 1980, définie par Julve (1998) comme les "parvocariçaies pionnières sur substrats minéraux oligotrophiles ou tourbes minéralisées (gouilles de cicatrisation)".

Les zones à *Polytrichum commune* et *Sphagnum fallax*

Seulement rencontrée sur deux profils, ce groupement est difficile à caractériser à comparer. Il s'agit du point de vue écologique à des zones de transition spatiale entre le substrat minéral et le haut-marais.

La callunaie à pleurocarpes

Cette phytocénose se rapproche des zones à *Campylopus introflexus* et callune évoquées plus haut. Elle se développe dans les hauts-marais en phase corrosive-érosive où elle consitute un pôle sec et oligotrophe qui convient bien à la callune et au pleurocarpes comme *Hypnum jutlandicum* et *Pleurozium schreberi*, en mosaïque avec le gazon à trichophore, les synusies communes au deux phytocénoses comme les coussins à *Sphagnum rubellum*, ou celle exclusives à cette dernière comme les coussins à *S. tenellum*, à *S. compactum* ou *S. papilosum* y introgressent.

Cette phytocénose, étendue en France (Massif central, Jura) est difficile à classer. Du point de vue floristique elle est trop pauvre pour être comparée; du point de vue écologique, elle se rattacherait comme la précédente plus aux landes minérales des **Calluno vulgaris - Vaccinietea myrtilli** non turfigènes qu'aux **Oxycocco-Sphagnetea**, à réserver aux tourbières fonctionnelles.

Le gazon à trichophore

La composition floristique de cette phytocénose la rapproche de deux associations floristiques: le **Trichophoro cespitosi subsp. cespitosi - Eriophoretum vaginati** (Zlatnik 1928) et le **Drosero intermediae - Rhynchosporetum albae** (Allorge & Denis 1923) Allorge 1926. La seconde dans une version appauvrie, à tendance continentale où seules *Rhynchospora alba* et *Drosera rotundifolia* sont présentes pour les plantes vasculaires, et *Sphagnum cuspidatum* pour les bryophytes. Du point de vue écologique, la phytocénose s'inscrit dans un complexe de gradients d'humidité et minéral au sens large (cations et macronutriments biogènes). Elle correspond à l'exploitation par un ensemble de synusies herbacées et bryophytiques de la tourbe érodée, ou brulée, dans les complexes montrant des phénomènes évidents de corrosion-érosion. Les synusies bryophytiques qui s'y trouvent appartiennent toutes au **Sphagnion cuspidati** Chipon, Deny, Estrade Nardin et Vadam 1988 tel que conçu par Julve (1996).

De nombreux éléments indiquent que gazon à trichophore ne constitue pas une phytocénose turfigène (proportions de tourbe nue, végétaux non constitutifs de la tourbe voir Articles II et III), mais est indicateur au contraire d'une altération forte du haut-marais. Sa relation dynamique avec d'autre phytocénoses caractéristiques de l'altération du haut-marais s'explique par l'autécologie des taxons qui s'y intègrent et sa situation dans les édifices : pas de charge en macronutriments biogènes (N et P) forte (défavorable à la moliniaie), tourbe épaisse, limitant l'apport en minéraux du socle (défavorable aux jonchaies) et humidité trop constante pour permettre à la callunaie à pleurocarpe de s'installer. Il semble aussi que l'humidité du substrat limite la pénétration des ligneux arbustifs et arborescent supportant une oligotrophie forte.

La callunaie à *Sphagnum capillifolium*

Cette phytocénose est bien caractérisée sur le terrain par des buttes à *S. capillifolium*, la callune, préférant les buttes et la linaigrette engainante, préférant les dépressions entre les buttes. Parfois, des zones plus basses à microtopographie moins marquées, riches en andromède et en tapis de *S. rubellum* ou *S. magellanicum* en diversifier la monotonie (ces zones ont été considérées à part dans le tableau et les analyses précedentes mais elles s'intégrent bien synusialement et spatialement à la callunaie à *S. capillifolium*). Il ne semble pas que cette phytocénose participe à un complexe de gradient faisant intervenir le gazon à trichophore.

Elle supporte bien le couvert du pin sylvestre et reste localement turfigène dans la pessière de bordure.

Du point de vue phytosociologique, elle se rattache au **Vaccinio oxycocci-Callunetum vulgaris** Schubert 1960, une lande tourbeuse sur tourbe acide ombrotrophique (Julve, 1998), alors que la principale synusie bryophytique est le **Polytricho stricti-Sphagnetum capillifolii** Julve, 92 prov., rattachée au **Dicrano bergeri–Sphagnion capillifolii** Gillet prov. in Julve 1992, qualifiée de stades terminaux des buttes tourbeuses, peu ou pas turfigènes, parfois sur des zones de tourbe plus ou moins érodées.

Cette vision phytosociologique et écologique pose un problème pour l'interprétation fonctionnelle, et au delà pour la gestion des écosystème. En effet, *Sphagnum capillifolium* est une sphaigne contributrice de la tourbe (Article II), elle montre aussi une vitalité étonnante dans les tourbières de la montagne Bourbonnaise, elle représente des surfaces non négligeables au sein des complexes de Font-Blanche, du Mépart, de Leydy et des sources de la Besbre. Il est possible que cette phytocénose se comporte différemment suivant les synusies bryophytiques qui en font partie : lorsque les dépressions entre les buttes à *S. capillifolium* sont occupées par *S. magellanicum* ou *S. rubellum*, elle est turfigène, lorsque c'est de la tourbe nue ou de la linaigrette engainante, elle ne l'est pas. Cette hypothèse mérite d'être testée.

La moliniaie

La moliniaie est une phytocénose centrée sur une synusie herbacée riche en *Molinia caerulea*. Il s'agit d'une moliniaie "acide", peut-être à rapprocher du **Juncion acutiflori** Braun-Blanquet 1947. Suivant la classification proposée par Julve (1998), le groupement s'apparenterait à la sous-alliance du **Polygono bistortae - Juncenion acutiflori** de Foucault & Géhu 1980 en s'approchant du **Polygono bistortae - Molinietum caeruleae** Billy 2000 prov. La molinaie de La montagne Bourbonnaise, floristiquement pauvre, mais bien caractérisée par la présence de *Calluna vulgaris*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium myrtillus* et *Deschampsia flexuosa* constitue un groupement à part, à oligotrophie et ombrotrophie marquée. En outre elle a été obervée dans d'autres zones géographiques (Massif central, Jura, Hautes-Fagnes).

Du point de vue fonctionnel, cette molinaie joue un rôle important, elle est probablement issue de perturbations du haut-marais ou de ses annexes°: drainage, pâturage et augmentation de la charge minérale (Article III). Sa régression au profit de zones plus turfigènes ou de prairies plus diversifiées peut être un objectif de gestion prioritaire.

La jonchaie

La jonchaie est une phytocénose périphérique au haut-marais, située le plus souvent sur tourbe peu épaisse, dans les zones de pâturage ou de fauche. La jonchaie de La montagne

Bourbonnaise, dénuées des atlantiques du **Caro verticillati - Juncenion acutiflori** de Foucault & Géhu 1980 et du **Junco conglomerati - Molinienion caeruleae subsp. caeruleae** (Westhoff in Westhoff & den Held 1969) de Foucault & Géhu 1980 s'intègre à la sous-alliance du **Polygono bistortae - Juncenion acutiflori** de Foucault & Géhu 1980. En l'absence des alticoles de l'**Epikero pyrenaei - Juncetum acutiflori** (Luquet 1926) Julve 1983 et de l' **Epikero pyrenaei - Scorzoneretum humilis** Julve 1983 ex de Foucault 1986, il s'approche plus particulièrement du **Juncetum acutiflori** Braun-Blanquet 1915.

La montagne Bourbonnaise, est peu élevée par rapport au Forez où se rencontrent l'**Epikero pyrenaei - Juncetum acutiflori** et l' **Epikero pyrenaei - Scorzoneretum humilis (**Billy, 2000), et sous une influence atlantique limitée ne permettant pas la présence des atlantiques des autres sous-alliances du **Juncion acutiflori** courantes dans l'ouest du Massif central. Cette limite dans les deux facteurs chorologiques rend difficile l'attribution de la jonchaie bourbonnaise à une jonchaie précise.

Du point de vue du fonctionnement du haut-marais, la jonchaie reste marginale.

La cariçaie

La cariçaie (à *Carex rostrata*) de La montagne Bourbonnaise s'intègre dans le **Caricion chordorrhizo - lasiocarpae** (Vanden Berghen in Lebrun, Noirfalise, Heinemann & Vanden Berghen 1949) Julve 1993, et probablement à l'association de l'**Epilobio palustri - Caricetum rostratae** Berset 1969, avec toutes les réserves dues à la pauvreté floristique des relevés.

Du point de vue fonctionnel, le rôle de la cariçaie reste énigmatique : elle ne constitue pas une phytocénose ombrotrophique, elle ne semble pas très productive, la composition de la tourbe dans les bas-marais reste difficilement accessible du fait de la dégradation rapide des tissus végétaux. Par contre, elle est le siège, à certains endroits, de la croissance de large replats à *Sphagnum magellanicum* et *S. rubellum*, qui eux sont turfigènes.

La sapinière, la sapinière à bouleau, la sapinière à bouleau et pin sylvestre

Pour des raisons statistiques liées à la faible surface de ces phytocénoses sur les transects, les éléments relatifs à la différenciation de chacune d'entre elles sont manquants, en particuliers ceux concernant le couvert herbacé et bryophytique, la dynamique et les paramètres écologiques, les gradients, entrant en jeux dans la possibilité d'expression de l'une ou de l'autre. Pour la sapinière à bouleau, il n'est ainsi pas simple de différencier entre une phytocénose qui exprime un gradient écologique, l'humidité du substrat favorisant le bouleau, ou au contraire, une succession liée à la colonisation du sapin d'une boulaie liée à l'abandon d'une pratique anthropique, ou un changement mésoclimatique.

Du point de vue phytosociologique, la sapinière sur tourbe de l'est du Massif central a fait l'objet d'une description par Thébaud et Lemée (1995) sous le nom du **Betulo pubescenti-Abietetum albae** Thébaud et Lemée 1995, groupement rattaché au **Vaccinio uliginosi - Piceion abietis** Oberdorfer 1992 em. Rameau 1993.

La pessière

L'épicéa n'étant pas indigène dans le Massif central, la pessière représente une phytocénose de substitution de la sapinière, ce qui est confirmé par la prédominance de l'épicéa en strate d'avenir de la Sapinière là où le premier est planté en masse. La substitution ne semble pas modifier profondément la composition floristique globale. Il est même

possible que les deux essences puissent cohabitées pour former une synusie mixte. Il a déjà été dit que la Pessière semblait en extension sur les hauts-marais.

Du point de vue phytosociologique, cette pessière appartient au **Vaccinio uliginosi - Piceion abietis** Oberdorfer 1992 em. Rameau 1993. Si on se réfère au travaux de phytosociologie synusiale, il s'agit du **Sphagno girgensohnii - Piceocoenetum abietis vacciniocoenetosum vitis-idaeae** Fréléchoux, 1997, bien qu'ici il ne se trouve pas en situation primaire, mais secondaire.

CONCLUSIONS

CONCERNANT LA MÉTHODE

Que l'objectif soit scientifique ou conservatoire, une description des milieux en jeu est un préalable à l'analyse du système et à sa gestion. Autant que possible, cette description doit être la plus complète possible et pouvoir servir de base à un suivi à long terme du système, indépendante du maître d'œuvre, celui qui décrit.

Dans ce cadre, face à une insatisfaction par rapport aux méthodes proposées dans la littérature (phytosociologie sigmatiste, méthode statistique des quadrats), une démarche innovante a été mise en place, avec tout ce que cela suppose d'approximations et d'erreurs.

Le principe des profils décrits sous une forme synusiale est satisfaisant : il force à décrire, et donc à caractériser, des écotones ou des zones de mélange ; il facilite le délimitation des groupements en scindant la végétation en groupe écologique. Par contre, la délimitation de la surface des relevés et l'appréciation de l'homogénéité floristique restent problématiques bien qu'elle soit simplifiée par la prise en compte de la réalité structurale de la végétation (la synusie). La phytosociologie synusiale ne règle pas ce problème même si elle l'atténue.

Un autre problème réside dans la faible représentation statistique de l'étude réalisée, 6 complexes très localisés ne permettant pas d'atteindre un seuil satisfaisant pour une partie des synusies et phytocénoses.

La réalisation des profils phytocénotiques sur une base synusiale est une première étape pour représenter la répartition spatiale. Cette prise en compte de l'aspect spatial des végétations doit être une priorité dans la recherche de techniques de description de la végétation, mais il semble que cela soit difficile et coûteux en temps.

La méthode proposée ici, prenant en compte des éléments fonctionnels à diverses échelles, rend possible la réalisation de cartographies plus riches en renseignements que les cartographies d'espèces ou de végétations. Il n'y a pas de raison de privilégier une échelle en particulier, pour des raisons d'homogénéité, de ne pas représenter d'autres renseignements très utiles mais à d'autres échelles.

CONCERNANT LES COMPLEXES

La synthèse des résultats et des discussions sur les complexes sera réalisée en Partie 3, en préalable à la comparaison de l'état de chacun d'entre eux et du modèle proposé en Partie 1.

Néanmoins, quelques grands axes peuvent être proposés ici, quelques questions ébauchées.

L'analyse des profils phytocénotiques permet de grouper les 6 complexes étudiés en 3 types :

- le type à haut-marais en phase corrosive-érosive comme ceux des Narces et de la Verrerie, caractérisé par un fort recouvrement du trichophore et la rareté de la buttes à *Sphagnum capillifolium* ; les annexes du haut-marais sont surtout des jonchaies et moliniaies ; Il semble que ces complexes soient en lien avec une proximité de l'activité pastorale ;
- le type à haut-marais à buttes à *Sphagnum capillifolium* comme ceux du Mépart et de la Font-Blanche, caractérisé par une homogénéité microtopographique et floristique, dominée par les buttes à *S. capillifolium*, la callune, préférant les buttes et la linaigrette engainante, préférant les dépressions entre les buttes°; Les annexes du haut-marais sont quasi inexistantes, la forêt cerclant le complexe°;

- le type “Bois-Noirs”, caractérisé par de petits hauts-marais au sein de larges complexes de molinaies, cariçaies boisées et de jonchaies peu étendues, en situation forestière°; ces petits hauts-marais sont typiquement représentés par des buttes à *S. capillifolium* (peut-être des buttes à *S. fuscum* récemment disparues), supportant bien un couvert de pins sylvestres.

Du point de vue fonctionnel, le type « Verrerie » ne semble pas turfigène et subit de profonds changements topographiques et phytocénotiques : extension du gazon à trichophore, colonisation des marges par les ligneux arborescents et arbustifs. Le type « Mépart », est difficile en terme d’interprétation fonctionnelle, la turfigenèse ne semble pas active, les hautes buttes à *Sphagnum capillifolium* contrastent avec les entre-buttes « sèches ». Ce type est donc stationnaire, ce qui permet à l’épicéa de s’étendre sur les complexes. Enfin, le type Bois-Noirs, qui semble représenter une certaine turfigenèse, les buttes à *S. capillifolium* et *S. fuscum*, plutôt basses, alternant avec des dépressions à *S. magellanicum*.

Il serait intéressant de comparer ces types aux hauts-marais proche du Haut-Forez et du Livradois pour éventuellement étendre la typologie ou de la conforter.

PARTIE 3
LE FONCTIONNEMENT DES HAUTS-MARAIS DE L'ALLIER

Le fonctionnement des hauts-marais de l'Allier est développé dans l'article IV intitulé « Description, Diagnostic écologique, perspectives d'évolution et stratégies de conservation des hauts-marais de La montagne Bourbonnaise (Allier, France). ».

Au-delà de la synthèse entre la partie 1 et la partie 2 de ce travail, il constitue un résumé de la description des complexes tourbeux présentée dans la partie 2, tant au niveau des végétations qu'au niveau structural. Il est placé avec les autres articles, fin de volume.

BIBLIOGRAPHIE

BARDAT J. & HAUGUEL J.C. (2002)- Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie, Bryologie*, 23(4): 279-343.

BICK H. (1985)- Die Moorvegetation der zentralen Hochvogesen. *Dissertationes Botanicae*, 91 : 1-289.

BILLY F. (2000)- Prairies et pâturages en Basse-Auvergne. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest, NS, Numéro Spécial*, 20 : 3-258.

BOCK B. (2005) ff- *Base de données nomenclaturales de la flore de France*. http://www.tela-botanica.org/Local/tela/documents/fr/BDNF/87/BDNF_13877.zip

CHASSAGNE M. (1938)- Note préliminaire sur les tourbières du Montoncel (Bois-Noirs). *Revue Scientifique du Bourbonnais Centre France*: 53-59.

COURTEJAIRE J. & DESCHATRES R. (1965)- Les sphaignes de la montagne Bourbonnaise. *Revue Scientifique du Bourbonnais Centre France*: 20-25.

CUBIZOLLE H., TOURMAN A., ARGANT J., PORTERET J., OBERLIN C & SERIEYSSOL K. (2003)- Origins of European biodiversity: palaeogeographic signification of peat inception during the Holocene in the granitic. *Landscape Ecology*, 18: 227-238.

DAMMAN A.W.H. (1988)- Spatial and seasonal changes in water chemistry and vegetation in an ombrogenous bog. *in Vegetation Structure in Relation to Carbon and Nutrient Economy*, Verhoeven, J.T.A., G.W. Heil, & M.J.A. Werger (Eds), SPB Academic Publishing, The Hague : 107-119.

DANIELS R.E & EDDY A. (1985)- *Handbook of European Sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon (UK). 262 p.

DE BEAULIEU J.L., PONS A. & REILLE M. (1988)- Histoire de la flore et de la végétation du Massif central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. *Cahiers de Micropaléontologie NS*, 3(4): 5-36.

DIERSSEN K. (2001)- Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca*, 56 : 1-289.

DRAPIER J. (1985)- Les difficultés de régénération naturelle du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Étude écologique. *Revue Forestière Française*, 37: 45-55.

DUBOIS G. & DUBOIS C. (1946)- Quelques tourbières de la Montagne de la Madeleine. *Bulletin de la Société Géologique de France,* 16(5): 643-658

EQUIHUA M. & USHER M.B. (1993)- Impacts of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration. *Journal of Ecology*, 81: 359-365.

FRAHM J.P. (2002)- La bryoflore des Vosges et des régions limitrophes. *Limprichtia*, 19: 11-32.

FRÉLÉCHOUX F., 1997, *Étude du boisement des tourbières hautes de la chaîne jurassienne: typologie et dynamique de la végétation - Approche dendroécologique et dendrodynamique des peuplement arborescents*. Thèse Université de Neuchâtel. 215 p.

GAUTHIER R. & PUJOS J. (1992)- Présence de *Sphagnum molle* Sull. Dans la tourbière de Pédestarrès, Pyrénées Atlantiques, site à conserver. *Cryptogamie Bryologie Lichénologie*, 13(4): 371-375.

GIGNAC D. & VITT D.H. (1990)- Habitat limitations of *Sphagnum* along climatic, chemical and physical gradients in mires of Western Canada. *Bryologist*, 93(1):7-22.

GIGNAC D., VITT D.H. & BALEY S.E. (1991)- Bryophyte response surfaces along an ecological and climatic gradients. *Vegetatio*, 93: 29-45.

GIGNAC D., VITT D.H., ZOLTAI S.C. & BALEY S.E. (1991)- Bryophytes response surfaces along climatic, chemical and physical gradients in peatlands of western Canada. *Nova Hedwigia*, 53:2771.

GILLET F. (2000)- *La phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique (4ième édition)*. Document du laboratoire d'écologie végétale, Université de Neuchâtel Institut. 68 p.
GILLET F., DE FOUCAULT B & JULVE P. (1991)- La phytosociologie synusiale intégrée : Objets et Concepts. *Candollea*, 46: 315-340.
GOBAT J.M., ARAGNO M. & MATTHEY W. (2003)- *Le sol vivant*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne. 568 p.
GORHAM E. (1953)- Some early ideas concerning the nature, origin and development of peat lands. *Journal of Ecology*, 41: 257-274.
GOUBET P., HERVÉ C. & BOICHUT P. (2004)- Éléments pour la compréhension du fonctionnement de la tourbière de Jouvion à Saint-Donat (Puy-de-Dôme). *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 68: 37-49.
GROSVERNIER P.R. (1996)- *Stratégies et génie écologique des sphaignes (*Sphagnum *sp.) dans la restauration spontanée des marais jurassiens*. Thèse Université de Neuchâtel. 318 p.
GRÜNIG A., VETTERLI L. & WILDI O. (1986)- Les hauts-marais et marais de transition de Suisse. *Institut Fédéral de Recherches Forestières Birmendorf*, 286: 58 p.
GUINOCHET M. (1973)- *Phytosociologie*. Masson, Paris. 227 p.
HINDRYCKX M. (2000)- *Évolution régressive récente de la végétation des tourbières hautes à sphaignes en Haute Ardenne (Hautes Fagnes)*. Thèse Université de Liège. 269 p.
JANSSENS J.A. & GLASER P. (1986)- The bryophyte flora and major peat-forming mosses at Red Lake peatland, Minnesota. *Canadian Journal of Botany*, 64: 427-442.
JULVE P. (1996)- La végétation des tourbières de France. *Cahiers Scientifiques et Techniques du Réseau "Tourbières de France"*, 1: 8-26.
JULVE P. (1998) ff. - *Baseveg. Répertoire synonymique des groupements végétaux de France*. Version : 27 juin 2006. http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm
LÜTKE TWENHÖVEN F. (1992)- Competition between two *Sphagnum* species under different depositions levels. *Journal of Bryology*, 17: 71-80.
MANNEVILLE O., VERGNE V. & VILLEPOUX O. (1999)- *Le monde des tourbières et des marais*. Delachaux et Niestlé, Lausanne. 320 p.
MATTHEY Y. (1996)- *Conditions écologiques de la régénération spontanée du* Sphagnion magellanici *dans le Jura Suisse*. Thèse Université de Neuchâtel. 233 p.
MAUQUOY D. & BARBER K. (1999)- Evidence for climatic deteriorations associated with the decline of *Sphagnum imbricatum* Hornsch. ex Russ. in six ombrotrophic mires from northern England and the Scottish Borders. *The Holocene*, 9(4): 423-437.
MULLER S. & WOLFF P. (1990)- Nouvelles localités de *Sphagnum molle* Sull. en Europe moyenne. Etude phytosociologique comparative avec les stations nord-atlantiques de cette espèce. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, 11(3): 235-244.
NARBONNES Y (2005)- *Systémique et complexité*. Hermès, Paris. 173 p.
ØKLAND R.H. (1989)- A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions. *Sommerfeltia*, 8: 11-72.
ØKLAND R.H. (1990)- A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. II. Identification of gradients by detrended (canonical) correspondence analysis. *Nordic Journal of Botany*, 10: 79-108.
ØKLAND R.H. (1989)- Hydromorphology and phytogeography of mires in inner Østfold and adjacent part of Akershus, SE Norway, in relation to regional variation in SE Fennoscandian mire. *Opera Botanica*, 96: 11-22.
ØKLAND T., ØKLAND R. & EILERTSEN O. (1999)- Element concentrations in the boreal forest moss *Hylocomium splendens*: variation related to gradients in vegetation and local environmental factors. *Plant and Soil*, 209: 71-83.

PAINTER T.J. (1998)- Carbohydrate polymers in food preservation: an integrated view of the Maillard reaction with special reference to discoveries of preserved foods in *Sphagnum*-dominated peat bogs. *Carbohydrate Polymers*, 36: 335-347.
PAINTER T.J. (1991)- Lindow man, Tollund man and other peat-bog bodies: the preservative and antimicrobial action of sphagnan, a reactive glycuronoglycan with tanning and sequestering properties. *Carbohydrate Polymers*, 15(2): 123-142.
PAINTER T.J. (2003)- Concerning the woundhealing properties of *Sphagnum* holocellulose: the Maillard reaction in pharmacology. *Journal of Ethnopharmacology*, 88: 145-148.
SCHUMACKER R. & SAPALY S. (1997)- Catalogue critique des hépatiques (Anthocerotophyta et Marchantiophyta) de l'Auvergne (Cantal et Puy-de-Dôme, France). *Documents de la Station Scientifique des Hautes-Fagnes*, 25: 1-134.
SZURDOKI E & ÓDOR P. (2004)- Distribution and expansion of *Sphagnum fimbriatum* in Hungary. *Lindbergia*, 29: 136-142.
THÉBAUD G. & LEMÉE G. (1995)- Groupements forestiers mûrs à *Abies alba* dans les Monts du Forez. *Acta Botanica Gallica*, 142(3): 253-266.
THÉBAUD G., CUBIZOLLE H. & PÉTEL G. (2003)- Étude préliminaire des haut marais ombrotrophes du Forez septentrional et des Bois-Noirs (Massif central, France). *Acta Botanica Gallica*, 150(1): 35-57.
THÉBEAUD G. & GOUBET P. (2003)- Bryophytes rares ou peu communes récoltées dans les tourbières des montagnes cristallines du nord-est du Massif central. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 67: 29-34.
TORT M. (2005)- Tourbières et marais en Haute-Loire. *Cahiers de la Haute-Loire*: 19-111.
VERHOEVEN J.T.A. & TOTH E. (1995)- Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens: effects of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *Soil Biology and Biochemistry*, 3: 271-275.
ZECHMEISTER H.G. (1995)- Ecology and distribution of *Sphagnum tenellum* (Brid.) Brid. and *S. compactum* DC in Austria. *Lindbergia*, 20: 5-11.
ZOBEL M. (1986)- Aeration and temperature conditions in hummock and depressions peat in Kikipera bog, southwestern Estonia. *Suo*, 37: 99-106.

ARTICLE I

COMPARTIMENTS, FLUX ET GRADIENTS DANS LES HAUTS-MARAIS: ÉLÉMENTS CLÉS POUR LA COMPRÉHENSION DU FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME.

Pierre Goubet, Gilles Thébaud et Gilles Pétel
Institut des Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand, Université Blaise Pascal
3, boulevard Lafayette, F-63 000 Clermont-Ferrand, France
Courriel : herbiers@univ-bpclermont.fr

RÉSUMÉ

Les hauts-marais sont des écosystèmes caractérisés par leur flore et leur mode d'alimentation hydrique, uniquement via les précipitations. Ils sont l'objet de mesures de préservation et de gestion dans de nombreux pays, dont la France. Depuis trois décennies, une littérature abondante a rendu compte de faits expérimentaux dans des domaines variés concernant la flore, le sol et l'eau, permettant une synthèse quant aux compartiments et gradients délimités et aux flux réalisés dans les hauts-marais.

Du point de vue systémique, trois compartiments s'individualisent. (1) Les plantes vivantes, où les bryophytes, et surtout les sphaignes, jouent un rôle prépondérant en tant qu'espèces fondatrices, ingénieurs et clé de voûte. Les plantes vasculaires, composées de deux groupes fonctionnels majeurs, les éricoïdes, peu aptes à coloniser les milieux humides, et les graminoïdes, adaptées pour une part à une hydromorphie plus ou moins permanente. (2) L'acrotelme, couche superficielle et siège de processus d'aération fréquents et d'une activité bactérienne importante. (3) Le catotelme, saturé d'eau, représentant les couches profondes de l'édifice tourbeux, aux processus chimiques et biologiques beaucoup plus lents. A ce compartimentage vertical s'ajoute un compartimentage horizontal sous la forme d'une hiérarchisation systémique allant du complexe tourbeux, dont le haut-marais représente une ou plusieurs sous-unités appelées mésotope, à la microforme, unité fonctionnelle de base. Les flux hydriques dans la tourbe sont conditionnés par des phénomènes complexes de porosités à différentes échelles. L'importance des différentes classes de pores dans le transport de l'eau est fonction du taux de décomposition de la matière organique (MO), du niveau de saturation hydrique, de la présence de gaz générés par l'activité bactérienne. Les flux verticaux, percolation dans l'acrotelme et évapotranspiration sont prépondérants jusqu'à la saturation où les flux horizontaux deviennent prédominants. Le catotelme est le siège d'une circulation limitée. Les logiques de production et de dégradation de la MO sont essentielles en terme fonctionnel, et notamment leur bilan, que ce soit à l'échelle du mésotope ou de la microforme. La productivité dépend des plantes, principalement des sphaignes, et des relations entre ces dernières et les autres plantes. La décomposition est un processus fortement dépendant de l'origine botanique de la MO, celle issue de certaines espèces de sphaignes se dégradant lentement. Les flux de gaz peuvent se répartir en deux groupes, l'oxygène, qui joue un rôle dans les phénomènes de respiration bactérienne et d'oxydation d'éléments réduits toxiques, et le méthane et le dioxyde de carbone, le premier majoritairement produit dans le catotelme et oxydé dans l'acrotelme en donnant le second. Concernant les éléments minéraux, l'azote et le phosphore sont limitant. La séquestration par les sphaignes de l'azote est un avantage compétitif qui peut s'inverser en cas de retombées atmosphériques d'origine anthropiques au dessus d'un certain seuil. Les gradients mis en évidence se rapportent principalement aux la notions de richesse trophique et de richesse en bases, à l'humidité, au plateau-bordure.

La définition de l'état des compartiments, flux et gradients, rend le diagnostic fonctionnel beaucoup plus précis qu'une analyse floristique seule. Les considérations de gestion s'en trouvent fortement améliorées.

Mots-Clés : tourbières – hydrologie – pédologie - écologie

ABSTRACT

Pools, fluxes and gradients in bogs : key concepts for bog understanding.

Bogs are rain fed ecosystems with a specialised flora. They benefit from conservation policies in numerous countries including France. Three decades of intense research dealing with their flora, their soil and hydrology allow a bibliographic synthesis presenting their ecological pools, fluxes and gradients.

Due to ecological processes, bogs can be divided in three vertical pools. (1) Plants, vascular plants and bryophytes, among them sphagna being foundation, key and engineer species. The later being composed of two main functional groups, the ericoids, avoiding wetter places, and graminoids, sustaining water saturation for longer times. (2) The acrotelm, which is a superficial layer often aerated and where chemical and biological processes are numerous and fast. (3) The catotelm, representing the main part of the peat body and where all processes are, at best, slow. This vertical pattern is added by a horizontal one on which the system theory can be applied. The mire complex represent the higher level. Among it, one or several bogs can set as a lower level called mesotope. The smaller unit is represented by the microform at which very important processes operate, owing to flora, topography and water and organic matter (OM) fluxes. Upward, as evapotranspiration, and downward water fluxes in the acrotelm are most important until saturation when horizontal fluxes became the only ones to happen. In general, the catotelm shows very slow water movements. OM production and decay play a major role at the mesotop and microform scales. Productivity depends on plant type and a complex set of parameters. Among them water and nutrients are of paramount. Decay is prevalently regulated by the origin of the OM, sphagna being very resistant. Gazes are of two types, oxygen that enhanced the microbial respiration and the oxidation of reduced toxic compounds, and methane and carbon dioxide, the former being produced in the catotelm and oxidised in the acrotelm leading to the production of the latter. Nitrogen and phosphorus are limiting in numerous cases. *Sphagnum* sequestrates nitrogen which results in a competitive advantage against vascular plants. But this can be reversed when nitrogen inputs from human origin passed a threeshold. The rich-poor gradient, involving N, P, K nutrients or bases concentrations depending of the authors, the water level gradient, and the plateau-margin gradient are the three main gradients reported.

The recognition of the pools, fluxes and gradients in bogs allows a better functional characterisation of the ecosystem than a vegetation description alone and make all restoration action more efficient.

Keywords : mires – hydrology – peat - ecosystem

INTRODUCTION

Les hauts-marais, appelés aussi tourbières hautes, correspondent aux "bogs" de la littérature scientifique internationale. Ce sont des écosystèmes caractérisés par la capacité de leurs végétations à échafauder un histosol hydromorphe sous forme d'un tertre de matière organique et d'eau indépendant de la nappe minérale locale. L'alimentation hydrique ne devient alors possible que sous forme de précipitations, ce processus étant appelé "ombrotrophie".

Les hauts-marais ont fait l'objet, depuis un siècle, d'études orientées sur la compréhension de leur fonctionnement, depuis leur origine jusqu'aux facteurs entraînant leur dégradation (Weber, 1902). Depuis la synthèse de Gore (1983), réalisée en collaboration avec des spécialistes des milieux tourbeux, de nombreux travaux ont été publiés sur le sujet, faisant des hauts-marais, des écosystèmes terrestres particulièrement bien étudiés. Cet effort de recherche tient à trois propriétés fondamentales des écosystèmes tourbeux : d'abord ils représentent des surfaces importantes, principalement dans le nord des continents américain et eurasiatique, correspondants à 3% des terres émergés (Clymo, 1998) ; ensuite, ils sont un réservoir de carbone organique important et peuvent donc jouer un rôle essentiel dans le réchauffement climatique global en tant que source de CO_2 et de CH_4 (Clymo *et al.*, 1998) ; enfin, parce que leur fonctionnement fait appel à des organismes et phénomènes rares ou originaux, ayant attirés la curiosité des hommes. En outre, et notamment en Europe moyenne, ces écosystèmes sont aussi considérés comme de premier intérêt patrimonial par leur rareté, la flore et la faune qu'ils hébergent et la destruction, quasi systématique, d'une grande partie d'entre eux (Maneville *et al.*, 1999).

En conséquence de cette recrudescence d'intérêts, une riche bibliographie d'articles originaux ou de synthèses thématiques a vu le jour. Le but de ce travail est de présenter une synthèse globale reprenant des faits expérimentaux, des approches méthodologiques, des modèles conceptuels sur l'écologie des hauts-marais à partir des ouvrages publiées depuis une trentaine d'années. Il s'agit en particulier d'aborder la description (1) des compartiments et leurs propriétés, à différentes échelles et suivant différentes approches, (2) des flux d'eau, de matière organique (MO), de gaz, d'éléments minéraux, eux aussi à différentes échelles et en rapport aux différents compartiments présentés auparavant, (3) des gradients, pour leur importance dans l'analyse spatiale des édifices tourbeux et leur rapport avec les contributeurs de tourbe que sont les végétaux.

HAUTS-MARAIS ET NOTIONS DE SYSTÉMIQUE HYDROMORPHOLOGIQUE

La notion de haut-marais (bog) fait appel à une série d'attributs portant sur : la végétation, la provenance de l'eau et des éléments minéraux, les caractères chimiques de l'eau et de la tourbe, la nature des réservoirs d'eau. Il existe des cas particulièrement bien caractérisés de haut-marais pour lesquels chaque attribut est typique, mais que se soit au niveau conceptuel ou sur certains sites, les limites entre hauts et bas-marais restent parfois difficiles à définir, surtout lorsqu'elles sont prises séparément.

Le haut-marais est caractérisé par : une végétation où la plus grande partie de la biomasse (nécromasse comprise) et de la diversité spécifique sont représentées par des bryophytes, et surtout par des sphaignes ; des apports d'eau et de nutriment uniquement par voie atmosphérique, dits ombrotrophiques (pluies, neiges, brouillards, aérosols) et , par conséquence, une grande pauvreté en éléments minéraux ; et un système hydrologique composé de deux réservoirs d'eau, l'acrotelme et le catotelme, induisant deux compartiments pédologiques.

Les buttes ombrotrophiques signalées dans des contextes minérotrophiques (Bellamy et Rieley, 1967) peuvent être considérées comme des microformes. Elles ne représentent pas des HM, terme qu'il convient de réserver au mésotope.

Dans la littérature scientifique ou naturaliste française la description et la typologie des milieux tourbeux porte principalement sur les végétations, avec quelques notables exceptions sur l'aspect génétique des "tourbières" (Manneville *et al*., 1999). En ex-URSS, au Royaume-Uni et en Scandinavie se sont développées des techniques de caractérisation des zones tourbeuses basées sur l'analyse hydrologique et topographique (synthèse récente dans Zobel, 1988 ; Økland, 1989b ; Lindsey, 1995). Cette approche hydromorphologique s'attache à délimiter des structures homogènes des points de vue hydrologique et morphologique, et ce à différentes échelles d'observation). Les liens avec la végétation, souvent nets, permettent de considérer l'objet d'étude dans toutes ses composantes (eau, relief et végétation), en donnant des outils d'analyse spatiale et systémique, utiles pour la description, l'étude et la modélisation. De plus, des processus spécifiques essentiels s'effectuent pour chaque compartiment à chaque échelle. Le choix des différents niveaux et des différents unités semble donc tout à fait judicieux.

L'unité la plus grande est définie sur la base de la présence d'un sol tourbeux et est appelée complexe tourbeux. Chaque complexe tourbeux est constitué de une ou plusieurs unités homogènes du point de vue hydrologique et indépendante du point de vue morphologique appelées mésotopes. Le haut-marais est un mésotope. Økland (1989b) définit au sein du mésotope des sous-unités nommées « segments », correspondant par exemple dans le haut-marais au plateau ou à la marge boisée et pentue. Cette distinction est intéressante car outre une individualisation topographique, il existe aussi une certaine différence du point de vue hydrologique entre ces deux unités. L'unité élémentaire est généralement définie à l'échelle de la microforme, et correspond sur les hauts –marais à des buttes, des banquettes, des cuvettes ou des mares. Ces unités peuvent se regrouper en unités plus grandes, appelées microtopes. Par exemple une association de buttes peut donner une ride. La diversité des microtopes n'est pas observable sur tous les hauts-marais (Økland, 1989b). Les microformes les plus courantes et leurs propriétés fonctionnelles sont présentées plus loin. Le tableau 1 présente les unités hydromorphologiques de différents auteurs.

LES COMPARTIMENTS

En écologie des écosystèmes le terme de réservoir est utilisé pour désigner des unités systémiques, lieux de stockage de matière, d'énergie ou d'information (Lévêque, 2001). Le terme de réservoir est aussi utilisé en hydrogéologie pour définir une entité de stockage strictement hydrique. Étant donné l'importance de l'eau et de ces réservoirs (au sens hydrologique) dans les tourbières, pour éviter toute confusion entre ces deux notions, c'est le terme de compartiment qui sera utilisé pour désigner les réservoirs au sens écologique.

Le haut-marais correspond à un mésotope prenant la forme de lentille dont la géométrie exacte peut varier mais qui présente le plus souvent une convexité sur sa face supérieure nommé « bombement ». Ingram (1982, s'appuyant sur les travaux Ivanov (1981) et d'autres auteurs soviétiques, propose pour expliquer la géométrie des complexes tourbeux une relation dite du "tertre aqueux" (groundwater mound) sous la forme de l'équation $U/K=ah^2/(L^2-l^2)$ avec a : un coefficient de forme (a=1 pour un complexe +/- linéaire et a=2 pour un complexe circulaire), h la hauteur d'eau au-dessus de l'exutoire à la distance l pour une masse tourbeuse de diamètre L. U le coefficient de flux hydraulique et K la conductivité hydraulique. Il en résulte que le HM prend la forme d'une demi-ellipse. Cette première approche, bien que pouvant représenter la forme mesurée de certains hauts-marais (Bragg *et al*., 1991) a été corrigée par différents auteurs (Almquist-Jacobson et Foster, 1995 ; Van der Schaaf, 1999).

Compartimentage vertical : végétaux, acrotelme et catotelme

Les hydrologues soviétiques ont divisé verticalement le haut-marais en deux couches, une couche « active » et une couche « inerte » (Ivanov, 1981), nommées par Ingram (1978) respectivement acrotelme et catotelme. Malheureusement, pour rendre compte de l'ensemble des processus en jeu dans les flux aqueux et les flux de matière organique (MO), il est nécessaire de travailler sur une base intégrant une troisième couche. Par exemple dans le modèle de Yu *et al*. (2001), le terme de litière est utilisé et inclus la couche supérieure de l'acrotelme constituée des végétaux vivants de la strate muscinale et des parties caduques des plantes vasculaires. Il semble préférable pour mieux rendre compte des phénomènes en jeu de considérer cette troisième couche du haut-marais comme constituée des végétaux vivants (bryophytes et plantes vasculaires). Le problème de la limite entre l'acrotelme et ce compartiment biologique se pose dans les mêmes conditions que la limite entre acrotelme et catotelme. L'objectif étant plus de délimiter des compartiments conceptuels aux limites floues que d'établir des limites expérimentales. Ainsi, la définition même des parties vivantes (biomasse) et des parties mortes (nécromasse) pose des problèmes, surtout pour les sphaignes. Clymo et Duckett (1986) ont observé le développement d'innovations à partir de tissus bruns situés à des profondeurs allant jusqu'à 30 cm, probablement issus du catotelme.

Les végétaux

Les végétaux croissants sur le haut-marais vont jouer un rôle important dans la production et la conservation de la MO et dans la régulation des flux hydriques verticaux. Ils seront ici entrevus sous leurs aspects de compartiments fonctionnels et de régulateurs de flux (MO, eau, gaz et nutriments).

Les plantes vasculaires peuvent être considérées comme appartenant à quatre groupes fonctionnels : les éricoïdes, les graminoïdes (Bragazza et Gerdol, 1996), les ligneux arbustifs et arborescents et un dernier groupe de moindre importance quantitative constitué de taxons aux propriétés particulières.

Les éricoïdes incluent : *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Vaccinium oxycoccus* aggr., *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-ideae* et *Andromeda polifolia*. La biologie de la callune peut illustrer les propriétés et le rôle fonctionnel du groupe. Elle est ligneuse, sempervirente (*V. myrtillus* et *V. uliginosum* ne le sont pas), et appartient aux chaméphytes. Surtout, elle n'est viable qu'en association mycorhizique et ne supporte donc pas une hydromorphie constante, au contraire des graminoïdes. Elle absorbe donc les nutriments soit par voie aérienne, soit au niveau racinaire, mais dans les parties les plus superficielles (Boggie *et al*., 1952 ; Backéus, 1990), ce qui la met en compétition directe avec les sphaignes. De ce fait, elle ne peut coloniser que les zones à nappe relativement basse telles que les buttes. Chez les éricoïdes, des phénomènes d'allélopathie ont été décelés par exemple chez la callune (Doche, 1986) ou la myrtille (Jäderlund *et al*., 1996) ; certaines d'entre elles sont capables de former des tapis denses retardant la colonisation par les ligneux arbustifs ou arborescents de landes sur sol minéral (Doche, 1986). L'ensemble des éricoïdes se rencontrent en dehors des hauts-marais justement dans les systèmes de landes, qu'ils soient franchement ouverts, ou fermés dans le cas de la myrtille. Du point de vue des transferts hydriques, les éricoïdes montrent des adaptations physiologiques pour limiter les pertes par évapotranspiration (Malmer *et al*., 1994).

Les graminoïdes forme un groupe fonctionnel incluant : *Eriophorum vaginatum, E. angustifolium*, *Molinia caerulea*, *Trichophorum cespitosum*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris et Carex spp*. La caractéristique unifiant l'ensemble et contrastant avec les éricoïdes est leur faculté de pousser dans un sol à hydromorphie fréquente grâce à un système racinaire aérenchymateux (Bragazza et Gerdol, 1996). L'apport d'oxygène au sein du sol peut ainsi être réalisé, parfois à grande profondeur. Shannon *et al*. (1996) reportent des profondeurs de 80 cm pour *Scheuchzeria palustris*. Ce qui permet notamment une oxydation des produits toxiques comme les sulphides s'accumulant dans les parties anaérobies du substrat. Ils sont hémicryptophytes, ce qui en terme de circulation des nutriments implique des recyclages fréquents. Ils apparaissent d'ailleurs particulièrement compétitifs par rapport aux autres groupes et aux bryophytes pour l'assimilation de N et P. Cette assimilation se réalise sans associations mycorhiziques. Les graminoïdes se rencontrent fréquemment dans les systèmes de bas-marais ou de pelouses et prairies tourbeuses.

Ericoïdes et graminoïdes sont caractérisés par une importante biomasse hypogée, pouvant parfois constituée 95 % de la biomasse totale (Wallén, 1986 ; Backéus, 1990). Cette masse souterraine contribue fortement à la cohésion des buttes de sphaignes (Malmer *et al*., 1994) ce qui met en lumière des phénomènes de coopération entre sphaignes et plantes vasculaires dans l'élaboration d'un milieu spécifique.

Les ligneux arbustifs et arborescents sont en particuliers *Salix spp*., *Betula pubescens*, *Picea abies, Abies alba*, *Pinus uncinata* et *P. sylvestris*.

Un dernier ensemble de plantes vasculaires incluant par exemple Drosera spp. regroupe des taxons n'entrant pas dans les trois premiers et dont l'importance écologique reste moindre.

Les bryophytes jouent dans les hauts-marais des rôles fondamentaux, de natures variées : biomasse forte, rôle dans les successions, espèces ingénieurs et espèces clés (cf. Lévêque, 2001, pour un descriptif des concepts). Ils se divisent en deux groupes majeurs, les sphaignes et les autres mousses ajoutées des hépatiques. Du point de vue fonctionnel, il serait plus rigoureux de subdiviser ce dernier groupe, mais cela dépasserait le cadre de l'article.

Les sphaignes sont des espèces fondatrices, ingénieurs, clé de voûte. Leur diversité systématique se superpose à une diversité fonctionnelle et par conséquent écologique. *Sphagnum capillifolium*, *S. rubellum*, *S. fuscum*, *S. papillosum, S. magellanicum*, *S. cuspidatum*, *S. fallax* et dans une moindre mesure *S. tenellum*, *S. compactum*, *S. angustifolium* et *S. subnitens* constituent les espèces les plus fréquentes sur les hauts-marais. Au sein des sphaignes se différencient des groupes fonctionnels basés sur des propriétés de productivité et de compétitivité par rapport à la distance de la nappe et la concentration en cations minéraux et en N et P. En simplifiant à l'extrême, des espèces « colorées » vont croître dans des milieux acides et pauvres en formant des buttes en associations avec des éricoïdes et les espèces de l'autre groupe, vertes, vont croître dans les dépressions plus riches en présence des graminoïdes. Les sphaignes ne possèdent pas de système conducteur, mais certains éléments montrent une migration des parties basses vers le capitulum, notamment N, P et K (Rydin et Clymo, 1989). Ces éléments sont aussi assimilés directement par les cellules chlorophylliennes, alors que Na, Ca et Mg sont captés par des sites d'échanges sur les parois, et que Fe, Al, Pb, Cd et Zn s'accumulent sur toutes les parties de la plantes (Gerdol, 1990).

Les autres bryophytes répandues sur les hauts-marais sont : *Polytrichum strictum*, *P. commune*, *Aulacomnium palustre*, *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum spp., Racomitrium lanuginosum*, et de nombreuses hépatiques. Du point de vue fonctionnel il existe une limite nette entre hépatiques et mousses d'une part et entre les mousses acrocarpes (à croissance verticale comme les sphaignes) et les mousses pleurocarpes (à croissance horizontale) d'autre part. Hormis *Polytrichum strictum* et les sphaignes, le rôle des mousses acrocarpes et pleurocarpes dans l'écologie des tourbières a encore été peu étudié (Matthey, 1996).

Les végétaux par leur activité physiologique jouent tous des rôles dans les cycles biochimiques de l'eau et des éléments. Mais morts, leur rôle reste fondamental dans les processus de circulation d'eau de gaz et d'éléments minéraux. Leurs propriétés restent liées à leur appartenance botanique et, pour simplifier, aux groupes fonctionnels définis plus haut.

L'acrotelme

L'acrotelme a d'abord été défini sur une base hydrologique (Ivanov, 1981), il s'agissait de la zone de battement de la nappe. Son épaisseur varie en fonction de la microtopographie de surface et des végétaux réalisant le couvert. Le concept a parfois été extrapolé aux propriétés physico-chimiques et biologiques comme l'Eh ou l'activité microbienne (Francez, 1991). Il se caractérise par une grande conductivité hydraulique induite en partie par une grande porosité. Cette circulation rapide de l'eau, horizontale et verticale favorise le drainage et une oxygénation régulière, elle même favorable à l'activité bactérienne.

Du point de vue du potentiel d'oxydo-réduction, Bragazza (1996) montre qu'en fait, zone aérobie et acrotelme ne sont pas identiques, il existe au sein de la dernière une zone anaérobie, à l'origine du problème de la progressivité du passage de l'acrotelme au catotelme. Dans les tourbière des Alpes du sud étudiées par cet auteur, la zone aérobie représente en moyenne les 70% supérieurs de la zone de battement de la nappe.

Le catotelme

Le catotelme correspond à la masse de tourbe située entre l'acrotelme et le socle minéral. Il est caractérisé par une faible porosité entraînant une faible conductivité hydraulique et une anaérobiose constante. La biomasse microbienne, considérée comme faible par rapport à celle

de l'acrotelme (Francez, 1991), révèle néanmoins la présence de communautés diversifiées d'archées méthanogènes et de bactéries (Blodau et Moore, 2003, Thomas et Pearce, 2004).

Des études pédologiques et hydrologiques montrent que le catotelme présente une hétérogénéité importante qu'il est nécessaire de prendre en compte (Holden et Burt, 2003).

Compartimentage horizontal : les microformes

Dans leur définitions initiales (Økland, 1989b ; Zobel, 1988), les microformes se caractérisent par leur forme et leur hydrologie en lien avec la végétation. Des études plus détaillées montrent aussi qu'ils ont leur propre mode de fonctionnement pour ce qui est des flux de MO, de gaz ou de nutriments (Johnson et Damman, 1991 ; Belyea et Clymo, 1999 ; Frenzel et Karofeld, 2000). Il est donc important de considérer que l'étude du haut-marais ne peut s'affranchir d'une approche intégrant cette notion de mosaïque fonctionnelle. Pour la partie centrale du haut-marais, un segment dans la hiérarchisation d'Økland (1989), 4 microformes communes sont le plus souvent considérées dans la littérature : les buttes (hummocks, Bulten), les cuvettes (hollows, Schlencken), les banquettes (lawns) et les mares (pools). D'autres microformes sont communes dans les marges (un autre segment d' Økland (1989)).

Les buttes

Les buttes se caractérisent par une forme convexe, surélevée par rapport aux autres microformes, et une végétation principalement composée de sphaignes colorées (*Sphagnum fuscum*, *S. austinii*, *S. capillifolium*) et d'éricoïdes, en général les ligneux ne se développent que sur elles. L'acrotelme y est particulièrement développé (30-60 cm), une partie y est donc régulièrement aérée. Le rôle des éricoïdes est important en tant que structure porteuse de la masse de sphaignes (Malmer *et al*., 1994). Les buttes participent fortement à l'édification de la masse tourbeuse comme l'ont montré des études paléoécologiques (Walker et Walker, 1961, Svensson, 1988).

Les cuvettes

Les cuvettes montrent une forme concave et leur végétation est composée de sphaignes *vertes (Sphagnum cuspidatum*, *S. fallax*, *S. tenellum*, *S. papillosum*) et de graminoïdes. Elles forment des dépressions dans des mosaïque de buttes et de banquettes. L'acrotelme y est très peu développé, et parfois absent, Clymo et Belyea (1999) indiquent des profondeurs de 1 à 5 cm. Le plus souvent les cuvettes sont inondées en hiver, certaines d'entre elles sont dépourvues de végétation (« mud bottom »). Les études stratigraphiques montrent qu'elles ne participent que faiblement à l'élaboration de tourbe, leurs traces se limitant le plus souvent à des filets lenticulaires (Walker et Walker, 1961, Middeldorp, 1986).

Les banquettes

En position intermédiaire, les banquettes sont parfois difficiles à caractériser. Elles sont plates et leur végétation intègre celles des buttes et celles des cuvettes, mais s'en distinguent par la présence *de Sphagnum magellanicum* et *S. rubellum*, *Drosera rotundifolia* et *Andromeda polifolia*. Elles participent fortement à l'édification de l'édifice tourbeux (Svensson, 1988, Belyea et Clymo, 1999). L'acrotelme y montre une épaisseur de quelques centimètres.

Les mares

Les mares sont facilement caractérisées par la présence permanente d'eau. La végétation réduite est représentée par des sphaignes de pleine eau, *Sphagnum cuspidatum*, *S. subsecundum* aggr. et des hydrophytes comme *Menyanthes trifoliata* ou par des tapis de *Eriophorum angustifolium* lorsque la profondeur est réduite. Les mares, sont le siège d'un fort déséquilibre en faveur de la décomposition de la MO aux dépends de la production.

Autres microformes

Du point de vue topographique et hydrologique, les chenaux d'érosion qui apparaissent sur certains hauts-marais sont aussi susceptibles d'être intégrés aux microformes. Il s'agit de dépressions linéaires le plus souvent orientés perpendiculairement à la bordure du mésotope, appelées gullies dans la littérature anglaise (Tallis, 1987). Le déplacement de la tourbe s'effectue par fluage, transport aqueux de particules, (érosion mécanique), mais aussi par corrosion chimique, la MO s'oxydant au contact de l'air libre. L'érosion mécanique s'effectue préférentiellement en hiver sur les talus sous l'action du gel et des pluies fortes (Tallis, 1973). L'altération chimique intervient en été et en automne lorsque la tourbe nue du fond, à l'air libre, fendillée ou exfoliée se trouve de nouveau humidifiée (Sjörs, 1990).

Les causes de l'apparition des chenaux d'érosions sont encore incertaines, et peut-être multiples, des feux (Tallis, 1973), des drains, ou un front de taille d'exploitation semblent pouvoir mener, par la mise à nue de surface de tourbe, à une boucle de rétroaction positive.

En position comparable aux chenaux d'érosion, sur les marges, des chenaux matérialisés par leur topographie et leur végétation, proche de celle des bas-marais sont parfois présents. Le terme de "water-tracks" est utilisé dans la littérature internationale. Cette microforme est aussi caractérisée par une conductivité hydraulique de sa tourbe superficielle plus grande qu'ailleurs sur le haut-marais, son rôle de drain naturel ne fait pas de doute pour Ingram (1967). Ils pourraient donc être nommés chenaux de drainage naturel.

L'intérêt des notions de systèmes hydromorphologiques

Le plateau du haut-marais, lorsqu'il est suffisamment développé correspond donc à une mosaïque d'unités fonctionnelles. La trame de cette mosaïque a une signification qui semble déterminée par un ensemble de facteurs dont le climat et particulièrement la pluviosité (Lindsey *et al*., 1988 ; Belyea et Clymo, 1999). Ainsi, dans l'histoire des hauts-marais, les dépressions seraient plus importantes lors des événements climatiques les plus humides, le facteur essentiel étant la fréquence des précipitations d'été (Belyea & Clymo, 2001).

La persistance des systèmes buttes-cuvettes dans le temps est attestée par les études paléoécologiques dans de nombreux pays d'Europe: Walker & Walker (1961) en Irlande; Casparie (1972) aux Pays-Bas; Aaby (1976) au Danemark; Barber (1981) en Angleterre; Ilomets, (1984) en Estonie et Svensson, (1988) en Suède. Ces systèmes sont donc stables sur des siècles et même des millénaires, avec des variations de tailles respectives. Johnson et Damman (1993) proposent l'hypothèse que les microformes soient maintenue par des taux de production et de décomposition différentiels, ce que confirment les modèles numériques (Nungesser, 2003).

Les notions d'unités hydromorphologiques pourraient être développées dans les zones proches des anciens fronts de taille. En terme plus général, leur caractérisation formelle sur la base d'études de terrain, du point de vue de la forme, de l'hydrologie et de la flore est

souhaitable pour les hauts-marais français. La prise en compte de leur existence et de leur importance relative faciliterait le diagnostic fonctionnel et permettrait probablement de mieux définir les actions de gestion et de suivi.

LES FLUX

Le haut-marais est l'objet de flux d'énergie et de matières, ces dernières représentées par l'eau, la matière organique (MO), les gaz, et les éléments minéraux. Comme il a déjà été défini, le système haut-marais, est d'une part bien individualisé par rapport aux écosystèmes adjacents et d'autre part constitué lui aussi de compartiments, aux limites parfois imprécises. L'analyse des transferts d'énergie et de matières concerne donc les échanges avec les autres systèmes et ceux entre les différents compartiments définis plus haut.

Énergie

L'analyse des flux d'énergie concerne ici quelques données de rayonnement lumineux et de transfert de chaleur. Le rayonnement lumineux agit sur les plantes au niveau de leur activité photosynthétique et des processus d'échange d'eau avec l'atmosphère. Il intervient aussi sur l'échauffement de la couche superficielle qu'elle soit couverte de plantes, d'eau ou nue. Le réchauffement des couches plus profondes par transferts de chaleur agit très certainement sur le taux de décomposition de la MO.

Implication de l'intensité des rayonnements et de la chaleur

L'optimum photosynthétique des sphaignes de haut-marais se situe sous un rayonnement atténué (Hayward et Clymo ; 1983). Des phénomènes d'adaptation biochimique au niveau des taux des différentes chlorophylles en fonction de l'ensoleillement ont été reportés (Gerdol, 1996). Les variations dans l'intensité et la qualité de la lumière influent sur de nombreuses propriétés des sphaignes comme l'élongation des tiges, la densité des individus, la rugosité du coussin (Rydin, 1993 ; Gehrke, 1998).

Le rayonnement apporte au sol la chaleur latente nécessaire à l'évaporation ou l'évapotranspiration. La diminution de ce rayonnement par la nébulosité ou par un couvert de végétation est un facteur essentiel dans l'établissement et le maintien des communautés de sphaignes, allant de pair avec le taux d'humidité du sol et de l'air. Bien que l'effet de la nébulosité ait été signalé comme important dans la régulation des flux hydriques ascendants (Price, 1991), il n'est le plus souvent pas pris compte dans les considérations d'apparition des HM. Par contre, de nombreuses études montrent que le couvert de certaines plantes vasculaires, en particulier *Eriophorum vaginatum* et *E. angustifolium*, crée un microclimat ombragé et humide favorable à l'apparition des sphaignes (Grosvernier *et al*., 1995 ; Ferland et Rochefort, 1997 ; Tuittila *et al*., 2000).

Données sur les températures

De forts contrastes de température entre température du sol et température de l'air sont reportés. Francez (1991) mesure des températures moyennes de 10 C° supérieures au sol par rapport à celles l'air à 1 m de hauteur au court du cycle nycthéméral. Par contre, à quelques centimètres de profondeur, les variations s'atténuent. Leloup et Jacquemart (1963) définissent une loi de proportionnalité entre les températures à 5 cm de profondeur et celle de l'air entre

avril et décembre : $T_{sol\ à\ -5cm} = 0.850\ T_{air\ à\ +100\ cm} + 0.558$ (T en C°). Encore plus en profondeur, la température est relativement constante, pour un haut-marais du Massif central, Francez (1991) reporte une température de 15 C° à partir de 15 cm de profondeur en été. Matthey (1996), pour la Suisse, constate la stabilité des températures à partir de 5 cm de profondeur. Mollet *et al*. (1985) constatent l'importance des écarts de température et des gels estivaux pour les végétaux, qu'illustre aussi Touffet (1969). Ce dernier constate par exemple, pour des tourbières de haut marais de Bretagne à « tendance continentale » un nombre de gelées de 207 jours à la surface du sol et de 91 jours à 1 m de la surface du 1/10/1965 au 30/9/1966. Pour le haut marais les gels sont fréquents en juillet et août. Il note une température au sol de –7°C au mois d'août (à moins de 400 m d'altitude), et des écarts thermiques journaliers de presque 39°C. Ces gels fréquents sont probablement causés par l'évapotranspiration nocturne.

A ce jour, peu d'études se sont attachées à mieux caractériser les conséquences de ces écarts de températures, et surtout celles des gels estivaux sévères sur la croissance des sphaignes et de celles des phanérogames. Gerdol *et al*. (1998) indiquent par exemple que la croissance de S. capillifolium est conditionnée par les températures des nuits. Il précise que les températures basses ne provoquent par d'altération physiologique, bien que la production de pigments rouges s'accroît. L'impact des gelées estivales sur les plantules de ligneux semble n'avoir pas fait l'objet de recherche. La conjonction d'un réchauffement climatique avéré et de la colonisation par des ligneux de hauts-marais (Gunnarsson *et al*., 2002) montre la nécessité de tester l'hypothèse d'un seuil de gelée létale comme frein à la colonisation des ligneux.

Les sphaignes peuvent également modifier la température au sol en augmentant d'albédo. Par de forte chaleur en période où la nappe est basse, les parties supérieurs (le capitulum) sèches et deviennent blanchâtre, ce qui contribue à augmenter la réflexion lumineuse et atténue l'effet de la chaleur dans les parties inférieures, limitant en retour leur dessiccation. A la suite de tels événements, de nouvelles poussent voient le jour à partir de la base des tiges et viennent remplacées les capitulum rendus inactifs.

Eau

La compréhension des relations entre les sphaignes et l'eau est indispensable à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème. Les sphaignes stockent l'eau. Elles l'utilisent proportionnellement à sa disponibilité. Elles en modifient les propriétés physico-chimiques. Elles y puisent une grande partie du CO_2 nécessaire à leur photosynthèse. Elles l'utilisent comme un outil d'exclusion des compétiteurs potentiels. Ces bryophytes étant dénuées de systèmes vasculaires, une bonne partie de ces processus s'effectue de façon passive.

L'ensemble des transferts dans chaque compartiments, entre les compartiments et entre le système et l'environnement, doivent être étudiés à différentes échelles.

Conductivité hydraulique

Dans les milieux minéraux, l'étude de la conductivité s'effectue grâce à l'utilisation de la loi de D'Arcy. Pour les substrats organiques, la loi de D'Arcy ne s'applique pas dans les mêmes conditions (Van der Schaaf, 1999 ; Wastiaux, 2000). Les deux critères spécifiques à la tourbe sont sa compressibilité (Ingram *et al*., 1974 ; Hemond et Goldman, 1985) et la présence en son sein de bulles de méthane, elles aussi compressibles et en quantité variable, notamment dans le catotelme (Mathur et Lêvesque,1985 ; Reynolds *et al*., 1992 ; Baird et Gaffney,1995).

Pour des raisons d'humification et de tassement, la conductivité hydraulique dans l'acrotelme diminue de la surface à la limite avec le catotelme (van der Schaaf, 1999 ; Wastiaux, 2000).

En outre, les couches de tourbe pouvant être assez hétérogènes, les mesures de conductivités doivent préférentiellement s'effectuer sur des zones homogènes. Étant donnée la nature de la tourbe, des couches horizontales MO hétérogène, plus ou moins humifiée et compressée, la conductivité horizontale est reportée plus grande que la conductivité verticale (Beckwith *et al*., 2003).

Au sein du catotelme, la conductivité hydraulique diminue avec la profondeur même si le taux d'humification ne varie pas (Mathur et Lêvesque, 1985). Le phénomène s'explique par la présence de gaz de méthane qui bloquent en partie le flux (effet Jamin). Sur des bases expérimentales de laboratoire, une vérification de cette hypothèse par stérilisation de colonnes de tourbe reconstituées, ayant pour but d'arrêter l'activité bactérienne méthanogène montre que la production de méthane abaisse la conductivité hydraulique (Reynolds *et al*., 1992). La présence de particules fines et de colloïdes est aussi avancée pour justifier que, malgré une forte porosité, les flux d'eau peuvent être limités (Rycroft *et al*., 1975).

Flux verticaux – variation du toit de la nappe

Les flux d'eau verticaux se schématisent en flux entrants dans le système, constitués des précipitations sous forme de pluie, de neige et de brume et en flux sortants, par évaporation et évapotranspiration. Le flux sortant descendant, à la base de l'édifice tourbeux, est considéré par la plupart des auteurs comme négligeable (Schouwenars et Vink, 1992 ; van der Schaaf, 1999).

Végétaux

Les végétaux participent fortement aux flux hydriques ascendants par évaporation, de façon "active" pour les trachéophytes (évapotranspiration, sensu-stricto, faisant intervenir des processus biologiques) et de manière "passive" pour les sphaignes (Price, 1991). Ces flux s'effectuent donc suivant deux logiques différentes qu'il est nécessaire de développer à part.

Les flux ascendants au sein des tapis de sphaignes se réalisent principalement dans les canaux de capillarité existant entre feuilles, tiges et rameaux, les flux internes étant considérés comme négligeables (Rydin et Clymo,1989). Le flux est créé par une succion provoquée par un déficit d'eau au niveau du capitulum induit par l'évaporation. Cette évaporation est dépendante de plusieurs paramètres, comme le bilan énergétique ou la vitesse de diffusion de la vapeur dans les coussins. Il semble que l'évaporation est très rapidement réduite dès que la nappe s'éloigne de la surface (Price, 1991), mais ce phénomène est fonction de l'espèce considérée (Clymo, 1973). Ainsi, des résultats expérimentaux montrent que pour *Sphagnum fallax*, l'évaporation est la plus forte lorsque la nappe descend à 10-15 cm sous le niveau du capitulum (Nichols et Brown, 1981). Ce phénomène peut s'expliquer par le port rigide et haut, une relative disposition lâche des individus et une forte rugosité de la surface du substrat, autre paramètre entrant en jeu dans les processus d'évaporation.

Les flux ascendants seront d'autant plus grands que l'énergie de surface est grande et que la saturation hydrique à la surface est faible. Ces paramètres sont particulièrement bas lors de brouillards et de pluies (Price, 1991), paramètres mésoclimatiques difficiles à estimer et pourtant essentiels dans toutes recherches concernant l'apparition des hauts-marais, ou même en terme de potentiel de restauration. On peut penser en particulier que certains climats à forte nébulosité et à pluviométrie importante l'été sont favorables au démarrage rapide de buttes ombrotrophiques même sur des substrats alcalins comme dans le cas des hauts-marais miniatures observés par Bellamy et Rieley (1967).

Pour ce qui est des végétaux vasculaires, les phénomènes de transpiration sont dépendants en partie de l'activité physiologique des végétaux, en partie du bilan radiatif, de la disponibilité en eau, ce qui rend les généralisation impossible. A titre d'exemple, Wastiaux (2000) met en évidence le rôle de *Molinia caerulea* dans la baisse régulière et rapide de la nappe lors d'événements sans pluie. Il existe une indépendance entre les niveau d'absorption de l'eau, en surface pour les sphaignes et en profondeur pour la molinie.

Acrotelme

L'acrotelme est le compartiment ou le stock d'eau est le plus susceptible de varier au cours du temps. La variation se manifeste notamment par la montée ou la descente du toit de la nappe. Elle peut être explorée sur des bases saisonnières ou journalières.

Les éléments essentiels apportés par les études de suivi du niveau de la nappe dans les hauts-marais fonctionnels sont que : la nappe varie peu, de l'ordre de 50 cm au maximum et pour les buttes (Ivanov, 1981, Van der Schaaf, 1999, Wastiaux, 2000) ; qu'elle est au plus bas en été lors des périodes de faibles pluviosités et de grandes chaleurs radiatives (Ingram, 1983 ; Eggelsmann, 1984 ; Wastiaux, 2000) ; que sa recharge est très rapide, dès la première pluie d'orage (Francez, 1991 ; Wastiaux, 2000). Pour ce dernier point, Wastiaux (2000) indique que c'est pour les hauteurs intermédiaires que la recharge est réelle, plus haute, le ruissellement est fort (il n'y a rien à recharger), plus bas, l'évapotranspiration compense l'effet des précipitations (Wastiaux, 2000).

Des études plus précises mettant en jeu des suivis continus montrent que lors de périodes pendant lesquelles les précipitations sont nulles ou faibles, la descente de la nappe est assez régulière et s'effectue en escaliers avec une remontée nocturne limitée (Wastiaux, 2000 ; Tsuboya *et al*., 2001). Lorsqu'elle atteint un certain seuil, elle se stabilise.

Wastiaux (2000) indique que les événements de descente de la nappe sont fonction du couvert végétal. Par exemple plus les plantes vasculaires ont un recouvrement important et plus la descente sera différée en fonction de l'activité physiologique des plantes. Grâce à l'analyse des profils d'humidité avec des tensiomètres la même auteur suggère que l'évaporation s'effectue à deux niveaux : au niveau des sphaignes en superficie, et au niveau des racines de phanérogames, plus en profondeur.

Tsuboya *et al*. (2001) proposent un mécanisme complexe de recharge et de décharge entre deux classes de pores, s'effectuant à des périodes distinctes. Ainsi, les grands pores, interstices entre les feuilles, les tiges des sphaignes et les racines des plantes vasculaires, sont le siège de circulations rapides et permettent d'alimenter les petits pores, correspondants entre autres aux cellules hyalines des sphaignes et aux faisceaux conducteurs des plantes vasculaires. En journée, lorsque l'évaporation est forte, les grands pores contribuent aux flux ascendants, alors que la nuit, la vidange des petits pores dans les grands permet une légère remontée de la nappe. Lors de précipitations, le phénomène s'inverse et ce sont les grands pores qui alimentent les plus petits.

La dualité petits pores, grands pores avait depuis longtemps été constatée et était utilisée comme argument à la complexité des flux dans les substrats organiques (Loxham et Burghartdt, 1986). C'est notamment le phénomène d'affaissement des macropores, en partie irréversible, ce qui confère à la tourbe des propriétés hydrauliques différentes dès qu'elle a séché une fois (Ingram, 1987). Ce dernier phénomène a une grande importance en terme de restauration puisqu'il indique que la disponibilité en eau d'une tourbe ayant séchée est très limitée, et est un des phénomènes rendant la colonisation de la tourbe nue très difficile pour les sphaignes (van Seters et Price, 2002).

Les phénomènes d'évapotranspiration sur les hauts-marais, qu'ils soient sub-intactes ou dégradés, sont complexes. Certains auteurs mesurent des évapotranspirations réelles (ETR) conforment aux évapotranspirations potentielles (ETP) calculées (Ingram, 1983 ; Laine, 1984 ; Miouze, 1985), mais d'autres études constatent des écarts significatifs, en rapport avec leur couvert végétal (Wastiaux, 2000). En particulier, Virta (1966), établie une relation complexe entre ETR et ETP en fonction de la profondeur de la nappe, les deux étant égales lorsque la nappe est en position haute, l'ETR diminuant lors de la descente.

L'analyse des flux verticaux est aussi parfois rendue complexe par l'existence de petites nappes perchées déconnectées de la nappe principale mais disponible pour les plantes (Matthey, 1996), ou par un ajustement du volume de la tourbe en fonction de son volume d'eau (Van der Schaaf, 1999 ; Tsuboya *et al*., 2001) à l'origine des phénomènes de « respiration » du haut-marais reconnus par les auteurs germaniques (« Atmen der Hochmoore »).

Catotelme

Du point de vue hydraulique, le catotelme se caractérise par une saturation hydrique invariable dans le temps (Francez, 1991) et, en général, une faible conductivité avec une vitesse de percolation verticale située entre 6 à 10 cm par an (Schouwenaars et Vink, 1990; Schouwenaars *et al*., 1992). Pour deux hauts-marais d'Irlande, Van der Schaaf (1999) estime la perte en eau annuelle du catotelme équivalent à une lame d'eau de 1 mm. Parfois, des vitesses plus importantes sont constatées, par exemple par l'intermédiaire de canaux tubulaires au sein de la tourbe (Holden et Burt, 2003).

De nombreux cas de figure témoignent de la complexité des échanges entre différentes parties du catotelme (Waddington et Roulet ; 1997), ou entre celui ci et le substrat minéral (Reeve *et al*., 2000), et même entre le catotelme et l'acrotelme (Reeve *et al*., 2000). Il semble exister une certaine diversité fonctionnelle encore mal appréhendée.

Flux horizontaux – drainage naturel des hauts-marais

Les flux horizontaux d'eau sur les hauts-marais s'exercent à trois niveaux : le ruissellement superficiel, le flux au sein de l'acrotelme et par l'intermédiaire de canaux tubulaires au sein du catotelme.

Le ruissellement superficiel est connu comme jouant un rôle essentiel dans les échanges entre le haut-marais et les écosystèmes voisins. En général et suivant la position topographique du haut-marais par rapport à l'environnement, il existe aux marges un collecteur des eaux de ruissellement appelé lagg, qui peut aussi collecter celles du substrat minéral, constituant ainsi une zone tampon. Elle est souvent peuplée de communautés de bas-marais. Le ruissellement s'effectue lorsque la nappe est en position affleurante (Van der Schaaf, 1999) ou lorsque la capacité d'infiltration du sol est saturée en période de fortes pluies (Wastiaux, 2000).

Holden et Burt (2003) dans une étude hydrologique globale sur une tourbière de couverture mesure des écoulements par l'intermédiaire de canaux tubulaires dans la masse tourbeuse équivalent à 10 % du ruissellement total. Ce genre de canaux est fréquemment rencontré dans des hauts-marais (Vosges, Massif central, P. Goubet et G. Thébaud, obser. pers.).

Matière organique

L'accumulation de la MO, principalement d'origine sphagnale, permet aux végétations de se couper des influences de la nappe minérale. Ceci offre aux sphaignes des conditions idéales

qui leur permettent de se développer rapidement et d'exclure les autres plantes, ou du moins de limiter leur effet de concurrence. L'équilibre entre production et décomposition dans les différentes microformes est un des facteurs explicatifs de la trame des mosaïques sur les hauts-marais et de la topographie à l'échelle de la microforme et du mésotope.

A partir de la surface (biomasse épigée) à la subsurface (biomasse hypogée) où elle est produite, la MO suit un parcours de décomposition complexe pour intégrer les parties plus profondes du catotelme.

Production

La faible production des HM contraste avec celle, plus forte, des bas-marais, quel que soit leur statut de richesse minérale et trophique. Par contre, sa capacité à accumuler la MO est forte, ceci ne s'expliquant que par les propriétés de certains des végétaux présents.

La production de MO est dépendante de nombreux facteurs comme, par exemple, la végétation, la température, l'eau disponible, le taux de nutriments présents et entrant dans le système. Les modalités de production de MO sont assez différentes suivant les types d'organismes et suivant les conditions écologiques à l'échelle de la microforme. Une sécheresse, même peu sévère, abaisse la productivité (Aerts *et al*., 2001), et altère des organites cellulaires (Gerdol, 1996). Pour *Sphagnum capillifolium*, McNeil et Waddington (2003) indiquent un arrêt de la photosynthèse pendant 20 jours après un épisode de dessiccation.

La biomasse hypogée, parfois difficile à mesurer étant donné la difficulté de différencier les racines de la tourbe ou les parties vivantes de parties mortes de la plante (Backéus, 1990), constitue pour certaines espèces la plus grande part. Wallén (1986) indique qu'en milieu subarctique la masse souterraine d'*Andromeda polifolia*, *Empetrum nigrum et Rubus chamaemorus* atteint 90 à 98 % de la masse totale, et représente également 95 % de la masse nouvelle annuelle. Cette biomasse a d'autant plus de chance d'être préservée qu'elle est déjà souterraine et s'étend dans le catotelme dans le cas de certaines graminoïdes aérenchymateuses. Dans les profils de tourbe, se sont les bases de touradons d'*Eriophorum vaginatum* ou les racines des éricacées qui se rencontrent le plus fréquemment, au dépend des parties aériennes.

Les sphaignes montrent de grandes variations spécifiques de productivité, parfois atténuées par des effets de site. Sur la centaine de résultats compilée par Nungesser (2003). Il est probable que les mesures soient aussi dépendantes de la méthodologie choisie. Néanmoins, il est clair que les taxons de la Section Cuspidata sont en général beaucoup plus productifs par unité de surface que ceux de la Section Acutifolia. Ceux de la Section Sphagnum se répartissant entre les deux pôles.

En vertue de la répartition des différentes sections dans les différentes microformes, il apparaît donc que le buttes soient moins productives que les banquettes, qui représentent les zones les plus turfigènes (Belyea et Clymo, 1999).

Décomposition

La décomposition de la MO dans les sols tourbeux correspond aux phénomènes de lessivage des composés solubles, issus du cytoplasme, et à la respiration des bactéries et champignons saprophytiques. La dégradation « animale » (arthropodes, vers) est restreinte.

De manière général, une saturation hydrique du sol limite l'activité des communautés saprophytiques bactériennes et fungiques, la vitesse de diffusion de l'oxygène étant 10 000 fois moins grande dans l'eau que dans l'air (Clymo, 1992). De plus, l'activité microbienne est ralentie par l'acidité et la température (Belyea, 1996).

L'origine botanique de la MO aussi est déterminante dans les processus de dégradation (Belyea et Clymo, 1999), ainsi que le taux de décomposition qu'elle a déjà subi (Belyea et Clymo, 1999 ; Hogg, 1993, Later *et al*., 1998, Thomas et Pearce, 2004). La MO facilement décomposable est minéralisée en premier et il reste celle plus difficilement assimilable par les micro-organismes, et des composés relictuels d'une nature plus difficile à dégrader. Outre la nature chimique des molécules en jeu, les taux d'azote et de phosphore dans la MO jouent aussi un rôle important (Ohlson, 1987). Un fort taux permet aux saprophytes une meilleure activité. Des recherches récentes montrent néanmoins que le taux de N n'est important que pour la zone aérobie de l'acrotelme (Thomas et Pearce, 2004) et n'a aucun effet dans le catotelme. Le taux d'azote dans les différentes espèces, plantes, ou éléments (feuilles, fruits, tiges) détermine aussi la vitesse de dégradation de la MO (Aerts *et al*., 2001; Limpens & Berendse, 2003b).

L'origine botanique de la MO est d'autant plus déterminante que des composés propres aux sphaignes ont été démontrés comme particulièrement défavorables aux attaques microbiennes. Painter (1991) explique ce phénomène par la libération dans l'eau lors des premières étapes de la décomposition de composés phénoliques qui, d'une part, inhibent certains processus physiologiques bactériens et, d'autre part, séquestrent les cations essentiels aux organismes microbiens. Il existe en plus au sein des parois de sphaignes des structures phénoliques polymérisées et d'autres cireuses particulièrement peu dégradables par les microorganismes et chimiquement stables (Van Breemen, 1995 ; Verheoven et Lievfeild, 1997). De façon expérimentale, la faculté des sphaignes à limiter la décomposition a été mise en évidence par Verhoeven et Toth (1995) par la forte réduction de dégradation de litière de carex après l'ajout de broyat de sphaignes. A titre de comparaison, Ohlson (1987) indique que 45-80 % de la masse de feuilles de *Carex rostrata* d'un bas marais se décompose en 1 an alors que certaines sphaignes sont encore intactes lors de leur entrée dans le catotelme (Johnson *et al.*, 1990). Le phénomène de meilleure préservation de la structure des sphaignes est aussi reconnue dans les profil de hauts-marais où les tourbes à éricacés sont plus humifiée que des tourbes à sphaignes, même si les premières sont plus récentes (Boon *et al*. ; 1986).

La décomposition des sphaignes est sélective et concerne d'abord les axes et dans un second temps les feuilles (Johnson *et al*., 1990). De ce fait toute la structure de la tourbe est modifiée et le changement de cohérence augmente la densité, baisse la conductivité hydraulique.

Les effets de décomposition différentielle induits par l'origine botanique trouvent une autre expression dans le contexte de la mosaïque des microformes. La MO des buttes est plus difficilement décomposée que celle des cuvettes, principalement à cause de la présence sur les buttes d'espèces de sphaignes riches en composés résistants à la dégradation. Johnson et Damman (1993) mesurent par exemple que *S. cuspidatum*, *S. lindbergii et S. angustifolium* se décomposent deux fois plus vite que *S. fuscum*. Belyea (1996) montre que la vitesse de décomposition dépend de l'espèce impliquée et pas seulement de l'écologie du taxon. Le taux de décomposition est d'autant plus élevé que le taux d'acides polyuroniques est faible (Van Breemen, 1995). Le taux de dégradation augmentant, l'écart se réduit entre les vitesses de dégradation de buttes et cuvettes (Limpens et Berendse, 2003).

Une fois produite, la MO intègre plus ou moins vite les parties basses de l'acrotelme pour se diriger vers le catotelme. C'est dans le premier qu'elle subit une forte dégradation. Clymo (1984) estime que seulement 10 % passe la limite. Mais de grandes différences entre les espèces de sphaignes sont reportées : *S. rubellum* et *S. fuscum* intégrant dans certaines études le catotelme presque intactes (Johnson *et al*., 1990). Il existe aussi des variations importantes dans l'estimation du temps de résidence de la MO dans l'acrotelme en fonction des lieux à différentes échelles (voir par exemple , Francez, 1991 ; Clymo, 1983 ; Ohlson & Økland,1998)

Les vitesses d'accumulation de la MO est elle aussi variable et ne peut en aucun cas être calculée sur la base d'une rapport réalisé entre l'épaisseur totale et l'âge des premiers dépôts. Ohlson et Dahlberg (1991), utilisant la méthode du collet de pin, observent des durées allant de 20 à 110 ans pour une même épaisseur de 40 cm.

Bilan carbone

Une nouvelle fois, la prise en compte des différentes échelles de réalisation des processus écologiques permet de mieux comprendre la logique de production et de décomposition de la MO, et donc celle du bilan carbone, différence entre ces deux paramètres. A l'échelle de la microforme, le bilan carbone dépend, en surface, d'une part du potentiel turfigène de la végétation, d'autre part du taux de dégradation dans l'acrotelme, lui même dépendant pour la même végétation du temps de résidence dans cette couche. Ce temps de résidence fait intervenir la notion de croissance des tiges de sphaignes alors que la productivité fait intervenir l'augmentation de la masse. En profondeur, c'est à la fois le taux de décomposition et l'épaisseur totale de tourbe qu'il est nécessaire de considérer. Le bilan est positif si la production de MO est supérieure à la dégradation dans l'acrotelme et dans le catotelme. La productivité est variable en fonction d'événements saisonniers (fonte des neiges, froid, chaleur, phénologie des sphaignes) ou catastrophiques (sécheresse, incendie, piétinement). La dégradation dans l'acrotelme est variable aussi, une saison humide peut par exemple inhiber l'activité saprophytique. Par contre, la dégradation dans le catotelme semble constante dans le temps et dépend surtout du type de MO et de son taux de dégradation, la MO la plus ancienne étant plus résistante (Thomas et Pearce, 2004).

Du point de vue dynamique, à l'échelle de la microforme, le bilan carbone est le résultat d'une dégradation constante sur l'ensemble de la colonne dans le catotelme (sous bilan B_{cato}) et d'un bilan dans l'acrotelme très fluctuant et directement dépendant de facteurs saisonniers et catastrophiques, (sous-bilan B_{acro}). C'est donc lui qui conditionne la séquestration de la MO dans l'édifice (Belyea et Malmer, 2004). Tant que B_{cato} est petit par rapport au second, la colonne s'accroît, mais au bout d'un certain temps, le catotelme devenant de plus en plus important, les deux bilans se rapprochent. A partir d'une certaine hauteur, l'équilibre est atteint (Clymo, 1984), et théoriquement l'état devient stationnaire. A ce stade, les variations de B_{acro} peuvent provoquer des variations topographiques de la microforme. Une banquette peut ainsi s'effondrer pour rejoindre une position de cuvette, ce qui induit à terme un changement de végétation. Dans ce cas, étant donné que les cuvettes sont moins productives que les banquettes, une boucle de rétroaction positive s'enclenche, la banquette deviendra cuvette. Le changement peut concerner les microformes alentours par un effet de contagions. La mise en évidence de ces processus non linéaires et leur modélisation sont récents mais prometteur dans l'interprétation dynamique des hauts-marais (Hilbert *et al*., 2000).

A l'échelle du mésotope, le bilan carbone est fortement dépendant des proportions entre buttes, banquettes et cuvettes (Ohlson et Økland, 1998).

Gaz

Les gaz jouant un rôle important dans le haut-marais sont l'oxygène (O_2), le dioxyde de carbone (CO_2) et le méthane (CH_4).

L'O_2 est présent sur la partie supérieure du haut-marais, au contact direct avec l'atmosphère. Il entre en jeu dans les phénomènes de respiration aérobie dans l'acrotelme, celle-ci s'effectuant sur des épaisseurs variables pour un même point en fonction de la saturation hydrique. Sa présence favorise la dégradation de la MO par les champignons et les bactéries.

L'O_2 pénètre en profondeur dans le catotelme par les aérenchymes des végétaux vasculaires. Ceci provoque une oxydation de la tourbe et des substances toxiques pour la plante comme les sulfides (Later *et al*., 1998 ; Lamers, 2001). Il est aussi produit dans les cuvettes ou les mares par des cyanobactéries et des algues, ce qui peut provoquer une oxydation en milieux pourtant saturés. Sa limitation dans les zones saturées de la tourbe serait fortement responsable de l'incapacité chimique pour les bactéries de décomposer les composés phénoliques des sphaignes (Freeman *et al*., 2004), avant même la nature chimique propre de ces composés, comme le prétend Painter (1991).

Les flux de carbone sortant du haut-marais s'effectuent sous forme gazeuse, principalement de CO_2 et de CH_4 gazeux et sous forme de carbone dissout (gaz et acides organiques). Une faible partie de la MO pouvant être exportée sous forme de particules de tourbes solides via le ruissellement ou le vent. Ces deux derniers cas étant surtout importants dans les zones dégradées (Faubert et Rochefort, 2002). Les émissions de CH_4 et de CO_2 sont a relier aux processus de dégradation de la MO. Une partie du CO_2 issus de la dégradation est immédiatement réutilisée par les sphaignes sous forme dissoute. Il existe donc un phénomène de recyclage directe, et la prise en compte du phénomène s'avère nécessaire dans les problèmes d'apparition de coussins ombrotrophiques. Ainsi Smolders *et al*. (2001) indiquent que l'établissement des coussins de Sphagnum magellanicum nécessite des teneurs en CO_2 dissout d'au moins 200 µmol/l.

Le CH_4 est produit par des consortium microbiens encore mal connus où bactéries et archées profitent d'une longue chaîne de dégradation de la MO, les uns donnant aux autres des substrats favorables à leur activité (Hales *et al*., 1996 ; Lloyd *et al*., 1998 ; Horn *et al*., 2003). La plus grande partie du CH_4 est produite dans le catotelme (Dinel *et al.,* 1988, Brown *et al.*, 1989), de sa base jusqu'à l'acrotelme (Clymo et Pearce, 1995). Mais une partie de MO est dégradée sous cette forme dans des parties temporairement saturées de l'acrotelme sous forme de poches, dans la zone basse proche du catotelme (Blodau et Moore, 2003) ou dans les cuvettes (Nedwell et Watson, 1995). La migration du CH_4 et du CO_2 s'effectue de la base vers le haut mais Aravena *et al.* (1993) indiquent sur des données d'âge C^{14} qu'ils peuvent migrer vers le bas sous forme gazeuse ou dissoute. La production de méthane varie beaucoup de place en place, en partie en fonction de la saison et du type de microforme (Johnson et Damman, 1993). Alors qu'elle est supposée constante dans le temps dans la masse profonde du catotelme, des productions plus importantes au printemps, en été (Nedwell et Watson, 1995) ou en automne (Tuittila *et al.*, 2000) sont reportées pour les couches superficielles. Le pic du printemps est interprété comme correspondant au développement des communautés méthanogènes après la période hivernale et non comme un processus purement chimique induit par la température (Nedwell et Watson, 1995). Les différentes microformes montrent des logiques de production, d'oxydation et d'émission propres. Les mesures d'émissions de CH_4 (ou même de CO_2) en laboratoire ou sur le terrain de indiquent des taux plus importants pour des bas-marais que des haut-marais et dans les creux (cuvettes et mares) plutôt que sur les buttes (Johnson et Damman, 1993 ; Frenzel et Karofeld, 2000). La plus grande partie du méthane produit est dégradé par des communautés méthanotrophes avant d'atteindre l'atmosphère, 99 % d'après Frenzel et Karofeld (2000). C'est la nature des tissus des végétaux dans la tourbe et à la surface qui détermine le volume de méthane s'échappant de l'édifice. Les aérenchymes de *Scheuchzeria palustris* et *Eriophorum vaginatum* étant pour les gaz d'excellents passages directs et passifs entre catotelme et atmosphère (Shannon *et al*., 1996 ; Frenzel et Karofeld, 2000 ; Greenup *et al*., 2000).

Le dégagement de méthane dans certaines zones est proposé comme cause possible de mortalité des coussins de sphaignes (Økland, 1989b).

Éléments minéraux

Le haut-marais ayant la particularité d'être limité en grande partie aux apports minéraux d'origine atmosphérique, la répartition et les flux entre les différents compartiments représentent des clés essentielles à la compréhension du fonctionnement général et conditionne fortement les stratégies de gestion. La recherche s'est concentrée principalement sur l'azote et le phosphore, les deux macronutriments limitant la production dans la plupart des édifices. Calcium et magnésium, ont aussi un rôle important dans les processus d'exclusion compétitifs et de transition entre bas et hauts marais. Des recherches ont été entreprises sur le soufre, notamment dans le cadre des effets des pluies acides sur la productivité et la dégradation de la MO.

Azote

L'azote se rencontre dans les tissus des plantes, l'eau, la biomasse microbienne et la tourbe. Les sources principales sont les précipitations, les aérosols et la fixation directe par les cyanobactéries vivant dans les tapis de sphaignes et l'eau superficielle (Williams *et al*., 1999 ; Norbakken *et al*., 2003).

Sphaignes et végétaux vasculaires sont d'importants réservoir capables d'accumulation et de recyclage. Les sphaignes, bien que ne possédant pas un appareil conducteur différencié sont capables d'importer des composés azotés du bas de la tige vers le capitulum, siège d'une grande concentration (Rydin et Clymo, 1989). Les végétaux vasculaires montrent aussi un recyclage interne important. En général les flux internes excèdent les flux externes (Aerts *et al*., 1999). Des processus externes de recyclage ont aussi été mis en évidence. Par exemple le port en tourradons d'*Eriophorum vaginatum* facilite la décomposition des bases de tiges et des gaines de feuilles, organes de réserves, juste au dessus des racines (Chapin *et al*., 1979).

L'importance du réservoir microbien et la répartition entre ses différentes composantes est plus difficile a estimer. La tourbe elle même est un puit important d'azote ce qui limite les pertes hors du système. De nombreux auteurs ont notés la forte proportion d'azote séquestré par le haut-marais estimée de 80 à 95 % de l'apport annuel total (Li et Vitt, 1997 ; Francez et Loiseau, 1999 ; Norbakken *et al*., 2003). Ces processus de recyclage varient entre les différents types biologiques mais moins en fonction du milieu (Aerts *et al*., 1999).

La circulation de l'azote dans les différents compartiments du haut-marais dépend de l'importance des apports, de leur régularité et du stock déjà présent. Il est intercepté par les parties aériennes des végétaux vasculaires ou par les sphaignes qui l'assimilent immédiatement (Li et Vitt 1997 ; Lamers *et al*., 2000 ; Berendse *et al*., 2001). Lors de la décomposition des sphaignes, il sera rendu disponible pour l'activité bactérienne ou l'assimilation par les racines des végétaux vasculaires (Marion *et al*., 1982 ; Li et Vitt, 1997). Les sphaignes jouent donc un rôle de filtre, de puits, privant les végétaux vasculaires d'une partie des apports (Lamers *et al*., 2000 ; Berendse *et al*., 2001). Ceci constitue un avantage compétitif essentiel à l'équilibre fonctionnel de l'édifice.

Pour les sphaignes, une augmentation des apports en azote mène d'abord à un stockage physiologique sous forme d'acides aminés, et si l'apport persiste, à un effet de saturation qui provoque une disponibilité plus forte d'azote pour les plantes vasculaires et la masse microbienne (Lamers *et al*., 2000 ; Berendse *et al*., 2001). Cet effet de stockage peut avoir des conséquences sur la croissance des sphaignes et devenir toxique (Touffet, 1971 ; Jauhiainen *et al*.,1994 ; van der Heijden *et al*., 2000). La plus grande disponibilité dans l'eau donne soit un avantage compétitif aux plantes vasculaires, soit à des sphaignes peu représentées sur les hauts-

marais (*S. fallax*) ce qui a pour conséquence un changement de végétation, et une minéralisation plus forte de la MO (Aerts *et al*., 2001 ; Hoosbeek *et al*., 2002 ; Bragazza *et al*., 2003).

A partir d'un certain seuil, le système bascule donc vers une autre répartition des apports ce qui modifie profondément son fonctionnement et sa pérennité. Un faible apport d'azote n'entraîne pourtant aucune variation de la croissance des sphaignes ou de l'activité bactérienne (Aerts *et al.* ; 2001). Parfois, l'origine de l'azote est d'ordre antropogénique local, lié à la fréquentation du site : pique-nique qui favorise la biomasse des insectes, gaz d'échappement en bord de route (Akagi et Osawa, 2005).

La caractérisation du seuil à partir duquel s'effectue le changement de végétation est primordiale dans une optique de préservation des hauts-marais et a fait l'objet de tentatives récentes. Par mesure directe du taux d'azote dans les tissus de sphaignes peuplant des zones ayant subit récemment un changement de végétation, Berendse *et al*. (2001) proposent un maximum de 20 mg/g d'azote et , Van der Heijden *et al*. (2000) de 15 mg/g. Dès 0,5 mg/g la quantité de N dans les tissus des sphaignes augmente (Norbakken *et al*., 2003). Sur la base de la charge locale annuelle mesurée, Bragazza *et al* (2004) suggèrent que le seuil critique en N se situe à 1 g/m^2/an. Ce résultat est proche de celui de Lamers *et al*. (2000) et de Norbakken *et al* (2003), qui proposent des valeurs légèrement supérieures, entre 1 et 1,5 g/m^2/an.

Phosphore

L'apport d'azote provoque un changement dans les éléments limitant le haut-marais. Il bascule d'une carence en N à une carence en P (Aerts *et al*., 1992 ; Boye *et al*., 1997 ; Bragazza *et al*., 2004). Braggaza *et al*. (2004) proposent que la bascule a lieu pour les sphaignes à un rapport de N/P>30. Boye *et al*. (1997) proposent une valeur de N/P>20, en précisant que sous la valeur de 14, la carence en en azote.

Des résultats contradictoires sur l'impact de P sur la décomposition ont été présentés (Coulson et Butterfield, 1978 ; Hogg *et al*., 1994). Les caractéristiques reconnues du cycle de P dans les milieux tourbeux sont d'une part sa séquestration rapide par la masse microbienne (Jonasson et Chapin, 1991), les plantes ne l'assimilant en grande partie que directement des précipitations. (Kellog et Brigdham, 2003), et d'autre part sa forte mobilité (Bragazza *et al*., 1998). Comme N, l'absorption de P par les sphaignes et les plantes vasculaires suit des mécanismes indépendants (Malmer *et al*., 1994). La capacité à assimiler l'élément apporte un fort avantage compétitif comme dans le cas de Molinia caerulea (Kirkham *et al*., 2001 ; Tomassen *et al*., 2004), ou d'*Eriophorum vaginatum* où le recyclage interne est très important (Jonasson et Chapin, 1991). Bragazza *et al*. (1998), pour des zones ombrotrophiques de marais alpins, indiquent un pic de concentration de P dans l'eau en fin d'hiver, puis d'une baisse pendant toute la saison de végétation.

Potassium

Gignac (1989) indique en comparant les concentrations dans les sphaignes et dans l'eau libre à différentes profondeurs que K et S sont vraisemblablement transportés par transport interne, comme N, ce qui permet de répondre à la forte demande du capitulum.

Braggaza *et al*. (2004) estime une carence en K à partir d'un rapport N/K>3.

Calcium et magnésium

Calcium et magnésium sont toxiques pour les sphaignes à pH élevés (Clymo, 1987). Ils sont rapidement fixés par les sites d'échanges des parois cellulaires jusqu'à saturation, de façon passive (Aulio, 1982).

Matthey (1996) propose qu'une tourbe est ombrotrophe pour Ca/Mg<5.

Soufre

Le soufre joue un rôle particulièrement important dans les phénomènes de toxicité du substrat pour les plantes vasculaires et de dégradation de la matière organique.

Les sulfides sont toxiques pour les plantes vasculaires (Armstrong *et al*., 1996 ; Smolders et Roelofs, 1996 ; Later *et al*., 1998), directement ou par l'intermédiaire de processus chimique comme la synthèse d'ammonium, lui aussi toxique (Lamers, 2001). Comme signalé plus haut, cet effet toxique est atténué notamment par la diffusion d'oxygène dans les aérenchymes.

Ferguson et Lee (1983) indiquent également une toxicité du soufre sous forme de dioxyde, qui affecte particulièrement les sphaignes.

LES GRADIENTS

Les gradients peuvent être définis comme des variations continues dans l'espace et le temps de paramètres écologiques structurant les communautés végétales (Lévêque, 2001). Pour ce qui est des tourbières, trois gradients font l'unanimité alors que d'autres restent discutés. Les gradients largement reconnus (Malmer, 1986 ; Økland, 1989b ; Gignac, 1993, Julve, 2004) sont un gradient de richesse en nutriment, le gradient hydrique et le gradient entre le centre du haut-marais et ces marges (plateau, marges). Un gradient de turfigenèse a été formulé par Økland, (1989b) et celui d'ouverture-fermeture en référence à l'importance de la canopée des ligneux arbustifs ou arborescents par Gignac (1993). A une autre échelle un gradient de continentalité, en fonction de l'importance des précipitations d'origine océanique, a également été proposé (Rydin *et al*., 1999).

Gradient de richesse en nutriments

A cause de la complexité des phénomènes physico-chimiques en jeu dans la structuration de l'écosystème et des communautés végétales, la délimitation d'un gradient par un seul paramètre facile à mesurer est rarement possible. De nombreuses études écophysiologiques ont montré que les plantes des tourbières étaient fortement sensibles aux variations de pH et de richesse en N, P et K. Grosvernier *et al*. (1999) proposent de bien différencier un gradient d'ombrotrophie-minérotrophie, exprimé par le pH et la concentration en Ca^{2+} et Mg^{2+}, et un gradient oligo-eutrophe, lié à la notion de fertilité ou d'indice trophique, fonction des concentrations en N, P et K. Bragazza et Gerdol (2002) montrent, dans des lieux tourbeux italiens, l'existence d'une certaine indépendance des deux paramètres dans l'eau bien qu'ils coïncident dans la tourbe. Dans ces mêmes tourbières, ils notent que les bryophytes se répartissent surtout en fonction du pH (eau et tourbe), alors que les plantes vasculaires le font surtout en fonction de la richesse trophique. De nombreuses études ont également montrées que les conditions physico-chimiques dans l'eau et dans la tourbe varient au cours d'une même saison se qui rend particulièrement difficile la caractérisation d'une zone précise (Damman, 1986 ; Bragazza *et al*., 1998 ; Gerdol, 1990 ; Tahvanainen, 2005).

Dans la pratique, c'est un gradient unique de végétation qui est considéré, et résumé sous le terme d'ombrotrophie-minérotrophie (Kutnar et Martincic, 2003). Il y a néanmoins parfois

des difficultés à caractériser la limite d'influence de la nappe minérale. Økland (1989b) précise que malgré les tentatives théoriques de définition de la limite, les problèmes de variations spatiales (verticales et horizontales) et temporelles, les possibles upwellings syn-tourbe (Siegel & Glaser, 1987; Hambuckers *et al.*, 1995) empêchent toute caractéristique claire.

Les préférences écologiques des plantes sont souvent utilisées pour délimiter la zone d'influence de la nappe minérale. Néanmoins, Økland (1989b) précise les facteurs qui permettent à certaines plantes de zones minérotrophes (bas-marais) de pousser dans des zones à priori majoritairement colonisées par des plantes typiques de milieux ombrotrophes. Il s'agit de phénomènes (1) de relictes survivantes d'un temps récent, (2) d'espèces encore ancrées dans la zone d'influence minérotrophique par leur système racinaire, (3) de fluctuation de la limite d'influence de la nappe minérale, donc des apparitions et disparitions conséquentes aux fluctuations de la limite, (4) d'enrichissement local par écoulements superficiels et donc concentration de certains nutriments, (5) d'enrichissement par des excréments, (6) de différences de taux de minéralisation (recyclage plus fréquent des nutriments), (7) de variation locale verticale et un enrichissement des dépressions au dépend des buttes.

Pour ce qui est du pH en particulier, sa caractérisation précise est parfois rendu difficile, surtout dans des relativement hauts pH. Tahvanainen (2005) reporte une différence significative entre le pH de l'eau libre et le pH d'expression des bryophytes, les mesures précises comparatives nécessitent donc un protocole strict. Dans le même ordre de réserve, Bragazza *et al*. (1998) indiquent des variations saisonnières de pH allant jusqu'à 1,2 unité, notamment dans les buttes.

Gradient d'humidité

Dans les HM, les communautés végétales s'organisent principalement suivant l'éloignement de la nappe. Ce sont les propriétés « hydrologiques » des sphaignes qui sont à l'origine de l'existence de l'écosystème. Les différentes espèces de sphaignes montrent des capacités particulières à faciliter les flux capillaires. Ceci a des conséquences immédiates sur leur écart potentiel au toit de la nappe. *Sphagnum capillifolium*, *S. fuscum* et *S. austinii* ont une grande capacité à rester humides même quand la distance de la nappe approche les 40 cm (Vitt *et al*., 1975 ; Flatberg, 1984 ; Daniel et Eddy, 1985). A l'extrême, *S. cuspidatum* croît lorsque la nappe affleure ou submerge les capitulum (Vitt *et al*., 1975 ; Daniel et Eddy, 1986).

Les communautés bryophytiques s'organisent donc en fonction de la distance du sol à la nappe. Pour les tapis ou les buttes de sphaignes il existe un ensemble de phénomène de rétroactions (feedback) négatives qui régule la distance entre le sol constitué par les sphaignes et la nappe. Ces phénomènes mettent en jeu la croissance des sphaignes, les limites des flux capillaires, les taux de décomposition. La croissance des buttes est bridée par la possibilité pour le toit de la nappe de pouvoir s'élever dans les mêmes proportions au niveau des cuvettes (Belyea et Clymo, 1999). Weltzin *et al*. (2001) constatent que la productivité des tapis de sphaignes et d'abord contrôlée par l'éloignement de la nappe. Les banquettes, en position moyenne, sont les plus productives tout en montrant des compositions floristiques variées.

Les plantes vasculaires sont également réparties en fonction du degré de saturation hydrique du sol, la limite la plus significative sur le gradient étant considérée comme celle qui sépare les espèces vivants en association mycorhizique et de celles possédant des aérenchymes, et donc entre les éricoïdes et les graminoïdes (Økland, 1989b).

Gradient plateau - bordure

Ce gradient met en relief les différences entre le plateau du haut-marais, montrant un acrotelme et un microrelief pleinement développés, et donc une végétation adaptée et considérée comme typique, et les bordures, pentues, au microrelief presque nul, sans acrotelme, souvent peuplée de végétaux de zones au sol bien aéré comme des ligneux arbustifs et arborescents, des éricoïdes, et des graminées supportant des battements de nappe importants comme la molinie (Økland, 1989b ; Økland *et al*, 2001 ; Van der Schaaf et Streefkerk, 2003). Le contraste entre le centre et les marges est d'autant plus marqué que le haut-marais est fonctionnel et que sa taille est grande. Il existe un flux drainant les éléments du centre du plateau vers les marges (Damman, 1986), et des données chimiques récentes montrent que le gradient est corrélé aux concentrations d'éléments toxiques à base de Mn, Al et Fe (Tahvanainen *et al*., 2002). Le gradient plateau-bordure est identifié comme identique au gradient ombre-lumière par certains auteurs (Økland *et al*, 2001). Les études sur des hauts-marais en contexte non sylvatique montrent néanmoins que même sans boisement, les marges restent différentes du point de vue floristique et hydrologique (van der Schaaf, 1999).

Gradient ombre - lumière

Ce gradient est proposé, entre autre, par Gignac (1993) pour prendre en compte la densité des ligneux arborescents et arbustives sur le haut-marais et son effet sur la couverture herbacée et muscinale. La présence de ces végétaux sur les hauts-marais, au niveau des marges ou du plateau semble avoir été importante au cours du développement de certains édifices, et semble aussi fréquente dans certaines zones continentales (Glaser et Jenssen, 1986 ; Malmer, 1986). En Amérique du Nord, ce fait est facilité par la présence d'arbres adaptés au HM comme *Picea mariana*. En Europe, ce gradient se superpose à celui du plateau-bordure et ne semble pas être reconnu.

Gradient turfigénèse forte - turfigénèse faible

Ce gradient est cité par Økland, (1989b) sur des propositions implicites de Malmer. Même si il existe une variation graduelle du potentiel de turfigenèse des communautés végétales il semble difficile de relier ce fait à un concept de gradient écologique. Le potentiel de turfigenèse est malgré cela un point clé du fonctionnement du haut-marais et jusqu'à aujourd'hui, il n'a pas fait l'objet d'un développement à la hauteur de son importance, notamment en terme de diagnostic écologique.

Gradients à d'autres échelles spatiales

De nombreux auteurs insistent sur l'importance de facteurs climatiques exprimés suivant des gradients de continentalité ou latitudinaux (Malmer, 1986 ; Gignac, 1993 ; Rydin *et al*., 1999). Gignac (1993) indique ainsi que les bryophytes des hauts-marais se répartissent en fonction de la saison de croissance, de l'indice d'océanité et des biotempératures. Il montre que certaines d'entre elles n'occupent pas la même niche en fonction de l'importance des influences océaniques.

Les analyses d'eau des précipitations montrent de grandes différence dans la concentration d'éléments minéraux, principalement de Na^+ et de Cl^- (par exemple voir Robert *et al*., 1999). D'après Rydin *et al*. (1999) c'est principalement la neutralisation de la tourbe par l'apport d'anion, de magnésium en particulier, qui provoque des changements dans les communautés végétales. Le montant annuel des précipitations étant lui aussi plus important à

proximité de l'océan, c'est au total beaucoup plus d'éléments minéraux qui sont apportés aux zones ombrotrophiques d'influence océanique forte. Certaines communautés ou plantes, plutôt représentées dans des zones minérotrophiques en zones continentales se rencontrent ainsi fréquemment sur des hauts-marais fonctionnels en zones océaniques (*Rhynchospora alba*, *Sphagnum papillosum* (Rydin *et al*., 1999)).

L'influence de l'océan et du gradient de température s'exprime aussi à l'échelle du mésotope. La forme des mésotopes et la proportion relative des microformes s'expliquent par ces deux facteurs (Ingram, 1982 ; Lindsey, 1995 ; Økland, 1989a).

CONCLUSION

La meilleure connaissance des compartiments, flux et gradients des hauts-marais améliore la compréhension général de l'écosystème. Cette connaissance, permet de mieux rendre compte des données fonctionnelles essentielles que sont : (1) l'importance des sphaignes dans les processus de régulation hydraulique, de productivité, de dégradation de la MO et d'exclusion des compétiteurs ; (2) la forte interdépendance entre communauté végétale, topographie de surface, régulation hydraulique et logique de production et de dégradation de la MO ayant pour conséquence l'individualisation d'unités hydromorphologiques ; (3) la diversité et l'importance des phénomènes de seuils et de boucles de rétroaction (feedbacks) positive et négative ; (4) la nature systémique hiérarchique du haut-marais, où les processus opèrent à différents niveaux.

Cette structure en modules, applicable à l'échelle des microformes et des microtopes, reste utilisable à l'échelle du mésotope, chaque complexe pouvant être décrit en terme de mosaïque de mésotope, eux aussi, caractérisés par leur propre logique floristique, hydraulique, topographique, et accumulatrice de MO. Le passage d'une échelle à une autre montre l'émergence de caractéristiques nouvelles, tant du point de vue hydraulique, que topographique ou floristique. Par exemples : à précipitations constantes, à partir d'une taille critique, un réseau de drainage se met en place, de nouveaux microtopes apparaissent (le système de mares concentriques du centre du plateau). A partir d'une certaine taille, le haut-marais influe sur le climat local.

Sans aller plus avant dans la description du fonctionnement global ou la proposition d'un modèle conceptuel d'apparition et de fonctionnement, la connaissance des compartiments, flux et gradients permet aux gestionnaires de mieux prendre en compte des facteurs essentiels en terme de préservation ou de restauration. Par exemple, l'existence de seuils fonctionnels critiques implique pour lui de définir l'état du système face à ces seuils, d'établir le potentiel de recouvrement face aux perturbations. La charge en azote est particulièrement importante. La dynamique turfigène aussi, puisque (1) tout ralentissement peut entraîner de grands changements topographiques (effondrement, affaissement de certaines zones), ayant des conséquences immédiates en terme de végétation et de production (rétroaction positive), et (2) c'est la croissance des sphaignes qui prévient de l'installation des ligneux.

REMERCIEMENTS

Ce travail de synthèse et d'analyse bibliographique fait partie d'une réflexion plus générale sur le fonctionnement des hauts-marais préalable à une étude des hauts-marais de l'Allier dans le cadre d'une thèse de doctorat (Pierre Goubet). Ce travail a été financé par le Conseil Général de l'Allier par le moyen d'une bourse d'étude.

Ce travail a été permis grâce à l'assistance technique et le partage d'idées de nombreuses personnes. Nos remerciements vont plus particulièrement à René Schumacker et Cécile Wastiaux (Station Scientifique des Hautes-Fagnes, Université de Liège, Belgique) et à Philippe Julve (Hermine, bureau d'étude, Armentières, France) pour la mise à disposition de documents bibliographiques et les nombreuses discussions profitables que nous avons partagées.

BIBLIOGRAPHIE

AABY B. (1976)- Cyclic climatic variations in climate over the past 5,500 yr reflected in raised bogs. Nature, 263: 281-284.

AERTS R., VERHOEVEN J.T.A & WHIGHAM D.F. (1999)- Plant-mediated controls of nutrient cycling in temperate fens and bogs. Ecology, 80: 2170-2181.

AERTS R., WALLÉN B. & MALMER N. (1992)- Growth limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. Journal of Ecology, 80: 131-140.

AERTS R., WALLÉN B., MALMER N. & DE CALUWE H. (2001)- Nutritional constraints on *Sphagnum* -growth and potential decay in northern peatlands. Journal of Ecology, 89: 292-299.

ALMQUIST-JACOBSON H. & FOSTER D.R. (1995)- Toward an integrated model for raised bog development : theory and field evidence. Ecology, 76(8): 2503-2516

ARAVENA R., WARNER B.G., CHARMAN D.J., BELYEA L.R., MATHUR S.P. & DINEL H. (1993)- Carbon istopic composition of the deep carbon gases in an ombrogenous peatland, Northwestern Ontario, Canada. Radiocarbon, 35: 271-276.

ARMSTRONG J., AFREES-ZOBAYED F. & ARMSTRONG W. (1996)- *Phragmites* die-back: sulfide and acetic induced bud and root death, lignifications, and blockages with aeration and vascular systems. New Phytologist, 134: 601-614.

ASADA T. (2002)- Vegetation gradients in relation to temporal fluctuation of environmental factors in Bekanbeushi peatland, Hokkaido, Japan. Ecological Research, 17: 505-518.

AULIO K. (1982)- Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. II. Intra- and inerspecific variation in four species from ombrotrophic and minerotrophic habitats. Annales Botanici Fennici, 19: 93-101.

BACKÉUS I. (1990)- Production and depth distribution of fine roots in a boreal open bog. Annales Botanici Fennici, 27(3): 261-265.

BAIRD A.J. & GAFFNEY S.W. (1995)- A partial explanation of the dependency of hydraulic conductivity on positives pore water pressure in peat soils. Earth Surface Processes and Landforms, 20: 561-566.

BARBER K.E. (1981)- Peat stratigraphy and climatic change. Rotterdam. 219 p.

BECKWITH C.W., BAIRD A.J. & HEATHWAITE A.L. (2003)- Anisotropy and depth-related heterogeneity of hydraulic conductivity in a bog peat. I: laboratory measurements. Hydrological Processes, 17: 89-101.

BELLAMY D.J. & RIELEY J. (1967)- "Some ecological statistics of a ""miniature"" bog." Oikos, 30: 33-40.

BELYEA L.R. (1996)- Separating the effect of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland. Oikos, 77: 529-539.
BELYEA L.R. & CLYMO R.S. (1999)- Do hollows control the rate of peat bog growth? "In Standen V., Tallis J.H. & Meade R. (Eds), Patterned mires and mires pools. Origin and development; flora and fauna. British Ecological Society, London." 55-65.
BELYEA L.R. & CLYMO R.S. (2001)- Feedback control of the rate of peat formation. Proceedings of the Royal society of London B., 268: 1315-1321.
BELYEA L.R. & MALMER N. (2004)- Carbon sequestration in peatland : patterns and mechanisms of response to climate change. Global Change Biology, 10: 1043-1052.
BERENDSE F., VAN BREMEN N., RYDIN H., BUTTLER A., HEIJMANS M., HOOSBEEK M., LEE J., MITCHELL E., SAARINEN T., VASANDER H. & WALLÉN B. (2001)- Raised atmospheric CO2 levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. Global Change Biology, 7: 591-598.
BLODAU C. & MOORE T.R. (2003)- Micro-scale CO2 and CH4 dynamics in peat soil during a water fluctuation and sulfate pulse. Soil Biology and Chemistry, 35: 535-547.
BOEYE D., VERHAGEN B., VAN HAESEBROECK V. & VERHEYEN R.F. (1997)- Nutrient limitation in species-rich lowland fens. Journal of Vegetation Science, 8: 415-424.
BOGGIE R., HUNTER R.F. & KNIGHT A.H. (1958)- Studies of the root developmnent of plants in the field using radioactive tracers. Journal of Ecologie, 46: 621-639.
BOON J.J., DUPONT L. & DE LEEUW J.W. (1986)- Characterization of a peat bog profile by curie point pyrolysis - mass spectrometry combine with multivariant analysis and by pyrolysis gas chromatography-mass spectrometry In Fuchsman C.H. (Ed.). Peat and water. Elsevier. 215-239.
BRAGAZZA L. (1996)- Delimitation of the aerobic peat layer in a Sphagnum mire on the southern Alps. Oecologia Montana, 5: 41-46.
BRAGAZZA L. & GERDOL R. (2002)- Are nutrient availability and acidity-alkalinity gradients related in *Sphagnum*-dominated peatlands? Journal of Vegetation Science, 13: 473-482.
BRAGAZZA L., ALBER R. & GERDOL R. (1998)- Seasonal chemistry of a pore water hummocks and hollows in a poor mire in the southern Alps (Itlay). Wetlands, 18: 320-328.
BRAGAZZA L., TAHVANAINEN T., KUTNAR L., RYDIN H., LIMPES J., H'AJEK M., GROSVERNIER P., HÁJEK T., HAJKOWA P., HANSEN I., IACUMIN P. & GERDOL R. (2004)- Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric deposition in Europe. New Phytologist, 163: 609-616.
BRAGG O.M., BROWN J.M.B. & INGRAM H.A.P. (1991)- Modelling the ecohydrological consequences of peat extraction from a Scottish raised mire. In Nachtnebel H.P. & Kovar K. (Eds.), Hydrological basis of ecologically sound management of soil and groundwater. Publ. No. 202, IAHS, Wallingford. 13-22.
CASPARIE W.A. (1972)- Bog development in southeastern Drenthe (The Netherlands). Vegetatio, 25: 1-271.
CHAPIN III F.S., VAN CLEVE K. & CHAPIN M.C. (1979)- Soil temperature and nutrient cycling in tussock growth of *Eriophorum vaginatum*. Journal of Ecology, 67: 169-189.
CLYMO R.S. (1984)- The limits to peat bogs growth. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B303: 605-654
CLYMO R.S. (1973)- The growth of *Sphagnum*: some effects of environment. Journal of Ecology, 61: 849-869.
CLYMO R.S. (1987)- Interactions of *Sphagnum* with water and air. In Hutchinson T.C. & Meema K.M. (Eds), Effects of atmospheric pollutants on forests, wetlands and agricultural ecosystems, Springer, Berlin. pp. 513-529.
CLYMO R.S. (1992)- Models of peat growth. Suo, 43(4-5): 127-136.

CLYMO R.S. (1998)- *Sphagnum*, the peatland carbon economy, and climate change. In Bates J.W., ASHTON N.W. & DUCKETT J.G. (Eds), Bryology for the Twenty-first century, British Bryological Society, London. 361-368.
CLYMO R.S. & PEARCE M.E. (1995)- Methane and carbon dioxide production in, transport through, and efflux from a peatland. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, A 350: 249-259.
COULSON J.C. & BUTTERFIELD J. (1978)- An investigation of the biotic factors affecting the rates of plant decomposition on blanket bog. Journal of Ecology, 66: 631-650.
DAMMAN A.W.H. (1986)- Hydrology, development, and biochemistry of ombrogenous peat bogs with special refreence to nutrient relocation in western Newfoundalnd bog. Canadian Journal of Botany, 64: 384-394
DANIELS R.E & EDDY A. (1985)- Handbook of European Sphagna. Institute of Terrestrial Ecology. Huntingdon (UK). 262 p.
EGGELSMANN R. (1984)- Annual ground water course in peatlands with different using (vegetation). Proc. 7th Int. Peat Congress, Dublin, 1984, 1: 137-147.
FAUBERT P. & ROCHEFORT L. (2002)- Response of peatland mosses to burial by wind-dispersed peat. The Bryologist 105(1): 96-103.
FERLAND C. & ROCHEFORT L. (1997)- Restoration techniques for *Sphagnum*-dominated peatlands. Canadian Journal of Botany, 75: 1110-1118.
FLATBERG K.I. (1984)- A taxonomic revision of the *Sphagnum imbricatum* complex. Norske Vidensk. Selsk. Skrift., 3: 1-80.
FRANCEZ A.J & LOISEAU P. (1999)- Devenir de l'azote minéral dans les tourbières à *Sphagnum fallax*. Canadian Journal of Botany, 77: 1136-1143.
FRANCEZ A.-J. (1991)- Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à sphaignes des Monts du Forez (Puy-de-Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris 6. 320 p.
FRENZEL P. & KAROFELD E. (2000)- CH4 emission from a hollow-ridge complex in a raised bog: The role of CH4 production and oxidation. Biogeochemistry, 51: 91-112.
GEHRKE C. (1998)- Effects of enhanced UV-B radiation on production-related properties of a Sphagnum fuscum dominated subarctic bog. Functional Ecology, 12: 940-947.
GERDOL R. (1990)- Vegetation patterns and nutrient status of two mixed mires in the southern Alps. Journal of Vegetation Science, 1: 663-668.
GERDOL R. (1996)- The seasonal growth pattern of *Sphagnum magellanicum* Brid. in different microhabitats on a mire in the southern Alps (Italy). Oecologia Montana, 5, 13-20.
GERDOL R., BONORA A., MARCHESINI R., GUALANDERI R. & PANCANDI S. (1998)- Growth response of *Sphagnum capillifolium* to night time temperature and nutrient level: mechanisms and implications for global change. Artic and Alpin Research, 30(4): 388-395.
GIGNAC D. (1989)- Mineral content of mire surface water and hummock-forming *Sphagnum* species in peatlands of western Canada. Lindbergia, 15: 151-160.
GIGNAC L.D. (1993)- Distribution of *Sphagnum* species, communities, and habitats in relation to climate. Advances in Bryology, 3: 187-222.
GORE A.J.P. (Eds). (1983)- Ecosystems of the World 4A, Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor. Elsevier: Oxford. 479 p.
GREENUP A.L., BRADFORD M.A., MCNAMARA N.P., INESON P. & LEE J.A. (2000)- The role of Eriophorum vaginatum in CH4 flux from an ombrotrophic peatland. Plant and Soil, 2007: 265-272.
GROSVERNIER P.R., MATTHEY Y. & BUTTLER A.. (1995)- Microclimate and physical properties of peat: new clues to the understanding of bog restoration processes. In Wheeler B.D., Shaw

S.C., FOJT W.J. & ROBERTSON R.A. (EDS), Restoration of Temperate Wetlands, Wiley, Chichester. pp.425-450.
GROSVERNIER P.R., MATTHEY Y., BUTTLER A. & GOBAT J.-M. (1999)- Characterization of peats from histosols disturbed by different human impacts (drainage, peat extraction, agriculture). Ecologie, 30: 23-31.
GUNNARSSON U., MALMER N. & RYDIN H. (2002)- Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated ecosytem? A 40-year study. Ecography, 25: 685-704.
HALES B.A., EDWARDS C., RITCHIE D.A., HALL G., PICKUP R.W & SAUNDERS J.R. (1996)- Isolation and identification of methanogen-specific DNA from blanket bog peat by PCR amplification and sequence analysis. Applied and Environmental Microbiology, 62(2): 668-675.
HAYWARD P.M. & CLYMO R.S. (1983)- The growth of *Sphagnum*: experiments on, and simulation of, some effects of light flu and water-table depth. Journal of Ecology, 71: 845-863.
HEMOND H.F. & GOLDMAN J.C. (1985)- On non-darcian water flow in peat. Journal of Ecology, 73: 579-584.
HILBERT D.W., ROULET N. & MOORE T. (2000)- Modelling and analysis of peatlands as dynamical systems. Journal of Ecology, 88: 230-242.
HOGG E.H. (1993)- Decay potential of hummock and hollow *Sphagnum* peats at different depths in a Swedish raised bogs. Oikos, 66: 269-278.
HOGG E.H., MALMER N. & WALLÉN B. (1994)- Regional and microsite variation in the potential decay rate of *Sphagnum magellanicum* in south Swedish raised bogs. Ecography, 17: 50-59.
HOLDEN J. & BURT T.P. (2003)- Hydraulic conductivity in upland blaket peat: measurement and variability. Hydrological Processes, 17: 1227-1237.
HOOSBEEK M.R., VAN BREEMEN N.C., VASANDER H., BUTTLERS A. & BERENDSE F. (2002)- Potassium limits potential growth of bog vegetation under elevated atmospheric CO2 and N deposition. Global Change Biology, 8: 1130-1138.
HORN M.A., MATTHIES C., KÜSEL K., SCHRAMM A. & DRAKE H.L. (2003)- Hydrogenotrophic methanogenesis by moderatly acid-tolerant methanogens of a methane-emitting acidic peat. Applied and Environmental Microbiology, 69(1): 74-83.
ILOMETS M. (1984)- On the cyclical nature of the development of bogs. Academy of Sciences of the Estonian SSR, Estonian Geographical Society, Tallinn. Estonia: Nature, Man, Economy: 68-77.
INGRAM H.A.P. (1982)- Size and shape in raised mire ecosystems: a geophysical model. Nature, 27: 300-303
INGRAM H.A.P. (1983)- Hydrology. In Gore A.J.P. (Ed), Mires: swamp, bog, fen and moor. General studies. Elsevier, Amsterdam. 67-158
INGRAM H.A.P. (1978)- Soil layers in mires: function and terminology. Journal of Soil Science, 29: 224-227.
INGRAM H.A.P. (1967)- Problems of hydrology and plant distribution in mires. Journal of Ecology, 55: 711-724.
INGRAM H.A.P. (1987)- Ecohydrology of Scottish peatlands. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences, 78: 287-296.
INGRAM H.A.P., RYCROFT D.W. & WILLIAMS D.J.A. (1974)- Anomalous transmission of water through certain peats. Journal of Hydrology, 22: 213-218.
IVANOV K.E. (1981)- Water movements in mirelands.(translated by A. Thompson and H.A.P. Ingram). Academic Press, London, England. 276 p.
JÄDERLUND A., ZACKRISSON O & NILSONN M.-C. (1996)- Effect of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. Journal of Chemical Ecology, 22(5): 973-

JAUHIAINEN J., VASANDER H. & SILVOLA J. (1994)- Response of *Sphagnum fuscum* to N deposition and increased CO2. Journal of Bryology, 18: 83-95.
JOHNSON L.C. & DAMMAN A.W.H. (1991)- Species-controlled *Sphagnum* decay on a south Swedish raised bog. Oikos, 61: 234-242.
JOHNSON L.C., DAMMAN A.W.H. & MALMER N. (1990)- *Sphagnum* macrostructure as an indicator of decay an compaction in peat cores from an ombrotrophic south Swedish peat-bog. Journal of Ecology, 78: 633-647.
JONASSON S. & CHAPIN III F.S. (1985)- Seasonal uptake and allocation of phosphorus in *Eriophorum vaginatum* L. measured by labelling with 32P. New Phytologist, 118: 349-357.
JULVE P. (2004)- World mire classification : an approach based on their origin, development and vegetation. International Peat Journal, 12: 41-54.
KELLOG L.E. & BRIDGHAM S.D. (2003)- Phosphorus retention and movement across an ombrotrophic-minerotrophic peatland gradient. Biogeochemistry, 63: 299-315.
KIRKHAM F.W. (2001)- Nitrogen uptake and a nutrient limitation in six hill moorland species in relation to atmospheric nitrogen deposition in England and Wales. Journal of Ecology, 89: 1041-1053.
KUTNAR L. & MARTINČIČ A. (2003)- Ecological relationships between vegetation and soil-related variables along the mire margin-mire expanse gradient in the Julian Alps, Sovenia. Annales Botanici Fennici, 40: 177-189.
LAINE J. (1984)- Estimation of evapotranspiration from peatlands by means of daily water table hydrographs. Publ. Depart. Peatland Forestry Univers.Helsinski, 5: 1-100.
LAMERS L.P.M. (2001)- Tackling biochemical questions in peatlands. Thesis of the University of Nijmegen. 161 p.
LAMERS L.P.M., BOBBINK R. & ROELOFS J.G.R. (2000)- Natural nitrogen filter fails in polluted raised bogs. Global Change Biology, 6: 583-586.
LATTER P.M., HOWSON G., HOWARD D.M. & SCOTT W.A. (1998)- Long-term study of litter decomposition on a Pennine peat bog: which regression? Oecologia, 113: 94-103.
LELOUP E. & JACQUEMART S. (1963)- Ecologie d'une tourbière bombée (Haute-Ardenne, La Fange aux Mochettes). Mémoires Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, 149: 159 p. + 4pl.
LÉVÊQUE C. (2001)- Ecologie. De l'écosystème à la biosphère. Dunod. Paris. 502 p.
LI Y. & VITT D.H. (1997)- Pattens of retention and utilization of aerially deposited nitrogen in boreal peatlands. Ecoscience 4: 106–116.
LIMPENS J. & BERENDSE F. (2003)- How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing Sphagnum. Oikos, 103: 537-547.
LINDSEY R.A. (1995)- The ecology, classification and conservation of ombrotrophic mires. Scottish Natural Heritage, Perth, Scotland, U.K.
LLOYD D, THOMAS K.L., HAYES A., HILL B., HALES B.A., EDWARDS C., SAUNDERS J.R., RITCHIE D.A. & UPTON M. (1998)- Micro-ecology of peat: minimally invasive analysis using confocal laser scannig microscopy, membrane inlet mass spectrometry and PCR amplification of methanogen-specific gene sequences. FEMS Microbiology Ecology, 25: 179-188.
LOXHAM M. & BURGHARDT W. (1986)- Saturated and unsaturated permeabilities of north German peats. In Fuchsman C.H. (Ed.). Peat and water. Elsevier. 37-59.
MALMER N. (1986)- Vegetational gradients in relation to environmental conditions in northwestern European mires. Canadian Journal of Botany, 64: 375-383.
MALMER N. (1962)- Studies on mire vegetation in the archaean area of southwestern Götaland (south Sweden). II. Distribution and seasonal variation in elementary constituents on some mire sites. Op. Bot. Soc. Bot. Lund., 7(2): 1-67.

MALMER N., ALBINSSON C., SVENSSON B.M. & WALLÉN B. (2003)- Interferences between Sphagnum and vascular plants effects on plant community structure and peat formation. Oikos, 100: 469-482.
MALMER N., SVENSSON B.M. & WALLÈN B. (1994)- Interactions between Sphagnum mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 29: 483-496.
MANEVILLE O., V. VERGNE & O. VILLEPOUX (1999)- Le monde des tourbières et des marais. Delachaux et Niestlé, Lausanne. 320 p.
MATHUR S.P. & LÊVESQUE M. (1985)- Negative effect of depth on saturated hydraulic conductivity of histosols. Soil Science, 110: 462-
MATTHEY Y. (1996)- Conditions écologiques de la régénération spontanée du Sphagnion magellanici dans le Jura Suisse. Thèse Université de Neuchâtel, Suisse. 233 p. + Annexes.
MCNEIL P. & WADDINGTON J.M. (2003)- Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO2 exchange on a cutover bog. Journal of Applied Ecology, 40: 354-367.
MIDDELDORP A.A. (1986)- Functional palaeoecology of the Hahnenmoor raised bog ecosystem. A study of vegetaion history, production and decomposition by means of pollen density dating. Review of Palaeobotany and Palynology, 49: 1-73.
MIOUZE C. (1985)- Etude hydrologique et hydrogéologique du site expériemental de la Barthe. D.E.A. Science de l'Eau, Paris 6. 88 p.
MOLLET A.M., FRANCEZ A.J., GILLET F. & SCHUMACKER R. (1985)- Contribution à la connaissance des tourbières d'Auvergne. Végétation et physico-chimie des sites de Chambedaze et de la Godivelle (Puy-de-dôme). Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne, 51: 51-59.
NEDWELL D.B. & WATSON A. (1995)- CH4 production, oxidation and emission in a U.K. ombrotrophic peat bog: influence of SO42- from acid rain. Soil Biology and Biochemistry, 27(7): 893-903.
NICHOLS D.S. & BROWN J.M. (1980)- Evaporation from a *Sphagnum* moss surface. Journal of Hydrology, 48: 289-302.
NORDBAKKEN J.F., OHLSON M. & HÖGBERG P. (2003)- Boreal bog plants: nitrogen sources and uptake of recently deposited nitrogen. Environmental Pollution, 126: 191-200.
NUNGESSER M.K. (2003)- Modelling microtopography in boreal peatlands: hummocks and hollows. Ecological Modelling, 165: 175-207.
OHLSON M. (1987)- Spatial variation in decomposition rate of *Carex rostrata* leaves in a swedish mire. Journal of Ecology, 75: 1191-1197.
OHLSON M. & ØKLAND R.H. (1998)- Spatial variation in rates of carbon and nitrogen accumulation in a boreal bog. Ecology, 79: 2745-2758.
ØKLAND R.H. (1989)- A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions. Sommerfeltia, 8: 1-172.
ØKLAND R.H. (1989)- Hydromorphology and phytogeography of mires in inner Østfold and adjacent part of Akershus, SE Norway, in relation to regional variation in SE Fennoscandian mire. Opera Botanica, 96: 1-122.
ØKLAND R.H., ØKLAND T. & RYDGREN K. (2001)- A scandinavian perspective on ecological gradients in north-west European mires : reply to Wheeler and Proctor. Journal of Ecology, 89: 481-486.
PRICE J.S. (1991)- Evaporation from a blanket bog in a foggy coastal environment. Boundary-Layer Meteorology, 57: 391-406.
REEVE A.S., SIEGEL D.I. & GLASER P.H. (2000)- Simulating vertical flow in large peatlands. Journal of Hydrology, 227: 207-217.

REYNOLDS W.D., BROWN D.A., MATHUR S.P. & OVEREND R.P. (1992)- Effect of in-situ gas accumulation on the hydraulic conductivity of peat. Soil Science, 153(5): 397-408.
ROBERT C., ROCHEFORT L. & GARNEAU M. (1998)- Natural revegetation of two block-cut mined peatlands in eastern Canada. Canadian Journal of Botany, 77: 447-459.
RYCROFT D.W., WILLIAMS D.J.A & INGRAM H.A.P. (1975)- The transmision of water through peat I. Review. Journal of Ecology, 63: 535-556.
RYDIN H. (1993)- Interspecific competition between Sphagnum mosses on a raised bog. Oikos, 66: 413-423.
RYDIN H. & CLYMO R.S. (1989)- Transport of carbon and phosporus compounds about Sphagnum. Proc. Roy. Soc. London, B237: 63-84.
RYDIN H., SJÖRS H & LÖFROTH M. (1999)- Mires. Acta Phytogeographica Suecica, 84: 91-112.
SCHOUWENAARS J.M., VAN AMERONGEN F. & BOOLTINK M. (1992)- Hydraulic resistance of peat layers and downward seepage in bog relicts. International Peat Journal, 4: 65-76.
SHANNON R.D., WHITE J.R., LAWSON J.E. & GILMOUR B.S. (1996)- Methane efflux from emergent vegetation in peatlands. Journal of Ecology, 84: 239-246.
SIEGEL D.I. & GLASER P.H. (1987)- Groundwater flow in a bog-fen complex, Lost River Peatland, Northern Minnesota. Journal of Ecology, 75: 743-754.
SJÖRS H. (1990)- Divergent succesions in mires, a comparative study. Aquilo, Ser Botanica, 28: 67-78.
SMOLDERS A.J.P. & ROELOFS J.G.M. (1993)- The roles of internal iron hydroxyde precipitation, sulfide toxicity and oxidizing ability in the survival of Stratiotes aloides roots at different iron concentration in sediment porewater. New Phytologist, 133: 253-260.
SMOLDERS A.J.P., TOMASSEN H.B.M., PIJNAPPEL H.W., LAMERS L.P.M. & ROELOFS J.C.M. (2001)- Substrate-derived CO2 is important in the development of Sphagnum spp. New Phytologist, 152: 325-332.
SVENSSON G. (1988)- Fossil plant-communities and regeneration patterns on a raised bog in south Sweden. Journal of Ecology, 76: 41-59.
TAHVANAINEN T. (2005)- Diversity of water chemistry and vegetation of mires in the Kainuu region, middle boreal Finland. University of Joensuu, PhD Dissertations in Biology, 33. 30 p.
TAHVANAINEN T., SALLANTAUS T., HEIKKILÄ & TOLONEN K. (2002)- Spatial variation of mire surface water chemistry and vegetation in northeastern Finland. Annales Botanici Fennici, 39: 235-251.
TALLIS J.H. (1987)- Fire and flood at Holmes Moss (England, UK): Erosion processes in an upland blanket mire. Journal of Ecology, 75(4): 1099-1130.
TALLIS J.H. (1973)- Studies on southern Pennine peats. V. Direct observations on peat erosion and peat hydrology at Featherbed Moss, Derbyshire. Journal of Ecology, 83: 1-22.
THÉBAUD G. , CUBIZOLLE H. & PÉTEL G. (2003)- Etude préliminaire des haut marais ombrotrophes du Forez septentrional et des Bois-Noirs (Massif central, France): végétation, évolution et dynamique actuelle. Acta Botanica Gallica, 150(1): 35-57.
THOMAS P.A. & PEARCE M.E. (2004)- Role of cation exchange in preventing the decay of anoxic deep bog peat. Soil Biology and Biochemistry, 36: 23-32.
TOMASSEN H.B.M., SMOLDERS A.J.P., LIMPENS J., LAMERS P.M. & ROELOFS J.G.M. (2004)- Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs : dessication or high N deposition? Journal of Applied Ecology, 41: 139-150.
TOUFFET J. (1971)- Etude expérimentale de l'influence de la nature et de la concentration minérale du milieu sur le développement et la teneur en cations des sphaignes. Botanica Rhedonica, A, 10: 293-302.

TSUBOYA T., TAKAGI K., TAKAHASHI H., KURASHIGE Y. & TASE N. (2001)- Effect of pore structure on redistribution of subsurface water in Sarobetsu mire, northern Japan. Journal of Hydrology, 252: 100-115.
TUITTILA E.S., RITA H., VASANDER H. & LAINE J. (2000)- Vegetation patterns around *Eriophorum vaginatum* L. tussocks in a cut-away peatland in southern Finland. Canadian Journal of Botany, 78: 47-58.
VAN BREEMEN N. (1995)- How Sphagnum bogs down other plants. Trends in Ecology and Evolution, 10: 270-275.
VAN DER HEIJDEN E. (1994)- A combined anatomical and pyrolisis mass spectrometric study of peatified plant tissus. PhD Dissertation, University of Amsterdam.
VAN DER HEIJDEN E., JAUHIAINEN J., SILVOLA J., VASANDER H. & KUIPER P.J.C. (2000)- Effects of elevated atmospheric CO2 concentration and increased nitrogen deposition on growth and chemical composition of ombrotrophic Sphagnum balticul and oligo-mesotrophic *Sphagnum papillosum*. Journal of Bryology, 22: 175-182.
VAN DER SCHAAF S. (1999)- Analysis of the hydrology of raised bogs in the Irish Midlands. A case study of Raheenmore bog and Clara bog. Landbouwuniversiteit, Wanengingen, PhD Thesis. 375 p.
VAN DER SCHAAF S. & STREEFKERK J.G. (2003)- Relationships between ecotopes, hydrological position and subsidence on Clara bog and Raheenmore Bog (Ireland). In Ignar S., Nowakowski P. & Okruszko T. (Eds). Measurement Techniques and Data Assessment in Wetland Hydrology, Warsaw Agricultural University Press. 127-136.
VERHOEVEN J.T.A. & LIEFVELD V.M. (1997)- The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*. Acta Botanica Neerlandica, 46: 117-130.
VERHOEVEN J.T.A. & TOTH E. (1995)- Decomposition of carex and *Sphagnum* litter in fens: effects of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. Soil Biology and Biochemistry, 3: 271-275.
VIRTA J. (1966)- Measurement of evapotranspiration and computation of water budget in treeless peatlands in the natural state. Commentationes Physico-Mathematicae. Soc. Sci. Fennici, 32(11): 1-70.
VITT D.H., CRUM H & SNIDER J.A. (1975)- The vertical zonation of *Sphagnum* species in hummock-hollow complexes in northern Michigan. Michigan Botanist, 14: 190-200.
WADDINGTON J.M. & ROULET N.T. (1997)- Groundwater flow and dissolved carbon movement in boreal peatland. Journal of Hydrology, 191: 122-138.
WALKER D. & WALKER P.M. (1961)- Stratigraphic evidence of regeneration in some Irish bogs. Journal of Ecology, 49: 169-185.
WALLÈN B. (1986)- Above and below ground dry mass of the three main vascular plants on hummocks on a subarctic peat bog. Oikos, 46: 51-56.
WASTIAUX C. (2000)- Facteurs hydrologiques de la dégradation des tourbières hautes à sphaignes des Hautes-Fagnes. Thèse de Doctorat, Université de Liège. 223 p.
WELTZIN J.F., HARTH C., BRIDGHAM S.D., PASTOR J. & VONDERHARR M. (2001)- Production and microtopography of bog bryophytes: response to warming and water-table manipulations. Oecologia, 128: 557-565.
WHEELER B.D. & PROCTOR M.C.F. (2000)- Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. Journal of Ecology, 88: 187-203.
WILLIAMS B.L., SILCOCK D. & YOUNG M. (1999)- Seasonal dynamics of N in two *Sphagnum* moss species and the underlying peat treated with 15NH415No3. Biogeochemistry, 45: 285-302.
YU Z., CAMPBELL I.D., VITT D.H. & APPS M.J. (2001)- Modelling long-term peatlands dynamics. I. Concepts, review, and proposed design. Ecological Modelling, 145: 197-210.

ZOBEL M. (1988)- Autogenic succession on boreal mires – a review. Folia Geobot. Phytotaxon. 23: 417–445.

Zobel 1988	Økland, 1989	Lindsey, 1992	Correspondance	Description	Exemple
Nanoforms (synusies)			Individu de synusie		
Microforms	Subfeatures	Microforms	Microformes	Unité hydromorphologique de base correspondant	Cuvettes, banquettes, buttes
Compound microforms	Features	Microtopes	Microtopes	Combinaison de microformes pour donner de nouvelles structures à une autre échelle	Rides (ridges), vastes dépressions (flarks)
Mire facies	Segments	Mesotopes	Segments	Unités constituantes de mésotope	Série plateau-marge du haut-marais
	Synsegments		Mésotopes	Unité fonctionnelle indépendante du point de vue hydrologique, possédant le plus souvent une forme propre	Hauts-marais, bas-marais, forêt sur tourbe
Complexes	Complexes	Macrotopes	Complexes	Complexe d'écosystème sur tourbe	

Tableau 1 : présentation schématique des unités systémiques proposées par différents auteurs avec une proposition de traduction en français, une description sommaire des unités et des exemples représentatifs lorsque nécessaire.

ARTICLE II

Pierre GOUBET
Gilles THEBAUD
Gilles PETEL

Institut des Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand

Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières

RÉSUMÉ
Les hauts-marais - ou tourbières ombrotrophes bombées - sont des écosystèmes caractérisés par des végétations turfigènes qui reposent sur un histosol hydromorphe formant un tertre indépendant des nappes locales. Leurs intérêts biologique, historique et paléoécologique ont suscité des démarches de préservation, menant à l'élaboration de diagnostics et d'actions de gestion. Pour être pertinents, ces derniers doivent s'appuyer sur un modèle conceptuel de fonctionnement. L'objectif de ce travail est donc de proposer un modèle de développement des hauts-marais à partir d'une synthèse de la littérature récente. Il en ressort que le haut-marais est un écosystème auto-organisé, fortement dépendant du rôle des sphaignes dans l'élaboration des premiers éléments de l'écosystème, la conservation de la matière organique et le maintien d'un milieu hostile aux compétiteurs potentiels comme les arbres. Les études paléoécologiques montrent que les végétations les plus turfigènes correspondent à celles croissant sur les buttes, avec *Sphagnum austinii* (disparu de France), *S. fuscum* et *S. capillifolium*, ou celles des banquettes à *S. magellanicum* et *S. rubellum*. La forme générale du haut-marais résulte d'un équilibre avec le volume d'eau circulant dans le système. Sa microtopographie de surface est dépendante des phénomènes de compétition entre les différentes sphaignes et du volume d'eau circulant dans le système. Végétations, forme générale et microtopographie résultent de phénomènes complexes

Les hauts-marais (HM), les "*bogs*" ou *raised bogs* de la littérature scientifique internationale, sont des écosystèmes caractérisés par la capacité de leurs végétations à construire un histosol hydromorphe sous forme d'un tertre indépendant de la nappe minérale locale. L'alimentation hydrique ne devient alors possible que sous forme de précipitations, ce processus étant appelé "ombrotrophie". Les systèmes ombrotrophes et séquestrateurs de carbone en grande quantité sont surtout représentés par les HM à sphaignes. Bien que des données fonctionnelles soient encore manquantes, de grands marais côtiers indonésiens montrent un fonctionnement similaire (Bragg, 1997). Les végétations à glossoptéridées à l'origine de la tourbe précurseur du charbon des dépôts permiens du Gondwana sont peut-être analogues aux HM actuels (Clymo, 1987 ; Hawke *et al.*, 1999).

Les HM à sphaignes sont originaux, sinon uniques en leur genre pour ce qui est de leur fonctionnement. Ils représentent sur le globe des surfaces importantes, évaluées à 3% des terres émergées (Clymo, 1998) et constituent un réservoir de carbone important (Gorham, 1991), principalement situé dans les parties boréales de l'hémisphère nord et, dans une moindre mesure, dans les zones tempérées des deux hémisphères. Pour ces dernières, les HM ont un grand intérêt biologique et font l'objet d'actions de conservation, notamment en France (Maneville, 1999).

Importance quantitative, rôle primordial dans le cycle du carbone et valeur patrimoniale reconnue ont favorisé l'émergence de nombreux travaux scientifiques tentant de mieux comprendre le fonctionnement de ces écosystèmes. Les recherches ont porté sur différentes thématiques. Les végétations et leur dynamique ont été étudiées par les méthodes phytosociologiques suivant différentes écoles (Bick, 1985 ; Matthey, 1996 ; Fréléchoux, 1997) ou par des méthodes d'analyses aléatoires (voir par exemple Økland, 1989a). L'écologie des taxons a fait l'objet d'une abondante littérature (Backéus, 1990 ; Malmer *et al.*, 1994, Bragazza et Gerdol, 1996), et notamment les sphaignes (Clymo et Hayward, 1982 ; Rydin, 1985 ; Gignac, 1993). Les flux d'eau ont été étudiés à différentes échelles (Ivanov, 1981 ; Ingram, 1982 ; van der Schaaf, 1999 ; Wastiaux, 2000 ; Bragg 2002). L'évolution de la matière organique a été suivie dans les différentes couches et différentes zones du HM (Clymo, 1984 ; Johnson et Damman, 1993). Allant de pair avec la dégradation de la MO, les transits de gaz, principalement le CH4 et le CO2 ont également été étudiés (Clymo et Pearce, 1995 ; Shannon *et al.*, 1996). L'importance des cycles minéraux (Damman, 1986) a été mise en évidence et, particulièrement celui de l'azote pour ces dernières années (Lamers, 2001 ; Bragazza *et al.*, 2004). A partir d'une partie de ces données, des modèles conceptuels (Clymo, 1984 ; Almquist-Jacobson et Foster, 1995) et numériques (Wildi, 1978 ; Hilbert *et al.*, 2000 ; Yu *et al.*, 2001) ont été élaborés.

Poursuivant un objectif de typologie, les écoles soviétique (Zobel, 1988), scandinave (Økland, 1989b) et britannique (Lindsey, 1995) ont proposé une hiérarchisation systémique des complexes tourbeux basée sur des caractéristiques hydrologiques et topographiques, plus ou moins associés à la flore. Ainsi, les HM sont des unités hydromorphologiques, appelées mésotopes, appartenant à des complexes tourbeux comprenant des bas-marais de divers types, des pelouses tourbeuses et des milieux forestiers. La plus petite unité de cette hiérarchisation correspond aux microformes, qui peuvent se regrouper en plusieurs unités d'ordre supérieur, (microtopes, segments), dont la somme forme le HM. Cette approche hiérarchique et synthétique est particulièrement bien adaptée à la description des systèmes tourbeux et sera utilisée comme base pour la présentation de la dynamique du HM. L'objectif de cet article est de présenter, à partir de la littérature récente et sous forme synthétique, le fonctionnement des HM, de l'apparition d'éléments précurseurs, les "buttes ombrotrophes", jusqu'aux facteurs pouvant mener à l'interruption de leur fonctionnement, ou même à leur arrêt définitif à plus ou moins court terme. En toile de fond de cette présentation s'imposent les notions de diagnostic et de gestion conservatoire. Toute stratégie de préservation d'espaces naturels doit s'appuyer sur une meilleure connaissance scientifique de l'écosystème dans son intégrité. Il est donc particulièrement crucial pour le gestionnaire de disposer d'outil théorique synthétique proposant un modèle fonctionnel. En écologie, peut-être plus qu'ailleurs, les considérations théoriques ont des répercussions immédiates sur les stratégies de préservation et les actions de gestion.

On peut discerner trois étapes fondamentales dans le fonctionnement du haut-marais (fig. 1A) l'apparition de l'ombrotrophie (fig. 1B), le maintien d'une végétation ombrotrophe et turfigène et (fig. 1C) l'arrêt définitif de la turfigenèse.

Le fonctionnement des phases de construction ou de latence, c'est-à-dire lorsque l'édifice montre une turfigenèse active, est particulièrement long. D'après les analyses paléoenvironnementales, il est de plusieurs milliers d'années et théoriquement infini dans des conditions locales stables. Par contre, les phases d'apparition des édifices et d'arrêt de la turfigenèse paraissent proportionnellement courtes.

LE HAUT-MARAIS

Le HM sera défini ici par une unité hydromorphologique ombrotrophe (fig. 1A), un mésotope (fig. 1B) supportant une végétation turfigène, toutes deux indissociables et intimement liées, la première étant la conséquence de la seconde.

Du point vue hydromorphologique, le HM est un corps lenticulaire, le plus souvent à surface supérieure convexe (bombement), ou l'influence des nappes minérales locales, limitée, s'effectue tout au plus au niveau de la surface inférieure. Par conséquence, du point de vue hydrologique, la lentille n'est approvisionnée en eau que par les précipitations (pluie, brouillard, neige).

La définition d'une végétation turfigène n'est pas simple et un inventaire est proposé plus loin. Le rôle des sphaignes est primordial. Bien qu'elles se montrent simples des points de vue structural et physiologique, leurs propriétés intrinsèques extraordinaires (constitution chimique, mode de croissance, gestion passive de l'eau) leur confère un rôle d'espèces clés indéniable (van Breemen, 1995). Il est le plus souvent nécessaire que les sphaignes soient en quantité suffisante sur l'ensemble de la lentille pour permettre, au moins dans les premiers décimètres de profondeurs, l'accumulation de matière organique. Certains stades, fugaces, représentés dans des profils de tourbières sont particulièrement pauvres en sphaignes et riches en linaigrette engainée et callune et représentent une exception. Dans d'autres contextes, comme des bas-marais ou des forêts sur tourbe, d'autres communautés végétales peuvent contribuer à former de la tourbe, mais ne sont pas traitées ici.

Une définition reposant sur une caractérisation hydromorphologique, sans la prise en compte du caractère nécessairement turfigène de la végétation, n'est pas suffisante. Si une telle définition permet de rendre compte de l'ombrotrophie, elle ne prend pas en compte l'aspect dynamique et pérenne de l'écosystème. Il existe des édifices possédant les attributs hydromorphologiques des HM, mais ne montrant plus d'accumulation de tourbe (HM dégradé, forêt sur tourbe). Le terme utilisé ici pour nommer ces milieux sera celui de HM en phase corrosive-érosive.

Dans la définition, l'échelle spatiale de référence est le mésotope. Les buttes ombrotrophes rencontrées dans divers contextes, forêts, éboulis rocheux (Steiner, 1992), bas-marais, mais toujours dans des environnements minérotrophes, correspondent à des microformes. Du point de vue fonctionnel, ces buttes partagent avec les HM certaines propriétés mais pas toutes. Elles ont parfois été considérées comme des HM "miniatures" (Bellamy, Rieley, 1967). Peu de travaux ayant été publiés sur ces structures particulières, il est encore difficile de connaître leur nature dynamique. Il est possible que certaines d'entre elles soient des éléments précurseurs de structures plus grandes et donc pouvant être considérées comme des nucléus ombrotrophes dont la coalescence formera un HM (Zobel, 1988). Dans ce cas, on peut parler de transition. D'autres de ces buttes représentent vraisemblablement des éléments hydromorphologiques stables, composantes de complexes tourbeux mosaïqués, en particulier dans des zones où les conditions locales ne permettent pas d'épaisses formations de tourbe. Dans ce cas, elles ne représentent pas une transition, mais s'intègrent dans un système mixte, ombrotrophique et minérotrophique.

L'ombrotrophie requiert la condition nécessaire et suffisante de ne pas être sous influence d'eau ayant été enrichie en éléments minéraux provenant du sol. Ce processus se réalise lors de l'apparition des HM par la mise en place d'un médium "isolant", constitué de matière organique (MO), coupant les flux hydriques ascendants et éventuellement surélevant légèrement la végétation par rapport au milieu environnant, écartant ainsi d'autant plus facilement les eaux de ruissellement. La faible conductivité hydraulique verticale de la MO partiellement dégradée (Beckwith *et al.*, 2003) est à l'origine du maintien de l'humidité et de l'arrêt des flux ascendants provenant du substrat minéral. La conservation de cette couche est fondamentale pour assurer la pérennité de l'ombrotrophie et les facteurs entrant en jeu dans ce processus sont variés.

FACTEURS DE CONSERVATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

La décomposition de la MO dans les sols tourbeux résulte du lessivage des composés solubles, généralement issus du cytoplasme et de la respiration des bactéries et champignons saprophytiques. La dégradation "animale" (arthropodes , vers) y est restreinte.

De manière générale, une saturation hydrique du sol limite l'activité des communautés saprophytiques bactériennes et fongiques par asphyxie, la vitesse de diffusion de l'oxygène étant 10 000 fois moins grande dans l'eau que dans l'air (Clymo, 1992). De plus, l'activité microbienne est ralentie par l'acidité et des températures basses (Belyea, 1996).

L'origine botanique de la MO et le taux de décomposition qu'elle a déjà subi sont déterminants dans les processus de dégradation (Hogg, 1993 ; Belyea et Clymo, 1999 ; Scheffer *et al.*, 2001). La MO facilement décomposable est minéralisée en premier, les composés restants étant d'une nature plus difficile à dégrader,

faisant intervenir les relations entre les plantes, le sol et l'eau. En intégrant l'ensemble de ces données, le diagnostic fonctionnel, mais aussi l'élaboration et le suivi des actions de gestion, n'en seront que plus efficaces.

MOTS CLÉS
Tourbières bombées, sphaignes, turfigenèse, ombrotrophie, modèle théorique, gestion conservatoire.

ABSTRACT
Bogs are ecosystems characterised by a histosol, forming a "water mound" free of local mineral water influences, and with a typical peat vegetation. Their considerable biological, historical and palaeoecological interest values has lead to various forms of conservation actions. To obtain the maximum efficiency, such actions need to be based on a scientific model. This work proposes such a model. Bogs are auto-organised ecosystems where sphagna play a major role as foundation species, or in the process of organic matter conservation, and in their capacity to exclude some competitors like trees. Palaeoecological studies show that most peat producing plant communities grow on hummocks with *Sphagnum austinii, S. fuscum* and *S. capillifolium*, or on lawns with *S. magellanicum* and *S. rubellum*. The shape of the bog re lates to a "water mound", set into the peat, and conditioned by local water levels. The surface microtopography is also determined by local humidity and competition between the different sphagnum species. Plant communities, bog shape and microtopography are ruled by complex

interactions between vegetation, soil and water. These factors need to be taken into account to make ecological diagnoses and management plans more efficient.

KEY WORDS
Raised bogs, peat mosses, peat initiation, ombrotrophy, theoretical model of peat growth, conservation policies.

REMERCIEMENTS
Ce travail de synthèse bibliographique sur le fonctionnement des HM est une partie d'un travail de thèse (Pierre Goubet) réalisé à l'Université Blaise-Pascal de Clermont-Ferrand, à l'Institut des Herbiers Universitaires. Il a été en partie financé par le Conseil général de L'Allier (bourse d'étude).
Ce travail a été permis grâce à l'assistance technique et le partage d'idées de nombreuses personnes. Nos remerciements vont plus particulièrement à René Schumacker et Cécile Wastiaux (Station Scientifique des Hautes-Fagnes, Université de Liège, Belgique) et à Philippe Julve (Hermine, bureau d'étude, Armentières, France) pour la mise à disposition de documents bibliographiques et les nombreuses discussions profitables que nous avons partagées.

difficilement assimilable par les micro-organismes (Belyea et Clymo, 1999 ; Thomas et Pearce, 2004). Outre la nature chimique des molécules en jeu, les taux d'azote et de phosphore jouent aussi un rôle important (Ohlson, 1987), des taux élevés permettant aux saprophytes une meilleure activité. Les sphaignes sont considérées comme particulièrement résistantes à la décomposition (van Breemen, 1995). Painter (1991) explique ce phénomène par la libération dans l'eau lors des premières étapes de la décomposition, de composés phénoliques qui, d'une part, inhibent certains processus physiologiques bactériens et d'autre part, séquestrent les cations essentiels aux organismes microbiens. Il existe aussi au sein des parois de sphaignes des structures phénoliques polymérisées et d'autres cireuses particulièrement peu dégradables par les microorganismes et chimiquement stables (Verheoven et Liefveld, 1997).

La prise en compte de ces propriétés particulières aux sphaignes permet de résoudre en partie le paradoxe des HM qui avec une faible productivité montrent une forte accumulation de MO et un exhaussement de la nappe locale. A l'inverse, les bas-marais, plus productifs, ne montrent pas d'accumulation de grandes épaisseurs de tourbes, sauf lorsqu'ils remplissent un espace aqueux préexistant.

Cette dégradation différentielle en fonction de l'origine botanique est au cœur des modalités d'apparition et de fonctionnement des différentes unités hydromorphologiques, à l'échelle des microformes, par exemple entre buttes et cuvettes, ou à l'échelle du mésotope, entre HM et bas-marais. La caractérisation des végétations turfigènes, celles qui résistent à la décomposition, est donc importante dans le diagnostic fonctionnel du HM.

VÉGÉTATIONS TURFIGÈNES

La description et l'analyse dynamique des végétations de HM ont fait l'objet de nombreux ouvrages. Les méthodes les plus utilisées pour décrire les végétations se basent sur l'analyse floristique (présence et/ou recouvrement), soit de surfaces choisies pour leur homogénéité (écoles phytosociologiques, par exemple : Touffet, 1969 ; Feldmeyer-Christe, 1990 ; Fréléchoux, 1997), soit de façon aléatoire (par exemple : Økland, 1989a). Les relations dynamiques sont analysées soit sur des bases spatiales où la toposéquence est analysée en terme de chronoséquence (Matthey, 1996), soit sur des bases historiques, où chaque végétation est suivie sur un temps plus ou moins long (Frankl et Schmeidl, 2000 ; Hindryckx, 2000 ; Gunnarsson *et al.*, 2002). D'autres études se sont attachées à suivre, de bas en haut de la stratigraphie, les vestiges des différentes végétations constituant la tourbe (Walker et Walker, 1961 ; Middeldorp, 1986 ; Svensson, 1988). Zobel (1988) résume les trois techniques sous les termes d'analyse synchronique, d'observation directe et d'analyse stratigraphique.

Le potentiel turfigène d'une communauté végétale reste une notion relativement peu abordée malgré son importance dans de nombreux processus indispensables à la mise en place et au maintien des HM. Økland (1989a), dans une étude synthétique sur l'écologie de HM suédois et inspirée par les travaux de Malmer (1962), propose la notion de gradient de productivité. D'autres études, à des échelles différentes, montrent qu'au sein des végétations de HM les modalités de productivité et de dégradation peuvent être très différentes pour chaque type de microformes (Johnson et Damman, 1993 ; Belyea 1996 ; Belyea et Clymo, 1999, 2001).

La meilleure méthode pour déterminer les végétations édificatrices de tourbes, encore sous exploitée (Gorham et Rochefort, 2003), est l'analyse stratigraphique grâce à l'étude des macrorestes. Pour ce faire, les déterminations doivent être les plus précises possibles et s'effectuer au niveau spécifique pour les sphaignes. Une limite à l'analyse est de ne pas pouvoir connaître ni l'ensemble des végétaux présents à cause de la décomposition différentielle, ni l'abondance relative de chaque taxon. Les corrélations entre paléo-végétations et végétations actuelles restent donc difficiles dans le détail, mais tout à fait instructives pour une vue d'ensemble.

L'analyse de travaux réalisés en Europe et en Amérique du Nord permet de délimiter comme paléo-végétations représentant d'importantes épaisseurs de tourbes celles à :
- *Sphagnum fuscum* et *Calluna vulgaris* accompagnées de *Eriophorum vaginatum* (Middeldorp, 1988 ; Svensson, 1988) ;
- *S. fuscum* et *S. capillifolium aggr.*, avec des macrorestes de *Calluna vulgaris* et de *E. vaginatum* en plus ou moins grande quantité (Middeldorp, 1988 ; Svensson, 1988) ;
- *S. magellanicum*, avec plus ou moins de *S. capillifolium aggr.* et parfois de *S. imbricatum aggr.* (*S. austinii* très probablement) (Walker et Walker, 1961 ; Janssens et Glaser, 1986 ; Svensson, 1988) ;
- *S. imbricatum aggr.* (*S. austinii* très probablement), accompagné de *S. capillifolium aggr.* et/ou *S. magellanicum* et de diverses éricacées, *C. vulgaris, Erica tetralix, Trichophorum cespitosum ssp. cespitosum* (Walker et Walker, 1961, Middeldorp, 1988) ;
- *Scheuchzeria palustris* (Schumacker, 1961 ; Dupont, 1987).

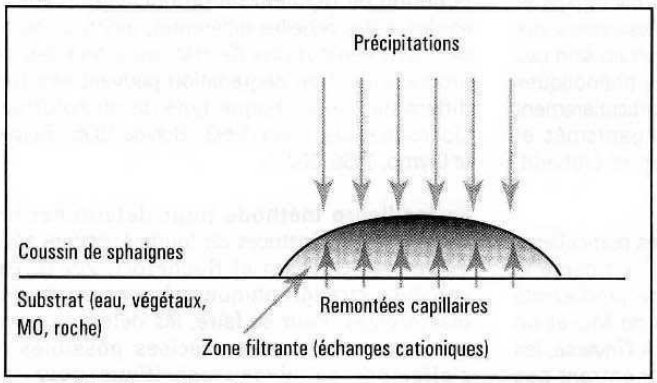
Middeldorp (1988) indique des épaisseurs importantes de tourbe peu dégradée et riche en *Sphagnum Sect. Acutifolia* sans précision

Figure 1 : Processus importants dans le fonctionnement du haut-marais (HM). Chaque ensemble de processus se réalise à différentes échelles dans le temps et l'espace (de A à D). Explications complémentaires dans le texte

A

Echelle spatio-temporelle 1

Apparition des buttes et banquettes ombrotrophes

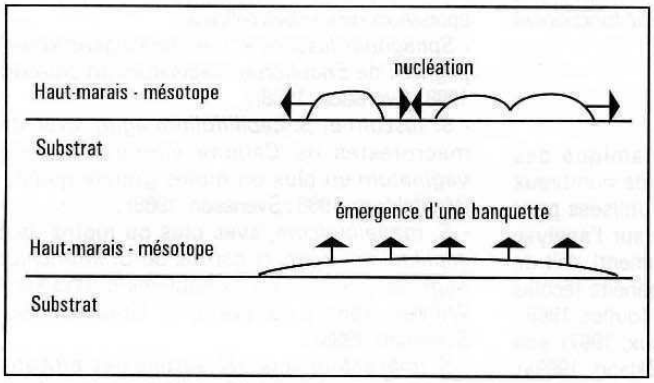


Les conditions favorables à l'apparition de coussins de sphaignes ombrotrophes sont : les faibles concentrations en nutriments du substrat et des apports atmosphériques; la présence d'un medium "tampon" (autres espèces ou matière organique) améliorant le contact avec le substrat; des précipitations supérieures aux remontées capillaires en toutes saisons; l'absence de perturbation mécanique des coussins (gel, piétinement).

B

Echelle spatio-temporelle 2

Apparition du haut-marais - mésotope



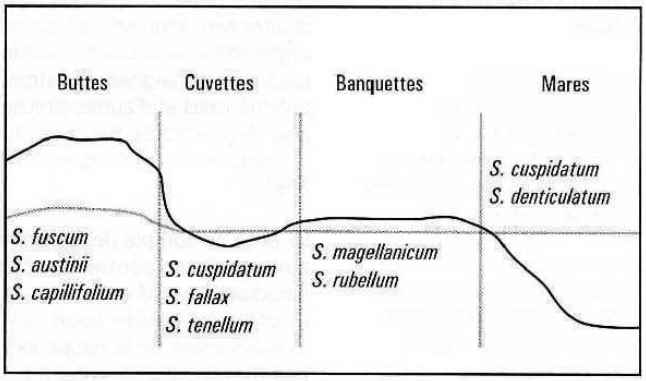
La formation d'un HM s'effectue soit par coalescence de structures plus petites, microformes ou mésotopes déjà constitués, soit par émergence synchrone de coussins de sphaignes sur un substrat organique après la chute du toit de la nappe.

Dans tous les cas, l'apparition d'un réseau de drainage superficiel induit la création de dépressions.

C

Echelle spatio-temporelle 3

Individualisation des microformes

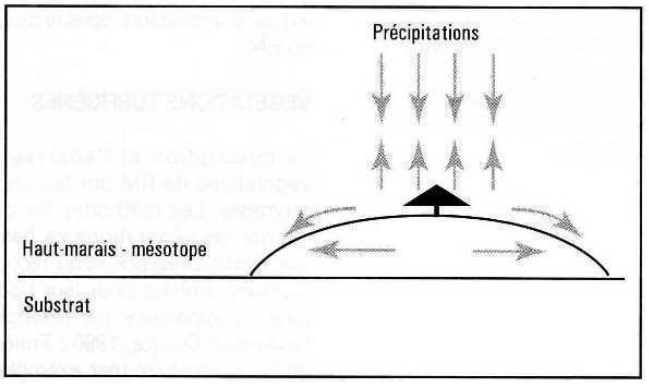


A saturation hydrique proche de la surface, dans les dépressions, les sphaignes de cuvettes sont plus compétitives que celles des buttes. L'apparition de zones de stagnation de l'eau de ruissellement entraîne l'apparition de communauté de dépressions. La microtopographie typique du HM se met en place, reprenant deux ou toutes les microformes représentés sur la figure. Les sphaignes les plus représentatives de chaques microformes sont indiquées.

D

Echelle spatio-temporelle 4

Développement du haut-marais - mésotope



Le développement du mésotope se réalise conformément à l'équation d'Ingram (1982), approchant la forme d'une demi-ellipse. Dans un contexte naturel, il existe une adéquation entre la forme du mésotope et celle de la nappe au sein de la tourbe.

spécifique et qui correspondrait à un des deux premiers types. Janssens et Glaser (1986), sans montrer de profil détaillé, indiquent l'importance de *S. magellanicum, S. angustifolium* et *S. capillifolium aggr.* comme contributeurs de tourbe. Les fortes épaisseurs représentées par ces paléovégétations sont une preuve indéniable de leur caractère turfigène. Par opposition, d'autres types de tourbes se rencontrent en faibles épaisseurs au sein des précédentes et correspondraient à des végétations peu, ou pas turfigènes. Il s'agit de couches à :

- S. cuspidatum, accompagnée de rare *S. subsecundum aggr.* et de macrorestes de *Rhynchospora alba, Trichophorum cespitosum, Scheuchzeria palustris, Eriophorum angustifolium* (Walker et Walker, 1961 ; Middeldorp, 1988 ; Svensson, 1988) ;
- *S. Sect. Cuspidata* (Middeldorp, 1988 ; Svensson, 1988) ;
- *S. papillosum* (Walker et Walker, 1961 ; Middeldorp, 1988 ; Svensson, 1988) ;
- *Eriophorum vaginatum* et *Cladonia spp.* (Middeldorp, 1988 ; Svensson, 1988).

Des tourbes fortement décomposées à macrorestes de *Pinus sylvestris* et *Betula spp.* et d'autres à Cypéracées se rencontrent aussi à la base de certains profils (Dupont, 1987 ; Middeldorp, 1988 ; Svensson, 1988) mais correspondent à des végétations non ombrotrophes.

A travers ces données paléobotaniques, se dessinent certaines communautés actuellement fréquemment rencontrées sur les HM ou localisées dans certaines parties de bas-marais. L'importance des sphaignes, et notamment celles des Sections *Palustria* (*S. magellanicum* et *S. imbricatum aggr.*) et *Acutifolia* (*S. fuscum, S. capillifolium aggr.*) dans la constitution de la tourbe paraît indéniable. La faible représentation des sphaignes de la Section *Cuspidata* (hormis *S. angustifolium* d'après Janssens et Glaser, 1986) est assez surprenante, tant *Sphagnum cuspidatum* et *S. fallax* peuvent être abondantes dans certains HM. L'absence de séries épaisses à *S. papillosum* est en contradiction avec les affirmations de Daniels et Eddy (1985) qui la donnent comme grande formatrice de tourbe, mais concorde avec l'avis de Janssens et Glaser (1986).

Il est aussi à remarquer que les espèces les plus représentées dans la tourbe sont souvent qualifiées de sensibles au piétinement, et particulièrement *S. austinii* (correspondant à l'espèce du complexede *S. imbricatum* croissant sur les HM) (Flatberg, 1986), *S. capillifolium* et *S. fuscum*. Malheureusement, peu de données expérimentales ont été publiées à ce sujet.

L 'analyse de coupes de HM ou de surfaces actuelles, montre un arrangement de différents types de végétations, souvent en rapport avec la microtopographie. Les végétations à base de *S. fuscum, S. imbricatum aggr., S. capillifolium aggr.*, très turfigènes, occupent des buttes, alors que les minces passées de tourbe de *S. cuspidatum* représentent des dépressions (voir par exemple les coupes dans Walker et Walker, 1961). Cette dualité fonctionnelle entre buttes et banquettes turfigènes et dépressions peu turfigènes ou même régressives a été mise en évidence à travers des études dans d'autres disciplines et particulièrement dans des travaux voués à mesurer les taux de productivité et de décomposition de la MO (Johnson et Damman, 1993 ; Belyea et Clymo, 1999).

APPARITION DE L'OMBROTROPHIE

Les prémices de l'émergence d'un HM peuvent être représentés soit par des buttes ombrotrophes isolées devenant coalescentes pour donner de petits HM devenant eux même coalescents (Almquist-Jacobson et Foster, 1995 ; Bauer *et al.*, 2003), soit par l'émergence d'une banquette ombrotrophe sur un histosol déjà constitué, la banquette se répartissant sur la surface délimitée par l'histosol (Hughes et Barber, 2003). Le premier phénomène est nommé nucléation par Zobel (1988), le second peut être nommé émergence synchrone (fig. 1B). Ces prémices d'ombrotrophie apparaissent dans trois contextes différents, soit directement sur un substrat minéral, donnant naissance à des édifices dits ombrogènes, soit sur des tremblants lacustres suivants un phénomène d'atterrissement, ou encore sur un histosol déjà constitué par des végétations minérotrophes, grâce à des phénomènes de paludification par engorgement local. Si les processus d'atterrissement semblent bien caractérisés (Maneville *et al.*, 1999). Il n'en est pas de même pour ceux de la paludification qui restent spéculatifs faute d'observations directes ou d'études paléoécologiques (Zobel, 1988 ; Grosvernier, 1996). En ce sens, les travaux de Hughes et de ses collaborateurs sont intéressants en s'attachant tout particulièrement aux facteurs de démarrage de l'activité turfigène ombrotrophe (Hughes, 2000 ; Hughes et Dumayne-Peaty, 2002, Hughes et Barber, 2003).

Quel que soit le contexte, l'ombrotrophie apparaît lors de la croissance de coussins de sphaignes. Un coussin de sphaignes peut être considéré comme ombrotrophe dès qu'il n'est plus alimenté par l'eau de la nappe minérale (celle d'un lac dans l'atterrissement par exemple). Cette limite conceptuelle est floue, car en fonction des saisons, le coussin est ombrotrophe ou plus ou moins minérotrophe suivant la prévalence du flux descendant causé par les précipitations sur le flux ascendant lors de périodes relativement sèches.

Ce bilan hydrique vertical joue un rôle primordial dans la capacité des sphaignes à se maintenir loin des influences de la nappe minérale (Gignac, 1989). Il dépend de l'évaporation à la surface du coussin, elle même dépendante d'un grand nombre de facteurs comme les précipitations, la température de l'air, la vitesse du vent, le bilan radiatif, le flux de chaleur dans le sol, la pression atmosphérique, la rugosité du coussin (Spieksma *et al.*, 1997). L'évaporation sera faible si les précipitations, l'humidité atmosphérique et la nébulosité sont fortes ou constantes (Price, 1991). Lorsque le bilan favorise les remontées capillaires, la partie basse du coussin peut jouer un rôle de tampon. Les sphaignes possèdent des sites d'échange cationiques au niveau des parois. Les cations toxiques, comme le calcium (Clymo, 1966), contenus dans l'eau de la nappe minérale sont ainsi séquestrés dans les parties mortes des sphaignes (Gignac, 1989). La figure 1A présente les différents processus en jeu dans l'indépendance d'un tapis de sphaignes par rapport à la nappe minérale.

Plus le substrat contient d'éléments toxiques pour les sphaignes, plus la constance dans le temps d'un bilan où les remontées capillaires sont faibles est nécessaire. Il peut ainsi se définir une "fenêtre" d'ombrotrophie, dépendante des deux paramètres, apports hydriques et toxicité du substrat. Étant donné les différentes propriétés de chaque espèce de sphaignes, il est fortement probable que plusieurs fenêtres correspondent à plusieurs espèces. Sur le terrain, on constate souvent que des banquettes ombrotrophes peuvent s'individualiser principalement à partir de *Sphagnum magellanicum* et *S. rubellum*. Pour les buttes ce sont *S. capillifolium* et *S. fuscum*.

Un autre facteur limitant l'apparition des coussins de sphaignes est la teneur en CO^2 dissout dans l'eau et disponible pour les sphaignes. Smolders *et al.* (2001) indiquent en effet que les coussins de *Sphagnum magellanicum* n'apparaissent pas sur des tapis d'autres sphaignes à des concentrations de moins de 200 µmol/l.

Pour des substrats à faible concentration de cations alcalins, les buttes de sphaignes peuvent apparaître même si les flux ascendant sont relativement fréquents. Par contre, dans des contextes alcalins, le flux ascendant doit être nul ou faible sur une période assez longue pour permettre au coussin de former une couche tampon suffisamment épaisse. Dans certaines conditions, des coussins peuvent même apparaître, ou du moins se maintenir, sur des substrats calcaires comme le "*miniature bog*" rapporté par Bellamy et Rieley (1967) dans le nord de l'Angleterre. A la base de ce "haut-marais miniature", le pH varie entre deux mesures distantes de 4 cm de 7,3 à 4,1 et la concentration en Ca2+ de 1,45 à 0,07 mmol/l. Ce fait met en perspective la possibilité pour certaines sphaignes de former à partir d'un substrat minéral des buttes ombrotrophes. Le caractère ombrogène de certains édifices serait ainsi souvent sous-évalué par manque de connaissance des conditions d'humidité lors des premières phases d'élaboration des massifs, il y parfois plusieurs milliers d'années.

Une autre possibilité pour que les sphaignes édifient des coussins ombrotrophes est présentée par Gillet (1982). Les coussins apparaissent grâce à l'élaboration progressive d'une pyramide de bryophytes dont chaque étage possède une certaine capacité à supporter un pH relativement élevé et une certaine capacité d'échange cationique. Gillet (1982) mesure une variation de pH de 6,8 dans l'eau environnante à 3,4 au sommet de buttes à *S. magellanicum*.

DÉVELOPPEMENT ET FORME DE L'ÉDIFICE TOURBEUX

Un HM, naît de la coalescence d'éléments plus petits, microformes, petits mésotopes, ou directement par émergence synchrone. A partir de cette étape, la littérature expliquant le développement des mésotopes est plus importante, en particulier celle présentant des modèles numériques et leur confrontation à des édifices réels (Wildi, 1978 ; Ingram, 1982 ; Bragg *et al.*, 1991 ; Almquist-Jacobson et Foster, 1995 ; Van der Schaaf, 1999).

La forme du HM est fonction, en premier lieu, d'un équilibre entre les apports hydriques atmosphériques, la conductivité hydraulique de la tourbe, et la forme du socle minéral (fig. 1D). Ainsi, Ingram (1982), propose l'application du principe de tertre aqueux ("*groundwater mound*"). En s'appuyant sur les travaux d'hydrologues soviétiques (par exemple Ivanov, 1981), il assimile la masse de tourbe à un réservoir à faible conductivité hydraulique soumis à une alimentation constante. Il exprime la forme du tertre par une équation : U/K=ah2/(L2-l2) avec a : un coefficient de forme (a=1 pour un complexe +/- linéaire et a=2 pour un complexe circulaire), h la hauteur d'eau au-dessus de l'exutoire à la distance l pour une masse tourbeuse de diamètre L. U le coefficient de flux hydraulique (dépendant de paramètres climatiques, surtout des précipitations) et K la conductivité hydraulique.

Cette simple équation ne permet pas de rendre compte de la forme précise des édifices tourbeux (Almquist-Jacobson et Foster, 1995 ; van der Schaaf, 1999) mais reste une approximation conceptuelle raisonnable. En réalité, le tertre tourbeux doit s'accommoder de processus d'équilibre dans le bilan de la production et dégradation de la MO (Clymo, 1991 ; Almquist-

Jacobson et Foster, 1995), et de phénomènes de variation spatiale dans la conductivité hydraulique (van der Schaaf, 1999).

FACTEURS DE MAINTIEN DES VÉGÉTATIONS TURFIGÈNES

L'observation d'un HM épais de plusieurs mètres, en particulier en milieu forestier, amène la question fondamentale des capacités de maintien dans le temps des végétations turfigènes. Comment les sphaignes, petites et simples bryophytes, sensibles à la dessiccation (Rydin, 1985 ; Sagot et Rochefort, 1996), aux apports minéraux d'origines diverses (Clymo, 1966 ; Ferguson et Lee, 1978 ; Bragg et Clymo, 1995 ; Lamers *et al.*, 2000), écartent-elles de leur milieu un ensemble de plantes beaucoup plus complexes, comme les ligneux arborescents ?

Cette exclusion est la conséquence, d'une part, de la modification du milieu le rendant peu propice, soit à l'établissement de nouveau ligneux, soit au maintien de ceux-ci, et d'autre part, de la croissance continue des sphaignes, submergeant tout individu ne possédant pas de facultés de croissance aussi rapide.

Les propriétés hydro-physiques des tapis de sphaignes limitant l'apparition et le maintien d'autres végétaux sont : la saturation hydrique, l'acidité du substrat, la carence en nutriments, les variations de température. Aucun phénomène d'alléllopathie n'a été détecté, mais l'anaérobiose induite par l'hydromorphie provoque la synthèse de produits toxiques comme les sulfides (Armstrong *et al.*, 1996 ; Smolders et Roelofs, 1993 ; Latter *et al.*, 1998). La croissance forte des sphaignes provoque une subsidence du substrat dont la plus grave conséquence pour les plantes vasculaires est l'enfouissement des racines et des parties aériennes dans les zones saturées en eau, et pour les autres bryophytes, la privation de lumière. De ce point de vue, les plantes vasculaires croissant sur les HM montrent des adaptations significatives (Malmer *et al.*, 1994). Par exemple, *Drosera rotundifolia* génère chaque année une nouvelle pousse s'exhaussant au dessus du tapis de sphaignes à partir du collet de l'année précédente. *Calluna vulgaris*, qui adopte un port et une croissance tout à fait différents de ceux sur substrat minéral, génère des racines adventives au niveau des tiges nouvellement enfouies sous les sphaignes. Pour ce qui est des ligneux arbustifs ou arborescents, contrairement à des espèces comme *Picea mariana*, présents sur un bon nombre de HM d'Amérique du Nord et muni de racines adventives (Janssens and Glaser, 1986), aucune espèce européenne ne peut supporter la subsidence des racines causée par la croissance des sphaignes. Ohlson *et al.* (2001) décrivent ces interactions fatales entre les tapis de sphaignes et les pins sylvestres.

Pour se maintenir, les végétations turfigènes se protègent de la compétition des autres végétaux par la création d'un milieu qui leur est favorable, édifiant la tourbe. Ce phénomène d'édification n'a pas de limite. Contrairement à la notion répandue d'évolution autogène vers le boisement, le HM peut-être considéré comme un "*climax*", une végétation en équilibre avec le milieu (Zobel, 1988). Le boisement est consécutif à une perturbation allogène (Ohlson *et al.*, 2001), d'origine climatique ou anthropique. La croissance en hauteur de l'édifice tourbeux est régulé par des boucles de rétroaction négative faisant intervenir le bilan entre production et décomposition de la MO (Clymo, 1984 ; Belyea et Clymo, 1999). A conditions environnementales constantes, la tourbe peut s'accumuler jusqu'à ce que la production à la surface égale la décomposition sur toute la colonne de tourbe. L'état devient alors stationnaire, mais les conditions limitant l'invasion des compétiteurs restent les mêmes à toutes les étapes de l'édification, et à l'état d'équilibre. Si les conditions deviennent moins favorables lors de l'édification (baisse des précipitations, de la nébulosité, etc.), seule la vitesse d'accumulation varie. Si c'est au niveau d'équilibre que le changement dans les conditions intervient, la décomposition devient plus importante, la colonne de tourbe diminue en hauteur et trouve donc une nouvelle forme d'équilibre tout en restant suffisamment turfigène pour exclure les compétiteurs. La seule limite d'exclusion des compétiteurs se situe dans l'activité turfigène des végétations du HM, qui dépendent de facteurs allogènes.

Ce schéma conceptuel simple est néanmoins compliqué en réalité par l'hétérogénéité fonctionnelle induite par l'existence sur le mésotope de sous-unités : les microformes.

CAUSES DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DES MICROFORMES

Le mésotope est constitué de sous-unités dont le plus petit niveau correspond aux microformes, où les buttes, les banquettes, les cuvettes et les mares sont les plus courants représentants (Lindsey, 1995). Chaque microforme, caractérisée par sa forme, sa position topographique relative et sa distance par rapport à la zone de fluctuation du toit de la nappe, est en relation d'interdépendance forte avec une végétation, plus ou moins turfigène. Les mares, dépressions profondes toujours en eau, sont le plus souvent le siège d'une végétation diffuse, peu turfigène. Les cuvettes, peuvent présenter des culots vaseux ("*mud bottom*") lorsqu'elles sont dénuées de végétations, mais sont le plus souvent colonisées par des tapis de

sphaignes telles que *S. cuspidatum* et *S. tenellum*, et des plantes vasculaires comme *Drosera rotundifolia, Rhynchospora alba*... Ces végétations étant peu représentées dans les colonnes ou sur les profils de tourbes, leur potentiel turfigène doit être faible. Les banquettes, à un niveau intermédiaire entre cuvettes et buttes, sont caractérisées par des coussins plats et larges de *S. magellanicum* et *S. rubellum*. Ces deux sphaignes sont très bien conservées dans les profils et forment d'épaisses couches, leur potentiel turfigène est grand (Svensson, 1988 ; Belyea et Clymo, 1999 ; Belyea et Malmer, 2004). Les buttes, formées par *S. austinii* en domaine océanique, *S. fuscum* et *S. capillifolium* sont elles aussi reconnues comme turfigènes (Belyea et Clymo, 1999 ; Belyea et Malmer, 2004). La figure 1C présente l'aspect des différentes microformes et pour chacune d'elles les sphaignes y étant les plus abondantes.

Chaque microforme montre sa propre dynamique au niveau des végétations, du sol et de l'eau, ce qui induit une logique de production et de décomposition de MO propre à chacun, résumé plus haut par leur potentiel turfigène. Production, et plus encore décomposition, font appel à des processus complexes où de nombreux paramètres entrent en jeu. Pour résumer les causes des différences essentielles entre chaque microforme, on peut dire que : les mares présentent un bilan MO fortement négatif ; les cuvettes, bien que productives, sont le siège d'une forte dégradation provoquée par la faible résistance à la décomposition des végétations qui y croissent ; les banquettes, tant que la nappe reste proche de la surface, ni trop haute, ni trop basse, sont les plus productives de MO difficilement dégradable ; les buttes, sensibles à une baisse de la nappe, sont peu productives mais les sphaignes qui les composent sont particulièrement résistantes à la dégradation.

La différenciation microtopographique est probablement induite par un effet double de compétition entre sphaignes et de drainage naturel. Les sphaignes de buttes croissent bien en cuvettes à la condition de ne pas être soumises à la compétition des espèces de cuvettes (Rydin, 1985). Les espèces de cuvettes ne peuvent pas s'éloigner de la nappe, sous peine de ne pas survivre à une sécheresse estivale banale. Toute élévation d'un édifice tourbeux, par nucléation ou émergence synchrone, entraîne une adaptation de la topographie par rapport au drainage de l'eau de pluie. La stagnation d'eau dans les points bas provoque l'apparition de végétations de cuvettes, par logique de compétition.

Suivant ce principe, certains auteurs estiment que l'importance relative des microformes est fortement dépendantes de données climatiques, et surtout de "l'humidité ambiante" (Lindsey, 1995 ; Belyea et Clymo, 1999), conséquence des précipitations (volume et répartition saisonnières), de la nébulosité, etc. Le réseau naturel de drainage étant adapté à une certaine charge de précipitations à un temps donné, une augmentation de l'humidité entraîne une saturation et donc une remontée de la nappe favorables aux communautés de dépressions. A l'inverse, une humidité moindre provoque une baisse générale de la nappe et permettrait aux végétations de banquettes et de buttes de s'étendre. Les changements observés dans les colonnes de tourbe répondent donc aussi en partie à une logique climatique (Belyea et Clymo, 1999 ; Belyea et Malmer, 2004).

La microtopographie et le recouvrement relatif de chaque type de microforme ont des incidences fortes en terme de fonctionnement général et de diagnostic. Un HM montrant un fort recouvrement de cuvettes et de mares est potentiellement moins turfigène qu'un HM couvert de banquettes, ou de buttes. Encore que ces dernières, suivant leur composition floristique, peuvent se montrer plus ou moins turfigènes, le sommet des buttes pouvant subir un assèchement. En phase de croissance, le HM est constitué d'une grande quantité de banquettes ou de buttes, accompagnées du minimum de cuvettes nécessaire à son drainage naturel. Si "l'humidité ambiante" augmente, cuvettes et banquettes perdent de l'importance. Par contre, lorsque l'humidité ambiante diminue, les processus sont plus complexes. La première conséquence est la baisse générale de la nappe, qui provoque une forte régression des cuvettes au profit des banquettes et des buttes. La seconde conséquence est un ralentissement de la productivité des buttes qui s'assèchent à leur sommet. Ces deux faits impliquent un changement dans le bilan MO de chaque microforme. La décomposition dans la colonne de tourbe étant peu sensible aux variations climatiques, contrairement à la production de surface, le bilan global de la colonne peut devenir négatif, un affaissement proportionnel à l'épaisseur de tourbe apparaît. A la suite de ce processus, soit le système retrouve un nouvel équilibre, turfigène, l'affaissement permettant une rehausse de la nappe (boucle de rétroaction négative), soit l'affaissement est tel que ce sont des formations de cuvettes qui prennent le relais et le phénomène est amplifié (boucle de rétroaction positive). Il paraît donc exister deux états possibles du système, antagonistes, comme proposés sur la base d'un modèle numérique par Hilbert *et al.* (2000). Soit le système se maintient et reste turfigène, soit il devient corrosif-érosif. Cela dépend de l'intensité de la perturbation, et de l'état initial du système.

Ce comportement non-linéaire est encore plus simple à explorer à l'échelle du mésotope. Si on admet que la dégradation au sein de la colonne ne

varie pas trop vite du centre vers les marges de l'édifice, un changement dans la productivité (de surface) provoque à l'endroit le plus profond, vers le centre, une variation d'épaisseur plus grande que sur les marges ou l'épaisseur est plus faible. Ce changement de convexité devrait avoir pour conséquence un ralentissement du drainage naturel superficiel et donc favoriser les groupements de dépressions, voir ennoyer une partie du haut-marais et faire apparaître des formations de bas-marais. C'est aussi ce processus que certains auteurs proposent comme cause à l'apparition de réseaux de mares (Foster et Wright, 1990). Van der Schaaf et Streefkerk (2003) indiquent un effet similaire de tassement de la tourbe suivi d'un ennoiement et de l'apparition d'une végétation de bas-marais à la suite du drainage localisé d'un haut-marais. Van der Schaaf (1999) présente des données de tassement de haut-marais drainé au début du siècle et publié par Udhen en 1960. Il y est manifeste que l'épaisseur totale de tourbe diminue fortement, passant en une vingtaine d'années de 6,5 à 4,5 m dans les parties les plus épaisses, et de 2,5 à 1,75 m dans des parties moins profondes. Cet effet de tassement, d'affaissement, appelé aussi subsidence par certains auteurs, est un concept primordial à prendre en compte dans les processus de suivi et d'évaluation. Sa mesure sur le long terme étant un excellent moyen de juger de l'activité turfigène à l'échelle du mésotope.

Quel rôle peuvent jouer ces tassements dans les phénomènes d'exclusion des ligneux ? Peu de données ont été publié sur le sujet. Bragg (2000), indique qu'une des conséquences de la présence des arbres est l'affaissement de la tourbe sous le poids de ces derniers, provoquant une saturation hydrique qui leur est fatale. Si on ajoute un phénomène de dégradation différentielle, l'avenir de l'arbre en question semble compromis. Dans la pratique, l'expansion des ligneux sur les HM ces dernières années a été signalée dans de nombreux pays (Frankl et Schmeidl, 2000 ; Ohlson *et al.*, 2001 ; Gunnarsson *et al.*, 2002 ; Thébaud *et al.*, 2003). Les phénomènes d'affaissement ne semblent pas contrecarrer la dynamique.

CONSÉQUENCES EN TERMES DE CONSERVATION ET CONCLUSION

La prise en compte des processus d'apparition, de développement et de maintien des HM doit permettre au gestionnaire de réaliser son diagnostic et ainsi de mieux choisir ses actions de gestion. Ce qui ressort des phénomènes présentés ici sont :

- l'importance des sphaignes dans les processus de fondation et de maintien d'un milieu qui leur est favorable (espèces-ingénieurs), excluant les compétiteurs potentiels ;
- l'importance des sphaignes dans les processus de production et de dégradation de la MO ;
- le rôle du flux hydrique dans l'édifice tourbeux pour la réalisation d'une forme en tertre s'approchant d'une demi-ellipse ;
- la diversité fonctionnelle des microformes et leur intrication entre elles ;
- les végétations, les flux d'eau, la topographie de surface et le bilan de MO sur la colonne de tourbe.

En termes de diagnostic fonctionnel, la priorité doit donc être donnée à la caractérisation des communautés de sphaignes, à la définition de l'écart entre la topographie de surface et le tertre hydrologique théorique, aux variations dans l'espace, en trois dimensions, et dans le temps, des différentes microformes. Ce dernier point faisant éventuellement appel à l'analyse pédologique de surface pour déceler des changements récents dans le bilan MO.

Il est aussi envisageable à moyen terme de mieux définir l'état des HM face à leur environnement. Il est particulièrement difficile de savoir si les conditions actuelles permettent ou pas l'apparition de nouvelles structures ombrotrophes et turfigènes. La caractérisation de la "fenêtre d'ombrotrophie" pour chaque espèce de sphaignes permettrait, par exemple, de faire un choix stratégique entre des actions de gestion orientées sur la restauration d'édifices existants ou des démarches visant à faciliter l'apparition de nouveaux édifices autonomes.

BIBLIOGRAPHIE

ALMQUIST-JACOBSON H. ET FOSTER D.R., 1995, Towards an integrated model for raised bog development : theory and field evidence, *Ecology*, Vol. 76, p. 2503-2516.

ARMSTRONG J., AFREES-ZOBAYED F. and ARMSTRONG W., 1996, Phragmites die-back : sulfide and acetic induced bud and root death, lignifications, and blockages with aeration and vascular systems, *New Phytologist*, Vol. 134, p. 601-614.

BACKÉUS I., 1990, Production and depth distribution of fine roots in a boreal open bog, *Annales Botanici Fennici*, Vol. 27, p. 261-265.

BAUER I.E., GIGNAC D. and VITT D., 2003, Development of a peatland complex in boreal western Canada : lateral site expansion and local variability in vegetation succession and long-term peat accumulation, *Canadian Journal of Botany*, Vol. 81, p. 833-847.

BECKWITH C.W., BAIRD A.J. and HEATHWAITE A.L., 2003, Anisotropy and depth-related heterogeneity of hydraulic conductivity in a bog peat, I : laboratory measurements, *Hydrological Processes*, Vol. 17, p. 89-101.

BELLAMY D.J. and RIELEY J., 1967, Some ecological statistics of a "miniature bog", *Oikos,* Vol. 30, p. 33-40.

BELYEA L.R., 1996, Separating the effect of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland, *Oikos,* Vol. 77, p. 529-539.

BELYEA L.R. and CLYMO R.S., 1999, Do hollows control the rate of peat bog growth ? *in* STANDEN V., TALLIS J.H. and MEADE R. (Eds), *Patterned mires and mires pools. Origin and development; flora and fauna, London,* British Ecological Society, p. 55-65.

BELYEA L.R. and CLYMO R.S., 2001, Feedback control of the rate of peat formation, *Proceedings of the Royal society of London,* Vol. B., 268, p. 1315-1321.

BELYEA L.R. and MALMER N., 2004, Carbon sequestration in peatland : patterns and mechanisms of respons to climate change, *Global Change Biology,* Vol. 10, p. 1043-1052.

BICK H., 1985, Die Moorvegetation der zentralen Hochvogesen, *Dissertationes Botanicae,* 91, Berlin-Stuttgart, Cramer, 289 p.

BRAGAZZA L. and GERDOL R., 1996, Response surfaces of plant species along water-table depth and pH gradients in a poor mire on the southern Alps (Italy), *Annales Botanici Fennici,* Vol. 33, p. 11-20.

BRAGAZZA L., TAHVANAINEN T., KUTNAR L., RYDIN H., LIMPES J., HAJEK M., GROSVERNIER P., HAJEK T., HAJKOWA P., HANSEN I., IACUMIN P. and GERDOL R., 2004, *Nutritional constraints in ombrotrophic* Sphagnum *plants under increasing atmospheric deposition in Europe,* New Phytologist, Vol. 163, p. 609-616.

BRAGG O.M., 1997, Understanding ombrogenous mires of the temperate zone and the tropics : an ecohydrologist's viewpoint, *in* RIELEY J.O. and PAGE S.E. (Eds), *Tropical Peatlands,* Cardigan, Samara Publishing Limited, p. 135-146.

BRAGG O.M., 2000, Conservation and trees at Flanders Moss, *Forth Naturalist and Historian,* Vol. 23, p. 37-49.

BRAGG O.M., 2002, Hydrology of peat-forming wetlands in Scotland, *The Science of the Total Environment,* Vol. 294, p. 111-129.

BRAGG O.M., BROWN J.M.B. and INGRAM H.A.P., 1991, Modelling the ecohydrological consequences of peat extraction from a Scottish raised mire, *in* NACHTNEBEL H.P. and KOVAR K. (Eds.), *Hydrological Basis of Ecologically Sound Management of Soil and Groundwater,* Wallingford, Publication of the IAHS N°202, p. 13-22.

BRAGG O.M. and CLYMO R.S., 1995, Seven years of change following liming of Sphagnum communities in sector VII of the Loch Fleet catchment, *Chemistry and Ecology,* Vol. 9, p. 231-245.

CLYMO R.S., 1966, Control of cation concentrations, and in particular of pH, in Sphagnum dominated communities, *in* GOLTERMAN H.L. and CLYMO R.S. (Eds), *Chemical environment in the aquatic habitat,* Amsterdam, North Holland, p. 273-284.

CLYMO R.S., 1984, The limits to peat bogs growth, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* Vol. B303, p. 605-654.

CLYMO R.S., 1987, The ecology of peatlands, *Science in Progress,* Vol. 71, p. 593-614.

CLYMO R.S., 1991, Peat growth, *in* SHANE L.C.K. and CUSHING E.J. (eds), *Quaternary Landscapes,* University of Minnesota Press, Minneapolis, p. 76-112.

CLYMO R.S., 1992, Models of peat growth, *Suo,* Vol. 43, p. 127-136.

CLYMO R.S., 1998, *Sphagnum,* the peatland carbon economy, and climate change, *in* BATES J.W., ASHTON N.W. and DUCKETT J.G. (eds), *Bryology for the Twenty-first century,* London, British Bryological Society, p. 361-368.

CLYMO R.S. and HAYWARD P.M., 1982, The ecology of *Sphagnum, in* SMITH A.J.E. (ed), *Bryophyte Ecology,* New-York, Chapman and Hall, p. 229-289.

CLYMO R.S. and PEARCE M.E., 1995, Methane and carbon dioxide production in, transport through, and efflux from a peatland, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* Vol. A350, p. 249-259.

DAMMAN A.W.H., 1986, Hydrology, development, and biochemistry of ombrogenous peat bogs with special refreence to nutrient relocation in western Newfoundalnd bog, *Canadian Journal of Botany,* Vol. 64, 384-394.

DANIELS R.E and EDDY A., 1985, *Handbook of European Sphagna,* Huntingdon, Institute of Terrestrial Ecology, 262 p.

DUPONT L.M., 1987, Palaeocological reconstruction of the successive stands of vegetation leading to a raised bog in the Meerstalblok area (The Netherlands), *Review of*

Palaeobotany and Palynology, Vol. 51(4), p. 271-288.

FELDMEYER-CHRISTE E., 1990, Étude phyto-écologique des tourbières des Franches-Montagnes (Canton du Jura et de Berne, Suisse), *Matériaux pour le Levé Géobotanique de la Suisse*, Vol. 66, p. 1-163.

FERGUSON P. and LEE J.A., 1978, Effects of sulphur pollutants on the growth of *Sphagnum* species, *Environmental Pollution*, Vol. 16, p. 151-152.

FLATBERG K.I., 1986, Taxonomy, morphovariation, distribution and ecology of the *Sphagnum imbricatum* complex with main reference to Norway, *Gunneria*, Vol. 54, p. 1-118.

FORSTER D.R. and WRIGHT H.E., 1990, Role of ecosytem development and climate change in bog formation in central Sweden, *Ecology*, Vol. 71, p. 450-463.

FRANKL R. and SCHMEIDL H., 2000, Vegetation change in a south German raised bog : ecosystem engineering by plant species, vegetation switch or ecosystem level feedback mechanisms ? *Flora*, Vol. 195, p. 267–276.

FRELECHOUX F., 1997, *Etude du boisement des tourbières hautes de la chaîne jurassienne : typologie et dynamique de la végétation - Approche dendroécologique et dendrodynamique des peuplement arborescents*, Thèse Université de Neuchâtel, 215 p.

GIGNAC D., 1989, Mineral content of mire surface water and hummock-forming *Sphagnum* species in peatlands of western Canada, *Lindbergia*, Vol. 15, p. 151-160.

GIGNAC L.D., 1993, Distribution of *Sphagnum* species, communities, and habitats in relation to climate, *Advances in Bryology*, Vol. 3, p. 187-222.

GILLET F., 1982, L'alliance du *Sphagno-Tomenthypnion* dans le Jura, *Documents Phytosociologiques*, Vol. 6, p. 155-180.

GORHAM E., 1991, Northern peatland : role in the carbon cycle and probable response to climatic warming, *Ecological Applications*, Vol. 1, p. 182-195.

GORHAM E. and ROCHEFORT L., 2003, Peatland restoration : a brief assesment with special reference to *Sphagnum* bogs, *Wetlands Ecology and Management*, Vol. 11, p. 109-119.

GROSVERNIER P.R., 1996, *Stratégies et génie écologique des sphaignes* (Sphagnum sp.) *dans la restauration spontanée des marais jurassiens suisses*, Thèse, Université de Neuchâtel, 318 p.

GUNNARSSON U., MALMER N. and RYDIN H., 2002, Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated ecosytem ? A 40-year study, *Ecography*, Vol. 25, p. 685-704.

HAWKE M.I., MARTINI I.P. and STASIUK L.D., 1999, A comparison of temperate and boreal peats from Ontario, Canada : possible modern analogues for Permian coals, *International Journal of Coal Geology*, Vol. 41, p. 213-238.

HILBERT D.W., ROULET N. and MOORE T., 2000, Modelling and analysis of peatlands as dynamical systems, *Journal of Ecology*, Vol. 88, p. 230-242.

HINDRYCKX M., 2000, *Évolution régressive récente de la végétation des tourbières hautes à sphaignes en Haute Ardenne (Hautes-Fagnes, Belgique)*, Thèse, Université de Liège. 269 p.

HOGG E.H., 1993, Decay potential of hummock and hollow *Sphagnum* peats at different depths in a Swedish raised bogs, *Oikos*, Vol. 66, p. 269-278.

HUGHES P.D.M., 2000, A reappraisal of the mechanisms leading to ombrotrophy in British raised mires, *Ecology Letters*, Vol. 3, p. 7-9.

HUGHES P.D.M. and BARBER K.E., 2003, Mire development accros the fen-bog transition on the Teifi floodplain at Tregaron Bog, Ceredigion, Wales, and a comparison with 13 other raised bogs, *Journal of Ecology*, Vol. 91, p. 253-264.

HUGHES P.D.M. and DUMAYNE-PEATY L., 2002, Testing theories of mire development using multiple successions at Crymlyn Bog, West Glamorgan, South Wales, UK, *Journal of Ecology*, Vol. 90, p. 456-471.

INGRAM H.A.P., 1982, Size and shape in raised mire ecosystems : a geophysical model, *Nature*, Vol. 27, p. 300-303.

IVANOV K.E., 1981, *Water movements in mirelands* (translated by A. Thompson and H.A.P. Ingram), London, Academic Press, 276 p.

JANSSENS J.A. and GLASER P., 1986, The bryophyte flora and major peat-forming mosses at Red Lake peatland, Minnesota, *Canadian Journal of Botany*, Vol. 64, p. 427-442.

JOHNSON L.C. and DAMMAN A.W.H., 1993, Decay and its regulation in *Sphagnum* peatlands, *Advances in Bryology*, Vol. 5, p. 249-296.

LAMERS L.P.M., 2001, *Tackling biochemical questions in peatlands*, Thèse, Université de Nijmegen, 161 p.

LAMERS L.P.M., BOBBINK R. and ROELOFS J.G.R., 2000, Natural nitrogen filter fails in polluted

raised bogs, *Global Change Biology*, Vol. 6, p. 583-586.

LATTER P.M., HOWSON G., HOWARD D.M. and SCOTT W.A., 1998, Long-term study of litter decomposition on a Pennine peat bog : which regression ? *Oecologia*, Vol. 113, p. 94-103.

LINDSEY R.A., 1995, *The ecology, classification and conservation of ombrotrophic mires*, Perth, Scottish Natural Heritage, 120 p.

MALMER N., 1962, Studies on mire vegetation in the archaean area of southwestern Götaland (south Sweden). II. Distribution and seasonal variation in elementary constituents on some mire sites, *Opera Botanica*, Vol. 7, p. 1-67.

MALMER N., SVENSSON B.M. and WALLÈN B., 1994, Interactions between Sphagnum mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems, *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, Vol. 29, p. 483-496.

MANEVILLE O., 1999, Les tourbières de France : causes de régression, intérêts de leur conservation, mise au point nomenclaturale, *Journal de Botanique*, Vol. 12, p. 73-82.

MANEVILLE O., V. VERGNE ET O. VILLEPOUX, 1999, *Le monde des tourbières et des marais, Lausanne*, Delachaux et Niestlé, 320 p.

MATTHEY Y., 1996, *Conditions écologiques de la régénération spontanée du* Sphagnion magellanici *dans le Jura Suisse*, Thèse, Université de Neuchâtel, 233 p.

MIDDELDORP A.A., 1986, Functional palaeoecology of the Hahnenmoor raised bog ecosystem. A study of vegetaion history, production and decomposition by means of pollen density dating, *Review of Palaeobotany and Palynology*, Vol. 49, p. 1-73.

OHLSON M., 1987, Spatial variation in decomposition rate of Carex rostrata leaves in a swedish mire, *Journal of Ecology*, Vol. 75, p. 1191-1197.

OHLSON M., ØKLAND R.H., NORDBAKKEN J.F. and DAHLBERG B., 2001, Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems, *Oikos*, Vol. 94, p. 425-432.

ØKLAND R.H., 1989a, A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions, *Sommerfeltia*, Vol. 8, p. 1-172.

ØKLAND R.H., 1989b, Hydromorphology and phytogeography of mires in inner Østfold and adjacent part of Akershus, SE Norway, in relation to regional variation in SE Fennoscandian mire, *Opera Botanica*, Vol. 96, p. 1-122.

PAINTER T.J., 1991, Lindow man, tollund man and other peat-bog bodies : The preservative and antimicrobial action of Sphagnan, a reactive glycuronoglycan with tanning and sequestering properties, *Carbohydrate Polymers*, Vol. 15, p. 123-142.

PRICE J.S., 1991, Evaporation from a blanket bog in a foggy coastal environment, *Boundary-Layer Meteorology*, Vol. 57, p. 391-406.

RYDIN H., 1985, Effect of water level on dessication of *Sphagnum* in relation to surrounding Sphagna, *Oikos*, Vol. 45, p. 374-379.

SAGOT C. and ROCHEFORT L., 1996, Tolérance des sphaignes à la dessication, *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, Vol. 17, p. 171-183.

SCHEFFER R.A., VAN LOGTESTIJN R.S.P. and VERHOEVEN J.T.A., 2001, Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in two mesotrophic fens differing in dominant plant species, *Oikos*, Vol. 92, p. 44-54.

SCHUMACKER R., 1961, Etude d'une tourbe à Scheuzeria palustris dans les couches inférieures des dépôts de la Fagne-Wallone, *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège*, Vol. 11-12, p. 496-511.

SHANNON R.D., WHITE J.R., LAWSON J.E. and GILMOUR B.S., 1996, Methane efflux from emergent vegetation in peatlands, *Journal of Ecology*, Vol. 84, p. 239-246.

SMOLDERS A.J.P. and ROELOFS J.G.M., 1993, The roles of internal iron hydroxyde precipitation, sulfide toxicity and oxidizing ability in the survival of Stratiotes aloides roots at different iron concentration in sediment porewater, *New Phytologist*, Vol. 133, p. 253-260.

SMOLDERS A.J.P., TOMASSEN H.B.M., PIJNAPPEL H.W., LAMERS L.P.M. and ROELOFS J.C.M., 2001, Substrate-derived CO2 is important in the development of *Sphagnum* spp, *New Phytologist*, Vol. 152, p. 325-332.

SPIEKSMA J.F.M., MOORS E.J., DOLMAN A.J. and SCHOUWENAARS J.M., 1997, Modelling evaporation from a drained and rewetted peatland, *Journal of Hydrology*, Vol. 199, p. 252-271.

STEINER G.M., 1992, *Österreichischer Moorschutzkatalog*, Wien, Grüne Reihe, 529 p.

SVENSSON G., 1988, Bog development and environmental conditions as shown by strati-

graphy of Store Mosse mire in southern Sweden, *Boreas*, Vol. 17, p. 89-111.

THEBAUD G. , CUBIZOLLE H. et PETEL G., 2003, Étude préliminaire des haut marais ombrotrophes du Forez septentrional et des Bois-Noirs (Massif central, France) : végétation, évolution et dynamique actuelle, *Acta Botanica Gallica*, Vol. 150, p. 35-57.

THOMAS P.A. and PEARCE M.E., 2004, Role of cation exchange in preventing the decay of anoxic deep bog peat, *Soil Biology and Biochemistry*, Vol. 36, p. 23-32.

TOUFFET J., 1969, *Les sphaignes du Massif armoricain. Recherches phytogéographiques et écologiques*, Thèse, Université de Rennes, 357 p.

UHDEN O., 1960, *Das Grosse Moor bei Ostenholz. Schriftenreihe des Kutatoriums für Kulturbauwesen*, Heft 9, Hamburg, Verlag Wasser und Boden, 159 p.

VAN BREEMEN N., 1995, How *Sphagnum* bogs down other plants, *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 10, p. 270-275.

VAN DER SCHAAF S., 1999, *Analysis of the hydrology of raised bogs in the Irish Midlands. A case study of Raheenmore bog and Clara bog*, Thèse, Landbouwuniversiteit, Wanengingen, 375 p.

VAN DER SCHAAF S. and STREEFKERK J.G., 2003, Relationships between ecotopes, hydrological position and subsidence on Clara bog and Raheenmore Bog (Ireland), *in* IGNAR S., NOWAKOWSKI P. and OKRUSZKO T. (Eds), *Measurement Techniques and Data Assessment in Wetland Hydrology*, Warsaw, Warsaw Agricultural University Press, p. 127-136.

VERHOEVEN J.T.A. and LIEFVELD V.M., 1997, The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*, *Acta Botanica Neerlandica*, Vol. 46, p. 117-130.

WALKER D. and WALKER P.M., 1961, Stratigraphic evidence of regeneration in some Irish bogs, *Journal of Ecology*, Vol. 49, p. 169-185.

WASTIAUX C., 2000, *Facteurs hydrologiques de la dégradation des tourbières hautes à sphaignes des Hautes-Fagnes*, Thèse, Université de Liège, 223 p.

WILDI O., 1978, Simulating the development of peat bogs, *Vegetatio*, Vol. 37, p. 1-17.

YU Z., TURETSKY M.R., CAMPBELL and VITT D.H., 2001, Modelling long-term peatlands dynamics. II. Processes and rates as inferred from litter and peat-core data, *Ecological Modelling*, Vol. 145, p. 59-173.

ZOBEL M., 1988, Autogenic succession on boreal mires - a review, *Folia Geobot. Phytotaxon.* Vol. 23, p. 417-445.

Adresse des auteurs :

Pierre GOUBET
Gilles THEBAUD
Gilles PETEL

Institut des Herbiers
Universitaires de Clermont-Ferrand
3, boulevard Lafayette
63 000 Clermont-Ferrand
France
Tél/Fax : 33 (0)4.73.40.62.36

E.mail :
herbiers@univ-bpclermont.fr

ARTICLE III

LA DYNAMIQUE DES HAUTS-MARAIS ET LES PARAMÈTRES ÉCOLOGIQUES QUI LA CONTRÔLENT : PROPOSITION D'UN SCHÉMA FONCTIONNEL ET APPLICATIONS À LA CONSERVATION

Pierre GOUBET[1]*, Gilles THÉBAUD[1] & Gilles PÉTEL[1]

SUMMARY. — *Ecological constraints on* Sphagnum *bog development: a conceptual model for conservation*. — *Sphagnum* bogs cover large continental areas and may play a major role as carbon sinks. They have also great biological, historical and paleoecological values. These features led to a large amount of research and publications, especially conceptual and numerical models in various scientific fields. Drawing on this literature, we propose an integrated conceptual model of bog functioning. The model is built on 8 basic assumptions acting at two scales: the ecosystem as a whole, the bog or mesotope and the microforms, the elementary systemic units. Five kinds of ecological constraints driving the ecosystem are defined too. Based on the assumptions, the constraints and bibliographical data, thresholds and positive and negative feedbacks are elucidated. The negative feedbacks controlling the development and homeostasis of the ecosystem are related to the balance between the vegetation which builds the peat body, the shape of the later and the water fluxes passing through it. The positive feedback allowing the establishment and the persistence of the ecosystem is related to peat moss engineering. Four positive feedback loops can stop the peat production, and lead to the destruction of the bog. Two loops are biological processes involving trees and blue moor grass (*Molinia caerulea*) which spread onto the bog. The two other loops are related to soil and shape disturbance and changes in production and degradation of the organic matter. The model is especially designed to help ecological monitoring and highlights the importance of an ecological diagnostic integrating plants, soil and water fluxes. Based on this model, action plans should focus on maintaining the negative feedbacks and the peat moss engineering while stopping the unfavourable other positive feedback loops.

RÉSUMÉ. — L'importance quantitative, le rôle primordial dans le cycle du carbone et les valeurs biologiques, historiques et paléoécologiques des hauts-marais ont suscité de nombreux travaux scientifiques s'intéressant aux processus naturels ayant lieu dans ces écosystèmes. A partir de l'analyse de la bibliographie, nous proposons un schéma fonctionnel de l'écosystème. Ce schéma s'appuie sur 8 propriétés fondamentales, opérant à deux échelles, l'écosystème haut-marais et la microforme, unité fonctionnelle de base. Parallèlement 5 classes de paramètres écologiques contrôlant la dynamique de l'écosystème sont établies. L'analyse conjointe des propriétés et des paramètres met en lumière des seuils et des boucles de rétroactions qui déterminent le fonctionnement de l'écosystème. Les principales boucles de rétroaction négative qui permettent la persistance de l'écosystème se réfèrent à l'adéquation entre les végétations à l'origine du tertre tourbeux, la forme de ce dernier, et le flux hydrique qui le traverse. La boucle positive conditionnant l'apparition, le développement ou le maintien de l'écosystème s'appuie sur l'ingénierie écologique des sphaignes. Quatre boucles de rétroaction positive induisent l'arrêt du fonctionnement et la destruction de l'édifice tourbeux ; deux sont d'origine biologique et correspondent respectivement à l'invasion des ligneux arborescents ou à celle de la molinie. Les deux autres font appel à des processus de modification de la forme de l'édifice et des logiques de production et de dégradation de la matière organique. L'utilisation du schéma fonctionnel en terme de diagnostic écologique met en relief l'importance d'une approche intégrant : les plantes, surtout les sphaignes ; le sol, par sa qualité et sa forme à différentes échelles ; et l'eau. Les objectifs prioritaires en termes de

[1] Institut des Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand, 3, boulevard Lafayette, F-63 000 Clermont-Ferrand.
* Correspondance : goubet.pierre@wanadoo.fr

conservation sont (1) le maintien ou la facilitation des boucles négatives et celle, positive, d'ingénierie des sphaignes, (2) l'arrêt des boucles positives défavorables au fonctionnement.

La tourbe caractérise le sol de différents types d'écosystèmes (Manneville *et al*., 1999), parmi lesquels se distinguent les tourbières hautes, appelées aussi hauts-marais (HM) (Manneville, 1999). Ceux-ci se différencient des autres systèmes tourbeux par une végétation dominée par les sphaignes, certaines espèces du genre montrant une capacité à accumuler suffisamment de matière organique morte, la tourbe, pour créer un tertre et s'affranchir des influences du socle minéral sous-jacent ; elles ne sont alors plus alimentées en eau et en éléments minéraux que par les précipitations, phénomène appelé « ombrotrophie ».

En France, à la limite méridionale de leur aire d'extension, les HM font l'objet d'une grande attention de la part des gestionnaires d'espaces naturels. Ces marais hébergent une flore caractéristique, riche en taxons protégés (Danton & Baffray, 1995) ; ils sont rares et beaucoup d'entre eux ont déjà disparu du fait de drainage, de plantations, d'exploitation de tourbe, etc. (Manneville, 1999). Ils sont aussi d'excellents témoins de l'évolution des climats, des paysages et de la présence humaine grâce aux spores, pollens, macrorestes et reliques archéologiques y étant conservés (Manneville *et al*., 1999). Une partie d'entre eux bénéficient de moyens de protection ou sont inclus dans des politiques de préservation de la nature à divers niveaux (Natura 2000, Parcs Nationaux, Réserves Naturelles, Espaces Naturels Sensibles des Départements, Arrêtés de Biotope, etc.). Dans une démarche de préservation à long terme de ces milieux, des programmes d'inventaire, de restauration écologique, de gestion et de suivi ont aussi été mis en place (Dupieux, 1998).

Parallèlement à cette approche de préservation, commune à la plupart des pays européens et nord-américains, un effort de recherche considérable a été entrepris depuis une trentaine d'années pour comprendre le fonctionnement de ces écosystèmes. Ceci s'explique notamment par le fait que (1) les hauts-marais, les « bogs » de la littérature internationale, avec leurs écosystèmes tourbeux associés, représentent des surfaces importantes de l'hémisphère nord, estimées jusqu'à 3 % des terres émergées (Clymo, 1998) et (2) l'importante masse de matière organique (MO) qu'ils contiennent leur confère un rôle fondamental dans l'évolution du taux de CO_2 atmosphérique, et donc dans l'évolution du climat (Gorham, 1991).

Cet effort de recherche a été entrepris dans différentes disciplines : l'hydrologie (Ingram, 1983 ; van der Schaaf, 1999 ; Wastiaux, 2000 ; Price, 1991) ; la pédologie et la géochimie (Francez, 1991 ; Johnson & Damman, 1993 ; Grosvernier *et al*., 1995) ; l'autécologie végétale (Backéus, 1990 ; Bragazza & Gerdol, 1996) et particulièrement des sphaignes (Rydin, 1993 ; Sagot & Rochefort, 1996 ; Bragazza, 1997) ; la synécologie (Dierssen, 1982 ; Økland, 1989a ; Feldmeyer-Christ, 1990) ; la biochimie (Painter, 1991 ; Verhoeven & Liefveld, 1997) ; la paléoécologie (Walker & Walker, 1961 ; Middeldorp, 1986 ; Svensson, 1988 ; Hughes & Dumaye-Peaty, 2002 ; Mauquoy & Barber, 2002). Cette production de données expérimentales a permis à différents auteurs de proposer une série de modèles, à différentes échelles, ayant parfois fait l'objet de modélisations numériques (Wildi, 1978 ; Ingram, 1982 ; Clymo, 1992 ; Hilbert *et al*., 2000 ; Yu *et al*., 2001 ; Nungesser, 2003).

L'utilisation des modèles reste confinée à des problématiques de développement et de forme des édifices tourbeux (Wildi, 1978 ; Ingram, 1982 ; Almquist-Jacobson & Foster, 1995), d'incorporation de carbone dans le sol (Clymo, 1992 ; Hilbert *et al*., 2000 ; Yu *et al*., 2001), de stabilité des structures microtopographiques (Nungesser, 2003). Les exemples d'utilisation de modèles conceptuels ou numériques dans le champ de la conservation des édifices tourbeux restent rares. Bragg *et al*. (1991) proposent l'utilisation d'un modèle numérique lors de la restauration d'un HM exploité ; Van Seters & Price (2002) établissent un modèle conceptuel de restauration hydraulique des HM exploités.

Pourtant le diagnostic fonctionnel, la définition des stratégies de préservation, l'élaboration et le suivi des actions de gestion et de restauration ne peuvent se réaliser sans un cadre théorique de fonctionnement de l'écosystème. Loin du concept d'évolution progressive et

linéaire des systèmes tourbeux, des phénomènes de seuils et de changements de dynamique rapides ont été mis en évidence (Frankl & Schmeidl, 2000 ; Hilbert *et al*., 2000 ; Hughes & Barber, 2003 ; Bragazza *et al*., 2004). Comme pour d'autres écosystèmes, la caractérisation des seuils, des variables en jeu et des processus enclenchés de part et d'autre sont un enjeu majeur de connaissance théorique, ayant des répercussions directes en termes opérationnels (Scheffer & Carpenter, 2003).

L'objectif de cet article est donc de proposer un schéma fonctionnel du haut-marais basé sur une synthèse bibliographique. Ce schéma répond à deux objectifs principaux : (1) la définition des processus régulant la dynamique du HM et des seuils qui les conditionnent ; (2) l'intégration de l'ensemble des processus et seuils pour mettre en évidence les éléments diagnostiques fondamentaux, permettant aussi une analyse prédictive de la dynamique naturelle du système ou des conséquences des opérations de gestion et de restauration.

ORIGINE DES DONNÉES ET STRUCTURE DU SCHÉMA FONCTIONNEL

Le schéma dynamique proposé ici repose sur une synthèse bibliographique embrassant 750 références, pour la plupart publiées dans les trente dernières années dans tous les domaines d'investigation de l'écosystème. Il est basé sur une approche systémique centrée sur deux niveaux hiérarchiques, celui du mésotope, l'édifice tourbeux ombrotrophe correspondant à une unité indépendante du point de vue hydrologique et topographique, et celui des microformes, unités fonctionnelles élémentaires (Zobel, 1988 ; Økland, 1989b ; Lindsay, 1995). Le mésotope correspond au HM dans son ensemble. Les microformes sont représentées essentiellement par les buttes, les banquettes, les cuvettes et les mares. Pour chaque échelle, des propriétés fondamentales ont été délimitées, 3 pour le mésotope, 5 pour les microformes. Cinq classes de paramètres écologiques contrôlant la dynamique du système aux deux niveaux sont aussi définies. Les boucles de rétroaction et les seuils à partir desquels elles s'enclenchent forment les troisième et quatrième parties du schéma.

Les propriétés fondamentales ne sont pas indépendantes les unes des autres ; elles ont été choisies pour leur importance dans le fonctionnement de l'écosystème, leur caractère spécifique au HM et leur potentiel en termes de diagnostic et de suivi.

Les paramètres écologiques ne sont pas non plus indépendants les uns des autres ; ils agissent souvent simultanément ou en cascade. Néanmoins, ils sont identifiables et peuvent être quantifiés en partie. Ils sont donc utilisables pour le diagnostic et le suivi. Leur choix provient aussi de leur rôle dans les effets de seuil et les boucles de rétroaction. Chaque paramètre peut être analysé suivant sa composante « naturelle » ou suivant une composante « anthropique », mais cet aspect n'a pas été développé.

Les seuils retenus sont, pour certains, quantifiés. Tous peuvent être considérés comme des points de bifurcation délimitant deux boucles de rétroaction possibles, l'une favorable au développement du système, l'autre défavorable. Les boucles de rétroaction (Lévêque, 2001) ont été choisies, elles aussi, pour leur intérêt dans la préservation des HM. Outre le fait qu'elles constituent l'architecture de la dynamique du système du point de vue cybernétique, elles forment aussi un ensemble d'outils conceptuels d'ingénierie écologique. L'arrêt d'une boucle, la mise en place d'une autre, par différentes opérations de gestion ou de restauration, peuvent constituer des objectifs prioritaires.

En relation avec la notion de boucle de rétroaction, le concept d'espèces ingénieurs de l'écosystème est utilisé pour désigner la capacité de certains organismes à élaborer et maintenir, en modifiant leur environnement, un milieu de vie qui leur est favorable (Jones *et al*., 1994). Le terme d'« ingénierie » est choisi pour désigner le processus de transformation de l'environnement. Outre le fait que le terme a été proposé dès la définition du concept d'espèce ingénieur (Jones *et al*., 1994), il paraît correctement convenir dans un contexte de « génie écologique » visant à préserver les écosystèmes.

PROPRIÉTÉS FONDAMENTALES

Les propriétés fondamentales à l'échelle de la microforme et du mésotope sont présentées dans la figure 1, le chiffre romain s'y rattachant étant utilisé dans le texte.

La première propriété, résumée sous le terme « ingénierie des sphaignes », repose sur l'observation de la dynamique d'apparition et de maintien des végétations turfigènes, où les sphaignes composent une grande partie de la biomasse (Goubet *et al*., 2005). Dans les HM, les sphaignes sont des ingénieurs autogènes (Jones *et al*., 1994). Les premières étapes de la formation d'un HM correspondent à l'émergence de coussins (Aaviksoo *et al*., 1994 ; Manneville *et al*., 1999), ou de bancs complets de sphaignes (Hughes & Dumayne-Peaty, 2002) prenant leur indépendance vis-à-vis du substrat sous-jacent, notamment pour ce qui est des apports de nutriments. Un tapis de sphaignes est un milieu contrôlé, où l'humidité constante est favorisée par l'anatomie des individus, capables de maintenir de grandes quantités d'eau entre leurs rameaux, leurs tiges, leurs feuilles, et dans une moindre mesure dans certaines cellules, mortes (Rydin & Clymo, 1989). La composition chimique de l'eau est modifiée par les sphaignes. Des sites d'échange sur les parois captent les cations en libérant des ions H^+,

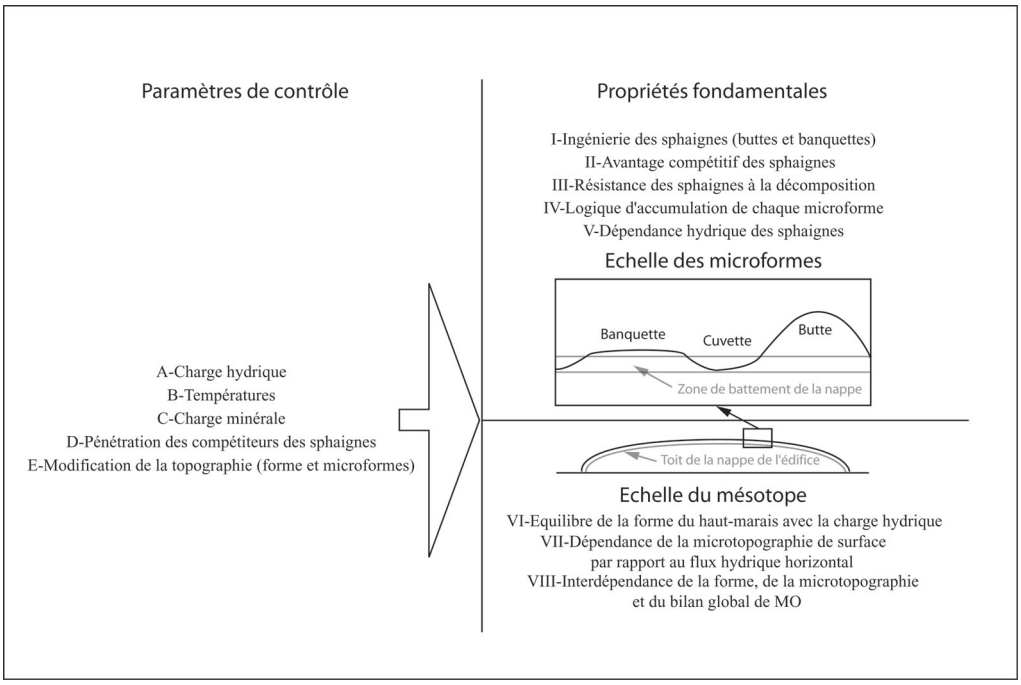


Figure 1. — Paramètres de contrôle et propriétés fondamentales utilisés dans le schéma fonctionnel. Les lettres et numéros devant chacun d'entre eux sont repris dans le texte.

ce qui acidifie le milieu et le prive de certains nutriments (Clymo, 1963 ; Van Breemen, 1995). Humidité, acidité et pauvreté minérale donnent un avantage compétitif aux sphaignes et permettent au coussin de s'élever et de s'étendre latéralement. Une boucle de rétroaction positive est ainsi activée, qui peut mener à une expansion rapide des coussins (Aaviksoo *et al*., 1994).

La seconde propriété, nommée « avantage compétitif des sphaignes », est à mettre en relation avec la première. L'humidité, l'acidité et la pauvreté minérale limitent l'apparition de colonisateurs potentiels des coussins de sphaignes (Malmer *et al*., 1994 ; Van Breemen, 1995 ; Rydin *et al*., 1999), notamment ceux qui nécessitent une association mycorhizique (Økland, 1989a). Mais outre les difficultés inhérentes à la nature chimique du milieu, les sphaignes étouffent leur concurrent grâce à leur croissance orthotrope pouvant être rapide (Malmer *et al*., 1994 ; van Bremen 1995 ; Ohlson *et al*., 2001). Cette propriété contribue à la boucle de rétroaction positive de formation des coussins.

La troisième propriété fondamentale à prendre en compte dans le fonctionnement de l'écosystème est résumée sous le terme de « résistance des sphaignes à la décomposition » ; elle concerne la faculté de la MO des différentes espèces de sphaignes à résister à la dégradation, d'une part, en créant un milieu défavorable aux microorganismes saprophiles (van Breemen, 1995 ; Belyea 1996 ; Belyea & Clymo, 1999) et, d'autre part, en possédant des parois cellulaires par nature et architecture difficilement décomposables (Verhoeven & Liefveld, 1997). Lorsque les parois des sphaignes sont finalement altérées, elles libèrent dans le milieu des molécules toxiques qui, en plus, séquestrent les nutriments essentiels au développement des microorganismes (Painter, 1991 ; Verhoeven & Liefveld, 1997). La matière accumulée augmente l'indépendance des coussins face aux apports minéraux de l'environnement rocheux, ce qui renforce la pertinence de la notion d'ingénierie sphagnale. Cette propriété des sphaignes explique aussi le paradoxe des hauts-marais où, malgré une production de matière organique faible, comparée par exemple au bas-marais, l'accumulation de MO sous la forme de tourbe est forte (Scheffer *et al*., 2001).

La quatrième propriété fondamentale correspond à la faculté pour chaque type de microforme d'accumuler et dégrader la MO dans une logique propre (IV) ; elle repose sur le fait que chaque espèce de sphaigne montre une certaine capacité à résister à la dégradation

(Belyea, 1996). Ce fait est à mettre en relation avec la quantité des composés chimiques résistants et celle des sites d'échange cationique (Clymo, 1963). Comme la végétation de chaque microforme est caractérisée par des sphaignes différentes, les processus de production et de dégradation de la MO diffèrent. La qualité de la matière sphagnale (l'espèce) et la quantité jouent un rôle de conservation sur toute la végétation : le milieu créé par la dégradation des sphaignes est un facteur de conservation (Verhoeven & Toth, 1995 ; Belyea, 1996). Cette propriété à l'échelle de la microforme est à mettre en relation avec la logique d'accumulation à l'échelle du mésotope (propriété VIII, discutée plus bas).

La dernière propriété à l'échelle de la microforme est nommée ici « dépendance hydrique des sphaignes » ; elle met en relief le lien étroit entre les sphaignes, et par extension les végétations turfigènes, et la disponibilité en eau. Chaque espèce montre là aussi sa capacité propre à être compétitive sur un gradient hydrique, représenté le plus souvent par la distance entre le sol et le toit de la nappe (Vitt *et al*., 1975 ; Andrus, 1986 ; Rydin, 1985). La survie des communautés de sphaignes est conditionnée par les événements de sécheresse, et chaque espèce montre là aussi une certaine tolérance face à la dessiccation (Sagot & Rochefort, 1996).

La propriété « équilibre de la forme du HM avec la charge hydrique » s'appuie sur un processus démontré à l'échelle du mésotope. La circulation de l'eau dans la masse tourbeuse de l'édifice s'adapte en fonction de deux paramètres qui sont la charge hydrique et la conductivité hydraulique (Ivanov, 1981 ; Ingram, 1982 ; van der Schaaf, 1999). Comme dans un tertre minéral classique, l'eau circule dans la tourbe en formant un demi ellipsoïde (Ingram, 1982 ; Bragg *et al*., 1991). A la différence du tertre minéral, la végétation (par conséquent la tourbe), dépendante de l'eau du réservoir, s'adapte à la forme théorique hydraulique (Fig. 1), en rapport avec la propriété d'adaptation des végétations à la distance à la nappe. Cette adéquation entre végétation, conservation de la MO et forme du HM s'exprime par une boucle de rétroaction négative d'ajustement.

La propriété suivante, notée « dépendance de la microtopographie de surface par rapport aux flux horizontaux », fait référence à une autre notion d'équilibre. La microtopographie de surface est dépendante du flux hydrique, plus précisément de sa composante horizontale. Les buttes et les banquettes correspondent à des structures de croissance actives alors que les dépressions correspondent à des structures passives (Aaviksoo *et al*., 1994). Les dépressions apparaissent par une nécessité de drainage du surplus d'eau (Belyea & Clymo, 1999), suivant une logique de compétition des sphaignes. Les sphaignes de cuvettes, incapables de s'éloigner de la nappe, concurrencent avantageusement les sphaignes de buttes dans les endroits les plus humides (Rydin, 1985).

La dernière propriété fondamentale met en relief « l'interdépendance de la forme, de la microtopographie et du bilan global de MO ». La forme est conditionnée par la charge hydrique (propriété VI), mais elle dépend aussi du bilan entre la production, à la surface, et la décomposition de la MO sur toute la hauteur de tourbe (Clymo, 1984). Il est donc nécessaire d'intégrer à la forme théorique générée par la charge hydrique et la conductivité hydraulique une composante liée au bilan MO (Almquist-Jacobson & Foster, 1995). Conformément à la propriété IV, le bilan de production et de dégradation de MO sur l'ensemble du mésotope est à mettre également en relation avec l'importance relative de chaque type de microforme. Aux buttes et banquettes, siège d'une accumulation de MO importante, s'opposent cuvettes et mares, où l'accumulation de MO est restreinte ou nulle (Johnson & Damman, 1991 ; Ohlson & Dahlberg, 1991 ; Belyea & Clymo, 1999 ; Nungesser, 2003).

PARAMÈTRES DE CONTRÔLE

Comme tout écosystème, le HM est soumis à des variables écologiques de nature différente qui contraignent son fonctionnement. Pour simplifier l'analyse, cinq groupes de variables ont été définis (Fig. 1). Chacun intervient sur la dynamique du système, à l'échelle du mésotope et des microformes, par l'intermédiaire de processus écologiques complexes où les plantes, la topographie, les flux hydriques et minéraux, et les logiques de production et dégradation de la MO entrent en interaction.

Le rôle de l'eau dans l'écosystème est résumé sous le terme de « Charge hydrique ». Deux éléments sont essentiels : les variations du stock et la valeur du flux horizontal. La concentration en éléments de l'eau des précipitations est aussi importante mais est traitée dans le paramètre dénommé « Charge minérale ».

Le stock d'eau contenu dans la couche superficielle du HM joue un rôle dans : (1) la performance, croissance en masse et élongation, des sphaignes et des plantes vasculaires ; (2) l'exclusion des compétiteurs par anaérobiose du substrat ; (3) le ralentissement de la dégradation de la MO par anaérobiose. Ce stock va dépendre de : (1) la porosité du substrat à différentes échelles (macro- et micropores), (2) l'importance des flux entrants et sortants. Chaque microforme a une dynamique du stock propre. Les buttes ne sont pas saturées en permanence (Zobel, 1986), ce qui permet aux plantes vasculaires munies de mycorhizes d'y croître (Malmer *et al*., 1994), tant que la nappe ne s'éloigne pas trop en profondeur. Les cuvettes sont saturées en permanence (Zobel, 1986), les plantes pouvant coloniser le milieu nécessitent donc des adaptations (par ex. : aérenchymes). Le gradient hydrique lié à la topographie est considéré comme de premier ordre pour la répartition écologique des sphaignes (Gignac, 1993).

Le flux d'eau horizontal correspond au ruissellement de surface et de subsurface (sphaignes vivantes et premiers centimètres de tourbe peu décomposée) et, plus en profondeur, à la percolation horizontale au sein de la tourbe. La percolation verticale dans la tourbe humifiée est considérée comme négligeable (van der Schaaf, 1999), la conductivité hydraulique horizontale étant largement supérieure à celle verticale (Beckwith *et al*., 2003).

Le volume d'eau correspondant au ruissellement dépend du surplus entre précipitations et évaporation (évapotranspiration comprise) lors de périodes de stock maximum. L'eau est exportée par les marges, parfois grâce à des chenaux de drainage naturels (watertracks, Ingram, 1967). Sur le plateau, l'eau circule entre les buttes, remplissant les dépressions. Une augmentation du volume ruisselé entraîne des phénomènes d'ennoiement provoquant un élargissement des cuvettes au détriment des banquettes et des buttes (Belyea & Clymo, 1999). Le phénomène est probablement accru dans de grands complexes. Symétriquement, la trame des microformes sur le HM est un indicateur du régime hydrique général et est corrélée à des variables macroclimatiques (Økland, 1989b ; Aaviksoo *et al*., 1994 ; Lindsay, 1995).

Les températures sont déterminantes dans les phénomènes d'évaporation et, dans ce cadre, peuvent être considérées comme un facteur primaire de variation de la charge hydrique. Il est possible qu'elles jouent aussi un rôle dans des phénomènes de compétition entre sphaignes et plantes vasculaires. Des expérimentations portant sur l'activité photosynthétique de *Sphagnum capillifolium* montrent un effet de la température nocturne (Gerdol *et al*., 1998). Étant donné la fréquence des gels estivaux au niveau des coussins de sphaignes (Touffet, 1969), il est possible que les basses températures en période de végétation limitent l'extension des ligneux dans leurs premières semaines de croissance. Les variations de température impliquent aussi des changements dans la dominance des sphaignes (Gunnarsson *et al*., 2004).

Les données portant sur l'influence de la température restent néanmoins limitées. Dans le contexte d'un possible réchauffement climatique entraînant une baisse de fréquence des gels sur les HM, des études complémentaires, en particulier pour déterminer les seuils de colonisation des ligneux, s'ils existent, sont souhaitables.

Les niveaux et les variations des apports nutritifs, résumés sous le terme de « Charge minérale » ont fait l'objet de nombreux travaux récents en relation avec les augmentations du taux de N atmosphérique d'origine anthropique dans différentes zones géographiques.

Les HM apparaissent comme carencés en azote et en phosphore (Aerts *et al*., 2001). L'impact d'une augmentation d'azote se traduit par un changement dans les communautés végétales, les sphaignes typiques du HM étant remplacées par des plantes vasculaires ou des bryophytes non turfigènes. Du point de vue fonctionnel, les sphaignes du HM agissent comme un filtre. L'azote présent dans les précipitations intègre le système via les plantes vasculaires au niveau des feuilles et les sphaignes au niveau des premiers centimètres du sol. Jusqu'à un certain seuil, il n'y a pas d'azote disponible dans l'eau libre, le tout étant assimilé par le coussin de sphaignes (Malmer *et al*., 1994 ; Lamers *et al*., 2000). Au-delà de ce seuil, correspondant à une « saturation » des sphaignes, l'azote diffuse jusqu'aux racines

des plantes vasculaires (Aerts *et al*., 1992 ; Lamers *et al*., 2000). Une boucle de rétroaction positive s'enclenche. L'apport d'azote diminue la croissance des sphaignes (Touffet, 1971 ; Jauhiainen *et al*., 1994 ; Gunnarsson & Rydin, 2000 ; van der Heijden *et al*., 2000 ; Limpens & Berendse, 2003a). Au contraire, mieux alimentées en azote, les plantes vasculaires surpassent les sphaignes en croissance (Berendse *et al*., 2001, Limpens *et al*., 2003 ; Tomassen *et al*., 2004), processus à mettre en relation avec la propriété II. D'après Tomassen *et al*. (2003), c'est la molinie qui profiterait en premier lieu de l'azote, et c'est donc la boucle « Ingénierie de la molinie » qui est alors préférentiellement enclenchée.

Une augmentation du taux de N affecte aussi le taux de dégradation de la MO (Limpens & Berendse, 2003b), ce qui peut altérer le bilan entre production et dégradation de la MO, à mettre en relation avec la propriété VIII.

D'autres éléments jouent un rôle dans la régulation du développement des différents végétaux et dans les logiques de compétition. Des dérivés du soufre seraient susceptibles de mener à la destruction des communautés de sphaignes (Ferguson & Lee, 1983) ; le sodium ralentit la croissance des sphaignes (Touffet, 1971) ; le calcium, également, comme le montrent les expériences d'amendement calcaire sur les HM (Bragg & Clymo, 1995). Pour chaque élément, la tolérance dépend, comme pour l'azote, des espèces considérées, mais contrairement à l'azote, les seuils pour ces éléments restent inconnus.

L'arrivée ou le développement de nouvelles espèces végétales sur le HM peut entraîner une réorientation de la dynamique de l'écosystème (paramètre D, « pénétration des compétiteurs des sphaignes »). Les sphaignes sont des espèces ingénieurs (propriété I) mais sont fortement dépendantes de la disponibilité en eau (propriété V). A partir d'un certain seuil de compétitivité, les plantes vasculaires agissent à leur tour comme espèces ingénieurs.

Le dernier paramètre est résumé sous le terme de « modification de la topographie (forme et microforme) ». Les causes de l'altération de la forme générale ou de la microtopographie du HM sont d'origines diverses (front de taille, drainage, piétinement…). Les conséquences d'une altération topographique s'observent simultanément au niveau des végétations, de l'hydraulique et du sol. En général cela implique un réajustement fonctionnel et la mise en place de boucles de rétroaction discutées ci-après.

BOUCLES DE RÉTROACTION ET SEUILS

Les paramètres de contrôle agissent suivant leur valeur en favorisant ou défavorisant des processus ayant lieu dans les HM. Certains de ces processus peuvent être assimilés à des boucles de rétroaction. Chaque boucle s'enclenche lorsque le système franchit le dernier seuil limitant.

La boucle d'ingénierie des sphaignes est fondamentale dans le processus d'apparition et de maintien des HM ; elle se caractérise par la faculté des sphaignes à créer un milieu qui leur est favorable du point de vue physico-chimique (propriété I) et qui est défavorable à leurs compétiteurs (propriété II). La compréhension des paramètres qui la régissent et des seuils qui l'affectent est un objectif majeur en terme de conservation et de restauration.

Cette boucle se met en place à la condition d'une humidité suffisante et d'une compatibilité du substrat avec les besoins des sphaignes. L'humidité suffisante est généralement contrôlée par la longueur des périodes de dessiccation et la disponibilité de l'eau dans le substrat. Sur tourbe nue, une valeur de succion inférieure à 100 cm semble requise pour l'installation des sphaignes (Price & Whitehead, 2001). Cette valeur est difficilement atteinte dans les tourbes ayant subi une dessiccation. Le substrat doit également contenir peu d'éléments toxiques comme les cations alcalins ou l'azote, posséder un pH bas, et pour certaines espèces avoir un taux de CO_2 dissous suffisant. Par exemple, *Sphagnum magellanicum* s'installe sur des tapis d'autres sphaignes lorsque l'eau du sol contient plus de 200 μmol/l de CO_2 (Smolders *et al*., 2001).

A partir d'une certaine épaisseur de MO accumulée sous le coussin, l'influence du substrat s'efface. Le maintien de la boucle fait alors appel à d'autres processus. Les seuils importants sont : (1) la disponibilité en eau exprimée par la distance des parties vivantes du coussin à la nappe et la longueur des périodes de dessiccation ; (2) la charge minérale issue

des précipitations, pour l'azote, au-delà de 1 ou 1,5 g/m^2/an (Lamers *et al.*, 2000 ; Norbakken *et al.*, 2003 ; Bragazza *et al.*, 2004), la boucle d'ingénierie de la molinie se met en place (Tomassen *et al.*, 2003) ; et (3) la stabilité topographique. Ce dernier terme appliqué à la microforme englobe toute modification mécanique du sol (piétinement, étrépage, creusement de drain) et la position relative de la microforme par rapport à ses voisines.

La boucle de rétroaction positive « ingénierie des ligneux » fait référence à la possibilité de ces derniers, une fois dépassé un seuil de croissance, de modifier le substrat pour le rendre favorable à leur maintien et à l'implantation de nouveaux individus par contagion. Par exemple, pour *Pinus sylvestris*, les conséquences directes sur le sol sont un drainage et un ombrage défavorables aux espèces des HM qui sont le plus souvent remplacées par des espèces forestières (Frankl & Schmeidl, 2000 ; Ohlson *et al.*, 2001). Les facteurs favorables à la mise en place de cette boucle sont une baisse de la charge hydrique, soit d'origine climatique (mésoclimatique, cas d'une coupe forestière environnante, ou macroclimatique), soit conséquente à l'altération de la surface du HM (par exemple par un drainage ou un front de taille). L'élévation des températures joue peut-être aussi un rôle (Gunnarsson, 2000). Plus généralement, ce sont tous les facteurs susceptibles de ralentir la croissance des sphaignes qui favorisent la boucle conduisant à l'invasion des ligneux.

Dans un cadre différent, la même boucle s'applique à *Picea abies*. Cette espèce a été importée dans le massif Central au XIX^e siècle pour la sylviculture (de Beaulieu *et al.*, 1988). Aujourd'hui, à partir de plantations environnantes, l'épicéa colonise avec succès, suivant des modalités proches de celles décrites pour le pin sylvestre, des HM jusque là restés peu boisés en espèces indigènes comme *Abies alba*, *Pinus sylvestris* et *Betula pubescens* (P. Goubet, obs. pers.). L'impact de l'épicéa semble rapide et intense, au vu du faible recouvrement herbacé et muscinal constaté au sol, sur des individus encore jeunes. Il est possible que le seuil de compétitivité de l'épicéa face aux sphaignes soit plus bas que celui des espèces indigènes, d'où un impact plus élevé sur les communautés herbacées et muscinales.

La boucle de rétroaction positive « ingénierie de la molinie » correspond à la faculté souvent reportée d'invasion des hauts-marais par cette graminée (Hindryckx, 2000) ; elle est rendue possible par sa capacité à supporter des sols engorgés d'eau une partie de l'année (Webster, 1962), de faire baisser la nappe en période estivale (Schouwenaars & Vink, 1992 ; Wastiaux, 2000), tout en présentant une facilité à assimiler le phosphore (Tomassen *et al.*, 2004). Cet élément labile (Bragazza *et al.*, 1998) est limitant dans les tourbières à partir d'un certain seuil d'azote (Aerts *et al.*, 2001). Depuis une zone d'installation localisée dans un périmètre perturbé, comme un drain, la molinie est capable de s'étendre par contagion (Hindryckx, 2000).

La croissance en hauteur des buttes et des banquettes est régulée par une boucle de rétroaction négative. Les sphaignes sont dépendantes d'un seuil à partir duquel elles ne peuvent plus bénéficier des remontées capillaires ; elles perdent en outre de leur vitalité en s'approchant du seuil, ce qui ralentit la croissance et maintient une distance constante entre la surface et le toit de la nappe constante (Nungesser, 2003). C'est probablement la position de la nappe lors des étés les plus secs qui conditionne la hauteur d'équilibre (Belyea & Clymo, 2001). Lors de variations de l'humidité à l'échelle de la microforme, des phénomènes d'ajustement s'effectuent en relation avec des processus mettant en jeu production et dégradation de MO (Belyea & Clymo, 1999, 2001). Ainsi, si la nappe baisse un peu, la production diminue, mais un processus discuté ci-après d'ajustement topographique rabaisse le sol à la distance optimale de la nappe. Cet ajustement n'est possible que si la vitesse de la variation reste en dessous d'un certain seuil.

La boucle de rétroaction négative « Bilan MO négatif » repose sur la notion d'équilibre entre la production et la dégradation de MO pour chaque microforme (propriété IV), dépendant indirectement de la saturation en eau. La dégradation de la MO, sur toute la colonne de tourbe sous-jacente, est relativement constante dans le temps ; elle provoque une diminution de la hauteur de tourbe qui se traduit à la surface par une variation topographique négative (vers le bas). Au contraire la production, limitée à la surface, est variable dans le temps (elle dépend de la vitalité des sphaignes), et tend à accroître la hauteur de la colonne. Le bilan des deux phénomènes détermine donc la variation topographique de la microforme par rapport à son environnement. Si la production de MO ne compense plus sa

dégradation, la microforme tend à s'effondrer par rapport à ses voisines. Ceci provoque une remontée relative de la nappe qui induit un changement de végétation. Une banquette peut devenir une cuvette. Pour une cuvette, le déséquilibre favorise une mare. Les mares sont considérées comme le siège d'un bilan largement favorable à la dégradation de MO (Belyea & Clymo, 1998).

La boucle de rétroaction négative « forme du HM » fait référence à la propriété VI. La forme du HM est en équilibre avec la charge en eau, le réservoir au sein de l'édifice formant un tertre (Ingram, 1982). Les variations relativement lentes de la charge impliquent un réajustement de la forme du tertre. Par contre une variation trop rapide de la charge ou de la forme de l'édifice ne permet pas ce réajustement, par exemple lors d'une altération de la forme générale conséquente à une exploitation par front de taille aux marges. Dans ce cas, le toit du tertre se retire à l'opposé du front, ce qui provoque une chute brutale de la nappe (Bragg *et al*., 1991). Au bord du front, au niveau du rabattement de la nappe, les végétations turfigènes sont remplacées par des végétations de tourbe sèche à *Calluna vulgaris* et *Cladonia* spp., propices à l'établissement des ligneux arborescents et à l'érosion du substrat. A cet endroit peuvent se mettre en place les boucles de rétroaction correspondantes.

La boucle de rétroaction négative « trame microtopographique » fait référence à l'ajustement de la proportion relative des microformes en fonction de l'importance du ruissellement. Lors d'événements climatiques à forte charge en eau, les cuvettes dominent, ce qui ajuste la capacité de drainage naturel pour limiter la rehausse du toit de la nappe (Belyea & Clymo, 2001). Les conséquences fonctionnelles d'un accroissement trop rapide du ruissellement pour permettre un réajustement sont encore mal connues et semblent dépendre d'autres facteurs, notamment de l'état initial du système. La vitesse de variation de la charge constitue probablement un seuil « dynamique » pour le maintien des boucles de rétroaction négative. L'arrêt de la boucle entraîne probablement la mise en place des boucles de rétroaction positive « Bilan MO négatif » et « Destruction-érosion du substrat ».

Une fois mise à nu, la tourbe subit un ensemble de processus entraînant sa destructuration et son érosion, phénomène représenté dans la boucle du même nom. La tourbe séchée montre une structure microscopique irrémédiablement modifiée (Loxham & Burghardt, 1986) ; elle est alors difficile à coloniser pour les sphaignes (Price & Whitehead, 2001). La tourbe reste donc exposée à l'air libre, ce qui provoque d'une part sa « corrosion », c'est-à-dire sa décomposition par l'activité de communautés microbiennes, et d'autre part son érosion mécanique par action du gel, de la pluie ou du vent (Sjörs, 1990 ; Tallis, 1998). Dans certaines zones exploitées, la colonisation par les végétaux peut prendre des décennies (Rochefort *et al*., 2003). La mise à nu peut entraîner l'apparition de rigoles d'érosion (« gullies » des Britanniques), où la tourbe se creuse jusqu'à 5 cm de profondeur par an (Tallis, 1998). La mise en place de cette boucle en un point du HM entraîne une série de modifications des zones voisines, dont l'abaissement de la nappe.

INTÉGRATION — FONCTIONNEMENT

Un schéma fonctionnel synthétique peut être proposé à partir des boucles de rétroaction développées (Fig. 2).

En phase active de croissance ou de maintien, l'équilibre fonctionnel du HM est représenté par deux boucles à l'échelle de la microforme, deux à celle du mésotope. Les sphaignes, grâce à leurs propriétés, construisent l'édifice. La vitesse de la construction est régulée par leur dépendance à l'eau. Le large éventail d'espèces présentes, chacune d'elle performante dans une niche hydrique propre, permet un ajustement de la dynamique aux variations de la charge hydrique. La forme de l'édifice, comme sa microtopographie, est contrainte par les logiques de circulation de l'eau et de production et dégradation de la MO. Les quatre boucles donnent au HM sa rémanence, sa résistance, son homéostasie et sa persistance.

Une variation dans la valeur d'un ou plusieurs paramètres de contrôle, soit à partir d'un seuil absolu, soit à cause d'un seuil dynamique (représenté par une trop grande différence entre la vitesse de la variation et la vitesse d'ajustement des boucles de rétroaction négative) entraîne l'enclenchement de quatre boucles de rétroaction positive. L'échelle d'application

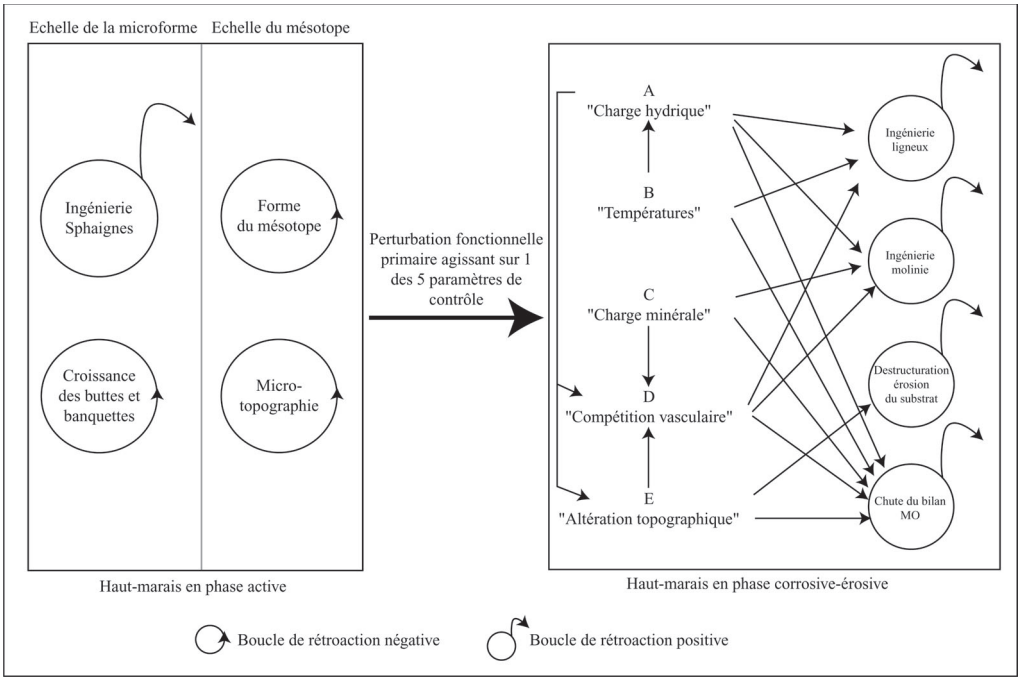


Figure 2. — Processus fondamentaux du fonctionnement du haut-marais en phase active et en phase corrosive/érosive. La phase active se caractérise par l'importance des boucles de rétroaction négative stabilisant le système et la phase corrosive-érosive par les boucles de rétroaction positive qui poussent le système vers un autre état, dénué de tourbe. Chaque boucle de rétroaction positive est conséquente d'un changement dans l'état d'un des paramètres de contrôle. Ces derniers n'étant pas indépendants, une variation de l'un peut entraîner une réaction en cascade des autres, comme indiqué par les flèches.

de la perturbation, dans le temps et l'espace, est une donnée importante. En fonction de cette échelle et de l'état initial du système avant perturbation, l'enclenchement des boucles défavorables peut contribuer, à terme, à la destruction de l'édifice.

La variation d'un paramètre entraîne le plus souvent des variations d'autres, comme indiqué par les flèches sur la figure.

IMPLICATION DU SCHÉMA FONCTIONNEL EN TERMES DE DIAGNOSTIC ÉCOLOGIQUE

La prise en compte des propriétés fondamentales et des paramètres de contrôle du schéma permet d'élaborer un protocole de diagnostic.

Les propriétés des sphaignes (I à III) impliquent la nécessité de décrire et de cartographier les végétations sphagnales sur les HM, qu'ils soient en phase active ou en phase corrosive-érosive. Les propriétés relatives aux microformes (IV, VII, VIII) montrent l'importance de leur cartographie.

Le croisement des deux types de données, sphaignes et microformes, peut permettre une estimation de la dynamique effective et, dans certains cas, celle d'une dynamique récente disparue. Par exemple, des buttes non fonctionnelles, caractérisées par des mousses pleurocarpes, indiquent la présence d'une turfigenèse active récente mais révolue. Du point de vue historique, le HM a l'avantage de conserver dans la tourbe certains des événements récents de son histoire. Une analyse des macro-restes dans les quelques décimètres sous la surface peut permettre de déterminer les végétations antérieures pour la plupart des microformes (Hyndricks, 2000).

L'importance des liens entre l'eau et les plantes (VI), entre l'eau et la dégradation de la MO (IV), entre la charge en eau, la forme de l'édifice (VI) et la microtopographie (VII),

implique la définition du niveau de battement de la nappe et la caractérisation des flux de surface. Des protocoles légers et à moindre coût sont aujourd'hui disponibles pour caractériser l'état hydrologique du HM (Bragazza, 1996 ; Belyea, 1999).

Forme et microtopographie des édifices sont également des éléments diagnostiques essentiels au regard des propriétés VI, VII et VIII. La définition de la topographie du volume de tourbe et de son socle minéral doit donc être réalisée.

La caractérisation de l'état du système par rapport aux seuils relatifs à la charge hydrique et aux températures reste difficile. Les méthodes à mettre en œuvre se rapportent à des études régionales de caractérisation de la zone d'extension des édifices, une typologie de ces derniers et leur corrélation avec des variables climatiques. La fenêtre climatique ainsi définie et la position de chaque édifice dans cette fenêtre constitue une première approche ; elle reste limitée dans le sens où les données climatiques représentent des durées récentes réduites, qui ne prennent pas en compte l'inertie des édifices tourbeux ; l'état observé pouvant correspondre à des variables anciennes.

La majeure partie des composés azotés utilisables par les organismes et présents dans l'atmosphère provient de la circulation automobile, de l'industrie et de l'évaporation de l'ammoniaque (Verhoeven *et al*., 1990). La charge minérale en azote sur les HM doit être caractérisée au moins pour ceux situés à proximité des zones urbaines et industrielles, des voies de communication principales ou des zones agricoles fortement fertilisées. Les seuils en dessous desquels se maintient le HM sont actuellement définis entre 1 et 1,5 $g/m^2/an$ (Lamers *et al*., 2000 ; Norbakken *et al*., 2003 ; Bragazza *et al*., 2004) en terme de précipitation, et entre 15 et 20 mg/g en terme de taux dans les sphaignes (Van der Heijden *et al*., 2000 ; Berendse *et al*., 2001).

La capacité des communautés de sphaignes à résister à la colonisation par les ligneux ou la molinie semble difficile à déterminer. L'approche historique, par l'intermédiaire de photographies, de témoignages, d'études dendrologiques ou cartographiques (Fréléchoux *et al*., 2000 ; Hindryckx, 2000 ; Gunnarsson *et al*., 2002), peut être complétée par une mesure directe de la croissance des sphaignes (Olhson *et al*., 2001).

L'intégrité morphologique est simple à évaluer sur la base d'études topographiques et historiques. Les zones perturbées, de ce point de vue, sont des éléments importants du diagnostic ; elles constituent des points prioritaires en termes de gestion ou de restauration.

Les zones où sont supposées s'exercer les boucles de rétroaction positive doivent être cartographiées. Les causes primaires de leur mise en route sont à rechercher. Par exemple, pour la boucle d'ingénierie des ligneux, l'origine primaire de la mise en place peut être d'ordre hydrologique, topographique, ou anthropique direct par plantation. Suivant l'origine, les mesures de gestion peuvent différer.

IMPLICATIONS POUR LES STRATÉGIES DE PRÉSERVATION, L'ÉLABORATION ET LE SUIVI DES ACTIONS DE GESTION

Une stratégie de préservation tenant compte du schéma fonctionnel s'oriente en priorité vers la caractérisation des édifices les moins perturbés (intégrité topographique, absence de plantation, contexte forestier ou d'agriculture extensive), dont l'état se situe le plus loin des seuils évoqués, où les boucles de rétroaction défavorables sont rares et localisées.

Comme entrevu précédemment, les actions de gestion s'établissent de façon rationnelle sur la base du diagnostic fonctionnel déduit du schéma. Les objectifs prioritaires sont l'arrêt des boucles de rétroaction positive défavorables et la facilitation de la boucle « ingénierie des sphaignes ». La recherche des causes primaires de perturbation et leur neutralisation constitue la seconde étape, elle inclut la définition des événements en cascade. Pour reprendre l'exemple des ligneux, les actions de gestion liées à une plantation directe sans autre modification seront différentes de celles nécessaires dans le cas où la colonisation des ligneux résulte d'une perturbation hydraulique, elle-même résultante d'une modification topographique, comme le creusement de drain ou d'un étang sur les marges du HM.

Pour certains édifices, le maintien de zones fonctionnelles semble impossible du fait du dépassement de certains seuils. Dans d'autres cas, les boucles de rétroaction défavorables sont répandues et intenses. Dans les deux cas, une stratégie alternative de mise en place aux

endroits les plus favorables de la boucle « ingénierie des sphaignes » peut être adoptée. Il s'agit alors de favoriser l'émergence de buttes ombrotrophes, compensant, à terme, la disparition de l'édifice ancien perturbé. La difficulté tient dans ce cas à la complexité afférente à l'initiation des buttes ombrotrophes. Des techniques d'ingénierie écologique ont été utilisées dans ce cadre (Grosvernier, 1996 ; Matthey, 1996) mais les résultats ne peuvent s'apprécier que sur le long terme, étant donné la lenteur des processus en cours (Pfadenhauer & Klötzli, 1996).

La démarche de diagnostic écologique et de stratégie de gestion et de suivi est schématisée dans la figure 3.

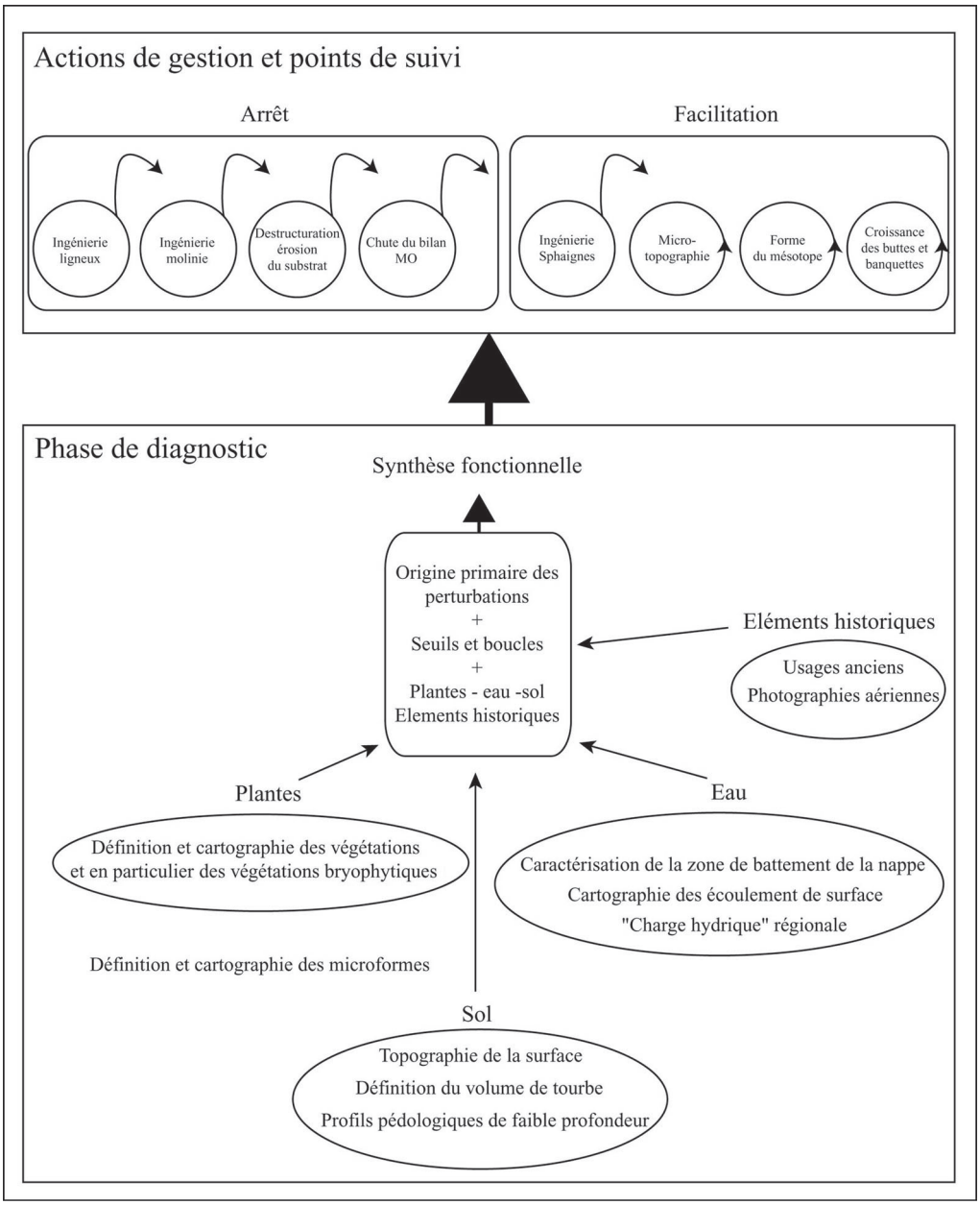


Figure 3. — Application du schéma à l'élaboration d'un diagnostic écologique fonctionnel et à la définition des actions de gestion et des points de suivi.

CONCLUSION

Les propriétés reconnues sur lesquelles repose la dynamique des HM sont à ce jour relativement peu nombreuses ; huit sont proposées dans ce schéma fonctionnel. Les paramètres qui contrôlent cette dynamique peuvent être regroupés en cinq catégories majeures. Le croisement des propriétés fondamentales et des modalités d'action des paramètres de contrôle explique en partie les processus dynamiques, boucles et seuils, à l'origine de l'apparition, du maintien et de la disparition des HM. Le schéma reste évolutif dans le sens où de nouveaux éléments peuvent être ajoutés en fonction des connaissances nouvellement acquises sur la dynamique de l'écosystème.

Le diagnostic fonctionnel et la stratégie de préservation des HM peuvent être réalisés pas à pas sur la base du schéma proposé et intégrer ainsi les relations entre les plantes, le sol et l'eau, les trois piliers de l'écosystème.

Le schéma fonctionnel met en relief l'importance de l'intégrité des édifices vis-à-vis des perturbations, notamment d'origine anthropique. Les HM peu perturbés doivent donc faire l'objet de la plus grande attention, même si la biodiversité y semble peu élevée, en particulier pour ce qui concerne les taxons d'intérêt patrimonial.

REMERCIEMENTS

Ce travail de synthèse bibliographique sur le fonctionnement des hauts-marais est une partie d'un travail de thèse (Pierre Goubet) réalisé à l'Université Blaise-Pascal de Clermont-Ferrand (Institut des Herbiers Universitaires). Il a été en partie financé par le Conseil Général de l'Allier (bourse d'étude). Il n'aurait pu être réalisé sans l'aide à la recherche bibliographique de Cécile Wastiaux et René Schumacker (Université de Liège).

RÉFÉRENCES

AAVIKSOO, K., ILLOMETS, M. & ZOBEL, M. (1994). — Dynamics of mire communities : a markovian approach (Estonia). Pp. 23-43. *in* B.C. Patten, S.E. Jorgensen & H. Dumont (eds). *Wetlands and Shallow Continental Water Bodies, 2*. SPB Academic Publishing, The Hague.

AERTS, R., WALLÉN, B. & MALMER, N. (1992). — Growth limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *J. Ecol*., 80: 131-140.

AERTS, R., WALLÉN, B., MALMER, N. & DE CALUWE, H. (2001). — Nutritional constraints on *Sphagnum* — growth and potential decay in northern peatlands. *J. Ecol*., 89: 292-299.

ALMQUIST-JACOBSON, H. & FOSTER, D.R. (1995). — Toward an integrated model for raised bog development: theory and field evidence. *Ecology*, 76: 2503-2516.

ANDRUS, R.E. (1986). — Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Can. J. Bot*., 64: 416-428.

BACKÉUS, I. (1990). — Production and depth distribution of fine roots in a boreal open bog. *Ann. Bot. Fen*., 27: 261-265.

BECKWITH, C.W., BAIRD, A.J. & HEATHWAITE, A.L. (2003). — Anisotropy and depth-related heterogeneity of hydraulic conductivity in a bog peat. I. Laboratory measurements. *Hydrol. Process*., 17: 89-101.

BELYEA, L.R. (1996). — Separating the effect of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland. *Oikos*, 77: 529-539.

BELYEA, L.R. (1999). — A novel indicator of reducing conditions and water-table depth in mires. *Funct. Ecol*., 13: 431-434.

BELYEA, L.R. & CLYMO, R.S. (1999). — Do hollows control the rate of peat bog growth? Pp. 55-65, *in* V. Standen, J.H. Tallis & R. Meade (eds). *Patterned mires and mire pools. Origin and development; flora and fauna*. British Ecological Society, London.

BELYEA, L.R. & CLYMO, R.S. (2001). — Feedback control of the rate of peat formation. *Proc. Roy. Soc. London B*, 268: 1315-1321.

BERENDSE, F., VAN BREMEN, N., RYDIN, H., BUTTLER, A., HEIJMANS, M., HOOSBEEK, M., LEE, J., MITCHELL, E., SAARINEN, T., VASANDER, H. & WALLÉN, B. (2001). — Raised atmospheric CO_2 levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. *Glob. Chang. Biol*., 7: 591-598.

BRAGAZZA, L. (1996). — Delimitation of the aerobic peat layer in a *Sphagnum* mire on the southern Alps. *Oecologia Montana*, 5: 41-46.

BRAGAZZA, L. (1997). — *Sphagnum* niche diversification in two oligotrophic mires in the southern Alps of Italy. *Bryologist*, 100 (4): 507-515.

BRAGAZZA, L., ALBER, R. & GERDOL, R. (1998). — Seasonal chemistry of a pore water hummocks and hollows in a poor mire in the southern Alps (Itlay). *Wetlands*, 18: 320-328.

BRAGAZZA, L. & GERDOL, R. (1996). — Response surfaces of plant species along water-table depth and pH gradients in a poor mire on the southern Alps (Italy). *Ann. Bot. Fen*., 33: 11-20.

BRAGAZZA, L., TAHVANAINEN, T., KUTNAR, L., RYDIN, H., LIMPES, J., HÁJEK, M., GROSVERNIER, P., HÁJEK, T., HAJKOWA, P., HANSEN, I., IACUMIN, P. & GERDOL, R. (2004). — Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric deposition in Europe. *New Phytol*., 163: 609-616.

BRAGG, O.M., BROWN, J.M.B. & INGRAM, H.A.P. (1991). — Modelling the ecohydrological consequences of peat extraction from a Scottish raised mire. Pp. 13-22, *in* H.P. Nachtnebel & K. Kovar (eds.). *Hydrological basis of ecologically sound management of soil and groundwater*. Publ. No. 202, IAHS, Wallingford.

BRAGG, O.M. & CLYMO, R.S. (1995). — Seven years of change following liming of *Sphagnum* communities in sector VII of the Loch Fleet catchment. *Chem. Ecol*., 9: 231-245.

BRUNO, J.F., STACHOWICZ, J.J. & BERTNESS, M.D. (2003). — Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol*., 18: 119-125.

CLYMO, R.S. (1963). — Ion exchange in *Sphagnum* and its relation to bog ecology. *Ann. Bot*, 27: 309-324.

CLYMO, R.S. (1984). — The limits to peat bogs growth. *Philos. Trans. R. Soc. Lond*., B303: 605-654.

CLYMO, R.S. (1992). — Models of peat growth. *Suo*, 43(4-5): 127-136.

CLYMO, R.S. (1998). — *Sphagnum*, the peatland carbon economy, and climate change. Pp. 361-368, *in* J.W. Bates, N.W. Ashton & J.G. Duckett (eds). *Bryology for the Twenty-First Century*. British Bryological Society, London.

DANTON, P. & BAFFRAY, M. (1995). — *Inventaire des plantes protégées en France*. Nathan, Paris.

DE BEAULIEU, J.L., PONS, A. & REILLE, M. (1988). — Histoire de la flore et de la végétation du Massif Central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. *Cah. Micropaléontologie, ns*, 3(4): 5-36.

DIERSSEN, K. (1982). — *Die Wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moor NW-Europas*. Conservatoire et Jardin Bot. de Genève.

DUPIEUX, N. (1998). — *La gestion conservatoire des tourbières : premiers éléments scientifiques et techniques*. Espaces Naturels de France, Orléans.

FELDMEYER-CHRISTE, E. (1990). — Étude phyto-écologique des tourbières des Franches-Montagnes (Canton du Jura et de Berne, Suisse). *Matér. levé géobot. Suisse,* 66: 1-163.

FERGUSON, P. & LEE, J.A. (1983). — The growth of *Sphagnum* species in the southern Pennines. *J. Bryol*., 12: 579-586.

FRANCEZ, A.-J. (1991). — *Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à sphaignes des monts du Forez (Puy-de-Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution*. Thèse de Doctorat, Université de Paris 6.

FRANKL, R. & SCHMEIDL, H. (2000). — Vegetation change in a south German raised bog: ecosystem engineering by plant species, vegetation switch or ecosystem level feedback mechanisms? *Flora*, 195: 267-276.

FRÉLÉCHOUX, F., BUTTLER, A., SCHWEINGRUBER, F.H. & GOBAT, J.-M. (2000). — Stand structure, invasion, and growth dynamics of bog pine (*Pinus uncinata* var. *rotundata*), in relation to peat cutting and drainage in the Jura Mountains, Switzerland. *Can. J. For. Res*., 30: 1114-1126.

GERDOL, R., BONORA, A., MARCHESINI, R., GUALANDERI, R. & PANCANDI, S. (1998). — Growth response of *Sphagnum capillifolium* to night time temperature and nutrient level: mechanisms and implications for global change. *Arct., Antarc., Alp. Res*., 30 (4): 388-395.

GIGNAC, L.D. (1993). — Distribution of *Sphagnum* species, communities, and habitats in relation to climate. *Adv. Bryol*., 3: 187-222.

GORHAM, E. (1991). — Northern peatland: role in the carbon cycle and probable response to climatic warming. *Ecol. Appl*., 1: 182-195.

GOUBET, P., THÉBAUD, G. & PÉTEL, G. (2005). — Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières. *Géocarrefour*, 79 (4) : 303-315.

GROSVERNIER, P.R. (1996). — *Stratégies et génie écologique des sphaignes (*Sphagnum *sp.) dans la restauration spontanée des marais jurassiens suisses*. Thèse de Doctorat, Université de Neuchâtel.

GROSVERNIER, P.R., MATTHEY, Y. & BUTTLER, A. (1995). — Microclimate and physical properties of peat: new clues to the understanding of bog restoration processes. Pp. 425-450, *in* B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson (eds). *Restoration of temperate wetlands*. Wiley, Chichester.

GUNNARSSON, U. (2000). — Vegetation changes on Swedish mires. Effects of raised temperature and increased nitrogen and sulphur influx. *Acta Universitatis Upsaliensis*, 561: 1-25.

GUNNARSSON, U., GRANBERG, G. & NILSSON, M. (2004). — Growth, production and interspecific competition in *Sphagnum*: effects of temperature, nitrogen and sulphur treatments on a boreal mire. *New Phytol*., 163: 349-359.

GUNNARSSON, U., MALMER, N. & RYDIN, H. (2002). — Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated ecosystems? A 40 years study. *Ecography,* 25: 685-704.

GUNNARSSON, U. & RYDIN, H. (2000). — Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New Phytol.,* 147: 527-537.

HILBERT, D.W., ROULET, N. & MOORE, T. (2000). — Modelling and analysis of peatlands as dynamical systems. *J. Ecol.,* 88: 230-242.

HINDRYCKX, M. (2000). — *Evolution régressive récente de la végétation des tourbières hautes à sphaignes en Haute Ardenne (Hautes-Fagnes, Belgique)*. Thèse de Doctorat, Université de Liège.

HUGHES, P.D.M. & BARBER, K.E. (2003). — Mire development accros the fen-bog transition on the Teifi floodplain at Tregaron Bog, Ceredigion, Wales, and a comparison with 13 other raised bogs, *J. Ecol*., 91: 253-264.

HUGHES, P.D.M. & DUMAYNE-PEATY, L. (2002). — Testing theories of mire development using multiple successions at Crymlyn Bog, West Glamorgan, South Wales, UK. *J. Ecol*., 90: 456-471.

INGRAM, H.A.P. (1967). — Problems of hydrology and plant distribution in mires. *J. Ecol*., 55: 711-724.

INGRAM, H.A.P. (1982). — Size and shape in raised mire ecosystems: a geophysical model. *Nature*, 27: 300-303.

INGRAM, H.A.P. (1983). — Hydrology. Pp. 67-158, *in* A.J.P. Gore (ed.). *Mires: swamp, bog, fen and moor. General studies*. Elsevier, Amsterdam.

IVANOV, K.E. (1981). — *Water movements in mirelands*. Academic Press, London.

JAUHIAINEN, J., VASANDER, H. & SILVOLA, J. (1994). — Response of *Sphagnum fuscum* to N deposition and increased CO_2. *J. Bryol*., 18: 83-95.

JOHNSON, L.C. & DAMMAN, A.W.H. (1991). — Species-controlled *Sphagnum* decay on a south Swedish raised bog. *Oikos*, 61: 234-242.

JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. (1994). — Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69 : 373-386.

LAMERS, L.P.M., BOBBINK, R. & ROELOFS, J.G.R. (2000). — Natural nitrogen filter fails in polluted raised bogs. *Glob. Chang. Biol*. 6: 583-586.

LÉVÊQUE, C. (2001). — *Ecologie. De l'écosystème à la biosphère*. Dunod. Paris.

LIMPENS, J. & BERENDSE, F. (2003a). — Growth reduction of *Sphagnum magellanicum* subjected to high nitrogen deposition: the role of amino acid nitrogen concentration. *Oecologia*, 135: 339-345.

LIMPENS, J. & BERENDSE, F. (2003b). — How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum*. *Oikos*, 103: 537-547.

LIMPENS, J., BERENDSE, F. & KLEES, X. (2003). — N deposition affects N availability in intersticial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetaion. *New Phytol*., 157: 339-347.

LINDSAY, R.A. (1995). — *The ecology, classification and conservation of ombrotrophic mires*. Scottish Natural Heritage, Perth.

LOXHAM, M. & BURGHARDT, W. (1986). — Saturated and unsaturated permeabilities of north German peats. Pp. 37-59, *in* C.H. Fuchsman (ed.). *Peat and water*. Elsevier, Amsterdam.

MALMER, N., SVENSSON, B.M. & WALLÈN, B. (1994). — Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobot. Phytotaxon*. 29: 483-496.

MANNEVILLE, O. (1999). — Les tourbières de France : causes de régression, intérêts de leur conservation, mise au point nomenclaturale. *J. Bot. Soc. Bot. France*, 12: 73-82.

MANNEVILLE, O., VERGNE, V. & VILLEPOUX, O. (1999). — *Le monde des tourbières et des marais*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.

MATTHEY, Y. (1996). — *Conditions écologiques de la régénération spontanée du* Sphagnion magellanici *dans le Jura Suisse*. Thèse Université de Neuchâtel.

MAUQUOY, D. & BARBER, K. (2002). — Testing the sensitivity of the palaeoclimatic signal from ombrotrophic peat bogs in northern England and the Scottish Borders. *Rev. Palaeobot. Palynol*., 119: 219-240.

MIDDELDORP, A.A. (1986). — Functional palaeoecology of the Hahnenmoor raised bog ecosystem. A study of vegetation history, production and decomposition by means of pollen density dating. *Rev. Palaeobot. Palynol*., 49: 1-73.

NORDBAKKEN, J.F., OHLSON, M. & HÖGBERG, P. (2003). — Boreal bog plants: nitrogen sources and uptake of recently deposited nitrogen. *Environ. Pollut*., 126: 191-200.

NUNGESSER, M.K. (2003). — Modelling microtopography in boreal peatlands: hummocks and hollows. *Ecol. Model*., 165: 175-207.

OHLSON, M. & DAHLBERG, B. (1991). — Rate of peat increment in hummock and lawn communities on Swedish mires during the last 150 years. *Oikos*, 61: 369-378.

OHLSON, M., ØKLAND, R.H., NORDBAKKEN, J.F. & DAHLBERG, B. (2001). — Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. *Oikos*, 94: 425-432.

ØKLAND, R.H. (1989a). — A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions. *Sommerfeltia*, 8: 1-172.

ØKLAND, R.H. (1989b). — Hydromorphology and phytogeography of mires in inner Østfold and adjacent part of Akershus, SE Norway, in relation to regional variation in SE Fennoscandian mire. *Opera Bot*., 96: 1-122.

PAINTER, T.J. (1991). — Lindow man, Tollund man and other peat-bog bodies: the preservative and antimicrobial action of sphagnan, a reactive glycuronoglycan with tanning and sequestering properties. *Carbohydr. Polym*., 15: 123-142.

PFADENHAUER, J. & KLÖTZLI, F. (1996). — Restoration experiments in middle European wet terrestrial ecosystems: an overview. *Vegetatio*, 126: 101-115.

PRICE, J.S. (1991). — Evaporation from a blanket bog in a foggy coastal environment. *Boundary-Layer Meteorol*., 57: 391-406.

PRICE, J.S. & WHITEHEAD, G. (2001). — Developing hydrological thresholds for *Sphagnum* recolonization on an abandoned cutover bog. *Wetlands*, 21: 32-42.

ROCHEFORT, L., QUINTY, F., CAMPEAU, S., JOHNSON, K. & MALTERER, T. (2003). — North American approach to the restoration of dominated peatlands. *Wetlands Ecol. Manage*., 11: 3-20.

RYDIN, H. (1985). — Effect of water level on desiccation of *Sphagnum* in relation to surrounding Sphagna. *Oikos*, 45: 374-379.

RYDIN, H. (1993). — Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. *Adv. Bryol*., 5: 153-185.

RYDIN, H. & CLYMO, R.S. (1989). — Transport of carbon and phosporus compounds about *Sphagnum*. *Proc. Roy. Soc. London B*, 237: 63-84.

RYDIN, H., SJÖRS, H. & LÖFROTH, M. (1999). — Mires. *Acta Phytogeogr. Suec*., 84: 91-112.

SAGOT, C. & ROCHEFORT, L. (1996). — Tolérance des sphaignes à la dessiccation. *Cryptogamie, Bryol., Lichénol*. 17: 171-183.

SCHEFFER, M. & CARPENTER, S.R. (2003). — Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol*., 18: 648-656.

SCHEFFER, R.A., VAN LOGTESTIJN, R.S.P. & VERHOEVEN, J.T.A. (2001). — Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in two mesotrophic fens differing in dominant plant species. *Oikos*, 92: 44-54.

SCHOUWENAARS, J.M. & VINK, J.P.M. (1992). — Hydrophysical properties of peat relicts in a former bog and perspectives for *Sphagnum* regrowth. *Int. Peat J*., 4: 15-28.

SJÖRS, H. (1990). — Divergent successions in mires, a comparative study. *Aquilo, Ser Bot*., 28: 67-78.

SMOLDERS, A.J.P., TOMASSEN, H.B.M., PIJNAPPEL, H.W., LAMERS, L.P.M. & ROELOFS, J.C.M. (2001). — Substrate-derived CO_2 is important in the development of *Sphagnum* spp. *New Phytol*., 152: 325-332.

SVENSSON, G. (1988). — Fossil plant-communities and regeneration patterns on a raised bog in south Sweden. *J. Ecol*., 76: 41-59.

TALLIS, J.H. (1998). — Growth and degradation of British and Irish blanket mires. *Envir. Rev*., 6: 81-122.

TOMASSEN, H., SMOLDERS, A.J.P., LAMERS, L.P.M. & ROELOFS, J.G.M. (2003). — Stimulated growth of *Betula pubescens* and *Molinia caerulea* on ombrotrophic bogs: role of high levels of atmospheric nitrogen deposition. *J. Ecol*., 91: 357-370.

TOMASSEN, H.B.M., SMOLDERS, A.J.P., LIMPENS, J., LAMERS, P.M. & ROELOFS, J.G.M. (2004). — Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: desiccation or high N. deposition? *J. Appl. Ecol*., 41: 139-150.

TOUFFET, J. (1969). — *Les Sphaignes du massif Armoricain. Recherches phytogéographiques et écologiques*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes.

TOUFFET, J. (1971). — Etude expérimentale de l'influence de la nature et de la concentration minérale du milieu sur le développement et la teneur en cations des sphaignes. *Botanica Rhedonica A*, 10: 293-302.

VAN BREEMEN, N. (1995). — How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends Ecol. Evol*., 10: 270-275.

VAN DER HEIJDEN, E., JAUHIAINEN, J., SILVOLA, J., VASANDER, H. & KUIPER, P.J.C. (2000). — Effects of elevated atmospheric CO_2 concentration and increased nitrogen deposition on growth and chemical composition of ombrotrophic *Sphagnum balticum* and oligo-mesotrophic *Sphagnum papillosum*. *J. Bryol*., 22: 175-182.

VAN DER SCHAAF, S. (1999). — *Analysis of the Hydrology of Raised Bogs in the Irish Midlands. A Case Study of Raheenmore Bog and Clara Bog*. Thèse de Doctorat, Landbouwuniversiteit, Wageningen.

VAN SETERS, T.E. & PRICE, J.S. (2002). — Towards a conceptual model of hydrological change on an abandoned cutover bog, Quebec. *Hydrol. Process*., 16: 1965-1981.

VERHOEVEN, J.T.A. & LIEFVELD, V.M. (1997). — The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*. *Acta Bot. Neerlandica*, 46: 117-130.

VERHOEVEN, J.T.A., MALTBY, E. & SCHMIDT, M.B. (1990). — Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs. *J. Ecol*., 78: 713-726.

VERHOEVEN, J.T.A. & TOTH, E. (1995). — Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens: effects of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *Soil Biol. Biochem*., 3: 271-275.

VITT, D.H., CRUM, H. & SNIDER, J.A. (1975). — The vertical zonation of *Sphagnum* species in hummock-hollow complexes in northern Michigan. *Mich. Botanist*, 14: 190-200.

WALKER, D. & WALKER, P.M. (1961). — Stratigraphic evidence of regeneration in some Irish bogs. *J. Ecol*., 49: 169-185.

WASTIAUX, C. (2000). — *Facteurs hydrologiques de la dégradation des tourbières hautes à sphaignes des Hautes-Fagnes*. Thèse de Doctorat, Université de Liège.

WEBSTER, J.R. (1962). — The composition of wet-heath vegetation in relation to aeration of the ground-water and soil. II. Response of *Molinia caerulea* to controlled conditions of soil aeration and ground-water movement. *J. Ecol*., 50: 639-650.

WILDI, O. (1978). — Simulating the development of peat bogs. *Vegetatio*, 37: 1-17.

YU, Z., CAMPBELL, I.D., VITT, D.H. & APPS, M.J. (2001). — Modelling long-term peatlands dynamics. I. Concepts, review, and proposed design. *Ecol. Model*., 145: 197-210.

ZOBEL, M. (1986). — Aeration and temperature conditions in hummock and depressions peat in Kikipera bog, south western Estonia. *Suo*, 37: 99-106.

ZOBEL, M. (1988). — Autogenic succession on boreal mires — a review. *Folia Geobot. Phytotaxon*. 23: 417-445.

ARTICLE IV

DESCRIPTION, DIAGNOSTIC ÉCOLOGIQUE, PERSPECTIVES D'ÉVOLUTION ET STRATÉGIES DE CONSERVATION DES HAUTS-MARAIS DE LA MONTAGNE BOURBONNAISE (ALLIER, FRANCE)

Pierre GOUBET[1*], Gilles THÉBAUD[1] & Gilles PÉTEL[1]

[1] Institut des Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand, 3, boulevard Lafayette, F-63 000 Clermont-Ferrand.

* Correspondance : goubet.pierre@wanadoo.fr

Résumé

La démarche de préservation des milieux naturels doit s'appuyer sur une connaissance la plus à jour de leur fonctionnement et respecter la chronologie « description, diagnostic, stratégie de conservation », chaque étape s'intégrant dans un cadre conceptuel parfaitement défini.

Cinq complexes tourbeux, incluant 7 hauts-marais, du département de l'Allier ont fait l'objet d'une telle démarche, intégrée à un schéma fonctionnel proposé par ailleurs. Une fois ces tourbières décrites sur la base de (1) leur situation dans l'environnement géomorphologique, (2) leur géométrie, (3) leur végétation et (4) les perturbations subies, une typologie fonctionnelle est proposée. Un type représente les édifices en phase corrosive-érosive, ayant subi de fortes perturbations et en particulier le pâturage ; un type consiste en édifices stagnant; un type rassemble des hauts-marais supposés fonctionnels, où la turfigenèse est réalisée par des buttes à *S. capillifolium* ou *S. fuscum* mosaïquées de replats à *S. magellanicum*, le tout supportant un couvert lâche de pin sylvestre.

Au regard de leur nature et de leur état, les représentants du dernier type devraient faire l'objet d'une attention particulière des gestionnaires d'espaces naturels et faire l'objet de recherches complémentaires sur leur activité turfigène actuelle et la nature des végétations qui sont à l'origine des bombements.

Mots-Clés

Tourbières – conservation des espaces naturels – gestion – Bois-Noirs

Abstract

Description, ecological diagnostics, ecosystem dynamics and conservation plans of the bogs of the montagne Bourbonnaise (Allier, France)

Preserving ecosystems must rely on an up to date knowledge of their functioning and follow the timing (1) description, (2) ecological diagnostics, (3) conservation plan. Each step being designed in respect to a conceptual framework.

Five mires complexes of the Département de l'Allier in Central France, including 7 bogs, have been worked on these principles. These mires have been described in respect to (1) their geomorphological setting, (2) their shape, (3) their vegetations, and (4) the effects of human practises; these descriptions lead to the definition of three main bog types. First, the bogs undergoing a strong corrosion-erosion process, characterised by *Trichophorum cespitosum* subsp. *cespitosum* and *Rhynchospora alba* communities implied by diverse perturbations, peat extraction, tree planting, and especially grazing. Second, the bogs

without obvious corrosion-erosion process, characterised by *Sphagnum capillifolium* hummocks surrounded by bare peat and *Eriophorum vaginatum* lawns. This type seems to be latent, not colonised by shrubs or trees. The third represents bogs with a supposed effective peat-producing process realised by *Sphagnum capillifolium* or *S. fuscum* hummocks surrounded by *S. magellanicum* lawns, all bearing a loose stand *of Pinus sylvestris* that may induce an unexpected shelter effect on the moss communities.

This last type deserves special scientific and conservation interests. These small domed shaped bogs appear to be unique in Europe and the confirmation of their peat-producing dynamics should be tested by direct measurements and palaeoecological studies.

Key-words
Mires – Bois-Noirs – Conservation strategy

INTRODUCTION

Les hauts-marais sont systèmes tourbeux caractérisés par une végétation dominée par les sphaignes, capable de créer un tertre et de s'affranchir ainsi des influences du socle minéral sous-jacent pour ne plus être alimentés en eau et en éléments minéraux que par les précipitations, phénomène appelé « ombrotrophie ».

Cette spécificité fait de ces tourbières un enjeu majeur de conservation des milieux naturels ; en effet, plantes, champignons et microorganismes y sont spécialisée (Malmer et al., 1994 ; Moreau, 2002) et la disparition du milieu mène à terme à la disparition d'un pan important de la biodiversité. Les hauts-marais sont donc légitimement considérés comme habitats d'intérêt prioritaire par les institutions européennes (Directive 92/43 CEE du 21 mai 1992).

Cet intérêt au plus haut niveau institutionnel se matérialise sur le terrain par la prise en considération des hauts-marais dans les politiques de préservation des milieux naturels. Dans le sud-est du département de l'Allier, en montagne Bourbonnaise, 5 complexes tourbeux centrés sur des hauts-marais sont ainsi classés en sites Natura2000 et en Espaces Naturels Sensibles par le Conseil Général.

Les hauts-marais de montagne Bourbonnaise, ce massif regroupant en particulier les monts de la Madeleine et les Bois-Noirs, ont fait l'objet de publications touchant par exemple à leur flore (du Buysson, 1887 ; Migout, 1890 ; Courtejaire et Deschatre, 1965 ; Thébaud et Goubet, 2003), à leur stratigraphie palynologique (Dunois et Dubois, 1946 ; Lemée, 1995), ou leur architecture et fonctionnement (Chassagne, 1938 ; Cubizolle *et al.*, 2003). Le plus souvent, ces études s'intéressent aux tourbières des massifs, pour une part situées dans le département voisin de la Loire.

Du point de vue scientifique, les aspects de fonctionnement et de conservation des tourbières de l'Allier, comme celle d'Auvergne en général, ont été peu traités alors qu'en Europe, de nombreuses études sur le sujet ont été menées à différents niveaux géographiques, du pays au massif ou à la région (revues bibliographiques dans Money et Wheeler, 1999 ; Goubet *et al.*, 2005 ; Goubet *et al.*, 2006) ; ces nombreux travaux font des hauts-marais un des écosystèmes terrestres les mieux connus des écologistes.

Du point de vue conservatoire, des plans de gestion des complexes ou des documents d'objectifs des sites ont été réalisés. Ces documents reposent le plus souvent uniquement sur les données des végétations vasculaires, sans études bryologiques et sans considérations sur la topographie des édifices, bien que celles-ci soit indispensables pour tout diagnostic

fonctionnel (Goubet *et al.*, 2006). Sur certains complexes, des éléments essentiels à la compréhension du site comme d'anciennes exploitations ou l'existence de chenaux d'érosion n'ont pas non plus été signalés (Narces).

Le but de ce travail est donc de combler ce déficit de connaissance et de proposer : (1) une description succincte des complexes synthétisant des résultats présentés par ailleurs (Goubet, 2006) ; des propositions d'interprétation fonctionnelle définissant états et dynamiques des hauts-marais de montagne Bourbonnaise sur la base d'un schéma dynamique proposé par Goubet *et al.* (2006) et (3) de proposer des recherches complémentaires et des actions de gestion conservatoire. Il s'appuie sur des bases conceptuelles reconnues : systémique incluant la dynamique non linéaire pour le schéma dynamique, systémique et phytosociologie pour la description, tout en proposant des applications innovantes dans le champs du diagnostic et de la conservation (démarche plante-eau-sol, schéma structural, phytosociologie synusiale descriptive).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

SITES

L'étude a porté sur 5 complexes tourbeux du département de l'Allier, du nord au sud les sites sont les Narces, la Verrerie, le Mépart, Leidy et les Sources de la Besbre. Les données de localisation sont détaillées dans la Figure 1. L'altitude varie de 990 m (Leidy) à 1190 m (Sources de la Besbre).

Le substrat géologique de la zone est composé de roches granitiques (Goubet *et al.*, 2004). Sur les replats d'altitude, ces roches sont recouvertes d'une couche d'épaisseur variable d'arène à blocs dont l'origine reste discutée (Cubizolle, Com. Pers 2003).

Les données climatiques de la zone d'étude sont issues de deux stations de mesures. L'une située prés des sites de la Verrerie et des Narces (Saint-Nicolas-des-Biefs), l'autre près du Mépart (Laprugne). Aucune station d'altitude n'est présente au nord-est des Bois-Noirs. Le montant des précipitations annuelles se situe entre 1100 et 1800 mm avec une moyenne pour les deux stations vers 1400 mm. Les températures annuelles se situent entre 7,2 et 9,0 °C. avec une moyenne de 8,0 °C.

Sur la crête des monts de la Madeleine, les sites des Narces et de la Verrerie sont proches l'un de l'autre. Ils sont propriétés de la commune de Saint-Nicolas-des-Biefs même si une partie de la Verrerie se situe dans les limites d'une commune du département de la Loire. Les Narces sont soumises au régime forestier et gérées pas l'Office National des Forêts (ONF). L'ensemble se situe sur un plateau au modelé modéré, dans un contexte de pâturages et de landes et prairies fauchées, découlant d'une longue pratique pastorale. Depuis le milieu du 20^{ième} siècle, de nombreuses parcelles environnantes ont été plantées, principalement en épicéa (*Picea abies* (L.) H.Karst.).

Le complexe du Mépart fait partie du domaine national et est géré par l'ONF. Il se situe sur le flanc orienté au nord de la vallée du Sapey, coulant vers l'ouest et prenant sa source sur le plateau du gué de la Chaux ou de nombreuses tourbières subsistent parmi des plantations industrielles d'épicéas. Le complexe se compose de deux bombements ouverts dans une plantation d'épicéas.

Leydy et les sources de la Besbre sont situés sur le flanc nord du massif du Montoncel dans les Bois-Noirs, dans un contexte de sapinières, encore épargnées de la sylviculture intensive (Chassagne, 1938) jusqu'à la réalisation de chemins forestiers dans les

années 1970-1980. La présence d'anciennes clôtures sur le site de Leydy indique une utilisation pastorale d'au moins une partie du complexe.

La nomenclature suit Bock (2006) pour la flore vasculaire et Dierssen (2001) pour les mousses et hépatiques.

PROFILS TOPOGRAPHIQUES

Les profils topographiques ont été réalisés avec un niveau automatique Nikon AX S1. La méthode consiste à relever l'altitude du sol par rapport à un point de référence situé en début de profil, puis d'évaluer par sondage à la perche l'épaisseur de tourbe au même endroit. La distance entre les points mesurés varie de 1 à 40 m en fonction de la topographie de surface. Après une série de corrections, deux courbes peuvent être générées représentant pour l'une la topographie de surface, à l'interface de l'air et du sol, et pour l'autre, la topographie de subsurface, à l'interface de la tourbe et du socle minéral. A cet endroit se situe souvent une argile verte, qui est aussi traversée par la perche, et dont l'épaisseur est difficile à déterminer. L'épaisseur de tourbe telle que présentée ici inclut donc l'épaisseur d'argile, estimée entre 10 et 20 cm. Les profils des Narces, de la Verrerie et de Leidy ont été sondés grâce à un radar de subsurface RAMAC GPR (antennes de fréquence nominale 200 MHz) et décodés par C. Wastiaux (Université de Liège) en collaboration avec L. Halleux, (Société G-Tec).

VÉGÉTATIONS

La description des végétations a fait l'objet d'une recherche approfondie visant à élaborer une méthode adaptée à : (1) la réalité fonctionnelle de l'écosystème, les bryophytes ayant autant d'importance que les plantes vasculaires, mais opérant à des échelles différentes ; (2) la nécessité de pouvoir être utilisée comme outil de diagnostic et de suivi ; et (3) rester d'un rapport coût/renseignements acceptable ; le tout en se rapprochant au plus d'une démarche objective (Goubet, 2007).

Le socle conceptuel de la méthode est la phytosociologie synusiale intégrée (Gillet *et al.*, 1991; Gillet, 2000). Les végétations ont donc été caractérisées sur une base synusiale d'abord, en collectant des relevés indépendants pour les arbres, les arbustes, les plantes « herbacées » et les mousses et hépatiques, puis sur une base phytocénotique par l'intermédiaire de l'analyse de la répartition des synusies sur des transects traversant les complexes suivant des axes privilégiés.

Six étapes ont été nécessaires à l'élaboration d'une base de données phytocénotiques décrivant la végétations des complexes : (1) choix du profil ; (2) relevé du profil incluant (3) la réalisation des relevés de végétation ; (4) analyse des relevés de végétations menant à la définition de communautés végétales à l'échelle de la synusie ; (5) analyse de la répartition sur les profils de ces communautés synusiales pour la délimitation des phytocénoses ; au final, (6) cartographie des communautés végétales à différentes échelles.

Les résultats se présentent sous forme de : (1) tableaux de relevés phytosociologiques pour chaque type de synusies ; (2) profils phytocénotiques, indiquant pour chaque mètre d'un transect la présence de tel ou tel groupement ; (3) tableaux de relevés de phytocénoses, indiquant des groupements de synusies ; (4) cartes de végétations à l'échelle de la synusie ou de la phytocénose suivant la pertinence et la précision « abordable » par rapport au temps passé. L'ensemble des résultats est détaillé dans Goubet (2006). Seuls seront présentés ici

les éléments de végétations les plus importants du point de vue fonctionnel, et la cartographie de ces éléments.

HISTORIQUE ET PERTURBATIONS

Des données historiques collectées sur les sites sont issues de l'analyse des photographies aériennes de l'Institut Géographique National : campagnes de 1946 pour les Narces, la Verrerie, Leydy et Besbre ; 1979 pour Les Narces et la Verrerie et 1995 pour l'ensemble des sites.

D'autres données, en particulier liées aux perturbations fonctionnelles, sont issues d'extraits de plans de gestion forestiers (source Lejean 2003 pour le Mépart), de témoignages directs (Lejean, 2003 ; Deschâtre, 2004 pour les Narces) ou de témoins sur site, par exemple des clôtures indiquant une utilisation pastorale de certaines zones tourbeuses, des drains, des excavations...

SYNTHÈSE

L'intégration sous forme graphique d'un maximum de données collectés, c'est à dire (1) données topographiques des massifs tourbeux, (2) de paramètres géomorphologiques de l'environnement des complexes, (3) de la nature et de la répartition des végétations et (4) de l'historique de chaque élément du complexe, surtout les perturbations qu'il a subies, permet de proposer ce qui pourrait s'appeler un schéma structural. C'est ce schéma structural qui servira de base au diagnostic du complexe.

LE MODÈLE CONCEPTUEL

Le modèle de fonctionnement sur lequel se base le diagnostic écologique est celui proposé par Goubet *et al*. (2006), lui même basé sur des considérations écologiques développées dans Goubet *et al*. (2005) et Goubet (2007).

RÉSULTATS

Les résultats relatifs ne présentent que les détails essentiels à la compréhension de la logique fonctionnelle générale, la totalité des résultats peuvent être consultés dans Goubet (2007). Chaque groupe de données est compilé complexe par complexe, ordonnés du nord au sud : Narces, Verrerie, Mépart, Leydy et Besbre (sources de la).

VÉGÉTATIONS

La synthèse des végétations fait apparaître une scission fondamentale entre trois types de végétations, qui s'exprime à travers chacune des quatre strates : le haut-marais, les bas-marais et prairies tourbeuses et les systèmes forestiers.

Le haut-marais

Au sein du haut-marais se distinguent trois types de végétation majeurs et trois types annexes. Les types majeurs sont (1) une callunaie à pleurocarpes, (2) un gazon à trichophore et (3) une callunaie à *S. capillifolium*. (1) et (2) forment souvent une mosaïque complexe ou (1) se situe sur les parties hautes de la microtopographie et (2) les parties

basses, correspondant donc aux deux pôles d'un gradient hydrique. Le terme de callunaie décrit une zone où *Calluna vulgaris* est largement dominante.

Les végétations secondaires, bien reconnaissables sur le terrain mais couvrant de petites surfaces, sont : (a) des zones à *Eriophorum angustifolium* ; (b) des callunaies à *Campylopus introflexus* et (c) des gazons à andromède (*Andromeda polifolia*) et sphaignes rouges (*S. rubellum* et *S. magellanicum*).

Ces végétations se rencontrent dénuées d'arbre ou d'arbuste à l'exception de brousses lâches à pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et bouleau pubescent *(Betula pubescens*) et aux Narces et au Mépart d'une brousse à pins à crochets (*Pinus* x *rotundata*) plantés dans les années cinquante.

Dans le détail, toutes les unités majeures, (1, 2, 3) contiennent des tapis denses et larges à *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, souvent purs, parfois en mélange des trois. Les coussins de *Sphagnum rubellum*, typiques du haut-marais sont aussi rencontrés dans les trois unités, en dépressions des 2 callunaies et sur des buttes du gazon à trichophore. Des buttes ou tapis de *Polytrichum commune*, *Sphagnum fallax* ou *Aulacomnium palustre* s'édifient çà et là. Des amas de *Lophocolea bidentata* et *L. heterophylla* tapissent quelques flancs de buttes.

La callunaie à *Sphagnum capillifolium* (3) se distingue par l'inexistence des structures bryophytiques rencontrées dans le gazon à trichophore et la présence constante de hautes buttes à *S. capillifolium*. Sa physionomie est caractérisée par une microtopographie forte de buttes, parfois coiffées de tapis des pleurocarpes cités plus haut, riches en callune, dont les dépressions peuvent être occupées par la linaigrette engainée. Sans que cela ait été confirmé par les données de profils, probablement pour des raisons statistiques, il semble que deux types de callunaies existent, une à microrelief très fort (50 à 100 cm), aux dépressions de tourbes nues, une autre à microrelief faible (0 à 50 cm), aux dépressions peuplées de *S. magellanicum* et *S. rubellum*. Chacune d'entre elles semble indiquer une turfigenèse différente, la première nulle ou faible, la seconde forte. Vu l'importance de ce fait, une caractérisation complémentaire sur d'autres édifices mériterait d'être réalisée. Dans les Bois-Noirs, à Leydy et aux sources de la Besbre, quelques buttes à *Sphagnum fuscum* sont présentes.

Le gazon à trichophore (2) est caractérisé par les graminoïdes, *Trichophorum cespitosum*, *Rhynchospora alba*, *Eriophorum vaginatum*, *Molinia caerulea* et aussi *Calluna vulgaris* et *Drosera rotundifolia*. Sur le terrain comme sur les photographies aériennes, cette végétation se distingue par sa couleur claire, roussâtre. Les structures bryophytiques majeures sont les tapis de sphaignes organisés suivant un gradient hydrique statistique, du plus humide au moins humide : *Sphagnum cuspidatum*, *S. tenellum*, *S. papillosum*, *S. rubellum* et *S. compactum*. A cela s'ajoutent des entrelacs de *Calypogeia sphagni* mêlés de *Cephalozia bicuspidata* et d'autres entrelacs de *C. connivens*. *Sphagnum molle* et *Cephalozia loitlesbergeri*, espèces rares (Gauthier et Pujos, 1990 ; Muller et Wolff, 1990 ; Schumacker et Sapaly, 1997 ; Thébeaud et Goubet, 2003), y ont aussi été rencontrées.

La callunaie à pleurocarpes (2) se distingue surtout de la callunaie à *Sphagnum capillifolium* par l'absence des buttes de cette sphaigne et l'importance des structures bryophytiques du gazon à trichophore : buttes à *S. tenellum*, *S. papillosum*, entrelacs à *Calypogeia sphagni*.

Les unités mineures (a, b, c,) occupent des zones à écologie particulière dans les végétations majeures. Les zones à *E. angustifolium*, vues aux Narces et à la Verrerie uniquement, se présentent comme des gazons purs et lâches de linaigrette colonisant les culots tourbeux des chenaux d'érosion et dépressions au sein des mosaïques du gazon à trichophore (2) et de la callunaie à pleurocarpes (1). Les callunaies à *Campylopus*

introflexus se rencontrent sur tourbe épaisse, dans des zones de coupes récentes de ligneux arborescents ou arbustifs, par exemple en corniche d'anciens fronts de taille (Font-Blanche). Il s'agit de zones où seuls *Calluna vulgaris* et *C. introflexus* se rencontrent en recouvrement significatif. Les tapis à andromède s'individualisent bien dans le paysage de la callunaie à *S. capillifolium* par leur relief atténué, plus bas par rapport à l'environnement, et la présence de l'andromède, rare dans la zone étudiée. *Sphagnum rubellum* et *S. magellanicum* forment le fond bryophytique, très couvrant.

Etant donné la faible représentation statistique des unités mineures du haut-marais, il est difficile de tirer d'autres conclusions.

La callunaie à pleurocarpes (1) se rencontre sur les zones de tourbe les plus épaisses, 3-5 m, (hauts-marais évidents) et sur des zones annexes à épaisseur plus faible (<2m). Le gazon à trichophore (2) est exclusivement rencontré sur les tourbes les plus épaisses. Ces phytocénoses se rencontrent surtout aux Narces et à la Verrerie, en proportion moindre à Leydy, sur le haut-marais principal. La callunaie à *Sphagnum capillifolium* se rencontre sur tous les complexes, en particulier au Mépart et à Font-Blanche (un haut-marais proche du plateau de la Verrerie mais non étudié dans le détail), sur les deux bombements de Leydy, aux sources de la Besbre, et sur quelques mètres carrées aux Narces et à la Verrerie. (1) et (3) s'intégreraient certainement au Sphagnion magellanici Kästner & Flössner 1933 des phytosociologues ; (2) regrouperait les associations du Trichophoro cespitosi subsp. cespitosi - Eriophoretum vaginati (Zlatnik 1928) et une version apprauvrie, pour causes chorologiques, du Drosero intermediae - Rhynchosporetum albae (Allorge & Denis 1923) Allorge 1926.

Les bas-marais et prairies tourbeuses

Les végétations de bas-marais et de prairies tourbeuses sont représentées par trois unités majeures : les jonchaies, les moliniaies et les cariçaies.

Du point de vue physionomique, les trois unités sont marquées par les plantes vasculaires, les bryophytes ne jouant qu'un rôle secondaire. Les arbustes peuvent être très présents pour la moliniaie et la cariçaie, celles-ci correspondant souvent au strates basses des fourrés à saules, tremble, bouleau pubescent, à la pessière ou la sapinière.

Des coussins à *Sphagnum fallax*, à *Aulacomnium palustre* et les buttes et tapis à *Polytrichum commune* se rencontrent dans les trois végétations, alors que des entrelacs de *Brachytecium rutabulum* et d'autres à *Scleropodium purum* ne se rencontrent, ça et là, que dans la moliniaie et la jonchaie. Plus ponctuellement, les tapis de *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. palustre*, *Dicranum scoparium* et ceux mixtes à *Lophocolea bidentata* et *L. heterophyllum* couvrent de petites surfaces, principalement dans la moliniaie.

La composante herbacée de chacune de ces phytocénoses, très caractéristique, se compose pour la jonchaie d'un cortège diversifié avec souvent : *Juncus acutiflorus*, *Agrostis canina*, *Juncus effusus*, *Galium saxatile*, *Polygonum bistorta*, *Potentilla erecta*, *Festuca rivularis, Viola palustris*, *Luzula multiflora* et moins régulièrement *Cirsium palustre*, *Equisetum palustre*, *Carex nigra*, *Holcus lanatus*, *Deschampsia flexuosum*, *Molinia caerulea, Eriophorum angustifolium* ; pour la cariçaie, la diversité chute avec seulement *Carex rostrata* et *Molinia caerulea*, ont un recouvrement et une constance significatifs ; pour la moliniaie, c'est *Molinia caerulea*, *Eriophorum vaginatum*, *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa et Vaccinium myrtillus* qui sont significatifs, bien que *Potentilla erecta*, *Galium saxatile*, et *Narcissus pseudonarcissus* s'y rencontrent fréquemment en petites quantités.

Moliniaie, jonchaies et cariçaies constituent le plus souvent des mosaïques ou des séries en périphérie des édifices tourbeux les plus épais, dans les annexes fonctionnelles. Tous les édifices sont concernés, mais les jonchaies semblent particulièrement liées à la présence de témoins d'activité pastorale (pâtures, prairies de fauche ou simples clôtures relictuelles).

Systèmes forestiers

Les systèmes forestiers sont dominés dans les strates arborescentes et arbustives par le sapin (*Abies alba*), l'épicéa (*Picea abies*), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) ou le bouleau (*Betula pubescens*). Les peuplements purs de sapins et d'épicéas sont répandus, ceux à pins sylvestre localisés sur le centre des hauts-marais de Leydy nord et Besbre. Le hêtre (*Fagus sylvatica*) est exclu de la tourbe, le sorbier blanc et le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aria* et *S. aucuparia*) participent aux sapinières et pessières dans des proportions faibles.

Deux complexes forestiers s'individualisent nettement, la sapinière, parfois complexe et la pessière, plus simple. Dans les deux cas, les couvertures herbacée et bryophytique sont représentées par un groupement à *Vaccinium myrtillus,* accompagnée *de Deschampsia flexuosa, Molinia caerulea*, *Dryopteris dilatata*, *Pteridium aquilinum*, *Luzula sylvatica*, *Athyrium filis-femina*, et des tapis de *Sphagnum girgensohnii*, d'*Hylocomium splendens*, de *S. russowii* et ça et là des structures bryophytiques déjà citées pour les hauts- et bas-marais.

La sapinière se rencontre à la périphérie des hauts-marais des complexes en environnement forestier, là où les forêts de sapins gérées en futaies jardinées n'ont pas été détruites pour laisser la place à des boisements industriels à épicéa ou douglas (*Pseudotsuga menziesii*). Par endroit, la place du sapin dans la strate arborescente est réduite au profit du bouleau seul ou accompagné du pin sylvestre ; l'absence des deux dernières essences dans la strate arbustive laisse penser que cette sapinière diversifiée subit une dynamique forte tendant à homogénéiser le groupement pour donner une sapinière pure. Les causes de cette dynamique sont inconnues.

La pessière se rencontre dans les complexes où l'environnement immédiat est occupé par une plantation d'épicéa comme au Mépart. Du point de vue de sa structure et des couverts herbacé et bryophytique, elle s'apparente à la sapinière, mais montre une proportion plus forte de zone de sol nu.

STRUCTURE DES COMPLEXES

Narces

La Figure 2 présente la situation du complexe des Narces dans son environnement et la structure générale du complexe.

Il se situe sur un col atteignant une altitude de 1000 m, sur la ligne de crête des monts de la Madeleine, contribuant à deux bassins versants, celui de l'Allier à l'ouest et de la Loire à l'est. Le col minéral est sous la tourbe, vraisemblablement sous le haut-marais qui de fait est en position d'ensellement (Maneville *et al.*, 1999). L'environnement est forestier au nord et à l'ouest, principalement des plantations d'épicéa, et ouvert au sud, avec des landes à myrtille (*Vaccinium myrtillus*) et callune. La tourbière est cerclée par un réseau routier bituminé, sauf à l'est.

Relevés topographiques (Figure 3), photographies aériennes de 1946, 1979 et 1995 et végétations actuelles (Figure 4) permettent de délimiter 4 unités fonctionnelles majeures nommées sur la Figure 2 : haut-marais, annexe amont, annexe aval 1 et annexe aval 2.

Le haut-marais, de contour général elliptique d'axe principale est-ouest, les flancs nord et sud étant adossés aux pentes des crêts du col, est d'une épaisseur atteignant 5 m en son centre. La végétation qui le recouvre est une mosaïque de gazon à trichophore, de callunaie à pleurocarpes et de zones à *Eriophorum angustifolium*, cerclée dans ses parties nord, ouest et sud par une callunaie à pleurocarpes, interrompue au sud-ouest par une petite callunaie à *S. capillifolium*, juste au nord d'une zone de pessière. La plus grande partie du haut-marais est couvert d'une brousse à *Pinus* x *rotundata* plantée en 1956 par l'ONF. La partie sud-est ayant fait l'objet d'une coupe récente à des fins de restauration (2000). Une excavation correspondant à une exploitation artisanale de tourbe durant la seconde guerre mondiale (Photo. 1946 ; Deschatre, com. pers., 2003) modifie fortement la topographie au sud-est de l'édifice. Dans cette zone, en amont de l'excavation, se développent de grands chenaux d'érosion, en partie à tourbe nue, en partie fixés par *Eriophorum angustifolium* et le gazon à trichophore, les sphaignes jouant un rôle important dans la stabilisation des bords de chenaux. L'analyse des photographies aériennes de 1946 à 1995 montre que la mosaïque riche en gazon à trichophore s'étend de manière centrifuge depuis le milieu du 20^{ième} siècle, quand elle occupait une zone au centre du haut-marais.

Au-delà de la ceinture de callunaie à pleurocarpes se développe une ceinture arborée discontinue à épicéa et bouleau. La partie nord a fait l'objet d'un drainage, probablement contemporain à la plantation de pin, qui semble profiter à ces derniers, ils sont plus hauts à cet endroit et semblent faciliter l'installation des épicéas.

L'annexe nord correspond à une zone difficile à caractériser du point de vue fonctionnel. La photographie de 1946 montre qu'elle ne correspond pas à un haut-marais, l'épaisseur de tourbe est faible (1 m) ; elle est aujourd'hui couverte en majorité d'une callunaie à pleurocarpes, plantée elle aussi de pins à crochets.

La zone ouest, à l'aval, se décompose en deux parties, annexe aval 1 et annexe aval 2, nettement mises en évidence lorsque l'ensemble des photographies aériennes est pris en compte. Un processus dynamique semble en effet uniformiser ces deux annexes pour ne former qu'une mosaïque complexe de moliniaies, jonchaies et callunaie à pleurocarpes. L'annexe 1 représente aujourd'hui une callunaie à pleurocarpes, semblable à l'annexe amont. La photographie de 1946 montre que cette annexe est en continuité avec le haut-marais, ce qui ne se constate plus sur la photographie de 1979. De plus, l'annexe 1 se « rétracte » de 1946 à 1995 et se boise fortement, au contraire du haut-marais. L'annexe 2, est située sur tourbe peu épaisse (1-1,5 m).

Verrerie

La Figure 5 présente le complexe dans son environnement, la Figure 6 les profils topographiques, la Figure 7 la répartition des végétations.

Le complexe se situe à 600 m au sud du complexe des Narces, sur le plateau de la Verrerie, aux alentours de 1000 m d'altitude, en situation de col, de façon moins marquée qu'aux Narces, la majeure partie s'épanchant à l'ouest dans le bassin de l'Allier. Le terme d'ensellement n'est pas adapté à la Verrerie, le complexe se situe plutôt en culot d'une vallée dissymétrique large de tête de bassin.

Le contexte est globalement ouvert, constitué de zones pastorales ; une zone d'habitations lâche occupe la périphérie sud-ouest.

L'ensemble des données collectées permettent de délimiter 3 unités fonctionnelles majeures : un haut-marais, une annexe amont, à l'est et une annexe aval à l'ouest.

Le haut-marais montre un contour globalement elliptique, d'axe principal est-ouest, contraint au nord-ouest par un talus minéral. La puissance de la tourbe est d'au maximum 5 m au centre de l'ellipse. Il est couvert par une mosaïque de gazon à trichophore et de callunaie à pleurocarpes, quelques dépressions montrant des zones à *Eriophorum angustifolium*. Seule la pointe ouest échappe à cette mosaïque et montre le développement d'une callunaie à *Sphagnum capillifolium*. Il semble que, comme aux Narces, le gazon à trichophore, part importante de la mosaïque, gagne du terrain à partir d'une origine au sud du complexe (photographie de 1946). L'annexe aval correspond à une moliniaie, l'annexe amont, plus variée, est en partie une moliniaie, au nord, une jonchaie, au sud, et une zone riche en *Sphagnum fallax* et *Polytrichum commune* à l'est. Le haut-marais est cerclé de boulaies à tremble et de bosquets de saules d'arrivée récente, les photographies aériennes de 1946 et de 1979 ne montrant respectivement pas et peu de formations arbustives ou arborescentes.

Les perturbations pouvant être directement mises en évidence concernent uniquement le pâturage : un réseau de clôtures, parfois en mauvais état, cercle le site ; des marges, à l'ouest par exemple, sont rectilignes. Il paraît donc fort probable que l'annexe aval soit liée au pastoralisme.

Des structures rectilignes, parcourant le site d'est en ouest, non explicitées, se différencient au sein du haut-marais.

Mépart

La Figure 8 présente le complexe dans son environnement, la Figure 9 les profils topographiques, la Figure 10 la répartition des végétations sur le site.

Le complexe du Mépart s'inscrit dans un vaste ensemble de tourbières profondément modifié du plateau du gué de la Chaux. Il est constitué de 2 bombements ouverts dont les liens ne sont pas explicites, principalement à cause des travaux forestiers alentour (plantations, chemins, drains). Le premier édifice, au nord-ouest, correspond à un haut-marais, sans annexe visible, le second, à un autre haut-marais, dont les limites restent obscures, en particulier parce qu'elles ont certainement été modifiées par de larges drains. Les annexes sont de petites taille pour le grand bombement, limitées au sud au nord-est à de petites zones de moliniaie.

L'environnement correspond à une tête de talweg, l'édifice nord-ouest se situant dans la pente sud, l'édifice sud-est sur un replat proche d'un col approchant 1050 m d'altitude. Les abords des deux complexes sont plantés d'épicéas. Dans ces pessières, de grandes zones sont couvertes de tapis de sphaignes, dont *Sphagnum capillifolium* qui semble particulièrement prospère.

Les bombements ouverts sont caractérisés par une végétation monotone de callunaie à *S. capillifolium*, cerclée de pessières au sol occupé par la vacciniaie. L'édifice nord-ouest montre de petites zones de moliniaies localisées, au sud et au nord est. Une plantation lâche de pin à crochets (*Pinus uncinata*) est présente sur la moitié sud. Une plantation à *Picea sitchensis* occupe une zone sur substrat minéral au nord-ouest. L'édifice sud-est est occupé au sud par une zone perturbée, probablement une plantation éclaircie, représentée aujourd'hui par une mosaïque de callunaie à *Campylopus introflexus*, de callunaie à *Sphagnum capillifolium*, colonisée par endroit par le bouleau pubescent.

Leydy

La Figure 11 présente le complexe dans son environnement, la Figure 12 les profils topographiques, la Figure 13 la répartition des végétations sur le site.

Le complexe de Leydy se situe à une altitude de 1000 m, sur un replat du flanc est du massif du Puy-Snidre, culminant à 1232 m, à 2 km au Nord du puy de Montoncel (1287 m). Il se compose de trois unités majeures : une unité nord, située sur un replat de pente orientée au nord ; une unité centrale, inscrite sur deux épaulements successifs délimités en partie par des amas de blocs probablement d'origine morainique, de pente sud ou sud-est ; une unité sud, située sur un épaulement aussi délimité par un amas de blocs. L'unité nord n'est pas connectée aux autres unités du complexe. L'unité sud semble aussi indépendante de l'unité centrale.

La géométrie et l'origine des amas n'a pas fait l'objet d'une recherche approfondie.

L'unité nord du complexe est composée d'un haut-marais et d'une annexe. Le haut-marais est bombé, épais au maximum de 4 m, sa forme est plus ou moins circulaire. Il est couvert en partie d'une callunaie à *Sphagnum capillifolium* où la microtopographie est atténuée et les dépressions couvertes de replats à *S. magellanicum* ; et en partie d'une végétation proche de la callunaie mais où la myrtille prédomine, l'ensemble est couvert de pins sylvestres à différentes hauteurs et de petits bouleaux isolés et malingres. L'annexe de l'unité nord correspond à une moliniaie sous un couvert arbustif de bouleau et un couvert arborescent de sapin. L'épaisseur de tourbe n'y dépasse 2 m. Cette annexe semble liée à un système de sources situé au nord-est du haut-marais ; la moliniaie constituant les marges de l'écoulement.

L'unité centrale se compose de trois parties majeures. L'aval est séparé de l'amont par un seuil minéral évident sur le terrain, la plus grande partie correspond à un haut-marais bombé, épais de 5 m en son centre, adossée au seuil. La photographie aérienne de 1946 met en évidence sa forme circulaire. Il est cerclé d'un lagg sur une grande partie de sa circonférence à l'ouest ; à l'est se développe une annexe correspondant à une jonchaie mitigée de moliniaie. Le haut-marais est couvert, dans sa partie sud-est, d'une callunaie à *Sphagnum capillifolium* dont les dépressions ne sont pas couvertes de *S. magellanicum*, mais de tourbe nue ou de linaigrette engainée. Sa partie nord consiste en une mosaïque de gazon à trichophore et de zones riches en *S. magellanicum*. Quelques buttes contenant *S. fuscum* ont été rencontrées à la limite entre les deux unités du haut-marais. La bordure ouest et nord du haut-marais est couverte d'une nappe de jeunes bouleaux formant un manteau devant la sapinière environnante. Cette nappe est absente sur la photographie aérienne de 1946. La partie amont est représentée par une lentille de tourbe adossée au socle minéral à l'ouest, d'épaisseur 2 m au maximum. La pente est orientée vers le sud. La couverture végétale est représentée par une moliniaie, en certains endroits mosaïquée avec la cariçaie ; le bouleau pubescent réalise un couvert arbustif là où la sapinière est absente. La partie médiane est nettement individualisée de la partie aval par un seuil minéral mais semble en continuité avec la partie amont, au moins sur son flanc nord, et ce d'autant que la végétation des deux compartiments amont est similaire. La différence s'exprime surtout pas la présence dans la partie médiane de quelques buttes à callune, *Sphagnum capillifolium* et *S. fuscum*, dans l'annexe amont 2.

L'unité sud s'appuie à l'ouest sur un talus minéral pentu ; elle est fondée sur un épaulement, probablement le même que l'épaulement amont de la partie centrale du complexe ; elle semble déborder de ce premier épaulement. La tourbe y est épaisse de 2 m au maximum. La végétation est similaire à celle des parties amonts de la partie centrale du

complexe : moliniaie, parfois enrichie en zone de cariçaie, boulaie et sapinière. Quelques zones à *S. magellanicum* et callune s'individualisent dans les zones ouvertes.

L'unique témoin de perturbation observé sur site est la présence de clôtures dans la zone la plus en aval de la partie centrale. L'endroit à donc probablement subi un pâturage.

Besbre

La Figure 14 présente le complexe dans son environnement. Le complexe des sources de la Besbre se situe à une altitude de 1180 m, il est donc le plus élevé du département de l'Allier. Il s'appuie sur le talus nord du puy de Montoncel, sur le flanc est d'un talweg s'initiant juste en contrebas d'un épaulement représentant la côte 1190 m appelé plan de Lamoussière. Trois unités constituent la zone tourbeuse, un haut-marais, une annexe à l'aval et une à l'amont.

Les profils topographiques (Figure 15) révèle la structure originale du complexe et mettent en relief la forme du haut-marais. Ce dernier se situe sur une pente à l'aval d'un épaulement, sa longueur atteint un centaine de mètres, sa largeur une quarantaine, son épaisseur 4,5 m au centre. On retrouve, comme pour la plupart des édifices de montagne Bourbonnaise, un contour ellipsoïdal. La Figure 16 montre une végétation proche de celle du haut-marais nord de Leydy, avec une couverture importante de la callunaie à *Sphagnum capillifolium* dont les dépressions sont riches en *S. magellanicum*, sous un couvert lâche de pins sylvestres. Cette zone, correspondant à la partie haute et donc centrale de l'édifice, est cerclée d'une vacciniaie ouverte, comme à Leydy, faisant transition avec la sapinière des talus de l'édifice. L'ensemble donne l'impression d'une extension vers le centre du haut-marais de la nappe de myrtilles qui constitue le sol de la sapinière.

L'annexe amont est représentée par une lentille de tourbe n'atteignant pas 2 m, dont la pente générale est orientée vers l'ouest. Le couvert végétal est divers, une grande partie représentée par une callunaie à *Sphagnum capillifolium* et une vacciniaie ouverte, la jonction avec le haut-marais s'effectue avec une cariçaie, une moliniaie constitue la frange basse aux abords de la sapinière. Une petite boulaie s'étend dans l'axe du haut-marais.

L'annexe aval est décalée vers l'est du haut-marais, sa structure montre une transition haut-marais/forêt de même nature que celle immédiatement à l'amont, une cariçaie borde le haut-marais et est en contact avec une moliniaie qui réalise la transition avec la sapinière.

Aucun témoin de perturbation directe n'a été observé sur le site ou collecté par ailleurs. Des coupes rases précédant des plantations de douglas ont eu lieu dans les années 1990 aux alentours de la tourbière.

DISCUSSION

La gestion raisonnée des milieux naturels implique, au delà d'une description significative des sites, une compréhension de leur dynamique. Cette dynamique ne peut s'évaluer qu'avec la comparaison du site à un modèle fonctionnel servant de cadre conceptuel et opérationnel. Ainsi, dans la logique méthodologique description – diagnostic – stratégie de conservation, chaque étape repose sur la précédente, mais toutes s'inscrivent obligatoirement sur un modèle conceptuel, contraignant mais éclairant.

La démarche d'intégration de (1) la description et (2) du modèle peut se concevoir comme une comparaison, à certaines échelles, de données de sites et des éléments du modèle.

Les données de site collectées sont : géométrie des massifs tourbeux, végétations des complexes, situation des complexes dans la géomorphologie environnante, perturbations. Les données de végétations peuvent être analysées de façon générale, telle végétation implique telle dynamique, ou de façon particulière, ici, cette végétation signifie cela, et ailleurs, autre chose.

Le modèle fonctionnel, le seul modèle synthétique qui ait été publié jusqu'alors, repose sur une série de paramètres de contrôle et de propriétés fondamentales opérant à deux niveaux : celui du mésotope (le haut-marais) et celui de la microforme (mares, dépressions, replats, buttes) (Goubet *et al.*, 2006).

Le diagnostic va donc consister en une discussion sur les propriétés fondamentales et paramètres de contrôle du modèle et des éléments décrits à deux échelles, celle générale des végétations et celle locale des complexes.

SIGNIFICATION FONCTIONNELLE DES VÉGÉTATIONS

Le rôle fonctionnel des éléments de végétation peut se concevoir comme étant soit favorable, soit neutre, soit défavorable au maintien du haut-marais. L'aspect favorable est lié à l'activité turfigène et à l'exclusion des compétiteurs des végétations de sphaignes. L'aspect neutre est lié à l'exclusion des compétiteurs sans turfigenèse, ce qui peut impliquer une minéralisation importante sur la colonne, non compensée par la production de surface. Le rôle défavorable est lié aux végétations ne favorisant pas l'installation des sphaignes ou au contraire ayant la capacité de modifier suffisamment le milieu pour rendre impossible la survie des sphaignes.

Dans la typologie des végétations proposées antérieurement, seule la callunaie à *Sphagnum capillifolium* paraît répondre au cas favorable, lorsque les dépressions sont occupées par *S. magellanicum* comme à Leidy nord et Besbre, les deux sphaignes constituant des parts importantes dans les colonnes de tourbe publiées (Goubet *et al.*, 2005). Les zones où en plus *S. fuscum* est présent semble encore plus favorables, mais elles ne concernent que les sources de la Besbre, Leydi ne montrant que quelques décimètres carrés de tapis de cette sphaigne. Les gazons à andromède et sphaignes rouges, rencontrés dans la callunaie à *S. capillifolium* sont certainement très favorables, mais elles sont anecdotiques en terme de surface.

Les végétations neutres sont difficiles délimiter. La callunaie à *Sphagnum capillifolium* aux dépressions sans sphaigne fait certainement partie de ce type ; le gazon à trichophore et les cariçaies aussi, d'autant que ces deux dernières présentes des zones restreintes à sphaignes turfigènes comme *S. rubellum*, *S. magellanicum* et *S. papillosum*. Les zones à *Eriophorum angustifolium* peuvent être considérées aussi comme neutre puisqu'elles ne sont pas turfigènes, mais jouent un rôle favorable dans la limitation de la corrosion-érosion de la tourbe des chenaux d'érosion.

Les végétations défavorables sont les sapinières, pessières, boulaies, jonchaies et moliniaies. Boulaies et pessières semblant jouer un rôle particulièrement important dans la colonisation des tourbières ; les boulaies jouant le rôle principal sur les hauts-marais.

DIAGNOSTIC DES COMPLEXES

Narces

Le haut-marais des Narces a subi deux perturbations majeures attestées : une exploitation et une plantation ; au-delà, étant donné le contexte pastoral passé et présent, le site a certainement subi pâturage et incendie, mais aucune preuve directe n'a été collectée.

L'exploitation de tourbe est une perturbation primaire de *type Altération topographique* qui a initié une boucle de rétroaction positive de type *Déstructuration – érosion du substrat* et, en cascade, celle de l'*Ingénierie des ligneux* et de *la Chute du bilan MO* (Goubet et al., 2006). Dans le détail, les processus initiés sont (1) le fluage de la tourbe du front de taille (logique gravitaire), (2) une fissuration de l'édifice au niveau du front, (3) une chute de la nappe, (4) un effondrement de la partie sud-est du haut-marais soit par un phénomène mécanique, soit par un phénomène biochimique (minéralisation de la matière organique), (5) un changement des flux d'eau superficiels et la mise en place de chenaux d'érosion, (6) la pousse de bouleaux, surtout sur la corniche du front, là où la chute de la nappe a été la plus précoce et la plus forte.

Les conséquences de la plantation de pin à crochets ne peuvent être évaluées. De toute façon, avant un accroissement significatif des pins, le plateau du haut-marais avait déjà subi un changement de végétation d'une callunaie vers un gazon à trichophore (photographies aériennes de 1946, 1979 et 1995).

Le diagnostic des annexes est plus délicat, il semble qu'elles subissent à l'amont et à l'aval des processus d'*Ingénierie de la molinie* et d'*Ingénierie des ligneux* qui orientent la dynamique vers une boulaie à tremble.

Verrerie

Le complexe de la Verrerie est similaire à celui des Narces pour ce qui est de la dynamique général du plateau du haut-marais, des marges et des annexes. Par contre, il n'a subi ni d'exploitation de tourbe, ni de plantation de pins. La similarité des processus entre les deux sites démontre l'effet limité des pins plantés dans la dynamique, du moins jusqu'à aujourd'hui.

La dynamique des ligneux, bouleaux, saules et tremble est importante sur les marges.

Mépart

Le complexe du Mépart a subi les perturbations directes du drainage et des plantations ; il a certainement aussi subi des perturbations indirectes comme la coupe à blanc des forêts environnantes et des perturbations ponctuelles comme un pâturage ou le passage de machines diverses lors de l'exploitation d'un train touristique situé au gué de la Chaux, les poteaux d'une ligne électrique sont encore en place. Il est également probable, au vue de la topographie et de la nature des végétations, que la marge nord-est du haut-marais ait été excavée, ou du moins profilée.

La dynamique du Mépart reste difficile à établir dans l'incertitude liée à la turfigenèse de la callunaie à *Sphagnum capillifolium* en l'absence d'autres sphaignes turfigènes.

Leidy

Le haut-marais nord de Leidy représente, avec le haut-marais des sources de la Besbre, les édifices apparaissant les plus turfigènes, les plus proches d'une dynamique favorisant la pérennité du système. Les buttes à sphaignes et les dépressions également à sphaignes indiquent que les boucles *Ingénierie de sphaignes* et *Croissance des buttes et banquettes* sont actives, d'autant que l'édifice montre une forme naturelle, non altérée par une activité anthropique. Les pins sylvestres sur le haut-marais sont plus nombreux et plus grands sur la photographie de 1995 que sur celle de 1946. L'implication fonctionnelle de ce fait est difficile. Pour le moment, les pins ne semblent pas altérer la turfigenèse. Au

contraire, un effet microclimatique liée à l'humidité atmosphérique et à l'ombrage pourrait favoriser la croissance des sphaignes. La vacciniaie couvrant une partie du haut-marais ne semble pas favorable à la turfigenèse (rareté des sphaignes), sa possible expansion est un élément déterminant de la dynamique du système, mais aucune données n'a été collectées sur ce fait.

Le haut-marais nord de Leydi montre la difficulté d'évaluer la dynamique turfigène d'un système sans preuve expérimentale directe (mesures sur témoins) ou études paléoécologiques.

D'après les photographies aériennes de 1946 et 1995, l'annexe du haut-marais nord se boise en bouleaux. Le modèle ne s'applique pas aux bas-marais et prairies tourbeuses, mais c'est une boucle *Ingénierie des ligneux* comparable à celle du haut-marais qui est en cours dans les annexes.

Le haut-marais de la partie centrale est couvert par des végétations neutres, gazon à trichophore et callunaie à *Sphagnum capillifolium*, le premier s'étendant aux dépends du second depuis 1946. Il semble donc que ce haut-marais subit une dynamique proche de celles des Narces et de la Verrerie, mais peut-être à un stade plus précoce, les processus érosifs y étant encore limités. A la différence des Narces et de la Verrerie, la colonisation des bouleaux est forte. Les processus en cours sont donc *Chute du bilan MO* et *Ingénierie des ligneux*.

Les annexes subissent elles aussi la fermeture par le bouleau, plus ou moins suivi du sapin et de l'épicéa.

La partie sud montre la même dynamique que les annexes des parties nord et centrale.

Besbre

Le haut-marais présente la même dynamique que celui du haut-marais nord de Leydi, à la seule différence de la présence assez forte de *Sphagnum fuscum*, sphaignes turfigènes constituant dans d'autres régions d'Europe des épaisseurs de tourbe importantes (Goubet *et al.*, 2005). Les processus *Ingénierie de sphaignes* et *Croissance des buttes et banquettes* sont bien représentés, d'autant que l'édifice montre une forme naturelle, non altérée par une activité anthropique. Les ligneux semblent contraints aux marges. La question principale du point de vue dynamique est le comportement de la vacciniaie vis-à-vis du haut-marais. Le modèle utilisé ne prend pas en compte la myrtille, taxon en général peu étudié du point de vue de son rapport avec les végétations turfigènes.

Typologie des complexes

L'analyse de l'ensemble des données collectées permet de définir trois types de complexes :

- le type Narces-Verrerie, caractérisé par un fort recouvrement du trichophore et la rareté de la callunaie à *Sphagnum capillifolium* ; complexe en phase corrosive-érosive. Les annexes du haut-marais sont surtout des jonchaies et moliniaies. La proximité des activités agricoles et l'exploitation de tourbe aux Narces est certainement la cause majeure de l'évolution du complexe. Le haut-marais de la partie centrale de Leidy semble subir une dynamique proche, mais peut être depuis trop peu de temps pour montrer des processus d'érosion comparable.

- Le type à haut-marais à buttes à *Sphagnum capillifolium* comme celui du Mépart caractérisé par une homogénéité microtopographique et floristique, dominée par les buttes à *S. capillifolium*, la callune, préférant les buttes et la linaigrette engainante, plutôt rare, préférant les dépressions entre les buttes. Les annexes du haut-marais sont inexistantes, la forêt cerclant le complexe.
- Le type « Bois-Noirs », caractérisé par de petits hauts-marais au sein de larges complexes de molinaies, cariçaies boisées et de jonchaies peu étendues, en situation forestière. Ces petits hauts-marais sont typiquement représentés par des buttes à *S. capillifolium* et des dépressions à *S. magellanicum*, parfois à *S. fuscum*, supportant bien un couvert de pins sylvestres. Ils semblent relativement turfigènes.

Il apparaît que c'est l'activité humaine et notamment l'intensité et l'ancienneté des perturbations qui force la dynamique, et donc l'état des complexes.

Comme dans d'autres régions (Gunnarsson, 2000 ; Tort 2005), la plupart des complexes montrent une colonisation forte des ligneux, en particulier dans les annexes et sur les marges des hauts-marais.

PERSPECTIVES D'ÉVOLUTION ET STRATÉGIE DE CONSERVATION

Les stratégies de conservation, pour les hauts-marais et sans volonté de généralisation, peuvent être classées en : (1) « restauration », dans ce cas, l'ingénierie écologique s'efforce d'annuler les effets de l'ensemble des perturbations diagnostiquées pour revenir à un état fonctionnel antérieur ; (2) « gestion spécifique », centrée sur un ou plusieurs taxons désignés, il s'agit de maintenir non pas la dynamique d'ensemble du système mais seulement de maintenir le plus longtemps possible, dans un temps néanmoins limité, des espèces ; (3) « initialisation - facilitation », il s'agit de favoriser l'émergence de nouveaux systèmes, sur ou aux abords du système actuel, ce dernier n'apparaissant plus comme viable ; (4) « gestion conservatoire indirecte », qui vise à adapter au mieux les conditions locales au maintien du système, jusqu'alors fonctionnel, en réalisant des interventions sur l'environnement du système sans intervenir directement sur lui.

Les opérations de restauration (1) pour les hauts-marais restent rares, et les effets sur le fonctionnement des édifices ne sont pas évidents (Eggelsmann & Schwaar ; 1979 ; Lavoie & Rochefort, 1996 ; Ferland & Rochefort, 1997 ; Money & Wheeler, 1999 ; Sliva & Pfadenhauer, 1999, Frankard, 2005). Une part des entreprises de restauration sont en fait des opérations d'initialisation - facilitation (3) qui favorisent la mise en place de nouveaux systèmes aux côtés ou sur les ruines de l'ancien, mais ne correspondent pas au maintien de systèmes fonctionnels après perturbation.

La gestion spécifique (2) consiste à maintenir ouvertes certaines zones pour favoriser les taxons héliophiles, boucher des drains ou creuser des mares pour les hydrophiles, remettre en eau lorsque possible, des bas-marais, etc…

Les expériences d'actions d'initiation - facilitation (3) visant à préparer des zones qui rassemblent les éléments favorables à la mise en place de zones turfigènes sont encore rares et récentes ; leur évaluation manque donc de recul. Les procédés les plus utilisés sont, entre autre, l'étrépage, le creusement de bassins suivant des profils étudiés, la plantation de plantes vasculaires favorables à l'établissement des sphaignes, l'épandage de propagules de sphaignes sur tourbe préparée avec traitements postérieurs spécialisés (Smart *et al.*, 1989 ; Bugnon *et al.*, 1997 ; Buttler *et al.*, 1998 ; Smolders *et al.*, 2002 ; Frankard, 2005).

Les opérations de gestion conservatoire indirecte (4) concernent tous les édifices, mais sont les seules à pouvoir être entreprises sur des hauts-marais fonctionnels. Il s'agit par exemple d'interdire toute modification topographique du site, les coupes rases aux

alentours, la réalisation de chemins ou de pompages, l'épandage, le pâturage, le piétinement, etc…dans le but de maintenir ou d'établir les meilleures conditions au maintien d'une turfigenèse forte. Dans ce cas, le gestionnaire agît plus sur l'environnement du complexe que sur le complexe lui-même.

Narces

Le complexe des Narces a subi de nombreuses perturbations. Sa dynamique actuelle s'oriente vers une érosion globale de l'édifice, de façon forte au sud-est, aux abords de l'exploitation des années 40, de façon modérée sur le reste du plateau, mitigée par le gazon à trichophore qui constitue un couvre sol et contient des taxons turfigènes. L'effet des pins plantés sur la dynamique est difficile à évaluer sans description de la végétation avant la plantation. Les annexes ne montrent pas de zones favorables à une reprise turfigène. Au moins sur le haut-marais, il est fort probable que les processus de subsidence généralisée se maintiennent ou s'amplifient, accompagnés de phénomènes d'érosion de la partie sud-est.

La restauration des Narces est donc impossible, la mise en place de mesures de gestion spécifique ne semblent pas appropriées car la dynamique actuelle n'est pas contradictoire avec le maintien d'une biodiversité élevée, d'autant plus élevée que les processus d'érosion sont favorables à des communautés diversifiées et rares dans les édifices fonctionnels (*Drosera rotundifolia*, *Rhynchospora alba*, *Cephalozia loitsbergeri*, *Kurzia pauciflora, Cephaloziella spinigera*, *Sphagnum molle*, etc…). La question d'une coupe des pins à crochets plantés est un choix d'intervention difficile, la coupe ne restaurera pas la dynamique, au contraire, elle risque d'annuler un éventuel effet d'abri des pins sur les communautés de sphaignes turfigènes et de favoriser les processus érosifs. De plus, les pins peuvent à terme et naturellement subir une mortalité importante après avoir atteint un poids suffisant pour subsider et ainsi s'asphyxier (Bragg, 2000). Au vue de la nature peu propice au développement de zones turfigènes des mares et dépressions humides du haut-marais, une stratégie d'initialisation-facilitation semble peu pertinente. Il apparaît que la mise en place de zone à *Sphagnum magellanicum* et *S. rubellum* soit naturellement difficile dans le contexte actuel. Par contre, la réalisation d'une ceinture arborée tout autour de l'édifice permettra peut-être à terme le développement d'un microclimat favorable à l'installation de communautés à *S. capillifolium*, comme celle qui se développe au nord d'un bosquet d'épicéa au sud-ouest de l'édifice.

Plutôt que d'actions de gestion directes, le haut-marais des Narces nécessite un suivi scientifique à court et moyen terme. Sur le court terme, la mesure de la vitesse d'érosion et de subsidence de l'édifice et prioritaire. Les résultats de se suivi devrait permettre de prendre une décision quant à la pertinence d'une action de gestion pour limiter l'érosion et pour évaluer le rôle des pins à crochet, de la linaigrette engainante et du gazon à trichophore dans la stabilisation du substrat.

L'annexe amont nécessiterait une recherche complémentaire, notamment sur l'origine de la végétation actuelle (profils macrorestes). Les annexes aval, principalement des moliniaies, des jonchaies et des callunaies à pleurocarpes, peuvent être gérées par un pâturage non homogène (défens partiels et tournants). L'objectif étant de favoriser les jonchaies diversifiées et une microtopographie marquée, favorable à la mise en place d'une mosaïque de plantes vasculaires et de communautés bryophytiques

Verrerie

Hormis ce qui concerne l'ancienne exploitation et la plantation de pins, les recommandations des Narces s'imposent au complexe de la Verrerie.

Mépart

Le haut-marais étant couvert en majorité d'une callunaie à *Sphagnum capillifolium* aux dépressions dénuées de sphaignes. La stratégie à adopter est celle de la gestion indirecte, en évitant toute perturbations supplémentaires du site, incluant des coupes à blanc à proximité, ce qui pourrait nuire à la vitalité de *S. capillifolium* qui semble profiter du climat forestier pour se développer.

Pour tester l'hypothèse d'une subsidence ou d'une stagnation topographique du haut-marais, un suivi de l'altitude précise de plusieurs points du haut-marais est recommandable avant d'envisager d'éventuelles mesures de gestion.

Leydy

Le haut-marais nord de Leydy est un édifice ayant le moins subi de perturbations. Il semble raisonnable de continuer dans ce sens et de limiter toute action de conservation à une gestion conservatoire indirecte, jusqu'à ce que l'influence des pins sylvestre et de la vacciniaie soit éclaircie. Cette gestion indirecte doit s'attacher à interdire tout altération topographique du site, à ne pas modifier, ni la charge hydrique ni la charge minérale telle que définies dans le modèle et à suivre l'évolution des températures. Cela se traduit par une limitation des visites sur le site, une interdiction des coupes à blanc dans un périmètre significatif autour du haut-marais. La maîtrise foncière d'une zone élargie autour du haut-marais devrait être une priorité absolue de la préservation du patrimoine de l'Allier ; et vu le caractère exceptionnel du site sur un plan international (bombement, turfigenèse probablement active), il devrait être aussi une priorité dans la préservation des tourbières et zones humides de France.

Le haut-marais de la partie centrale de Leydy subit un processus de corrosion et de colonisation par le bouleau. La perturbation primaire à l'origine de cette dynamique n'est pas connue avec certitude, mais l'utilisation du site en tant que pâturage, même occasionnel, indiqué par les clôtures est à mettre en perspective avec la dynamique des Narces et de Verrerie. Le haut-marais devrait donc évoluer vers un système comparable à celui de la Verrerie, le gazon à trichophore, peu diversifié, s'étendant sur tout le site, au détriment de la callunaie à *Sphagnum capillifolium* qui pourrait évoluer pour les points les plus hauts en callunaie à pleurocarpes. L'inconnu réside dans l'expansion du bouleau : sera-t-il contraint aux marges ou colonisera-t-il tout le plateau ? Un action de coupe systématique des bouleaux en tant qu'opération de gestion spécifique et pour favoriser le maintien ou le développement des communautés des zones érodées est envisageable.

Pour les annexes, les cariçaies étant parfois riches en replats à *Sphagnum magellanicum*, l'initiation de petites zones ombrotrophes semble possible. Des mesures d'initiation - facilitation pourraient être tentées. Les annexes pourraient être gérées en pâturage contrôlé avec mise en défens de zones d'initiation de buttes ombrotrophiques.

Besbre

Les perspectives d'évolution et recommandations de gestion proposée pour le haut-marais nord de Leidy s'appliquent aux sources de la Besbre, sachant que la sapinière autour de ce dernier a subi de profondes destructions ces dernières années (coupes à blanc et plantations industrielles de douglas).

CONCLUSION

Les hauts-marais de l'Allier, 5 complexes, ont fait l'objet d'une démarche scientifique intégrant la description, le diagnostic et la définition d'une stratégie de conservation, le tout suivant le cadre conceptuel d'un modèle fonctionnel proposé par ailleurs.

La description et le diagnostic permettent d'établir une typologie des hauts-marais construite autour de 3 types différents : le type Narces-Verrerie, édifice ayant subi de fortes perturbations anthropiques, aujourd'hui en phase corrosive-érosive prononcée et incluant les Narces, la Verrerie et le haut-marais central de Leydy ; le type Mépart, édifice ne subissant pas une érosion forte mais ne montrant pas d'activité turfigène importante, le Mépart et Font-Blanche dans la Loire, sont de ce type ; le type Besbre, de petits édifices couverts de *Sphagnum capillifolium*, *S. rubellum*, *S. magellanicum* ou *S. fuscum*, supportant un peuplement lâche de pin sylvestre, représentant le système le plus turfigène et le plus pérenne.

Le type Narces-Verrerie semble condamné à une corrosion-érosion sans possibilité de restauration, le contexte sur le plateau de la Verrerie n'étant pas favorable à la mise en place de techniques d'initiation de nouveaux édifices. Le type Mépart semble dans un cas similaire, mais où les buttes à *Sphagnum capillifolium* sont potentiellement turfigènes. Le type Besbre devrait faire l'objet de mesures de protection fortes, limitant toute intervention sur les édifices. Une maîtrise foncière élargie à l'environnement boisé du site est souhaitable pour espérer préserver le microclimat actuel.

Les hauts-marais de Leydy nord et des sources de la Besbre montrent une géométrie exceptionnelle à l'échelle de l'Europe et devraient faire l'objet de mesures de protection et de recherches à ce titre.

Il paraît particulièrement important pour la connaissance et la conservation des hauts-marais de la montagne Bourbonnaise de déterminer qu'elles ont été les communautés végétales à l'origine de ces édifices et quel est leur taux actuel de production de tourbe (en particulier la callunaie à *Sphagnum capillifolium*), critères importants pour évaluer leur stabilité vis-à-vis des contraintes de leur environnement, et donc leur conservation à long terme.

REMERCIEMENTS

Ce travail sur le fonctionnement des hauts-marais est une partie d'un travail de thèse, de Pierre Goubet, réalisé à l'Université Blaise-Pascal de Clermont-Ferrand (Institut des Herbiers Universitaires). Il a été en partie financé par le Conseil Général de l'Allier (bourse d'étude).

Il a bénéficié de conseils émanant de René Schumacker, (Université de Liège) et l'aide technique de Cécile Wastiaux (Université de Liège).

BIBLIOGRAPHIE

BRAGG O.M. (2000) - Conservation and trees at Flanders Moss. *Forth Naturalist and Historian*, 23: 37-49.

BOCK B. (2005) ff- *Base de données nomenclaturales de la flore de France*. http://www.tela-botanica.org/Local/tela/documents/fr/BDNF/87/BDNF_13877.zip

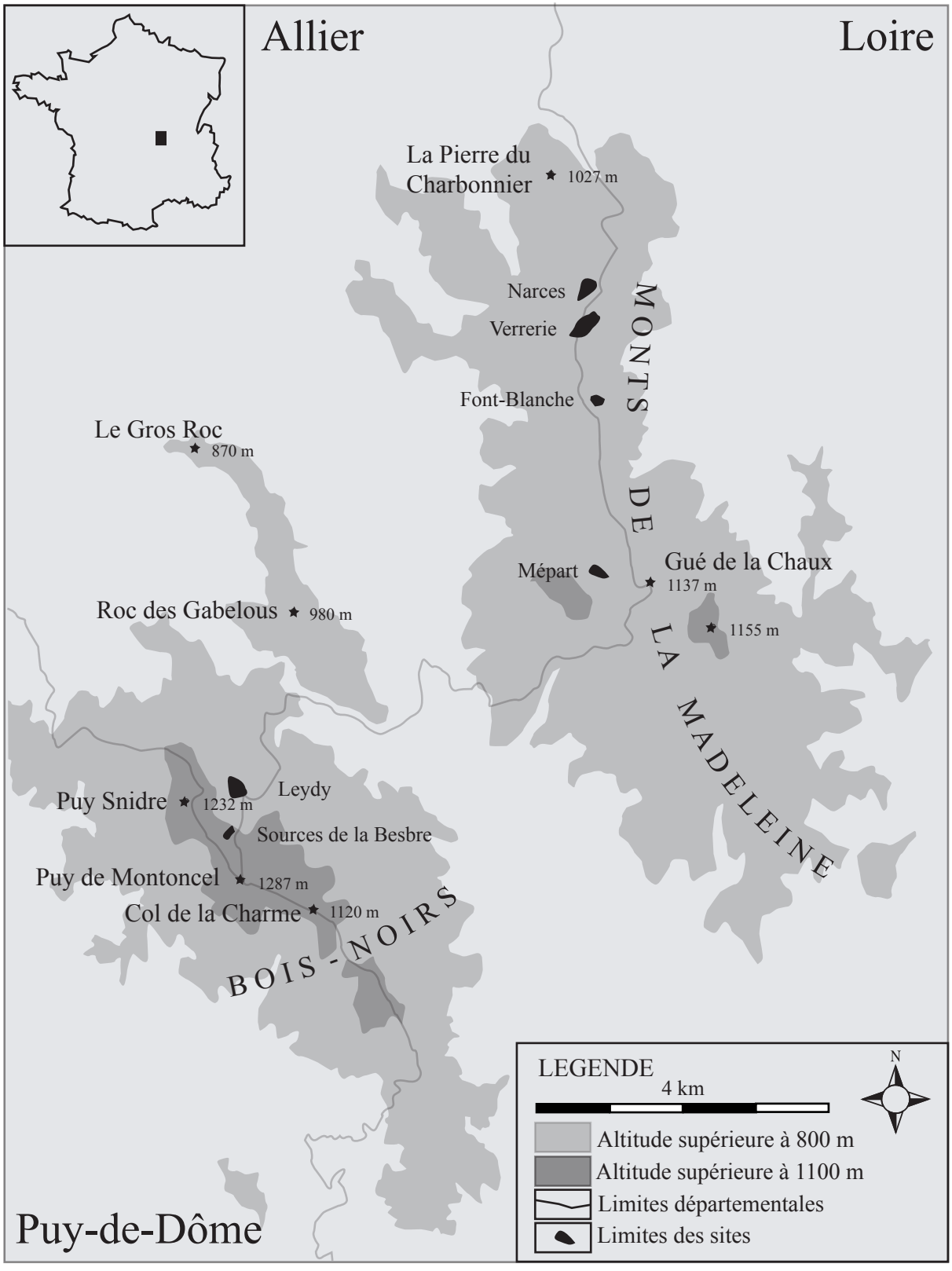
BUGNON J.L., ROCHEFORT L. & PRICE J.S. (1997) - Field experiment of *Sphagnum* reintroduction on a dry abandoned peatland in eastern Canada. *Wetlands*, 17: 513-517.

BUTTLER A., GROSVERNIER P. & MATTHEY Y. (1998) - Development of *Sphagnum* diaspores on bare peat with implications for the restoration of cut-over bogs. *Journal of Applied Ecology*, 35: 800-810.
CHASSAGNE M. (1938) - Note préliminaire sur les tourbières du Montoncel (Bois-Noirs). *Revue Scientifique du Bourbonnais Centre France*: 53-59.
COURTEJAIRE J. ET DESCHATRES R. (1965) - Les sphaignes de la montagne Bourbonnaise. *Revue Scientifique du Bourbonnais Centre France*: 20-25.
CUBIZOLLE H., TOURMAN A., ARGANT J., PORTERET J., OBERLIN C & SERIEYSSOL K. (2003) - Origins of European biodiversity: palaeo-geographic signification of peat inception during the Holocene in the granitic eastern Massif Central (France). *Landscape Ecology*, 18: 227-238.
DIERSSEN K. (2001) - Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca*, 56: 1-289.
DU BUYSSON R. (1887) - Nouvelle contribution aux mousses et hépatiques de l'Allier. *Revue Botanique* (Toulouse), (1886-1887) 1887, 5: 254-258.
DUBOIS G. & DUBOIS C.(1946) - Quelques tourbières de la Montagne de la Madeleine. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 16: 643-658.
EGGELSMANN R. & SCHWAAR J. (1979) - Regeneration, recreation and renascence of peatlands in northwestern Germany. *Proceedings of the International Symposium on Classification of Peat and Peatlands*, Hyytiälä, Finland: 267-272.
FERLAND C. & ROCHEFORT L. (1997) - Restoration techniques for Sphagnum-dominated peatlands. *Canadian Journal of Botany*, 75: 1110-1118.
FRANKARD P. (2005) - Bilan de 12 années de gestion conservatoire des tourbières hautes dans la réserve naturelle domaniale des Hautes-Fagnes (Est de la Belgique). *Géocarrefour*, 79: 269-276.
GAUTHIER R. & PUJOS J. (1992) - Présence de *Sphagnum molle* Sull. dans la tourbière de Pédestarrès, Pyrénées-Atlantiques, site à conserver. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, 13(4): 371-375.
GILLET F. (2000) - *La phytosociologie synusiale intégrée* - Guide méthodologique (4ième édition). Document du laboratoire d'écologie végétale 1. Université de Neuchâtel -Institut de Botanique. 68 p.
GILLET F., DE FOUCAULT B & JULVE P. (1991) - La phytosociologie synusiale intégrée - Objets et Concepts. *Candollea*, 46: 315-340.
GOUBET P. (2007) – *Végétations et fonctionnement écologique des tourbières de montagne Bourbonnaise (Allier, France).* Thèse de l'Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand. 85 p. + Annexes.
GOUBET P., HERVÉ C & BOICHUT P. (2004) - Éléments pour la compréhension du fonctionnement de la tourbière de Jouvion à Saint-Donat (Puy-de-Dôme). *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 68: 37-49.
GOUBET P., THÉBAUD G. & PÉTEL G. (2005) - Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières. *Géocarrefour*, 79(4): 303-315.
GOUBET P., THÉBAUD G. & PÉTEL G. (2006) - La dynamique des hauts-marais et les paramètres écologiques qui la contrôle: proposition d'un schéma fonctionnel et applications à la conservation. *Revue d'Écologie (Terre & Vie)*, 61: 101-116.
GUNNARSSON U. (2000) - Vegetation changes on Swedish mires. Effects of raised temperature and increased nitrogen and sulphur influx. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology*, 561: 1-25.
LAVOIE C. & ROCHEFORT L. (1996) - The natural revegetation of a harvested peatland in southern Québec: A spatial and dendroecological analysis. *Ecoscience*, 3: 101-111.

LEMÉE G. (1995) - Les sapinières disparues et actuelles sur tourbe du Massif central français. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 59: 21-36.
MALMER N., SVENSSON B.M. & WALLÈN B. (1994) - Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29: 483-496.
MANNEVILLE O., VERGNE V. & VILLEPOUX O. (1999) - *Le monde des tourbières et des marais*. Delachaux et Niestlé, Lausanne. 320 p.
MIGOUT M.A. (1890) - *Flore du département de l'Allier et des cantons voisins*. Fudez Frères. Moulins. 509 p.
MONEY R.P. & WHEELER B.D. (1999) - Some critical questions concerning the restorability of damaged raised bogs. *Applied Vegetation Science*, 2: 107-116.
MOREAU P.-A. (2002) - *Analyse écologique et patrimoniale des champignons supérieurs dans les tourbières des Alpes du Nord*. Thèse de Doctorat, Université de Savoie. 224 p.
MULLER S. & WOLFF P. (1990) - Nouvelles localités de *Sphagnum molle* Sull. en Europe moyenne. Étude phytosociologique comparative avec les stations Nord-Atlantiques de cette espèce. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, 11: 235-244.
SCHUMACKER R. & SAPALY S. (1997) - Catalogue critique des hépatiques (Anthocerotophyta et Marchantiophyta) de l'Auvergne (Cantal et Puy de Dôme, France). *Documents de la Station Scientifique des Hautes-Fagnes*, 25. 134 p.
SLIVA J. & PFADENHAUER J. (1999) - Restoration of cut-over bogs in Southern Germany - a comparison of methods. *Applied Vegetation Science*, 2: 137-148.
SMART P.J., WHEELER B.D. & WILLIS A.J. (1989) - Revegetation of peat excavations in a relict raised bog. *New Phytologist*, 111: 733-748.
SMOLDERS A.J.P., TOMASSEN H.B.M., LAMERS L.P.M., LOMANS B.P. & ROELOFS J.G.M. (2002) - Peat bog restoration by floating raft formation: the effect of the groundwater and peat quality. *Journal of Applied Ecology*, 39: 391-401.
THÉBEAUD G. & GOUBET P. (2003) - Bryophytes rares ou peu communes récoltées dans les tourbières des montagnes cristallines du nord-est du massif Central. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 67: 29-34.
TORT M. (2005).Tourbières et marais en Haute-Loire. *Cahiers de la Haute-Loire*: 19-111.

LÉGENDE DES FIGURES

Figure 1 : localisation cartographique des sites et données géographiques complémentaires.
Figure 2 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe des Narces.
Figure 3 : profils topographiques du complexe des Narces ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.
Figure 4 : cartographie des unités de végétation du complexe des Narces.
Figure 5 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe de la Verrerie.
Figure 6 : profils topographiques du complexe de la Verrerie ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.
Figure 7 : cartographie des unités de végétation du complexe de la Verrerie.
Figure 8 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe du Mépart.
Figure 9 : profils topographiques du complexe du Mépart ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.
Figure 10 : cartographie des unités de végétation du complexe du Mépart.
Figure 11 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe de Leydy.
Figure 12 : profils topographiques du complexe de Leydy°; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.
Figure 13 : cartographie des unités de végétation du complexe de Leydy.
Figure 14 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe des sources de la Besbre.
Figure 15 : profils topographiques du complexe des sources de la Besbre ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.
Figure 16 : cartographie des unités de végétation du complexe des sources de la Besbre.



Nom du haut-marais	Commune (Département)	Massif	Lat-Long (ED50)	Altitude (m)
Sources de la Besbre	Lavoine (03)	Bois-Noirs	45°562'N – 03°414'E	1190
Leydy	Lavoine (03)	Bois-Noirs	45°571'N – 03°414'E	990
Mépart	Laprugne (03)	Madeleine	46°001'N – 03°485'E	1060
Font-Blanche	Les-Noës (42)	Madeleine	46°046'N – 03°814'E	995
La Verrerie	Saint-Nicolas-des-Biefs (03), Saint-Rirand (42)	Madeleine	46°034'N – 03°484'E	1010
Les Narces	Saint-Nicolas-des-Biefs (03)	Madeleine	46°041'N – 03°484'E	1000

Figure 1 : localisation cartographique des sites et données géographiques complémentaires.

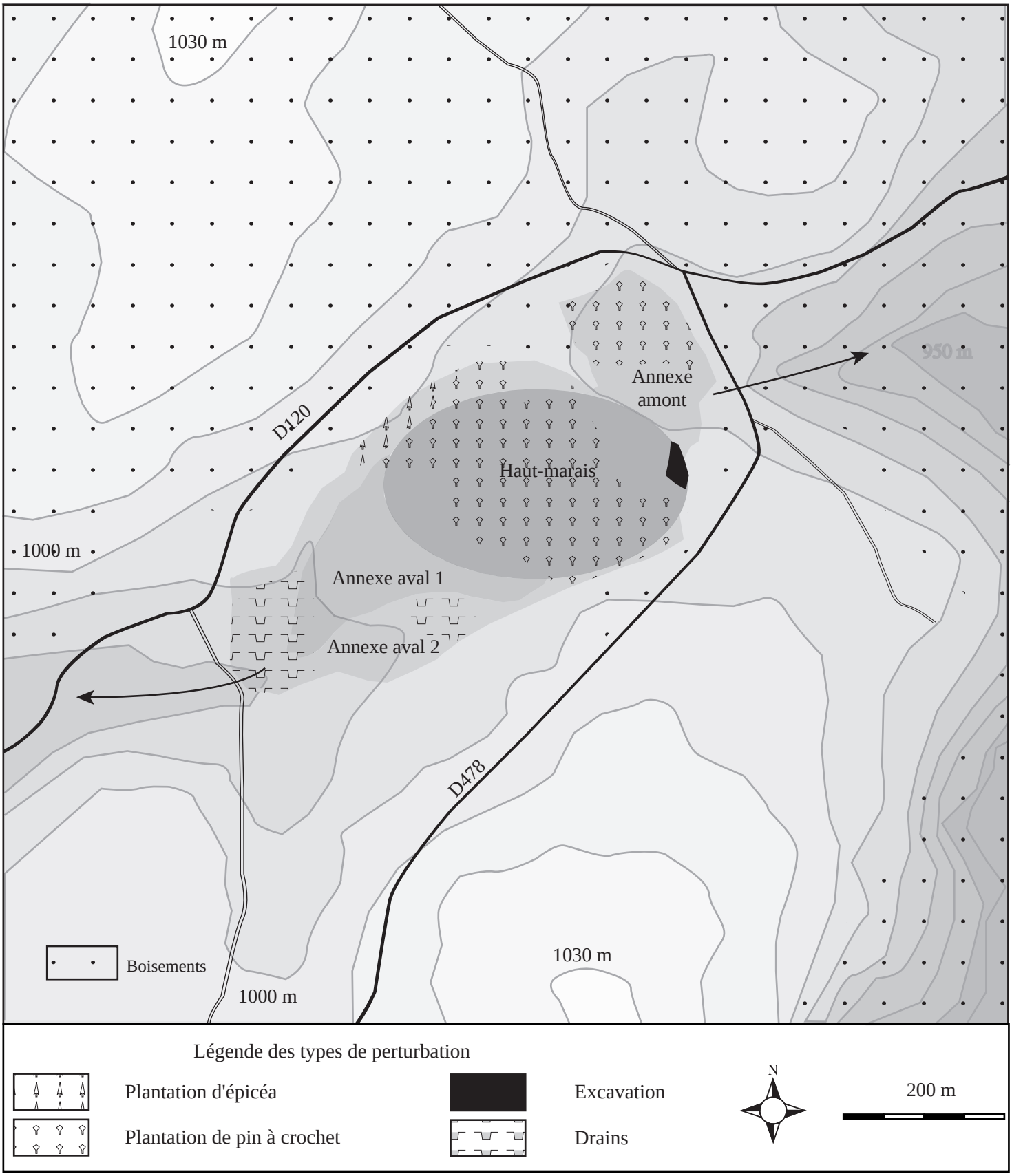


Figure 2 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe des Narces.

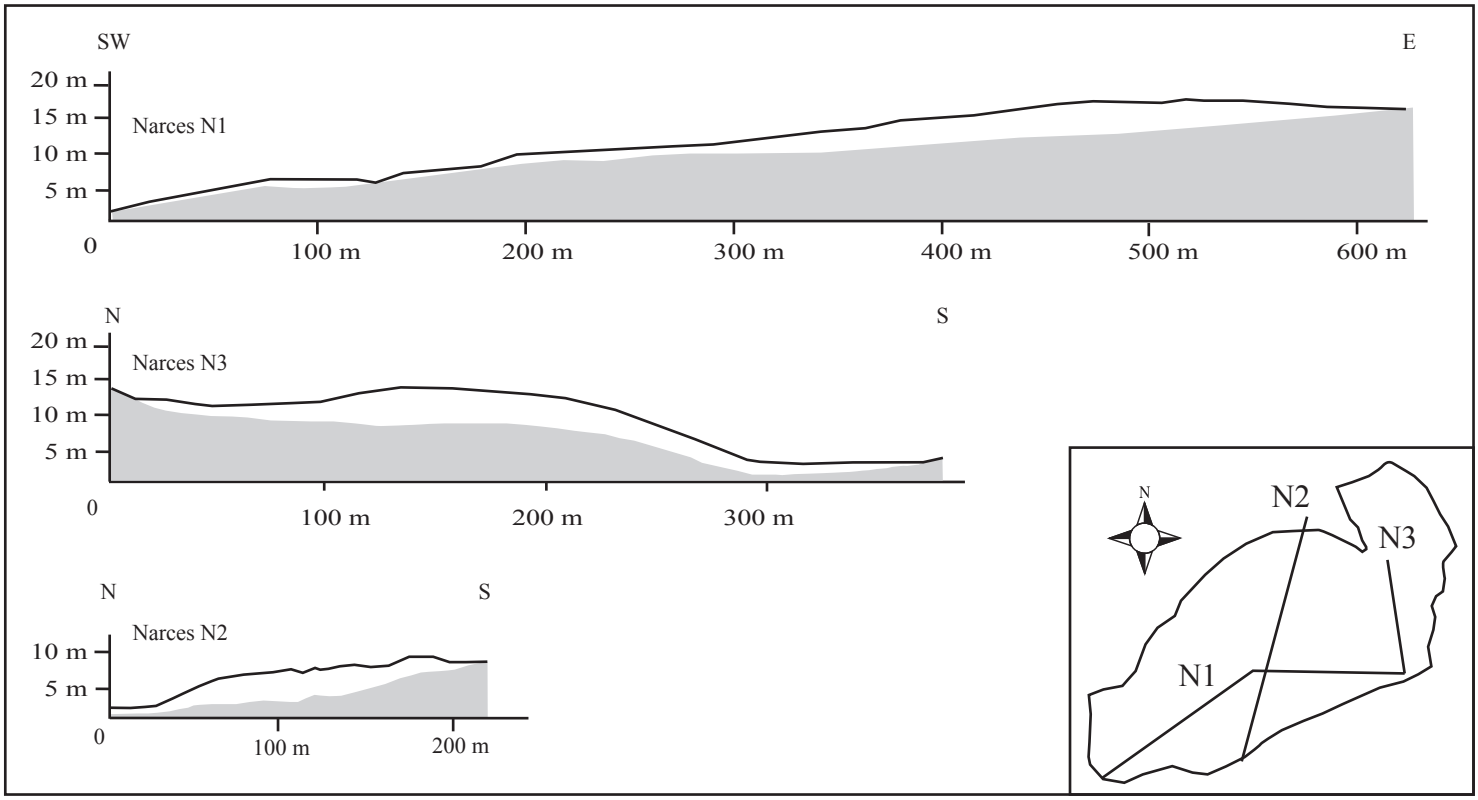


Figure 3 : profils topographiques du complexe des Narces ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.

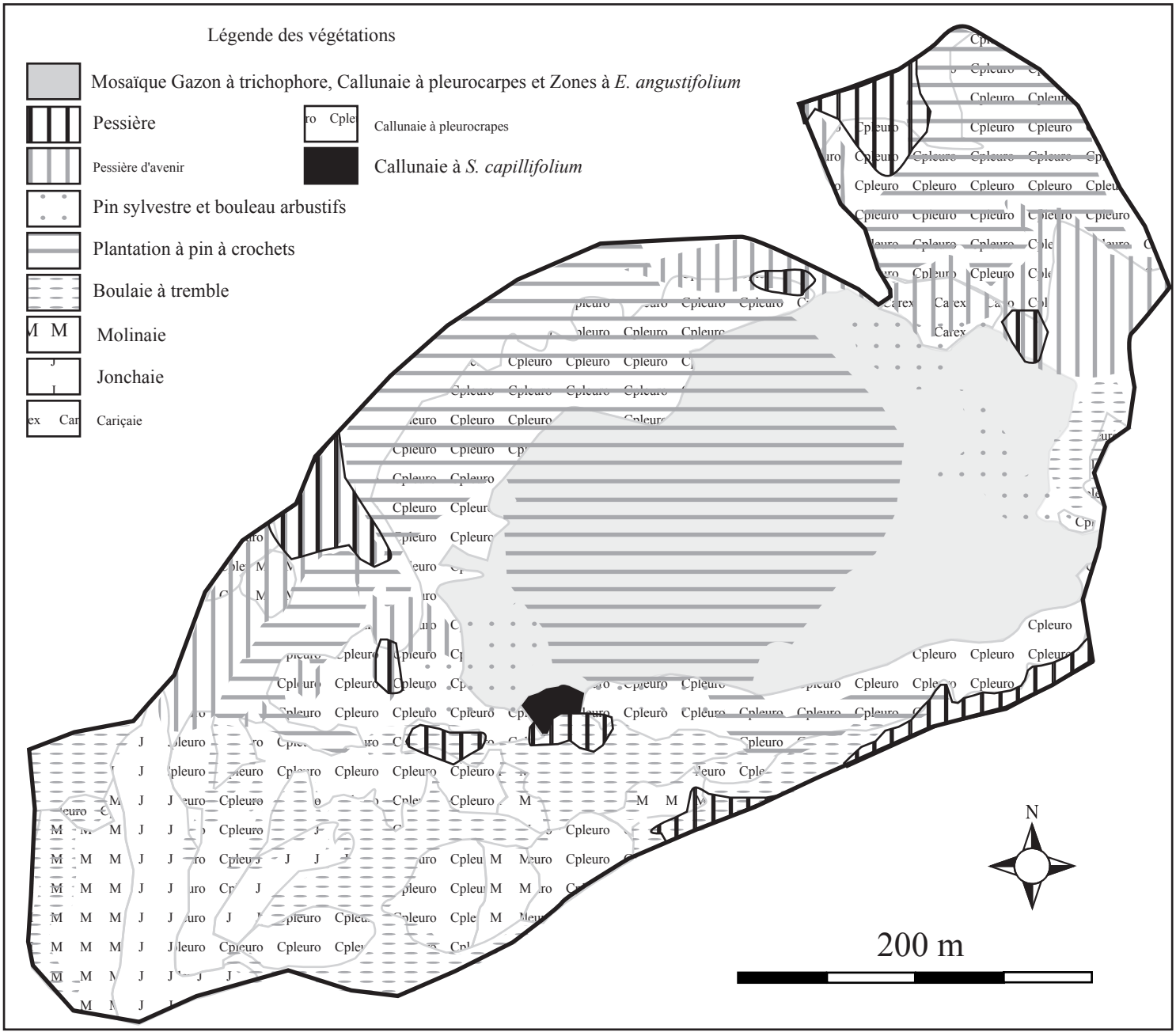


Figure 4 : cartographie des unités de végétation du complexe des Narces.

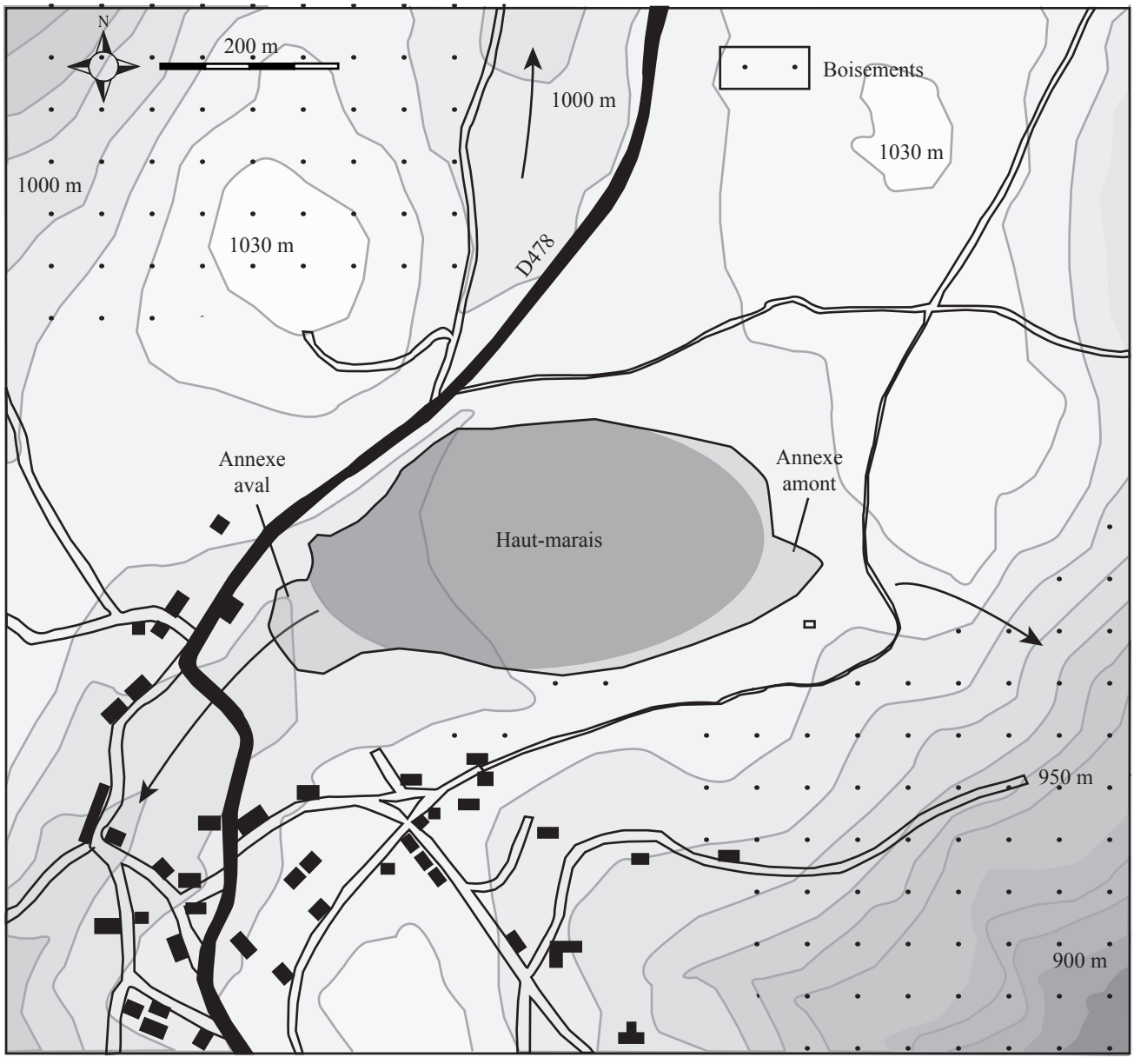


Figure 5 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe de la Verrerie.

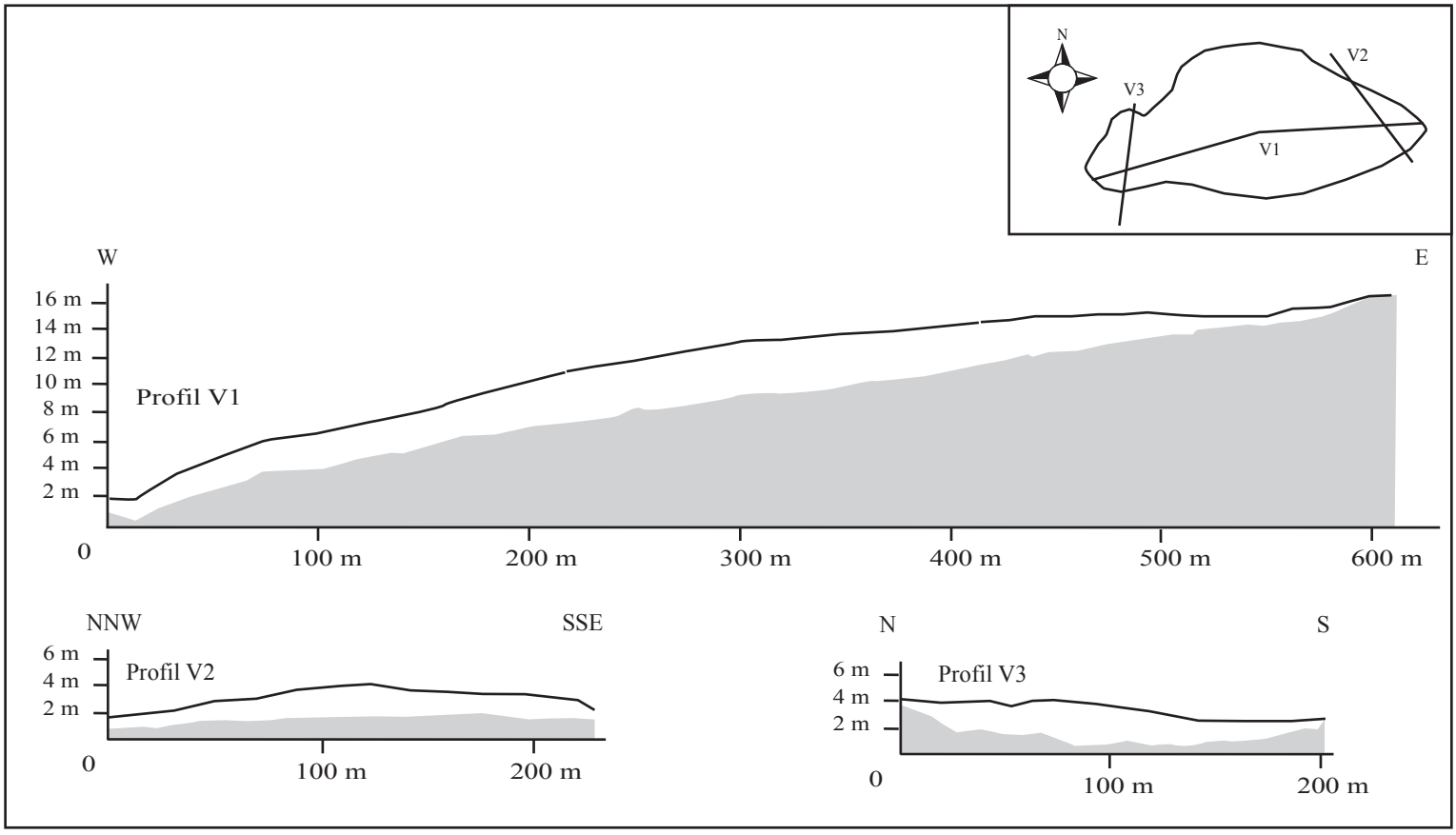


Figure 6 : profils topographiques du complexe de la Verrerie ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.

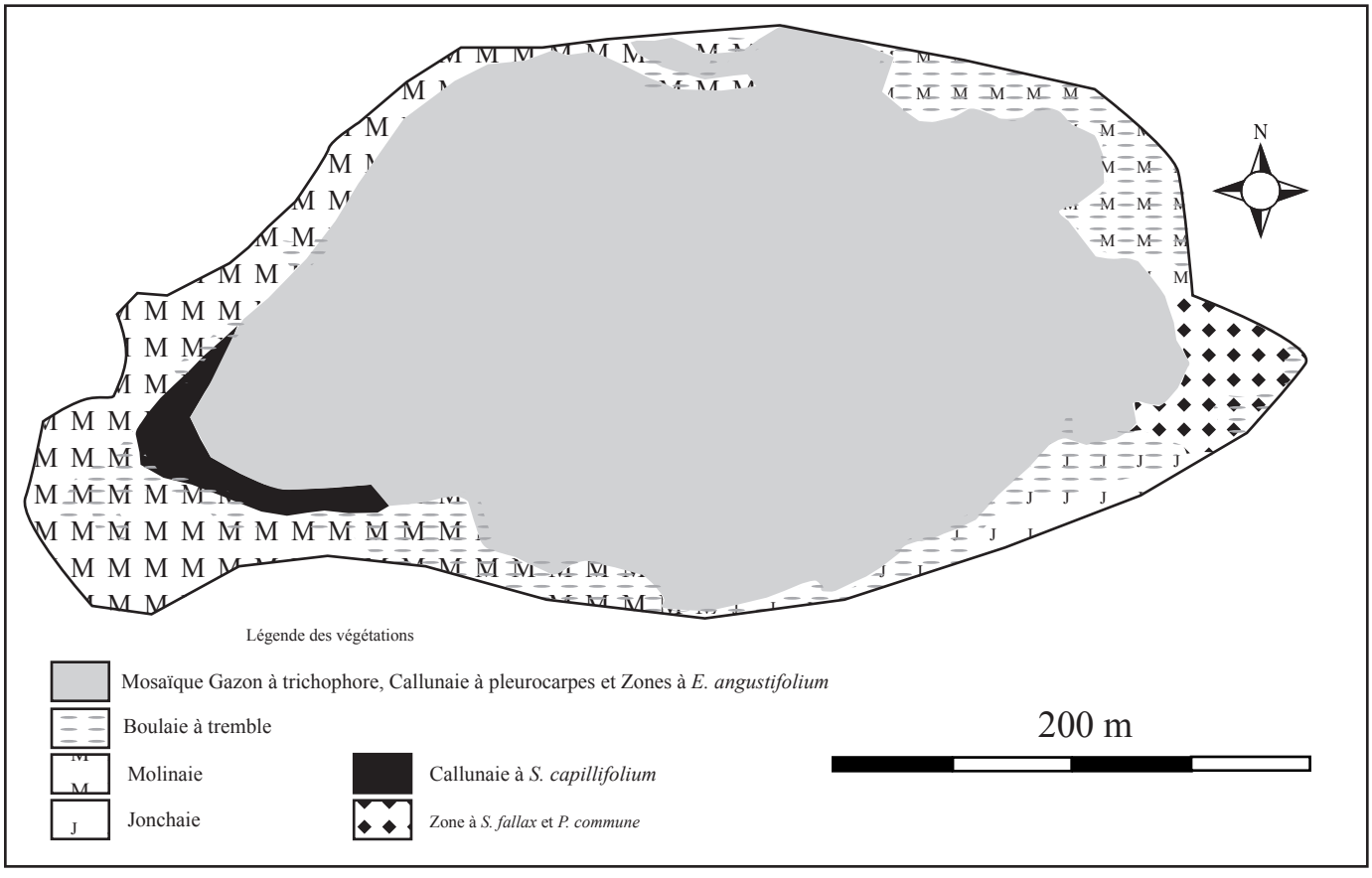


Figure 7 : cartographie des unités de végétation du complexe de la Verrerie.

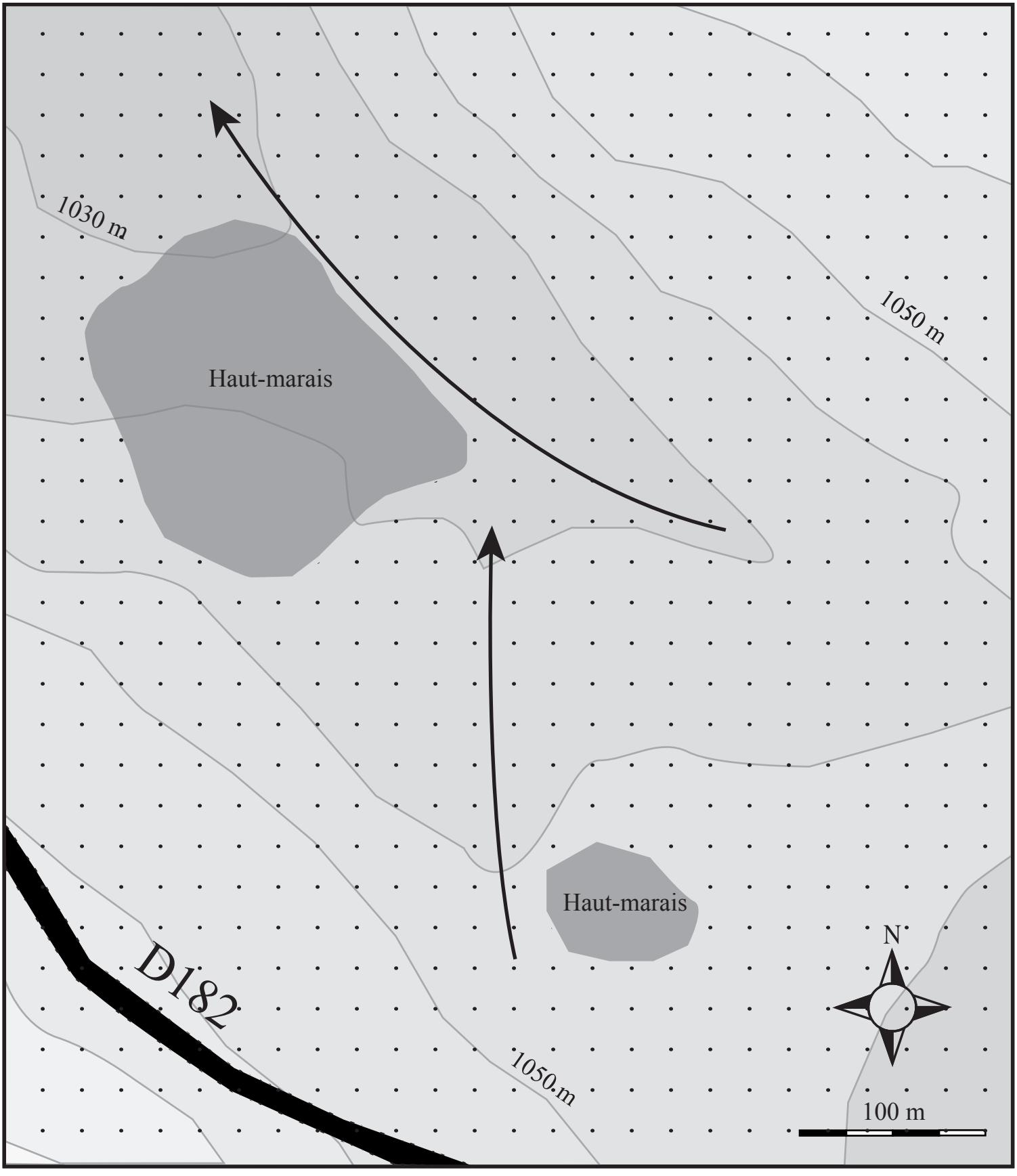


Figure 8 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe du Mépart.

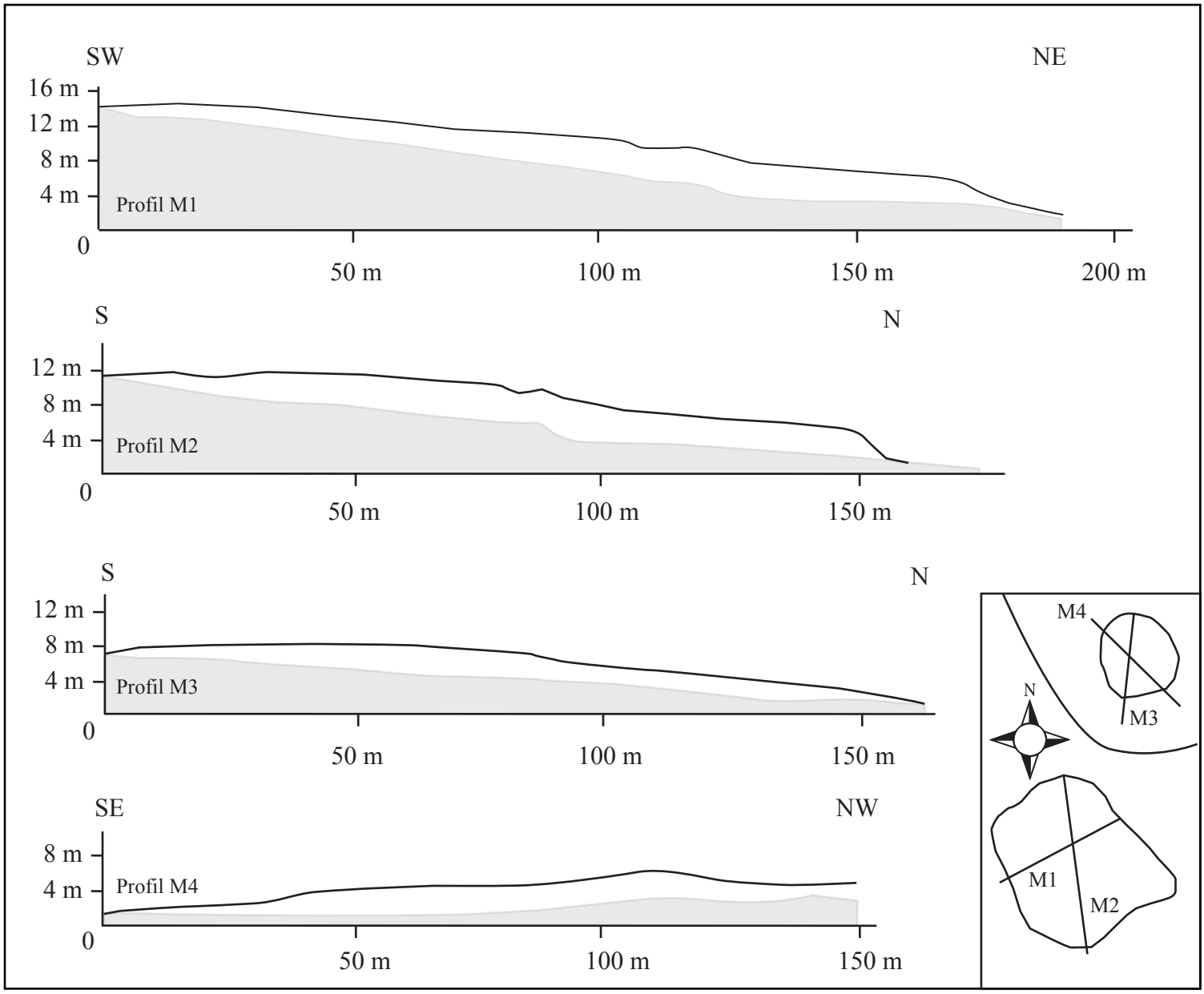


Figure 9 : profils topographiques du complexe du Mépart ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.

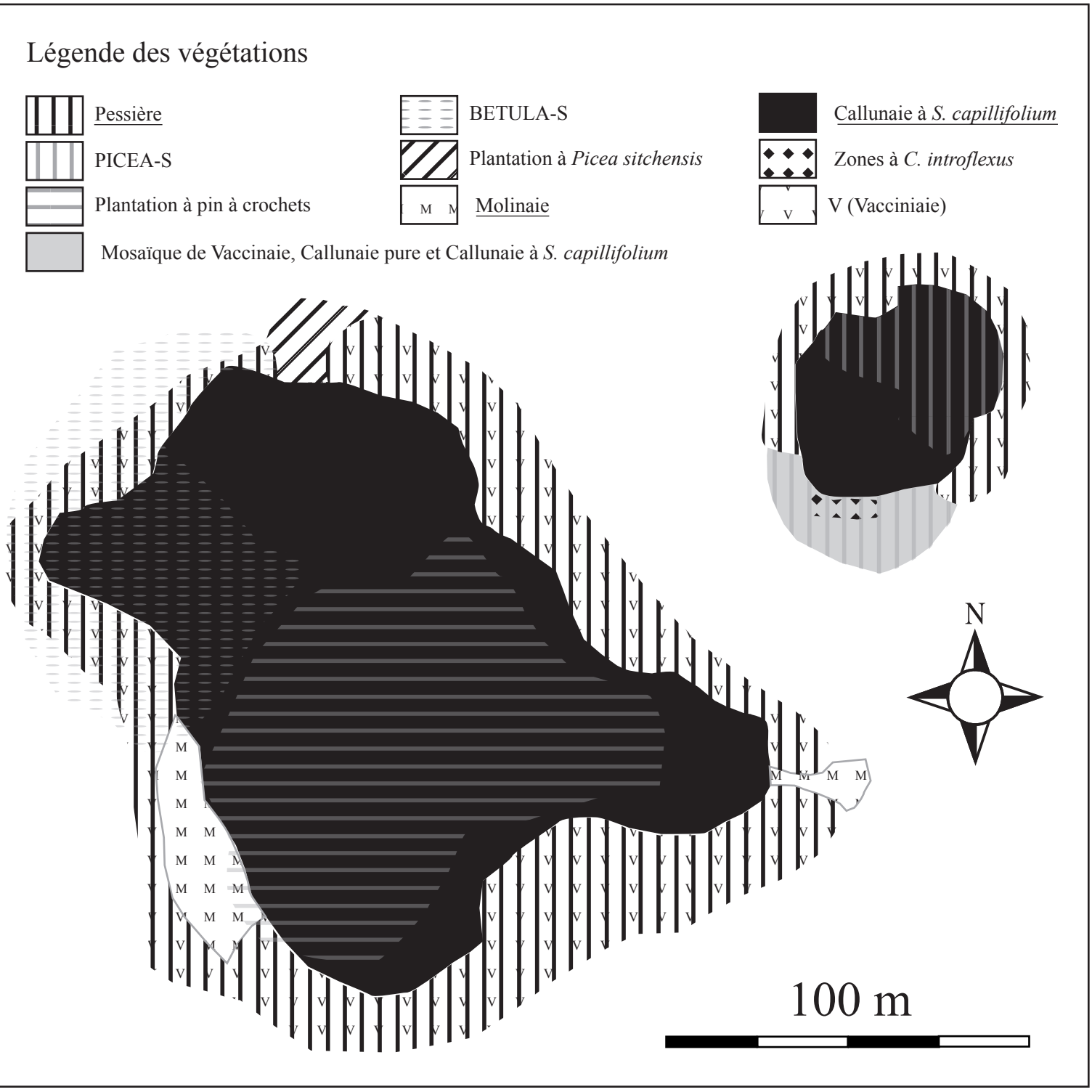


Figure 10 : cartographie des unités de végétation du complexe du Mépart.

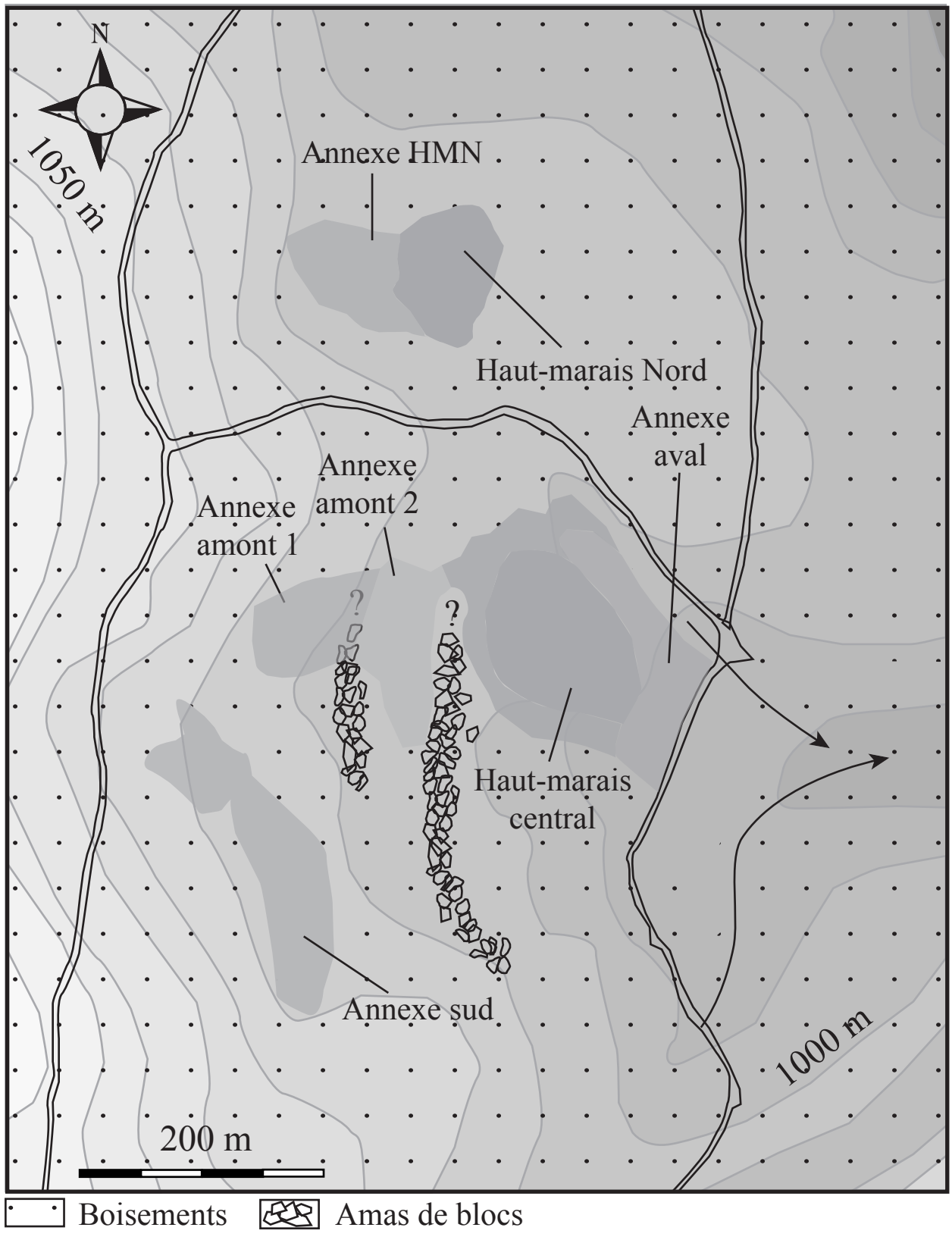


Figure 11 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe de Leydy.

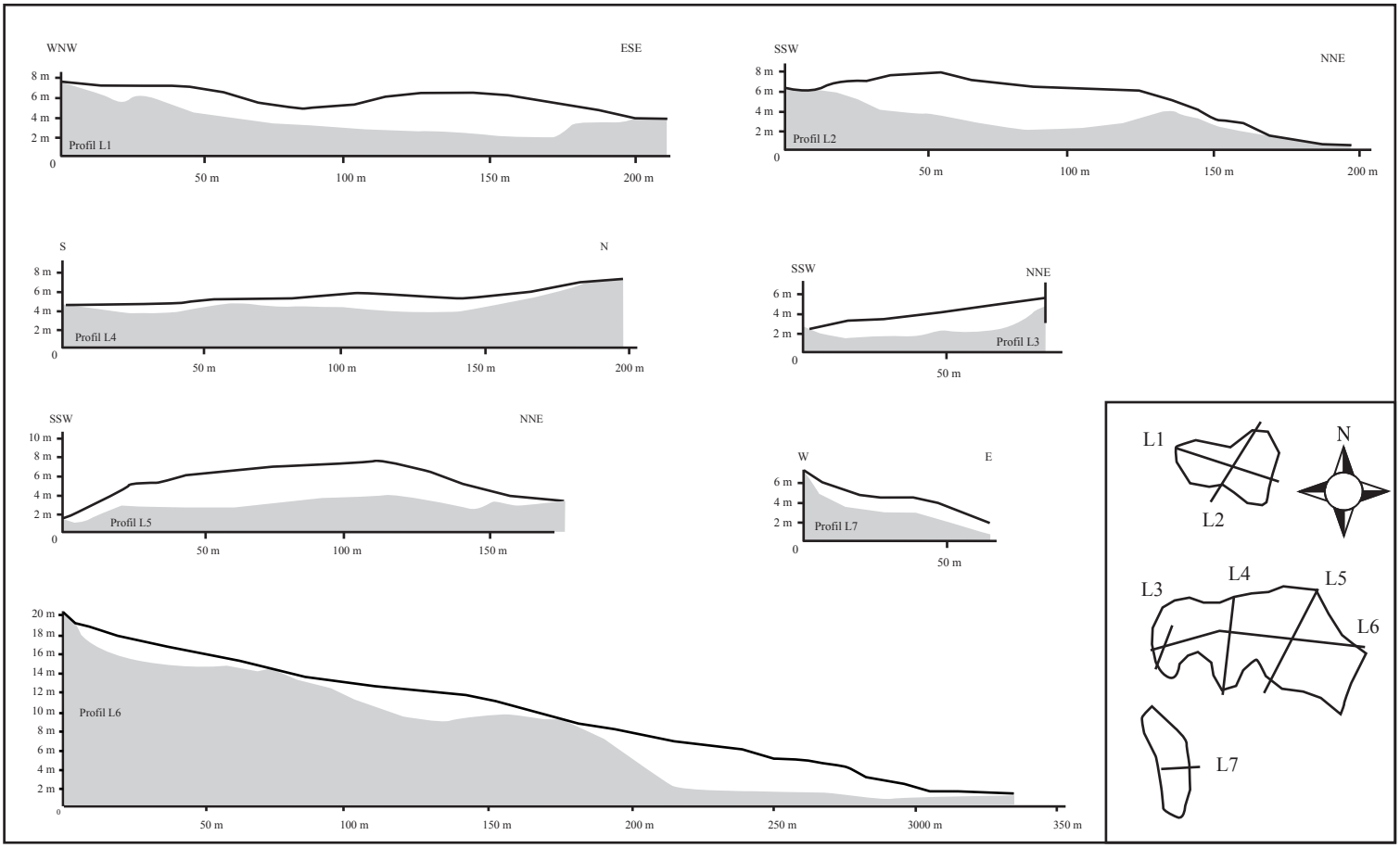


Figure 12 : profils topographiques du complexe de Leydy ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.

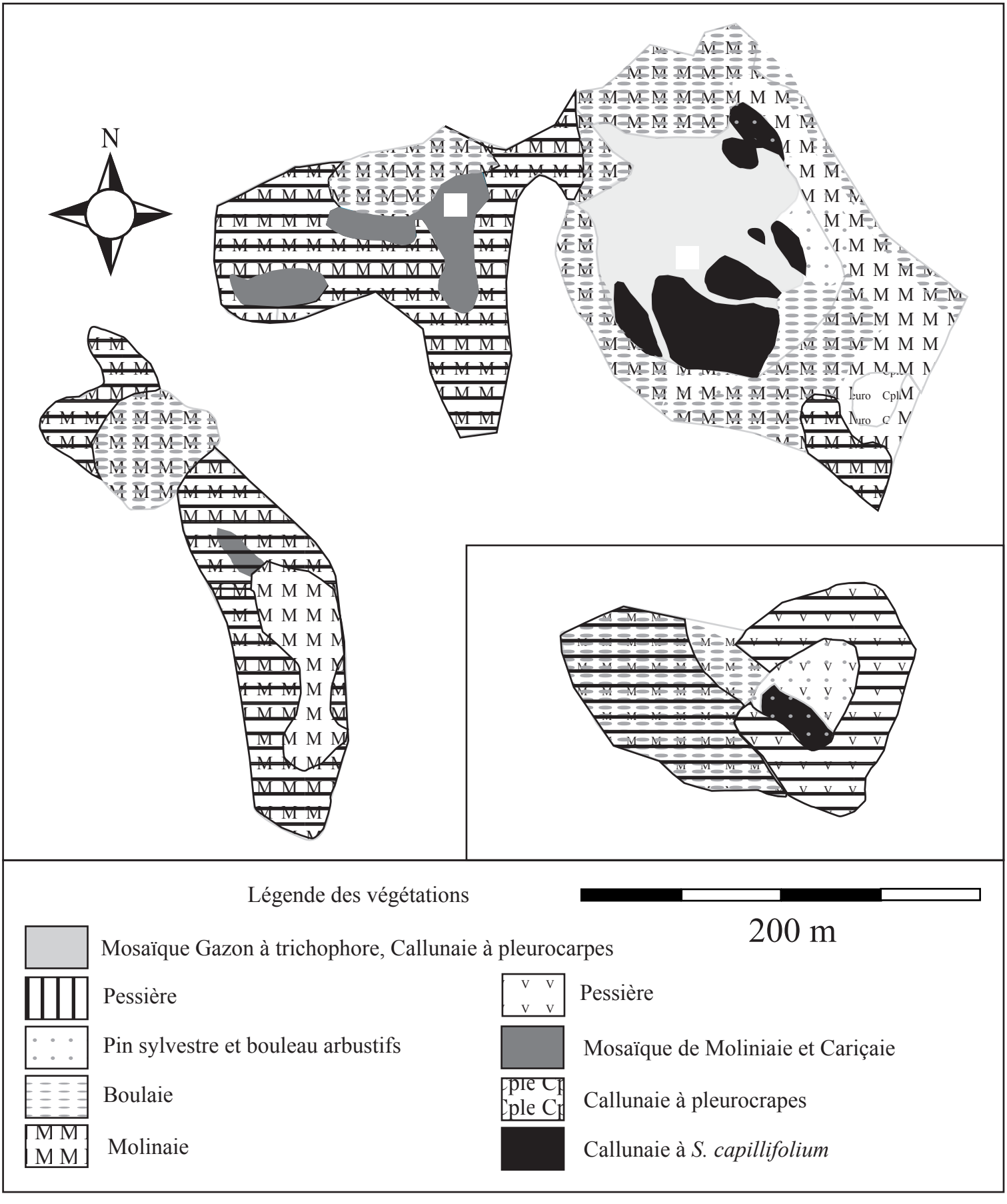


Figure 13 : cartographie des unités de végétation du complexe de Leydy.

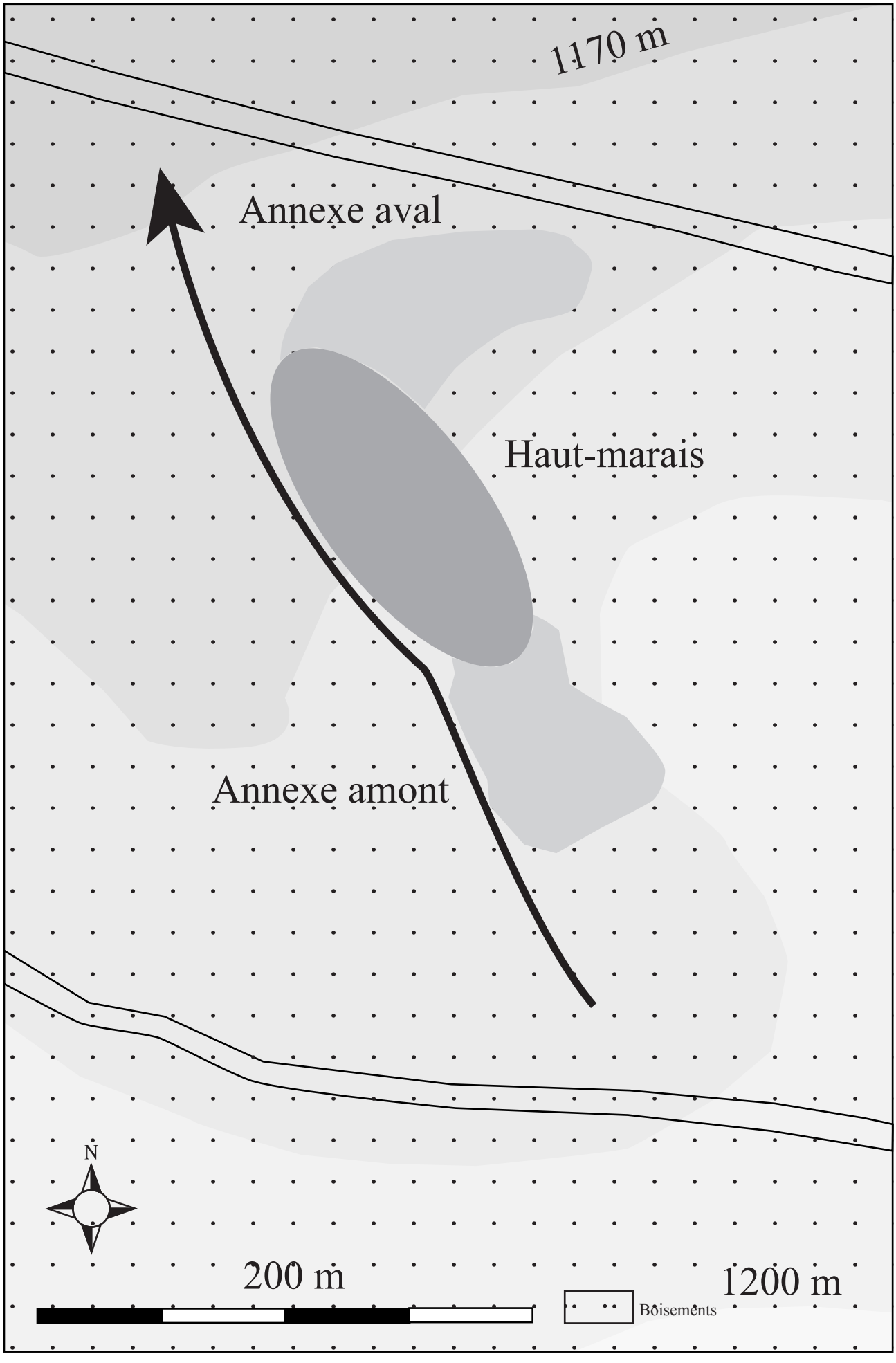


Figure 14 : schéma de situation topographique et unités majeures du complexe des sources de la Besbre.

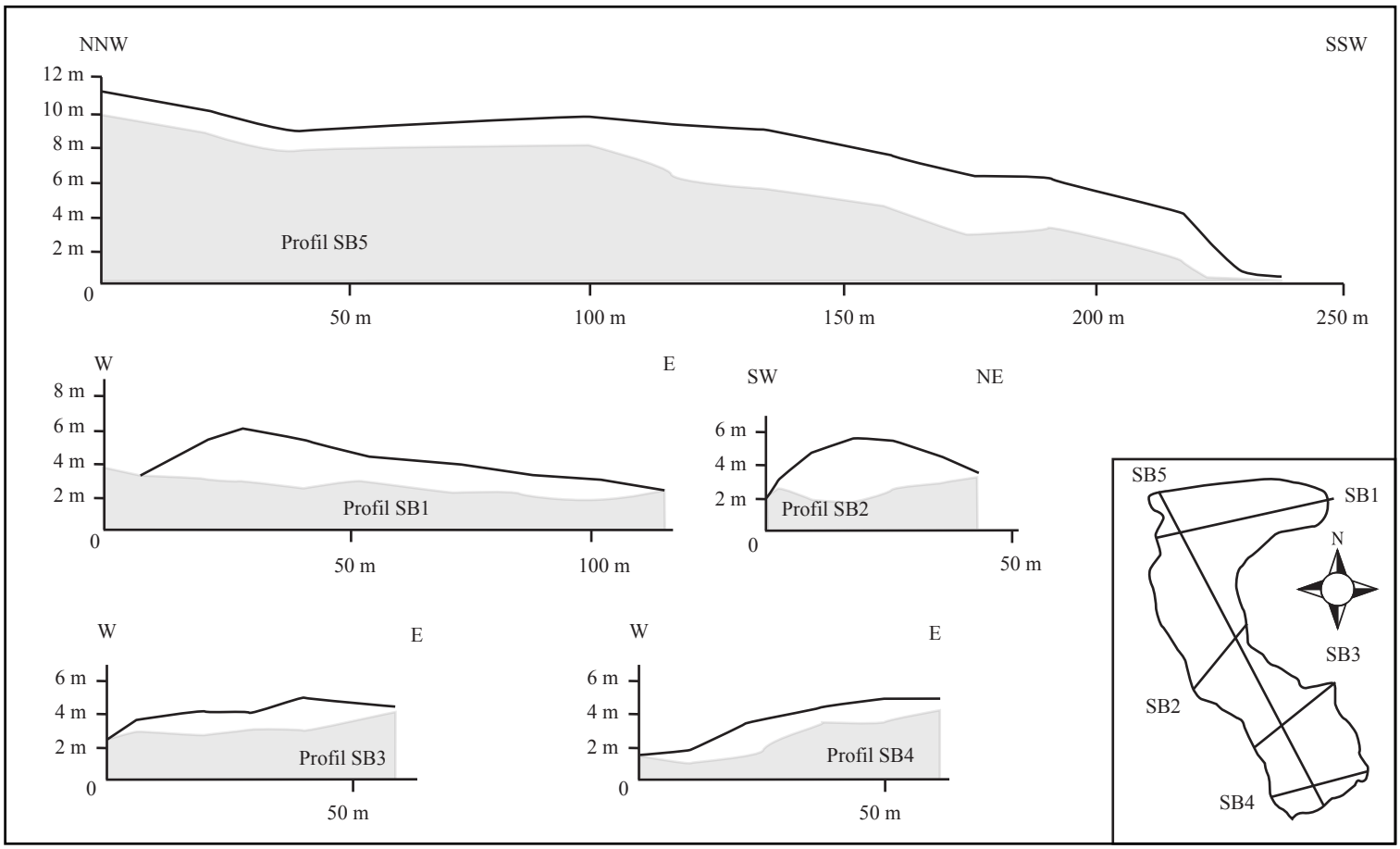


Figure 15 : profils topographiques du complexe des sources de la Besbre ; les échelles horizontales et verticales ne sont pas identiques.

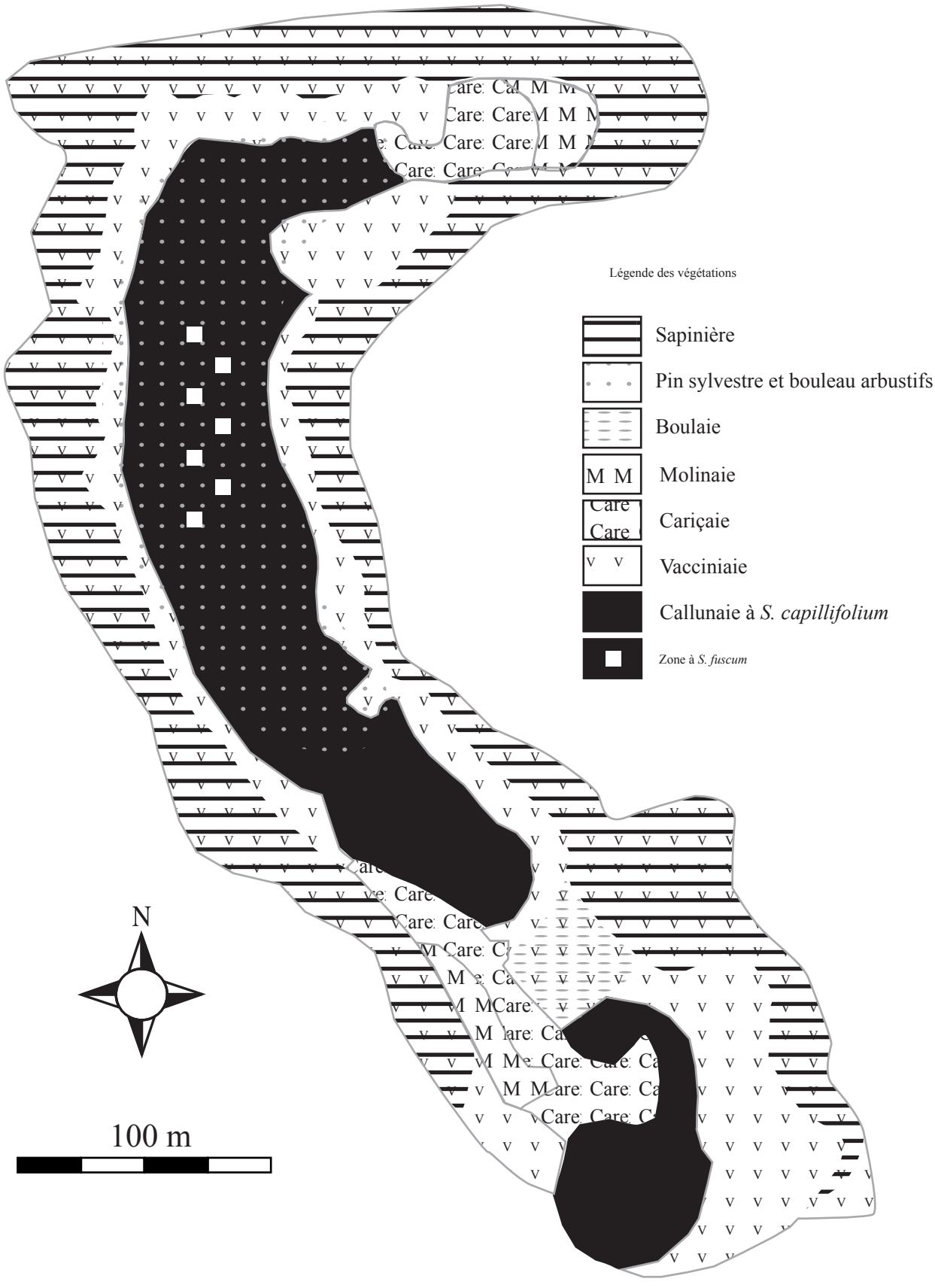


Figure 16 : cartographie des unités de végétation du complexe des sources de la Besbre.

VÉGÉTATIONS ET FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE DES TOURBIÈRES DE MONTAGNE BOURBONNAISE (ALLIER, FRANCE)

La démarche de préservation des milieux naturels doit respecter la chronologie « description, diagnostic, stratégie de conservation », et intégrer chaque étape dans un cadre conceptuel parfaitement défini et à jour par rapport aux connaissances acquises sur les écosystèmes.

Six complexes tourbeux, sept hauts-marais, du département de l'Allier et un de la Loire ont fait l'objet d'une telle démarche. Le travail a consisté en 3 étapes : la définition du cadre conceptuel, le modèle, la description des complexes et l'intégration du modèle et des données de terrain pour établir un diagnostic et proposer des stratégies de conservation. Une synthèse bibliographique a permis la définition des compartiments, flux et gradients de l'écosystème, la définition des processus d'auto-organisation de l'écosystème du point de vue historique et la schématisation du fonctionnement dans ses composantes essentielles.

Les complexes ont été décrits sur la base de leur situation dans l'environnement géomorphologique, leur géométrie, leur végétation et les perturbations subies.

La synthèse modèle – description a mené à la définition de trois types fonctionnels. Le premier représente les édifices en phase corrosive-érosive, ayant subi de fortes perturbations et en particulier le pâturage ; le deuxième type consiste en édifices stagnants; le troisième rassemble des hauts-marais supposés fonctionnels, où la turfigenèse est réalisée par des buttes à *S. capillifolium* ou *S. fuscum* mosaïquées de replats à *S. magellanicum*, le tout supportant un couvert lâche de pin sylvestre.

Au regard de leur nature et de leur état, les représentants du dernier type devraient faire l'objet d'une attention particulière des gestionnaires d'espaces naturels et faire l'objet de recherches complémentaires sur leur activité turfigène et la nature des végétations qui sont à l'origine des bombements.

DESCRIPTION AND ECOLOGICAL DIAGNOSTICS OF 7 BOGS OF THE FRENCH MASSIF CENTRAL (MONTAGNE BOURBONNAISE, ALLIER, FRANCE).

Preserving ecosystems must rely on an up to date knowledge of their functioning and follow the timing (1) description, (2) diagnostic, (3) conservation plan, each step being designed in respect to a conceptual functional model.

Six mire complexes of the Département de l'Allier in Central France, including 7 bogs, have been studied on the basis of these principles. These mires have been described in respect to (1) their geomorphological setting, (2) their shape, (3) their vegetations, and (4) the effects on human practises; these descriptions leading to the definition of three main bog types. First, the bogs undergoing a strong corrosion-erosion process, characterised by *Trichophorum cespitosum* and *Rhynchospora alba* communities, implied by diverse perturbations (peat extraction, tree planting) among them grazing being the most important. Second, the bogs without obvious corrosion-erosion process, characterised by *Sphagnum capillifolium* hummocks surrounded by bare peat and *Eriophorum vaginatum* lawns. This type seems to be latent, not colonised by shrubs or trees. The third represents bogs with a supposed effective peat-producing process realised by *Sphagnum capillifolium* or *S. fuscum* hummocks surrounded by *S. magellanicum* lawns, all bearing a loose stand *of Pinus sylvestris* that may induced an unexpected shelter effect on the mosses communities.

This last type deserves special scientific and conservation interests. These small domed shaped bogs appear to be unique in Europe and the confirmation of their peat-producing dynamics should be tested by direct measurements and palaeoecological studies.

Discipline : Écologie

Mots-clés : Haut-marais – Modèle conceptuel – Diagnostic – Conservation – Phytosociologie Synusiale Intégrée

Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand

VÉGÉTATIONS ET FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE DES TOURBIÈRES DE LA MONTAGNE BOURBONNAISE (ALLIER, FRANCE)

ANNEXES

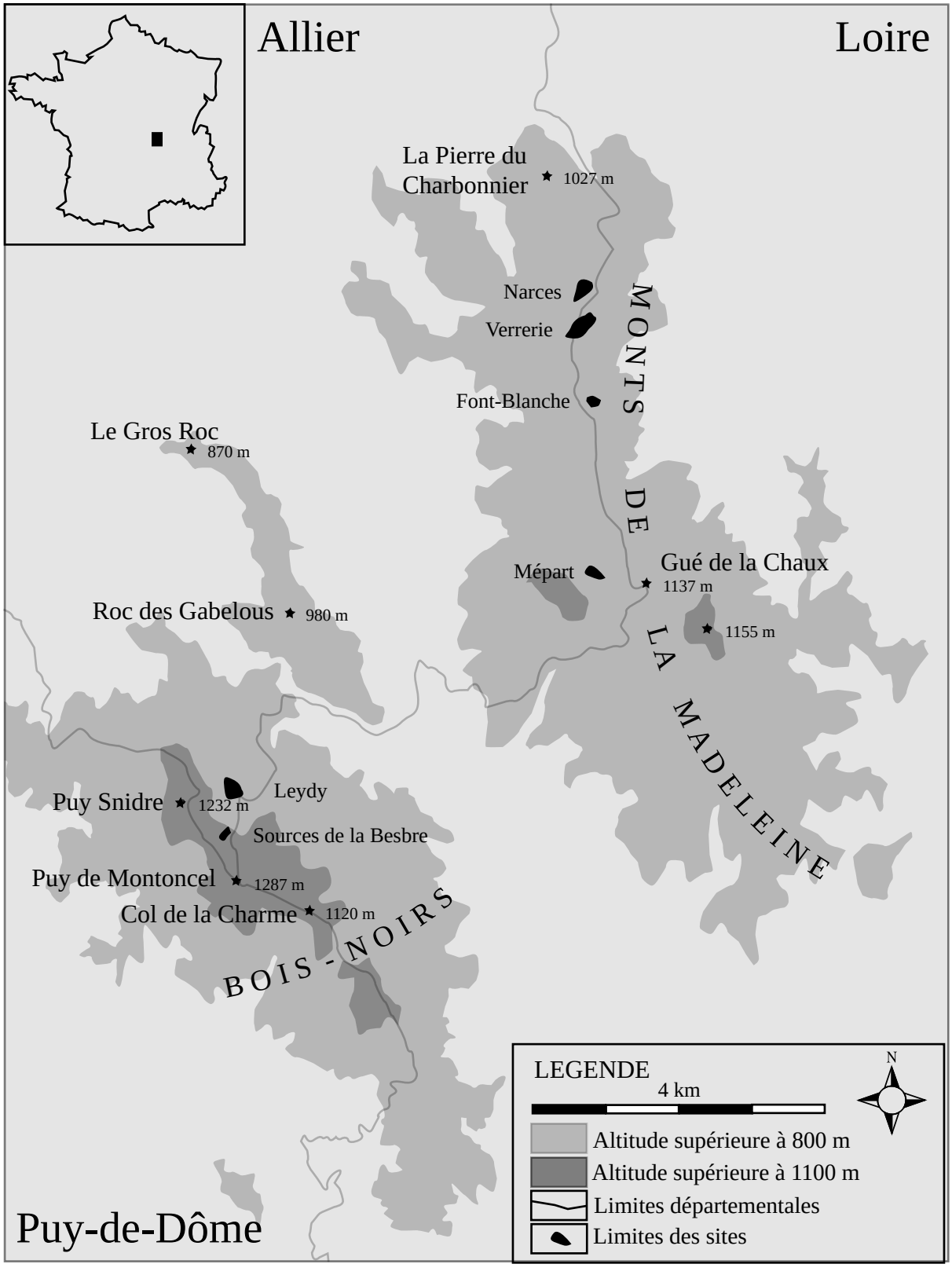
PIERRE GOUBET

2007

Liste des annexes

ANNEXE 1 : Localisation des sites étudiés
ANNEXE 2a et b : Données météorologiques de la zone étudiée.
ANNEXE 3 : Données des profils topographiques et phytocénotiques
ANNEXE 4a-g : Profils topographiques de surface et de subsurface des complexes
ANNEXE 5 : Tableaux ordonnés des relevés des synusies arborescentes et arbustives
ANNEXE 6a-d : Tableau ordonné des relevés des synusies herbacées
ANNEXE 7a-f : Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques
ANNEXE 8 : Répartition sur les profils des synusies trachéophytiques
ANNEXE 9 : Répartition relative des synusies arborescentes et arbustives
ANNEXE 10 : Répartition relative des synusies herbacés
ANNEXE 11a à f : Répartition relative des synusies bryophytiques
ANNEXE 12a-f : Profils phytocénotiques des complexes
ANNEXE 13a-d : Tableau des phytocénoses
ANNEXE 14a-e : Répartition spatial des phytocénoses
ANNEXE 15a-c : Schéma de situation topographique et unités majeures des complexes
ANNEXE 16a-e : Cartographie des végétations des complexes
ANNEXE 17a-d : Photographies aériennes des complexes

ANNEXE 1
Localisation des sites étudiés.



Nom du haut-marais	Commune (Département)	Massif	Lat-Long (ED50)	Altitude (m)
Sources de la Besbre	Lavoine (03)	Bois-Noirs	45°562'N – 03°414'E	1190
Leydy	Lavoine (03)	Bois-Noirs	45°571'N – 03°414'E	990
Mépart	Laprugne (03)	Madeleine	46°001'N – 03°485'E	1060
Font-Blanche	Les-Noës (42)	Madeleine	46°046'N – 03°814'E	995
La Verrerie	Saint-Nicolas-des-Biefs (03), Saint-Rirand (42)	Madeleine	46°034'N – 03°484'E	1010
Les Narces	Saint-Nicolas-des-Biefs (03)	Madeleine	46°041'N – 03°484'E	1000

ANNEXE 2a

Données météorologiques de la zone étudiée

	1991	*1992*	*1993*	*1994*	*1995*	*1996*	*1997*	*1998*	*1999*	*2000*
janvier		29	65	253,8	208,8	93,2	44,4	104,8	161,2	45
février		95,6	15,6	113,8	179,6	104,2	74,2	40,2	283,8	185,8
mars	47,6	190,8	22,8	67,4	139,8	53	27,2	75	79,8	56,4
avril	87,4	97,8	145,8	200	138,2	72,6	51,6	235,4	146,2	114,4
mai	49	91,2	119,6	128,6	180,2	206,2	151	76,2	171,6	122,4
juin	175,2	213,6	181,6	110	56,4	76,6	158,8	103,6	76,4	91,4
juillet	107,6	159,6	99,6	60,8	94,6	115,8	106,2	116	102,4	216,4
août	56,4	163	39,2	91	78	91,4	104,6	74	93,6	161,2
septembre	177,4	98,4	211,4	276,6	177,2	78,2	54,2	172,2	159,2	125,4
octobre	175,6	272,6	146	142,4	58,6	143,8	106	200,4	93,4	134,4
novembre	132,8	297,2	42,2	180,8	84,4	286,4	105,4	160,6	129,4	138,4
décembre	113,4	87,8	151	105,6	133,8	91,6	153,2	62,8	155,2	49,6
Moyennes annuelles :		1797	1240	1731	1530	1413	1137	1421	1652	1441

Moyenne des précipitations annuelles calculée sur 9 années complètes : 1484 mm

Tableau 1 : Précipitations mensuelles (mm), moyennes annuelles et moyenne de 9 années entre 1991 et 2000. Données Météofrance de la station de Saint-Nicolas-des-Biefs (03). Coordonnées et altitude : 46°03'06"N, 3°48'12"E, 1022 m.

	1991	*1992*	*1993*	*1994*	*1995*	*1996*	*1997*	*1998*	*1999*	*2000*
janvier	-	24	-	-	26	4	18	16	14	23
février	-	15	8	18	11	26	10	11	23	16
mars	-	12	14	4	21	19	7	16	14	16
avril	13	10	15	17	7	5	11	10	7	5
mai	9	0	4	0	3	0	2	0	0	0
juin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
juillet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
août	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
septembre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
octobre	6	4	0	1	0	0	5	0	0	0
novembre	16	6	6	0	8	15	2	21	17	9
décembre	21	17	15	13	16	13	17	16	22	8
Moyennes annuelles :	-	88	-	-	92	82	72	90	97	77

Moyenne calculée sur les 7 années complètes : 85,4 j/d

Tableau 2 : Nombre de jours de gelées par mois, moyennes annuelles et moyenne de 7 années entre 1991 et 2000. Données Météofrance de la station de Saint-Nicolas-des-Biefs (03). Coordonnées et altitude : 46°03'06"N, 3°48'12"E, 1022 m.

ANNEXE 2b
Données météorologiques de la zone étudiée (suite)

	1991	*1992*	*1993*	*1994*	*1995*	*1996*	*1997*	*1998*	*1999*	*2000*
janvier	-	-0,1	3,3	0,3	-0,3	4,2	1,5	1,7	2,3	-0,5
février	-	1,8	1,2	1,6	3,4	-2,2	4,8	5	-1,3	3,1
mars	-	3,6	3,2	6,3	2,1	2,1	6,2	3,8	4,6	3,4
avril	4,9	5,9	7	3,7	5,9	6,6	6,4	5,3	6,2	6,9
mai	7,2	12,2	10,9	10,4	10,3	9,2	11,2	11,6	12,9	12,1
juin	11,9	11,9	13,9	13,7	12	13,9	12,7	13,8	12,6	14,9
juillet	16,9	15,8	14,2	18,5	17,8	15	15	15,7	16,7	13,5
août	18,2	17,5	15,9	17,2	15,9	14,7	18,9	16,4	16,2	16,9
septembre	14,7	12,1	10,7	11	9,7	9,6	14,5	11,8	14,6	13,8
octobre	6,9	5,2	7,2	9,5	12,7	8,2	9	7,4	9,6	8,4
novembre	3,3	6,3	2,2	7,6	4	2,8	6	0,6	1,7	4,6
décembre	0,8	2,2	2,1	2,7	1,7	1,9	1,6	1,5	0,8	4,6
Moyennes annuelles :		7,87	7,65	8,54	7,93	7,17	8,98	7,88	8,08	8,48

Moyenne calculée sur les 9 années complètes : 8,06 °C

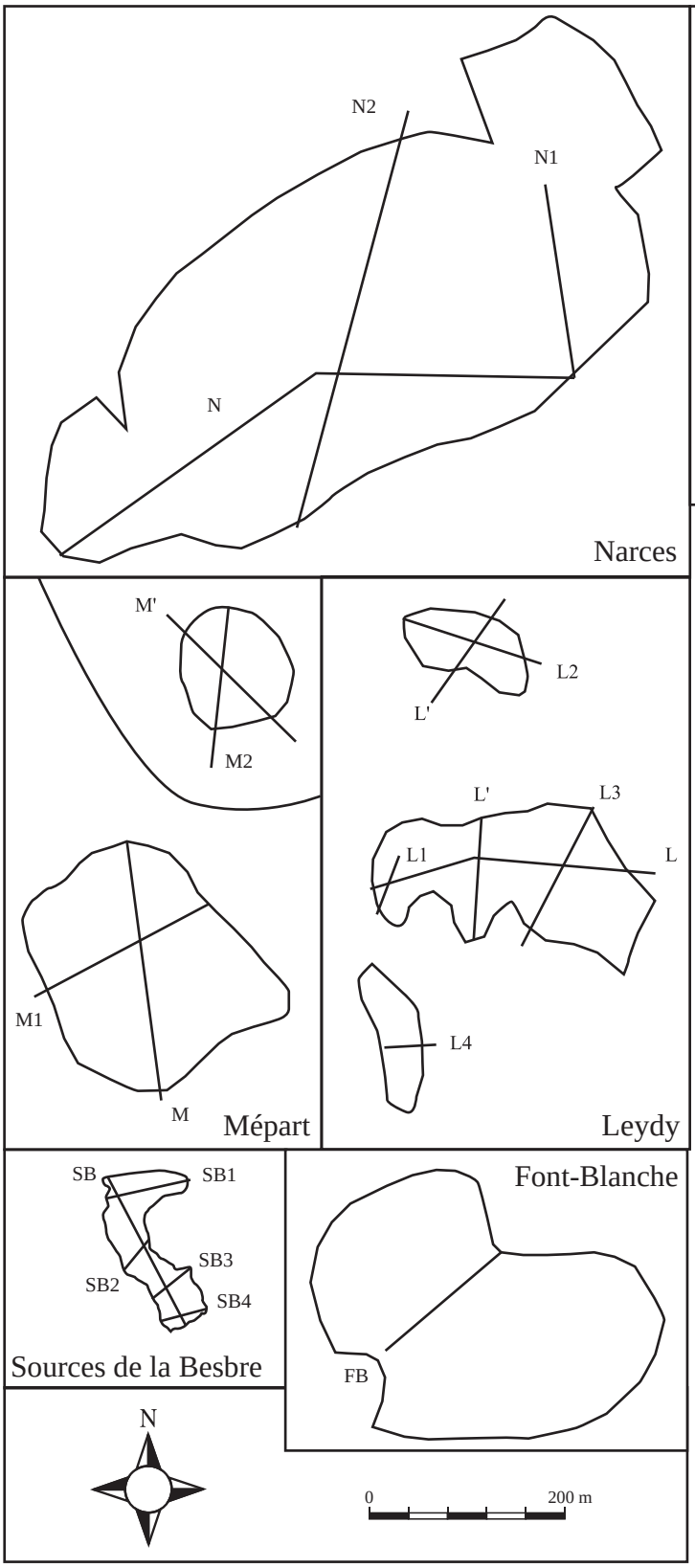
Tableau 3 : Moyennes mensuelles des températures (°C), moyennes annuelles et moyenne de 9 années entre 1991 et 2000. Données Météofrance de la station de Saint-Nicolas-des-Biefs (03). Coordonnées et altitude : 46°03'06"N, 3°48'12"E, 1022 m.

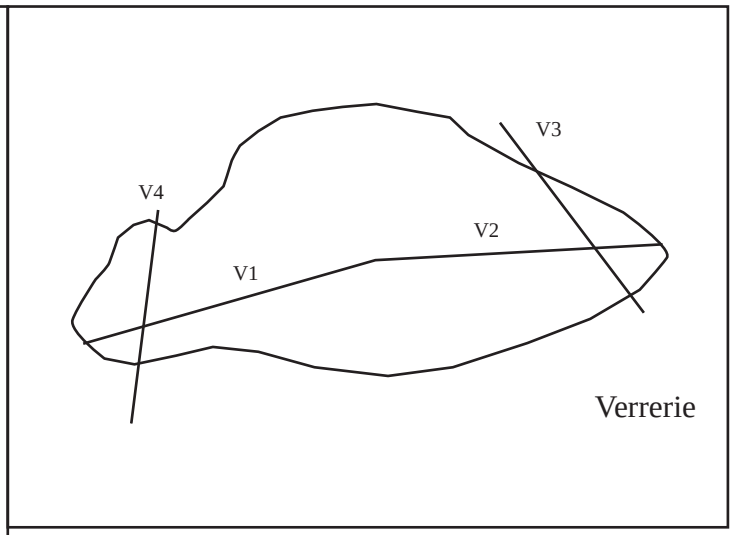
	1986	*1987*	*1988*	*1989*	*1990*	*1991*	*1992*	*1993*	*1994*	*1995*	*1996*	*1997*	*1998*	*1999*	*2000*
janvier	175,6	66	105,4	-	76	40	26,2	46,8	202,3	214,8	83,5	68,3	100,8	150,8	56,2
février	82,2	82,6	188,4	-	218	66,6	72,8	10,2	130,1	147,4	103	68,3	34,9	200,2	139,6
mars	86,8	69	234,4	58,2	90,4	73,2	142,4	20,2	49,5	131,1	53,2	24,7	53,6	72,8	71
avril	230,6	66,4	68	217,8	116,6	83	94,2	110,2	235,1	107,6	66	34,1	228,4	118,6	91,1
mai	138	227,8	280	55,2	105,2	49	76,6	-	137,3	180,7	199,4	117,5	58,6	151,7	124,7
juin	55	199	100	48	260,2	169,6	210	-	123,2	62,8	71,7	163,3	99,4	78,7	128,8
juillet	64	159,6	63	108,2	30	110	-	80,9	84,8	87,6	102,3	88,1	92,5	96,4	194,1
août	100	63	50	37,6	89,4	50	-	54,8	97,2	70,1	108,3	119,5	88,7	118,1	129,8
septembre	89,8	82	150	80,2	110	169,2	-	218,7	256,2	178,7	60,6	45,3	167,1	168,4	128,8
octobre	102,2	79	170	119,2	140,2	116	-	134,1	131,2	57,3	133,8	90	181,6	92,8	130,3
novembre	49	88	70	60	111,6	117	194,6	43,7	176,6	84,3	262,5	89	128,2	124,4	156,3
décembre	175,8	53	140	20	149,2	62,8	94,6	160,9	105,4	131,4	73,9	160,2	65,1	136,6	45,4
Moyennes annuelles :	1349	1235	1619	-	1497	1106	-	-	1729	1454	1318	1068	1299	1509	1396

Moyenne sur 12 ans entre 1986 et 2000 : 1382 mm

Tableau 4 : Précipitations mensuelles (mm), moyennes annuelles et moyenne de 9 années entre 1986 et 2000. Données Météofrance de la station de Laprugne (03). Coordonnées et altitude : 46°00'24"N, 3°47'48"E, 1040 m.

ANNEXE 3
Données de situation des profils topographiques et phytocénotiques



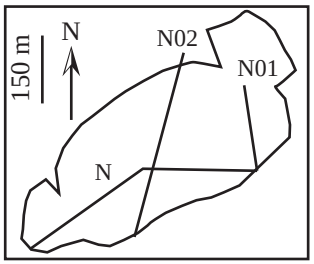


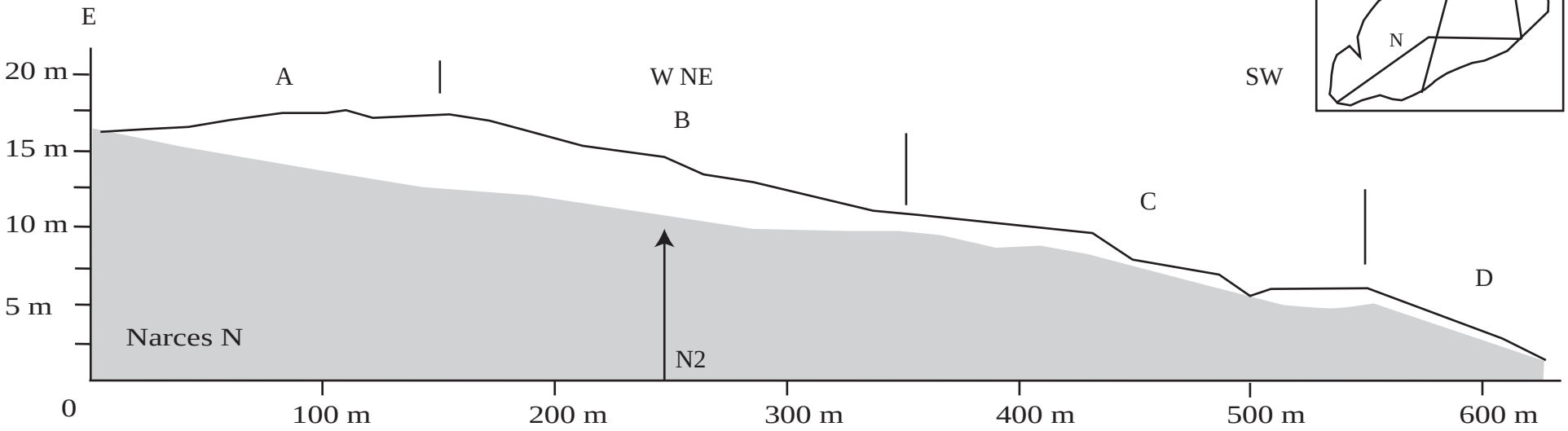
	Transects	Longueurs (m)
	N1	220
	N2	380
Narces		*600*
	V1	310
	V2	260
	V3	220
	V4	207
Verrerie		*997*
	FB1	158
Font-Blanche		*158*
	M1	170
	M2	100
Mépart		*270*
	L1	80
	L2	160
	L3	180
	L4	49
Leydy		*469*
	SB1	90
	SB2	48
	SB3	60
	SB4	58
Sources de la Besbre		*256*
Total (m)		2750

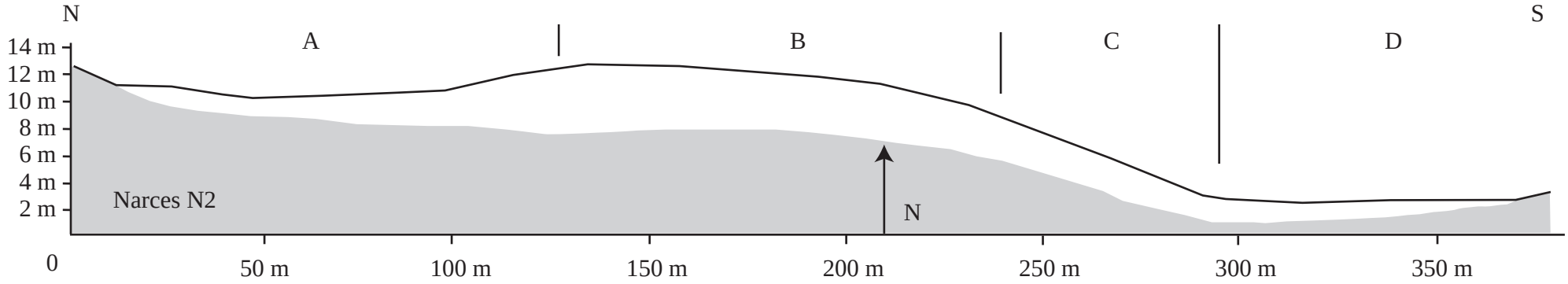
Localisation des profils sur chaque site et longueurs des profils de végétations, par profil, par site et sur la totalité de l'étude.

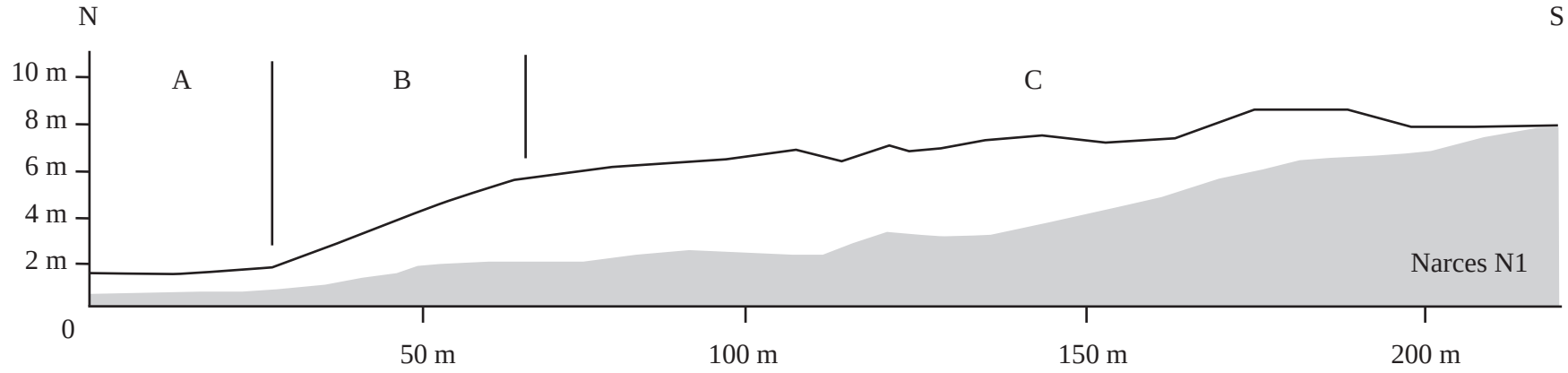
ANNEXE 4a

Profils topographiques de surface et de subsurface des Narces



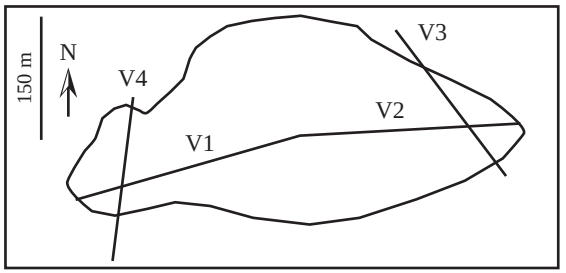


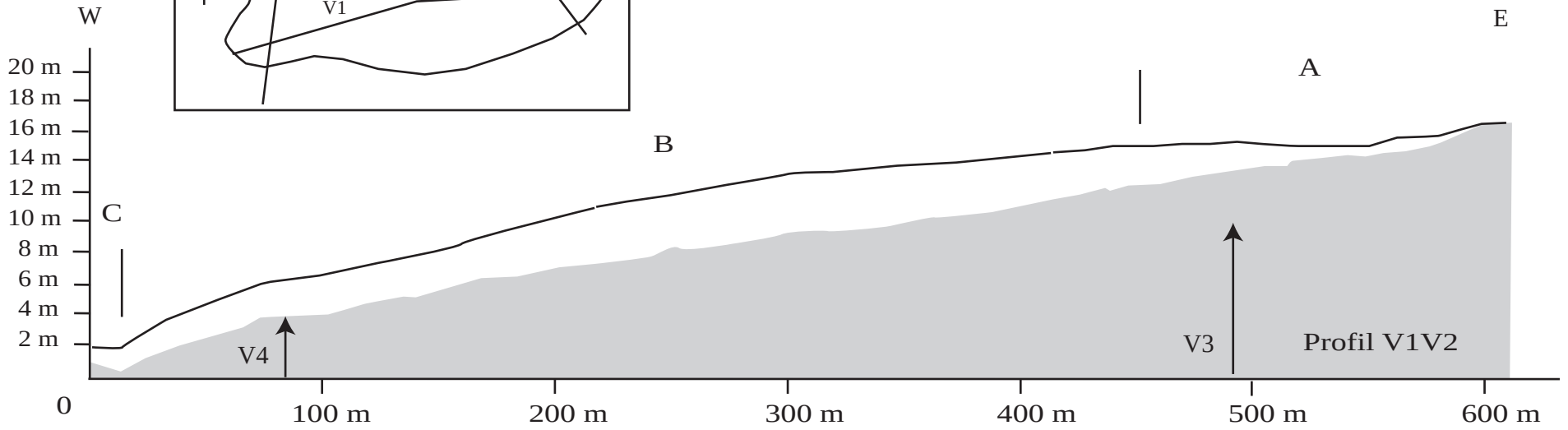


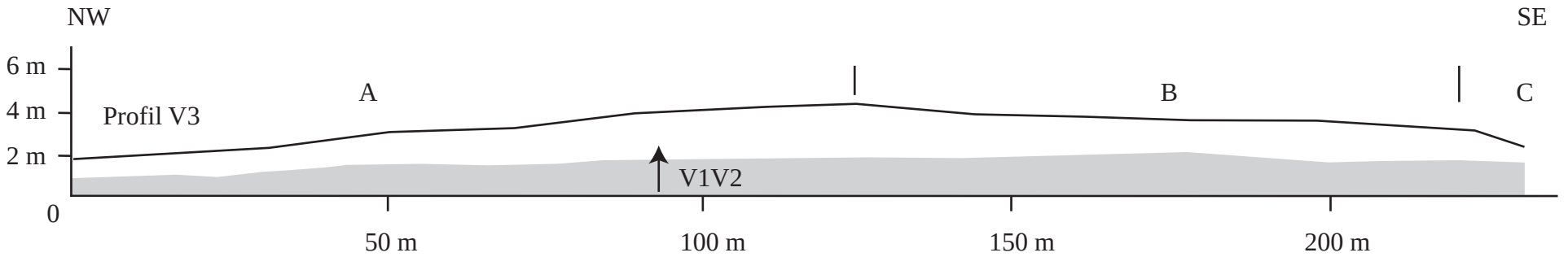


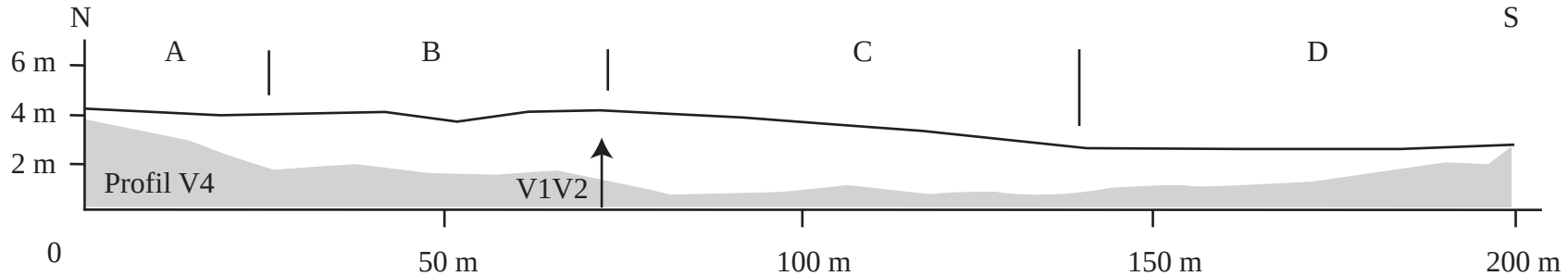
GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 4b
Profils topographiques de la Verrerie





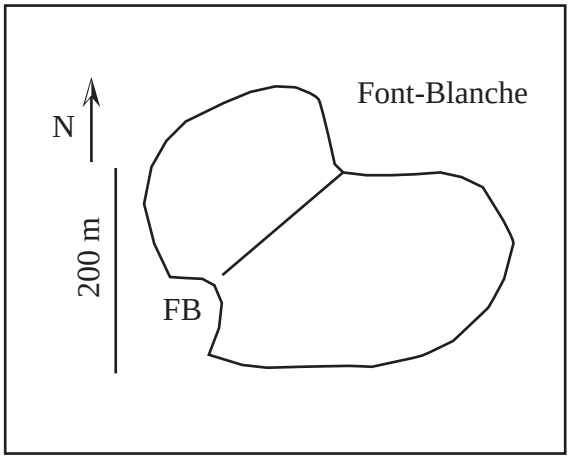


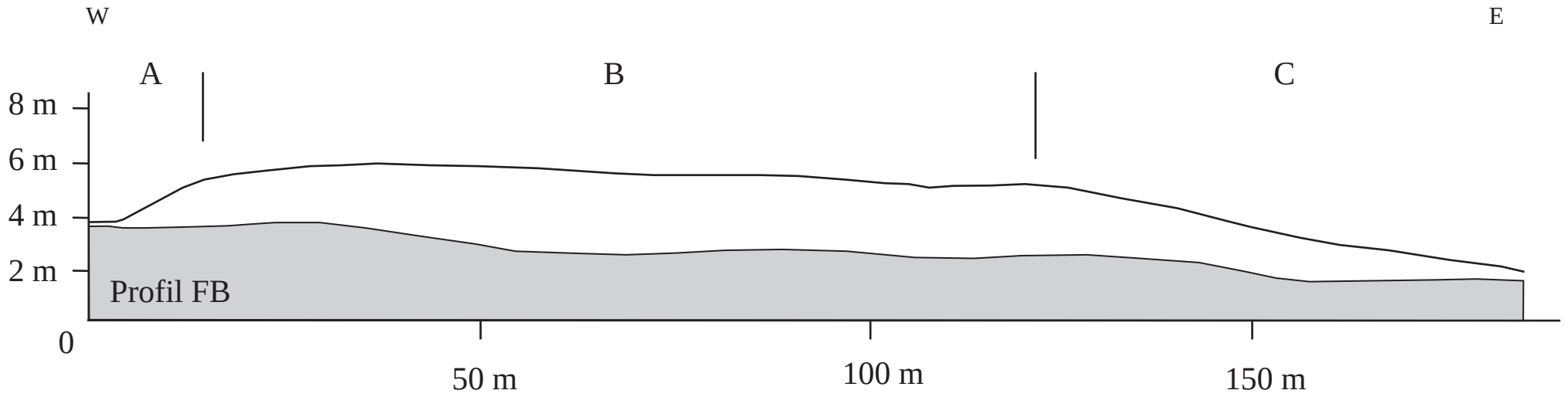


GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 4c

Profils topographiques de surface et de subsurface de la Font-Blanche

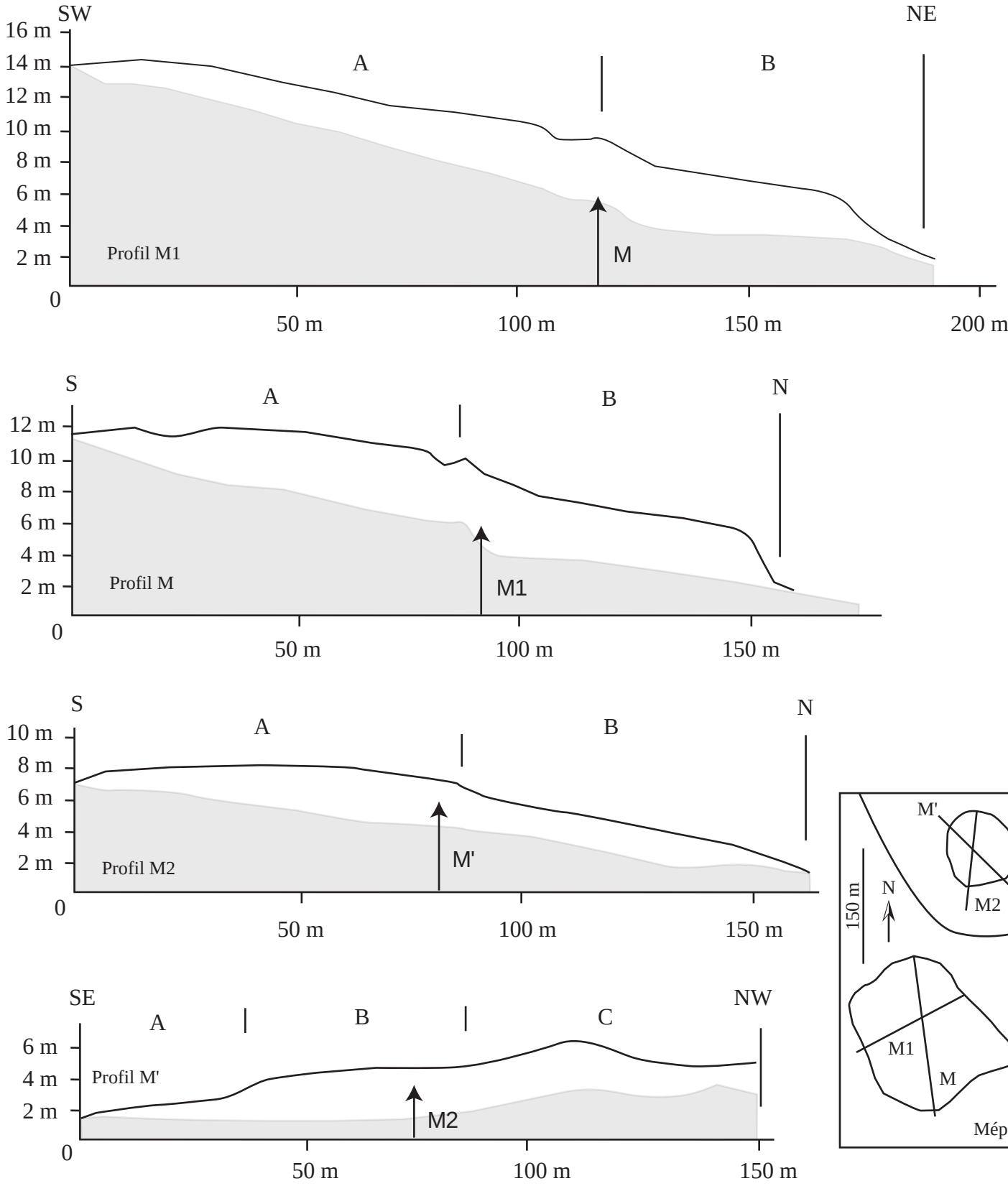




GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

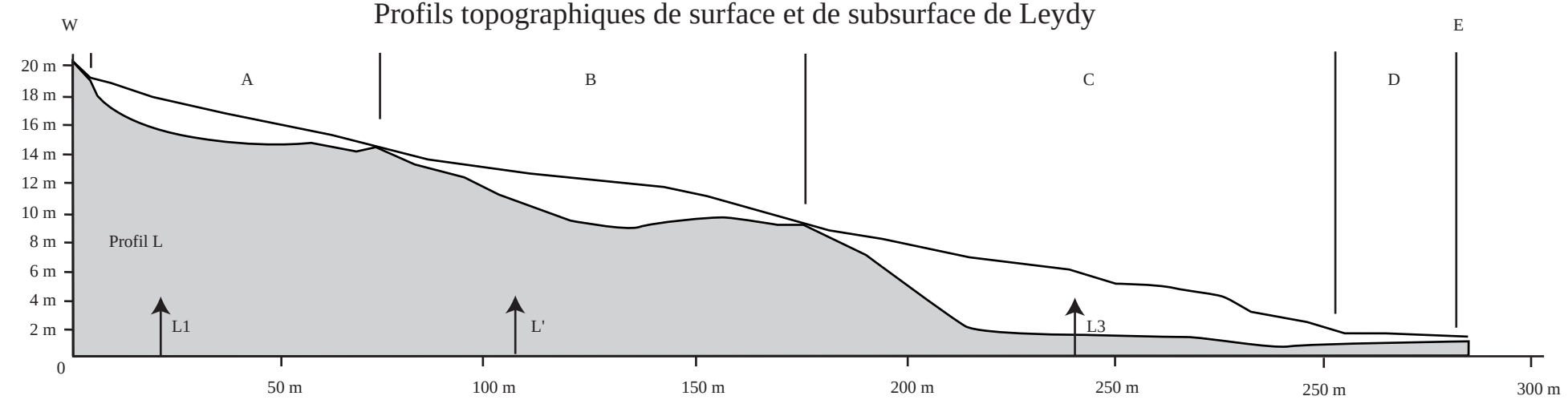
ANNEXE 4d

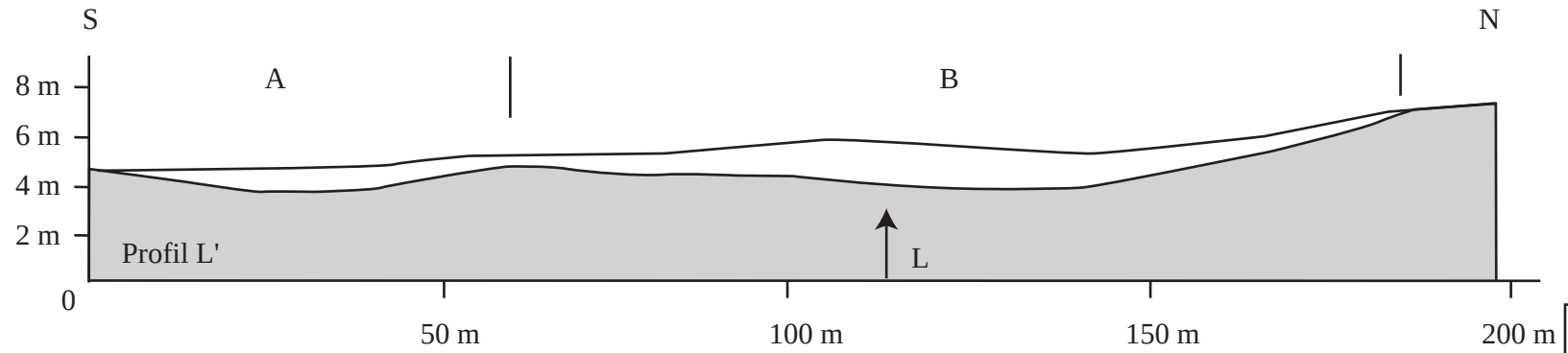
Profils topographiques de surface et de subsurface du Mépart

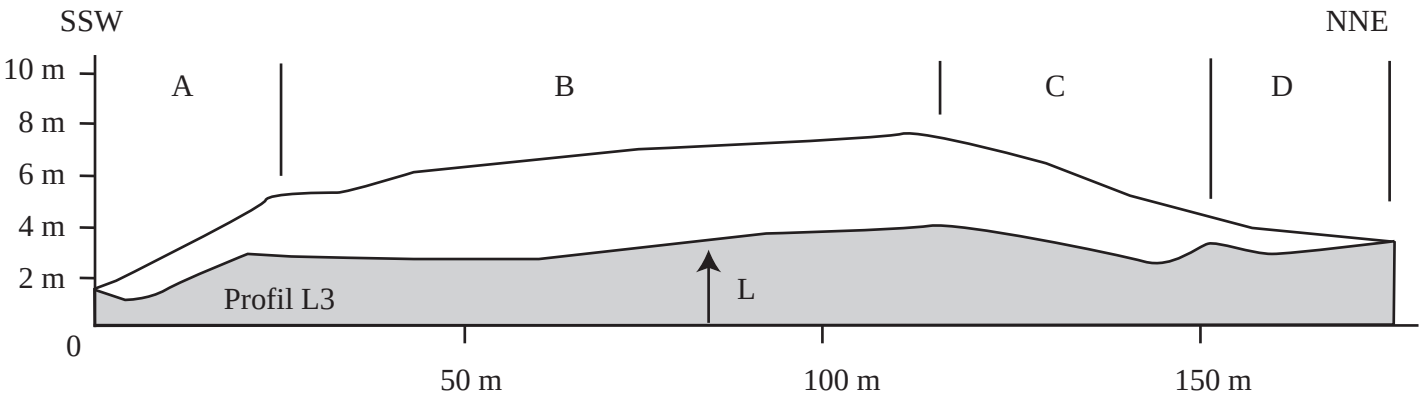


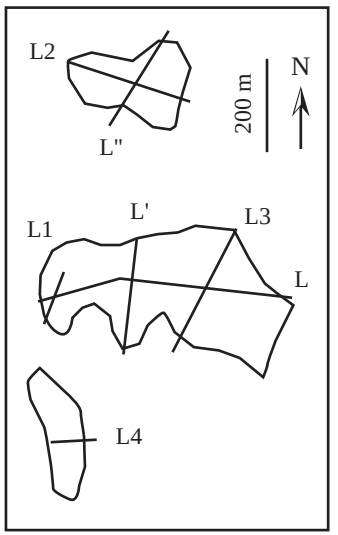
ANNEXE 4e

Profils topographiques de surface et de subsurface de Leydy





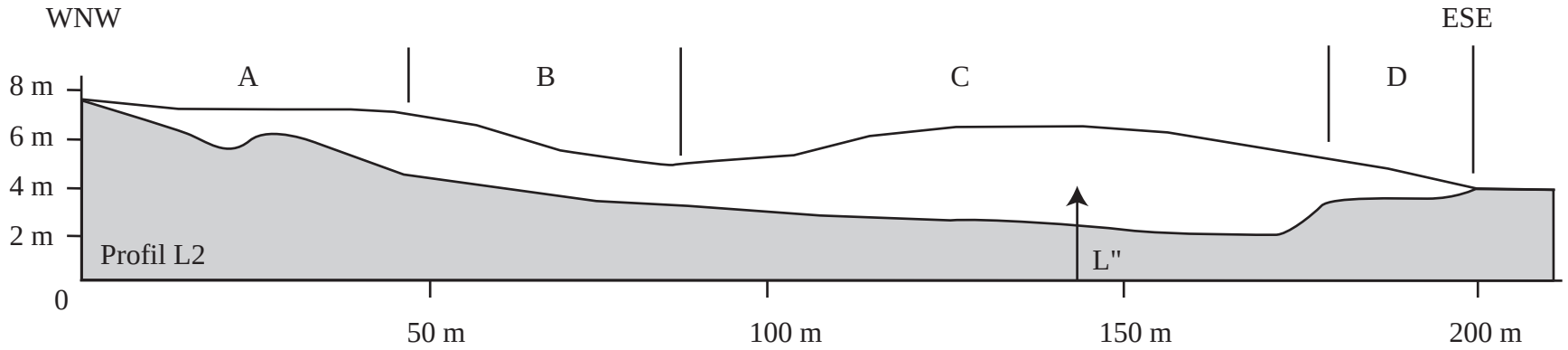


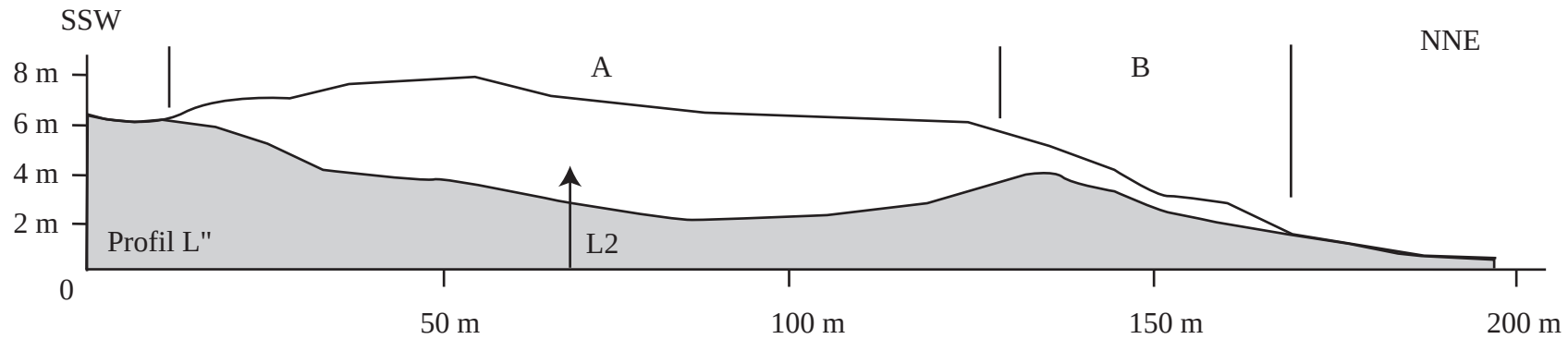


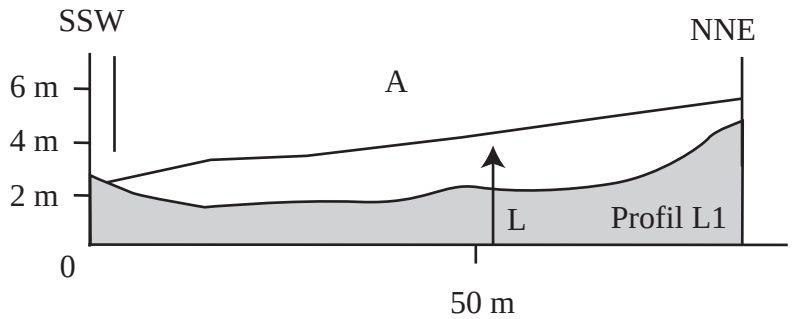
GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

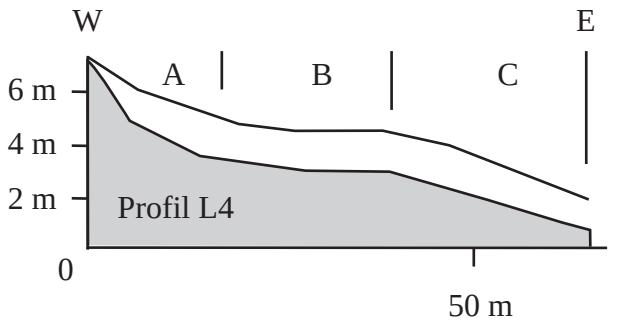
ANNEXE 4f

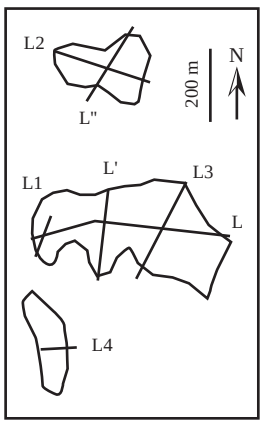
Profils topographiques de surface et de subsurface de Leydy (suite)







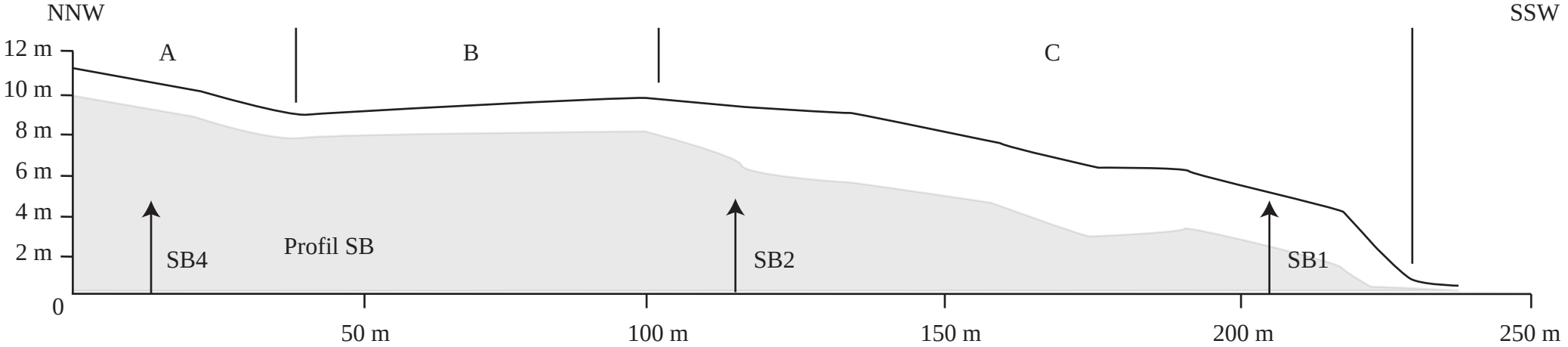


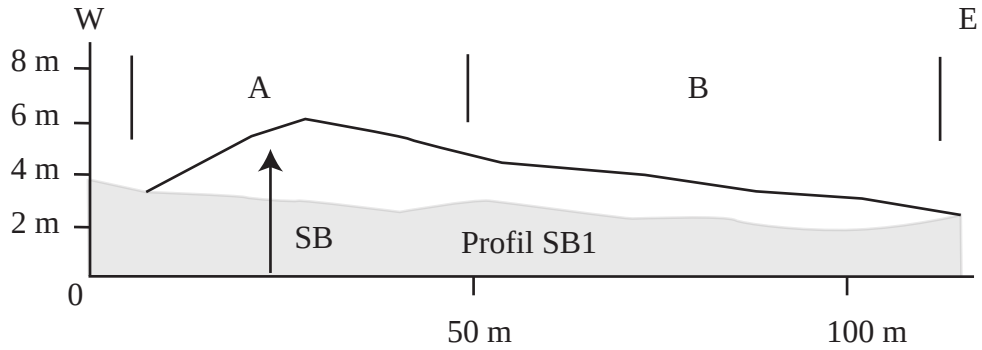


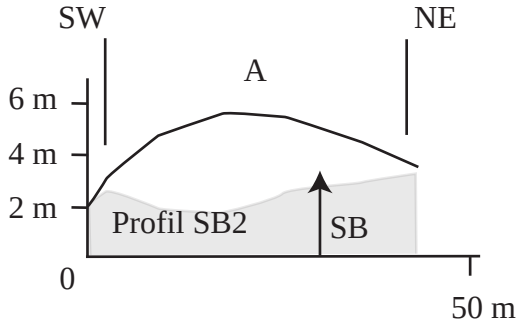
GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

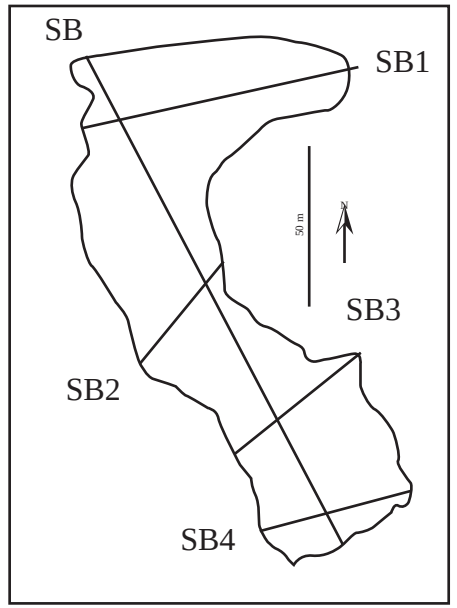
ANNEXE 4g

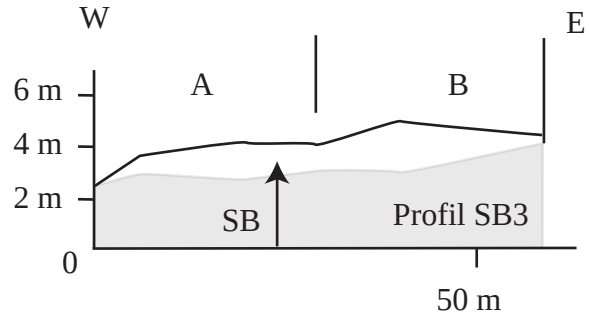
Profils topographiques de surface et de subsurface des sources de la Besbre

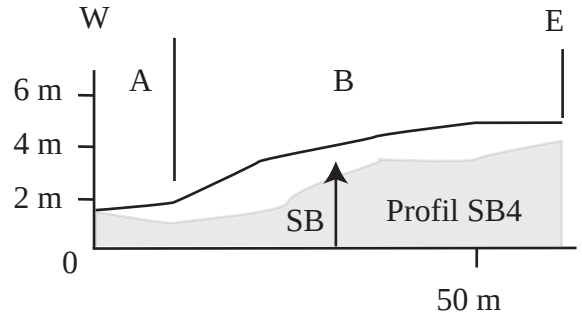












GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 5

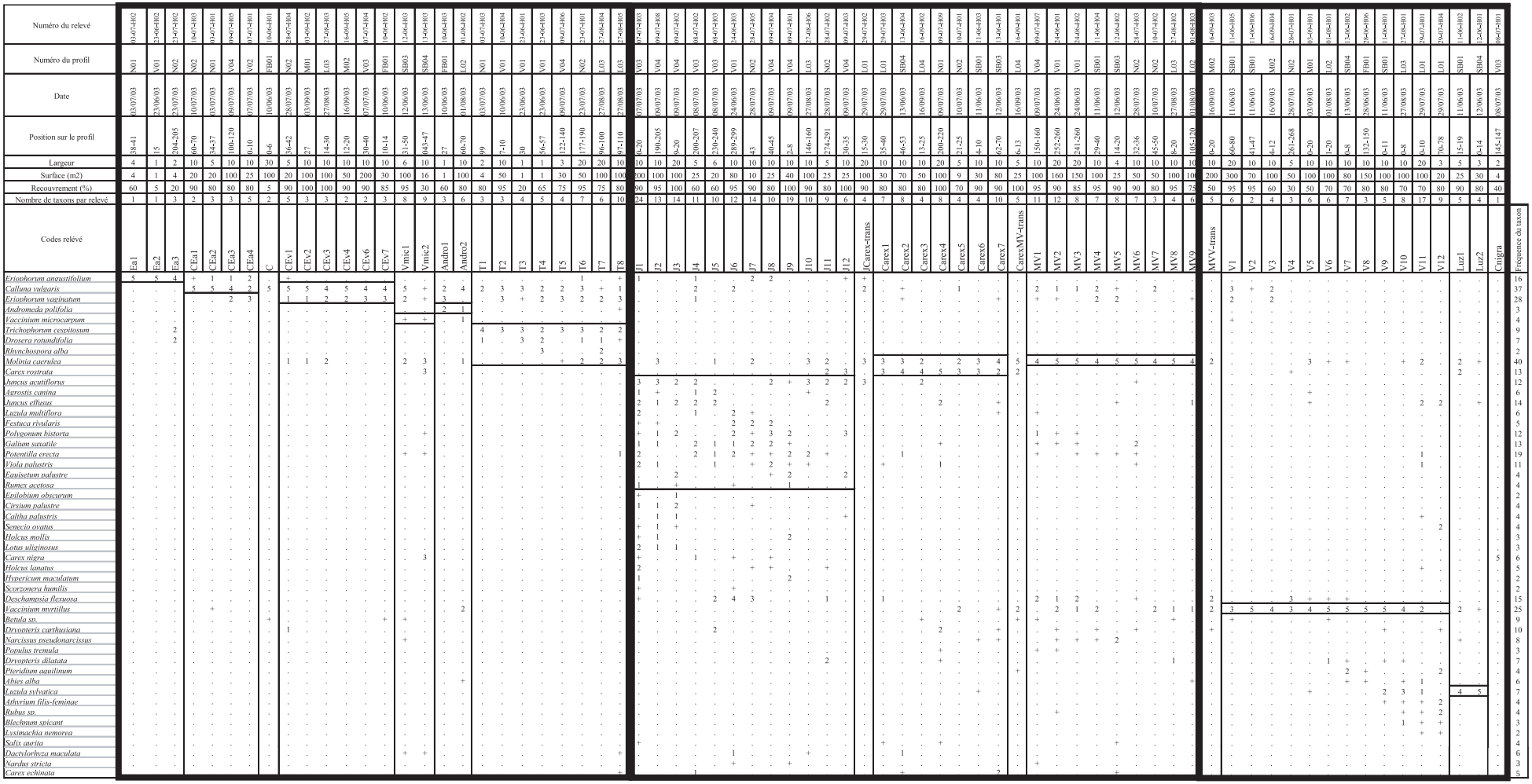
Tableaux ordonnés des relevés des synusies arborescentes (haut) et arbustives (bas).

Numéro du relevé	01-08-T01	11-06-T03	12-06-T01	03-09-T01	16-09-T01	11-06-T01	29-07-T01	22-08-T01	28-07-T02	27-08-T01	01-08-T02	11-06-T02	16-09-T02	28-07-T01	
Numéro du profil	L2	SB1	SB3	M1	L4	SB1	L1	L2	FB1	L3	L2	SB1	M2	N2	
Date	01/08/03	11/06/03	12/06/03	03/09/03	16/09/03	11/06/03	29/07/03	22/08/03	28/07/03	27/08/03	01/08/03	11/06/03	16/09/03	28/06/03	
Position sur le profil	0-20	80-90	0-4	0-20	0-6	1-15	0-20	122-140	132-150	0-20	22-40	60-80	1-20	0-20	
Largeur	20	30	10	20	20	20	20	10	20	20	20	40	20	20	
Surface (m2)	400	300	200	400	400	200	300	600	400	400	400	800	400	200	
Recouvrement (%)	80	40	30	70	70	80	100	100	80	70	60	10	50	100	
Nombre de taxons par relevé	1	1	1	1	1	3	2	2	3	3	1	1	1	1	
Code relévé	Abies1	Abies2	Abies3	Abies4	Abies5	AbieFag	AbieBet1	AbieBet2	AbieBetPin1	AbieBetPin2	Pinus1	Pinus2	Picea1	Picea2	Fréquence du taxon
Abies alba	5	5	5	5	5	4	2	5	2	3	.	.	.	.	10
Betula alba	.	.	.	.	.	+	5	2	3	2	.	.	.	.	5
Pinus sylvestris	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	5	5	+	.	5
Picea abies	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	5	2
Fagus sylvatica	.	.	.	.	.	2	.	.	+	.	.	.	.	.	2
Alnus glutinosa	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	1
Sorbus aucuparia	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Code groupements	ABIES						ABIEBET		ABIEBETPIN		PINUS		PICEA		

Numéro du relevé	07-07-S01	09-07-S01	24-06-S01	28-07-S01	01-08-S01	11-06-S01	27-08-S01	12-06-S01	29-07-S01	11-06-S04	03-09-S01	03-09-S03	16-09-S01	16-09-S02	22-08-S01	11-06-S02	11-06-S03	01-08-S02	27-08-S02	03-07-S01	10-07-S01	
Numéro du profil	V03	N01	V01	N02	L02	SB01	L03	SB03	L01	SB01	M01	M01	L04	M02	L02	SB01	SB01	L02	L03	N01	N02	
Date	07/07/03	09/07/03	24/06/03	28/07/03	01/08/03	11/06/03	27/08/03	12/06/03	29/07/03	11/06/03	03/09/03	03/09/03	16/09/03	16/09/03	22/08/03	11/06/03	11/06/03	01/08/03	27/08/03	30/07/03	10/07/03	
Position sur le profil	7-10	200-220	248-260	10-30	0-20	0-14	0-25	0-10	0-13	81-90	0-20	120-140	1-20	1-20	149-155	20-40	32-60	37-50	30-40	121-133	60-80	
Largeur	20	10	20	30	10	30	20	20	20	30	20	20	20	20	10	20	15	20	20	30	20	
Surface (m2)	100	100	300	20	100	200	400	200	200	300	200	400	300	400	200	200	400	400	300	400	200	
Recouvrement (%)	100	100	75	80	30	5	30	80	80	30	20	20	70	30	90	30	40	40	60	10	40	
Nombre de taxons par relevé	4	3	3	4	4	4	4	4	5	4	4	2	4	3	2	2	2	2	2	3	2	
Codes relévé	Pop-S1	Pop-S2	Pop-S3	Pop-S4	Abies-S1	Abies-S2	Abies-S3	Abies-S4	Abies-S5	Picea-S1	Picea-S2	Picea-S3	Picea-S4	Picea-S5	Betula-S1	Betula-S2	Betula-S3	Pinus-S1	Pinus-S2	Pinus-S3	Pins à crochet	Fréquence du taxon
Betula pubescens	1	2	2	+	3	2	3	3	2	2	4	4	4	3	5	5	5	5	4	3		20
Salix aurita	5	4	3	3	.	2	3	2	2	2	+		2	.	.	1	+	.	.	.	.	13
Populus tremula	1	2	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
Abies alba	.	.	.	.	3	2	3	2	2	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	6
Sorbus aucuparia	.	.	.	.	3	2	1	3	+	2	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	7
Picea abies	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	2	2	3	.	.	.	.	.	.	.	5
Pinus sylvestris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	3	3	+	4
Pinus x rotundata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	5	2
Salix x capreola	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Fagus sylvatica	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Salix acuminata	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Salix x sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Sorbus aria	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Codes groupements	POP-S				ABIES-S					PICEA-S					BETULA-S			PINUS-S				

ANNEXE 6a

Tableaux ordonnés des relevés des synusies herbacées : tableau général et délimitation des sous-tableaux. Le tableau ne reprend pas les taxons les plus rares qui se trouvent dans les sous-tableau.



Sous-tableau hauts-marais

Sous-tableau Jonchaies et Moliniaies

Sous-tableau Forêts

GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 6b

Tableaux ordonnés des relevés des synusies herbacées : sous-tableau détaillé des synusies de hauts-marais.

Numéro du relevé	03-07-H02	23-06-H02	23-07-H02	10-07-H03	03-07-H01	09-07-H05	07-07-H01	10-06-H01	28-07-H04	03-09-H02	27-08-H03	16-09-H05	07-07-H04	10-06-H02	12-06-H03	13-06-H03	10-06-H03	01-08-H02	03-07-H03	10-06-H04	23-06-H01	23-06-H03	09-07-H06	23-07-H01	27-08-H04	27-08-H05
Numéro du profil	N01	V01	N02	N02	N01	V04	V02	FB01	N02	M01	L03	M02	V03	FB01	SB03	SB04	FB01	L02	N01	V01	V01	V01	V04	N02	L03	L03
Date	03/07/03	23/06/03	23/07/03	10/07/03	03/07/03	09/07/03	07/07/03	10/06/03	28/07/03	03/09/03	27/08/03	16/09/03	07/07/03	10/06/03	12/06/03	13/06/03	10/06/03	01/08/03	03/07/03	10/06/03	23/06/03	23/06/03	09/07/03	23/07/03	27/08/03	27/08/03
Position sur le profil	38-41	15	204-205	60-70	34-37	100-120	0-10	0-6	36-42	27	14-30	12-20	30-40	10-14	31-50	43-47	27	60-70	99	7-10	30	56-57	122-140	177-190	96-100	97-110
Largeur	4	1	2	10	5	10	10	30	5	10	10	10	10	10	6	10	1	10	2	10	1	1	3	20	20	10
Surface (m2)	4	1	4	20	20	100	25	100	20	100	100	50	200	30	100	16	1	100	4	50	1	1	30	50	100	100
Recouvrement (%)	60	5	20	90	80	80	80	5	90	100	100	90	90	85	95	30	60	80	80	95	20	65	75	95	75	80
Nombre de taxons par relevé	1	1	3	2	3	3	5	2	5	3	3	2	2	3	8	9	3	6	3	3	4	5	4	7	6	10
Codes relévés	Ea1	Ea2	Ea3	CEa1	CEa2	CEa3	CEa4	C	CEv1	CEv2	CEv3	CEv4	CEv6	CEv7	Vmic1	Vmic2	Andro1	Andro2	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
Eriophorum angustifolium	5	5	4	+	1	1	2	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	+
Calluna vulgaris	-	-	-	5	5	4	2	5	5	5	4	5	4	4	5	+	2	4	2	3	3	2	2	3	+	1
Eriophorum vaginatum	-	-	-	-	-	2	3	-	1	1	2	2	3	3	2	+	3	-	-	3	+	2	3	2	2	3
Andromeda polifolia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	+
Vaccinium microcarpum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Trichophorum cespitosum	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3	3	2	3	3	2	2
Drosera rotundifolia	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3	2	-	1	1	+
Rhynchospora alba	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	2	-
Molinia caerulea	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	-	-	-	2	3	-	1	-	-	-		+	2	2	3
Carex rostrata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polygonum bistorta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Galium saxatile	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Potentilla erecta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Carex nigra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Vaccinium myrtillus	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Betula sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dryopteris carthusiana	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Narcissus pseudonarcissus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-
Abies alba	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Dactylorhyza maculata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Carex echinata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Carex panicea	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Juncus squarrosus	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pinus x rotundata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-

ANNEXE 6c

Tableaux ordonnés des relevés des synusies herbacées : sous-tableau détaillé des synusies de prairies et de moliniaies.

Numéro du relevé	07-07-H03	09-07-H08	09-07-H02	08-07-H02	08-07-H03	24-06-H03	28-07-H05	09-07-H04	09-07-H01	27-08-H06	28-07-H02	09-07-H03	29-07-H02	29-07-H03	13-06-H04	16-09-H02	09-07-H09	10-07-H01	11-06-H03	13-06-H01	16-09-H01	09-07-H07	24-06-H01	24-06-H02	11-06-H04	12-06-H02	28-07-H03	10-07-H02	27-08-H02	01-08-H03
Numéro du profil	V03	V04	V04	V03	V03	V01	N02	V04	V04	L03	N02	V04	L01	L01	SB04	L04	N01	N02	SB01	SB03	L04	V04	V01	V01	SB01	SB03	N02	N02	L03	L02
Date	07/07/03	09/07/03	09/07/03	08/07/03	08/07/03	24/06/03	28/07/03	09/07/03	09/07/03	27/08/03	28/07/03	09/07/03	29/07/03	29/07/03	13/06/03	16/09/03	09/07/03	10/07/03	11/06/03	12/06/03	16/09/03	09/07/03	24/06/03	24/06/03	11/06/03	12/06/03	28/07/03	10/07/03	27/08/03	01/08/03
Position sur le profil	0-20	190-205	9-20	200-207	230-240	289-299	43	40-45	2-8	146-160	274-291	30-35	15-30	35-40	46-53	13-25	200-220	21-25	4-10	62-70	6-13	150-160	252-260	241-260	29-40	14-20	32-36	45-50	8-20	105-120
Largeur	10	10	20	5	6	10	10	10	10	10	5	10	20	10	10	10	20	5	10	10	5	10	20	20	10	4	10	10	10	10
Surface (m2)	200	100	100	25	20	80	10	25	40	100	25	25	100	30	70	50	100	9	30	80	25	100	160	150	100	25	50	50	100	100
Recouvrement (%)	90	95	100	60	60	95	90	80	100	90	80	100	90	80	80	80	100	70	90	90	100	95	90	85	95	90	90	80	95	75
Nombre de taxons par relevé	24	13	14	11	10	12	14	10	19	10	9	6	4	7	8	4	8	4	4	10	5	11	12	8	7	8	7	3	4	6
Codes relévé	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7	J8	J9	J10	J11	J12	JCarex-trans	Carex1	Carex2	Carex3	Carex4	Carex5	Carex6	Carex7	CarexMV-trans	MV1	MV2	MV3	MV4	MV5	MV6	MV7	MV8	MV9
Eriophorum angustifolium	1	-	-	1	-	-	2	2	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Calluna vulgaris	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	2	-	+	-	-	1	-	-	-	2	1	1	2	+	-	2	-	-
Eriophorum vaginatum	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-	2	2	-		-	+
Molinia caerulea	-	3	-	-	1	-	2	-	-	3	2	-	3	3	3	2	-	2	3	4	5	4	5	5	4	5	5	4	5	4
Carex rostrata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	-	3	4	4	5	3	3	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Juncus acutiflorus	3	3	2	2	-	-	-	2	+	3	2	2	3	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Agrostis canina	1	+	-	1	2	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Juncus effusus	2	1	2	2	2	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2			+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	1
Luzula multiflora	2	-	-	1	-	2	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Festuca rivularis	+	+	-	-	-	2	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polygonum bistorta	+	1	2	-	-	2	+	3	2	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+	+	-	-	-	-	-	-
Galium saxatile	1	1	-	2	1	1	2	2	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	2	-	-	-
Potentilla erecta	2	-	-	2	1	2	+	+	2	2	+	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	-
Viola palustris	2	1	-	-	1	-	+	2	+	+	-	-	-	+	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Equisetum palustre	-	-	2	-	-	-	-	+	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rumex acetosa	1	-	+	-	-	+	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Epilobium obscurum	+	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cirsium palustre	1	1	2	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Caltha palustris	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Senecio ovatus	+	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Holcus mollis	+	1	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lotus uliginosus	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex nigra	+	-	-	1	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Holcus lanatus	2	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hypericum maculatum	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Scorzonera humilis	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Deschampsia flexuosa	+	-	-	-	2	4	3	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2	1	2	-	-	+	-	-	-
Vaccinium myrtillus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	+	2	-	2	1	2	-	-	2	1	1
Betula sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-
Dryopteris carthusiana	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-
Narcissus pseudonarcissus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	2	-	-	-	-
Populus tremula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Dryopteris dilatata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Pteridium aquilinum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abies alba	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Luzula sylvatica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rubus sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Salix aurita	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Dactylorhyza maculata	-	-	-	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-	-	1	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nardus stricta	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex echinata	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Angelica sylvestris	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dryopteris expansa	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Epilobium palustre	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Galium uliginosum	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Melampyrum pratense	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sorbus aucuparia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Succisa pratensis	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alchemilla sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anthoxanthum odoratum	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Briza media	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Campanula raponculoides	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex paniculata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Carex sp.	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carum verticillatum	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dactylis glomerata	-	-		-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Galium palustre	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Knautia sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Leucanthemum vulgare	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lonicera peryclimemum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Menyanthes trifoliata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Poa chaixii	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ranunculus aconitifolius	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Salix aurita x acuminata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Silene vulgaris	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stellaria media	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Viola riviniana	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Wahlenbergia hederacea	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

ANNEXE 6d

Tableaux ordonnés des relevés des synusies herbacées : sous-tableau détaillé des synusies forestières.

Numéro du relevé	16-09-H03	11-06-H05	11-06-H06	16-09-H04	28-07-H01	03-09-H01	01-08-H01	13-06-H02	28-06-H06	11-06-H01	27-08-H01	29-07-H01	29-07-H04	11-06-H02	12-06-H01	08-07-H01
Numéro du profil	M02	SB01	SB01	M02	N02	M01	L02	SB04	FB01	SB01	L03	L01	L01	SB01	SB04	V03
Date	16/09/03	11/06/03	11/06/03	16/09/03	28/07/03	03/09/03	01/08/03	13/06/03	28/06/03	11/06/03	27/08/03	29/07/03	29/07/03	11/06/03	12/06/03	08/07/03
Position sur le profil	0-20	60-80	41-47	4-12	261-268	0-20	1-20	0-8	132-150	0-11	0-8	0-10	70-78	15-19	0-14	145-147
Largeur	10	20	10	10	5	10	10	10	10	10	10	20	3	5	3	2
Surface (m2)	200	300	70	100	50	100	100	80	150	100	100	100	20	25	30	4
Recouvrement (%)	50	95	95	60	30	50	70	70	80	80	70	70	80	90	80	40
Nombre de taxons par relevé	5	6	2	4	3	6	6	7	3	5	8	17	9	5	4	1
Codes relévé	MVV-trans	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	V10	V11	V12	Luz1	Luz2	Cnigra
Calluna vulgaris	-	3	+	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eriophorum vaginatum	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Vaccinium microcarpum	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Molinia caerulea	2	-	-	-	-	3	+	+	-	-	+	2	-	2	+	-
Deschampsia flexuosa	2	-	-	-	3	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Vaccinium myrtillus	2	3	5	4	3	4	5	5	5	5	4	2	-	2	+	-
Betula sp.	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dryopteris carthusiana	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
Narcissus pseudonarcissus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Dryopteris dilatata	-	-	-	-	-	-	1	+	-	+	+	-	-	-	-	-
Pteridium aquilinum	-	-	-	-	-	-	-	2	+	-	-	-	2	-	-	-
Abies alba	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	1	-	-	-	-
Luzula sylvatica	-	-	-	-	-	+	-	-	-	2	3	1	-	4	5	-
Athyrium filis-feminae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	2	-	-	-
Rubus sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	2	-	-	-
Blechnum spicant	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+	+	-	-	-
Lysimachia nemorea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
Agrostis canina	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Juncus effusus	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	2	2	-	+	-
Potentilla erecta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Viola palustris	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Caltha palustris	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Senecio ovatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
Carex nigra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Holcus lanatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Carex rostrata	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Ajuga reptans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Dryopteris expansa	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Melampyrum pratense	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Picea abies	2	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sorbus aucuparia	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex laevigata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Fagus sylvatica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Glyceria fluitans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Myosotis lamottiana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-

ANNEXE 7a

Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques (*pro parte*).

Numéro du relevé	11-06-B21	23-06-B14	24-06-B02	24-06-B10	27-08-B05	08-07-B01	10-07-B01	13-06-B09	12-06-B15	10-07-B05	16-09-B07	10-07-B07	03-07-B03	03-09-B09	07-07-B12	27-08-B07	30-06-B03	10-06-B07	10-06-B04	12-06-B06	10-06-B10	03-07-B09	16-09-B10	03-09-B04	27-08-B09	10-06-B05	23-06-B15	07-07-B11	10-07-B09	03-07-B06	11-06-B09	11-06-B11	12-06-B07	07-07-B06	11-06-B13	12-06-B01	29-07-B07	11-06-B01	11-06-B14	12-06-B03	27-08-B03	01-08-B01	10-07-B08	01-08-B03	
Numéro du profil	SB01	V01	V01	V01	L03	V03	N02	SB04	SB03	N02	M02	N02	N01	M01	V03	L03	V02	V01	FB01	SB02	V01	N01	M02	M01	L03	FB01	V01	V03	N02	N01	SB01	SB01	SB02	V03	SB01	SB02	L01	SB01	SB01	SB02	L03	L02	N02	L02	
Date	11/06/03	23/06/03	24/06/03	24/06/03	27/08/03	08/07/03	10/07/03	13/06/03	12/06/03	10/07/03	16/09/03	10/07/03	03/07/03	03/09/03	07/07/03	27/08/03	30/06/03	10/06/03	10/06/03	12/06/03	10/06/03	03/07/03	16/09/03	03/09/03	27/08/03	10/06/03	23/06/03	07/07/03	10/07/03	03/07/03	11/06/03	11/06/03	12/06/03	07/07/03	11/06/03	12/06/03	29/07/03	11/06/03	11/06/03	12/06/03	27/08/03	01/08/03	10/07/03	01/08/03	
Position sur le profil	86	88	131	235	5	120	3,1	29	23	19	2	19	38	47	62	23	14	8	13	38	73	83	5	14	52	47	93	58	50	62	44	49	38	30	58	3	50	1	62	18	4	1	50	3	
Largeur (m)	0	0	10	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	
Surface (dm2)	1	1	1	1	6	1	15	1	0,5	15	6	3	50	100	50	100	3	50	30	1	50	50	25	25	5	5	3	3	15	2	50	4	1	3	50	0,5	25	100	1	50	50	100	15	100	
Recouvrement (%)	100	100	100	100	100	100	80	80	80	100	80	100	95	100	100	80	100	70	80	100	100	100	90	70	100	100	80	100	90	90	50	80	80	100	90	80	100	100	95	95	100	80	90	100	
Nombre de taxons par relevé	1	1	1	1	1	1	5	4	2	3	3	2	1	5	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	4	3	1	1	2	2	3	3	2	2	3	1	2	2	3	3	3	3	2	1	
Code relevé	Dicra scop1	Dicra scop2	Dicra scop3	Dicra scop4	Dicra scop5	Dicra scop6	Dicra scop7	Dicra scop8	Dicra scop9	Hyp jut1	Hyp jut2	Hyp jut3	Hyp jut4	Hyp jut5	Hyp jut6	Hyp jut7	Hyp jut8	Hyp jut9	Hyp jut10	Hyp mixt1	Hyp mixt2	Hyp mixt3	Hyp mixt4	Hyp mixt5	Leuco1	Leuco2	Pleuro schr1	Pleuro schr2	Pleuro schr3	Pleuro schr4	Pleuro schr5	Pleuro schr6	Pleuro schr7	Hylo splend1	Hylo splend2	Hylo splend3	Hylo splend4	Hylo splend5	Ptili cas1	Ptili cas2	Rhyti lor1	Rhyti lor2	Rhyti lor3	Rhyti lor4	Fréquence du taxon
Polytrichum formosum	.	.	.	.	.	.	2	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Dicranum scoparium	5	5	5	5	5	5	3	2	3	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	13
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	.	.	.	.	3	5	4	5	5	5	5	5	5	4	3	5	2	4	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	16
Pleurozium schreberi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	+	2	+	3	3	3	2	2	+	5	5	5	5	2	5	5	2	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	20
Polytrichum commune	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6
Hylocomium splendens	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	2	3	2	3	3	.	.	.	.	.	.	.	2	5	3	5	5	5	+	3	3	3	.	.	17
Rhytidiadelphus loreus	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	3	4	2	4	5	7
Ptilium crista-castrensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	3	.	.	.	.	2
Leucobryum glaucum	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	3	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
Dicranum bergeri	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Dicranum bonjeanii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Rhytidiadelphus triquetrus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum palustre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	2
Sphagnum girgensohnii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum russowii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum angustifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Sphagnum capillifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Cephalozia connivens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Lophocolea bidentata	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Lophozia ventricosa	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

ANNEXE 7b

Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques (*suite*).

Numéro du relevé	09-07-B09	13-06-B08	03-09-B03	08-07-B04	16-09-B06	27-08-B02	03-09-B01	03-07-B01	29-07-B02	16-09-B01	16-09-B08	07-07-B07	09-07-B03	10-06-B02	12-06-B09	29-07-B05	07-07-B01	29-07-B03	01-08-B04	10-07-B03	10-07-B11	11-06-B02	13-06-B06	07-07-B02	24-06-B18	16-09-B02	12-06-B14	16-09-B04	27-08-B06	01-08-B08	11-06-B06	12-06-B10	12-06-B12	16-09-B11	03-09-B06	24-06-B12	28-07-B01	01-08-B06	01-07-B03	09-07-B06	01-08-B09	
Numéro du profil	N01	SB04	M01	V03	M02	L03	M01	N01	L01	L04	M02	V03	V04	FB01	SB03	L01	V03	L01	L02	N02	N02	SB01	SB04	V03	V01	L04	SB03	L04	L03	L02	SB01	SB03	SB03	M02	M01	V01	N02	L02	V02	V04	L02	
Date	09/07/03	13/06/03	03/09/03	08/07/03	16/09/03	27/08/03	03/09/03	03/07/03	29/07/03	16/09/03	16/09/03	07/07/03	09/07/03	10/06/03	12/06/03	29/07/03	07/07/03	29/07/03	01/08/03	10/07/03	10/07/03	11/06/03	13/06/03	07/07/03	24/06/03	16/09/03	12/06/03	16/09/03	27/08/03	01/08/03	11/06/03	12/06/03	12/06/03	16/09/03	03/09/03	24/06/03	28/07/03	01/08/03	01/07/03	09/07/03	01/08/03	
Position sur le profil	202	7	5	146	1	2	0	3,4	1	2	3	13	43	4	0	4	3	1	10	10	70	2	1	4	299	7	22	23	15	110	28	16	32	30	21	235	14	35	214	103	112	
Largeur (m)	0,5	0,5	1	1	1	1	2	1	0,3	0,5	0,4	0,4	1	2	0,5	0,3	0,2	1	0,5	2	0,2	0,4	0,8	0,3	3	1	0	1	0,6	1	0,4	0,4	0,5	1	1	2	1	0,5	0,3	0,1	1	
Surface (dm2)	10	1	100	50	10	100	100	100	4	3	25	50	100	100	50	1,5	2	40	25	50	2	4	1	3	25	100	1	100	20	100	75	80	1	50	25	100	100	50	4	2	100	
Recouvrement (%)	100	100	100	100	100	100	100	80	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	95	100	100	100	100	70	100	100	75	80	100	100	100	100	100	100	100	70	100	
Nombre de taxons par relevé	2	1	2	3	3	5	2	3	2	2	2	1	1	1	1	3	3	3	3	1	1	3	2	3	3	4	3	2	4	3	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	
Code relevé	Spha girgen1	Spha girgen2	Spha girgen3	Spha girgen4	Spha girgen5	Spha girgen6	Spha girgen7	Pol com1	Pol com2	Pol com3	Pol com4	Pol com5	Pol com6	Pol com7	Pol com8	Spha flex1	Spha flex2	Spha flex3	Spha pal1	Spha pal2	Spha pal3	Spha pal5	Spha pal6	Spha pal7	Spha pal/fal1	Spha pal/fal2	Spha pal/fal3	Spha pal/fal4	Spha pal/fal5	Spha fal1	Spha fal2	Spha fal3	Spha fal4	Spha fal5	Spha fal6	Spha fal7	Spha fal8	Spha fal9	Spha fal10	Spha fal11	Spha squa	Fréquence du taxon
Sphagnum girgensohnii	5	5	5	5	5	4	3	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9
Polytrichum commune	.	.	+	1	2	3	4	5	5	4	5	5	5	5	5	2	.	.	.	.	.	1	2	1	2	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	19
Sphagnum palustre	.	.	.	.	2	+	.	2	+	3	.	.	.	.	.	.	2	3	5	5	5	5	5	5	4	4	4	3	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	18
Sphagnum fallax	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	3	3	2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	2	18
Pohlia nutans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	.	4
Sphagnum russowii	.	.	.	2		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Sphagnum flexuosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	5	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Sphagnum squarrosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	2
Sphagnum magellanicum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2
Hylocomium splendens	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Rhytidiadelphus loreus	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Polytrichum strictum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Lophocolea bidentata	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Calliergon stramineum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Plagiothecium undulatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

ANNEXE 7c

Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques (suite).

Numéro du relevé	24-06-B19	07-07-B14	11-06-B15	27-08-B11	11-06-B08	23-07-B10	03-07-B13	03-07-B14	16-09-B13	10-07-B12	23-07-B07	23-06-B03	24-06-B03	10-06-B09	10-06-B06	27-08-B10	11-06-B19	11-06-B07	09-07-B04	10-07-B14	16-09-B03	29-07-B04	03-09-B08	03-09-B10	22-08-B01	11-06-B18	12-06-B11	13-06-B05	27-08-B12	01-08-B07	10-07-B06	11-06-B16	12-06-B13	12-06-B08	27-08-B08	30-06-B02	01-08-B05	03-09-B05	08-07-B07	12-06-B04	12-06-B05	16-09-B09	09-07-B05	10-06-B03	23-07-B06	
Numéro du profil	V01	V03	SB01	L03	SB01	FB01	N01	N01	M02	N02	N02	V01	V01	V01	FB01	L03	SB01	SB01	V04	N02	L04	L01	M01	M01	L02	SB01	SB03	SB03	L03	L02	N02	SB01	SB02	SB02	L03	V02	L02	M01	V03	SB02	SB02	M02	V04	FB01	N02	
Date	24/06/03	07/07/03	11/06/03	27/08/03	11/06/03	23/07/03	03/07/03	03/07/03	16/09/03	10/07/03	23/07/03	23/06/03	24/06/03	10/06/03	10/06/03	27/08/03	11/06/03	11/06/03	09/07/03	10/07/03	16/09/03	29/07/03	03/09/03	03/09/03	22/08/03	11/06/03	12/06/03	13/06/03	27/08/03	01/08/03	10/07/03	11/06/03	12/06/03	12/06/03	27/08/03	30/06/03	01/08/03	03/09/03	08/07/03	12/06/03	12/06/03	16/09/03	09/07/03	10/06/03	23/07/03	
Position sur le profil	29	90	76	0	36	43	13	178	43	73	176	45	131	4	26	96	86	36	102	70	16	16	20	141	129	78	31	54	150	103	19	64	35	48	36	11	31	20	175	25	26	5	102	12	145	
Largeur (m)	0,1	1	0,5	0	1	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	1	0,3	0,3	0,8	1	1	0,4	1	0,5	0,2	1	1	0,2	0,5	1	0,5	0,5	0,6	1	1	1	0,5	0,2	0,5	1	1	1	1	0,5	1,5	1	0,5	1	1	
Surface (dm2)	3	100	1	50	50	1	1	4	6	4	10	1	4	50	50	100	25	50	6	2	50	50	10	25	50	1	4	1	100	50	50	1	1	1	100	50	100	50	1	100	100	100	6	50	10	
Recouvrement (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	90	100	100	100	90	100	95	100	90	80	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Nombre de taxons par relevé	2	1	4	3	1	3	2	1	1	1	1	2	3	2	2	3	3	4	1	1	4	3	3	1	1	2	3	3	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	2	
Code relevé	Spha quinq1	Spha quinq2	Spha fusc1	Spha fusc2	Spha rub1	Spha rub2	Spha rub3	Spha rub4	Spha rub5	Spha rub6	Spha rub7	Spha rub8	Spha rub9	Spha rub10	Spha rub11	Spha mag1	Spha mag2	Spha mag3	Spha mag4	Spha mag5	Spha mag6	Spha rus1	Spha rus2	Spha rus3	Spha rus4	Spha rus5	Spha ang1	Spha ang2	Spha ang3	Spha ang4	Spha ang5	Spha ang6	Spha ang7	Spha cap1	Spha cap2	Spha cap3	Spha cap4	Spha cap5	Spha cap6	Spha cap7	Spha cap8	Spha cap9	Spha cap10	Spha cap11	Spha cap12	Fréquence du taxon
Sphagnum quinquefarium	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Aulacomnium palustre	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum fuscum	.	.	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Sphagnum rubellum	.	.	.	2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	13
Sphagnum fallax	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
Sphagnum magellanicum	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	4	5	4	5	5	3	3	2	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12
Sphagnum russowii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	2	4	4	5	5	5	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	+	12
Sphagnum angustifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	2	4	4	5	5	5	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9
Sphagnum capillifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	14
Polytrichum strictum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	2	+	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	10
Pleurozium schreberi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum palustre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Rhytidiadelphus loreus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Polytrichum commune	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Sphagnum girgensohnii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum papillosum	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Odontoschisma sphagni	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Leucobryum glaucum	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Hylocomium splendens	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 7d

Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques (*suite*).

Numéro du relevé	30-06-B06	03-07-B07	07-07-B13	10-07-B13	23-07-B01	23-06-B10	23-07-B04	03-07-B12	23-06-B04	24-06-B06	23-07-B02	03-07-B04	03-07-B11	23-06-B05	23-07-B08	24-06-B09	23-07-B03	23-06-B02	03-07-B02	23-06-B08	10-06-B08	10-06-B11	23-06-B01	23-07-B11	01-07-B04	23-06-B13	24-06-B08	08-07-B02	23-07-B05	03-07-B05	23-06-B09	01-07-B05	
Numéro du profil	V02	N01	V03	N02	V01	V01	N02	N01	V01	V01	N02	N01	N01	V01	N02	V01	N02	V01	N01	V01	V01	V01	V01	FB01	V02	V01	V01	V03	N02	N01	V01	V02	
Date	30/06/03	03/07/03	07/07/03	10/07/03	23/07/03	23/06/03	23/07/03	03/07/03	20/06/03	24/06/03	23/07/03	03/07/03	03/07/03	23/06/03	23/07/03	24/06/03	23/07/03	23/06/03	03/07/03	23/06/03	10/06/03	10/06/03	23/06/03	23/07/03	01/07/03	13/06/03	24/06/03	08/07/03	23/07/03	03/07/03	23/06/03	01/07/03	
Position sur le profil	130	67	78	69	90	48	105	121	30,4	147	100	33	19	31	204	221	108	14,6	38,6	43,8	9	15	11,7	42,6	215	75	182	137	118	33	46	215	
Largeur (m)	0,2	0,6	0,3	1	0,4	0,1	0,4	0,4	0,5	0,1	0,6	0,4	1	0,3	1	0,5	0,2	0,4	0,2	0,4	0,5	0,5	0,2	0,1	0,2	10	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	
Surface (dm2)	3	50	1	3	3	1	10	4	10	0,1	3	4	3	10	100	50	1	1	3	1	3	3	1	1	2	1	1	1	0,5	0,05	1	0,5	
Recouvrement (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	30	80	100	100	100	95	100	100	80	60	80	80	100	85	85	60	80	100	80	100	
Nombre de taxons par relevé	2	1	3	1	2	2	2	3	2	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	2	5	6	4	2	1	4	6	3	2	1	2	1	
Code relevé	Spha mol	Spha comp1	Spha comp2	Spha comp3	Spha comp4	Spha sub1	Spha sub2	Spha sub3	Spha pap1	Spha pap2	Spha pap3	Spha pap4	Spha cusp1	Spha cusp2	Spha cusp3	Spha cusp4	Spha ten1	Spha ten2	Spha ten3	Spha ten4	Odont spha1	Odont spha2	Odont spha3	Odont spha4	Ceph con	Caly spha1	Caly spha2	Caly spha3	Caly spha4	Ceph bicusp	Caly fis2	Caly fis3	Fréquence du taxon
Sphagnum molle	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum compactum	+	5	5	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5
Sphagnum rubellum	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum subnitens	.	.	.	.	.	4	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Sphagnum papillosum	.	.	.	.	.	.	.	+	5	5	5	5	+	2	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8
Sphagnum cuspidatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	5	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
Sphagnum tenellum	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	5	5	5	5	+	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11
Odontoschisma sphagni	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	5	3	.	.	.	.	.	.	+	.	5
Cephalozia connivens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	+	3	5	3	+	.	.	.	.	.	7
Calypogeia sphagnicola	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	+	+	.	.	3	3	3	3	.	.	.	7
Cephalozia bicuspidata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	+	.	5	.	.	5
Calypogeia fissa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	.	.	5	5	2
Lophozia longiflora	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2
Kurzia pauciflora	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Cephaloziella spinigera	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Cephaloziella elachista	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	1
Pohlia nutans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	1
Aulacomnium palustre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	1
Polytrichum strictum	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Polytrichum commune	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

ANNEXE 7e

Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques (*suite*).

Numéro du relevé	24-06-B04	13-06-B01	08-07-B05	07-07-B05	24-06-B15	07-07-B03	24-06-B13	24-06-B11	24-06-B16	11-06-B12	09-07-B02	28-07-B02	29-07-B06	01-07-B02	13-06-B04	10-07-B02	01-08-B02	08-07-B03	08-07-B06	27-08-B04	16-09-B12	07-07-B04	
Numéro du profil	V01	SB03	V03	V03	V01	V03	V01	V01	V01	SB01	V04	N02	L01	V02	SB03	N02	L02	V03	V03	L03	M02	V03	
Date	24/06/03	13/06/03	08/07/03	07/07/03	24/06/03	07/07/03	24/06/03	24/06/03	24/06/03	11/06/03	09/07/03	28/07/03	29/07/03	01/07/03	13/06/03	10/07/03	01/08/03	08/08/03	08/07/03	27/08/03	16/09/03	07/07/03	
Position sur le profil	139	38	148	30	252	93	258	235	247	0,5	4	21	43	208	51,7	2	0,1	138	165	4	35	15	
Largeur (m)	0,2	0,3	0,5	0,8	0,8	0,1	0,1	0,3	0,2	0,5	0,1	0,6	0,2	0,2	0,4	0,2	1	0,1	0,2	0,4	0,1	0,2	
Surface (dm2)	1	0,5	16	50	4	1	3	3	3	4	1	3	3	2	1	1	0,1	1	1	5	1	1	
Recouvrement (%)	100	85	100	100	90	30	20	40	30	5	20	60	80	90	30	40	40	90	60	70	100	80	
Nombre de taxons par relevé	2	2	2	3	4	3	4	2	2	1	1	4	4	3	1	2	3	5	3	4	1	2	
Code relevé	Aulaco pal1	Aulaco pal2	Aulaco pal3	Aulaco pal4	Aulaco pal5	Brachy rut1	Brachy rut2	Brachy rut3	Brachy rut4	Brachy rut5	Brachy rut6	Brachy rut7	Brachy rut8	Lophocol1	Lophocol2	Lophocol3	Lophocol4	Lophocol5	Lophocol6	Lophocol7	Lophocol8	Callierg cus	Fréquence du taxon
Polytrichum commune	.	.	3	2	4	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	4
Aulacomnium palustre	4	5	4	5	3	2	2	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8
Rhytidiadelphus squarrosus	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	2	4
Brachythecium rutabulum	.	.	.	.	.	2	2	4	4	5	5	3	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8
Eurhynchium praelongum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Lophocolea bidentata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	5	5	3	1	3	2	3	.	.	9
Lophocolea heterophylla	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	3	2	3	2	5	.	6
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	2
Plagiothecium succulentum	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	2
Calliergonella cuspidata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	4	2
Sphagnum tenellum	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum angustifolium	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum fimbriatum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Sphagnum palustre	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Dicranum polysetum	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Hylocomium splendens	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Plagiothecium curvifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	1
Dicranum scoparium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	1
Cephaloziella rubella	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	1
Polytrichum strictum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1
Cephaloziella sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1

ANNEXE 14f

Tableaux ordonnés des relevés des synusies bryophytiques (*suite*).

Numéro du relevé	23-07-B09	03-07-B10	24-06-B17	13-06-B02	07-07-B10	03-09-B07	13-06-B03	11-06-B10	12-06-B02	11-06-B20	11-06-B04	11-06-B03	13-06-B07	07-07-B08	30-06-B05	30-06-B01	10-07-B10	
Numéro du profil	N02	N01	V01	SB03	V03	M01	SB03	SB01	SB02	SB01	SB01	SB01	SB04	V03	V02	V02	N02	
Date	23/07/03	03/07/03	24/06/03	13/06/03	07/07/03	03/07/03	13/06/03	11/06/03	12/06/03	11/06/03	11/06/03	11/06/03	13/06/03	07/07/03	30/06/03	30/06/03	10/07/03	
Position sur le profil	215	89	264	23	43	21	44	44	3	86	1	8	1,5	41	96	11	70	
Largeur (m)	0,1	0,1	0,2	0,3	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,4	0,5	0,3	0,1	0,4	0,4	0,5	
Surface (dm2)	1	0,3	1	0,5	1	2	0,5	1	0,1	1	1	2	0,5	1	5	18	6	
Recouvrement (%)	80	40	100	95	100	80	95	100	100	100	95	80	100	90	90	100	100	
Nombre de taxons par relevé	1	3	3	5	3	4	4	3	3	1	5	3	1	2	1	3	2	
Code relevé	Gymno infl	Mylia anom	Plagio denti	Caly nees1	Caly nees2	Caly nees3	Caly nees4	Calypo muel1	Calypo muel2	Calypo muel3	Dicra denud1	Dicra denud2	Dicra denud3	Lepido rept	Pol strict1	Pol strict2	Pol strict3	Fréquence du taxon
Cephalozia bicuspidata	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Gymnocolea inflata	5	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Mylia anomala	.	3	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Plagiothecium denticulatum	.	.	5	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Dicranum polysetum	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Lophocolea heterophylla	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Calypogeia neesiana	.	.	.	5	5	5	5	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	5
Lophozia ventricosa	.	.	.	.	2	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Cephalozia connivens	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Tetraphis pellucida	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Rhytidiadelphus loreus	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Calypogeia muelleriana	.	.	.	.	.	.	2	5	5	5	3	.	.	.	.	.	.	5
Dicranum scoparium	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	2	.	.	.	.	.	3
Dicranodontium denudatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	4	5	.	.	.	.	3
Lepidozia reptans	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	4	.	.	5	.	.	.	3
Polytrichum strictum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	5	3	4
Aulacomnium palustre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	2
Sphagnum capillifolium	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	2
Blepharostoma trichophyllum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1
Cephalozia lunulifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1
Cephaloziella rubella	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Lophocolea bidentata	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

Numéro du relevé	16-09-B14	10-06-B01	27-08-B01	29-07-B01	16-09-B05	03-09-B02	03-07-B08	01-07-B01	07-07-B09	01-07-B06	30-06-B04	24-06-B05	24-06-B07	24-06-B01	09-07-B01	
Numéro du profil	M02	FB01	L03	L01	M02	M01	N01	V02	V03	V02	V02	V01	V01	V01	V04	
Date	16/09/03	10/06/03	27/08/03	29/07/03	16/09/03	03/09/03	03/07/03	01/07/03	07/07/03	01/07/03	30/06/03	24/06/03	24/06/03	24/06/03	09/07/03	
Position sur le profil	93	1	1	0	1	1	82	194	42	115	41,4	143	181	237	2	
Largeur (m)	1	10	0,4	0,2	0,4	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,1	
Surface (dm2)	100	100	10	4	9	10	2	2	1	0,5	1	1	1	2	1	
Recouvrement (%)	90	70	100	100	100	90	100	70	60	100	100	90	100	70	20	
Nombre de taxons par relevé	2	1	3	2	2	3	3	2	4	4	1	2	1	1	1	
Code relevé	Campylo1	Campylo2	Pellia1	Pellia2	Mnium1	Mnium2	Dicra bon	Lophoz longi	Plagio cur	Scap irr	Kurzia pau	Cephal loits	Spha subsec	Sclero purum	Plagio affine	Fréquence du taxon
Polytrichum strictum	3	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1
Campylopus introflexus	4	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Sphagnum girgensohnii	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Pellia epiphylla	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Hookeria luscens	.	.	2	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Sphagnum palustre	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Mnium hornum	.	.	.	.	3	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Rhytidiadelphus loreus	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Dicranum bonjeanii	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Cephaloziella rubella	.	.	.	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	2
Lophozia longiflora	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	1
Cephaloziella stellulifera	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	1
Plagiothecium curvifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	1
Lophozia ventricosa	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	2
Scapania irrigua	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	1
Cephaloziella cf. hampeana	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1
Calypogeia sphagnicola	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	1
Calypogeia fissa	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1
Kurzia pauciflora	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	1
Cephalozia loitlesbergeri	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	1
Sphagnum tenellum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	1
Sphagnum subsecundum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.	1
Scleropodium purum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	1
Plagiomnium affine	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	1

ANNEXE 8

Tableaux de répartition par profil et par complexe des synusies trachéophytiques

.

Première ligne, en haut, à gauche, noms des profils, à droite noms des complexes, entre, total pour l'étude. Lignes du dessous, pour chaque profil, complexe et au total, le nombre de gauche indique le cumul d'incréments où le groupement synusial a été reporté, en mètres, le nombre de droite indique le pourcentage correspondant et relatif au total de la longueur du profil indiqué en deuxième ligne. Les valeurs cumulées pour les arbres, les arbustes et les herbacées sont aussi indiquées. Par exemple, pour la trosième ligne en partant du haut, cela signifie que le groupement ABIES a été reporté sur 21 mètres du profil M1, profil mesurant 170 m au total, ce qui représente 12 % du profil.

Profils	N1		N2		V1		V2		V3		V4		FB1		M1		M2		SB1		SB2		SB3		SB4		L1		L2		L3		L4		Total		N		V		FB		M		SB		L	
Total (m, %)	220	*100*	380	*100*	310	*100*	260	*100*	220	*100*	207	*100*	158	*100*	170	*100*	100	*100*	90	*100*	48	*100*	60	*100*	58	*100*	80	*100*	160	*100*	180	*100*	49	*100*	2750	*100*	600	*100*	997	*100*	158	*100*	270	*100*	256	*100*	469	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	*12*	-	-	24	*27*	21	*44*	15	*25*	37	*64*	-	-	28	*18*	-	-	6	*12*	152	*5,5*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	21	*8*	97	*38*	34	*7*
ABIEBET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	58	*73*	41	*26*	-	-	-	-	99	*3,6*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	99	*21*
ABIEBETPIN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26	*16*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	*11*	-	-	46	*1,7*	0	*0*	0	*0*	26	*16*	0	*0*	0	*0*	20	*4*
PINUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27	*56*	-	-	-	-	-	-	62	*39*	-	-	-	-	89	*3,2*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	27	*11*	62	*13*
PICEA	-	-	53	*14*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	*18*	48	*48*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	131	*4,8*	53	*9*	0	*0*	0	*0*	78	*29*	0	*0*	0	*0*
Total arbres																																			517	*18,8*	53	*8,8*	0	*0,0*	26	*16,5*	99	*36,7*	124	*48,4*	215	*45,8*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	*16*	21	*44*	15	*25*	37	*64*	58	*73*	67	*42*	45	*25*		*0*	257	*9,3*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	87	*34*	170	*36*
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	70	*41*	48	*48*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	49	*100*	167	*6,1*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	118	*44*	0	*0*	49	*10*
POP-S	20	*9*	9	*2*	12	*4*	-	-	17	*8*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	58	*2,1*	29	*5*	29	*3*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	*44*	27	*56*	34	*57*	-	-	-	-	6	*4*	-	-	-	-	107	*3,9*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	101	*39*	6	*1*
PINUS-S	54	*25*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	66	*41*	7	*4*	-	-	127	*4,6*	54	*9*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	73	*16*
Pins à crochet	-	-	159	*42*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	188	*6,8*	159	*27*	0	*0*	0	*0*	29	*11*	0	*0*	0	*0*
Total arbustes																																			904	*32,9*	242	*40,3*	29	*2,9*	0	*0,0*	147	*54,4*	188	*73,4*	298	*63,5*
Ea	13	*6*	4	*1*	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	*0,7*	17	*3*	1	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*
Cea	137	*62*	87	*23*	-	-	-	-	-	-	28	*14*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	252	*9,2*	224	*37*	28	*3*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*
C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*4*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*0,2*	0	*0*	0	*0*	6	*4*	0	*0*	0	*0*	0	*0*
Cev	-	-	35	*9*	-	-	-	-	173	*79*	-	-	122	*77*	128	*75*	51	*51*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	88	*49*	-	-	597	*21,7*	35	*6*	173	*17*	122	*77*	179	*66*	0	*0*	88	*19*
Vmic	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*5*	7	*12*	-	-	-	-	-	-	-	-	10	*0,4*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	10	*4*	0	*0*
Andro	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*3*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	34	*21*	-	-	-	-	39	*1,4*	0	*0*	0	*0*	5	*3*	0	*0*	0	*0*	34	*7*
T	25	*11*	20	*5*	218	*70*	123	*47*	-	-	19	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27	*15*	-	-	432	*15,7*	45	*8*	360	*36*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	27	*6*
J	-	-	27	*7*	15	*5*	-	-	45	*20*	74	*36*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23	*13*	-	-	184	*6,7*	27	*5*	134	*13*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	23	*5*
JCarex-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28	*35*	-	-	-	-	-	-	28	*1,0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	28	*6*
Carex	20	*9*	28	*7*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	*14*	-	-	15	*25*	7	*12*	27	*34*	-	-	-	-	34	*69*	144	*5,2*	48	*8*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	35	*14*	61	*13*
CarexMV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*14*	7	*0,3*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	7	*1*
MV	-	-	92	*24*	62	*20*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	*17*	-	-	14	*23*	-	-	-	-	16	*10*	31	*17*	-	-	230	*8,4*	92	*15*	62	*6*	0	*0*	0	*0*	29	*11*	47	*10*
MVV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	*20*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	*0,7*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	20	*7*	0	*0*	0	*0*
V	-	-	8	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-	26	*16*	28	*16*	25	*25*	59	*66*	47	*98*	-	-	35	*60*	8	*10*	104	*65*	8	*4*	-	-	348	*12,7*	8	*1*	0	*0*	26	*16*	53	*20*	141	*55*	120	*26*
Luz	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*2*	11	*23*	6	*10*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19	*0,7*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	19	*7*	0	*0*
Cnigra	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*3*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*0,3*	0	*0*	7	*1*	0	*0*	0	*0*	0	*0*	0	*0*
Total herbacées																																			2341	*85,1*	496	*82,7*	765	*76,7*	159	*100,6*	252	*93,3*	234	*91,4*	435	*92,8*

ANNEXE 9

Tableaux des présences et fréquences relatives des groupements synusiaux arborescents et arbustifs sur chaque profil et chaque complexe où ils se rencontrent.

Première ligne, nom des profils, des complexes et total pour l'étude, deuxième ligne, nombre total d'incrément où le groupement synusial (noté au dessus du tableau à gauche) a été reporté. Autres lignes: le nombre de gauche indique le nombre de co-occurrences du groupement synusial avec le groupement indiqué dans la première colonne. Par exemple, le tableau en haut représente les co-occurrences, ou occurrences simultanées, du groupement ABIES. Sur M1, ABIES se rencontre dans les mêmes incréments que V sur 21 m du profil, ce qui correspond à 100 % de la répartition de ABIES sur M1.

ABIES

Transects	M1		SB1		SB2		SB3		SB4		L2		L4		Total		M		SB		L	
Total	21	100	24	100	21	100	15	100	37	100	28	100	6	100	152	100	21	100	97	100	34	100
ABIES-S	-	-	14	58	21	100	-	-	37	100	28	100	-	-	100	66	-	-	72	74	28	82
PICEA-S	21	100	10	42	-	-	-	-	-	-	-	-	6	100	37	24	21	100	10	10	6	18
V	21	100	23	96	20	95	-	-	31	84	28	100	-	-	123	81	21	100	74	76	28	82

ABIEBET

Transects	L1		L2		Total	
Total	58	100	41	100	99	100
ABIES-S	58	100	34	83	92	93
BETULA-S	-	-	6	15	6	6
PINUS-S	-	-	1	2	1	1
JCarex-trans	6	10	-	-	6	6
CAREX	27	47	-	-	27	27
MV	-	-	1	2	1	1
V	8	14	37	90	45	45

ABIEBETPIN

Transects	FB1		L3		Total	
Total	26	100	20	100	46	100
ABIES-S	-	-	20	100	20	43
MV	-	-	12	60	12	26
V	26	100	8	40	34	74

PINUS

Transects	SB2		L2		Total	
Total	27	100	72	100	99	100
ABIES-S	-	-	5	8	5	7
BETULA-S	27	100	-	-	27	27
PINUS-S	-	-	45	73	45	45
ANDRO	-	-	34	47	34	34
V	27	100	34	47	61	62

PICEA

Transects	N2		M1		M2		Total		N		M	
Total	53	100	30	100	48	100	131	100	53	100	78	100
PICEA-S	-	-	13	43	48	100	61	47	-	-	61	78
Pins à crochets	7	13	-	-	-	-	7	5	7	13	-	-
CEv	-	-	13	43	3	6	16	12	-	-	16	21
CAREX	4	8	-	-	-	-	4	3	4	8	-	-
MV	5	9	-	-	-	-	5	4	5	9	-	-
MVV-trans	-	-	-	-	20	42	20	15	-	-	20	26
V	8	15	1	3	21	44	30	23	8	15	22	28

ABIES-S

Transects	SB1		SB2		SB3		SB4		L1		L2		L3		Total		SB		L	
Total (m, %)	14	*100*	21	*100*	15	*100*	37	*100*	58	*100*	67	*100*	45	*100*	257	*100*	87	*100*	170	*100*
ABIES	14	*100*	21	*100*	3	*20*	37	*100*	58	*100*	28	*42*	-	-	161	*63*	75	*86*	86	*51*
ABIEBETPIN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	34	*51*	20	*44*	54	*21*	-	-	54	*32*
PINUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*7*	-	-	5	*2*	-	-	5	*3*
CEv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	*29*	13	*5*	-	-	13	*8*
JCarex-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*10*	-	-	-	-	6	*2*	-	-	6	*4*
CAREX	-	-	-	-	-	-	-	-	27	*47*	-	-	-	-	27	*11*	-	-	27	*16*
MV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28	*62*	28	*11*	-	-	28	*16*
V	14	*100*	20	*95*	-	-	31	*84*	8	*14*	65	*97*	8	*18*	146	*57*	65	*75*	81	*48*
Luz	-	-	-	-	-	-	6	*16*	-	-	-	-	-	-	6	*2*	6	*7*	-	-

POP-S

Transects	N1		N2		V1		V3		Total		N		V	
Total (m, %)	20	*100*	9	*100*	12	*100*	17	*100*	58	*100*	29	*100*	29	*100*
T	-	-	-	-	4	*33*	-	-	4	*7*	-	-	4	*14*
J	-	-	9	*100*	-	-	16	*94*	25	*43*	9	*31*	16	*55*
CAREX	20	*100*	-	-	-	-	-	-	20	*34*	20	*69*	-	-
MV	-	-	-	-	8	*67*	-	-	8	*14*	-	-	8	*28*
Cnigra	-	-	-	-	-	-	1	*6*	1	*2*	-	-	1	*3*

Pins à crochets

Transects	N2		M1		Total	
Total (m, %)	159	*100*	29	*100*	188	*100*
PICEA	7	*4*	-	-	7	*4*
Ea	4	*3*	-	-	4	*2*
CEa	97	*61*	-	-	97	*52*
CEv	-	-	29	*100*	29	*15*
T	6	*4*	-	-	6	*3*
CAREX	24	*15*	-	-	24	*13*
MV	8	*5*	-	-	8	*4*

PICEA-S

Transects	M1		M2		L4		Total		M		L	
Total (m, %)	70	*100*	48	*100*	49	*100*	167	*100*	118	*100*	49	*100*
ABIES	21	*30*	-	-	6	*12*	27	*16*	21	*18*	6	*12*
PICEA	13	*19*	48	*100*	-	-	61	*37*	61	*52*	-	-
CEv	14	*20*	6	*13*	-	-	20	*12*	20	*17*	-	-
JCarex-trans	-	-	-	-	7	*14*	7	*4*	-	-	7	*14*
CAREX	-	-	-	-	34	*69*	34	*20*	-	-	34	*69*
MVV-trans	-	-	20	*42*	-	-	20	*12*	20	*17*	-	-
V	27	*39*	25	*52*	-	-	52	*31*	52	*44*	-	-

PINUS-S

Transects	N1		L2		L3		Total		N		L	
Total (m, %)	54	*100*	66	*100*	7	*100*	127	*100*	54	*100*	73	*100*
PINUS	-	-	46	*70*	-	-	46	*36*	-	-	46	*63*
CEa	39	*72*	-	-	-	-	39	*31*	39	*72*	-	-
ANDRO	-	-	12	*18*	-	-	12	*9*	-	-	12	*16*
T	16	*30*	-	-	-	-	16	*13*	16	*30*	-	-
MV	-	-	16	*24*	-	-	16	*13*	-	-	16	*22*
V	-	-	34	*52*	-	-	34	*27*	-	-	34	*47*

BETULA-S

Transects	SB1		SB2		SB3		L2		Total		SB		L	
Total (m, %)	40	*100*	27	*100*	34	*100*	6	*100*	107	*100*	101	*100*	6	*100*
ABIEBET	-	-	-	-	-	-	6	*100*	6	*6*	-	-	6	*100*
PINUS	-	-	27	*100*	-	-	-	-	27	*25*	27	*27*	-	-
VMIC	-	-	-	-	2	*6*	-	-	2	*2*	2	*2*	-	-
CAREX	-	-	-	-	13	*38*	-	-	13	*12*	13	*13*	-	-
MV	-	-	-	-	5	*15*	-	-	5	*5*	5	*5*	-	-
V	16	*40*	27	*100*	-	-	4	*67*	47	*44*	43	*43*	4	*67*

ANNEXE 10

Tableaux des occurrences simultanées des groupements herbacés par rapport aux groupements arbustifs et arborescents

Le tableau se lit comme celui de l'Annexe 9. Pour le groupement CEa, en haut à gauche, CEa est présent sur 87 mètres du profil N2 et a été reporté 87 fois en co-occurrence avec le groupement arbustif "Pins à crochet".

CEa

Transects	N1		N2		V4		Total		N		V	
Total (m, %)	137	100	87	100	28	100	252	100	224	100	28	100
PINUS-S	39	28	-	-	-	-	39	15	39	17	-	-
Pins à crochet	-	-	87	100	-	-	87	35	87	39	-	-

C

Transects	FB1	
Total	6	100

CEv

Transects	N2		V3		FB1		M1		M2		L3		Total		N		V		FB		M		L	
Total (m, %)	35	100	173	100	122	100	128	100	51	100	88	100	597	100	35	100	173	100	122	100	179	100	88	100
PICEA	-	-	-	-	-	-	13	10	3	6	-	-	16	3	-	-	-	-	-	-	16	9	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	15	13	2	-	-	-	-	-	-	-	-	13	15
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	45	35	6	12	-	-	51	9	-	-	-	-	-	-	51	28	-	-
Pins à crochet	-	-	-	-	-	-	29	23	-	-	-	-	29	5	-	-	-	-	-	-	29	16	-	-

Ea

Transects	N1		N2		V1		Total		N		V	
Total (m, %)	13	100	4	100	1	100	18	100	17	100	1	100
PINUS-S	1	8	-	-	-	-	1	6	1	6	-	-
Pins à crochet	-	-	4	100	-	-	4	22	4	24	-	-

ANDRO

Transects	FB1		L2		Total	
Total (m, %)	5	100	34	100	39	100
PINUS	-	-	34	100	34	87
PINUS-S	-	-	12	35	12	31

VMIC

Transects	SB3		SB4		Total	
Total (m, %)	3	100	7	100	10	100
BETULA-S	2	67	-	-	2	20

T

Transects	N1		N2		V1		V2		V4		L3		Total		N		V		L	
Total (m, %)	25	100	20	100	218	100	123	100	19	100	27	100	432	100	45	100	360	100	27	100
POP-S	-	-	-	-	4	2	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	4	1	-	-
PINUS-S	16	64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16	4	16	36	-	-	-	-
Pins à crochet	-	-	6	30	-	-	-	-	-	-	-	-	6	1	6	13	-	-	-	-

J

Transects	N2		V1		V3		V4		L3		Total		N		V		L	
Total (m, %)	27	100	15	100	45	100	74	100	23	100	184	100	27	100	134	100	23	100
POP-S	7	26	-	-	13	29	-	-	-	-	20	11	7	26	13	10	-	-

CAREX

Transects	N1		N2		SB1		SB3		SB4		L1		L4		Total		N		SB		L	
Total (m, %)	20	100	28	100	13	100	15	100	7	100	27	100	34	100	144	100	48	100	35	100	61	100
ABIEBET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27	100	-	-	27	19	-	-	-	-	27	44
PICEA	-	-	15	54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	10	15	31	-	-	0	0
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27	100	-	-	27	19	-	-	-	-	27	44
POP-S	20	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	14	20	42	-	-	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24	71	24	17	-	-	-	-	24	39
BETULA-S	-	-	-	-	9	69	13	87	-	-	-	-	-	-	22	15	-	-	22	63	-	-
Pins à crochet	-	-	24	86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24	17	24	50	-	-	-	-

MV

Transects	N2		V1		SB1		SB3		L2		L3		Total		N		V		SB		L	
Total (m, %)	92	100	62	100	15	100	14	100	16	100	31	100	331	100	92	100	163	100	29	100	47	100
ABIEBET	-	-	-	-	-	-	-	-	1	6	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	2
ABIEBETPIN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	39	12	4	-	-	-	-	-	-	12	26
PICEA	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	2	5	5	-	-	-	-	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	31	100	31	9	-	-	-	-	-	-	31	66
POP-S	7	8	8	13	-	-	-	-	-	-	-	-	15	5	7	8	8	5	-	-	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	15	100	5	36	-	-	-	-	20	6	-	-	-	-	20	69	-	-
Pins à crochet	15	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	5	15	16	-	-	-	-	-	-

MVV-trans

Transects	M2	
Total (m, %)	20	100
PICEA	20	100
PICEA-S	20	100

CarexMV-trans

Transects	L4	
Total (m, %)	7	100
PICEA-S	7	100

JCarex-trans

Transects	L1	
Total (m, %)	28	100
ABIEBET	6	21
ABIES-S	6	21

CNIGRA

Transects	V3	
Total (m, %)	7	100
POP-S	1	14

V

Transects	N2		FB1		M1		M2		SB1		SB2		SB4		L1		L2		L3		Total		N		FB		M		SB		L	
Total	8	100	26	100	28	100	25	100	59	100	47	100	35	100	8	100	104	100	8	100	348	100	8	100	26	100	53	100	141	100	120	100
ABIES	-	-	-	-	21	75	-	-	23	39	20	43	31	89	-	-	28	27	-	-	123	35	-	-	-	-	21	40	74	52	28	23
ABIEBET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	100	-	-	-	-	8	2	-	-	-	-	-	-	-	-	8	7
ABIEBETPIN	-	-	26	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	36	8	100	71	20	-	-	26	100	-	-	-	-	45	38
PINUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27	57	-	-	-	-	34	33	-	-	61	18	-	-	-	-	-	-	27	19	34	28
PICEA	8	100	-	-	1	4	21	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	9	8	100	-	-	22	42	-	-	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	14	24	20	43	31	89	8	100	67	64	8	100	148	43	-	-	-	-	-	-	65	46	83	69
BETULA-S	-	-	-	-	26	93	25	100	10	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	61	18	-	-	-	-	51	96	10	7	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	16	27	27	57	-	-	-	-	-	-	-	-	43	12	-	-	-	-	-	-	43	30	-	-
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	34	33	-	-	34	10	-	-	-	-	-	-	-	-	34	28

ANNEXE 11a

Tableaux des occurrences simultanées des groupements synusiaux bryophytiques et des groupements de plantes vasculaires sur chaque profil et chaque complexe (*pro parte*).

DICRA SCOP

Transects	N2		V1		V2		V3		V4		FB1		M2		SB1		SB3		SB4		L2		L3		Total		N		V		FB		M		SB		L	
Total (m,%)	18	*100*	6	*100*	11	*100*	2	*100*	4	*100*	3	*100*	2	*100*	1	*100*	1	*100*	1	*100*	14	*100*	1	*100*	64	*100*	18	*100*	23	*100*	3	*100*	2	*100*	3	*100*	15	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*100*	-	-	1	*100*	-	-	1	*100*	13	*93*	1	*100*	19	*30*	-	-	-	-	3	*100*	-	-	2	*67*	14	*93*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	7	*50*	1	*100*	9	*14*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*33*	8	*53*
PICEA	8	*44*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	*16*	8	*44*	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*100*	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*5*	-	-	-	-	-	-	2	*100*	1	*33*	-	-
POP-S	-	-	3	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*5*	-	-	3	*13*	-	-	-	-	-	-	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*43*	-	-	6	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*40*
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*7*	-	-	1	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*7*
Pins à crochet	6	*33*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*9*	6	*33*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CEa	3	*17*	-	-	-	-	-	-	2	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*8*	3	*17*	2	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-
CEv	1	*6*	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*5*	1	*6*	2	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-
T	-	-	2	*33*	6	*55*	-	-	1	*25*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*14*	-	-	9	*39*	-	-	-	-	-	-	-	-
MV	3	*17*	4	*67*	-	-	-	-	1	*25*	-	-	-	-	1	*100*	1	*100*	-	-	-	-	-	-	10	*16*	3	*17*	5	*22*	-	-	-	-	2	*67*	-	-
MVV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*3*	-	-	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-
V	3	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*100*	-	-	-	-	-	-	1	*100*	12	*86*	1	*100*	20	*31*	3	*17*	-	-	3	*100*	-	-	1	*33*	13	*87*

HYP JUT

Transects	N1		N2		V1		V2		V3		V4		FB1		M1		M2		L3		Total		N		V		FB		M		L	
Total (m,%)	56	*100*	106	*100*	71	*100*	101	*100*	57	*100*	33	*100*	80	*100*	12	*100*	16	*100*	43	*100*	575	*100*	162	*100*	262	*100*	80	*100*	28	*100*	43	*100*
ABIEBETPIN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*5*	-	-	-	-	-	-	4	*1*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PICEA	-	-	9	*8*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*17*	12	*75*	-	-	23	*4*	9	*6*	-	-	-	-	14	*50*	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*50*	12	*75*	-	-	18	*3*	-	-	-	-	-	-	18	*64*	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	*30*	13	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-	13	*30*
POP-S	-	-	1	*1*	3	*4*	5	*5*	5	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	*2*	1	*1*	13	*5*	-	-	-	-	-	-
PINUS-S	14	*25*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	*2*	14	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-
Pins à crochet	-	-	47	*44*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*25*	-	-	-	-	50	*9*	47	*29*	-	-	-	-	3	*11*	-	-
CEa	55	*98*	31	*29*	-	-	4	*4*	-	-	24	*73*	-	-	-	-	-	-	-	-	114	*20*	86	*53*	28	*11*	-	-	-	-	-	-
CEv	-	-	16	*15*	-	-	-	-	52	*91*	-	-	76	*95*	10	*83*	-	-	42	*98*	196	*34*	16	*10*	52	*20*	76	*95*	10	*36*	42	*98*
T	1	*2*	-	-	63	*89*	51	*50*	-	-	9	*27*	-	-	-	-	-	-	-	-	124	*22*	1	*1*	123	*47*	-	-	-	-	-	-
J	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*1*	-	-	5	*2*	-	-	-	-	-	-
CAREX	-	-	6	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*1*	6	*4*	-	-	-	-	-	-	-	-
MV	-	-	17	*16*	4	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*9*	25	*4*	17	*10*	4	*2*	-	-	-	-	4	*9*
MVV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*25*	-	-	4	*1*	-	-	-	-	-	-	4	*14*	-	-
V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*5*	3	*25*	5	*31*	-	-	12	*2*	-	-	-	-	4	*5*	8	*29*	-	-

HYP MIXT

Transects	N1		V1		V2		M1		M2		SB2		SB4		Total		N		V		M		SB	
Total (m,%)	22	*100*	1	*100*	2	*100*	29	*100*	21	*100*	3	*100*	13	*100*	91	*100*	22	*100*	3	*100*	50	*100*	16	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	2	*7*	-	-	-	-	-	-	2	*2*	-	-	-	-	2	*4*	-	-
PICEA	-	-	-	-	-	-	10	*34*	9	*43*	-	-	-	-	19	*21*	-	-	-	-	19	*38*	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	15	*52*	10	*48*	-	-	-	-	25	*27*	-	-	-	-	25	*50*	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*100*	-	-	3	*3*	-	-	-	-	-	-	3	*19*
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*100*	-	-	3	*3*	-	-	-	-	-	-	3	*19*
Pins à crochet	-	-	-	-	-	-	7	*24*	-	-	-	-	-	-	7	*8*	-	-	-	-	7	*14*	-	-
CEa	8	*36*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*9*	8	*36*	-	-	-	-	-	-
CEv	-	-	-	-	-	-	24	*83*	14	*67*	-	-	-	-	38	*42*	-	-	-	-	38	*76*	-	-
VMIC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*54*	7	*8*	-	-	-	-	-	-	7	*44*
CAREX	1	*5*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*46*	7	*8*	1	*5*	-	-	-	-	6	*38*
V	-	-	-	-	-	-	5	*17*	6	*29*	3	*100*	-	-	14	*15*	-	-	-	-	11	*22*	3	*19*

LEUCO

Total (m,%)	FB1		L3		Total	
Total	7	*100*	1	*100*	8	*100*
CEv	7	*100*	1	*100*	8	*100*

PLEURO SCHREB

Transects	N1		N2		V1		V2		V3		V4		FB1		M1		SB1		SB2		SB3		Total		N		V		FB		M		SB	
Total (m,%)	19	*100*	29	*100*	14	*100*	36	*100*	10	*100*	6	*100*	6	*100*	9	*100*	14	*100*	1	*100*	1	*100*	145	*100*	48	*100*	66	*100*	6	*100*	9	*100*	16	*100*
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*67*	-	-	-	-	-	-	6	*4*	-	-	-	-	-	-	6	*67*	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	*100*	1	*100*	1	*100*	16	*11*	-	-	-	-	-	-	-	-	16	*100*
PINUS-S	5	*26*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	-	-	6	*4*	5	*10*	-	-	-	-	-	-	1	*6*
Pins à crochet	-	-	19	*66*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*22*	-	-	-	-	-	-	21	*14*	19	*40*	-	-	-	-	2	*22*	-	-
CEa	-	-	7	*24*	-	-	4	*11*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	*8*	7	*15*	4	*6*	-	-	-	-	-	-
CEv	18	*95*	1	*3*	-	-	-	-	9	*90*	-	-	6	*100*	9	*100*	-	-	-	-	-	-	43	*30*	19	*40*	9	*14*	6	*100*	9	*100*	-	-
T	1	*5*	1	*3*	14	*100*	9	*25*	-	-	1	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26	*18*	2	*4*	24	*36*	-	-	-	-	-	-
J	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*10*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	-	-	1	*2*	-	-	-	-	-	-
MV	-	-	8	*28*	-	-	-	-	-	-	5	*83*	-	-	-	-	1	*7*	-	-	-	-	14	*10*	8	*17*	5	*8*	-	-	-	-	1	*6*
V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	*86*	1	*100*	-	-	13	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	13	*81*

HYLO SPLEND

Transects	V1		V3		V4		M2		SB1		SB2		SB4		L1		Total		V		M		SB		L	
Total (m,%)	8	*100*	2	*100*	5	*100*	6	*100*	32	*100*	17	*100*	23	*100*	1	*100*	94	*100*	15	*100*	6	*100*	72	*100*	1	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	-	-	16	*50*	11	*65*	-	-	1	*100*	28	*30*	-	-	-	-	27	*38*	1	*100*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*25*	11	*65*	-	-	1	*100*	20	*21*	-	-	-	-	19	*26*	1	*100*
PINUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*35*	-	-	-	-	6	*6*	-	-	-	-	6	*8*	-	-
PICEA	-	-	-	-	-	-	6	*100*	-	-	-	-	20	*87*	-	-	26	*28*	-	-	6	*100*	20	*28*	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	6	*100*	8	*25*		*0*	20	*87*	-	-	34	*36*	-	-	6	*100*	28	*39*	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*6*	6	*35*	-	-	-	-	8	*9*	-	-	-	-	8	*11*	-	-
CEa	-	-	-	-	2	*40*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*2*	2	*13*	-	-	-	-	-	-
CEv	-	-	2	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*2*	2	*13*	-	-	-	-	-	-
CAREX	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	1	*1*	-	-	-	-	-	-	1	*100*
MV	8	*100*	-	-	3	*60*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	*12*	11	*73*	-	-	-	-	-	-
MVV-trans	-	-	-	-	-	-	6	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*6*	-	-	6	*100*	-	-	-	-
V	-	-	-	-	-	-	-	-	32	*100*	17	*100*	20	*87*	-	-	69	*73*	-	-	-	-	69	*96*	-	-

RHYTI LOR

Transects	N1		N2		L2		L3		Total		N		L	
Total (m,%)	1	*100*	3	*100*	36	*100*	3	*100*	43	*100*	4	*100*	39	*100*
ABIES	-	-	-	-	24	*67*	3	*100*	27	*63*	-	-	27	*69*
ABIES-S	-	-	-	-	36	*100*	3	*100*	39	*91*	-	-	39	*100*
PICEA	-	-	3	*100*	-	-	-	-	3	*7*	3	*75*	-	-
Pins à crochet	-	-	3	*100*	-	-	-	-	3	*7*	3	*75*	-	-
CEa	-	-	1	*33*	-	-	-	-	1	*2*	1	*25*	-	-
CAREX	1	*100*	-	-	-	-	-	-	1	*2*	1	*25*	-	-
MV	-	-	3	*100*	-	-	-	-	3	*7*	3	*75*	-	-
V	-	-	-	-	36	*100*	3	*100*	39	*91*	-	-	39	*100*

PTILI CAST

Transects	SB1		SB2		Total		SB	
Total (m,%)	4	*100*	16	*100*	20	*100*	20	*100*
ABIES	-	-	2	*13*	2	*10*	2	*10*
ABIES-S	-	-	2	*13*	2	*10*	2	*10*
PINUS	-	-	14	*88*	14	*70*	14	*70*
BETULA-S	-	-	14	*88*	14	*70*	14	*70*
V	4	*100*	16	*100*	20	*100*	20	*100*

Indications sur la lecture des tableaux

Chaque tableau décrit la répartition d'un groupement bryophytique indiqué en haut à gauche, par profil, complexe et au total (deuxième ligne en partant du haut), et par rapport aux groupements synusiaux arborescents, arbustifs et herbacés. Par exemple DICRA SCOP a été reporté 18 fois sur le profil N2, dont 8 fois en co-occurrence avec PICEA, ce qui représente 44% de la répartition de DICRA SCOP sur N2.

ANNEXE 11b

Tableaux des occurrences simultanées des groupements synusiaux bryophytiques et des groupements de plantes vasculaires sur chaque profil et chaque complexe (*suite*).

Consulter l'Annexe 11a pour des explications sur la lecture des tableaux

SPHA GIRGEN

Transects	N1		V3		M1		M2		SB4		L3		Total		N		V		M		SB		L	
Total (m,%)	1	*100*	4	*100*	18	*100*	2	*100*	2	*100*	13	*100*	40	*100*	1	*100*	4	*100*	20	*100*	2	*100*	13	*100*
ABIES	-	-	-	-	18	*100*	2	*100*	2	*100*	13	*100*	35	*88*	-	-	-	-	20	*100*	2	*100*	13	*100*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*100*	15	*115*	17	*43*	-	-	-	-	-	-	2	*100*	15	*115*
PICEA	-	-	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-	2	*5*	-	-	-	-	2	*10*	-	-	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	18	*100*	2	*100*	-	-	-	-	20	*50*	-	-	-	-	20	*100*	-	-	-	-
POP-S	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*3*	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-
CAREX	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*3*	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-
MV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	*77*	10	*25*	-	-	-	-	-	-	-	-	10	*77*
V	-	-	-	-	18	*100*	2	*100*	1	*50*	5	*38*	26	*65*	-	-	-	-	20	*100*	1	*50*	5	*38*
LUZ	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	1	*3*	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-
CNIGRA	-	-	4	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*10*	-	-	4	*100*	-	-	-	-	-	-

POL COM

Transects	N1		V2		V3		V4		FB1		M2		SB3		SB4		L1		L3		L4		Total		N		V		FB		M		SB		L	
Total (m,%)	35	*100*	29	*100*	107	*100*	58	*100*	1	*100*	2	*100*	4	*100*	2	*100*	3	*100*	15	*100*	1	*100*	257	*100*	35	*100*	194	*100*	1	*100*	2	*100*	6	*100*	19	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*67*	-	-	1	*100*	3	*1*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*16*
PICEA	10	*29*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	*4*	10	*29*	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*67*	5	-	-	-	7	*3*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*37*
POP-S	-	-	-	-	3	*3*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*1*	-	-	3	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	2	*1*	0	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	1	*5*
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*25*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*0*	0	-	-	-	-	-	-	-	1	*17*	-	-
Pins à crochet	16	*46*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16	*6*	16	*46*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CEa	4	*11*	11	*38*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	*6*	4	*11*	11	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-
C	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*0*	-	-	-	-	1	*100*	-	-	-	-	-	-
CEv	-	-	-	-	97	*91*		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	97	*38*	-	-	97	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-
VMIC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-	-	-	2	*1*	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*33*	-	-
T	-	-	5	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*2*	-	-	5	*3*	-	-	-	-	-	-	-	-
J	11	*31*	-	-	13	*12*	11	*19*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	42	*16*	11	*31*	24	*12*	-	-	-	-	-	-	7	*37*
JCarex-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*33*	-	-	-	-	1	*0*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*5*
MV	13	*37*	-	-	-	-	56	*97*	-	-	-	-	3	*75*	-	-	-	-	8	-	-	-	80	*31*	13	*37*	56	*29*	-	-	-	-	3	*50*	8	*42*
MVV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*0*	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-
V	3	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*33*	-	-	-	-	4	*2*	3	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*5*
LUZ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*25*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*0*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*17*	-	-

SPHA FLEX

Transects	N2		V2		V3		L1		Total		N		V		L	
Total (m,%)	3	*100*	15	*100*	3	*100*	28	*100*	49	*100*	3	*100*	18	*100*	28	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	22	*79*	22	*45*	-	-	-	-	22	*79*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	22	*79*	22	*45*	-	-	-	-	22	*79*
CEa	-	-	4	*27*	-	-	-	-	4	*8*	-	-	4	*22*	-	-
CEv	2	*67*	-	-	1	*33*	-	-	3	*6*	2	*67*	1	*6*	-	-
J	-	-	-	-	2	*67*	-	-	2	*4*	-	-	2	*11*	-	-
JCarex-trans	-	-	-	-	-	-	11	*39*	11	*22*	-	-	-	-	11	*39*
CAREX	-	-	-	-	-	-	10	*36*	10	*20*	-	-	-	-	10	*36*
MV	1	*33*	-	-	-	-	-	-	1	*2*	1	*33*	-	-	-	-
V	-	-	-	-	-	-	7	*25*	7	*14*	-	-	-	-	7	*25*

SPHA PAL

Transects	N1		N2		V2		V3		V4		SB1		SB4		L2		L4		Total		N		V		SB		L	
Total (m,%)	12	*100*	18	*100*	8	*100*	2	*100*	1	*100*	1	*100*	3	*100*	5	*100*	24	*100*	74	*100*	30	*100*	11	*100*	4	*100*	29	*100*
ABIES	-	-	16	*89*	-	-	-	-	-	-	1	*100*	3	*100*	2	*5*	-	-	21	*28*	16	*53*	-	-	4	*100*	2	*7*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	3	*150*	2	-	-	-	4	*5*	-	-	-	-	4	*67*	2	*7*
ABIEBET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	*1*	-	-	-	-	-	-	1	*3*
POP-S	12	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	*16*	12	*34*	-	-	-	-	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	*71*	17	*23*	-	-	-	-	-	-	17	*59*
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	2	*3*	-	-	-	-	-	-	3	*10*
Pins à crochet	-	-	3	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*4*	3	*9*	-	-	-	-	-	-
CEa	-	-	2	*11*	6	*21*	-	-	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*12*	2	*6*	7	*4*	-	-	-	-
CEv	-	-	1	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	1	*3*	-	-	-	-	-	-
J	-	-	-	-	-	-	2	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*3*	-	-	2	*1*	-	-	-	-
CAREX	12	*100*	1	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	*71*	30	*41*	13	*37*	-	-	-	-	17	*59*
CarexMV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*29*	7	*9*	-	-	-	-	-	-	7	*24*
MV	-	-	2	*11*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*14*	-	-	5	*7*	2	*6*	-	-	-	-	5	*17*
V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	2	*100*	2	*64*	-	-	17	*23*	-	-	-	-	3	*50*	5	*17*
LUZ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-	1	*1*	-	-	-	-	1	*17*	-	-

SPHA PAL/FAL

Transects	V1		SB3		L3		L4		Total		V		SB		L	
Total (m,%)	11	*100*	4	*100*	9	*100*	8	*100*	32	*100*	11	*100*	4	*100*	17	*100*
ABIES	-	-	-	-	6	*67*	,	,	6	*19*	-	-	-	-	6	*35*
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	8	*100*	8	*25*	-	-	-	-	8	*47*
BETULA-S	-	-	1	*25*	-	-	-	-	1	*3*	-	-	1	*25*	-	-
CEv	-	-	-	-	1	*11*	-	-	1	*3*	-	-	-	-	1	*6*
J	5	*45*	-	-	-	-	-	-	5	*16*	5	*45*	-	-	-	-
CAREX	-	-	-	-	-	-	8	*100*	8	*25*	-	-	-	-	8	*47*
MV	5	*45*	1	*25*	9	*100*	-	-	15	*47*	5	*45*	1	*25*	9	*53*
LUZ	-	-	3	*75*	-	-	-	-	3	*9*	-	-	3	*75*	-	-

SPHA PAL

Transects	N1		N2		V2		V3		V4		SB1		SB4		L2		L4		Total		N		V		SB		L	
Total (m,%)	12	*100*	18	*100*	8	*100*	2	*100*	1	*100*	1	*100*	3	*100*	5	*100*	24	*100*	74	*100*	30	*100*	11	*100*	4	*100*	29	*100*
ABIES	-	-	16	*89*	-	-	-	-	-	-	1	*100*	3	*100*	2	*5*	-	-	21	*28*	16	*53*	-	-	4	*100*	2	*7*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	3	*150*	2	-	-	-	4	*5*	-	-	-	-	4	*67*	2	*7*
ABIEBET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	*1*	-	-	-	-	-	-	1	*3*
POP-S	12	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	*16*	12	*34*	-	-	-	-	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	*71*	17	*23*	-	-	-	-	-	-	17	*59*
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	2	*3*	-	-	-	-	-	-	3	*10*
Pins à crochet	-	-	3	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*4*	3	*9*	-	-	-	-	-	-
CEa	-	-	2	*11*	6	*21*	-	-	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*12*	2	*6*	7	*4*	-	-	-	-
CEv	-	-	1	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	1	*3*	-	-	-	-	-	-
J	-	-	-	-	-	-	2	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*3*	-	-	2	*1*	-	-	-	-
CAREX	12	*100*	1	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	*71*	30	*41*	13	*37*	-	-	-	-	17	*59*
CarexMV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*29*	7	*9*	-	-	-	-	-	-	7	*24*
MV	-	-	2	*11*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*14*	-	-	5	*7*	2	*6*	-	-	-	-	5	*17*
V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	2	*100*	2	*64*	-	-	17	*23*	-	-	-	-	3	*50*	5	*17*
LUZ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-	1	*1*	-	-	-	-	1	*17*	-	-

ANNEXE 11c

Tableaux des occurrences simultanées des groupements synusiaux bryophytiques et des groupements de plantes vasculaires sur chaque profil et chaque complexe (*suite*).

Consulter l'Annexe 11a pour des explications sur la lecture des tableaux

SPHA FUSC

Transects	SB1		SB2		Total		SB	
Total (m,%)	1	*100*	2	*100*	3	*100*	3	*100*
PINUS	-	-	2	*100*	2	*67*	2	*67*
BETULA-S	-	-	2	*100*	2	*67*	2	*67*
V	1	*100*	2	*100*	3	*100*	3	*100*

SPHA RUB

Transects	N1		N2		V1		V2		V3		V4		FB1		M2		SB1		Total		N		V		FB		M		SB	
Total (m,%)	3	*100*	9	*100*	24	*100*	25	*100*	*7*	*100*	8	*100*	18	*100*	5	*100*	9	*100*	108	*100*	12	*100*	64	*100*	18	*100*	5	*100*	*9*	*100*
POP-S	-	-	-	-	3	*13*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*3*	-	-	3	*5*	-	-	-	-	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*100*	9	*8*	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*100*
PINUS-S	2	*67*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*2*	2	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-
Pins à crochet	-	-	4	*44*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*4*	4	*33*	-	-	-	-	-	-	-	-
CEa	3	*100*	3	*33*	-	-	4	*16*	*1*	*14*	4	*50*	-	-	-	-	-	-	15	*14*	6	*50*	9	*14*	-	-	-	-	-	-
CEv	-	-	4	*44*	-	-	-	-	-	-	-	-	14	*78*	5	*100*	-	-	23	*21*	4	*33*	-	-	14	*78*	5	*100*	-	-
ANDRO	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*28*	-	-	-	-	5	*5*	-	-	-	-	5	*28*	-	-	-	-
T	1	*33*	-	-	24	*100*	10	*40*	-	-	4	*50*	-	-	-	-	-	-	39	*36*	1	*8*	38	*59*	-	-	-	-	-	-
J	-	-	-	-	-	-	-	-	*6*	*86*	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*6*	-	-	6	*9*	-	-	-	-	-	-
CAREX	-	-	1	*11*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	1	*8*	-	-	-	-	-	-	-	-
MV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*100*	9	*8*	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*100*
V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*11*	1	*1*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*11*

SPHA MAG

Transects	N2		V4		SB1		L2		L3		L4		Total		N		V		SB		L	
Total (m,%)	9	100	1	100	12	100	17	100	39	100	10	100	88	100	9	100	1	100	12	100	66	100
ABIES	-	-	-	-	2	17	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	2	17	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	4	10	-	-	4	5	-	-	-	-	-	-	4	6
PINUS	-	-	-	-	-	-	17	100	-	-	-	-	17	19	-	-	-	-	-	-	17	26
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	15	88	-	-	-	-	15	17	-	-	-	-	-	-	15	23
PICEA-S	-	-	-	-	2	17	-	-	-	-	10	100	12	14	-	-	-	-	2	17	10	15
BETULA-S	-	-	-	-	9	75	-	-	-	-	-	-	9	10	-	-	-	-	9	75	-	-
Pins à crochet	8	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	9	8	89	-	-	-	-	-	-
CEa	6	67	1	100	-	-	-	-	-	-	-	-	7	8	6	67	1	100	-	-	-	-
CEv	1	11	-	-	-	-	-	-	6	15	-	-	7	8	1	11	-	-	-	-	6	9
Andro	-	-	-	-	-	-	2	12	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-	2	3
T	-	-	-	-	-	-	-	-	25	64	-	-	25	28	-	-	-	-	-	-	25	38
CAREX	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	100	10	11	-	-	-	-	-	-	10	15
MV	1	11	-	-	8	67	-	-	4	10	-	-	13	15	1	11	-	-	8	67	4	6
V	-	-	-	-	4	33	12	71	-	-	-	-	4	5	-	-	-	-	4	33	-	-

SPHA RUS

Transects	M1		SB1		L1		L2		Total		M		SB		L	
Total (m,%)	9	*100*	4	*100*	24	*100*	5	*100*	42	*100*	9	*100*	4	*100*	29	*100*
ABIES	-	-	1	*25*	8	*33*	5	*100*	14	*33*	-	-	1	*25*	13	*45*
ABIES-S	-	-	-	-	8	*33*	5	*100*	13	*31*	-	-	-	-	13	*45*
PICEA	6	*67*	-	-	-	-	-	-	6	*14*	6	*120*	-	-	-	-
PICEA-S	7	*78*	1	*25*	-	-	-	-	8	*19*	7	*140*	1	*11*	-	-
CEv	8	*89*	-	-	-	-	-	-	8	*19*	8	*160*	-	-	-	-
JCarex-trans	-	-	-	-	16	*33*	-	-	16	*38*	-	-	-	-	16	*55*
V	1	*11*	4	*100*	-	-	5	*100*	10	*24*	1	*20*	4	*44*	5	*17*

SPHA ANG

Transects	N2		SB1		SB2		SB3		L2		L3		Total		N		SB		L	
Total (m,%)	28	*100*	1	*100*	2	*100*	7	*100*	6	*100*	22	*100*	66	*100*	28	*100*	10	*100*	28	*100*
ABIES	-	-	-	-	1	*50*	-	-	-	-	-	-	1	*2*	-	-	1	*10*	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*14*	3	*5*	-	-	-	-	3	*11*
PINUS	-	-	-	-	2	*100*	-	-	-	-	-	-	2	*3*	-	-	2	*20*	-	-
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*100*	-	-	6	*9*	-	-	-	-	6	*21*
PICEA	17	*61*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	*26*	17	*61*	-	-	-	-
BETULA	-	-	-	-	2	*100*	2	*29*	-	-	-	-	4	*6*	-	-	4	*40*	-	-
Pins à crochet	14	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	*21*	14	*50*	-	-	-	-
CEa	2	*7*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*3*	2	*7*	-	-	-	-
J	1	*4*	-	-	-	-	-	-	-	-	19	*86*	20	*30*	1	*4*	-	-	19	*68*
CAREX	2	*7*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*3*	2	*7*	-	-	-	-
MV	8	*29*	-	-	-	-	-	-	5	*83*	-	-	13	*20*	8	*29*	-	-	5	*18*
V	-	-	1	*100*	2	*100*	-	-	2	*33*	-	-	5	*8*	-	-	3	*30*	2	*7*
LUZ	-	-	-	-	-	-	4	*57*	-	-	-	-	4	*6*	-	-	4	*40*	-	-

SPHA CAP

Transects	N2		V2		V3		V4		FB1		M1		M2		SB2		SB4		L2		L3		Total		N		V		FB		M		SB		L	
Total (m,%)	5	*100*	11	*100*	1	*100*	5	*100*	80	*100*	103	*100*	53	*100*	9	*100*	8	*100*	45	*100*	66	*100*	386	*100*	5	*100*	17	*100*	80	*100*	156	*100*	17	*100*	111	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	-	-	1	*11*	7	*88*	-	-	-	-	9	*2*	-	-	-	-	-	-	1	*1*	8	*47*	-	-
PINUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*89*	-	-	44	*98*	-	-	52	*13*	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*47*	44	*40*
PICEA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	9	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	10	*3*	-	-	-	-	-	-	10	*6*	-	-	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*11*	7	*88*	2	*4*	-	-	10	*3*	-	-	-	-	-	-	0	*0*	8	*47*	2	*2*
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	*29*	10	*19*	-	-	-	-	-	-	-	-	40	*10*	-	-	-	-	-	-	40	*26*	-	-	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*89*	-	-	-	-	-	-	8	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*47*	-	-
PINUS-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23	*51*	-	-	23	*6*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23	*21*
Pins à crochet	4	*80*	-	-	-	-	-	-	-	-	26	*25*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	*8*	4	*80*	-	-	-	-	26	*17*	-	-	-	-
Ea	1	*20*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*0*	1	*20*	-	-	-	-	0	*0*	-	-	-	-
CEa	4	*80*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*1*	4	*80*	-	-	-	-	0	*0*	-	-	-	-
CEv	-	-	-	-	1	*100*	-	-	80	*100*	102	*99*	14	*26*	-	-	-	-	-	-	63	*95*	260	*67*	-	-	1	*6*	80	*100*	116	*74*	-	-	63	*57*
VMIC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*13*	-	-	-	-	1	*0*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*6*	-	-
ANDRO	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*		-	-	-	-	-	-	-	31	*69*	-	-	32	*8*	-	-	-	-	1	*1*	-	-	-	-	31	*28*
T	-	-	8	*73*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	*5*	11	*3*	-	-	8	*47*	-	-	-	-	-	-	3	*3*
MV	-	-	-	-	-	-	5	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*2*	-	-	6	*2*	-	-	5	*29*	-	-	-	-	-	-	1	*1*
MVV-trans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*2*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*0*	-	-	-	-	-	-	1	*1*	-	-	-	-
V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	6	*11*	8	*89*	7	*88*	12	*27*	-	-	34	*9*	-	-	-	-	-	-	7	*4*	15	*88*	12	*11*

ANNEXE 11d

Tableaux des occurrences simultanées des groupements synusiaux bryophytiques et des groupements de plantes vasculaires sur chaque profil et chaque complexe (*suite*).

Consulter l'Annexe 11a pour des explications sur la lecture des tableaux

SPHA SUB

Transects	N1		N2		V1		V4		Total		N		V	
Total (m,%)	2	*100*	15	*100*	1	*100*	1	*100*	19	*100*	17	*100*	2	*100*
PINUS-S	2	*100*	-	-	-	-	-	-	2	*11*	2	*12*	-	-
Pins à crochet	-	-	4	*27*	-	-	-	-	4	*21*	4	*24*	-	-
CEa	1	*50*	3	*20*	-	-	-	-	4	*21*	4	*24*	-	-
T	2	*100*	1	*7*	1	*100*	1	*100*	5	*26*	3	*18*	2	*100*
CAREX	-	-	1	*7*	-	-	-	-	1	*5*	1	*6*	-	-

SPHA PAP

Transects	N1		N2		V1		V2		V3		Total		N		V	
Total (m,%)	16	*100*	60	*100*	13	*100*	24	*100*	2	*100*	115	100	76	*100*	39	*100*
Pins à crochet	-	-	44	*73*	-	-	-	-	-	-	44	38	44	*58*	-	-
CEa	11	*69*	15	*25*	-	-	-	-	-	-	26	23	26	*34*	-	-
CEv	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*100*	2	2	-	-	2	*5*
T	6	*38*	17	*28*	11	*85*	17	*71*	-	-	51	44	23	*30*	28	*72*
CAREX	-	-	21	*35*	-	-	-	-	-	-	21	18	21	*28*	-	-

SPHA CUSP

Transects	N1		N2		V1		V2		Total		N		V	
Total (m,%)	1	*100*	2	*100*	12	*100*	3	*100*	18	*100*	3	*100*	15	*100*
Pins à crochet	-	-	2	*100*	-	-	-	-	2	*11*	2	*67*	-	-
Ea	-	-	2	*100*	-	-	-	-	2	*11*	2	*67*	-	-
T	1	*100*	-	-	5	*42*	3	*100*	9	*50*	1	*33*	8	*53*

SPHA TEN

Transects	N1		N2		V1		V2		V3		V4		Total		N		V	
Total (m,%)	34	*100*	13	*100*	38	*100*	40	*100*	11	*100*	12	*100*	148	*100*	47	*100*	101	*100*
Pins à crochet	24	*71*	11	*85*	-	-	-	-	-	-	-	-	35	*24*	35	*74*	-	-
Ea	1	*3*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*1*	1	*2*	-	-
CEa	13	*38*	4	*31*	-	-	-	-	-	-	2	*17*	19	*13*	17	*36*	2	*2*
CEv	-	-	-	-	-	-	-	-	11	*100*	-	-	11	*7*	-	-	11	*11*
T	21	*62*	2	*15*	35	*92*	34	*85*	-	-	10	*83*	102	*69*	23	*49*	79	*78*
CAREX	-	-	7	*54*	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*5*	7	*15*	-	-

ODONT SPH

Transects	V1		FB1		Total	
Total (m,%)	25	*100*	7	*100*	32	*100*
POP-S	1	*4*	-	-	1	*3*
CEv	-	-	7	*100*	7	*22*
T	25	*100*	-	-	25	*78*

CALY FIS

Transects	V1		V3		V4		Total	
Total (m,%)	11	*100*	12	*100*	1	*100*	24	*100*
CEv	-	-	12	*100*	-	-	12	*50*
T	11	*100*	-	-	-	-	11	*46*
MV	-	-	-	-	1	*100*	1	*4*

CALY SPHA

Transects	N2		V1		V2		V3		V4		Total		N		V	
Total (m,%)	11	*100*	6	*100*	19	*100*	4	*100*	2	*100*	42	*100*	11	*100*	31	*100*
Pins à crochet	8	*73*	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*19*	8	*73*	-	-
CEa	7	*64*	-	-	4	*21*	-	-	1	*50*	12	*29*	7	*64*	5	*16*
CEv	-	-	-	-	-	-	4	*100*	-	-	4	*10*	-	-	4	*13*
T	3	*27*	6	*100*	8	*42*	-	-	1	*50*	18	*43*	3	*27*	15	*48*
CAREX	1	*9*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*2*	1	*9*	-	-

SPHA COMP

Transects	N1		N2		V1		V2		V3		V4		Total		N		V	
Total	7	*100*	11	*100*	5	*100*	17	*100*	2	*100*	2	*100*	44	*100*	18	*100*	26	*100*
CEa	7	*100*	9	*82*	-	-	-	-	-	-	1	*50*	17	*39*	16	*89*	1	*4*
CEv	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*100*	-	-	2	*5*	-	-	2	*8*
T	-	-	-	-	5	*100*	15	*88*	-	-	-	-	20	*45*	-	-	20	*77*
MV	-	-	2	*18*	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*5*	2	*11*	-	-

ANNEXE 11e

Tableaux des occurrences simultanées des groupements synusiaux bryophytiques et des groupements de plantes vasculaires sur chaque profil et chaque complexe (*suite*).

Consulter l'Annexe 11a pour des explications sur la lecture des tableaux

AULACO PAL

Transects	N1		N2		V2		V3		V4		SB3		Total		N		V		SB	
Total (m,%)	1	*100*	15	*100*	4	*100*	3	*100*	1	*100*	4	*100*	28	*100*	16	*100*	8	*100*	4	*100*
BETULA-S	1	*100*	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*100*	5	*18*	1	*6*	-	-	4	*100*
CEv	-	-	-	-	-	-	2	*67*	-	-	-	-	2	*7*	-	-	2	*25*	-	-
T	-	-	3	*20*	2	*50*	-	-	-	-	-	-	5	*18*	3	*19*	2	*25*	-	-
J	-	-	7	*47*	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*25*	7	*44*	-	-	-	-
CAREX	1	*100*	-	*0*	-	-	-	-	-	-	3	*75*	4	*14*	1	*6*	-	-	3	*75*
MV	-	-	6	*40*	-	-	-	-	1	*100*	-	-	7	*25*	6	*38*	1	*13*	-	-
CNIGRA	-	-	-	-	-	-	1	*33*	-	-	-	-	1	*4*	-	-	1	*13*	-	-

BRACHY RUT

Transects	N2		V1		V3		V4		SB1		L1		Total		N		V		SB		L	
Total (m,%)	30	*100*	22	*100*	5	*100*	31	*100*	1	*100*	9	*100*	98	*100*	30	*100*	58	*100*	1	*100*	9	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*100*	9	*9*	-	-	-	-	-	-	9	*100*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*100*	9	*9*	-	-	-	-	-	-	9	*100*
POP-S	-	-	4	*18*	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*4*	-	-	4	*7*	-	-	-	-
BETULA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	-	-	1	*1*	-	-	-	-	1	*100*	-	-
CEv	2	*7*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*2*	2	*7*	-	-	-	-	-	-
J	11	*37*	1	*5*	5	*100*	23	*74*	-	-	-	-	40	*41*	11	*37*	29	*50*	-	-	-	-
CAREX	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	*100*	9	*9*	-	-	-	-	-	-	9	*100*
MV	24	*80*	21	*95*	-	-	15	*48*	-	-	-	-	60	*61*	24	*80*	36	*62*	-	-	-	-
V	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	-	-	1	*1*	-	-	-	-	1	*100*	-	-

LOPHOCOL

Transects	N1		N2		V2		V3		V4		M1		M2		SB3		L2		L3		L4		Total		N		V		M		SB		L	
Total (m,%)	8	*100*	15	*100*	2	*100*	15	*100*	2	*100*	2	*100*	3	*100*	1	*100*	7	*100*	4	*100*	1	*100*	60	*100*	23	*100*	19	*100*	5	*100*	1	*100*	12	*100*
ABIES	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*29*	4	*100*	1	*100*	7	*12*	-	-	-	-	-	-	-	-	7	*58*
PICEA	-	-	4	*27*	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*33*	-	-	-	-	-	-	-	-	5	*8*	4	*17*	-	-	1	*20*	-	-	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*86*	5	*100*	-	-	10	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-	10	*83*
POP-S	3	*38*	-	-	-	-	1	*7*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*7*	3	*13*	1	*5*	-	-	-	-	-	-
PICEA-S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*50*	1	*33*	-	-	-	-	-	-	1	*100*	3	*5*	-	-	-	-	2	*40*	-	-	1	*8*
PINUS-S	5	*63*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*14*	-	-	-	-	6	*10*	5	*22*	-	-	-	-	-	-	1	*8*
Pins à crochet	-	-	8	*53*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	*13*	8	*35*	-	-	-	-	-	-	-	-
CEa	5	*63*	4	*27*	2	*100*	-	-	1	*50*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	*20*	9	*39*	3	*16*	-	-	-	-	-	-
CEv	-	-	-	-	-	-	13	*87*	-	-	2	*100*	1	*33*	-	-	-	-	-	-	-	-	16	*27*	0	*0*	13	*68*	3	*60*	-	-	-	-
CAREX	3	*38*	1	*7*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	*7*	4	*17*	-	-	-	-	-	-	-	-
MV	-	-	1	*7*	-	-	-	-	1	*50*	-	-	2	*67*	-	-	1	*14*	1	*25*	-	-	6	*10*	1	*4*	1	*5*	2	*40*	-	-	2	*17*
V	-	-	2	*13*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	*86*	3	*75*	-	-	11	*18*	2	*9*	-	-	-	-	-	-	9	*75*
LUZ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	*100*	-	-	-	-	-	-	1	*2*	-	-	-	-	-	-	1	*100*	-	-
CNIGRA	-	-	-	-	-	-	2	*13*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	*3*	-	-	2	*11*	-	-	-	-	-	-

Numéro du profil	N02	N01	V01	V02	V03	V02	V02	V01	N01	V3	V01	V02	V02
	Gymno infl	Mylia anom	Plagio denti	Lophoz longi	Plagio cur	Scap irr	Kurzia pau	Cephal lotis	Ceph bicusp	Callierg cusp	Spha subsec	Ceph con	Spha molle
Total	5	2	1	2	1	1	1	3	9	5	1	3	2
Pins à crochet	5	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
Ea	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CEa	4	2	-	1	-	1	-	-	9	-	-	2	-
CEv	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
T	-	-	-	-	-	-	1	3	1	-	1	-	2
J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4		-	-
MV	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CNIGRA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-

ANNEXE 11f

Tableaux des occurrences simultanées des groupements synusiaux bryophytiques et des groupements de plantes vasculaires sur chaque profil et chaque complexe (*suite*).

Consulter l'Annexe 11a pour des explications sur la lecture des tableaux

CALY NEES

Transects	V3		M1		SB3		L2		Total	
Total	7	*100*	1	*100*	2	*100*	1	*100*	11	*100*
ABIES	-	-	1	*100*	-	-	1	*100*	2	*18*
ABIES-S	-	-	-	-	-	-	1	*100*	1	*9*
PICEA-S	-	-	1	*100*	-	-	-	-	1	*9*
BETULA-S	-	-	-	-	1	*50*	-	-	1	*9*
CEv	7	*100*	-	-	-	-	-	-	7	*64*
MV	-	-	-	-	1	*50*	-	-	1	*9*
V	-	-	1	*100*	-	-	1	*100*	2	*18*

POL STRICT

Transects	V02		N02		Total	
Total (m, %)	12	*100*	5	*100*	17	*100*
Pins à crochet	-	-	4	*80*	4	*24*
CEa	-	-	2	*40*	2	*12*
T	6	*50*	-	-	6	*35*
MV	-	-	2	*40*	2	*12*

CALY MUEL

Transects	N2		SB1		SB2		Total		SB	
Total	3	*100*	4	*100*	1	*100*	8	*100*	5	*100*
ABIES	-	-	1	*25*	1	*100*	2	*25*	2	*40*
PICEA	3	*100*	-	-	-	-	3	*38*	-	-
ABIES-S	-	-	-	-	1	*100*	1	*13*	1	*20*
PICEA-S	-	-	1	*25*	-	-	1	*13*	1	*20*
BETULA-S	-	-	3	*75*	-	-	3	*38*	3	*60*
V	-	-	4	*100*	1	*100*	5	*63*	5	*100*

CAMPYLO

Transects	M02		FB01		Total	
Total (m, %)	1	*100*	7	*100*	8	*100*
PICEA	1	*100*	-	-	1	*12*
PICEA-S	1	*100*	-	-	1	*12*
C	-	-	6	*86*	6	*75*
CEv	-	-	1	*14*	1	*12*
V	1	*100*	-	-	1	*12*

DICRA DENUD

Transects	SB1		SB4		Total		SB	
Total	3	*100*	1	*100*	4	*100*	4	*100*
ABIES	2	*67*	1	*100*	3	*75*	3	*75*
ABIES-S	2	*67*	1	*100*	3	*75*	3	*75*
V	3	*100*	1	*100*	4	*100*	4	*100*

PELLIA

Transects	L03		L01		Total	
Total (m, %)	1	*100*	12	*100*	13	*100*
ABIES	1	*100*	12	*100*	13	*100*
ABIES-S	1	*100*	12	*100*	13	*100*
V	1	*100*	-	-	1	*8*

MNIUM

Transects	M02		M01		V03		Total	
Total (m, %)	1	*100*	1	*100*	1	*100*	3	*100*
ABIES	-	-	1	*100*	-	-	1	*33*
PICEA	1	*100*	-	-	-	-	1	*33*
POP-S	-	-	-	-	1	*100*	1	*33*
PICEA-S	1	*100*	1	*100*	-	-	2	*67*
MVV-trans	1	*100*	-	-	-	-	1	*33*
V	-	-	1	*100*	-	-	1	*33*
CNIGRA	-	-	-	-	1	*100*	1	*33*

SPHA QUINQ

Transects	V01		V03		Total	
Total (m, %)	1	*100*	1	*100*	2	*100*
CEv			1	*100*	1	*50*
T	1	*100*			1	*50*

DICRA BON

Transects	N01		V04		V2		Total	
Total (m, %)	4	*100*	2	*100*	1	*100*	7	*100*
PINUS-S	2	*50*	-	-	-	-	2	*29*
CEa	4	*100*	-	-	-	-	4	*57*
T	1	*25*	-	-	1	*100*	2	*29*
MV	-	-	2	*100*	-	-	2	*29*

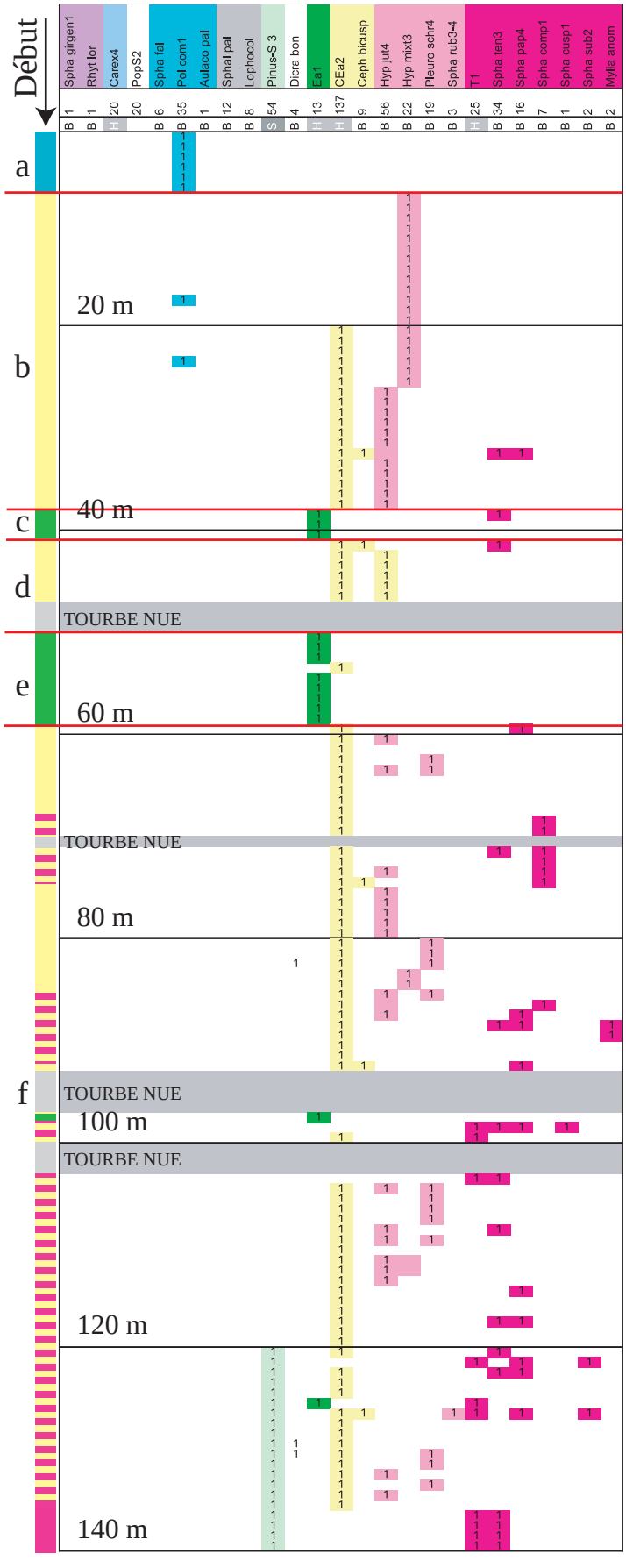
SCLERO PURUM

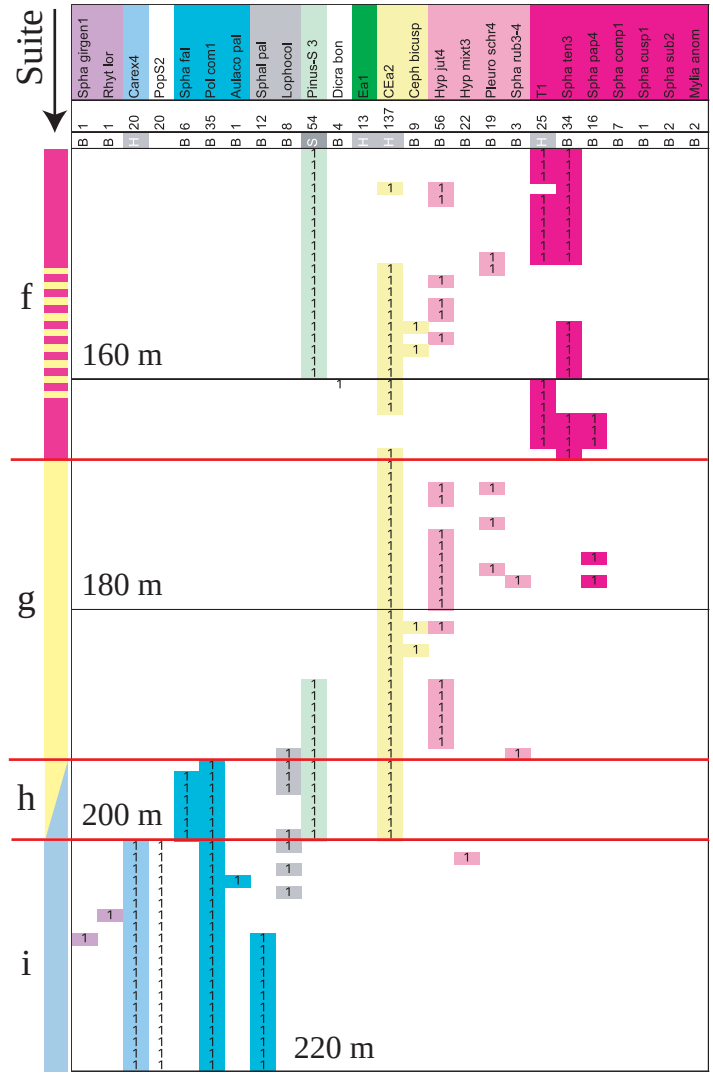
Transects	V1		V2		V3		V4		Total	
Total	1	*100*	4	*100*	1	*100*	17	*100*	23	*100*
POP-S	1	*100*	-	-	-	-	-	-	1	*4*
CEa	-	-	-	-	-	-	1	*6*	1	*4*
T	-	-	-	-	-	-	3	*18*	3	*13*
J	-	-	-	-	1	*100*	-	-	1	*4*
MV	1	*100*	-	-	-	-	16	*94*	17	*74*

LEPIDO REPT

Transects	V3		M2		SB2		L2		Total	
Total	2	*100*	1	*100*	2	*100*	1	*100*	6	*100*
ABIES	-	-	-	-	2	*100*	1	*100*	3	*50*
PICEA	-	-	1	*100*	-	-	-	-	1	*17*
ABIES-S	-	-	-	-	2	*100*	1	*100*	3	*50*
PICEA-S	-	-	1	*100*	-	-	-	-	1	*17*
CEv	2	*100*	-	-	-	-	-	-	2	*33*
MVV-trans	-	-	1	*100*	-	-	-	-	1	*17*
V	-	-	-	-	-	-	1	*100*	1	*17*

ANNEXE 12a
Profil phytocénotique N1





Indications sur la lecture des profils

Le profil phytocénotique représente la répartition des groupements synusiaux le long des profils de référence. Le nom des groupements est indiqué dans la première ligne en partant du haut. La seconde ligne indique le nombre d'occurrences du groupement sur l'ensemble du profil, la troisième ligne indique la nature du groupement avec B pour un groupement bryophytique, H pour un herbacé, S pour un arbustif et T pour un arborescent.

La présence dans un des incréments du profil d'un groupement est signifiée par le chiffre 1. Les couleurs des groupements synusiaux sont celles qui délimitent les groupes de synusies par affinité phytocénotique, en rapport avec les tableaux des Annexes 13b à 13d.

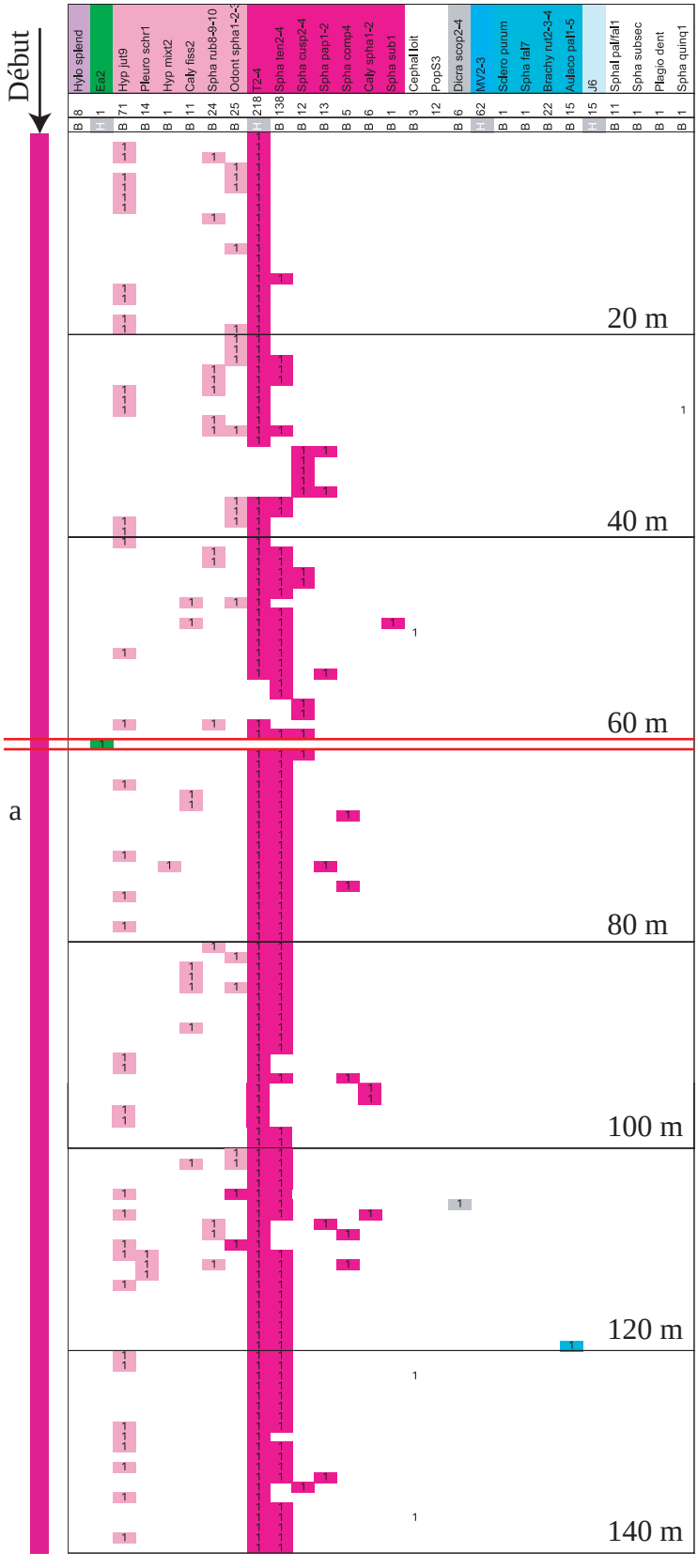
Les lignes horizontales rouges délimitent les tronçons phytocénotiques (voir p. 65), les lettres renvoient au texte. Les couleurs de la colonne de gauche renvoie au type de phytocénose explicité dans le texte et repris dans les Annexes 14a à 14 e.

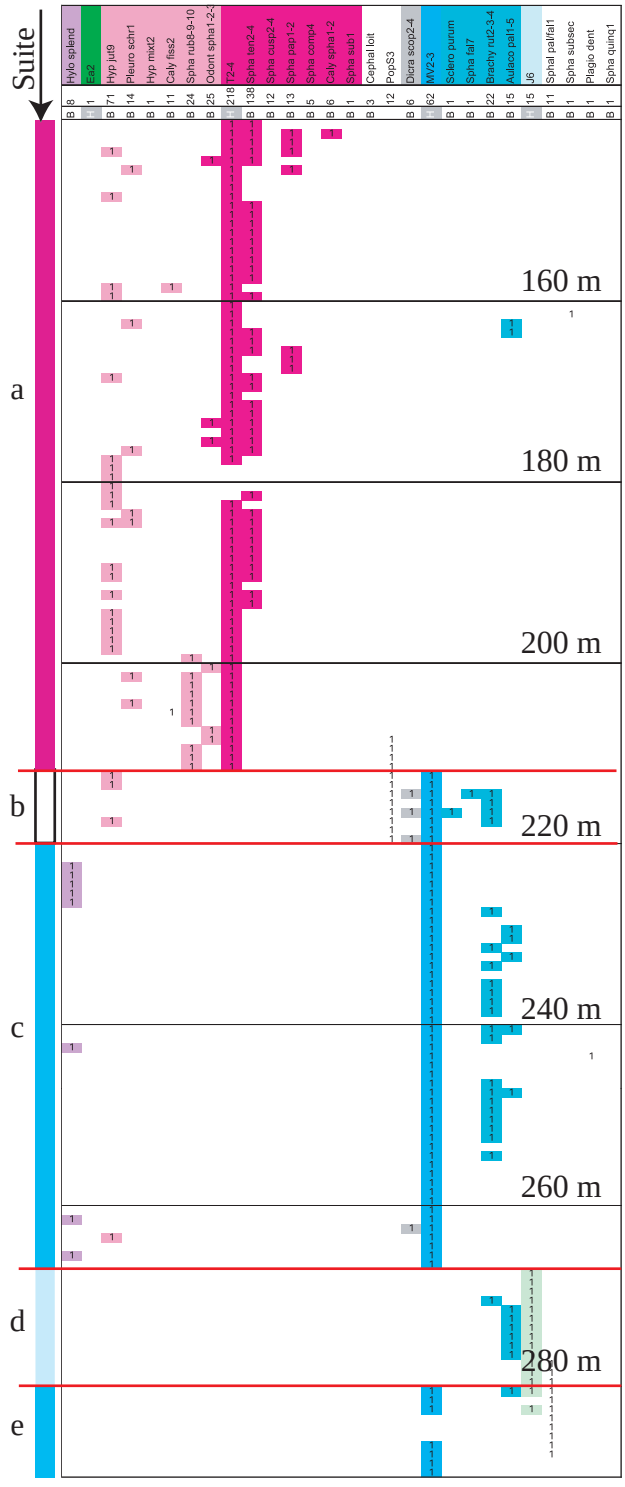
ANNEXE 12b

Profil phytocénotique N2 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)

ANNEXE 12c

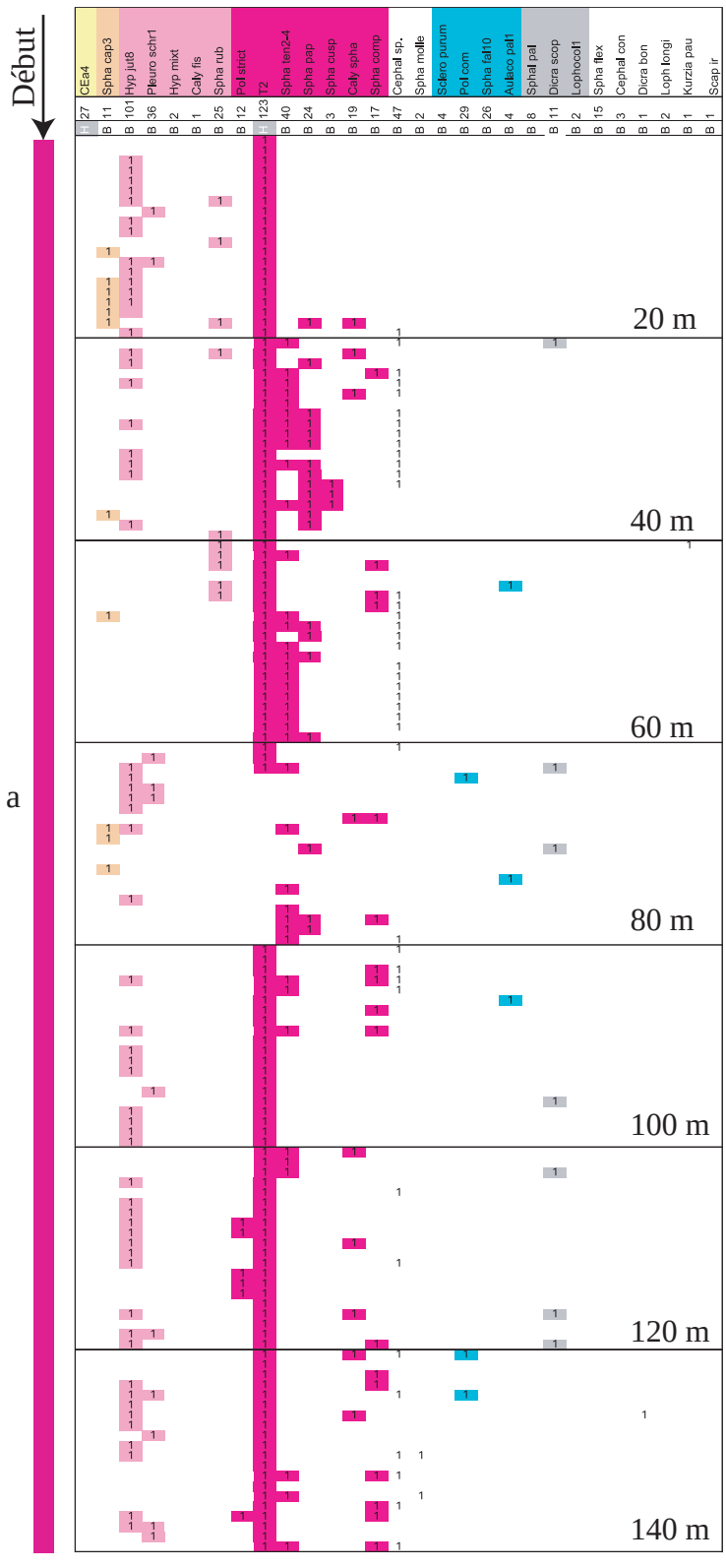
Profil phytocénotique V1 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)

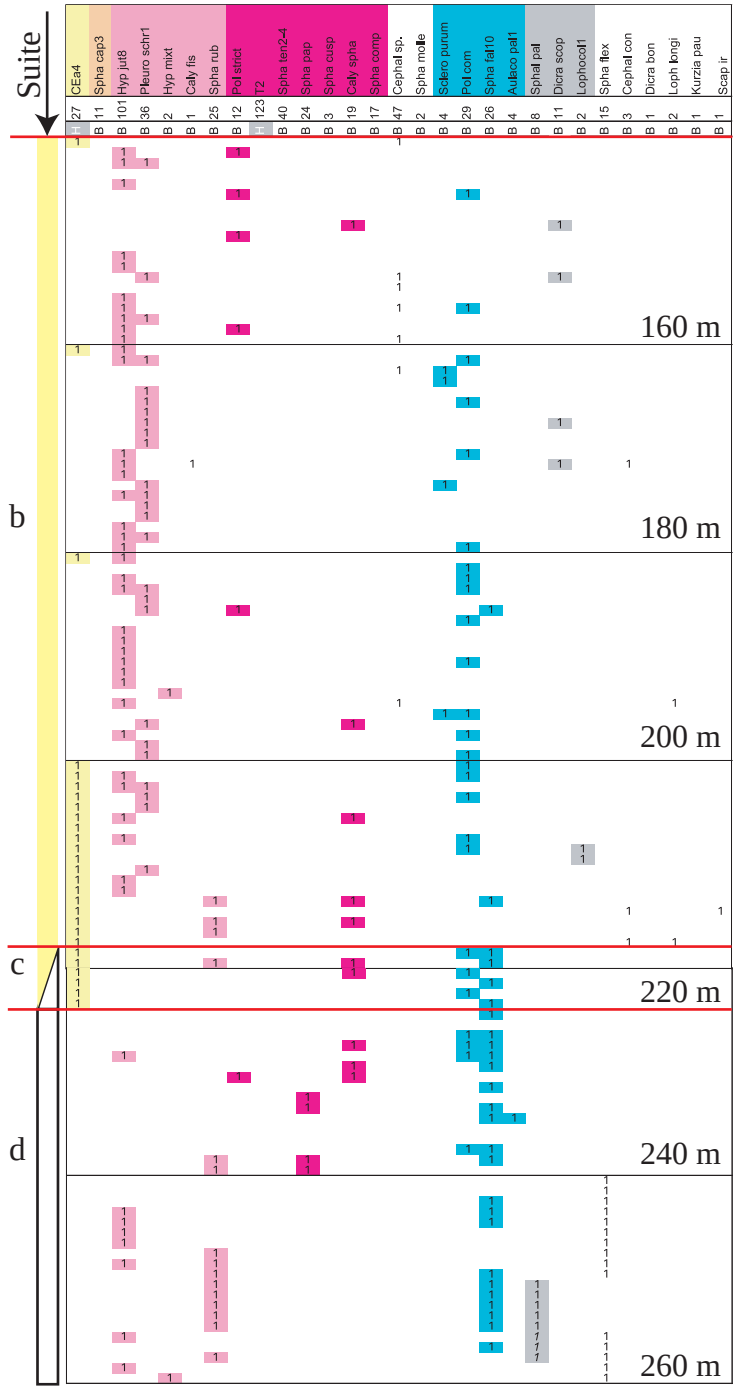




ANNEXE 12d

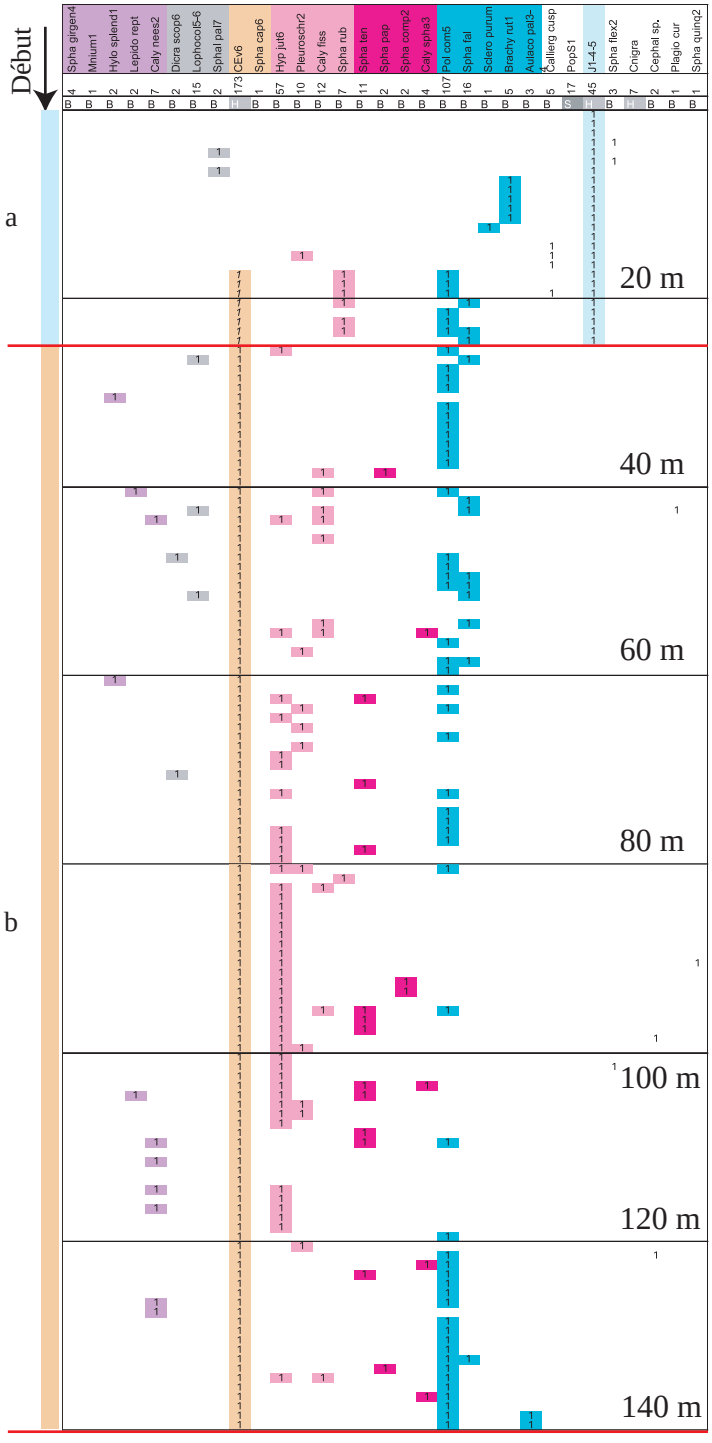
Profil phytocénotique V2 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)

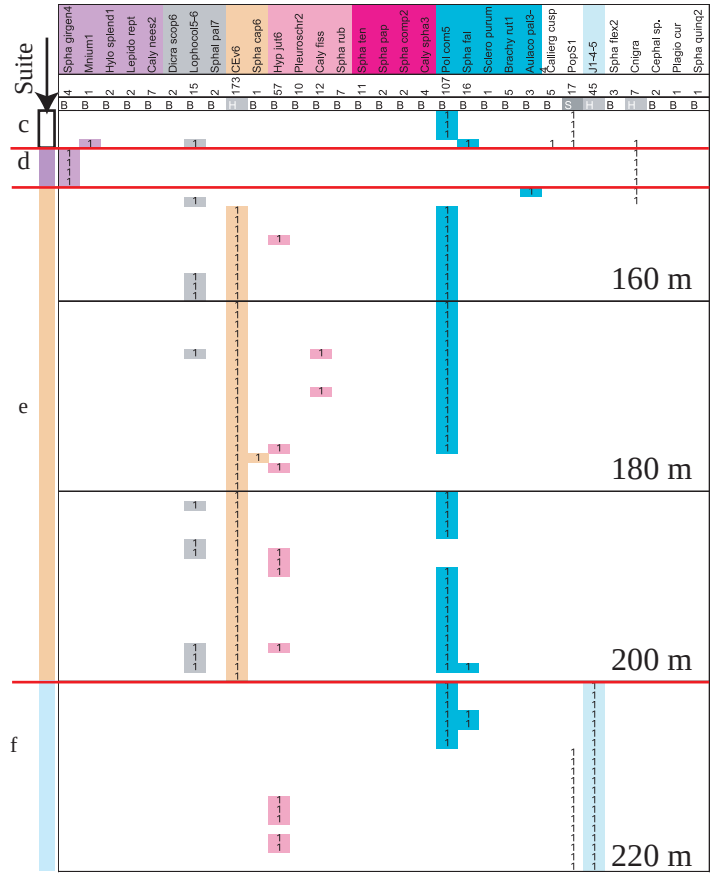




ANNEXE 12e

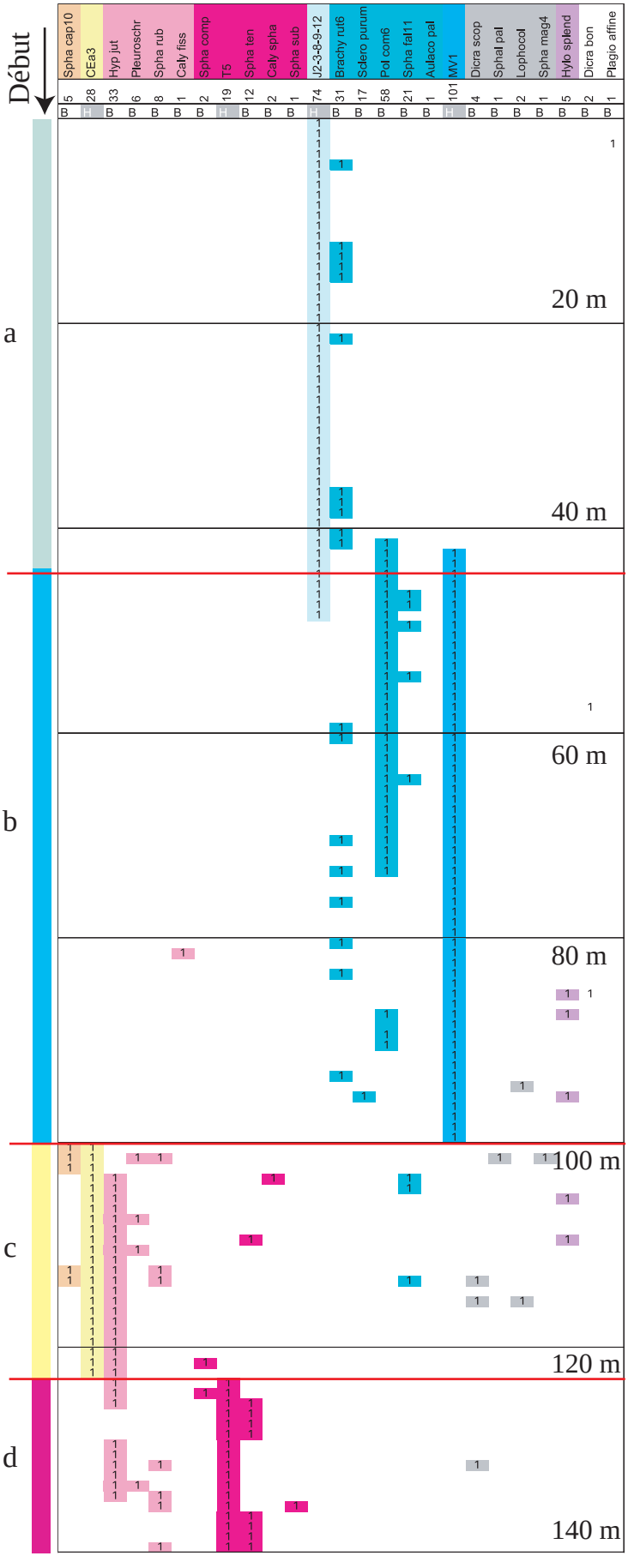
Profil phytocénotique V3 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)

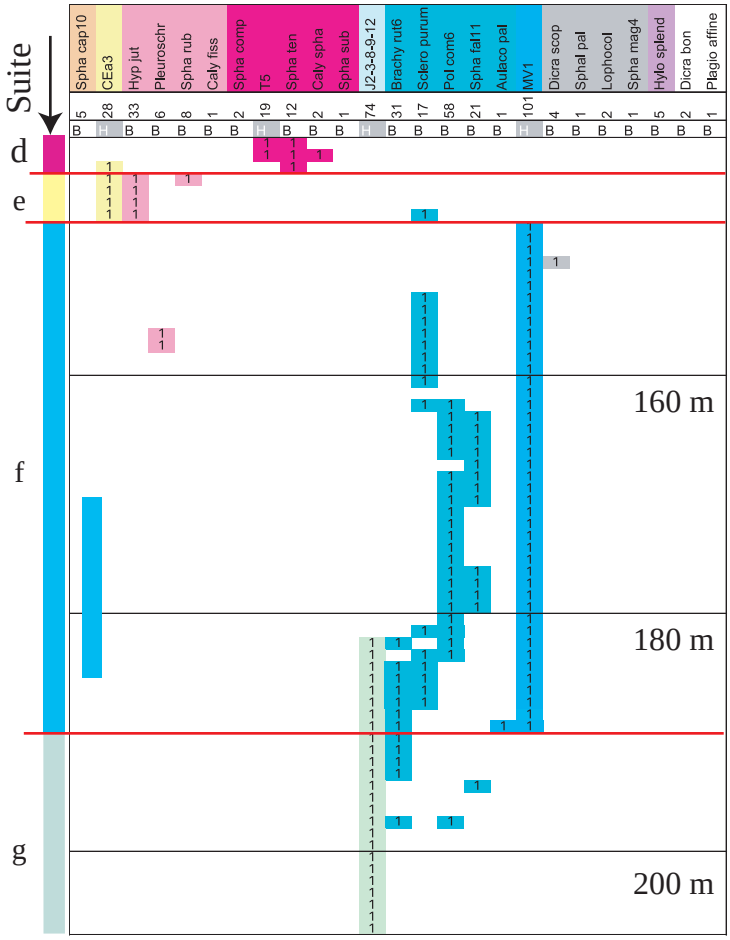




ANNEXE 12f

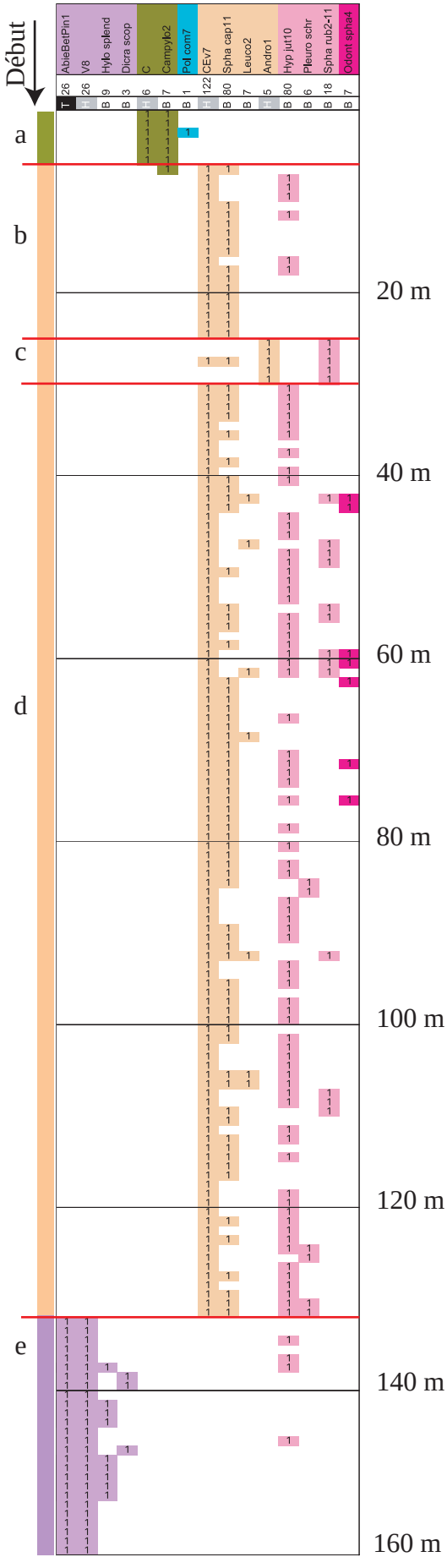
Profil phytocénotique V4 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)





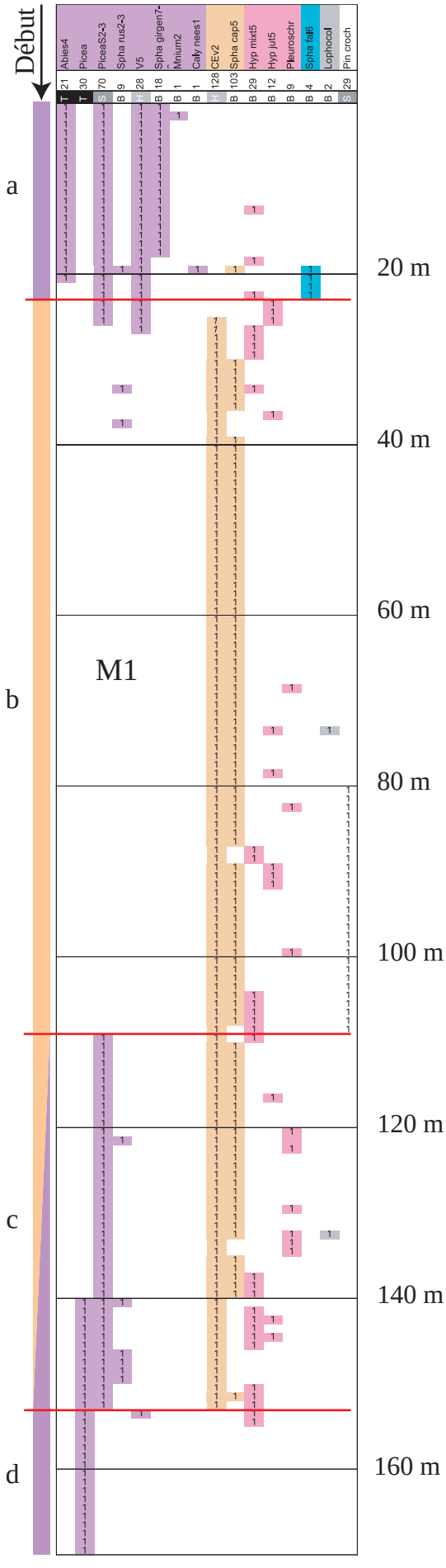
ANNEXE 12g

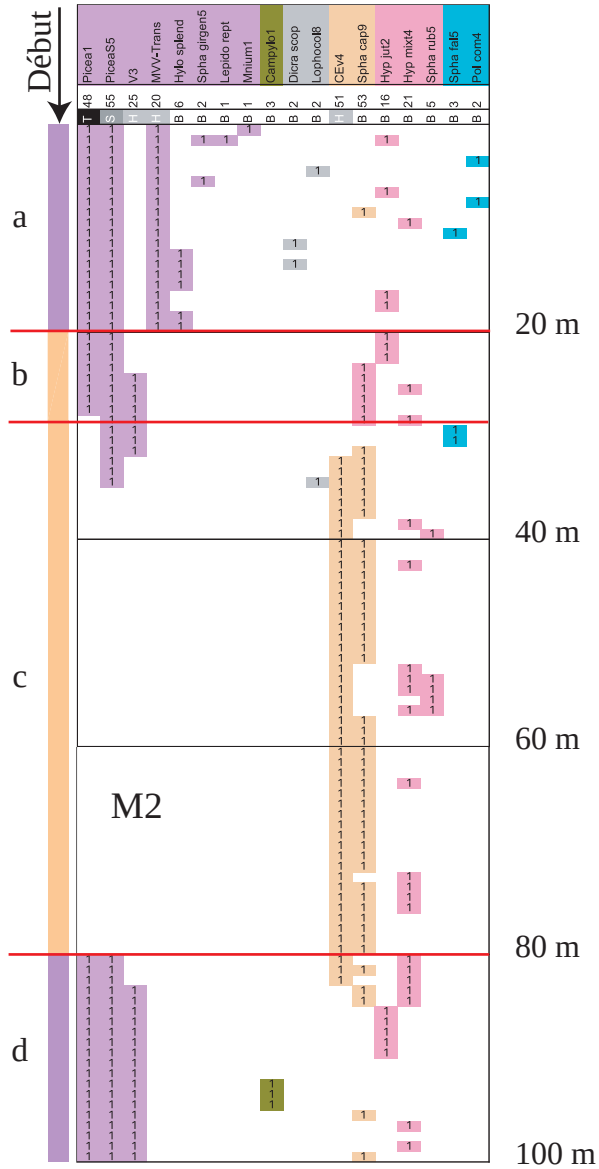
Profil phytocénotique FB (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)



ANNEXE 12h

Profils phytocénotiques M1 et M2 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)

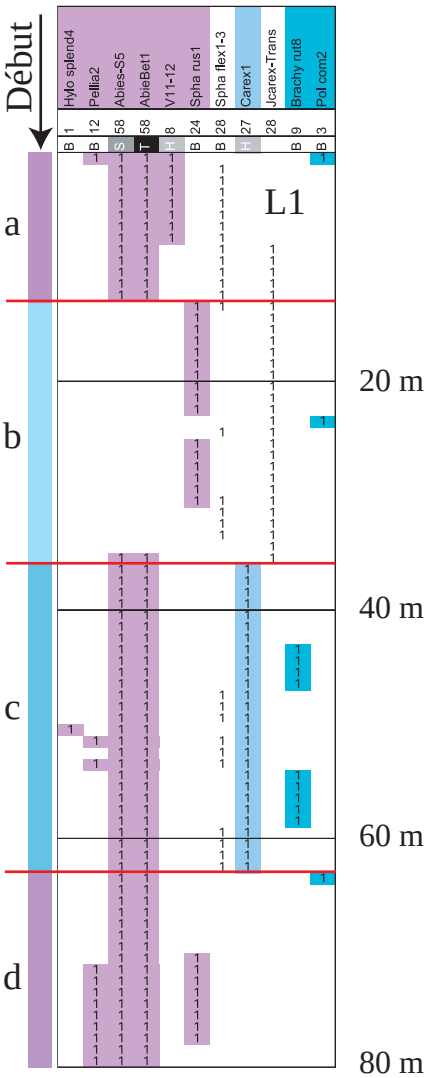


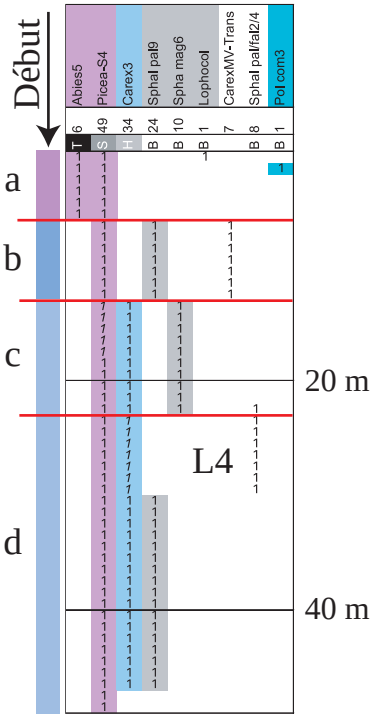


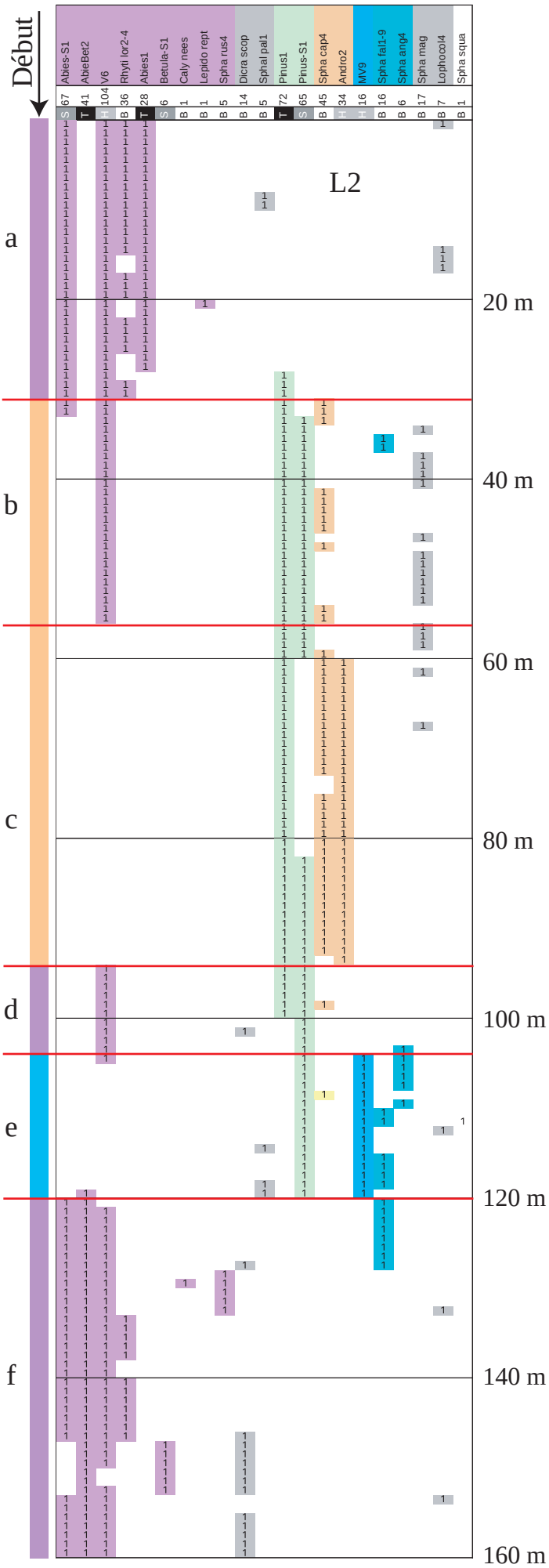
ANNEXE 12i

Profils phytocénotiques L1, L2 et L4

(Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)

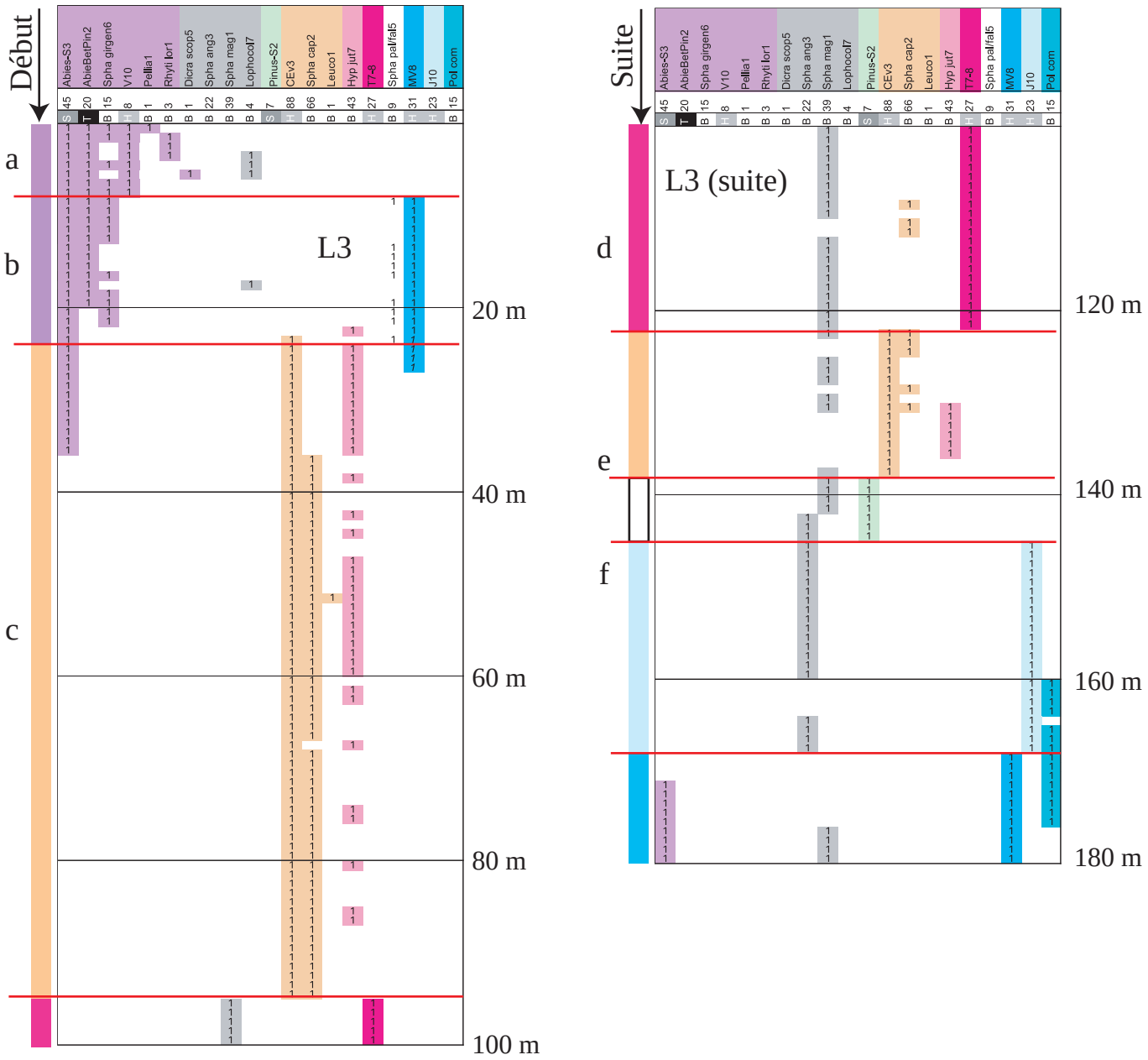






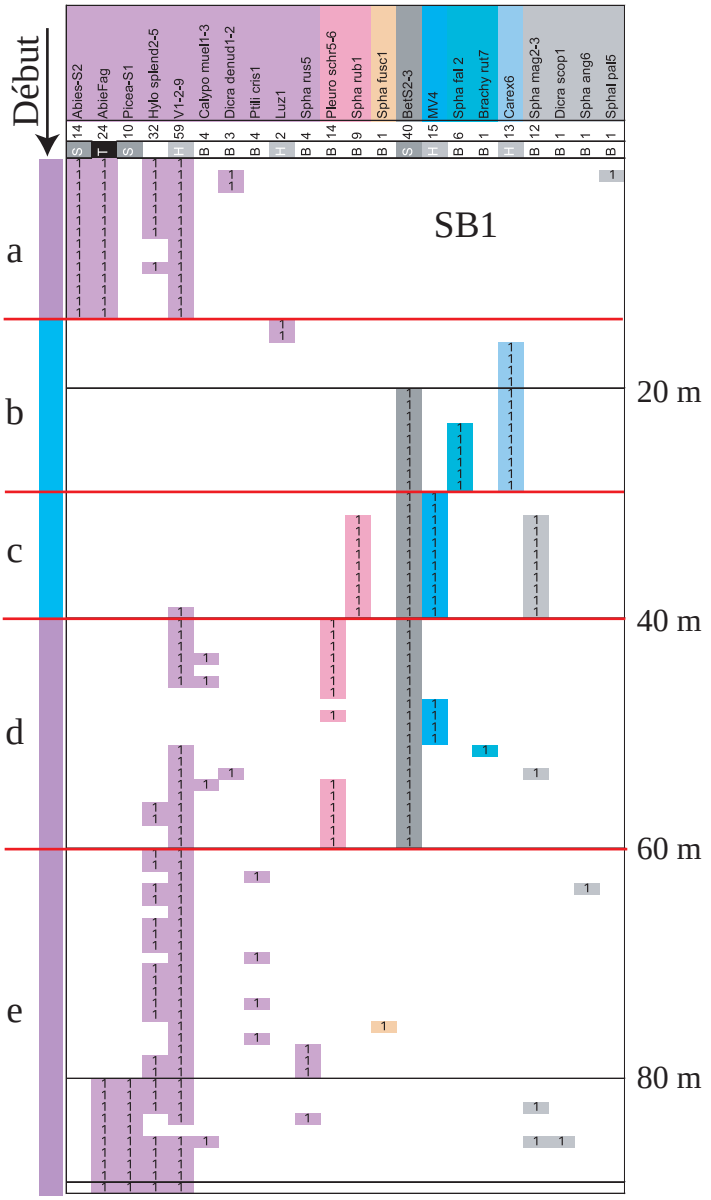
ANNEXE 12j

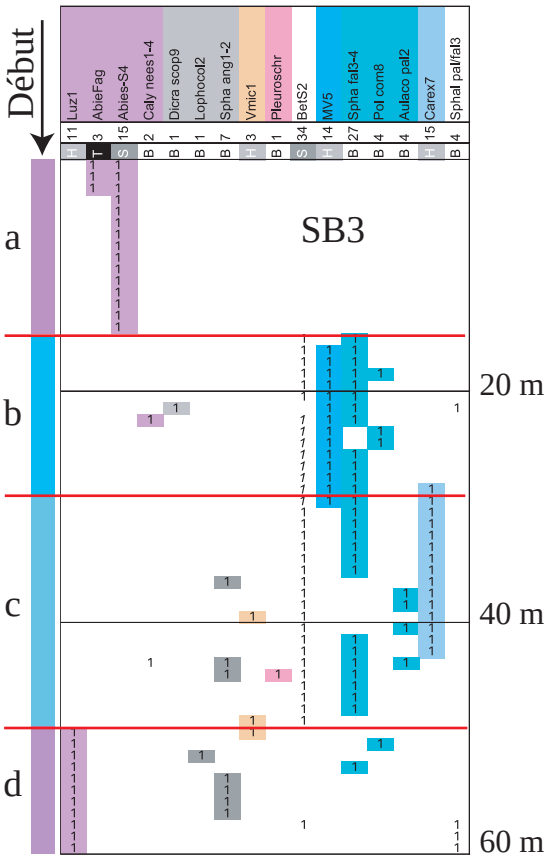
Profil phytocénotique L3 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)

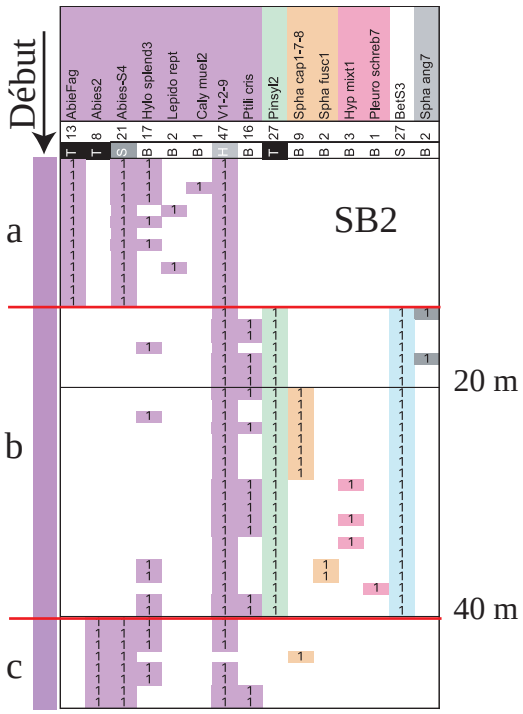


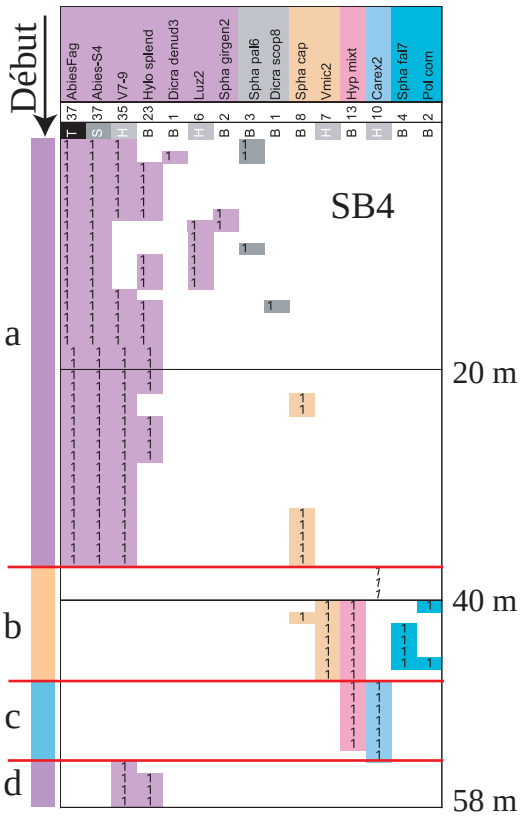
ANNEXE 12k

Profils phytocénotiques SB1, SB2, SB3 et SB4 (Explications sur la lecture du profil en Annexe N1)









ANNEXE 13a

Tableaux ordonnés des relevés des phytocénoses: tableau des phytocénoses de hauts-marais.

Les couleurs des groupements synusiaux se rapportent à leurs affinités phytocénotiques telles que décritent dans le texte

				E. angustifolium			Callunaie à pleurocarpes								Gazon à trichophore					Callunaie à S. capillifolium								andromède		
Nom du relevé			aFB1	fN2	cN1	eN1	dN1	gN2	eV4	gN1	bN1	fN1	bV2	dN2	cV4	dV4	aV1	aV2	hN2	bV3	dFB1	eV3	bM1	cL3	cM1	cM2	bFB1	eL3	cFB1	cL2	dL3
Longueur du relevé (m)			6	4	3	9	6	7	5	27	31	107	36	117	23	19	232	140	19	115	102	53	86	15	46	50	19	16	5	38	27
C	H	1	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Campylopus	B	1	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ea	H	4	-	100	100	89	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GYMNO INFL	B	3	-	25	-	-	-	43	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CEa	H	13	-	25	-	11	100	100	100	100	58	73	27	68	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CEPH BICUSP	B	4	-	-	-	-	17	-	-	7	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HYP JUT	B	21	-	-	-	100	83	57	80	59	35	22	46	44	87	47	29	36	-	39	69	13	10	50	7		32	38	-	-	-
SPHA RUB	B	14	-	-	-	-	-	-	20	7	-	1	4	3	13	21	10	6	-	1	13	-	-	-	-	10	-	-	100	-	-
PLEURO SCHR	B	13	-	-	-	-	-	-	-	11	-	15	32	15	13	5	6	7	5	8	6	-	3	-	13	-	-	-	-	-	-
HYP MIXT	B	6	-	-	-	-	-	-	-	-	61	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	30	22	-	-	-	-	-
CALY FISS	B	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	5	-	-	9	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
POL STRIC	B	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	3	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T	H	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23	-	-	83	-	94	77	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
SPHA TEN	B	13	-	-	33	-	17	-	20	4	3	28	-	3	4	53	59	25	11	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CALY SPHA	B	10	-	-	-	-	-	14	-	-	-	-	6	5	4	5	3	6	16	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA COMP	B	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	8	4	5	2	11	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA PAP	B	8	-	-	-	-	-	-	-	7	3	12	-	15	-	-	6	13	89	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA CUSP	B	4	-	50	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	5	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA SUB	B	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	4	-	5	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA CAP	B	16	-	25	-	-	-	14	-	-	-	-	-	3	22	-	-	7	-	-	63	2	85	81	63	82	79	31	20	84	11
CEv	H	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	100	96	98	100	96	96	-	-	20	-	-
LEUCO	B	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
ANDRO	H	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	89	-
AULACO PAL	B	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
POL COM	B	9	17	-	-	-	-	-	-	-	6	-	24	3	-	-	-	2	-	43	-	81	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA FAL	B	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2	13	-	-	-	-	8	-	2	-	-	-	4	-	-	-	-	-
DICRA SCOP	B	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	3	9	5	1	4	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LOPHOCOL	B	10	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	3	4	4	-	-	-	-	3	-	21	1	-	2	2	-	-	-	-	-
SPHA MAG	B	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38	-	13	93
SPHA PAL	B	3	-	-	-	-	-	14	-	-	-	-	-	1	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pins à crochet	S	5	-	100	-	-	-	100	-	-	-	-	-	84	-	-	-	-	32	-	-	-	34	-	-	-	-	-	-	-	-
V	H	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	2	6	-	-	-	-	-
PICEA-S	S	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	96	12	-	-	-	-	-
PINUS	T	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
PINUS-S	S	4	-	-	-	-	-	-	-	26	-	37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42	-

Synusies occasonielles : eV4 : SCLERO PURUM, 20 - fN1 : DICRA BON, 4 ; MYLIA ANOM, 2 - bV2 : SCLERO PURUM, 5 ; CEPH CON, 4 ; LOPH LONG, 3 ; SCAP IR, 1 - dN2, SPHA ANG 3 ; RHYTI LOR, 2 - cV4 : HYLO SPLEND, 9 - aV1 : ODON SPHA, 11 ; POP-S, 2 - aV2 : DICRA BON, 1 ; KURZIA PAU, 1 ; SPHA MOLLE, 1 - bV3 : HYLO SPLEND, 2 ; LEPIDO REPT, 2, PLAGIO CUR, 1 ; SPHA QUINQ, 1 ; SPHA FLEX, 1 - dFB1 : ODON SPHA, 7- eV3 : CNIGRA, 4- bM1 : SPHA RUS, 2 - cL3 : MV, 6 ; SPHA PAL/FAL, 1 ; ABIES-S, 18 - cM1 : SPHA RUS, 13 ; PICEA, 33 - bFB1 : CAMPYLO, 5.

ANNEXE 13b

Tableaux ordonnés des relevés des phytocénoses: tableau des phytocénoses de bas-marais et prairies.
Les couleurs des groupements synusiaux se rapportent à leurs affinités phytocénotiques telles que décritent dans le texte

			Moliniaie													Jonchaie							Caricaie						
Nom du relevé			cSB1	hL3	bSB3	bV4	fV4	eL2	bL3	bV1	cV1	lN2	iN2	cN2	eV1	gV4	aV3	kN2	fV3	gL3	dV1	aV4	iN1	cSB3	cL4	dL4	bSB1	cSB4	eN2
Longueur du relevé (m)			11	12	14	58	37	15	15	8	47	89	25	23	10	23	25	18	20	23	13	42	20	20	10	26	13	7	27
SPHA PAP	B	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	81
SPHA TEN	B	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26
CALY SPHA	B	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
SPHA SUB	B	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
CEv	H	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	-	-	-	-	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HYP JUT	B	8	-	-	-	-	-	-	7	38	2	21	52	4	-	-	-	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26
PLEURO SCHRE	B	6	-	-	-	-	5	-	-	-	-	4	12	17	-	-	4	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-
SPHA RUB	B	4	82	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
HYP MIXT	B	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	86	-
MV	H	15	100	100	93	100	100	100	100	100	100	88	24	78	70	17	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-
POP-S	S	5	-	-	-	-	-	-	-	100	-	16	-	-	-		-	39	65	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-
BETULA-S	S	4	100	-	93	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	69	-	-
BRACHY RUT	B	10	-	-	-	14	3	-	-	50	36	35	-	-	-	48	20	17	-	-	8	26	-	-	-	-	-	-	-
SCLERO PUR	B	5	-	-	-	2	30	-	-	13	-	-	-	-	-	17	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA FAL	B	11	-	-	86	9	32	40	53	13	-	-	-	-	-	4	12	61	10	-	-	-		70	-	-	46	-	-
POL COM	B	13	-	67	21	60	57	-	-	-	-	-	4	65	-	4	24	61	35	83	-	2	100	-	-	-	-	-	-
AULACO PAL	B	7	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-	4	-	10	4	-	-	-	-	23	-	5	20	-	-	-	-	-
J	H	10	-	-	-	12	-	-	-	-	-	10	-	-	20	100	100	100	100	100	100	100	-	-	-	-	-	-	-
CAREX	H	8	-	-	7		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	70	100	92	100	100	89
DICRA SCOP	B	8	-	-	7		3	-	-	38	2	2	8	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
LOPHOCOL	B	6	-	-	-	2	-	7	7	-	-	-	4	13	-	-	-	-	-	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-
SPHA MAG	B	4	82	33	-	-	-	-	-	-	-	1	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-
SPHA ANG	B	5	-	-	-	-	-	27	-	-	-	1	-	70	-	-	-	-	-	83	-	-	-	15	-	-	-	-	-
SPHA PAL	B	6	-	-	-	-	-	20	-	-	-	1	-	4	-	-	8	-	-	-	-	-	60	-	-	65	-	-	-
SPHA PAL/FAL	B	5	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	80	-	-	-	-	-	23	-	-	-	10	27	-	-	-
HYLO SPLEND	B	2	-	-	-	5	-	-	-	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA GIRGEN	B	1	-	-	-	-	-	-	67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PICEA-S	S	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	62	-	-	-
ABIES-S	S	2	-	75	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ABIEBET	T	1	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
V	H	1	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ABIEBETPIN	T	1	-	-	-	-	-	-	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PICEA	T	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA FLEX	B	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PINUS-S	S	1	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pins à crochet	S	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100

Synusies occasonielles : bSB3 : CALY NEES, 7- bV4 : DICRA BON, 3 ; CALY FISS, 2 - eL2 : SPHA SQUA, 7 ; SPHA CAP, 7 - cV1, PLAGIO DENTI, 2 - lN2 : SPHA COMP, 2 - iN2 : POLY STRICT, 4 - cN2 : RHYTI LOR, 4 - aV3 : CALLIERG CUS, 16 - aV4 : PLAGIOM AFFINE, 2 - iN1 : RHYTI LOR, 5 - cSB3 : CALY NEES, 5 ; VMIC, 10.

ANNEXE 13c

Tableaux ordonnés des relevés des phytocénoses: tableau des phytocénoses de forêt.

Les couleurs des groupements synusiaux se rapportent à leurs affinités phytocénotiques telles que décritent dans le texte

			Myrtillaie ouverte			Sapinière à bouleau et pin						Sapinière						Transition			Pessière								
Nom du relevé			dSB4	dL2	dSB1	dL1	cL1	aL1	fL2	aL3	eFB1	aSB3	aL2	aSB1	aSB2	cSB2	aSB4	eSB1	aM1	aL4	bM2	dM2	bSB2	bL2	aM2	jN2	aN2	bN2	dM1
Longueur du relevé (m)			4	11	20	17	17	13	40	8	26	15	31	14	13	8	37	30	23	6	9	20	27	25	20	13	17	21	15
PINUS-S	S	2	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	92	-	-	-	-	-
PINUS	T	2	-	55	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BETULA-S	S	3	-	-	100	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-
ABIEBETPIN	T	2	-	-	-	-	-	-	-	100	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RHYTI LOR	B	3	-	-	-	-	-	-	30	38	-	-	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SPHA RUS	B	3	-	-	-	47	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PELLIA	B	4	-	-	-	53	7	8	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ABIEBET	T	4	-	-	-	100	100	100	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ABIES-S	S	12	-	-	-	100	100	100	85	100	-	100	100	100	100	100	100	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-
V	H	19	100	55	75	-	-	62	93	100	100	-	100	100	100	88	84	97	100	-	56	85	100	100	-	54	-	-	-
ABIES	T	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	90	100	100	100	100	33	91	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DICRA DENUD	B	3	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LUZ	H	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HYLO SPLEND	B	11	75	-	10	-	4	-	-	-	35	-	-	57	46	63	54	73	-	-	-	-	22	-	30	-	-	-	-
CALY MUEL	B	4	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	18	-	-
PICEA-S	S	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33	100	100	100	100	-	-	100	-	-	-	-
PICEA	T	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	89	100	100	100	100	100	94	67	100
LEPIDO REPT	B	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-
PTILI CRIST	B	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	13	-	-	-	-	52	-	-	-	-	-	-
SPHA GIRGEN	B	4	-	-	-	-	-	-	-	63	-	-	-	-	-	-	5	-	78	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-
MVV-trans	H	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-
SPHA FAL	B	4	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	-	-	-	-	8	5	-	-	-	-
BRACHY RUT	B	2	-	-	5	-	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
POL COM	B	5	-	-	-	6	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	-	-	-	-	10	23	-	-	-
SPHA PAL	B	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	7	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	62	-
SPHA ANG	B	4	-	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	7	-	-	-	-	38	-
LOPHOCOL	B	8	-	-	-	-	-	-	5	38	-	-	13	-	-	-	-	-	-	17	-	-	-	-	5	15	6	14	-
DICRA SCOP	B	9	-	9	-	-	-	-	33	13	12	-	-	-	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-	10	23	24	-	-
SPHA MAG	B	3	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	48	-	-	-	-	-
HYP JUT	B	7	-	-	-	-	-	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33	25	-	-	20	31	6	19	-
HYP MIXT	B	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	-	22	35	11	-	5	-	-	-	-
PLEURO SCHRE	B	2	-	-	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-
CEv	H	1	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-
SPHA CAP	B	9	-	9		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	19	-	4	-	67	25	30	44	5	-	-	-	-
SPHA FLEX	B	2	-	-	-	-	36	92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JCarex-trans	H	2	-	-	-	-	4	38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CAREX	H	2	-	-	-	-	96	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19	-
MV	H	2	-	9	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Synusies occasonielles : fL2 : CALY NEES, 3 - eSB1 : SPHA FUSC, 3 - aM1 : CALY NEES, 4 ; MNIUM, 4 ; SPHA RUS, 4 - dM2 : CAMPYLO, 15 - aM2 : MNIUM, 5 - bSB2 : SPHA FUSC, 7.

GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 13d

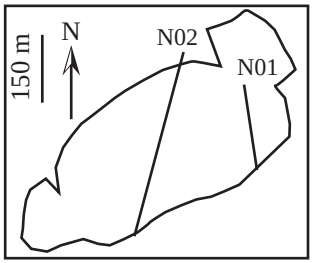
Tableaux ordonnés des relevés des phytocénoses: tableau des phytocénoses sans affinité précise.

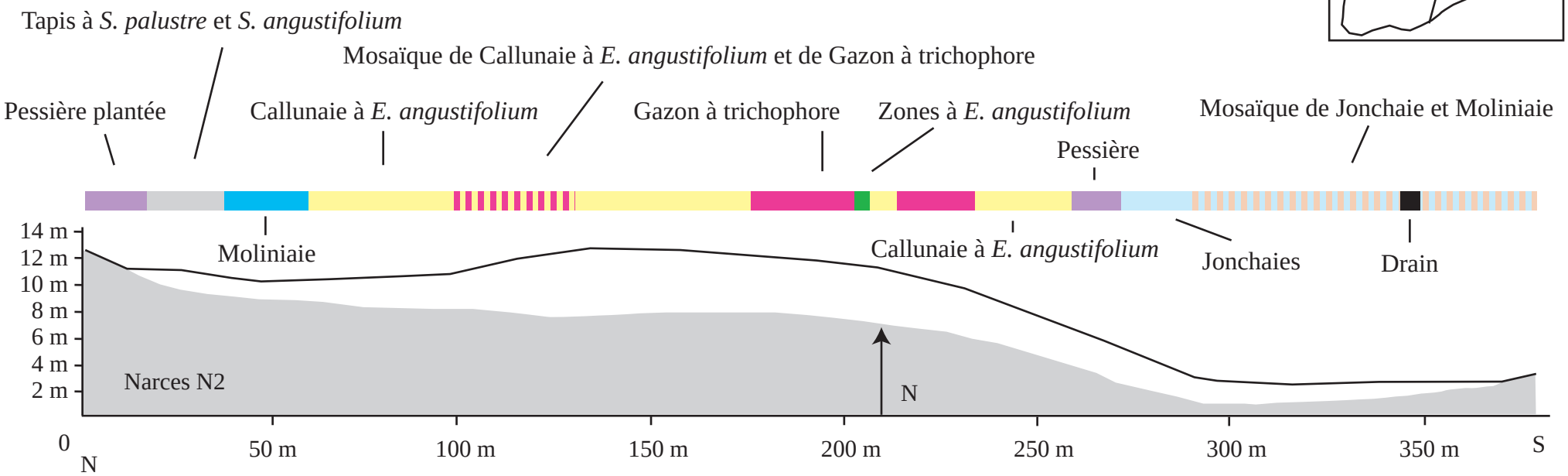
Code relevé			dV3	cV3	dSB3	dV2	cV2	hN1	dSB4	fL3	aN1	bL1	bL4
Longueur du relevé (m)	B		4	4	11	36	6	7	7	7	6	22	7
Spha girgen	B	1	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cnigra	H	2	100	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Callierg cus	B	1	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mnium	B	1	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-
POP-S	S	1	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lophocol	B	2	-	25	9	-	-	57	-	-	-	-	-
Spha fal	B	3	-	25	9	-	67	86	57	-	-	-	-
Pol com	B	6	-	75	9	11	50	100	29	-	100	5	-
Luz	H	1	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-
BETULA-S	S	1	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-
Spha ang	B	2	-	-	36	-	-	-	-	43	-	-	-
Spha pal/fal	B	2	-	-	27	56	-	-	-	-	-	-	-
Caly spha	B	1	-	-	-	8	33	-	-	-	-	-	-
Pol strict	B	1	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-
Spha pap	B	1	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-
Spha flex	B	2	-	-	-	42	-	-	-	-	-	27	-
Spha pal	B	1	-	-	-	22	-	-	-	-	-	-	-
Aulaco pal	B	1	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-
Hyp jut	B	1	-	-	-	22	-	-	-	-	-	-	-
Spha rub	B	1	-	-	-	31	17	-	-	-	-	-	-
Hyp mixt	B	2	-	-	-	3	-	-	100	-	-	-	-
Vmic	H	2	-	-	9	-	-	-	100	-	-	-	-
Spha cap	B	1	-	-	-	-	-	-	14	-	-	-	-
CEa	H	1	-	-	-	-	100	100					
PINUS-S	S	1	-	-	-	-	-	100	-	100	-	-	-
Spha mag	B	1	-	-	-	-	-	-	-	57	-	-	-
Spha rus	B	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	73	-
JCarex-trans	H	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
Spha pal	B	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
CarexMV-trans	H	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100
PICEA-S	S	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100

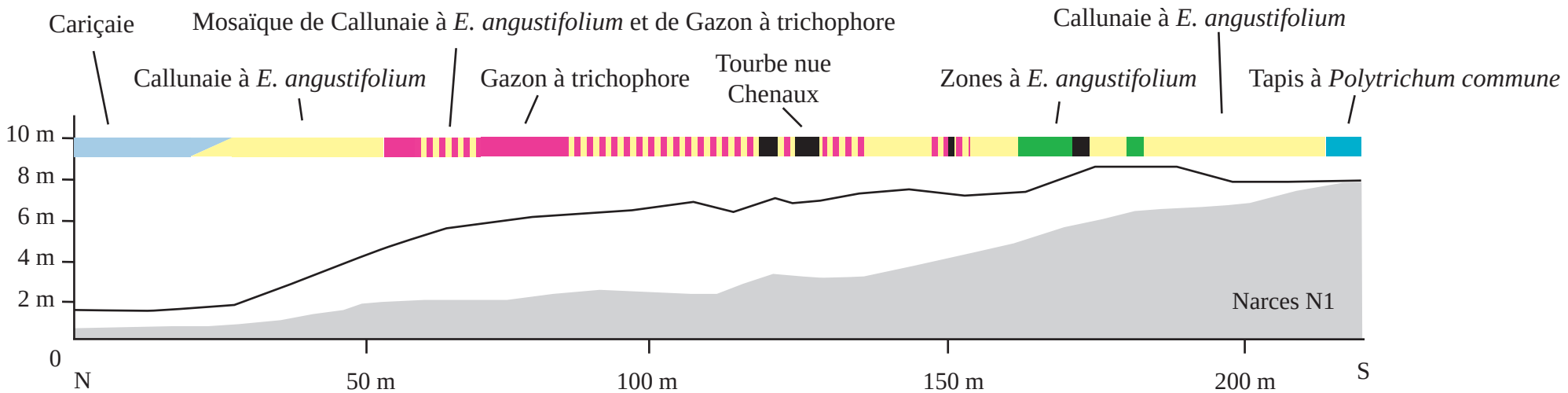
GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 14a

Situation des phytocénoses par rapport aux éléments topographiques. Complexe des Narces



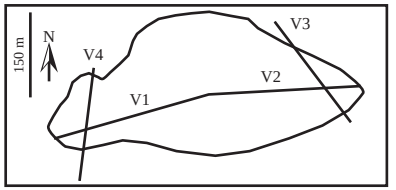


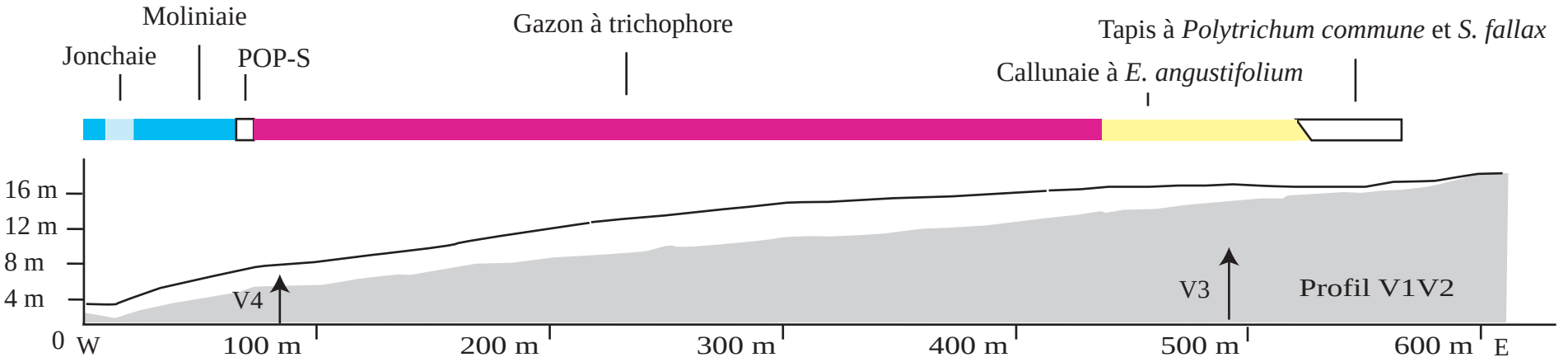


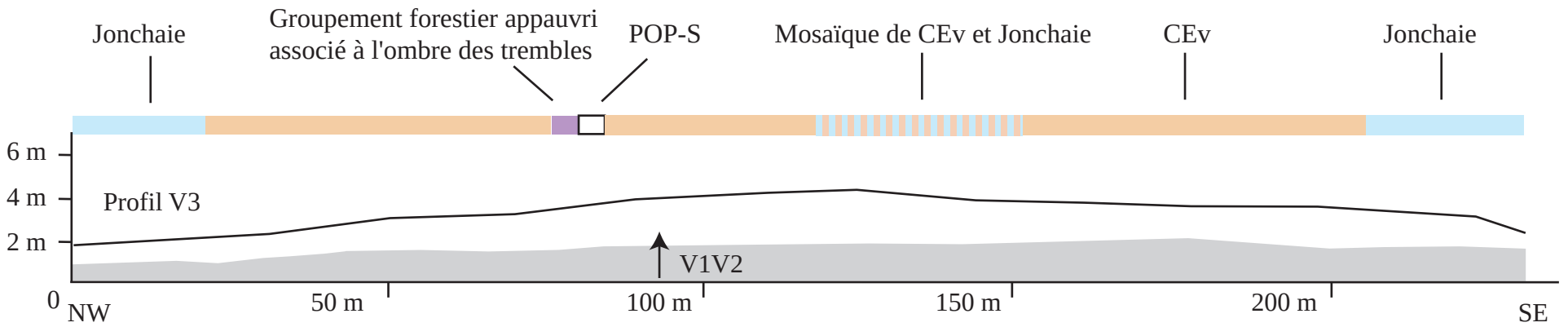
GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

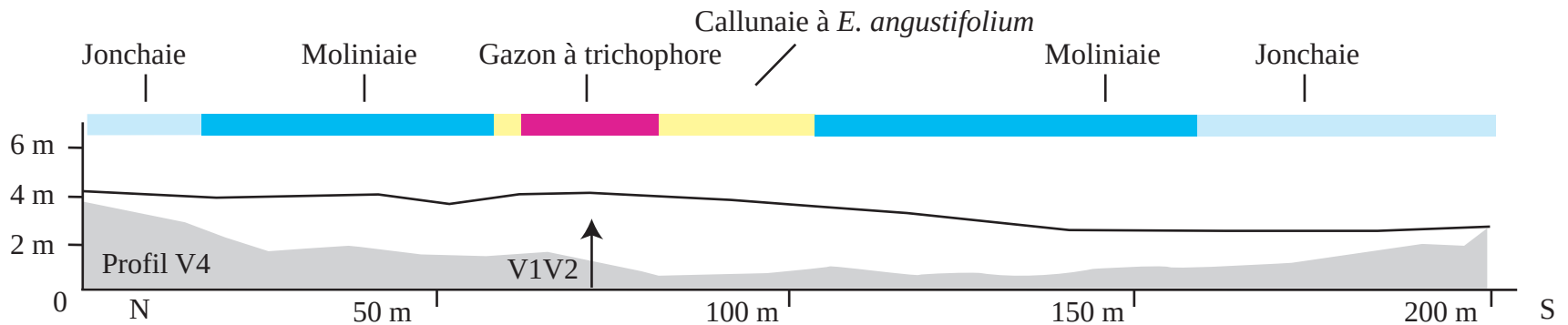
ANNEXE 14b

Situation des phytocénoses par rapport aux éléments topographiques. Complexe de la Verrerie.





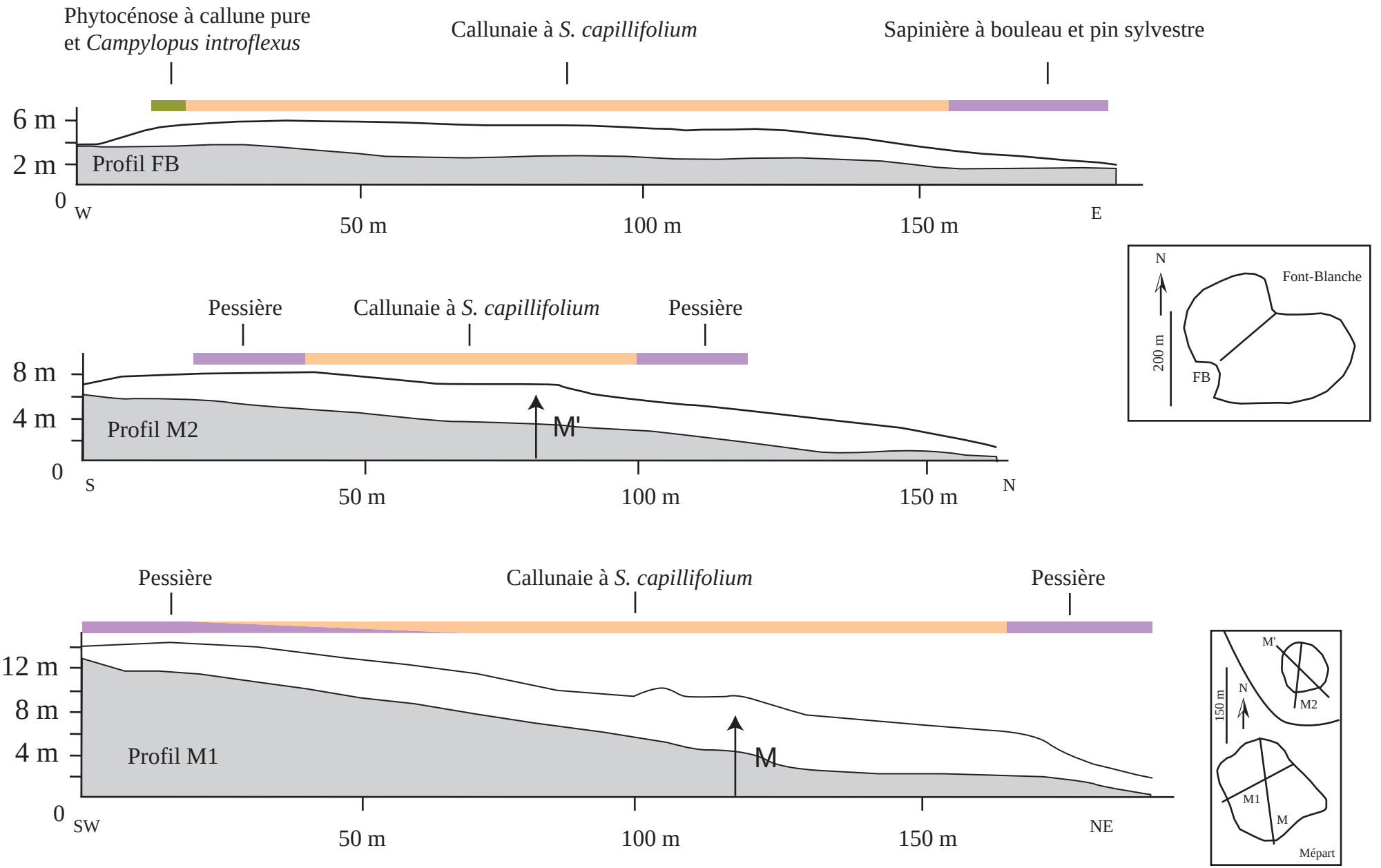




GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 14c

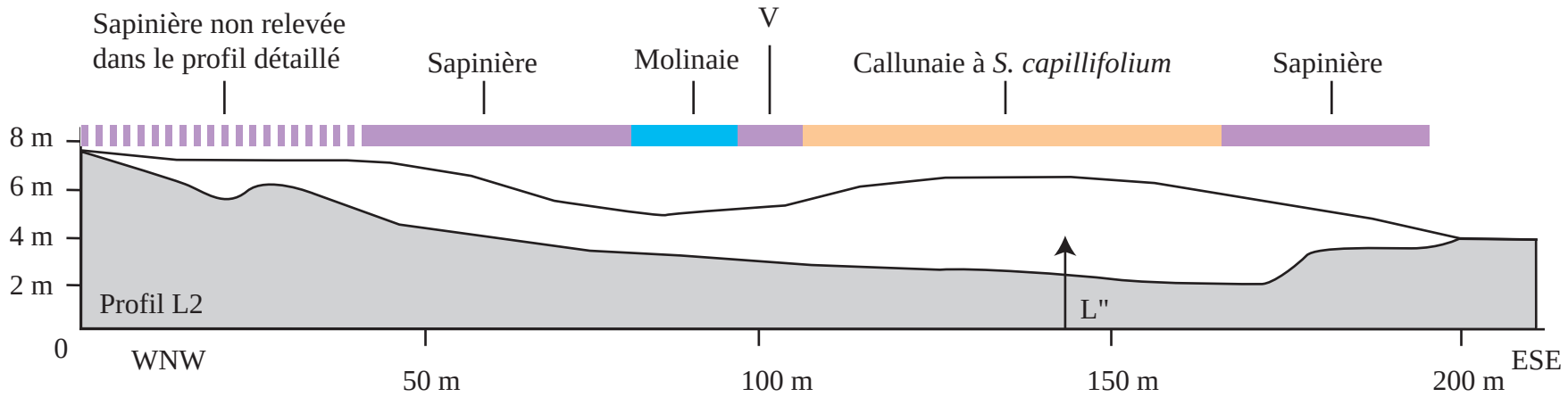
Situation des phytocénoses par rapport aux éléments topographiques. Profils FB (en haut), M1 et M2 (en bas).

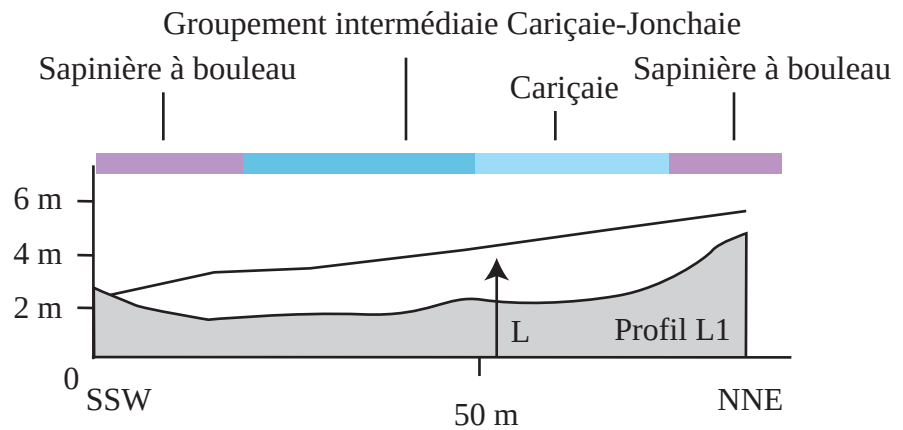


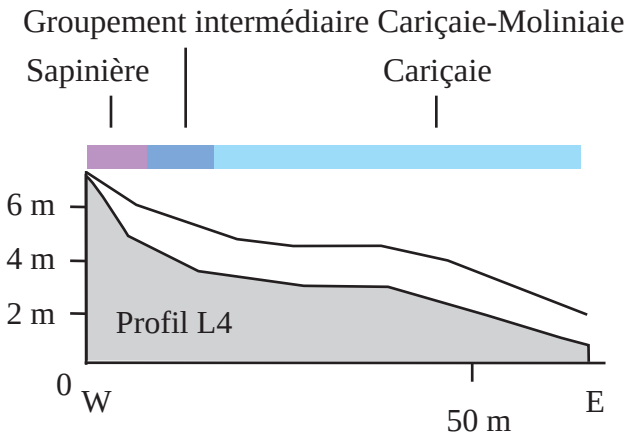
GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

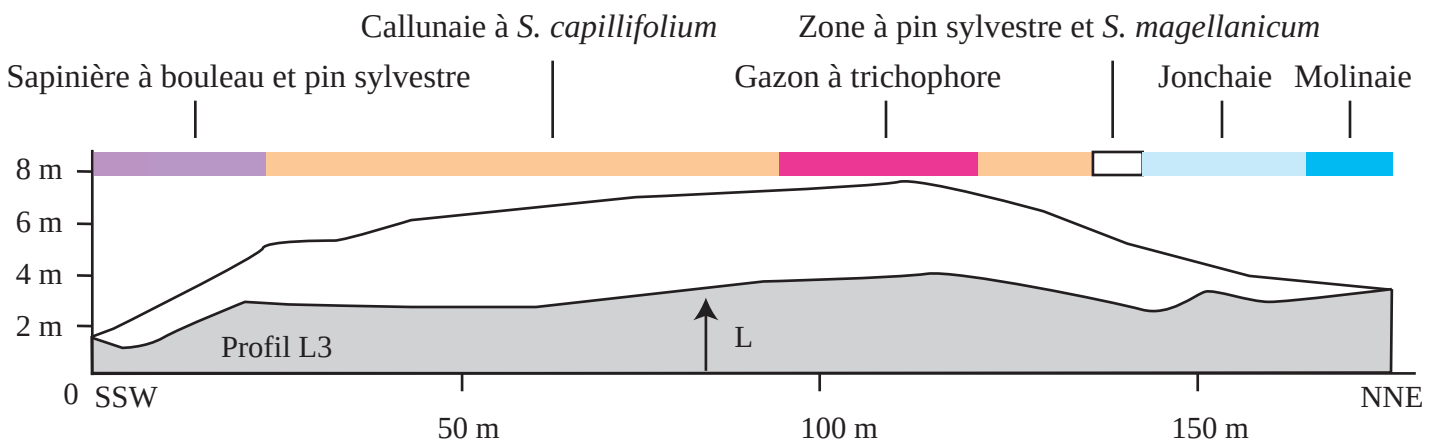
ANNEXE 14d

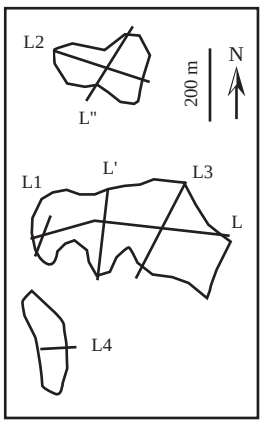
Situation des phytocénoses par rapport aux éléments topographiques. Complexe de Leydy.







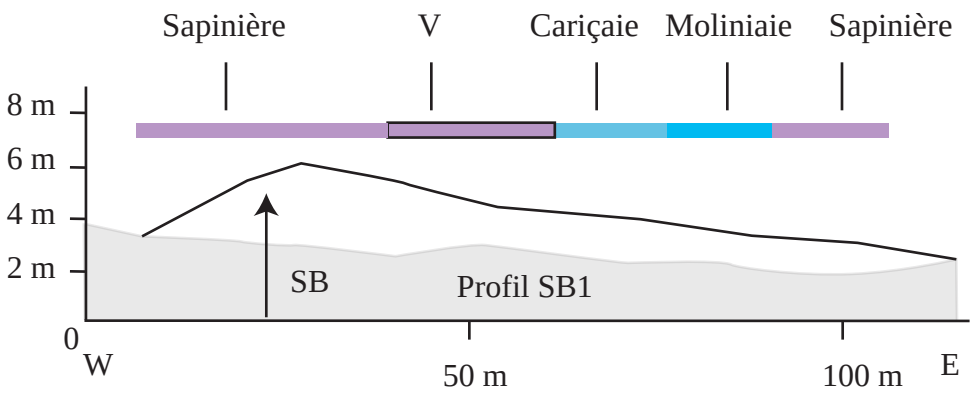


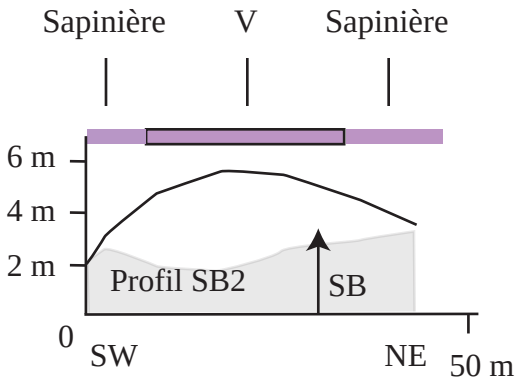


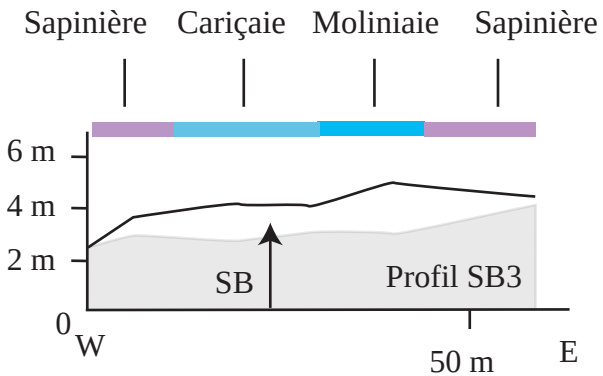
GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

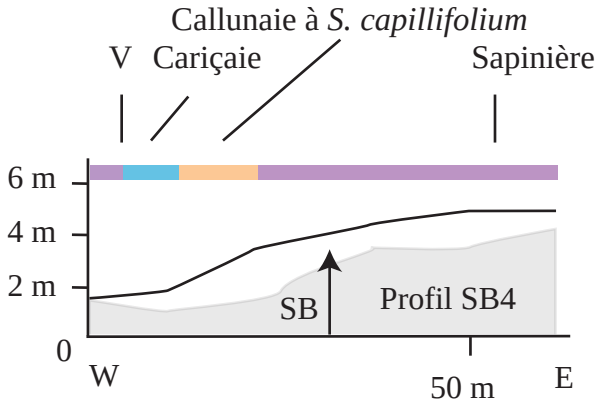
ANNEXE 14e

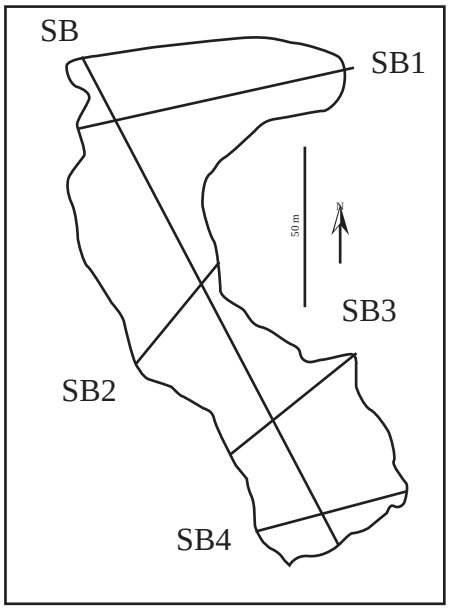
Situation des phytocénoses par rapport aux éléments topographiques. Complexe des sources de la Besbre







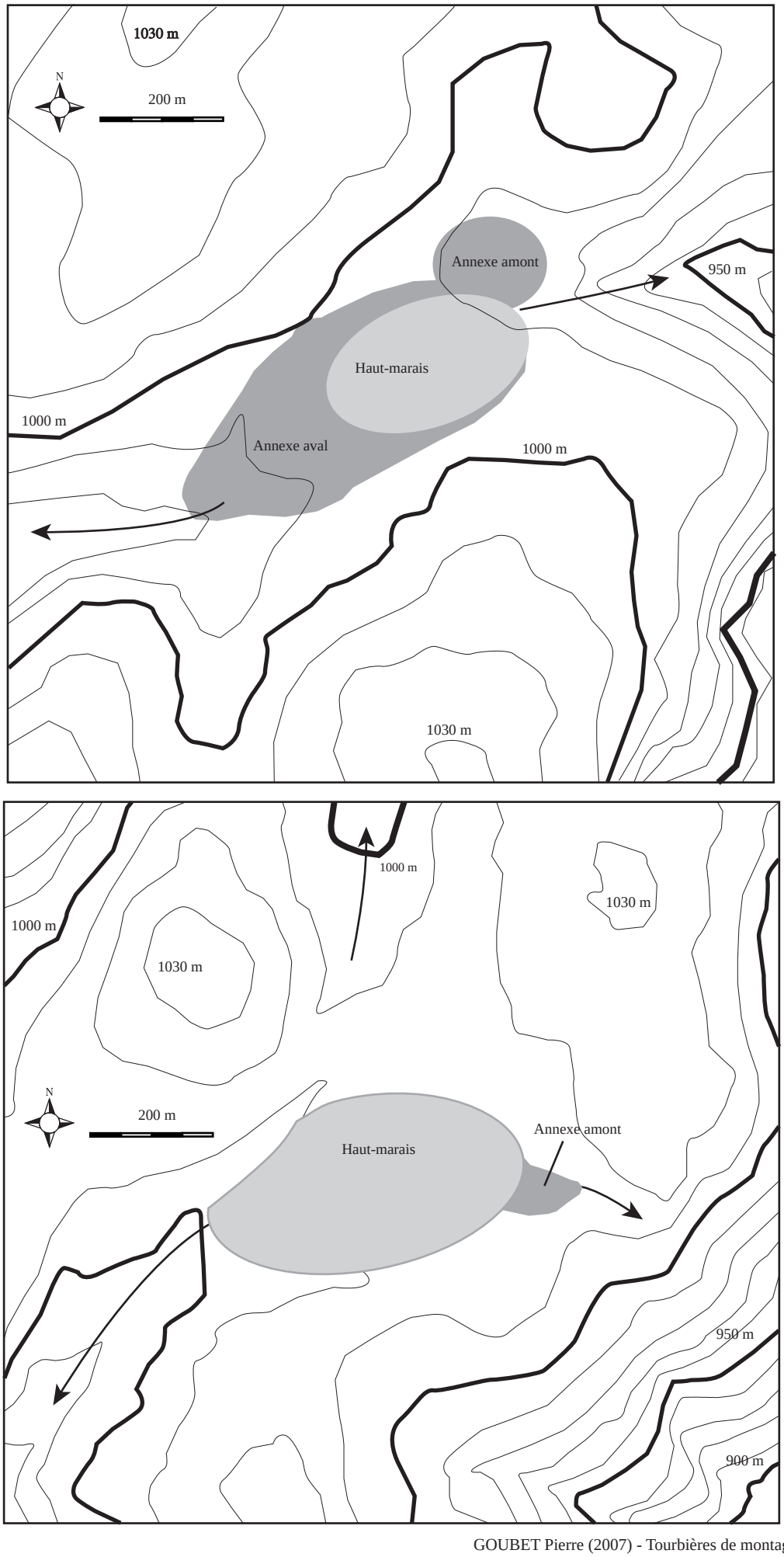




GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

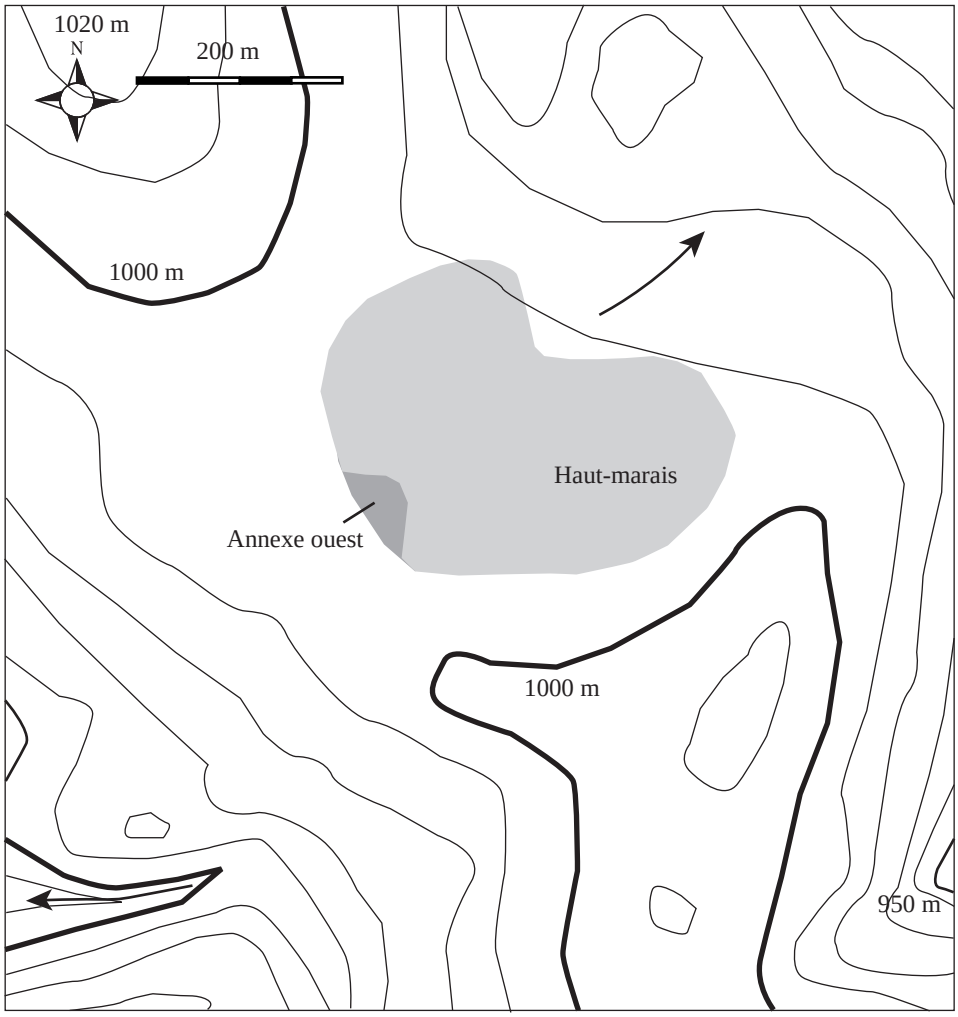
ANNEXE 15a

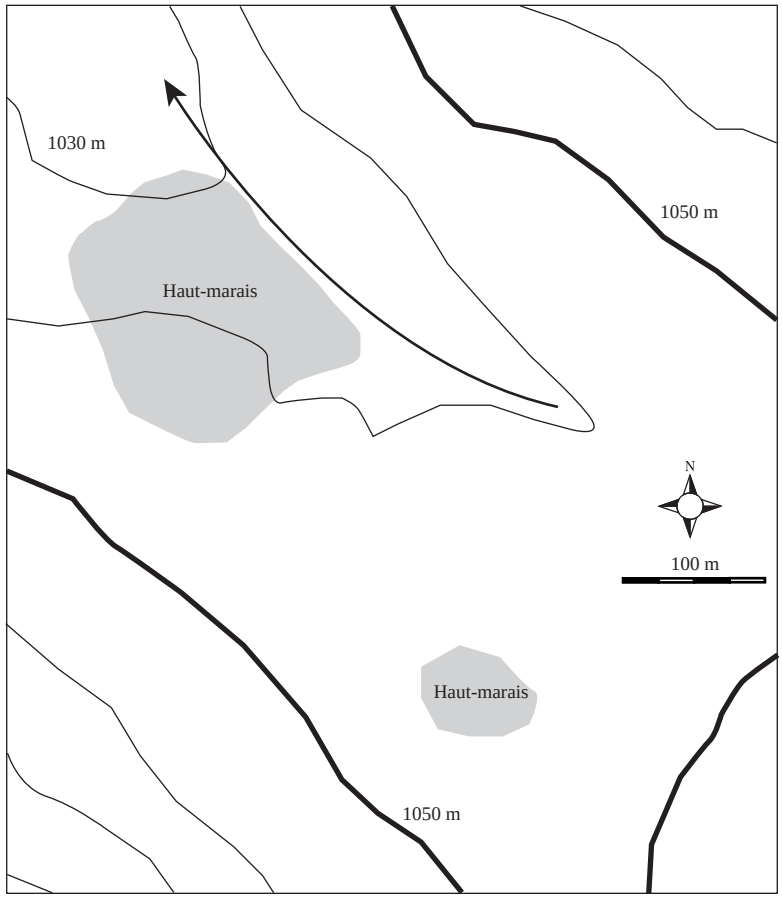
Géométrie des complexes des Narces (haut) et de la Verrerie (bas).



ANNEXE 15b

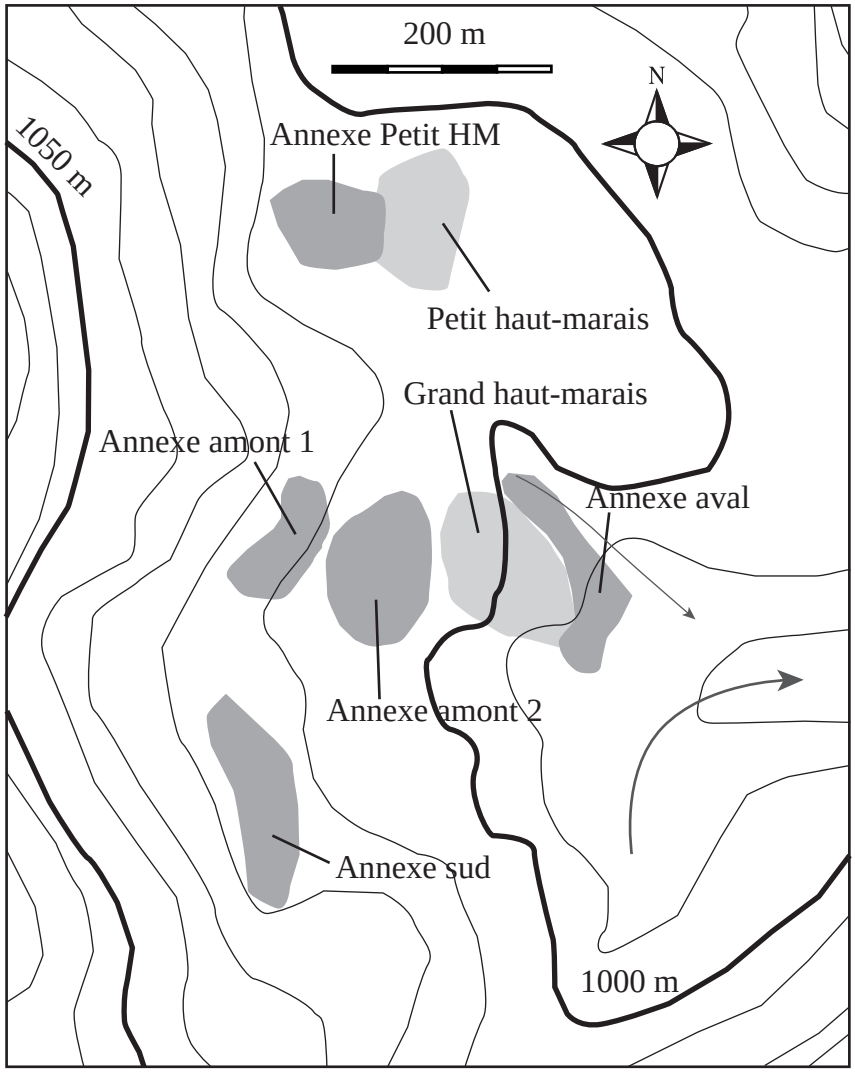
Géométrie des complexes de Font-Blanche (haut) et du Mépart (bas).

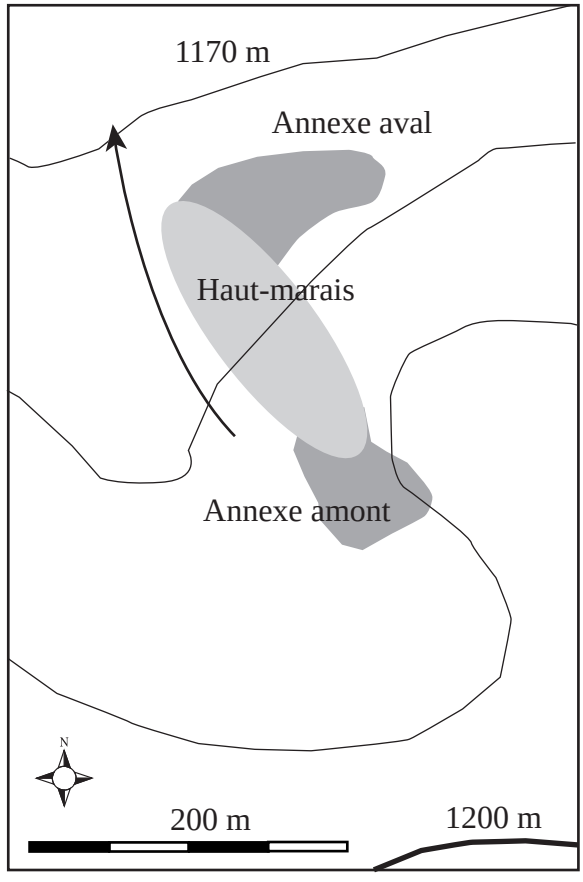




ANNEXE 15c

Géométrie des complexes de Leydy (haut) et des sources de la Besbre (bas).

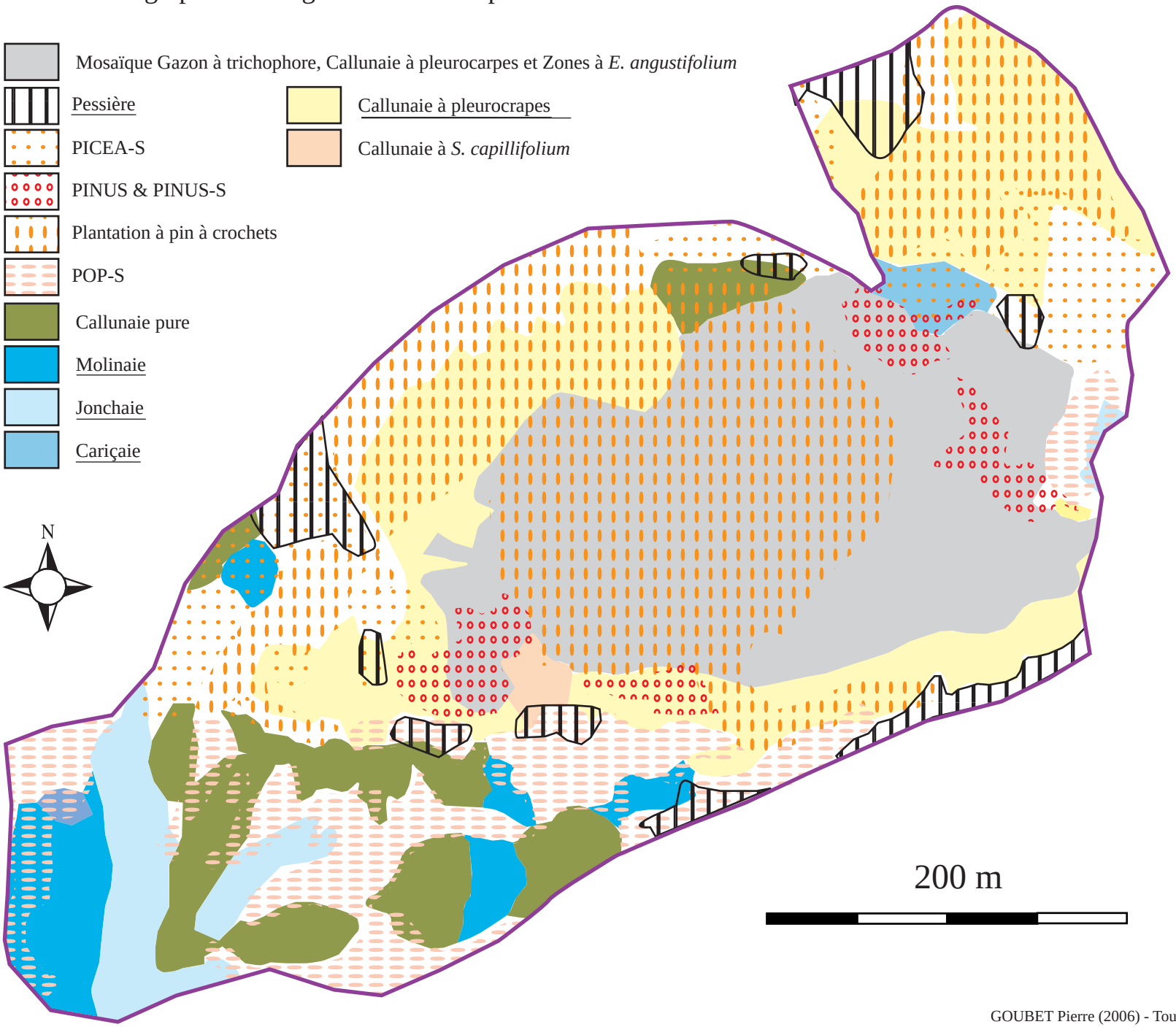




GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

ANNEXE 16a

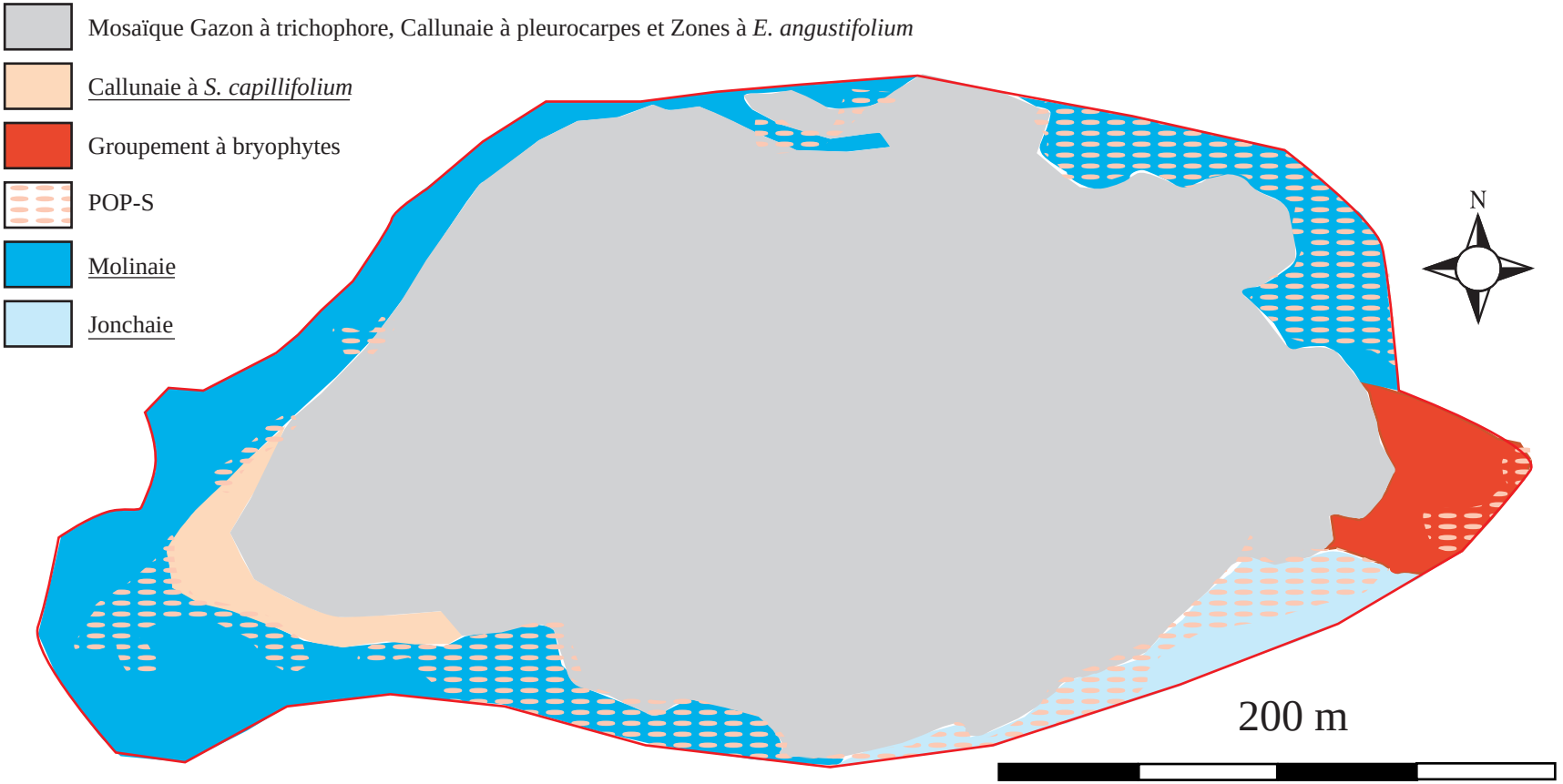
Cartographie des végétations du complexe des Narces.



GOUBET Pierre (2006) - Tourbières de Montagne-Bourbonnaise

ANNEXE 16b

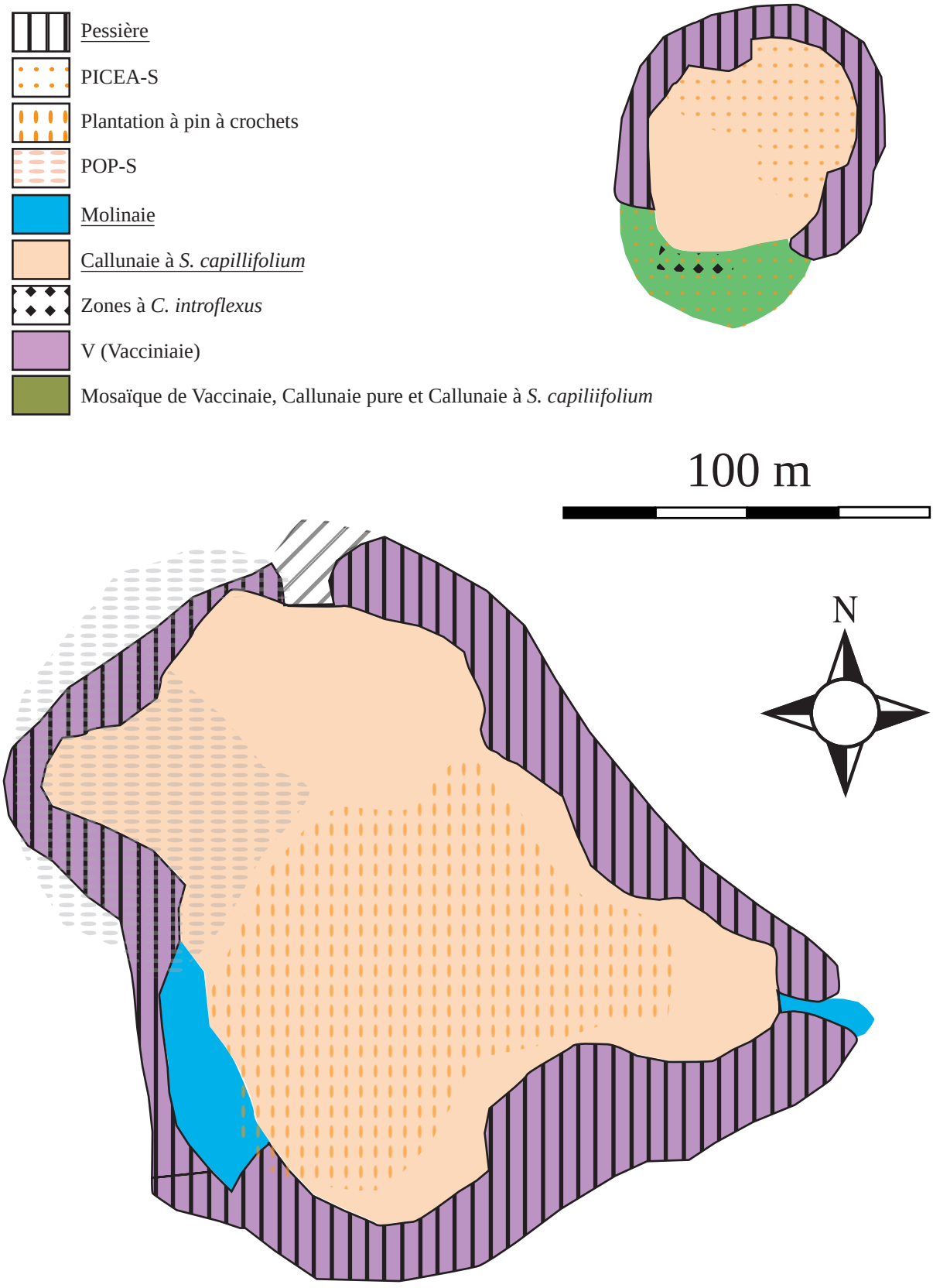
Cartographie des végétations du complexe de la Verrerie.



GOUBET Pierre (2007) - Tourbières de montagne Bourbonnaise

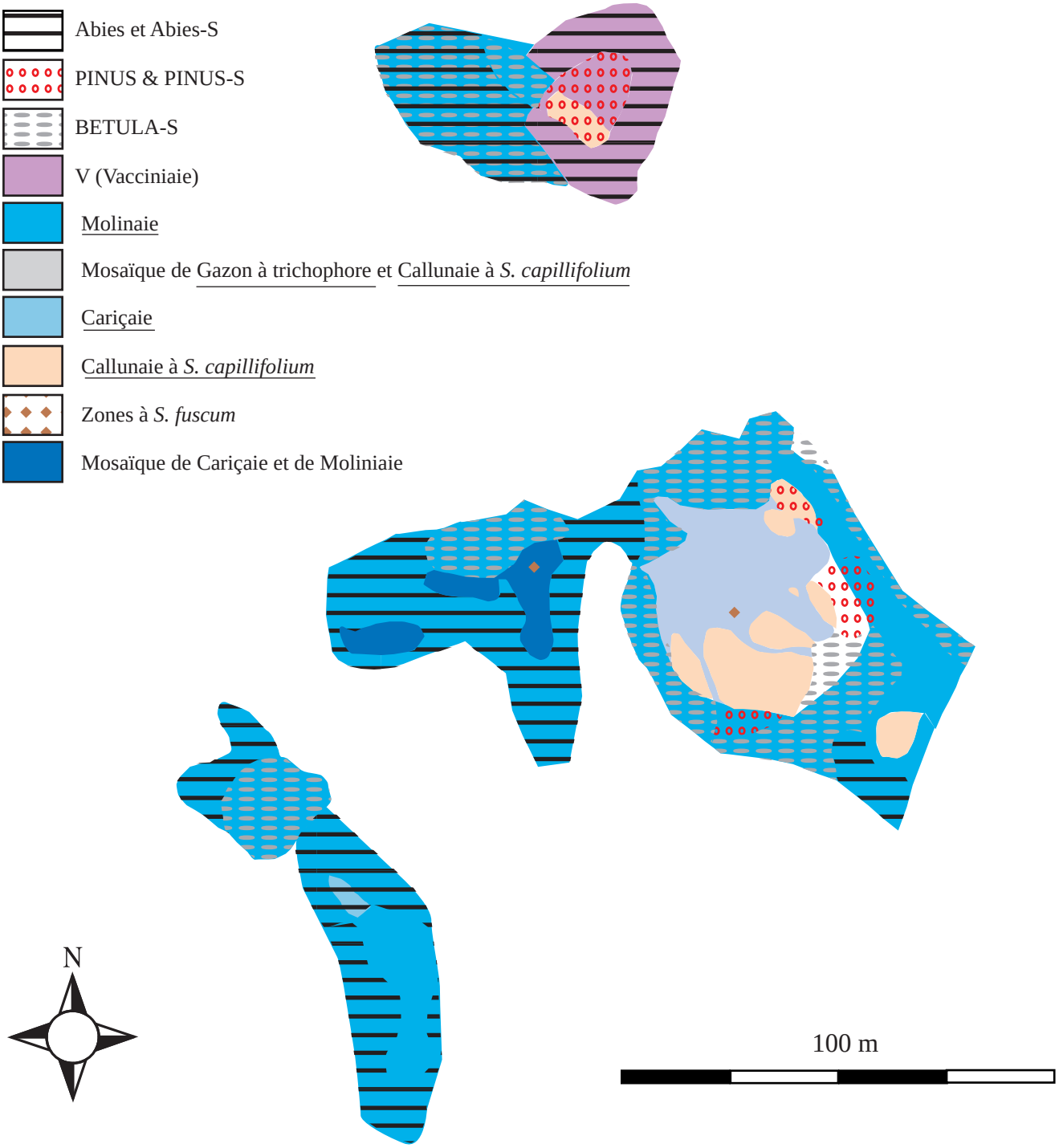
ANNEXE 16c

Cartographie des végétations du complexe du Mépart



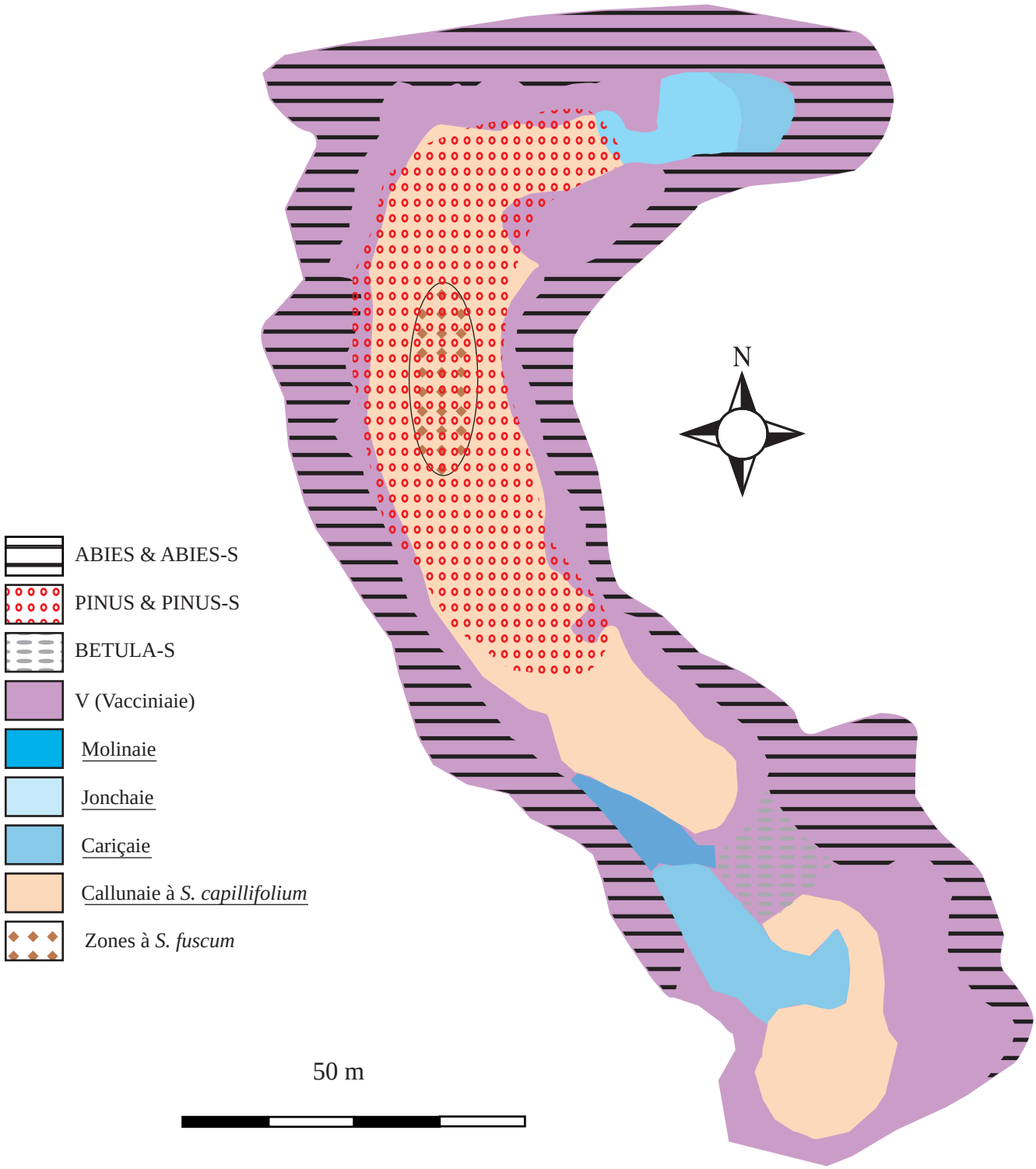
ANNEXE 16d

Cartographie des végétations du complexe de Leydy



ANNEXE 16e

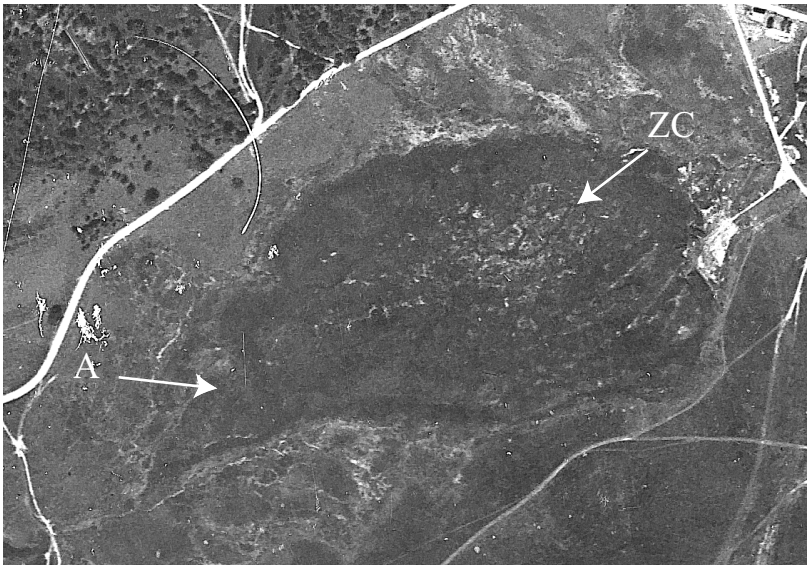
Cartographie des végétations du complexe des sources de la Besbre



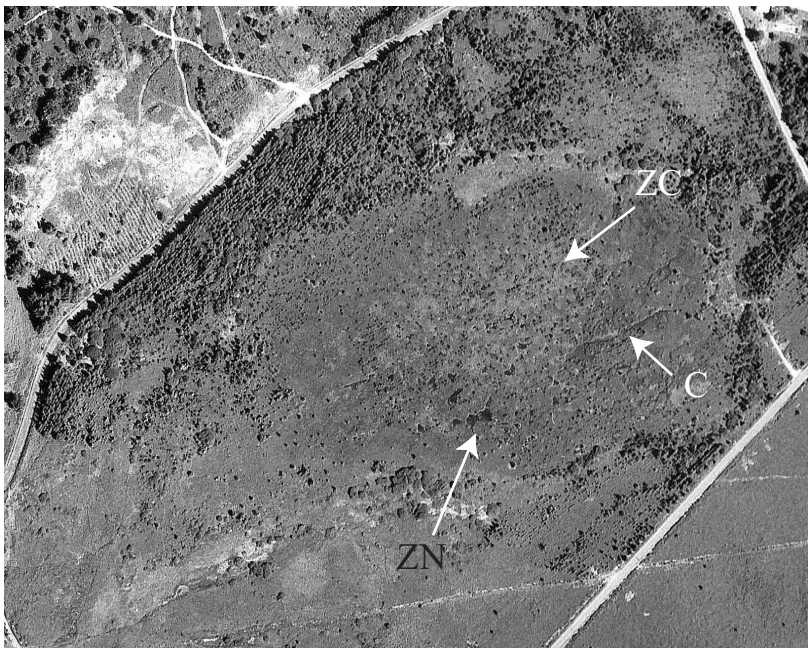
ANNEXE 17a

Photographies aériennes de 1946, 1979 et 1995 du complexe des Narces (Sources : Institut Géographique National).

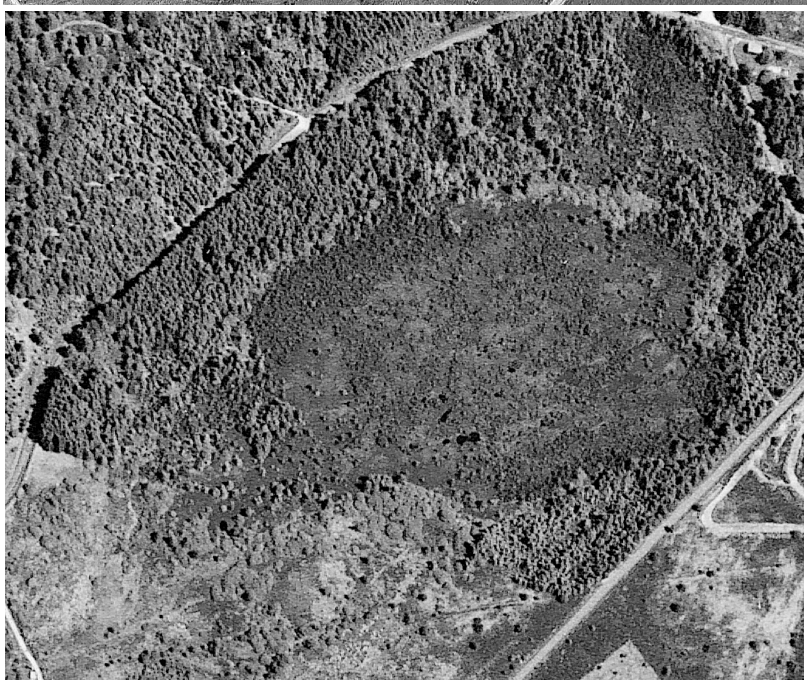
1946



1979

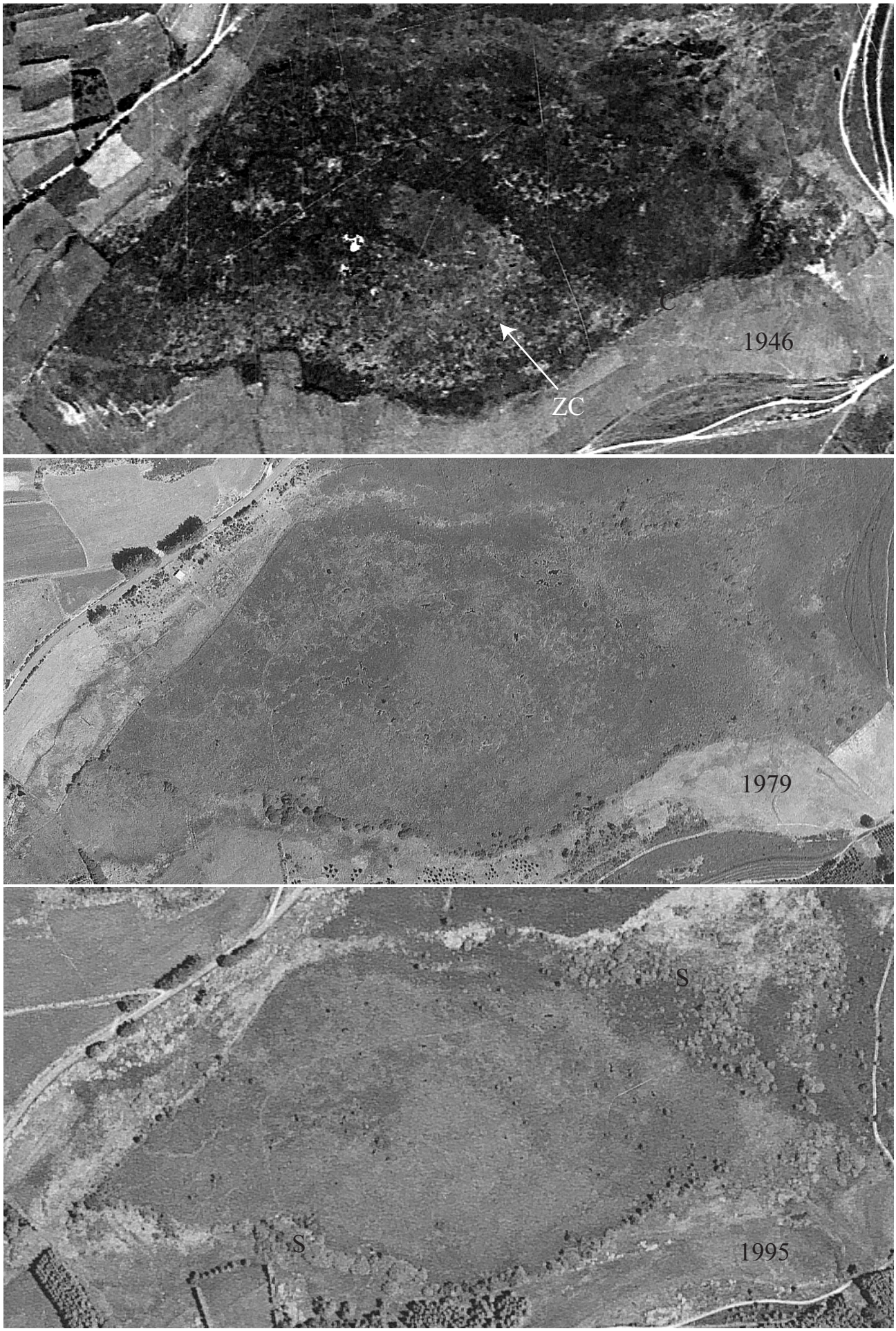


1995



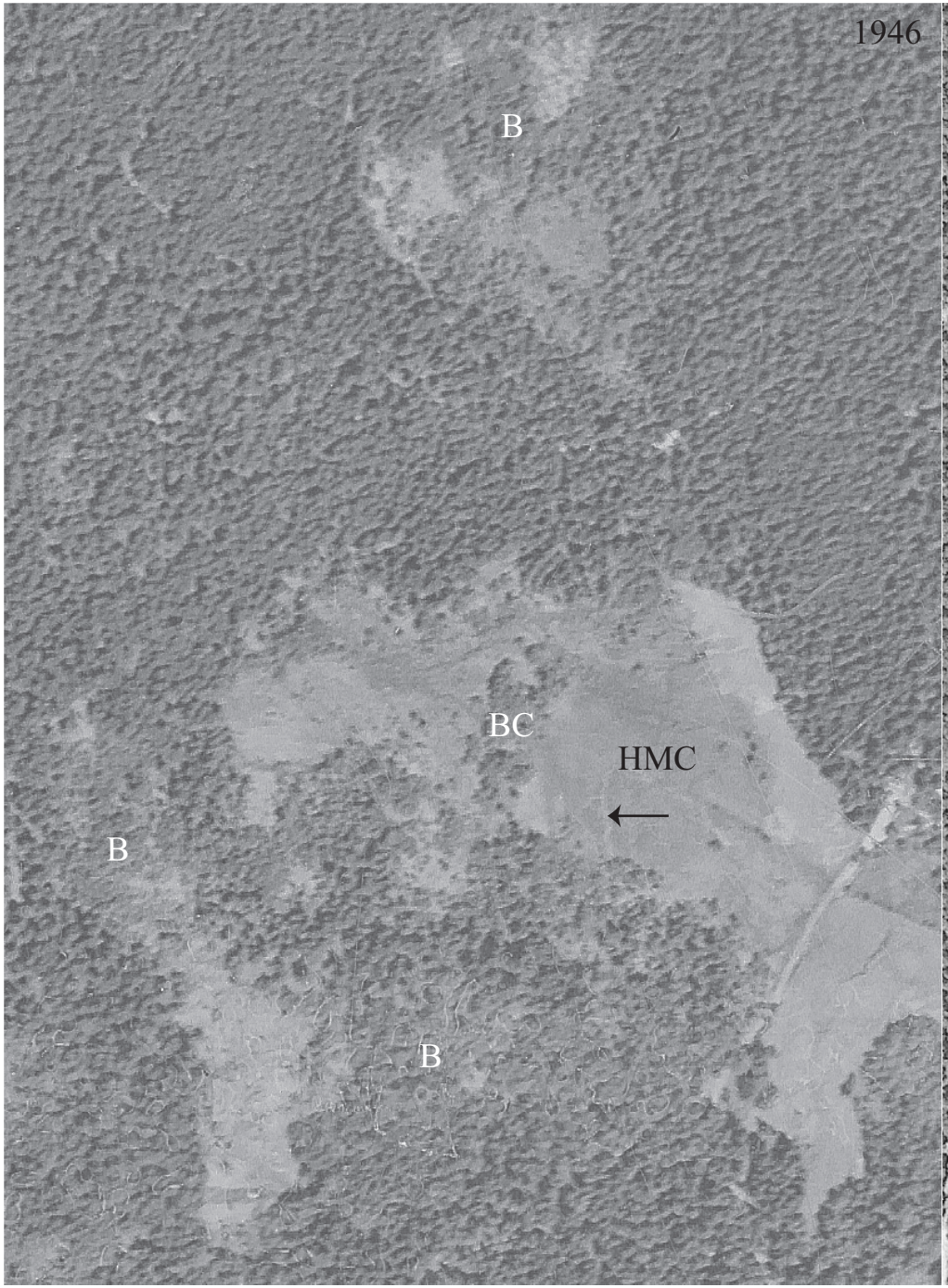
ANNEXE 17b

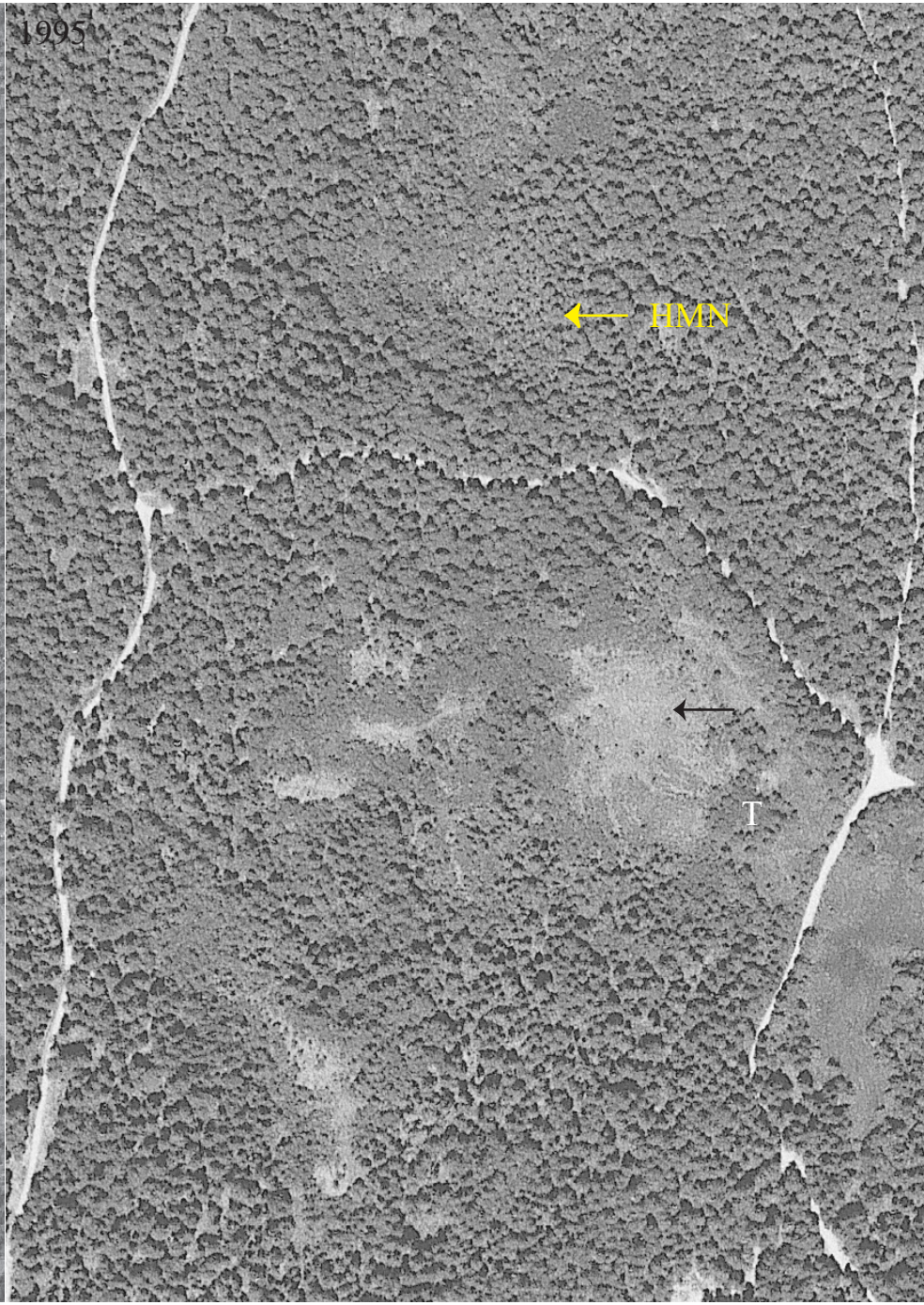
Photographies aériennes de 1946, 1979 et 1995 du complexe de la Verrerie (Sources : Institut Géographique National).



ANNEXE 17c

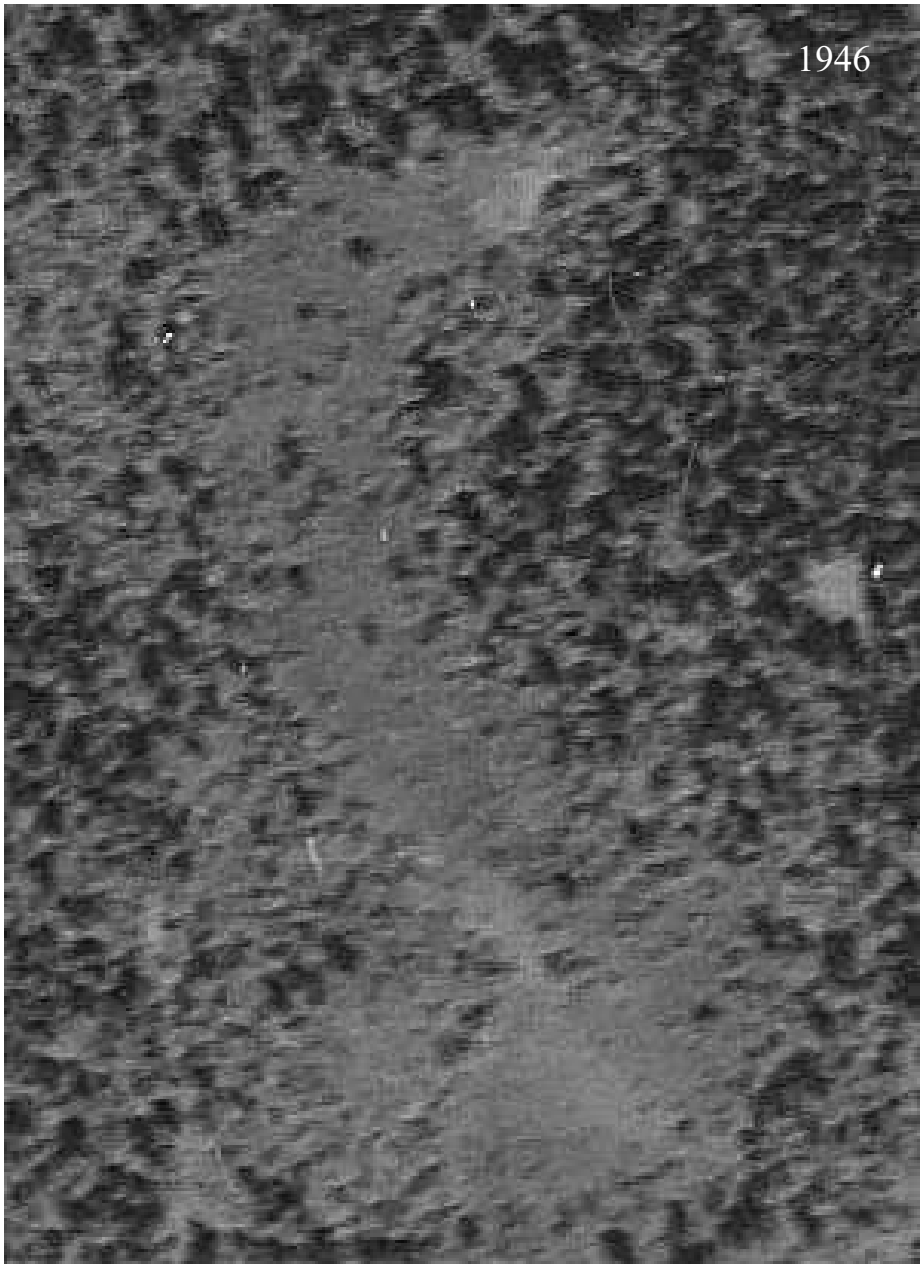
Photographies aériennes de 1946 et 1995 du complexe de Leydy (Sources : Institut Géographique National).

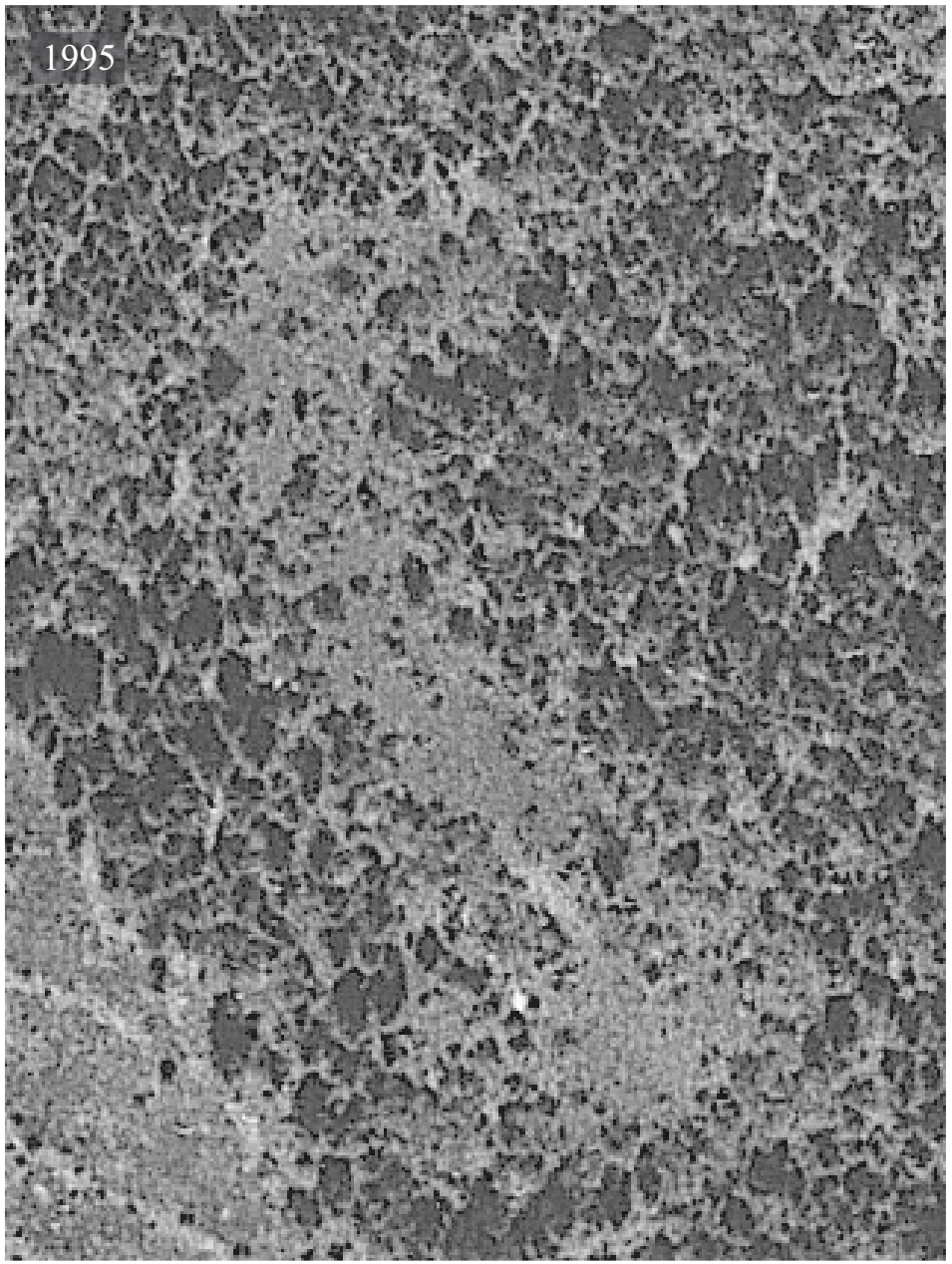




ANNEXE 17d

Photographies aériennes de 1946 et 1995 du complexe des sources de la Besbre (Sources : Institut Géographique National).





Végétations et fonctionnement écologique des tourbières de montagne Bourbonnaise (Allier, France)

Sept hauts-marais du département de l'Allier ont fait l'objet d'une description, d'un diagnostic et d'une proposition de stratégie de conservation. Le travail a consisté en 3 étapes: (1) définition du cadre conceptuel, le modèle, (2) description des complexes et (3) intégration du modèle et des données de terrain. La synthèse modèle – description a mené à la définition de trois types fonctionnels : (1) édifices en phase corrosive-érosive, ayant subi de fortes perturbations et en particulier le pâturage ; (2) édifices stagnants; (3) hauts-marais supposés fonctionnels. Au regard de leur nature et de leur état, les représentants du dernier type devraient faire l'objet d'une attention particulière des gestionnaires d'espaces naturels et faire l'objet de recherches complémentaires sur leur activité turfigène et la nature des végétations qui sont à l'origine des bombements.

Description and ecological diagnostics of 7 bogs of the French Massif Central (Montagne Bourbonnaise, Allier, France).

The description of six mires of the Département de l'Allier in Central France based on (1) the geomorphological setting, (2) the shape, (3) the vegetations, and (4) the effects on human practises, lead to the definition of three main bog types : (1) the bogs undergoing a strong corrosion-erosion process, characterised by *Trichophorum cespitosum* and *Rhynchospora alba* communities implied by diverse perturbations (peat extraction, tree planting) among them grazing being the most important; (2) the bogs without obvious corrosion-erosion process, characterised by *Sphagnum capillifolium* hummocks surrounded by bare peat and *Eriophorum vaginatum* lawns, being not colonised by shrubs or trees; (3) the bogs with a supposed effective peat-producing process realised by *Sphagnum capillifolium* or *S. fuscum* hummocks surrounded by *S. magellanicum* lawns. This last type deserves special scientific and conservation interests. These small domed shaped bogs appear to be unique in Europe.