

Régénération ou réimplantation des sphaignes dans les hauts-marais jurassiens suisses

Autor(en): **Grosvernier, Ph. / Buttler, A. / Gobat, J.-M.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Actes de la Société jurassienne d'émulation**

Band (Jahr): **100 (1997)**

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-550037>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Régénération ou réimplantation des sphaignes dans les hauts-marais jurassiens suisses

par Ph. Grosvernier¹, A. Buttler, J.-M. Gobat et Y. Matthey

INTRODUCTION

Le but du présent travail était de déterminer l'origine des sphaignes, mousses édifiatrices de tourbe, qui, dans le Jura suisse, recolonisent des surfaces de tourbe anciennement exploitées. S'agit-il d'une régénération intrinsèque à partir de fragments végétatifs (ou de spores) conservés dans la tourbe en place ? Ou s'agit-il au contraire d'une réimplantation de sphaignes par diaspores anémochores ou hydrochores (voir à ce propos Poschlod 1990) en provenance de milieux avoisinants ?

Nous avons ainsi repris la méthodologie développée par Clymo & Duckett (1986) en l'appliquant à des échantillons de tourbe prélevés dans des sites ayant fait l'objet d'une exploitation de tourbe et, aujourd'hui, soit laissés à l'abandon, soit transformés en prairies. En fonction des résultats des auteurs précités, de tels sites devaient a priori ne pas donner lieu à une régénération de sphaignes, la tourbe ayant été exploitée sur plus de 30 cm de profondeur. La confirmation de ces observations sur les sites étudiés a eu des conséquences fondamentales sur les recherches entreprises par la suite (Grosvernier 1996).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La régénération spontanée des sphaignes a fait l'objet de peu de travaux, bien qu'elle soit connue depuis la fin du siècle passé (revue bibliographique chez Poschlod 1989).

Ce n'est que récemment, que l'on s'est intéressé aux potentialités de régénération des sphaignes et à leur morphogénèse. Ainsi, Clymo

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

Poschlod & Pfenhauer (1989) ont quant à eux vérifié les potentialités régénératives de neuf espèces de sphaignes sur un milieu neutre, dans une chambre climatisée. Les résultats de leurs recherches les ont amenés à considérer le rôle fondamental que jouent les fragments de sphaignes en tant que diaspores dans la dissémination des différentes espèces. Ce rôle est d'autant plus important si l'on songe au fait que beaucoup d'espèces ne se reproduisent pratiquement pas par voie sexuée en conditions naturelles (During 1979 ; Pujos 1994).

Sites étudiés

Nous avons recherché, pour les besoins de notre expérience, des sites qui soient représentatifs des conditions non seulement climatiques mais aussi historiques de l'arc jurassien, à savoir ceux pour lesquels nous pouvions obtenir de source sûre des indications sur la période et la profondeur à laquelle la tourbe avait été exploitée. Les tourbières sont nombreuses sur le Plateau franc-montagnard, mais les indications précises fournies par des travaux précédents concernant trois sites du Jura bernois et des montagnes neuchâteloises nous ont amenés à effectuer nos prélèvements dans ces derniers. Les résultats obtenus sont par ailleurs tout à fait représentatifs pour l'ensemble des tourbières jurassiennes.

Six carottes de tourbe ont été prélevées dans deux sites différents. Quatre d'entre elles (PO1 à PO4) proviennent de la tourbière des Pontins sur Saint-Imier (canton de Berne). Le haut-marais est situé à une altitude moyenne de 1095 m. Buttler, Cornali & Richard (1983) ont publié une étude détaillée du site. Les indications très précises fournies par ces auteurs nous ont permis de sélectionner des stations de prélèvements adaptées aux buts recherchés :

– La station PO1 (fig. 1), un *Sphagnetum magellanicum* peuplé de pins chétifs et clairsemés (coord. 565.850/219.675), était avant tout destinée à fournir des valeurs de références, dans la mesure où elle n'a jamais fait l'objet d'une exploitation de la tourbe ni d'un drainage. Tous les autres



Fig. 1 : *Sphagnetum magellanicum* à *Pinus Mugo* (station PO1).

milieux étudiés pour cette expérience, à l'exception de PO1, sont en effet des faciès secondaires, apparus après exploitation de la tourbe dans un *Sphagnetum magellanicum* plus ou moins boisé.

– Les stations PO2 et PO3 (fig. 2) proviennent d'une zone exploitée durant la Seconde Guerre mondiale (coord. 565.975/219.750). L'exploitation de la tourbe ayant porté sur plus d'un mètre d'épaisseur, les tourbes mises à jour et en grande partie toujours à nu actuellement sont par conséquent très anciennes. Un diagramme pollinique publié par Eberhardt & Krähenbühl (1952) confère en effet un âge minimal de 800 ans à ce niveau stratigraphique. Quant à l'exploitation de la station PO4 (coord. 566.075/219.875), elle date de la première guerre mondiale et a atteint les couches les plus profondes, et donc les plus anciennes de la tourbière.

Deux autres carottes (CA1 et CA2 ; fig. 3) ont été prélevées dans la tourbière du Cachot (Vallée de la Brévine, canton de Neuchâtel, coord. 541.100/206.350). L'altitude moyenne du site s'élève à 1050 m. Une description de la végétation et de l'hydrologie de la tourbière a été fournie par Matthey (1964, 1971). Grâce au travail de Geiger (1980), deux stations de prélèvement ont pu être sélectionnées sur une surface ayant



Fig. 2. Faciès à *Eriophorum vaginatum* et sphaignes à l'arrière-plan (station PO2), faciès à *Eriophorum vaginatum* et tourbe nue au premier plan (station PO3).

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

Tableau 1. Végétation des stations et de leurs environs immédiats.

fait l'objet d'un défrichage et d'un raclage de toute la végétation, dans les années 1944-1945, laissant la tourbe à nu. La mise à nu de cette surface est donc contemporaine de l'exploitation de la tourbe des stations PO2 et PO3 des Pontins. Seule la station PO4 fait exception, dans la mesure où l'exploitation de la tourbe remonte à la Première Guerre mondiale (Buttler *et al.* 1983).

Les données sur la végétation actuelle de chaque station de prélèvement et de son environnement respectif immédiat sont reportées dans le tableau 1. A titre de comparaison avec le type de milieux dans lesquels Clymo & Duckett (1986) avaient récolté leurs propres échantillons, nous avons inclus dans ce tableau une station (BELL, fig. 4) décrite par Matthey (1996) et relevée dans un marais tremblant à *Sphagnum fallax* de la



Fig. 3. *Sphagnetum magellanici* régénéré à l'arrière-plan (station CA 1) et faciès à *Polytrichum alpestre* sur la droite (station CA 2).



Fig. 4. *Caricion lasiocarpae* dans une ancienne fosse de tourbage (station BELL).

tourbière de Bellelay (coord. 579.650/233.850). Le haut-marais de Bellelay (canton de Berne) est situé à une altitude légèrement inférieure aux deux autres sites, soit à 930 m.

Les six profils étudiés dans le présent travail, complété par le profil BELL, illustrent ainsi l'intensité croissante de l'influence actuelle des perturbations liées à l'exploitation de la tourbe (fig. 5) : un milieu intact (PO1) et un milieu régénéré proche des milieux intacts (BELL) ; des milieux défrichés, drainés superficiellement et raclés sur une faible profondeur (CA1 et CA2) ; des milieux où l'extraction de la tourbe s'est faite sur une grande profondeur (PO2 et PO3) ; un milieu à forte exploitation de tourbe et transformé par la suite en prairie (PO4). Les épaisseurs de tourbe exploitée varient d'une station à l'autre : 10 à 20 cm pour les stations CA1 et CA2, 20 à 80 cm pour les stations PO2 et PO3, et quelques mètres pour la station PO4.

Prélèvement des échantillons

Les carottes de tourbe ont été prélevées au moyen d'un carottier spécialement conçu pour les besoins de notre recherche (Buttler, Grosvernier et Matthey, 1997). Ce carottier nous a permis d'extraire des carottes de 136 mm de diamètre et de 50 à 70 cm de longueur selon les cas, en évitant toute déformation de l'échantillon, par torsion ou compaction, grâce à un système de doubles cylindres emboîtés les uns dans les autres.

Chaque carotte a été décrite sommairement, sur le terrain, en fonction des strates identifiables par des critères tels que la couleur, la structure, la texture et la composition botanique. Le cas échéant, la couche de sphaignes vivantes (vertes) ou de végétation en place a été évacuée, afin de ne conserver que la tourbe plus ou moins humifiée et les restes de sphaignes apparemment mortes (brunes). Afin de faciliter la comparaison des profils les uns par rapport aux autres, le niveau 0 de profondeur a été fixé au niveau de la tourbe mise à nu par la dernière exploitation. Ainsi, les strates de végétaux vivants ou morts qui se sont accumulés après l'abandon de l'exploitation de la tourbe apparaissent-elles au-dessus du niveau 0 (stations CA1 et CA2). Le niveau 0 de la station BELL, où la profondeur de la tourbe mise à nu était très grande (environ 160 cm !), a par contre été placé au sommet des sphaignes vivantes. Il en va de même dans le cas de la station de référence PO1.

Les carottes ont ensuite été coupées, sur le terrain, en tranches de 5 cm d'épaisseur. Toutes les tranches n'ont pas été conservées, mais on a pris garde d'avoir au moins une tranche par strate décrite. Dans la plupart des cas, on a ainsi conservé une tranche sur deux. Les tranches ont été raclées sur leur pourtour à l'aide d'un couteau nettoyé à chaque fois,

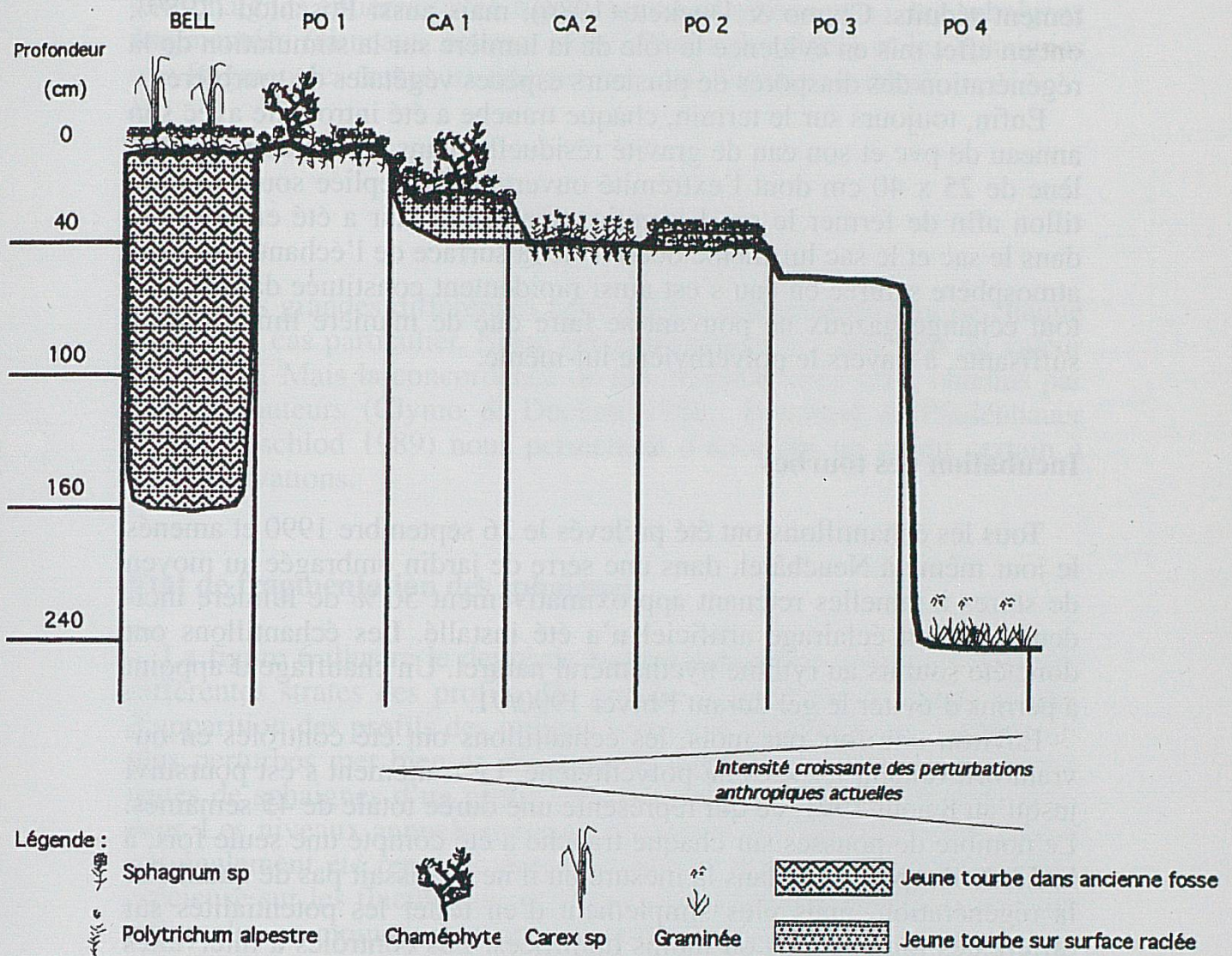


Fig. 5. Représentation schématique des différentes situations étudiées et de leur position topographique relative.

afin d'éliminer toute contamination qui aurait pu se produire d'une strate à l'autre lors du prélèvement de la carotte. Chaque tranche a été placée, en respectant sa position naturelle dans le terrain, dans un anneau de pvc de 136 mm de diamètre intérieur et de 5 cm de hauteur. L'anneau de pvc devait permettre, dans le cas de tourbes fortement humifiées et se désagrégant facilement, de maintenir la cohérence de l'échantillon. En outre, l'apport de lumière sur le côté de la tranche de tourbe était ainsi pratiquement nul. Avec ce procédé, les risques de régénération de sphagnes à partir d'éventuelles diaspores en provenance d'autres strates, par contamination lors des manipulations de la carotte de tourbe, étaient for-

tement réduits. Clymo & Duckett (1986), mais aussi Poschlod (1989), ont en effet mis en évidence le rôle de la lumière sur la stimulation de la régénération des diaspores de plusieurs espèces végétales de tourbières.

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

Incubation des tourbes

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

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

Caractérisation des macrorestes

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

les sphaignes entières (avec tiges, capitulum et rameaux), les sphaignes fragmentées (rameaux entiers, mais séparés des tiges) et les sphaignes très fragmentées (rameaux fragmentés, mais feuilles visibles).

RÉSULTATS

Les très grandes différences entre profils sélectionnés font de chaque station un cas particulier. Notre échantillonnage n'a donc pas de valeur statistique. Mais la concordance de nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs (Clymo & Duckett 1986 ; Poschlod & Pfadenhauer 1989 ; Poschlod 1989) nous permettent d'accorder un crédit certain à nos observations.

Etat de fragmentation des sphaignes

La figure 6 illustre le degré de fragmentation des sphaignes dans les différentes strates des profils. De gauche à droite de la figure, l'ordre d'apparition des profils des milieux intacts ou régénérés aux milieux les plus perturbés met bien en évidence la dégradation accrue des macrorestes de sphaignes d'un profil à l'autre et de la surface vers la profondeur. Les niveaux annuels moyens, minimaux et maximaux de la nappe ont également été reportés dans la figure 6. Ils donnent une indication précieuse sur les fluctuations de l'eau dans les divers profils et sur l'aération plus ou moins importante des strates superficielles.

Régénération de sphaignes et d'autres mousses

D'une manière générale, sur un total de 37 échantillons, fort peu ont donné lieu à une régénération de sphaignes (7 dans les stations PO1, PO2, CA1) ou d'autres mousses (9 dans les stations CA1, CA2, PO4) ou hépatiques (1 dans la station PO3). *Calluna vulgaris* et *Vaccinium oxycoccos* sont réapparues (probablement tous à partir de racines encore vivantes) sur 7 échantillons (PO1, PO4, CA1, CA2). Un semis de *Betula sp* est apparu sur un échantillon (PO3), 2 *Poaceae* et 1 *Carex sp* sur trois autres échantillons (CA1, PO4). 20 échantillons sont restés vierges de toute végétation. Les figures 7 à 10 présentent les observations effectuées, et la figure 11 un exemple illustré.

Les sphaignes n'ont régénéré que sur les tourbes où elles croissaient déjà, à savoir PO1, CA1 et PO2. Ainsi, même placées dans des conditions

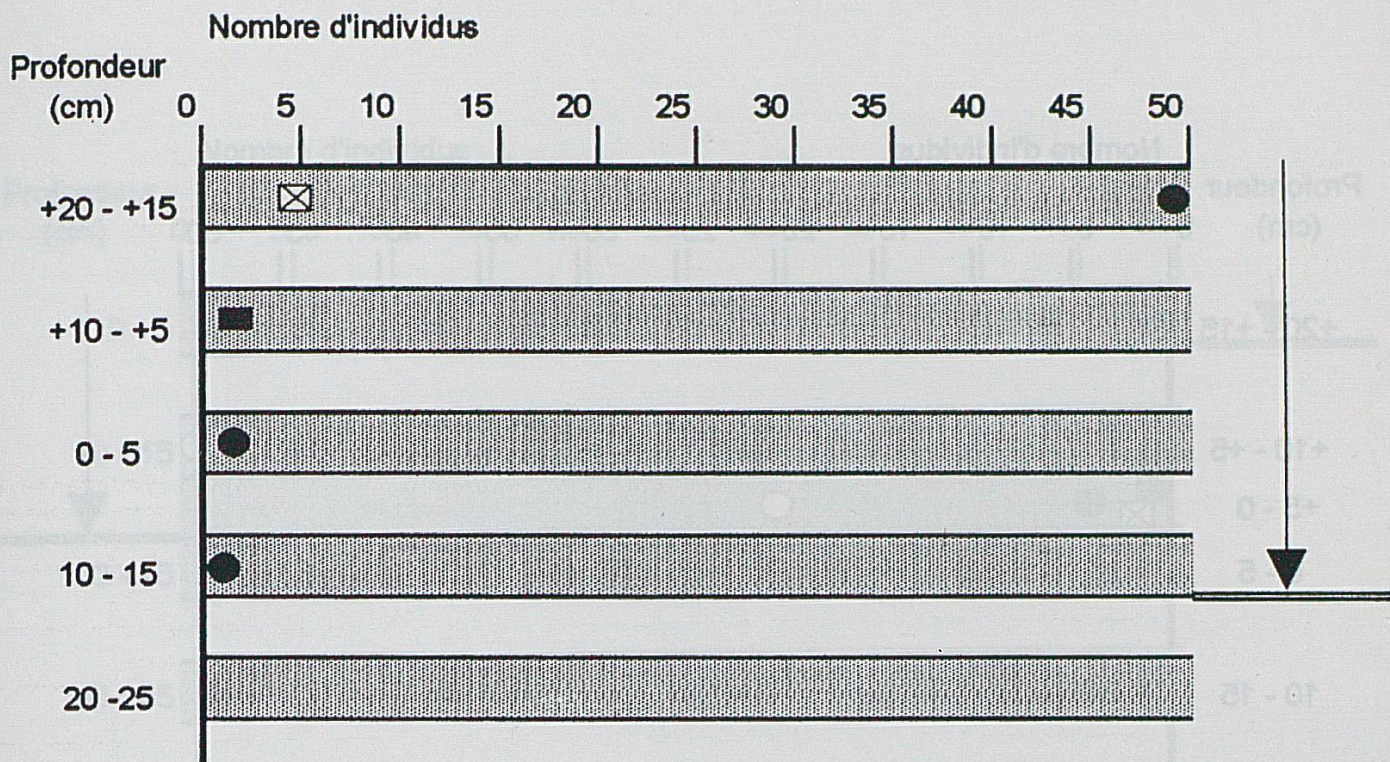


Fig. 7. Régénération des sphaignes et autres végétaux à partir des strates incubées de la station PO1.

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

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

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

DISCUSSION

Profondeur de la régénération de sphaignes

La constatation essentielle qui ressort de ce qui précède est que la régénération de sphaignes ne s'étend pas au-delà de 35 cm de profondeur et qu'elle reste liée aux stations où les sphaignes sont présentes dans la

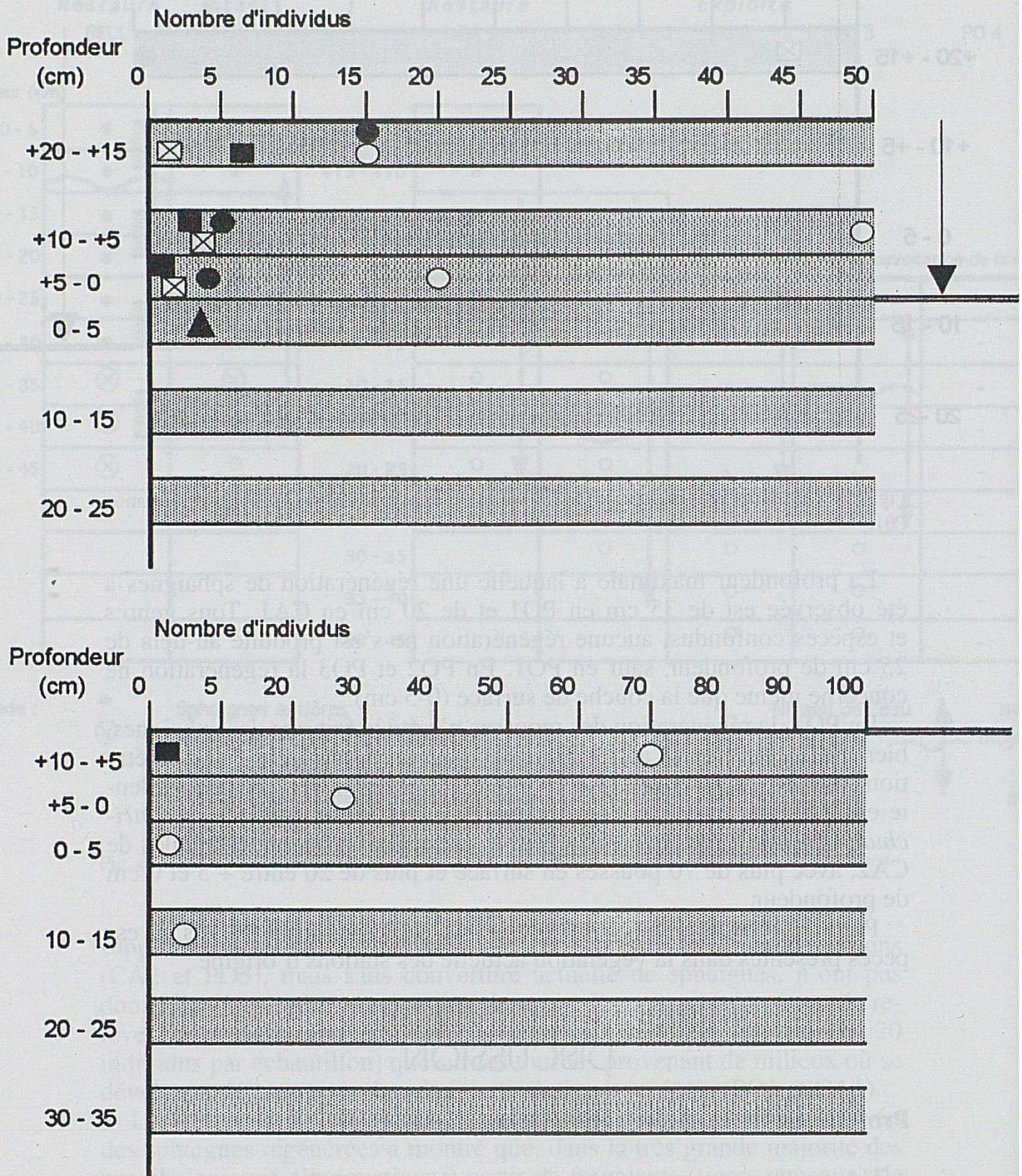


Fig. 8. Régénération des sphaignes et autres végétaux à partir des strates incubées des stations CA1 (en haut) et CA2 (en bas).

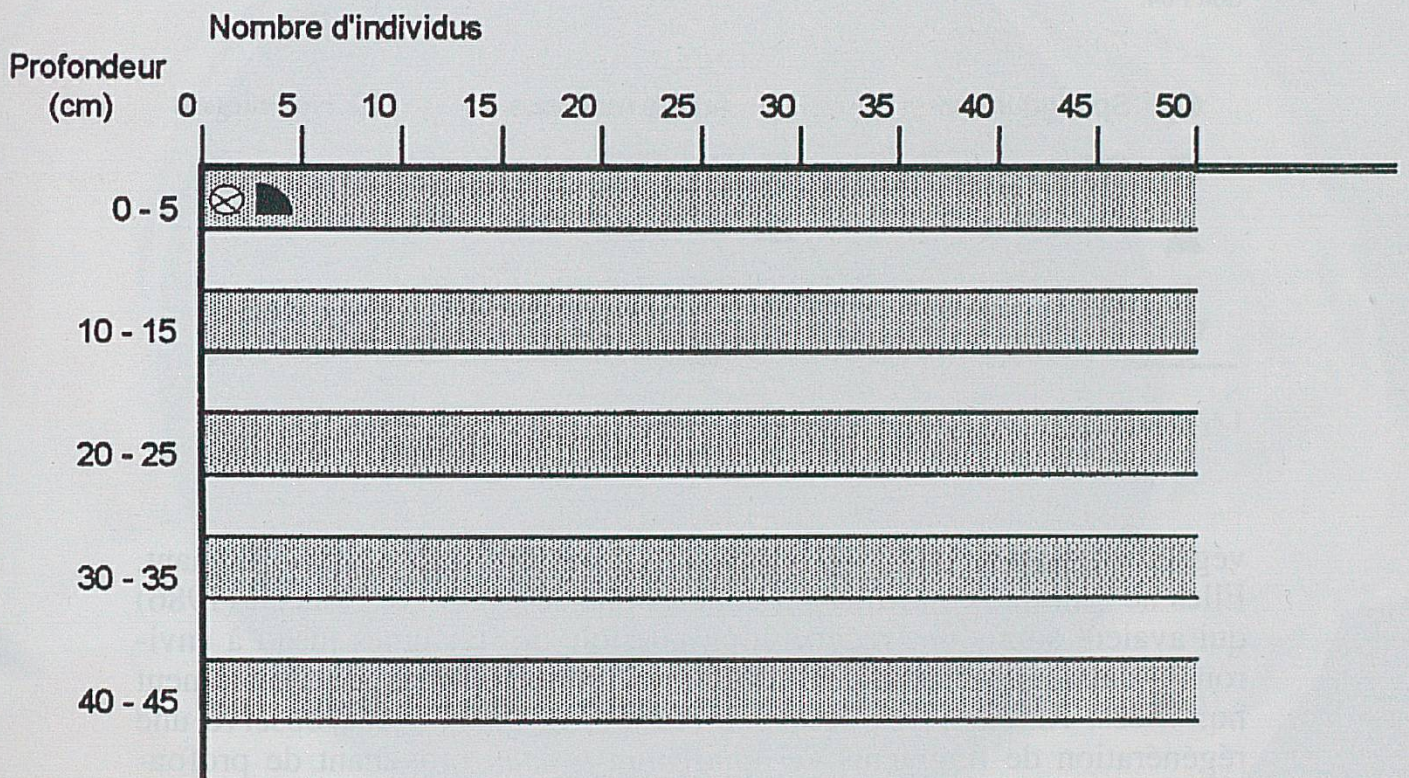
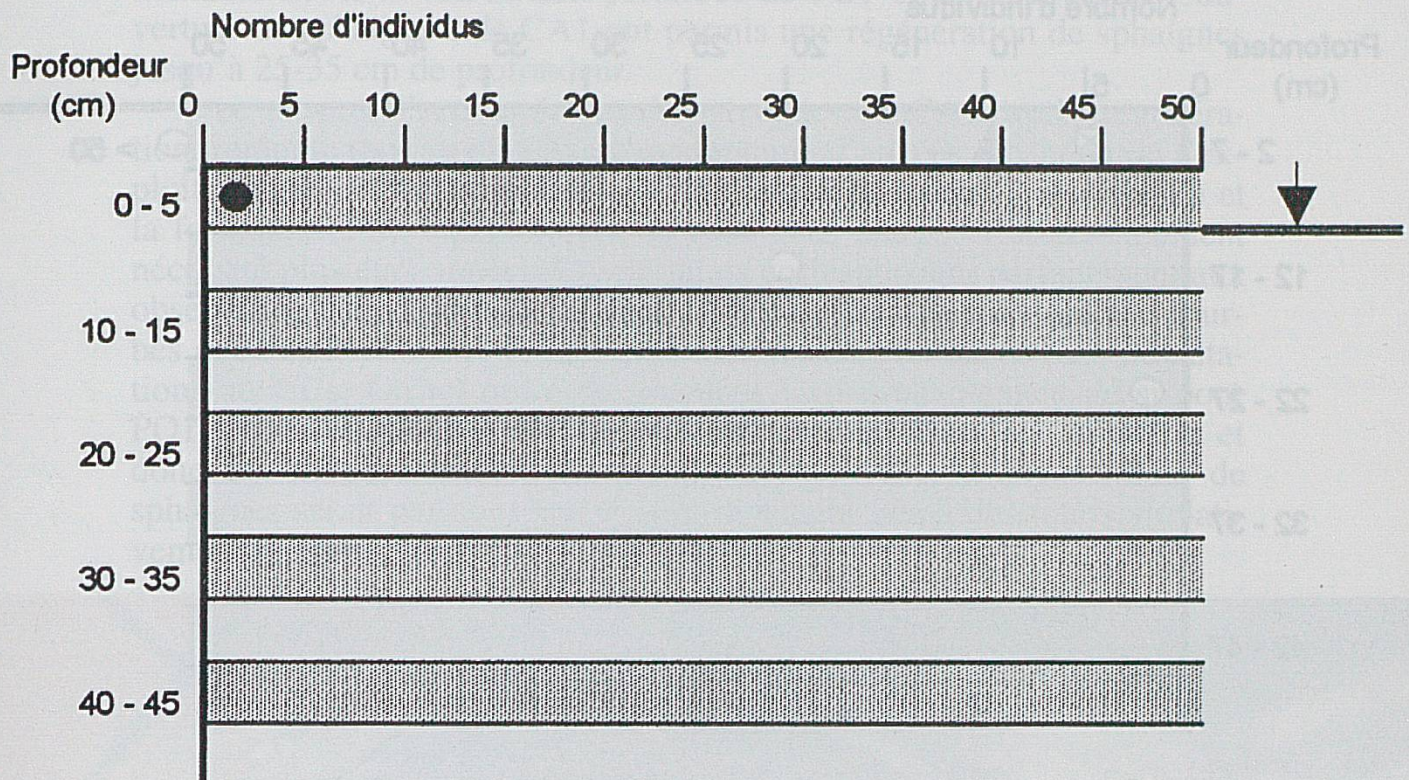


Fig. 9. Régénération des sphaignes et autres végétaux à partir des strates incubées des stations PO2 (en haut) et PO3 (en bas).

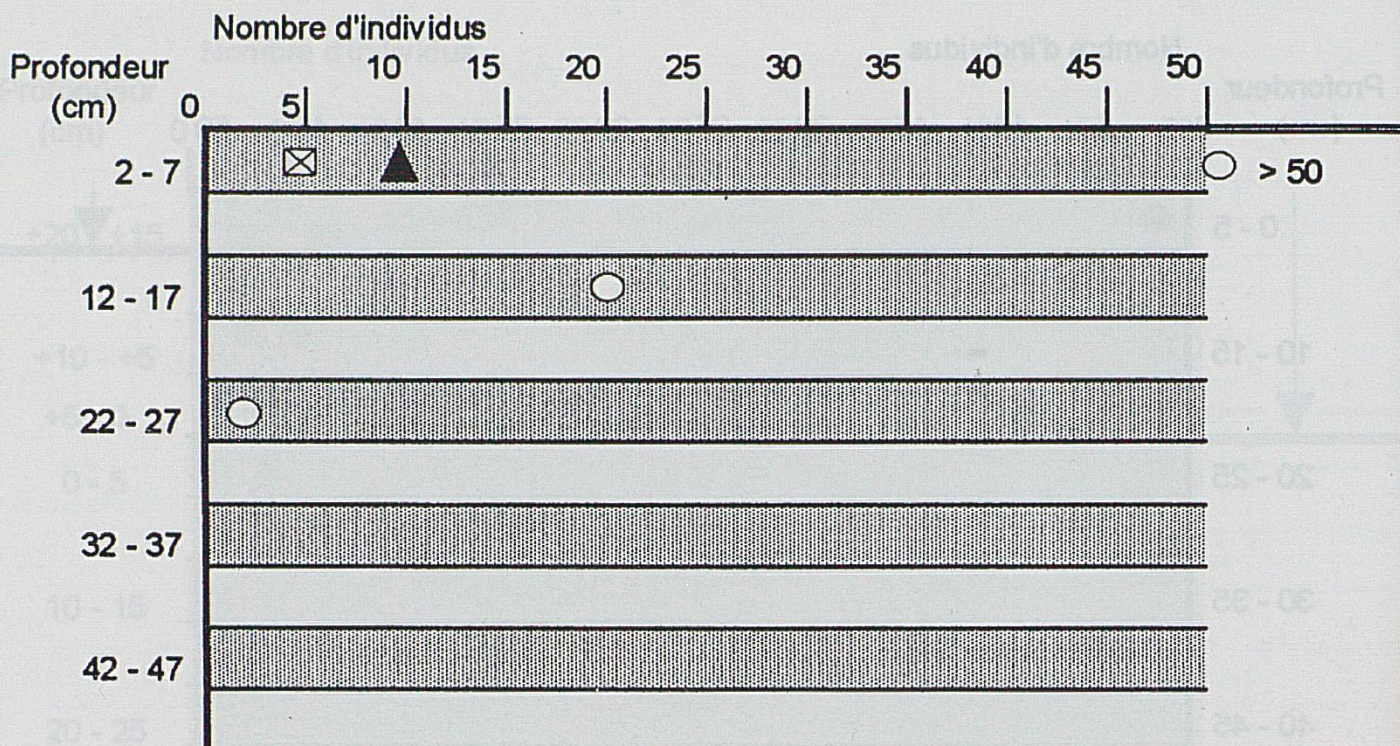


Fig. 10. Régénération des sphaignes et autres végétaux à partir des strates incubées de la station P04.

- Sphagnum sp
- Calluna vulgaris
- ▲ Herbacées
- Autres mousses
- ⊠ Vaccinium oxycoccos
- ▀ Betula sp
- ⊗ Hépatiques
- ▼ Profondeur maximale de la régénération de Sphagnum sp

Légende des symboles pour les figures 7 à 10.

végétation actuelle. Ces observations n'ont en fait rien de surprenant. Elles ne font que confirmer les conclusions de Clymo & Duckett (1986) qui avaient admis une régénération possible de sphaignes jusqu'à environ 30 cm de profondeur dans des sites intacts, à tourbes très faiblement humifiées. Karunen & Kälviäinen (1985) ont quant à eux observé une régénération de fragments de *Sphagnum fuscum* provenant de profondeurs allant jusqu'à 40 cm sous une butte. Dans le cas présent, les tourbes sont pour la plupart beaucoup plus anciennes, comme nous l'avons vu plus haut. Elles ont donc presque toutes perdu leur potentiel de régé-

nération. Seule la tourbe non perturbée de PO1 et celle, avec une couverture de sphaignes, de CA1 ont permis une régénération de sphaignes jusqu'à 25-35 cm de profondeur.

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



Fig. 11. Exemple de tourbe incubée (CA 1) et de la végétation régénérée (*Polytrichum alpestre* et *Sphagnum sp.*).

Densité des pousses de sphaignes

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

Provenance des diaspores

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

Dans de telles conditions, il est fort probable que des fragments de sphaignes, en provenance des milieux intacts situés en amont, soient emportés et déposés au gré des obstacles rencontrés sur la tourbe nue exploitée. Les conditions locales, notamment la pente et le niveau annuel moyen de la nappe, jouent alors probablement un rôle déterminant sur la régénération potentielle des diaspores. En tous les cas, Poschlod (1988) et Poschlod & Pfenhauer (1989) mentionnent explicitement l'hydrochorie comme un des facteurs principaux de dispersion des diaspores végétatives de sphaignes. Toutefois, Poschlod (1990) a également démontré l'anémochorie chez les sphaignes en piégeant des fragments, à environ 30 cm au-dessus du sol sur un plateau enduit de colle, et ce à plus de

10 m de distance des buttes les plus proches. Ces observations rejoignent celles de Clymo & Duckett (1986) citant Crompton & Whithouse (1983) à propos de la régénération de tapis continus de sphaignes dans un site où le genre avait disparu et ne se rencontrait plus qu'à l'état subfossile. Là aussi, la régénération devait être due à une recolonisation du milieu par des diaspores en provenance d'autres sites.

Les mêmes considérations valent probablement aussi pour CA1, où la régénération ne s'est en fait produite qu'à partir des tourbes récentes (<40 ans), accumulées après l'abandon de l'exploitation (niveaux + 20 - 0 cm, fig. 6). La couche à *Polytrichum alpestre* subfossile suggère en effet l'absence d'une régénération intrinsèque, comme c'est le cas en CA2 actuellement, et donc une réapparition de sphaignes par réimplantation de diaspores à partir de la zone voisine, intacte. Il se peut même que, le site ayant été raclé sur une très faible profondeur (20 cm environ), des mottes de végétation abandonnées sur place aient joué le rôle d'initiatrices de la régénération du tapis végétal.

Potentiel de réimplantation

Dans le cas de PO4, aucune sphaigne n'est apparue, les seules espèces ayant (re) poussé étant des espèces déjà présentes dans la végétation actuelle de la prairie. Cela est en conformité avec l'hypothèse de l'absence d'une banque de diaspores de sphaignes, l'exploitation de la tourbe ayant atteint des couches bien trop profondes. De plus, même si une diaspore de sphaigne venait à tomber dans cette prairie, drainée, engraisée et fauchée régulièrement, elle n'aurait de toute manière aucune chance de régénérer face à la concurrence des phanérogames et des autres mousses mieux adaptées à ce type de milieu. La question qui se pose toutefois est de savoir dans quelle mesure un tel type de tourbe se prêterait dans certains cas à une recolonisation par les sphaignes, moyennant par exemple un décapage de la végétation actuelle et de la couche de tourbe superficielle très dégradée, et un abandon de toute exploitation à des fins agricoles.

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

effectivement observée sur le terrain dans les différentes stations étudiées, avait été fixé à 1.

Sur la base des données de Gobat & Portal (1985), Pariat (1988) et Matthey (1996), nous avons également calculé cet indice pour les tourbes étudiées dans le présent travail et reporté les résultats dans le tableau 2. Il est ainsi intéressant de constater que la tourbe superficielle de PO4 est la seule dont l'indice REG est inférieur à 1. Par contre, les strates profondes présentent à nouveau un indice REG de valeur moyenne. Si les stations témoins (BELL et PO1) sont caractérisées par des indices REG très élevés, la plupart des autres échantillons se révèlent néanmoins favorables à une régénération avec des indices REG moyens (2.4 à 5.1), CA1 excepté. Le fait que les tourbes de CA1 soient parmi les plus humifiées, alors que c'est précisément en cette station que la régénération de sphaignes a été la plus intense, tend en fait à relativiser l'importance accordée par Gobat *et al.* (1986) à l'indice REG, et par conséquent aux facteurs édaphiques qui le caractérisent ! Autrement dit, d'autres facteurs pourraient s'avérer plus importants que les propriétés de la tourbe en tant que facteurs déterminants pour la régénération de sphaignes.

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

Tableau 2. Indice REG pour les différentes strates de chaque station.

Microclimat et commensalisme

Pourquoi les sphaignes n'ont-elles pas recolonisé toute la surface de tourbe nue en PO2 et PO3 ? A priori, les conditions édaphiques sont semblables d'une station à l'autre. Un niveau annuel moyen de la nappe un peu plus élevé et une très faible pente en PO2 ont déjà été mentionnés (fig. 6 et point 4.3.) comme des conditions plus favorables à la réimplantation de sphaignes. En observant soigneusement les alentours lors de visites régulières du site, nous avons en outre encore remarqué que des coussinets de sphaignes de 10 à 15 cm de diamètre avaient réussi à se développer à la base des touradons d'*Eriophorum vaginatum* et sous le couvert de la litière retombante. Le rôle pionnier d'*Eriophorum vaginatum* dans la recolonisation de sites perturbés a d'ailleurs déjà été mis en évidence par d'autres auteurs (Schumacker & de Zuttere 1980, Wein & Mc Lean 1973). Ainsi, le tapis de sphaignes installé en PO2 s'étendait entre trois touradons d'*Eriophorum vaginatum*. Les sphaignes y profitaient d'un microclimat aux écarts nettement atténués par rapport aux conditions extrêmes régnant sur la tourbe nue (Grosvernier *et al.* 1995, Matthey 1996). Le rôle du microclimat pour la réimplantation des sphaignes a par la suite été démontré expérimentalement (Grosvernier 1996, Buttler, Grosvernier & Matthey à paraître). Grâce à la faible pente, limitant les risques d'érosion, et au niveau de nappe en moyenne un peu plus élevé, les sphaignes seraient alors sorties de leur « cachette » où elles avaient initialement pris pied.

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

Dans quelle mesure *Polytrichum alpestre* « prépare-t-il le terrain » pour la réimplantation des sphaignes ? De nos propres observations sur le terrain et de l'analyse stratigraphique de la station CA1, voisine de quelques mètres seulement de CA2, il ressort en tout cas que la zonation

actuelle entre taches à *Polytrichum alpestre* et tapis de sphaignes peut aussi être l'aboutissement d'une succession où les sphaignes prennent progressivement le dessus (Matthey 1996). Un stade intermédiaire entre CA1 et CA2, où se mêlent *Polytrichum alpestre* et *Sphagnum angustifolium*, existe également sur le terrain. Nous avons déjà eu l'occasion de faire la même observation dans la tourbière de Bellelay où *Polytrichum alpestre* formait une strate noire subfossile de 7 cm d'épaisseur, sur une tourbe fortement dégradée, et sous un tapis continu de sphaignes de près de 10 cm d'épaisseur (Pariat 1988). Dans ce site, l'exploitation de la tourbe en profondeur avait cessé à la fin du siècle passé. Une fois encore, la réimplantation par colonisation de diaspores constitue l'explication la plus plausible pour la réapparition des sphaignes.

Toutefois, les sphaignes ne se sont pas réimplantées à même la tourbe nue, mais progressivement, au fur et à mesure que la population de *Polytrichum alpestre* devenait plus dense. Les conditions microclimatiques, notamment de sécheresse estivale prononcée et les forts écarts journaliers de température et d'humidité (Wicky 1988, Matthey 1996) dans de tels milieux sont parmi les plus extrêmes qui soient en tourbières. Moins exigeant que les sphaignes et plus résistant dans des conditions écologiques extrêmes *Polytrichum alpestre* pourrait ainsi offrir aux sphaignes des conditions de développement moins défavorables. En profitant de l'ombrage et de l'effet régulateur de l'humidité relative du tapis dense mais suffisamment aéré de *Polytrichum alpestre*, à l'image d'une fourrure sur la « peau nue » du haut-marais, les sphaignes pourraient mieux supporter la sécheresse. En limitant ainsi leur évaporation, elles seraient à même d'initier la formation d'un tapis continu et d'assurer alors leur autorégulation microclimatique sans plus avoir besoin de *Polytrichum alpestre*. *Sphagnum fallax* est à ce titre l'espèce la mieux adaptée, sinon la seule capable, à initier une telle succession (Grosvernier, Matthey et Buttler, 1997).

CONCLUSION - NOUVELLES PERSPECTIVES

Les résultats exposés ci-dessus ne sont pas sans conséquences sur la manière d'envisager la régénération des hauts-marais dans le cadre des programmes de protection de la nature. Notamment le rôle de réservoir de diaspores que peuvent jouer les milieux intacts pour la recolonisation de milieux exploités confère une fois de plus une valeur fondamentale à toute surface de haut-marais encore préservée. Les observations effectuées nous amènent à penser avec d'autres auteurs que l'absence d'une

banque de diaspores peut être aisément compensée par la migration de diaspores à partir d'autres sites.

D'autre part, la réapparition des sphaignes, en tant que principaux édificateurs de tourbe, n'est pas seulement liée à un niveau de nappe élevée et à une oligotrophie plus ou moins prononcée du milieu. Elle peut aussi se produire dans des conditions édaphiques *a priori* peu favorables, mais où la présence de certaines autres espèces végétales peut influencer favorablement le microclimat.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier tout particulièrement le Fonds National pour la Recherche Scientifique qui a financé notre projet (subside N° 31-9435.88) ainsi que M^{me} Anne-Dominique Grosvernier, pour son aide précieuse lors de la récolte des échantillons.

Ph. Grosvernier, D^r ès sciences, Natura - Etudes en biologie appliquée, Les Reussilles.

A. Buttler, D^r ès sciences, Laboratoire d'Ecologie Végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel.

Y. Matthey, D^r ès sciences, Ecoconseil, Cartographie et analyses du territoire et de l'environnement SA, La Chaux-de-Fonds.

J.-M. Gobat, Prof. D^r ès sciences, Laboratoire d'Ecologie Végétale et de Phytosociologie de l'Université de Neuchâtel.

NOTE

¹ Le présent travail est tiré de la thèse de l'auteur.

BIBLIOGRAPHIE

- BOWDEN R. D. 1991. Inputs, outputs, and accumulation of nitrogen in an early successional moss (*Polytrichum*) ecosystem. *Ecological Monographs*, 61, 207-223.
- BUTTNER A., GROSVERNIER Ph. & MATTHEY Y. à paraître. Influence of microclimate on the development of *Sphagnum fallax* (Klinggr.) diaspores on bare peat, in relation to water table level and peat properties, with implications for the restoration of cut-over bogs. Soumis pour publication à *Journal of Applied Ecology*.
- BUTTNER A., GROSVERNIER, Ph. & MATTHEY, Y. (soumis) A new sampler for extracting undisturbed surface peat cores for growth experiments. Soumis à *Functional Ecology*.
- BUTTNER A., CORNALI Ph. & RICHARD J.L. 1983. La tourbière des Pontins sur Saint-Imier. Phytosociologie, éléments d'écologie et perspectives d'aménagement. Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse (Zoller ed.), 59, 79 p., Soc. Helv. Sc. Nat., Commission Géobotanique.
- CLYMO R.S. & DUCKETT J.G. 1986. Regeneration of *Sphagnum*. *The New Phytologist*, 102, 589-614.
- COLLINS N.J. 1976. Growth and population dynamics of the moss *Polytrichum alpestre* in the maritime Antarctic. Strategies of growth and population dynamics of tundra plants 2. *Oikos*, 27, 389-401.
- DANIELS R.E. & EDDY A. 1985. Handbook of European *Sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology, 262 p.
- DURING H.J. 1979. Life strategies of bryophytes : a preliminary review. *Lindbergia*, 5, 2-18.
- EBERHARDT A. & KRÄHENBÜHL C. 1952. La tourbière des Pontins sur Saint-Imier. Etude bryologique, pollenanalytique et stratigraphique. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel (ed. Rübel & Lüdi), 1951, 87-122, Zürich.
- GEIGER W. 1980. Phytosociologie des landes de dégradation dans la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois, Suisse). Documents Phytosociologiques, N.S., V, 5-10, Lille.
- GOBAT J.M. & PORTAL J.M. 1985. Caractérisation de cinq tourbes oligotrophes représentatives d'une dynamique de la végétation dans le Jura Suisse. *Science du Sol*, 2, 59-74.
- GOBAT J.M., GROSVERNIER Ph. & MATTHEY Y. 1986. Les tourbières du Jura Suisse. Milieux naturels, modifications humaines, caractères des tourbes, potentiel de régénération. Actes, 1985, 213-315, Société jurassienne d'Emulation.
- GROSVERNIER Ph. 1996. Stratégie et génie écologique des sphaignes (*Sphagnum sp*) dans la restauration spontanée des marais jurassiens suisse. Une approche expérimentale. Thèse, 318 p. et annexes. Université de Neuchâtel, Suisse.
- GROSVERNIER, Ph., MATTHEY, Y. & BUTTLER, A. (1997) Growth potential of three *Sphagnum* species in relation to water table level and peat properties and implication for their restoration in cut-over bogs. *Journal of Applied Ecology*, 34, 471-483.
- GROSVERNIER Ph., MATTHEY Y. & BUTTLER A. 1995. Microclimate and physical properties of peat : new clues to the understanding of bog restoration processes. *Restoration of Temperate Wetlands* (eds B.D.Wheeler, S.C.Shaw, W.J.Fojt & R.A.Robertson), pp 435-450. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- KARUNEN P. & KÄLVIÄINEN E. 1985. Senescence and post-mortem changes in ultrastructure of *Sphagnum fuscum* (Klinggr.) Schleich leaf cells. *New Phytologist*, 100, 419-427.
- MATTHEY W. 1964. Observations écologiques dans la tourbière du Cachot. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.*, 87, 105-135.
- MATTHEY W. 1971. Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Revue Suisse de Zoologie, Annales de la Société Suisse de Zoologie et du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève*, 78, 367-536.
- MATTHEY Y. 1996. Conditions écologiques de la régénération spontanée du *Sphagnion magellanici* dans le Jura suisse - Typologie, pédologie, hydrodynamique et micrométéorologie. Thèse, 334 p. Université de Neuchâtel, Suisse.

NATURA 1989. Approche hydrologique des hauts-marais de Bellelay. Rapport, non publié, 60 p. Inspection de la Protection de la Nature du canton de Berne.

NATURA 1993. Tourbière « Les Pontins » - Surveillance scientifique des mesures de gestion. Rapport Vol. 1, non publié, 69 p. Inspection de la Protection de la Nature du canton de Berne.

PARIAT I. 1988. Etude phytosociologique et pédologique des tourbières de Bellelay. Travail de Licence, 64 p. Université de Neuchâtel, Suisse.

POSCHLOD P. 1988. Vegetationsentwicklung ehemaliger Torfabbau-gebiete in Hochmooren des bayerischen Alpenvorlandes. Tuexenia, 8, 31-53.

POSCHLOD P. 1989. Untersuchungen zur Diasporenbank der Bunkerde am Beispiel der Kollerfilze (Rosenheimer Becken ; Alpentorfwerke Raubling). TELMA, Beiheft 2, 295-311.

POSCHLOD P. 1990. Vegetationsentwicklung in abgetorften Hochmooren des bayerischen Alpenvorlandes unter besonderer Berücksichtigung standortkundlicher und populationsbiologischer Faktoren. Dissertationes Botanicae, 152, 331 p. Berlin.

POSCHLOD P. & PFADENHAUER J. 1989. Regeneration vegetativer Sprosstelchen von Torfmoosen - Eine vergleichende Studie an neun *Sphagnum*-Arten. TELMA 19, 77-88.

PUJOS J. 1994. Systèmes de croisement et fécondité chez le *Sphagnum*. Canadian Journal of Botany, 72, 1528-1534.

SCHUMACKER R. & de ZUTTERE Ph. 1980. Aperçu de la végétation de la tourbière du Misten (Eupen, province de Liège, Belgique). Réflexions sur les associations des *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. & Tx. 1943 en Belgique. Colloques Phytosociologiques (ed. Géhu), VII, 437-459, La végétation des sols tourbeux, Lille.

WEIN W. & MACLEAN D.A. 1973. Cotton grass (*Eriophorum vaginatum*) germination requirements and colonizing potential in the Arctic. Canadian Journal of Botany, 51, 2509-2513.

WICKY J.D. 1988. Die Torfmoore von Rechthalten und St. Ursen/Kanton Freiburg. Strati-graphische, ökologische und vegetationskundliche Untersuchungen im Schwandmoos, Entenmoos und Rotmoos. Thèse, 207 p., Université de Fribourg, Suisse.

