

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)
Band: 44 (1970)

Artikel: Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale
Autor: Yerly, Michel
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308340>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 03.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

VERÖFFENTLICHUNGEN DES GEOBOTANISCHEN INSTITUTES
DER EIDG. TECHN. HOCHSCHULE, STIFTUNG RÜBEL, IN ZÜRICH

44. HEFT

Boz

**Ecologie comparée
des prairies marécageuses dans les Préalpes
de la Suisse occidentale**

par
MICHEL YERLY

**Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2**

1970

**Ecologie comparée
des prairies marécageuses dans les Préalpes
de la Suisse occidentale**

par
MICHEL YERLY

**Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2**

Table des matières

Ir. u. e. schschu
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr

Avant-propos	5
A. Introduction	6
I. Végétation	6
1. Données et limites du sujet; localisation, description des groupements végétaux	13
2. Phytosociologie systématique	
II. Climat	27
1. Climat général	27
2. Conditions météorologiques pendant la période de recherches	27
III. Géologie	30
IV. Pédologie: description et types des sols	31
V. Influence anthrozoogène	34
1. Végétation primitive	34
2. Exploitation économique actuelle	35
 B. Facteurs écologiques	 37
I. Economie de l'eau	37
1. Eau phréatique, mouvements de la nappe	37
a. Variation du niveau de la nappe	38
b. Caractérisation des associations	39
c. Classification des associations dans les différents types	45
d. Permeabilité	46
e. Test de l'écoulement latéral de l'eau	50
2. Teneur en eau des sols, densités et porosité	50
3. Courbe de sorption	53
a. Courbe de potentiel capillaire	53
b. Porosité drainable	55
II. Dureté de l'eau et réaction du sol	57
1. Dureté de l'eau phréatique	57
2. Relation entre dureté et écoulement latéral de l'eau	59
3. Réaction du sol	62
a. Définition et méthode	62
b. Caractérisation des associations	63
c. Variation saisonnière	66
4. Relation entre pH et mouvement vertical de la nappe	67
5. Relation entre pH et dureté	68

III. Minéralisation de l'azote	69
1. Méthodes et analyses	70
2. Discussion des résultats	71
3. Caractérisation des associations et variation saisonnière	72
4. Relation entre N_{min} , pH et mouvement de la nappe phréatique	79
5. Rendement et teneur en azote du foin	79
6. Relation entre N_{min} et N_{foin}	82
7. Problème de l'azote dans la haute-tourbière	84
IV. Aération du sol	90
1. Teneur en oxygène et en hydrogène sulfuré de l'eau phréatique	91
2. Relation entre mouvement latéral de l'eau et oxygène	96
3. Diffusion de l'oxygène dans le sol	97
4. Relation entre la teneur actuelle et la diffusion de l'oxygène	99
V. Température	100
1. Courbe journalière diurne de la température du sol	100
C. Discussion finale	103
I. Sélection du complexe de facteurs décisifs probables	103
II. Caractérisation écologique de chaque association	106
Résumé – Erweiterte Zusammenfassung	112
Bibliographie	115

Annexe: Planches I–XI

Avant-propos

Le présent travail est le résultat de recherches effectuées de 1965 à 1968, d'abord sous la conduite de Monsieur le professeur H. ELLENBERG, directeur de l'Institut de Géobotanique de l'EPF de Zurich (dès le 1^{er} mars 1966 Institut de Systématique et de Géobotanique de l'Université de Göttingen). Pendant cette période j'ai beaucoup apprécié ses conseils pleins de discernements, ses critiques et ses encouragements à chaque occasion où je l'ai consulté.

A partir de 1966, Monsieur le professeur E. LANDOLT, actuel directeur de l'Institut de Géobotanique de l'EPF, a bien voulu reprendre la conduite de ma thèse, ce dont je le remercie sincèrement.

Monsieur le professeur F. RICHARD à l'EPF a montré le plus vif intérêt pour mon travail et a mis gracieusement à ma disposition ses laboratoires et ses appareils pour les recherches sur le terrain. Je le remercie pour son appui et pour ses nombreux conseils concernant les relevés pédologiques et toutes les questions de la science des sols.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance toute particulière à mon ami le D^r BERSET, de Bulle, pour son aide dans la recherche des stations et ses conseils en systématique phytosociologique, au D^r F. OCHSNER pour le contrôle de quelques mousses, au Professeur P. PORTMANN, de l'Université de Fribourg, pour la mise à ma disposition d'un photomètre pour la détermination de l'azote minéral, à mon frère NICOLAS, qui s'est chargé de la mise au propre des tableaux et des graphiques, et à tous ceux qui directement ou indirectement ont contribué à ma formation et qui ont éveillé en moi l'amour des choses de la nature.

A. Introduction

I. Végétation

1. Données et limites du sujet, localisation, description

Les groupements végétaux humides étudiés dans ce travail comportent douze associations différentes, allant du bas-marais alcalin au haut-marais acide, des prairies marécageuses eutrophes aux oligotrophes, sur sols tourbeux ou minéraux. J'ai choisi essentiellement les types les plus représentatifs pour les Préalpes, me fondant sur le récent travail de BERSET (1969). N'ont pas été étudiées les associations inexistantes, rares ou peu caractéristiques dans nos Préalpes. Ce sont les associations des alliances du *Molinion* et *Magnocaricion* que je n'ai rencontrées nulle part. Le *Caricetum fuscae*, de même que les tourbières intermédiaires du type *Caricetum lasiocarpae* et *Rhynchosporetum* ne couvrent que des surfaces très restreintes, mal individualisées et peu homogènes, donc impropre à des recherches écologiques poussées. Certains types de *Schoenetum* tels que l'*Orchio-Schoenetum* et le *Primulo-Schoenetum* se rencontrent parfois au pied des montagnes. Comme ces derniers groupements ont déjà fait l'objet de recherches écologiques approfondies par ZOBRIST (1935) et tout récemment par LEÓN (1969), je les ai volontairement laissés de côté. A part tous ces groupements nommés et à part ceux que j'ai étudiés, il n'existe pas, à ma connaissance, d'autres types de prairies marécageuses dans le périmètre géographique pris en considération.

Je me suis spécialement occupé des associations suivantes:

- A. *Junco-Filipenduletum*
- B. *Cardamino-Scirpetum silvatici*
- C. *Epilobio-Caricetum rostratae*
- D. *Juncetum subnodulosi*
- E. *Caricetum davalliana*
- F. *Caricetum ferrugino-davalliana*
- G. *Tomenthypno-Trichophoretum*
- H. *Sphagno-Trichophoretum*
- J. *Carici pulicaris-Juncetum effusi*
- K. *Violo-Juncetum effusi*
- L. *Caricetum limosae*
- M. *Sphagnetum magellanici*

Cf. tableau des relevés, planche I

Pour la nomenclature j'ai utilisé, pour les plantes vasculaires: A. BINZ et E. THOMMEN, 3^e éd. 1966, pour les bryophytes: H. GAMS, Kleine Kryptogamenflora, vol. IV, 4^e éd. 1957. Dans les relevés, les chiffres de fréquence et de sociabilité correspondent à l'échelle de BRAUN-BLANQUET 1964.

Chaque lettre majuscule (A à M) indique une association et chaque chiffre romain, une station étudiée. Dans certains cas, j'ai pris dans mes recherches jusqu'à 4 individus par association, dans d'autres moins, et même parfois qu'un seul individu, suivant l'importance au point de vue surface des différents groupements et suivant les possibilités pratiques de trouver dans les mêmes régions des individus bien représentatifs.

Tableau 1 Localisation des stations étudiées

Association	Nom de l'endroit	Altitude	Coordonnées	Carte n°
D I	Brent	780 m	559.75 / 145.30	1264
D II	Brent	780 m	559.75 / 145.30	
D III	Brent	790 m	559.76 / 145.20	
D IV	Brent	770 m	559.74 / 145.20	
A I	Frasse, Moille-de-Crey	1080 m	562.28 / 153.53	1244
A II	Frasse	990 m	560.91 / 153.70	
B IV	Frasse	990 m	560.91 / 153.70	
B III	Rathevi	1220 m	564.98 / 155.27	
K III	Grande-Citard	1140 m	565.25 / 157.21	
B I	Niremont	1410 m	563.00 / 156.00	
B II	Niremont	1420 m	563.00 / 155.92	
C I	Niremont	1430 m	562.95 / 155.87	
E II	Niremont	1480 m	562.92 / 155.52	
J I	Niremont	1430 m	562.37 / 155.84	
J II	Niremont	1430 m	562.40 / 155.87	
K I	Niremont	1460 m	562.52 / 155.76	
K II	Niremont, Prévondes	1340 m	562.63 / 156.55	
A III	Villarvolard, Gros-Mare ...	850 m	575.20 / 166.72	1225
A IV	Villarvolard, Le Perrex	780 m	575.16 / 166.03	
C II	Jaunpass	1500 m	592.11 / 159.74	1226
E I	Jaunpass	1500 m	591.68 / 159.59	
E III	Jaunpass	1500 m	592.15 / 160.15	
F I	Jaunpass	1500 m	591.94 / 160.03	
G I	Jaunpass	1500 m	591.83 / 160.00	
H II	Jaunpass	1500 m	592.15 / 159.80	
H III	Jaunpass	1500 m	592.07 / 159.75	
G II	Les Mosses	1440 m	573.76 / 138.79	1265
G III	Les Mosses	1440 m	573.80 / 138.82	
H I	Les Mosses	1440 m	573.80 / 138.75	
L I	Les Mosses	1440 m	573.98 / 138.44	
M I	Les Mosses	1440 m	573.95 / 138.42	
M II	Les Mosses	1440 m	573.98 / 138.44	

Cartes nationales 1 : 25 000 n°s 1264 Montreux, 1244 Châtel-Saint-Denis, 1225 Gruyères, 1226 Boltigen, 1265 Les Mosses

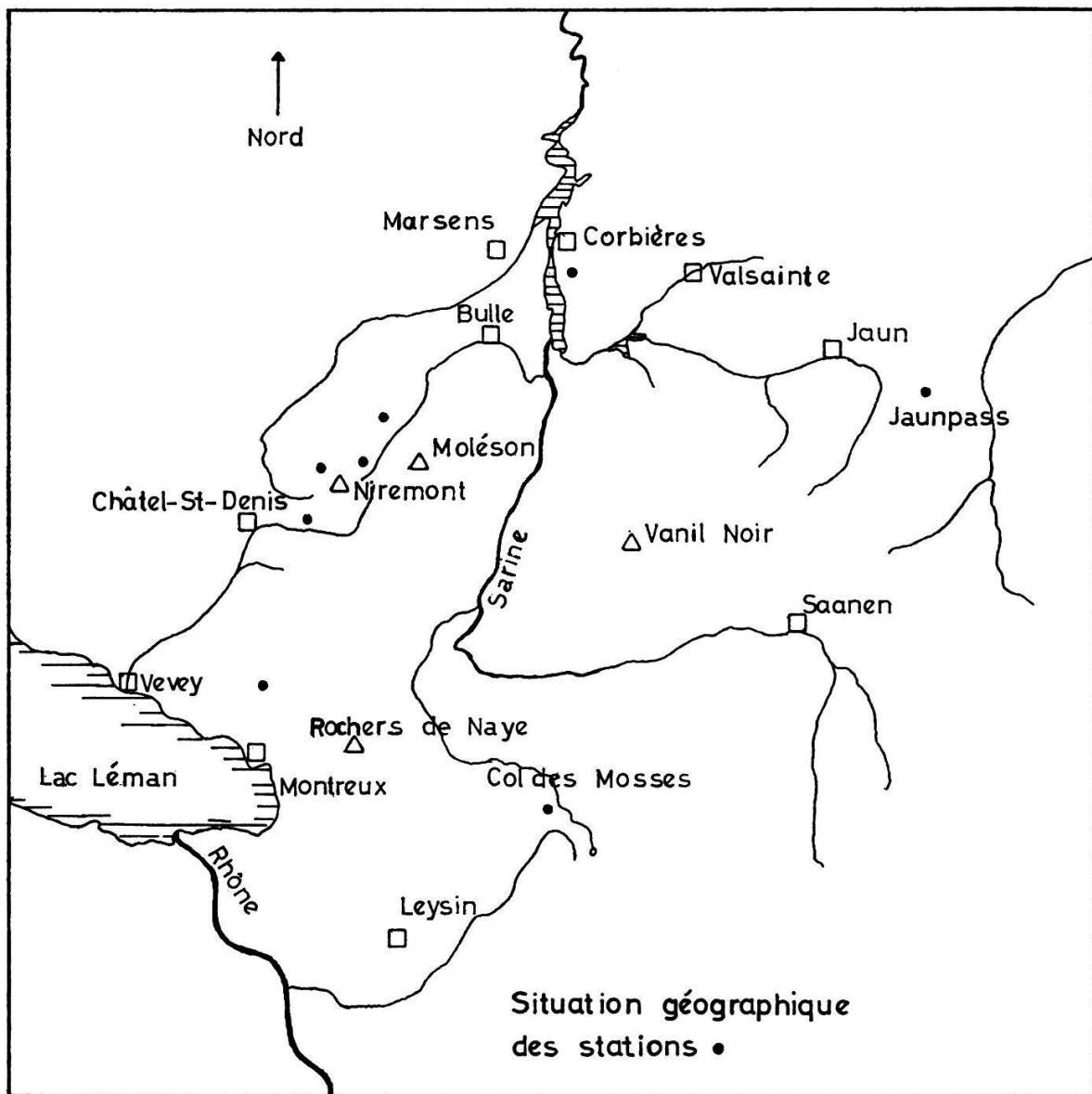


Fig. 1 Carte de la région prise en considération

Localisation

Le territoire pris en considération est limité au nord par le village de Corbières, à l'est par le Jaunpass, au sud par le col des Mosses et Montreux et à l'ouest par Châtel-Saint-Denis. La géographie et l'hydrographie de cette région des Préalpes ont déjà été traitées par BERSET (1969).

La figure 1 représente une carte de la région avec la localisation des principaux lieux de recherches (cercles pleins sur la carte).

Toutes les stations étudiées sont situées entre 750 et 1500 m et font donc partie des étages montagnards ou subalpins. A chaque endroit, une surface de référence de 4 m² a été laissée intacte pendant toute la période des recherches. Les échantillons pour les différentes analyses ont été prélevés au pourtour du carré de référence.

Description de la végétation

Junco-Filipenduletum A

Ce groupement est facile à reconnaître grâce à sa physionomie typique, due à la dominance de la teinte glauque que lui imprime *Juncus inflexus*. Il faut cependant faire attention et ne pas donner le rang d'association à tous les individus où ce jonc est présent. On rencontre fréquemment des touffes isolées dans les endroits humides ainsi qu'aux abords des abreuvoirs, ou des peuplements plus ou moins fragmentaires, qu'il ne faut pas confondre avec le *Junco-Filipenduletum*, qui est très homogène. Cette association peu fréquente ne se rencontre qu'au pied des Préalpes entre 750 et 1160 m d'altitude (BERSET 1969). Elle est localisée généralement sur des pentes de toutes expositions et peu inclinées, où l'eau s'écoule périodiquement en surface, notamment au printemps et après de fortes précipitations, lorsqu'un ruisseau temporaire s'étale en nappe sur le sol (fig. 2).

Lorsqu'on draine de tels groupements, on obtient d'excellents pâturages, c'est la raison pour laquelle ils tendent à disparaître.

Cardamino-Scirpetum silvatici B

Situé plus en altitude que le précédent (1000–1500 m), ce groupement jouit de conditions d'humidité un peu plus extrêmes. Le sol reste souvent longtemps recouvert d'eau, qui ne disparaît superficiellement qu'au moment de longues périodes sèches. Le scirpe se développe avec une telle vigueur qu'il atteint jusqu'à 1,2 m de hauteur ; il ne laisse que peu de place à la strate herbacée inférieure qui végète sous son couvert (fig. 3, 4). *Scirpus silvaticus* ne se rencontre jamais dans d'autres groupements avec une telle vitalité (BERSET 1969). L'aspect printanier est caractérisé par la floraison précoce de *Cardamine amara*, qui disparaît presque complètement au moment du développement estival du scirpe.

Ici, la strate muscinale fait complètement défaut, vraisemblablement pour deux raisons. Les feuilles larges du scirpe empêchent la lumière d'atteindre la surface du sol et forment en automne une telle masse de litière qu'elles étoufferaient les mousses. Lorsque le ruisseau s'étale sur le sol, il le recouvre fréquemment de limon argileux où l'hydroxyde ferrique forme un film rougeâtre.

Epilobio-Caricetum rostratae C

On rencontre rarement cette association dans nos Préalpes, elle est toujours localisée sur le delta peu incliné d'une source permanente à débit moyen et régulier, ce qui fait que le sol est recouvert d'eau en permanence. Aux environs immédiats de la source, les mousses font complètement défaut et apparaissent ensuite en compagnie d'autres espèces herbacées, au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la source. Ici également, il y a précipitation d'hydroxyde de fer trivalent.

Carex rostrata, la laiche typique de ce groupement fontinal, atteint une grande vitalité et fructifie abondamment. Son aspect filamentueux glauque et sa hauteur atteignant 80 cm permettent de reconnaître facilement ce groupement toujours peu étendu, qui tranche sur le fond vert clair en été, orange en automne, du *Caricetum davallianae* ou du *Trichophoretum* (fig. 5).

Dans les trois associations A, B et C l'humidité du milieu augmente de A à C par suite de l'élévation du niveau phréatique.

Juncetum subnodulosi D

Je n'ai rencontré ce groupement dans nos Préalpes qu'en dessus de Brent (région de Montreux), sur une pente où jaillissent de nombreuses sources très calcaires. Le *Juncetum subnodulosi* se différencie physionomiquement bien du *Schoenetum* ou du *Caricetum davallianae* par la présence du *Juncus subnodulosus*, jonc à tige élancée et étroite, de couleur vert foncé.

Ce groupement forme à Brent des mosaïques plus ou moins étendues avec l'*Orchio-Schoenetum*, mais ne présente aucune différence floristique fondamentale avec ce dernier; seul le jonc lui confère son aspect particulier.

Au printemps, la teinte jaune paille de tout ce complexe marécageux tranche avec la teinte vert tendre des environs.

La localité de Brent a malheureusement été complètement drainée en 1967 et n'a pu être sauvée de la destruction. Elle était le dernier refuge en Suisse de l'*Anagallis tenella* et on y trouvait de nombreuses orchidées rares dont *Orchis palustris*, *Spiranthes aestivalis* et *Liparis loeselii*. Dans ces conditions, je n'ai pas pu faire les mêmes analyses que dans les autres groupements; j'ai choisi une station de remplacement, que j'ai trouvée au pied du Jura. Le relevé floristique se trouve dans le paragraphe suivant.

Caricetum davallianae E

Cette association présente différents aspects saisonniers qui confèrent à la végétation un charme particulier. A la fin de l'hiver, l'eau de source qui s'écoule sur le sol fait fondre la neige plus rapidement que le soleil, si bien que la période de végétation est sensiblement augmentée par rapport aux pelouses voisines. On note le même phénomène pour l'*Epilobio-Caricetum rostratae* (fig. 6). L'aspect printanier est dominé par le mauve de *Primula farinosa*, toujours très abondante, et par les beaux épis de l'*Orchis latifolia*. En été, le vert sombre de la pelouse est émaillé de milliers d'étoiles bleu foncé de la *Swertia perennis*, et l'automne voit apparaître la couleur fauve des graminées et cypéracées sur leur déclin.

Le *Caricetum davallianae* typique est obligatoirement lié à une source permanente dont le débit est certes faible (contrairement à l'*Epilobio-Caricetum rostratae*); il est essentiellement localisé chez nous dans les montagnes du Flysch aux environs de 1500 m (BERSET 1969). L'association à *Cirsium oleraceum*

et *Valeriana dioica*, décrite par GOERS (1951), forme généralement une bande étroite et fait ainsi transition avec les prairies voisines pâturées.

L'individu E III représente un faciès à *Equisetum palustre* (fig. 7).

Caricetum ferrugino-davallianae F

Ce groupement, physionomiquement voisin du *Caricetum davallianae*, se reconnaît aisément sur le terrain grâce à la dominance de *Carex ferruginea* et *Trichophorum caespitosum*, accompagnés de *Trollius* et *Cirsium rivulare*. Il recouvre, à l'étage subalpin, les pentes exposées exclusivement au nord, où la neige séjourne souvent jusqu'au début du mois de juin. Il est également largement répandu sur le Flysch. Au contraire du *Caricetum davallianae*, cette association n'est pas liée à une source, mais à un suintement latéral temporaire. L'aspect printanier est caractérisé par la floraison de *Soldanella* sitôt après la disparition de la neige (fig. 8).

Tomenthypno-Trichophoretum G

Il s'agit d'un groupement sur sol neutre ou faiblement acide, caractérisé par l'abondance du *Trichophorum caespitosum* ssp. *austriacum*, qui recouvre de vastes surfaces peu inclinées. Le tapis végétal est homogène et lâche, il permet à la lumière de pénétrer jusqu'à la strate muscinale, qui est particulièrement exubérante. Le *Tomenthypnum nitens*, espèce caractéristique locale, ne peut se développer qu'en pleine lumière, c'est la raison pour laquelle il est inexistant dans le *Caricetum davallianae* typique de la région. Le sol généralement tourbeux est également gorgé d'eau, mais non lié directement à une source (fig. 9).

Sphagno-Trichophoretum H

Sur tourbe acide, *Trichophorum* forme par contre de grosses touffes extrêmement denses, plus ou moins rapprochées les unes des autres. Les mousses qu'on y rencontre ont également besoin d'une grande luminosité et croissent en coussinets dans les espaces libres, laissés par *Trichophorum*. *Sphagnum compactum* ne se trouve pratiquement que dans cette association en compagnie d'autres mousses acidophiles telles que *Dicranum bergeri*, *Rhacomitrium canescens*, *Pleurozium schreberi*, etc. (fig. 10).

Les deux *Trichophoretum* se reconnaissent donc très facilement sur le terrain grâce à la sociabilité différente de *Trichophorum* suivant que le sol est acide ou voisin de la neutralité.

Carici pulicaris-Juncetum effusi J

Ce groupement, de même que le suivant qui lui est proche, couvre de grandes étendues sur tous les pâturages du Flysch des Préalpes entre 1300 et 1500 m

(BERSET 1969). Il est spécialement bien développé dans la région du Niremont au-dessus de Semsales. Son aspect est plutôt triste et dominé par la présence de *Juncus effusus*; on n'y rencontre aucune fleur spectaculaire, même sur des hectares; les aspects saisonniers font pratiquement défaut. Le *Carici pulicaris-Juncetum effusi* est strictement localisé sur les pentes de toutes expositions plus ou moins inclinées, où quelques espèces du *Caricion davalliana* permettent de le distinguer de l'association suivante (fig. 11).

Violo-Juncetum effusi K

Sur les replats ou dans les cuvettes, où la couche d'humus brut commence à s'épaissir et où le calcaire a été superficiellement lessivé, est cantonné le *Violo-Juncetum effusi*. Cette association se distingue aisément de la précédente par la présence d'espèces du *Caricion canescens-fuscae*, telles que *Viola palustris*, généralement abondante, et *Juncus filiformis*, moins fréquent. Les mousses sont nettement acidophiles et se composent essentiellement de sphaignes. A la Grande-Citard (K III), on peut constater l'évolution lente de ce groupement vers le haut-marais grâce à la présence d'*Eriophorum vaginatum* par exemple. On rencontre également au sommet du Niremont un haut-marais en formation, vraisemblablement originaire d'un *Violo-Juncetum effusi*. Une telle évolution est pratiquement impossible dans le groupement précédent, à cause de la géomorphologie différente (fig. 12).

Les deux *Junceta effusi* affectionnent les terrains argileux, qui restent longtemps gorgés d'eau et ne la rendent que difficilement. Le piétinement du bétail, qui rend ces sols encore plus imperméables, favorise le développement de *Juncus*. L'influence anthropo-zoogène est donc d'une importance capitale pour ce type de pâturage de très mauvaise qualité.

Haut-marais L et M

Les tourbières à sphaignes entrent dans la catégorie des associations «éponges». En effet, les coussins de sphaignes s'accroissent par le haut et meurent par le bas, s'imbibant d'eau à la façon d'une éponge. Cette eau forme une nappe en dessus du niveau normal et monte à la même vitesse que la croissance des sphaignes. Ainsi se forme un milieu nouveau, indépendant de la nappe phréatique des groupements voisins (CHOUARD 1929). Le haut-marais ombragé ne reçoit l'eau et la plus grande partie des substances nutritives, qui sont nécessaires à sa croissance, que des précipitations atmosphériques.

Le haut-marais, appelé également haute-tourbière ou tourbière à sphaignes, est généralement formé, comme c'est le cas au col des Mosses, par une mosaïque d'associations. On distingue d'abord les dépressions (en allemand «Schlenken»), dont l'association typique est le *Caricetum limosae* (L). Ce groupement occupe les mares naturelles, profondes de 10 à 30 cm. L'eau ne disparaît de la surface que dans les années les plus sèches (KOCHE 1926). Les espèces de ce milieu

aquatique sont peu nombreuses; *Carex limosa* et *Scheuchzeria* dominent généralement, tandis qu'une mousse immergée, *Drepanocladus fluitans*, recouvre le fond des dépressions.

Au pourtour des dépressions se rencontre un replat formant une bande plus ou moins large, colonisée par les sphaignes du *Sphagnetum magellanici sphagnetosum recurvi* (MATHEY 1964). Plus haut se trouve la butte primaire du **Sphagnetum magellanici (M)** typique (en allemand « Bulte »). Les sphaignes de cette association (*Sphagnum magellanicum*, *S. memorem*, *S. fuscum*) craignent autant la submersion que la sécheresse (CHOUARD 1931). Dans le tapis spongieux s'enracinent de nombreuses éricacées, dont les plus typiques sont *Oxycoccus quadripetalus* et *Andromeda polifolia*; puis *Eriophorum vaginatum*, *Carex pauciflora*, etc. La *Drosera rotundifolia* étale ses feuilles, scintillant de mille feux, sur le tapis rouge des sphaignes. Les tiges des sphaignes vivantes cachent souvent les délicats filaments d'hépatiques dont la plus fréquente est *Mylia anomala*. J'ai eu la joie de découvrir au col des Mosses le rare *Lophozia marchica*, espèce connue en Suisse seulement de quelques tourbières du Jura et de Champex en Valais.

La figure 13 représente la haute-tourbière subalpine du col des Mosses. Elle est dans un état de conservation impeccable et devrait être mise sous protection le plus rapidement possible.

2. Phytosociologie systématique

Bien que la systématique dans ce domaine varie souvent d'un auteur à l'autre et soit encore en pleine évolution, il me paraît néanmoins nécessaire de classer les associations étudiées dans telle ou telle unité supérieure. Le classement ci-après est un compromis entre plusieurs auteurs, car j'ai choisi la solution qui me semblait la plus logique.

A. *Junco-Filipenduletum* Berset 69, abrégé de *Junco inflexi-Filipenduletum ulmariae* Berset 69

Caractéristique de l'association: *Juncus inflexus*, *Cratoneurum filicinum* (caractéristique locale)

Alliance: *Filipendulo-Petasition* Br.-Bl. 47: *Filipendula ulmaria*, *Mentha longifolia*, *Scirpus sylvaticus*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*

Ordre: *Molinietalia* Koch 26, Classe: *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 37: *Caltha palustris*, *Molinia coerulea*, *Cirsium palustre*, *Myosotis scorpioides*, *Cirsium oleraceum*, *Pulicaria dysenterica*

Cette association présente certaines ressemblances avec le *Junco-Menthetum longifoliae* Lohm. 53, signalé dans OBERDORFER (1957). Ce dernier groupement n'appartient pas à la même alliance.

B. *Cardamino-Scirpetum silvatici* Berset 69

Caractéristique de l'association: *Scirpus silvaticus* (optimum), *Cardamine amara* (caractéristique élective pour l'étage montagnard supérieur, à subalpin)

Alliance: *Filipendulo-Petasition* Br.-Bl. 47: (selon BERSET 1969) *Filipendula ulmaria*, *Carex hirta*

Ordre et classe: *Molinietalia* Koch 26, *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 37: *Caltha palustris*, *Myosotis scorpioides*, *Galium uliginosum*

A mon avis, cette association appartient sans doute plutôt au *Calthion* Tx. 37, dans lequel on classe déjà le *Polygono-Scirpetum* (Schwick. 44) Oberd. 57, qui lui est cependant différent (BERSET 1969). Il est intéressant de noter que HÖHN (1936) a, dans son tableau du *Caricetum paniculatae*, un relevé correspondant exactement à notre *Cardamino-Scirpetum silvatici*. D'après KLÖTZLI (communication verbale), ce groupement est largement répandu dans tout le Flysch.

C. *Epilobio-Caricetum rostratae* Berset 69

Groupe d'espèces typiques[△]: *Carex rostrata* (optimum), *Caltha palustris*, *Epilobium palustre*, *Cardamine amara* (selon BERSET 1969)

Ordre et classe: *Tofieldietalia* Prsg. apud Oberd. 49, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 36: *Equisetum palustre*, *Carex fusca*, *Eriophorum angustifolium*

Cette association ne doit pas être confondue avec le *Caricetum rostrato-vesicariae* Koch 26, appartenant au *Magnocaricion* Koch 26; elle n'a aucun caractère commun avec ce dernier. MORAVEC dans NEUHÄUSL *et al.* (1965) a décrit un *Caricetum fusco-rostratae*, qui a une certaine parenté avec l'*Epilobio-Caricetum rostratae* décrit par BERSET (1969). Notre association n'appartient ni au *Caricion fuscae*, comme le fait MORAVEC (1965), ni au *Caricion rostratae* de BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ (1963). Comme le nombre d'espèces est très restreint dans ce milieu aquatique, il est très difficile de dire dans quelle alliance il faut classer ce groupement.

D. *Juncetum subnodulosi* Koch 26

Association faiblement caractérisée floristiquement, fortement physionomiquement (DUVIGNEAUD 1949). KOCH (1926) indique déjà que cette association a des relations floristiques avec le *Schoenetum* et le *Molinietum*. KLÖTZLI (1968), en étudiant l'économie de l'eau des groupements à *Juncus subnodulosus*, a résolu la question en supprimant cette association et en la classant comme variante dans des groupements déjà connus (voir chap. B, I, 1, c): *Schoenetum*, *Moli-*

[△] Le nombre d'espèces de ce groupement étant très restreint, il est difficile d'établir des caractéristiques d'association et d'alliance. C'est pourquoi BERSET (1969) préfère, avec raison, n'indiquer qu'un groupe d'espèces typiques.

Fig. 2

Junco-Filipenduletum

A IV. L'association est localisée sur le delta d'un ruisseau. L'eau s'écoule périodiquement en surface. Le groupement est ici très homogène, malgré la tendance fréquente du jonc à former des touffes dans les peuplements fragmentaires. (Juillet 1969)



Fig. 3

Cardamino-Scirpetum silvatici B III.

Le scirpe s'établit volontiers sur le delta argileux d'un ruisseau temporaire. La limite de l'association est très visible au printemps au moment de la floraison de *Ranunculus aconitifolius*, espèce qui préfère les sols frais, moins mouillés que ceux à scirpe. (Mai 1969)





Fig. 4
Détail du *Cardamino-Scirpetum silvatici* B I où le scirpe arrive à une telle vitalité, qu'il ne laisse que peu de place aux quelques espèces supportant sa compagnie. (Juillet 1969)



Fig. 5
Epilobio-Caricetum rostratae C II. Le sol continuellement recouvert d'eau par une source toute proche (à gauche en bas) est colonisé principalement par le *Carex rostrata*, espèce supportant une carence totale en oxygène dès la surface. A l'arrière-plan, groupement à *Trichophorum*. (Juillet 1969)



Fig. 6
Caricetum davallianae
E III au premier printemps. L'eau de source qui alimente cette association fait fondre la neige plus rapidement que le soleil. Les nardaies voisines sont encore recouvertes de plus de 1 m de neige. Même phénomène pour l'*Epilobio-Caricetum rostratae*. (Mars 1969)



Fig. 7
Caricetum davallianae
E III. Aspect vernal de cette association caractéristique des sources calcaires de l'étage montagnard à subalpin. Le changement de végétation avec le pâturage est très rapide. (Juin 1969)



Fig. 8
Caricetum ferrugino-davallianae F I. Groupe-
ment localisé sur les
pentes exposées au nord
de l'étage subalpin.
L'association préfère les
sols argileux où l'eau
de pente suinte en perman-
ence. (Juillet 1969)



Fig. 9
*Tomenthypno-Tricho-
phoretum* G II, sur tourbe
neutre ou faiblement
acide. *Trichophorum
caespitosum* forme dans
ce milieu un tapis
homogène et lâche:
chiffre de sociabilité 1 à 2.
(Août 1969)

Fig. 10
Sphagno-Trichophoretum
H III sur tourbe très
acide. *Trichophorum*
forme dans ce cas de
grosses touffes très
denses, plus ou moins
rapprochées les unes des
autres: chiffre de socia-
bilité 4 à 5. L'aspect des
deux *Trichophoreta*
est donc bien distinct.
Au fond chaîne des
Gastlosen. (Août 1969)



Fig. 11
Carici pulicaris-Juncetum
effusum J I. *Juncus effusus*
est abondant sur les
terrains à perméabilité
réduite. Le pâturage est
de très mauvaise qualité
et de plus le bétail
s'embourbe lorsque le sol
est saturé d'eau. Asso-
ciation liée à une certaine
déclivité. Quelques
espèces du *Caricion*
davalliana différencient
ce groupement du
suivant. (Juillet 1969)





Fig. 12
Violo-Juncetum effusi
K III. Groupement
localisé dans des cuvettes
ou sur des plateaux peu
perméables. L'acidifi-
cation progressive
favorise certaines espèces
du *Caricion canescenti-
fuscae* qui s'enracinent
dans l'horizon d'humus
brut. (Juillet 1969)



Fig. 13
Haute-tourbière L et M
au col des Mosses.
Alternance de dépres-
sions peu profondes où
Scheuchzeria domine,
et de buttes primaires à
Sphagnum magellanicum
où fructifie *Eriophorum
vaginatum*. (Août 1969)

nietum, Caricetum davallianae, Magnocaricion, etc. De toute façon, je ne puis être d'accord avec OBERDORFER (1962), lorsqu'il classe le *Juncetum subnodulosi* de Koch 26 dans le *Calthion* Tx. 37.

En examinant les 4 relevés D du tableau des associations en annexe, on remarque qu'ils appartiennent au *Caricion davallianae* Koch 28 (= *Eriophorion latifolii* Br.-Bl. et Tx. 43) et plus précisément à l'*Orchio-Schoenetum* Oberd. 57. Au sens de KLÖTZLI (1968), il s'agit donc d'un *Orchio Schoenetum* Oberd. 57, variante à *Juncus subnodulosus* Klötzli 68.

Alliance: *Caricion davallianae* Koch 28: *Campylium stellatum, Eriophorum latifolium, Pinguicula vulgaris*

Ordre: *Tofieldietalia* Prsg. apud Oberd. 49 (= *Caricetalia davallianae* Br.-Bl. 49):

Parnassia palustris, Drepanocladus intermedius, Tofieldia calyculata

Classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 36: *Equisetum palustre, Carex panicea*

Par simplification, j'ai cependant appelé ce groupement *Juncetum subnodulosi*.

En remplacement de la localité détruite de Brent, j'ai étudié à Chesiex, au-dessus de Nyon, un *Juncetum subnodulosi* équivalent, dont voici le relevé:

Pt 501.28/140.83, altitude 650 m, exposition S.-O. 9°, 4 m²

Hauteur de *Juncus* (18.6.1968): 70 cm

Recouvrement strate herbacée: 75%

Recouvrement strate muscinale: 20%

4	<i>Juncus subnodulosus</i>	+	<i>Gentiana pneumonanthe</i>
1	<i>Schoenus nigricans</i>	1	<i>Frangula alnus</i> ↑
+	<i>Carex davalliana</i>	2	<i>Campylium stellatum</i>
+	<i>Carex panicea</i>	1	<i>Fissidens adiantoides</i>
+	<i>Carex flava</i>	1	<i>Acrocladium cuspidatum</i>
+	<i>Carex flacca</i>	1	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
+	<i>Epipactis palustris</i>	+	<i>Drepanocladus intermedius</i>
2	<i>Molinia coerulea</i>	+	<i>Ctenidium molluscum</i>
+	<i>Potentilla erecta</i>		

E. *Caricetum davallianae* Koch 28, correspond au:

- *Caricetum davallianae* de DUTOIT (1924)
- *Caricetum davallianae* de KOCH (1928)
- *Caricetum davallianae* s.str. selon MORAVEC (1966)
- *Caricetum davallianae* sous-ass. type de BERSET (1969)

Caractéristique de l'association: *Carex davalliana, Swertia perennis* (selon BERSET 1969)

Alliance: *Caricion davallianae* Koch 28: *Campylium stellatum, Orchis latifolia, Eriophorum latifolium, Pinguicula vulgaris*

Ordre: *Tofieldietalia* Prsg. apud Oberd. 49: *Parnassia palustris*, *Drepanocladus intermedius*, *Tofieldia calyculata*, *Blysmus compressus*, *Primula farinosa*, *Carex capillaris*

Classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 36: *Equisetum palustre*, *Carex panicea*, *Carex fusca*, *Juncus alpinus*

F. *Caricetum ferrugino-davallianae* (Höhn 36) Yerly 70, correspond à:

- *Caricetum davallianae* faciès à *Carex ferruginea* de HÖHN (1936)
- *Trichophoretum* p.p. de GRÜNING (1955) (son tableau comprend plusieurs associations différentes)
- *Caricetum davallianae* sous-ass. à *Carex ferruginea* de Berset (1969)

Les conditions écologiques de ce groupement sont très différentes de celles du *Caricetum davallianae* (cf. chapitres principaux) et m'ont amené à lui donner le rang d'association. De plus, le *Caricetum ferrugino-davallianae* est floristiquement fort différent du *Caricetum davallianae* typique. En effet, si l'on considère le coefficient de similitude[△] selon JACCARD (1928), utilisé en phytosociologie par ELLENBERG (1956), BRAUN-BLANQUET (1964), etc., on obtient par exemple entre les individus E I et F I un coefficient de 22%. Or, lorsque ce coefficient est inférieur à 33% (ELLENBERG, communication verbale), on n'a plus le droit de parler de similitude floristique, comme l'exige la notion d'association.

Je ne puis donc suivre Berset (1969), lorsqu'il affirme que «malgré la pauvreté relative en caractéristiques, ce groupement doit sans doute être rattaché au *Caricetum davallianae*». Certes, cette association ne possède pas de caractéristiques, mais seulement des différentielles très typiques et liées au *Caricetum ferrugino-davallianae*; elles ne transgressent jamais dans le *Caricetum davallianae* typique.

Differentielles: *Carex ferruginea*, *Soldanella alpina*, *Trollius europaeus*, *Trichophorum caespitosum*, *Cirsium rivulare*, *Caltha palustris*, *Willemetia stipitata* (pour les Alpes orientales)

Alliance: *Caricion davallianae* Koch 28 (cf. *Caricetum davallianae*)

Ordre: *Tofieldietalia* Prsg. apud Oberd. 49 (cf. *Caricetum davallianae*)

Classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nord. 36 (cf. *Caricetum davallianae*)

△ Coefficient de similitude pour la présence d'espèces dans deux relevés:

$$S_p = \frac{P_c}{P_a + P_b + P_c} \cdot 100$$

P_c = nombre d'espèces communes aux relevés A et B

P_a = nombre d'espèces présentes seulement en A

P_b = nombre d'espèces présentes seulement en B

Il faut remarquer que le coefficient de similitude d'après JACCARD est mal exprimé du point de vue mathématique (GREIG-SMITH 1964).

G et H. *Trichophoretum* (cf. planche II)

Les 12 relevés du *Tomenthypno-Trichophoretum* proviennent des localités suivantes:

- 1 = G I (tableau des associations, planche I)
- 2 = G II
- 3 = G III
- 4 Einsiedeln à Roblosenried, p^t 701.27/223.42
- 5 Wisstannen (Studen/Einsiedeln), p^t 708.60/214.45
- 6 Platten (Unteriberg), p^t 701.875/214.275
- 7 Platten, p^t 701.975/214.225
- 8 In den Plötzen (Unteriberg), p^t 701.925/213.850
- 9 Relevé n° 10 de HÖHN 1936, Oberiberg
- 10 Relevé n° 19 de HÖHN 1936, Oberiberg
- 11 Relevé n° 5 de HÖHN 1936, Oberiberg
- 12 Relevé n° 23 de HÖHN 1936, Oberiberg

Les relevés contiennent en outre:

- N^os
- 1 *Carex limosa, Juncus alpinus, Agrostis tenuis, Mnium affine*
 - 3 *Carex dioica*
 - 4 *Platanthera bifolia, Polygala alpestris*
 - 5 *Gentiana clusii, G. asclepiadea, Rhinanthus alectorolophus, Ranunculus montanus, Ditrichum flexicaule*
 - 6 *Crepis aurea*
 - 7 *Juncus bulbosus*
 - 9 *Epipactis palustris, Ranunculus steveni, Lotus corniculatus, Campanula scheuchzeri, Linum catharticum, Crepis paludosa*
 - 11 *Cirsium rivulare, Veratrum album, Ranunculus aconitifolius, Drepanocladus vernicosus, Rhytidadelphus triquetrus, Rh. squarrosum, Lophozia hornschuchiana, Calliergon sarmentosum*
 - 12 *Triglochin palustris, Sphagnum auriculatum*

Les 8 relevés du *Sphagno-Trichophoretum* proviennent des localités suivantes:

- 1 = H I
- 2 = H II
- 3 = H III
- 4 Platten (Unteriberg), p^t 702.025/214.200
- 5 Platten, p^t 702.075/214.175
- 6 Relevé n° 45 de HÖHN 1936, Oberiberg
- 7 Relevé n° 11 de HÖHN 1936, Oberiberg
- 8 Relevé n° 27 de HÖHN 1936, Oberiberg

Les relevés contiennent en outre:

- N^os
- 1 *Euphrasia minima, Valeriana dioica, Luzula multiflora, Polygala amarella, Crocus albiflorus, Polytrichum strictum*
 - 2 *Luzula sudetica, Orchis maculata, Hieracium auricula*
 - 3 *Gentiana kochiana, Hieracium lachenalii*
 - 4 *Sphagnum magellanicum*
 - 5 *Eriophorum vaginatum, Vaccinium myrtillus, Vac. vitis-idaea, Carex pilulifera, Campylopus fragilis, Leucobryum glaucum*
 - 6 *Potentilla aurea, Poa alpina*
 - 8 *Scheuchzeria palustris*

Le *Trichophoretum* a déjà fait l'objet de nombreuses études floristico-sociologiques (BEGER 1922, DUTOIT 1924, KOCH 1928, HÖHN 1936, GRÜNING 1955, OBERDORFER 1957). Les groupements à *Trichophorum* des Iles Britanniques (DAVIES 1945), n'ont par contre que peu de points communs avec les nôtres; ils appartiennent en effet à l'*Erico-Sphagnetalia* Schwick. 40. Le *Trichophoretum* est généralement admis comme association, sauf par BRAUN-BLANQUET (1948/1950) qui le considère comme sous-association du *Caricetum davallianae* ou comme sous-association du *Caricetum fuscae*. Pour les Grisons, il n'a certes pas tort; en effet, comme j'ai pu le constater lors d'excursions faites en sa compagnie, le *Trichophoretum* est mal individualisé dans les Grisons et ne peut être comparé avec le *Trichophoretum* du nord des Alpes, qui lui, est bien typique et se différencie en deux associations:

G. *Tomenthypno-Trichophoretum* ass. nova Yerly 70

Caractéristique de l'association: *Tomenthypnum nitens* (caractéristique locale des Préalpes occidentales)

Alliance: *Caricion davallianae* Koch 28: *Campylium stellatum*, *Eriophorum latifolium*, *Pinguicula vulgaris*

Ordre: *Tofieldietalia* Prsg. apud Oberd. 49: *Tofieldia palustris*, *Primula farinosa*, *Carex hostiana*, *C. davalliana*, *C. flava*, *C. pulicaris*, *Parnassia palustris*, *Bellidiastrum michelii*, *Drepanocladus intermedius*

Classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 36: (dans le tableau cf. compagnes) *Carex panicea*, *Equisetum palustre*, *Carex fusca*, *C. echinata*, *Eriophorum angustifolium*

Compagne: *Trichophorum caespitosum* ssp. *austriacum*

Cette association est écologiquement fort différente du *Caricetum davallianae* typique (cf. chapitres principaux) et l'est aussi floristiquement, mais d'une façon moins prononcée. J'ai obtenu, en effet, les résultats suivants pour le coefficient de similitude:

E III / G I: 48%, E I / G II: 45%, E II / G III: 23%

H. *Sphagno-Trichophoretum* ass. nova Yerly 70

Caractéristique de l'association: *Sphagnum compactum*, *Dicranum bergeri*

Alliance: *Caricion canescenti-fuscae* (Koch 26) Nordh. 36

Ordre: *Caricetalia fuscae* Koch 26: *Viola palustris*, *Juncus filiformis*, *Rhynchospora alba*, *Aulacomium palustre*

Classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 36: *Carex panicea*, *C. echinata*, *C. fusca*, *Equisetum palustre*, *Eriophorum angustifolium*

Compagne: *Trichophorum caespitosum* ssp. *austriacum*

Quelques espèces proviennent de la nardaie; ce sont: *Nardus stricta*, *Polygala serpyllifolia*, *Arnica montana*.

Cette association est physionomiquement, écologiquement et floristiquement différente de la précédente. Deux coefficients de similitude ont donné les résultats suivants:

G II / H II: 20%, G III / H III: 14%

Le *Sphagno-Trichophoretum* a certains liens de parenté avec le *Junco-Trichophoretum germanici* Oberd. 38, qu'OBERDORFER (1957) classe cependant dans l'*Erico-Sphagnetalia* Schwick. 40 et l'*Oxyccoco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. 43. Mon association est un peu plus éloignée du *Trichophoretum* de DAVIES (1945), groupement appauvri du complexe d'érosion du haut-marais. Celui-là contient, en plus, des espèces atlantiques, telles qu'*Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum* et *Sphagnum plumulosum*.

Chez nous, le *Sphagno-Trichophoretum* peut également être considéré comme un groupement de dégradation du haut-marais partiellement drainé.

Si l'on étudie les principaux travaux publiés sur le *Trichophoretum*, on peut faire les constatations suivantes: Le *Trichophoretum* de BEGER (1922) ne permet pas de faire des comparaisons, car les mousses, principaux indicateurs, ont été omises dans les relevés. De plus, dans son tableau, l'auteur a réuni involontairement le *Caricetum davallianae* et le *Trichophoretum* sous le nom de *Trichophoretum*. Le *Trichophoretum austriaci alpinum* de KOCH (1928) se laisse difficilement introduire dans ma nouvelle classification (cf. chapitre pH). Il faut le considérer comme association locale des Alpes centrales. Le *Trichophoretum caespitosi* de HÖHN (1936) se laisse si bien différencier en *Tomenthypno-* et *Sphagno-Trichophoretum*, que j'ai introduit ses relevés dans mon tableau.

En conclusion, je puis affirmer qu'au nord des Alpes suisses entre 1000 et 1500 m, et plus spécialement sur le Flysch, les pelouses où *Trichophorum caespitosum* domine, se laissent différencier de façon sûre en *Tomenthypno-Trichophoretum* sur tourbe neutre à faiblement acide, et en *Sphagno-Trichophoretum* sur tourbe acide à très acide.

J. *Carici pulicaris-Juncetum effusi* Berset 69

Différentielles (= alliance: *Caricion davallianae* Koch 28, et ordre: *Tofieldietalia* Prsg. apud Oberd. 49): *Carex pulicaris*, *Carex flava* s.str., *Orchis latifolia*, *Scleropodium purum*

Classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 36: *Carex fusca*, *C. echinata*, *C. panicea*, *Eriophorum angustifolium*, *Equisetum palustre*

Compagnes sociables: *Juncus effusus*, *Nardus stricta* et graminées du pâturage

K. *Violo-Juncetum effusi* Berset 69

Différentielles (= alliance: *Caricion canescens-fuscae* [Koch 26] Nordh. 36, et ordre: *Caricetalia fuscae* Koch 28): *Viola palustris*, *Juncus filiformis*; en

outre: *Sphagnum subsecundum*, *S. recurvum*, *S. acutifolium*, *Polytrichum commune*

Classe et compagnes: cf. J

Il est instructif de remarquer que les deux associations J et K de nos Préalpes ont leur pendant en Europe septentrionale sous régime atlantique. Il s'agit du *Nardo-Juncetum squarroso* Büker 42, cité dans DUVIGNAUD (1949). Cette association, plus pauvre en espèces que la nôtre, est décrite comme «groupeement herbeux très particulier, où dominent les rosettes à feuilles raides de *Nardus* et *Juncus*». D'origine également anthropo-zoogène, il est pâtré et piétiné.

AGNEW (1961), qui a étudié l'écologie de groupements à *Juncus effusus* dans la Galles du Nord, a distingué 3 groupes d'espèces qui accompagnent généralement ce jonc dans les prairies. Le premier groupe contient surtout des espèces du pâturage telles que *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Trifolium repens*, etc. Le deuxième groupe est représenté par *Angelica silvestris*, *Hydrocotyle*, *Mentha aquatica*, *Molinia*, etc., tandis que le troisième est caractérisé essentiellement par des mousses telles que *Aulacomium palustre*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Rhytidadelphus squarrosum*, *Sphagnum recurvum*, etc. *Juncus effusus* possède, selon AGNEW (1961), une très large amplitude écologique et croît suivant les cas en touffes ou en tiges isolées.

L. *Caricetum limosae* Br.-Bl. 21, correspond au *Scheuchzerietum* Tx. 37

Caractéristiques de l'association et de l'alliance: *Rhynchosporion albae* Koch 26:

Carex limosa, *Scheuchzeria palustris*, *Drepanocladus fluitans*

Ordre: *Scheuchzerietalia* Nordh. 36

Classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Nordh. 36: *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex rostrata*

L'individu L I du tableau est pauvre (7 espèces), mais très pur; en effet, il ne contient aucune espèce accidentelle et correspond exactement aux relevés du *Caricetum limosae* de la littérature (DUTOIT 1924, HÖHN 1936, DUVIGNAUD 1949, JENSEN 1961, GOERS 1961, etc.).

M. *Sphagnetum magellanici* Kästner et coll. 33

Caractéristique de l'association: *Sphagnum magellanicum*, *Carex pauciflora*, *Lophozia marchica*

Alliance: *Sphagnion fusci* Br.-Bl. 20, et ordre *Ledetalia palustris* Nordh. 36: *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Andromeda polifolia*, *Sphagnum nemoreum*

Classe: *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. 43: *Drosera rotundifolia*, *Trichophorum caespitosum*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum recurvum*, *Mylia anomala*

Mes deux relevés apparaissent également comme très purs: association type selon BRAUN-BLANQUET (1948/1950). Ils correspondent aux relevés de HÖHN (1936), JENSEN (1961), GOERS (1961), etc.

Résumé du classement

Classe	Ordre	Alliance	Association
<i>Molinio-</i> <i>Arrhenatheretea</i>	<i>Molinietalia</i>	<i>Filipendulo-Petasition</i> <i>Calthion</i>	<i>Junco-Filipenduletum</i> <i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>
	<i>Tofieldietalia</i>	<i>Caricion davallianae</i>	<i>Epilobio-Caricetum rostratae ?</i> <i>Juncetum subnodulosi</i> <i>Caricetum davallianae</i> <i>Caricetum ferrugino-davallianae</i> <i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> <i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>
<i>Scheuchzerio-</i> <i>Caricetea fuscae</i>	<i>Caricetalia fuscae</i>	<i>Caricion canescenti-fuscae</i>	<i>Sphagno-Trichophoretum</i> <i>Violo-Juncetum effusi</i>
	<i>Scheuchzerietalia</i>	<i>Rhynchosporion</i>	<i>Caricetum limosae</i>
<i>Oxycocco-</i> <i>Sphagnetea</i>	<i>Ledetalia</i>	<i>Sphagnion fusci</i>	<i>Sphagnetum magellanici</i>

II. Climat

1. Climat général

Les Préalpes de la Suisse occidentale jouissent d'un climat continental, atténué par l'influence atlantique. Les précipitations sont régulièrement réparties durant l'année avec, cependant, un maximum en été, ce qui est important pour la végétation. Le climat général pour la région prise en considération a été également décrit par BERSET (1969).

Afin de rendre les conditions climatiques plus compréhensibles, j'ajouterai cependant quelques diagrammes ombrothermiques, reproduits de WALTER et LIETH (1960/1967) (fig. 13); pour l'interprétation cf. WALTER (1962). La principale constatation à faire, c'est qu'au moment de la période de végétation règne un climat perhumide: surface noire dans les graphiques.

2. Conditions météorologiques pendant la période de recherches

Afin de pouvoir tirer des conclusions valables des résultats écologiques, il est nécessaire d'avoir des données très détaillées sur les conditions météorologiques qui ont régné durant les années des recherches sur le terrain, soit de 1965 à 1967. A cet effet, j'ai surtout pris en considération les **précipitations atmosphériques**. Les sommes journalières sont représentées sur le graphique en annexe, superposé au graphique de la variation de la nappe phréatique (planche IV). Cette manière de faire permet de voir plus rapidement la corrélation avec les précipitations. Les données sur les précipitations journalières m'ont été aimablement communiquées par les Pères de la Chartreuse de la Valsainte. Dans le graphique, elles ne sont indiquées que pour la période de végétation: 1^{er} avril au 31 octobre. La moyenne mensuelle est également signalée par un trait fin horizontal, tandis que la moyenne mensuelle des mois de novembre à mars est représentée par une surface pointillée.

Il est particulièrement instructif d'appliquer aux sommes mensuelles le système des quantiles d'UTTINGER (1966), afin de pouvoir mieux caractériser les mois, les saisons ou les années par rapport à leurs moyennes. C'est ce que représente le tableau 2.

Fig. 14 Diagrammes ombrothermiques pour quelques stations des Préalpes occidentales (WALTER et LIETH)

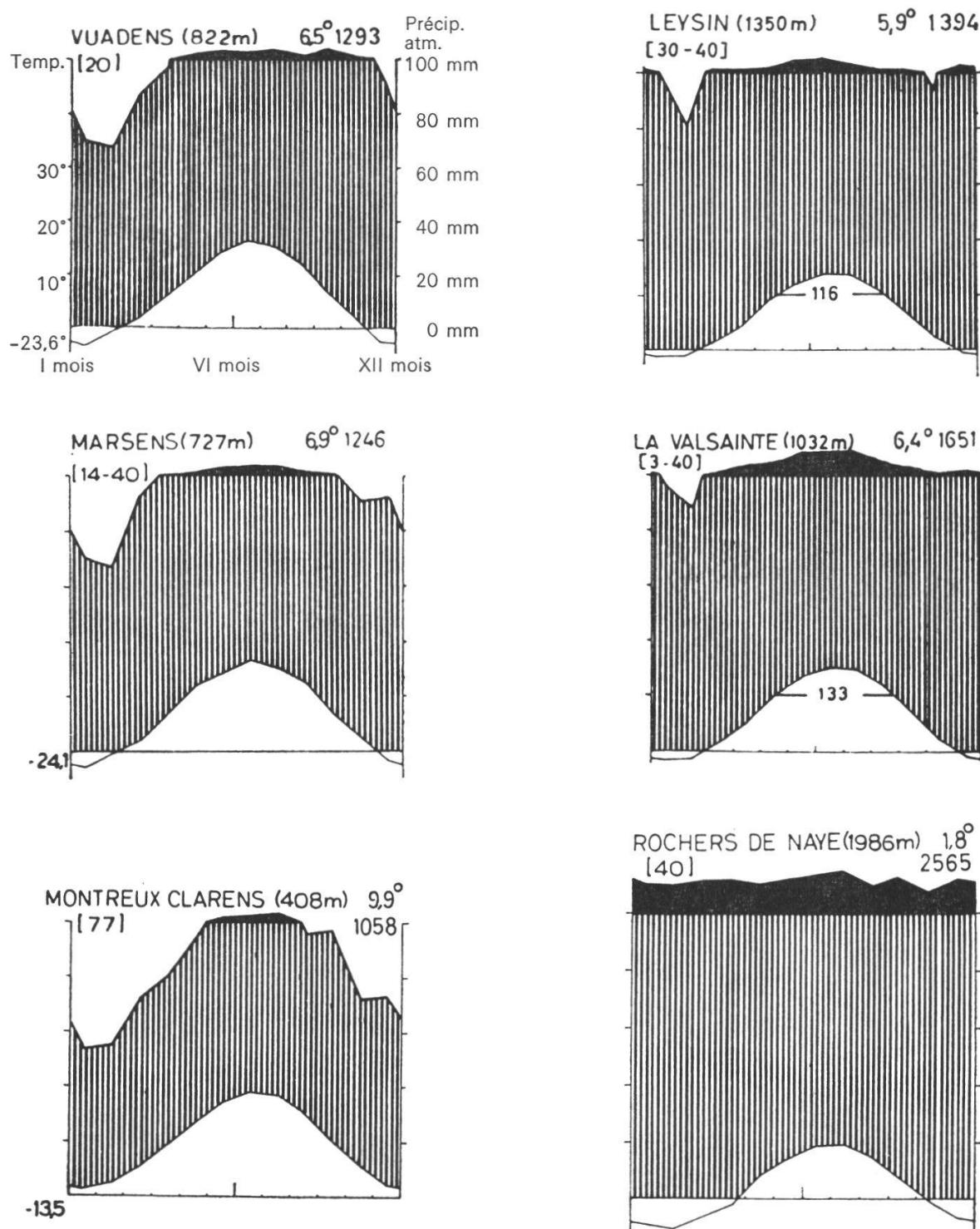


Tableau 2 Caractérisation de l'abondance des précipitations en 1965, 1966, 1967, d'après UTTINGER

Hypothèse: Quantiles de Jaun identiques à ceux de la Valsainte
Moyennes annuelles 1901–1940: Jaun 1658 mm, Valsainte 1651 mm

Année	Hiver	Printemps			Eté			Automne	
		Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	
1965		210 tr.hum.	221 tr.hum.	141 sec	327 tr.hum.	193 n.hum.	262 tr.hum.	40 sec	
2235 mm tr.hum.	392 n.hum.	572 tr.hum.			682 tr.hum.			489 hum.	
1966		182 hum.	160 n.hum.	101 tr.sec	138 n.sec	215 n.hum.	90 n.sec	86 n.sec	
1706 mm n.hum.	410 n.hum.	443 hum.			443 n.sec			410 n.hum.	
1967		96 n.sec	223 tr.hum.	105 tr.sec	83 sec	137 n.sec	109 n.sec	114 n.hum.	
1403 mm sec	338 n.sec	424 hum.			329 tr.sec			312 n.sec	

Quantiles: tr.sec = très sec = < 1^{er} duodécile
sec = sec = < quartile inférieur
n.sec = normal à sec = quartile inférieur – valeur centrale
n.hum. = normal à humide = valeur centrale – quartile supérieur
hum. = humide = > quartile supérieur
tr.hum. = très humide = > 11^e duodécile

Le système d'UTTINGER se fonde sur une ancienne méthode de calcul statistique. Il s'agit de comparer les hauteurs de précipitations pour chaque mois, saison ou année, avec les différents quantiles qu'on peut calculer pour chaque station pluviométrique. Si, par exemple, la valeur obtenue pour une certaine période est supérieure au 11^e duodécile, la période en question peut être caractérisée comme très humide.

Malgré cette excellente caractérisation, la répartition des précipitations peut beaucoup varier durant un mois: par exemple: juin 1965 sec, juin 1966 très sec. La nappe phréatique est descendue plus bas en juin 1965 qu'en 1966, ce qui est à première vue surprenant. La différence provient de la répartition des précipitations. En juin 1965, la période sèche a été beaucoup plus longue et a eu lieu à la fin du mois, tandis qu'en juin 1966, la période sèche a eu lieu au début du mois, où il faisait moins chaud, et qu'elle a été interrompue plusieurs fois.

L'importance des précipitations ne doit cependant pas être surestimée, lorsqu'on étudie des groupements végétaux influencés par une nappe phréatique. En effet, dans ce cas l'eau n'est pas un facteur écologique restrictif au point de vue de sa disponibilité, car la nappe phréatique, surtout lorsque le niveau est

proche de la surface, supplée au déficit dû à l'évapo-transpiration. Les précipitations n'ont donc qu'une action indirecte en alimentant régulièrement les sources ou les nappes plus ou moins stagnantes.

Températures: Je n'ai malheureusement pas à ce sujet des données aussi précises que pour les précipitations. De plus, les écarts d'une station à l'autre peuvent beaucoup varier. Je me contenterai cependant d'une caractérisation très sommaire des conditions de température durant les trois années de recherches, en me fondant sur mes propres observations. Elles sont valables pour Bulle (760 m d'altitude).

1965: Année particulièrement froide. La neige disparaît le 20 mars et réapparaît du 15 au 30 avril. Dernier gel le 21 mai. Tous les mois d'été, il neige sur les sommets (parfois même jusqu'à 1500 m). Premier gel le 20 septembre.

1966: Température normale. Disparition définitive de la neige à fin mars. Dernière gelée blanche le 30 mai. Neige au-dessus de 2100 m le 16 juillet et le 31 août. Premier gel le 20 octobre.

1967: Printemps froid, été chaud. La neige disparaît à fin janvier et tombe temporairement en plaine jusqu'au 8 mai. Dernier gel le 12 juin (neige jusqu'à 1500 m). L'été est chaud. Première neige en dessus de 2000 m le 3 septembre; premiers gels au début de novembre.

III. Géologie

La géologie et la tectonique du territoire étudié sont également décrites par BERSET (1969). Je me contenterai donc d'indiquer la géologie du sous-sol des différentes localités :

Géologie du sous-sol d'après COLLET (1955), BEARTH et LOMBARD (1964) et diverses thèses de l'Institut de Géologie de l'Université de Fribourg

Localités

Brent	D I-IV	Dépôts glaciaires rhodaniens
Frassé	A II, B IV	Dépôts glaciaires rhodaniens
Moille-de-Crey	A I	Dépôts glaciaires rhodaniens
Niremont, Prévondes ...	K II	Dépôts glaciaires rhodaniens
Grande-Citard	K III	Dépôts glaciaires rhodaniens
Rathevi	B III	Dépôts glaciaires rhodaniens
Villarvolard, Perrex	A IV	Dépôts glaciaires sariniens
Les Mosses	G II-III, H I, L I, M I-II	Tourbe sur dépôts glaciaires
Villarvolard, Gros-Mare	A III	Grès du Flysch subalpin ("Couche de Villarvolard")
Niremont	B I-II, C I, E II, J I-II, K I ...	Grès du Flysch ultrahelvétique ("Grès du Niremont")
Jaunpass	C II, E I, III, F I, G I, H II-III	Conglomérats, grès et schistes marneux et argileux du Flysch ("Nappe de la Simme")

Il est intéressant de remarquer que toutes les localités se trouvent localisées sur terrains **quaternaires** ou sur du **Flysch**. Ces deux formations géologiques donnent en effet souvent des sols à perméabilité réduite, donc marécageux sous un climat humide.

IV. Pédologie

Description et types de sols

La planche III représente quelques profils pédologiques pour un sol typique de chaque association. J'ai tenu compte, dans la mesure du possible, de la variation d'un individu à l'autre, en indiquant la variation de l'épaisseur de chaque horizon. Le dessin des profils permet de se rendre compte plus rapidement de la constitution d'un sol qu'une description longue et fastidieuse. Je me contenterai cependant de faire certains commentaires à leur sujet.

Horizons

La nomenclature et la désignation des horizons utilisées dans la planche III sont les suivantes :

- A₀₀ litière peu décomposée dont l'origine est décelable
- A₀ humus brut: restes organiques partiellement décomposés; origine plus décelable
- A₁ horizon de Mull: mélange intime d'humus finement dispersé et de terre minérale
- A₂ horizon pauvre en humus, appartenant encore à l'horizon éluvial A
- G horizon de Gley, caractérisé par des processus Red-Ox. G_{O/R} avec des taches de rouille, G_R sans taches. Horizon se formant au sein ou à la limite d'une nappe phréatique
- D horizon de fond: matériaux divers sans influence sur la formation du sol; à ne pas confondre avec C: roche-mère en altération à la base de la formation du sol

Quant à la **classification systématique** des sols, il existe tellement de classifications différentes, ayant des bases génétiques, climatiques, chimiques, ou synthétiques, qu'il est presque impossible de s'en sortir sans l'aide du systématicien qui a fondé la classification qu'on désire choisir. Pour cette raison, je m'en tiendrai aux caractères morphologiques reconnaissables dans un profil pédologique naturel et je caractériserai le sol d'après ces facteurs, comme le représente la planche III.

A. Junco-Filipenduletum

Sol hydromorphe minéral (en allemand «mineralischer Nassboden»)
L'horizon de Mull est grumeleux lorsque le niveau de la nappe phréatique est en profondeur; il reste en partie grumeleux, lorsque l'eau inonde la surface. Il se forme à ce moment-là une masse superficielle fluide et peu perméable, si bien que le Mull sous-jacent reste plus ou moins en agrégats.

La formation de tuf est présente ou absente suivant l'individu considéré.
En A IV, l'horizon A₁ est très mince en surface, tandis qu'on trouve à 90 cm un horizon A₁ fossile de 10 cm d'épaisseur.

D'après KUBIËNA (1953), il s'agirait par exemple d'un Gley à Mull.

B. *Cardamino-Scirpetum silvatici*

Sol hydromorphe minéral

Il s'agit ici d'un Gley où la couleur réduite domine. L'humus présente une hydromorphie beaucoup plus accentuée que dans le cas précédent.

C. *Epilobio-Caricetum rostratae*

Sol hydromorphe minéral ou organique

La différence entre C I et C II est énorme; l'horizon organique du «Carex-Fen» varie de 10 cm dans le cas de C I à plus de 150 cm dans le cas de C II.

Les matières organiques proviennent en grande partie des restes de *Carex rostrata*, qui se décomposent en dessous du niveau de l'eau et forment une couche tourbeuse plus ou moins épaisse. Dans le sous-sol il se forme un horizon G_R de couleur bleu-gris. La surface du sol est recouverte d'une couche gélatineuse d'hydroxyde de fer précipité, qui empêche l'oxygène de pénétrer en profondeur.

D. *Juncetum subnodulosi*

Sol hydromorphe intermédiaire

L'horizon de tuf A est toujours présent, mais peut sensiblement varier d'épaisseur. Le tuf est une précipitation biogène de $CaCO_3$, c'est-à-dire que les algues absorbent l'acide carbonique nécessaire à leur photosynthèse directement à partir du bicarbonate de calcium dissous dans l'eau phréatique. Par perte de CO_2 , il précipite sous forme de carbonate.

D'après KUBIËNA (1953), il s'agirait par exemple d'un Anmoor de pente ou de source.

E. *Caricetum davallianae*

Sol hydromorphe organique

L'épaisseur de la couche de tourbe peut beaucoup varier: de 20 à plus de 150 cm. Il s'agit d'une tourbe neutre à faiblement acide, plus ou moins riche en calcium, donc très perméable; elle se forme actuellement à partir d'hypnacées. L'horizon de tuf en surface peut faire défaut.

Dans l'individu E I, il est assez étonnant de constater que l'eau phréatique est proche de la surface, malgré la présence d'un sous-sol très perméable; ceci provient de l'écoulement constant de l'eau de source le long de la pente.

D'après KUBIËNA (1953), il s'agit vraisemblablement d'un Anmoor tourbeux (Torfanmoor).

F. *Caricetum ferrugino-davallianae*

Sol hydromorphe minéral

Le Mull est grumeleux (présence de calcium), même lorsque l'eau phréatique atteint l'horizon A. Le Gley à Mull est ici très typique.

G. *Tomenthypno-Trichophoretum*

Sol hydromorphe organique

Profil identique au *Caricetum davallianae*, à ceci près qu'il n'y a jamais formation de tuf et que l'horizon tourbeux est toujours épais.

H. *Sphagno-Trichophoretum*

Sol hydromorphe organique

L'horizon A₀ de surface est plus ou moins grumeleux, car l'activité de la pédo-faune est importante dans ce sol dont la tourbe ne croît plus. En effet, le *Sphagno-Trichophoretum* est généralement originaire d'une haute-tourbière partiellement drainée.

Lorsque la tourbe est saturée d'eau, il y a peptisation, c'est-à-dire que l'humus est dispersé en particules et non en agrégats. Ce phénomène provient du manque de calcium et s'observe surtout au moment de la filtration en laboratoire de solutions tourbeuses, qui demandent dix fois plus de temps que dans le cas du *Tomenthypno-Trichophoretum*.

Le type serait, d'après KUBIËNA (1953), un *Moder* tourbeux acide (Torf-moder).

J. *Carici pulicaris-Juncetum effusi*

Sol hydromorphe minéral; Gley à Mull

L'horizon A₁ est pauvre en humus (couleur gris-brun). Le Gley de contraste, taches de rouille localisées le long des racines ou des fissures du sol, débute déjà à 15 cm.

La particularité de ce profil, comme du suivant, est l'alternance de couches plus ou moins perméables, plus précisément de couches sableuses et argileuses. Cette alternance, favorisant la stagnation de l'eau dans le sol, est encore accentuée par la compression du sol, due au piétinement du gros bétail.

K. *Violo-Juncetum effusi*

La seule différence essentielle avec le précédent provient de la présence d'un horizon d'humus brut A₀, plus ou moins épais, qui se forme à partir des sphaignes.

L. *Caricetum limosae*

Sol organique subaquatique; Dygyttja sur Carex-Fen

Il s'agit de «Fen» provenant de *Scheuchzeria* et de *Carex limosa*.

M. *Sphagnetum magellanici*

Sol hydromorphe organique supra-aquatique

Le «Moss» est, par exemple, le type de sol de la haute-tourbière vivante (KUBIËNA 1953).

Ce qui frappe au col des Mosses, c'est l'épaisseur inhabituelle de la couche en décomposition des sphaignes. Ce phénomène est dû à l'altitude, car les basses températures ont tendance à ralentir considérablement la transformation des sphaignes mortes en tourbe.

V. Influence anthropo-zoogène

1. Végétation primitive

L'homme est pour la végétation de l'Europe moyenne un facteur tout aussi important que les facteurs climatiques ou édaphiques (ELLENBERG 1963), si bien qu'il est difficile, aujourd'hui, de se faire une idée de la végétation primitive. La végétation des zones humides est souvent encore considérée comme naturelle, parce que l'influence humaine est moins visible, ou a été plus modérée au cours des siècles. Dans la plupart des cas, il faut la considérer comme proche de la nature au sens de v. HORNSTEIN (1958), cité dans ELLENBERG (1963). Seuls la haute-tourbière vivante et non drainée (L et M) et l'*Epilobio-Caricetum rostratae* (C) peuvent être considérés comme absolument naturels, sans cependant les qualifier d'intacts ou de vierges. Tous les autres groupements humides étudiés ici sont plus ou moins proches de la nature; ils étaient primitivement boisés de forêts marécageuses où les buissons tels qu'*Alnus*, *Salix*, *Frangula* jouaient un grand rôle. Aussi, n'est-il pas surprenant de rencontrer fréquemment dans les profils pédologiques du bois et des troncs fossiles, ayant souvent des traces de calcination et datant vraisemblablement de l'époque des grands défrichages. Après la destruction de la forêt, trois possibilités d'utilisation agricole s'offraient à l'homme:

1^o Le fauchage. Dans le cas des groupements humides, la faux joua le rôle principal, car elle permit d'obtenir la litière nécessaire au bétail. Les effets du fauchage sur la végétation sont les suivants (WALTER 1962):

- exclusion des espèces ligneuses
- favorisation des graminées et cypéracées
- sélection parmi les plantes herbacées.

Les prairies à litière, appelées chez nous «léchères» ne sont fauchées qu'une fois dans l'année en septembre ou octobre et ne sont pas amendées.

2^o Le pâturage. La faux ne fait pas de différences entre les espèces, tandis que l'animal qui broute, choisit. Les plantes piquantes, de mauvais goût, ou toxiques sont laissées de côté et peuvent alors se multiplier.

3^o La culture. Cette possibilité n'entre pas en ligne de compte pour les terrains humides des Préalpes.

Je vais essayer maintenant d'indiquer, dans la mesure du possible, quelle était la végétation primitive pour chaque association:

- Forêts et buissons marécageux du *Fraxinion*: étage montagnard. *Junco-Filipenduletum* (A), *Juncetum subnodulosi* (*Orchio-Schoenetum*) (D)

- Forêts tourbeuses du *Piceion excelsae*: étage subalpin. *Caricetum davallianae* (E), *Caricetum ferrugino-davallianae* (F), *Tomenthypno-Trichophoretum* (G)
MORAVEC et RYBNÍČKOVA (1964) ont prouvé, en effet, par analyse pollinique, que les *Cariceta davallianae* qu'ils ont étudiés datent du Subatlantique et proviennent de forêts tourbeuses à épiceas.
- Forêts sur sol argileux et humide du type *Equiseto-Abietetum* Moor 52: dépressions très mouillées: *Cardamino-Scirpetum silvatici* (B); plateaux et cuvettes: *Violo-Juncetum effusi* (K); pentes: *Carici pulicaris-Juncetum effusi* (J)
- Haute-tourbière du *Sphagnion fusci*: après drainage partiel: *Sphagno-Trichophoretum* (H)

2. Exploitation économique actuelle

A. *Junco-Filipenduletum*

Le *Frangulo-Salicetum* a vraisemblablement donné d'abord un *Valeriano-Caricetum davallianae* au sens de MORAVEC (1966), puis le *Junco-Filipenduletum*, à la suite du pâturage. En effet, *Juncus inflexus* est favorisé par le piétinement du bétail qui évite cette plante coriace et piquante. Ce groupement est de ce fait peu brouté et n'est amendé que par le bétail; il est exceptionnellement fauché pour la litière (A II).

B. *Cardamino-Scirpetum silvatici*

Il est également parcouru par le bétail bovin, qui ne fait que passer, mais qui l'enrichit tout de même de ses excréments. Les feuilles tranchantes de *Scirpus silvaticus* sont évitées. L'individu B IV est fauché chaque année au mois de juillet, puis pâturé; le fauchage dans ce cas fait rapidement diminuer la vitalité du scirpe, d'autant plus que la matière végétale enlevée n'est pas remplacée par un apport d'engrais.

C. *Epilobio-Caricetum rostratae*

Vu la surface restreinte qu'occupe ce groupement, il est exceptionnellement exploité pour la litière.

D. *Juncetum subnodulosi*

Il est fauché pour la litière tous les ans ou tous les deux ans à fin septembre et n'est jamais amendé. L'apparition fréquente de semis de *Frangula* et d'*Alnus* indique clairement l'évolution que prendrait ce groupement, au cas où le fauchage cesserait définitivement.

E. *Caricetum davallianae*

Il est fauché chaque année pour la litière et n'est jamais amendé.

F. *Caricetum ferrugino-davallianae*

Il est actuellement parcouru par le bétail qui ne prélève presque rien. Il n'est plus fauché.

G. *Tomenthypno-Trichophoretum*

Il est fauché irrégulièrement, car le rendement en litière est si faible, qu'il n'en vaut bientôt plus la peine.

H. *Sphagno-Trichophoretum*

Il est aussi fauché irrégulièrement. Le fauchage est tout de même nécessaire, si l'on veut éviter le développement des éricacées telles que *Calluna vulgaris* et diverses espèces de *Vaccinium*. On obtiendrait alors une haute-tourbière «landifiée».

J, K. *Junceta effusi*

Les deux *Junceta effusi* sont peu pâtrés. Le bétail évite *Nardus*, *Juncus effusus* et les cypéracées, qui se développent au détriment des bonnes espèces fourragères. Comme ce groupement recouvre des hectares sur le Flysch et qu'il est pratiquement improductif, il serait bon de le rendre à la forêt, ce qui toutefois n'irait pas sans peine ni gros frais (BERSET 1969).

L, M. Haute-tourbière

La haute-tourbière n'est exploitée d'aucune façon.

B. Facteurs écologiques

I. Economie de l'eau

1. Eau phréatique, mouvements de la nappe

Les nappes d'eau souterraine ont une grande importance écologique dans les sols influencés par elles et par conséquent sur la végétation, qui réagit de façon très sensible et spécifique à la profondeur de la nappe, à sa variation et à ses propriétés physico-chimiques. L'eau phréatique a une telle importance qu'elle est capable de niveler d'autres facteurs tels que les climatiques. Il est donc normal que dans les prairies marécageuses, on s'intéresse en premier lieu à fixer l'influence et les limites de ce facteur déterminant.

Les définitions concernant l'eau phréatique et ses différentes formes sont traitées dans de nombreux ouvrages d'hydrologie et de pédologie (par exemple KELLER 1961, MÜCKENHAUSEN et ZAKOSEK 1961, ESKUCHE 1962).

Dans mon travail, j'ai pris le terme d'eau phréatique dans son sens le plus large, car il suffit de constater qu'un sol, dont la perméabilité est insuffisante, retient l'eau de gravitation de manière plus ou moins durable (RICHARD 1964), comme c'est le cas dans la plupart des groupements étudiés.

L'essentiel pour l'observation de l'eau souterraine est qu'il se forme un niveau dans les puits de mesure. Il faut éviter de traverser la couche imperméable, pour ne pas mesurer l'eau phréatique qui se trouve éventuellement sous pression.

J'ai utilisé comme tuyaux pour l'observation du niveau phréatique des drains de terre cuite de 30 cm de long et de 8 cm de diamètre interne, posés verticalement les uns sur les autres. En général, 2 ou 3 drains superposés ont suffi pour permettre d'observer les niveaux les plus bas. La partie inférieure de chaque puits est munie d'un treillis métallique afin d'empêcher qu'il ne se remplisse de terre. La partie supérieure, à la surface du sol, est fermée par une soucoupe d'aluminium de couleur verte pour la rendre moins visible. La fermeture des puits sert à éviter que de petits rongeurs ne se noient, ce qui se produisait fréquemment avant la pose de telles soucoupes. Inutile de dire que la vidange des drains avant cette précaution n'était pas très agréable.

J'ai pu remarquer dans le cas du *Junco-Filipenduletum* seulement, comme v. MÜLLER (1956) d'ailleurs, que lorsque le niveau est proche du fond du puits, on obtient une différence entre le niveau dans le drain et celui qui s'établit lorsqu'on creuse à ce moment un nouveau forage. Cette différence de l'ordre

de 10 cm est due à la couche de vase peu perméable qui se forme petit à petit au fond des puits. Les niveaux dans les puits ont été notés à intervalles réguliers durant trois périodes de végétation, soit toutes les trois semaines environ, parfois même à intervalles plus rapprochés.

a. Variation du niveau de la nappe

La variation du niveau de la nappe durant la période de végétation a une importance de premier ordre pour les plantes. Elle a une influence déterminante sur les processus d'oxydo-réduction, sur le changement des propriétés physico-chimiques des sols et sur la perméabilité (VÁLEK 1962). Les processus d'oxydo-réduction suivent un cours soit alterné, soit dans un sens seulement, suivant que le sol est recouvert d'eau toute l'année (la réduction est dominante), que la variation a lieu entre la surface et les couches profondes, ou que la nappe n'atteint jamais la surface. La dominance d'un processus conditionne les propriétés différentes de certains oxydes qui créent des biotopes physiologiquement très différents (VÁLEK 1962).

La variation du niveau de la nappe dépend de différents facteurs :

- des précipitations et de leur répartition durant l'année; et de l'évaporation
- du débit des sources, surtout dans le cas des nappes de pente
- de la transpiration du tapis végétal (KAUSCH 1957).

Les sols argileux compacts sont souvent qualifiés de **milieux alternés** dans leur économie de l'eau (en allemand *wechselnass/-feucht*). Cette notion d'alternance est souvent insuffisamment claire, c'est pourquoi je me propose de la définir avec plus de précisions et d'introduire en français les termes correspondant aux expressions allemandes :

sec-humide alterné = *wechselfeucht*

humide-mouillé alterné = *wechselnass*

D'après KLAPP cité par v. MÜLLER (1956), l'alternance sec-humide se reconnaît au terrain par la présence simultanée d'espèces de l'ordre des *Brometalia* et de l'ordre des *Molinietalia*.

D'après v. MÜLLER (1956), on peut parler de sol sec-humide alterné lorsque la différence entre le degré d'humidité hivernal et estival atteint une certaine dimension, liée au mouvement restreint de l'eau dans le sol (stagnation). Il indique qu'il existe différents types de degrés d'humidité suivant la profondeur, la durée et le degré de dessèchement.

DUCHAUFOUR (1960) parle de «racines soumises alternativement à des conditions asphyxiantes et desséchantes» sans faire de distinctions plus précises.

BRACKER (1960) est un des premiers à avoir clairement différencié «*wechselnass-staunass* et *wechselfeucht*» et indique des différences significatives dans le

mouvement vertical du niveau phréatique. Pour caractériser ses courbes de variation, il a utilisé, comme NIEMANN (1963), la «courbe permanente de la nappe phréatique» (en allemand Grundwasser-Dauerkurve), dont je reparlerai en détail plus loin.

Pour les sols à **alternance d'humidité** il faut que la courbe permanente soit sigmoïde (voir courbes A, J et K de la fig. 15) et plus précisément convexe-concave. Dans ce cas, la nappe phréatique a deux niveaux préférentiels: le premier, en hauteur, c'est-à-dire le plus proche de la surface, caractérise la période à degré d'humidité plus élevé, le second en profondeur, caractérise la période à degré d'humidité beaucoup plus bas. Dans la partie verticale de la courbe, représentant les niveaux moyens de la nappe, l'eau descend ou monte rapidement sans s'arrêter. Pour la délimitation des différentes expressions, la position des niveaux préférentiels dans le sol est déterminante:

Sol humide-mouillé alterné. Le niveau préférentiel supérieur est proche de la surface (0–10 cm) et le niveau inférieur ne se trouve pas plus bas que 50–70 cm. L'eau phréatique influence encore assez fortement l'horizon A pendant la période où l'eau est en profondeur. Un tel sol est donc saturé d'eau pendant un certain temps et presque saturé pendant un certain temps. Il n'a jamais l'apparence sèche, ni à la vue, ni au toucher.

Sol sec-humide alterné. Le niveau supérieur peut être voisin de la surface, ou plus bas, mais influence l'horizon A; le niveau inférieur est à telle profondeur que les racines superficielles de certaines plantes n'atteignent plus la nappe pendant la période sèche. Les racines profondes de certaines espèces peuvent atteindre la frange capillaire. Un tel sol doit donc être sec pendant un certain temps.

Il existe encore d'autres sols alternés, tels que les sols mouillés-inondés (*Magnocaricion*), les sols secs-arides alternés, etc., dont la définition au vu de ce qui précède est facile à trouver.

Sols à humidité stagnante constante. Il s'agit de sols où le niveau de l'eau, toujours proche de la surface, ne varie que peu (courbes C, L, fig. 15). Les plantes caractérisant ces milieux sont d'après KLÖTZLI (communication verbale) des espèces de l'ordre du *Scheuchzerietalia*.

b. Caractérisation des associations

Courbe de variation. On obtient cette courbe en portant les niveaux de la nappe phréatique sur un graphique dont l'ordonnée représente la profondeur de cette nappe par rapport à la surface du sol; et l'abscisse les dates des différentes lectures au cours de l'année. On appelle en allemand cette sorte de courbe «Grundwasserganglinie»; elle indique donc l'évolution du niveau par rapport au temps (ESKUCHE 1962).

La courbe de variation a été très souvent utilisée pour la caractérisation des associations, durant les dernières décennies, notamment par KLIKA (1941), GÖRS (1951), TÜXEN (1954), PASSARGE (1954), v. MÜLLER (1956), VÁLEK (1960, 1962), JENSEN (1961), ESKUCHE (1962), MORAVEC (1964, 1965), etc. Je l'ai aussi utilisée pour différencier les associations que j'ai étudiées (cf. planche IV).

En comparant les courbes de variation des différentes années et la répartition des précipitations, on peut tirer les conclusions suivantes:

Je n'ai pas constaté de parallélisme aussi direct entre la variation de la nappe et les précipitations que PASSARGE (1954), parce qu'il aurait fallu une lecture en tous cas hebdomadaire des niveaux d'eau, ce qui était irréalisable dans mon cas. Je suis néanmoins d'avis que cette relation n'existe vraisemblablement pas pour mes sols, qui sont presque toujours influencés par des sources ou par le ruissellement superficiel. En effet, il s'agit la plupart du temps de sols en pente et non de cuvettes, comme les a étudiées PASSARGE dans le Nord-Est de l'Allemagne.

Ce qu'il y a d'intéressant à noter, c'est qu'en 1965, année très humide, la variation a été plus forte qu'en 1966, année proche de la moyenne. En 1965, on remarque une baisse sensible du niveau à fin juin et fin octobre, époques correspondant exactement aux deux périodes sans précipitations, tandis qu'en 1966, les précipitations ont été en général moins abondantes, mais mieux réparties qu'en 1965. En 1967, l'oscillation de la nappe a été en général très importante, surtout en été. Les précipitations sont également bien réparties, mais la somme des quantités estivales est sensiblement inférieure à la moyenne. On peut donc conclure que la répartition des précipitations a une aussi grande influence sur la variation de la nappe phréatique dans des sols à perméabilité restreinte, que la somme des pluies enregistrées.

Il faut considérer les courbes de la planche IV comme très approximatives, les lectures n'ont pas été assez fréquentes. Malgré cela, une caractérisation des associations est à première vue possible:

A. Junco-Filipenduletum

La variation est la plus importante rencontrée dans mes groupements. Un phénomène intéressant, n'apparaissant cependant pas dans la courbe, est la superposition temporaire des deux nappes. La première, temporaire, est en surface et est alimentée par l'eau de ruissellement au printemps et au moment des fortes précipitations. Cette eau forme avec la terre superficielle une couche peu perméable, si bien que les couches sous-jacentes sont souvent moins mouillées qu'en surface. Si l'on creuse un puits, en empêchant l'eau de ruissellement de s'y écouter, on rencontre alors en profondeur la nappe phréatique permanente.

Lorsque le ruissellement cesse, le niveau baisse rapidement, pour se maintenir à une certaine profondeur. Il s'agit dans ce cas d'un sol humide-mouillé alterné, car pendant la période où le niveau reste bas, jamais le sol ne s'est

asséché superficiellement. Ce sol humide-mouillé alterné est indispensable à la germination de *Juncus inflexus*, l'espèce la plus représentative de cette association, car comme l'ont montré PACKHAM, WILLIS et POEL (1966), *Juncus inflexus* ne peut germer que dans des sols toujours humides, alors que des plantes adultes transplantées dans des sols secs-humides alternés continuent à croître normalement. Pour la présence de certaines espèces, les conditions au moment de la germination et du premier développement sont déterminantes, plus souvent qu'on ne le pense.

B. *Cardamino-Scirpetum silvatici*

Le niveau phréatique baisse sensiblement seulement en cas de périodes d'au moins trois semaines avec peu ou pas de précipitations. En 1967, année sèche, seul B III a montré une baisse, ce qui est difficile à expliquer. Il pourrait peut-être s'agir du débit différent des sources temporaires alimentant le ruissellement sur le sol. En effet, l'hiver 1966/67 a été caractérisé par d'abondantes chutes de neige; la fonte des neiges a eu lieu tardivement et les mois de mai et juin ont été particulièrement pluvieux, si bien que les quantités d'eau emmagasinées ont peut-être suffi à alimenter les sources durant la majeure partie de l'été.

MORAVEC (1965) indique une variation à peu près semblable pour son *Scirpetum silvatici*: la nappe se trouve très souvent dans l'horizon A, toujours dans le G et recouvre périodiquement la surface.

C. *Epilobio-Caricetum rostratae*

Les sources permanentes alimentent ce groupement de façon constante, si bien que le sol est recouvert d'eau, 12 mois sur 12. L'eau n'entre pratiquement jamais dans le sol, mais n'immerge cependant jamais le tapis végétal, à cause de la faible inclinaison du terrain. Cette constance du niveau phréatique distingue cette association, plutôt rare, de certains groupements du *Magnocaricion*, où la variation saisonnière est parfois très prononcée, comme dans le *Caricetum elatae* (KLÖTZLI 1968).

MORAVEC (1965) dans son *Caricetum fusco-rostratae*, appartenant au *Caricion fuscae*, a trouvé des conditions identiques: une couche de 4 cm d'eau recouvre constamment la surface.

D et E. *Juncetum subnodulosi et Caricetum davallianae*

Le niveau est pratiquement constant, toujours proche de la surface, mais ne recouvre pas le sol. Le ruissellement n'a pas lieu sur le sol, sauf au printemps à la fonte des neiges, mais dans la strate muscinale. Ces conditions sont identiques à celles indiquées dans la littérature: KLIKA (1941), VÁLEK (1960, 1962) MORAVEC (1964, 1965). En cas de période sèche de plus de trois semaines, le niveau peut baisser un peu, mais se rétablit très rapidement. La nappe ne descend toutefois jamais en dessous de 30 cm.

F. *Caricetum ferrugino-davallianae*

Un seul individu ayant été examiné, il ne m'est guère possible de tirer des conclusions valables sur la fluctuation de la nappe. La différence avec le *Caricetum davallianae* semble cependant très nette: l'amplitude de variation est plus grande et la nappe ne se trouve dans l'horizon A qu'au printemps et après des périodes pluvieuses prolongées, sinon la nappe est toujours confinée à l'horizon de Gley.

G. *Tomenthypno-Trichophoretum*

Ici aussi, la différence avec le *Caricetum davallianae* voisin est bien visible. La nappe se trouve moins souvent proche de la surface, les oscillations sont plus fréquentes; pendant les périodes sèches, l'eau reste plus longtemps en profondeur.

H. *Sphagno-Trichophoretum*

La fluctuation et les extrêmes sont encore plus marqués que dans le *Trichophoretum* précédent. La nappe est rarement proche de la surface, le sol est cependant toujours humide, grâce à la grande capacité de rétention d'eau de la tourbe et aux phénomènes de remontée capillaire.

J et K. *Junceta effusi*

Il s'agit à nouveau de sols humides-mouillés alternés, comme dans le cas du *Junco-Filipenduletum*. La nappe est proche de la surface au printemps, et en profondeur pendant les périodes moins pluvieuses. Au moment où l'eau descend dans les puits, elle le fait rapidement pour un sol riche en pores fins: dans le cas de J I, j'ai noté une baisse de 12 cm en 48 h à fin juillet 1967.

L. *Caricetum limosae*

Le groupement des dépressions de la haute-tourbière reste pratiquement inondé durant toute la période de végétation, ce qui correspond aux indications de la littérature. KOCH (1926), par exemple, signale que l'eau ne manque dans les «Schlenken» que lors des années les plus sèches. LUMIALA (1945) indique pour *Carex limosa* et *Scheuchzeria* une amplitude optimum de la nappe entre + 15 et - 15 cm. La tourbe se forme donc en milieu «limnique», c'est-à-dire en dessous de la ligne du niveau inférieur de l'eau (GROSSE-BRAUCKMANN 1962).

M. *Sphagnetum magellanici*

La variation est faible et l'eau n'atteint jamais la surface; la propre nappe phréatique de la haute-tourbière ombrogène reste entre 15 et 40 cm de profondeur et fournit ainsi à la zone de croissance des sphaignes la quantité d'eau

nécessaire. La nappe n'est jamais très éloignée de la surface dans le cas du col des Mosses, si bien que je n'ai jamais remarqué de dessèchement superficiel des sphaignes vivantes. Leur croissance est ainsi assurée tout au long de la période de végétation, beaucoup plus courte à l'altitude de 1500 m qu'en plaine. Ce facteur semble très important pour la survie d'une haute-tourbière de l'étage subalpin.

Entre la surface de croissance et la nappe phréatique se trouve la zone de décomposition des sphaignes qui a lieu en présence d'oxygène (BURGEFF 1961). D'après cet auteur, la nappe phréatique limite également la zone d'enracinement des éricacées.

Courbe permanente. La courbe permanente de la nappe phréatique (en allemand *Grundwasser-Dauerkurve*) est utilisée surtout en hydrologie (KELLER 1961, WECHMANN 1964) pour la caractérisation de la variation du niveau des cours d'eau. Elle a été employée récemment pour la variation de la nappe phréatique dans les sols par BRACKER (1960), NIEMANN (1963) et améliorée par KLÖTZLI (en impression).

Une courbe permanente indique pendant combien de jours dans l'année certains niveaux d'eau sont atteints ou dépassés (KELLER 1961). On la construit à partir de la courbe de variation en portant sur l'abscisse le nombre de jours (sur un total de 203 jours pour la période de végétation, par exemple) et sur l'ordonnée les niveaux atteints ou dépassés. Pour que la ligne soit précise, une lecture hebdomadaire et même journalière est absolument indispensable. On risquerait sinon de ne pas saisir la fréquence des oscillations (NIEMANN 1963).

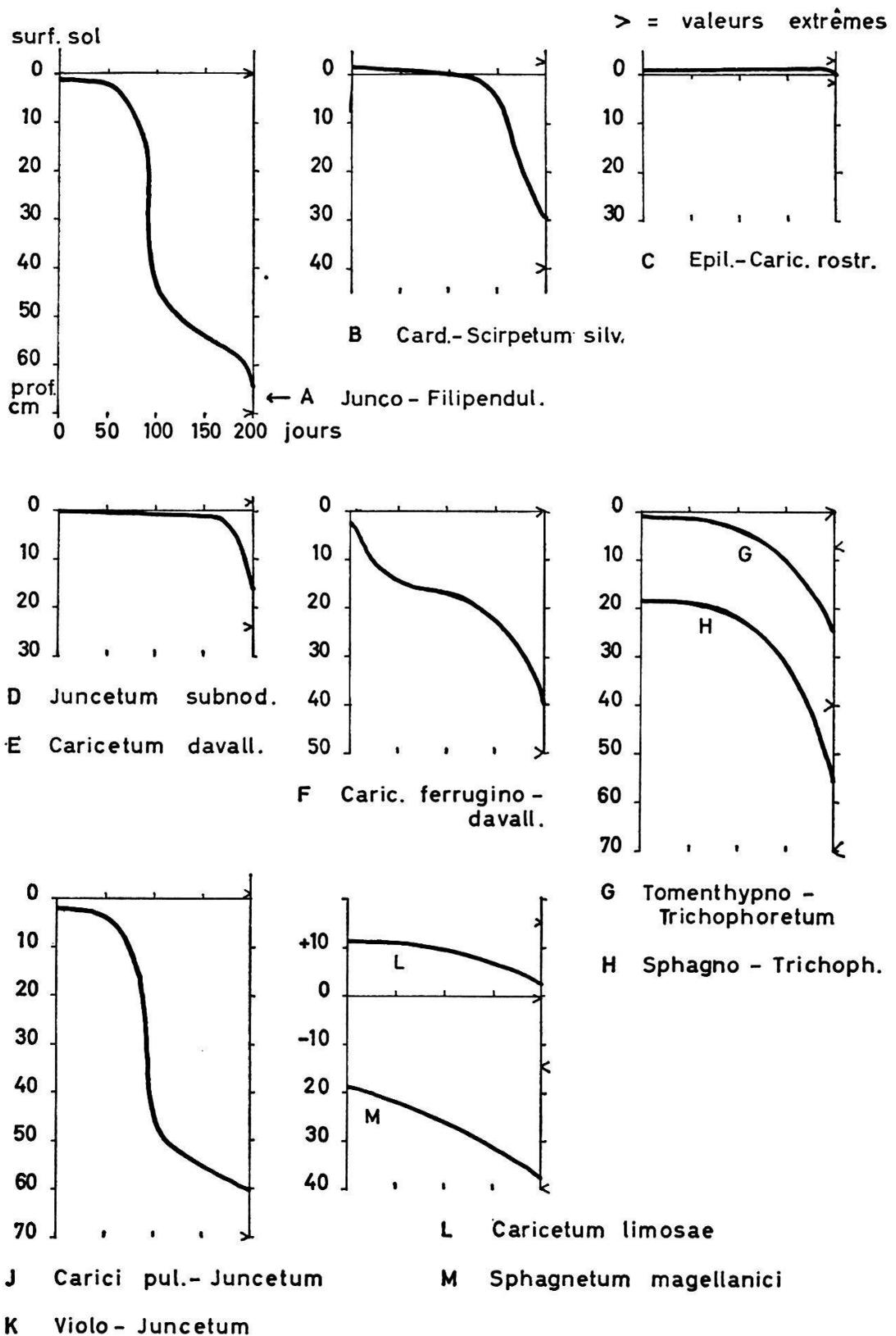
La forme de la courbe est spécifique pour chaque association ou groupe d'associations et peut même servir de critère sûr pour la différenciation des unités végétales (NIEMANN 1963, KLÖTZLI en impression).

KLÖTZLI distingue les grands types de courbes suivants :

- ligne horizontale : le niveau est constant
- ligne droite oblique : aucun niveau n'a la préférence
- ligne convexe : les niveaux supérieurs dominent
- ligne concave : les niveaux inférieurs dominent
- ligne convexe-concave : les niveaux moyens sont peu fréquents ; deux niveaux préférentiels : les supérieurs et les inférieurs. Sols à alternance d'humidité
- ligne concave-convexe : la nappe persiste dans les niveaux moyens.

Il m'est malheureusement impossible d'établir ces courbes avec précision, puisque mes lectures n'ont été faites que toutes les trois semaines. Cependant, vu leur importance, il peut paraître intéressant de les présenter de façon très sommaire. Je les ai construites sur la base de mes lectures et de l'expérience acquise au terrain. Ces **courbes très approximatives**, visibles dans la figure 15, ne présentent qu'une période de 200 jours, d'avril à octobre, importante pour la végétation, au lieu d'une période complète de 365 jours, comme on le fait en hydrologie.

Fig. 15 Courbes permanentes de la nappe phréatique



De ces courbes permanentes on peut dire ceci:

Le *Junco-Filipenduletum* et les deux *Junceta effusi* ont des courbes sigmoïdes convexes-concaves. D'après les niveaux atteints, il s'agit de milieux humides-mouillés alternés, comme je l'ai déjà expliqué.

Le *Juncetum subnodulosi* et le *Caricetum davallianae* ont la même forme de ligne. KLÖTZLI (en impression) a obtenu pour les groupements où *Juncus subnodulosus* est abondant, des courbes permanentes très diverses, si bien qu'il doute, avec raison, du rang d'association qu'on donne généralement au *Juncetum subnodulosi*. Il a notamment trouvé des courbes qui sont typiques pour le *Molinion*, le *Caricion davallianae*, le *Magnocaricion*. La végétation des différentes formations à *Juncus subnodulosus* appartenant aux alliances nommées, il est logique, puisque la coïncidence entre la végétation et la variation du niveau phréatique existe, de classer ces groupements dans les associations déjà décrites. Au sens de KLÖTZLI mon *Juncetum* fait partie du *Caricion davallianae* et devrait s'appeler «*Orchio-Schoenetum* var. à *Juncus subnodulosus*».

Les courbes des *Trichophoreta* ressemblent aux courbes obtenues par KLÖTZLI pour le *Molinietum*, si bien qu'on peut comparer, quant à la courbe, les associations montagnardes et subalpines à *Trichophorum* avec le *Molinietum* de la plaine. L'amplitude du niveau phréatique du *Molinietum* est cependant beaucoup plus grande.

Les autres courbes semblent suffisamment claires pour qu'il ne soit pas nécessaire de les décrire avec plus de précisions, surtout que leur exactitude laisse à désirer.

On voit donc que la courbe de variation et plus encore la courbe permanente de la nappe phréatique caractérisent la plupart des groupements. Chaque association, ou plutôt chaque groupe d'associations possède un type de courbe qui lui est propre. Il y a donc, dans ce cas, «coïncidence» au sens de TÜXEN (1958) entre la végétation et la variation de la nappe souterraine. TÜXEN entend par coïncidence la réunion de deux phénomènes, sans que cela signifie causalité, même si dans certains cas la relation de cause à effet existe. Encore faut-il le prouver expérimentalement.

c. Classification des associations dans les différents types

Au vu des graphiques et de leurs commentaires, je propose de classer les groupements que j'ai étudiés d'après la variation de la nappe de la façon suivante:

I. La nappe recouvre le sol en permanence: C, L

variation nulle: *Epilobio-Caricetum rostratae*
souvent inondé: *Caricetum limosae*

II. Le niveau est plus bas que la surface et ne varie guère

a. très proche de la surface: D, E

Juncetum subnodulosi
Caricetum davallianae

b. sensiblement en dessous: M

Sphagnetum magellanici

III. Amplitude prononcée: oscillations 20–80 cm

a. relativement faibles, 20–50 cm: B, F, G, H

Cardamino-Scirpetum silvatici
Caricetum ferrugino-davallianae
Tomenthypno-Trichophoretum
Sphagno-Trichophoretum

b. relativement grandes, 50–80 cm: A, J, K

(sols humides-mouillés alternés)
Junco-Filipenduletum
Carici pulicaris-Juncetum effusi
Violo-Juncetum effusi

Il y a donc trois grands groupes; dans chacun d'eux, il y a plusieurs associations différentes. D'autres facteurs interviennent alors: l'écoulement latéral et les propriétés chimiques de l'eau.

d. Perméabilité

La perméabilité d'un sol est importante, car elle permet de déterminer à quelle vitesse l'eau filtre à travers un système poreux.

Loi de Darcy

Lorsque l'eau se déplace dans le sol d'un point à un autre, la cause en est une différence de niveau ou de pression entre ces deux points. Le mouvement de l'eau dans le sol obéit à la loi de Darcy (RICHARD 1963, WECHMANN 1964, LUTHIN et RICHARD 1965, LUTHIN 1966, THURNER 1967):

$$v_f = k \cdot i$$

La vitesse de filtration de l'eau v_f , en milieu saturé et non saturé, est égale au coefficient de perméabilité k , multiplié par le gradient hydraulique i . v_f est la vitesse avec laquelle l'eau filtre à travers la coupe transversale complète du système poreux. Le coefficient de perméabilité s'appelle aussi valeur k , selon Darcy, et possède les dimensions d'une vitesse. Le gradient hydraulique i correspond au quotient de la différence de la charge hydraulique δH , par rapport à la longueur δL :

$$i = \frac{\delta H}{\delta L} \equiv \frac{\Delta H}{\Delta L}$$

La charge hydraulique H est égale à la somme de la pression hydrostatique exprimée en h cm colonne d'eau et de la hauteur géodésique z (ou distance perpendiculaire en cm du point donné à l'horizon de référence):

$$H = h + z$$

Dans un cas précis $i = \sin \alpha$ (α = déclivité de la pente), lorsque dans un sol en pente le niveau de la nappe et la couche imperméable sont parallèles à la surface du sol. Il est très difficile de juger si cette condition se réalise dans les sols étudiés. La première condition est souvent remplie, c'est-à-dire que le niveau de la nappe phréatique est en général à la même profondeur par rapport à la surface du sol, aussi longtemps qu'on reste dans le cadre d'un

individu d'association homogène. Il est par contre beaucoup moins aisé de savoir si la couche imperméable est parallèle à la surface du sol. Dans le tableau 3 j'ai quand même indiqué cette vitesse de filtration en me fondant sur l'équation $i = \sin \alpha$, bien que sachant qu'elle ne représente pas une valeur sûre.

Détermination du coefficient de perméabilité

en milieu saturé d'après la méthode de HOOGHOUT (LUTHIN 1966, RICHARD, cours polycopié «Forstliche Entwässerung, ETH, chap. 9»)

Hypothèse: sol homogène, forage d'un trou jusqu'au «plancher» de la nappe phréatique

La figure 16 montre quelques exemples de lignes obtenues lorsqu'on représente graphiquement sur papier semilogarithmique la fonction $y(t)$, c'est-à-dire la montée de l'eau dans les forages (δy cm) par rapport au temps (t sec). On obtient parfois une droite cassée à partir d'un certain niveau, ce qui signifie que la perméabilité change à partir de ce niveau. Il est donc indispensable d'indiquer pour quelle distance dans le profil les valeurs k selon Darcy sont valables (tableau 3).

Fig. 16 Détermination de la perméabilité k

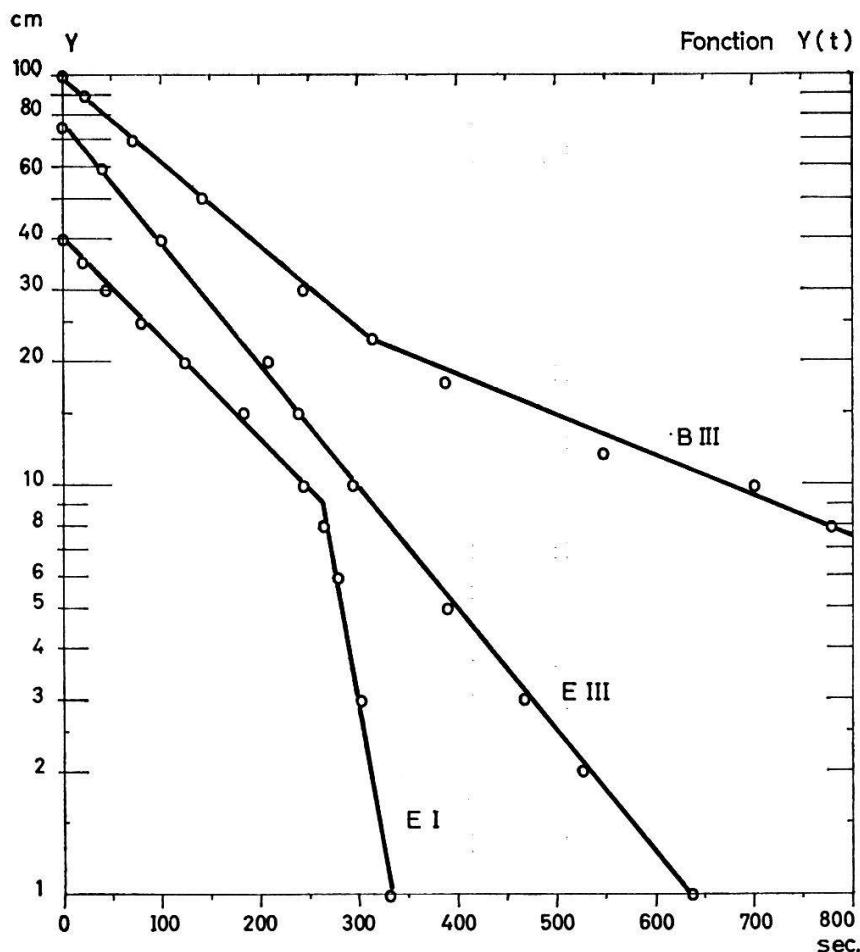


Tableau 3 Coefficient de perméabilité (k) et vitesse d'infiltration (v_f) au terrain (mesures uniques)

Association	Trou	N°	Profon- deur	k (cm/j)	Inclinai- son α°	v_f (cm/j)
<i>Junco-Filipenduletum</i>	I	1	100-15	70	8,5	10,5
		2	100-30	31	12	6,6
	III	1	80-70	5,5	5	0,48
		2	120-100	2,5	4	0,17 drainé
	IV	1	60-30	255	12	57
			30-10	85	12	18
	<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i> ...	I	1	90-50	12	1,5
		II	1	60-30	18	5,5
		III	1	100-20	136	8
				20-5	55	8
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	2	100-20	139	3		7,8
	I	1	90-70	2,7	5	0,24
		2	50-30	11	5	1,0
	II	1	100-30	40	2	1,4
		2	40-5	155	2	5,4
<i>Juncetum subnodulosi</i>	Jura	1	40-20	55	9	8,6
			20-0	92	9	15
		2	55-35	30	10	5,4
	3	40-5	124	9		20
<i>Caricetum davallianae</i>	I	1	40-10	154	8,5	23
		2	20-0	576	12,5	127
	II	1	70-30	34	7,5	4,4
			25-5	73	7,5	9,5
	III	2	50-25	27	7,5	3,6
		1	80-0	184	8	26
	2	60-0	247	12		49
<i>Caricetum ferrugino-davallianae</i> ..	1	70-40	9	14,5		2,5
	2	30-20	8	14,5		2,1
	3	110-90	2,5	14,5		0,65
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> ...	I	1	80-35	16	2	0,6
	II	1	130-80	7	2,5	0,3
		2	70-45	13	2,5	0,6
	III	1	120-60	14	3,5	0,9
		2	60-30	18	3,5	1,3
	I	1	135-120	4,6	4	0,3
		III	1	135-125	0,9	2
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i> ..	I	1	120-110	2,9	16,5	0,8
		2	90-80	2,9	16,5	0,8
	II	1	130-120	0,65	15	0,17
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	I	1	50-40	7	3,5	0,4
		2	130-120	2	3,5	0,1
	III	1	100-25	22	2	0,7
		2	100-50	12	2	0,4
<i>Sphagnetum magellanici</i>	I	1	125-60	18	0	
			40-20	36	0	
	2	100-50	21	0		

Résultats

On remarque immédiatement dans le tableau 3, que la perméabilité peut beaucoup varier d'un individu d'association à l'autre et même dans le même individu sur une très courte distance. Il faut donc voir en premier lieu dans la valeur k un ordre de grandeur, et cet ordre de grandeur semble être caractéristique pour certains groupes d'associations.

D'après TERZAGHI (1948), cité par LUTHIN et RICHARD (1965), on distingue les classes de perméabilité suivantes :

- sol peu ou pas perméable: $k < 2 \text{ cm}/24 \text{ h}$; la plupart des individus des deux *Junceta effusi* et du *Sphagno-Trichophoretum*
- perméabilité lente à moyenne: $k 2 \text{ cm à } 2 \text{ m}/24 \text{ h}$; à cette classe appartiennent presque tous les groupements
- perméabilité moyenne: $k 2 \text{ m à } 10 \text{ m}/24 \text{ h}$; *Caricetum davallianae*
- perméabilité grande: $k > 10 \text{ m}/24 \text{ h}$; pas représentée dans les groupements étudiés

Cette subdivision n'est pas idéale, elle suit approximativement la texture des sols : gravier – sable – limon – argile (J. ZELLER EAFV/EPF, communication verbale).

Influence du drainage sur la perméabilité

L'élimination de l'eau en excès dans le sol a une importance capitale sur la perméabilité. L'individu A III drainé en 1965 présente une perméabilité (mesurée en 1968) 10 fois plus faible que A I ou A IV, tous deux non drainés. EGGEISMAN et MÄKELÄ (1964) ont fait la même constatation dans un haut-marais en utilisant également la méthode de forage. Les auteurs indiquent les valeurs suivantes :

haut-marais non drainé	$k = 84 \text{ cm}/24 \text{ h}$
haut-marais drainé depuis 3 ans	$k = 65 \text{ cm}/24 \text{ h}$
haut-marais drainé depuis 40 ans	$k = 3 \text{ cm}/24 \text{ h}$

Si l'on considère le *Sphagno-Trichophoretum* comme issu d'un haut-marais drainé, le parallélisme avec les résultats ci-dessus est complet :

<i>Sphagnetum magellanici</i> M I	$k = 36 \text{ cm}/24 \text{ h}$
<i>Sphagno-Trichophoretum</i> H I	$k = 4,6 \text{ cm}/24 \text{ h}$

Le *Tomenthypno-Trichophoretum* est aussi beaucoup moins perméable que le *Caricetum davallianae*.

Ce phénomène de diminution de la perméabilité est vraisemblablement dû au sol qui a tendance à s'affaisser et à se comprimer lorsqu'on le draine. Il faut donc être très prudent lorsqu'on envisage le drainage d'un terrain, car une mauvaise perméabilité est défavorable à la croissance d'espèces végétales plus exigeantes. En outre, KUNTZE (1965) a prouvé que le tassement de la tourbe après drainage peut faire activement monter la frange capillaire de 20 à 90 cm, si bien qu'une élimination trop poussée de l'eau est à déconseiller, surtout pour les sols organiques.

e. Test de l'écoulement latéral de l'eau

En plus de la perméabilité, il m'a paru intéressant de mesurer au moyen d'un test simple au terrain l'écoulement latéral de l'eau dans le sol, c'est-à-dire le mouvement de l'eau dans la direction de la pente. J'ai utilisé pour cela un indicateur mélangé à l'eau (WECHMANN 1964). Un dépôt de 20 g de KCl est introduit dans un trou de 3 cm de diamètre à 30 cm de profondeur; un second trou est foré à environ 20 cm du premier dans la direction de la pente. On mesure le temps nécessaire à l'apparition de KCl dans le second trou (début de la réaction positive avec AgNO_3).

Cette méthode très primitive n'a qu'une valeur locale et les résultats ne peuvent en aucun cas être généralisés. En effet, l'écoulement latéral est très difficile à définir, puisqu'il a souvent lieu dans un système à plusieurs dimensions et non plus parallèlement à la surface du sol et à la couche imperméable. En outre, la distance de 20 cm est insuffisante pour donner des valeurs représentatives (J. ZELLER EAFV/ETH, communication verbale) et le début de la réaction positive au nitrate d'argent est difficile à percevoir.

Bien que les résultats obtenus n'aient qu'une valeur indicative, j'ai néanmoins voulu les présenter (tableau 4), puisqu'ils diffèrent souvent considérablement d'une association à l'autre. Les groupements de source de *l'Epilobio-Caricetum rostratae*, du *Caricetum davallianae* et du *Juncetum subnodulosi* se distinguent par un écoulement rapide: 3 à 19 m par jour, tandis que les sols argileux du *Caricetum ferrugino-davallianae* et des *Junceta effusi* se trouvent à l'autre extrême. Il ne m'a pas été possible de faire ce test dans le *Sphagno-Trichophoretum*, l'eau étant si fortement adsorbée par la tourbe, qu'elle ne circule pratiquement pas.

2. Teneur en eau des sols, densités et porosité

La teneur en eau des sols des associations a été déterminée par séchage à l'étuve à 105 °C sur des échantillons prélevés dans la rhizosphère (en général entre 10 et 20 cm de profondeur), toutes les six semaines durant les périodes de végétation 1965, 1966, 1967.

La teneur en eau s'exprime en pour-cent. On distingue d'après STEUBING (1965) les notions suivantes:

- la teneur en eau en pour-cent du poids de terre fraîche
- la teneur en eau en pour-cent du poids de terre sèche
- la teneur en eau en pour-cent du volume de terre

Les deux dernières possibilités sont le plus souvent utilisées. Pour obtenir la teneur en pour-cent/volume, il faut multiplier la teneur en pour-cent/poids terre sèche par la densité apparente du sol.

Densité apparente: ρ_a

La densité apparente est exprimée par le rapport entre la masse de la phase solide du sol et le volume apparent du sol. Le volume apparent est égal à la somme des volumes des phases solide, liquide et gazeuse.

Tableau 4 Test de l'écoulement \pm latéral de l'eau dans le sol

Association		Ecoulement latéral [△] (cm/j)	
<i>Junco-Filipenduletum</i>	I	73–100	
	IV	30	
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>	I	36	
	II	30	
	III	33	
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	II	360	
<i>Juncetum subnodulosi</i>	Jura	430–1900	
<i>Caricetum davallianae</i>	I	1130	
	II	340	
	III	430	
<i>Caricetum ferrugino-davallianae</i>		ca. 2	
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i>	I	15	
	II	16	
	III	6	
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	I	ca. 2	
	II	ca. 2	
<i>Violo-Juncetum effusi effusi</i>	I	ca. 2	
	II	ca. 2	

La densité apparente se détermine à l'aide de cylindres «Burger» d'une contenance de 1 litre exactement. Le contenu du cylindre est séché à 105 °C jusqu'à poids constant.

$$\rho_a = \frac{\text{masse du sol sec}}{\text{volume}}$$

La densité apparente de mes sols (entre 10 et 20 cm) n'a été déterminée qu'une fois, et les teneurs en eau en %, ont donc été calculées sur la base d'une seule détermination (moyenne de deux prélèvements parallèles). En opérant de la sorte, je me suis aperçu que la teneur en eau dépasse parfois 100 vol.%, ce qui n'est pas admissible. Les résultats de teneur en eau ont été volontairement omis pour les deux raisons suivantes:

D'une part, j'ai constaté qu'il est excessivement difficile de procéder à des prélèvements pour la détermination de la teneur en eau, lorsque le sol est saturé d'eau, c'est-à-dire lorsque la nappe phréatique est en surface, ce qui est souvent le cas dans la plupart des groupements étudiés. D'autre part, il faut admettre

[△] Moyenne d'en général 3 déterminations faites à une profondeur de 30 cm

que la densité apparente peut varier dans le temps, si bien qu'il aurait fallu déterminer à chaque prélèvement la densité apparente. Cette dernière n'est pas stable, surtout dans les sols riches en humus ou en argile, où le gonflement des colloïdes joue un rôle déterminant (FABRY 1950, LUNDEGÅRDH 1957, etc.).

Je n'ai jamais remarqué, même pendant l'été sec 1967, que le sol s'assèche en surface; il a toujours gardé son aspect et sa teinte humides. On peut donc admettre que le facteur de l'eau n'est nulle part dans mes groupements un facteur écologique limitatif du point de vue de sa disponibilité pour les plantes. Dans les sols mouillés, la densité est, pour l'étude du milieu, un facteur beaucoup plus important que la teneur en eau.

Il est tout de même intéressant de noter que dans bien des cas, surtout lorsque le niveau phréatique n'est pas en surface, la variation de la teneur en eau suit parallèlement celle du niveau de la nappe.

Densité réelle: ρ_r

$$\rho_r = \frac{\text{masse de la phase solide du sol}}{\text{volume de la phase solide du sol}}$$

Elle se détermine, en général, à l'aide de pycnomètres. Le tableau 5 donne un aperçu des densités apparentes et réelles des sols de mes associations.

On remarque que les sols organiques ont une densité apparente très basse, inférieure à 0,3, l'humus pouvant absorber de grandes quantités d'eau, par exemple jusqu'à plus de vingt fois son poids dans le cas du *Sphagnum* en décomposition (M II). La densité réelle des sols minéraux est proche de 2,61 g/cm³: valeur standard généralement admise pour les sols sans humus, $\rho_r \text{ SiO}_2 = 2,65$ (RICHARD, cours polycopié «Bodenphysik»). La densité réelle des sols humiques est beaucoup plus basse: inférieure à 2,0. Il est, dans ce cas, fort instructif de mettre en évidence la densité réelle et la teneur en humus de quelques sols. Cette teneur en humus a été analysée par les soins de M^{lle} D. BÖSCHENSTEIN, sous la conduite du Professeur RICHARD, ce dont je les remercie. Lorsque la densité réelle diminue, la teneur en substance organique augmente plus ou moins en proportion:

Association	Individu	Profil (cm)	ρ_r	Substance organique %
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K III	15-25	2,33	35
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>	B III	10-20	2,20	37
<i>Caricetum davallianae</i>	E I	10-20	1,82	40
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i>	G III	10-20	1,61	73
<i>Caricetum davallianae</i>	E III	10-20	1,60	84
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H III	10-20	1,47	92

Porosité: E

La porosité d'un sol est définie comme le rapport entre le volume des pores ($V_{eau} + V_{air}$) et le volume du sol (somme des volumes des phases solide, liquide et gazeuse). E est donc un nombre relatif:

$$0 < E < 1$$

La porosité se calcule à partir des densités du sol (FIEDLER 1964, RICHARD, cours polycopié), soit:

$$E = 1 - \frac{\varrho_a}{\varrho_r}$$

Le volume des pores représente la somme de tous les pores d'un sol. Il est indiqué généralement en %:

$$V_p = E \cdot 1000 = \text{cm}^3/\text{l sol}$$

Des quelques résultats de porosités signalés dans le tableau 5, on peut faire les constatations suivantes:

Les sols organiques ont une porosité très grande, qui dépasse 85%, tandis que les sols minéraux ont une porosité plus faible; elle est de l'ordre de 70–80% dans les horizons superficiels et tombe à environ 60% en profondeur. Ces constatations ne doivent pas être généralisées, vu le petit nombre d'échantillons examinés.

3. Courbe de sorption

a. Courbe de potentiel capillaire

La connaissance de la force de succion qui retient l'eau dans le sol est du plus grand intérêt pour la détermination de l'eau utile, c'est-à-dire de l'eau à disposition des racines des végétaux, pour la répartition des pores dans le sol, pour le drainage des sols et pour l'analyse de la mobilité de l'eau (FIEDLER 1964).

Si l'on admet la présence d'une nappe phréatique dans un sol, il règne à la surface de cette nappe la saturation, et de ce fait la pression hydrostatique est nulle. En dessous du plan d'eau, la pression est positive et en dessus, elle est négative. Cette pression s'exprime en général en cm de colonne d'eau (RICHARD 1963). En dessus du niveau de la nappe, la teneur en eau diminue au fur et à mesure qu'on s'en éloigne. Cette diminution obéit à certaines lois qui trouvent leur expression dans la courbe de sorption, ou courbe de potentiel capillaire. Cette courbe est la représentation graphique du rapport existant entre la force de succion et la teneur en eau du sol (RICHARD 1964).

La courbe de sorption a une forme caractéristique suivant la structure et la répartition des pores dans un sol. En effet, lorsque le diamètre des pores diminue, la force de succion augmente. Un sol argileux, par exemple, aura plus de peine à rendre l'eau qu'un sol sablonneux (RICHARD 1963).

Tableau 5 Densités apparente (ϱ_a) et réelle (ϱ_r), et porosité (E) (moyennes de deux déterminations parallèles)

Association	Profil	ϱ_a	ϱ_r	$E = 1 - \frac{\varrho_a}{\varrho_r}$
A <i>Junco-Filipenduletum</i>	I	10-20	0,510	
	II	10-20	0,730	
	III	10-20	0,480	
	IV	5-15	0,720	2,45
		30-40	1,090	2,57
		60-70	1,053	2,60
B <i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i> .	I	10-20	0,693	
	II	10-20	0,534	
	III	10-20	0,444	2,20
		70-80	1,061	2,56
	IV	10-20	0,478	0,586
C <i>Epilobio-Caricetum rostratae</i> ..	I	10-20	0,635	
	II	10-20	0,157	
D <i>Juncetum subnodulosi</i>	I	10-20	0,260	
	II	10-20	0,525	
	III	10-20	0,250	
	IV	10-20	0,145	
E <i>Caricetum davallianae</i>	I	10-20	0,255	1,82
	II	10-20	0,165	
	III	10-20	0,159	1,60
F <i>Caricetum ferrugino-davallianae</i>		10-20	0,408	
G <i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> .	I	10-20	0,144	
	II	10-20	0,165	
	III	10-20	0,139	1,61
H <i>Sphagno-Trichophoretum</i>	I	10-20	0,160	
	II	10-20	0,160	
	III	10-20	0,160	1,47
J <i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	I	10-20	0,964	
	II	10-20	1,007	
K <i>Violo-Juncetum effusi</i>	I	10-20	0,535	
	II	10-20	1,154	
	III	15-25	0,580	2,33
		50-60	0,959	2,51
L <i>Caricetum limosae</i>	I	10-20	0,122	
M <i>Sphagnetum magellanici</i>	I	40-50	0,117	
	II	10-20	0,040	

Plusieurs de ces courbes sont représentées sur la planche V. Il faut s'imaginer que l'abscisse est identique au niveau de la nappe et que l'ordonnée donne, en cas d'équilibre, la distance d'un point du sol au plan d'eau et indique

la force de succion qui règne à ce point (RICHARD 1965). La courbe de sorption est la base déterminante permettant de calculer la porosité drainable, traitée dans le chapitre suivant.

Résultats

Toutes les courbes ont été déterminées par M. LÄSER, sous la conduite du Professeur RICHARD, à l'Institut suisse de recherches forestières, d'après la méthode décrite par RICHARD et BEDA (1953). Qu'ils reçoivent ici l'expression de ma plus profonde gratitude.

N'ont été déterminées que les teneurs en eau à des pressions en colonne d'eau relativement basses allant de 1 à 160 cm, soit aux valeurs suivantes: 1, 5, 10, 20, 40, 80, 160 cm.

La détermination de telles courbes étant très longue et fastidieuse, il n'a été possible d'examiner qu'un petit nombre d'échantillons. Ont été choisies les stations les plus représentatives, soit:

<i>Junco-Filipenduletum</i>	A IV	5-15 cm 30-40 cm 60-70 cm
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i> ...	B III	10-20 cm 70-80 cm
<i>Caricetum davallianae</i>	E I E III	10-20 cm 10-20 cm
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> ...	G III	10-20 cm
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H III	10-20 cm
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K III	15-25 cm 50-60 cm

b. Porosité drainable

Le problème de la drainabilité d'un sol marécageux est en relation étroite avec la force de succion représentée par la courbe de sorption (RICHARD 1964). En effet, lorsque le sol est saturé d'eau, la pression en h cm de colonne d'eau est nulle, c'est-à-dire que la nappe phréatique est en surface et que tous les pores sont remplis d'eau. Lorsqu'on abaisse le niveau de la nappe de 100 cm par exemple, la pression négative h en surface correspond à 100 cm de colonne d'eau en cas d'équilibre, et l'eau des pores grossiers est remplacée par de l'air.

La porosité drainable f représente la quantité d'eau qui sort par unité de volume du sol, lorsque la force de succion augmente d'une certaine valeur h cm de colonne d'eau.

Si l'on fait l'intégral de la porosité drainable d'une succion de 0 cm à une certaine valeur h , on obtient une certaine quantité d'eau q . Cette valeur q

représente le volume total de pores drainé lorsqu'on abaisse le niveau de la nappe phréatique de la surface du sol à une profondeur perpendiculaire par rapport à la surface, de 100 cm par exemple (en $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot 100 \text{ cm}^{-1}$). Dans les courbes de sorption de la planche V, le volume d'eau drainé q correspond approximativement à la surface comprise entre la courbe de sorption et l'ordonnée qui coupe l'abscisse au point de saturation (RICHARD 1964, et communication verbale).

$$q = \int_{h_{\text{cm}}}^{h=0} (-C) \cdot h \cdot dh = \frac{C}{2} \cdot h^2$$

Volume d'eau drainé q , pour $h = 100 \text{ cm}$

Association	Profil (cm)	q en $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot 100 \text{ cm}^{-1}$
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i>	G III	10–20
<i>Caricetum davalliana</i>	E I	10–20
	E III	10–20
<i>Junco-Filipenduletum</i>	A IV	5–15
		30–40
		60–70
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K III	15–25
		50–60
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H II	10–20
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>	B III	10–20
		70–80

Interprétation des courbes (planche V)

Caricetum davalliana. Les sols organiques de ce groupement fontinal sont riches en pores grossiers et se laisseraient donc facilement drainer. Pour cela, il suffirait de capter les sources. La courbe du *Tomenthypno-Trichophoretum* est semblable à celles des deux individus du *Caricetum davalliana*.

Le *Junco-Filipenduletum* a un profil où les pores grossiers sont représentés de façon continue de la surface à 70 cm de profondeur. Le volume d'eau drainable ne diminue que peu avec la profondeur: q passe de 0,16 à 0,12 ($h = 100 \text{ cm}$). L'eau en excès s'élimine assez facilement, si l'on draine de tels sols. Il n'est donc pas étonnant que ce groupement devienne de plus en plus rare.

Le *Violo-Juncetum effusi* présente un profil où la répartition des pores grossiers est très inégale. L'horizon A₁ en est suffisamment pourvu, tandis que

l'horizon $G_{O/R}$ en est presque dépourvu. En effet, le volume d'eau drainable passe de 0,13 à 0,06 cm³ ($h = 100$ cm), d'un horizon à l'autre. On a fait plusieurs essais de drainage dans les terrains recouverts de *Juncus effusus*, mais apparemment sans succès, l'eau étant trop fortement retenue dans les couches argileuses du profil.

Le *Sphagno-Trichophoretum* présente une courbe fort différente de celle du *Tomenthypno-Trichophoretum*. En effet, la tourbe du *Sphagno-Trichophoretum* est pauvre en calcium, ce qui provoque une peptisation de la matière organique; la tourbe n'est plus fibreuse, mais pâteuse, si bien que les pores grossiers diminuent. Cette faible teneur en pores grossiers est encore accentuée par la compression du sol, conséquence du drainage (cf. perméabilité).

Le *Cardamino-Scirpetum silvatici* est caractérisé, dans les deux horizons étudiés, par une courbe typique pour les sols argileux compacts. Les pores grossiers sont peu représentés. Seulement 0,07 cm³ d'eau par cm³ de sol peut être éliminé par drainage ($h = 100$ cm).

Importance du facteur de l'eau pour les groupements humides

La présence d'eau libre est nécessaire à la formation de groupements marécageux. La variation de la nappe phréatique dans le sol, de même que la perméabilité a une influence certaine sur la végétation. Cependant, ces deux facteurs importants ne suffisent pas à expliquer toutes les différences floristiques d'un groupement à un autre. A côté des facteurs physiques de l'eau phréatique, la nature chimique de l'eau et les propriétés chimiques du sol jouent également un rôle important, souvent subordonné aux mouvements variés de l'eau.

II. Dureté de l'eau et réaction du sol

1. Dureté de l'eau phréatique

La dureté de l'eau indique sa teneur en bases bivalentes, dont les deux principales sont le calcium et le magnésium. On distingue la dureté temporaire (carbonates) et la dureté permanente (chlorures et sulfates). La dureté s'exprime actuellement en milliéquivalents (mVal), alors qu'on utilisait encore jusqu'à ces derniers temps comme unité le degré allemand (dH), ou plus rarement le degré français (df):

$$1^\circ \text{ dH} = 1 \text{ mg CaO/100 ml}$$

$$1 \text{ mVal} = 2,8^\circ \text{ dH}$$

$$1^\circ \text{ df} = 0,56^\circ \text{ dH}$$

Dans mes travaux, je n'ai mesuré que la dureté totale (temporaire + permanente) et la dureté calcaire (seulement du calcium), par titrages complémentaires. Les résultats sont visibles sur le graphique en bloc-diagramme (fig. 17). Il ne s'agit que de quelques mesures faites en 1967 pendant la période de végétation. Il va sans dire que la concentration de l'eau en bases n'est pas constante et peut varier au cours des saisons (ELLENBERG 1939); elle dépend de nombreux facteurs. D'après quelques contrôles effectués, la dureté est en général plus forte à la fin de l'été qu'au printemps. Malgré cela, les différences entre les associations sont très significatives.

La teneur en bases de l'eau phréatique est un facteur écologique important, car les bases neutralisent les acides provenant du métabolisme des micro-organismes anaérobiques et empêchent ainsi une acidification du sol marécageux (ELLENBERG 1963). D'après MÜCKENHAUSEN (1961), on utilise la graduation suivante:

faible teneur en bases:	0–2 mVal/l
moyenne teneur en bases:	2–5 mVal/l
forte teneur en bases:	> 5 mVal/l

Caractérisation des associations

Teneur faible: L'eau du haut-marais est caractérisée par une teneur presque nulle en bases; cela correspond à ce qui est déjà suffisamment connu à ce sujet. D'après WITTING (cité dans DU RIETZ 1954), la limite entre les hauts et bas-marais se situe à 1 mg calcium par litre. Cette limite n'est valable que pour le haut-marais purement ombrogène, mais pas pour le haut-marais soli-ombrogène (JENSEN 1961).

Les deux *Trichophoreta* ont apparemment la même teneur en bases (environ 1 mVal), ce qui s'explique de la façon suivante: le *Tomenthypno-Trichophoretum* neutre avec un niveau phréatique plus élevé permet de prélever les échantillons d'eau dans la rhizosphère, tandis que ce n'est pas le cas dans le *Sphagno-Trichophoretum*, où les échantillons ont été prélevés en dessous de 80 cm, par pression de la tourbe mouillée. L'eau de la rhizosphère doit certainement être presque dépourvue de bases, vu le pH acide du sol.

Le *Violo-Juncetum effusi* montre aussi des teneurs faibles. L'individu K III avec son horizon d'humus brut plus épais, est deux fois moins riche que l'individu K I.

Teneur moyenne: L'eau du *Caricetum davallianae* a une teneur en bases qui correspond aux indications de la littérature (par exemple 4,2 mVal, GÖRS 1951). Cette teneur doit atteindre un minimum de 2,5–3 mVal, sinon apparaît alors le *Tomenthypno-Trichophoretum*.

Le *Carici pulicaris-Juncetum effusi* avec une teneur supérieure à 2 mVal, est ainsi plus riche que son voisin le *Violo-Juncetum*, ce qui est normal lorsqu'on pense à la présence de quelques espèces caractéristiques du *Caricion davallianae* (*Carex flava*, *Carex pulicaris*).

Le *Cardamino-Scirpetum silvatici* et l'*Epilobio-Caricetum rostratae* ont des valeurs moyennes à fortes suivant les individus.

Teneur forte: Le *Junco-Filipenduletum* est riche en bases, ce qui est normal, vu son pH voisin de 7. Le record est détenu par le *Juncetum subnodulosi* de Brent avec 21 mVal. Cette énorme richesse en ions alcalino-terreux n'est pas indispensable au développement de l'association, puisque j'ai noté des valeurs de l'ordre de 5 mVal dans des individus comparables, au pied du Jura.

2. Relation entre dureté et écoulement latéral de l'eau

Cette relation très importante pour la végétation a été déjà plusieurs fois prise en considération sans être cependant très approfondie. JENSEN (1961), dans son intéressant travail sur les tourbières soli-ombrogènes du Harz, n'a pas trouvé de différences dans la teneur en Ca et Mg pour ses différentes associations en zonation dépendant de la même source. «La végétation plus riche des bas-marais s'explique peut-être par l'eau phréatique minérale qui apporte continuellement de nouvelles substances nutritives.» Il manque malheureusement dans ce travail des mesures sur l'écoulement latéral, mesures qui auraient certainement résolu le problème. ELLENBERG (1963): «L'influence favorable sur la végétation d'une nappe en mouvement doit être recherchée dans sa teneur en bases en non dans sa teneur en oxygène.» BÖGLI (1963), dans un tout autre domaine, a prouvé que l'eau s'écoulant rapidement à travers les fissures du Karst est moins riche en calcaire que l'eau d'infiltration qui pénètre lentement dans le sol et rejoint ensuite la nappe karstique. D'après l'auteur deux solutions à concentration différente en hydrogénocarbonate de calcium libèrent du CO₂ lorsqu'elles se rejoignent, ce phénomène étant à la base de la corrosion du calcaire dans le Karst.

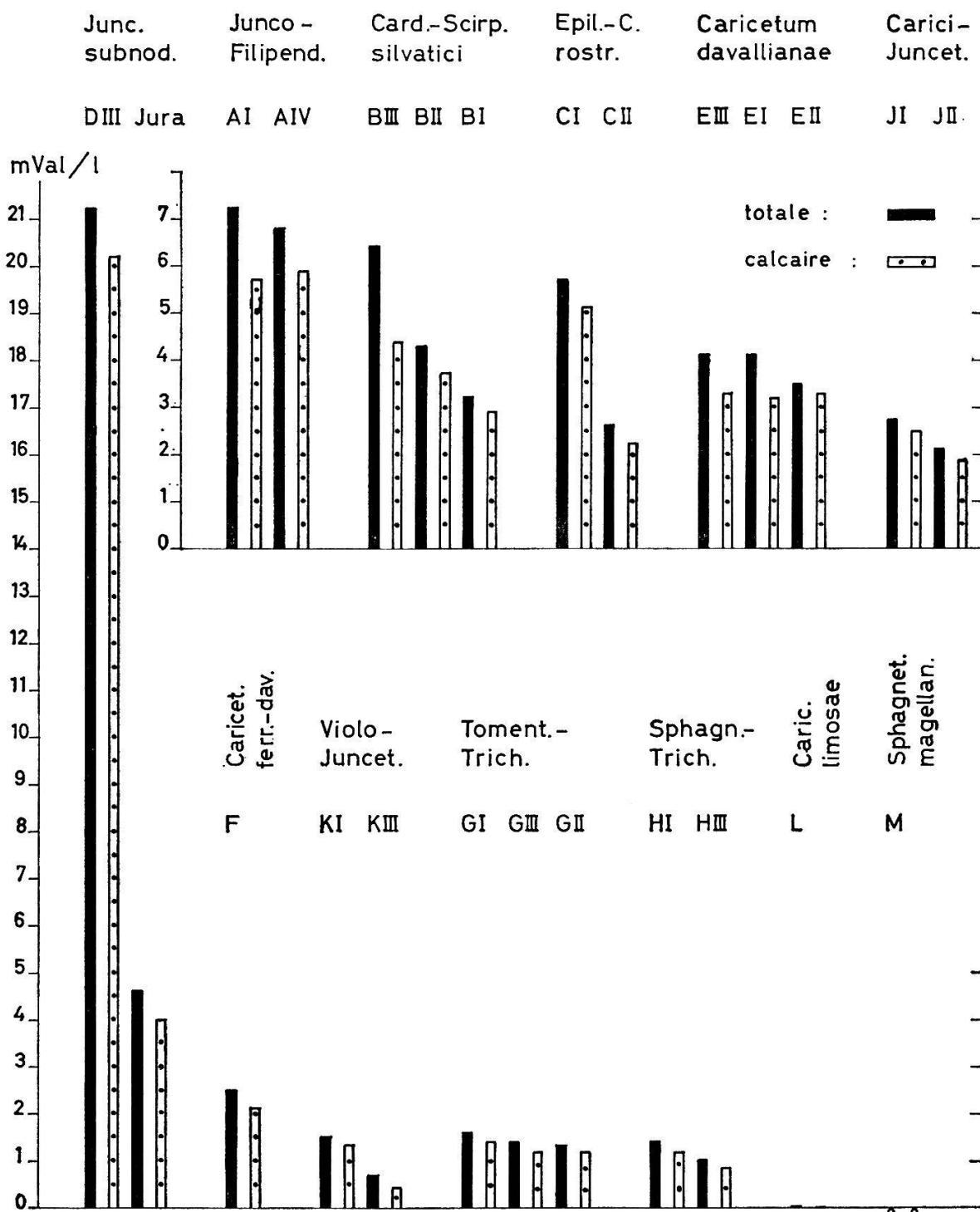
Ces indications fort intéressantes m'ont amené à élaborer une nouvelle formule écologique, tenant compte en même temps de la teneur en bases de l'eau et de son mouvement:

Coefficient de l'influence basique de l'eau phréatique:

$$i_B = \text{mVal/l} \cdot \text{cm/jour}$$

Cette valeur i_B représente donc l'action directe des bases de l'eau phréatique sur la végétation. Ce coefficient permet en partie d'expliquer pourquoi le *Cardamino-Scirpetum silvatici* ou l'*Epilobio-Caricetum rostratae*, avec une eau phréatique plus riche en bases, ne présentent pas de formation de **tuf**, alors

Fig. 17 Dureté totale (◊) et calcaire (□) de l'eau phréatique (déterminations uniques en juillet 1967)



que c'est le cas dans le *Caricetum davallianae* typique avec une eau moins riche en calcaire. Pour qu'il y ait formation de tuf, précipitation biogène de CaCO_3 , il faut que le mouvement de l'eau soit, semble-t-il, supérieur à 100 cm/jour, et de plus que la teneur en oxygène dans la strate de bryophytes soit favorable, ce qui est d'emblée le cas, lorsque l'eau coule sur la surface du sol. Le tableau 6 fait nettement apparaître des différences énormes entre les associations.

Pour la formation de tuf, il faut à première vue que i_B dépasse 1500, ce qui n'est le cas que dans la plupart des individus du *Juncetum subnodulosi* et du *Caricetum davalliana*. En voyant ces chiffres, on se rend immédiatement compte qu'il faut faire du *Caricetum ferrugino-davalliana* et du *Tomenthypno-Trichophoretum* des associations distinctes du *Caricetum davalliana* typique.

Tableau 6 Coefficients d'influence basique (i_B)

Association	Individu	mVal/l dureté totale	Ecoulement latéral cm/jour	i_B	Tuf ^Δ
<i>Junco-Filipenduletum</i>	A I	7,2	86	619	
	A IV	6,8	30	204	
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>	B I	3,2	36	115	
	B II	4,3	30	129	
	B III	6,4	33	211	
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	C II	2,6	360	936	
<i>Juncetum subnodulosi</i>	Jura I	4,9	1900	8310	+++
	Jura II	4,9	430	2107	+
<i>Caricetum davalliana</i>	E I	4,1	1130	4633	++
	E II	3,5	340	1190	
	E III	4,1	430	1763	+
<i>Caricetum ferrugino-davalliana</i> ...	F I	2,4	2	5	
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i>	G I	1,6	15	24	
	G II	1,3	16	21	
	G III	1,4	6	8	
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H I	1,4	0	1	
	H III	1,0	0	1	
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	J I	2,7	2	5	
	J II	2,1	2	4	
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K I	1,5	2	3	
	K III	0,7	2	1	
<i>Sphagnetum magellanici</i>	M	0	0	0	

^Δ + = concrétiōns de tuf peu abondantes et localisées

++ = concrétiōns de tuf abondantes, en couche mince, sous la strate muscinale

+++ = concrétiōns de tuf en horizons épais

Exactitude

Il est clair que ce coefficient d'influence est très approximatif, puisque la dureté de l'eau varie en cours de saison et que l'écoulement latéral est difficilement définissable. Ce qui est important, à mon avis, c'est l'ordre de grandeur.

On pourrait encore définir de façon plus précise ce coefficient d'influence basique en utilisant la loi de Darcy:

$$i_B = v_f \cdot m$$

$v_f = k \cdot i$ = vitesse de filtration

m = coefficient de dureté de l'eau en ($\text{mVal} \cdot \text{cm}^{-3}$)

$$i_B = q \cdot m$$

q = quantité d'eau filtrant à travers l'unité de surface par unité de temps en ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$)

$$i_B = (\text{mVal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1})$$

3. Réaction du sol: pH

a. Définition et méthode

La réaction du sol dépend de la nature de la roche-mère, des conditions climatiques et aussi de la flore et de la faune vivant sur et dans le sol (ELLENBERG 1958). Le pH exprime cette réaction en indiquant l'activité des ions hydrogènes.

Ce facteur écologique a été suffisamment traité, si bien qu'il me paraît superflu d'en indiquer l'importance (cf. par exemple LUNDEGÅRDH 1957 et ELLENBERG 1958).

Détermination du pH

On distingue deux sortes de méthodes: la mesure colorimétrique et potentiométrique. La seconde, depuis l'introduction des électrodes de verre, est utilisée de plus en plus couramment. Pour la détermination du pH d'un sol, il est primordial d'opérer toujours dans les mêmes conditions, afin de pouvoir effectuer des comparaisons valables (DUCHAUFOUR 1960).

Les mesures de pH que j'ai exécutées ont été faites dans les conditions suivantes (ELLENBERG 1958, LÖTSCHERT et ULLRICH 1960):

- Echantillon frais et représentatif d'un mélange de 5 prélèvements provenant de la même profondeur (en principe horizon A entre 10–15 cm)
- Adjonction d'une quantité d'eau distillée juste suffisante pour obtenir une consistance de bouillie fluide. Donc pas de solution de KCl
- Détermination après un temps de repos de 15 minutes
- Appareil utilisé: pH-mètre à batteries «Metrohm» (Herisau), type E 280 A, et électrode de verre, type EA 121 X-A
- Mesure dans la suspension sol-eau en remuant lentement au moyen de l'électrode, et lecture après stabilisation de l'aiguille sur le cadran

En opérant de la façon indiquée, on obtient des résultats qui sont les plus proches des conditions naturelles du milieu que l'on veut caractériser. L'exactitude de mes mesures électrométriques est de 0,05 unité de pH, ce qui est suffisant, puisqu'on se contente généralement en écologie d'un pH à 0,1 unité près (ELLENBERG 1958).

b. Caractérisation des associations

L'amplitude du pH d'une association végétale est en général plus restreinte que l'amplitude écologique des espèces caractéristiques ou fréquentes dans ce groupement (BRAUN-BLANQUET et JENNY 1926). Bien que les différentes associations que j'ai étudiées vivent dans des conditions d'extrême humidité, le pH est très souvent typique et a une amplitude plus ou moins restreinte suivant les cas.

Le tableau 7 indique le pH moyen, c'est-à-dire la moyenne de toutes les valeurs mesurées pour un individu d'association pendant les trois années consécutives. On obtient cette valeur en «délogarithmant» chaque pH, puis en faisant la moyenne arithmétique et en retransformant cette moyenne en logarithme, donc en pH.

Les extrêmes représentent le plus bas et le plus haut pH trouvés pendant la période de recherches. L'amplitude indique le plus bas et le plus haut pH de l'association en considérant tous ses individus.

Il est intéressant de classer les différents groupements par ordre décroissant de pH:

	Association	pH moyen
D	<i>Juncetum subnodulosi</i>	7,1-7,3
A	<i>Junco-Filipenduletum</i>	6,9-7,3
E	<i>Caricetum davalliana</i>	6,2-6,9
C	<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	6,4-6,7
G	<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i>	6,1-6,6
B	<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>	5,7-6,7
F	<i>Caricetum ferrugino-davalliana</i>	6,1
J	<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	5,2-5,5
H	<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	4,4-5,5
K	<i>Violo-Juncetum effusi</i>	4,7-5,0
L	<i>Caricetum limosae</i>	4,2
M	<i>Sphagnetum magellanici</i>	3,8

On voit, par ce classement, que certaines associations ont une amplitude de pH très restreinte, ne dépassant pas 0,5 unité pH; d'autres, au contraire, ont une amplitude d'environ 1 unité: ce sont le *Cardamino-Scirpetum* et le *Sphagno-Trichophoretum*.

Le pH indique une limite nette entre plusieurs associations assez voisines: les deux *Trichophoreta* ont des pH qui ne se recouvrent jamais, l'un voisin de la neutralité contient bon nombre d'espèces basi- ou neutrophiles, l'autre est riche en indicateurs d'acidité. KOCH (1928), dans son *Trichophoretum caespitosi alpinum*, a mesuré des pH entre 5,6 et 5,8, c'est-à-dire intermédiaires entre ceux des deux groupements que j'ai différenciés. Dans le tableau des relevés du *Trichophoretum* des Alpes centrales de KOCH, il est impossible de séparer les deux formations, tandis qu'on peut très aisément le faire dans celui de HÖHN

Tableau 7 Réaction des sols des associations: pH

Association	Individu	pH moyen	Extrêmes	Ecart entre les extrêmes	Amplitude de l'association
a. sol ± neutre					
<i>Junco-Filipenduletum</i>	A I	7,10	6,55–7,6	1,05	6,55–7,65
	A II	6,95	6,65–7,3	0,65	
	A III	7,00	6,7–7,4	0,70	
	A IV	7,26	6,9–7,65	0,75	
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i> .	B I	5,91	5,65–6,3	0,65	5,45–7,1
	B II	6,04	5,6–6,45	0,85	
	B III	5,72	5,45–6,0	0,55	
	B IV	6,68	6,3–7,1	0,80	
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i> ..	C I	6,70	6,5–6,95	0,45	6,25–6,95
	C II	6,39	6,25–6,7	0,45	
<i>Juncetum subnodulosi</i>	D I	7,10	6,9–7,55	0,65	6,85–7,7
	D II	7,28	7,1–7,7	0,60	
	D III	7,07	6,95–7,5	0,55	
	D IV	7,06	6,85–7,5	0,65	
<i>Caricetum davallianae</i>	E I	6,72	6,5–7,1	0,60	6,1–7,2
	E II	6,25	6,1–6,55	0,45	
	E III	6,95	6,6–7,2	0,60	
<i>Caricetum ferrugino-davallianae</i>	F I	6,07	5,6–6,65	1,05	–
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> .	G I	6,12	6,0–6,4	0,40	6,0–6,75
	G II	6,57	6,25–6,75	0,50	
	G III	6,48	6,25–6,7	0,45	
b. sol ± acide					
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H I	5,47	5,3–5,65	0,35	4,3–5,7
	H II	5,38	5,2–5,7	0,50	
	H III	4,41	4,3–4,65	0,35	
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	J I	5,18	5,05–5,55	0,50	5,05–5,8
	J II	5,53	5,3–5,8	0,50	
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K I	4,93	4,8–5,1	0,30	4,5–5,4
	K II	4,99	4,8–5,4	0,60	
	K III	4,70	4,5–5,0	0,50	
<i>Caricetum limosae</i>	L I	4,22	4,0–4,35	0,35	–
<i>Sphagnetum magellanici</i>	M I	3,79	3,5–4,05	0,55	3,5–4,05
	M II	3,85	3,65–4,05	0,40	

(1936) pour la région d'Einsiedeln. Il faut donc admettre à première vue que dans les Alpes centrales il n'existe qu'un seul *Trichophoretum*, alors que dans les Préalpes les deux *Trichophoreta* sont bien distincts.

Le pH du *Caricetum davallianae* est un peu inférieur à 7, ce qui semble normal quand on pense à la matière organique peu décomposée du «Torf-anmoor», malgré la présence suffisante d'ions alcalino-terreux. Le *Valeriano-Caricetum davallianae* décrit par VÁLEK (1951), MORAVEC (1964, 1965), en Bohème, est caractérisé par un pH beaucoup plus acide, variant entre 5,8 et 6,1.

Ce marais fontinal spécial contient du calcium, mais pas sous forme de carbonate. La présence de carbonates n'est donc pas indispensable à cette formation, mais le calcium et le magnésium doivent se trouver en quantité suffisante (MORAVEC 1964). Le *Caricetum davallianae* peut, de ce fait, avoir une amplitude beaucoup plus large que celle que j'ai obtenue.

Le *Cardamino-Scirpetum silvatici* et l'*Epilobio-Caricetum rostratae* des Pré-alpes se distinguent des associations tchécoslovaques par des valeurs plus élevées que celles indiquées également par MORAVEC (1965) pour son *Scirpetum silvatici* et son *Caricetum fusco-rostratae*, dont les pH sont respectivement de 5 et 4,3-5,2. Il n'est donc pas étonnant que leur végétation ne se laisse guère comparer avec celle de chez nous.

Les deux *Junceta effusi* ont aussi des pH qui ne se chevauchent que rarement. Le *Violo-Juncetum*, par la présence d'un horizon A₀ d'humus brut, ne contient que des espèces acidophiles, tandis que le *Carici pulicaris-Juncetum* s'en différencie par la présence de quelques espèces du *Caricion davallianae*. En examinant le pH et la végétation de ces deux formations phisonomiquement voisines, on remarque que la limite de présence des espèces indicatrices d'acidité se trouve très exactement au pH de 5. Cette constatation est aussi valable pour le *Sphagno-Trichophoretum* où l'on peut encore trouver quelques espèces basiphiles suivant la valeur du pH. Cette limite a été confirmée par de nombreux phytosociologues, notamment pour les forêts par ELLENBERG (1963).

La haute-tourbière est un milieu connu comme très acide, le pH étant voisin ou inférieur à 4. Cette acidité défavorable est encore accentuée par la carence très prononcée en sels minéraux et plus spécialement en calcium (LUNDEGÅRDH 1957). L'association des dépressions, le *Caricetum limosae*, est un peu moins acide que celle des buttes, ce qui correspond à ce qui a déjà été souvent signalé. Dans le *Sphagnetum* j'ai aussi remarqué, comme WAKSMAN (1930) cité dans BURGEFF (1961), que le pH diminue un peu (donc que l'acidité augmente) de la surface jusqu'à 50 cm de profondeur environ, puis qu'il augmente sensiblement. Dans le *Caricetum limosae*, j'ai noté le 15 juillet 1965 l'augmentation suivante:

profondeur de 10 cm	pH = 4
100 cm	4,2
150 cm	4,7
300 cm	5,6

La différence de valeurs dans les couches superficielles provient de l'enrichissement en CO₂ de ces couches, enrichissement dû à la plus grande activité biologique (LÖTSCHERT 1963). A plus grande profondeur, l'origine végétale des différentes couches de tourbe joue naturellement un plus grand rôle.

Toutes ces constatations sur le pH des marais correspondent en partie aux limites fixées par SJÖRS (1950), à savoir:

pH 4: limite entre les espèces de hautes-tourbières et des marais intermédiaires (en allemand: Zwischenmoore)

pH 5: limite entre les marais intermédiaires et les bas-marais

pH 6: «fen riche», c'est-à-dire marais eutrophes

pH 7: «fen extrêmement riche»

Je pense qu'une telle distinction, fondée uniquement sur le pH, est insuffisante, surtout pour les classes de pH 6 et 7, car il ne faut pas oublier qu'il existe des marais basiques eutrophes et oligotrophes (ELLENBERG 1963). En effet, mon *Juncetum subnodulosi* par exemple est riche en calcaire, mais très pauvre en azote (cf. chapitre azote).

Il ne faudrait pas tirer des conclusions trop générales de ce qui précède, car elles ne sont valables que pour les seuls individus d'association que j'ai étudiés. L'investigation d'un grand nombre d'individus pour chaque unité phytosociologique serait nécessaire, si l'on voulait conférer une certitude statistique à la spécificité de chaque formation vis-à-vis du pH.

De même il serait faux de vouloir attribuer au pH un effet écologique direct, le pH n'étant souvent que le reflet d'autres facteurs beaucoup plus importants, mais moins facilement mesurables.

c. Variation saisonnière du pH

Dans la planche VI sur la variation du pH, j'ai choisi l'échelle linéaire pour le pH, alors qu'il faudrait utiliser l'échelle logarithmique, le pH étant par définition un logarithme. J'ai préféré la représentation linéaire, car elle permet de mieux comparer les groupements entre eux. Il est nécessaire de «délogarithmiser» les valeurs lorsque l'amplitude de fluctuation dépasse une unité pH, c'est-à-dire lorsque la concentration en ions H^+ augmente ou diminue 10 fois. Comme la fluctuation, dans mes groupements, n'atteint que 2 fois sur 33 une unité pH, et qu'elle est la plupart du temps proche d'une demi-unité, l'erreur ne porte pas à conséquence.

Les premiers auteurs à avoir décelé un changement de l'acidité des sols au cours de l'année sont WŁOZEWSKI (1928) et RHEINWALD (1928) cités par LÖTSCHERT (1964). Depuis lors, la variation saisonnière du pH a été constatée de nombreuses fois dans les groupements végétaux les plus divers.

Les oscillations du pH d'années individuelles sont souvent très différentes et ne se laissent que difficilement comparer (ELLENBERG 1958). Malgré cette difficulté, on peut expliquer ces différences. Elles sont dues à un complexe de facteurs s'influencant mutuellement. Ce complexe hétérogène se compose, d'après ELLENBERG (1958), LÖTSCHERT et HORST (1962), LÖTSCHERT (1964), des facteurs suivants:

- Groupe de facteurs inorganiques: pouvoir tampon, température du sol, teneur en eau dépendant à son tour des précipitations atmosphériques (ZÖTTL 1958)
- Facteurs organiques: activité des micro-organismes surtout anaérobiques dont les produits du métabolisme sont essentiellement acides. Les acides ainsi libérés sont plus forts que l'acide carbonique (FEHÉR 1933, cité dans

ELLENBERG 1939, LÖTSCHERT et ULLRICH 1960). Les racines des végétaux supérieurs ont une importance secondaire.

LÖTSCHERT (1964) tire de ses recherches la conclusion que seuls les horizons bien enracinés et aérés montrent une fluctuation régulière, tandis que cette dernière fait défaut dans les horizons mal aérés et à humidité stagnante. Cette affirmation me semble erronée, car, comme on peut le voir dans mes graphiques, il existe une oscillation du pH même dans les associations à niveau phréatique constant. D'ailleurs LÖTSCHERT lui-même n'y croit plus (ELLENBERG, communication verbale).

4. Relation entre pH et mouvement vertical de la nappe phréatique

Comme on peut le constater en comparant les graphiques de variation saisonnière du pH et de la nappe phréatique, le pH oscille de façon généralement parallèle avec le niveau de l'eau dans les associations où les fluctuations de la nappe sont relativement importantes: A, B, F, H, J, K. Les causes de ce parallélisme sont complexes et à rechercher en partie dans la nature chimique de l'eau, qui est en général plus riche en substances basiques que le sol (ELLENBERG 1939, TCHOU 1948, cité dans BRAUN-BLANQUET 1964). En outre, lorsque l'eau perd de son influence dans les couches superficielles, l'activité biologique devient plus intense, à la suite d'une meilleure oxygénation, et les bases libres peuvent être absorbées, soit par les micro-organismes en pleine croissance, soit par les racines, ou encore fixées au complexe adsorbant de l'humus ou des argiles. Le dernier mot revient finalement aux précipitations, qui agissent en faisant monter ou descendre la nappe souterraine.

Dans le groupe d'associations adaptées à un niveau d'eau plus constant: C, D, E, G, L, M, le pH varie moins, mais varie tout de même. Dans ce cas, les micro-organismes spécialisés à ce milieu toujours mouillé ont une activité qui ne dépend plus de l'aération et qui, par conséquent, est plus intense en été, lorsque la température est plus favorable. Dans ces associations, sauf dans la haute-tourbière, on note donc généralement un minimum d'acidité au début et en fin de période de végétation, et un maximum en été.

Après ces généralités, j'essayerai d'expliquer quelques cas spéciaux. Dans le cas du *Junco-Filipenduletum* A I, on serait tenté d'expliquer la forte chute du pH (0,85 unité en 3 semaines) par la nitrification, comme l'a fait ailleurs DUCHAUFOUR 1960. Il est invraisemblable que quelques ppm de nitrates aient pu causer une telle baisse. La véritable explication est la suivante: la nappe phréatique est restée durant l'été à son niveau inférieur et le pH n'a baissé qu'après les premières fortes précipitations automnales qui ont provoqué un lessivage superficiel. La quantité d'eau météorique était cependant insuffisante pour faire monter la nappe dans l'horizon A.

Les bas-marais alcalins du *Caricion davallianae* (D, E, F), malgré un niveau phréatique pratiquement constant, présentent un minimum en été. La production de CO₂ joue un rôle lorsque le pH est supérieur à 5,5 (VEIT 1961, cité dans LÖTSCHERT et HORST 1962).

La valeur basse du printemps 1967 du *Caricetum ferrugino-davallianae* a été notée au

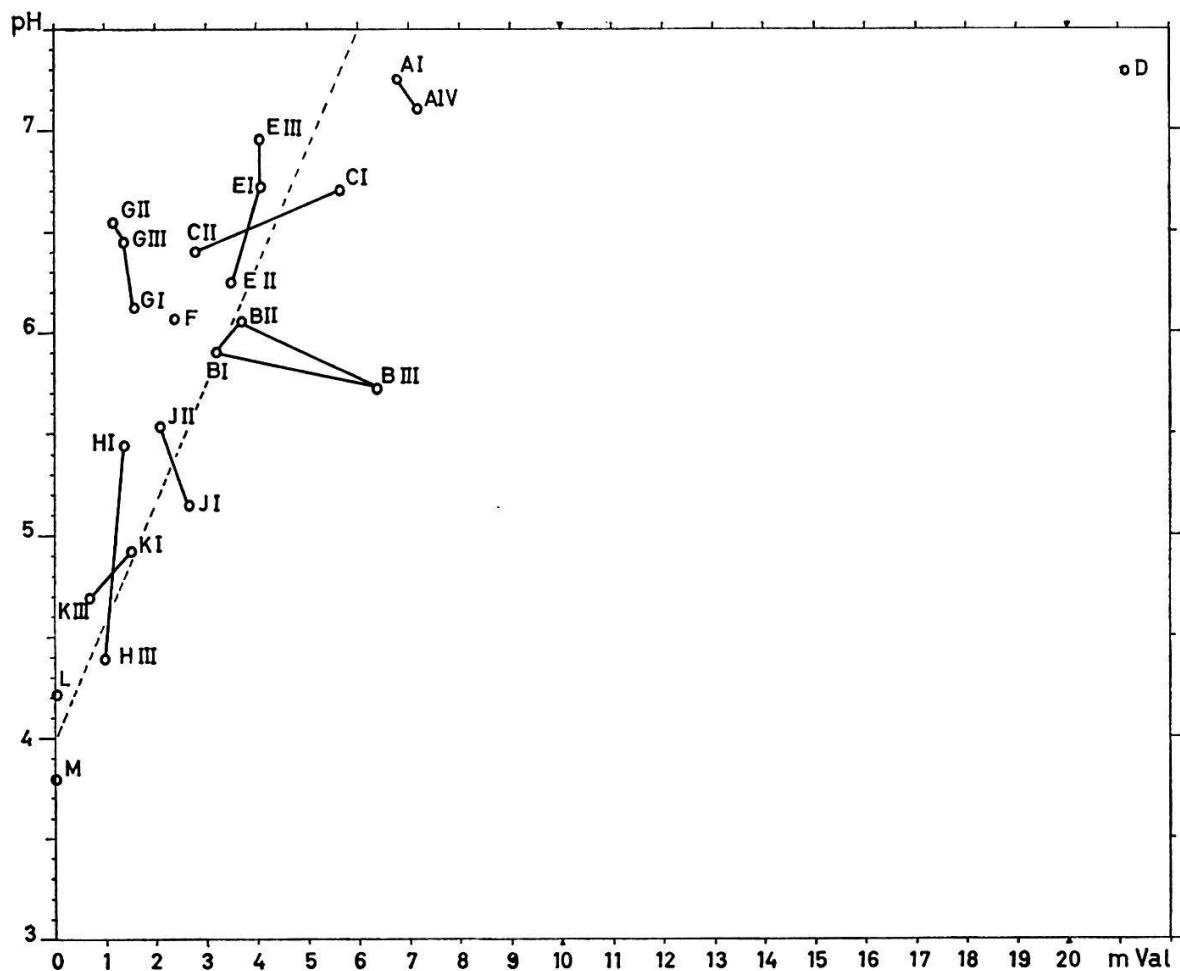
moment de la fonte des neiges. On pourrait penser à l'effet de dilution. En effet, l'eau de fonte provoque une baisse passagère de la teneur en bases de l'eau phréatique.

L'évolution du pH dans le marais bombé (L, M) correspond, dans les grandes lignes, à ce qu'ont décrit GAUGER et ZIEGENSPECK 1930 à ce sujet. La tourbière à sphaignes est la plus acide au début du printemps. Pour le col des Mosses, situé à 1500 m d'altitude, le minimum de pH tombe à fin mai ou début juin, peu de temps après la fonte des neiges; le maximum se situe généralement en juillet, puis l'acidité augmente à nouveau. Il ne m'a pas été possible de contrôler si la haute-tourbière d'altitude est la plus basique en hiver, comme l'ont montré les auteurs précités, le col des Mosses étant souvent recouvert d'une couche de plus de deux mètres de neige pendant l'hiver.

5. Relation entre le pH du sol et la dureté de l'eau

En règle générale, les sols acides sont influencés par une eau phréatique pauvre en ions alcalino-terreux, tandis que les sols alcalins ou voisins de la neutralité ont une eau beaucoup plus riche. Comme le montre la figure 18 représentant la relation entre pH et dureté, tous les points sont plus ou moins proches d'une même ligne droite, à l'exception de D très éloigné. L'eau du *Juncetum sub-nodulosi* (D) n'est pas nécessairement aussi dure. Des mesures faites dans

Fig. 18 Relation entre dureté totale et pH



la même association au Jura m'ont donné des valeurs de l'ordre de 5 mVal pour un pH de 7,2. HOLMEN (1964), après avoir observé le pH et la teneur en calcium de la tourbe d'un grand nombre de stations, a également obtenu un faisceau de points plus ou moins rapprochés d'une ligne droite.

Après l'étude de la dureté de l'eau phréatique et du pH du sol, on se rend compte que ces deux facteurs chimiques n'expliquent pas encore suffisamment toutes les différences floristico-sociologiques des associations. Dans l'économie des substances nutritives, le facteur de l'azote revêt une grande importance, indépendamment des cations alcalino-terreux.

III. Minéralisation de l'azote

L'azote, élément indispensable à la synthèse des protéines, joue un rôle de plus en plus important dans l'étude écologique du milieu, avec l'amélioration des méthodes d'analyse. Elles permettent à l'heure actuelle de saisir avec exactitude des teneurs même très faibles d'azote assimilable par les végétaux supérieurs dans le sol.

La qualité d'un sol dépend dans une grande mesure du cycle de l'azote. En effet, les plantes sont tributaires de l'activité des micro-organismes, puisqu'elles sont incapables d'assimiler l'azote de l'atmosphère ou l'azote organique des protéines (LUNDEGÅRDH 1957). Les racines des plantes ne peuvent donc absorber l'azote que sous formes ammoniacale (NH_4^+) ou nitrique (NO_3^-). La détermination de la teneur momentanée du sol en ions ammonium ou nitrate ne permet pas de tirer des conclusions sur la quantité d'azote à disposition, l'absorption continue étant incontrôlable (ELLENBERG 1964, RUNGE 1965). Ce n'est donc pas la teneur initiale en azote minéral, mais la minéralisation continue à partir de la matière organique du sol, l'humus, qui est déterminante. Pour se faire une idée de cette minéralisation, on doit empêcher l'absorption de l'azote par les racines, en les éloignant, et supprimer le lessivage par l'eau d'infiltration.

L'azote qui s'accumule alors sous forme ammoniacale ou nitrique ne correspond pas à la production globale, c'est-à-dire à la **minéralisation brute**, car une partie importante de l'azote minéralisé est synthétisée dans les protéines des micro-organismes (BARTHOLOMEW 1950), transformée en complexes humiques relativement stables et résistant à l'action microbienne, phénomène de l'humification (LAATSCH 1957, DUCHAUFOUR 1960), ou peut encore être perdue par dénitrification. Cette dernière possibilité joue un rôle insignifiant dans les sols bien aérés, mais peut être importante en cas d'anaérobiose (MEYER 1957, RUNGE 1965). On distingue donc la minéralisation brute de la **minéralisation nette**, c'est-à-dire la portion d'azote minéral effectivement à disposition des plantes supérieures. Puisque les plantes ne peuvent concurrencer les micro-organismes pour l'azote disponible, la minéralisation nette correspond appro-

ximativement à la quantité réelle d'azote à leur disposition (JANSON 1958, cité dans EHRHARDT 1961).

Cette minéralisation nette est déterminée par incubation.

1. Méthodes et analyses

Depuis HESSELMANN (1917), on détermine l'accumulation de l'azote en incubant en laboratoire des échantillons de terre dans des conditions standardisées de durée, de température, d'humidité et d'aération (ZÖTTL 1958). Afin de mieux pouvoir juger de la production d'azote minéral dans les conditions naturelles du milieu, ELLENBERG (1964), v. PRAAG et MANIL (1965), préfèrent incuber des échantillons dans les horizons-mêmes des sols d'où ils proviennent. L'incubation au terrain donne parfois des résultats très différents de ceux du laboratoire, surtout lorsqu'il s'agit de stations aux conditions extrêmes, comme c'est le cas pour les groupements que j'ai étudiés.

Préparation des échantillons

Les échantillons ont été prélevés dans l'horizon A entre 5 et 15 cm immédiatement sous les souches des plantes, dans la couche principale d'enracinement. J'ai fait un mélange homogène à partir de 5 prélèvements semblables, en enlevant les racines visibles et en divisant, si nécessaire, les gros agrégats avec les doigts. J'ai dû renoncer au tamisage, généralement recommandé par les auteurs (ZÖTTL 1958, EHRHARDT 1961, ELLENBERG 1964, LOSSAINT et ROUBERT 1964), à cause des difficultés que cela représente lorsqu'il s'agit presque toujours de sols saturés d'eau. De plus, si j'avais tamisé les échantillons, j'aurais partiellement détruit la structure, ce qui a une grande importance surtout dans les terrains argileux ou tourbeux, comme l'a démontré RUNGE 1965. J'aurais alors obtenu des valeurs différentes, ne correspondant plus à la réalité.

L'échantillon moyen est ensuite divisé en trois parties. La première sert à la détermination de la teneur initiale en azote minéral, la seconde est introduite dans un gobelet de plastic (première année seulement) ou dans un sachet de polyéthylène (années suivantes) et incubée pendant 6 semaines dans le sol, la troisième est incubée en laboratoire.

Je n'ai pas obtenu de résultats systématiquement différents en utilisant les gobelets ou les sachets. Ces derniers ont le grand avantage de ne pas se briser, surtout lorsqu'un bovidé piétine l'endroit où ils sont enfouis dans le sol, comme ce fut plusieurs fois le cas.

L'incubation en laboratoire s'est opérée dans les conditions suivantes:

- Remplissage dans des bocaux de 400 ml à large col, en couche lâche de 8 cm
- Les bocaux sont recouverts d'un tampon de coton hydrophile
- Température constante de 20 °C, réalisée dans un «frigo de camping» du type Coleman, et humidité atmosphérique voisine de la saturation
- Durée d'incubation de 6 semaines
- La teneur en eau des échantillons n'a pas été ramenée à 60 % de la capacité maximale, mais elle a été maintenue à la teneur initiale du prélèvement, souvent voisine de la saturation. Aucun des échantillons ne paraissait sec durant les trois ans.

MEYER 1957 a étudié le premier l'influence de teneurs élevées du sol en eau. En ramenant la teneur en eau à une valeur standard (60 % de la capacité maximum), il a obtenu pour des sols très mouillés et mal aérés des résultats beaucoup trop élevés qui ne correspondent plus aux conditions naturelles. En laissant inchangée la teneur en eau des échantillons, il a alors obtenu des valeurs plus concordantes.

Détermination de l'azote ammoniacal et nitrique

Extrait aqueux avec une solution de 1 % d'alun: $KAl(SO_4)_2$. Les nitrates sont déterminés photométriquement d'après le procédé du 2,4-Xylénol après distillation à la vapeur d'eau dans NaOH (SCHARRER et SEIBEL 1956, cités dans EHRHARDT 1961, RUNGE 1965). L'ammonium est déterminé d'après la méthode de CONVAY (cité par les mêmes auteurs), par microdiffusion.

A la place d'utiliser le réactif de NESSLER, j'ai préféré la réaction à l'indophénol que m'a proposée le Professeur P. PORTMANN de l'Institut de Chimie physiologique de l'Université de Fribourg. Les solutions de réactif «Azur-test» m'ont été gracieusement fournies par le Dr J. Buchs de Galenopharm S.A., à Genève.

L'amélioration par rapport à la méthode de NESSLER est appréciable. La réaction à l'indophénol est caractérisée par une sensibilité dix fois plus grande, la solution colorée reste stable pendant 24 heures, la centrifugation est inutile; si la coloration est trop intense, il suffit de diluer la solution; les réactifs sont stables. Je ne peux que conseiller l'utilisation de cette méthode, couramment utilisée en biochimie et pour les analyses médicales, où elle a complètement remplacé la réaction de NESSLER.

Principe du dosage (réaction de BERTHELOT 1859):



On mesure l'extinction de la solution bleue à $625 \text{ m}\mu$ (prospectus de la maison Galenopharm).

2. Discussion des résultats

Cf. planches VII, VIII, IX.

Explications

La minéralisation de l'azote a été étudiée toutes les 6 semaines seulement durant la première année, soit 1965. Jusqu'en août j'ai déterminé les 3 valeurs, soit la teneur initiale, l'accumulation au terrain et l'accumulation en incubateur; à partir de cette date, seules les deux dernières ont été prises en considération. En 1966, j'ai étudié l'accumulation au terrain durant l'hiver 1965-1966, puis celle du printemps et de l'été. En 1967, les 3 valeurs ont été reprises, mais à intervalles de 3 semaines et seulement pour 5 individus les plus représentatifs.

Les teneurs actuelles sont représentées en «bloc», tandis que l'accumulation est sous forme de courbe. La ligne épaisse représente l'accumulation au terrain; la ligne mince, celle en incubateur. Pour cette dernière l'échelle est plus grande, lorsque les valeurs sont très élevées. J'ai préféré la transposition en mg/l par rapport en % poids, car elle permet une comparaison valable entre les différentes associations, dont la densité apparente du sol varie entre 0,04 pour le *Sphagnetum magellanici* et 1,15 pour le *Juncetum effusi*. Si l'on étudie la minéralisation de l'azote dans le but d'expliquer des différences de végétation, on doit exprimer les résultats en fonction du volume (LOSSAINT et ROUBERT 1964). Cependant, il conviendrait de déterminer pour chaque prélèvement la densité apparente, par exemple par la méthode du cylindre de BURGER, car la densité n'est pas stable, surtout dans des sols riches en colloïdes humiques ou argileux. Par simplification, je me suis contenté de quelques mesures et les résultats sont calculés à partir d'une densité moyenne.

Lors de la détermination photométrique, j'ai obtenu parfois des valeurs négatives, surtout dans le cas de l'ammoniaque. (Ces valeurs négatives sont cependant indiquées dans le diagramme de façon identique aux valeurs nulles.) Ce phénomène provient de la teneur non négligeable en ions ammonium de l'alun utilisé pour l'extraction. Les terrains totalement dépourvus d'ammoniaque adsorbent les traces contenues dans le réactif et présentent alors une teneur inférieure à l'essai à blanc.

Du point de vue de l'exactitude des résultats, on admet en général une limite d'erreur de l'ordre de 10% (ZÖTTL 1958). EHRHARDT (1961) admet une moyenne de 8% entre deux essais parallèles, avec des écarts de 0-17%. Il ne faut cependant pas oublier que le sol est inhomogène de nature et qu'il est très difficile de préparer des échantillons vraiment représentatifs, qu'on obtient à partir de 5 prélèvements faits dans les mêmes conditions.

Les valeurs d'accumulation en laboratoire (courbes minces) sont généralement très élevées. Elles indiquent une «**minéralisation potentielle**», (LOSSAINT et ROUBERT 1964), jamais réalisable dans les conditions souvent extrêmes d'humidité et d'anaérobiose qui règnent dans les terrains étudiés. Au contraire, pour les groupements mésomorphes comme les forêts, l'accumulation en laboratoire est plus proche de celle au terrain (ZÖTTL 1958, LEMÉE, cité par LOSSAINT et ROUBERT 1964, ELLENBERG 1964, etc.).

3. Caractérisation des associations et variations saisonnières

A. *Junco-Filipenduletum*

Il a, en général, une minéralisation de l'azote très basse au terrain, sous forme ammoniacale lorsque le sol est saturé d'eau et sous forme nitrique lorsque la nappe phréatique s'éloigne suffisamment longtemps de la surface. Pendant cette période, le sol est aéré et les micro-organismes ont une activité nitrifiante intense. Ce phénomène a pu être étudié surtout en 1967, année moins humide que la normale. MEYER (1957), ZÖTTL (1958) indiquent en effet que l'accumulation des nitrates dépend beaucoup plus de la teneur en eau du sol et de la température que celle de l'ammoniaque.

Les différences entre la période aérée et saturée d'eau sont relativement très grandes, si bien que l'on peut admettre la possibilité de **dénitrification** durant la phase mouillée. MEYER (1957) signale une grande capacité de dénitrification des sols périodiquement inondés et mal aérés. ZÖTTL (1965): «La dénitrification joue un rôle dans les sols pourvus de nitrates seulement dans les terrains détremplés. Pour la formation de nitrates, une interruption de la trop forte humidité est nécessaire. La dénitrification existe lorsque les nitrites ne sont pas immédiatement transformés en nitrates, ils servent alors de source d'oxygène pour la respiration des bactéries. D'après PATRICK et WYATT (1964) (cités dans

ZÖTTL 1965), un changement continu entre la stagnation et la sécheresse provoque une diminution du stock en azote de l'ordre de 15 à 20% en 6 mois.»

Mes résultats semblent donc confirmer les connaissances actuelles sur la dénitrification. Elle n'est possible dans mes groupements que dans le *Junco-Filipenduletum* et le *Sphagno-Trichophoretum*, les deux seules associations où j'ai constaté une accumulation au terrain sous forme nitrique.

Il est normal que le maximum de la nitrification corresponde à la période aérée, comme le montre le rapport entre la teneur en eau du sol et l'accumulation au terrain :

Date	% vol. eau sol	N—NH ₃ mg % vol.	N—NO ₃ mg % vol.
18. 6. 1967	85	0,05	0
8. 7. 1967	80	0,15	0
31. 7. 1967	63	0	0,95
19. 8. 1967	67	0	1,06
9. 9. 1967	60	0	0,50
1. 10. 1967	80	0,01	0,15

Pour l'accumulation en incubateur, la variation saisonnière indique un léger maximum au début de l'été.

B. *Cardamino-Scirpetum silvatici*

Les teneurs initiales sont faibles, mais néanmoins présentes. L'accumulation au terrain est une des plus élevées rencontrées dans mes groupements. Dans l'incubateur, les nitrates dominent à côté de l'ammoniaque qui se forme toujours, mais de façon prépondérante seulement au début de la période de végétation, ce qui n'est jamais le cas dans le *Junco-Filipenduletum*.

On remarque, dans le cas de B III en 1967, deux légers maxima de l'accumulation au terrain, au printemps et en automne, tandis que l'accumulation en incubateur ne présente qu'un maximum au début de l'été. Le maximum au début du printemps est dû à la **vernalisation** (DUCHAUFOUR 1951), c'est-à-dire à l'action du gel, comme l'a démontré de façon convaincante EHRHARDT (1961). La gelée amènerait une stérilisation partielle du sol et, par conséquent, l'accumulation d'une certaine quantité de composés azotés facilement minéralisables provenant de l'autolyse de cellules mortes (EHRHARDT 1961).

D'après ce dernier auteur, il faut distinguer trois phases dans la minéralisation :

- La phase d'action du gel à la fin de l'hiver ou au début du printemps avec une minéralisation nette élevée. Pendant cette période, l'activité biologique des micro-organismes est très intense et est due à la mise en valeur des substances de dégradation amassées durant l'hiver; elles sont riches en

azote et facilement décomposables. Cette phase est déterminante pour le départ si rapide de la végétation au printemps.

- La phase de fixation nette de l'azote en été, c'est-à-dire lorsque l'azote nécessaire à la synthèse des protéines des bactéries est plus élevé que la minéralisation. La dépression estivale est souvent due à la dessication du sol; dans ce cas, la minéralisation est fonction de la teneur en eau, comme l'a démontré ELLENBERG (1964). Pour mon *Scirpetum*, par contre, l'humidité est toujours suffisante et n'a donc aucune action restrictive. La fixation par les micro-organismes est donc bien la cause du minimum estival.
- La phase de minéralisation nette à la fin de l'été et en automne. C'est le second maximum qui est cependant moins important pour les plantes supérieures.

Un facteur important pour la livraison de l'azote est l'eau de ruissellement. Cette eau contient souvent de l'ammoniaque en quantités non négligeables. Plusieurs mesures m'ont permis de déceler une moyenne de 4 mg N—NH₃ par litre, avec des écarts de 0,9 à 17,5 mg. Il est intéressant de comparer ces résultats avec quelques indications d'hydrobiologie. ESCHMANN (1966) a décelé dans la Sihl en dessus de Trachslau (station située avant l'apport d'eaux usées) une moyenne de

0,04 mg NH₃—N/l, 0,01 mg NO₂—N, 0,4 mg NO₃—N
dans la Biber au-dessus de Biberbrugg
0,08 mg NH₃—N, 0,014 mg NO₂—N, 2,3 mg NO₃—N
MÄRKI (1967) a noté dans le Rhin à Tschamut
0,04 mg NH₃—N, 0 mg NO₂—N, 0,2 mg NO₃—N

Les valeurs que j'ai obtenues sont plus élevées; elles proviennent du fait que l'eau superficielle contient de l'ammoniaque d'origine animale (bétail pâtrant). Elles sont également supérieures à la teneur en azote de l'eau de pluie (en moyenne 0,5–1,0 mg N/l).

Le cas de B IV est particulier. La minéralisation au terrain est faible, tandis qu'elle est nulle en incubateur.

C. *Epilobio-Caricetum rostratae*

Ce groupement, recouvert d'eau de façon constante, est également riche en ammoniaque, les teneurs initiales sont déjà sensibles et l'accumulation au terrain est importante. Ici aussi, l'eau de ruissellement contient de l'ammoniaque; une mesure a permis d'en déceler 5 mg/l.

Un fait étonnant consiste dans la disparition presque complète de l'azote dans l'incubateur. Cette disparition n'est certainement pas liée à la dénitrification.

tion, puisque dans ce sol il n'existe pratiquement aucune bactérie nitrifiante. Cette particularité s'explique vraisemblablement par le fait d'une température beaucoup plus élevée en incubateur qu'au terrain. Cette chaleur doit favoriser le développement rapide des bactéries qui fixent d'abord l'ammonium mis à leur disposition.

Si l'on se fondait uniquement sur la minéralisation en laboratoire, on pourrait dans un cas tel que celui-ci tirer des conclusions erronées en disant qu'il s'agit d'un milieu oligotrophe.

La variation saisonnière est pratiquement nulle, ce qui est compréhensible lorsqu'on songe à la constance de température et d'humidité de ce groupement dépendant directement d'une source qui ne tarit jamais.

D. *Juncetum subnodulosi*

Les hautes valeurs initiales des individus D II et D III ont été obtenues avec le réactif de Nessler, si bien qu'on ne peut guère s'y fier. Les valeurs d'accumulation de l'azote sont toujours très faibles et souvent nulles, ce qui est dû sans aucun doute au fauchage annuel de cette végétation, utilisée comme litière, et à l'apport inexistant de matières fertilisantes. LEÓN (thèse) a constaté la même pauvreté en azote dans toutes les prairies à litière du *Molinion*. Les espèces des marais à litière ont en effet un «cycle interne de l'azote» très efficace, qui leur permet de ne perdre que peu d'azote au moment du fauchage, à condition que ce dernier n'ait lieu qu'assez tard en automne (ELLENBERG 1968).

E. *Caricetum davallianae*

Ici aussi, la minéralisation est faible, mais tout de même positive. Les valeurs les plus hautes ont été obtenues pour E I, qui est sans doute l'individu le plus représentatif par son développement. Dans le cas de E I, on distingue nettement un maximum d'accumulation au milieu de l'été, la minéralisation étant dans ce cas fonction de la température.

Bien que MEYER (1957) ait attiré l'attention sur l'importance des conditions naturelles sur la minéralisation de l'azote dans des sols mouillés et asphyxiants, MORAVEC (1965) a trouvé dans le *Valeriano-Caricetum davallianae* de Bohême une forte capacité de nitrification et en parle comme d'un facteur écologique déterminant. MORAVEC, n'ayant étudié que la minéralisation en incubateur, tire des conclusions complètement fausses, car la nitrification qu'il a décelée est impossible dans les conditions naturelles de son *Caricetum davallianae*, conditions identiques aux miennes, à savoir un niveau phréatique toujours présent dans l'horizon A, une carence de l'aération et une température relativement basse. Ses valeurs n'ont pas été ramenées en mg N/l et sont de ce fait difficilement comparables.

Kovács (1968) a aussi trouvé en laboratoire une forte capacité de nitrification, mais l'auteur s'exprime très justement en ces termes: «Dans les associations du *Caricion davallianae* tous les facteurs sont favorables à une forte nitrification (réaction basique, haute teneur en CaCO_3 et en matière organique). Dans les conditions naturelles de saturation d'eau du sol et de basse chaleur spécifique, les processus biologiques intensifs sont entravés.»

F. *Caricetum ferrugino-davallianae*

Les teneurs initiales sont toujours nulles, tandis que l'accumulation au terrain est positive. Le maximum tombe aussi pendant la saison chaude.

G. *Tomenthypno-Trichophoretum*

Seul G I a une minéralisation très faible, tandis que G II et G III ont des valeurs souvent nulles. La différence vient du fait que G I n'est plus fauché, alors que G II et G III le sont plus ou moins régulièrement.

Bien que le *Caricetum davallianae* et le *Trichophoretum* neutre soient en principe tous deux fauchés et jamais fertilisés, le *Caricetum* a des valeurs de l'azote plus élevées que le *Trichophoretum*. La différence provient de l'eau phréatique qui, dans le cas du *Caricetum*, peut suppléer au manque d'amendement par l'apport faible mais toujours renouvelé de matières nutritives. Cet apport est lié à l'écoulement latéral de l'eau qui est rapide dans le *Caricetum*, très lent dans le *Trichophoretum*.

H. *Sphagno-Trichophoretum*

L'accumulation de nitrates au terrain n'a lieu qu'en été, lorsque la nappe phréatique est basse, les températures plus favorables et le sol mieux aéré superficiellement. Il est tout de même étonnant qu'une telle nitrification soit possible à un pH inférieur à 5,5. En effet, comme l'indique LUNDEGÅRDH, il n'existe pas de rapport défini entre pH et nitrification, les micro-organismes de la nitrification pouvant être très différents et adaptés à certains pH. Dans H II et H III il n'y a pas de nitrification au terrain, mais seulement de l'ammonification.

L'accumulation d'échantillons de H III en incubateur produit à côté de l'ammoniaque aussi des nitrates, même à un pH inférieur à 4,6. HOLMEN (1964) signale que la nitrification est possible même à des pH très bas, de même que KLÖTZLI (communication verbale) dans le cas des forêts tourbeuses. Il faut admettre dans le *Sphagno-Trichophoretum* la présence de micro-organismes différents de ceux de la haute-tourbière, où, à pH voisin, la nitrification en incubateur est impossible. La cause de cette impossibilité n'est pas tant à rechercher dans l'acidité extrême que dans la carence totale en sels minéraux, notamment en calcium (LUNDEGÅRDH 1957). En effet, la différence entre le

Trichophoretum et le *Sphagnetum magellanici* est aussi caractérisée par la teneur en calcium de l'eau phréatique.

H II possède les valeurs les plus basses, car il est le seul des trois individus étudiés à être fauché chaque année.

J et K. *Junceta effusi*

Les valeurs initiales sont généralement présentes, l'accumulation au terrain est bonne. La variation saisonnière est typique avec un maximum au printemps, un minimum en été et un second maximum en automne (KOVÁCS 1964). La minéralisation, étudiée au début de la période de végétation 1966, est élevée (accumulation durant l'hiver) et confirme l'action du gel démontrée par EHR-HARDT 1961.

K II présente les plus hautes teneurs. La proximité d'un chalet d'alpage en est la cause, l'apport d'engrais d'origine animale étant assuré.

Il n'y a pas de différences fondamentales entre l'association de pente et celle de replat.

L et M. Haute-tourbière

La minéralisation ne se fait ici que sous forme ammoniacale, même dans l'incubateur, ce qui confirme les indications des auteurs qui ont étudié l'écologie du marais bombé: MARTHALER (1939), MÜLLER-STOLL (1947), FIRBAS (1952), etc. Ce qui frappe à première vue, c'est la hauteur inattendue des valeurs de l'ammonification, ce qui m'oblige à repenser entièrement le problème de l'azote dans la haute-tourbière. Un chapitre spécial y est consacré.

Dans le cas de M I et M II, j'ai fait pour M I les prélèvements exceptionnellement à 50 cm de profondeur, en dessous de la zone de décomposition des sphaignes, c'est-à-dire au début de l'horizon tourbeux, tandis que pour M II les prélèvements ont été faits dans la couche de décomposition à 15 cm de profondeur. Comme on peut le voir dans le diagramme, l'accumulation de l'azote varie considérablement avec la profondeur, elle est nulle dans la couche de décomposition et élevée dans la tourbe. Je reviendrai également sur ce problème.

La variation saisonnière correspond, semble-t-il, aussi à ce qui a été dit précédemment.

Le tableau 8 donne une estimation de la minéralisation de l'azote en kilos par hectare et par an pour les associations étudiées. On obtient ces valeurs approximatives en additionnant les résultats d'accumulation au terrain toutes les six semaines et en tenant compte de l'accumulation pendant l'hiver. On admet, d'autre part, que les valeurs obtenues sont valables pour une épaisseur de sol de 20 cm (ELLENBERG 1968).

Ces estimations ne tiennent compte, bien entendu, que de l'accumulation. Dans le cas du *Cardamino-Scirpetum silvatici* (B) et de l'*Epilobio-Caricetum rostratae* (C), les valeurs sont certainement bien inférieures à la réalité, puisque la teneur actuelle, souvent élevée, de l'eau de ruissellement n'entre pas en considération pour le calcul de l'accumulation.

Tableau 8 Azote minéral à disposition de la végétation, par hectare et par an (conditions au terrain)

Association	Individu	kg/ha · an	
<i>Junco-Filipenduletum</i>	A I	3,5	
	A II	1,8	
	A III	2,0	
	A IV	2,2	
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>	B I	11,4	
	B II	12,5	
	B III	11,6	
	B IV	4,4	
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	C I	5,6	
	C II	9,4	
<i>Juncetum subnodulosi</i>	D I	0,6	
	D II	0,8	
	D III	0,8	
	D IV	0,4	
<i>Caricetum davallianae</i>	E I	4,5	
	E II	1,4	
	E III	1,6	
<i>Caricetum ferrugino-davallianae</i>	F I	2,0	
<i>Tomentypno-Trichophoretum</i>	G I	0,8	
	G II	0,3	
	G III	0,1	
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H I	1,8	
	H II	0,2	
	H III	0,4	
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	J I	3,6	
	J II	9,6	
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K I	5,7	
	K II	12,6	
	K III	7,6	
<i>Caricetum limosae</i>	0-20 cm	L I	0,8
<i>Sphagnetum magellanici</i>	0-20 cm	M II	0,6
	30-50 cm	M I	4,9

4. Relation entre N_{min} , pH et mouvement de la nappe phréatique

Il n'existe pas de rapport direct entre la minéralisation au terrain et le pH, les facteurs principaux étant l'humidité et l'aération du sol. En effet, comme on l'a vu précédemment, la nitrification n'a lieu que lorsque le sol n'est plus saturé d'eau, donc mieux oxygéné, ce qui ne se réalise que dans le *Junco-Filipenduletum* à pH 7 et dans le *Sphagno-Trichophoretum* à pH 5,5. Dans tous les autres cas, il ne se forme au terrain que de l'ammoniaque, alors que la production de nitrates est possible dans l'incubateur dans tous les cas, sauf dans l'*Epilobio-Caricetum rostratae* à pH de 6,5 et la haute-tourbière à pH de 4. ZÖTTL (1958) a démontré que l'accumulation des nitrates dépend plus de l'humidité du sol, que celle de l'ammoniaque. Il dit aussi que plus la différence entre la station et l'incubateur est grande, plus la minéralisation d'un humus provenant d'un endroit mouillé et frais est grande et différente de celle du terrain.

Il est donc prouvé que le degré d'acidité ne joue qu'un rôle secondaire dans la formation d'azote minéral sous forme nitrique ou ammoniacale dans des terrains presque toujours détrempés, et que le mouvement de la nappe phréatique est le facteur direct qui influence à son tour la teneur en eau et l'aération du sol. D'après mon expérience, il faut que la nappe phréatique reste pendant au moins trois semaines inférieure à 40 cm pour que la nitrification soit possible.

ELLENBERG (1964) considère les différences dans l'économie de l'azote des sols comme plus importantes pour la répartition des espèces dans la nature que le degré d'acidité du sol, qui peut être considéré tout au plus comme un symptôme de fertilité, mais pas comme facteur agissant directement. En effet, comme l'ont prouvé HESSELMAN (1927), EVERE (1963, 1964), la forme sous laquelle se trouve l'azote assimilable pour les plantes est très importante. J'y reviendrai dans le chapitre de l'azote dans le haut-marais.

5. Rendement et teneur en azote du foin

En 1965, j'ai déterminé le rendement en substance sèche des différents groupements végétaux en faisant les foins à la fin de la période de végétation, c'est-à-dire à partir du 15 septembre. Chaque valeur de rendement représente une moyenne de 4 échantillons de 1 m² chacun. Les surfaces pâturées par le bétail bovin ont été protégées par des grillages spéciaux (en allemand Weidegitter) mis gracieusement à ma disposition par la Station fédérale d'essais agricoles d'Oerlikon. Ces grillages, de construction légère, ne m'ont pas donné entière satisfaction quant à leur efficacité. En effet, dans un sol mouillé, donc toujours tendre, les sardines de fixation ne tiennent pas et les vaches peuvent d'un coup de cornes renverser les grillages. Je conseille donc de fixer les angles à des pieux solidement enfouis dans le sol. De plus, dans les pâturages marécageux, on fait paître en général des génisses, beaucoup plus vives et agressives que les vaches adultes; elles s'acharnent aux grillages, jusqu'à les piétiner complètement. La construction en plusieurs éléments donne une résistance semble-t-il insuffisante.

La teneur en azote du foin a été analysée par la méthode de KJELDAHL à la Station d'Oerlikon par les soins de M. BACHMANN. Qu'il reçoive ici l'expression de ma profonde gratitude.

Le *Sphagnetum* n'a pas été examiné, à cause de la présence abondante des éricacées aux feuilles persistantes. Les résultats obtenus n'auraient pas permis de comparaison avec les autres groupements.

Tableau 9 Rendement des prairies et teneur en azote du foin

Association	Individu	Rendement [△] g/m ²	N % sub- stance sèche [▲]	Amplitude
<i>Junco-Filipenduletum</i>	A I	683	1,37	1,17–1,37
	A II	502	1,29	
	A III	638	1,30	
	A IV	744	1,17	
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i> ...	B II	744	1,75	1,41–1,75
	B III	620	1,72	
	B IV	341	1,41	
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	C I	424	1,58	1,58–1,99
	C II	589	1,99	
<i>Juncetum subnodulosi</i>	D I	369	0,91	0,90–0,96
	D II	397	0,90	
	D III	605	0,95	
	D IV	258	0,96	
<i>Caricetum davallianae</i>	E I	371	1,79	1,58–1,79
	E II	202	1,58	
	E III	368	1,62	
<i>Caricetum ferrugino-davallianae</i> ..	F I	240	1,71	
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> ...	G I	126	1,56	1,44–1,56
	G II	119	1,55	
	G III	96	1,44	
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H I	200	1,77	1,60–1,77
	H II	113	1,60	
	H III	156	1,71	
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i> ..	J I	333	1,46	1,18–1,46
	J II	395	1,18	
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K II	397	1,41	
	K III	348	1,41	
<i>Caricetum limosae</i>	L I	118	1,66	

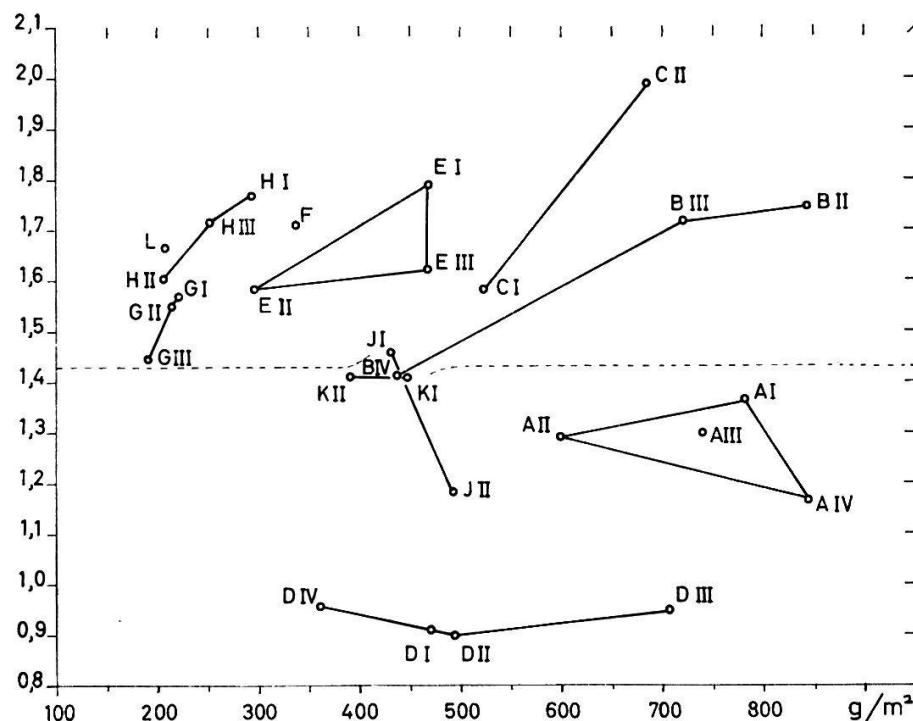
△ Moyenne de 4 fauchages de 1 m²

▲ Détermination unique à partir d'un échantillon moyen

La figure 19 représente la relation graphique entre le rendement et la teneur en azote du foin. Il faut distinguer deux cas:

Fig. 19 Relation entre rendement et N_{foin}

N % substance sèche



Associations à joncées (en dessous de la ligne pointillée)

Tous les groupements, où les joncs, tels que *Juncus inflexus*, *effusus*, *subnodulosus*, sont abondants, ont une valeur N % basse, variant entre 1,46 et 0,90. Ces résultats concordent avec ceux de HOEHNE (1962), qui indique que généralement les joncées sont beaucoup plus pauvres en azote que les cypéracées, et que les cypéracées, à leur tour, sont moins riches que les graminées.

Il n'y a pas de corrélation entre la productivité et N % substance sèche. Qu'une surface déterminée produise beaucoup ou peu, ne change en rien la qualité du foin, sa teneur en azote restant pratiquement constante. Dans le cas du *Carici pulicaris-Juncetum effusi*, la relation est même inversée: J II avec une meilleure productivité possède un N % inférieur à J I. Ce fait s'explique par la plus grande abondance de *Juncus effusus* à J II qu'à J I.

Associations à cypéracées (en dessus de la ligne pointillée)

Ici, la relation semble évidente: plus le rendement par mètre carré est bon, plus riche est le foin en protéines, donc de meilleure qualité. On remarque aussi immédiatement qu'aucune association ne chevauche l'autre. Les deux *Trichophoreta*, bien distincts entre eux, sont nettement séparés du *Caricetum davall*.

lianæ, etc. Ces affirmations ne sont cependant pas assurées statistiquement, le nombre d'individus examinés étant trop restreint.

Les écarts entre les individus d'une même association sont parfois importants, surtout lorsque l'utilisation économique est différente. Il est tout de même intéressant de classer les groupements dans l'ordre décroissant des moyennes de leur richesse en azote :

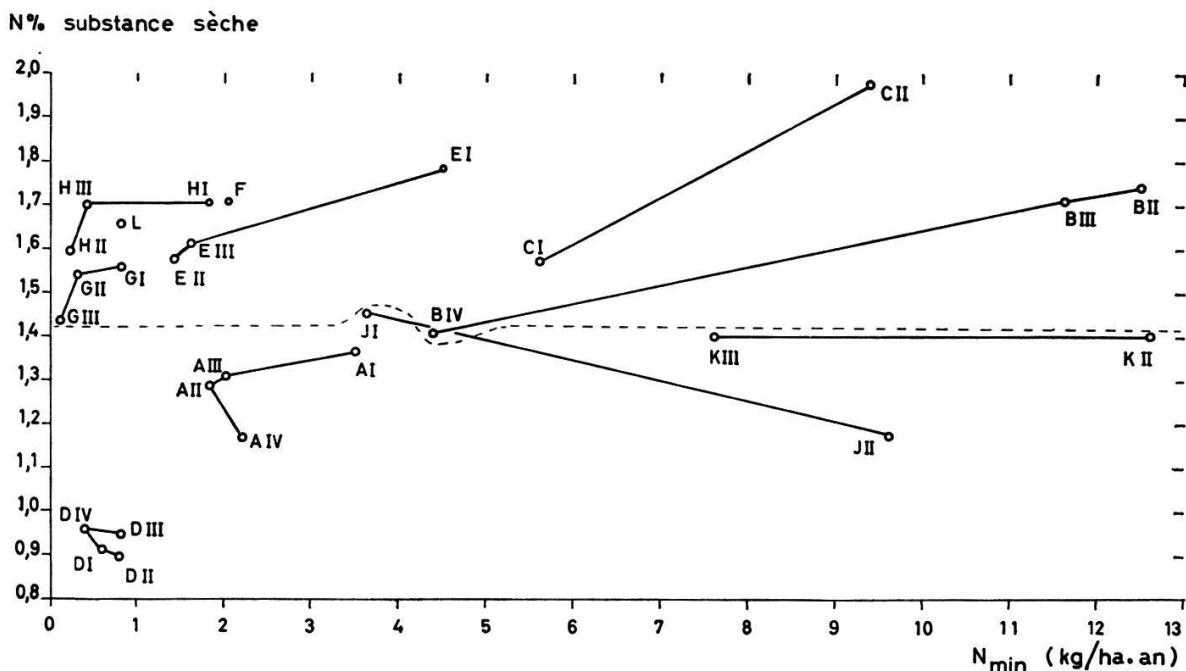
	N % sub-stance sèche	Utilisation
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	1,79	non exploité
<i>Cardamino-Scirpetum sylvatici</i> (sans B IV)	1,73	peu pâtré (B IV fauché)
<i>Caricetum ferrugino-davallianae</i>	1,71	peu pâtré
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	1,69	fauché irrégulièrement
<i>Caricetum limosae</i>	1,66	non exploité
<i>Caricetum davallianae</i>	1,66	fauché régulièrement
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i>	1,52	fauché irrégulièrement
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	1,41	pâtré
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	1,32	pâtré
<i>Junco-Filipenduletum</i>	1,28	peu pâtré
<i>Juncetum subnodulosi</i>	0,93	fauché régulièrement

6. Relation entre N_{min} et N_{foin}

Cette relation est visible sur la figure 20. Ce qui vient d'être dit dans le chapitre précédent est aussi valable ici. Dans les associations à joncs, il n'y a pas de rapport entre N_{min} et N_{foin} , tandis que c'est le cas dans les associations à laîches. Dans ce deuxième groupe, les analyses de foin ne font donc que confirmer les résultats obtenus pour N_{min} . ZÖTTL (1960) indique aussi que, plus la minéralisation dans un humus forestier est intense, plus élevée est la teneur en azote des aiguilles d'épicéas.

L'*Epilobio-Caricetum rostratae* vient en tête, avec une teneur initiale de N_{min} et une accumulation importantes. Le *Caricetum rostratae* ou *rostrato-vesicariae* des zones d'atterrissement des petits lacs montagnards ou subalpins est considéré par de nombreux auteurs (OBERDORFER 1957, ELLENBERG 1952, BRAUN-BLANQUET 1948, KOCH 1926, etc.) comme oligotrophe, par BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ (1963) comme mésotrophe. Il semble, à première vue, que mon *Epilobio-Caricetum rostratae*, association strictement liée aux sources permanentes, où l'eau ruisselle sur un delta peu incliné, envahi de *Carex rostrata*, soit différent dans sa trophie. En effet, N_{min} et N_{foin} prouvent qu'il s'agit ici d'un groupement eutrophe. Il serait intéressant de contrôler, si dans toutes les formations où *Carex rostrata* est présent (du marais de source calcaire au haut-marais en passant par les associations d'atterrissement) cette espèce à racines très pro-

Fig. 20 Relation entre N_{min} et N_{foin}



fondes n'est pas toujours liée à un sol ou à un sous-sol riche en azote. On peut concevoir que la zone d'enracinement de ce *Carex* au bord d'un étang, à première vue oligotrophe, soit riche en azote. L'analyse systématique, également du foin, donnerait certainement des résultats prometteurs. Une hypothèse semblable a été émise au sujet du besoin en calcium et du pH du *Carex rostrata* (METSÄVAINO 1931).

Le *Cardamino-Scirpetum* suit l'*Epilobio-Caricetum rostratae* de près. L'individu B IV est caractérisé par une accumulation au terrain faible et aussi par un rendement et une teneur en azote bien inférieurs à la moyenne: 1,41 N % contre 1,73 N %. Cet état de chose est en relation directe avec l'influence anthropo-zoogène: B I, II, III sont peu pâturés, tandis que B IV est fauché en automne. MEYER (1957) indique à ce propos que les espèces indicatrices d'azote sont très sensibles au fauchage et diminuent rapidement de vitalité. La teneur plus faible en ammoniacal de l'eau de ruissellement à B IV, 0,9 mg N/l, augmente encore l'action néfaste de la disparition annuelle de la production, sans être remplacée par aucun apport d'engrais.

Dans le *Caricetum davallianae* l'individu le plus représentatif, E I, a la meilleure minéralisation, le plus haut rendement, de même qu'une teneur supérieure en protéines. L'individu dont la végétation est la moins dense, E II, se situe à l'opposé, si bien qu'on peut admettre que le facteur de l'azote joue un rôle déterminant pour le développement de cette association. Si une valeur minimum n'est pas atteinte, l'association du *Tomenthypno-Trichophoretum* peut alors remplacer le *Caricetum davallianae*, car son exigence en azote est moins prononcée.

Les deux *Junceta effusi* ont une teneur faible en azote dans le foin, malgré la bonne minéralisation au terrain. La dominance des joncs coriaces, riches en

fibres, mais pauvres en protéines en est vraisemblablement la cause. C'est le cas aussi pour les autres groupements à joncs, où la carence en azote est encore plus prononcée, soit par dénitrification dans le *Junco-Filipenduletum*, soit par récolte régulière de litière dans le *Juncetum subnodulosi*.

A ce propos, on rencontre fréquemment dans le *Juncetum subnodulosi* de Brent des surfaces circulaires, où la végétation est plus verdoyante et plus dense qu'aux alentours. Ce sont les endroits où se trouvaient entreposées pendant un certain temps les meules de litière, dont la fermentation des protéines a pu alimenter le sol en azote.

7. Problème de l'azote dans la haute-tourbière

Les valeurs très élevées de l'ammonification dans le haut-marais semblent contredire la théorie généralement admise sur la pauvreté en azote du milieu. La carence d'azote assimilable est indiquée comme la raison profonde du xéromorphisme des plantes spécialistes et plus précisément des éricacées (MARTHALER 1939, MÜLLER-STOLL 1947, SIMONIS 1948, FIRBAS 1952, etc.). Je vais essayer à la lumière des connaissances actuelles et de mes propres résultats, d'éclaircir le difficile problème de l'azote dans le marais bombé.

Une description morphologique du complexe de dépressions et de buttes a déjà été donnée dans les généralités; je me bornerai à rappeler certains détails nécessaires à la compréhension du problème de la nutrition des plantes en matières minérales.

Le haut-marais est totalement dépendant des précipitations atmosphériques. Elles lui procurent la quantité d'eau nécessaire à sa croissance en hauteur et au maintien de sa propre nappe phréatique; cette eau contient les substances indispensables. Le rôle le plus important parmi ces substances est sans doute celui joué par l'azote assimilable. Les indications à ce sujet varient énormément d'un auteur à l'autre. Cette différence provient souvent de l'inexactitude des méthodes d'analyse et de la variation locale et saisonnière de la teneur en ammoniaque ou en nitrates des précipitations. On admet aujourd'hui généralement une quantité annuelle de 5 kg/ha en dehors des zones habitées (EMANUELSSON et ERIKSSON 1954, cités dans ELLENBERG 1964). Seulement au-dessus de grandes agglomérations urbaines et industrielles, la teneur en ammoniaque de la pluie est très élevée. En Suisse, on a noté les résultats suivants pour la station Sihltal (moyenne annuelle):

	NH ₃ —N	NO ₃ —N	Total N
1960	0,36 mg/l	0,36 mg/l	0,72 mg
1961	0,76 mg/l	0,29 mg/l	1,05 mg
1962	0,72 mg/l	0,26 mg/l	0,98 mg
1963	1,05 mg/l	0,26 mg/l	1,31 mg
Moyenne	0,72 mg/l	0,29 mg/l	1,01 mg

Compte tenu de la somme annuelle des précipitations, ces valeurs correspondent à environ 10 kg N/ha · année. Le maximum de teneur tombe entre mai et juillet. Ces communications ont été aimablement fournies par le Professeur WUHRMANN, EAWAG, Zürich. Qu'il reçoive ici l'expression de ma vive reconnaissance.

L'azote contenu dans les précipitations provient de la dissolution de l'ammoniaque gazeux qui s'échappe du sol par fermentation microbienne des protéines et de l'entraînement de poussières, dont les principales composantes azotées sont constituées par le pollen et la suie des cheminées.

On pourrait penser à une autre possibilité d'apport par l'assimilation directe de l'azote atmosphérique grâce aux mycorhizes vivant en symbiose avec les racines des éricacées. BURGEFF (1961), dans ses recherches de longue haleine sur la microbiologie du haut-marais, n'a jamais pu prouver une telle assimilation. Deux déterminations m'ont permis d'arriver à la même certitude. J'ai analysé la teneur en ammoniaque de sphagnes provenant de deux endroits, l'un avec beaucoup d'éricacées, l'autre sans végétaux supérieurs. J'ai obtenu les valeurs suivantes:

Sphagnum sans éricacées: 4,7 mg N/l
Sphagnum avec éricacées: 0,4 mg N/l

La différence entre ces deux résultats est difficilement explicable, mais certainement pas liée à la présence des éricacées, car les teneurs auraient été alors inverses. Il semblerait que dans le second cas il y ait eu absorption d'azote par les éricacées.

Pour prouver la pauvreté en azote du marais bombé, on a toujours considéré le rapport carbone total/azote total de la matière organique du sol. Plus le quotient est grand, plus l'humus est défavorable quant à l'azote (DUCHAUFOUR 1960). On trouve en effet une valeur C/N élevée pour la tourbe de sphagnes, tandis que celle du mull est généralement basse. FLEISCHER, cité dans FIRBAS (1952), indique lui le pourcentage d'azote en pour-cent de la substance sèche du sol et a obtenu par exemple:

haute-tourbière	0,8–1,2%
zone intermédiaire	2%
bas-marais	2,5–4%

ELLENBERG (1963) donne comme causes de la pauvreté en substances nutritives les facteurs suivants:

- L'atmosphère est la seule source de ravitaillement
- Les substances nutritives fixées sont insuffisamment minéralisées, à cause du trop petit nombre de micro-organismes
- Niveau phréatique trop haut
- Relation défavorable possible entre l'humidité excessive et le degré d'acidité
- Les substances nutritives restent en capital mort dans les couches profondes à la suite de la croissance en hauteur

Il semble que personne n'ait étudié jusqu'à maintenant la minéralisation de l'azote par la méthode d'incubation au terrain ou en laboratoire. HESSELMAN (1917, 1927) n'a qu'effleuré le problème de la nitrification dans les sols tourbeux, essentiellement des bas-marais; il n'a pas étudié l'ammonification dans la haute-tourbière. POPOVIĆ (Stockholm) fait actuellement des recherches sur l'azote minéral des tourbières (KLÖTZLI, communication verbale). Les nombreuses analyses que j'ai exécutées permettent de combler cette lacune. Afin d'être certain que les valeurs enregistrées au col des Mosses ne sont pas exceptionnelles, j'ai fait des prélèvements dans les deux autres localités suivantes:

Roblosenried (Einsiedeln), 900 m d'altitude, *Sphagnetum magellanici*, sol minéral à 150 cm; juillet 1967

Devin-des-Dailles (Châtel-Saint-Denis), 1105 m d'altitude, *Sphagno-Mugetum*, sol minéral inférieur à 300 cm; juillet 1967

Les analyses ont été faites sur des échantillons prélevés à différentes profondeurs du profil, afin de déterminer la variation verticale de la minéralisation de l'azote. Le tableau 10 est un extrait des nombreuses mesures effectuées.

Tableau 10 Azote minéral dans la haute-tourbière

Localité	Profondeur du prélèvement en cm	Teneur initiale NH ₃ —N mg/100 g sol	Minéralisation en incubateur NH ₃ —N mg/100 g sol, après					
			10 j	20 j	30 j	40 j	50 j	60 j
Mosses	10–15	0,37						10,5
	25–30	1,15						14,5
	50–70	0,32	5,2	25,0				49,3
	80–100	0,20	0,3	4,3				17,2
	100–120	0,20	2,9	33,0				53,7
	220–250	13,9	20,7	23,6				32,3
Roblosenried	10–20	1,31	2,7		7,4			19,0
	25–50	1,34	2,0		13,8			27,4
	75–100	1,29	2,7		5,0			12,4
	125–150	1,74	3,6		6,7			10,0
Devin-des-Dailles	25–30	0		0		0		0,8
	75–100	0,54		8,3		22,0		39,6
	200–240	9,64		16,6		19,4		29,0

De ces valeurs on peut déduire que l'ammoniaque augmente soudainement avec la profondeur et qu'il se trouve présent en grande quantité à partir de 150 cm environ. Dans les couches supérieures du sol, il est à l'état latent, l'accumulation au terrain a lieu comme le montre la planche IX sur la minéralisation, mais reste bien inférieure à l'accumulation en incubateur qui atteint des valeurs impressionnantes. Toutefois, il ne faut pas oublier que la minéralisation en profondeur est «*in situ*» irréalisable, car, comme l'a prouvé BURGEFF (1961), la tourbe est microbiologiquement stérile à ce niveau. La présence d'ammoniaque en telle quantité est, semble-t-il, due au lessivage.

Il faut mentionner à ce propos que DAIBER (1960) a constaté dans une haute-tourbière d'altitude une migration vers le bas et une accumulation en profondeur des phosphates et des sesquioxides. Il faut donc admettre que cette accumulation a effectivement lieu dans la haute-tourbière pour la plupart des substances nutritives.

Dans la tourbe de la haute-tourbière il ne se forme, comme je l'ai dit précédemment, que l'ammonium, jamais des nitrates. Ce facteur est important pour la sélection des plantes, qui sont loin d'être indifférentes à la forme sous laquelle l'azote leur est proposé. Il existe trois types de plantes quant à cette forme (EVERS 1964) :

1^o L'ammoniaque est assimilable à pH très bas : ce sont les végétaux de l'humus brut et de la haute-tourbière. D'après MARTHALER (1939), MÜLLER-STOLL (1947), FIRBAS (1952), BOGNER (1966), ces plantes spécialistes sont incapables d'assimiler l'azote sous sa forme nitrique.

Bien que l'azote libéré sous forme ammoniacale dans un sol acide soit d'autant plus énergiquement lié que celui-ci est plus désaturé (DUCHAUFOUR 1960), il faut admettre que les plantes acidophiles soient tout de même capables de l'absorber.

2^o Les plantes nitratophiles préfèrent, comme leur nom l'indique, la forme nitrique, mais sont néanmoins capables d'assimiler la forme ammoniacale, toutefois à pH neutre seulement (EVERS 1964). Si on leur présente seulement de l'ammonium à pH acide, elles déperissent rapidement, vraisemblablement à la suite d'accumulation toxique d'anions dans les feuilles (EVERS 1964).

STREET (1958) ajoute au facteur du pH la présence d'oxygène, qui doit être en quantité suffisante, au cas où seul l'ammoniaque serait présent.

Les plantes de ce groupe sont, par exemple, les espèces de *Populus*, *Urtica*, *Mercurialis* et *Asarum europaeum*.

3^o Les végétaux de ce groupe ont une position intermédiaire et peuvent utiliser les ions ammonium à pH bas, pas très efficacement, mais sans symptômes d'intoxication. Ils préfèrent cependant l'azote sous sa forme nitrique. Ce sont *Picea*, *Milium effusum*, *Asperula odorata*, etc. (EVERS 1964, BOGNER 1966).

Les tourbières à sphaignes sont qualifiées tantôt pauvres, tantôt riches en azote (FIRBAS 1952). D'après cet auteur, les deux possibilités sont exactes, suivant la comparaison. En comparant la tourbe avec un sol minéral, la teneur en azote est très grande dans le premier cas, mais par rapport au volume du sol elle est minime. Même en rapportant la minéralisation au volume, comme c'est le cas dans la planche IX, les valeurs obtenues sont élevées et ne me permettent pas d'avoir la même opinion que FIRBAS. D'après mes résultats, l'azote assimilable se trouve être en quantité suffisante, mais seulement, semble-t-il, en profondeur. La question est de savoir maintenant, si cet ammoniaque peut être effectivement absorbé par les racines des plantes. La réponse n'est pas simple, et je vais essayer d'expliquer le problème de la façon suivante :

Les espèces du *Caricetum limosae* ont des racines qui sont adaptées à l'anaérobiose complète régnant au-dessous de la nappe phréatique (LUNDEGÅRDH 1957). L'aérenchyme très développé des organes souterrains permet de pomper l'oxygène depuis l'atmosphère jusque dans la zone de croissance. J'ai pu me rendre compte de cette faculté lors des sondages de la tourbe. J'ai fréquemment trouvé des rhizomes vivants de *Scheuchzeria* et d'*Eriophorum angustifolium* à de très grandes profondeurs, dépassant souvent 150 cm. Les racines des plantes des dépressions atteignent donc la zone d'accumulation de l'ammoniaque et l'utilisent effectivement. Si ce n'était pas le cas, jamais je n'aurais obtenu un pourcentage aussi élevé en azote du foin. De plus, *Scheuchzeria*, par exemple, ne présente aucun indice de xéromorphisme.

Il est possible que l'absorption de l'ammoniaque par les racines soit peut-être rendue difficile par les basses températures régnant dans les couches tourbeuses profondes. GREB (1957) a démontré que l'absorption de l'azote est fortement entravée par de basses températures et qu'il faut donner beaucoup plus d'engrais si l'on veut obtenir le même rendement sous un climat froid que sous un climat tempéré ou chaud.

La zone de croissance des sphaignes

Les sphaignes à croissance rapide ont, malgré leur frugalité, besoin d'ammonium et de façon toujours renouvelée, parce que les parties mortes entrent beaucoup moins dans le cycle des substances minérales que les phanérogames (ELLENBERG 1963). L'ammoniaque leur vient d'une part directement des précipitations, d'autre part par le courant de remontée capillaire. RUDOLPH et BREHM (1965) ont montré que les touffes de sphaignes des hautes-tourbières s'enrichissent en substances minérales par montée capillaire permanente et par évaporation, de sorte qu'à leur surface, c'est-à-dire dans la zone de croissance, il règne de bien meilleures conditions de nutrition qu'on l'a admis jusqu'ici, en ne considérant que la concentration en substances nutritives de l'eau phréatique. Il est intéressant de noter que seules les sphaignes typiques des hauts-marais ont cette grande faculté de pomper l'eau par capillarité. Cette faculté est beaucoup moins prononcée chez les espèces des marais mésotropiques ou des forêts.

Deux mesures m'ont permis de confirmer l'opinion de RUDOLPH et BREHM. L'eau obtenue en pressant les têtes de sphaignes vivantes contient 2 mg NH₃—N/l contre 0 mg dans l'eau du *Caricetum limosae*.

On pourrait se poser la question, si les mousses ne seraient pas capables d'assimiler l'azote sous forme organique par exemple (protéines, polypeptides ou acides aminés). Il semble que ce ne soit pas le cas d'après BOGNER (1966), qui a prouvé que *Sphagnum girgensohnii* et *Polytrichum commune* n'assimilent l'azote que sous forme minérale. Ces deux mousses sont indifférentes à la forme azotée et se contentent de quantités minimes.

La zone d'enracinement des éricacées

Cette zone se situe entre celle de croissance des sphaignes et le niveau de la nappe phréatique; c'est la partie oxygénée ou zone de décomposition des sphaignes en aérobiose (BURGEFF 1961). D'après cet auteur, les racines des éricacées ne peuvent se développer qu'en aérobiose, à cause de la symbiose avec les mycorhizes et du système aérenchymatique qui fait défaut. Dès qu'elles atteignent l'eau phréatique, c'est-à-dire le début de la zone de réduction, elles meurent rapidement (METSÄVAINO 1931). Elles sont de ce fait incapables de puiser dans les réserves profondes d'azote assimilable. *Andromeda* serait moins sensible à l'anaérobiose (KLÖTZLI, communication verbale).

Les éricacées dans le haut-marais vivant ont effectivement tous les symptômes de xéromorphie. Ce sont la surface foliaire restreinte, le nombre de stomates plus élevé par unité de surface, un épiderme et une cuticule plus épais, un réseau plus dense des nervures, etc. (FIRBAS 1931, MÜLLER-STOLL 1947, etc.). La xéromorphose liée à la carence en azote, et non à la sécheresse physiologique (température et pH selon la théorie de SCHIMPER) disparaît jusqu'à un certain point, lorsqu'on nourrit les plantes avec des ions ammonium en suffisance, comme l'ont démontré MARTHALER (1938) et MÜLLER-STOLL (1947) dans leurs essais culturaux.

Ce qu'il y a d'intéressant, comme l'ont fait remarquer SIMONIS (1948) et d'autres, c'est que les plantes vivant dans une tourbière bombée intacte, donc très humide, sont plus xéromorphes que celles des buttes desséchées, dont la croissance des sphaignes a été interrompue, par drainage par exemple. Ce phénomène significatif est dû à ce que les éricacées sont incapables de concurrencer les sphaignes vivantes quant au facteur de l'azote, pour les raisons indiquées par RUDOLPH et BREHM (1965). Elles souffrent donc d'une carence azotée chronique et ne se maintiennent dans ce milieu inhospitalier que parce qu'elles sont mieux adaptées à cette sous-alimentation (SIMONIS 1948). Je ne parlerai pas du cycle de l'azote de la *Drosera*, qui lui est propre et suffisamment connu par sa particularité.

En résumé, la pauvreté en azote de la haute-tourbière vivante n'est valable que pour la zone d'enracinement des éricacées. Les groupements végétaux des dépressions et la surface de croissance du tapis de sphaignes ont à leur disposition de l'azote assimilable en suffisance. Il est donc faux de dire que la haute-tourbière est pauvre en azote, sans faire les distinctions qui s'imposent.

IV. Aération du sol

Une bonne aération est la condition indispensable au maintien de l'activité biologique du sol, c'est-à-dire de l'activité animale et des bactéries aérobies. Elle assure en outre la respiration des racines des espèces végétales supérieures dépourvues d'aérenchyme (DUCHAUFOUR 1960).

Cette respiration est assurée dans la majorité des cas par l'oxygène circulant dans les pores grossiers. Certaines espèces peuvent respirer aux dépens de l'oxygène dissous dans l'eau phréatique qui circule dans le sol, tandis que d'autres, adaptées à un milieu saturé d'eau sans oxygène, sont capables de transporter l'oxygène de l'air, capté par les feuilles, jusqu'aux racines pour assurer leur respiration (DUCHAUFOUR 1960). Ces dernières sont pourvues d'un tissu spécial appelé **aérenchyme**, formé d'une multitude de lacunes intercellulaires (KOTILAINEN 1927, MAXIMOV 1929, ELLENBERG 1952, LUNDEGÅRDH 1957, etc.).

La présence ou l'absence d'oxygène dans le sol est un facteur sélectif pour les plantes incapables de former un tissu aérenchymatique. La possibilité de former un tel tissu n'est cependant pas une propriété fixée héréditairement pour les plantes herbacées ; par exemple, les racines de *Bromus erectus*, *Arrhenatherum* ont la faculté de développer des lacunes dans un sol non aéré, alors qu'elles ne le font pas normalement (ELLENBERG 1963).

« L'aération du sol peut être déterminée par la porosité non capillaire. Cette porosité traduit la capacité minimum pour l'air du sol, après ressuyage des eaux de pluie » (DUCHAUFOUR 1960). Sous un climat humide, des pores grossiers, répartis verticalement d'une façon non continue, provoquent des sols mouillés présentant même une nappe d'eau plus ou moins durable (RICHARD 1964). Dans ce cas, seules des analyses de teneur en oxygène de l'eau phréatique et plus spécialement des mesures de diffusion de l'oxygène permettent de se faire une idée de la quantité d'oxygène à disposition. En effet, une analyse de la teneur actuelle ne donne que peu d'informations sur le ravitaillement en oxygène qui est physiologiquement déterminant. La diffusion de l'oxygène est de ce fait plus importante.

1. Teneur en oxygène et en hydrogène sulfuré de l'eau phréatique

Par titrage

Pour analyser la teneur en O_2 et H_2S de l'eau, la manière de prélever l'eau est très importante, car il faut éviter toute contamination de l'atmosphère. J'ai opéré de la manière suivante: On creuse un forage dans le terrain en dessous de la nappe phréatique; l'eau est prélevée le plus rapidement possible en dessous du niveau de la nappe dans des flacons rodés préalablement remplis d'azote. Les flacons sont hermétiquement fermés, toutes les bulles doivent être éliminées. Ces précautions se sont révélées suffisantes, les résultats le prouvent.

Méthodes

- Oxygène: titrage d'après WINKLER (Deutsche Einheitsverfahren zur Wasseruntersuchung)
- Hydrogène sulfuré: par la iodométrie. Principe: On titre en retour l'excès d'une solution d'iode ajoutée à la solution acidulée de l'eau à analyser. Cette méthode n'est pas spécifique pour l' H_2S et permet de déterminer d'autres substances réductrices, calculées en mg S^{--}/l . On peut aussi déceler la présence d' H_2S qualitativement par l'odorat, ou mieux encore au moyen d'un bâton d'argent qu'on introduit dans le sol (BURGEFF 1961).

Par sondage

Sonde à oxygène YSI 5419, modèle 54 (représentant: Kontron, Zürich). Principe: Une membrane de teflon, perméable aux gaz, recouvre l'électrode polarographique. A une tension de 0,8 volt le courant est directement proportionnel à la pression partielle de l'oxygène dans une solution aqueuse.

Cette méthode m'a donné d'excellents résultats, car elle permet, suivant la profondeur du forage dans le sol, de déterminer avec rapidité la teneur en oxygène dissous dans l'eau. On peut suivre ainsi l'évolution de l'oxygène avec la profondeur.

Les résultats des deux méthodes sont visibles sur le tableau 11. Les valeurs de l'oxygène obtenues par sondage et par titrage concordent bien, ce qui permet de s'y fier.

Caractérisation des associations

A. *Junco-Filipenduletum*

L'oxygène est présent dans tout le profil, mais sa teneur reste faible; elle correspond à environ un dixième de l'état de saturation. L' H_2S est totalement absent. Ces résultats concordent avec la possibilité de nitrification indiquée dans le chapitre précédent, l'oxygène est en effet nécessaire à l'oxydation de l'ammoniaque en nitrate.

B. *Cardamino-Scirpetum silvatici*

L'oxygène n'est présent que dans les premiers centimètres et fait ensuite totalement défaut. Cet état de chose correspond exactement à la zonation des racines. Les graminées, telles que *Poa trivialis*, *Poa annua* et *Agrostis alba*, forment un entrelacs de racines dans les 5 premiers centimètres du profil, où la couleur rouge de l'hydroxyde de fer trivalent contraste avec la couleur brun-gris de

l'horizon réduit sous-jacent. La limite est parfois si nette qu'on peut soulever cette couche de racines en empoignant les graminées. *Scirpus silvaticus*, l'espèce dominante, s'enracine dans la zone réduite. Les racines des graminées mentionnées sont pauvres ou dépourvues d'aérenchyme, tandis que *Scirpus* en est muni.

La teneur en substances réductrices est importante: 2-7,6 mg/l, bien que la réaction au bâton d'argent soit restée négative.

Tableau 11 Teneurs^Δ en oxygène et en H₂S (et autres substances réductrices)

Association	Individu	Profon- deur (cm)	Tempé- rature °C	mg O ₂ /l sonde	mg O ₂ /l titré	mg S [—]
<i>Junco-Filipenduletum</i>	A I	30	11	0,9	1,35	0
	A III	65	9,5	0,55	0,55	0
	A IV	40	12	0,65	0,70	0
		120	10	0,40		
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i> .	B I	20	7	0	0	7,6
	B II	0	7,5	0,35		
		10	7	0	0	2,0
	B III	30	6,5	0	0	3,6
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i> ..	C I	5	8	0	0	6,4
	C II	0 source	5	0,7	1,2	
		4	5	0	0	4,6
<i>Juncetum subnodulosi</i>	Jura	0 ruiss.	15	6,7		
		10	13	1,1		0
		35	12	0,1		0
		50	12	0,05		0
<i>Caricetum davallianae</i>	E I	0 source	5,5	6,2		
		3	20	1,35		
		10	17	0,2	0,1	0,4
		40	15	0		
	E II	0 ruiss.	5	9,4		
		5	5	0,7		
		10	5	0	0,1	2,8
	E III	0 source	5,5	5,2		
		3	9	3,5		
		8	8	0,15	0,1	0
		10	8	0		
<i>Caricetum ferrugino-davallianae</i> F	0 stagn.	10	3,1			
		35	7,5	1,55	1,7	0
		80	6,0	0		
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> .	G I	20	9	0,7		
		30	8,5	0,15	0,1	0,8
		80	6,5	0		
	G II	70	6,5	0	0	0,6
		60	7	0,15	0	0,8
		130	5	0		

Association	Individu	Profon- deur (cm)	Tempé- rature °C	mg O ₂ /l sonde	mg O ₂ /l titré	mg S--
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	H I	140	4,5	0	0	14,4
	H III	140	5	0	0	12,0
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	J I	50	7	1,25		
		80			0,4	0,8
		130	7	0		
	J II	80			0,4	0
		140	7	0		
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	K I	40	8	0,25	0,5	0
		80	7	0		
	K III	40	9,5	0,3		
		55	7,5	0,1	0	2,0
		120	6,5	0		
<i>Caricetum limosae</i>	L	eau	20	9,5		
		0	18	4,9		
		5	16	1,4		
		25	11	0	0	2,6
<i>Sphagnetum magellanici</i>	M	15	11	1,3		
		30	11	0,3	0,25	1,3
		50	11	0		

△ Déterminations uniques pendant la période de végétation

C. *Epilobio-Caricetum rostratae*

Cette association se distingue du *Scirpetum* par sa teneur nulle en oxygène dès la surface, qui seule est recouverte d'un film gélatineux d'hydroxyde de fer. MORAVEC dans NEUHÄUSL *et al.* (1965) indique aussi pour son *Caricetum fusco-rostratae* une carence absolue en air. ARMSTRONG et BOATMAN (1967) ont démontré que les jeunes rhizomes de *Carex rostrata* croissent en profondeur à l'intérieur des racines mortes de la même espèce, vraisemblablement pour se protéger des effets toxiques du fer bivalent.

La teneur en hydrogène sulfuré est aussi importante; la réaction du noircissement de l'argent est positive.

Une différence fondamentale avec le *Caricetum davallianae* réside dans la différence de teneur en oxygène de l'eau de source alimentant ces deux groupements. L'eau de source de l'*Epilobio-Caricetum rostratae* contient environ 1 mg O₂/l, soit un dixième de la saturation, tandis que celle du *Caricetum davallianae* contient plus de 5 mg. L'eau qui ruisselle sur le sol de l'*Epilobio-Caricetum rostratae* n'a, de plus, pas le temps de se charger d'oxygène:

source: 0,7 mg O₂/l

ruissellement à 2 m de la source: 1,3 mg O₂/l

tandis que l'eau de ruissellement du *Caricetum davallianae* est très riche en oxygène: 5,1-9,4 mg O₂/l.

D. *Juncetum subnodulosi*

Je n'ai, malheureusement, pas pu faire de mesures quantitatives à Brent à la suite de la destruction de la station. Il semble néanmoins que les conditions aient été différentes de celles de Cheserex au pied du Jura. A Brent, la réaction à l'argent était toujours positive, tandis qu'elle est restée négative dans la seconde station. Ces différences n'ont, à mon avis, aucune importance, les rhizomes et les racines de *Juncus subnodulosus* étant munies d'un aérenchyme très développé. Mon *Juncetum subnodulosi* appartenant au *Schoenetum* au sens de KLÖTZLI (en impression), je ne pense pas que GOERS (1963) ait raison en affirmant, sans aucune preuve d'ailleurs, que la différence entre le *Schoenetum* et le *Caricetum davallianae* est due à la teneur différente en oxygène. Le *Schoenetum* serait pauvre, tandis que le *Caricetum* serait riche en oxygène. Les résultats que j'ai obtenus pour ces deux associations ne présentent aucune différence fondamentale, si bien qu'il faut chercher un autre facteur écologique pour expliquer cette différence dans la végétation. D'après ce que j'ai pu remarquer dans les Préalpes, l'*Orchio-Schoenetum* ne dépasse jamais 900 m d'altitude, tandis que le *Caricetum davallianae* se situe généralement en dessus de 900 m; il est possible qu'à côté de l'altitude, d'autres facteurs interviennent, notamment l'azote. En effet, j'ai obtenu une meilleure minéralisation dans le *Caricetum davallianae* que dans le *Juncetum subnodulosi*, alors que LEÓN (1968) et KLÖTZLI (communication verbale) ont trouvé des valeurs inverses. Cependant, je ne pense pas que l'azote joue un rôle déterminant, car, comme je l'ai prouvé, les joncs sont indifférents à la quantité d'azote mise à leur disposition. Le problème reste donc entièrement ouvert.

Le *Juncetum subnodulosi*, selon KOCH (1926), préfère les sols à eau phréatique en mouvement et riche en oxygène. Cette richesse est relative!

E. *Caricetum davallianae*

Conditions semblables au groupement précédent

La teneur en oxygène est importante dans la strate muscinale: c'est la condition nécessaire à la formation du tuf. L'oxygène diminue très rapidement avec la profondeur: traces à 10 cm, puis disparition totale dès 20 cm. Les racines de certaines espèces du *Caricetum davallianae*, bien que souvent munies d'aérenchyme, ne vont pas très profondément dans le sol et semblent être confinées à la zone oxygénée, où même les traces d'oxygène acquièrent une grande importance grâce au mouvement rapide de l'eau, permettant un apport constant d'oxygène. Les rhizomes de l'*Equisetum palustre*, dont l'aérenchyme est très développé, atteignent par contre de grandes profondeurs: j'ai décelé des rhizomes vivants à plus de 1,5 m. Dans l'état actuel de mes connaissances, il m'est impossible d'indiquer le facteur écologique à la base du faciès à *Equisetum palustre*. Je pensais d'abord à l'épaisseur de l'horizon tourbeux, mais cette opinion s'est révélée erronée, à la suite de différents sondages effectués.

Il est intéressant de signaler que *Molinia coerulea* ne se trouve dans un groupement que lorsque l'oxygène est présent jusqu'à 16-18 cm. Lorsque la teneur en oxygène est nulle dès 6 cm, *Molinia* pérît rapidement (ARMSTRONG et BOATMAN 1967). Ceci explique pourquoi *Molinia* est présente dans la plupart des groupements étudiés, sauf dans le *Cardamino-Scirpetum* et l'*Epilobio-Caricetum rostratae*. A Brent, *Molinia* a doublé de vitalité en l'espace de 6 mois, en raison de l'abaissement de la nappe, provoqué par le captage des sources.

Bien que *Molinia* ait un tissu aérenchymatique très efficace (ELLENBERG, communication verbale), cette espèce est très sensible aux substances réductrices toxiques (ARMSTRONG et BOATMAN 1967). A côté du facteur de l'oxygène proprement dit, les effets toxiques de substances telles que l'hydrogène sulfuré, le fer et le manganèse bivalents, etc. ne doivent pas être sous-estimés. Les deux auteurs cités ont également prouvé que certaines espèces n'ont pas la même efficience pour neutraliser ces poisons.

Malgré le manque d'aération dû au niveau phréatique toujours élevé (MORAVEC dans NEUHÄUSL *et al.* 1965), le *Caricetum davallianae* peut tout de même être considéré comme association non dépourvue d'oxygène, celui-ci étant fourni jusqu'à un certain point par l'eau phréatique.

F. *Caricetum ferrugino-davallianae*

L'oxygène est présent dans l'horizon $G_{O/R}$ et fait défaut dès le début de l'horizon G_R . Les teneurs restent cependant faibles.

G. *Tomentypno-Trichophoretum*

Teneurs en oxygène semblables à celles du *Caricetum davallianae*. Le mouvement latéral de l'eau étant lent, on peut admettre que cette association est beaucoup moins bien pourvue en oxygène que le *Caricetum davallianae*.

H. *Sphagno-Trichophoretum*

Lorsque la nappe phréatique est en profondeur, on peut considérer que l'aération du sol est plus ou moins satisfaisante dans les couches superficielles (nitrification possible), tandis que les racines doivent souffrir d'un manque d'aération lorsque la nappe est proche de la surface.

Les mesures ont été exécutées lorsque la nappe était en profondeur; il est donc normal qu'à plus de 1 m, la teneur en oxygène soit nulle et que l'hydrogène sulfuré soit en immense quantité. A ce niveau, je n'ai rencontré aucune racine vivante.

J et K. *Carici pulicaris-Juncetum effusi* et *Violo-Juncetum effusi*

Cf. *Caricetum ferrugino-davallianae*.

L. *Caricetum limosae*

L'eau des dépressions a une teneur en oxygène voisine de la saturation. En dessous des mousses (*Drepanocladus fluitans*) l'oxygène disparaît rapidement. La couche oxygénée est très mince et son épaisseur varie selon BURGEFF (1961) entre 0 et 7 cm. Dès 15 cm (conforme à BURGEFF), la réaction au bâton d'argent est fortement positive.

M. *Sphagnetum magellanici*

La zone de sphaignes en décomposition située au-dessus de la nappe phréatique est pourvue d'oxygène, de même que les premiers centimètres de l'eau souterraine, dont le niveau au moment des analyses se trouvait à —25 cm. La zone oxygénée correspond à la strate d'enracinement des éricacées (BURGEFF 1961) dont les racines sont dépourvues d'aérenchyme (KOTILAINEN 1927, METSÄVAINO 1931). BURGEFF (1961) distingue pour les buttes:

- une couche oxygénée jusqu'à 15–40 cm de profondeur
- une couche à H_2S dès 25–40 cm de profondeur.

Le niveau de la nappe peut, suivant sa fluctuation, se trouver en dessus ou en dessous de la couche à H_2S . Ces constatations correspondent exactement aux conditions qui règnent dans la haute-tourbière que j'ai étudiée.

2. Relation entre mouvement latéral de l'eau et oxygène

Comme indiqué dans le cas du *Caricetum davallianae*, l'oxygène dissous dans l'eau a d'autant plus d'importance que le mouvement de l'eau est rapide, à la condition première que l'eau soit chargée d'oxygène, ce qui n'est souvent pas le cas, surtout dans les sols tourbeux. Même dans le *Caricetum davallianae*, où l'écoulement de l'eau mesuré à 30 cm de profondeur est rapide (340–1130 cm/jour), il n'y a plus aucune trace d'oxygène à ce niveau. Ce phénomène s'explique par le fait que l'humus absorbe et consume en peu de temps l'oxygène (HESSELMAN 1910). On peut se rendre compte de cette liaison chimique de l'oxygène par le changement rapide de couleur, passant du brun clair au brun-noir de la tourbe prélevée en profondeur, comme j'ai pu le constater dans le cas du *Sphagno-Trichophoretum*. Dans de nombreux autres groupements, par exemple l'*Epilobio-Caricetum rostratae*, le *Cardamino-Scirpetum silvatici*, le *Tomentypno-Trichophoretum*, l'eau phréatique ne contient pas d'oxygène, bien qu'elle soit en mouvement.

Ces constatations me permettent de réfuter sans équivoque l'opinion selon laquelle l'eau est chargée d'oxygène lorsqu'elle est en mouvement. Je ne citerai que deux exemples. FABRY (1950): «Lorsque l'eau phréatique est en mouvement,

elle fournit de l'oxygène, et lorsqu'elle est stagnante, l'oxygène disparaît. » LUNDEGÅRDH (1957): « Une eau phréatique en mouvement apporte un complément à l'aération du sol par sa teneur en oxygène. »

ELLENBERG (1939, 1963) doute avec raison de l'importance donnée à l'oxygène sur la croissance, lorsque l'eau est en mouvement, à la suite des recherches effectuées par HESSELMAN (1910). Ce dernier auteur a plutôt prouvé le contraire, puisque l'eau prélevée dans la tourbe de forêts marécageuses riches et pauvres ne contient en aucun cas de l'oxygène. ELLENBERG (1939, 1963) attribue, pour un bon développement d'un groupement, le rôle principal à la teneur en bases de l'eau phréatique en mouvement.

La répartition de l'oxygène dans un profil a cependant un rôle sélectif déterminant sur les espèces hygrophiles, leurs racines étant différemment adaptées à une carence de l'aération. Ainsi, les espèces du *Caricetum davallianae* sont incapables de s'implanter dans un *Epilobio-Caricetum rostratae*, la teneur en oxygène dans ce groupement étant nulle dès la surface.

Le rôle de l'oxygène dans l'écologie des associations humides est donc essentiellement sélectif. A ce titre son importance ne doit pas être sous-estimée.

3. Diffusion de l'oxygène dans le sol

Au point de vue écologique, la diffusion de l'oxygène est plus proche de la plante qu'une détermination de la teneur actuelle. En effet, les racines absorbent l'eau et l'oxygène (mais pas les ions) par un processus de diffusion provoqué par un gradient de concentration.

Il existe deux sortes de méthodes pour mesurer la diffusion de l'oxygène dans un sol:

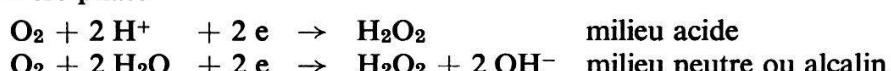
- Sonde de diffusion d'après RANEY (1949) qui mesure la diffusion dans la phase gazeuse du sol. Cette méthode n'entre pas en ligne de compte pour mes sols humides ou mouillés.
- Micro-électrode de platine d'après LEMON et ERICKSON (1952, 1955): diffusion de l'oxygène dans la phase aqueuse. Lorsque le sol est trop désaturé d'eau, cette méthode n'est plus utilisable par suite de rupture du film d'eau (MC INTYRE 1967).

Principe de la micro-électrode

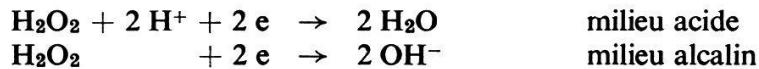
(LEMON et ERICKSON 1952, 1955, ARMSTRONG 1967 b)

Le courant résultant d'une réduction électrolytique de l'oxygène à la surface d'une électrode de platine est proportionnel à la vitesse à laquelle l'oxygène diffuse en solution. Pour obtenir cette réduction, il faut appliquer une certaine tension entre la cathode de platine et une anode non polarisable (électrode de calomel). Entre —0,2 volt et —0,8 volt, en principe seul l'oxygène se réduit. En dessus de —0,8 volt, les ions hydrogène sont alors aussi réduits. Réduction de l'oxygène:

— première phase



— deuxième phase



La diffusion se calcule à partir de la loi de Fick:

$$i_t = n F A f_{x=0,t}$$

i_t = courant en ampères, au temps t en secondes

F = faraday : 96 500 coulombs

A = surface de l'électrode en cm^2

n = nombre d'électrons nécessaires à électrolyser une molécule $\text{O}_2 = 4$

$f_{x=0,t}$ = flux de la diffusion de l'oxygène (x = distance de la surface de l'électrode = 0) au temps t

= moles d'oxygène diffusant au temps t

f : diffusion O_2 en $\frac{\text{mole}}{\text{sec} \cdot \text{cm}^2}$

Facteurs extérieurs influençant la mesure de la diffusion

(v. DOREN et ERICKSON 1966)

- Température: La diffusion augmente avec la température; coefficient: 0,35 % par degré centigrade
- pH: A un pH inférieur à 4,1, les ions hydrogène sont aussi réduits à une tension de 0,8 volt. Cette tension doit être ramenée alors à 0,65 volt et même, dans les cas extrêmes, à 0,48 volt (ARMSTRONG 1967a).
- Substances réductibles: Fe^{+++} , Mn^{++} ; 10 ppm de fer ou de manganèse provoquent une erreur de 25 %
- «Intoxication» de l'électrode (en anglais «poisoning»): Lorsque l'électrode reste trop longtemps en contact avec le sol, il se forme un film d'oxyde sur le métal, qui contrarie les mesures.

Résultats

L'appareil que j'ai utilisé a été construit à l'Institut suisse de recherches forestières et aimablement mis à ma disposition par M. le professeur RICHARD.

Toutes les mesures ont été effectuées en été 1967; la tension utilisée était de 0,8 volt. Malheureusement, au moment des mesures sur le terrain, les ouvrages de v. DOREN et ERICKSON (1966) et ARMSTRONG (1967a) ne m'étaient pas connus. Aussi n'est-il pas étonnant que j'aie obtenu des valeurs erronées (beaucoup trop hautes) pour les sols très acides du *Sphagno-Trichophoretum* ou de la haute-tourbière. Il ne m'a pas été possible de recommencer les mesures pour les sols acides.

De plus, la méthode ne donne pas des résultats sûrs dans les sols très riches en matières organiques (*Caricetum davallianae*, *Trichophoretum*, etc.), comme me l'a confirmé ARMSTRONG par écrit. ARMSTRONG (1967a) a trouvé que le rapport entre le potentiel rédox et la diffusion de l'oxygène n'est pas constant dans les tourbes. Il faut donc admettre que certaines influences provenant de la matière organique nous échappent encore.

De ce fait, seuls les résultats satisfaisants des groupements A, B, C, F, J, K sont visibles dans la planche X. Comme ARMSTRONG (1967a) le propose, j'ai soustrait de chaque résultat $0,5 \cdot 10^{-8} \text{ g O}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$, correspondant au courant résiduel de l'appareil.

D'après RICHARD (communication verbale), il faut distinguer un indice de diffusion de l'oxygène (en anglais: Oxygen diffusion rate)

- faible $0\text{--}20 \cdot 10^{-8} \text{ g O}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$
- moyen $20\text{--}40 \cdot 10^{-8} \text{ g O}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$
- bon $> 40 \cdot 10^{-8} \text{ g O}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$

La valeur 20 est approximativement la limite inférieure pour une bonne croissance de l'épicéa.

Je n'ai obtenu une diffusion moyenne que dans les horizons superficiels du *Junco-Filipenduletum*, du *Carici pulicaris-Juncetum* et du *Violo-Juncetum effusi*. À part cela, la diffusion a toujours été faible et même nulle en profondeur dans le *Cardamino-Scirpetum silvatici* et l'*Epilobio-Caricetum rostratae*.

Il est intéressant de noter, dans le cas des *Junceta effusi* J, K, que la diffusion diminue rapidement sous la surface du sol pour augmenter passagèrement avec la profondeur. Ce phénomène est dû à la présence entre 15 et 40 cm d'un horizon comprimé par le piétinement du bétail et aussi à des couches plus sablonneuses alternant avec des couches plus argileuses.

4. Relation entre la teneur actuelle et la diffusion de l'oxygène

La détermination de la teneur actuelle de l'oxygène par titrage ou sondage représente une notion statique, tandis que la diffusion représente un processus dynamique. Malgré cette différence fondamentale, il y a un certain rapport entre ces deux notions, c'est-à-dire que lorsque la diffusion est nulle, la teneur actuelle est aussi nulle et vice-versa. De plus, lorsque la teneur actuelle diminue avec la profondeur, l'indice de diffusion diminue aussi proportionnellement. Il est cependant beaucoup plus aisé de suivre la variation de la diffusion dans un profil, même centimètre après centimètre, que de suivre celle de la teneur actuelle, où la manière d'opérer les prélèvements est très délicate.

La diffusion permet donc de suivre avec plus d'exactitude l'oxygène mis réellement à la disposition des racines.

Junco-Filipenduletum

L'indice de diffusion de l'oxygène (IDO) est moyen jusqu'à 30 cm de profondeur puis devient de plus en plus faible. La teneur de l'eau passe de 1,35 mg à 0,40 mg O₂/l. Il y a une concordance parfaite entre les deux méthodes, comme dans les cas suivants.

Caricetum ferrugino-davallianae

La teneur actuelle en oxygène semble proportionnellement plus élevée que les valeurs IDO. Cela provient de la structure argileuse de tout le profil. En effet, la diffusion dans un sol argileux compact est en général mauvaise. Dans des sols où le mouvement de l'eau fait pratiquement défaut, la mesure de la concentration en oxygène ne permet pas d'estimer la diffusion réelle de l'oxygène.

Carici pulicaris-Juncetum effusi et Violo-Juncetum effusi

Dans ces groupements aussi, la diffusion semble dépendre de la teneur en argile. Un échantillon de sol de K I paraît, au toucher, beaucoup plus riche en argile que K II. De plus, dans le profil de K I les taches de gley de contraste sont beaucoup moins abondantes que chez K II. L'alternance de couches sablonneuses et argileuses est également visible dans la courbe de l'IDO.

En résumé, la micro-électrode de platine donne des résultats très détaillés pour la diffusion de l'oxygène dans les sols minéraux; elle ne fonctionne malheureusement pas encore impeccablement dans les sols tourbeux, où la détermination de la teneur actuelle donne, semble-t-il, des résultats plus satisfaisants.

V. Température

La température, c'est-à-dire une certaine chaleur, est une condition préalable importante pour l'activité microbienne du sol et pour l'activité des racines, et plus spécialement pour l'absorption de l'eau. Il est cependant peu vraisemblable que les associations humides étudiées se distinguent d'une façon déterminante dans leur microclimat. En effet, tous les sols mouillés sont caractérisés par des températures plus égales que les sols secs.

La température du sol subit une double oscillation: journalière et saisonnière.

1. Courbe journalière diurne de la température du sol

Afin d'avoir une idée sommaire des conditions de température régnant dans les sols de mes associations, j'ai déterminé l'oscillation diurne pour la plupart des individus. Les températures ont été prises à l'aide de thermomètres de laboratoire. Un thermomètre placé à 50 cm au-dessus du sol indique la température de l'air, un deuxième est introduit à 2 cm et le troisième à 10 cm dans le sol. Toutes les mesures ont été effectuées du lever au coucher du soleil, par une chaude journée d'été (entre le 18 juillet et le 8 août 1967).

En examinant la planche XI, on peut faire les constatations générales suivantes:

- Les oscillations sont plus ou moins accentuées en surface et s'atténuent très vite en profondeur.
- La forme de la courbe dépend en premier lieu de la densité de la végétation. En effet, la végétation joue le rôle d'un écran, plus ou moins efficace contre l'insolation; ce rôle d'écran est d'autant plus faible que la végétation est moins dense et moins stratifiée.
- L'exposition est aussi très importante. Une station exposée à l'ouest s'échauffera en fin d'après-midi, tandis qu'une station à plat ou exposée à l'est montrera un maximum aux environs de midi ou même avant midi.

Au point de vue du **rayonnement diurne**, on peut classer les associations dans les groupes suivants:

- **Oscillations faibles.** De jour, la température de la surface du sol à 2 cm de profondeur est inférieure à celle de l'air. Groupements à végétation dense: *Junco-Filipenduletum*, *Cardamino-Scirpetum silvatici*, *Epilobio-Caricetum rostratae*, *Caricetum ferrugino-davallianae*.
- **Oscillations moyennes.** De jour, la température de surface est voisine de celle de l'air: *Caricetum davallianae*, *Carici pulicaris-Juncetum effusi*, *Violo-Juncetum effusi*.
- **Oscillations fortes.** De jour, la température de surface est supérieure à celle de l'air. Végétation très clairsemée: *Tomenthypno-Trichophoretum*, *Sphagno-Trichophoretum*, *Caricetum limosae* et *Sphagnetum magellanici*.

Bien que les températures n'aient pas été enregistrées de nuit, il faut admettre qu'à cause de l'**irradiation nocturne**, la température se comporte inversément la nuit.

Caractérisation des associations

Le *Junco-Filipenduletum* est, le jour, plus chaud que le *Cardamino-Scirpetum silvatici*. Le niveau phréatique étant plus bas en été dans le premier, le sol se réchauffe plus que dans le second, où la nappe reste proche de la surface. Cette constatation correspond aux températures trouvées par ZÖTTL (1958a) dans des sols secs-humides alternés.

L'*Epilobio-Caricetum rostratae* C II présente, en été, une température très basse provenant de la proximité de la source, dont la température est constante: 7°C. Au printemps et en automne, les températures sont, de ce fait, plus élevées que celles de l'air.

Le *Caricetum ferrugino-davallianae* est nettement plus frais le jour que le *Caricetum davallianae*; l'exposition nord est déterminante dans le premier cité.

Les différences entre les deux *Junceta effusi* ne sont dues qu'à l'exposition. Les individus du *Carici pulicaris-Juncetum*, exposés au sud-ouest, s'échauffent

fortement en fin d'après-midi, tandis que le *Violo-Juncetum*, à plat, présente un maximum de température lorsque le soleil est au zénith.

La *haute-tourbière* présente une courbe diurne extrême (de même que nocturne), identique dans les dépressions et les buttes: maximum absolu de tous les groupements humides étudiés, écart extrême entre la température en surface du sol (2 cm) et en profondeur (10 cm). Le microclimat de la haute-tourbière a été suffisamment étudié, notamment par FIRBAS (1931), SCHMEIDL (1962, 1964); il est donc superflu de donner plus de détails ici.

En conclusion, on peut affirmer que la différence floristique n'est pas due au microclimat, qui est seulement la conséquence de l'existence de ces associations si diverses. La température joue cependant un certain rôle surtout dans le cas des groupements fontinaux. En effet, l'eau de source est à la fin de l'hiver plus chaude que l'air et elle accélère la fonte de la neige, si bien que la période de végétation est sensiblement rallongée. Les espèces de ces groupements jouissent donc de conditions plus océaniques.

C. Discussion finale

De la multitude du complexe de facteurs ayant un rapport avec le milieu, l'écogiste ne peut en examiner quantitativement que quelques-uns. Il ne sera à même d'approfondir les relations entre groupements végétaux et milieu, que s'il arrive à saisir les facteurs décisifs avec ses mesures. Suivant les cas, les conditions climatiques générales ou microclimatiques, les facteurs édaphiques ou les influences humaines ont une action prédominante sur la végétation.

I. Sélection du complexe de facteurs décisifs probables

Dans le présent travail, j'ai étudié séparément un certain nombre de facteurs qui me semblaient importants et j'ai indiqué parfois une relation directe entre deux facteurs. Il s'agit maintenant de faire une synthèse de toutes ces influences et de tirer la quintessence du complexe des conditions écologiques déterminantes pour chaque biotope, autant qu'on en puisse juger actuellement.

Comme on l'a vu dans l'introduction, l'influence anthropo-zoogène est importante non seulement dans les types de végétation mésophiles, mais aussi dans les groupements hygrophiles. Toutes les associations étudiées, à l'exception de l'*Epilobio-Caricetum rostratae*, du *Caricetum limosae* et du *Sphagnetum magellanici*, sont des groupements de remplacement de forêts naturelles. Du point de vue écologique, elles ne sont donc pas des prairies naturelles.

Le tableau 12 donne un aperçu des changements qui pourraient intervenir, au cas où les facteurs anthropo-zoogènes seraient modifiés. Les indications qu'on y trouve sont sujettes à caution, car il est très difficile de prévoir l'évolution d'un groupement végétal, si l'on a pas la possibilité de la suivre expérimentalement. Il m'a paru néanmoins intéressant de donner ces renseignements, fondés avant tout sur l'expérience acquise au cours de mes recherches.

Si l'on admet que l'influence humaine reste telle qu'elle a toujours existé depuis des siècles dans ces groupements humides, on peut considérer que les facteurs édaphiques sont la cause des différences existant entre les diverses associations. En effet, toutes les associations jouissent des mêmes conditions climatiques générales, quant aux précipitations atmosphériques et aux températures.

Parmi le complexe de facteurs édaphiques, il est certain que l'importance première revient à l'eau phréatique, qui, par ses mouvements divers et par ses

propriétés physico-chimiques, conditionne l'économie des substances nutritives et éventuellement l'aération des sols marécageux. Ce sont ces dernières conditions qui ont finalement, à mon avis, l'importance décisive pour la présence ou l'absence d'une espèce, ou plus généralement d'une association d'espèces dans un milieu défini. Les propriétés physiques des sols ont également leur importance dans ce sens que, par la structure ou par la perméabilité différentes des sols, elles freinent ou accélèrent les mouvements de l'eau phréatique dans le sol.

Tableau 12 Evolution possible des associations

	En cas d'arrêt de l'exploitation actuelle	En cas de drainage et d'exploitation actuelle intensifiée
<i>Junco-Filipenduletum</i>	<i>Alno-Padion</i>	<i>Cynosurion</i>
<i>Cardamino-Scirpetum silvatici</i>	inchangé	pâturage humide à <i>Ranunculus aconifolius</i>
<i>Epilobio-Caricetum rostratae</i>	naturel	à ne pas drainer
<i>Juncetum subnodulosi</i>	<i>Alno-Padion</i>	<i>Molinion</i>
<i>Caricetum davalliana</i>	± inchangé	<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i> Eventuellement à conserver
<i>Caricetum ferrugino-davalliana</i>	± inchangé, évolution lente vers le <i>Piceion excelsae</i> ?	<i>Poion alpinae</i> ?
<i>Tomenthypno-Trichophoretum</i>	± inchangé	<i>Sphagno-Trichophoretum</i>
<i>Sphagno-Trichophoretum</i>	«landification» par les éricacées	peuplements à <i>Molinia</i>
<i>Carici pulicaris-Juncetum effusi</i>	évolution très lente vers l' <i>Equiseto-Abietetum</i>	± inchangé, <i>Juncus effusus</i> reste dominant Acidification possible
<i>Violo-Juncetum effusi</i>	évolution lente vers la haute-tourbière	<i>Nardion</i> avec <i>Juncus</i> toujours présent
<i>Caricetum limosae</i>	naturel	à ne pas drainer
<i>Sphagnetum magellanici</i>	naturel	à ne pas drainer

Mouvements de l'eau

La variation verticale de la nappe phréatique dans le sol a surtout de l'importance par les différents niveaux qu'elle atteint. Si la nappe est proche de la surface, le milieu devient en général asphyxiant; seules les racines munies d'aérenchyme y sont adaptées. Si la nappe est éloignée de la surface ou l'atteint exceptionnellement, l'aération est généralement meilleure et les racines des

plantes plus exigeantes au point de vue de l'oxygène peuvent alors se développer convenablement. Pratiquement, la baisse du niveau phréatique ne suffit pas à l'obtention d'une meilleure oxygénation, il faut encore connaître la porosité drainable.

Le mouvement latéral de l'eau dans le sol est décisif pour la nutrition des plantes, car les bases, l'azote et autres substances nutritives sont transportés par ce véhicule. Les bases empêchent l'acidification du milieu et ont d'autant plus d'importance que l'écoulement latéral de l'eau est rapide: coefficient d'influence basique. Ce facteur joue le rôle déterminant dans toutes les associations de l'ordre du *Tofieldietalia* et représente un des facteurs les plus importants. Les traces d'azote contenues dans l'eau phréatique ou dans l'eau de ruissellement superficiel représentent un apport non négligeable à la minéralisation proprement dite dans certains groupements. La teneur en oxygène de l'eau ne joue un rôle que pour les racines sans aérenchyme; celles qui en sont munies sont indifférentes à l'anaérobiose du milieu. Au premier groupe appartiennent les espèces à racines superficielles du *Junco-Filipenduletum*, *Caricetum davallianae*, *Trichophoretum* et *Sphagnetum magellanici*.

Minéralisation de l'azote

Ce facteur semble aussi avoir une certaine influence, indépendamment du complexe de facteurs dépendant directement des mouvements de l'eau. En effet, les différences dans la minéralisation de l'azote semblent significatives d'une association ou d'un groupe d'associations à l'autre. Les quelques exemples suivants illustrent bien ces divergences. Tous les groupements à joncs paraissent être indifférents et plus ou moins pauvres en azote, tandis que le *Cardamino-Scirpetum silvatici* et l'*Epilobio-Caricetum rostratae* sont nettement nitrophiles. Le *Caricetum davallianae* est toujours mieux fourni en azote que le *Tomenthypno-Trichophoretum*. La haute-tourbière doit être différenciée pour ses besoins en azote, en associations et même en strates d'enracinement au sein d'une même unité.

Il est possible que d'autres facteurs, pas étudiés dans le cadre de ces recherches, montrent également d'autres différences significatives.

En conclusion, on peut affirmer que jamais un facteur pris séparément ne paraît être décisif, mais bien plutôt un complexe de facteurs, dont les différents éléments ont des relations intimes bien définies et s'influencent mutuellement. Cette interdépendance est soudée par un lien commun: l'eau.

Cela étant mis au point, je vais essayer finalement de caractériser écologiquement chaque association, en tenant compte des facteurs décisifs probables. L'un ou l'autre facteur tantôt occupe le premier rang.

II. Caractérisation écologique de chaque association

Les facteurs les plus importants sont en caractères gras (récapitulation: tableau 13).

A. *Junco-Filipenduletum*

Groupement anthropo-zoogène peu pâtré; association de remplacement de l'*Alno-Padion*

Le sol est **humide-mouillé alterné**: il y a deux niveaux préférentiels de la nappe phréatique. L'**écoulement latéral** de l'eau est **moyen** (30–100 cm/24 h) et correspond à une perméabilité moyenne à lente. La courbe de sorption indique une teneur moyenne en pores grossiers, répartis de façon constante dans le profil, d'où un sol facilement drainable.

La teneur de l'eau en bases est proche de 6 mVal/l; le pH est neutre à faiblement alcalin. Le coefficient d'influence basique i_B se situe entre **200 et 700**. La nitrification n'a lieu qu'en période sèche et donne des valeurs moyennes; en période humide il faut compter avec une dénitrification certaine qui appauvrit considérablement le sol, d'où un foin de mauvaise qualité. L'**oxygène est présent dans tout le profil**, mais en faibles quantités. L'aération est bonne lorsque la nappe phréatique est en profondeur (bonne porosité drainable), sinon mauvaise.

B. *Cardamino-Scirpetum silvatici*

Groupement anthropo-zoogène peu pâtré; association de remplacement de l'*Equiseto-Abietetum*

La variation de la nappe est faible et l'**eau est souvent en surface**. L'**écoulement latéral** est lent (30 cm/24 h), correspondant à une perméabilité lente. La teneur en pores grossiers est faible en surface et devient nulle en profondeur, d'où une mauvaise porosité drainable.

La dureté totale indique une valeur moyenne: 3–6 mVal. L'amplitude du pH de l'association est assez grande: 5,7–6,7. Le coefficient i_B est proche de **200**. La minéralisation de l'azote est bonne et n'a lieu que sous forme ammoniacale; elle est encore augmentée par l'ammoniaque se trouvant toujours dans l'eau de ruissellement superficiel; la teneur en azote du foin est également bonne, il s'agit donc d'une **végétation nitrophile**. L'**oxygène n'est présent que dans la couche superficielle du sol** entre 0 et 10 cm: zone d'enracinement des graminées dont les organes souterrains sont pauvres ou dépourvus d'aérenchyme. L'**oxygène disparaît ensuite totalement et fait place à l'hydrogène sulfuré**. Les bases empêchent une acidification du milieu, car elles neutralisent les acides forts provenant du métabolisme des bactéries anaérobies.

C. *Epilobio-Caricetum rostratae*

Association naturellement non boisée

Ce groupement est, dans l'essentiel, plus extrême que le précédent : **l'eau recouvre constamment le sol**. La perméabilité présente des valeurs moyennes.

Les bases sont présentes en quantités suffisantes ; le pH est proche de 6,5. **La minéralisation de l'azote est importante** et n'a lieu que sous forme ammonia-cale. La qualité du foin au point de vue des protéines est la meilleure rencontrée de tous les groupements humides étudiés ici.

L'oxygène est absent dès la surface, car un film gélatineux d'hydroxyde de fer l'empêche de pénétrer dans le sol (différence essentielle avec le *Caricetum davallianae*). L'hydrogène sulfuré est abondant. En outre, l'eau de source alimentant cette association est à priori très pauvre en oxygène (un dixième de la saturation), ce qui n'est pas le cas dans le *Caricetum davallianae*. **L'*Epilobio-Caricetum rostratae* peut se développer avec exubérance même à très basses températures.**

D. *Juncetum subnodulosi*

Groupement anthropogène, fauché régulièrement : association de remplacement de l'*Alno-Padion* (*Orchio-Schoenetum juncetosum subnodulosi*)

Groupement de pentes, dépendant de **sources moyennement à très calcaires**. **Le mouvement latéral de l'eau est rapide** (4–10 m/24 h), la perméabilité est moyenne. $i_B > 1500$, d'où **formation de tuf**. Le niveau de la nappe de pente est proche de la surface et varie très peu.

L'oxygène est présent dans les horizons superficiels et diminue rapidement : facteur essentiel pour la présence d'espèces à racines superficielles comme *Molinia*, *Tofieldia*, etc. *Juncus subnodulosus* par contre est indifférent à la présence ou à l'absence d'oxygène : rhizomes et racines abondamment pourvus d'aérenchyme. L'hydrogène sulfuré est généralement présent en profondeur.

L'ammonification est quasi nulle, d'où une teneur minimum en azote du foin.

E. *Caricetum davallianae*

Groupement anthropogène, fauché régulièrement : association de remplacement du *Piceion excelsae*

Quelques facteurs essentiels du *Juncetum subnodulosi* sont ici les mêmes. Il semble que les sources qui alimentent le *Juncetum subnodulosi* proviennent de plus grandes profondeurs et aient un **débit plus régulier que les sources du *Caricetum davallianae***, plus superficielles, d'où l'importance du facteur de l'azote. En effet, les deux associations sont fauchées et jamais amendées d'aucune façon ; elles devraient donc montrer la même minéralisation de l'azote et la même teneur en protéines du foin, ce qui n'est manifestement pas le cas. **Le *Caricetum davallianae* a donc besoin d'une quantité minimum d'azote**. Si cette condition

n'est pas remplie, la couverture végétale devient moins dense et le *Trichophorum*, espèce peu exigeante au point de vue de l'azote, prend de plus en plus d'importance (constatation à ne pas généraliser).

La courbe de sorption de la couche organique indique un sol drainable, car les pores grossiers sont bien représentés et l'humus est floculé par le calcium.

F. *Caricetum ferrugino-davallianae*

Groupement anthropo-zoogène peu pâtré; association de remplacement du *Piceion excelsae*

Cette association préfère les sols argileux frais, des pentes exposées au nord de l'étage subalpin. La variation de la nappe est moyenne (amplitude d'environ 60 cm), mais l'eau suinte plus ou moins toujours dans les horizons superficiels; l'écoulement latéral et la perméabilité sont presque nuls, si bien que i_B est inférieur à 10. Le pH est voisin de 6, tandis que la teneur en bases est supérieure à 2,5 mVal. La minéralisation de l'azote est faible, mais tout de même décelable.

L'oxygène pénètre beaucoup plus en profondeur que dans le sol tourbeux du *Caricetum davallianae*, si bien que des plantes plus exigeantes, inexistantes dans le *Caricetum davallianae* typique, y sont bien représentées.

Ecologiquement, ce groupement est en tous points différent du précédent, si bien qu'il mérite vraisemblablement le rang d'association.

G. *Tomenthypno-Trichophoretum*

Groupement anthropogène fauché actuellement de façon irrégulière; association de remplacement du *Piceion excelsae*

La nappe phréatique varie plus ou moins dans le sol tourbeux, suivant les précipitations atmosphériques, mais reste proche de la surface. L'écoulement dans le sol se fait lentement (10 cm/24 h) et la teneur en bases est moins grande que dans le *Caricetum davallianae*, de sorte que i_B est voisin de 20, alors qu'il est toujours supérieur à 1000 dans le *Caricetum davallianae*. La structure du sol est par contre sensiblement pareille (courbe de sorption), de même que l'oxygénation. Le pH se situe un peu plus bas, c'est-à-dire entre 6,1 et 6,6.

La minéralisation de l'azote est toujours nulle et semble être le facteur décisif entre les deux associations floristiquement voisines.

L'économie de l'eau, l'influence basique et l'azote sont si différents, qu'ils justifient le rang d'association donné au *Tomenthypno-Trichophoretum*.

H. *Sphagno-Trichophoretum*

Groupement anthropogène fauché actuellement de façon irrégulière; association de remplacement du haut-marais

L'amplitude de la variation verticale de la nappe phréatique est très accentuée dans ce sol tourbeux acide. L'eau est toujours plus ou moins éloignée de la

surface. **L'acidité et la déficience en bases** ont ici une importance capitale. En effet, les substances humiques ne sont pas flokulées mais peptisées. Ce phénomène se reflète dans la perméabilité très faible et dans la courbe de sorption proche de la verticale, très différente de la courbe oblique du *Trichophoretum* précédent.

Les horizons superficiels sont bien aérés en période sèche, de sorte que la nitrification est à ce moment-là intense. Le sous-sol est particulièrement riche en hydrogène sulfuré.

J. *Carici pulicaris-Juncetum effusi*

K. *Violo-Juncetum effusi*

Groupements anthrozoogènes pâturés; associations de remplacement de l'*Equiseto-Abietetum*

Caractères écologiques communs aux deux groupements: Forte amplitude de la variation de la nappe: **milieu humide-mouillé alterné. La perméabilité est nulle;** aussi n'est-il pas étonnant que le sol reste longtemps gorgé d'eau stagnante après de fortes précipitations. Ce phénomène se reflète également dans la courbe de sorption: l'horizon « A » est pourvu de pores grossiers, alors que ces derniers font pratiquement défaut à partir de 50 cm déjà. L'oxygène est également présent en quantités minimes en surface, pour disparaître complètement avec la profondeur.

La minéralisation de l'azote a une influence secondaire, *Juncus effusus* et ses principales compagnes étant indifférents à l'azote. Elle ne doit cependant pas devenir trop importante, sinon d'autres espèces nitrophiles interviendraient.

Caractères typiques pour J: Le pH est compris entre 5,2 et 5,6; la teneur en bases est moyenne: supérieure à 2 mVal, et permet ainsi à quelques espèces du *Caricion davalliana* de se développer. La **pente** en effet favorise l'écoulement latéral, qui malgré sa lenteur apporte des bases sans cesse renouvelées, provenant de milieux différents situés en amont.

Caractères typiques pour K: Le pH est inférieur à 5,0; la teneur en bases est faible: inférieure à 1,5 mVal. Le pH de 5 forme une limite au-dessous de laquelle apparaissent toujours des espèces nettement acidophiles, ici celles du *Caricion fuscae*. La situation de **plateau** favorise le lessivage, donc l'acidification progressive.

Le profil pédologique est aussi différent: on trouve un **horizon d'humus brut** qui s'épaissit constamment grâce à la présence de différentes espèces de *Sphagnum*. Une évolution vers la haute-tourbière est possible.

L. *Caricetum limosae*

Association naturelle, non boisée

Le groupement des dépressions de la haute-tourbière est **constamment recouvert d'eau**, qui ne contient que des traces de calcium. **Le milieu est acide:** pH 4,2.

Seule l'eau est oxygénée, car sous le tapis de mousses du *Drepanocladus fluitans* l'oxygène devient rapidement nul et est remplacé par de l'hydrogène sulfuré qui se forme en grande quantité, de même que d'autres substances réductrices.

La teneur actuelle en ammoniaque est très grande en profondeur.

Les rhizomes et racines de *Carex limosa* et de *Scheuchzeria* puisent dans cette source, la teneur élevée en azote du foin le prouve.

M. *Sphagnetum magellanici*

Groupement naturel, non boisé

La nappe phréatique, propre au haut-marais, varie peu dans ce milieu naturel et **n'atteint jamais la surface**, si bien que la strate de décomposition des sphaignes, jamais inondée, forme une zone aérée indispensable aux racines dépourvues d'aérenchyme des éricacées. Cette **zone d'aérobiose** est essentielle pour la formation des « buttes » de la haute-tourbière vivante. La perméabilité du sol est moyenne et diminue lorsqu'on le draine (*Sphagno-Trichophoretum*). **Le pH est encore plus extrême**: voisin de 3,8.

La présence de **l'azote est également stratifiée**: les couches profondes sont riches en ammoniaque; la zone superficielle de croissance des sphaignes en est assez bien pourvue, car, par la montée capillaire et l'évaporation de l'eau, les sphaignes arrivent à emmagasiner et à concentrer les traces d'azote nécessaires à leur croissance. Dans la **zone intermédiaire**, limitée en bas par le niveau phréatique et en haut par la zone de croissance des sphaignes, règne une **extrême carence en azote assimilable**; cette carence se reflète dans le xéromorphisme des éricacées.

Tableau 13 Récapitulation des principaux facteurs étudiés

Association	Exploitation	Variation nappe phréatique dans le sol (0 cm = surface)	Ecoulement latéral cm/j	Coefficient de perméabilité k cm/j	Coefficient d'influence basique i_B mVal · cm/j
A	peu pâture	0-80 cm humide-mouillé alterné	30-100	31-85	200-620
B	peu pâture (B IV fauché)	0-40 cm	30-35	12-55	110-220
C	aucune	+ 2-0 cm	360	11-155	940
D	fauché régulièrement	0-10 cm	430-1900	55-124	2100-8300
E	fauché régulièrement	0-25 cm	340-1100	73-576	1200-4600
F	peu pâture	0-60 cm	2	8	5
G	fauché irrégulièrement	0-50 cm	6-16	13-18	8-25
H	fauché irrégulièrement	— 10-70 cm	0	1-5	1
J	pâture	0-60 cm humide-mouillé alterné	2	1-3	5
K	pâture	0-60 cm humide-mouillé alterné	0	7-20	0
L	aucune	+ 20-0 cm	0	—	0
M	aucune	— 20-40 cm	0	20-40	0
Association	pH moyen des individus	Minéralisation azote kg N/ha · an	Oxygène présent dans le sol jusqu'à	Divers	
A	6,95-7,25	1,8-3,5 Nitrification éventuelle	100 cm		
B	5,7-6,7	11,4-12,5 (B IV 4,0)	10 cm	eau de ruissellement riche en ammonium	
C	6,4-6,7	5,6-9,4	0 cm / source pauvre en oxygène	source: température régulière	
D	7,05-7,3	0,4-0,8	30 cm	source d'origine profonde	
E	6,25-6,95	1,4-4,5	15 cm / source riche en oxygène	source superficielle	
F	6,05	2,0	60 cm	exposition nord	
G	6,1-6,6	0,1-0,8	30 cm		
H	4,4-5,5	0,2-1,8	60 cm		
J	5,2-5,55	3,6-5,7	80 cm	pente	
K	4,7-5,0	9,6-12,6	80 cm	replat	
L	4,2	different suivant horizons:	10 cm		
M	3,8	accumulation en profondeur	40 cm		

Résumé

Dans les régions à climat humide des Préalpes, sur sous-sols du Flysch ou sur des dépôts glaciaires, se rencontrent de nombreux groupements végétaux hygrophiles différents, allant du bas-marais alcalin à la haute-tourbière acide, du marais eutrophe au marais oligotrophe. Douze associations différentes, appartenant à tous ces milieux, ont été étudiées; leur étude écologique se fonde essentiellement sur des facteurs édaphiques.

Parmi ces facteurs, l'économie de l'eau et plus spécialement l'eau phréatique, au sens large, jouent le rôle premier, influençant à leur tour les autres facteurs. Les mouvements de la nappe phréatique conditionnent les sols mouillés de deux manières. Il y a d'abord la variation verticale de la nappe dans le sol, qui permet de différencier certains groupes d'associations. La courbe permanente permet de mieux caractériser chaque association. Il y a ensuite l'écoulement latéral de l'eau dans le sol, qui, dans la plupart des groupements étudiés, joue un rôle décisif. Cet écoulement latéral, difficilement définissable, dépend de la pente, de la perméabilité, de la structure du sol et du gradient hydraulique. Il est des plus importants pour tout ce qui touche à l'économie des substances nutritives.

La teneur en bases de l'eau est si essentielle que j'ai introduit un facteur, indiquant son importance: le coefficient de l'influence basique, qui représente le produit de la teneur en bases de l'eau en mVal/l, et de l'écoulement latéral de l'eau dans le sol en cm/24 h. Malgré le petit nombre de mesures exécutées, il semble que ce facteur pourrait donner des valeurs caractéristiques pour certains milieux.

Le pH dépend également dans les grandes lignes de la teneur en bases; il n'a souvent qu'une importance secondaire, car il n'a pas d'influence directe sur la végétation.

La minéralisation de l'azote joue, indépendamment de l'écoulement latéral de l'eau, un rôle important. Elle a permis, par exemple, de distinguer des associations nitrophiles, de différencier le *Caricetum davallianae* du *Trichophoretum* en milieu neutre à faiblement acide et d'éclaircir le problème de l'azote dans la haute-tourbière à sphaignes. Il faut, en effet, distinguer dans ce dernier milieu

- les couches de tourbe profondes très riches en ammoniacal, où les racines de certaines espèces puisent l'azote nécessaire
- la couche située entre le niveau de la nappe phréatique et la zone de croissance des sphaignes, qui est très pauvre
- la couche vivante des sphaignes, qui en est suffisamment pourvue.

Une relation directe a été établie entre minéralisation, rendement et teneur en azote du foin; les groupements à *Juncus* ne montrent pas cette relation.

L'oxygène de l'eau ou la diffusion de l'oxygène dans le sol jouent un rôle décisif pour les espèces à organes souterrains sans aérenchyme, tandis que celles qui en sont munies sont indifférentes à une carence d'oxygène.

Sur la base des résultats écologiques et de différences floristiques, de nouvelles associations ont été différenciées et décrites. Il s'agit du *Caricetum ferrugino-davallianae*, du *Tomenthypno-Trichophoretum* et du *Sphagno-Trichophoretum*.

Erweiterte Zusammenfassung

Vergleichende ökologische Untersuchungen an Sumpfwiesen in den westschweizerischen Voralpen

In humiden Klimagebieten der westlichen Voralpen begegnet man auf undurchlässigen Unterlagen vielen Sumpfgesellschaften, sei es auf Flysch oder quartären Gletscherablagerungen. Es wurden zwölf verschiedene Pflanzengesellschaften untersucht, vom alkalischen Quellsumpf bis zum sauren ombrogenen Hochmoor, vom eutrophen Hochstaudensumpf bis zum oligotrophen Simsenmoor. Mit Hilfe floristischer und ökologischer Merkmale wurden neue oder bis jetzt schon bekannte Untereinheiten als Assoziationen gefaßt. Es sind dies: *Caricetum ferrugino-davallianae* (F), *Tomenthypno-* (G) und *Sphagno-Trichophoretum* (H). Außerdem wurden untersucht: *Junco-Filipenduletum* (A), *Cardamino-Scirpetum silvatici* (B), *Epilobio-Caricetum rostratae* (C), *Juncetum subnodulosi* (D), *Caricetum davallianae* (E), *Carici pulicaris* (J) und *Violo-Juncetum effusi* (K), *Caricetum limosae* (L) und *Sphagnetum magellanici* (M).

Entscheidend für die Zusammensetzung der untersuchten Pflanzengesellschaften sind vor allem edaphische Faktoren. Unter diesen spielt der Wasserhaushalt die größte Rolle. Das Grundwasser, im weitesten Sinne gefaßt, beeinflußt die Vegetation zweifach:

- Erstens spielt die Variation der Grundwasserstände während der Vegetationsperiode eine Rolle. Die Grundwasser-Ganglinien oder besser noch die Dauerkurve des Grundwasserstandes erlauben eine Charakterisierung der verschiedenen Standorte. Begriffe wie «wechselnaß» oder «wechselfeucht» werden mit Hilfe von Dauerkurven-Typen schärfer gefaßt. Bei den untersuchten Gesellschaften wurden drei große Gruppen unterschieden:
 - Das Wasser überflutet dauernd die Bodenoberfläche (C, L)
 - das Wasser ist immer nahe der Oberfläche und variiert wenig (D, E, M)
 - der Grundwasserspiegel schwankt mehr oder weniger stark (A, B, F, G, H, J, K).
- Zweitens wird die laterale Grundwasserbewegung als entscheidend vermutet. Sie ist abhängig vom Gefälle, von der Bodenpermeabilität und vom hydraulischen Gradient. Diese gesättigte Wasserströmung beeinflußt dann eine Reihe chemischer Faktoren. Darunter scheint die Basenversorgung so entscheidend zu sein, daß ich einen neuen ökologischen Begriff empfohlen habe: den Basenwirkungskoeffizienten « i_B », der das Produkt aus dem Basengehalt des Wassers (in mVal/Liter) und der Wasserbewegung (in cm/Tag) darstellt. Dieser Koeffizient hat als differenzierender Faktor große Bedeutung:

D, E	$i_B > 1500$ mit Tuffbildung
A, B	$200 < i_B < 700$
F	$i_B < 20$
L, M	$i_B = 0$

Besonders in organischen Sumpfböden wirkt die Basennachlieferung neutralisierend auf die durch anaerobe Mikroorganismen gebildeten Säuren.

Die Bodenreaktion, durch das pH ausgedrückt, ist vom Basengehalt abhängig, spielt aber als Standortsfaktor eine untergeordnete Rolle. Das pH ist mehr ein Symptom für den Nährstoffhaushalt als ein direkt wirkender Faktor.

Der Gehalt des Grund- und besonders des Oberflächenwassers an pflanzenaufnehmbarem Stickstoff (NH_4 oder NO_3) ist dagegen auch für die Sumpfvegetation ein wichtiger Faktor.

Die Stickstoffmineralisation spielt neben den Grundwasserbewegungen meistens eine entscheidende Rolle. Bei extrem nassen Böden ist nur die Nachlieferung unter Geländebedingungen von Bedeutung. Unter den viel günstigeren Bedingungen des Laboratoriums

erhält man Resultate, die für Feldbedingungen zu Fehlschlüssen führen können. Bei der Ammoniumbestimmung wurde eine bessere Analysenmethode verwendet, die sich auf Indo-phenol- statt NESSLER-Reaktion stützt.

Im Felde wurde Nitratbildung nur in zwei Gesellschaften (A, H) nachgewiesen, und auch hier nur während Trockenperioden, in denen das Grundwasser tief stand. In allen anderen Fällen konnte nur Ammoniumakkumulation festgestellt werden. Zwei Sumpfgesellschaften (B, C) wurden als nitrophil gekennzeichnet. Damit das subalpine *Caricetum davallianae* sich optimal entwickeln kann, braucht es ein Minimum an Ammonium, sonst wird es durch das weniger anspruchsvolle *Tomenthypno-Trichophoretum* ersetzt.

Das Stickstoffproblem wird für das Hochmoor eingehend erörtert. Es ist komplizierter, als man bisher annahm. Man muß nämlich zwischen verschiedenen Bodenhorizonten unterscheiden:

- Tiefe Torfschichten unter 1,5 m sind auffallend reich an Ammonium, und die mit Aerenchym versehenen unterirdischen Organe von *Carex limosa*, *Scheuchzeria* und *Eriophorum angustifolium*, die sehr tief gehen, können es verwerten. Der Stickstoffgehalt des Heues ist daher in der Schlenkenvegetation hoch.
- Die mittlere Schicht ist nach unten durch den Grundwasserstand und nach oben durch die Wachstumzone der Sphagnen begrenzt. Das ist die Wurzelschicht der Ericaceen, die kein Aerenchym besitzen. Diese Schicht leidet chronisch an Stickstoffmangel, welcher die Xeromorphieerscheinungen hervorruft.
- Die oberflächliche Wachstumschicht der Sphagnen hat genügend Stickstoff zur Verfügung, denn durch kapillaren Wasseranstieg und Verdunstung reichert sich das Ammonium in den Köpfen der Sphagnen an.

Eine Beziehung zwischen Heuertrag, Stickstoffgehalt des Heues und Stickstoffmineralisation wird in allen Gesellschaften nachgewiesen, in denen *Juncus*-Arten keine Rolle spielen (Binsen sind viel ärmer an N als alle übrigen krautigen Pflanzen). Je höher der Heuertrag und die Stickstoffmineralisation sind, desto höher ist der Stickstoffgehalt des Heues.

Weiterhin wurde der Sauerstoffgehalt des Wassers sowie die Sauerstoffdiffusion im Boden gemessen. An einigen Standorten konnte gezeigt werden, daß fließendes Wasser keinen Sauerstoff mitführt. Damit wurde die häufige Auffassung widerlegt, daß sickerndes Wasser immer Sauerstoff mitführe. Auch bei rascher Grundwasserbewegung können die Bodenschichten ab 15 cm Tiefe O₂-frei sein (z. B. in E). Der Sauerstoff-Faktor spielt im Rahmen dieser Untersuchungen allenfalls eine Rolle für flachwurzelnde Arten wie *Molinia*, *Tofieldia*, *Primula farinosa* usw. Da die meisten Sumpfpflanzen Aerenchym ausbilden, sind sie gegen Sauerstoffmangel im Boden indifferent.

Als Schlußfolgerung kann man sagen, daß nicht ein Faktor allein, sondern vielmehr ein Faktorenkomplex entscheidend für das Artengefüge der Sumpfvegetation ist. In diesem Komplex haben die Bewegungen und chemischen Eigenschaften des Grundwassers größte Bedeutung. Im letzten Abschnitt werden die untersuchten Gesellschaften kurz ökologisch charakterisiert und die jeweils entscheidenden Faktoren hervorgerufen (Tab. 12).

Bibliographie

- AGNEW, A. D. Q., 1961: The ecology of *Juncus effusus L.* in North Wales. *J. Ecol.* 49, 83–102.
- ARMSTRONG, W., 1967a: The relationship between oxidation-reduction potentials and oxygen-diffusion levels in some waterlogged organic soils. *J. Soil Sci.* 18, 1, 27–34.
- 1967b: The use of polarography in the assay of oxygen diffusing from roots in anaerobic media. *Physiologia Plantarum* 20, 540–553.
- and D. J. BOATMAN, 1967: Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. *J. Ecol.* 55, 101–110.
- BALÁTOVÁ, E., und TULÁČKOVÁ, 1963: Zur Systematik der europäischen Phragmitetea. *Preslia* 35, 118–122.
- BARTHOLOMEW, W. V., and F. E. CLARK, 1950: Nitrogen transformation in soil in relation to the rhizosphere microflora. 4th Int. Cong. Soil Sci. Amsterdam 2, 112.
- BEARTH, P., et A. LOMBARD, 1964: Carte géologique générale de la Suisse, Notice explicative, feuille 6. Berne, 1–59.
- BEGER, H., 1922: Assoziationsstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. *Jb. Naturf. Ges. Graubünden* 1921–1922, 1–147.
- BERSET, J., 1969: Pâturages, prairies et marais montagnards et subalpins des Préalpes fribourgeoises. *Bull. Soc. Fribourg. Sci. Nat.* 58, 1–55.
- BINZ, A., et E. THOMMEN, 1966: Flore de la Suisse, 3^e éd., Neuchâtel, 393 p.
- BÖGLI, A. W. H., 1963: Beitrag zur Entstehung von Karsthöhlen. *Die Höhle, Z. Karst- u. Höhlenkunde*, Wien 14, 63–68.
- BOGNER, W., 1966: Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung. *Diss. Landwirtsch. Hochsch. Hohenheim*, 131 p.
- BRACKER, H., 1960: Die grünlandsoziologische Erfassung von Feuchtestufen zur Kennzeichnung des natürlichen Standorts. *Der Kulturtechniker* 48, 1/2, 34–59, Berlin.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1948–1950: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. *Vegetatio* 1, 29–41, 129–146, 285–316; 2, 20–37, 214–237, 341–360.
- 1964: Pflanzensoziologie. Wien, 3^e éd., 865 p.
- et H. JENNY, 1926: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* 63, 183–349.
- BURGEFF, H., 1961: Mikrobiologie des Hochmoores. Stuttgart, 197 p.
- CHOUARD, P., 1929: Note sur les tourbières du massif de Néouvielle. *Bull. Soc. Bot. France* 76, 5, 113–130.
- 1931: Documents cartographiques sur les tourbières actuelles et préhistoriques de France. *Union Géogr. Internat.* 2, 1–27.
- COLLET, L. W., 1955: Carte géologique générale de la Suisse, Notice explicative, feuille 5. Berne, 1–47.
- DAIBER, K., 1960: Verlagerung von Bodenbestandteilen unter einem Gebirgshochmoor. *Z. Pflanzenern., Düng., Bodenkde.* 89, 55–61.
- DAVIES, E. P., 1945: A welsh upland bog. *J. Ecol.* 32, 147–166.
- Deutsche Einheitsverfahren zur Wasseruntersuchung. Chemie, Weinheim, 1.–4. Lief.
- v. DOREN, D. M., and A. E. ERICKSON, 1966: Factors affecting the platinum microelectrode method for measuring the rate of oxygen diffusion through the soil solution. *Soil Sci.* 102, 1, 23–28.

- DUCHAUFOUR, M. P., 1951: Sur la minéralisation de l'azote dans les humus forestiers. Acad. d'Agric. de France, Proc. Verb. 21.11.1951, 1–6.
- 1960: Précis de Pédologie. Paris, 438 p.
- DU RIETZ, G. E., 1954: Die Mineralbodenwasserzeigergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der nord- und mitteleuropäischen Moore. Vegetatio 5–6, 571–585.
- DUTOIT, D., 1924: Les associations végétales des Sous-Alpes de Vevey. Thèse Univ. Lausanne, 85 p.
- DUVIGNEAUD, P., 1949: Classification phytosociologique des Tourbières de l'Europe. Bull. Soc. Royale Belg. 81, 58–129.
- EGGELSMANN, R., und T. MÄKELÄ, 1964: Einfluß von Entwässerung und landwirtschaftlicher Nutzung auf die Durchlässigkeit des Moorböden. Maataloustieteellinen Aikakauskirja 36, 77–84.
- EHRHARDT, F., 1961: Untersuchungen über den Einfluß des Klimas auf die Stickstoffnachlieferung von Waldhumus in verschiedenen Höhenlagen der Tiroler Alpen. Forstw. Cbl. 80, 7/8, 193–215.
- ELLENBERG, H., 1939: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. Niedersachsen 5, 3–135.
- 1952: Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Landwirtsch. Pflanzensoziologie II, Stuttgart, 143 p.
- 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Stuttgart, 136 p.
- 1958: Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). Handb. Pflanzenphysiologie 4, 638–708.
- 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, 943 p.
- 1964: Stickstoff als Standortsfaktor. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 77, 3, 82–92.
- 1968: Zur Stickstoff- und Wasserversorgung ungedünfter und gedünfter Feuchtwiesen – ein Nachwort. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, 41, 194–200.
- ESCHMANN, K. H., 1966: Verunreinigung der Sihl. Wasser- u. Energiewirtsch. 3, 48–69.
- ESKUCHE, V., 1962: Herkunft, Bewegung und Verbleib des Wassers in den Böden verschiedener Pflanzengesellschaften des Erfttales. Arb. Bundesanst. Vegetationskartierung, Stolzenau/Weser, 72 p.
- EVERS, F. H., 1963: Die Wirkung von Ammonium- und Nitrat-Stickstoff auf Wachstum und Mineralstoffhaushalt von *Picea* und *Populus*. Z. Bot. 51, 91–111.
- 1964: Die Bedeutung der Stickstoffform für Wachstum und Ernährung der Pflanzen, insbesondere der Waldbäume. Mitt. Ver. forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzücht. 14, 19–37.
- FABRY, R., 1950: Bodenkunde für Schule und Praxis. München, 258 p.
- FIEDLER, H. J., 1964, 1965: Die Untersuchung der Böden. Dresden, I, 235 p., II, 256 p.
- FIRBAS, F., 1931: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorplanten. Jb. Wiss. Bot. 74, 4/5, 459–696.
- 1952: Einige Berechnungen über die Ernährung der Hochmoore. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, 25, 177–200.
- GAMS, H., 1957: Kleine Kryptogamenflora. IV, 4^e éd., Stuttgart, 240 p.
- GAUGER, W., und H. ZIEGENSPECK, 1930: Untersuchungen über ein klimatisch bedingtes jahresperiodisches Schwanken der Bodenreaktion im lebenden Hochmoor. Bot. Arch. 30, 109–166.
- GOERS, S., 1951: Lebenshaushalt der Flach- und Zwischenmoorgesellschaften im württembergischen Allgäu. Veröff. Landesstelle Naturschutz u. Landschaftspflege 20, 169–246.
- 1961: Das Pfrunger Ried. Veröff. Landesstelle Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemberg 27, 5–45.
- 1963: Beiträge zur Kenntnis basiphiler Flachmoorgesellschaften. 1. Teil: Das Davallseggenmoor. Veröff. Landesstelle Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemberg 31, 7–30.

- GREB, H., 1957: Der Einfluß tiefer Temperatur auf die Wasser- und Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung für das «Xermorphieproblem». *Planta* 48, 523–563.
- GREIG-SMITH, P., 1964: Quantitative plant ecology. Londres, 2^e éd., 256 p.
- GROSSE-BRAUCKMANN, G., 1962: Zur Moorgliederung und Ansprache. *Z. Kulturtechnik* 3, 6–29.
- GRÜNING, P., 1955: Über den Einfluß der Entwässerung auf die Flachmoorvegetation und auf den Zuwachs der Fichte und Bergföhre im Flyschgebiet der Voralpen. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes.* 31, 2, 421–492.
- HESSELMAN, H., 1910: On vattnets syrehalt och dess inverkan på skogsmarkens försumpning och skogens växtlighet. *Medd. Stat. Skogsförs. Anst.* 7, 91–211.
- 1917: Studien über die Nitratbildung in natürlichen Böden und ihre Bedeutung in pflanzenökologischer Hinsicht. *Medd. Stat. Skogsförs. Anst.* 21, 297–527.
- 1927: Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Rohhumusdecke für die erste Entwicklung der Kiefern- und Fichtenpflanze. *Medd. Stat. Skogsförs. Anst.* 23, 337–432.
- HÖHN, W., 1936: Vegetationsstudien in Oberiberg. Die hygrophilen Pflanzengesellschaften. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 46, 365–411.
- HOEHNE, H., 1962: Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffgehalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. *Arch. Forstwes.* 11, 1085–1141.
- HOLMEN, H., 1964: Forest ecological studies on drained peat land in the province of Uppland, Sweden. *Stud. Forest. Suecica* 16, 236 p.
- JACCARD, P., 1928: Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. *Abderhaldens Hdb. Biol. Arbeitsmeth.* 11, 1, 165–202.
- JENSEN, U., 1961: Die Vegetation des Sonnenberger Moores im Oberharz und ihre ökologischen Bedingungen. *Veröff. Niedersächs. Landesverwalt. Naturschutz u. Landschaftspflege* 1, 1–85.
- KAUSCH, W., 1957: Die Transpiration als Ursache für tägliche Grundwasserschwankungen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 70, 9, 436–444.
- KELLER, R., 1961: Gewässer und Wasserhaushalt des Festlandes. Berlin, 520 p.
- KLIKA, J., 1941: Ein Beitrag zur Typologie der Wiesen in Ost-Böhmen. *Sborník České Akad. Zeměd.* 16, 27–33.
- KLÖTZLI, F., 1968: Streuwiesen und Moore der Nordschweiz und ihre Grundwasserverhältnisse. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz (en impression)*.
- KOCH, W., 1926: Die Vegetationseinheiten der Linthebene. *Jb. St-Gall. Naturw. Ges.* 61, 4–144.
- 1928: Die höhere Vegetation der subalpinen Seen und Moorgebiete des Val Piora. *Z. Hydrologie* 4, 131–175.
- KOTILAINEN, M., 1927: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, besonders der Reaktion des Torfbodens. *Finska Mosskulturfören.* 7, 1–219.
- KOVÁCS, M., 1964: Zönologische und experimentell-ökologische Untersuchungen in der Umgebung von Parád. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 10, 175–211.
- 1968: Nitrification capacity of the soils of marshy and hay meadows. *Acta Agron. Acad. Sci. Hung.* 17, 25–36.
- KUBIËNA, W. L., 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Stuttgart, 392 p.
- KUNTZE, H., 1965: Physikalische Untersuchungsmethoden für Moor- und Anmoorböden. *Landwirtsch. Forsch.* 18, 178–191.
- LAATSCH, W., 1957: Dynamik der mitteleuropäischen Mineralböden. Dresden, Leipzig, 4^e éd., 289 p.
- LEMON, E. R., and A. E. ERICKSON, 1952: The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum microelectrode. *Soil Sci. Soc. Amer.* 16, 160–163.
- 1955: Principle of the platinum microelectrode as a method of characterizing soil aeration. *Soil Sci.* 79, 383–392.

- LEÓN, R., 1968: Balance d'eau et d'azote dans les prairies à litière des altentours de Zurich. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zurich, 41 (en impression).
- LOSSAINT, P., et R. M. ROUBERT, 1964: La minéralisation de l'azote organique dans quelques humus forestiers acides. Ann. Inst. Pasteur 107, 178–187.
- LÖTSCHERT, W., 1963: Mikrotopographische pH-Messung in Hoch- und Flachmooren. Z. Bot. 51, 452–467.
- 1964: Neuere Untersuchungen zur Frage jahreszeitlicher pH-Schwankungen. Angew. Bot. 38, 255–268.
- und K. HORST, 1962: Zur Frage jahreszeitlicher pH-Schwankungen. II. Untersuchungen an Heide- und Waldstandorten. Flora 152, 689–701.
- und C. ULLRICH, 1960: Zur Frage jahreszeitlicher pH-Schwankungen an natürlichen Standorten. Flora 150, 657–674.
- LUMIALA, O. V., 1945: Über die Standorsfaktoren bei den Wasser- und Moorpflanzen sowie deren Untersuchung. Ann. Acad. Sci. Fenn. Serie a IV, Biol. 6, 1–47.
- LUNDEGÅRDH, H., 1957: Klima und Boden. Jena, 5^e éd., 584 p.
- LUTHIN, J., 1966: Drainage engineering. New York, 250 p.
- und F. RICHARD, 1965: Zur Untersuchung der Wasserbewegung in Hangböden mit unvollkommener Durchlässigkeit. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 41, 6, 305–368.
- MÄRKI, E., 1967: Die Verunreinigung des Rheins von seinen Quellflüssen bis zum Bodensee. Wasser- u. Energiewirtsch. 12, 1–43.
- MARTHALER, H., 1939: Die Stickstoffernährung der Hochmoorpflanzen. Jb. Wiss. Bot. 88, 723–758.
- MATHEY, W., 1964: Observations écologiques dans la Tourbière du Cachot. Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat. 87, 3^e série, 103–135.
- MAXIMOV, N., 1929: The plant in relation to water. Londres, 451 p.
- MC INTYRE, D. S., 1967: Physical factors affecting operation of the oxygen cathode in unsaturated porous media. Soil Sci. 103, 2, 118–125.
- METSÄVAINO, K., 1931: Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Ann. Bot. Fenn. Vanamo 1, 1–417.
- MEYER, F., 1957: Über Wasser- und Stickstoffhaushalt der Röhrichte und Wiesen im Elb-alluvium bei Hamburg. Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg 11, 137–203.
- MORAVEC, J., 1966: Zur Syntaxonomie der *Carex-davalliana*-Gesellschaften. Folia Geobot. et Phytotax. Bohemoslov. 1, 3–25.
- und E. RYBNÍČKOVA, 1964: Die *Carex-davalliana*-Bestände im Böhmerwaldvorgebirge, ihre Zusammensetzung, Ökologie und Historie. Preslia 36, 376–391.
- MÜCKENHAUSEN, E., und H. ZAKOŠEK, 1961: Das Bodenwasser. Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch. 89, 400–414.
- v. MÜLLER, A., 1956: Über die Bodenwasser-Bewegung unter einigen Grünland-Gesellschaften des mittleren Wesertales und seiner Randgebiete. Angew. Pflanzensoziol. Stolzenau/Weser 12, 1–85.
- MÜLLER-STOLL, W. R., 1947: Der Einfluß der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. Planta 35, 225–251.
- NEUHÄUSL, R., J. MORAVEC, Z. NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, 1965: Synökologische Studien über Röhrichte, Wiesen und Auenwälder. Vegetace ČSSR, A I, Prague, 519 p.
- NIEMANN, E., 1963: Beziehungen zwischen Vegetation und Grundwasser. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 3, 3–36.
- OBERDORFER, E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziol. 10, 564 p.
- 1962: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. 2^e éd., Stuttgart, 987 p.
- PACKHAM, J. R., A. J. WILLIS and L. W. POEL, 1966: Seasonal variation of some soil features and the ecology of Kennel Field, Warwickshire. J. Ecol. 54, 383–401.
- PASSARGE, H., 1954: Beobachtungen über jahreszeitliche Schwankungen des Grundwasserstandes. Arch. Forstwes. 3, 5/6, 475–486.
- PHILIPPI, G., 1963: Zur Gliederung der Flachmoorgesellschaften des Südschwarzwaldes und der Vogesen. Beitr. Naturk. Forsch. SW-Deutschl. 22, 113–135.

- v. PRAAG, H., et G. MANIL, 1965: Observations *in situ* sur les variations des teneurs en azote minéral dans les sols bruns acides. Ann. Inst. Pasteur Suppl. 109, 256–271.
- RANEY, W. A., 1949: Field measurement of oxygen through soil. Soil Sci. Soc. Amer. 14, 61–65.
- RICHARD, F., 1963a: Wassergehalt und Wasserbewegung im Boden. Schweiz. Landwirtsch. Forsch. 2, 145–160.
- 1963b: Wasserhaushalt und Entwässerung von Weideböden. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 39, 247–269.
- 1964: Der Bodenwasserhaushalt. Sorption und Desorption in schwer durchlässigen Böden. Schweiz. Z. Verm., Kulturtechn. u. Photogramm. 5, 1–24.
- und J. BEDA, 1953: Methoden zur Bestimmung der Wasserbindung und der Porengrößen in natürlich gelagerten Waldböden. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 29, 17–37; 293–314.
- RODE, A. A., 1959: Das Wasser im Boden. Berlin, 464 p.
- RUDOLPH, H., und K. BREHM, 1965: Kationenaufnahme durch Ionenaustausch? Neue Gesichtspunkte zur Frage der Ernährungsphysiologie der Sphagnen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 78, 484–491.
- RUNGE, M., 1965: Untersuchungen über die Mineralstickstoff-Nachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. Flora 155, 353–386.
- SCHMEIDL, H., 1962: Kleinklimatische Vergleiche in Moorgebieten. Wetter u. Leben 14, 77–82.
- 1964: Bodentemperaturen in Hochmoorböden. Bayer. Landwirtsch. Jb. 41, 115–122.
- SIMONIS, W., 1948: CO₂-Assimilation und Xeromorphie von Hochmoorpflanzen in Abhängigkeit vom Wasser- und Stickstoffgehalt des Bodens. Biol. Zbl. 67, 77–83.
- SJÖRS, H., 1950: On the relation between vegetation and electrolytes in North Swedish mire waters. Oikos 2, 241–258.
- STEUBING, L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin, 262 p.
- STREET, H. E., and D. E. G. SHEAT, 1958: The absorption and availability of nitrate and ammonia. Handb. Pflanzenphysiol. VIII, 150–165.
- THURNER, A., 1967: Hydrogeologie. Vienne, 350 p.
- TÜXEN, R., 1954: Pflanzengesellschaften und Grundwasserganglinien. Angew. Pflanzensoziol. (Stolzenau/Weser) 8, 64–98.
- 1958: Die Eichung von Pflanzengesellschaften an Torfprofiltypen. Ein Beitrag zur Koinzidenzmethode in der Pflanzensoziologie. Angew. Pflanzensoziol. (Stolzenau/Weser) 15, 131–141.
- UTTINGER, H., 1966: Klimatologie der Schweiz, E, Niederschlag. 4. Teil. Beih. Ann. Schweiz. Meteorolog. Zentralanst.
- VÁLEK, B., 1951: Les associations du *Caricetum davallianae* dans les sols à réaction acide. Věstnik České společn. Nauk. Tr. Mat. Prir. 6, 1–10.
- 1960: Die ökologischen Bedingungen des Vorkommens von *Caricetum davallianae* in der Slowakei. Biologia (Bratislava) 15, 7, 481–497.
- 1962: Die Böden einiger Gesellschaften von Moorpflanzen in Böhmen. Naklad. Českosl. Akad. Věd. 72, 2, 1–113.
- WALTER, H., 1962: Grundlagen der Pflanzenverbreitung, Teil 1: Standortslehre. 2^e éd., Stuttgart, 525 p.
- und H. LIETH, 1960–1964: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena, 1. Lief. 1960, 2. Lief. 1964.
- WECHMANN, A., 1964: Hydrologie. Munich, 535 p.
- ZOBRIST, L., 1935: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen des *Schoenetum nigricantis*. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 18, 144 p.
- ZÖTTL, H., 1958a: Die Abhängigkeit der Bodentemperatur vom Wasserhaushalt wechselfeuchter Standorte. Forstwiss. Cbl. 77, 330–335.
- 1958b: Die Bestimmung der Stickstoffmineralisation im Waldhumus durch den Brutversuch. Z. Pflanzenernähr., Düngung, Bodenkunde 81, 35–50.
- 1965: Anhäufung und Umsetzung von Stickstoff im Waldboden. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 78, 167–180.

TABLEAU DES ASSOCIATIONS ETUDIEES

TRICHOPHORETUM

Numéro du relevé
 altitude (m)
 inclinaison (°) et exposition
 recouvrement (%) strate herbacée
 strate muscinale
 hauteur moyenne de la végétation (cm)
 surface (m²)
 augmentée (m²)
 nombre d'espèces

Caractéristiques des associations

Tomentypnum nitens

Sphagnum compactum
Dicranum bergeri

Différentielles du Tomenthypno - Trichophoretum

(p.p. espèces du *Tofieldietalia*)

Tofifolia calyculata
Pinguicula vulgaris
Primula farinosa
Carex hostiana
 " *davalliana*
Parnassia palustris
Euphrasia picta et montana
Eriophorum latifolium
Briza media
Selaginella selaginoides
Prunella vulgaris
Centaurea jacea
Leontodon hispidus
Carex pulicaris
Juncus articulatus
Bartsia alpina
Bellidiastriatum michelii
Carex flava
 " *flacca*
Campylium stellatum
Drepanocladus intermedius
Fissidens adiantoides
Bryum pseudotriquetrum
Ctenidium molluscum
Barbula reflexa

Différentielles du Sphagno - Trichophoretum

(p.p. espèces du *Caricetalia fuscae*)

Viola palustris
Juncus filiformis
Drosera rotundifolia
Rhynchospora alba
Anthoxanthum odoratum
Nardus stricta
Calluna vulgaris
Polygonum serpyllifolia
Pleurozium schreberi
Aulacomium palustre
Rhacomitrium canescens
Sphagnum acutifolium

Compagnies

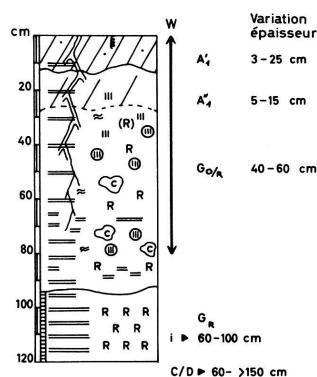
Trichophorum caespitosum ssp. austriacum

Trichophorum caespitosum
Molinia coerulea
Potentilla erecta
Carex panicea
Equisetum palustre
Carex fusca
 " *echinata*
Succisa pratensis
Eriophorum angustifolium
Festuca rubra
Homogyne alpina
Orchis latifolia
Picea excelsa †
Carex rostrata
Drosera obovata
Willemetia stipitata
Galium palustre
Juncus effusus
Orchis incarnata
Caltha palustris
Ranunculus breyninus
Trifolium pratense
Agrostis alba
Chrysanthemum leucanthemoides
Trollius europaeus
Carex palessensis
Menyanthes trifoliata
Pedicularis palustris
 " *silvatica*
Swertia perennis
Carex capillaris
Trichophorum alpinum
Sanguisorba officinalis
Arnica montana
Plantago alpina

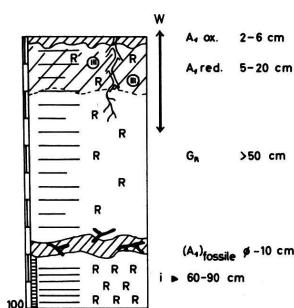
Sphagnum subsecundum
Thuidium philiberti
" delicatulum
Sphagnum palustre
Hylocomium splendens
Drepanocladus exannulatus
Scleropodium purum
Scapania spec.
Climaciolum dendroides
Acrocladium cuspidatum

PROFILS PÉDOLOGIQUES

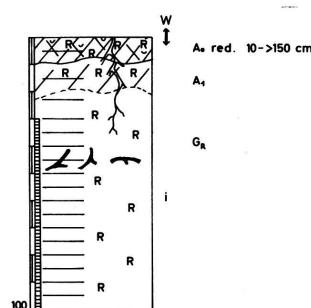
AI Junco-Filipenduletum



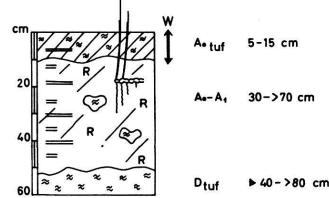
BI Card.-Scirpetum silvatici



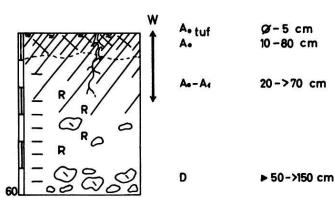
CI Epil.-Caricetum rostratae



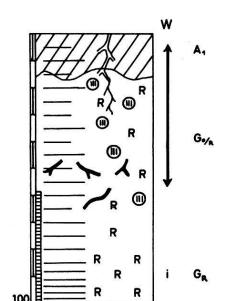
D III Juncetum subnodulosi



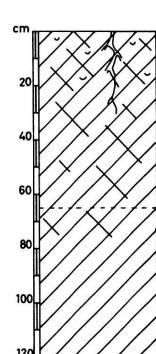
EI Caricetum davallianae



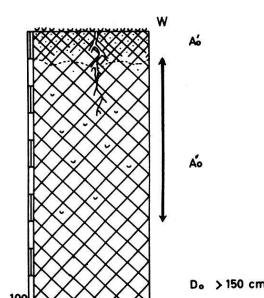
F Caric. ferrugino-davallianae



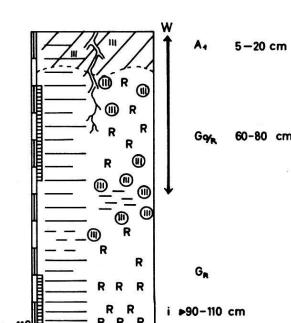
G Tomenthypno-Trichophoretum



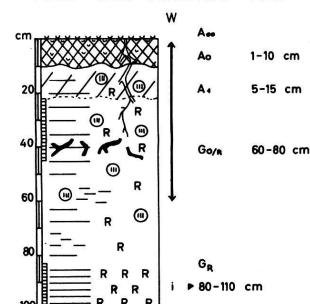
H Sphagno-Trichophoretum



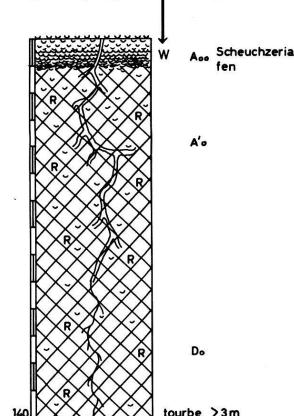
J Carici pul.-Juncetum effusi



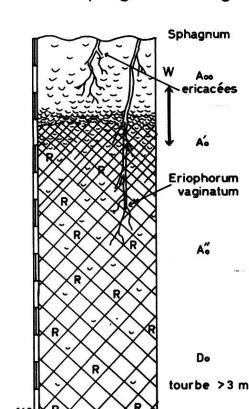
K III Viola-Juncetum effusi



L Caricetum limosae



M Sphagnetum magellanicum



LÉGENDE

LITIÈRE

- lâche
- cohérente
- fortement agglutinée

HUMUS

- |||| MULL = riche en humus
- ||| peu décomposé
- || grumeleux
- || amorphe
- xXXX MOR pâteux
- XXX peu décomposé
- XXX grumeleux
- X/X transition Mull / Mor (=Moder)

TEXTURE

- sableuse sans carbonates
- limoneuse
- argileuse
- idem avec carbonates

TUF

- c = avec carbonates
- tuf
- r = riche en sable

LOMBRICS

ENRACINEMENT

- zone des racines principales
- secondaires
- racines fossiles

LIMITES DES HORIZONS

NETTE

DIFFUSE

OXYDO - RÉDUCTION

EXCRÉTIONS DE GLEY

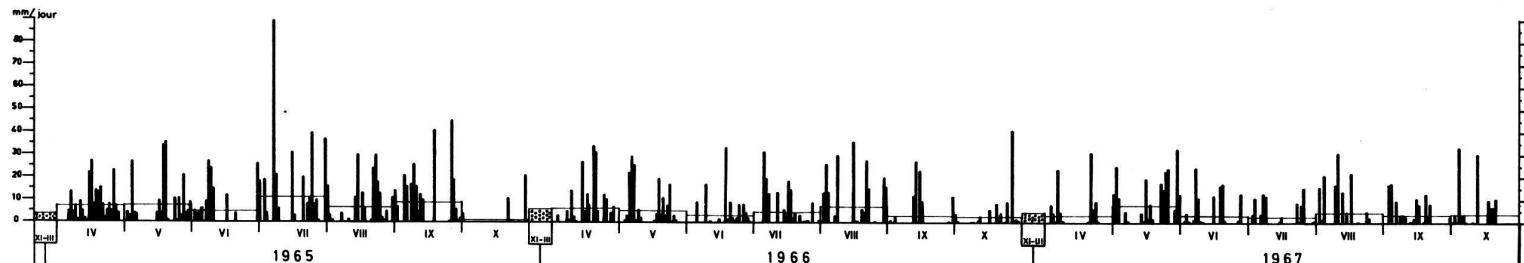
GLY DE CONTRASTE

R R R réduction

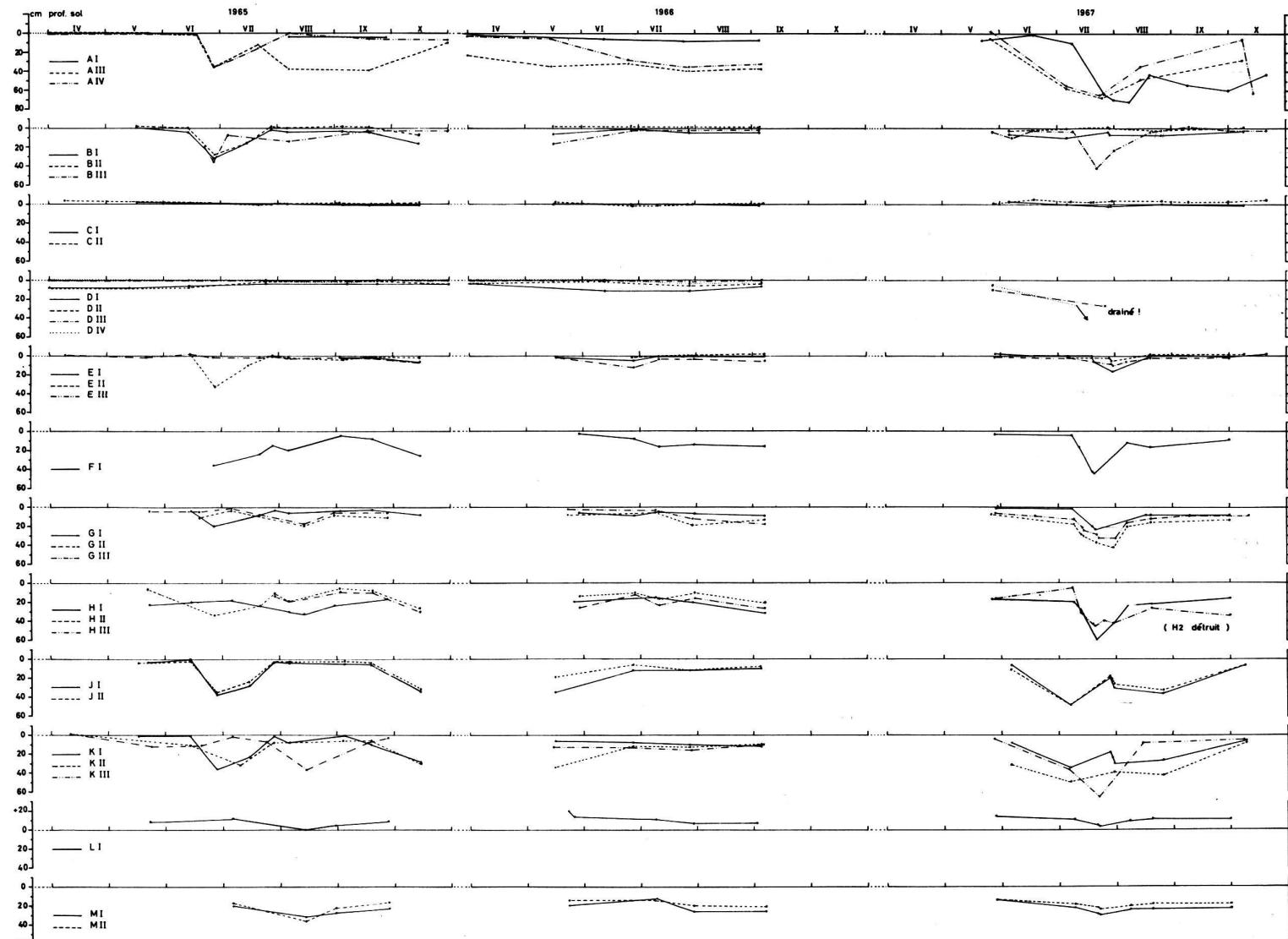
DIVERS

- sol comprimé
- W variation de la nappe d'eau
- i > 80-110 couche imperméable, débutant entre 80 et 110 cm

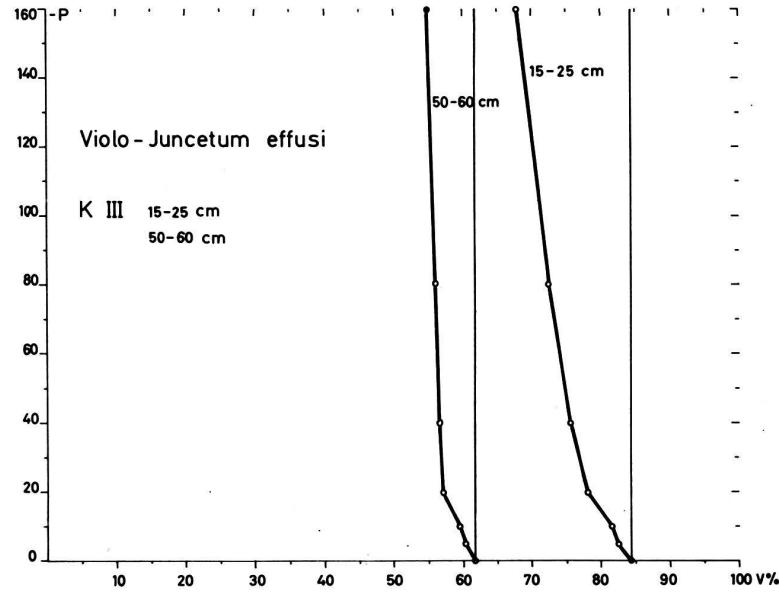
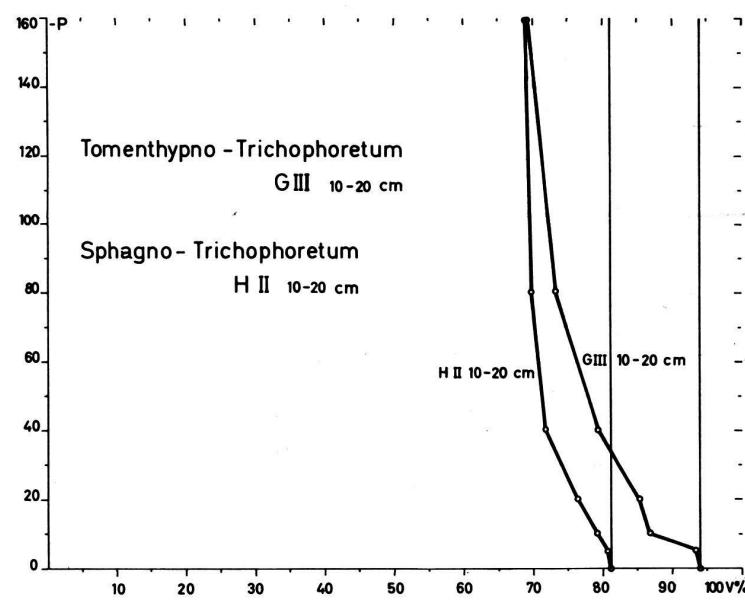
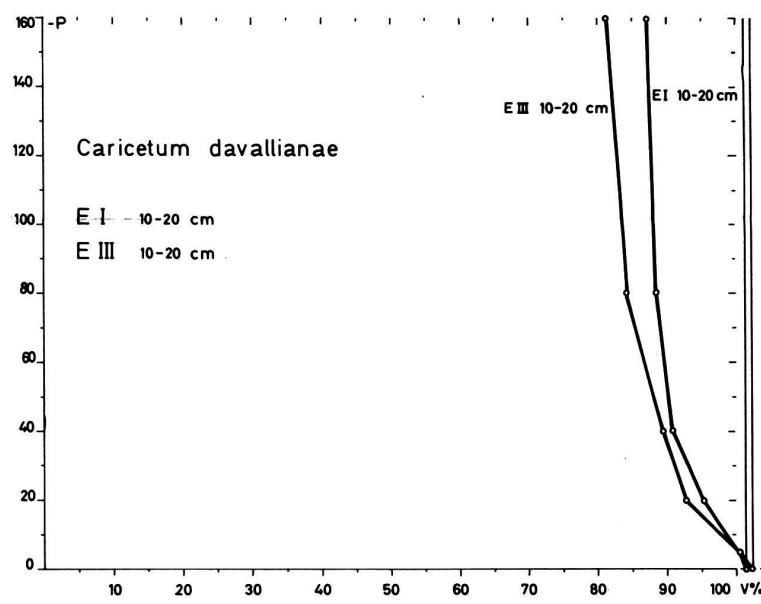
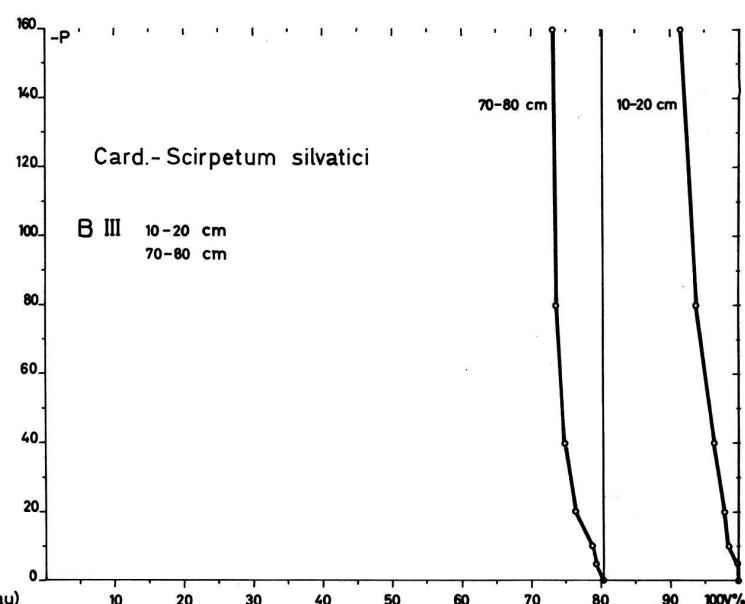
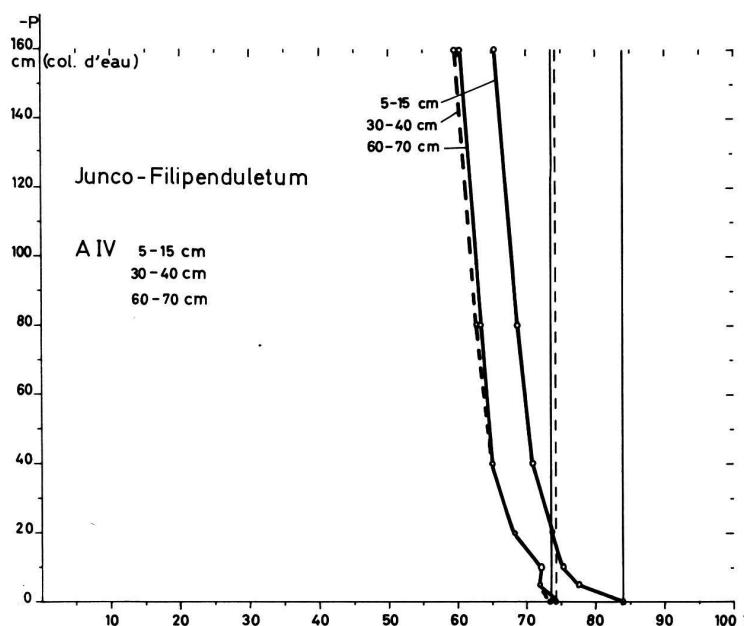
PRECIPITATIONS



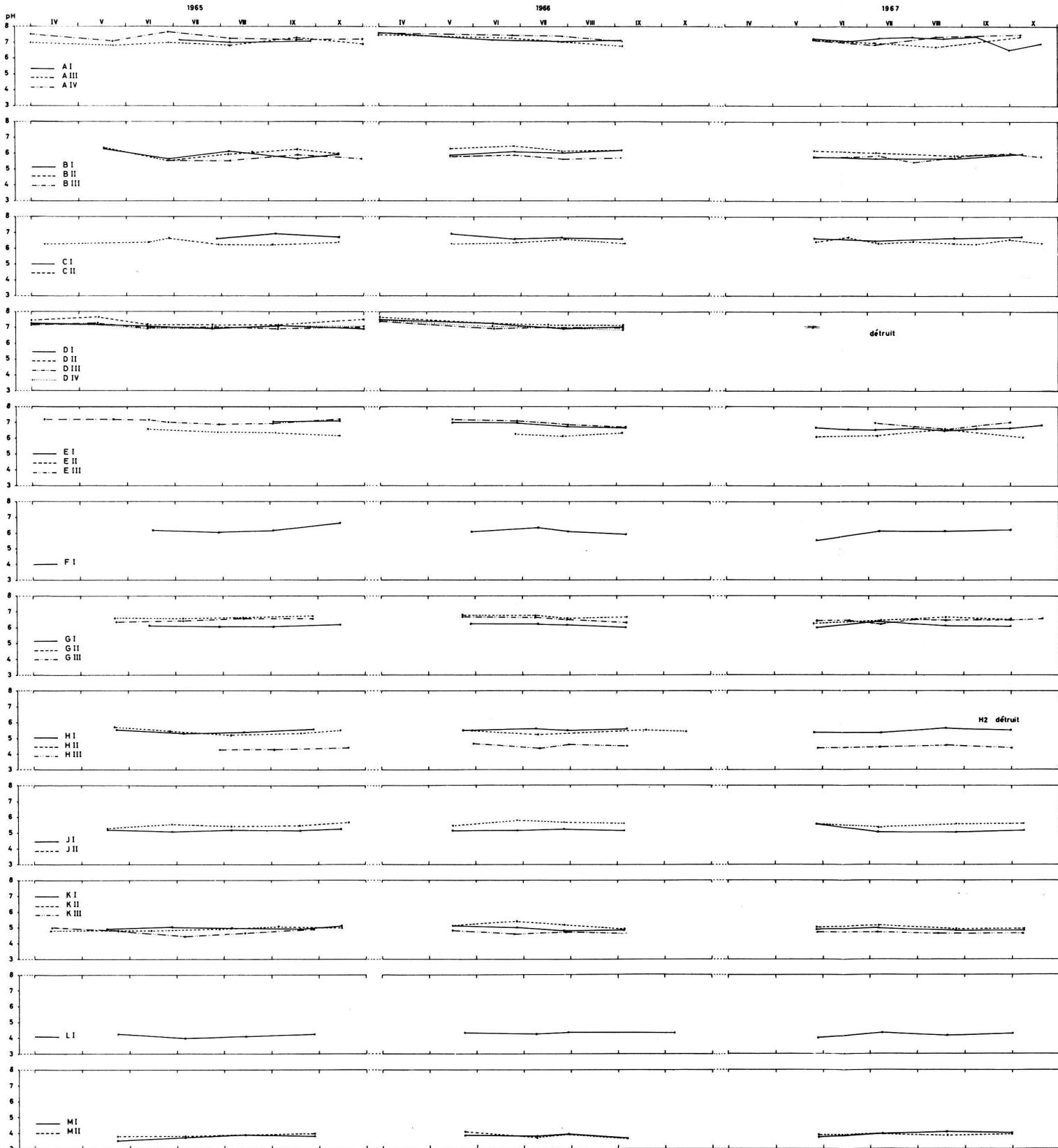
VARIATION VERTICALE DE LA NAPPE PHREATIQUE



COURBES DE SORPTION

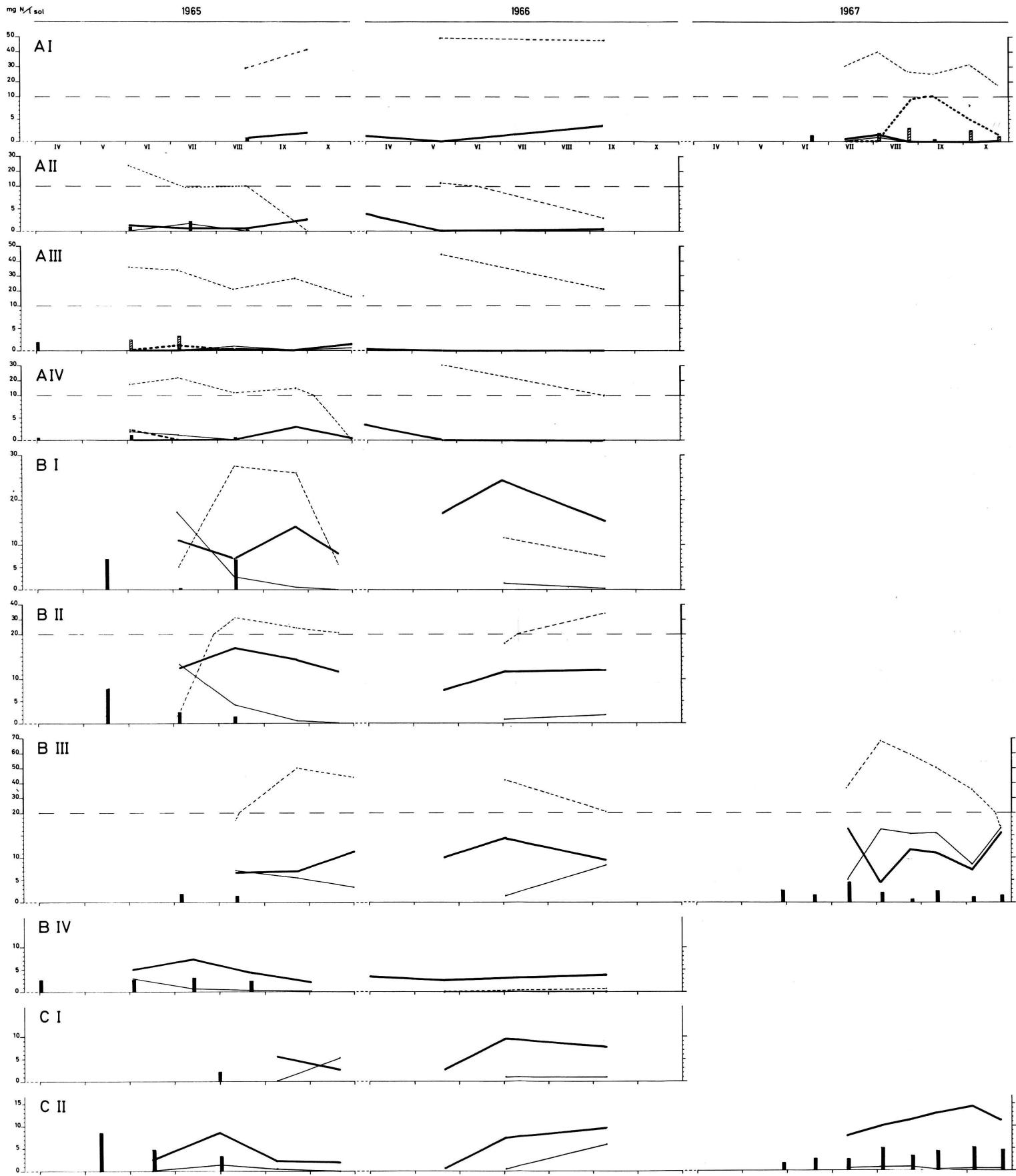


VARIATION SAISONNIERE DU PH



MINERALISATION DE L'AZOTE

$\text{NH}_4\text{-N}$	a	$\text{NO}_3\text{-N}$	x	a,x : teneur initiale
/	b	/	y	b,y : accumulation au terrain
/	c	/	z	c,z : accumulation en incubateur



MINERALISATION DE L'AZOTE

$\text{NH}_4\text{-N}$ | a
/ b
/ c

$\text{NO}_3\text{-N}$ | x
/ y
/ z

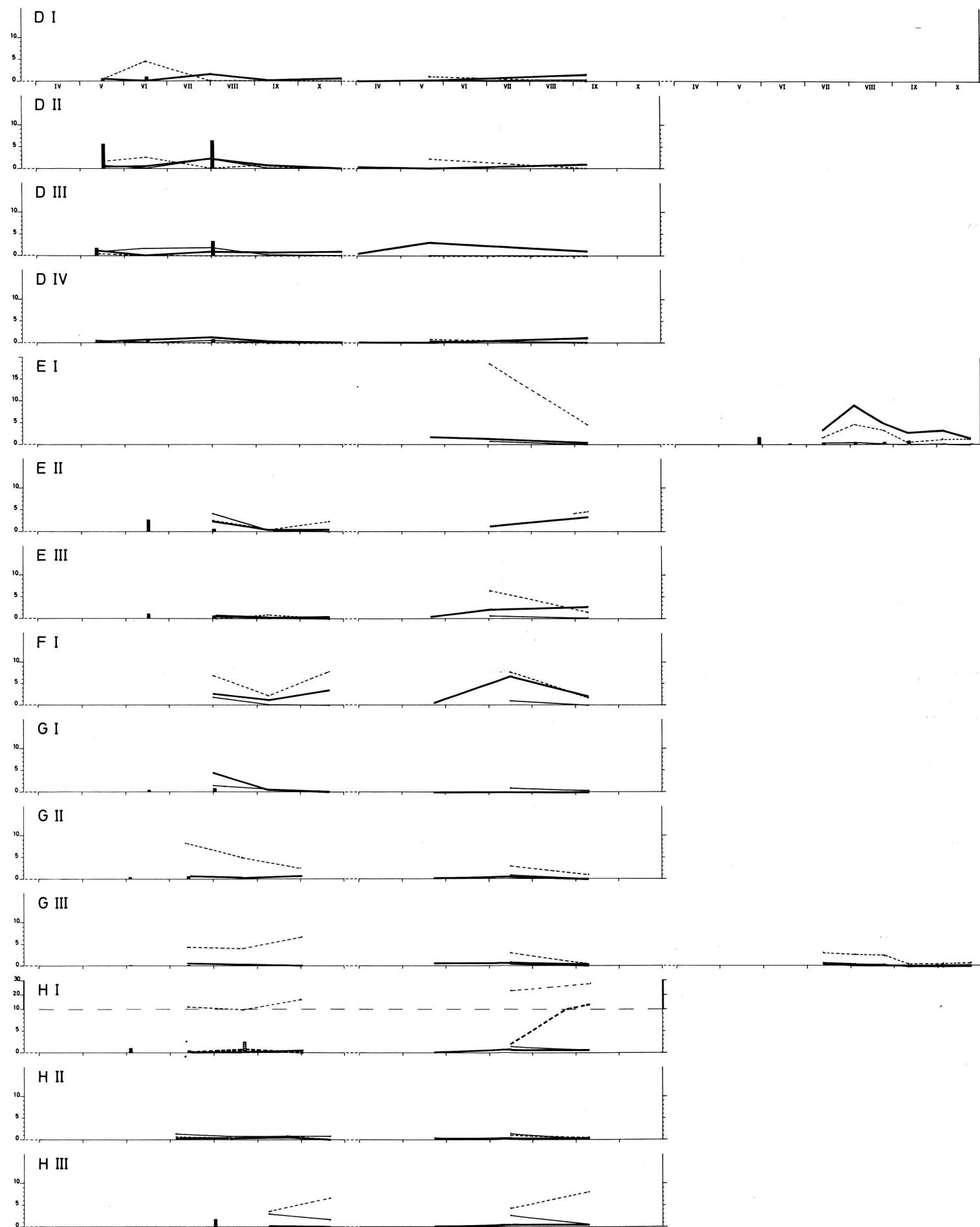
a,x : teneur initiale
b,y : accumulation au terrain
c,z : accumulation en incubateur

mg N/l sol

1965

1966

1967

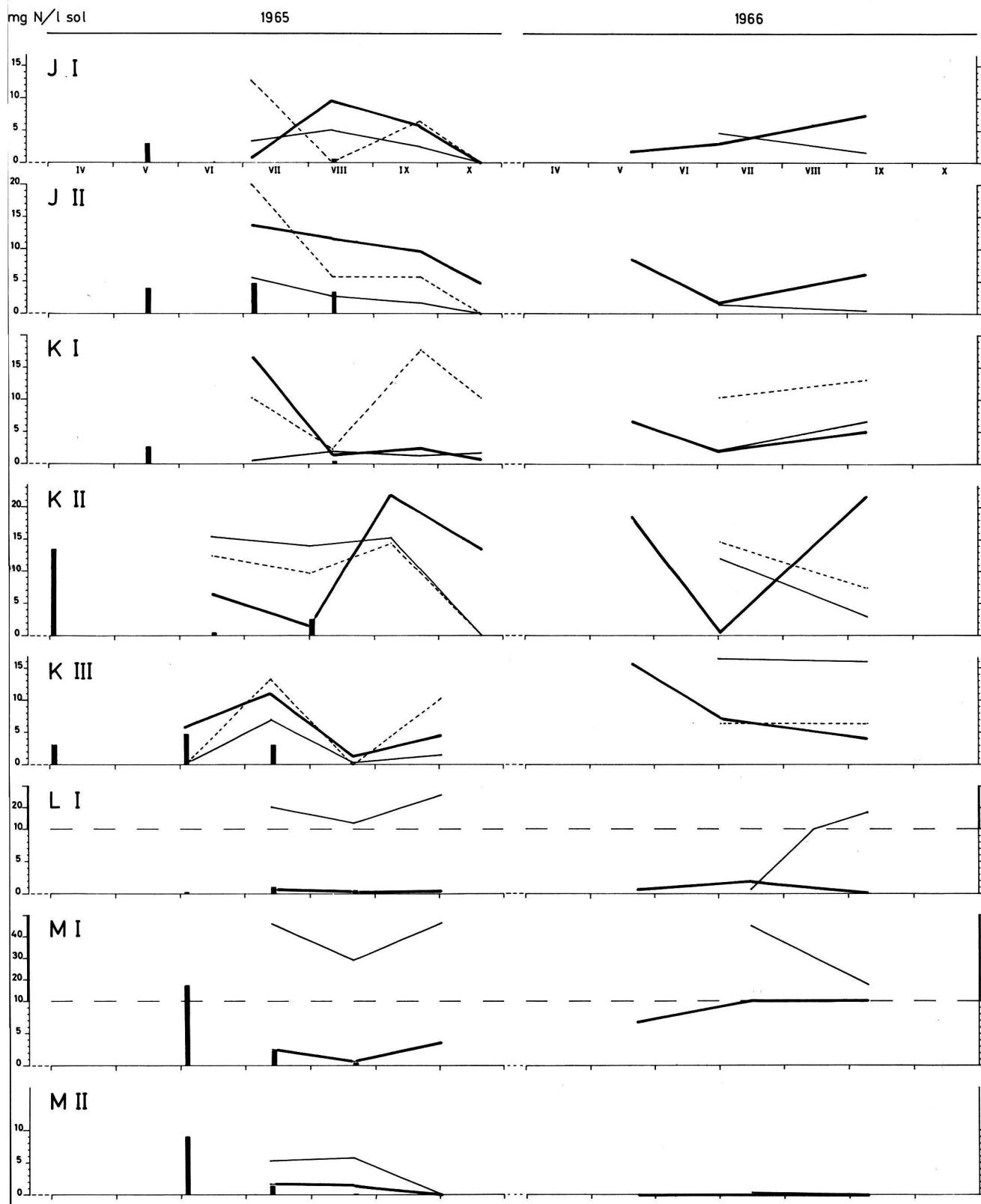


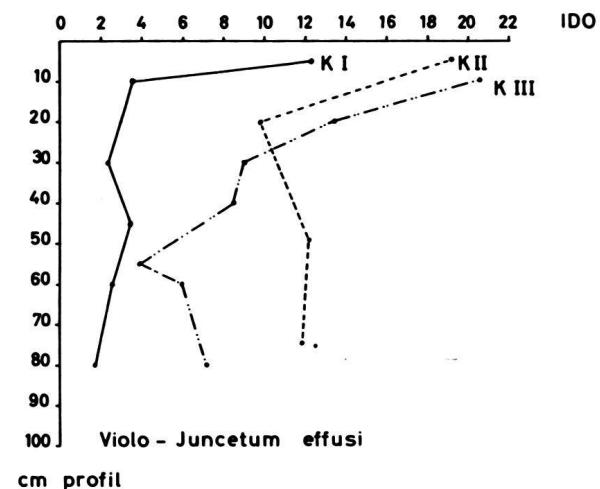
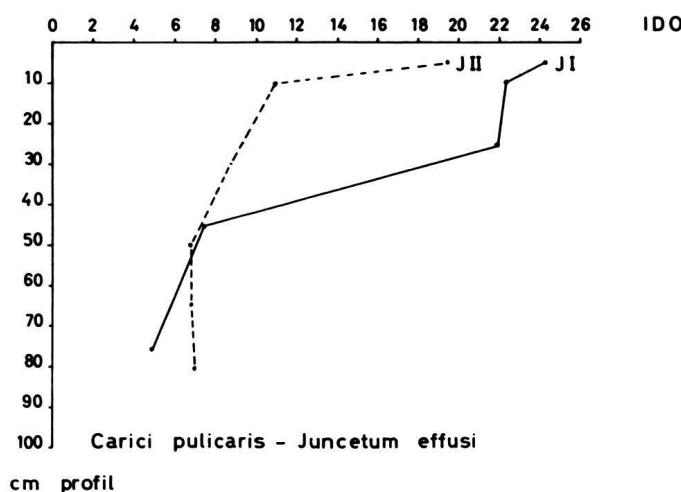
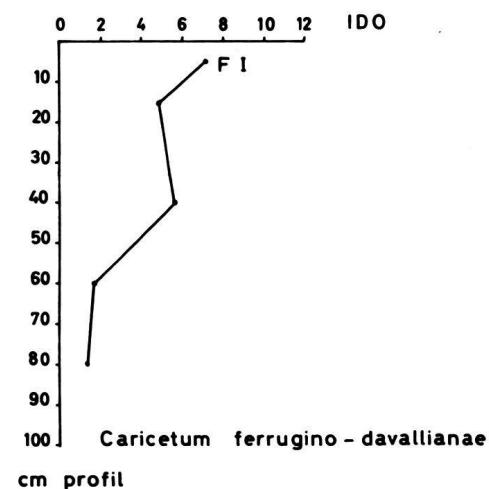
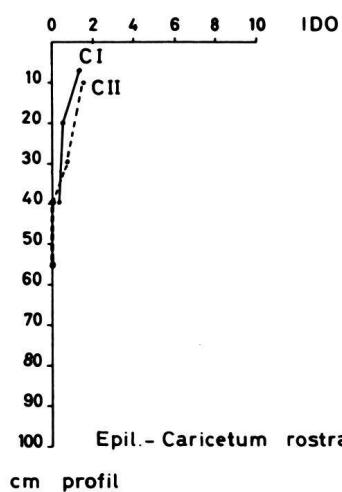
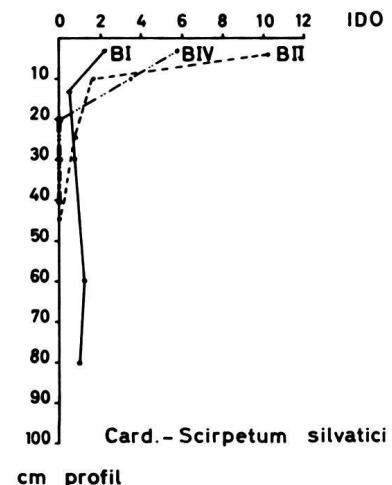
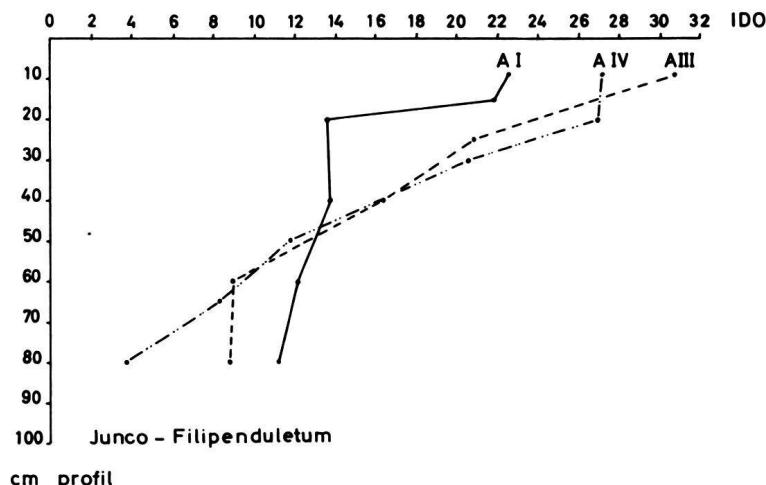
MINERALISATION DE L'AZOTE

NH₄-N
/ a
/ b
/ c

NO₃-N
/ x
/ y
/ z

a,x : teneur initiale
b,y : accumulation au terrain
c,z : accumulation en incubateur



INDICE DE DIFFUSION DE L'OXYGENE (IDO) en $\text{g} \cdot 10^{-8} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ 

COURBES JOURNALIÈRES TYPIQUES DE LA TEMPÉRATURE

