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

Kapitel: B: Facteurs écologiques

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: 09.07.2025

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

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 phènomène 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 écouler, 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 survivance 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).

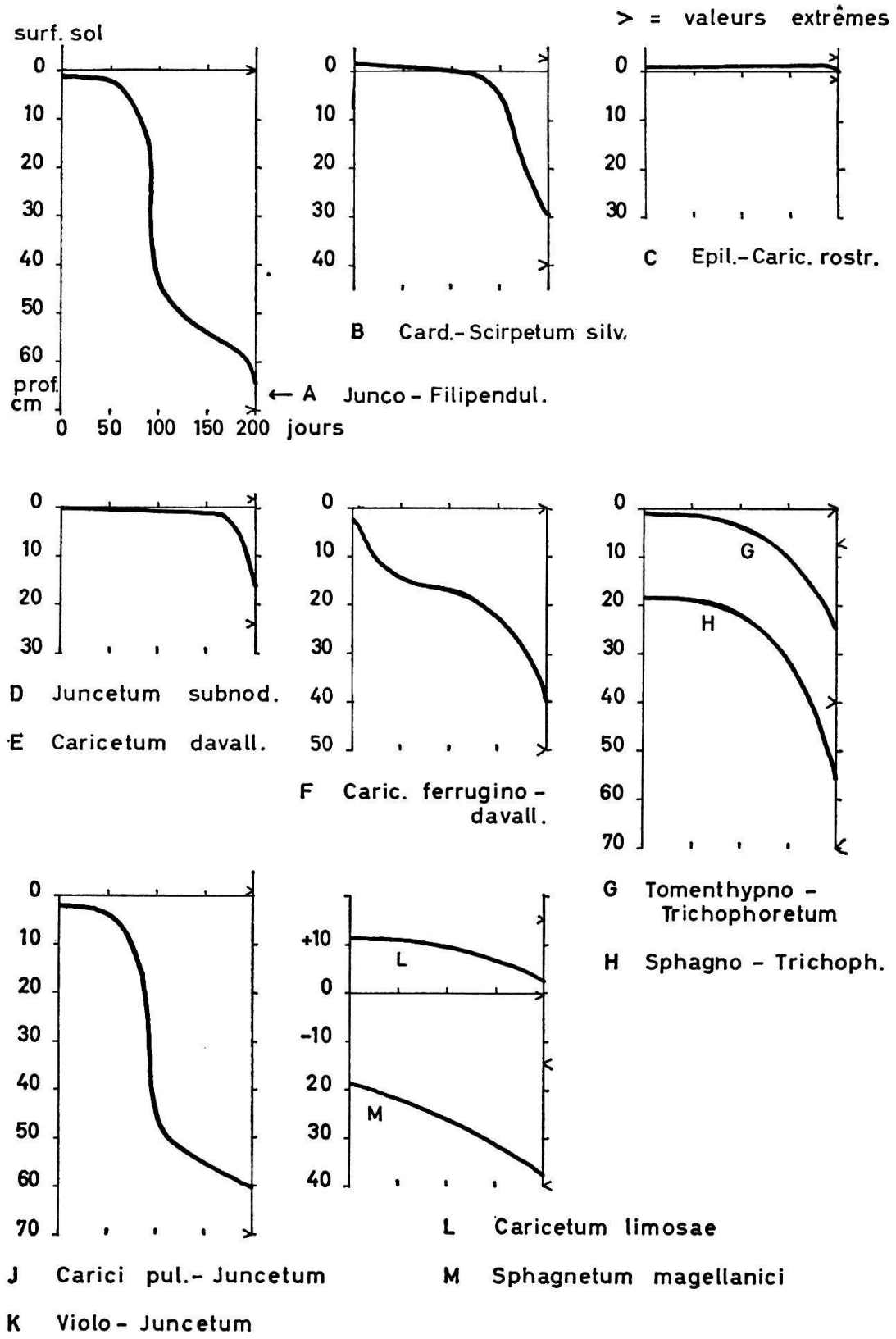
La forme de la courbe est spécifique pour chaque association ou groupe d'associations et peut même servir de critère sûr pour la différenciation des unités végétales (NIEMANN 1963, KLÖTZLI en impression).

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 HOOGHOUDT (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

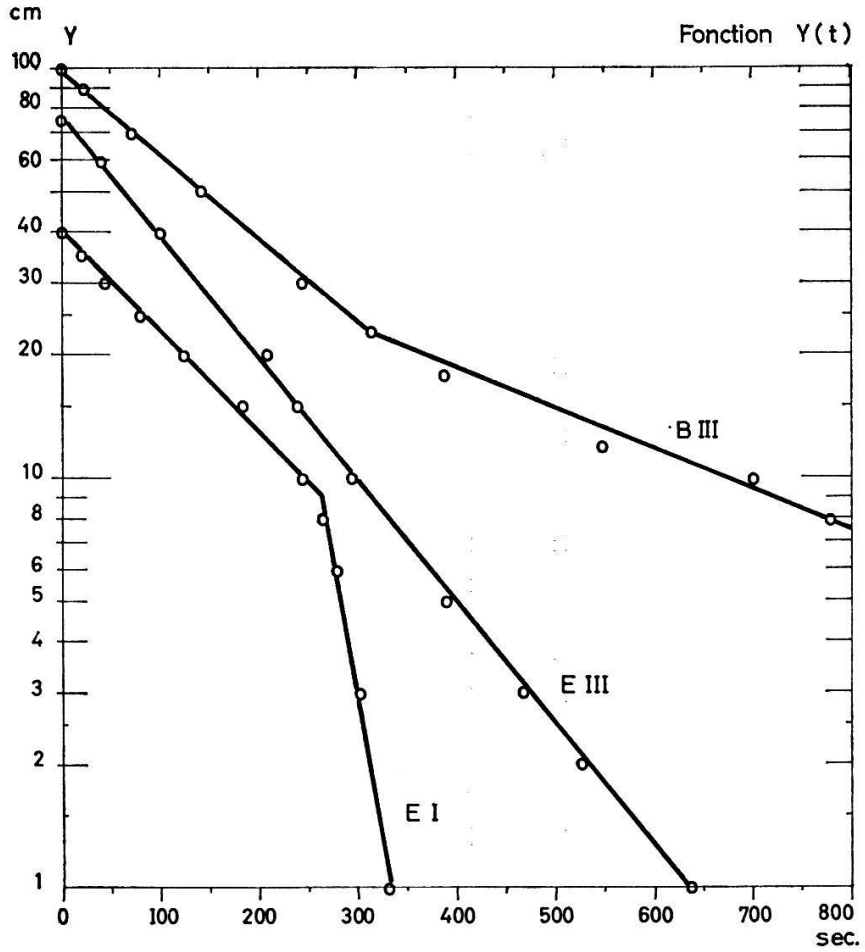


Tableau 3 Coefficient de perméabilité (k) et vitesse d'infiltration (v_f) au terrain (mesures uniques)

Association	Trou	N°	Profondeur	k (cm/j)	Inclinaison $\alpha°$	v_f (cm/j)	
Junco-Filipenduletum	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	drainé
		2	120–100	2,5	4	0,17	
	IV	1	60–30	255	12	57	
			30–10	85	12	18	
Cardamino-Scirpetum silvatici ...	I	1	90–50	12	1,5	0,3	
	II	1	60–30	18	5,5	1,7	
	III	1	100–20	136	8	19,1	
			20–5	55	8	7,8	
		2	100–20	139	3	7,3	
Epilobio-Caricetum rostratae	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	
Juncetum subnodulosi	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	
Caricetum davallianae	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	
		2	50–25	27	7,5	3,6	
	III	1	80–0	184	8	26	
		2	60–0	247	12	49	
Caricetum ferrugino-davallianae ..		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	
Tomenthypno-Trichophoretum ...	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	
Sphagno-Trichophoretum	I	1	135–120	4,6	4	0,3	
	III	1	135–125	0,9	2	0,03	
Carici pulicaris-Juncetum effusi ..	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	
Violo-Juncetum effusi	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	
Sphagnetum magellanici	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: $k < 2$ cm/24 h; la plupart des individus des deux *Junceta effusi* et du *Sphagno-Trichophoretum*
- perméabilité lente à moyenne: k 2 cm à 2 m/24 h; à cette classe appartiennent presque tous les groupements
- perméabilité moyenne: k 2 m à 10 m/24 h; *Caricetum davallianae*
- perméabilité grande: $k > 10$ m/24 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. EGGELSMANN 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	$k = 84$ cm/24 h
haut-marais drainé depuis 3 ans	$k = 65$ cm/24 h
haut-marais drainé depuis 40 ans	$k = 3$ cm/24 h

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

Sphagnetum magellanici M I	$k = 36$ cm/24 h
Sphagno-Trichophoretum H I	$k = 4{,}6$ cm/24 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 ± latéral de l'eau dans le sol

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

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

La densité apparente de mes sols (entre 10 et 20 cm) n'a été déterminée qu'une fois, et les teneurs en eau en $\%_v$ 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

[Δ] 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

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

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/cm^3: valeur standard généralement admise pour les sols sans humus, ϱ_r $SiO_2 = 2{,}65$ (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 Mlle 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 %
Violo-Juncetum effusi	K III	15–25	2,33	35
Cardamino-Scirpetum silvatici	B III	10–20	2,20	37
Caricetum davallianae	E I	10–20	1,82	40
Tomenthypno-Trichophoretum	G III	10–20	1,61	73
Caricetum davallianae	E III	10–20	1,60	84
Sphagno-Trichophoretum	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 $\%_{ov}$:

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

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 *Junco-Filipenduletum*	I	10–20	0,510		
	II	10–20	0,730		
	III	10–20	0,480		
	IV	5–15	0,720	2,45	0,706
		30–40	1,090	2,57	0,576
		60–70	1,053	2,60	0,595
B *Cardamino-Scirpetum silvatici* .	I	10–20	0,693		
	II	10–20	0,534		
	III	10–20	0,444	2,20	0,798
		70–80	1,061	2,56	0,586
	IV	10–20	0,478		
C *Epilobio-Caricetum rostratae* ..	I	10–20	0,635		
	II	10–20	0,157		
D *Juncetum subnodulosi*	I	10–20	0,260		
	II	10–20	0,525		
	III	10–20	0,250		
	IV	10–20	0,145		
E *Caricetum davallianae*	I	10–20	0,255	1,82	0,862
	II	10–20	0,165		
	III	10–20	0,159	1,60	0,900
F *Caricetum ferrugino-davallianae*		10–20	0,408		
G *Tomenthypno-Trichophoretum* .	I	10–20	0,144		
	II	10–20	0,165		
	III	10–20	0,139	1,61	0,914
H *Sphagno-Trichophoretum*	I	10–20	0,160		
	II	10–20	0,160		
	III	10–20	0,160	1,47	0,891
J *Carici pulicaris-Juncetum effusi*	I	10–20	0,964		
	II	10–20	1,007		
K *Violo-Juncetum effusi*	I	10–20	0,535		
	II	10–20	1,154		
	III	15–25	0,580	2,33	0,751
		50–60	0,959	2,51	0,618
L *Caricetum limosae*	I	10–20	0,122		
M *Sphagnetum magellanici*	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:

Junco-Filipenduletum	A IV	5–15 cm
		30–40 cm
		60–70 cm
Cardamino-Scirpetum silvatici ...	B III	10–20 cm
		70–80 cm
Caricetum davallianae	E I	10–20 cm
	E III	10–20 cm
Tomenthypno-Trichophoretum ...	G III	10–20 cm
Sphagno-Trichophoretum	H III	10–20 cm
Violo-Juncetum effusi	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 $cm^3 \cdot cm^{-2} \cdot 100\ cm^{-1}$). 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).

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

Volume d'eau drainé q, pour h = 100 cm

Association		Profil (cm)	q en $cm^3 \cdot cm^{-2} \cdot 100\ cm^{-1}$
Tomenthypno-Trichophoretum	G III	10–20	0,22
Caricetum davallianae	E I	10–20	0,145
	E III	10–20	0,18
Junco-Filipenduletum	A IV	5–15	0,16
		30–40	0,125
		60–70	0,12
Violo-Juncetum effusi	K III	15–25	0,13
		50–60	0,06
Sphagno-Trichophoretum	H II	10–20	0,12
Cardamino-Scirpetum silvatici	B III	10–20	0,075
		70–80	0,07

Interprétation des courbes (planche V)

Caricetum davallianae. 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 davallianae.*

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 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 A_1 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 cm^3 ($h = 100$ cm), d'un horizon à l'autre. On a fait plusieurs essais de drainage dans les terrains recouverts de *Juncus effusus*, mais apparamment 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 cm^3 d'eau par cm^3 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 compléxométriques. 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 microorganismes 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 hydrogeno-carbonate de calcium libèrent du CO_2 lorsqu'elles se rejoignent, ce phénomène étant à la base de la corrosion du calcaire dans le Karst.

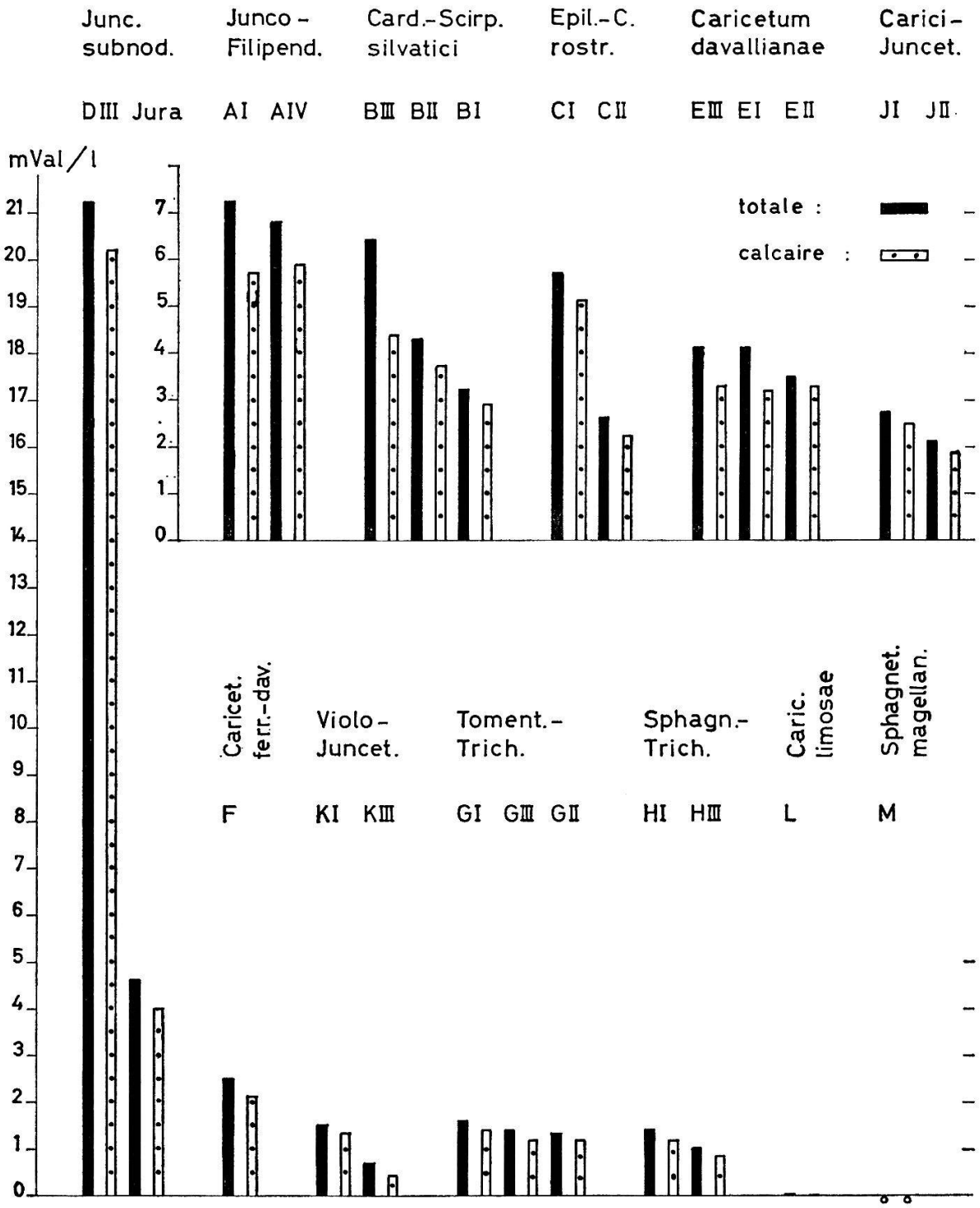
Ces indications fort intéressantes m'ont amené à élaborer une nouvelle formule écologique, tenant compte en même temps de la teneur en bases de l'eau et de son mouvement:

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 davallianae*. En voyant ces chiffres, on se rend immédiatement compte qu'il faut faire du *Caricetum ferrugino-davallianae* et du *Tomenthypno-Trichophoretum* des associations distinctes du *Caricetum davallianae* typique.

Tableau 6 Coefficients d'influence basique (i_B)

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

△ + = concrétions de tuf peu abondantes et localisées
++ = concrétions de tuf abondantes, en couche mince, sous la strate muscinale
+++ = concrétions 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 ($mVal \cdot cm^{-3}$)

$$\mathbf{i_B = q \cdot m}$$

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

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

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 «délogarithmisant» 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	*Juncetum subnodulosi*	7,1–7,3
A	*Junco-Filipenduletum*	6,9–7,3
E	*Caricetum davallianae*	6,2–6,9
C	*Epilobio-Caricetum rostratae*	6,4–6,7
G	*Tomenthypno-Trichophoretum*	6,1–6,6
B	*Cardamino-Scirpetum silvatici*	5,7–6,7
F	*Caricetum ferrugino-davallianae*	6,1
J	*Carici pulicaris-Juncetum effusi*	5,2–5,5
H	*Sphagno-Trichophoretum*	4,4–5,5
K	*Violo-Juncetum effusi*	4,7–5,0
L	*Caricetum limosae*	4,2
M	*Sphagnetum magellanici*	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**					
Junco-Filipenduletum	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	
Cardamino-Scirpetum silvatici .	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	
Epilobio-Caricetum rostratae ..	C I	6,70	6,5 –6,95	0,45	**6,25–6,95**
	C II	6,39	6,25–6,7	0,45	
Juncetum subnodulosi	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	
Caricetum davallianae	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	
Caricetum ferrugino-davallianae	F I	6,07	5,6 –6,65	1,05	–
Tomenthypno-Trichophoretum .	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**					
Sphagno-Trichophoretum	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	
Carici pulicaris-Juncetum effusi	J I	5,18	5,05–5,55	0,50	**5,05–5,8**
	J II	5,53	5,3 –5,8	0,50	
Violo-Juncetum effusi	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	
Caricetum limosae	L I	4,22	4,0 –4,35	0,35	–
Sphagnetum magellanici	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 «Torfanmoor», 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 Préalpes 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 A_0 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 physionomiquement 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 CO_2 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'influençant 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 CO_2 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

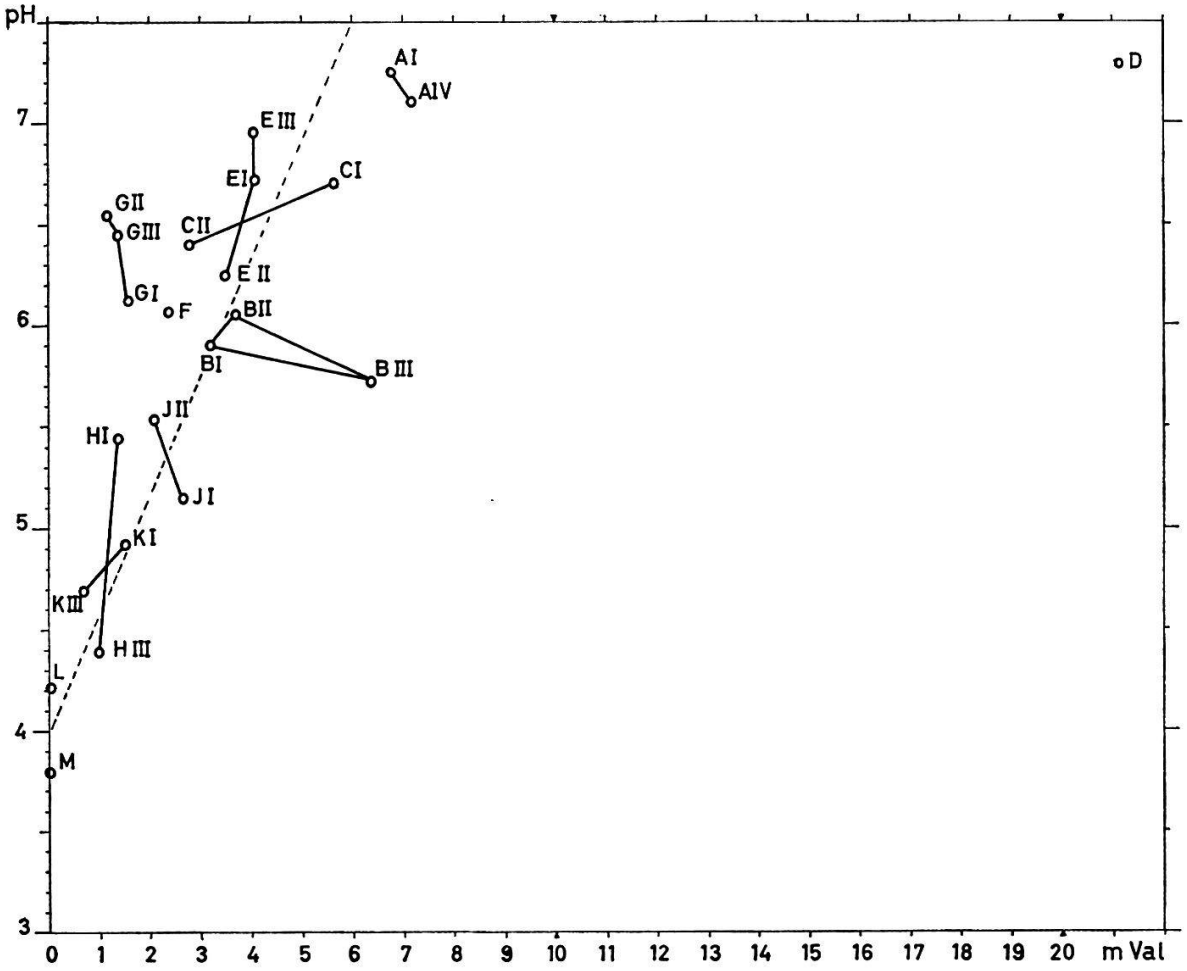
moment de la fonte des neiges. On pourrait penser à l'effet de dilution. En effet, l'eau de fonte provoque une baisse passagère de la teneur en bases de l'eau phréatique.

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 subnodulosi* (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 continuelle 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):

$$NH_3 + \text{hypochlorite} + \text{phénol} + NaOH \rightarrow \text{indophénol}$$

On mesure l'extinction de la solution bleue à 625 mμ (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 détrempés. 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—NH_3 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 NH_3—N/l, 0,01 mg NO_2—N, 0,4 mg NO_3—N

dans la Biber au-dessus de Biberbrugg

0,08 mg NH_3—N, 0,014 mg NO_2—N, 2,3 mg NO_3—N

MÄRKI (1967) a noté dans le Rhin à Tschamut

0,04 mg NH_3—N, 0 mg NO_2—N, 0,2 mg NO_3—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 pâturant). 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 dénitrifica-

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 EHRHARDT 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
Junco-Filipenduletum		A I	3,5
		A II	1,8
		A III	2,0
		A IV	2,2
Cardamino-Scirpetum silvatici		B I	11,4
		B II	12,5
		B III	11,6
		B IV	4,4
Epilobio-Caricetum rostratae		C I	5,6
		C II	9,4
Juncetum subnodulosi		D I	0,6
		D II	0,8
		D III	0,8
		D IV	0,4
Caricetum davallianae		E I	4,5
		E II	1,4
		E III	1,6
Caricetum ferrugino-davallianae		F I	2,0
Tomenthypno-Trichophoretum		G I	0,8
		G II	0,3
		G III	0,1
Sphagno-Trichophoretum		H I	1,8
		H II	0,2
		H III	0,4
Carici pulicaris-Juncetum effusi		J I	3,6
		J II	9,6
Violo-Juncetum effusi		K I	5,7
		K II	12,6
		K III	7,6
Caricetum limosae	0–20 cm	L I	0,8
Sphagnetum magellanici	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), EVERS (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 enfoncés 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

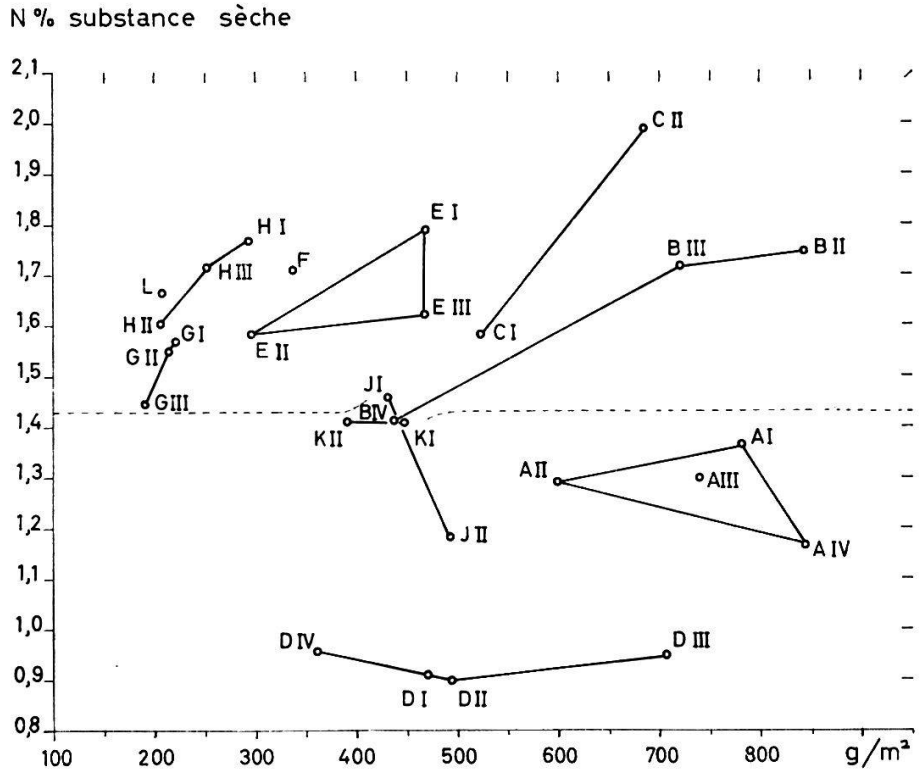
Association	Individu	Rendement△ g/m²	N % substance sèche▲	Amplitude
Junco-Filipenduletum	A I	683	1,37	
	A II	502	1,29	1,17–1,37
	A III	638	1,30	
	A IV	744	1,17	
Cardamino-Scirpetum silvatici ...	B II	744	1,75	
	B III	620	1,72	1,41–1,75
	B IV	341	1,41	
Epilobio-Caricetum rostratae	C I	424	1,58	
	C II	589	1,99	1,58–1,99
Juncetum subnodulosi	D I	369	0,91	
	D II	397	0,90	0,90–0,96
	D III	605	0,95	
	D IV	258	0,96	
Caricetum davallianae	E I	371	1,79	
	E II	202	1,58	1,58–1,79
	E III	368	1,62	
Caricetum ferrugino-davallianae ..	F I	240	1,71	
Tomenthypno-Trichophoretum ...	G I	126	1,56	
	G II	119	1,55	1,44–1,56
	G III	96	1,44	
Sphagno-Trichophoretum	H I	200	1,77	
	H II	113	1,60	1,60–1,77
	H III	156	1,71	
Carici pulicaris-Juncetum effusi ..	J I	333	1,46	
	J II	395	1,18	1,18–1,46
Violo-Juncetum effusi	K II	397	1,41	
	K III	348	1,41	
Caricetum limosae	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}



Associations à joncacées (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 joncacées 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 daval-*

lianae, 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:

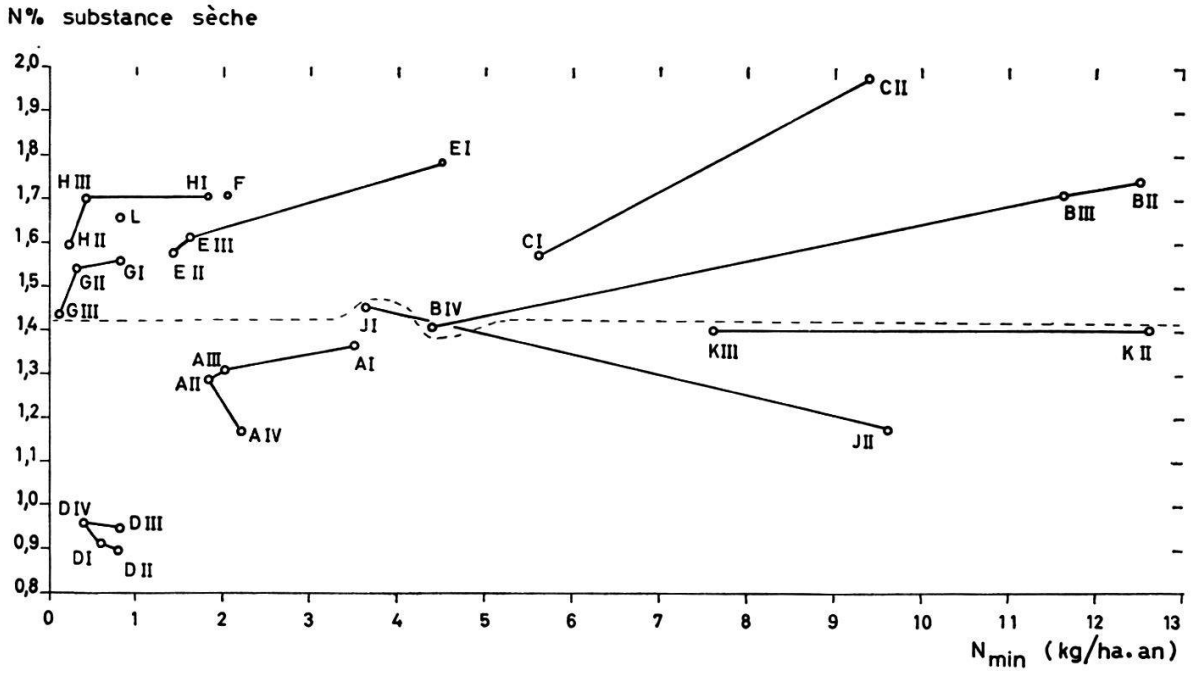
	N % substance sèche	Utilisation
Epilobio-Caricetum rostratae	1,79	non exploité
Cardamino-Scirpetum silvatici (sans B IV)	1,73	peu pâturé (B IV fauché)
Caricetum ferrugino-davallianae	1,71	peu pâturé
Sphagno-Trichophoretum	1,69	fauché irrégulièrement
Caricetum limosae	1,66	non exploité
Caricetum davallianae	1,66	fauché régulièrement
Tomenthypno-Trichophoretum	1,52	fauché irrégulièrement
Violo-Juncetum effusi	1,41	pâturé
Carici pulicaris-Juncetum effusi	1,32	pâturé
Junco-Filipenduletum	1,28	peu pâturé
Juncetum subnodulosi	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 laiches. 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'aterrissement 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'aterrissement) 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 ammoniaque 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 sphaignes 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 sphaignes, 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 sesquioxydes. 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° 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° 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 dépérissent 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° 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 mésotrophes 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 NH_3—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 téflon, 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 H_2S (et autres substances réductrices)

Association	Individu	Profondeur (cm)	Température °C	mg O_2/l sonde	mg O_2/l titré	mg S^{--}
Junco-Filipenduletum	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		
Cardamino-Scirpetum silvatici .	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
Epilobio-Caricetum rostratae ..	C I	5	8	0	0	6,4
	C II	0 source	5	0,7	1,2	
		4	5	0	0	4,6
Juncetum subnodulosi	Jura	0 ruiss.	15	6,7		
		10	13	1,1		0
		35	12	0,1		0
		50	12	0,05		0
Caricetum davallianae	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		
Caricetum ferrugino-davallianae	F	0 stagn.	10	3,1		
		35	7,5	1,55	1,7	0
		80	6,0	0		
Tomenthypno-Trichophoretum .	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
	G III	60	7	0,15	0	0,8
		130	5	0		

Association	Individu	Profondeur (cm)	Température °C	mg O_2/l sonde	mg O_2/l titré	mg S^{--}
Sphagno-Trichophoretum	H I	140	4,5	0	0	14,4
	H III	140	5	0	0	12,0
Carici pulicaris-Juncetum effusi	J I	50	7	1,25		
		80			0,4	0,8
		130	7	0		
	J II	80			0,4	0
		140	7	0		
Violo-Juncetum effusi	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		
Caricetum limosae	L	eau	20	9,5		
		0	18	4,9		
		5	16	1,4		
		25	11	0	0	2,6
Sphagnetum magellanici	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 O_2/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 O_2/l
ruissellement à 2 m de la source: 1,3 mg O_2/l

tandis que l'eau de ruissellement du *Caricetum davallianae* est très riche en oxygène: 5,1–9,4 mg O_2/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* périt 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. *Tomenthypno-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 *Tomenthypno-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 lorsquelle 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 1967b)

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

$O_2 + 2\,H^+ + 2\,e \rightarrow H_2O_2$ milieu acide

$O_2 + 2\,H_2O + 2\,e \rightarrow H_2O_2 + 2\,OH^-$ milieu neutre ou alcalin

— deuxième phase

$$H_2O_2 + 2\,H^+ + 2\,e \rightarrow 2\,H_2O \qquad \text{milieu acide}$$
$$H_2O_2 \qquad + 2\,e \rightarrow 2\,OH^- \qquad \text{milieu alcalin}$$

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 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 $0{,}5 \cdot 10^{-8}$ g $O_2 \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$, 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 $0\text{–}20 \cdot 10^{-8}$ g $O_2 \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$
- moyen $20\text{–}40 \cdot 10^{-8}$ g $O_2 \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$
- bon $> 40 \cdot 10^{-8}$ g $O_2 \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$

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*. A 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 O_2/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.