



La dynamique des hauts-marais et les paramètres écologiques qui la contrôlent : proposition d'un schéma fonctionnel et applications à la conservation

Pierre Goubet, Gilles Thebaud, Gilles Petel

► To cite this version:

Pierre Goubet, Gilles Thebaud, Gilles Petel. La dynamique des hauts-marais et les paramètres écologiques qui la contrôlent : proposition d'un schéma fonctionnel et applications à la conservation. *Revue d'Écologie*, 2006, 61 (2), pp.101-116. hal-03530028

HAL Id: hal-03530028

<https://hal.science/hal-03530028>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

LA DYNAMIQUE DES HAUTS-MARAIS ET LES PARAMÈTRES ÉCOLOGIQUES QUI LA CONTRÔLENT : PROPOSITION D'UN SCHÉMA FONCTIONNEL ET APPLICATIONS À LA CONSERVATION

Pierre GOUBET^{1*}, Gilles THÉBAUD¹ & Gilles PÉTEL¹

SUMMARY. — *Ecological constraints on Sphagnum bog development: a conceptual model for conservation.* — *Sphagnum* bogs cover large continental areas and may play a major role as carbon sinks. They have also great biological, historical and paleoecological values. These features led to a large amount of research and publications, especially conceptual and numerical models in various scientific fields. Drawing on this literature, we propose an integrated conceptual model of bog functioning. The model is built on 8 basic assumptions acting at two scales: the ecosystem as a whole, the bog or mesotope and the microforms, the elementary systemic units. Five kinds of ecological constraints driving the ecosystem are defined too. Based on the assumptions, the constraints and bibliographical data, thresholds and positive and negative feedbacks are elucidated. The negative feedbacks controlling the development and homeostasis of the ecosystem are related to the balance between the vegetation which builds the peat body, the shape of the later and the water fluxes passing through it. The positive feedback allowing the establishment and the persistence of the ecosystem is related to peat moss engineering. Four positive feedback loops can stop the peat production, and lead to the destruction of the bog. Two loops are biological processes involving trees and blue moor grass (*Molinia caerulea*) which spread onto the bog. The two other loops are related to soil and shape disturbance and changes in production and degradation of the organic matter. The model is especially designed to help ecological monitoring and highlights the importance of an ecological diagnostic integrating plants, soil and water fluxes. Based on this model, action plans should focus on maintaining the negative feedbacks and the peat moss engineering while stopping the unfavourable other positive feedback loops.

RÉSUMÉ. — L'importance quantitative, le rôle primordial dans le cycle du carbone et les valeurs biologiques, historiques et paléocéologiques des hauts-marais ont suscité de nombreux travaux scientifiques s'intéressant aux processus naturels ayant lieu dans ces écosystèmes. A partir de l'analyse de la bibliographie, nous proposons un schéma fonctionnel de l'écosystème. Ce schéma s'appuie sur 8 propriétés fondamentales, opérant à deux échelles, l'écosystème haut-marais et la microforme, unité fonctionnelle de base. Parallèlement 5 classes de paramètres écologiques contrôlant la dynamique de l'écosystème sont établies. L'analyse conjointe des propriétés et des paramètres met en lumière des seuils et des boucles de rétroactions qui déterminent le fonctionnement de l'écosystème. Les principales boucles de rétroaction négative qui permettent la persistance de l'écosystème se réfèrent à l'adéquation entre les végétations à l'origine du tertre tourbeux, la forme de ce dernier, et le flux hydrique qui le traverse. La boucle positive conditionnant l'apparition, le développement ou le maintien de l'écosystème s'appuie sur l'ingénierie écologique des sphaignes. Quatre boucles de rétroaction positive induisent l'arrêt du fonctionnement et la destruction de l'édifice tourbeux ; deux sont d'origine biologique et correspondent respectivement à l'invasion des ligneux arborescents ou à celle de la molinie. Les deux autres font appel à des processus de modification de la forme de l'édifice et des logiques de production et de dégradation de la matière organique. L'utilisation du schéma fonctionnel en terme de diagnostic écologique met en relief l'importance d'une approche intégrant : les plantes, surtout les sphaignes ; le sol, par sa qualité et sa forme à différentes échelles ; et l'eau. Les objectifs prioritaires en termes de

¹ Institut des Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand, 3, boulevard Lafayette, F-63 000 Clermont-Ferrand.

* Correspondance : goubet.pierre@wanadoo.fr

conservation sont (1) le maintien ou la facilitation des boucles négatives et celle, positive, d'ingénierie des sphaignes, (2) l'arrêt des boucles positives défavorables au fonctionnement.

La tourbe caractérise le sol de différents types d'écosystèmes (Manneville *et al.*, 1999), parmi lesquels se distinguent les tourbières hautes, appelées aussi hauts-marais (HM) (Manneville, 1999). Ceux-ci se différencient des autres systèmes tourbeux par une végétation dominée par les sphaignes, certaines espèces du genre montrant une capacité à accumuler suffisamment de matière organique morte, la tourbe, pour créer un tertre et s'affranchir des influences du socle minéral sous-jacent ; elles ne sont alors plus alimentées en eau et en éléments minéraux que par les précipitations, phénomène appelé « ombrotrophie ».

En France, à la limite méridionale de leur aire d'extension, les HM font l'objet d'une grande attention de la part des gestionnaires d'espaces naturels. Ces marais hébergent une flore caractéristique, riche en taxons protégés (Danton & Baffray, 1995) ; ils sont rares et beaucoup d'entre eux ont déjà disparu du fait de drainage, de plantations, d'exploitation de tourbe, etc. (Manneville, 1999). Ils sont aussi d'excellents témoins de l'évolution des climats, des paysages et de la présence humaine grâce aux spores, pollens, macrorestes et reliques archéologiques y étant conservés (Manneville *et al.*, 1999). Une partie d'entre eux bénéficient de moyens de protection ou sont inclus dans des politiques de préservation de la nature à divers niveaux (Natura 2000, Parcs Nationaux, Réserves Naturelles, Espaces Naturels Sensibles des Départements, Arrêtés de Biotope, etc.). Dans une démarche de préservation à long terme de ces milieux, des programmes d'inventaire, de restauration écologique, de gestion et de suivi ont aussi été mis en place (Dupieux, 1998).

Parallèlement à cette approche de préservation, commune à la plupart des pays européens et nord-américains, un effort de recherche considérable a été entrepris depuis une trentaine d'années pour comprendre le fonctionnement de ces écosystèmes. Ceci s'explique notamment par le fait que (1) les hauts-marais, les « bogs » de la littérature internationale, avec leurs écosystèmes tourbeux associés, représentent des surfaces importantes de l'hémisphère nord, estimées jusqu'à 3 % des terres émergées (Clymo, 1998) et (2) l'importante masse de matière organique (MO) qu'ils contiennent leur confère un rôle fondamental dans l'évolution du taux de CO₂ atmosphérique, et donc dans l'évolution du climat (Gorham, 1991).

Cet effort de recherche a été entrepris dans différentes disciplines : l'hydrologie (Ingram, 1983 ; van der Schaaf, 1999 ; Wastiaux, 2000 ; Price, 1991) ; la pédologie et la géochimie (Francez, 1991 ; Johnson & Damman, 1993 ; Grosvernier *et al.*, 1995) ; l'autécologie végétale (Backéus, 1990 ; Bragazza & Gerdol, 1996) et particulièrement des sphaignes (Rydin, 1993 ; Sagot & Rochefort, 1996 ; Bragazza, 1997) ; la synécologie (Dierssen, 1982 ; Økland, 1989a ; Feldmeyer-Christ, 1990) ; la biochimie (Painter, 1991 ; Verhoeven & Liefveld, 1997) ; la paléoécologie (Walker & Walker, 1961 ; Middeldorp, 1986 ; Svensson, 1988 ; Hughes & Dumaye-Peaty, 2002 ; Mauquoy & Barber, 2002). Cette production de données expérimentales a permis à différents auteurs de proposer une série de modèles, à différentes échelles, ayant parfois fait l'objet de modélisations numériques (Wildi, 1978 ; Ingram, 1982 ; Clymo, 1992 ; Hilbert *et al.*, 2000 ; Yu *et al.*, 2001 ; Nungesser, 2003).

L'utilisation des modèles reste confinée à des problématiques de développement et de forme des édifices tourbeux (Wildi, 1978 ; Ingram, 1982 ; Almquist-Jacobson & Foster, 1995), d'incorporation de carbone dans le sol (Clymo, 1992 ; Hilbert *et al.*, 2000 ; Yu *et al.*, 2001), de stabilité des structures microtopographiques (Nungesser, 2003). Les exemples d'utilisation de modèles conceptuels ou numériques dans le champ de la conservation des édifices tourbeux restent rares. Bragg *et al.* (1991) proposent l'utilisation d'un modèle numérique lors de la restauration d'un HM exploité ; Van Seters & Price (2002) établissent un modèle conceptuel de restauration hydraulique des HM exploités.

Pourtant le diagnostic fonctionnel, la définition des stratégies de préservation, l'élaboration et le suivi des actions de gestion et de restauration ne peuvent se réaliser sans un cadre théorique de fonctionnement de l'écosystème. Loin du concept d'évolution progressive et

linéaire des systèmes tourbeux, des phénomènes de seuils et de changements de dynamique rapides ont été mis en évidence (Frankl & Schmeidl, 2000 ; Hilbert *et al.*, 2000 ; Hughes & Barber, 2003 ; Bragazza *et al.*, 2004). Comme pour d'autres écosystèmes, la caractérisation des seuils, des variables en jeu et des processus enclenchés de part et d'autre sont un enjeu majeur de connaissance théorique, ayant des répercussions directes en termes opérationnels (Scheffer & Carpenter, 2003).

L'objectif de cet article est donc de proposer un schéma fonctionnel du haut-marais basé sur une synthèse bibliographique. Ce schéma répond à deux objectifs principaux : (1) la définition des processus régulant la dynamique du HM et des seuils qui les conditionnent ; (2) l'intégration de l'ensemble des processus et seuils pour mettre en évidence les éléments diagnostiques fondamentaux, permettant aussi une analyse prédictive de la dynamique naturelle du système ou des conséquences des opérations de gestion et de restauration.

ORIGINE DES DONNÉES ET STRUCTURE DU SCHÉMA FONCTIONNEL

Le schéma dynamique proposé ici repose sur une synthèse bibliographique embrassant 750 références, pour la plupart publiées dans les trente dernières années dans tous les domaines d'investigation de l'écosystème. Il est basé sur une approche systémique centrée sur deux niveaux hiérarchiques, celui du mésotope, l'édifice tourbeux ombrotrophe correspondant à une unité indépendante du point de vue hydrologique et topographique, et celui des microformes, unités fonctionnelles élémentaires (Zobel, 1988 ; Økland, 1989b ; Lindsay, 1995). Le mésotope correspond au HM dans son ensemble. Les microformes sont représentées essentiellement par les buttes, les banquettes, les cuvettes et les mares. Pour chaque échelle, des propriétés fondamentales ont été délimitées, 3 pour le mésotope, 5 pour les microformes. Cinq classes de paramètres écologiques contrôlant la dynamique du système aux deux niveaux sont aussi définies. Les boucles de rétroaction et les seuils à partir desquels elles s'enclenchent forment les troisième et quatrième parties du schéma.

Les propriétés fondamentales ne sont pas indépendantes les unes des autres ; elles ont été choisies pour leur importance dans le fonctionnement de l'écosystème, leur caractère spécifique au HM et leur potentiel en termes de diagnostic et de suivi.

Les paramètres écologiques ne sont pas non plus indépendants les uns des autres ; ils agissent souvent simultanément ou en cascade. Néanmoins, ils sont identifiables et peuvent être quantifiés en partie. Ils sont donc utilisables pour le diagnostic et le suivi. Leur choix provient aussi de leur rôle dans les effets de seuil et les boucles de rétroaction. Chaque paramètre peut être analysé suivant sa composante « naturelle » ou suivant une composante « anthropique », mais cet aspect n'a pas été développé.

Les seuils retenus sont, pour certains, quantifiés. Tous peuvent être considérés comme des points de bifurcation délimitant deux boucles de rétroaction possibles, l'une favorable au développement du système, l'autre défavorable. Les boucles de rétroaction (Lévêque, 2001) ont été choisies, elles aussi, pour leur intérêt dans la préservation des HM. Outre le fait qu'elles constituent l'architecture de la dynamique du système du point de vue cybernétique, elles forment aussi un ensemble d'outils conceptuels d'ingénierie écologique. L'arrêt d'une boucle, la mise en place d'une autre, par différentes opérations de gestion ou de restauration, peuvent constituer des objectifs prioritaires.

En relation avec la notion de boucle de rétroaction, le concept d'espèces ingénieurs de l'écosystème est utilisé pour désigner la capacité de certains organismes à élaborer et maintenir, en modifiant leur environnement, un milieu de vie qui leur est favorable (Jones *et al.*, 1994). Le terme d'« ingénierie » est choisi pour désigner le processus de transformation de l'environnement. Outre le fait que le terme a été proposé dès la définition du concept d'espèce ingénieur (Jones *et al.*, 1994), il paraît correctement convenir dans un contexte de « génie écologique » visant à préserver les écosystèmes.

PROPRIÉTÉS FONDAMENTALES

Les propriétés fondamentales à l'échelle de la microforme et du mésotope sont présentées dans la figure 1, le chiffre romain s'y rattachant étant utilisé dans le texte.

La première propriété, résumée sous le terme « ingénierie des sphaignes », repose sur l'observation de la dynamique d'apparition et de maintien des végétations turfigènes, où les sphaignes composent une grande partie de la biomasse (Goubet *et al.*, 2005). Dans les HM, les sphaignes sont des ingénieurs autogènes (Jones *et al.*, 1994). Les premières étapes de la formation d'un HM correspondent à l'émergence de coussins (Aaviksoo *et al.*, 1994 ; Manneville *et al.*, 1999), ou de bancs complets de sphaignes (Hughes & Dumayne-Peaty, 2002) prenant leur indépendance vis-à-vis du substrat sous-jacent, notamment pour ce qui est des apports de nutriments. Un tapis de sphaignes est un milieu contrôlé, où l'humidité constante est favorisée par l'anatomie des individus, capables de maintenir de grandes quantités d'eau entre leurs rameaux, leurs tiges, leurs feuilles, et dans une moindre mesure dans certaines cellules, mortes (Rydin & Clymo, 1989). La composition chimique de l'eau est modifiée par les sphaignes. Des sites d'échange sur les parois captent les cations en libérant des ions H^+ ,

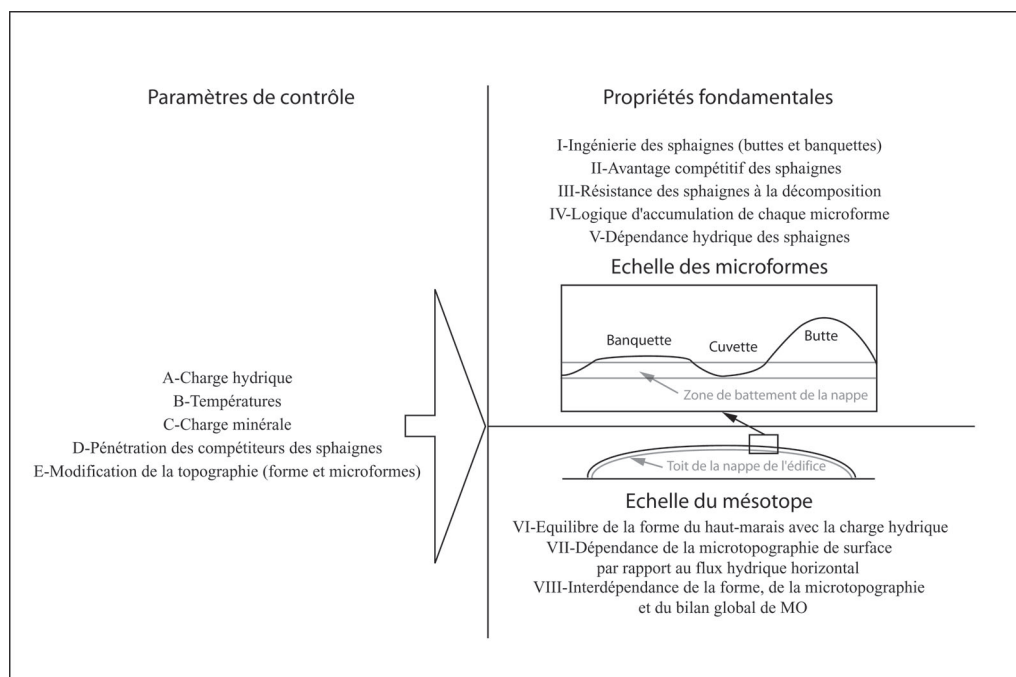


Figure 1. — Paramètres de contrôle et propriétés fondamentales utilisés dans le schéma fonctionnel.
Les lettres et numéros devant chacun d'entre eux sont repris dans le texte.

ce qui acidifie le milieu et le prive de certains nutriments (Clymo, 1963 ; Van Breemen, 1995). Humidité, acidité et pauvreté minérale donnent un avantage compétitif aux sphaignes et permettent au coussin de s'élever et de s'étendre latéralement. Une boucle de rétroaction positive est ainsi activée, qui peut mener à une expansion rapide des coussins (Aaviksoo *et al.*, 1994).

La seconde propriété, nommée « avantage compétitif des sphaignes », est à mettre en relation avec la première. L'humidité, l'acidité et la pauvreté minérale limitent l'apparition de colonisateurs potentiels des coussins de sphaignes (Malmer *et al.*, 1994 ; Van Breemen, 1995 ; Rydin *et al.*, 1999), notamment ceux qui nécessitent une association mycorrhizique (Økland, 1989a). Mais outre les difficultés inhérentes à la nature chimique du milieu, les sphaignes étouffent leur concurrent grâce à leur croissance orthotrope pouvant être rapide (Malmer *et al.*, 1994 ; van Bremen 1995 ; Ohlson *et al.*, 2001). Cette propriété contribue à la boucle de rétroaction positive de formation des coussins.

La troisième propriété fondamentale à prendre en compte dans le fonctionnement de l'écosystème est résumée sous le terme de « résistance des sphaignes à la décomposition » ; elle concerne la faculté de la MO des différentes espèces de sphaignes à résister à la dégradation, d'une part, en créant un milieu défavorable aux microorganismes saprophytes (van Breemen, 1995 ; Belyea 1996 ; Belyea & Clymo, 1999) et, d'autre part, en possédant des parois cellulaires par nature et architecture difficilement décomposables (Verhoeven & Liefveld, 1997). Lorsque les parois des sphaignes sont finalement altérées, elles libèrent dans le milieu des molécules toxiques qui, en plus, séquestrent les nutriments essentiels au développement des microorganismes (Painter, 1991 ; Verhoeven & Liefveld, 1997). La matière accumulée augmente l'indépendance des coussins face aux apports minéraux de l'environnement rocheux, ce qui renforce la pertinence de la notion d'ingénierie sphagnale. Cette propriété des sphaignes explique aussi le paradoxe des hauts-marais où, malgré une production de matière organique faible, comparée par exemple au bas-marais, l'accumulation de MO sous la forme de tourbe est forte (Scheffer *et al.*, 2001).

La quatrième propriété fondamentale correspond à la faculté pour chaque type de microforme d'accumuler et dégrader la MO dans une logique propre (IV) ; elle repose sur le fait que chaque espèce de sphaigne montre une certaine capacité à résister à la dégradation

(Belyea, 1996). Ce fait est à mettre en relation avec la quantité des composés chimiques résistants et celle des sites d'échange cationique (Clymo, 1963). Comme la végétation de chaque microforme est caractérisée par des sphaignes différentes, les processus de production et de dégradation de la MO diffèrent. La qualité de la matière sphagnale (l'espèce) et la quantité jouent un rôle de conservation sur toute la végétation : le milieu créé par la dégradation des sphaignes est un facteur de conservation (Verhoeven & Toth, 1995 ; Belyea, 1996). Cette propriété à l'échelle de la microforme est à mettre en relation avec la logique d'accumulation à l'échelle du mésotope (propriété VIII, discutée plus bas).

La dernière propriété à l'échelle de la microforme est nommée ici « dépendance hydrique des sphaignes » ; elle met en relief le lien étroit entre les sphaignes, et par extension les végétations turfifères, et la disponibilité en eau. Chaque espèce montre là aussi sa capacité propre à être compétitive sur un gradient hydrique, représenté le plus souvent par la distance entre le sol et le toit de la nappe (Vitt *et al.*, 1975 ; Andrus, 1986 ; Rydin, 1985). La survie des communautés de sphaignes est conditionnée par les événements de sécheresse, et chaque espèce montre là aussi une certaine tolérance face à la dessiccation (Sagot & Rochefort, 1996).

La propriété « équilibre de la forme du HM avec la charge hydrique » s'appuie sur un processus démontré à l'échelle du mésotope. La circulation de l'eau dans la masse tourbeuse de l'édifice s'adapte en fonction de deux paramètres qui sont la charge hydrique et la conductivité hydraulique (Ivanov, 1981 ; Ingram, 1982 ; van der Schaaf, 1999). Comme dans un tertre minéral classique, l'eau circule dans la tourbe en formant un demi ellipsoïde (Ingram, 1982 ; Bragg *et al.*, 1991). A la différence du tertre minéral, la végétation (par conséquent la tourbe), dépendante de l'eau du réservoir, s'adapte à la forme théorique hydraulique (Fig. 1), en rapport avec la propriété d'adaptation des végétations à la distance à la nappe. Cette adéquation entre végétation, conservation de la MO et forme du HM s'exprime par une boucle de rétroaction négative d'ajustement.

La propriété suivante, notée « dépendance de la microtopographie de surface par rapport aux flux horizontaux », fait référence à une autre notion d'équilibre. La microtopographie de surface est dépendante du flux hydrique, plus précisément de sa composante horizontale. Les buttes et les banquettes correspondent à des structures de croissance actives alors que les dépressions correspondent à des structures passives (Aaviksoo *et al.*, 1994). Les dépressions apparaissent par une nécessité de drainage du surplus d'eau (Belyea & Clymo, 1999), suivant une logique de compétition des sphaignes. Les sphaignes de cuvettes, incapables de s'éloigner de la nappe, concurrencent avantageusement les sphaignes de buttes dans les endroits les plus humides (Rydin, 1985).

La dernière propriété fondamentale met en relief « l'interdépendance de la forme, de la microtopographie et du bilan global de MO ». La forme est conditionnée par la charge hydrique (propriété VI), mais elle dépend aussi du bilan entre la production, à la surface, et la décomposition de la MO sur toute la hauteur de tourbe (Clymo, 1984). Il est donc nécessaire d'intégrer à la forme théorique générée par la charge hydrique et la conductivité hydraulique une composante liée au bilan MO (Almquist-Jacobson & Foster, 1995). Conformément à la propriété IV, le bilan de production et de dégradation de MO sur l'ensemble du mésotope est à mettre également en relation avec l'importance relative de chaque type de microforme. Aux buttes et banquettes, siège d'une accumulation de MO importante, s'opposent cuvettes et mares, où l'accumulation de MO est restreinte ou nulle (Johnson & Damman, 1991 ; Ohlson & Dahlberg, 1991 ; Belyea & Clymo, 1999 ; Nungesser, 2003).

PARAMÈTRES DE CONTRÔLE

Comme tout écosystème, le HM est soumis à des variables écologiques de nature différente qui contraignent son fonctionnement. Pour simplifier l'analyse, cinq groupes de variables ont été définis (Fig. 1). Chacun intervient sur la dynamique du système, à l'échelle du mésotope et des microformes, par l'intermédiaire de processus écologiques complexes où les plantes, la topographie, les flux hydriques et minéraux, et les logiques de production et dégradation de la MO entrent en interaction.

Le rôle de l'eau dans l'écosystème est résumé sous le terme de « Charge hydrique ». Deux éléments sont essentiels : les variations du stock et la valeur du flux horizontal. La concentration en éléments de l'eau des précipitations est aussi importante mais est traitée dans le paramètre dénommé « Charge minérale ».

Le stock d'eau contenu dans la couche superficielle du HM joue un rôle dans : (1) la performance, croissance en masse et élongation, des sphaignes et des plantes vasculaires ; (2) l'exclusion des compétiteurs par anaérobiose du substrat ; (3) le ralentissement de la dégradation de la MO par anaérobiose. Ce stock va dépendre de : (1) la porosité du substrat à différentes échelles (macro- et micropores), (2) l'importance des flux entrants et sortants. Chaque microforme a une dynamique du stock propre. Les buttes ne sont pas saturées en permanence (Zobel, 1986), ce qui permet aux plantes vasculaires munies de mycorhizes d'y croître (Malmer *et al.*, 1994), tant que la nappe ne s'éloigne pas trop en profondeur. Les cuvettes sont saturées en permanence (Zobel, 1986), les plantes pouvant coloniser le milieu nécessitent donc des adaptations (par ex. : aérénchymes). Le gradient hydrique lié à la topographie est considéré comme de premier ordre pour la répartition écologique des sphaignes (Gignac, 1993).

Le flux d'eau horizontal correspond au ruissellement de surface et de subsurface (sphaignes vivantes et premiers centimètres de tourbe peu décomposée) et, plus en profondeur, à la percolation horizontale au sein de la tourbe. La percolation verticale dans la tourbe humifiée est considérée comme négligeable (van der Schaaf, 1999), la conductivité hydraulique horizontale étant largement supérieure à celle verticale (Beckwith *et al.*, 2003).

Le volume d'eau correspondant au ruissellement dépend du surplus entre précipitations et évaporation (évapotranspiration comprise) lors de périodes de stock maximum. L'eau est exportée par les marges, parfois grâce à des chenaux de drainage naturels (watertracks, Ingram, 1967). Sur le plateau, l'eau circule entre les buttes, remplissant les dépressions. Une augmentation du volume ruisselé entraîne des phénomènes d'engorgement provoquant un élargissement des cuvettes au détriment des banquettes et des buttes (Belyea & Clymo, 1999). Le phénomène est probablement accru dans de grands complexes. Symétriquement, la trame des microformes sur le HM est un indicateur du régime hydrique général et est corrélée à des variables macroclimatiques (Økland, 1989b ; Aaviksoo *et al.*, 1994 ; Lindsay, 1995).

Les températures sont déterminantes dans les phénomènes d'évaporation et, dans ce cadre, peuvent être considérées comme un facteur primaire de variation de la charge hydrique. Il est possible qu'elles jouent aussi un rôle dans des phénomènes de compétition entre sphaignes et plantes vasculaires. Des expérimentations portant sur l'activité photosynthétique de *Sphagnum capillifolium* montrent un effet de la température nocturne (Gerdol *et al.*, 1998). Étant donné la fréquence des gels estivaux au niveau des coussins de sphaignes (Touffet, 1969), il est possible que les basses températures en période de végétation limitent l'extension des ligneux dans leurs premières semaines de croissance. Les variations de température impliquent aussi des changements dans la dominance des sphaignes (Gunnarsson *et al.*, 2004).

Les données portant sur l'influence de la température restent néanmoins limitées. Dans le contexte d'un possible réchauffement climatique entraînant une baisse de fréquence des gels sur les HM, des études complémentaires, en particulier pour déterminer les seuils de colonisation des ligneux, s'ils existent, sont souhaitables.

Les niveaux et les variations des apports nutritifs, résumés sous le terme de « Charge minérale » ont fait l'objet de nombreux travaux récents en relation avec les augmentations du taux de N atmosphérique d'origine anthropique dans différentes zones géographiques.

Les HM apparaissent comme carencés en azote et en phosphore (Aerts *et al.*, 2001). L'impact d'une augmentation d'azote se traduit par un changement dans les communautés végétales, les sphaignes typiques du HM étant remplacées par des plantes vasculaires ou des bryophytes non turfigènes. Du point de vue fonctionnel, les sphaignes du HM agissent comme un filtre. L'azote présent dans les précipitations intègre le système via les plantes vasculaires au niveau des feuilles et les sphaignes au niveau des premiers centimètres du sol. Jusqu'à un certain seuil, il n'y a pas d'azote disponible dans l'eau libre, le tout étant assimilé par le coussin de sphaignes (Malmer *et al.*, 1994 ; Lamers *et al.*, 2000). Au-delà de ce seuil, correspondant à une « saturation » des sphaignes, l'azote diffuse jusqu'aux racines

des plantes vasculaires (Aerts *et al.*, 1992 ; Lamers *et al.*, 2000). Une boucle de rétroaction positive s'enclenche. L'apport d'azote diminue la croissance des sphaignes (Touffet, 1971 ; Jauhainen *et al.*, 1994 ; Gunnarsson & Rydin, 2000 ; van der Heijden *et al.*, 2000 ; Limpens & Berendse, 2003a). Au contraire, mieux alimentées en azote, les plantes vasculaires surpassent les sphaignes en croissance (Berendse *et al.*, 2001, Limpens *et al.*, 2003 ; Tomassen *et al.*, 2004), processus à mettre en relation avec la propriété II. D'après Tomassen *et al.* (2003), c'est la molinie qui profiterait en premier lieu de l'azote, et c'est donc la boucle « Ingénierie de la molinie » qui est alors préférentiellement enclenchée.

Une augmentation du taux de N affecte aussi le taux de dégradation de la MO (Limpens & Berendse, 2003b), ce qui peut altérer le bilan entre production et dégradation de la MO, à mettre en relation avec la propriété VIII.

D'autres éléments jouent un rôle dans la régulation du développement des différents végétaux et dans les logiques de compétition. Des dérivés du soufre seraient susceptibles de mener à la destruction des communautés de sphaignes (Ferguson & Lee, 1983) ; le sodium ralentit la croissance des sphaignes (Touffet, 1971) ; le calcium, également, comme le montrent les expériences d'amendement calcaire sur les HM (Bragg & Clymo, 1995). Pour chaque élément, la tolérance dépend, comme pour l'azote, des espèces considérées, mais contrairement à l'azote, les seuils pour ces éléments restent inconnus.

L'arrivée ou le développement de nouvelles espèces végétales sur le HM peut entraîner une réorientation de la dynamique de l'écosystème (paramètre D, « pénétration des compétiteurs des sphaignes »). Les sphaignes sont des espèces ingénieurs (propriété I) mais sont fortement dépendantes de la disponibilité en eau (propriété V). A partir d'un certain seuil de compétitivité, les plantes vasculaires agissent à leur tour comme espèces ingénieurs.

Le dernier paramètre est résumé sous le terme de « modification de la topographie (forme et microforme) ». Les causes de l'altération de la forme générale ou de la microtopographie du HM sont d'origines diverses (front de taille, drainage, piétinement...). Les conséquences d'une altération topographique s'observent simultanément au niveau des végétations, de l'hydraulique et du sol. En général cela implique un réajustement fonctionnel et la mise en place de boucles de rétroaction discutées ci-après.

BOUCLES DE RÉTROACTION ET SEUILS

Les paramètres de contrôle agissent suivant leur valeur en favorisant ou défavorisant des processus ayant lieu dans les HM. Certains de ces processus peuvent être assimilés à des boucles de rétroaction. Chaque boucle s'enclenche lorsque le système franchit le dernier seuil limitant.

La boucle d'ingénierie des sphaignes est fondamentale dans le processus d'apparition et de maintien des HM ; elle se caractérise par la faculté des sphaignes à créer un milieu qui leur est favorable du point de vue physico-chimique (propriété I) et qui est défavorable à leurs compétiteurs (propriété II). La compréhension des paramètres qui la régissent et des seuils qui l'affectent est un objectif majeur en terme de conservation et de restauration.

Cette boucle se met en place à la condition d'une humidité suffisante et d'une compatibilité du substrat avec les besoins des sphaignes. L'humidité suffisante est généralement contrôlée par la longueur des périodes de dessiccation et la disponibilité de l'eau dans le substrat. Sur tourbe nue, une valeur de suction inférieure à 100 cm semble requise pour l'installation des sphaignes (Price & Whitehead, 2001). Cette valeur est difficilement atteinte dans les tourbes ayant subi une dessiccation. Le substrat doit également contenir peu d'éléments toxiques comme les cations alcalins ou l'azote, posséder un pH bas, et pour certaines espèces avoir un taux de CO₂ dissous suffisant. Par exemple, *Sphagnum magellanicum* s'installe sur des tapis d'autres sphaignes lorsque l'eau du sol contient plus de 200 µmol/l de CO₂ (Smolders *et al.*, 2001).

A partir d'une certaine épaisseur de MO accumulée sous le coussin, l'influence du substrat s'efface. Le maintien de la boucle fait alors appel à d'autres processus. Les seuils importants sont : (1) la disponibilité en eau exprimée par la distance des parties vivantes du coussin à la nappe et la longueur des périodes de dessiccation ; (2) la charge minérale issue

des précipitations, pour l'azote, au-delà de 1 ou 1,5 g/m²/an (Lamers *et al.*, 2000 ; Norbakken *et al.*, 2003 ; Bragazza *et al.*, 2004), la boucle d'ingénierie de la molinie se met en place (Tomassen *et al.*, 2003) ; et (3) la stabilité topographique. Ce dernier terme appliqué à la microforme englobe toute modification mécanique du sol (piétinement, étrépage, creusement de drain) et la position relative de la microforme par rapport à ses voisines.

La boucle de rétroaction positive « ingénierie des ligneux » fait référence à la possibilité de ces derniers, une fois dépassé un seuil de croissance, de modifier le substrat pour le rendre favorable à leur maintien et à l'implantation de nouveaux individus par contagion. Par exemple, pour *Pinus sylvestris*, les conséquences directes sur le sol sont un drainage et un ombrage défavorables aux espèces des HM qui sont le plus souvent remplacées par des espèces forestières (Frankl & Schmeidl, 2000 ; Ohlson *et al.*, 2001). Les facteurs favorables à la mise en place de cette boucle sont une baisse de la charge hydrique, soit d'origine climatique (mésoclimatique, cas d'une coupe forestière environnante, ou macroclimatique), soit conséquente à l'altération de la surface du HM (par exemple par un drainage ou un front de taille). L'élévation des températures joue peut-être aussi un rôle (Gunnarsson, 2000). Plus généralement, ce sont tous les facteurs susceptibles de ralentir la croissance des sphaignes qui favorisent la boucle conduisant à l'invasion des ligneux.

Dans un cadre différent, la même boucle s'applique à *Picea abies*. Cette espèce a été importée dans le massif Central au XIX^e siècle pour la sylviculture (de Beaulieu *et al.*, 1988). Aujourd'hui, à partir de plantations environnantes, l'épicéa colonise avec succès, suivant des modalités proches de celles décrites pour le pin sylvestre, des HM jusqu'à restés peu boisés en espèces indigènes comme *Abies alba*, *Pinus sylvestris* et *Betula pubescens* (P. Goubet, obs. pers.). L'impact de l'épicéa semble rapide et intense, au vu du faible recouvrement herbacé et muscinal constaté au sol, sur des individus encore jeunes. Il est possible que le seuil de compétitivité de l'épicéa face aux sphaignes soit plus bas que celui des espèces indigènes, d'où un impact plus élevé sur les communautés herbacées et muscinales.

La boucle de rétroaction positive « ingénierie de la molinie » correspond à la faculté souvent reportée d'invasion des hauts-marais par cette graminée (Hindryckx, 2000) ; elle est rendue possible par sa capacité à supporter des sols engorgés d'eau une partie de l'année (Webster, 1962), de faire baisser la nappe en période estivale (Schouwenaars & Vink, 1992 ; Wastiaux, 2000), tout en présentant une facilité à assimiler le phosphore (Tomassen *et al.*, 2004). Cet élément labile (Bragazza *et al.*, 1998) est limitant dans les tourbières à partir d'un certain seuil d'azote (Aerts *et al.*, 2001). Depuis une zone d'installation localisée dans un périmètre perturbé, comme un drain, la molinie est capable de s'étendre par contagion (Hindryckx, 2000).

La croissance en hauteur des buttes et des banquettes est régulée par une boucle de rétroaction négative. Les sphaignes sont dépendantes d'un seuil à partir duquel elles ne peuvent plus bénéficier des remontées capillaires ; elles perdent en outre de leur vitalité en s'approchant du seuil, ce qui ralentit la croissance et maintient une distance constante entre la surface et le toit de la nappe constante (Nungesser, 2003). C'est probablement la position de la nappe lors des étés les plus secs qui conditionne la hauteur d'équilibre (Belyea & Clymo, 2001). Lors de variations de l'humidité à l'échelle de la microforme, des phénomènes d'ajustement s'effectuent en relation avec des processus mettant en jeu production et dégradation de MO (Belyea & Clymo, 1999, 2001). Ainsi, si la nappe baisse un peu, la production diminue, mais un processus discuté ci-après d'ajustement topographique rabaisse le sol à la distance optimale de la nappe. Cet ajustement n'est possible que si la vitesse de la variation reste en dessous d'un certain seuil.

La boucle de rétroaction négative « Bilan MO négatif » repose sur la notion d'équilibre entre la production et la dégradation de MO pour chaque microforme (propriété IV), dépendant indirectement de la saturation en eau. La dégradation de la MO, sur toute la colonne de tourbe sous-jacente, est relativement constante dans le temps ; elle provoque une diminution de la hauteur de tourbe qui se traduit à la surface par une variation topographique négative (vers le bas). Au contraire la production, limitée à la surface, est variable dans le temps (elle dépend de la vitalité des sphaignes), et tend à accroître la hauteur de la colonne. Le bilan des deux phénomènes détermine donc la variation topographique de la microforme par rapport à son environnement. Si la production de MO ne compense plus sa

dégradation, la microforme tend à s'effondrer par rapport à ses voisines. Ceci provoque une remontée relative de la nappe qui induit un changement de végétation. Une banquette peut devenir une cuvette. Pour une cuvette, le déséquilibre favorise une mare. Les mares sont considérées comme le siège d'un bilan largement favorable à la dégradation de MO (Belyea & Clymo, 1998).

La boucle de rétroaction négative « forme du HM » fait référence à la propriété VI. La forme du HM est en équilibre avec la charge en eau, le réservoir au sein de l'édifice formant un tertre (Ingram, 1982). Les variations relativement lentes de la charge impliquent un réajustement de la forme du tertre. Par contre une variation trop rapide de la charge ou de la forme de l'édifice ne permet pas ce réajustement, par exemple lors d'une altération de la forme générale consécutive à une exploitation par front de taille aux marges. Dans ce cas, le toit du tertre se retire à l'opposé du front, ce qui provoque une chute brutale de la nappe (Bragg *et al.*, 1991). Au bord du front, au niveau du rabattement de la nappe, les végétations turfigènes sont remplacées par des végétations de tourbe sèche à *Calluna vulgaris* et *Cladonia* spp., propices à l'établissement des ligneux arborescents et à l'érosion du substrat. A cet endroit peuvent se mettre en place les boucles de rétroaction correspondantes.

La boucle de rétroaction négative « trame microtopographique » fait référence à l'ajustement de la proportion relative des microformes en fonction de l'importance du ruissellement. Lors d'événements climatiques à forte charge en eau, les cuvettes dominent, ce qui ajuste la capacité de drainage naturel pour limiter la rehausse du toit de la nappe (Belyea & Clymo, 2001). Les conséquences fonctionnelles d'un accroissement trop rapide du ruissellement pour permettre un réajustement sont encore mal connues et semblent dépendre d'autres facteurs, notamment de l'état initial du système. La vitesse de variation de la charge constitue probablement un seuil « dynamique » pour le maintien des boucles de rétroaction négative. L'arrêt de la boucle entraîne probablement la mise en place des boucles de rétroaction positive « Bilan MO négatif » et « Destruction-érosion du substrat ».

Une fois mise à nu, la tourbe subit un ensemble de processus entraînant sa destruction et son érosion, phénomène représenté dans la boucle du même nom. La tourbe séchée montre une structure microscopique irrémédiablement modifiée (Loxham & Burghardt, 1986) ; elle est alors difficile à coloniser pour les sphaignes (Price & Whitehead, 2001). La tourbe reste donc exposée à l'air libre, ce qui provoque d'une part sa « corrosion », c'est-à-dire sa décomposition par l'activité de communautés microbiennes, et d'autre part son érosion mécanique par action du gel, de la pluie ou du vent (Sjörs, 1990 ; Tallis, 1998). Dans certaines zones exploitées, la colonisation par les végétaux peut prendre des décennies (Rochefort *et al.*, 2003). La mise à nu peut entraîner l'apparition de rigoles d'érosion (« gullies » des Britanniques), où la tourbe se creuse jusqu'à 5 cm de profondeur par an (Tallis, 1998). La mise en place de cette boucle en un point du HM entraîne une série de modifications des zones voisines, dont l'abaissement de la nappe.

INTÉGRATION — FONCTIONNEMENT

Un schéma fonctionnel synthétique peut être proposé à partir des boucles de rétroaction développées (Fig. 2).

En phase active de croissance ou de maintien, l'équilibre fonctionnel du HM est représenté par deux boucles à l'échelle de la microforme, deux à celle du mésotope. Les sphaignes, grâce à leurs propriétés, construisent l'édifice. La vitesse de la construction est régulée par leur dépendance à l'eau. Le large éventail d'espèces présentes, chacune d'elle performante dans une niche hydrique propre, permet un ajustement de la dynamique aux variations de la charge hydrique. La forme de l'édifice, comme sa microtopographie, est contrainte par les logiques de circulation de l'eau et de production et dégradation de la MO. Les quatre boucles donnent au HM sa rémanence, sa résistance, son homéostasie et sa persistance.

Une variation dans la valeur d'un ou plusieurs paramètres de contrôle, soit à partir d'un seuil absolu, soit à cause d'un seuil dynamique (représenté par une trop grande différence entre la vitesse de la variation et la vitesse d'ajustement des boucles de rétroaction négative) entraîne l'enclenchement de quatre boucles de rétroaction positive. L'échelle d'application

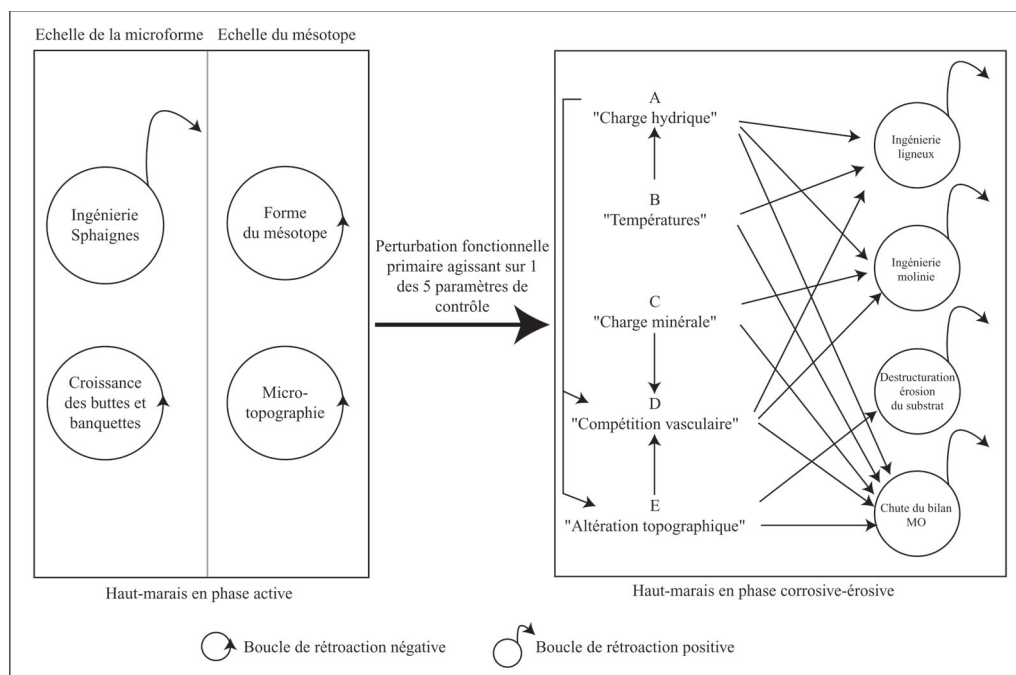


Figure 2. — Processus fondamentaux du fonctionnement du haut-marais en phase active et en phase corrosive/érosive. La phase active se caractérise par l'importance des boucles de rétroaction négative stabilisant le système et la phase corrosive-érosive par les boucles de rétroaction positive qui poussent le système vers un autre état, dénué de tourbe. Chaque boucle de rétroaction positive est conséquente d'un changement dans l'état d'un des paramètres de contrôle. Ces derniers n'étant pas indépendants, une variation de l'un peut entraîner une réaction en cascade des autres, comme indiqué par les flèches.

de la perturbation, dans le temps et l'espace, est une donnée importante. En fonction de cette échelle et de l'état initial du système avant perturbation, l'enclenchement des boucles défavorables peut contribuer, à terme, à la destruction de l'édifice.

La variation d'un paramètre entraîne le plus souvent des variations d'autres, comme indiqué par les flèches sur la figure.

IMPLICATION DU SCHÉMA FONCTIONNEL EN TERMES DE DIAGNOSTIC ÉCOLOGIQUE

La prise en compte des propriétés fondamentales et des paramètres de contrôle du schéma permet d'élaborer un protocole de diagnostic.

Les propriétés des sphaignes (I à III) impliquent la nécessité de décrire et de cartographier les végétations sphagnales sur les HM, qu'ils soient en phase active ou en phase corrosive-érosive. Les propriétés relatives aux microformes (IV, VII, VIII) montrent l'importance de leur cartographie.

Le croisement des deux types de données, sphaignes et microformes, peut permettre une estimation de la dynamique effective et, dans certains cas, celle d'une dynamique récente disparue. Par exemple, des buttes non fonctionnelles, caractérisées par des mousses pleurocarpes, indiquent la présence d'une turfigenèse active récente mais révolue. Du point de vue historique, le HM a l'avantage de conserver dans la tourbe certains des événements récents de son histoire. Une analyse des macro-restes dans les quelques décimètres sous la surface peut permettre de déterminer les végétations antérieures pour la plupart des microformes (Hyndricks, 2000).

L'importance des liens entre l'eau et les plantes (VI), entre l'eau et la dégradation de la MO (IV), entre la charge en eau, la forme de l'édifice (VI) et la microtopographie (VII),

implique la définition du niveau de battement de la nappe et la caractérisation des flux de surface. Des protocoles légers et à moindre coût sont aujourd'hui disponibles pour caractériser l'état hydrologique du HM (Bragazza, 1996 ; Belyea, 1999).

Forme et microtopographie des édifices sont également des éléments diagnostiques essentiels au regard des propriétés VI, VII et VIII. La définition de la topographie du volume de tourbe et de son socle minéral doit donc être réalisée.

La caractérisation de l'état du système par rapport aux seuils relatifs à la charge hydrique et aux températures reste difficile. Les méthodes à mettre en œuvre se rapportent à des études régionales de caractérisation de la zone d'extension des édifices, une typologie de ces derniers et leur corrélation avec des variables climatiques. La fenêtre climatique ainsi définie et la position de chaque édifice dans cette fenêtre constitue une première approche ; elle reste limitée dans le sens où les données climatiques représentent des durées récentes réduites, qui ne prennent pas en compte l'inertie des édifices tourbeux ; l'état observé pouvant correspondre à des variables anciennes.

La majeure partie des composés azotés utilisables par les organismes et présents dans l'atmosphère provient de la circulation automobile, de l'industrie et de l'évaporation de l'ammoniac (Verhoeven *et al.*, 1990). La charge minérale en azote sur les HM doit être caractérisée au moins pour ceux situés à proximité des zones urbaines et industrielles, des voies de communication principales ou des zones agricoles fortement fertilisées. Les seuils en dessous desquels se maintient le HM sont actuellement définis entre 1 et 1,5 g/m²/an (Lamers *et al.*, 2000 ; Norbakken *et al.*, 2003 ; Bragazza *et al.*, 2004) en terme de précipitation, et entre 15 et 20 mg/g en terme de taux dans les sphaignes (Van der Heijden *et al.*, 2000 ; Berendse *et al.*, 2001).

La capacité des communautés de sphaignes à résister à la colonisation par les ligneux ou la molinie semble difficile à déterminer. L'approche historique, par l'intermédiaire de photographies, de témoignages, d'études dendrologiques ou cartographiques (Fréléchoux *et al.*, 2000 ; Hindryckx, 2000 ; Gunnarsson *et al.*, 2002), peut être complétée par une mesure directe de la croissance des sphaignes (Olhson *et al.*, 2001).

L'intégrité morphologique est simple à évaluer sur la base d'études topographiques et historiques. Les zones perturbées, de ce point de vue, sont des éléments importants du diagnostic ; elles constituent des points prioritaires en termes de gestion ou de restauration.

Les zones où sont supposées s'exercer les boucles de rétroaction positive doivent être cartographiées. Les causes primaires de leur mise en route sont à rechercher. Par exemple, pour la boucle d'ingénierie des ligneux, l'origine primaire de la mise en place peut être d'ordre hydrologique, topographique, ou anthropique direct par plantation. Suivant l'origine, les mesures de gestion peuvent différer.

IMPLICATIONS POUR LES STRATÉGIES DE PRÉSERVATION, L'ÉLABORATION ET LE SUIVI DES ACTIONS DE GESTION

Une stratégie de préservation tenant compte du schéma fonctionnel s'oriente en priorité vers la caractérisation des édifices les moins perturbés (intégrité topographique, absence de plantation, contexte forestier ou d'agriculture extensive), dont l'état se situe le plus loin des seuils évoqués, où les boucles de rétroaction défavorables sont rares et localisées.

Comme entrevu précédemment, les actions de gestion s'établissent de façon rationnelle sur la base du diagnostic fonctionnel déduit du schéma. Les objectifs prioritaires sont l'arrêt des boucles de rétroaction positive défavorables et la facilitation de la boucle « ingénierie des sphaignes ». La recherche des causes primaires de perturbation et leur neutralisation constitue la seconde étape, elle inclut la définition des événements en cascade. Pour reprendre l'exemple des ligneux, les actions de gestion liées à une plantation directe sans autre modification seront différentes de celles nécessaires dans le cas où la colonisation des ligneux résulte d'une perturbation hydraulique, elle-même résultante d'une modification topographique, comme le creusement de drain ou d'un étang sur les marges du HM.

Pour certains édifices, le maintien de zones fonctionnelles semble impossible du fait du dépassement de certains seuils. Dans d'autres cas, les boucles de rétroaction défavorables sont répandues et intenses. Dans les deux cas, une stratégie alternative de mise en place aux

endroits les plus favorables de la boucle « ingénierie des sphaignes » peut être adoptée. Il s'agit alors de favoriser l'émergence de buttes ombrotrophes, compensant, à terme, la disparition de l'édifice ancien perturbé. La difficulté tient dans ce cas à la complexité afférente à l'initiation des buttes ombrotrophes. Des techniques d'ingénierie écologique ont été utilisées dans ce cadre (Grosvernier, 1996 ; Matthey, 1996) mais les résultats ne peuvent s'apprécier que sur le long terme, étant donné la lenteur des processus en cours (Pfadenhauer & Klötzli, 1996).

La démarche de diagnostic écologique et de stratégie de gestion et de suivi est schématisée dans la figure 3.

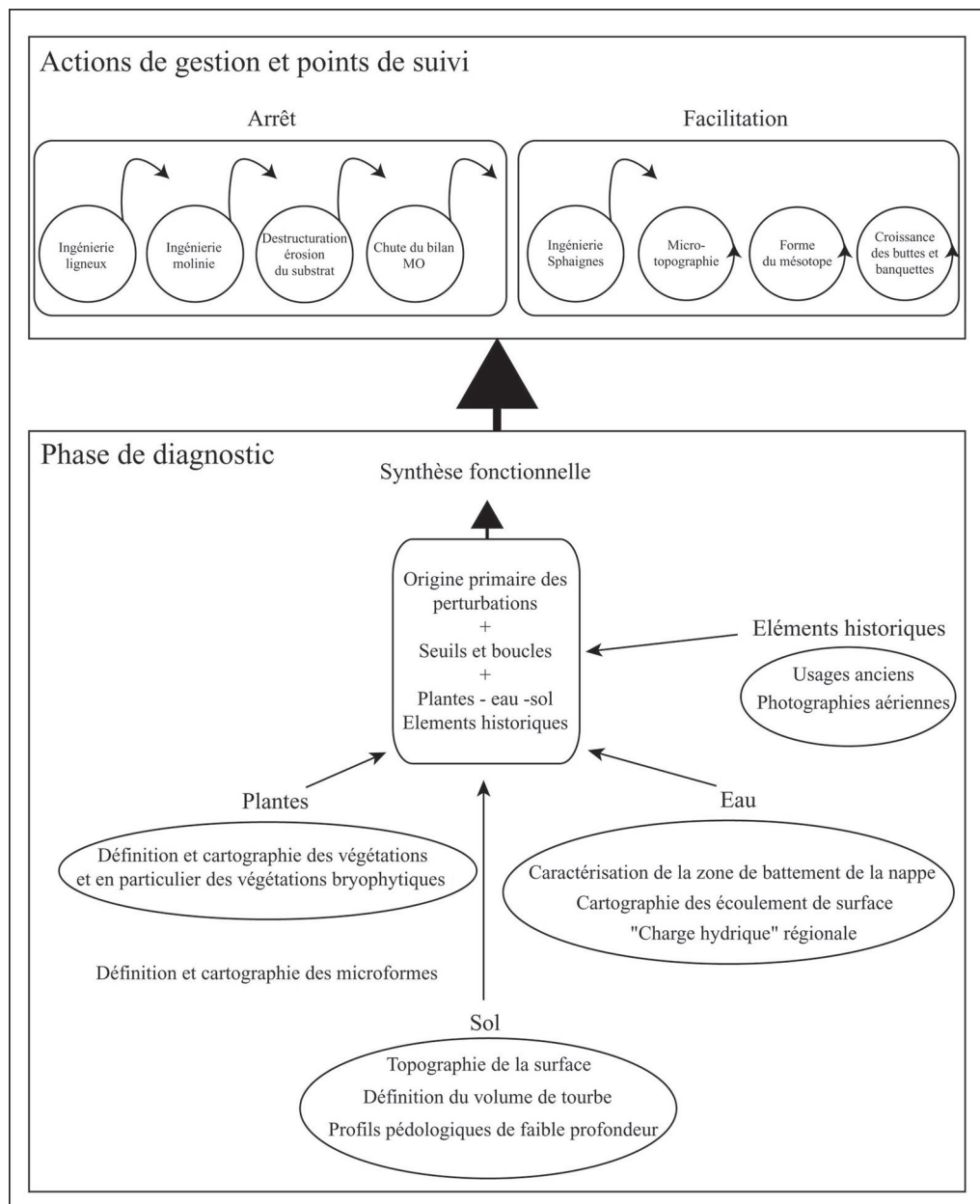


Figure 3. — Application du schéma à l'élaboration d'un diagnostic écologique fonctionnel et à la définition des actions de gestion et des points de suivi.

CONCLUSION

Les propriétés reconnues sur lesquelles repose la dynamique des HM sont à ce jour relativement peu nombreuses ; huit sont proposées dans ce schéma fonctionnel. Les paramètres qui contrôlent cette dynamique peuvent être regroupés en cinq catégories majeures. Le croisement des propriétés fondamentales et des modalités d'action des paramètres de contrôle explique en partie les processus dynamiques, boucles et seuils, à l'origine de l'apparition, du maintien et de la disparition des HM. Le schéma reste évolutif dans le sens où de nouveaux éléments peuvent être ajoutés en fonction des connaissances nouvellement acquises sur la dynamique de l'écosystème.

Le diagnostic fonctionnel et la stratégie de préservation des HM peuvent être réalisés pas à pas sur la base du schéma proposé et intégrer ainsi les relations entre les plantes, le sol et l'eau, les trois piliers de l'écosystème.

Le schéma fonctionnel met en relief l'importance de l'intégrité des édifices vis-à-vis des perturbations, notamment d'origine anthropique. Les HM peu perturbés doivent donc faire l'objet de la plus grande attention, même si la biodiversité y semble peu élevée, en particulier pour ce qui concerne les taxons d'intérêt patrimonial.

REMERCIEMENTS

Ce travail de synthèse bibliographique sur le fonctionnement des hauts-marais est une partie d'un travail de thèse (Pierre Goubet) réalisé à l'Université Blaise-Pascal de Clermont-Ferrand (Institut des Herbiers Universitaires). Il a été en partie financé par le Conseil Général de l'Allier (bourse d'étude). Il n'aurait pu être réalisé sans l'aide à la recherche bibliographique de Cécile Wastiaux et René Schumacker (Université de Liège).

RÉFÉRENCES

- AAVIKSOO, K., ILLOMETS, M. & ZOBEL, M. (1994). — Dynamics of mire communities : a markovian approach (Estonia). Pp. 23-43. in B.C. Patten, S.E. Jorgensen & H. Dumont (eds). *Wetlands and Shallow Continental Water Bodies*, 2. SPB Academic Publishing, The Hague.
- AERTS, R., WALLÉN, B. & MALMER, N. (1992). — Growth limiting nutrients in *Sphagnum*-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *J. Ecol.*, 80: 131-140.
- AERTS, R., WALLÉN, B., MALMER, N. & DE CALUWE, H. (2001). — Nutritional constraints on *Sphagnum* — growth and potential decay in northern peatlands. *J. Ecol.*, 89: 292-299.
- ALMQUIST-JACOBSON, H. & FOSTER, D.R. (1995). — Toward an integrated model for raised bog development: theory and field evidence. *Ecology*, 76: 2503-2516.
- ANDRUS, R.E. (1986). — Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Can. J. Bot.*, 64: 416-428.
- BACKÉUS, I. (1990). — Production and depth distribution of fine roots in a boreal open bog. *Ann. Bot. Fen.*, 27: 261-265.
- BECKWITH, C.W., BAIRD, A.J. & HEATHWAITE, A.L. (2003). — Anisotropy and depth-related heterogeneity of hydraulic conductivity in a bog peat. I. Laboratory measurements. *Hydrol. Process.*, 17: 89-101.
- BELYEA, L.R. (1996). — Separating the effect of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland. *Oikos*, 77: 529-539.
- BELYEA, L.R. (1999). — A novel indicator of reducing conditions and water-table depth in mires. *Funct. Ecol.*, 13: 431-434.
- BELYEA, L.R. & CLYMO, R.S. (1999). — Do hollows control the rate of peat bog growth? Pp. 55-65, in V. Standen, J.H. Tallis & R. Meade (eds). *Patterned mires and mire pools. Origin and development; flora and fauna*. British Ecological Society, London.
- BELYEA, L.R. & CLYMO, R.S. (2001). — Feedback control of the rate of peat formation. *Proc. Roy. Soc. London B*, 268: 1315-1321.
- BERENDSE, F., VAN BREMEN, N., RYDIN, H., BUTTLER, A., HEIJMANS, M., HOOSBEEK, M., LEE, J., MITCHELL, E., SAARINEN, T., VASANDER, H. & WALLÉN, B. (2001). — Raised atmospheric CO₂ levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. *Glob. Chang. Biol.*, 7: 591-598.
- BRAGAZZA, L. (1996). — Delimitation of the aerobic peat layer in a *Sphagnum* mire on the southern Alps. *Oecologia Montana*, 5: 41-46.
- BRAGAZZA, L. (1997). — *Sphagnum* niche diversification in two oligotrophic mires in the southern Alps of Italy. *Bryologist*, 100 (4): 507-515.
- BRAGAZZA, L., ALBER, R. & GERDOL, R. (1998). — Seasonal chemistry of a pore water hummocks and hollows in a poor mire in the southern Alps (Italy). *Wetlands*, 18: 320-328.
- BRAGAZZA, L. & GERDOL, R. (1996). — Response surfaces of plant species along water-table depth and pH gradients in a poor mire on the southern Alps (Italy). *Ann. Bot. Fen.*, 33: 11-20.

- BRAGAZZA, L., TAHVANAINEN, T., KUTNAR, L., RYDIN, H., LIMPES, J., HÁJEK, M., GROSVERNIER, P., HÁJEK, T., HAJKOWA, P., HANSEN, I., IACUMIN, P. & GERDOL, R. (2004). — Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric deposition in Europe. *New Phytol.*, 163: 609-616.
- BRAGG, O.M., BROWN, J.M.B. & INGRAM, H.A.P. (1991). — Modelling the ecohydrological consequences of peat extraction from a Scottish raised mire. Pp. 13-22, in H.P. Nachtnebel & K. Kovar (eds.). *Hydrological basis of ecologically sound management of soil and groundwater*. Publ. No. 202, IAHS, Wallingford.
- BRAGG, O.M. & CLYMO, R.S. (1995). — Seven years of change following liming of *Sphagnum* communities in sector VII of the Loch Fleet catchment. *Chem. Ecol.*, 9: 231-245.
- BRUNO, J.F., STACHOWICZ, J.J. & BERTNESS, M.D. (2003). — Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.*, 18: 119-125.
- CLYMO, R.S. (1963). — Ion exchange in *Sphagnum* and its relation to bog ecology. *Ann. Bot.*, 27: 309-324.
- CLYMO, R.S. (1984). — The limits to peat bogs growth. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, B303: 605-654.
- CLYMO, R.S. (1992). — Models of peat growth. *Suo*, 43(4-5): 127-136.
- CLYMO, R.S. (1998). — *Sphagnum*, the peatland carbon economy, and climate change. Pp. 361-368, in J.W. Bates, N.W. Ashton & J.G. Duckett (eds.). *Bryology for the Twenty-First Century*. British Bryological Society, London.
- DANTON, P. & BAFFRAY, M. (1995). — *Inventaire des plantes protégées en France*. Nathan, Paris.
- DE BEAULIEU, J.L., PONS, A. & REILLE, M. (1988). — Histoire de la flore et de la végétation du Massif Central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. *Cah. Micropaléontologie*, ns, 3(4): 5-36.
- DIERSSEN, K. (1982). — *Die Wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moor NW-Europas*. Conservatoire et Jardin Bot. de Genève.
- DUPIEUX, N. (1998). — *La gestion conservatoire des tourbières : premiers éléments scientifiques et techniques*. Espaces Naturels de France, Orléans.
- FELDMEYER-CHRISTE, E. (1990). — Étude phyto-écologique des tourbières des Franches-Montagnes (Canton du Jura et de Berne, Suisse). *Matér. levé géobot. Suisse*, 66: 1-163.
- FERGUSON, P. & LEE, J.A. (1983). — The growth of *Sphagnum* species in the southern Pennines. *J. Bryol.*, 12: 579-586.
- FRANCEZ, A.-J. (1991). — *Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à sphaignes des monts du Forez (Puy-de-Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution*. Thèse de Doctorat, Université de Paris 6.
- FRANKL, R. & SCHMEIDL, H. (2000). — Vegetation change in a south German raised bog: ecosystem engineering by plant species, vegetation switch or ecosystem level feedback mechanisms? *Flora*, 195: 267-276.
- FRÉLÉCHOUX, F., BUTTLER, A., SCHWEINGRUBER, F.H. & GOBAT, J.-M. (2000). — Stand structure, invasion, and growth dynamics of bog pine (*Pinus uncinata* var. *rotundata*), in relation to peat cutting and drainage in the Jura Mountains, Switzerland. *Can. J. For. Res.*, 30: 1114-1126.
- GERDOL, R., BONORA, A., MARCHESINI, R., GUALANDERI, R. & PANCANDI, S. (1998). — Growth response of *Sphagnum capillifolium* to night time temperature and nutrient level: mechanisms and implications for global change. *Arct., Antarc., Alp. Res.*, 30 (4): 388-395.
- GIGNAC, L.D. (1993). — Distribution of *Sphagnum* species, communities, and habitats in relation to climate. *Adv. Bryol.*, 3: 187-222.
- GORHAM, E. (1991). — Northern peatland: role in the carbon cycle and probable response to climatic warming. *Ecol. Appl.*, 1: 182-195.
- GOUBET, P., THÉBAUD, G. & PÉTEL, G. (2005). — Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières. *Géocarrefour*, 79 (4) : 303-315.
- GROSVERNIER, P.R. (1996). — *Stratégies et génie écologique des sphaignes (Sphagnum sp.) dans la restauration spontanée des marais jurassiens suisses*. Thèse de Doctorat, Université de Neuchâtel.
- GROSVERNIER, P.R., MATTHEY, Y. & BUTTLER, A. (1995). — Microclimate and physical properties of peat: new clues to the understanding of bog restoration processes. Pp. 425-450, in B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt & R.A. Robertson (eds). *Restoration of temperate wetlands*. Wiley, Chichester.
- GUNNARSSON, U. (2000). — Vegetation changes on Swedish mires. Effects of raised temperature and increased nitrogen and sulphur influx. *Acta Universitatis Upsaliensis*, 561: 1-25.
- GUNNARSSON, U., GRANBERG, G. & NILSSON, M. (2004). — Growth, production and interspecific competition in *Sphagnum*: effects of temperature, nitrogen and sulphur treatments on a boreal mire. *New Phytol.*, 163: 349-359.
- GUNNARSSON, U., MALMER, N. & RYDIN, H. (2002). — Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated ecosystems? A 40 years study. *Ecography*, 25: 685-704.
- GUNNARSSON, U. & RYDIN, H. (2000). — Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New Phytol.*, 147: 527-537.
- HILBERT, D.W., ROULET, N. & MOORE, T. (2000). — Modelling and analysis of peatlands as dynamical systems. *J. Ecol.*, 88: 230-242.
- HINDRYCKX, M. (2000). — *Evolution régressive récente de la végétation des tourbières hautes à sphaignes en Haute Ardenne (Hautes-Fagnes, Belgique)*. Thèse de Doctorat, Université de Liège.
- HUGHES, P.D.M. & BARBER, K.E. (2003). — Mire development accross the fen-bog transition on the Teifi floodplain at Tregaron Bog, Ceredigion, Wales, and a comparison with 13 other raised bogs, *J. Ecol.*, 91: 253-264.
- HUGHES, P.D.M. & DUMAYNE-PEATY, L. (2002). — Testing theories of mire development using multiple successions at Crymlyn Bog, West Glamorgan, South Wales, UK. *J. Ecol.*, 90: 456-471.
- INGRAM, H.A.P. (1967). — Problems of hydrology and plant distribution in mires. *J. Ecol.*, 55: 711-724.

- INGRAM, H.A.P. (1982). — Size and shape in raised mire ecosystems: a geophysical model. *Nature*, 27: 300-303.
- INGRAM, H.A.P. (1983). — Hydrology. Pp. 67-158, in A.J.P. Gore (ed.). *Mires: swamp, bog, fen and moor. General studies*. Elsevier, Amsterdam.
- IVANOV, K.E. (1981). — *Water movements in mirelands*. Academic Press, London.
- JAUHIAINEN, J., VASANDER, H. & SILVOLA, J. (1994). — Response of *Sphagnum fuscum* to N deposition and increased CO₂. *J. Bryol.*, 18: 83-95.
- JOHNSON, L.C. & DAMMAN, A.W.H. (1991). — Species-controlled *Sphagnum* decay on a south Swedish raised bog. *Oikos*, 61: 234-242.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. (1994). — Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- LAMERS, L.P.M., BOBBINK, R. & ROELOFS, J.G.R. (2000). — Natural nitrogen filter fails in polluted raised bogs. *Glob. Chang. Biol.* 6: 583-586.
- LÉVÊQUE, C. (2001). — *Ecologie. De l'écosystème à la biosphère*. Dunod. Paris.
- LIMPENS, J. & BERENDSE, F. (2003a). — Growth reduction of *Sphagnum magellanicum* subjected to high nitrogen deposition: the role of amino acid nitrogen concentration. *Oecologia*, 135: 339-345.
- LIMPENS, J. & BERENDSE, F. (2003b). — How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum*. *Oikos*, 103: 537-547.
- LIMPENS, J., BERENDSE, F. & KLEES, X. (2003). — N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. *New Phytol.*, 157: 339-347.
- LINDSAY, R.A. (1995). — *The ecology, classification and conservation of ombrotrophic mires*. Scottish Natural Heritage, Perth.
- LOXHAM, M. & BURGHARDT, W. (1986). — Saturated and unsaturated permeabilities of north German peats. Pp. 37-59, in C.H. Fuchsman (ed.). *Peat and water*. Elsevier, Amsterdam.
- MALMER, N., SVENSSON, B.M. & WALLÉN, B. (1994). — Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobot. Phytotaxon.* 29: 483-496.
- MANNEVILLE, O. (1999). — Les tourbières de France : causes de régression, intérêts de leur conservation, mise au point nomenclaturale. *J. Bot. Soc. Bot. France*, 12: 73-82.
- MANNEVILLE, O., VERGNE, V. & VILLEPOUX, O. (1999). — *Le monde des tourbières et des marais*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- MATTHEY, Y. (1996). — *Conditions écologiques de la régénération spontanée du Sphagnion magellanicum dans le Jura Suisse*. Thèse Université de Neuchâtel.
- MAUQUOY, D. & BARBER, K. (2002). — Testing the sensitivity of the palaeoclimatic signal from ombrotrophic peat bogs in northern England and the Scottish Borders. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 119: 219-240.
- MIDDELDORP, A.A. (1986). — Functional palaeoecology of the Hahnenmoor raised bog ecosystem. A study of vegetation history, production and decomposition by means of pollen density dating. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 49: 1-73.
- NORDBAKKEN, J.F., OHLSON, M. & HÖGBERG, P. (2003). — Boreal bog plants: nitrogen sources and uptake of recently deposited nitrogen. *Environ. Pollut.*, 126: 191-200.
- NUNGESSER, M.K. (2003). — Modelling microtopography in boreal peatlands: hummocks and hollows. *Ecol. Model.*, 165: 175-207.
- OHLSON, M. & DAHLBERG, B. (1991). — Rate of peat increment in hummock and lawn communities on Swedish mires during the last 150 years. *Oikos*, 61: 369-378.
- OHLSON, M., ØKLAND, R.H., NORDBAKKEN, J.F. & DAHLBERG, B. (2001). — Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. *Oikos*, 94: 425-432.
- ØKLAND, R.H. (1989a). — A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions. *Sommerfeltia*, 8: 1-172.
- ØKLAND, R.H. (1989b). — Hydromorphology and phytogeography of mires in inner Østfold and adjacent part of Akershus, SE Norway, in relation to regional variation in SE Fennoscandian mire. *Opera Bot.*, 96: 1-122.
- PAINTER, T.J. (1991). — Lindow man, Tollund man and other peat-bog bodies: the preservative and antimicrobial action of sphagnum, a reactive glycuronoglycan with tanning and sequestering properties. *Carbohydr. Polym.*, 15: 123-142.
- PFADENHAUER, J. & KLÖTZLI, F. (1996). — Restoration experiments in middle European wet terrestrial ecosystems: an overview. *Vegetatio*, 126: 101-115.
- PRICE, J.S. (1991). — Evaporation from a blanket bog in a foggy coastal environment. *Boundary-Layer Meteorol.*, 57: 391-406.
- PRICE, J.S. & WHITEHEAD, G. (2001). — Developing hydrological thresholds for *Sphagnum* recolonization on an abandoned cutover bog. *Wetlands*, 21: 32-42.
- ROCHFORD, L., QUINTY, F., CAMPEAU, S., JOHNSON, K. & MALTERER, T. (2003). — North American approach to the restoration of dominated peatlands. *Wetlands Ecol. Manage.*, 11: 3-20.
- RYDIN, H. (1985). — Effect of water level on desiccation of *Sphagnum* in relation to surrounding Sphagna. *Oikos*, 45: 374-379.
- RYDIN, H. (1993). — Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. *Adv. Bryol.*, 5: 153-185.
- RYDIN, H. & CLYMO, R.S. (1989). — Transport of carbon and phosphorus compounds about *Sphagnum*. *Proc. Roy. Soc. London B*, 237: 63-84.

- RYDIN, H., SJÖRS, H. & LÖFROTH, M. (1999). — Mires. *Acta Phytogeogr. Suec.*, 84: 91-112.
- SAGOT, C. & ROCHEFORT, L. (1996). — Tolérance des sphaignes à la dessiccation. *Cryptogamie, Bryol., Lichénol.* 17: 171-183.
- SCHEFFER, M. & CARPENTER, S.R. (2003). — Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.*, 18: 648-656.
- SCHEFFER, R.A., VAN LOGTESTIJN, R.S.P. & VERHOEVEN, J.T.A. (2001). — Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in two mesotrophic fens differing in dominant plant species. *Oikos*, 92: 44-54.
- SCHOUWENAARS, J.M. & VINK, J.P.M. (1992). — Hydrophysical properties of peat relicts in a former bog and perspectives for *Sphagnum* regrowth. *Int. Peat J.*, 4: 15-28.
- SJÖRS, H. (1990). — Divergent successions in mires, a comparative study. *Aquilo, Ser. Bot.*, 28: 67-78.
- SMOLDERS, A.J.P., TOMASSEN, H.B.M., PIJNAPPEL, H.W., LAMERS, L.P.M. & ROELOFS, J.C.M. (2001). — Substrate-derived CO₂ is important in the development of *Sphagnum* spp. *New Phytol.*, 152: 325-332.
- SVENSSON, G. (1988). — Fossil plant-communities and regeneration patterns on a raised bog in south Sweden. *J. Ecol.*, 76: 41-59.
- TALLIS, J.H. (1998). — Growth and degradation of British and Irish blanket mires. *Envir. Rev.*, 6: 81-122.
- TOMASSEN, H., SMOLDERS, A.J.P., LAMERS, L.P.M. & ROELOFS, J.G.M. (2003). — Stimulated growth of *Betula pubescens* and *Molinia caerulea* on ombrotrophic bogs: role of high levels of atmospheric nitrogen deposition. *J. Ecol.*, 91: 357-370.
- TOMASSEN, H.B.M., SMOLDERS, A.J.P., LIMPENS, J., LAMERS, P.M. & ROELOFS, J.G.M. (2004). — Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: desiccation or high N. deposition? *J. Appl. Ecol.*, 41: 139-150.
- TOUFFET, J. (1969). — *Les Sphaignes du massif Armoricaïn. Recherches phytogéographiques et écologiques*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes.
- TOUFFET, J. (1971). — Etude expérimentale de l'influence de la nature et de la concentration minérale du milieu sur le développement et la teneur en cations des sphaignes. *Botanica Rhedonica A*, 10: 293-302.
- VAN BREEMEN, N. (1995). — How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends Ecol. Evol.*, 10: 270-275.
- VAN DER HEIJDEN, E., JAUIHAINEN, J., SILVOLA, J., VASANDER, H. & KUIPER, P.J.C. (2000). — Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration and increased nitrogen deposition on growth and chemical composition of ombrotrophic *Sphagnum balticum* and oligo-mesotrophic *Sphagnum papillosum*. *J. Bryol.*, 22: 175-182.
- VAN DER SCHAAF, S. (1999). — *Analysis of the Hydrology of Raised Bogs in the Irish Midlands. A Case Study of Raheenmore Bog and Clara Bog*. Thèse de Doctorat, Landbouwniversiteit, Wageningen.
- VAN SETERS, T.E. & PRICE, J.S. (2002). — Towards a conceptual model of hydrological change on an abandoned cutover bog, Quebec. *Hydrol. Process.*, 16: 1965-1981.
- VERHOEVEN, J.T.A. & LIEFVELD, V.M. (1997). — The ecological significance of organochemical compounds in *Sphagnum*. *Acta Bot. Neerlandica*, 46: 117-130.
- VERHOEVEN, J.T.A., MALTBY, E. & SCHMIDT, M.B. (1990). — Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs. *J. Ecol.*, 78: 713-726.
- VERHOEVEN, J.T.A. & TOTH, E. (1995). — Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens: effects of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *Soil Biol. Biochem.*, 3: 271-275.
- VITT, D.H., CRUM, H. & SNIDER, J.A. (1975). — The vertical zonation of *Sphagnum* species in hummock-hollow complexes in northern Michigan. *Mich. Botanist*, 14: 190-200.
- WALKER, D. & WALKER, P.M. (1961). — Stratigraphic evidence of regeneration in some Irish bogs. *J. Ecol.*, 49: 169-185.
- WASTIAUX, C. (2000). — *Facteurs hydrologiques de la dégradation des tourbières hautes à sphaignes des Hautes-Fagnes*. Thèse de Doctorat, Université de Liège.
- WEBSTER, J.R. (1962). — The composition of wet-heath vegetation in relation to aeration of the ground-water and soil. II. Response of *Molinia caerulea* to controlled conditions of soil aeration and ground-water movement. *J. Ecol.*, 50: 639-650.
- WILDI, O. (1978). — Simulating the development of peat bogs. *Vegetatio*, 37: 1-17.
- YU, Z., CAMPBELL, I.D., VITT, D.H. & APPS, M.J. (2001). — Modelling long-term peatlands dynamics. I. Concepts, review, and proposed design. *Ecol. Model.*, 145: 197-210.
- ZOBEL, M. (1986). — Aeration and temperature conditions in hummock and depressions peat in Kikiper bog, south western Estonia. *Suo*, 37: 99-106.
- ZOBEL, M. (1988). — Autogenic succession on boreal mires — a review. *Folia Geobot. Phytotaxon*, 23: 417-445.