

Bot. Helv. 112/2 (2002): 103–120
0253-1453/02/020103-18
© Birkhäuser Verlag, Basel, 2002

Botanica Helvetica

Onze ans de dynamique de la végétation dans une tourbière soumise à un glissement de terrain

Elizabeth Feldmeyer-Christe et Meinrad Küchler

Institut fédéral de recherches WSL, CH-8903 Birmensdorf, Suisse

Manuscrit accepté le 28 mai 2002

Abstract

Feldmeyer-Christe E. and Küchler M. 2002. Eleven years of vegetation changes after a bog burst. Bot. Helv. 112/2: 103–120.

In the mire of la Vraconnaz located in the Jura Mountains (Switzerland) at a mean altitude of 1090 m, a bog burst occurred in September 1987 after an extraordinary spell of heavy rainfall. This mire has a surface of about 30 ha of raised bog surrounded by 25 ha of fen. An area of about 15 ha on the western part of the mire was affected by the slide. The affected vegetation included various bog communities as well as communities of acidic and alkaline fen plants (*Sphagnion magellanicum*, *Caricion nigrae*, *Caricion davallianae*).

This study reports on the changes in vegetation that took place during the 11 years after the bog burst. The behaviour of pioneer species and the secondary succession on bare peat were also observed.

Statistical analysis of indicator values showed a general eutrophication and a closing of the herb layer in the slide area. The most sensitive vegetation group is that of the acidic fen (*Caricion nigrae*) that became significantly drier. The total species richness showed an increase.

All pioneer species (first colonists) that appeared on bare peat after 2 years are perennials, either geophytes or hemicryptophytes and the majority of them are transient species. Species diversity in pioneer vegetation increased during the first 9 years and then became stable. The fuzzy ordination pointed to a succession towards the vegetation groups of acidic and alkaline fen rather than towards bog or meadow vegetation. We suppose that the settlement of plants on bare peat is greatly influenced by the species composition in the adjacent areas and that the mosaic pattern of bare peat and full-cover vegetation favour the comeback of the vegetation present before the disturbance.

Key words: Bog burst, peat, vegetation dynamics, secondary succession.

Introduction

En automne 1987, un glissement de terrain se produisit dans la tourbière de la Vraconnaz (Jura suisse) à la suite d'un événement climatique exceptionnel: trois semaines de sécheresse suivies de pluies diluviennes. Une surface de 15 ha fut affectée par le glissement qui déplaça en une nuit 150'000 m³ de tourbe sur 300 mètres. Selon Feehan et O'Donovan (1996), une pente de 4%, comme c'est le cas ici, est suffisante pour permettre un glissement de terrain dans une tourbière de montagne. Le glissement et la description du site sont présentés en détail dans une précédente publication (Feldmeyer-Christe 1995). Une carte photogrammétrique du glissement à l'échelle 1:1000 a été dressée sur la base de photos aériennes infra-rouge fausses couleurs prises immédiatement après le glissement (Feldmeyer-Christe et Mulhauser 1994).

Les événements semblables rapportés en Ecosse ou en Irlande (Feldmeyer-Christe 1995 et réf.) s'attachent surtout au phénomène lui-même et ses conséquences sur la végétation ne sont que peu décrites (Sollas et al. 1897, Feehan et O'Donovan 1996).

Les exemples de succession végétale consécutifs à des catastrophes naturelles cités dans la littérature se rapportent le plus souvent à des forêts dévastées par des tempêtes ou des incendies (DeGranpré et al. 1993, Palmer et al. 2000). De nombreux exemples de succession ont été décrits pour des champs abandonnés par l'agriculture (Tramer 1975, Collins et Adams 1983, Schreiber 1997) ou pour différents types d'exploitation de prairies (Hansson et Håkan 2000). Les exemples de succession végétale décrits pour les marais se rapportent soit à des changements d'utilisation (Egloff 1986, Schwaar 1987, Gusewell et al. 1998, Hald et Vinther 2000) soit à des essais de renaturation (Pfadenhauer et Klötzli 1996, Matthey et al. 1998, Tuittila et al. 2000) après exploitation de la tourbe.

Dans le cas du glissement de terrain de la Vraconnaz, on peut s'attendre à ce que le dommage soit moindre qu'après une exploitation de la tourbe puisque le sol n'a pas été enlevé, il a été déplacé. La présente étude analyse, pour la végétation déplacée, les changements qualitatifs entre 1988 et 1999, mais l'intérêt principal concerne la tourbe dénudée: conserve-t-elle un pouvoir régénérateur ou se laisse-t-elle coloniser par la flore alentour? Bien qu'il soit nu en surface, le sol tourbeux décapé par le glissement contient de nombreuses propagules végétales (graines et diaspores) ainsi que des parties végétatives viables de rhizomes (Moore 1980, During et ter Horst 1983, Roberts H. A. 1986, Pfadenhauer et Maas 1987, Jonsson 1993, Schopp-Guth et al. 1994), contrairement à ce qui est observé après un tourbage industriel (Salonen 1992, Poschlod 1995, Huopalainen et al. 1998).

Méthodes

Schéma d'échantillonnage

Un réseau de 100 carrés permanents (CP) a été établi en juin 1988 de manière à prendre en compte tous les types de végétation présents. La surface de la majorité des CP est de 1 m² du fait du morcellement de la végétation en petits îlots. Dans les parties médianes et inférieures du glissement, où subsistent encore de grandes zones de bas-marais assez homogènes, quelques CP ont une surface de 4 ou de 16 m². Les deux CP établis dans la forêt de pins (*Pinus montana*) au nord-est ont une surface de 25 m². Vingt-trois CP de 1 m² ont été installés sur du sol nu ou ne comportant qu'une espèce. La position exacte de chaque CP a été mesurée au théodolite sur la base de repères

extérieurs à la tourbière (avec une précision de ± 5 cm). Le mesurage de tous les CP a été répété à l'aide du système de positionnement par satellite (GPS) en 1999 lors du remplacement de tous les piquets de marquage. Deux CP ont été perdus depuis 1988 à la suite d'un effondrement du sol et 3 ont été retirés de l'étude parce qu'ils sont traversés par de nouveaux sentiers.

Les relevés ont été effectués selon la méthode de Braun-Blanquet (1964). Les surfaces de recolonisation (CP nus ou paucispécifiques) ont été relevées chaque année, les autres CP tous les 2 à 5 ans. Un relevé de tous les CP a été réalisé en 1999.

La nomenclature pour les Ptéridophytes et les Spermaphytes est celle de l'Index synonymique de la flore de Suisse de Aeschimann et Heitz (1996), pour les Bryophytes celle de Geissler et al. (1998). La nomenclature des unités phytosociologiques se réfère à Oberdorfer (1977, 1983, 1992). Les formes de croissance sont tirées de Landolt (1977).

Analyse des données

Les données des 95 CP ont été analysées de manière différente suivant qu'elles proviennent de CP nus ou avec une seule espèce en 1988 ou de CP avec végétation.

Dans le premier groupe (23 CP), on a analysé les espèces pionnières et les changements de la diversité spécifique au cours des années avec l'indice de diversité de Shannon (Kent et Cooker 1992). La recolonisation végétale a été analysée par une Fuzzy ordination (Wildi et Orloci 1996). Cette méthode, basée sur la théorie des ensembles flous (D. W. Roberts 1986) permet de déceler des tendances là où il n'y a pas (encore) de certitude. Elle s'applique bien à la nature de la végétation où une espèce peut être simultanément membre de différentes associations végétales. Dans la fuzzy ordination des données de la Vraconnaz, les relevés des années successives sont comparés à des groupes de végétation de référence (les ensembles). Les axes de l'ordination expriment le degré d'appartenance des relevés aux groupes de référence (Feoli et Zuccarello 1988). Plusieurs groupes de végétation de référence ont été utilisés pour la fuzzy ordination. Les relevés de référence du *Caricetum nigrae* (5 relevés), du *Caricetum davallianae* (5 relevés) et du *Caricetum rostratae* (5 relevés) sont tirés de la banque de données de Steiner (1992) qui a étudié la végétation des marais autrichiens, très proches floristiquement à altitude égale de ceux de Suisse. La référence de pâturage (*Trollio-Cirsietum*, 4 relevés) provient de relevés locaux réalisés en 1984 (Econat 1986). La référence du groupement à *Trichophorum cespitosum* et *Molinia coerulea* (5 relevés, Feldmeyer-Christe 1995) provient de relevés locaux réalisés en 1988.

Pour le reste des CP, le calcul de la matrice de ressemblance (coefficient de van der Maarel) des données de 1988 a montré qu'il s'agissait d'une végétation très hétérogène. Comme on pouvait supposer que l'évolution ne se ferait pas de manière similaire sur toutes les surfaces, on a décidé de séparer la végétation en groupes plus homogènes et d'analyser séparément l'évolution de ces derniers. Les données de 1988 ont été analysées avec le programme Mulva-5 (Wildi et Orloci 1996). Les données ont été normalisées (racine carrée de la valeur absolue pour les espèces), la matrice de ressemblance a été calculée avec le coefficient de similarité de van der Maarel et une identification des outliers a été effectuée. La détection des outliers se base sur un simple algorithme du plus proche voisin. Les relevés qui ont une similarité à leur plus proche voisin inférieure à une limite pré-définie sont considérés comme outliers. L'expérience (Wildi 1989) a montré que dans le cas de données avec abondance dominance de type Braun-Blanquet, un coefficient de van der Maarel inférieur à 0.3 représente une valeur

critique. C'est cette valeur limite que nous avons utilisée ici, ce qui a permis d'éliminer 6 relevés ne comportant que 2 ou 3 espèces et 3 relevés de formations boisées n'ayant que peu d'affinité avec l'ensemble des données.

Les données des 63 CP restants ont ensuite été soumises à une analyse de clustering (average linkage) après avoir été normalisées (racine carré de la valeur absolue pour les espèces) et transformées (vecteurs ajustés à l'unité de longueur pour les relevés). Cette analyse a permis de définir 3 groupes qui correspondent respectivement à des groupements végétaux de haut-marais (alliance du *Sphagnion magellanici*), de bas-marais acide (alliance du *Caricion nigrae*) et de bas-marais basique (alliance du *Caricion davallianae*).

Les changements au sein des 3 groupements entre 1988 et 1999 ont été étudiés par l'analyse du spectre écologique, de la richesse spécifique et des formes biologiques.

Les changements du spectre écologique des différents groupements entre 1988 et 1999 ont été analysés par le Wilcoxon Signed Paired ranked test à l'aide des programmes Vegedaz (Küchler 2000) et S-Plus en utilisant les valeurs indicatrices de Landolt (1977). Les valeurs indicatrices prises en considération sont celles de réaction (R), d'humidité (F), de la teneur en nutriments (N), de lumière (L) et d'humus (H).

Les changements de la richesse spécifique entre 1988 et 1999 ont été testés avec les programmes Vegedaz et S-Plus (Vorzeichentest gepaart). Le Wilcoxon test n'est pas adéquat ici du fait de la nature des données (le nombre d'espèces par relevé) qui contiennent de nombreuses valeurs égales (ties), ce qui fausse le test.

La diversité spécifique a été calculée au moyen de l'indice de diversité de Shannon (Kent et Cooker 1992).

Pour l'étude des formes biologiques, on a comparé les 95 CP de 1988 avec les 95 CP de 1999. Les coefficients de Braun-Blanquet ont été transformés en pourcentages ($r = 0.1 / + = 1 / 1 = 5 / 2 = 17.5 / 3 = 37.5 / 4 = 62.5 / 5 = 87.5$). Les changements ont été testés avec les programmes Vegedaz et S-Plus (Vorzeichentest gepaart).

Le «pool local d'espèces» auquel il est fait référence dans cet article correspond au nombre d'espèces présentes dans les 250 relevés de végétation réalisés en 1999 dans le cadre du projet du «Suivi des biotopes marécageux de Suisse». Une description du projet est donnée dans Grünig (1998). Ces relevés ont été effectués aussi bien dans la partie intacte de la tourbière que dans la zone du glissement de même que dans les pâturages et bosquets d'arbres bordant la tourbière.

Résultats

Une végétation hétérogène

La description détaillée de la végétation présente au moment du glissement a été faite dans une précédente publication (Feldmeyer-Christe 1995). La végétation déplacée comprenait des groupements de bas-marais alcalins dominés par *Trichophorum cespitosum* (alliance du *Caricion davallianae*) et des groupements de bas-marais acides développés secondairement sur des surfaces de haut-marais tourbées et drainées (alliance du *Caricion nigrae*). Les groupements de haut-marais (alliance du *Sphagnion magellanici*) localisés dans la partie inférieure du glissement ont été pour la plupart engloutis au fond des dolines ou recouverts par la masse de tourbe. Les lambeaux restants, non déplacés, se trouvent soit sur les bords du glissement, soit juste à l'extérieur de celui-ci. L'hétérogénéité de la végétation pour l'ensemble des CP en 1988 au début de l'étude était très grande, avec une ressemblance moyenne des relevés calculée avec

Tab. 1. Types biologiques sur les 95 carrés permanents en 1988 et en 1999.

Formes biologiques	1988 Nombre d'espèces	1999 Nombre d'espèces
Bryophytes	40	45
Chamaephytes	6	7
Géophytes	15	21
Hémicryptophytes	70	91
Phanérophytes sempervirents	3	3
Phanérophytes vert-estival	3	9
Thérophytes	4	2
Total des espèces	141	178

l'indice de similarité de van der Maarel (min = 0, max = 1) de 0.17 ± 0.11 et n'a pas varié en 1999 avec une valeur de 0.16 ± 0.11 .

Changement de la richesse spécifique totale

Le nombre total d'espèces dans les 95 CP de l'étude est passé de 141 en 1988 à 178 en 1999 (tab. 1), soit 26% d'augmentation. Ces 178 espèces représentent près de la moitié (45,6%) du pool local de 390 espèces (277 espèces vasculaires et 113 bryophytes) recensées sur les 160 ha de la tourbière et des pâturages et bois environnants.

Cette modification de la composition végétale s'est faite conjointement par la disparition de certaines espèces (31 dont 14 bryophytes) et par l'arrivée de nouvelles espèces (68 dont 18 bryophytes). La moitié des bryophytes disparues sont des espèces de haut-marais et marais de transition comme *Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*, *S. fallax*, *S. centrale*, *Cephaloziella subdentata* et *Mylia anomala*. Les deux tiers des espèces vasculaires disparues sont des espèces typiques de bas-marais et de pâturages humides.

Parmi les nouvelles arrivées, on peut identifier des espèces ligneuses (*Salix* ssp., *Populus tremula* et *Picea abies*), des colonisatrices de sols perturbés (*Tussilago farfara*, *Plantago lanceolata*, *Rumex obtusifolius*) et de fossés inondés (*Equisetum fluviatile*, *Veronica beccabunga*, *Carex paniculata*, *Epilobium hirsutum*), ainsi que des espèces de prairies grasses (*Phleum pratense*, *Poa trivialis*, *Crocus albiflorus*). Les autres espèces sont des espèces prairiales des Molinio-Arrhenatheretea (*Ranunculus acris*, *Crepis mollis*, *Festuca rubra*, *Trollius europaeus*, *Angelica sylvestris*).

Formes biologiques

Le recouvrement des différentes formes biologiques sur les 95 carrés permanents en 1988 et en 1999 est présenté sur la figure 1. Bien que la distribution générale des différents types reste semblable, on note une augmentation significative des chamaephytes, des hémicryptophytes et des phanérophytes vert-estival.

La grande majorité des espèces sont des hémicryptophytes (tab. 1). Les thérophytes ne sont représentées que par quatre espèces en 1988, présentes dans neuf CP (*Rhinanthus minor*, *Euphrasia hirtella*, *Melampyrum pratense* et *Rhinanthus alectorolophus*). En 1999, les thérophytes ne sont plus que deux, présentes sur trois CP (*Rhinanthus minor* et *Galeopsis tetrahit*). Ces cinq espèces constituent l'ensemble des thérophytes recensées dans le pool local de 277 espèces vasculaires.

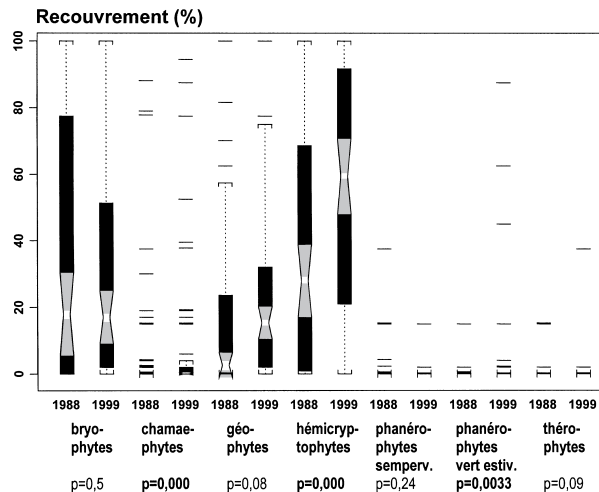


Fig. 1. Recouvrement des formes biologiques sur 95 carrés permanents en 1988 et en 1999. La ligne blanche représente la médiane et la zone gris clair l'intervalle de confiance pour la médiane; la barre colorée contient la moitié des données. Les valeurs qui sont à une distance de plus d'une fois et demi la longueur de la barre sont considérées comme des fugitifs. Les valeurs de changements significatives ($p \leq 0,05$ avec le Wilcoxon test) sont indiquées en gras.

Les géophytes sont moins nombreuses, mais beaucoup plus fréquentes. Les six principales en 1988 sont, par ordre de fréquence dans les CP, *Carex nigra* (72%), *Eriophorum angustifolium* (47%), *Carex rostrata* (43%), *Galium uliginosum* (34%), *Menyanthes trifoliata* (25%) et *Carex flacca* (10%). En 1999 les 6 plus fréquentes sont *Carex nigra* (62%), *Galium uliginosum* (54%), *Galium palustre* (28%), *Carex rostrata* (25%), *Eriophorum angustifolium* (22%) et *Dactylorhiza maculata* (18%).

Dans le pool local de 277 espèces vasculaires recensées en 1999 on compte 50 géophytes. Les six plus fréquentes sont les mêmes que celles relevées sur les CP en 1999 à l'exception d'*Equisetum palustre* qui remplace *Galium palustre*.

Changement du spectre écologique

Les changements du spectre écologique entre 1988 et 1999 pour l'ensemble des CP montrent une différence significative ($p \leq 0,05$) pour 3 de ces valeurs. La teneur en nutriments a augmenté, passant de 2.08 (valeur moyenne) \pm 0.02 (déviation standard) à 2.26 ± 0.03 , indiquant une eutrophisation. La valeur de lumière a diminué (de 3.7 ± 0.01 à 3.6 ± 0.02), indiquant une fermeture de la couverture végétale, de même que la valeur d'humus (de 4.3 ± 0.02 à 4.2 ± 0.03), indiquant une décomposition de la tourbe.

Si on considère séparément le haut du glissement, zone érodée où ne subsistent que des îlots de végétation disjoints, et le bas du glissement, zone d'accumulation de la tourbe, on constate que la valeur d'humidité s'est modifiée de façon significative dans la partie supérieure (de 4.0 ± 0.17 à 3.76 ± 0.17), indiquant un assèchement, alors qu'elle n'a pas changé dans la partie inférieure.

Tous les groupements végétaux montrent une augmentation significative de la valeur de substances nutritives alors que seuls les groupements de haut-marais et de

bas-marais acidophiles montrent une diminution significative de la valeur d'humus (fig. 2a). Les groupements de bas-marais alcalin et acidophile montrent de plus une diminution significative de la valeur de lumière (fig. 2b). Les groupements de bas-marais acidophiles montrent en outre une diminution significative de la valeur d'humidité (fig. 2b). La valeur de réaction ne montre aucune différence significative dans les différents groupements (fig. 2b).

Embuissonnement

Une fermeture de la couverture végétale s'est produite dans la plus grande partie de la zone du glissement, mais le haut de la zone est le cadre d'un boisement plus marqué. Sur les modèles numériques de surface (Ginzler et de Laporte 2001) tirés des photos aériennes de 1987 et 1998 (fig. 3a et 3b), on voit le développement d'une forêt de saules (*Salix cinerea*, *S. caprea*, *S. myrsinifolia*, *S. pentandra*) dans la niche d'arrachement ainsi qu'une forte densification des pins (*Pinus montana*) et épicéas (*Picea excelsa*) dans la bordure nord-est du glissement.

Les surfaces de recolonisation

Espèces pionnières

Sur certaines surfaces, la végétation est réapparue au bout de 2 ans, sur d'autres il a fallu attendre 4 ans. Les premières bryophytes, *Campylium stellatum*, *Bryum pseudotriquetrum* et *Cratoneuron filicinum*, ne sont réapparues qu'au bout de 3 ans. Dans un premier temps, la recolonisation végétale s'est faite entièrement au hasard et les premiers arrivés occupaient toute la place. Un seul individu de *Veronica beccabunga* pouvait couvrir à lui seul une surface de près d'un mètre carré. Les premières espèces à s'installer en 1989 sont, par ordre de fréquence décroissant dans les CP, *Carex rostrata*, *Veronica beccabunga*, *Epilobium palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Agrostis canina*, *Carex echinata*, *Carex flava*, *Caltha palustris*, *Juncus alpino-articulatus* et *Poa trivialis*. Parmi les espèces caractéristiques de bas-marais, *Carex nigra* et *Eriophorum latifolium* se réinstallent au bout de 3 ans (1991), *Molinia coerulea* et *Parnassia palustris* au bout de 4 ans (1992), *Pinguicula vulgaris*, *Carex pulicaris* et *Fissidens adianthoides* au bout de 5 ans (1993), *Trichophorum cespitosum* et *Swertia perennis* au bout de 6 ans (1994), *Carex davalliana* au bout de 7 ans (1995) et *Salix repens* au bout de 8 ans (1996). Il faut noter qu'aucune espèce de sphaigne ne s'est encore réinstallée au bout de 11 ans.

Diversité spécifique

L'indice de diversité est très faible au début sur toutes les surfaces de recolonisation et augmente régulièrement dans tous les CP au fil des années. Il semble se stabiliser entre la huitième et la dixième année (tab. 2). On peut supposer que ce phénomène est en étroite relation avec l'augmentation de la richesse spécifique (fig. 4a et 4b).

Cette augmentation de la diversité est très significative ($p < 0.01$) pour la période de 1991 à 1998. Elle est également significative ($p < 0.05$) pour n'importe quelle période de 3 ans, mais n'est pas significative d'une année à l'autre ($p > 0.05$).

Recolonisation et succession

Dans la première phase de la reconquête, l'installation des espèces se fait au hasard et les interactions entre espèces sont rares vu l'abondance de sol nu. Au cours des

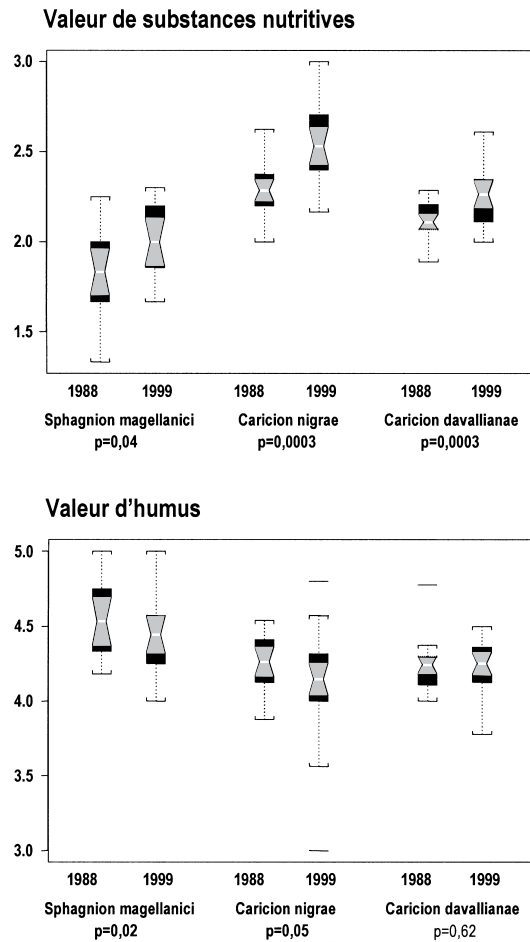
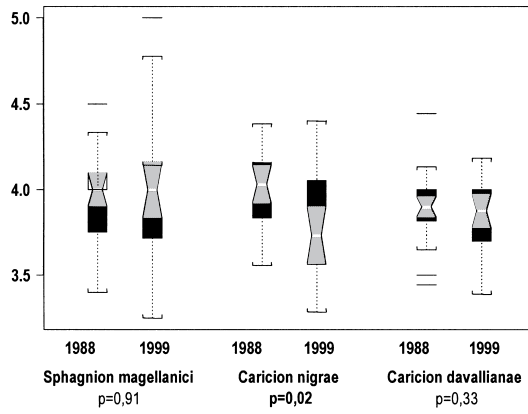


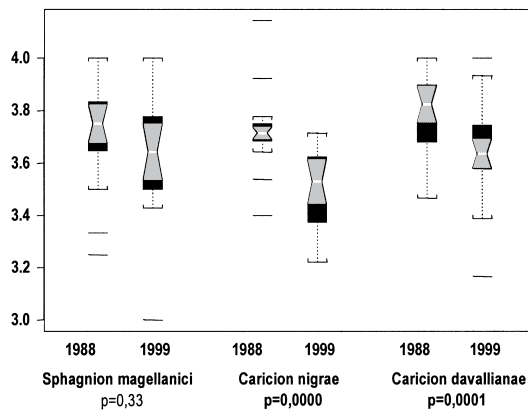
Fig. 2a (au-dessus). Valeurs indicatrices de substances nutritives et d'humus du *Sphagnion magellanici*, du *Caricion nigrae* et du *Caricion davallianae* en 1988 et en 1999. La ligne blanche représente la médiane et la zone gris clair l'intervalle de confiance pour la médiane; la barre colorée contient la moitié des données. Les valeurs qui sont à une distance de plus d'une fois et demi la longueur de la barre sont considérées comme des fugitifs. Les valeurs de changements significatifs ($p \leq 0.05$ avec le Wilcoxon test) sont indiquées en gras.

Fig. 2b (à droite). Valeurs indicatrices d'humidité, de lumière et de réaction du *Sphagnion magellanici*, du *Caricion nigrae* et du *Caricion davallianae* en 1988 et en 1999. La ligne blanche représente la médiane et la zone gris clair l'intervalle de confiance pour la médiane; la barre colorée contient la moitié des données. Les valeurs qui sont à une distance de plus d'une fois et demi la longueur de la barre sont considérées comme des fugitifs. Les valeurs de changements significatifs ($p \leq 0.05$ avec le Wilcoxon test) sont indiquées en gras.

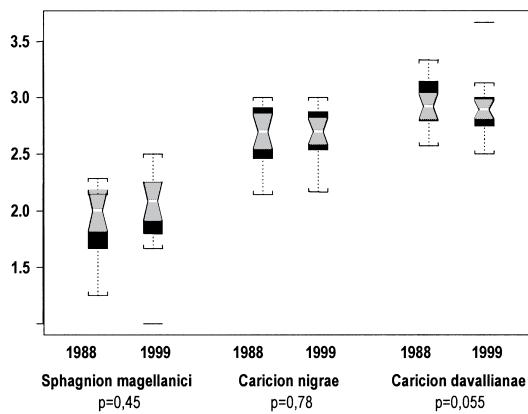
Valeur d'humidité



Valeur de lumière



Valeur de réaction



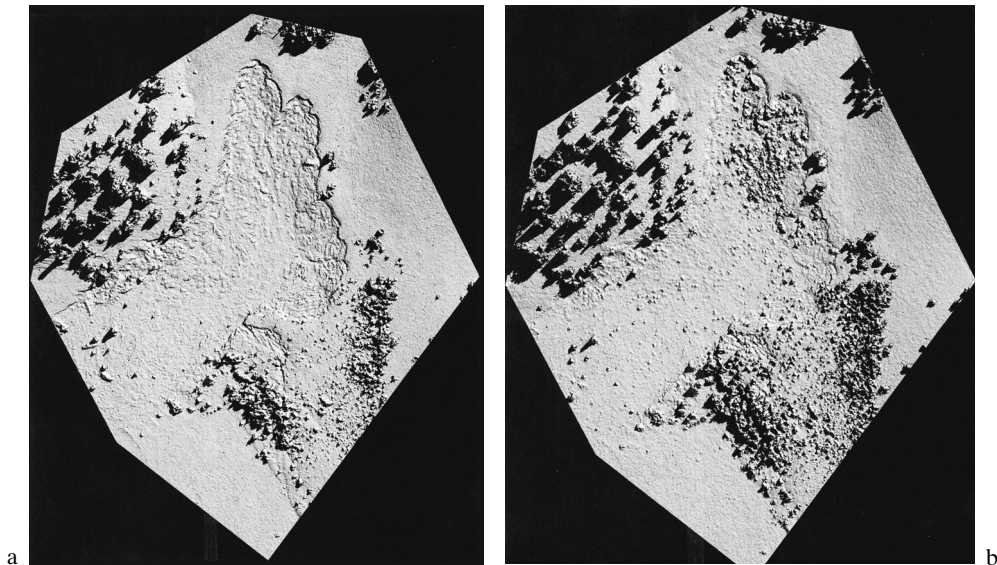


Fig. 3a et 3b. Modèles numériques de surface montrant la progression de l'embuissonnement dans le haut du glissement d'après les photos aériennes de 1987 et 1998.

années, l'espace se remplit et les espèces commencent à interagir plus étroitement. Afin de déterminer vers quel type de végétation tend la succession végétale, les séries chronologiques de plusieurs CP nus en 1988 ont été traitées par une ordination floue (Fuzzy ordination) et comparées à des groupements de référence. La figure 4 présente quelques-unes de ces séries chronologiques comparatives sur 10 ans.

Il faut noter que le CP 89, qui ne présente aucune ressemblance avec les groupes de référence, évolue vers un autre type de végétation, à savoir une salicaie à *Salix cinerea* et *S. caprea*. Il est situé dans le haut du glissement, là où la couche de tourbe a été érodée jusqu'à la marne.

Discussion

1. Changements dans la végétation

Les principaux changements induits par le glissement de 1988 sont une eutrophisation de la zone perturbée et une fermeture de la couverture herbacée, associés à une augmentation de la richesse spécifique. L'eutrophisation provient principalement de la minéralisation des couches de tourbe qui se sont retrouvées au contact de l'air (Schneebeili 1991). Dans le haut du glissement, elle peut provenir également des apports d'eau minéralisée en provenance des pâturages environnants. L'offre accrue en substances nutritives due à la minéralisation de la tourbe permet l'installation d'espèces prairiales et de pâturages moins frugales qui cohabitent avec les espèces de marais. Cette coexistence ne peut durer que si les espèces sont de même force compétitive. Or dans des conditions de croissance très favorables, quelques espèces grandes

Tab. 2. Calcul des indices de diversité (indice de Shannon) sur 7 surfaces de recolonisation (carrés permanents installés sur tourbe nue en 1988) entre 1989 et 1998.

	CP 53	CP 64	CP 15	CP 76	CP 80	CP 42	CP 61
1989	0.500	0.000	0.000	0.000	1.369	0.868	0.000
1990	1.594	0.000	0.000	1.099	2.362	2.142	0.000
1991	1.168	1.594	1.386	1.040	2.883	2.426	1.079
1992	2.883	1.841	1.925	1.040	2.744	2.202	0.950
1993	2.675	1.215	1.844	1.609	2.836	2.432	1.342
1994	2.742	2.303	2.069	2.240	2.826	2.221	1.474
1995	3.116	2.482	2.644	2.436	3.074	2.400	2.138
1996	3.044	2.745	2.695	2.311	3.196	2.777	2.271
1997	3.100	2.585	2.923	2.797	3.399	2.716	2.175
1998	2.933	2.678	2.889	2.707	3.245	2.886	2.633

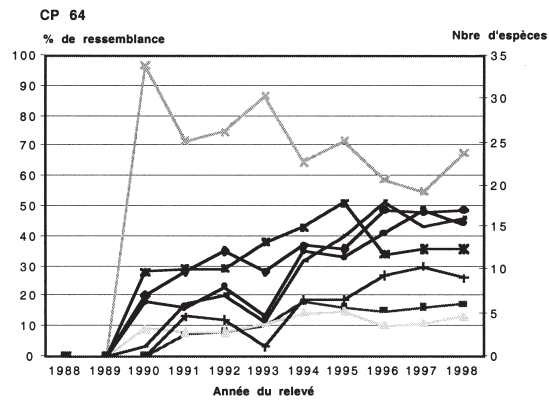
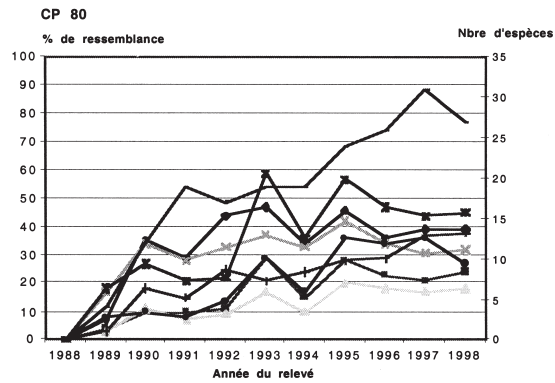
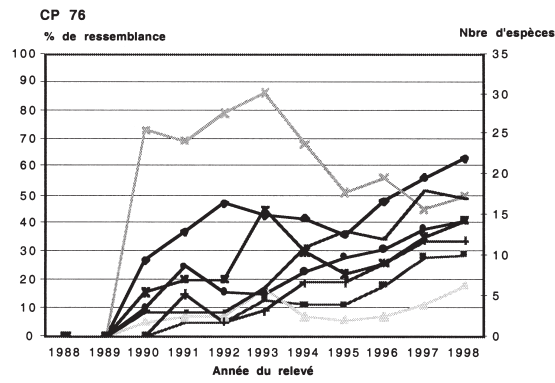
et vigoureuses ne tardent pas à prendre le dessus et à éliminer les espèces qui ne pouvaient persister qu'en l'absence de compétition (Grime 1979). On observe déjà à la Vraconnaz un déclin de la fréquence et du taux de recouvrement des espèces de marais, en particulier de la majorité des *Carex* (*Carex davalliana*, *C. nigra*, *C. echinata*, *C. hostiana*, *C. pulicaris*, *C. flava*, *C. rostrata*). Les nouvelles espèces plus compétitives sont *Angelica silvestris*, *Cirsium palustre*, *Ranunculus acris* et *Polygonum bistorta*. L'arrivée de mégaphorbes comme *Angelica silvestris* et *Cirsium palustre* entraîne une fermeture de la couverture herbacée.

La richesse spécifique totale a augmenté de 26% en 11 ans. Les causes possibles de cette augmentation sont les modifications du sol induites par le glissement (assèchement, eutrophisation, offre de sol nu) et l'arrêt de la pâture en 1988 lorsque la zone est devenue dangereuse pour le bétail. Cette augmentation de la richesse spécifique peut être mise en parallèle avec celle qui a été constatée à la suite d'un changement d'activité agricole (Houssard et al. 1980, Güsewell et al. 1998, Hansson et Håkan 2000).

2. Changements dans les surfaces de recolonisation

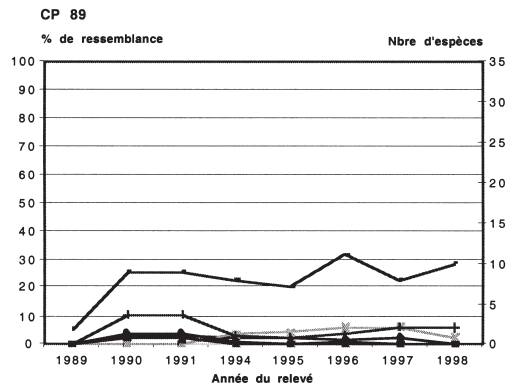
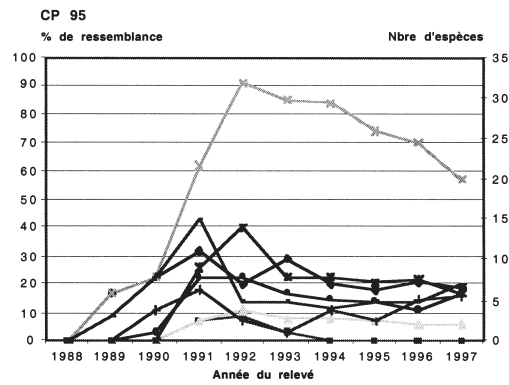
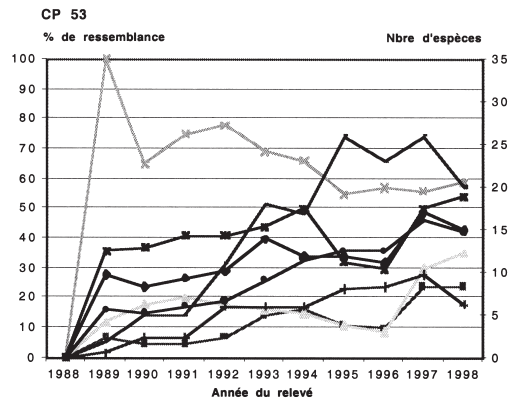
2.1 Les espèces pionnières

Les premières espèces pionnières qui se réinstallent sur la tourbe nue deux ans après le glissement sont toutes des espèces vivaces, soit des géophytes soit des hémicryptophytes. De nombreux auteurs ont démontré, à la suite de Raunkiaer (1934) que la succession végétale dans les pays tempérés se traduit par un changement dans les formes biologiques qui passent d'une dominance des thérophytes aux hémicryptophytes, c'est à dire des annuelles aux bisannuelles et perennes (Joenje 1978, Tilman 1988, Houssard et al. 1980) et que le déplacement se fait entre la première et la deuxième année de la succession (Tramer 1975, Brown et Southwood 1987, Rydin et Borgegård 1991). L'étude de la succession secondaire sur les surfaces de tourbe nue à la Vraconnaz ne montre pas de déplacement des types de formes biologiques. Cela est peut-être dû au fait qu'il n'y a que 5 espèces annuelles dans le pool local d'espèces. Il est clair que les espèces annuelles, qui demandent des sols nus pour germer, ne sont pas sélectionnées dans une région de montagne comme la Vraconnaz où la végétation locale, fermée, ne leur donne aucune possibilité de se développer, sinon au bord des che-



- % de ressemblance avec le *Caricetum davallianae*
- % de ressemblance avec l'*Eriophoro-trichophoretum*
- % de ressemblance avec le *Caricetum nigrae*
- +— % de ressemblance avec le *Trollio-cirsietum*
- x— % de ressemblance avec le *Sphagnetum magellanici*
- *— % de ressemblance avec le *Caricetum rostratae*
- ▲— % de ressemblance avec le groupement à trichophore
- Nombre d'espèces par relevé

Fig. 4a (au-dessus) et 4b (à droite). Degré de ressemblance de la végétation de 6 carrés permanents installés sur sol nu en 1988 avec la végétation de groupements de référence.



- ◆ % de ressemblance avec le *Caricetum davallianae*
- ◇ % de ressemblance avec l'*Eriophoro-trichophoretum*
- % de ressemblance avec le *Caricetum nigrae*
- ⊕ % de ressemblance avec le *Trollio-cirsietum*
- ▣ % de ressemblance avec le *Sphagnetum magellanici*
- ⊗ % de ressemblance avec le *Caricetum rostratae*
- ▲ % de ressemblance avec le groupement à trichophore
- Nombre d'espèces par relevé

mins. Prach et al. (2001) observent également que dans des séries de succession de milieux non rudéraux, ce sont les espèces pérennes (clonal perennials) qui dominent dès le début, comme par exemple *Carex rostrata* ou *Juncus effusus*.

La majorité des espèces pionnières qui s'installent les deux premières années ont des graines qui ne subsistent en général pas plus d'une année dans le sol (transient species d'après Thompson et al. 1997) comme *Carex rostrata*, *C. echinata*, *Eriophorum angustifolium*, *Caltha palustris*, *Epilobium palustre*. Pour ces espèces, il est probable que les graines qui germent sur le sol nu 20 mois après le glissement proviennent des semenciers à proximité. Mais la recolonisation peut aussi se faire à partir de parties de rhizomes chez les géophytes, par exemple pour *Carex rostrata* qui se régénère très bien à partir de segments de rhizomes (Pfadenhauer et Grootjans 1999). Pour les espèces à graines persistantes comme *Carex flava* ou *Poa trivialis*, il n'est pas possible de savoir si la recolonisation se fait à partir de la banque de graines du sol ou à partir des semenciers à proximité.

La réapparition plus tardive (3 à 7 ans) d'espèces caractéristiques de marais comme *Carex nigra*, *C. davalliana*, *C. pulicaris*, *Eriophorum latifolium* et *Trichophorum cespitosum* pourrait être due à une inhibition de la germination causée par l'enfouissement des graines dans le sol à la suite du glissement. Cet enfouissement met les graines à l'abri de la lumière et des fluctuations de température nécessaires à la germination (Pfadenhauer et Maas 1987, Maas 1989). En ce qui concerne les bryophytes, toutes les espèces ont des diaspores persistantes (During et ter Horst 1983) qui permettent une recolonisation in situ.

2.2 La diversité spécifique

La diversité spécifique dans les groupements de recolonisation augmente fortement les premières années, reflétant les changements rapides de la composition floristique. Cela confirme les observations de Brown et Southwood (1987) qui observent une diversité maximum dans les stades précoces (2 à 5 ans) et moyens (5 à 15 ans) de succession, puis une diminution correspondant à l'installation d'une végétation buissonnante et arborée.

2.3 La succession: quelle direction?

C'est avec les groupements végétaux de bas-marais acide et basique (*Caricetum rostratae*, *Caricetum nigrae*, *Caricetum davallianae*) que l'affinité des groupements de recolonisation est la plus forte. La recolonisation par les espèces de bas-marais peut provenir soit de la proximité des semenciers, soit du stock de graines présent dans le sol. Les observations faites à la Vraconnaz ne permettent pas de trancher. Il est cependant reconnu qu'il y a souvent une grande disparité entre la banque de graine du sol et la végétation (Moore 1980) et cette banque de graines ne semble jouer qu'un rôle mineur dans le processus de restauration des marais exploités (Huopalainen et al. 1998). On peut donc penser qu'à la Vraconnaz le rôle des semenciers est principal et explique que ce soit la végétation de proximité qui recolonise préférentiellement les surfaces de tourbe nue. C'est ce qu'on observe. La végétation de recolonisation des CP montre une forte ressemblance avec le type de végétation relevée sur les CP les plus proches situés à quelques mètres ou dizaines de mètres.

C'est avec les groupements végétaux de haut-marais (*Sphagnetum magellanici* et *Eriophoro-trichophoretum*) et de pâturage (*Trollio-cirsietum*) que les groupements de recolonisation montrent la plus faible ressemblance. On peut imaginer que la modifi-

cation de l'équilibre hydrologique consécutive au glissement et le déplacement latéral des couches de tourbe suffisent à expliquer l'impossibilité de recréer une végétation de haut-marais, qui dépend essentiellement d'une nappe phréatique stable. Quant aux espèces de pâturage, elles sont plus éloignées spatialement que les espèces de marais déjà présentes dans la tourbière, ce qui leur crée un handicap. Elles ne sont de plus pas adaptées à un sol tourbeux nu et gorgé d'eau. En résumé, la majorité des CP nus en 1988 évolue après 11 ans vers le type de végétation qui leur est le plus proche spatialement.

Conclusion

Onze ans après le glissement de terrain, la végétation déplacée a gardé son hétérogénéité de départ et les différents groupements végétaux de haut-marais, bas-marais acide et bas-marais basique présents au moment du glissement sont restés distincts. Le groupement végétal le plus sensible au glissement est celui du bas-marais acide qui s'est sensiblement asséché. Le suivi de la succession végétale sur les surfaces de tourbe nue en 1988 indique une évolution vers des groupements de bas-marais, sauf dans le haut du glissement où le décapage de la tourbe jusqu'à la couche de marne s'est traduit par la formation d'une forêt de saules. Il apparaît que le marais semble se remettre plus facilement d'un glissement que d'une exploitation de la tourbe. Le glissement semble avoir relativement peu modifié l'hydrologie du marais et la zone concernée ne marque pas d'assèchement significatif, sinon très localement. D'autre part, on constate une eutrophisation de toute la zone du glissement. Comme la végétation n'a pas fondamentalement changée, cela implique que l'hydrologie joue un rôle plus important que l'augmentation de la charge en nutriments.

La recolonisation des zones de tourbe nue s'apparente à un processus de cicatrisation. Ce processus est dépendant de la taille des surfaces érodées et donc de la proximité des surfaces intactes aptes à fournir des recolonisateurs potentiels. Le même phénomène a été observé par Rydgren et al. (1998). Une destruction „en mosaïque“ serait ainsi moins dommageable que la destruction d'une grande surface. Dans le cas de la Vraconnaz, le glissement a entraîné une disjonction du tapis végétal en îlots distincts séparés par des bandes de tourbe nue. Ce pattern semble favorable au rétablissement de la végétation car les surfaces de tourbe nue ne dépassent pas 3 à 4 mètres de largeur dans la partie médiane et inférieure du glissement.

Onze années représentent un laps de temps court pour la dynamique de la végétation. Schreiber (1997), qui a observé plusieurs modèles de succession végétale sur des friches, constate de fortes variations du recouvrement des espèces herbacées avec souvent un retour au stade antérieur et suppose que la succession végétale se déroule sur des centaines plutôt que sur des dizaines d'années. A la Vraconnaz il n'est pour le moment pas clair de savoir si on a affaire à une succession, c'est à dire un changement progressif dans la structure et la composition de la végétation (Grime 1979) ou à un changement cyclique qui verrait le même type de végétation revenir à la même place au bout d'un certain intervalle de temps.

Nous remercions l'institut d'Ecologie, section Botanique systématique et géobotanique (Prof. Pierre Hainard) de l'Université de Lausanne, Suisse, qui a partiellement financé cette étude, ainsi qu'un reviewer anonyme pour ses commentaires pertinents.

Références

- Aeschimann D. et Heitz C. 1996. Index synonymique de la Flore de Suisse et territoires limitrophes (ISFS). Documenta Floristicae Helvetiae 1. Genève.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensozioologie: Grundzüge der Vegetationskunde. Springer, Wien: 865 S.
- Brown V. K. and Southwood T. R. E. 1987. Secondary succession: patterns and strategies. Pages 315–337 in A. J. Gray et al. (ed.): Colonization, succession and stability. British Ecological Society Symposium 26. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Collins S. L. and Adams D. E. 1983. Succession in grasslands: Thirty-two years of change in a central Oklahoma tallgrass prairie. *Vegetatio* 51: 181–190.
- DeGranpré L., Gagnon D. and Bergeron Y. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *J. Veg. Sci.* 4: 803–810.
- During H. J. and ter Horst B. 1983. The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia* 9: 57–64.
- Econat. 1986. Réserve naturelle: Mouille de la Vraconnaz – Commune de Ste Croix (Canton de Vaud). Etat en 1984 et plan de gestion. Mandat LSPN. 84 p. + annexes, non publié, déposé chez Econat, Yverdon.
- Egloff T. B. 1986. Auswirkungen und Beseitigung von Düngungseinflüssen auf Streuwiesen. Eutrophierungssimulation und Regenerationsexperimente im nördlichen Schweizer Mittelland, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich: 89 S.
- Eriksson O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68:371–374.
- Feehan J. and O'Donovan G. 1996. The bogs of Ireland. An Introduction to the Natural, Cultural and Industrial Heritage of Irish Peatlands. Walsh Printers, Co. Tipperary, Ireland.
- Feldmeyer-Christe E. 1995. La Vraconnaz, une tourbière en mouvement. Dynamique de la végétation dans une tourbière soumise à un glissement de terrain. *Bot. Helv.* 105: 55–73.
- Feldmeyer-Christe E. and Mulhauser G. 1994. A moving mire – the burst bog of la Vraconnaz. In: Grünig A. (ed.) Mires and man. Mire conservation in a Densely Populated Country – the Swiss Experience. Excursion Guide and Symposium Proceedings of the 5th Field Symposium of the International Mire Conservation Group (IMCG) to Switzerland 1992. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research: 181–186.
- Feoli E. and Zuccarello V. 1988. Syntaxonomy: a source of useful sets for environmental analysis? *Coenoses* 3: 141–147.
- Geissler P., Urmi E. und Schnyder N. 1998. Liste der Moose der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. In: Schneider H. und Paulsen J. (Hrsg.), CD Schweizer Botanik'98. Botan. Institut Universität, Basel.
- Ginzler C. and de Laporte K. 2001. A Close Look at the Environment. High Resolution Digital Surface Models in Environmental Monitoring. – *Geo Informatics* 4: 26–28.
- Grime J.-P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, England.
- Grünig A. 1998. Erfolgskontrolle Moorschutz Schweiz. In: Zehn Jahre Projekt «Wurzacher Ried». Internationale Fachtagung zur Erhaltung und Regeneration von Moorgebieten, 6.–9. Oktober 1997, Bad Wurzach: 155–166.
- Güeswell S., Buttler A. and Klötzli F. 1998. Short-term and long-term effects of mowing on the vegetation of two calcareous fens. *J. Veg. Sci.* 9: 861–872.
- Hald A. B. and Vinther E. 2000. Restoration of a species-rich fen meadow after abandonment: response of 64 plant species to management. *Appl. Veg. Sci.* 3: 15–24.
- Hansson M. and Håkan F. 2000. Management of semi-natural grassland; results from a 15-year-old experiment in southern Sweden. *J. Veg. Sci.* 11: 31–38.
- Houssard C., Escarré J. and Romane F. 1980. Development of species diversity in some mediterranean plant communities. *Vegetatio* 43: 59–72.
- Huopalaïnen M., Tuittila E.-S., Laine J. and Vasander H. 1998. Seed and spore bank in a cut-away peatland twenty years after abandonment. *Int. Peat Journal* 8: 42–51.
- Joenje W. 1978. Migration and colonization by vascular plants in a new polder. *Vegetatio* 38: 95–102.

- Jonsson B. G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *J. Veg. Sci.* 4: 819–826.
- Kent M. and Cooker P. 1992. *Vegetation description and analysis. A practical approach.* Belhaven Press, London: 363 pp.
- Küchler M. 2000. Software VEGEDAZ. Programm für die Erfassung und Auswertung von Vegetationsdaten. Update 2000. Beratungsstelle für Moorschutz, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf.
- Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH. Stift. Rübel, 64: 207 S.
- Maas D. 1989. Germination characteristics of some plant species from calcareous fens in southern Germany and their implications for the seed bank. *Ecol.* 12: 337–344.
- Matthey Y., Lugon A., Grosvernier P. et Grünig G. 1998. Régénération des hauts-marais. *Manuel de la conservation des marais en Suisse* 2.1: 1–10.
- Moore P. D. 1980. Soil seed banks. *Nature* 284: 123–124.
- Oberdorfer E. 1977. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I.* G. Fischer, Stuttgart: 311 S.
- Oberdorfer E. 1983. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil III.* G. Fischer, Stuttgart: 455 S.
- Oberdorfer E. 1992. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsche.* G. Fischer, Stuttgart, Textband: 281 S. (Tabellen 580 S.).
- Palmer M. W., McAlister S., Arévalo J. R. and DeCoster J. K. 2000. Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota. *J. Veg. Sci.* 11: 841–854.
- Pfadenhauer J. und Maas D. 1987. Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. *Flora* 179: 85–97.
- Pfadenhauer J. and Klötzli F. 1996. Restoration experiments in middle European wet terrestrial ecosystems: an overview. *Vegetatio* 126: 101–115.
- Pfadenhauer J. and Grootjans A. 1999. Wetland restoration in Central Europe: aims and methods. *Appl. Veg. Sci.* 2: 95–106.
- Poschod P. 1995. Diaspore rain and diaspore bank in raised bogs and implications for the restoration of peat-mined sites. Pages 471–494. In: Wheeler B. D., Shaw S. C., Fojt W. J. and Robertson R. A. (eds) *Restoration of temperate wetlands.* John Wiley & Sons, Chichester.
- Prach K., Pysek P. and Bastl M. 2001. Spontaneous vegetation succession in human disturbed habitats: A pattern across seres. *Appl. Veg. Sc.* 4: 83–88.
- Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography.* London, Oxford Press.
- Roberts D. W. 1986. Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio* 66: 123–131.
- Roberts H. A. 1986. Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. *J. Appl. Ecology* 23: 639–656.
- Rydgren K., Hestmark G. and Økland R. 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* 9: 763–776.
- Rydin H. and Borgegård S.-O. 1991. Plant characteristics over a century of primary succession on Islands Hjälmaren. *Ecology* 72 (3): 1089–1101.
- Salonen V. 1992. Plant colonization of harvested peat surfaces. *Biol. Res. Rep. Univ. Jyväskylä* 29: 1–29.
- Schneebeli M. 1991. *Hydrologie und Dynamik der Hochmoorentwicklung.* Diss. ETH Nr. 9366, Zürich: 133 S.
- Schopp-Guth A., Maas D. and Pfadenhauer J. 1994. Influence of management on the seed production and seed bank of calcareous fen species. *J. Veg. Sci.* 5: 569–578.
- Schreiber K.-F. 1997. Grundzüge der Sukzession in 20-jährigen Grünland-Bracheversuchen in Baden-Württemberg. *Forstw. Cbl.* 116: 243–258.
- Schwaar J. 1987. Erhaltung und Wiederherstellung von Kleinseggenesellschaften (*Scheuchzeria-Caricetea nigrae*). *Abh. Naturw. Verein Bremen*, 40/4: 367–380.
- Sollas W. J., Praeger R., Dixon A. F. and Delap A. 1897. Report of the Committee of Investigations on Bog-flow in Kerry. *Scienc. Proc. R. D. S., Vol. III, Part V*: 475–508.
- Steiner G. M. 1992. *Österreichischer Moorschutzkatalog.* Ulrich Moser Verlag, Wien: 509 S.
- Thompson K., Bakker P. and Bekker R. M. 1997. *The soil seed banks of North West Europe.* Cambridge University Press: 276 S.

- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- Tramer E. J. 1975. The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. *Ecology* 56: 905-914.
- Tuittila E.-S., Vasander H. and Laine J. 2000. Impact of rewetting on the vegetation of a cut-away peatland. *Appl. Veg. Sci.* 3: 205-212.
- Wildi O. 1989. A new numerical solution to traditional phytosociological tabular classification. *Vegetatio* 81: 95-106.
- Wildi O. and Orloci L. 1996. Numerical exploration of community patterns. A guide to the use of Mulva-5. 2nd ed. SPB Academic Publishings. Mulva-5. 2nd ed. SPB Academic Publishings.