

Les tourbières boisées du Massif central

Bog woodlands of the Massif Central, France

par Benoît RENAUX ①

① Conservatoire botanique
national du Massif central
Le Bourg
43230 CHAVANAC-
LAFAYETTE
① 04 71 77 74 05
✉ benoit.renaux@cbnmc.fr
www.cbnmc.fr



Photo 1 ►

Tourbière de la Pigne
dans le Haut-Forez (Loire)

© Cliché : B. RENAUX

Résumé

Cette étude propose une caractérisation phytosociologique et écologique de l'habitat d'intérêt prioritaire « tourbières boisées » dans le Massif central, sur la base d'une vaste synthèse bibliographique et de l'analyse de 198 relevés phytosociologiques, dont 67 originaux. Six associations phytosociologiques sont mises en évidence, dont deux nouvelles : le *Scutellario minoris-Betuletum albae* Renaux, Chabrol et Reimringer ass. nov. et le *Menyantho trifoliatae-Betuletum albae* ass. nov. La place de ces stades boisés dans la dynamique des tourbières est questionnée, ainsi que l'effet de la présence des arbres sur la tourbière, invitant à reconsidérer leur place dans la conservation des tourbières.

Mots-clés : directive « Habitats » - histoire de la végétation - dynamique de la végétation - climax - turfigénèse.

Abstract

This study offers a phytosociological and ecological characterization of the « Bog woodland » habitat. It is based on a vast bibliographical synthesis and the statistical analysis of 198 phytosociological relevés, including 67 original ones. Six phytosociological associations have been found, including two new ones: the *Scutellario minoris-Betuletum albae* Renaux, Chabrol and Reimringer ass. nov. and the *Menyantho trifoliatae-Betuletum albae* ass. nov. The role of wooded habitats in the ecology and dynamics of peatlands as well as the effect of trees on peatlands are questioned, leading to a reconsideration of their rôle in peatland conservation.

Keywords : « Habitats » directive - vegetation history - vegetation dynamics - climax - peatland creation and accumulation.

Remerciements

Nous tenons à remercier les personnes qui ont contribué à la réalisation de cette étude, par les informations transmises et les échanges riches auxquels elle a donné lieu, notamment (par ordre alphabétique) : Richard BOEUF, Hervé CUBIZOLLE, Loïc DUCHAMP, José DURFORT, Pierre GOUBET, Adam HÖLZER, Laurent LATHUILLIÈRE, Élise

LAURENT, Mickaël LE COQUEN, Stéphane PE-RERA, Lionel PONT et Gilles THÉBAUD. La détermination des bryophytes a été effectuée avec l'aide précieuse de Jaoua CELLE et Vincent HUGONNOT, que nous remercions également vivement.

Introduction

En France, le Massif central est avec le Massif jurassien la région naturelle la plus riche en tourbières. Ses montagnes, au climat froid et arrosé, réunissent en effet les conditions nécessaires à l'accumulation de tourbe. Les stades boisés des tourbières, à pins et/ou bouleaux, relèvent de l'habitat « tourbières boisées » (91D0*), d'intérêt prioritaire au titre de la directive 92/43/CEE dite « Habitats ». Dans le cadre du réseau Natura 2000, il est donc important de les distinguer d'autres forêts tourbeuses ou paratourbeuses à Sphaignes, certaines d'intérêt communautaire, ce qui n'est pas toujours chose facile. D'une manière générale, de nombreuses facettes de cet habitat demeuraient méconnues dans le Massif central : caractéristiques floristiques et écologiques, position dans le synsystème phytosociologique, syntaxons présents, variabilité, déterminisme et dynamique, état de conservation à l'échelle de la région, répartition...

Les travaux phytosociologiques relatifs aux tourbières dans le Massif central ont le plus souvent porté sur les groupements végétaux non arborés (notamment : VANDEN BERGHEN 1951, SOUCHON 1965, DELPECH 1980, GHESTEM et VILKS 1980, JULVE 1983, FOUCAULT 1986, HUGONNOT et GRAVELAT 2002, THÉBAUD *et al.* 2009, THÉBAUD 2011). Parmi les forêts sur tourbe, seules les Sapinières tourbeuses à Sphaignes et Bouleau pubescent du *Betulo pubescentis-Abietetum albae* Lemée ex Thébaud 2008 avaient pour le moment fait l'objet d'études écologiques et phytosociologiques approfondies (LEMÉE 1995, THÉBAUD et LEMÉE 1995, THÉBAUD 2008). Si certaines études sur les tourbières acides du Massif central ont parfois intégré des stades boisés (THÉBAUD *et al.* 2003 et 2012), ces derniers avaient le plus souvent été délaissés par les botanistes et phytosociologues, certains les considérant même comme purement artificiels (BILLY 1997), ou comme des variantes dégradées de végétations non arborées. Les plus sou-

vent, les groupements végétaux observés en France ont été rattachés, faute de mieux, à des syntaxons décrits en Europe centrale et orientale (RAMEAU *et al.* 2000 et 2001 ; GÉGOUT *et al.* 2008), où ils sont mieux connus. Il convient dès lors d'examiner la pertinence de ces rattachements.

La tourbière boisée peut succéder à d'autres habitats tourbeux ouverts d'intérêt communautaire, abritant fréquemment des espèces héliophiles et pionnières remarquables, qui peuvent être altérées par les arbres. La question de la place de l'arbre dans les tourbières et leur prise en compte dans la gestion se pose donc, à deux niveaux. D'une part, l'origine de la dynamique arborée est mise en question, puisqu'elle semble pouvoir avoir des causes naturelles (dynamique suite à abandon des pratiques agricoles) comme anthropiques (dérèglements suite à drainage, eutrophisation, changement climatique). D'autre part, et indépendamment de l'origine de cette dynamique, les gestionnaires s'interrogent sur les effets de la présence d'arbres sur une tourbière, notamment sur les espèces remarquables et les processus d'accumulation de tourbe.

L'intérêt des stades boisés des tourbières a longtemps été mal perçu, notamment en France, certains auteurs les considérant systématiquement comme des stades de dégradation ou de sénescence de la tourbière, entraînant une disparition de ses espèces typiques, l'abaissement de la nappe et l'arrêt de l'accumulation de tourbe (GAUDILLAT *et al.* 2002 ; MANNEVILLE *et al.* 2006). Les interactions entre l'arbre et la tourbière semblent être en réalité bien plus complexes, et de nombreux auteurs invitent aujourd'hui à reconsidérer la place des stades boisés dans la vie et la gestion des écosystèmes tourbeux (CHOLET et MAGNON 2010 ; CUBIZOLLE et SACA 2004 ; DUCHAMP 2008 ; RAGUÉ et GOUBET 2008 ; THÉBAUD *et al.* 2012 ; WAGNER 1994).

Cadre de l'étude : contexte et définition « officielle » de l'habitat « tourbières boisées »

1. Des relevés de tourbières boisées du Morvan ou de la marge Lozérienne du Massif central n'ont pas été inclus dans l'analyse de données mais cet habitat y est présent. L'association décrite par ROBBE (1993) dans le Morvan a été comparée aux groupements mis en évidence sur la zone d'étude. Des échanges avec des gestionnaires d'espaces naturels indiqueraient que des groupements proches de ceux trouvés sur le plateau ardéchois se trouveraient en Lozère.

2. On distingue plusieurs taxons. Le Pin des marais (*Pinus x uliginosa* Link, syn. *Pinus uncinata* Ramond ex DC var. *rotundata* (Link) Antoine ou *Pinus rotundata* Link.), typique des tourbières, serait un hybride fixé entre *Pinus sylvestris* L. et *Pinus mugo* Turra. Le Pin à crochets, *Pinus mugo* subsp. *uncinata* (DC.) Domin (syn. *Pinus uncinata* Ramond ex DC), est d'avantage considéré comme un taxon mésophile à xérophile largement répandu sur les pentes montagnardes à subalpines (Alpes, Pyrénées, plus rare dans le Jura).

3. C'est *Betula alba* L. subsp. *alba* qui a été identifié sur des relevés, sauf à la Barthe (63) où des individus de *Betula alba* L. subsp. *carpatica* (Waldst. et Kit. ex Willd.) Asch. et Graebn. ont été identifiés. Des études génétiques actuellement en cours en complément d'analyses morphologiques (THÉBAUD 2007) permettront de préciser les sous-espèces présentes dans la région. Le bouleau doré (*B. x aurata*, hybride entre *B. pendula* et *B. alba*) est souvent présent.

4. *Picea abies* (L.) H.Karst se rencontre souvent sur tourbières (plantation, semis issus de plantations), mais il n'est pas autochtone en Auvergne.

C'est dans un souci d'éclairer les orientations stratégiques de la politique Natural 2000 en Auvergne et de fournir des réponses aux questionnaires sur l'identification des tourbières boisées et la gestion des sites tourbeux que la Direction régionale de l'environnement, de l'aménagement du territoire et du logement (DREAL) d'Auvergne a confié au Conservatoire botanique national du Massif central l'étude des tourbières boisées de la région. La même démarche avait été entreprise depuis l'an 2000 pour la plupart des autres habitats forestiers d'intérêt communautaire présents dans la région. Dans un souci de cohérence biogéographique et d'exhaustivité, l'étude a été étendue au Massif central rhônalpin et limousin, afin d'avoir une vision d'ensemble des tourbières boisées sur la plus grande partie du Massif central¹.

La définition « officielle » de l'habitat « tourbières boisées » (code 91D0*) est donnée par le Manuel d'interprétation des habitats de l'Union européenne dont la version la plus récente (EUR 27 de juillet 2007) a connu quelques évolutions par rapport à la première version de 1995 (EUR 15). Elle est complétée par les Cahiers d'habitats (RAMEAU *et al.* 2001), qui en précisent l'interprétation française. Il s'agit de peuplements de Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), Pin à crochets² et Bouleau pubescent (*Betula alba*)³, sur substrat paratourbeux à tourbeux, sur une couche de tourbe d'au moins 10 à 15 cm⁴. Il s'agit de peuplements clairs et rabougris qui ne dépassent généralement pas 15 m. Aucun recouvrement minimum n'est précisé, mais RAMEAU (1996) donne néanmoins un minimum de 25 %, ce qui semble crédible.

Sont concernés à la fois des groupements végétaux ombrotrophiles et minérotrophiles, correspondant respectivement à des positions topographiques de type haut-marais d'une part, bas-marais, tourbière tremblante ou de transition d'autre part. D'un point de vue phytosociologique, les alliances du *Betulion pubescentis* W.Lohmeyer et Tüxen ex Scamoni et H.Passarge 1959 et du *Sphagno-Alnion glutinosae* (Doing-Kraft in Maas 1959) F.M.Passarge et Hofmann 1968 (pour partie) sont mentionnées. Le manuel EUR27 précise que les accrues secondaires apparus suite à des dégradations anthropiques de la tourbière relèvent également de l'habitat 91D0, mais qu'ils revêtent généralement un intérêt patrimonial moindre que les végétations préexistantes aux dégradations. Les Cahiers d'habitats excluent en revanche plusieurs types de forêts sur tourbe : les sapinières-boulaies à sphaignes du *Betulo pubescentis-Abietetum albae*, situées pourtant sur une épaisseur parfois très importante de tourbe, ne relèvent pas de l'habitat 91D0. Elles correspondent sans ambiguïté à l'habitat élémentaire 9410-8 « Sapinières hyperacidiphiles à sphaignes ». Ce choix paraît discutable au vu de la définition donnée dans le manuel EUR 27, mais il convient de s'y conformer par souci de cohérence au niveau national, dans l'attente d'éventuels changements. Enfin, les saulaies ou aulnaies marécageuses à Sphaignes (*Sphagnum* sp.) (*Salicion cinerreae* Th.Müll. et Görs 1958 et *Sphagno-Alnion glutinosae proparte*) sont exclues, ce qui ne semble pas contestable même si certaines saulaies sont des stades pionniers de Boulaies tourbeuses minérotrophiles.

Recherches bibliographiques

Cette étude a débuté par un tour d'horizon des travaux relatifs aux tourbières boisées, non seulement dans le Massif central où ces végétations ont peu été étudiées, mais aussi en France et en Europe. Outre les Cahiers d'habitats, diverses synthèses nationales traitent des tourbières boisées (RAMEAU 1996 et 1997 ; RAMEAU *et al.* 2000 et 2001 ; GÉGOULT *et al.* 2008), ainsi que des catalogues de végétation ou référentiels régionaux : dans le Pilat (CHOISNET 2007), sur le plateau de Millevaches en Limousin (CHABROL et REIMRINGER 2011), le Morvan (ROBBE 1993, ROYER *et al.* 2006), mais aussi en dehors du Massif central dans les Vosges (BOEUF 2014), le massif jurassien (RICHARD 1961, SCHMITT 1980, FERREZ *et al.* 2011), le Bassin parisien et les Ardennes (MÉRIAUX *et al.* 1980, ROYER *et al.* 2006), et enfin le Perche (PERERA 1997). Certaines de ces études régionales (notamment MÉRIAUX *et al.* 1980 et BOEUF 2014) ont compilé des tableaux synthétiques phytosociologiques sur les tourbières boisées d'Europe occidentale, centrale et

orientale, secteurs où ont été définies plusieurs associations auxquelles les synthèses nationales rattachent les groupements auvergnats. Ces tableaux de fréquence permettent de comparer les groupements identifiés sur le territoire à des syntaxons décrits en France et en Europe. La validité vis-à-vis du code international de nomenclature phytosociologique (WEBER *et al.* 2001) de ces syntaxons a été analysée de manière approfondie par BOEUF (2014).

Certains auteurs considérant les tourbières boisées, notamment de pins, comme purement artificielles (anthropiques) en Auvergne (REILLE et PONS 1982 ; REILLE 1991a ; BILLY 1997), il est intéressant de chercher trace de ces végétations dans des systèmes non perturbés par l'Homme. L'analyse diachronique des photographies aériennes est fréquemment utilisée pour reconstituer la végétation passée d'un site, mais elle ne permet pas de connaître la situation avant le milieu du XX^e siècle. L'étude de la toponymie et des cartes anciennes,

telle qu'elle est utilisée pour le Pin sylvestre dans ce même volume (LATHUILLIÈRE *et al.*) peut permettre d'identifier les tourbières boisées anciennes. Elle n'a malheureusement pu être abordée que pour certains cas particuliers dans cette étude. En Auvergne, les flores anciennes (GUSTAVE et HERIBAUD-JOSEPH 1888 ; LAMOTTE 1840 et 1881 ; CHASSAGNE 1956 et 1957 ; MIGOUT 1890 ; ARNAUD 1825 ; BOREAU 1857) signalent l'existence ancienne de peuplements de Bouleau pubescent ou de «Pin de montagne» (complexe d'espèces rassemblant *Pinus mugo* subsp. *mugo*, *P. mugo* subsp. *uncinata* et *P. xuliginosa*) sur des tourbières du Massif central. Cartes et flores anciennes permettent d'appréhender la végétation des tourbières avant les campagnes de reboisement du service de RTM (Restauration des terrains en montagne), mais aussi avant la déprise agricole et le changement climatique actuels. Les tourbières du Massif central étaient cependant déjà très largement anthropisées au XIX^e siècle. Il est donc utile de remonter davantage dans le temps.

Les seules approches permettant d'aborder directement la végétation passée des tourbières, et donc d'indiquer quel en est le climat en s'affranchissant des influences anthropiques, consiste à interroger les couches de tourbe. La plupart de ces études se basent sur des analyses palynologiques (BRAUN-BLANQUET 1923 ; LEMÉE 1955 et 1995 ; DAGET 1979 ; REILLE et PONS 1982 ; PONS et REILLE 1988 ; PONS, REILLE et BEAULIEU 1989 ; REILLE 1991a et b ; ARGANT et CUBIZOLLE 2005, pour ne citer que quelques références). Comme le rappelle VERGNE (1989), une part très importante de la pluie pollinique provient de l'extérieur de la tourbière. Dès lors, ces analyses permettent de retracer dans les grandes lignes l'histoire de la végétation régionale, et les proportions relatives des différentes plantes, mais ne donnent pas d'informations fiables sur la végétation croissant directement sur la tourbière. Nous ne suivons donc pas les conclusions de REILLE et PONS (1982) et REILLE 1991, qui avaient conclu à l'absence de pins sur les tourbières du Massif central avant leur introduction au XIX^e siècle. Ces auteurs considèrent même les pins à crochet et des marais comme exotiques en Auvergne, contrairement au Pin sylvestre dont la présence constante sur des stations primaires rupestres n'a jamais été remise en cause. Leurs conclusions avaient été les mêmes dans les Vosges, le Jura et les Pyrénées (REILLE 1991b). Or, l'indigénat du Pin des marais en tourbière y a depuis été prouvé (ANDRÉ et ANDRÉ 2008 ; BARTOLI 2007 ; EDELMANN 1985), ce qui jette le doute sur les conclusions émises pour le Massif central. Seules des analyses de macrorestes permettent d'identifier de manière fiable les végétations qui couvraient anciennement une tourbière. Ceux-ci sont parfois cités dans les analyses palynologiques, mais ont rarement été publiés de manière exhaustive. La mise en évidence de macrorestes isolés (notamment d'arbres), nécessite des protocoles spécifiques et une pression de sondage plus importante que pour les pollens, éléments microscopiques répartis largement dans la tourbe. Les études

abordant de manière détaillée les macrorestes demeurent encore assez rares dans le Massif central, en dehors des travaux de LEMÉE (1941 et 1995) et ceux plus récents de GOUBET (2010a et b).

En plus de rechercher la végétation qui couvrirait originellement les tourbières du Massif central, il peut être intéressant de rechercher dans la littérature des tourbières boisées situées dans des contextes exempts de perturbations anthropiques importantes, conditions qu'on ne trouve plus en Auvergne depuis longtemps. De nombreux exemples de tourbières boisées naturelles sont par exemple documentés en Europe de l'est ou du nord (LAASIMER et MASING 1995, RYDIN et JEGLUM 2006, PAAL 2005), y compris à des périodes antérieures aux changements globaux en cours (KATZ 1926 en Russie, OSVALD 1923 en Suède). Ces études indiquent l'existence de tourbières boisées ombrotrophes à ombrominérotrophes, à Pin sylvestre et Bouleau pubescent, tandis que les arbres semblent moins présents dans les secteurs plus humides (à *Menyanthes trifoliata*). Même si le contexte bioclimatique est différent et que ces lointaines tourbières boréales couvrent des surfaces beaucoup plus importantes, la comparaison avec la France et le Massif central peut être intéressante car la composition floristique de ces groupements végétaux est proche, notamment pour les arbres et les plantes architectes constituant la tourbe.

Pour terminer ce tour d'horizon bibliographique, il a été indispensable de tirer partie des analyses écologiques et fonctionnelles disponibles sur de nombreux sites du Massif central (CUBIZOLLE 2005 et 2007 ; CUBIZOLLE et SACCA 2004 ; CUBIZOLLE *et al.* 2008 ; CUBIZOLLE et SACCA 2004 ; GOUBET 2007 ; GOUBET 2007 et 2010a et b...). L'origine du développement des arbres est parfois directement étudiée (CUBIZOLLE *et al.* 2010). L'effet de la présence des arbres ou de leur élimination a parfois été abordé, dans le Massif central (GRÉGOIRE *et al.* 2010), dans les Vosges (RAGUÉ et GOUBET 2008 ; RAGUÉ et GOUBET 2008 ; DUCHAMP 2008) ou en Allemagne (WAGNER 1994). Enfin, les observations réalisées dans le Massif central ont été confrontées aux différents modèles d'évolution des tourbières proposés dans la littérature, comme il sera abordé dans une partie spécifique à la dynamique des tourbières. Une synthèse récente du Pôle relais tourbière (CHOLET 2010) fait le point sur les connaissances actuelles, et confronte ces différents modèles aux observations de terrain et retours d'expérience des gestionnaires. De nombreux suivis de végétation ont été mis en place dans des tourbières du Massif central à cette fin. Les données recueillies sont intéressantes, mais ces suivis datent du tournant des années 2000 et ne permettent au mieux qu'un recul d'une douzaine d'années. En outre, le faible nombre de placettes ne permet pas de traitement statistique robuste.

1. Parmi lesquelles on peut notamment citer le Domaine du Sauvage, le Marais de Limagne ou le Mont Bar en Haute-Loire, le complexe de Virenne, la Godivelle ou Ayguebonne, dans le Puy de Dôme, le complexe de Chalmazel ou les tourbières des Monts du Pilat dans la Loire

Collecte et analyse de relevés phytosociologiques

La seconde phase du travail s'est basée sur l'analyse de relevés phytosociologiques, contenant pour certains des données écologiques. En premier lieu, l'exploitation du système d'information Chloris® a permis d'extraire 92 relevés phytosociologiques sur la zone d'étude, relevant a priori de l'habitat Tourbières boisée (91D0*) selon leurs auteurs et provenant notamment d'études du Conservatoire botanique national du Massif central (CBN Massif central). Des relevés issus de groupements arborés à Sphaignes ne relevant pas a priori du 91D0 ont été ajoutés à titre de comparaison, notamment des sapinières tourbeuses ou de bord de ruisseau et des saulaies marécageuses. Il s'est rapidement avéré indispensable de réaliser un nombre important de relevés phytosociologiques et écologiques supplémentaires. Le plan d'échantillonnage a ciblé notamment le réseau Natura 2000, grâce aux cartes de végétations réalisées sur ces sites. Il a été complété hors réseau Natura 2000 par différents inventaires (VILLARET 1987 ; POUVARET 2007) ou des indications de personnels de l'Office national des forêts et du Parc naturel régional des volcans d'Auvergne.

En plus du relevé phytosociologique et de la localisation (GPS, topographie, altitude), diverses données écologiques ont été notées sur le site (épaisseur et type de tourbe en surface par sondage à la tarière pédologique sur 130 cm, type de tourbière et d'alimentation en eau, position sur la tourbière, description de la structure du peuplement forestier en termes de diamètre ou de présence de bois mort).

Ces descriptions se sont enrichies de données tirées d'études contenant l'histoire de la tourbière et son fonctionnement, incluant sondages de tourbe et profils topostationnels (THÉBAUD *et al.* 2009 ; REILLE 1991a ; CUBIZOLLE 2005 ; GOUBET 2010a et b...). Les bryophytes terricoles ont été prises en compte et identifiées avec l'aide de Jaoua CELLE et Vincent HUGONNOT (CBN Massif central). La nomenclature des mousses suit HILL *et al.* (2006), celle des hépatiques ROS *et al.* (2007). La nomenclature des trachéophytes suit l'Index de la flore vasculaire du Massif central, version 2011.1 mise à jour du 19 février 2011 [CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL DU MASSIF CENTRAL (ANTONETTI p. coord.) 2011].

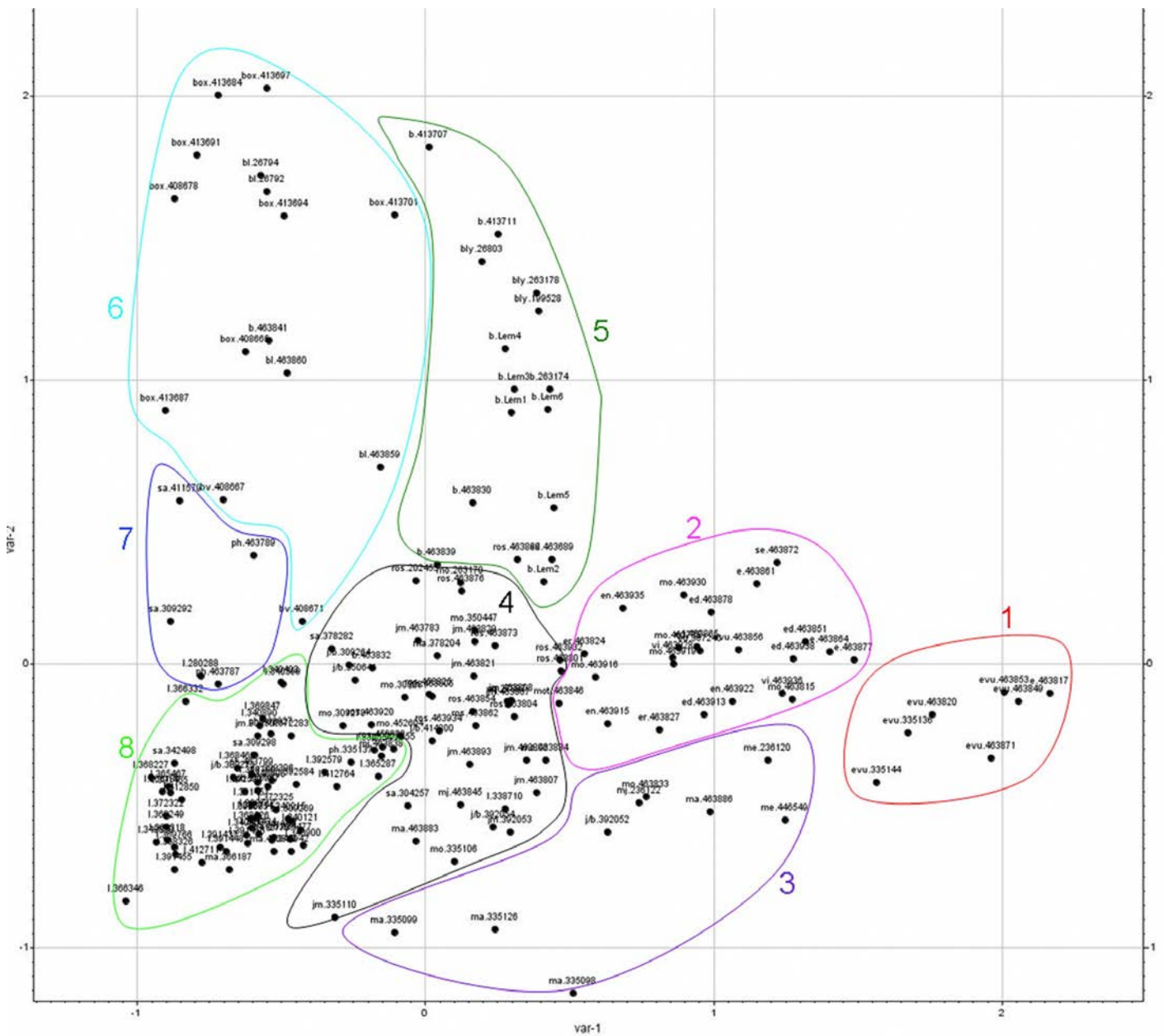
67 relevés ont ainsi été réalisés dans les quatre départements d'Auvergne ainsi que dans celui de la Loire, selon la méthode sigmatiste. L'homogénéité a été recherchée, afin de ne pas mélanger des végétations croissant dans des situations différentes, notamment du point de vue de l'alimentation hydrique. Le type de microtopographie a été noté (ensembles de buttes, présence de touradons, microtopographie plane). Après écartement des relevés incomplets, 198 relevés ont été analysés par Analyse factorielle des correspondances (AFC) sur le logiciel GINKGO®¹, et ordonnées dans un tableau phytosociologique (tableau 1). Les relevés phytosociologiques sont détaillés dans le rapport complet (RENAUX 2012), ainsi que leur localisation et leurs caractéristiques.

1. GINKGO® est un logiciel d'analyse statistique libre développé par les départements de biologie végétale et de statistique de l'Université de Barcelone. Il fonctionne sous environnement Java® et est téléchargeable gratuitement à l'adresse suivante : <http://biodiver.bio.ub.es/ginkgo/Ginkgo.htm>

Résultats

Huit groupes de relevés ont pu être identifiés, répartis sur deux axes principaux (figure 1), correspondant globalement à 8 groupes écologiques d'espèces. Les résultats statistiques et projection des relevés sur les axes sont développés dans le rapport complet (RENAUX 2012). Le premier axe distingue les milieux oligotrophes (valeurs élevées) des milieux minérotrophes voire eutrophes, ainsi que les tourbières du montagnard supérieur (valeurs élevées) de celles plus collinéennes et atlantiques du plateau de Millevaches. Le second axe oppose aux fortes valeurs des sapinières fermées, riches en espèces sciaphiles et humicoles, à des tourbières boisées plus ouvertes et pionnières, riches en espèces héliophiles, qui colonisent les milieux les plus contraignants pour les arbres (haut-marais, tourbières tremblantes très hygrophiles). Plusieurs groupes de relevés ne relèvent pas de l'habitat « tourbières boisées » : le groupe 7 (20 relevés) correspond ainsi à des boulaies ou des saulaies marécageuses du *Salicion cinerea* (non cagneuses par la directive « Habitats »), qui colonisent notamment

des prairies humides. Le groupe 6 (13 relevés) correspond à des Sapinières hygrophiles que l'on peut rattacher au *Blechno spicantis-Abietetum albae* Billy 1997 *nom. inval.*, vicariant altitudinal des Aulnaies-frénaies de l'*Alnion incanae* Pawł. in Pawł., Sokolowski et Wallisch 1928 (*Ranunculo aconitifolii-Alnetum glutinosae* Billy 1997 *nom. inval.*). Des Sphaignes minérotrophes peuvent s'y rencontrer mais le sol n'est jamais tourbeux, et les espèces des mégaphorbiaies dominant. Leur rattachement à la directive « Habitats » serait à étudier. Le groupe 5 correspond à 17 relevés de sapinières à Sphaignes sur tourbe, du *Betulo pubescentis-Abietetum albae*. Ces sapinières relèvent de l'habitat élémentaire 9410-8 (Sapinières hyperacidiphiles à sphaignes), d'intérêt communautaire. À la marge de ce groupe 5, 3 relevés se rattachent au *Lycopodio annotini-Abietetum albae* Thébaud 2008. Ces sapinières abritent des sphaignes mais ne sont pas installées sur tourbe : elles relèvent de l'habitat élémentaire 9410-7 (Sapinières hyperacidiphiles, mésophiles, froides à Lycopodes).



▲ Figure 1. Projection des relevés sur les axes 1 et 2 de l'AFC, et différents groupes de relevés.

L'Habitat tourbières boisées (91D0*) correspond aux 5 autres groupes (1, 2, 3, 4 et 8). On observe tout d'abord une disjonction entre les tourbières boisées atlantiques collinéennes de Millevaches (groupe 8) et les autres, plus alticoles et subatlantiques, localisées dans les massifs montagneux auvergnats et rhônalpins. Parmi ces dernières, plusieurs groupes de relevés ressortent, en fonction principalement du type d'alimentation en eau. Le groupe 1 correspond à deux sites, la Barthe (63) et la Pigne (42). Il s'agit de tourbières bombées, avec *Pinus uncinata* ou *P. x uliginosa*. Le groupe 2 correspond également à des tourbières ombrotrophes à ombrominérotrophes, que le tableau phytosociologique permet de scinder en deux sous-groupes, l'un correspondant à des tourbières ombrotrophes actives (col. 2 du tab. 1) et l'autre sur des tourbières ombrominérotrophes peu actives, définies floristiquement comme un appauvrissement du premier (col. 3 du tab. 1). Le groupe 3 rassemble des formations limnogènes, pionnières et très hygrophiles, sur tremblant ou radeau. Le 4 correspond enfin à des groupements minérotrophiles hygrophiles sur des niveaux topographiques de type bas-marais, et fait transition vers les sapinières du groupe 5. Chaque groupe correspond à une association phytosociologique existante ou nouvellement décrite.

Avant de proposer des associations nouvelles, un rattachement à des syntaxons déjà décrits a été étudié. Pour les boulaies minérotrophiles collinéennes (groupe 8) RAMEAU *et al.* (2000 et 2001), GÉGOUT *et al.* (2008) ainsi que CHABROL et REIMRINGER (2011) font référence au *Sphagno-Betuletum albae* Mériaux *et al.* 1980. La sous-association correspondante serait l'*agrostido-caricetosum nigra*, les autres correspondant en fait à autant d'associations différentes. Ce syntaxon hétérogène et invalide est donc à redéfinir (BOEUF 2014). Les tourbières boisées montagnardes ombrotrophes à Pin sylvestre du Massif central étaient, elles, rattachées à une association décrite en Europe centrale, le *Vaccinio uliginosi-Pinetum sylvestris* Dziubaltowski 1928 *nom. inv. non* Kleist 1929 (RAMEAU 1996, RAMEAU *et al.* 2000 ; RAMEAU *et al.* 2001 ; BILLY 1997 ; GÉGOUT *et al.* 2008 ; THÉBAUD *et al.* 2012). On observe en réalité une disjonction nette entre les syntaxons atlantiques à médioeuropéens (selon l'acception française), et ceux boréocentaux décrits en Europe centrale et de l'est. Ces derniers, marqués par la présence de *Ledum palustre*, *Calla palustris*, *Chamaedaphne calyculata* ou *Lysimachia thyrsiflora*, sont absents de France et relèvent d'une autre alliance, le *Ledo palustre-Pinion sylvestris* Tüxen 1955. Un rattachement à l'*Eriophoro vaginatif-Betuletum* Hueck (1925) 1931 avait initialement été envisagé (RENAUX 2012) mais ne peut pas non plus être suivi, pour les mêmes raisons. Les Pine-raies tourbeuses à Pin à crochets et Pin des marais

étaient, elles, rattachées au *Vaccinio uliginosi-Pinetum rotundatae* Oberd. 1934. Malgré les doutes sur l'indigénat du Pin à crochet et du Pin des marais, ce rattachement nous semble possible du fait du caractère très alticole de ce groupement en Auvergne (présence d'*Empetrum nigrum*). La référence à retenir semble devoir être *Pinetum rotundatae* H.Kästner et Flössner 1933 *corr.* *Mucina in* Steiner 1993, BOEUF (2014) considérant le *Vaccinio uliginosi-Pinetum rotundatae* comme un synonyme superflu. Pour finir, RAMEAU (1996), RAMEAU *et al.* (2000 ; 2001) et GÉGOUT *et al.* (2008) font référence pour les Boulaies montagnardes minérotrophes au *Vaccinio uliginosi-Betuletum albae* Libbert 1933, ce qui renvoie de nouveau à un syntaxon boréocentrique du *Ledo palustre-Pinion sylvestris*, qui ne peut donc pas être retenu.

Nos résultats et réflexions ont été mis en commun et confrontés à ceux obtenus lors de travaux récents sur les tourbières boisées, par Gilles Thébaud dans le cadre de la déclinaison du Prodrôme des végétations de France (THÉBAUD et BERNARD à paraître) et d'une étude menée sur les tourbières boisées du Massif central oriental (THÉBAUD et SKRZYPCZAK, soumis), et par Richard Boeuf suite à ses travaux sur les types forestiers d'Alsace (BOEUF 2014). La comparaison des résultats de ces trois études complémentaires a été l'occasion d'échanges qui ont débouché sur la proposition conjointe de plusieurs syntaxons nouveaux pour les tourbières boisées du Massif central, des Vosges mais aussi du reste de la France. Ces trois études apportent donc une contribution à l'édification d'un synsystème cohérent qui remplace les tourbières du Massif central dans le contexte européen, et leur résultats seront intégrés prochainement dans la déclinaison du Prodrôme des végétations de France pour l'ordre des *Sphagno-Betuletalia pubescentis* W.Lohmeyer et Tüxen *in* Scamoni et H.Passarge 1959 (THÉBAUD et BERNARD à paraître). Il est donc possible d'individualiser clairement les syntaxons présents en Auvergne et leur rattachement au synsystème phytosociologique, leur déterminisme écologique et leur composition floristique, et de même de fournir des éléments relatifs à la structuration des forêts sur tourbe et aux séries de végétations dans ces milieux (lien dynamique entre les différents syntaxons). Deux associations nouvelles sont proposées *hoc loco*. Plusieurs syntaxons proposés dans BOEUF (2014), THÉBAUD *et al.* (2014) sont repris ici. Pour la structuration au rang supra-association (de la sous-alliance jusqu'à la classe), nous suivons ces auteurs. Elle s'éloigne de la première version du *Prodrôme des végétations de France* (BARDAT *et al.* 2004) mais sera très certainement suivie pour la déclinaison du prodrôme pour les classes concernées (THÉBAUD et BERNARD à paraître), et se fonde sur une analyse poussée de ces végétations en Europe.

Proposition de synsystème des forêts tourbeuses du Massif central

Pineraies, pineraies-boulaies et boulaies hémihéliophiles à hémisciaphiles, souvent pionnières

Classe des *Vaccinio uliginosi-Pinetea sylvestris* H.Passarge 1968,

Ordre des *Sphagno-Betuletalia pubescentis* W.Lohmeyer et Tüxen in Scamoni et H.Passarge 1959

Alliance de l'*Eriophoro vaginati-Piceion abietis* H.Passarge 1968

Végétations ombrotrophiles dominées généralement par les pins, accompagnés du Bouleau pubescent.

2 Associations :

► *Pinetum rotundatae* M.Kästner, Flössner. 1933 corr. Mucina in Steiner 1993

« Tourbière boisée ombrotrophile de Pin à crochets ou Pin sylvestre à Linaigrette vaginée et Airelle des marais » [col. 1]

• Cahiers d'habitats : 91D0-3* Tourbières boisées à Pin à crochets.

• Synécologie : pineraie de Pin à crochets ou des marais, plus rarement de Pin sylvestre, des tourbières bombées du montagnard supérieur ou du subalpin, plus rarement du montagnard moyen, sous influence subatlantique. En limite de répartition en Auvergne (plus fréquent dans le Jura et les Alpes). L'origine du Pin à crochets (*Pinus uncinata*) et du Pin des marais (*P. × uliginosa*) en Auvergne demeure incertaine (indigène ou naturalisé depuis au moins au début du XIX^e siècle).

• Combinaison caractéristique dans le Massif central : *Pinus sylvestris*, *p. mugo* subsp. *uncinata*, *P. × uliginosa*, *Vaccinium uliginosum*, *V. groupe oxycoccos*, *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum nigrum*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum capillifolium*, *S. magellanicum*, *S. rubellum*, *S. russowii*... (Contrairement aux tableaux de l'auteur, *Betula nana* n'a pas été observée dans ce groupement dans le Massif central).

• Syndynamique : colonise de manière éparse les buttes du *Sphagnion magellanicum* M. Kästner et Flössner 1933 *nom. mut.* (*Vaccinio microcarpi-Sphagnetum fusci* Thébaud et Pétel 2008 ?), de manière plus importante que le *Sphagno magellanicum-Betuletum albae* qui reste souvent une formation beaucoup plus lacunaire, probablement du fait d'une adaptation plus grande des pins à crochets ou des marais à ces milieux. Les dépressions du *Rhynchosporion albae* W.Koch 1926 ne sont pas colonisées par les arbres. Climax sur ce type de tourbière, en mosaïque avec des végétations non arborées. Des dégradations anthropiques peuvent favoriser -au moins-temporairement la dynamique ligneuse.

• Synchorologie : Groupement extrêmement rare dans le Massif central où seuls 2 sites sont connus : La Barthe (au pied du massif du Sancy) et dans l'écocomplexe de Chalmazel, dans le Haut-Forez (la Pigne et la Litte/Bois des Boules). Races du Jura, des Vosges, des Alpes, des Pyrénées (variabilité à préciser).

• Variabilité : sur la tourbière de la Litte, on observe le même groupement que sur la Pigne, mais avec le Pin Sylvestre au lieu du Pin à crochets. La flore est très proche. À la Barthe c'est le Pin des marais qui est observé.

► ***Sphagno magellanici-Betuletum albae*** (Noirfalise 1971) Boeuf, Renaux et Thébaud in Boeuf 2014

« Tourbière boisée ombrotrophile de Pin sylvestre et Bouleau pubescent à Linaigrette vaginée » [col. 2]

• Cahiers d'habitats : 91D0-1.2* Boulaies pubescentes tourbeuses de montagne (variante 3).

• Synécologie : Pinerai-boulaie occupant diverses situations ombrotrophes marquées : tourbières bombées et tourbières ombrotrophes de pente. Également bombements importants au sein de tourbières plates, et bord des tourbières bombées (hors lagg). Montagnard inférieur à moyen, sous influence subatlantique.

• Combinaison caractéristique dans le Massif central : *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, (*Pinus uncinata* plus rarement), *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium uliginosum* et *V. gr. oxycoccus* dispersées. *Polytrichum strictum*, *Sphagnum capillifolium*, *S. magellanicum*...

Autres espèces, fréquentes et/ou recouvrantes : *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Molinia caerulea*, *Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum flexuosum*, *S. palustre*...

• Syndynamique : colonise de manière diffuse les buttes du ***Sphagnion magellanici*** (notamment les communautés peu actives), mais parfois la tourbière ne se boise pas du tout (forte mortalité des arbres). Les dépressions du ***Rhynchosporion albae*** ne sont jamais colonisées. Des perturbations anthropiques peuvent favoriser la dynamique ligneuse, au moins temporairement (retour à la normal par des mécanismes de rétroaction impliquant les Sphaignes).

• Synchorologie : Groupement assez rare dans le Massif central, où il couvre la plupart du temps de petites surfaces : Forez, Bois Noirs, monts de la Madeleine, monts Dore, Cézaillier, monts du Cantal, Aubrac, Margeride. Présent également dans les Ardennes (où il s'agit de la sous-association *typicum*) et les Vosges, probablement aussi le Jura et les Alpes.

• Variabilité :

- variante plus mésophile avec *Deschampsia flexuosa*, *Galium saxatile*, *Potentilla erecta*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Leucobryum glaucum*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, *Rhytidiadelphus squarrosus* ;

- variante plus humide à *Juncus squarrosus*, *Nardus stricta*, *Carex echinata*.

- variante dégradée à *Rubus idaeus*, *R. section Rubus*, *Angelica sylvestris*, *Epilobium angustifolium*...

• Remarque : Vicariant de l'*Eriophoro vaginati-Betuletum albae* (Hueck 1925) H.Passarge et Hofmann 1968, association boréocentrale à *Ledum palustre* et *Trientalis europaea*, rattachée au *Ledo-Pinion* Tüxen 1955. Le groupement présent dans le Massif central se rapproche de formations décrites en Allemagne de l'Ouest et dans les Vosges. Dans les Ardennes, on observe la sous-association *typicum*, sans Pin sylvestre (absent de la région) mais avec *Empetrum nigrum* et *Trientalis europaea*. Dans le Massif central, il s'agit d'une autre sous-association. Le *Sphagno capillifolii-Pinetum sylvestris* Issler ex Muller, Thébaud, Boeuf & Renaux in Boeuf 2014 cité par THÉBAUD et al. 2014 n'est selon nous pas présent en Auvergne, les pineraies sylvestres et boulaies de haut marais observées correspondent au *Sphagno magellanici-Betuletum albae* (Noirfalise 1971) Boeuf, Renaux et Thébaud in Boeuf 2014. Le *Sphagno capillifolii-Pinetum sylvestris* est une association présente sur sable, en rebord de tourbière, et non sur tourbière haute.

Photo 2 ►

Végétations ombrotrophiles dominées généralement par les pins, accompagnés du Bouleau pubescent

Alliance de l'*Eriophoro vaginati-Piceion abietis*
H.Passarge 1968

Photo : *Pinetum rotundatae*
Tourbière de la Pigne dans le Haut-Forez (Loire)

© Cliché : B. RENAUX



Boulaies et pineraies-boulaies minérotrophiles à ombrominérotrophiles

Alliance du *Betulion pubescentis* (Tüxen 1937, 1955) Scamoni et H. Passarge 1959

Tourbières boisées montagnardes subatlantiques

3 associations :

► *Sphagno palustre-Betuletum albae* Mériaux, Schumacker, Tombal et de Zuttere 1980 ex Boeuf 2014

« Tourbière boisée de Pin sylvestre et de Bouleau pubescent à Molinie bleue » [col. 3 et 4]

[syn. *Sphagno palustre-Betuletum albae typicum* Mériaux et al. 1980 ; Groupement à *Molinia caerulea* et *Betula pubescens* RENAUX 2012]

• **Cahiers d'habitats** : 91D0-1.2* Boulaies pubescentes tourbeuses de montagne.

• **Synécologie** : zones d'ombrotrophisation des tourbières plates (minérotrophes), tourbières dégradées et/ou peu actives...

• **Combinaison caractéristique dans le Massif central** : *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*. *Molinia caerulea*, *Sphagnum capillifolium* (et différents *Sphagnum ombrotrophiles* : *S. magellanicum*, *S. rubellum*...), *Polytrichum strictum*.

Autres espèces, fréquentes et/ou recouvrantes : *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Galium saxatile*, *Melampyrum pratense*, *Anthoxanthum odoratum*, *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Juncus squarrosus*, *Carex nigra*, *C. echinata*, *Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum palustre*, *S. flexuosum*... Floristiquement, il se définit par un appauvrissement des espèces du *Sphagno magellanicum-Betuletum albae*.

• **Syndynamique** : à préciser : colonisation de moliniaies ou de landes tourbeuse peu actives du *Sphagnenion magellanicum*. Évolue vers une sapinière du *Betulo pubescentis-Abietetum albae* dans sa variante mésophile.

• **Synchorologie** : Groupement assez répandu dans les secteurs de tourbières mais couvrant généralement de petites surfaces, sauf pour la variante paratourbeuse (connue que sur 2 sites) : Aubrac, Livradois, l'Artense, le Cézallier, monts Dore, Forez, (probablement Bois Noirs et monts de la Madeleine), Pilat, plateau ardéchois. Présent également dans le Morvan (syn. *Lycopodium annotini-Betuletum albae* Robbe 1993). Vicariant subatlantique de l'*Holco mollis-Betuletum albae* (Tüxen 1937) Oberd. 1957, plus continental.

• **Variante paratourbeuse** (entre 10 et 30 cm de tourbe fibreuse) à *Pinus sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea* et *Sphagnum capillifolium* en tapis et non en buttes (Pinerai paratourbeuse de Pin sylvestre à Airelle rouge in RENAUX 2012).

► *Potentillo erectae-Betuletum albae* Thébaud, Roux, Bernard et Delcoigne 2014.

« Tourbière boisée minérotrophile de Bouleau pubescent et Pin sylvestre à Laïche à utricules rostrés et Jonc acutiflore » [col. 8, 9 et 10]

[= groupement à *Carex rostrata* et *Betula pubescens* Renaux 2012]

• **Cahiers d'habitats** : 91D0-1.2* Boulaies pubescentes tourbeuses de montagne (variantes 1 et 2).

• **Synécologie** : boulaie ou boulaie-pinerai des bas-marais (tourbières minérotrophes), dans différents contextes : topogène (vallon, cirque glaciaire, dépression...), soligène (suintements sur pente) ou d'origine limnogène ancienne (très atterrie). Occupe également la dépression périphérique des tourbières bombées (lagg).

• **Combinaison caractéristique dans le Massif central** : *Betula alba*, *Pinus sylvestris*. *Carex rostrata*, *Molinia caerulea*, *Juncus acutiflorus*, *Agrostis canina*, *Valeriana dioica*, *Succisa pratensis*, *Dactylorhiza maculata*, *Epikeros pyrenaicus*, *Eriophorum polystachion*, *Sphagnum flexuosum*, *S. palustre*, plus rarement *Sphagnum girgensohnii*, *S. inundatum*, *S. teres*...

Autres espèces, fréquentes et/ou recouvrantes : *Juncus effusus*, *Lotus pedunculatus*, *Cirsium palustre*, *Galium uliginosum*, *Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana*, *Polytrichum commune*.

- **Syndynamique** : dérive d'un *Juncion acutiflori* Braun.-Blanq. in Braun.-Blanq. et Tüxen 1952 ou d'un *Caricion fuscae* W.Koch 1926. Évolue vers une sapinière du *Betulo pubescentis-Abietetum albae* (variante hygrophile) par maturation dendrologique. Évolution possible du bas-marais vers un haut-marais, avec régression des arbres (lente).
- **Synchorologie** : assez répandu mais couvre généralement de petites surfaces : Aubrac, Livradois, Artense, Cézallier, monts Dore, Forez, probablement Bois Noirs et monts de la Madeleine, Pilat, plateau ardéchois. Le *Scutellario minoris-Betuletum albae* correspond à une association vicariante, atlantique et collinéenne. Le *Carici rostratae-Betuletum albae polytrichetosum* (Steffen1931) H.Passarge et Hofmann ex H.Passarge 1978 est lui un vicariant boréocontinental.

► ***Menyantho trifoliatae-Betuletum albae* ass. nov. hoc loco.**

[= groupement à *Menyanthes trifoliata* et *Betula pubescens* Renaux 2012 ; *Potentillo erectae-Betuletum albae menyanthetosum trifoliatae* Thébaud, Roux, Bernard et Delcoigne 2014]

« Tourbière boisée tremblante de Bouleau pubescent et de Pin sylvestre à Trèfle d'eau » [col. 5, 6 et 7 ; rel. 1]

- **Holotypus nominis** : rel. 1 tab. 1. Étang de Roussillon, Riom-ès-Montagnes (Cantal).
- **Cahiers d'habitats** : 91D0-1.2* Boulaies pubescentes tourbeuses de montagne (variante non décrite).
- **Synécologie** : boulaie ou boulaie-pineraie des tourbières des transitions (tremblants, radeaux), généralement d'origine limnogène, plus ou moins atterries.
- **Combinaison caractéristique dans le Massif central** : *Betula alba*, *Pinus sylvestris*, *Menyanthes trifoliata*, *Potentilla palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Carex rostrata*, *C. Lasiocarpa*, *Salix repens*, *S. lapponum*, *Ligularia sibirica*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum angustifolium*...

Sphagnum flexuosum, *S. palustre*. Plus rarement *Sphagnum centrale*, *S. fallax* ou *S. teres*.

Autres espèces, fréquentes et/ou recouvrantes : *Calamagrostis canescens*, *Molinia caerulea*...

- **Syndynamique** : dérive d'un *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen in Lebrun, Noifalise, Heinemann et Vanden Berghen 1949 mais l'évolution vers une sapinière est bloquée sauf atterrissement prononcé du substrat tourbeux. Dans ce cas, peut évoluer vers des formations de type bas-marais, *Potentillo erectae-Betuletum albae* puis sapinière du *Betulo pubescentis-Abietetum albae*. L'ombrotrophisation (observée au Marais de Limagne) pourrait conduire au *Sphagno magellanici-Betuletum albae* ou à un climax non boisé, sans passage par un bas-marais boisé.

- **Synchorologie** : Cézallier, monts Dore et du Cantal, l'Artense, le Forez. Assez rare en Auvergne, encore plus rare dans le reste du Massif central : plateau de Millevaches, Pilat (les Chaumasses)... À rechercher dans les Vosges et le Jura. En Europe centrale, on observe un géoviciant boréocontinental, avec *Lysimachia thyrsoiflora* et *Ledum palustre* : le *Carici rostratae-Betuletum albae* (Steffen1931) H. Passarge et Hofmann ex H. Passarge 1978) *typicum*.

Photo 3 ►

Boulaies et pineraies-boulaies minérotrophiles à ombrominérotrophiles

Alliance du *Betulion pubescentis* (Tüxen 1937, 1955) Scamoni et H.Passarge 1959

Photo : *Potentillo erectae-Betuletum albae* Thébaud, Roux, Bernard et Delcoigne 2014 à la tourbière de Virennès (Livradois, 63)

© Cliché : B. RENAUX



Tourbières boisées atlantiques, collinéennes à submontagnardes

Classe des *Alnetea glutinosae* Braun-Blanq. et Tüxen ex V.Westh., J.Dijk et Passchier 1946

Ordre des *Alnetalia glutinosae* Tüxen 1937

Alliance du *Sphagno-Alnion glutinosae* (Doing-Kraft in F.M.Maas 1959) H.Passarge et Hofmann 1968

1 association :

► *Scutellario minoris-Betuletum albae* Renaux, Chabrol et Reimringer ass. nov. hoc. loco.

[= Aulnaie-boulaie pubescente à Sphaignes in CHABROL et al. 2011 ; *Sphagno palustre-Betuletum albae* Mériaux, Schumacker, Tombal et de Zuttere 1980 ex Boeuf 2014 *scutellarietosum minoris* Thébaud, Roux, Bernard et Delcoigne 2014]

« Tourbière boisée minérotrophile de Bouleau pubescent à Laïche lisse » [col. 14, rel. 2]

- *Holotypus nominis* : rel. 2 tab. 1. Forêt de Mirmande, Saint-Remy (Corrèze).
- *Cahiers d'habitats* : 91D0-1.1* Boulaies pubescentes tourbeuses de plaine.
- *Synécologie* : Boulaie à Aulne et Saule, minérotrophile, hygrophile à hydrocline, sur sols paratourbeux à tourbeux, atlantique, planitiaire à submontagnarde.
- *Combinaison caractéristique dans le Massif central* : *Betula alba*, *Alnus glutinosa* (rare) dans la strate arborée. *Agrostis canina*, *A. stolonifera*, *Athyrium filix-femina*, *Blechnum spicant*, *Caltha palustris*, *Carex echinata*, *C. laevigata*, *C. rostrata*, *Cirsium palustre*, *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata*, *Erica tetralix* (rare), *Frangula dodonei*, *Holcus mollis*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Juncus effusus*, *Lonicera periclymenum*., *Molinia caerulea*, *Oxalis acetosella*, *Potentilla erecta*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus fruticosus*, *S. acuminata*, *S. aurita*, *S. cinerea*., *Scutellaria minor*, *Sphagnum* div. sp (notamment *S. inundatum*, *S. palustre*, *S. flexuosum*), *Succisa pratensis*, *Viola palustris*, *Wahlenbergia hederacea*
- *Synchorologie* : Limousin (plateau de Millevaches), nord de l'Allier (tourbière du Mathé ; bord de certains étangs), bassin d'Aurillac ; à rechercher ailleurs. Présent également en Normandie (Perche) et basse Bretagne.
- *Syndynamique* : à préciser, plusieurs niveaux topographiques étant apparemment concernées. Peut dériver de végétations des *Erico tetralicis-Sphagnetalia papilloso* Schwick. 1940 [notamment *Ericetum tetralicis* (P.Allorge 1922) Jonas 1932], mais aussi du *Juncion acutiflori*, avec probablement des variantes à décrire. Évolution théoriquement possible vers une chênaie pédonculée du *Molinio caeruleae-Quercion roboris* Scamoni et H.Passarge 1959 (non observé dans le Massif central).
- *Remarque* : Si le rattachement à l'habitat 91D0 ne fait pas de doute, il nous semble qu'il relève davantage de l'alliance du *Sphagno-Alnion glutinosae*.



◀ Photo 4

Sapinières matures sciaphiles sur tourbe, climax des basmarais, tourbières plates ombrotrophisées, voire du talus bordant les tourbières bombées.

Classe des *Vaccinio myrtilli-Piceetea abietis* Braun-Blanq. in Braun-Blanq., G.Sissingh et Vlieger 1939, Alliance des *Piceion excelsae* Pawl. in Pawl., Sokołowski et Wallisch 1928

Photo : *Betulo pubescentis-Abietetum albae* en forêt sectionale de Trémouille (Artense, 15)

© Cliché : B. RENAUX

Sapinières matures sciaphiles sur tourbe, climax des bas-marais, tourbières plates ombrotrophisées, voire du talus bordant les tourbières bombées.

Outre la présence de Sapins adultes, les sapinières-boulaies à sphaignes sur tourbe se distinguent des tourbières boisées des *Vaccinio uliginosi-Pinetea sylvestris* par l'abondance d'espèces forestières sciaphiles et humicoles.

Classe des *Vaccinio myrtilli-Piceetea abietis* Braun-Blanq. in Braun-Blanq., G.Sissingh et Vlieger 1939

Ordre des *Piceetalia excelsae* Pawł. in Pawł., Sokolowski et Wallisch 1928

Alliance des *Piceion excelsae* Pawł. in Pawł., Sokolowski et Wallisch 1928

Sous-alliance des *Vaccinio vitis-idaeae-Abietenion albae* Oberd. 1962

1 association :

► *Betulo pubescentis-Abietetum albae* Lemée ex Thébaud 2008

« Sapinière tourbeuse à Sphaignes et Bouleau pubescent » [col 12]

• Cahiers d'habitats : 9410-8 « Sapinières à sphaignes »

• Synécologie : sapinière-boulaie pubescente sur tourbe parfois très épaisse (de 40 cm à 4 m). Climax des systèmes minérotrophes à ombrominérotrophes, dans différentes situations de tourbières topogènes (vallons, dépressions...), soligènes (de pente), voire en périphérie des tourbières bombées (lagg et talus du bombement).

• Combinaison caractéristique dans le Massif central :

- Différentielles : *Abies alba*, *Betula pubescens* ; *Listera cordata*, *Rubus* sous-section. *Glandulosi*, *Blechnum spicant*, *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Sphagnum palustre*, *S. capillifolium*, *S. flexuosum*, *S. girgensohnii*, *S. quinquefarium*

- Espèces fréquentes : *Melampyrum pratense*, *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata*, *Vaccinium myrtilloides*, *Luzula sylvatica*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, *Thuidium tamariscinum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*...

• Synchorologie : Décrit dans le Forez, les Bois Noirs et les monts de la Madeleine où cette association est assez abondante. Présent également dans le Cantal, l'Artense (forêt de Trémouille...) et les gorges de la Rhue (forêt d'Algère). À rechercher dans le Pilat, sur le plateau ardéchois et le plateau de Millevaches. Présent également dans les Vosges.

• Variabilité : var. mésohygrophile. var méso-phile (ombrotrophisation de tourbière plate, talus bordant les tourbières bombées).

Il convient d'éviter la confusion avec deux groupements non tourbeux mais pouvant abriter des Sphaignes :

• les Saulaies et aulnaies marécageuses à Sphaignes des *Alnetalia glutinosae* Tüxen 1937, dominées par les Saules (*Salix* sp. *cinerea* et *S. aurita*) et/ou l'Aulne glutineux (*Alnus glutinosa*). Les espèces communes avec les *Agrostietea stoloniferae* Th.Müll. et Görs 1969 sont nombreuses (*Agrostis stolonifera*, *Cardamine pratensis*, *Cirsium palustre*, *Eupatorium cannabinum*, *Filipendula ulmaria*, *Juncus effusus*, *Lotus corniculatus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Solanum dulcamara*...), les oligotrophes limitées aux plus ubiquistes (*Carex laevigata*, *Molinia caerulea*...). Certaines saulaies évolueraient vers des tourbières boisées à Bouleau, mais la turfigénèse ne semble pas active sous un couvert dense de Saules (raréfaction des Sphaignes).

• les sapinières hygrophiles du *Blechno spicantis-Abietetum albae* Billy ex Thébaud et al 2014, bordant les petits ruisseaux montagnards, dont la flore est dominée par les espèces des mégaphorbiaies des *Filipendulo ulmariae-Convolutea sepium* Géhu et Géhu-Franck 1987, ou les sapinières hyperacidiphiles mésophiles du *Lycopodio annotini-Abietetum albae* Thébaud 2008.

Discussions

Place de l'arbre dans la dynamique des milieux tourbeux

Plusieurs modèles d'évolution de la végétation des tourbières et de l'édifice tourbeux sont proposés en Europe. Ils ont été bâtis hors d'Auvergne et sont donc à utiliser prudemment. Le modèle de régénération cyclique des buttes et dépressions (VON POST et SERNANDER 1910, OSVALD 1923, MOORE et BELLAMY 1974) postule que des stades boisés alternent naturellement avec des stades non boisés, plus pionniers. OHLSON *et al.* (2001) considèrent quant à eux que le climax du haut-marais est asylvatique, l'installation des arbres traduisant alors une perturbation anthropique ou climatique, puisque le milieu est naturellement hostile aux arbres. Outre la production de substances toxiques du fait de l'engorgement, l'accumulation des Sphaignes entraîne une forte mortalité chez les arbres. Celle-ci est due à l'enfouissement progressif du système racinaire par croissance continue des sphaignes et enfoncement des arbres adultes sous leur propre poids. Dans le modèle de paludification développé en Amérique du nord (KLINGER 1990 ; KLINGER *et al.* 1990), les Sphaignes ont également un rôle fondamental, les arbres dépérissant progressivement du fait de la présence des sphaignes et de phénomènes d'engorgement locaux. La tourbière évolue alors vers un climax peu boisé. Ce mécanisme de paludification n'est pas documenté en Europe occidentale (GOUBET *et al.* 2004). Le troisième modèle est plus linéaire, et implique un climax boisé stable et turfigène. Il est repris dans le Massif central par LEMÉE et THÉBAUD (THÉBAUD et LEMÉE 1995 ; THÉBAUD 2008) qui considèrent que le climax de nombreuses tourbières du Massif central est une sapinière-boulaie du *Betulo pubescentis-Abietetum albae*, à l'exception du centre de certaines tourbières bombées. S'ils semblent de prime abord s'opposer et s'exclure, ces trois modèles sont en réalité complémentaires, et s'appliquent chacun à des types de tourbières différents sur le plan de l'alimentation en eau et du type de tourbe.

Le modèle d'OHLSON *et al.* (2001) est repris sur les haut-marais du Massif central par GOUBET *et al.* (2004) sur la base de nombreux profils de tourbe. Malgré les nombreux sondages en haut-marais, il n'a en effet pas été possible à ce jour de trouver dans les tourbières ombrotrophes du Massif central des niveaux à bois qui correspondraient à d'anciens haut-marais densément boisés. Les résultats de HÖLZER *et al.* (2005) dans le nord-ouest de l'Allemagne semblent aller dans le même sens. Si CUBIZOLLE *et al.* (2010) indiquent qu'il est possible que des boisements lacunaires anciens n'aient pas laissé de traces dans la tourbe (périodes moins turfigènes avec décomposition du bois en surface), des peuplements denses auraient très probablement laissé des traces (bois, fruits, aiguilles ou feuilles...). De tels macrorestes sont en revanche très fréquents, non

seulement à la base de l'édifice tourbeux (ancienne forêt marécageuse) mais aussi dans des tourbes à laïches et sphaignes, dans le Massif central (LEMÉE 1995 ; GOUBET 2010a et b), les Préalpes du Nord (notamment GOUBET 2010c) ou le Nord-ouest de l'Allemagne (BEHRE *et al.* 2005 ; HÖLZER *et al.* 1994 et 1998) : la plupart des bas-marais étaient donc anciennement boisés, et nombre de tourbières sont nées et ont crû sous couvert des arbres. Certains sont demeurés boisés, mais nombre d'entre eux ont été défrichés (THÉBAUD et LEMÉE 1995). Parfois, les arbres ont pu y régresser du fait de l'ombrotrophisation progressive du milieu. En condition minérotrophe, c'est davantage l'engorgement et l'instabilité du substrat que la turfigénèse qui peuvent réellement éliminer les arbres. Des restes de boulaies tourbeuses à *Phragmites australis*, probablement très hygrophiles, ont été mises en évidence notamment à la Godivelle (GOUBET 2010 b et c), mais il semble que les marais de transition ou tremblants les plus hygrophiles et instables ne se boisent que très lentement, voire pas du tout. Leur arrivée s'exerce surtout à la faveur d'un atterrissement du plan d'eau (transition vers un bas-marais), sachant que l'ombrotrophisation progressive peut aussi contrarier l'arrivée des arbres.

Les climax des haut-marais, bas-marais et marais de transition sont donc complètement différents. Même en haut-marais, le caractère asylvatique semble devoir être modéré. Tout d'abord, le qualificatif de « haut-marais » utilisé dans les typologies d'habitats Natura 2000 (code 7110, «tourbière haute active») renvoie en réalité à des milieux très différents. Il peut s'agir de zones de turfigénèse ombrotrophe active au sein de tourbières bombées (complexe de croissance du haut-marais), avec plusieurs mètres d'épaisseur de tourbe fibrique dans lesquelles les mécanismes d'exclusion des arbres sont très efficaces. Le même type d'habitat (7110) peut aussi correspondre à des zones de turfigénèse moins actives, voire à des tourbières plates dans lesquelles le processus d'ombrotrophisation est peu actif ou précoce (fonctionnement ombrominérotrophe). L'épaisseur de tourbe y est bien moins importante, et, parfois, n'excède pas quelques décimètres. Pour des raisons qui peuvent être tout à fait naturelles, l'accumulation de tourbe n'est pas très intense, et les mécanismes d'exclusion des arbres sont peu contraignants. Le fonctionnement de l'édifice tourbeux est donc variable, avec des conséquences sur les arbres très différentes. Les caractéristiques du milieu au sein d'une tourbière et l'intensité des mécanismes d'exclusion des arbres qui en découlent sont donc à considérer comme des gradients, avec pour conséquence un climax qui varie de partiellement ou éparsément boisé à complètement asylvatique. Au sein d'une tourbière, ce sont plutôt les commu-

nautés les moins turfigènes qui se boiserait (*Eriophoro vaginati-Vaccinietum uliginosi* B.Foucault 1999, *Dicrano bergeri-Callunetum vulgaris* Thébaud et Pétel 2008, *Eriophoro vaginati-Trichophoretum cespitosi* Osvald 1923) tandis que les plus turfigènes (*Sphagno tenelli-Trichophoretum cespitosi* Osvald 1925, *Sphagnetum magellanici* M.Kästner et Flössner 1933 et *Vaccinio microcarpi-Sphagnetum fusci* Thébaud et Pétel 2008) pourraient rester asylvatiques. Certains types de tourbières sont également plus hostiles aux arbres que d'autres. Ainsi, l'observation des tourbières hautes à buttes de sphaignes et dépressions (« schlenken ») indique qu'elles se boisent très peu voire pas du tout. D'une manière générale, même lorsque les arbres s'installent, un haut-marais fonctionnel a la capacité de limiter la colonisation ligneuse (forte mortalité des arbres), et les peuplements restent souvent clairs. Ces nuances apportées au modèle « asylvatique », avec une turfigénèse plus ou moins intense et des contraintes plus ou moins fortes pour les arbres, expliqueraient l'observation à la fois de haut-marais naturellement dépourvus d'arbres, mais aussi de haut-marais qui se boisent éparsement en dehors de toute perturbation anthropique manifeste (CUBIZOLLE *et al.* 2010). On peut d'ailleurs observer des exemples de haut-marais boisés ailleurs en Europe (LAASIMER et MASING 1995, RYDIN et JEGGLUM 2006), et BIRKS 1975 considère même qu'il s'agit d'un des habitats primaires du Pin sylvestre en Europe.

Le haut-marais est également un milieu de prédilection pour le Pin à crochets et surtout le Pin des marais, qui parviennent bien mieux que le Pin sylvestre ou le Bouleau à coloniser le cœur de certaines tourbières bombées. Le climax d'un haut-marais est donc différent en fonction de la présence ou non de ces « pins de montagne », dont l'indigénat dans le Massif central n'est pas encore définitivement tranchée (ANTONETTI *et al.* 2006). En éliminant les cas d'introduction récente, ils pourraient être indigènes sur au moins deux sites. À la Barthe (au pied du massif du Sancy), le Gay signale en 1861 (*in* LUQUET 1926) un peuplement de Pin des marais de 1,5 m à 2 m de haut. À la Pigne (Haut-Foréz), on observe une mosaïque de bosquets et de zones ouvertes qui n'a pas varié en 50 ans selon les photographies aériennes, et était déjà cartographié avec les mêmes limites sur la carte de l'état major au 1/40.000, réalisée entre 1825 et 1866. Ces deux peuplements remontent donc au moins au début du XIX^e, soit bien avant l'utilisation de ces pins par le RTM¹. La question ne pourra être tranchée que par des études historiques, dendrologiques, biochimiques et de macrorestes, telles que celles qui ont conduit à invalider l'hypothèse d'une introduction dans le Jura, les Pyrénées et les Vosges (REILLE 1991 b)².

Les deux grands modèles de fonctionnement des tourbières (climax non ou peu boisé en haut-marais, boisé en bas-marais) ont, en plus d'être complémentaires, le point commun de remettre en cause la théorie d'une évolution spontanée assez rapide

de la tourbière vers un climax boisé non turfigène et mésophile, après abandon des pratiques pastorales. Cette théorie assez systématiquement avancée est en réalité loin d'être la règle, notamment en montagne, et est rarement documentée. Des tourbières « fossiles » couvertes par des sapinières mésophiles non turfigènes sont parfois observées, mais de très nombreux exemples de stades boisés encore parfaitement turfigènes sont documentés. THÉBAUD *et al.* (2003) mentionnent notamment des sapinières climatiques couvrant parfois 2 m d'épaisseur de tourbe, et encore turfigènes. Les nombreuses observations de peuplements passés (macrorestes) et actuels indiquent ainsi que le climax des tourbières plates, minérotophiles à ombrominérotophiles, serait une sapinière turfigène assez stable. Si ce phénomène n'a pas encore été mis en évidence dans la dition, l'alternance naturelle de cycles boisés et non boisés a été montrée par plusieurs auteurs (AABY 1976 ; BARBER 1981). Les stades non boisés seraient plus humides et pionniers. On observe d'ailleurs que les stades les plus hygrophiles et instables (treublants à *Menyanthes trifoliata*) ne sont colonisés que progressivement, avec l'atterrissement du treublant, et ne peuvent évoluer vers la sapinière tant que le substrat n'est pas stabilisé par l'atterrissement progressif (transition vers un bas-marais). Il est également possible que de tels radeaux s'enfoncent progressivement sous le poids des arbres, entraînant la mort de ceux-ci et le retour d'une végétation plus pionnière. Dans ce cas, deux phénomènes conjoints entraîneraient la fin de ces cycles : l'ombrotrophisation, faisant évoluer un marais de transition vers le haut-marais (observé au marais de Limagne notamment), et l'atterrissement entraînant le passage vers un bas-marais. Les trajectoires sont ensuite celles décrites pour ces deux grands types de tourbières, avec un milieu d'autant plus défavorable aux arbres que l'ombrotrophisation est marquée.

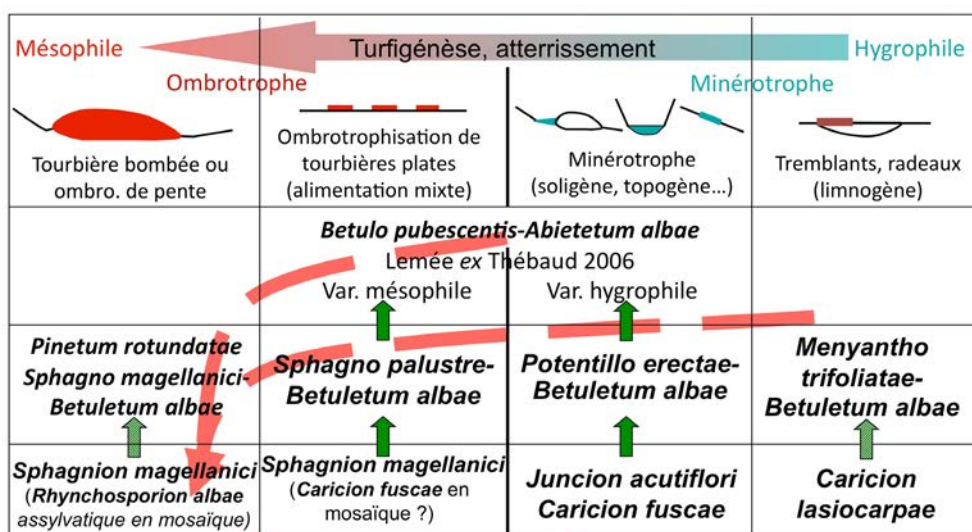
La théorie selon laquelle la tourbière évoluerait inéluctablement vers une forêt mésophile non turfigène semble davantage plausible pour des systèmes peu actifs de plaine, colonisés moins par le Bouleau pubescent que par les Saules (*Salix* div. sp.), l'Aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) voire le Chêne pédonculé (*Quercus robur*). Mais, même en plaine, des boulaies-aulnaies à Sphaigne sont fréquemment décrites (LEMÉE 1937 ; PÉRÉRA S. 1997 ; MÉRIAUX *et al.* 1980). Ce schéma linéaire, qui a orienté fortement la gestion des milieux tourbeux, présente en outre le gros problème d'assimiler l'accumulation progressive de tourbe à l'atterrissement d'une zone humide classique, comme on peut l'observer notamment dans une pièce d'eau. Dans le cas d'une zone humide non turfigène, l'accumulation de sédiments et de vase entraîne certes l'évolution vers des végétations mésophiles plus favorables à l'installation des arbres, mais dans le cas des tourbières il s'agit d'un mécanisme aux effets différents : le niveau topographique augmente bien avec l'accumulation de tourbe, et on assiste bien à la création de buttes ombrotrophes moins humides, colonisées au moins dans un premier temps par les arbres. Mais les mé-

1. Le peuplement le plus naturel (taille des arbres, stabilité dans le temps...) semble être celui de la Pigne, mais il est constitué de Pin à crochet, alors que c'est le Pin des marais qui est généralement indigène dans les tourbières (RAMEAU *et al.* 1993)

2. Dans le Jura, l'espèce était en effet déjà présente, mais s'est considérablement développée suite à l'exploitation de la tourbière

canismes d'ombrotrophisation observés à de multiples reprises dans le Massif central (GOUBET *et al.* 2004) indiquent que le haut-marais n'est pas pour autant plus favorable aux arbres que le bas-marais initial, bien au contraire. Les auteurs décrivent ainsi par quels mécanismes cette accumulation de tourbe finit souvent par leur être fatal. Malgré l'élévation du niveau topographique, un haut-marais demeure d'ailleurs assez humide, comme le décrit INGRAM (1982). Certaines abritent même des dépressions (schlenken) en leur sein, dépressions qui ne sont pas colonisées par les arbres. C'est le cas de certaines

tourbières bombées, qui sont moins colonisées par les arbres que leur périphérie (lagg), pourtant plus humide. Outre l'assimilation de l'ombrotrophisation à un simple atterrissement, la présence des arbres est vue souvent comme la cause de l'assèchement d'une tourbière, alors qu'il peut ne s'agir que d'une conséquence, sans effet aggravant voire avec effet positif sur le bilan hydrique. D'un point de vue pratique, il en ressort que la conservation d'une tourbière turfigène ne passe pas nécessairement par une coupe des arbres et le contrôle de la végétation (pâturage, coupe...), bien au contraire.



Dynamique naturelle* : ↑ Boisement important ↑ Boisement partiel ou blocage
 *Hâtée par des dégradations (drainage, eutrophisation...), mais une dynamique régressive est ensuite possible en cas de remontée de la nappe (bouchage des drains) ou du fait de la reprise de turfigénèse

Dynamique régressive due à l'ombrotrophisation
 (maturation de la tourbière, reprise de la turfigénèse sous les arbres...)

Autorités des syntaxons non cités dans le texte : *Sphagnion magellanici* M.Kästner & Flössner 1933 *nom. mut.* ; *Rhynchosporion albae* W.Koch 1926 ; *Caricion fuscae* W.Koch 1926 ; *Juncion acutiflori* Braun-Blanq. in Braun-Blanq et Tüxen 1952 ; *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen in Lebrun, Noirfalise, Heinemann et Vanden Berghen 1949

◀ Figure 2
 Dynamique de la végétation dans les tourbières de montagnes du Massif central

Effet des perturbations anthropiques sur la dynamique

La dynamique de la végétation sur une tourbière est, comme nous l'avons vu, complexe, et dépend du type de tourbière et du contexte. Il n'est pas possible de tirer un modèle unique valable pour l'ensemble des tourbières. En outre, chaque cas est unique, et il existe de nombreux intermédiaires possibles. La synthèse des observations réalisées dans le Massif central et ailleurs permettent néanmoins de proposer différentes trajectoires dynamiques (figure 2) pour les tourbières de montagne du Massif central ; ces trajectoires restent à préciser pour les tourbières collinéennes. Si certaines interventions anthropiques comme les créations de retenues d'eau (CUBIZOLLE *et al.* 2004) ont pu favoriser la création de tourbières, des atteintes anthropiques à la fonctionnalité du milieu peuvent perturber ces trajectoires dynamiques,

favorisant souvent le développement des arbres. Or, de nombreux systèmes tourbeux étudiés dans le Massif central sont impactés à des degrés divers par les activités humaines (CUBIZOLLE et SACCA 2004). Une augmentation des conditions trophiques (pollution) ou un abaissement de la nappe (drainage) ont, par exemple, pour effet d'accélérer la dynamique ligneuse (CHOLET 2010). CUBIZOLLE *et al.* (2010) se sont penchés sur l'origine de la dynamique ligneuse sur plusieurs sites du Massif central. Là encore, les cas diffèrent selon les sites. L'origine anthropique (dégradation) est parfois aisée à établir, pour certains cas flagrants de drainage important, d'exploitation de la tourbe, ou de plantation. Dans certains cas comme sur le marais de Limagne, la dynamique semble hâtée par des facteurs anthro-

priques encore mal identifiés, mais parmi lesquels le changement climatique et l'eutrophisation d'origine agricole sont fortement suspectés. Les effets à long terme du pâturage, visibles sur la structure de la tourbe (création d'un horizon KTH imperméable), sont parfois avancés pour expliquer le développement spontané des arbres sur certains haut-marais, a priori non drainés et autrefois exempts de boisements denses (GOUBET 2004). L'exploitation de la tourbe, avérée sur certains sites, peut favoriser le développement des arbres. Dans certaines tourbières du Jura, l'effet d'exploitations anciennes se répercute plusieurs siècles après (ANDRÉ et ANDRÉ 2008). Dans l'ouest de l'Allemagne, HÖLZER *et al.* (1998) ont montré que le brulis favorisait également momentanément le développement des arbres, notamment des pins, dans des haut-marais qui étaient demeurés peu ou pas boisés (HÖLZER *et al.* 2003). Les causes de dérèglement sont donc nombreuses, et pas toujours clairement identifiées. Parfois, la dynamique semble plus naturelle, et cohérente avec les modèles mis en évidence par l'étude des végétations passées. On observe par exemple une dy-

namique liée à la déprise agricole sur les tourbières plates, minérotrophes à ombrominérotrophes. Certaines tourbières bombées peu perturbées sont exemptes de toute colonisation arborée malgré l'absence de gestion pastorale (la Morte ou la Sagne bourrée dans le Haut-Forez), où un boisement lacunaire très stable coexiste avec des zones ouvertes (la Pigne, la Litte) ce qui correspond à des nuances du modèle asylvatique (OHLSON *et al.* 2001). Même si l'un peut parfois expliquer l'autre, l'étude des causes du développement des arbres (évoquée précédemment) doit être distinguée de l'analyse des effets de la présence des arbres sur une tourbière. On ne peut en effet ni exclure de prime abord des effets positifs sur le fonctionnement de la tourbière d'une colonisation secondaire, anthropique, ni présupposer qu'une dynamique naturelle ne pourrait avoir que des effets positifs. Il faut d'ailleurs rappeler que les accrus secondaires sont également concernés par la directive « Habitats » : des coupes dans ces accrus secondaires sont possibles, mais toute intervention devrait être effectuée à la lueur d'un objectif clair, et après examen de l'effet réel des arbres sur le milieu.

Effet des arbres sur la tourbière

L'effet de la présence des arbres sur une tourbière (régime hydrique, compétition avec les strates inférieures, turfigénèse...) est mieux connu que l'origine de leur présence. Ces effets peuvent être observés directement, et suivis par des dispositifs impliquant des relevés de végétation, des niveaux piézométriques, ou plus rarement des mesures de température et d'humidité atmosphérique (dispositif mis en œuvre dans les Vosges du Nord). Il est enfin possible de croiser les observations de terrain avec les différents modèles théoriques d'évolution dynamique, afin de mieux les comprendre.

L'évapotranspiration par les arbres et l'interception du feuillage ont un effet négatif connu sur le bilan hydrique. Son intensité est en revanche très variable en fonction du type de tourbière, du climat et de l'essence (CHOLET 2010) : les peuplements clairs de bouleau et de pin rabougris fréquemment observés ont ainsi un impact assez faible. Si seuls ces effets négatifs ont été longtemps avancés, ce couvert arboré a en outre des effets positifs. Il permet en effet le maintien d'une ambiance humide en sous étage, en limitant la dessiccation des sphaignes par l'action du soleil ou le vent, et même en interceptant l'humidité contenue dans les brouillards (PORTERET 2008). Des abaissements de nappe sont parfois constatés dans des secteurs boisés, mais c'est surtout le cas sous des plantations d'Épicéa commun (*Picea abies*). L'effet d'un couvert de pin ou de bouleaux peut au final se révéler négligeable voire positif, comme cela a été observé dans le Massif central (THÉBAUD *et al.* 2012), les Vosges du Nord (DUCHAMP 2008) ou au Canada (MUNRO 1984). Sur le plateau de Montselgue (Ardèche),

le rôle positif des arbres a été mis en évidence a posteriori, après coupe de ceux-ci, et des dessèchements de buttes et gouilles ont été rapportés (GRÉGOIRE *et al.* 2010).

La présence des arbres a nécessairement un effet sur la lumière en sous étage, et entraîne des modifications plus ou moins importantes du cortège herbacé et muscinal. Celui-ci est assez important sur les bas-marais, car le peuplement de bouleaux et de sapins peut être relativement dense. On y observe alors généralement la régression des héliophiles et l'arrivée d'espèces liées à l'ombre et à l'humification. En haut-marais et sur les marais de transition, le couvert arboré demeure au contraire faible (25 % et 50%, rarement jusqu'à 70 % d'après les relevés). Le cortège floristique est par conséquent très proche des groupements non arborés observés dans les mêmes conditions, avec le maintien de certains taxons héliophiles à hémihéliophiles patrimoniaux comme les Canneberges commune et à petit fruit (*Vaccinium gr. oxycoccos*), l'Andromède à feuilles de polium (*Andromeda polifolia*), la Laïche filiforme (*Carex lasiocarpa*), les rarissimes Bouleau nain (*Betula nana*) en Margeride et Camarine noire (*Empetrum nigrum* subsp. *nigrum*) dans le Forez, ou encore la Ligulaire de Sibérie (*Ligularia sibirica*). Certains taxons comme *Drosera rotundifolia* ou *Carex limosa* tolèrent mal l'ombre, mais on observe ces deux espèces en abondance sous le couvert diffus des pins au marais de Limagne (SEYTRE et HUGONNOT 2010). La présence d'espèces et de végétations héliophiles est en outre à envisager à l'échelle de la tourbière ; or, la forte mortalité observée parmi les arbres est à

l'origine des peuplements souvent très ouverts et clairiérés, les dépressions du *Rhynchosporion albae* W.Koch 1926 demeurant par exemple non boisés. Des chablis peuvent être à l'origine de la formation de gouilles, colonisées par des végétations du *Caricion lasiocarpae*. Sur la tourbière de la Pigne, les pins à crochets sont localisés sur les buttes, et on observe une mosaïque de bosquets de zones ouvertes, remarquablement stables dans le temps. Le même phénomène a été observé aux Narses, sur le plateau de la Verrerie (Monts de la Madeleine), sur une tourbière pourtant plantée en pins des marais : les buttes sont boisées, mais les arbres ne s'installent pas dans les dépressions (RENAUX 2012). C'est dans ces dépressions que se rencontrent *Drosera* à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia*) et *Rhynchospora* blanc (*Rhynchospora alba*).

La plupart des espèces de Sphaignes tolèrent assez bien l'ombrage des arbres, et des arbres rabougris produisent en outre peu de feuilles ou d'aiguilles susceptibles de les recouvrir. Seuls les fourrés denses de Saules semblent réellement leur porter préjudice, mais il ne s'agit pas là de l'habitat « Tourbière boisée ». Les Sphaignes bénéficient en outre du maintien d'une hygrométrie favorable sous les arbres. Ceci explique pourquoi de très nombreuses tourbières actuelles sont nées et se sont développées en contexte boisé (macrorestes). Selon CHOLET (2010) et MÄLILÄ et SAARNISTO (2008), on observe fréquemment des tapis de Sphaignes mieux développés sous couvert léger qu'en pleine lumière. Les nombreuses observations réalisées sur le territoire lors de cette étude ou de suivis le confirme. Sur les 67 relevés effectués lors de cette étude dans des peuplements de Pin, de Bouleau ou de Sapin blanc, seuls deux montraient un arrêt de la turfigénèse, avec disparition des Sphaignes. Trois cas de démarrage ou de redémarrage de turfigénèse sous couvert des pins sont même à rapporter. Le premier, le plus spectaculaire, était déjà mentionné par CUBIZOLLE et SACCA (2004) sur la tourbière des Roussis. Après drainage et plantation de Pin sylvestre il y a une cinquantaine d'années, le turfigénèse a repris très fortement sous les pins, avec 30 cm de tourbe blonde accumulée depuis. Les deux autres correspondent à des démarrages de turfigénèse, sur les sites anciennement pâturés et non turfigènes (col de Baracuchet dans le département du Puy-de-Dôme et Lacham en Haute-Loire). On observe aujourd'hui un tapis de *Sphagnum capillifium* sous le couvert de pins, arrivés suite à l'abandon du pastoralisme. DUCHAMP (comm. pers) fait la même observation dans les Vosges du Nord. De forts dépérissements sont observés au Roussi, et la tourbière sera probablement de moins en moins boisée. La connaissance des processus mis en évidence sur des sites non dégradés et les modèles théoriques du développement des tourbières expliquent bien certains processus de cicatrisation observés sur des sites perturbés. Du point de vue de la seule turfigénèse, la présence d'une Tourbière boisée n'est donc pas un

problème dans la majorité des cas. La présence d'arbres, même secondaire, peut même être un précieux allié dans la restauration d'une tourbière.

Comme l'ont montré des suivis de plantes remarquables menées par le CBN Massif central, le couvert des arbres peut parfois nuire aux espèces les plus héliophiles. La conservation de certains taxons rares peut alors être remise en question. C'est le cas sur les tourbières plates, même s'il ne s'agit pas du type de tourbière le plus pourvu en plantes remarquables. La réflexion est alors comparable à celle menée hors des tourbières : le rétablissement des usages agricoles peut alors être indiqué, dans un souci d'équilibre entre conservation de la biodiversité liée aux usages agricoles et conservation de la biodiversité forestière. Suite à une perte de fonctionnalité du milieu, une tourbière naturellement éparsement ou non boisée (haut-marais, tremblants) peut être colonisée par des accrus secondaires denses. Si la fonctionnalité du milieu est restaurée, des mécanismes de cicatrisation aboutissent souvent au recul progressif des arbres, mais des coupes peuvent se justifier afin d'éviter la disparition des taxons remarquables les plus sensibles avant ce retour à l'équilibre.

L'arrivée des arbres peut donc nuire à la présence des taxons héliophiles. Elle favorise au contraire d'autres espèces, parfois tout aussi rares et menacées. Cette biodiversité forestière est souvent mise à mal du fait de l'artificialisation des forêts françaises, notamment de la raréfaction du bois mort et de la simplification de la structure des peuplements (SCHNITZLER-LENOBLE 2002, VALLAURI *et al.* 2002 et 2006, VALLAURI 2007, PAILLET *et al.* 2010). Les tourbières boisées abritent de nombreux groupes taxonomiques, liés en particulier à la présence de troncs, vifs et morts. Il s'agit par exemple d'oiseaux utilisant les arbres (loges, perchoir pour la chasse ou poste de chant selon CHOLET 2010), d'insectes colonisant le bois et les écorces notamment des saules et de bouleaux (LARIEUX et GONIN 2011), de champignons (MOREAU 2002), mais aussi des bryophytes. Ces mousses peuvent pousser sur le bois mort des tourbières comme *Dicranum flagellare*, ou sur l'écorce des bouleaux (*Ptilidium pulcherrimum*) et des saules (*Orthotrichum div. sp.*, *Ulota div. sp.*, *Zygodon div. sp.*). Certaines espèces atteignent un degré de spécialisation très poussée, comme *Cryptothallus mirabilis*, minuscule hépatique colonisant les champignons du genre *Tulasnella*, qui eux même mycorhizent les racines des bouleaux (HUGONNOT *et al.* 2012, BOUDIER *et al.* 1999). Les tourbières constituant des stations primaires pour les bouleaux et les Saules, pionniers et éphémères dans les autres milieux, on comprend bien l'importance de la conservation de stades boisés au sein des tourbières. La richesse des tourbières boisées est en outre due à la présence de nombreux microhabitats, notamment des gouilles et zones pionnières créés par la chute et le déraci-

nement des arbres. La présence d'arbres sur une tourbière peut donc être source de perturbations, de rajeunissement et de diversification du milieu,

comme on l'observe par exemple sur les tourbières de Virenes (Livradois) ou de Baracuchet (Forez).

Conclusion et implications en termes de conservation

Cette étude met en évidence la diversité et l'originalité des « tourbières boisées » du Massif central, avec six associations phytosociologiques différentes, dont deux nouvelles. Elle a bénéficié des apports d'une multitude de travaux menés sur le sujet, et de la synergie et des échanges intenses nés autour de travaux récents tels que le référentiel des types forestiers d'Alsace, les avancées en termes d'étude de macrorestes, le rapportage de l'état de conservation des Habitats au titre de la directive du même nom, ou encore le Prodrome des végétations de France pour les végétations tourbeuses. En retour, cette étude vise à contribuer à la déclinaison du Prodrome des végétations de France pour les *Sphagno-Betuletalia pubescentis* (THÉBAUD et BERNARD à paraître). Si les Cahiers d'habitats se sont montrés très pertinents, elle peut en outre y motiver quelques ajouts et modifications : ajout d'une variante des tremblants (*Menyantho trifoliatae-Betuletum albae*) parmi les « Boulaies pubescentes tourbeuses de montagne » (91D0-1.2), et rattachement des « Sapinières à sphaignes » du *Betulo pubescentis-Abietetum albae* à l'habitat « tourbières boisées » plutôt qu'aux « Forêts acidiphiles à *Picea* des étages montagnard à alpin (*Vaccinio-Piceetea*) » (9410). Ce choix, adopté pour les « Pessières de contact des tourbières bombées » (91D0-4), a d'ailleurs été proposé par l'auteur de l'association.

La place des stades boisés dans les séries de végétations des tourbières est précisée, même si des zones d'ombres demeurent, et que chaque tourbière demeure unique. Il ressort que le climax des tourbières hautes peut être constitué d'une mosaïque de peuplements clairs de pins et de bouleaux et de milieux ouverts, voire demeurer non boisé. Des équilibres subtils sont en jeu entre les Sphaignes et les arbres, la turfigénèse entraînant chez eux une mortalité plus ou moins importante. Sur les tourbières plates, minérotophes à ombrominérotophes, le climax est une sapinière à Sphaignes assez stable. Enfin, les tremblants peuvent être progressivement colonisés par une boulaie, souvent assez claire. Des atteintes anthropiques à la fonctionnalité du milieu (drainage, exploitation de la tourbe, eutrophisation, tassement par le pâturage, feu, changements climatiques) peuvent gêner le développement des arbres, mais il est souvent difficile de différencier les origines naturelles (déprise agricole) et anthropique.

Qu'elles soient entièrement ou partiellement « naturelles », les tourbières boisées sont un milieu vivant, turfigène, et qui abrite une biodiversité particulière parmi les trachéophytes, les bryophytes, la faune et la fonge. Elles ne constituent que rarement des stades de sénescence. Si les plus exigeantes ne se maintiennent pas sous les arbres, on retrouve en haut-marais de nombreuses espèces de la tourbière ouverte, sous le couvert léger ou en mosaïque. L'arrivée des arbres permet en outre une diversification du milieu, la création de microhabitats et l'arrivée d'espèces inféodées aux forêts. La tourbière arborée offre donc un autre visage, complémentaire des milieux tourbeux ouverts. Si des accrues secondaires peuvent accélérer l'arrêt de la turfigénèse, ils peuvent aussi être un allié précieux pour le gestionnaire dans la restauration de sites dégradés, surtout si la fonctionnalité hydrologique est restaurée. Il convient surtout d'agir sur les causes plutôt que sur les symptômes, et de considérer chaque cas individuellement.

L'intérêt des stades boisés et la capacité de nombreuses tourbières à demeurer actives et riches en biodiversité en l'absence de toute intervention sur la végétation invite à une réflexion sur la gestion des tourbières. De nombreux auteurs vont aujourd'hui dans ce sens (CUBIZOLLE et SACCA 2004 ; DUCHAMP 2008 ; RAGUÉ et GOUBET 2008 ; RAGUÉ et GOUBET 2008 ; THÉBAUD et al. 2012 ; WAGNER 1994...). De plus, CHOLET et MAGNON (2010) rappellent que l'absence d'intervention est parfaitement indiquée dans de nombreux cas. Il convient de reconsidérer alors la place de l'arbre dans la gestion des tourbières, encore aujourd'hui très restreinte. Au sein du réseau Natura 2000 auvergnat, seule 10 % de la surface des milieux tourbeux est représentée par des forêts (habitats 91D0 « Tourbières boisées » et 9410-8 « Sapinières à Sphaignes », source DREAL Auvergne). Les mécanismes naturels (milieu hostile pour les arbres) expliquent en partie cette rareté, mais elle est liée, pour une part importante, à la gestion pratiquée (pastoralisme), tant dans le passé qu'à l'heure actuelle. Le bilan des actions entreprises sur le réseau Natura 2000 en Auvergne à l'occasion du rapportage de l'état de conservation de l'habitat 91D0 pour l'Union européenne indique en effet que la gestion des sites tourbeux est majoritairement orientée vers la conservation ou la restauration des milieux ouverts (habitats 6410, 7110, 7120, 7140 et 7150 dans la typologie Natura 2000). Ceux-ci abritent effectivement une riche biodiversité, en partie absente des

stades boisés, notamment sur les tourbières plates. Comme nous l'avons vu précédemment, ces milieux tourbeux ouverts peuvent perdurer sur certains types de tourbières, même en l'absence complète de gestion. C'est notamment le cas sur les tourbières bombées ou sur les tourbières tremblantes et de transition. Dans d'autres cas, ils peuvent disparaître du fait d'une perte de fonctionnalité du milieu (tourbières hautes ou tremblantes fortement perturbées) ou de l'arrêt de la gestion pastorale (tourbières plates) : il peut dès lors être intéressant de limiter la dynamique ligneuse sur certains sites, en particulier sur ceux présentant un fort enjeu pour des espèces héliophiles remarquables. Dans tous les cas, et comme le rappellent les cahiers d'habitats (RAMEAU *et al.* 2001), il convient de laisser une place de choix aux stades boisés, sur des surfaces suffisantes pour garantir la fonctionnalité du milieu (notion d'aire minimale, exigences écologiques des espèces en lien avec leur biologie...). Il est même indiqué de ne pas chercher forcément à maximiser la diversité des végétations sur chaque site, notamment sur ceux de faible surface, mais d'envisager cette diversité à l'échelle du paysage et de la région « éco-géographique » (CUBIZOLLE et SACCA 2004). La recherche d'une fonctionnalité maximale peut alors prendre le pas sur celle d'une diversité maximale de milieux.

Comme pour les autres types de forêts (VALLAURI *et al.* 2002 et 2006, VALLAURI 2007, PAILLET *et al.* 2010), c'est la garantie d'une libre évolution

pérenne qui est la plus indiquée pour conserver et améliorer l'état de conservation des tourbières boisées, notamment par l'accumulation de vieux bois et de bois mort, mais aussi par l'irrégularisation progressive de la structure du fait de la mortalité chez les arbres. Ceci est d'autant plus aisé à mettre en œuvre que les peuplements ne présentent qu'un enjeu économique négligeable en termes de valorisation sylvicole. Actuellement, l'état de conservation de l'habitat « Tourbières boisées » est loin d'être optimal sur le territoire puisque la plupart des peuplements sont peu matures et fragmentaires. Le pâturage est fréquemment pratiqué afin de maintenir un pré-bois, avec des peuplements ouverts. Or, il nuit au renouvellement du peuplement, entraîne souvent des dégâts sur la strate muscinale (déstructuration des buttes...) et peut entraîner la formation d'un horizon imperméable en surface par le tassement. Il est donc préférable de pratiquer une gestion dissociée, excluant le pâturage des zones boisées. Comme vu précédemment, la forte mortalité des arbres sur certaines tourbières (tremblants, haut-marais...) permet le maintien d'espèce héliophiles au sein des peuplements, et de milieux ouverts en mosaïque, sans qu'un pâturage soit nécessaire. L'amélioration des connaissances sur les tourbières ouvre le champ des possibles en termes de gestion de ces milieux remarquables : le contrôle de la végétation (coupes, pâturage...) n'apparaît plus comme le seul moyen de maintenir un milieu riche et fonctionnel, y compris sur les sites perturbés.

Bibliographie

- AABY B. 1976. - Cyclic climatic variations in climate over the past 5,500 yr. Reflected in raised bogs. *Nature* 263 : 281-284.
- ANDRÉ G. et ANDRÉ M. 2008. - Le Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond ex DC. var. *rotunda* [Link] Antoine) des tourbières : preuves historiques de son indigénat dans le massif jurassien et dynamique des peuplements suite aux actions anthropogènes. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne* 6 : 57-101.
- ANTONETTI Ph., BRUGEL É., KESSLER F., BARBER J.P. et TORT M. 2006. - *Atlas de la flore d'Auvergne*. Conservatoire botanique national du Massif central, 984 p.
- ARGANT J. et CUBIZOLLE H. 2005. - L'évolution holocène de la végétation des monts de la Madeleine, du Forez, du Livradois et du Pilat (Massif central oriental, France): l'apport d'une nouvelle série d'analyses palynologiques. *Quaternaire* 16 (2) : 119-142.
- ARNAUD J.A.M. 1825. - *Flore du département de la Haute-Loire*. Le Puy : Société d'agriculture, sciences, arts et commerce du Puy 1825, 108 p.
- BARBER K.E. 1981. - *Peat stratigraphy and climatic change*. A.A. Balkema, Rotterdam. 219 p.
- BARDAT J., BIRET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GÉHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-Cl., ROYER J.-M., ROUX G. et TOUFFET J. 2004. - *Prodrome des végétations de France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 171 p. (Patrimoine Naturel, 91).
- BARTOLI M. 2007. - *Taxonomie des pins de la tourbière du Pinet*. Communication au 4^{ème} séminaire des tourbières pyrénéennes, 20 - 21 juin 2007.
- BEAULIEU J.-L. de, PONS A. et REILLE M. 1984. - Recherches pollenanalytiques sur l'histoire de la végétation des monts du Velay, Massif central, France. *Dissertationes Botanicae* 72 : 45-70.
- BEAULIEU J.-L. de, REILLE M. et PONS A. 1988. - Histoire de la végétation, du climat et de l'action de l'homme dans le Massif central français depuis 15000 ans. *Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech.* XXV : 27-32.
- BEHRE K.E., HÖLZER A. et LEMDAHL G. 2005. - Botanical macro-remains and insects from the Eemian and Weichselian site of Oerel (northwest Germany) and their evidence for the history of climate. *Veget Hist Archaeobot* 14 : 31-53.
- BILLY Fr. 1997. - Les forêts et leurs lisières en Basse-Auvergne. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest, N.S. N°spécial* 15, 329 p.
- BIRKS H.H. 1975. - Studies in the vegetational history of Scotland. IV. Pine stumps in Scottish blanket peats. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London* 270 : 181-226.
- BOEUF R., 2011.- Le référentiel des types forestiers d'Alsace : apports phytosociologiques.- *Rev. For. Fr.*, vol. LXII (3-4) (2010) : 331-364.
- BOEUF R. 2014. - *Les végétations forestières d'Alsace : Référentiel des types forestiers du type générique au type élémentaire. Relations entre les stations forestières, les communautés forestières, les habitats et les espèces patrimoniales*, Vol. I (textes) ; Vol. II (tableaux phytosociologiques). Office National des Forêts (Direction Territoriale Alsace et Direction de l'Environnement et du Développement Durable / Ministère de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Pêche, Service Régional de la Forêt et du Bois Alsace. Imprimerie Scheuer, 371 p. + annexes.
- BOUDIER p., BARDAT J. et PERERA S. 1999. - *Cryptothallus mirabilis* v. Maimborg (*Aneuraceae, Hepaticopsida*) dans le Perche d'Eure-et-Loir (France). *Cryptogamie, Bryologie* 20 (3) : 189-196.
- BOREAU A. 1857. - *Flore du Centre de la France et du bassin de la Loire, ou description des plantes qui croissent spontanément ou qui sont cultivées en grand dans les départements arrosés par la Loire et ses affluents*. Paris : Libr. Encycl. de Roret 1857, 2 vol., 772 p. [<http://bibdigital.rjb.csic.es/spa/Volumenes.php?Libro=2658>].
- BRAUN-BLANQUET J. 1923. - *L'Origine et le développement des flores dans le Massif central de France, avec aperçu sur les migrations des flores dans l'Europe sud-occidentale*. Imprimerie A. Rey, Lyon ; Léon Lhomme, Paris ; Beer et Cie, éditeurs, Schlüsselgasse, Zürich, 282 p.
- CHABROL L. et REIMRINGER K. 2011. - *Catalogue des végétations du Parc naturel régional de Millevaches en Limousin*. Conservatoire botanique national du Massif central \ Parc naturel régional de Millevaches en limousin, 240 p.
- CHASSAGNE H. 1956. - *Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins*. Paul Lechevalier Ed., Paris, I, 458 p.
- CHASSAGNE H. 1957. - *Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins*. Paul Lechevalier Ed., Paris, II, 542 p.
- CHOLET J. et MAGNON G. 2010. - *Tourbières des montagnes françaises - Nouveaux éléments de connaissance, de réflexion et de gestion*. Pôle-relais Tourbières, Fédération des Conservatoires d'Espaces Naturels, 188 p.
- CUBIZOLLE H. 2005. - *Paléoenvironnements et tourbières. L'apport de l'étude des tourbières à la connaissance de l'évolution holocène des milieux montagnards du Massif central oriental granitique*. Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Limoges. 750 p.

- CUBIZOLLE H. 2007. - *Origines, fonctionnement et conservation des tourbières*. Actes du colloque de Goutelas, Publications de l'Université Jean Monnet, St-Etienne, 5-7 octobre 2005, 365-381.
- CUBIZOLLE H., GEORGES V., LATOUR C., ARGANT J. et SERIEYSSOL K. 2004 - La turfigénèse à la fin du Subboréal et au Subatlantique dans les tourbières basses du Massif central oriental granitique (France) : une manifestation de l'action humaine ? *Quaternaire* 15 (4) : 343-359.
- CUBIZOLLE H. et SACCA C. 2004. - Quel mode de gestion conservatoire pour les tourbières ? L'approche interventionniste en question. *Géocarrefour* Vol. 79/4, [en ligne]. URL : <http://geocarrefour.revues.org/index4162.html>.
- CUBIZOLLE H., THEBAUD G., SEYTRE L., PORTERET J. et TOURMAN A. 2010. - Les causes du développement de l'arbre sur les tourbières du Massif central oriental (France) au cours du XXème siècle. *Annales scientifiques de la réserve de Biosphère transfrontalière Vosges du Nord* 15 : 140-170.
- DAGET Ph. 1979. - Études sur la végétation du Massif central : place du Pin sylvestre dans le climat du Hêtre en Margeride. *Bulletin d'Écologie* 10(4) : 315-325.
- DELPECH R. 1980. - Les prairies tourbeuses du Haut-Vivarais (Ardèche, France). In La végétation des sols tourbeux, Lille 1978. *Colloques Phytosociologiques, N.S. VII* : 265-275.
- DUCHAMP L. 2008. - *Le Pin sylvestre en contexte tourbeux : un allié du gestionnaire en ces périodes climatiques incertaines ? Écologie et protection des tourbières*. Colloque franco-allemand de Bitche (Moselle), 19-21 juin 2008. URL : <http://www.pole-tourbieres.org/Bitche.htm>
- DUPIEUX N. 1998. - *La gestion conservatoire des tourbières de France : premiers éléments scientifiques et techniques*. Programme Life-Nature « Tourbières de France », Espaces naturels de France. 244 p.
- EDELMANN H.-J. 1985. - *Late glacial and Holocene vegetation development of la Goutte Loiselot (Vosges, France)*. Thèse, Université d'Utrecht, 196 p.
- FERREZ Y., BAILLY G., BEAUFILS Th., COLLAUD R., CAILLET M., FERNEZ T., GILLET F., GUYONNEAU J., HENNEQUIN Ch., ROYER J.-M., SCHIMITT A., VERGON-TRIVAUDEY M.-J., VADAM J.-Cl. et VUILLEMENOT M. 2011. - Synopsis commenté des groupements végétaux de Franche-Comté. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne n°spécial 1*, 281 p.
- FOUCAULT B. de 1986. - Contribution à une étude systématique des prairies de l'Aubrac (Massif central français). *Documents Phytosociologiques, Nouvelle série X(l)* : 255-305.
- GAUDILLAT V., HAURY J., BARBIER B. et PESCHAUDOUR F. 2002. - *Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire : Habitats humides*. La Documentation française, Paris, tome 3 : 449 p.
- GÉGOUT J.-Cl., RAMEAU J.-Cl., RENAUX B., JABIOL B., BAR M. et MARAGE D. 2008. - *Les habitats forestiers de la France tempérée : typologie et caractérisation phytoécologique*. AgroParis Tech-ENGREF, Nancy / Office national des forêts, Agence de l'environnement et la maîtrise de l'énergie, 720 p.
- GHESTEM A. et VILKS A. 1980. - Contribution à l'étude phytosociologique des tourbières acides du Limousin. In : La végétation des sols tourbeux, Lille 1978. *Colloques Phytosociologiques, N.S., VII* : 165-182.
- GOUBET p. 2007. - *Végétations et fonctionnement des tourbières de montagne Bourbonnaise*. Thèse Université de Clermont-Ferrand. 116 p. + annexes.
- GOUBET p. 2010a. - *Compte-rendu d'expertise commandée par le Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne. Diagnostic fonctionnel du complexe tourbeux de la Godivelle (Puy-de-Dôme) : campagne 2009*. Cabinet Pierre Goubet, Jenzat. Volume 1 (Texte) 24 p. Volume 2 (Figures) 21 p.
- GOUBET p. 2010b. - *Compte rendu d'expertise commandée par le Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne. Étude de l'état fonctionnel de 11 tourbières du territoire du Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne (Puy-de-Dôme et Cantal)*. Cabinet Pierre Goubet, Jenzat. Volume 1 (texte), 46 p. Volume 2 (Figures), 42 p. Volume 3 (Fiches), 30 p.
- GOUBET p. 2010c. - *Compte rendu d'expertise commandée par le Conservatoire des Espaces Naturels Rhône-Alpes. Diagnostic fonctionnel du complexe de la Béroude (Les Neyrolles, Ain, France)*. Cabinet Pierre Goubet, Jenzat. Volume 1 (texte), 17 p. Volume 2 (Figure), 24 p.
- GOUBET p. et RAGUÉ J.-C. 2008. - *L'impact des arbres sur les communautés turfigènes serait-il toujours négatif ? Quelques observations dans les Vosges et le Massif central in Écologie et protection des tourbières*. Colloque franco-allemand de Bitche (Moselle), 19-21 juin 2008. URL : <http://www.pole-tourbieres.org/Bitche.htm>.
- GOUBET p., THEBAUT G. et PETEL G. 2004. - Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières. *Géocarrefour* Vol. 79/4, [en ligne]. URL : <http://geocarrefour.revues.org/index827.html>.

- GRÉGOIRE F., PARMENTIER H. et PASCAULT B. 2010. - La tourbière, le plateau et l'arbre : exemple du réseau de tourbières de Montselgues (Ardèche). *Annales scientifiques de la réserve de Biosphère transfrontalière Vosges du Nord* 15 : 179-191. URL : <http://www.pole-tourbieres.org/Bitche.htm>
- GUSTAVE (Frère) et HERIBAUD-JOSEPH (Frère) 1888. - *Flore d'Auvergne contenant la description des familles, genres, espèces et variétés de toutes les plantes vasculaires qui croissent spontanément dans les départements du Puy-de-Dôme et du Cantal, l'indication de leurs propriétés usuelles, des clefs analytiques conduisant rapidement aux noms spécifiques et un vocabulaire des termes techniques employés dans cet ouvrage*. Michel Bellet et fils Ed., Clermont-Ferrand, 576 p.
- HÖLZER A. et HÖLZER A. 1994. - Studies on the Vegetation history of the Lautermoor in the Upper Rhine Valley (SW-Germany) by means of pollen, macrofossils, and geochemistry. In *Festschrift Gerhard Lang*. A.F. Lotter et B. Ammann (eds.). *Dissertationes Botanicae* 234 : 309-336.
- HÖLZER A. et HÖLZER A. 1998. - Silicon and titanium in peat profiles as indicators of human impact. - *The Holocene* 8: 685-696
- HÖLZER A. et HÖLZER A. 2003. - Untersuchungen zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte im Großen- und kleinen Muhr an der Hornisgrinde (Nordschwarzwald). - *Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung* 42 : 31-44.
- HUGONNOT. et GRAVELAT. 2002. - Intérêt bryologique des tourbières du domaine du Sauvage. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 66 : 33-38.
- HUGONNOT V., STALLEGGER p. et HAUGUEL J.-C. 2012. - Découverte de *Cryptothallus mirabilis* Malmb. dans la tourbière des Petites Riaux (Orne, Basse-Normandie). Plaidoyer pour une non-intervention dans les boisements sur tourbe. *Nouvelles naturalistes, revue de l'Association Faune et Flore de l'Orne* : 36-43.
- INGRAM H.A.P. 1982. - Size and shape in raised mire ecosystems : a geographical model. *Nature* 297 : 300-303.
- JULVE p. 1983. - *Les groupements de prairie humide et de bas-marais : étude régionale et essai de synthèse à l'échelle de l'Europe occidentale*. Thèse de troisième cycle Université Paris sud, 224 p.
- KATZ N.S. 1926. - *Sphagnum* bogs of central Russia: phytosociology, ecology, and succession. *Journal of Ecology* 14 : 177-202.
- KLINGER L.F. 1990 - Bryophytes and forest decline. *Memoirs of the Torrey Botanical Club* 24 : 1-50.
- KLINGER L.F., ELIAS S.A., BEHAN-PELLETIER V.M. et WILLIAMS N.E. 1990. - The bog climax hypothesis : Fossils arthropod and stratigraphic evidence in peat sections from south-east Alaska, USA. *Echography* 13(1) : 72-80.
- LAASIMER L. et MASING V. 1995. - *Taimestik ja taimkate [Flora and plant cover]*. In *Estonia. Nature* (Raukas, A., ed.), : 364.396. Valgus, Tallinn [in Estonian, with English summary].
- LAMOTTE M. 1840. - Catalogue des plantes phanérogames qui croissent spontanément en France, avec indication spéciale de celles qui se trouvent en Auvergne. *Annales Sciences, littéraire, Industriel d'Auvergne* 13 : 16-92.
- LARIEUX L. et GONIN p. 2011. - *La biodiversité en Forêt et son évaluation avec l'indice de biodiversité potentielle*. Diaporama de présentation. <http://www.foretriveefrancaise.com/ibp/>.
- LEMÉE G. 1941. - Recherches sur l'évolution forestière postglaciaire en Auvergne. II, Analyse pollinique d'une tourbière des Bois Noirs. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 1-2 : 41-49.
- LEMÉE G. 1955. - L'évolution de la forêt française au cours de Quaternaire d'après les analyses polliniques. *Revue Forestière Française* 7(6) : 442-460.
- LEMÉE G. 1995. - Les sapinières disparues et actuelles sur tourbe du Massif central Français. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 59 : 21-36.
- LUQUET A. 1926a. - Études sur la géographie botanique de l'Auvergne : esquisse phytogéographique du Massif des monts Dore. *Rev. Géogr. Alpine* 14(2) : 63 p.
- LUQUET A. 1926b. - *Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du Massif des monts Dore*. Brulliard, St-Dizier, 266 p.
- MÄKILÄ M. et SAARNISTO M. 2008. - *Carbon accumulation in boreal peatlands during the Holocene - impacts of climate variations*. In STRACK M. 2008. *Peatlands and climate change*. International Peat society, Finland, 24-43.
- MANNEVILLE O., VERGNE V. et VILLEPOUX O. 2006. - *Le monde des tourbières et des marais - France, Suisse, Belgique, Luxembourg*. Ed. Delachaux et Niestlé, 302 p.
- MÉRIAUX J.L., SCHUMACKER R., TOMBAL p. et DE ZUTTERE Ph. 1980. - Contribution à l'étude des boulaies à sphaignes dans le Nord de la France, l'Île-de-France et les Ardennes. In *La végétation des sols tourbeux*, Lille 1978. *Colloques Phytosociologiques* VII : 477-494.
- MIGOUT A. 1890. - *Flore du département de l'Allier et des cantons voisins*. Fudez Frères Impr., Moulins, 543 p.
- MOORE p.D. et BELLAMY D.J. 1974. - *Peatlands*. Elek Science, Londres. 221 p.
- MOREAU p.-A. 2002. - *Analyse écologique et patrimoniale des champignons supérieurs dans les tourbières des Alpes du Nord*. Mémoire de thèse, Université de Savoie, 240 p.

- MUNRO D.-S. 1984. - Summer soil moisture content and the water table in a forested wetland peat. *Canadian Journal of Forest Resources* 14 : 331-335.
- OHLSON M., ØKLAND R.-H., NORDBAKKEN J.-F. et DAHLBERG B. 2001. - Fatal interactions between Scots pine and Sphagnum mosses in bogs eco-systems. *Oikos* 94 : 425-432.
- OSVALD H. 1923. - Die vegetation des Hochmoores Komosse. *Swedish Botanical Society* 1 : 1-146.
- PAAL J., 2005 – Estonian mires. *Stapfia* 85, zugleich *Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie* 35, 117-146
- PAILLET Y., BERGÈS L. et al. 2010. - Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24(1) : 101-112.
- PÉRÉRA S. 1997. - *Contribution à l'étude des Forêts humides oligotrophes à sphaignes dans le Perche et l'Eure-et-Loir et dans les limites du future Parc naturel régional*. Association d'étude pour un Parc naturel régional Perche, 97 p.
- PONS A., REILLE M. et BEAULIEU J.-L. de. 1989a. - La végétation du Massif central depuis la fin du dernier glaciaire. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 55 : 87-95.
- PONS A., REILLE M. et BEAULIEU J.-L. de. 1989b. - Histoire de la flore et de la végétation du Massif central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. *Cahiers de Micropaléontologie* 3(4) : 5-36.
- PORTERET J. 2008. - *Fonctionnement hydrologique des têtes de bassin versant tourbeuses du Nord-Est du Massif central*. Thèse de doctorat, Sciences Humaines et Sociales, Université Jean Monnet. Saint-Étienne. 414 p.
- POUVARET S. 2007. - *Diagnostic phytosociologique et cartographie de tourbières méconnues du sud des Monts du Forez en vue de leur gestion et de leur protection*. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II, 21 p.
- RAGUÉ J.-C. et GOUBET p. 2008. - *L'impact des arbres sur les communautés turfigènes serait-il toujours négatif ? Quelques observations dans les Vosges et le Massif central in Écologie et protection des tourbières*. Colloque franco-allemand de Bitche (Moselle), 19-21 juin 2008.
- RAMEAU J.-C. 1996. - *Réflexions syntaxonomiques et synsystématiques au sein des complexes sylvatiques français*. Colloque Int. de Phytosociologie, Orsay, 25 p.
- RAMEAU J.-Cl., MANSION D. et DUME G. 1993. - *Flore forestière française, guide écologique illustré*. Tome 2 : montagnes. Institut pour le développement forestier, vol. 2 : 2421 p.
- RAMEAU J.-C., GAUBERVILLE C. et DRAPIER N. 2000. - *Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*. France domaine continental ; ENGREF, ONF, IDF, 119 p.
- RAMEAU J.-C., CHEVALLIER H., BARTOLI M., GOURC J. et BENSETITTI F. 2001. - *Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 1 - Habitats forestiers*. Éd. La Documentation française, Paris, vol. 1 : 339 p., vol. 2 : 423 p.
- REILLE M. et PONS A. 1982. - L'histoire récente de *Pinus sylvestris* L. en Margeride (Massif central, France) et la signification de cette essence dans la végétation actuelle. *Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences* 294 : 471-474.
- REILLE M. 1991a. - L'origine du Pin à crochets dans le Massif central français. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 56 : 71-78.
- REILLE M. 1991b. - L'origine de la station de pin à crochets de la tourbière de Pinet (Aude) et de quelques stations isolées de cet arbre dans les Vosges et le Jura. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 55 : 65-85.
- RENAUX B. 2012. - *Caractérisation des tourbières boisées (91D0*) en Auvergne*. Conservatoire botanique national du Massif central \ Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Auvergne, 89 p.
- RICHARD J.-L. 1961. - Les forêts acidiphiles du Jura. *Matériaux pour le levé géobot. de la Suisse* 38 : 164 p.
- ROBBE G. 1993. - *Les groupements végétaux du Morvan*. Société d'Histoire Naturelle et des Amis du muséum d'Autun, Autun, 159 p.
- ROYER J.M., FELZINES J.-C., MISSET Cl. et THEVENIN S. 2006. - Synopsis commenté des groupements végétaux de Bourgogne et de Champagne-Ardenne. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest, N.S. N°spécial* 25, 393 p.
- RYDIN H. et JEGLUM J.-K. 2006. - *The biology of peatlands*. Oxford University Press, Oxford, 392 p., 106 illus.
- SCHMITT A. 1980. - Observations phytosociologiques sur les forêts sur tourbe dans le Jura. *In Sols Tourbeux, Lille, 1978, Colloques Phytosociologiques VII* : 345-357.
- SCHNITZLER-LENOBLE A. 2002. - *Écologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Éditions Tec et Doc, Londres, Paris, New York, 271 p.
- SEYTRE L. et HUGONNOT V. 2010. - *Expérimentation-test relative à l'exportation des pins dans le site Natura 2000 «Marais de Limagne» (Haute-Loire)*. Conservatoire botanique national du Massif central \ Département de la Haute-Loire, 21 p.
- SOUCHON C. 1965. - Étude de la localisation stationnelle de *Betula nana* L. en Margeride. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 31 : 59-71.
- THÉBAUD G. & BERNARD C.-É. à paraître. Contribution au prodrome des végétations de France : les Picetea abietis Klika 1948, *J. Bot. Soc. Bot. France*.

- THÉBAUD G. & BERNARD C.-É. à paraître. Contribution au prodrome des végétations de France : les *Betulo-Pinetea sylvestris* Preising et Knapp in Knapp ex Scamoni & H. Passarge 1959, *J. Bot. Soc. Bot. France*.
- THÉBAUD G., CUBIZOLLE H. et PETEL G. 2003. - Étude préliminaire des haut-marais ombrotrophes du Forez septentrional et des Bois Noirs (Massif central, France): végétation, évolution et dynamique actuelle. *Acta Botanica Gallica* 150(1) : 35-57.
- THÉBAUD G., GOUBET p., SKRZYPCZAK R. et SOURP E. 2009. - Communautés végétales des tourbières ombrotrophes du Massif central oriental (France). *Acta Botanica Gallica* 156(3) : 341-377.
- THÉBAUD G. et LEMÉE G. 1995. - Groupements forestiers murs à *Abies alba* dans les Monts du Forez. *Acta Botanica Gallica* 142(3) : 253-266.
- THÉBAUD G. & SKRZYPCZAK R. soumis. Caractérisation et dynamique des communautés forestières turficoles dans le Massif central oriental. *J. bot. Soc. Bot. France*.
- THÉBAUD G. 2008. - Associations végétales récemment décrites dans le Massif central oriental français : typification et validation nomenclaturale. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne* 70 : 75-95.
- THÉBAUD G. 2007. - *Étude de la variabilité des Bouleaux en Auvergne : analyse des caractères morphologiques*. Herbiers universitaires de Clermont-Ferrand, 12 p.
- THÉBAUD G., ROUX C., BERNARD C.-E. & DELCOIGNE A. 2014 - *Guide d'identification des végétations du nord du Massif central : Associations végétales et habitats naturels*. Presses universitaires Blaise Pascal, 294 p.
- THÉBAUD G., SKRZYPCZAK R., ARDOIN É., FAFOURNOUX L. et COMBES C. 2009. - *Diagnostic phytocéologique préalable au document d'objectifs et au suivi du complexe tourbeux de Virennnes (FR8302002)*. Herbiers Universitaires de Clermont-Ferrand ; Pôle de Recherche et d'Enseignement supérieur Clermont-Université / Parc naturel régional du Livradois-Forez, 19 p.
- THÉBAUD G., SKRZYPCZAK R., ROUX C. et DELCOIGNE A. 2012. - *Une analyse intégrée des végétations des tourbières acides du Massif central*. Actes des Rencontres végétales du Massif central / 28-30 avril 2010. Conservatoire botanique national du Massif central : 23 - 32.
- THÉBAUD G. 2011. - Contribution au prodrome des végétations de France : les *Oxycocco palustris* – *Sphagnetetea magellanici* Braun-Blanq. et Tüxen ex V. Westh., Dijk, Passchier et Sissingh 1946 (tourbières acides eurosibériennes). *Journal de Botanique de la Société botanique de France* 56 : 69-97.
- THÉBAUD G., SKRZYPCZAK R. et THOMAS M. 2012. - *Suivi d'habitats d'intérêt européen de l'écocomplexe tourbeux de Virennnes. (Le Monestier, 63). Site Natura 2000 (FR8302002). Étude comparative 2009-2012*. Clermont-Université / Institut de botanique-Herbiers universitaires de Clermont-Ferrand, 21 p.
- VALLAURI D. 2007. - *Biodiversité, naturalité, humanité. Application à l'évaluation des forêts et de la qualité de la gestion*. Rapport WWF, Marseille, 86 pages.
- VALLAURI D., ANDRÉ J. et BLONDEL J. 2002. - *Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées*. Rapport scientifique. WWF, 34 p.
- VALLAURI D. et al. 2006. - *Bois mort et à cavités. Une clé pour des forêts vivantes*. Lavoisier, Tec et Doc, 405 p.
- VANDEN BERGHEN C. 1951. - Note sur la végétation de quelques tourbières de la Margeride méridionale. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 83 : 365-372.
- VILLARET J.Ch. 1987. - *Inventaire des tourbières d'Auvergne*. CARENE. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, 127 p.
- VON POST L. et SERNANDER R. 1910. - *Pflanzenphysiognomische Studien auf einigen Torfmooren in Närke*. Livret-guide Exc. Suède, 11è Congrès de Géologie, 14: 1-48.
- WAGNER C. 1994. - Zur Ökologie der Moorbirke *Betula pubescens* EHRH. In : Hochmooren Schleswig-Holsteins unter besonderer Berücksichtigung von Regenerationsprozessen in Torfstichen. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg*, Heft 47, 182 p.
- WEBER H.E., THEURILLAT J.-P. et MORAVEC J. 2000. - International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition. *Journal of vegetation science* 2000 : 739-768.