



Contribution à l'étude de l'écologie de Bryophytes dans les champs cultivés du Chablais vaudois

par

Christian PARISOD¹ et Anne STREIFF¹

Abstract.-PARISOD Ch. and STREIFF A., 2002. Contribution to the study of Bryophyte ecology in arable fields of the Chablais vaudois (Switzerland). *Bull. Soc. vaud. Se. nat.* 88.1:1-17.

While Switzerland presents a great Bryodiversity, some important aspects of Bryophyte ecology are almost unknown. Bryophyte flora of arable fields has been particularly neglected and studies are of great interest since numerous species can inhabit this type of open environment. Moreover, because of the reduced competition and the notable predictability of life conditions, some endangered Bryophytes species could maintain viable populations in this type of artificial and extensively simplified landscapes, particularly on temporarily flooded soils.

16 Bryophytes species have been sampled in 5 stability-contrasted stations of the Chablais vaudois. The stations were visited twice (spring and summer) and the dynamic of these communities has been extrapolated from these data.

Attempts to (i) link the species sampled in the Chablais vaudois with described phytosociological associations and (ii) explain their distribution by simple ecological factors such as plowing frequency and soil water content are discussed. Since these factors are strongly implicated in ecosystem stability and predictability, they select species with adapted life strategies and are thought to be relevant to explain a great part of the observed diversity and dynamic of arable field Bryophyte communities.

Keywords: Bryophyte ecology, Chablais vaudois, biodiversity, endangered species, arable fields, plowing, mud soils, *Bryum erythrocarpum* complex.

Résumé.-PARISOD Ch. et STREIFF A., 2002. Contribution à l'étude de l'écologie des Bryophytes dans les champs cultivés du Chablais vaudois. *Bull. Soc. vaud. Se. nat.* 88.1: 1-17.

Alors que la Suisse présente une importante diversité bryologique, certains aspects de l'écologie des Bryophytes sont peu connus. Les champs cultivés semblent pouvoir abriter de nombreuses espèces, mais la flore bryologique de ces milieux est mal caractérisée. Il apparaît que ces biotopes fortement anthropisés peuvent, en raison de leur ouverture, permettre à certaines espèces rares ou menacées de se développer. Les parcelles de champs périodiquement inondées semblent particulièrement intéressantes à cet égard.

¹ Institut d'Ecologie-Botanique systématique et Géobotanique, Bâtiment de Biologie Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne. E-mail: Christian.Parisod@ie-bsg.unil.ch

CODEN: BSVAA6

© Société vaudoise des Sciences naturelles
Droits de reproduction réservés

En effet, les substrats vaseux, qui constituent le milieu de croissance de nombreux taxa, ne sont plus très fréquents dans les conditions naturelles.

16 espèces de Bryophytes ont été recensées dans 5 stations du Chablais vaudois présentant des conditions écologiques contrastées. Ces sites ont été échantillonnés à 2 reprises (printemps et été) et la dynamique des peuplements bryologiques a été extrapolée à partir de ces données.

L'assignation des espèces récoltées lors de cette étude à des associations phytosociologiques déjà décrites est discutée. Le labourage et l'humidité du sol semblent exercer une forte sélection sur les espèces capables de vivre dans un lieu donné. Ces facteurs seraient donc pertinents pour expliquer la distribution de la diversité spécifique ainsi que la dynamique des peuplements bryologiques des champs cultivés.

Mots clés: écologie des Bryophytes, Chablais vaudois, biodiversité, espèces menacées, champs cultivés, labour, substrat vaseux, complexe *Bryum erythrocarpum*.

INTRODUCTION

De par leur petite taille, les Bryophytes passent souvent inaperçus et les connaissances en Bryologie sont à bien des égards moins avancées que celles relatives aux Phanérogames (SHAW et GOFFINET 2000, SCHUSTER 1983), notamment en ce qui concerne certains aspects de leur écologie (TAN et Pocs 2000). La Suisse présente une flore bryologique particulièrement riche (bryodiversité élevée). Sur les 1500 espèces qui croissent en Europe, plus de 1000 ont été trouvées à l'intérieur des frontières suisses (AMANN et MEYLAN 1918). Cependant, la liste rouge des Bryophytes menacés ou rares en Suisse (URMI 1987, 1991) met en évidence la situation préoccupante des végétaux inférieurs. Le manque de connaissances relatives aux Bryophytes, ainsi que diverses menaces d'origine anthropogène, hypothèquent l'existence de nombreuses espèces.

La flore bryologique des espaces soumis à l'agriculture semble mal connue, particulièrement en Suisse. Ces milieux, spécialement les champs cultivés, présentent de nombreuses niches écologiques potentiellement profitables aux mousses capables de se reproduire rapidement de manière efficace. Il est nécessaire d'étudier la flore bryologique de ce type de milieux afin d'esquisser une image claire de ces communautés, permettant une meilleure connaissance des facteurs influençant ces peuplements.

Stratégies écologiques des Bryophytes

Les Bryophytes présentent de nombreuses caractéristiques propres et des stratégies écologiques variées leur permettant de se maintenir comme éléments subordonnés dans les écosystèmes (PROCTOR 1984). DURING (1979) propose de classer les Bryophytes en 6 catégories différentes (espèces pérennes, permanentes à cycle long, permanentes à cycle court, annuelles, colonisatrices

et fugitives) reflétant les compromis entre les caractéristiques biologiques des espèces et les facteurs abiotiques qu'elles supportent. Selon ce modèle, les facteurs principaux qui délimitent la niche écologique d'une espèce sont le degré de perturbation du milieu, la capacité des espèces à résister aux stress et leur compétitivité. Ces facteurs s'expriment évidemment dans le temps et les espèces doivent être adaptées aux fluctuations de leur environnement. La prédictibilité et la période du cycle de fluctuation exercent donc une sélection sur les espèces capables de vivre dans un milieu donné.

Les milieux fréquemment perturbés présentent de ce fait des espèces à cycle de vie court, au sein desquelles deux tendances principales peuvent être dégagées sur la base de l'énergie investie dans la reproduction asexuée. Une population peut en effet s'établir et subsister dans un milieu instable et peu prédictible en favorisant la multiplication végétative, comme les espèces colonisatrices, ou en s'astreignant à la reproduction sexuée, comme les annuelles. Certaines de ces espèces sont parfois regroupées sous l'appellation de fugitives (DURING 1979), car elles peuvent se reproduire dans un milieu totalement non-prédictible grâce à une dispersion à longue distance et/ou une importante longévité des spores.

Les milieux agricoles et les Bryophytes

L'action mécanique de l'homme sur les terrains agricoles (labourage) maintient une certaine ouverture du milieu et réduit temporairement la concurrence, permettant à certains bryophytes de se maintenir, voire de coloniser de nombreux sites. Il est néanmoins difficile de définir précisément les paramètres écologiques pertinents pour les Bryophytes, tant les modes d'exploitation des agro-écosystèmes peuvent être variés. La fréquence de labour et l'emploi de composés phytosanitaires sont des facteurs de première importance, puisqu'ils influencent le développement et conditionnent le temps à disposition des mousses pour produire des structures pérennes. Ils sélectionnent donc une flore apte à croître rapidement ou capable de supporter ces perturbations.

Les milieux ouverts présentant des sols vaseux périodiquement asséchés forment un milieu de croissance idéal pour de nombreuses espèces de Bryophytes dont la plupart sont considérées comme menacées (URMI 1987, 1991) car les diverses corrections hydrologiques anthropogènes (correction des cours d'eau, drainage des milieux humides), ainsi que l'abandon de la pratique de «l'à sec» (étangs vidés périodiquement), ont abouti à la raréfaction de ce substrat optimal pour de nombreuses espèces. Il s'ensuit que diverses espèces, comme les deux espèces autochtones d'Anthocérotes, de nombreuses *Riccia*, certaines *Physcomitrium* et *Physcomitrella*, ne trouvent plus guère les conditions optimales de leur biotope primaire que dans des milieux humides, gardés ouverts par l'homme. Certaines portions de champs semblent pouvoir

remplir ces exigences et pourraient dès lors jouer le rôle de refuge (biotopes secondaires) pour certains taxa menacés.

Cette étude a été entreprise dans le but d'enrichir les connaissances sur l'écologie des Bryophytes. Plus précisément, elle cherche à établir une liste des espèces qui peuplent les terrains agricoles du Chablais vaudois et à estimer l'importance de certains facteurs sur ces peuplements. L'assignation des espèces récoltées dans la région de Noville à une association de Bryophytes déjà décrite, l'importance de la fréquence de labourage, ainsi que l'effet de l'humidité du sol sont discutés.

STATIONS ET METHODES

Situation générale

Ancienne plaine alluviale du Rhône, la région de Noville (figure 1) est aujourd'hui largement convertie à l'agriculture. La plupart des anciens marais qui punctuaient ce delta ont été drainés et asséchés pour fournir à l'homme des sites cultivables. Le Chablais vaudois se présente comme une plaine de basse altitude (374 à 379 m), bordée de montagnes relativement hautes (2000 m). Cette topographie dicte dans une large mesure les conditions climatiques qui régissent dans cette région. Ainsi, les terrains cultivables sont situés dans un couloir venté qui fait transition entre le climat continental valaisan et le climat lémanique, plus atlantique. Les nuits y sont plutôt fraîches, les averses orageuses fréquentes et les brouillards relativement rares. La moyenne annuelle des précipitations est de 1100 mm/an et la période de végétation est d'environ 250 jours. Enfin, la température annuelle moyenne est de 10°C et les champs ne sont que rarement couverts de neige plus de 10 jours par an (KIRCHHOFFER 1987).

La nappe phréatique de la plaine du Rhône présente un niveau relativement constant durant l'année. Elle se trouve toujours à faible profondeur et assure une alimentation hydrique correcte des terrains agricoles. De surcroît, lors des périodes de fortes précipitations, l'évacuation de l'eau est difficile et les champs sont rapidement saturés, voire inondés. Les précipitations du mois de mars 2001 ont été particulièrement importantes car il est tombé presque 3 fois plus d'eau qu'habituellement à cette période (MÉTÉOSUISSE 2001).

Sites d'étude

Une première campagne d'échantillonnage a été entreprise au printemps (du 26/04 au 03/05/2001) sur cinq sites différents. Les terrains agricoles étant soumis à des modifications drastiques en fonction des besoins et des

possibilités des agriculteurs, ces cinq stations ont été sélectionnées sur la base de la bryodiversité qu'elles présentaient et numérotées de 1 à 5 (figure 1).

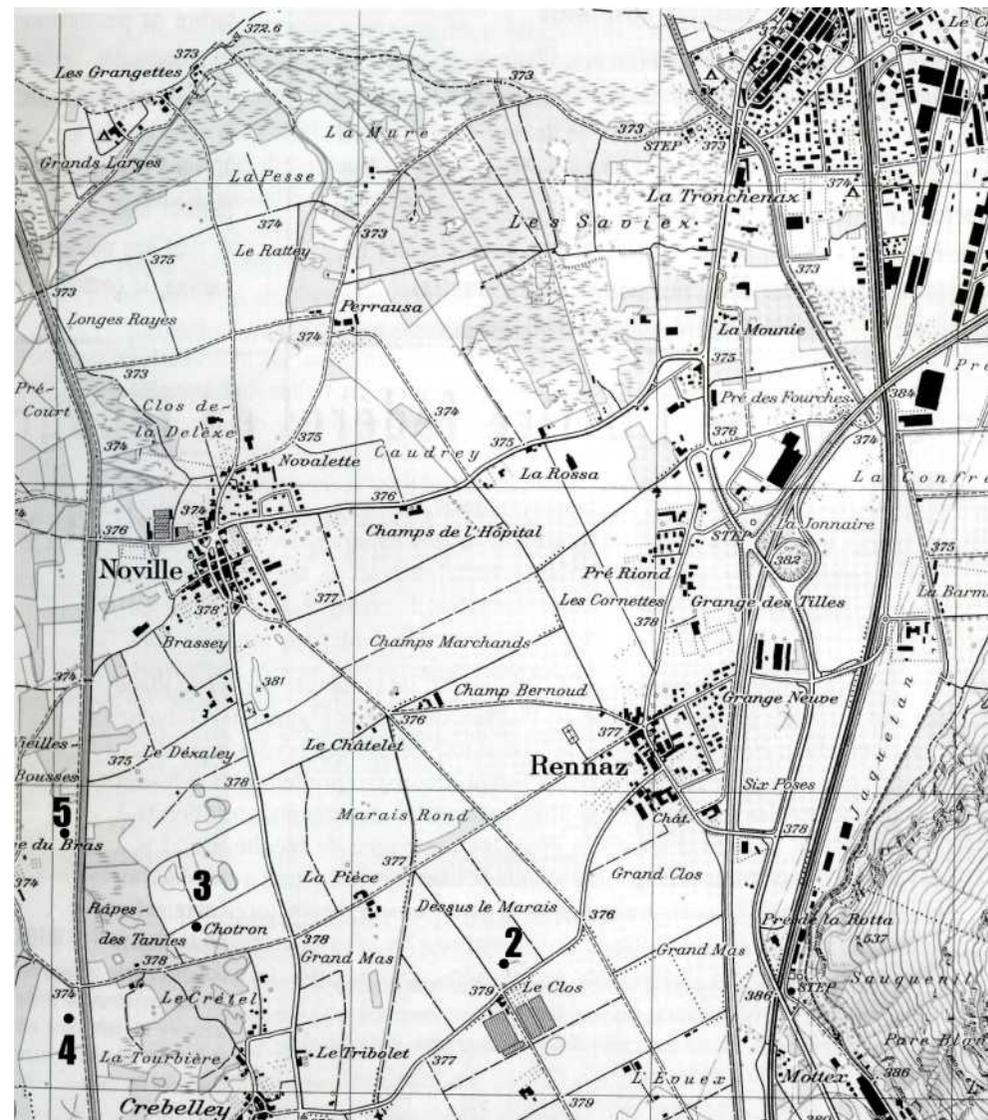


Figure 1.-Extrait de la carte nationale au 1:25'000 (feuille 1264 Montreux) de la région de Noville. Les stations 1 à 5 ont fait l'objet d'une description complète et d'un double échantillonnage (printemps et été, 2001). Reproduit avec l'autorisation de l'Office fédéral de topographie (BA013779).

D'autres stations ont été suivies succinctement, mais n'ont pas fait l'objet d'une investigation complète. Ces champs ont en effet été fréquemment labourés ou précocement recouverts de bâches pour abriter les cultures, si bien qu'aucun Bryophyte n'y croissait. Les 5 sites étudiés sont globalement situés le long d'un transect reliant le pied des falaises d'Arvel aux berges du Grand Canal. Enfin, deux parcelles d'étude ont été choisies le long des berges, car elles présentaient des situations écologiques contrastées. La parcelle 4 était labourée, alors que la parcelle 5 était laissée en jachère. Une seconde campagne de récolte a été entreprise en été (les 24/07 et 25/07/2001). Les stations 1 à 5 ont été étudiées et échantillonnées à nouveau (cf. échantillonnage).

Chaque station a fait l'objet d'une description. Les données géographiques (altitude, coordonnées) ont été relevées sur la carte nationale de la Suisse au 1:25'000 (feuille 1264 Montreux) dont une portion est présentée en figure 1. Dans la mesure du possible et selon les indices disponibles, les interventions humaines ont été notifiées (labours, drainage, mise en culture). La surface de prélèvement a aussi fait l'objet d'une description lors de chaque visite. Quelques caractéristiques pédologiques ont notamment été décrites (selon BAIZE et JABIOL 1995). La présence de carbonates a été recherchée par réaction au HC1 5% et le pH a été mesuré sur le terrain à l'aide de la solution colorée du Pehameter (Hellige).

Échantillonnage

Les prélèvements ont été effectués à l'intérieur d'un rectangle de 2x1 m placé sur une surface a priori homogène, en bordure du champ. L'aire ainsi couverte assure une bonne représentativité de l'ensemble de la flore bryologique de ce type de milieu. Les deux campagnes d'échantillonnage (printemps et été) sont indépendantes dans la mesure où elles concernent des quadrats différents à l'intérieur des stations. Lors de la première campagne de récolte, l'état peu développé des cultures permettait une grande liberté et le quadrat a été placé au hasard. Lors de la deuxième campagne de prélèvement, les cultures étant plus avancées, le quadrat a été placé sur les portions les plus ouvertes du champ (mauvaise croissance des plantes ou portions ouvertes par le passage des engins agricoles).

Indices d'abondance/dominance

Du fait de leur petite taille, de leurs ressemblances superficielles et de leur degré de sociabilité fort différent, l'abondance des différentes espèces de mousses est difficile à apprécier. Ainsi, sans se soucier d'une éventuelle compatibilité avec d'autres systèmes, cette étude utilise des indices d'abondance/dominance originaux. D'une part, le recouvrement total de la strate muscinale est estimé

(R = % du quadrat occupé par les bryophytes) et chaque espèce est rattachée à une classe de dominance. Il est en effet difficile d'estimer le recouvrement spécifique et les notions d'abondance relative (dominance) ont été privilégiées. Dans ce but, 4 classes ont été adoptées.

Les espèces qui dominent nettement ont été rattachées à la classe «3», ce qui indique que l'espèce en question représente > 25% de la strate muscinale totale (R).

La classe «2» regroupe les espèces bien représentées mais qui ne dominent pas de manière évidente, elles occupent > 10% de la strate muscinale (R).

La classe «1» regroupe les espèces présentes avec de nombreux « individus » mais qui occupent < 10% de la strate muscinale (R).

Enfin, la classe «r» a été créée pour les espèces présentes dans de très faibles proportions, c'est-à-dire avec seulement quelques individus isolés.

Détermination

Chaque échantillon récolté a été déterminé sur la base des clés proposées par SMITH (1978) pour les Mousses et par PATON (1998) pour les Hépatiques. Certaines espèces du genre *Bryum* ne peuvent être nommées avec certitude sans sporophyte parfaitement mature et ont été envoyées à R.B. Pierrot pour consultation. Sur la base de critères morphologiques, deux groupes ont été artificiellement séparés. Le premier groupe rassemble certainement des individus appartenant à *B. rubens* (R.B. Pierrot, comm. pers.) et sera noté *Bryum aff. rubens*. Le second groupe n'a pu être déterminé et sera noté *Bryum sp.* Par ailleurs, toutes les déterminations n'ont pu être certifiées, faute de spécialiste de la bryoflore des champs cultivés, mais une description complète des espèces récoltées est disponible dans PARISOD (2001).

RÉSULTATS

Les récoltes printanières et estivales effectuées dans la région de Noville ont permis de mettre en évidence seize taxa de Bryophytes, répartis dans les différentes stations comme indiqué dans le tableau 1. Il convient de souligner que cinq espèces appartiennent au genre *Bryum*. Outre *Bryum argenteum*, espèce ubiquiste dont l'absence est plus remarquable que la présence, le complexe d'espèces *Bryum erythrocarpum* (au sens de SMITH 1978) est particulièrement bien représenté, avec probablement quatre «espèces» sur neuf présentes dans les stations étudiées du Chablais vaudois. Par ailleurs, les différences morphologiques entre *Physcomitrium pyriforme* et *Funaria fascicularis* sont ténues et ces deux espèces n'ont pu être distinguées sur le terrain. Leur abondance relative est donc difficile à estimer et il s'ensuit qu'elles ont été traitées comme une seule entité, d'autant plus qu'elles apparaissent systématiquement ensemble dans les champs étudiés.

Les stations 1 à 5 ont fait l'objet d'une description complète (PARISOD 2001) et d'un double échantillonnage (a, avril et b, juillet). Les principales observations sont reportées ci-dessous et dans le tableau 2 (p. 11). Les relevés sont présentés dans le tableau 1 (p. 10).

Station 1 - «La Confrérie»

Il s'agit d'un champ de maïs situé au pied des monts d'Arvel, face aux carrières. Lors des deux campagnes d'échantillonnage, sept espèces ont été récoltées (tableau 1). Lors de la première récolte, le champ était gorgé d'eau et partiellement inondé. La couverture de la strate muscinale a été estimée à 25% de la surface du quadrat. Lors de la deuxième récolte, le champ avait été labouré puis mis en culture et les plants mesuraient quelque 70 à 90 cm. Bien qu'encore humide en profondeur, la partie superficielle du sol était assez sèche. Le recouvrement de la strate muscinale a été estimé à 20%. Si le labourage semble n'avoir guère affecté la couverture muscinale (R), il apparaît que la composition spécifique a varié au cours de la période d'étude car plusieurs espèces ont disparu avant l'été.

Bryum subapiculatum y dominait tout au long de la période d'étude et *Funaria hygrometrica*, une fugitive, y a été trouvée fréquemment. Enfin, *Eurhynchium pulchellum*, la seule mousse pleurocarpe récoltée, était faiblement représentée au printemps dans ce champ.

Station 2 - «Le Clos»

Il s'agit d'un champ situé entre Rennaz et Crebelley. Lors de la première visite, le champ se présentait comme un ancien champ de maïs non labouré. La couverture de la strate muscinale a été estimée à 20% de la surface du quadrat et six espèces étaient présentes (tableau 1). *Barbula convoluta* y dominait en compagnie de *Bryum aff. rubens*. Il convient de relever la présence de *Phascum cuspidatum* et de *Bryum ruderales*. Lors de la seconde visite, le champ servait à la culture de salades. Très sèche, la partie superficielle du sol formait une croûte relativement dure et le champ ne présentait alors plus aucun Bryophyte.

Station 3 - «Chotron»

Il s'agit d'un champ en bordure de forêt, au nord de Crebelley. Lors des deux campagnes d'échantillonnage de cette station, huit espèces ont été récoltées (tableau 1). Lors de la première journée de récolte, entre deux champs de colza et une culture bâchée de salades, une petite parcelle avait été labourée et piétinée mais non mise en culture. Cette parcelle, gorgée d'eau, a été choisie comme site d'échantillonnage. La couverture de la strate muscinale a alors été estimée à 25% de la surface du quadrat. Lors de la deuxième récolte, cette même station se présentait comme une surface humide et craquelée en bordure d'une culture de maïs. Le recouvrement de la strate muscinale a alors

été estimé à 40%. L'importance de la couverture muscinale (R) et le nombre d'espèces ont augmenté au cours de la saison.

Bryum aff. rubens y dominait et *Ditrichium lineare* était bien représenté. Une hépatique, *Riccia glauca*, commençait à se développer à la fin du mois de juillet.

Station 4 - «La Tourbière»

Il s'agit d'un champ situé à l'ouest de Crebelley, le long du Grand Canal. Lors des deux campagnes d'échantillonnage, sept espèces ont été récoltées (tableau 1). Lors de la première récolte, cet ancien champ de maïs était humide, voire partiellement inondé, et avait été fraîchement labouré. La couverture de la strate muscinale a été estimée à 10% de la surface du quadrat. Lors de la deuxième récolte, le champ servait à la culture du maïs et les plants mesuraient près de 1 m. La terre était humide et le bord du champ présentait une parcelle où le maïs ne croissait pas à cause des manœuvres des engins agricoles. Cet emplacement a été choisi comme site de récolte et le recouvrement de la strate muscinale a alors été estimé à 20%. La couverture muscinale (R) et la composition spécifique sont restées globalement stables durant la période d'étude.

Les espèces de *Bryum* dominaient les quadrats avec une forte représentation de *B. argenteum*. *Barbula convoluta commutata* était bien représentée lors des deux récoltes. Enfin, *Physcomitrium pyriforme* et *Riccia glauca* n'ont été récoltés qu'en juillet, mais formaient alors des peuplements appréciables.

Station 5 - «Grange du Bras»

Il s'agit d'un champ situé entre Crebelley et Noville, le long du Grand Canal. Il se présente comme une immense cuvette peu profonde. Lors des deux campagnes d'échantillonnage, sept espèces ont été récoltées (tableau 1). Lors de la première visite, le champ se présentait comme une jachère inondée et non entretenue l'année précédente. Le recouvrement de la strate muscinale était alors important (50%). Lors de la seconde visite, le champ avait été labouré et servait à la culture du Soja (*Glycine max*). L'échantillonnage a été pratiqué au bord de la cuvette, où les plantes présentaient une croissance moins vigoureuse et étaient plus basses à cause de la saturation hydrique du sol. La couverture de la strate muscinale était alors estimée à 20% de la surface du quadrat. Si le labourage du champ a fait régresser le recouvrement des Bryophytes, la composition spécifique est restée globalement stable.

Ditrichium lineare y était bien présent lors des deux récoltes. De même, *Physcomitrium pyriforme* semblait bien établie dans cette station. La présence de *Bryum ruderales* et de *Riccia glauca* est à relever.

Tableau 1.-Espèces de Bryophytes récoltées dans les champs cultivés de la région de Noville: (a) printemps et (b) été 2001. Une estimation du recouvrement total de la strate muscinale (R) est indiquée (en %) et chaque espèce est rattachée à l'une des classes d'abondance/dominance décrite dans le texte. Pour chaque espèce, une indication du type biologique selon DURING (1979) est ajoutée. A - annuelle; C - colonisatrice; F - fugitive; P - pluriannuelle (paucienniales, ici). Le bas du tableau résume brièvement les événements agricoles majeurs. Le type de culture occupant le champ est indiqué pour chaque période d'étude (M: maïs; S: salade; J: jachère; G: soja) et les épisodes de labour sont indiqués par le signe *.

	1		2		3		4		5		type biol.
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	
R (%)	25	20	20	0	25	40	10	20	50	20	
<i>Barbula convoluta commutata</i>			3				2	1	2	2	C
<i>Bryum argenteum</i>		1	1		2	2	2	3	3	2	C
<i>Bryum aff. rubens</i>	3		3		3	3	1	1	2	2	C
<i>Bryum ruderales</i>			r							1	C
<i>Bryum sp.</i>	1										
<i>Bryum subapiculatum</i>	3	3			1		1	1			C
<i>Ditrichum lineare</i>					2	2	1	r	3	2	C
<i>Eurhynchium pulchellum</i>	r										P
<i>Funaria hygrometrica</i>	2	2									F
<i>Funaria obtusata</i>	r				1						F
<i>Phascum cuspidatum cuspidatum</i>			1								A
<i>Physcomitrium pyriforme - Funaria fascicularis</i>								1	2	2	A
<i>Pottia lanceolata</i>			2		r						A
<i>Riccia glauca</i>					r			1		1	A
alternance culture et labour	M*	M	M*	S	*		M*	*M	J*	G	

Tableau 2.-Situation et description sommaire des stations étudiées

Station	1 La Confrérie	2 Le Clos	3 Chotron	4 La Tourbière	5 Grange du Brus
Coordonnées	561.3/137.2	559.5/135.5	558.4/135.5	558.1/135.0	558.1/135.9
Altitude	376 m	379 m	379 m	375 m	374 m
Dates échantillonnage	(a) 26/04 (b) 24/07	(a) 26/04 (b) 25/07	(a) 26/04 (b) 25/07	(a) 28/04 (b) 24/07	(a) 03/05 (b) 24/07
Couleur horizon supérieur	gris-brun	gris foncé	gris foncé	gris-brun	gris-brun
Texture	limono- argileuse	limono- sableuse	argilo- sableuse	limono-argilo- sableuse	limono-argilo- sableuse
pH	5.5-6	6-6.5	8	7.5	7.5
Effervescence HCl	-	-	-	+	+

DISCUSSION

La plupart des seize espèces présentées dans le tableau 1 ont été récoltées dans plus d'une station. Mis à part quelques espèces ubiquistes (p. ex. *Bryum argenteum*), cette flore peut être considérée comme caractéristique des terrains agricoles de la région de Noville. Ces espèces sont majoritairement des stratégies r (espèces à temps de génération court avec maturité sexuelle précoce, fécondité élevée et dispersion non orientée massive) et se répartissent surtout parmi les annuelles, les fugitives et les colonisatrices de DURING (1979) selon un schéma discuté plus loin.

Parmi les espèces récoltées, six figurent sur la liste rouge dressée par URMI (1991):

Bryum subapiculatum et *B. ruderales* sont considérées comme rares mais l'auteur précise que ce jugement est incertain. La première espèce était en tous cas bien représentée dans la région d'étude, alors que la seconde était plus rare dans les relevés du tableau 1.

Ditrichum lineare est considérée comme rare, alors qu'elle a été trouvée dans tous les champs humides étudiés ici.

Funaria obtusata et *F. fascicularis*, considérées comme rares, n'ont effectivement pas été récoltées fréquemment lors de cette étude.

Pottia lanceolata, considérée comme menacée n'a pas été abondamment récoltée mais formait un peuplement appréciable dans la station 2.

Cette richesse en espèces peu fréquentes est surprenante et pourrait probablement s'expliquer par des raisons écologiques ou historiques. Il est possible aussi que cette impression de richesse ne soit due qu'à des connaissances lacunaires à propos des Bryophytes des champs cultivés.

Les associations bryologiques des champs cultivables

AUGIER (1966) propose deux associations bryologiques sur la terre des champs cultivés, selon la nature des conditions édaphiques. L'association à *Funaria fascicularis* est décrite pour les sols argilo-siliceux. *Bryum erythrocarpum*, *Anthoceros punctatus* et *Riccia glauca* y sont présentées comme espèces caractéristiques. L'association à *Pottia lanceolata* regroupe encore *Tortella inclinata*, *Barbula unguiculata* et *Pterygoneurum ovatum* et colonise les sols argilo-calcaires.

Ce qu'AUGIER (1966) considère comme *Bryum erythrocarpum* est aujourd'hui considéré comme un complexe d'espèces qui regroupe neuf taxa proches, capables de s'hybrider (SMITH 1978). Parmi les espèces récoltées dans la région de Noville, *B. aff. rubens*, *B. ruderale*, *B. subapiculatum* (= *B. microerythrocarpum*) et probablement *Bryum sp.* font partie de ce complexe caractéristique des champs cultivés. La taxonomie de ce groupe est ardue et les délimitations entre ces «espèces» restent obscures. La situation est ainsi difficile à apprécier et cette étude ne permet pas de relever de différences écologiques notables entre ces taxa proches. Par ailleurs, *Barbula convoluta*, une espèce fréquemment rencontrée dans le Chablais vaudois, est proche de *Barbula unguiculata* proposée par AUGIER (1966). Ces deux espèces colonisent des niches écologiques voisines et il est probable qu'elles soient facilement interchangeables au sein d'un écosystème. Les espèces récoltées lors de cette étude semblent donc cohérentes avec les indications données par AUGIER (1966). Cependant, la plupart des espèces récoltées dans les stations du Chablais appartiennent à l'une ou à l'autre de ces associations et apparaissent souvent ensemble dans les relevés. Il convient en effet de rappeler que la nature alluviale du substrat provoque l'imbrication de conditions édaphiques variées sur de faibles superficies, permettant la coexistence d'espèces calcifuges et calcicoles au sein d'une même station. Cet effet, bien documenté pour les Angiospermes de la région de Noville (MORET 1982), a pour effet de gommer les limites entre les associations proches. Il est alors impossible de rattacher strictement un relevé à l'une ou l'autre des associations déjà décrites par J. Augier.

DELARZE *et al.* (1998) proposent d'autres groupements végétaux susceptibles d'être rencontrés dans les champs cultivés. Par exemple, le *Nanocyperion* est une alliance de petites Angiospermes éphémères qui peut s'installer dans les portions longuement inondées des champs argileux. Cette formation est

accompagnée d'une flore bryologique riche dont de nombreux représentants sont menacés. Si certaines espèces susceptibles de croître dans ces milieux ont été récoltées dans la région de Noville, comme *Riccia glauca* ou *Phascum cuspidatum*, elles sont considérées comme espèces compagnes de ce type de milieux éphémères et peuvent aussi croître dans d'autres formations comme l'*Aphanion* ou le *Caucalidion*. La station 3 semblait proche d'un *Nanocyperion* mais son développement précoce lors de l'étude et l'absence d'espèces caractéristiques (tant au niveau des Bryophytes que des Angiospermes) ne permet pas une assignation claire.

Bien qu'aucun des relevés de cette étude ne puisse être clairement rattaché à une association décrite dans la littérature à disposition, il apparaît que la plupart des espèces récoltées croissent typiquement dans des milieux liés à l'agriculture. Pour être en mesure d'associer des relevés bryologiques à différents types de conditions culturales, il faudrait disposer d'une typologie adéquate pour les milieux agricoles. Ce type de document semble ne pas exister.

Facteurs responsables de la bryodiversité observée et de sa distribution

Facteurs méthodologiques

En préambule, il convient de souligner le caractère ponctuel de cette étude. Le suivi et les récoltes se sont limités à la période printanière et au début de l'été. Cette étude ne peut ainsi prétendre donner une image complète des formations bryologiques associées aux milieux agricoles car les associations liées aux dépressions longuement inondées semblent se développer tardivement et ne sont réellement matures qu'à la fin de l'été. De plus, la période automnale qui s'étend entre les moissons et les premières gelées hivernales est certainement suffisamment stable pour permettre la croissance d'une bryoflore intéressante, présentant de nouvelles espèces par rapport aux listes présentées ici (cf. ci-dessous). Enfin, la période d'étude est insuffisante pour mettre en évidence de manière indiscutable les facteurs qui influencent les peuplements de Bryophytes des terrains agricoles.

Néanmoins, la période couverte par cette étude est celle des labours et de la mise en culture des champs. Il s'agit certainement de l'intervalle de temps le plus stressant pour les peuplements bryologiques et donc le plus sélectif. Seules les espèces qui ont pu passer l'hiver, celles qui se développent au printemps et celles qui supportent les labours peuvent être présentes dans les relevés exposés ici. Si cette étude ne présente qu'une image partielle de la flore bryologique susceptible de s'exprimer dans les champs du Chablais vaudois, elle permet néanmoins de formuler quelques hypothèses pour expliquer les observations effectuées.

Effet du gradient d'humidité sur l'impact des labours

L'extrapolation de la dynamique des peuplements bryologiques à partir des relevés effectués souligne l'impact du labourage sur ces communautés. D'un point de vue général, il apparaît que le labour entrave le développement des individus et tend donc à faire régresser la couverture muscinale. Cependant, ce facteur exerce une pression récurrente sur les espèces vivant dans les champs cultivés et celles-ci sont adaptées à ce type de perturbations. Ainsi, il n'est pas possible ici de mettre en évidence une corrélation claire entre la fréquence de labour et la composition spécifique des peuplements. L'impact exclusif du labourage apparaît peu important et ne saurait expliquer seul les observations effectuées.

La comparaison de l'ensemble des stations permet de souligner l'impact potentiel de l'humidité du sol sur la bryoflore. La nappe phréatique est plus proche de la surface du sol dans les stations proches du Rhône que dans celles plus éloignées. Il s'ensuit que les stations 3, 4 et 5 sont plus humides et qu'elles sont restées inondées plus longtemps que les stations 1 et 2. Cette stagnation persistante de l'eau peut être considérée comme responsable d'un microclimat plus frais et plus tamponné au niveau du sol (ZIEGLER *et al.* 1974). Il est possible que cette stabilité micro-climatique soit un facteur important pour la flore bryologique en maintenant des conditions propices au développement des mousses plus longtemps que dans les stations s'asséchant dès le début de l'été. Dans le cadre de cette hypothèse, il est possible d'avancer qu'en cas de labours fréquents, des conditions climatiques éprouvantes et contrastées pourraient sélectionner des espèces plutôt fugitives (p. ex. *Funaria hygrometrica*, stations 1 et 2, tableau 1), alors que des conditions plus tamponnées pourraient permettre la survie d'une flore à cycle de vie plus long (annuelles et espèces à cycle de vie court, p. ex. *Physcomitrium pyriforme*, *Riccia glauca*, stations 3, 4 et 5, tableau 1). Les colonisatrices (p. ex. *Bryum argenteum*, *B. erythrocarpum* complexe) seraient capables, grâce à leur reproduction asexuée précoce, de croître dans l'ensemble des champs. Nos relevés semblent cohérents avec ces prédictions.

La comparaison des stations 4 et 5 permet de mieux souligner l'impact du labourage sur les communautés bryologiques des champs humides.

La station 5 était en jachère depuis plus d'une année lors de la première récolte de cette étude et présentait alors un recouvrement muscinal impressionnant. La station 4, labourée souvent à la même époque, ne présentait que quelques Bryophytes peu développés. Il est donc indéniable que les labours répétés entravent le développement des mousses par destruction momentanée du peuplement. Cependant, en conditions climatiques stables, ces perturbations semblent n'avoir que peu d'effet à moyen terme sur la composition spécifique du peuplement (tableau 1). Il est ainsi probable que les espèces présentes avant labour trouvent des conditions encore favorables après et puissent reprendre leur développement dans les champs humides.

L'impact du labourage sur les stations présentant des situations plus contrastées (p. ex. station 2, tableau 1) semble plus drastique. La bryoflore après labour est moins diversifiée en cas de sécheresse subséquente. Cela est sans doute lié au fait que toutes les espèces ne peuvent reprendre leur croissance végétative si les conditions climatiques ne sont plus optimales. La présence d'annuelles bouclant rapidement leur cycle, comme *Phascum cuspidatum*, semble confirmer cette hypothèse.

Enfin, la station 3 permet d'envisager ce que pourrait être un peuplement croissant dans des conditions humides, lorsque le substrat est plus rarement labouré. Ce site, en marge d'un champ cultivé, présente une composition spécifique proche des autres stations humides, mais semble présenter un développement tardif plus important. Un suivi de ce genre de site sur une plus longue période serait particulièrement intéressant, tant au niveau des Bryophytes que des Angiospermes. En effet, ce genre de formation qui semble se développer entre la fin de l'été et les premières gelées hivernales pourrait potentiellement présenter plusieurs espèces rares. Certaines observations effectuées à l'automne confirment cette hypothèse. En effet, *Physcomitrella patens* a été abondamment observée dans la station 3 (21/09/01). Cette espèce, promise à un grand succès en biologie végétale (SCHAEFER 2001), est caractéristique des substrats vaseux périodiquement inondés (DELARZE *et al.* 1998). Son biotope primaire (rives mises à nu par les crues) est devenu rare et ses populations semblent devoir se replier dans de nouveaux biotopes dont les caractéristiques permettent leur survie. Ces observations semblent donc confirmer le rôle de refuge que peuvent jouer les champs cultivés et renforcent l'intérêt d'études complémentaires.

CONCLUSION

Bien que cette étude ne mette en évidence qu'une simple corrélation entre la fréquence des labours, l'humidité du sol et la bryodiversité, il est envisageable que ces facteurs soient liés par des relations de causalité. En somme, les Bryophytes qui colonisent les surfaces arables sont adaptés à des perturbations mécaniques récurrentes, mais pourraient souffrir d'une intensification de celles-ci. Cette intensification semble d'autant plus néfaste que les stations présentent des conditions climatiques contrastées au cours de l'année (sécheresse estivale, p. ex.). En d'autres termes, il apparaît ici que le labourage n'entraîne de modification des peuplements bryologiques qu'en cas de sécheresse subséquente.

Le caractère ponctuel de cette étude limite cependant les informations à disposition pour étayer les hypothèses discutées ci-dessus. La région de Noville présente des surfaces agricoles dont les caractéristiques écologiques sont variées

et potentiellement favorables à la mise en place de nombreuses formations instables. Une étude de plus longue durée, voire un simple complément couvrant la période automnale et hivernale, permettrait certainement de mettre en évidence de nouvelles espèces et de mieux caractériser la gamme des formations susceptibles de s'exprimer dans les champs cultivés. S'il n'existe pas de typologie précise des milieux agricoles, spécialement en ce qui concerne les Bryophytes, le continuum de caractéristiques présenté ici délimite déjà l'éventail des possibilités rencontrées par la flore bryologique dans les espaces culturels.

Enfin, cette étude considère principalement l'impact potentiel du labourage et de l'humidité du sol sur la bryoflore. Ces facteurs sont facilement observables sur le terrain et ont été privilégiés pour expliquer la bryodiversité observée et sa distribution. Cependant, d'autres paramètres sont susceptibles d'intervenir pour expliquer ces observations. Par exemple, l'épandage de composés phytosanitaires sur les champs est un facteur potentiellement important (BROWN 1984, URMI 1991) dont l'étude n'a pas été entreprise ici. Il conviendrait d'en analyser le caractère explicatif avant de privilégier l'hypothèse discutée ci-dessus.

Quoi qu'il en soit, certains sites humides et exploités de manière extensive semblent pouvoir abriter une flore bryologique importante et diversifiée. Même plus, ils pourraient fort bien jouer le rôle de refuges pour certaines espèces dont le biotope primaire est devenu rare.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Professeur Nicole Galland pour son support et ses commentaires, ainsi que le Professeur Jean-Pierre Zryd en tant qu'initiateur et pour son aide sur le terrain, Pascal Vittoz pour son intérêt et ses commentaires, R.B. Pierrot pour ses indications à propos du genre *Bryum*. Enfin, Raymond Gruaz pour sa patience avec les microscopes. Par ailleurs, nous tenons à remercier nos amis et nos proches pour le soutien constant qu'ils nous témoignent. Ils se reconnaîtront et sauront que leur précieux support est apprécié à sa juste valeur.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANN J. et MEYLAN C., 1918. Flore des mousses de la Suisse. Publication de l'herbier Boissier, Lausanne. 414 p.
 AUGIER J., 1966. Flore des Bryophytes. Éditions Paul Lechevalier, Paris. 702 p.
 BAIZE D. et JABIOL B., 1995. Guide pour la description des sols. INRA, Paris. 375 p.
 BROWN D.H., 1984. Uptake of mineral elements and their use in pollution monitoring. in *The experimental biology of Bryophytes*, DYER A.F. and DUKETT J.G. (Eds.). Academic Press, London: 229-256.
 DELARZE R., GONSETH Y. et GALLAND P., 1998. Guide des milieux naturels de Suisse. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel. 415 p.

- DURING H.J., 1979. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2- 18.
 KIRCHHOFER W., 1987. Atlas climatologique de la Suisse. Office fédéral de topographie, Berne. Cartes et textes.
 MÉTÉOSUISSE, 2001. Précipitations exceptionnelles en mars 2001. <http://www.sma.ch/fr/Climat/regenMars.shtml>
 MORET J.-L., 1982. Flore aquatique et paludéenne de la région des Grangettes. Esquisse d'un catalogue dynamique. *Mém. Soc. vaud Sc. nat.* 17.3: 117-158.
 PARISOD Ch., 2001. Bryophytes des champs cultivés du Chablais vaudois. Travail de module de Botanique. UNIL/IE-BSG, non publié. 30 p.
 PATON J.A., 1999. The Liverwort Flora of the British Isles. Harley Books, Colchester. 754 p.
 PROCTOR M.C.F., 1984. Structure and ecological adaptation, in *The experimental biology of Bryophytes*, DYER A.F. and DUKETT J.G. (Eds.). Academic Press, London: 9-37.
 SCHAEFER D.G., 2001. The Moss *Physcomitrella patens*, now and then. *Plant Physiol.* 127: 1430-1438.
 SCHUSTER R.M., 1983. New manual of bryology. 2 vol. The Hattori Botanical Garden, Tokyo. 1295 p.
 SHAW A.J. and GOFFINET B., 2000. *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 476 p.
 SMITH A.J.E., 1978. *The moss flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge. 706 p.
 TAN B.C. and POCs T., 2000. Bryogeography and conservation of bryophytes. in *Bryophyte biology*, SHAW A.J. and GOFFINET B. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge: 403-448.
 URMI E., 1987. Liste rouge des Bryophytes menacés ou rares en Suisse. Office fédéral des forêts et de la protection du paysage, Berne. 52 p.
 URMI E., 1991. Liste rouge des Bryophytes menacés ou rares de la Suisse, deuxième version. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne. 59 p.
 ZIEGLER P., ZOLLINGER J.-L. et GENOUD M., 1974. Étude botanique de deux marais de la région des Saviez. Commune de Noville. Certificat de Botanique. UNIL/IBSG, non publié. 37 p.

Manuscrit reçu le 30 novembre 2001