# Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale

## THESE présentée à

## L'ECOLE POLYTECHNIQUE FEDERALE A ZURICH

pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences naturelles

par
MICHEL YERLY
pharm. dipl. féd.
né le 30 janvier 1939
de La Roche et Pont-la-Ville
(canton de Fribourg)

acceptée sur proposition du Professeur Dr E. LANDOLT, rapporteur du Professeur Dr F. RICHARD, corapporteur

> Zurich Buchdruckerei Berichthaus 1970

#### Résumé

Dans les régions à climat humide des Préalpes, sur sous-sols du Flysch ou sur des dépôts glaciaires, se rencontrent de nombreux groupements végétaux hygrophiles différents, allant du bas-marais alcalin à la haute-tourbière acide, du marais eutrophe au marais oligotrophe. Douze associations différentes, appartenant à tous ces milieux, ont été étudiées; leur étude écologique se fonde essentiellement sur des facteurs édaphiques.

Parmi ces facteurs, l'économie de l'eau et plus spécialement l'eau phréatique, au sens large, jouent le rôle premier, influençant à leur tour les autres facteurs. Les mouvements de la nappe phréatique conditionnent les sols mouillés de deux manières. Il y a d'abord la variation verticale de la nappe dans le sol, qui permet de différencier certains groupes d'associations. La courbe permanente permet de mieux caractériser chaque association. Il y a ensuite l'écoulement latéral de l'eau dans le sol, qui, dans la plupart des groupements étudiés, joue un rôle décisif. Cet écoulement latéral, difficilement définissable, dépend de la pente, de la perméabilité, de la structure du sol et du gradient hydraulique. Il est des plus importants pour tout ce qui touche à l'économie des substances nutritives.

La teneur en bases de l'eau est si essentielle que j'ai introduit un facteur, indiquant son importance: le coefficient de l'influence basique, qui représente le produit de la teneur en bases de l'eau en mVal/l, et de l'écoulement latéral de l'eau dans le sol en cm/24 h. Malgré le petit nombre de mesures exécutées, il semble que ce facteur pourrait donner des valeurs caractéristiques pour certains milieux.

Le pH dépend également dans les grandes lignes de la teneur en bases; il n'a souvent qu'une importance secondaire, car il n'a pas d'influence directe sur la végétation.

La minéralisation de l'azote joue, indépendamment de l'écoulement latéral de l'eau, un rôle important. Elle a permis, par exemple, de distinguer des associations nitrophiles, de différencier le Caricetum davallianae du Trichophoretum en milieu neutre à faiblement acide et d'éclaircir le problème de l'azote dans la haute-tourbière à sphaignes. Il faut, en effet, distinguer dans ce dernier milieu

- les couches de tourbe profondes très riches en ammoniaque, où les racines de certaines espèces puisent l'azote nécessaire
- la couche située entre le niveau de la nappe phréatique et la zone de croissance des sphaignes, qui est très pauvre
- la couche vivante des sphaignes, qui en est suffisamment pourvue.

Une relation directe a été établie entre minéralisation, rendement et teneur en azote du foin; les groupements à *Juncus* ne montrent pas cette relation.

L'oxygène de l'eau ou la diffusion de l'oxygène dans le sol jouent un rôle décisif pour les espèces à organes souterrains sans aérenchyme, tandis que celles qui en sont munies sont indifférentes à une carence d'oxygène.

Sur la base des résultats écologiques et de différences floristiques, de nouvelles associations ont été différenciées et décrites. Il s'agit du Caricetum ferrugino-davallianae, du Tomenthypno-Trichophoretum et du Sphagno-Trichophoretum.

### Erweiterte Zusammenfassung

Vergleichende ökologische Untersuchungen an Sumpfwiesen in den westschweizerischen Voralpen

In humiden Klimagebieten der westlichen Voralpen begegnet man auf undurchlässigen Unterlagen vielen Sumpfgesellschaften, sei es auf Flysch oder quartären Gletscherablagerungen. Es wurden zwölf verschiedene Pflanzengesellschaften untersucht, vom alkalischen Quellsumpf bis zum sauren ombrogenen Hochmoor, vom eutrophen Hochstaudensumpf bis zum oligotrophen Simsenmoor. Mit Hilfe floristischer und ökologischer Merkmale wurden neue oder bis jetzt schon bekannte Untereinheiten als Assoziationen gefaßt. Es sind dies: Caricetum ferrugino-davallianae (F), Tomenthypno- (G) und Sphagno-Trichophoretum (H). Außerdem wurden untersucht: Junco-Filipenduletum (A), Cardamino-Scirpetum silvatici (B), Epilobio-Caricetum rostratae (C), Juncetum subnodulosi (D), Caricetum davallianae (E), Carici pulicaris-(J) und Violo-Juncetum effusi (K), Caricetum limosae (L) und Sphagnetum magellanici (M).

Entscheidend für die Zusammensetzung der untersuchten Pflanzengesellschaften sind vor allem edaphische Faktoren. Unter diesen spielt der Wasserhaushalt die größte Rolle. Das Grundwasser, im weitesten Sinne gefaßt, beeinflußt die Vegetation zweifach:

- Erstens spielt die Variation der Grundwasserstände während der Vegetationsperiode eine Rolle. Die Grundwasser-Ganglinien oder besser noch die Dauerkurve des Grundwasserstandes erlauben eine Charakterisierung der verschiedenen Standorte. Begriffe wie «wechselnaß» oder «wechselfeucht» werden mit Hilfe von Dauerkurven-Typen schärfer gefaßt. Bei den untersuchten Gesellschaften wurden drei große Gruppen unterschieden:
  - Das Wasser überflutet dauernd die Bodenoberfläche (C, L)
  - das Wasser ist immer nahe der Oberfläche und variiert wenig (D. E. M)
  - der Grundwasserspiegel schwankt mehr oder weniger stark (A, B, F, G, H, J, K).
- Zweitens wird die laterale Grundwasserbewegung als entscheidend vermutet. Sie ist abhängig vom Gefälle, von der Bodenpermeabilität und vom hydraulischen Gradient. Diese gesättigte Wasserströmung beeinflußt dann eine Reihe chemischer Faktoren. Darunter scheint die Basenversorgung so entscheidend zu sein, daß ich einen neuen ökologischen Begriff empfohlen habe: den Basenwirkungskoeffizienten «iB», der das Produkt aus dem Basengehalt des Wassers (in mVal/Liter) und der Wasserbewegung (in cm/Tag) darstellt. Dieser Koeffizient hat als differenzierender Faktor große Bedeutung:

D, E 
$$i_B > 1500$$
 mit Tuffbildung A, B  $200 < i_B < 700$  F  $i_B < 20$  L, M  $i_B = 0$ 

Besonders in organischen Sumpfböden wirkt die Basennachlieferung neutralisierend auf die durch anaerobe Mikroorganismen gebildeten Säuren.

Die Bodenreaktion, durch das pH ausgedrückt, ist vom Basengehalt abhängig, spielt aber als Standortsfaktor eine untergeordnete Rolle. Das pH ist mehr ein Symptom für den Nährstoffhaushalt als ein direkt wirkender Faktor.

Der Gehalt des Grund- und besonders des Oberflächenwassers an pflanzenaufnehmbarem Stickstoff (NH<sub>4</sub> oder NO<sub>3</sub>) ist dagegen auch für die Sumpfvegetation ein wichtiger Faktor.

Die Stickstoffmineralisation spielt neben den Grundwasserbewegungen meistens eine entscheidende Rolle. Bei extrem nassen Böden ist nur die Nachlieferung unter Geländebedingungen von Bedeutung. Unter den viel günstigeren Bedingungen des Laboratoriums

erhält man Resultate, die für Feldbedingungen zu Fehlschlüssen führen können. Bei der Ammoniumbestimmung wurde eine bessere Analysenmethode verwendet, die sich auf Indophenol- statt Nessler-Reaktion stützt.

Im Felde wurde Nitratbildung nur in zwei Gesellschaften (A, H) nachgewiesen, und auch hier nur während Trockenperioden, in denen das Grundwasser tief stand. In allen anderen Fällen konnte nur Ammoniumakkumulation festgestellt werden. Zwei Sumpfgesellschaften (B, C) wurden als nitrophil gekennzeichnet. Damit das subalpine Caricetum davallianae sich optimal entwickeln kann, braucht es ein Minimum an Ammonium, sonst wird es durch das weniger anspruchsvolle Tomenthypno-Trichophoretum ersetzt.

Das Stickstoffproblem wird für das Hochmoor eingehend erörtert. Es ist komplizierter, als man bisher annahm. Man muß nämlich zwischen verschiedenen Bodenhorizonten unterscheiden:

- Tiefe Torfschichten unter 1,5 m sind auffallend reich an Ammonium, und die mit Aerenchym versehenen unterirdischen Organe von Carex limosa, Scheuchzeria und Eriophorum angustifolium, die sehr tief gehen, können es verwerten. Der Stickstoffgehalt des Heues ist daher in der Schlenkenvegetation hoch.
- Die mittlere Schicht ist nach unten durch den Grundwasserstand und nach oben durch die Wachstumzone der Sphagnen begrenzt. Das ist die Wurzelschicht der Ericaceen, die kein Aerenchym besitzen. Diese Schicht leidet chronisch an Stickstoffmangel, welcher die Xeromorphieerscheinungen hervorruft.
- Die oberflächliche Wachstumschicht der Sphagnen hat genügend Stickstoff zur Verfügung, denn durch kapillaren Wasseranstieg und Verdunstung reichert sich das Ammonium in den Köpfen der Sphagnen an.

Eine Beziehung zwischen Heuertrag, Stickstoffgehalt des Heues und Stickstoffmineralisation wird in allen Gesellschaften nachgewiesen, in denen *Juncus*-Arten keine Rolle spielen (Binsen sind viel ärmer an N als alle übrigen krautigen Pflanzen). Je höher der Heuertrag und die Stickstoffmineralisation sind, desto höher ist der Stickstoffgehalt des Heues.

Weiterhin wurde der Sauerstoffgehalt des Wassers sowie die Sauerstoffdiffusion im Boden gemessen. An einigen Standorten konnte gezeigt werden, daß fließendes Wasser keinen Sauerstoff mitführt. Damit wurde die häufige Auffassung widerlegt, daß sickerndes Wasser immer Sauerstoff mitführe. Auch bei rascher Grundwasserbewegung können die Bodenschichten ab 15 cm Tiefe O<sub>2</sub>-frei sein (z. B. in E). Der Sauerstoff-Faktor spielt im Rahmen dieser Untersuchungen allenfalls eine Rolle für flachwurzelnde Arten wie *Molinia*, *Tofieldia*, *Primula farinosa* usw. Da die meisten Sumpfpflanzen Aerenchym ausbilden, sind sie gegen Sauerstoffmangel im Boden indifferent.

Als Schlußfolgerung kann man sagen, daß nicht ein Faktor allein, sondern vielmehr ein Faktorenkomplex entscheidend für das Artengefüge der Sumpfvegetation ist. In diesem Komplex haben die Bewegungen und chemischen Eigenschaften des Grundwassers größte Bedeutung. Im letzten Abschnitt werden die untersuchten Gesellschaften kurz ökologisch charakterisiert und die jeweils entscheidenden Faktoren hervorgerufen (Tab. 12).