



UMR CNRS 5023 Laboratoire d'Ecologie
des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés,
Equipe Ecologie Végétale et Zones Humides
Université Claude Bernard-Lyon1
Bat. Forel, 2ème étage,
43 Boulevard du 11 novembre 1918
69622 Villeurbanne Cedex France

Rapport d'avancement doctoral

« Recherche d'indicateurs physico-chimiques et biologiques du fonctionnement des zones humides et conception d'outils multicritères d'évaluation de leur bon fonctionnement et de leur vulnérabilité. »

Célia Rodriguez

Directeur : Gudrun Bornette
Co-directeur : Pierre Marmonier

Co-encadrant : Bernard Montuelle (Cemagref Lyon 69 /INRA Thonon-les-Bains, 74)
Co-encadrant : Jean-Marcel Dorioz (INRA Thonon-les-Bains, 74)

Financeurs : Agence de l'eau RMC et Union Européenne (FEDER)



RhoMeO Mise en oeuvre d'un Observatoire de
l'évolution du bon état des zones
humides du bassin Rhône Méditerranée



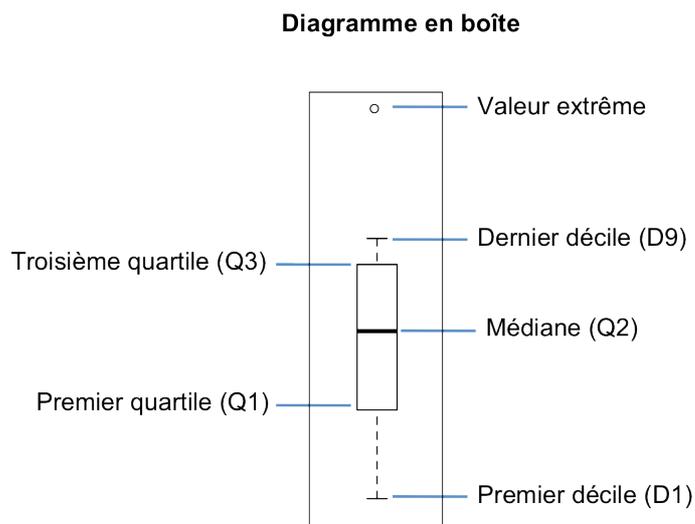
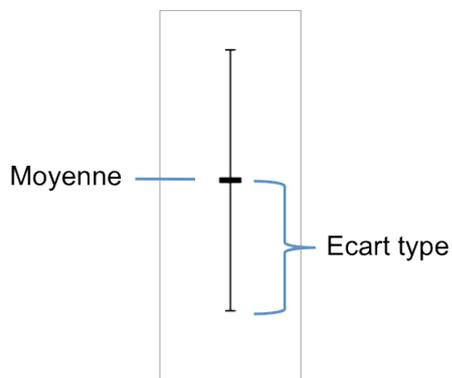
Sommaire

1. Cadre scientifique du projet	6
1.1 – Résumé du sujet de thèse	6
1.2 – Cadre du projet : le programme RhoMeo	7
1.3 – Contexte scientifique	7
1.4 – Problématiques et objectifs.....	9
1.5 – Méthodologie	10
2. Résumé des travaux effectués : Phase 1	12
2.1 – Sélection des sites et échantillonnage.....	12
2.2 – Physico-chimies des sols.....	12
a) Tests de Wilcoxon.....	13
b) ACPn.....	14
c) Azote	19
d) Phosphore.....	21
e) Carbone	23
2.3 – Caractérisation de la MOS.....	27
2.4 – Phytomètres.....	35
a) Statut trophique.....	36
b) Vulnérabilité aux invasions biologiques	38
2.5 – Tableaux de synthèse.....	40
3 – Perspectives	42
3.1 – Phase 2.....	42
a) Suivi saisonnier	43
b) Dégradation de la MO.....	43
3.2 – Planification	43
3.3 – Valorisation	45
4 – Références bibliographiques	45
5 – Annexes	49

Abréviations

ACPn : analyse en composantes principales normée
AF : acide fulvique
AH : acide humique
CI : carbone inorganique (carbonates)
CO ou COT : carbone organique total
COSE : carbone organique soluble dans l'eau
HU : humine
MO : matière organique
MOS : matière organique du sol
NH₄ : ammonium
NO₃ : nitrates
NT : azote total
RGR : relative growth rate (taux de croissance relative)
PO₄ : phosphates
PT : phosphore total

Représentations graphiques



1. Cadre scientifique du projet

1.1 – Résumé du sujet de thèse

La caractérisation du bon état écologique passe fréquemment, en ce qui concerne les zones humides, par la recherche de la présence de groupes phytotaxonomiques emblématiques, dont la présence ou le maintien dans l'écosystème sont interprétés comme un signe de conservation de cet état. Cependant, la valeur indicatrice de certains changements floristiques reste assez mal connue puisque le fonctionnement des zones humides résulte d'interactions complexes entre les processus physiques (hydrologie, géomorphologie, hydraulique, etc.), les processus microbiens et les processus physico-chimiques. Cette complexité peut conduire à des erreurs essentielles dans le diagnostic du bon fonctionnement d'un écosystème. La difficulté à interpréter les changements floristiques observés dans les zones humides et à identifier les indicateurs végétaux pertinents, et/ou à produire des indicateurs complémentaires à la végétation, qui conduiraient à une interprétation correcte de ces changements, est exacerbée par les variations drastiques des conditions géochimiques (eutrophisation, rejets de polluants variés, tels herbicides, composés aromatiques, métaux lourds) et climatiques observées depuis plusieurs décennies dans les zones humides. L'objectif est de trouver des indicateurs physico-chimiques simples, rapidement quantifiables, qui fourniraient des clefs d'interprétation des changements fonctionnels difficilement interprétables par les changements des peuplements végétaux.

Ce travail de thèse aboutira à la conception d'un/de plusieurs outil(s) multicritère(s), que les gestionnaires des hydrosystèmes pourront utiliser pour 1) mesurer la conservation du bon état écologique et 2) identifier précisément le type de fonctionnement de la zone humide et les risques d'altération de ce dernier. Ces outils devront être adaptés aux contraintes des gestionnaires (en terme de simplicité et de coût).

1.2 – Cadre du projet : le programme RhoMeo

Le texte ci-dessous est celui de l'accueil du site internet du programme RhoMeo (<http://rhomeo.espaces-naturels.fr/accueil>)

« Au niveau européen, la Directive cadre sur l'eau a introduit la notion de bon état des masses d'eau. L'évaluation de ce bon état implique de connaître l'évolution de l'état des zones humides qui les composent en partie. En Rhône Méditerranée & Corse où les inventaires des zones humides s'achèvent, la mise en place d'un outil d'évaluation du bon état de ces milieux naturels de haute valeur écologique constituait donc une suite logique. Le programme RhoMeo associe gestionnaires et chercheurs afin de développer les méthodologies nécessaires à la construction d'un observatoire de l'évolution du bon état des zones humides du bassin Rhône Méditerranée. Développé initialement sur Rhône-Alpes, ce programme devra se déployer sur l'ensemble du Bassin avec l'objectif final de construire, en collaboration étroite avec les acteurs des autres régions, des méthodologies cohérentes de travail ainsi que des outils de traitement de l'information compatibles.

Le travail programmé dans le cadre du programme RHOMEEO entre 2009 et 2012 en Rhône-Alpes s'organise autour des cinq thèmes suivants:

1. Un travail méthodologique d'identification des indicateurs biologiques du bon état des zones humides (définition de protocoles) pouvant également servir à l'évaluation d'autres politiques (DH, DO, RNR, ENS).
2. Le test de ces protocoles sur un échantillon de zones humides réparties sur l'ensemble du territoire.
3. Le test de méthodes d'analyses rapides par interprétation d'images satellite de l'ensemble des zones humides du territoire.
4. Le développement d'outils de gestion de l'information et d'analyse des données en lien avec les outils existants (Boite à outils AERMC, SINP, SERENA, CARMEN...) et utilisables par l'ensemble des acteurs qui seront impliqués dans les démarches.
5. Le retour d'expériences sur les précédentes étapes du travail débouchant sur une proposition d'observatoire des zones humides du bassin Rhône Méditerranée & Corse. »

1.3 – Contexte scientifique

La caractérisation du bon état écologique passe fréquemment, en ce qui concerne les zones humides, par la recherche de la présence de groupes phytotaxonomiques emblématiques, dont la présence ou le maintien dans l'écosystème est interprété comme un signe de conservation de ce bon état écologique (cf textes législatifs, code CORINE Biotope, Liste de protection, Annexes Directive Habitat). Pourtant, plusieurs travaux ont montré que la signification de cet outil pouvait fréquemment être altérée, et qu'il était nécessaire d'avoir recours dans certaines situations à des indicateurs complémentaires. Par exemple, les travaux de Schaminée ont montré que la très bonne conservation apparente de certains groupements phytotaxonomiques dans les zones humides des Pays-Bas masquait en fait une érosion progressive et très significative de la biodiversité sur une période de 20 ans (Schaminee *et al.* 2002). De même, les travaux de Smolders et ses collaborateurs (Smolders *et al.* 2006), toujours aux Pays-Bas, ont montré que le processus

d'eutrophisation des zones humides pouvait être masqué dans certaines situations physico-chimiques. Dans ces situations, les communautés végétales ne traduisaient pas ce phénomène d'eutrophisation. Celui-ci s'exprimait brutalement dans certaines conditions de gestion ou de restauration de manière apparemment inattendue pour le gestionnaire ignorant de ce contexte physico-chimique (Lucassen *et al.* 2005).

Cette méconnaissance de la valeur indicatrice de certains changements floristiques est probablement liée en partie au fait que le fonctionnement des zones humides résulte d'interactions complexes entre les processus physiques (hydrologie, géomorphologie, hydraulique, eg. Tockner *et al.* 1999, Ward *et al.* 1999, Amoros and Bornette 2002, Bornette *et al.* 2008) les processus microbiens (e.g. Jonasson and Shaver 1999, Corstanje and Reddy 2004, Kirk and Kronzucker 2005, Gutknecht *et al.* 2006) et les processus physico-chimiques (Albuquerque and Mozeto 1997, van der Peijl and Verhoeven 1999, van der Peijl and Verhoeven 2000, Singh *et al.* 2008). Cette complexité peut conduire à des erreurs dans le diagnostic du bon fonctionnement d'un écosystème. Par exemple, l'apparition de certaines espèces bénéficiant d'un statut de protection (*Najas marina*, *Hottonia palustris*) dans une île du Rhône peut être interprétée de manière positive au 1er degré : augmentation de la richesse spécifique et apparition d'espèces patrimoniales, plus nuancée au 2nd degré : conséquence temporaire et réversible des assecs drastiques de 2003 ayant levé la dormance de ces semences, mais peut aussi traduire un processus d'altération plus profond de l'écosystème (colmatage, anoxie et minéralisation de la matière organique, conduisant à l'eutrophisation du système et à la production de méthane et d'ammonium), qui conduira à moyen terme à la disparition complète des peuplements qui ont conduit à définir le statut de protection (ici, les Cladiaies à *Ranunculus lingua*, Bornette and Vallier 2008), et qui nécessiterait par conséquent des propositions de restauration. De la même manière, certaines espèces patrimoniales ont été dans le passé associées à tort à certaines conditions écologiques, par manque de connaissance par confusion entre leurs exigences écologiques et la niche dans laquelle elles étaient fréquemment rencontrées (eg. *Luronium natans*, Greulich *et al.* 2000a, Greulich *et al.* 2000b). Ces éléments soulignent l'importance de mieux distinguer la niche fondamentale (c'est à dire les exigences écologiques) des espèces indicatrices de leur niche réalisée (c'est à dire de leur distribution dans une aire géographique donnée à un instant t (Wisheu and Keddy, 1992), afin d'éviter de leur attribuer une valeur indicatrice biaisée.

Dans le bassin du Rhône, il est probable que de nombreux écosystèmes soient altérés par les activités anthropiques, sans pour autant que la distribution des peuplements emblématiques soit altérée de manière sensible. Il est cependant difficile, voire impossible, en l'état actuel des connaissances :

- d'interpréter les changements floristiques observés dans les zones humides : sont-ils de simples fluctuations, ne remettant pas en cause le diagnostic de fonctionnement, ou sont-ils le symptôme de changements plus profonds, dont il faudra gérer à court terme les conséquences écologiques ? (e.g. suivis sur 20 ans des îles du secteur de Jons, Bornette and Vallier 2008).
- D'identifier les indicateurs végétaux pertinents, et/ou de produire des indicateurs complémentaires à la végétation, qui conduiraient à une interprétation correcte de ces changements.

Cette difficulté est exacerbée par les fluctuations drastiques des conditions climatiques observées depuis une décennie dans les zones humides. Ces

fluctuations sont amenées à être plus importantes encore dans les prochaines décennies, si l'on considère les changements (d'origine climatique et anthropique) à court terme qui vont directement affecter les zones humides, et par conséquent les services associés, comme par exemple la qualité et la quantité de la ressource en eau (Hartig *et al.* 1997, Mulholland *et al.* 1997, Brinson and Malvarez 2002, Millenium-Ecosystem-Assessment 2005). Les paramètres clef qui risquent d'altérer très fortement le fonctionnement des zones humides sont des paramètres physiques (température, hydrologie, colmatage) et chimiques (phosphates, sulfates, oxygène, calcium, etc) qui sont directement ou indirectement impliqués dans le stockage et le déstockage de la matière organique, et dans les processus d'eutrophisation de dégradation des écosystèmes.

1.4 – Problématique et objectifs

Il n'est pas envisageable de lancer une étude exhaustive des différents facteurs susceptibles d'agir sur le fonctionnement des zones humides et sur la distribution des groupements végétaux indicateurs. Cependant, il est indispensable de trouver des indicateurs physico-chimiques simples, rapidement quantifiables, qui fourniraient des clefs d'interprétation des changements observés. Outre le fait que l'identification de ces indicateurs est indispensable pour interpréter à court-terme les changements floristiques observés dans les zones humides (et, par effet cascade, les changements biologiques qui résulteront dans l'ensemble de la chaîne trophique), ils permettront de définir les priorités de gestion et de restauration, et les risques écologiques associés à certains choix méthodologiques (e.g. en termes de modification hydrogéologique, hydrologique et par conséquent ou en termes d'eutrophisation, et leurs conséquences pour les peuplements, et plus particulièrement les invasions biologiques ou la disparition d'espèces patrimoniales).

Les principaux objectifs du présent projet s'inscrivent dans la dynamique de RHOME0, et sont les suivants :

- Identifier la niche géochimique des espèces clef de voute ou des communautés végétales emblématiques des zones humides
- Identifier et évaluer les facteurs de vulnérabilité (eg. eutrophisation, invasions biologiques, modifications hydrologiques...)

Trois aspects du fonctionnement des zones humides seront pris en considération pour évaluer leur bon état écologique.

1) Végétation : quelles sont les caractéristiques floristiques de la zone humide ? à quel type fonctionnel se rattachent-elles *a priori* ?

2) Cycle du carbone : La zone humide est elle une source ou un puits (lieu de stockage) de carbone ? Ce fonctionnement est il en adéquation avec le fonctionnement attendu pour ce type d'écosystème ? Montre-t-elle des signes indiquant un possible changement de fonctionnement ?

3) Cycle de l'azote : La zone humide est elle une source ou un puits d'azote ? Quelles sont les fonctions du cycle de l'azote probablement prédominantes ?

4) Cycle du Phosphore : Quelle concentration de phosphore a-t-on dans les sédiments et dans l'eau ? Quelle est sa biodisponibilité ? Observe-t-on des indices d'une évolution de sa biodisponibilité ?

1.5 – Méthodologie

Les opérations mises en œuvre dans ce projet se décomposent en trois phases :

1) La première phase consiste à mesurer la variabilité fonctionnelle d'un grand nombre de zones humides du bassin RM&C dans l'objectif d'établir une typologie fonctionnelle de ces écosystèmes :

a) Après avoir sélectionné une large gamme de zones humides appartenant à des communautés végétales variées (habitats rangés en particulier sur un gradient d'hygrophilie), on a effectué un échantillonnage de sols et d'eaux à l'échelle de chaque site.

b) Des analyses physico-chimiques ont été réalisées sur ces échantillons : nutriments, concentrations en N, en C organique, en P total, etc.

c) Au protocole initial, une expérimentation en conditions contrôlées, consistant à faire pousser deux phytomètres natives sur les sols prélevés a été ajoutée dans l'objectif d'étudier comment la fertilité exprimée (mesurée par le succès-survie et croissance- des phytomètres) traduisait la fertilité réelle (mesurée par la teneur en nutriments).

d) Une seconde expérimentation de même nature, mais avec deux autres phytomètres invasifs a également été menée, afin de mesurer la vulnérabilité potentielle des sols des zones humides aux invasions, et les liens entre invasibilité et fertilité.

e) Des échantillons de l'ensemble des sols ont été mis en incubation afin de caractériser, grâce à des mesures en début et en fin d'expérience, la minéralisation de la matière organique de ces sols en laboratoire. En parallèle, L'étude de la dynamique du carbone et la caractérisation de la matière organique des sols des zones humides a fait l'objet d'un stage de M2.

Les expérimentations de cette première phase du projet sont achevées.

2) La seconde phase a pour objectif de sélectionner 20 sites appartenant à deux habitats (10 répliquats par situation). L'objectif est d'une part, de mesurer la variabilité saisonnière des différents paramètres indicateurs identifiés dans le volet 1, et d'autre part de réaliser des mesures du fonctionnement microbien de ces sols (dénitrification).

a) Les 20 zones humides retenues font dans ce cadre l'objet de mesures physico-chimiques (sols et eaux) aux 4 saisons.

b) des mesures de dénitrification sont réalisées sur les sols de ces sites à raison de 4 fois dans l'année. L'estimation du potentiel de dégradation (conditions abiotiques et biotiques) de la matière organique est prévue, grâce à l'utilisation de sachets de litières végétales (*Phragmites australis*) *in situ*.

c) Les données concernant la végétation (inventaires botaniques) et l'hydrologie (fluctuations piézométriques) des 20 sites sont soit collectées directement sur le terrain soit obtenues grâce à l'aide des gestionnaires des sites.

d) Deux zones humides, soumise à d'importantes modifications (restauration écologique par curage) sont intégrées aux protocoles en collaboration avec S Bechar, doctorante dans l'équipe, afin de mesurer la stabilité de ces indicateurs en cas de perturbation majeure de l'écosystème.

Cette deuxième phase d'expérimentation est en cours de réalisation

3) La dernière phase du projet consiste en la combinaison et l'analyse des résultats obtenus afin d'aboutir à :

- a) une typologie fonctionnelle des habitats étudiés
- b) l'identification des paramètres intégrateurs du fonctionnement des zones humides et leurs limites.
- c) l'identification des espèces végétales traduisant une altération ou une vulnérabilité de l'écosystème dans le cadre d'un habitat donné.
- d) La valorisation des outils, notamment méthodologiques, pour l'évaluation écologique du fonctionnement des zones humides.

2. Résumé des travaux effectués : Phase 1

2.1 – Sélection des sites et échantillonnage

Durant le printemps et l'été 2010, 101 sites ont été échantillonnés appartenant à 14 habitats CORINE Biotopes (Figure 1). Les zones humides ont été sélectionnées afin d'obtenir un minimum de 5 réplicats (11 maximum) de chacun des habitats CORINE retenus, mais également dans l'objectif d'obtenir une forte variabilité climatique (gradient latitudinal et altitudinal).

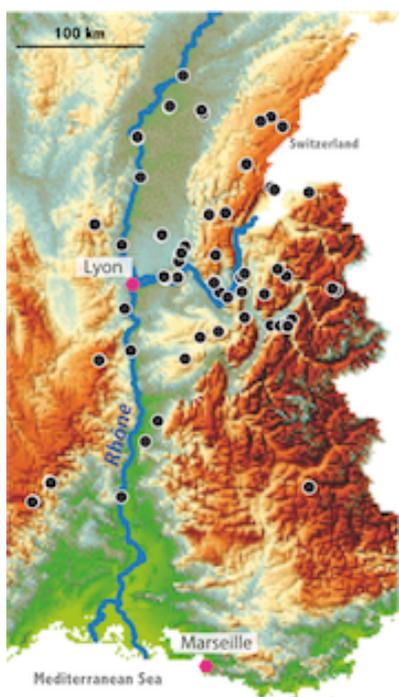


Figure 1. Carte de localisation des sites échantillonnés et tableaux des habitats CORINE Biotopes (code, nom et espèces dominantes de l'habitat, et nombre de sites réplicats échantillonnés)

Sur chaque site réplicat d'un habitat, des carottes de sols (20 cm de profondeur, correspondant à la rhizosphère des herbacées) ont été prélevées sur 3 placettes de 1m² représentatives de l'habitat choisi. De l'eau de surface et de l'eau interstitielle ont été également prélevées quand cela était possible. Une description pédologique (horizons, couleurs, texture, etc.) et un relevé botanique ont été réalisés sur chacune des placettes.

2.2 –Physico-chimie des habitats

Paramètres mesurés :

Sur les eaux : pH, T°, conductivité, redox, O₂ (% et mg), [N-NH₄], [N-NO₃], [P-PO₄³⁻], [SO₄²⁻], [Fe]

Compte tenu de la variabilité temporelle connue de ce type de paramètres dans les eaux, les données obtenues n'ont cependant qu'un intérêt relatif puisqu'elles ne correspondent qu'à une seule et unique date de prélèvement. En outre, sur de nombreux sites, il n'a pas été possible de récupérer soit de l'eau de surface (eg.

prairies humides) soit de l'eau interstitielle (nappe trop basse lors des prélèvements) soit des 2 types d'eau.

Sur les sols, les paramètres suivants ont été mesurés : teneur en eau, pH, [N-NH₄], [N-NO₃], N total, [P-PO₄³⁻], P total, %MO, C total, COT, CI.

Ces paramètres sont globalement beaucoup plus stables pour les sols que pour les eaux, cependant les données obtenues correspondent également à une unique date de prélèvement ce qui impose de les interpréter avec précaution.

Les résultats préliminaires suivants concernent exclusivement les sols.

a) Contrastes physico-chimiques inter-habitats

L'objectif de ce jeu d'analyses était de tester dans quelle mesure les habitats différaient significativement pour certains paramètres. Les tests utilisés (Wilcoxon et Mann-Whitney) sont des tests non paramétriques (adaptés aux distributions non normales) qui permettent la comparaison entre deux distributions observées. Ces tests ont été réalisés pour chaque paire d'habitats (14 habitats CORINE Biotope) et les 8 paramètres physico-chimiques mesurés dans tous les sols (pH, N-NH₄, N-NO₃, NT, P-PO₄, PT, COT, CI). Le tableau ci-dessous (Figure 2) présente pour chaque binôme d'habitat le nombre de paramètres significativement différents. Par exemple, l'habitat n°10 a des valeurs significativement différentes pour 6 paramètres chimiques (sur 8 au total) avec l'habitat n°4, alors que les habitats n°11 et 12 n'ont aucun paramètre statistiquement différent. Pour plus de lisibilité, les habitats ont été classés du plus original chimiquement au plus similaire, sur la base du nombre total de différences pour un habitat donné.

		N° des habitats Corine Biotope													
		4	10	3	9	7	12	11	8	14	2	5	6	1	13
N° des habitats Corine Biotope	4		6	6	2	1	5	5	3	5	3	5	5	5	4
	10	6		5	6	6	2	2	5	0	3	3	6	3	2
	3	6	5		6	2	5	5	4	5	2	2	1	1	3
	9	2	6	6		1	4	6	2	4	2	4	2	2	4
	7	1	6	2	1		5	6	0	5	2	2	2	4	4
	12	5	2	5	4	5		0	4	1	4	3	3	3	1
	11	5	2	5	6	6	0		4	0	5	3	3	1	0
	8	3	5	4	2	0	4	4		4	4	2	0	1	2
	14	5	0	5	4	5	1	0	4		3	2	3	2	0
	2	3	3	2	2	2	4	5	4	3		0	0	2	3
	5	5	3	2	4	2	3	3	2	2	0		0	0	0
	6	5	6	1	2	2	3	3	0	3	0	0		0	0
	1	5	3	1	2	4	3	1	1	2	2	0	0		1
	13	4	2	3	4	4	1	0	2	0	3	0	0	1	
Somme		55	49	47	45	40	40	40	35	34	33	26	25	25	24

- 1- *Phragmites australis*
- 2- *Cladium mariscus*
- 3- *Filipendula ulmaria*
- 4- *Sphagnum* sp.
- 5- *Schoenus nigricans*
- 6- *Molinia caerulea* (calcaire)
- 7- *Molinia caerulea* (acide)

- 8- *Juncus acutiflorus*
- 9- *Carex lasiocarpa*
- 10- *Potamogeton coloratus*
- 11- *Berula erecta*, *Groenlandia densa*...
- 12- *Potamogeton nodosus*, *P. pectinatus*...
- 13- *Nuphar* sp.
- 14- *Chara* sp.

Figure 2. Tableau de synthèse des tests de Wilcoxon et Mann-Whitney

On distingue 3 situations :

1) Les habitats n° 13 : *Nuphar sp.*, 1 : *Phragmites australis*, 6 : *Molinia caerulea* (calcaire) et 5 : *Schoenus nigricans* sont fortement similaires chimiquement entre eux et sont peu contrastés des autres habitats échantillonnés.

2) Les habitats n° 4 : *Sphagnum sp.*, 10 : *Potamogeton coloratus*, 3 : *Filipendula ulmaria* et 9 : *Carex lasiocarpa* sont tous 4 des habitats typés, qui se distinguent fortement chimiquement de la plupart des autres habitats échantillonnés.

3) les habitats 7, 12, 11, 8, 14 et 2 présentent une situation intermédiaire, avec des similitudes avec certains habitats et en même temps des différences chimiques notables avec d'autres habitats. Parmi ces derniers, les habitats 11 et 12 (respectivement *Berula erecta* et *Potamogeton nodosus*) se distinguent fortement des habitats acides et ou organiques, tels les habitats à *Filipendula ulmaria* (3), *Sphagnum* (4), *Molinia* sur sol acide (7) et *Carex lasiocarpa* (9).

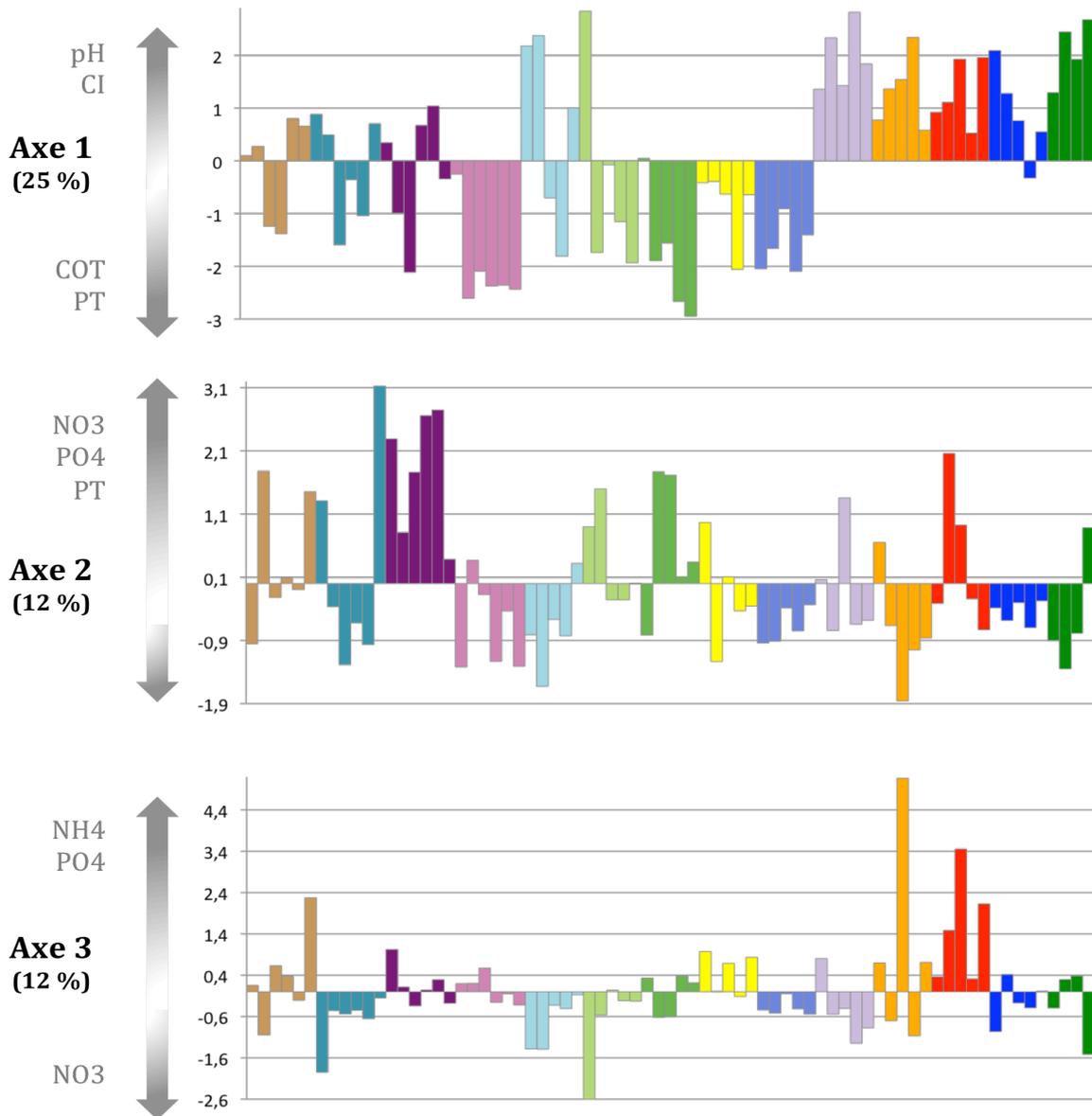
Le groupe d'habitats à la chimie semblable souligne que, malgré des compositions floristiques et une hydrologie contrastée, certains habitats ne peuvent être distingués sur la base des paramètres mesurés. A l'inverse, pour les 4 habitats chimiquement originaux, les paramètres choisis semblent appropriés.

Le cumul du nombre de binômes significativement différent pour un paramètre donné a permis de classer les 8 paramètres physico-chimiques selon leur pouvoir discriminant pour les 14 habitats sélectionnés. Le carbone organique total (COT) apparaît comme fortement discriminant, suivie par le carbone inorganique (CI), le pH et l'azote total (NT). On trouve ensuite les paramètres moyennement à faiblement discriminants comme les nitrates (NO₃), les phosphates (PO₄) et le phosphore total (PT). L'ammonium (NH₄) arrive en dernier avec une capacité quasi nulle à différencier les 14 habitats, ce qui s'explique probablement par sa forte variabilité potentielle en fonction du degré d'hydromorphie de l'habitat.

b) Analyse en Composantes Principales

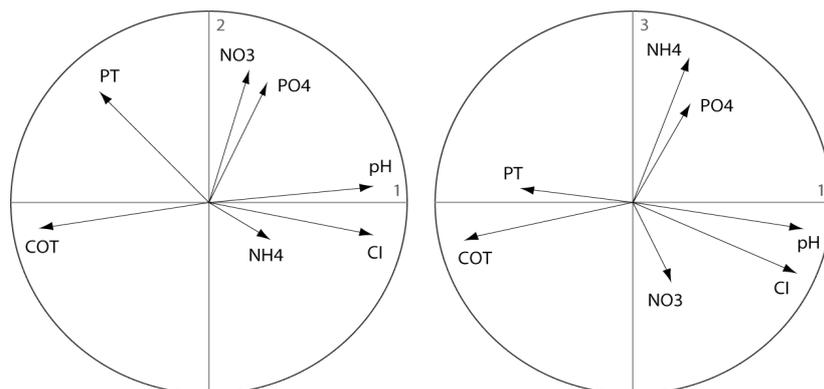
Une ACP normée a été menée sur les caractéristiques physico-chimiques des sols. Pour cette analyse, uniquement 5 ou 6 sites pour chaque habitat (sauf 4 sites pour l'habitat 14) ont été retenus afin d'éviter ainsi les surpoids statistiques.

La Figure 3 montre que les valeurs négatives de l'axe 1 discriminent les habitats avec un fort pH, un niveau de carbone inorganique élevé et une faible concentration en matière organique. On trouve associés aux valeurs négatives de cet axe les habitats strictement aquatiques (n° 10, 11, 12, 13 et 14) et quelques sites relativement pauvres en MO, appartenant à des habitats alcalins (Bas-marais à *Schoenus nigricans* et Prairie calcaire à *Molinia caerulea*). A l'extrémité positive de cet axe, se trouvent les sols riches en carbone organique total et avec des pH relativement acides (n° 4 : *Sphagnum sp.*, 7 : *Molinia caerulea* (acide), 8 : *Juncus acutiflorus* et 9 : *Carex lasiocarpa*). Ces zones humides sont donc le siège de processus d'accumulation de MO, ce qui peut s'expliquer en partie par des conditions défavorables à la minéralisation de celle-ci (acidité et hypoxie), mais également potentiellement par une matière végétale difficilement dégradable (composés réfractaires).



- | | |
|--|--|
| 1 - <i>Phragmites australis</i> | 8 - <i>Juncus acutiflorus</i> |
| 2 - <i>Cladium mariscus</i> | 9 - <i>Carex lasiocarpa</i> |
| 3 - <i>Filipendula ulmaria</i> | 10 - <i>Potamogeton coloratus</i> |
| 4 - <i>Sphagnum sp.</i> | 11 - <i>Berula erecta, Groenlandia densa, ect.</i> |
| 5 - <i>Schoenus nigricans</i> | 12 - <i>Potamogeton nodosus, P. pectinatus, ect.</i> |
| 6 - <i>Molinia caerulea</i> (calcaire) | 13 - <i>Nuphar sp.</i> |
| 7 - <i>Molinia caerulea</i> (acide) | 14 - <i>Chara sp.</i> |

Figure 3. Cercle des corrélations des caractéristiques physico-chimiques des sols et coordonnées factorielles des sites sur les 3 premiers axes de l'ACPn. les 73 sites sont regroupés par habitat selon le même code couleur.



La plupart des habitats CORINE sont homogènes sur l'axe 1 de l'ACPn mais on remarque que 5 habitats (n°1 : *Phragmites australis*, n°2 : *Cladium mariscus*, n°3 : *Filipendula ulmaria*, n°5 : *Schoenus nigricans* et n°6 : *Molinia caerulea* (calcaire)) présentent d'importantes variations inter-sites sur cet axe.

Les nutriments, nitrates, phosphates et phosphore total sont corrélés positivement à l'axe 2 de l'ACPn. Certains sites affichent de fortes valeurs sur cet axe parce que leur sol est riche en phosphates (ex : ceux de l'habitat n° 12), d'autres en nitrates (ex : ceux des 2 moliniaies n° 6 et 7), d'autres enfin pour les deux paramètres (habitat n°3). Ce second axe informe sur le niveau trophique global des sols, mais dans certains cas, il témoignera de la forte concentration en matière organique du sol (fortes concentrations en nitrates, issus de la dégradation de l'azote organique), et dans d'autres, de l'eutrophisation des sites (fortes concentrations en phosphore).

Les sites de certains habitats sont regroupés sur ce second axe, ce qui permet de considérer que les niveaux de nutriments mesurés sont caractéristiques de la communauté végétale considérée. C'est le cas de l'habitat n°9 (*Carex lasiocarpa*) qui semble être strictement oligotrophe, à la fois pauvre en nitrates et en phosphore. Les nupharaies sont également homogènes, mais plutôt mésotrophes. Les communautés à *Filipendula ulmaria* (habitat n°3) sont globalement eutrophes. L'habitat n°5, dominé par *Schoenus nigricans*, apparaît comme strictement oligotrophe, avec cependant un site plus riche en nutriments que les autres.

Pour d'autres habitats, on constate une plus forte dispersion des sites le long de l'axe 2. Ceci peut indiquer une forte variabilité naturelle de la chimie des sols pour l'habitat considéré, ou peut témoigner de l'altération du site. Dans le cas des cladiaies (habitat n°2), 2 sites présentent des coordonnées fortement positives sur l'axe 2, l'un présentant de fortes concentrations en nitrates et l'autre en phosphates. Si l'on fait l'hypothèse que ces 2 sites présentent des valeurs anormalement élevées en ces deux nutriments, les groupements à *Cladium mariscus* apparaissent alors comme oligo-mésotrophes.

La situation de l'habitat à Chara (n°14) est comparable, avec un seul site riche en nitrates.

Les tourbières à Sphaignes (habitat n°4) présentent une certaine variabilité tout en restant relativement pauvres en nutriments. On remarque que 3 sites ont des coordonnées factorielles fortement négatives et très proches, alors que 3 autres sites présentent des valeurs contrastées, plus élevées sur l'axe F2. On peut émettre l'hypothèse que les premiers sites pourraient correspondre à des milieux en bon état tandis que les 3 autres seraient soumis à des altérations telles que du drainage et/ou des processus d'eutrophisation. Des informations précises concernant les pressions anthropiques sur ces tourbières permettraient de valider ou non cette hypothèse.

Les autres habitats (n° 1, 6, 7, 8, 10, 11 et 12) présentent une forte variabilité inter-sites sur l'axe 2 de l'ACPn, qui ne permet de distinguer *a priori* ce qui relève d'une variabilité « naturelle » (valence écologique forte des groupements végétaux) ou d'une altération fonctionnelle de certains sites (par exemple les habitats n°8 et 10).

Le 3^{ème} axe oppose principalement l'ammonium (et les phosphates) aux nitrates. Cet axe semble traduire, au moins en partie, les conditions hydrologiques dans lesquelles se trouvent les sols au moment du prélèvement : soit des sols oxydés,

avec des teneurs plus élevées de nitrates (coordonnées factorielles négatives), soit des sols inondés, réduits, avec des concentrations plus élevées en ammonium (coordonnées factorielles positives).

Les sites présentant des coordonnées fortement négatives sur l'axe 3 (une cladiaie, une moliniaie et un site à characée) sont très probablement soumis à des apports de nitrates allogènes. Il s'agit de 3 zones humides localisées dans la basse vallée de l'Ain, dont les eaux souterraines sont contaminées par les nitrates (Agence de l'eau RMC, 2009 ; SAGE de la basse vallée de l'Ain, 2001). Il faut noter que certains sites fortement chargés en nitrates ne ressortent pas sur ce 3^{ème} axe car ils ont simultanément des teneurs élevées en phosphates (paramètre corrélé positivement à l'axe 3). Cependant, ce type de sites (eg. le 6^{ème} site de l'habitat n°2) est clairement identifié sur l'axe 2 auquel sont corrélés positivement les nitrates et les phosphates.

La figure ci-dessous (Figure 4) représente la projection de tous les sites échantillonnés sur la carte factorielle F1 et F2 de l'ACP normée, (chaque ellipse regroupant les sites échantillonnés pour un habitat CORINE). On constate des différences importantes de la taille des ellipses, que l'on peut interpréter comme la largeur de la niche chimique des habitats. Globalement, la taille des ellipses informe sur la valeur indicatrice des communautés végétales.

Par exemple, l'enveloppe de l'habitat n°1 (phragmitaie) est relativement circulaire et son barycentre est situé au centre de la carte factorielle, il s'agit donc d'une communauté végétale peu discriminée par les paramètres d'habitat, car très hétérogène. La phragmitaie a donc une valeur indicatrice très faible vis à vis des paramètres que nous avons échantillonnés.

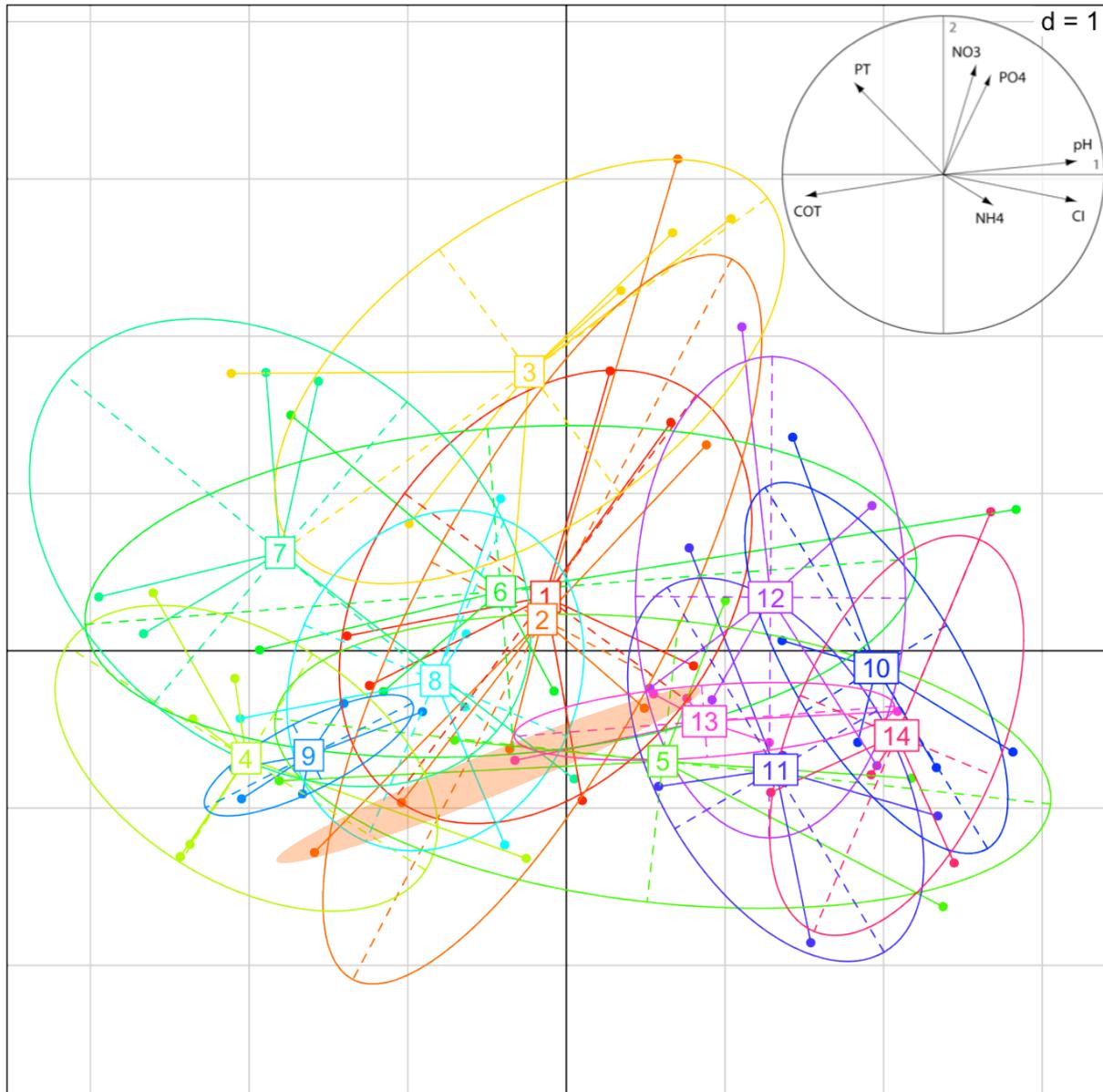
A l'opposé, certaines ellipses (n°9 : *Carex lasiocarpa* et n°13 : *Nuphar sp.*) ont une faible surface, signifiant une faible dispersion des caractéristiques du sol des sites répliquats. Les communautés végétales correspondant à ces habitats ont donc une signification écologique relativement forte. L'ellipse de l'habitat à Nénuphar (n°13) est très écrasée horizontalement ce qui traduit une forte homogénéité pour les paramètres de l'axe 2 (NO₃, PO₄ et P total) tandis que la variabilité pour les paramètres de l'axe 1 (pH, Cl et COT) semble nettement plus importante pour cet habitat. On peut également noter que les sites de l'habitat 5 (*Schoenus nigricans*) sont assez fortement dispersés sur la carte factorielle mais ils se cantonnent dans les valeurs négatives de l'axe 2. Il s'agit donc d'un habitat strictement oligotrophe mais qui présente des teneurs en matière organique et des pH très variables.

L'habitat n°12 (végétation aquatique eutrophe) a une grande ellipse mais relativement étroite sur l'axe 1, il s'agit donc d'une communauté végétale associée à des conditions alcalines, mais peu discriminée par les paramètres de l'axe F2, c'est à dire les nitrates et les phosphates.

On peut également remarquer que plusieurs habitats sont des sous-ensembles d'autres habitats. Par exemple l'habitat à *Carex lasiocarpa* (n°9) est un sous-ensemble des tourbières à Sphaignes (n°4).

Il faut également prendre en compte l'influence sur la forme de l'ellipse de site atypique au sein de leur habitat. Le cas des cladiaies (cf p13) le montre bien puisque si l'on retire les 2 sites atypiques, on obtient une ellipse beaucoup plus étroite (zone

orange) qui semble mieux correspondre à l'optimum écologique du *Cladium mariscus* telle que la décrit la bibliographie (eg. Rodwell *et al.* 1995), bien que cette espèce puisse se rencontrer dans des milieux plus riches où elle est peu compétitive.



- | | |
|---------------------------------------|---|
| 1- <i>Phragmites australis</i> | 8- <i>Juncus acutiflorus</i> |
| 2- <i>Cladium mariscus</i> | 9- <i>Carex lasiocarpa</i> |
| 3- <i>Filipendula ulmaria</i> | 10- <i>Potamogeton coloratus</i> |
| 4- <i>Sphagnum</i> sp. | 11- <i>Berula erecta</i> , <i>Groenlandia densa</i> ... |
| 5- <i>Schoenus nigricans</i> | 12- <i>Potamogeton nodosus</i> , <i>P. pectinatus</i> ... |
| 6- <i>Molinia caerulea</i> (calcaire) | 13- <i>Nuphar</i> sp. |
| 7- <i>Molinia caerulea</i> (acide) | 14- <i>Chara</i> sp. |

Figure 4. Carte factorielle F1-F2 de de l'ACPn des données physico-chimiques des sols des 73 sites échantillonnés. Chaque site est relié au barycentre de l'habitat auquel il appartient (14 habitats CORINE).

c) L'azote

Les graphiques suivants (Figure 5) représentent les quantités moyennes d'azote (ammonium, nitrates, azote total) présentes dans les sols pour les 14 habitat CORINE Biotopes.

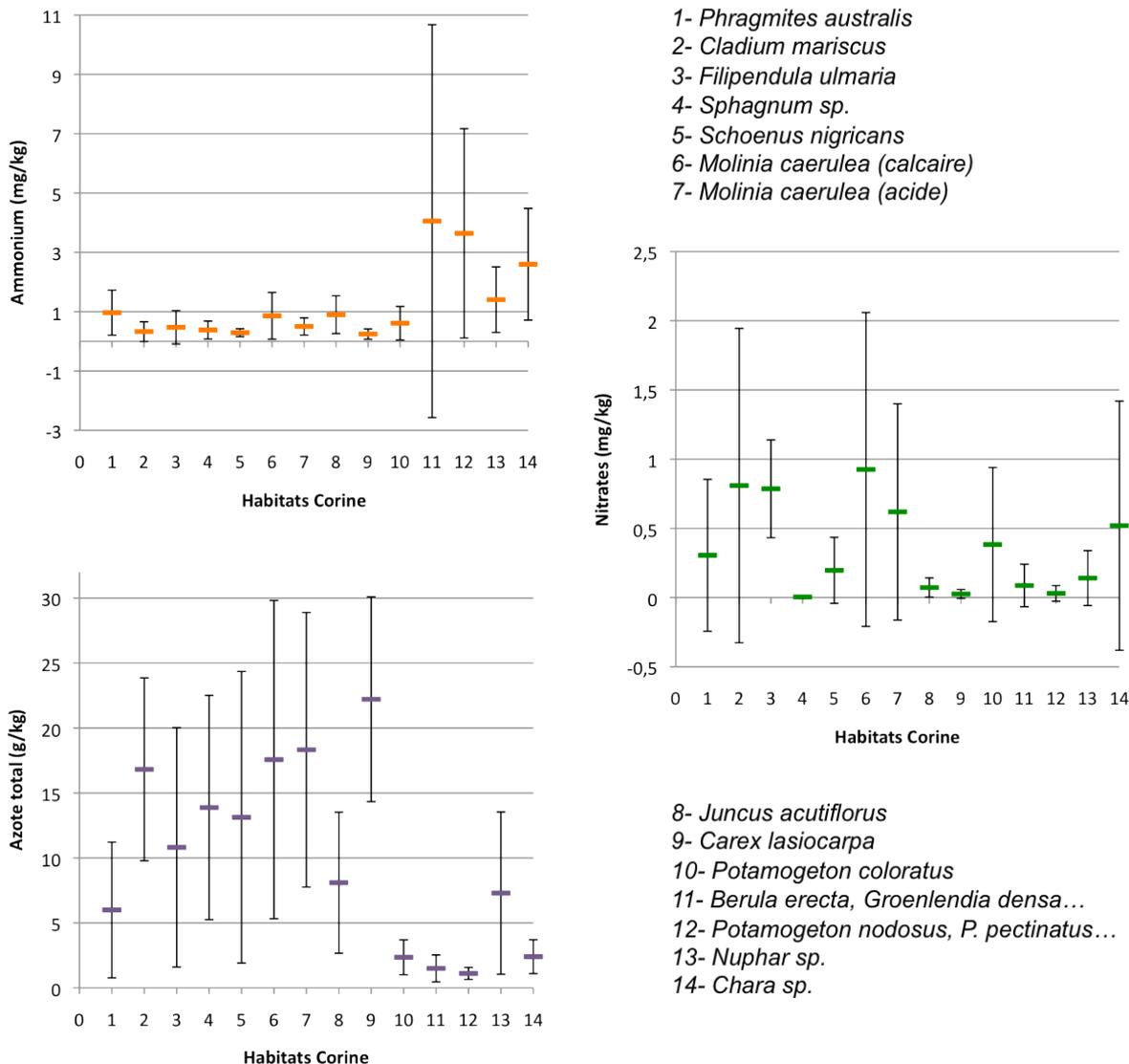


Figure 5. Représentation par habitat CORINE des concentrations moyennes (\pm écart type) en ammonium ($N-NH_4$), en nitrates ($N-NO_3$) et en azote total des sols des sites échantillonnés

Les concentrations en ammonium des sols varient de manière significative selon les habitats (test de Kruskal-Wallis; $p=0,0163$). Les sols des habitats strictement aquatiques (n°10 à14) présentent des niveaux en NH_4 relativement élevés avec une forte variabilité intra-habitats (à l'exception de l'habitat à *Potamogeton coloratus* qui présente de faibles valeurs), et les sols des habitats plus terrestres ont des teneurs en ammonium relativement basses et homogènes. L'ammonium (NH_4) est avec les nitrates la forme la plus biodisponible d'azote (risque d'eutrophisation), et se transforme en ammoniac (NH_3), une forme de l'azote phytotoxique, si le pH est

élevé. Les concentrations relatives en $N-NH_4$ renseignent sur les processus hydrologiques dominants dans la zone humide. Une forte concentration relative en ammonium peut indiquer de l'hypoxie voir de l'anoxie ponctuelle ou chronique (due à de la stagnation des eaux et/ou à de l'eutrophisation), anoxie responsable de la libération dans le milieu de molécules phytotoxiques (Cizkova *et al.* 1999; Armstrong *et al.* 2001, Pezeshky, 2001), alors que de faibles niveaux correspondent généralement à des milieux alimentés par une nappe phréatique (eg. n°10 : *Potamogeton coloratus*) ou subissant des exondations qui oxygènent les sols (eg. n°3 : *Filipendula ulmaria*).

Les concentrations de nitrates mesurées dans les sols présentent de fortes variations inter-habitats statistiquement significatives (test de Kruskal-Wallis ; $p=0,0083$). Les habitats n°3, 6 et 7, correspondant à des prairies humides soumises à un abaissement estival de la nappe phréatique relativement important, et donc une forte oxygénation des sols, affichent sans surprise les valeurs de nitrates les plus importantes. Une alimentation phréatique élevée limite les phénomènes de désoxygénation de la rhizosphère, et limite ainsi fortement les processus de dénitrification (Baldwin et Mitchell 2000). Ce phénomène combiné à un apport de nitrates (d'origine anthropique), peut probablement expliquer les niveaux relativement élevés de NO_3 de certains des sols des habitats n° 2 (*Cladium mariscus*) et 10 (*Potamogeton coloratus*).

On peut noter que le niveau d'azote total (NT) des sols discrimine globalement les habitats (test de Kruskal-Wallis ; $p=7,03E-08$) et en particulier les habitats strictement aquatiques (habitats n°10 à 14) qui présentent des teneurs plus faibles que les autres sols de zones humides. Ce paramètre traduit la quantité de matière organique (MO) des sols, du fait que ces deux paramètres sont fortement corrélés.

La Figure 6 présente les teneurs en ammonium des sols en fonction de leur concentration en azote total. La relation entre ces deux paramètres n'est pas statistiquement significative, ce qui signifie que des sols riches en azote ne sont pas forcément riches en ammonium. La quantité de N total traduit l'accumulation de N organique et donc la différence entre la production et la minéralisation de la matière organique (MO), mais cette concentration n'influe pas sur la concentration en ammonium, probablement donc essentiellement liée à l'hypoxie relative des sols. On trouve par conséquent pour de faibles valeurs en azote total, des sols riches en ammonium, qui pourrait être lié soit à une forte minéralisation de cet azote organique, probable pour les habitats aquatiques, les plus abondants dans cette catégorie, soit à une exportation de la MO (crues, fauches...). A l'opposé, on constate que la plupart des habitats riches en azote total présentent de faibles valeurs en ammonium, du fait 1) de l'oxydation plus forte de ces habitats, et 2) pour certains d'entre eux, des processus de blocage de la minéralisation de la matière organique.

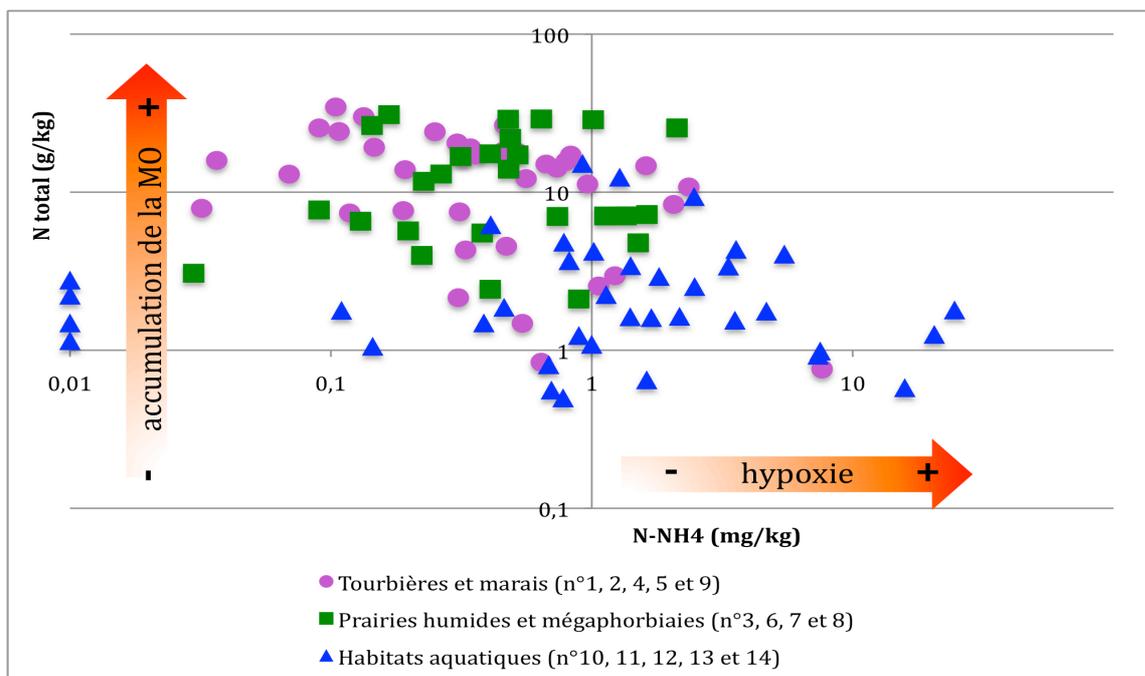


Figure 6. Concentration en ammonium en fonction de l'azote total dans les 101 sites échantillonnés

d) Le phosphore

La Figure 7a présente les concentrations moyennes (\pm écart type) de phosphates pour chacun des habitats Corine. Le test de Kruskal-Wallis montre que les teneurs en PO_4 ($p=0,0009$) mais également en P total ($p=0,0014$) varient de manière significative selon les habitats.

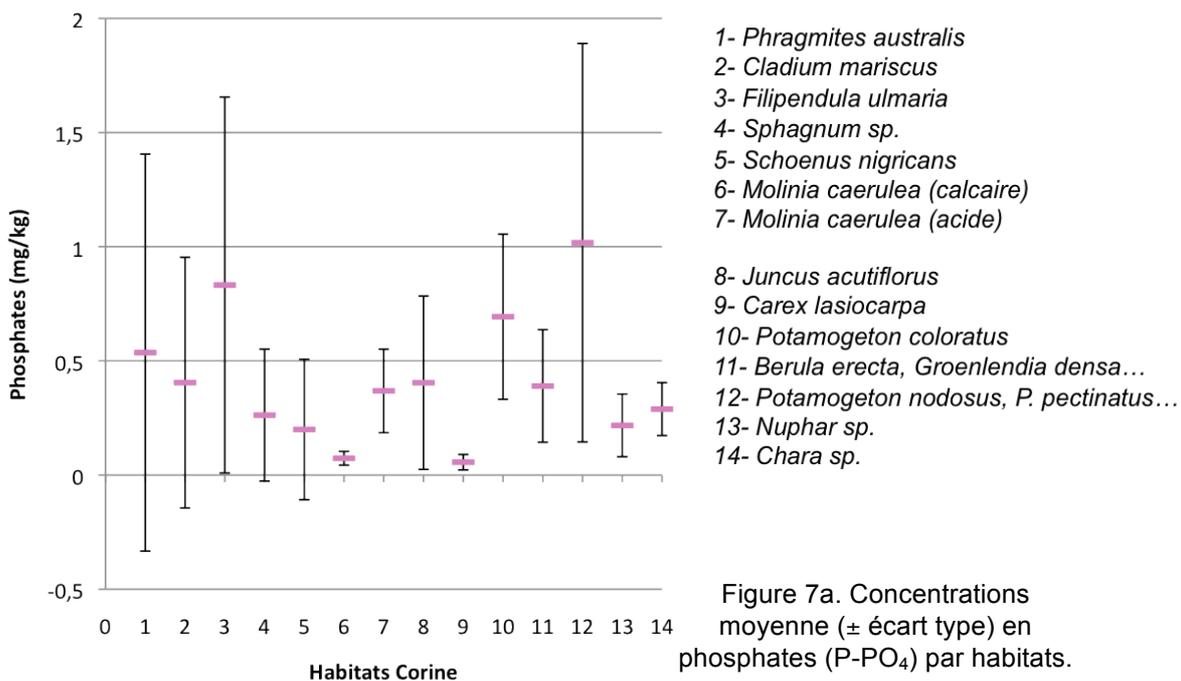


Figure 7a. Concentrations moyenne (\pm écart type) en phosphates (P-PO_4) par habitats.

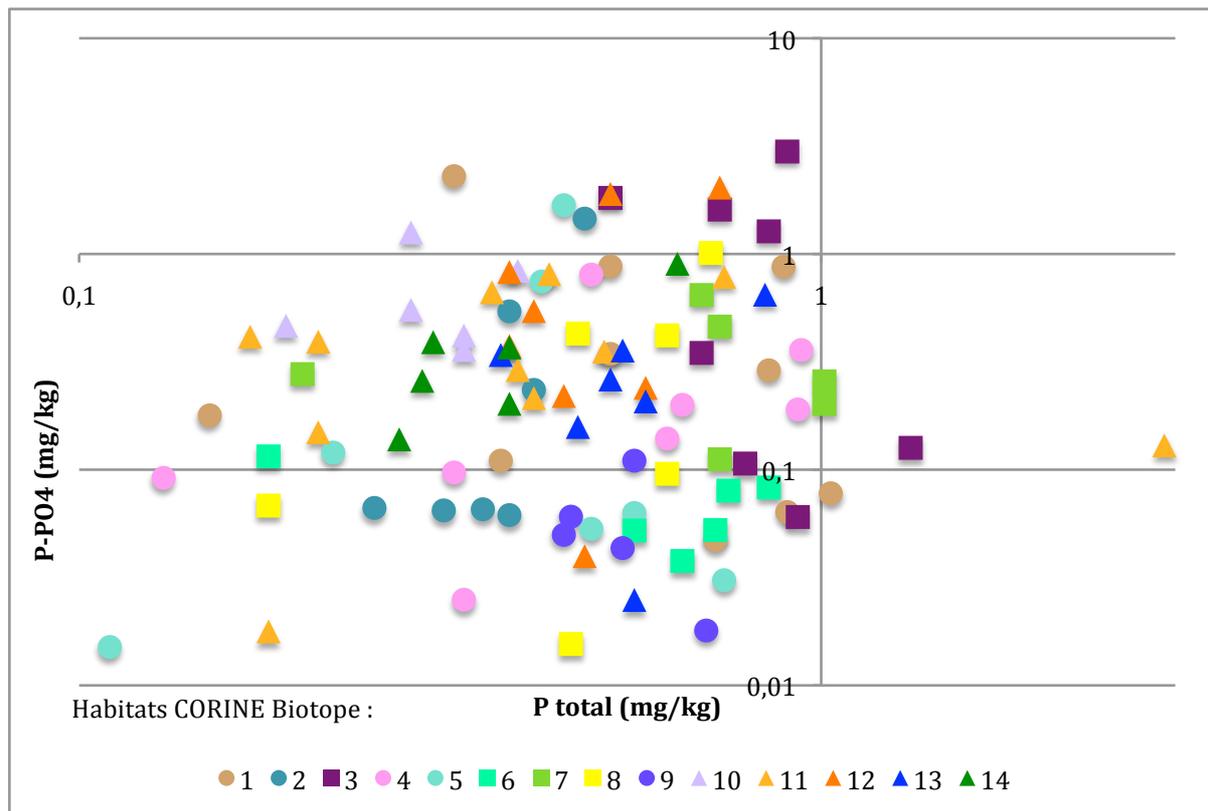


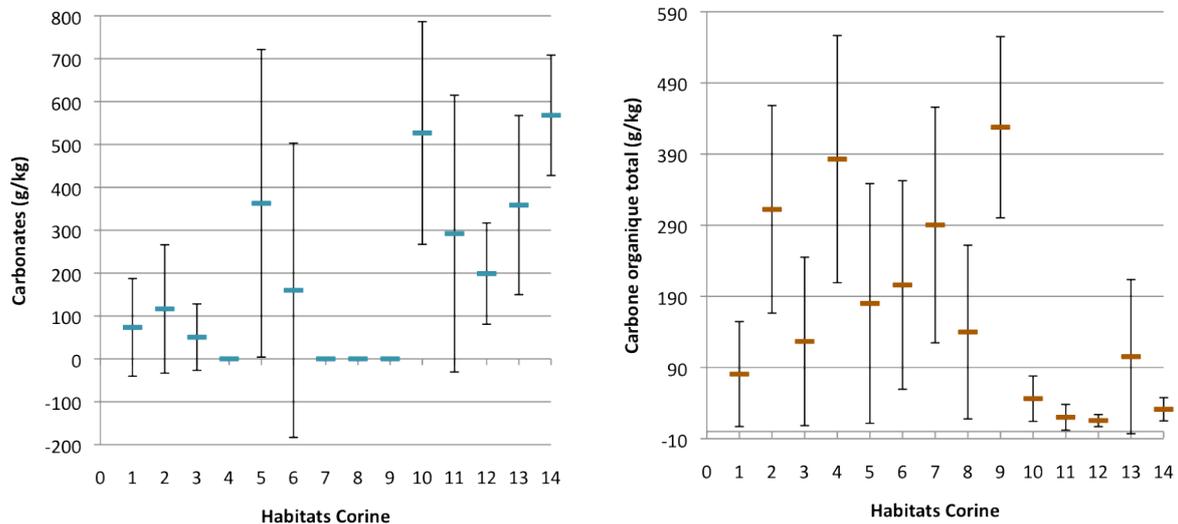
Figure 7b. Teneur en phosphates (P-PO₄) en fonction du phosphore total (P total) des sols des 101 sites.

Le graphique 7b, qui présente les teneurs en phosphates en fonction des teneurs en phosphore total pour l'ensemble des sols. La relation entre ces deux paramètres n'est pas statistiquement significative ($p = 0,7401$). Cette figure éclaire sur la relation entre les quantités disponibles de phosphore (P-PO₄) et le stock de phosphore (PT), il informe sur la relation entre l'eutrophisation cachée et exprimée de ces sols, et peut contribuer à mettre en lumière le rôle du pH et de l'hydrologie dans la disponibilité du phosphore. En effet, les phosphates se complexent avec d'autres minéraux, et ce en particulier si le milieu est alcalin, ce qui les rend indisponibles (Reddy and DeLaune, 2008). Les faibles teneurs en P-PO₄ peuvent signifier, si la concentration en phosphore du sol est par ailleurs relativement élevée, que le phosphore, bien qu'abondant, est rendu indisponible par complexation avec les minéraux du sol (Loeb *et al.* 2007). Les sites ayant de fortes teneurs en PT et faibles en PO₄ présentent par conséquent une réelle vulnérabilité à l'eutrophisation, puisque la modification de certains paramètres, comme le niveau d'oxygénation, le pH ou la température peut rendre disponible une partie plus ou moins importante du stock de phosphore (le PT). Les zones humides qui accumulent la MO ont naturellement des teneurs en phosphore total plus élevées, puisqu'une part notable de ce dernier se trouve sous forme organique. Ce type de sols riches en MO peut lors de phases d'anoxies libérer des PO₄ dans l'eau interstitielle ou surnageante, d'autant plus si le milieu est acide. La forte variabilité des teneurs en phosphates dans ces habitats riches en phosphore suggère que de tels processus pourraient agir et moduler la biodisponibilité du phosphate dans ces habitats.

e) Le carbone

La teneur en carbonates (ou carbone inorganique : CI) est liée à la géologie (roche mère carbonatée ou non du bassin versant), au fonctionnement hydrologique (alimentation ombrotrophique, minérotrophique, etc) et au pH (solubilisation des composés carbonatés) ; ce dernier étant tamponné par la présence de carbonates. La quantité de carbone organique total (COT) dans les sols dépend des processus de production, de minéralisation et d'exportation de la matière organique.

Les deux graphiques ci-dessous (Figure 8) représentent la moyenne (et \pm l'écart type) par habitat CORINE des concentration en carbone inorganique et en carbone organique total des sols. Ces teneurs sont très différentes entre les habitats strictement aquatiques (n°10 à 14) et les autres habitats. En effet, les habitats aquatiques présentent toujours de faibles concentrations en carbone organique total et de fortes concentrations en carbone inorganique.



- 1- *Phragmites australis*
- 2- *Cladium mariscus*
- 3- *Filipendula ulmaria*
- 4- *Sphagnum sp.*
- 5- *Schoenus nigricans*
- 6- *Molinia caerulea (calcaire)*
- 7- *Molinia caerulea (acide)*

- 8- *Juncus acutiflorus*
- 9- *Carex lasiocarpa*
- 10- *Potamogeton coloratus*
- 11- *Berula erecta, Groenlandia densa...*
- 12- *Potamogeton nodosus, P. pectinatus...*
- 13- *Nuphar sp.*
- 14- *Chara sp.*

Figure 8. Teneurs (moyennes \pm écart type) en carbone organique total et en carbonates des sols par habitat CORINE.

Ce contraste de concentration en CI peut s'expliquer en partie par le choix des habitats aquatiques, très majoritairement alcalins, alors que des milieux acides sont présents dans les autres types de zones humides. Les habitats aquatiques présentent cependant des teneurs en carbone inorganique nettement plus importantes que les habitats « terrestres » alcalins, tels que la cladiaie, le bas-marais à Choin noirâtre ou encore la moliniaie calcaire (habitat n°2, 5 et 6). Il est probable que le relatif déficit en carbonates dans les sols de ces 3 habitats « terrestres » s'explique par les fortes teneurs en MOS et les processus d'humification, qui libèrent

des acides organiques entraînant une acidification des sols, qui provoque alors la solvatation des carbonates puis leur exportation (Salomon, 2006). Sans apport continu en carbonates ce processus abouti à une décarbonatation complète des sols. Quatre habitats sont totalement dépourvus de carbonates puisque trois d'entre eux sont strictement acides (habitat n° 4, 7 et 8) et les pelouses à *Carex lasiocarpa* (habitat n° 9) ont une situation topographique sommitale propice à un fonctionnement ombrotrophe, au moins en partie, qui limite fortement les apports potentiels de carbonates même dans un contexte géologique favorable.

L'accumulation de MO dans les zones humides résulte généralement de conditions abiotiques défavorables à la minéralisation (températures et pH faibles, hypoxie due à la saturation permanente et à la faiblesse de la circulation de l'eau, présence de minéraux pouvant se complexer avec des molécules organiques les rendant réfractaire à la dégradation) (Reddy and Delaune, 2008). La matière organique est essentiellement produite par les végétaux dont les caractéristiques (teneur en eau, quantité de lignines, de tanins, etc) vont directement agir sur la qualité et la vitesse de dégradation de la matière organique du sol (Neue, 1985 ; Tate, 1987 ; Oades, 1988). Par exemple, les végétaux aquatiques produisent des tissus riches en eau, et pauvres en tissus ligneux réfractaires (eg. lignines, tanins). La qualité de la MO, plus ou moins réfractaire ou dégradable joue donc un rôle non négligeable dans l'accumulation de carbone organique dans le sol. Cette matière organique peut être exportée en partie ou en totalité par le jeu des processus d'érosion ou d'entraînement par les flux hydriques mais également par des pratiques de gestion telles que la fauche, le pâturage ou le brûlis.

Dans les habitats aquatiques (n° 10 à 14), la production végétale est plus faible et la matière organique a priori plus biodégradable. Cependant, les nupharaies (habitat n°13) présentent des concentrations plus élevées, peut être du fait que *Nuphar lutea* est une espèce de forte biomasse, en général associée aux habitats stables sur le long terme, donc présentant en général des ceintures d'hélophytes bien développées, contribuant aux apports de matière organique. Les tourbières (acides ou alcalines, habitat n°4 et 2) sont également des milieux stables ne subissant pas ou très peu de perturbations qui accumulent de la MO du fait de conditions défavorables à la minéralisation. On observe (Figure 8) des teneurs en COT plus importantes dans des habitats acides. La comparaison du COT des sols d'habitats similaires mais ayant des pH différents le montre très bien (tourbières alcalines et acides : habitat n°2 et 4 ; moliniaies calcaire et acide : habitat n°6 et 7).

Le graphique 9, présente la teneur en carbone organique total (COT) en fonction du pH des sols, et permet de confirmer la relation entre ces deux paramètres ($p= 4,82e-08$). En effet, dans les zones humides de pH faible, défavorable à la plupart des microorganismes, la minéralisation de la MO est ralentie. L'accumulation de matière organique et sa dégradation accentue encore le phénomène par la production d'acides organiques.

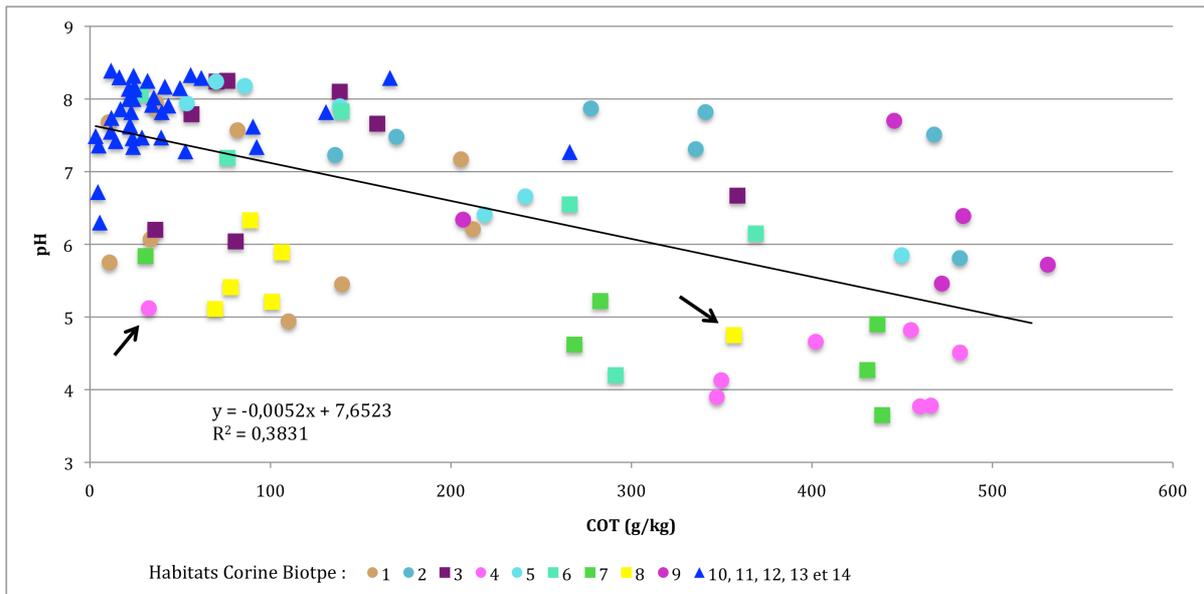


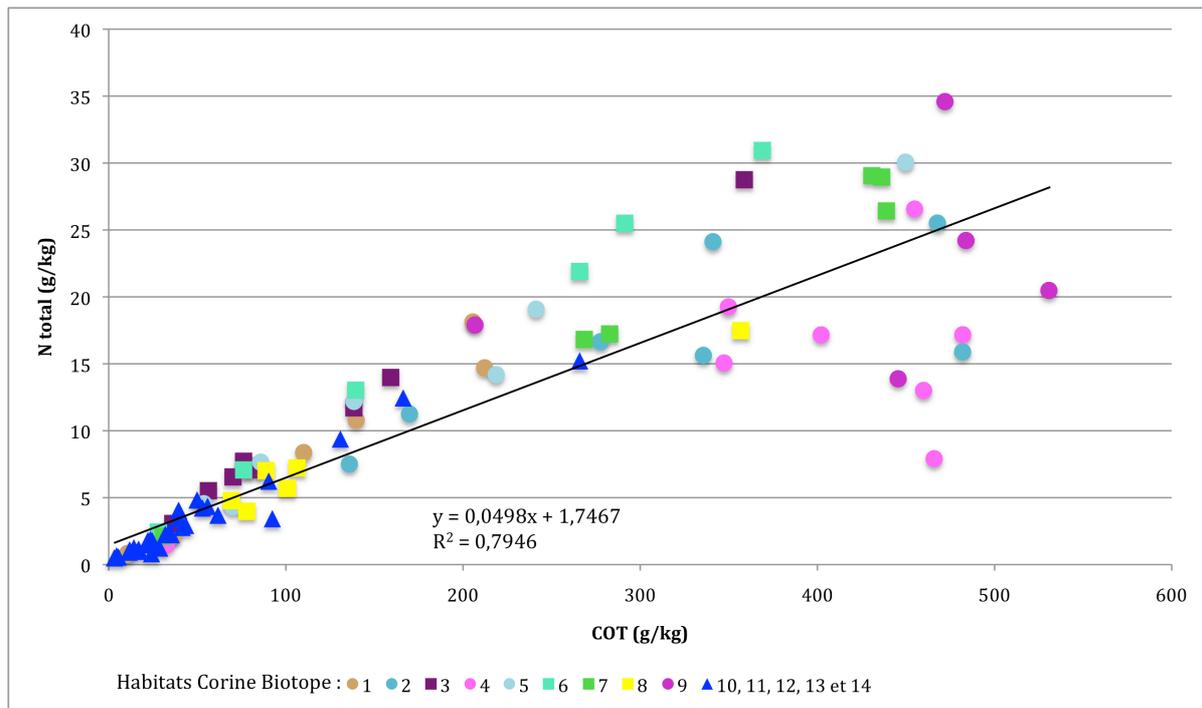
Figure 9. Teneur en carbone organique total (COT) en fonction du pH des sols des 101 sites.

On observe donc que les sites les plus acides sont particulièrement riches en MO (Figure 9). Une prairie à *Juncus acutiflorus* (hab. n°8 en jaune) ainsi qu'une tourbière à *Sphagnum sp.* (hab. n°4 en rose) apparaissent atypiques pour leur habitat en terme de pH mais surtout de COT (indiqué par les flèches sur la Figure 9).

Les tourbières alcalines et les cladiaies (hab. n°2) ont globalement un pH élevé et des niveaux de COT variables, ce qui suggère des phénomènes d'exportation de la MO contrastées entre zones humides. Ces contrastes sont potentiellement liés à l'intensité du drainage par les eaux phréatiques dans le site. Des écoulements phréatiques élevés peuvent favoriser l'oxydation du sédiment et la minéralisation de la matière organique, et favoriser l'exportation des produits de la dégradation. Ces contrastes peuvent également être liés à des phénomènes d'exondations des sols de surface. Une seule cladiaie présente des buttes de Sphaignes. Les processus d'atterrissement, phénomène physique engendrant une augmentation du niveau du sol par accumulation de MO, peuvent conduire à une acidification des eaux superficielles, malgré un substratum basique, par déconnexion de la nappe alcaline des eaux de surface. En effet, des secteurs (souvent sous forme de buttes) adoptent un fonctionnement ombrotrophe et ne bénéficient plus de l'effet tampon des eaux phréatiques ; en outre, ces buttes sont généralement colonisées par des Sphaignes qui acidifie à leur tour le milieu (Coubet *et al.* 2004).

La figure 10 présente la relation entre la concentration en carbone organique et la concentration en azote total des sols. La relation entre ces deux paramètres est très forte du fait que la majeure partie de l'azote est sous forme organique. On observe pourtant que les tourbières acides et alcalines (habitat n°4 et 2) ont proportionnellement moins d'azote, ce qui s'explique par des sols plus évolués, donc

plus humifiés (Robin, 1997). Le décalage entre les moliniaies acides et les moliniaies calcaires met en lumière le rôle du pH dans l'humification des sols. Le rapport C/N est un indicateur de potentiel humique : plus ce rapport est élevé, plus le produit se dégradera lentement et la proportion d'humus stable formée sera importante (Fog, 1988). On peut noter la présence de sites atypiques pour leur groupe, notamment une prairie à *Juncus acutiflorus* qui se trouve à proximité des tourbières à Sphaignes. Il s'agit de la même prairie à *Juncus acutiflorus* indiquée par une flèche sur la figure 9.



- | | |
|---------------------------------------|---|
| 1- <i>Phragmites australis</i> | 8- <i>Juncus acutiflorus</i> |
| 2- <i>Cladium mariscus</i> | 9- <i>Carex lasiocarpa</i> |
| 3- <i>Filipendula ulmaria</i> | 10- <i>Potamogeton coloratus</i> |
| 4- <i>Sphagnum</i> sp. | 11- <i>Berula erecta</i> , <i>Groenlandia densa</i> ... |
| 5- <i>Schoenus nigricans</i> | 12- <i>Potamogeton nodosus</i> , <i>P. pectinatus</i> ... |
| 6- <i>Molinia caerulea</i> (calcaire) | 13- <i>Nuphar</i> sp. |
| 7- <i>Molinia caerulea</i> (acide) | 14- <i>Chara</i> sp. |

Figure 10. Teneur en carbone organique total (COT) en fonction de l'azote total (NT) des sols des 101 sites.

2.3 – Caractérisation de la matière organique des sols (MOS)

Ce travail a été réalisé dans le cadre du stage de M2 de Charlotte Grasset ; un rapport de stage a été rédigé.

Le stage portait sur la dynamique du carbone organique dans les zones humides. Afin de caractériser le CO des sols, et de le relier aux peuplements végétaux en place (14 habitats CORINE), trois types d'analyses ont été réalisés sur les sols secs des 101 sites :

- L'extraction à l'eau du carbone organique dissous (extraction puis dosage du carbone organique soluble dans l'eau (COSE) par oxydation thermocatalytique (Carter, 2007)).
- Le fractionnement humique (Carter, 2007): séparation des fractions fulviques (AF), humiques (AH) et de l'humine (HU).
- Le fractionnement biochimique (extraction des fibres avec la méthode de Van Soest (1967) allégée) : compte tenu du nombre important d'échantillons, seule la première étape a été réalisée permettant d'extraire l'hémicellulose, la cellulose et les lignines des sols.

On distingue plusieurs grandes catégories de matière organique du sol (Figure 11). Les substances humiques représentent en moyenne 2/3 de cette matière organique, il s'agit du groupe le plus stable et le plus réfractaire à la dégradation, bien que fortement hétérogène. Les lignines sont très réfractaires (composés phénoliques) et les produits de leurs dégradations constituent une part notable des substances humiques. A l'opposé, les protéines et les lipides sont particulièrement dégradables ; les polysaccharides (hémicellulose et cellulose) le sont également mais de manière moindre (Figure 12).

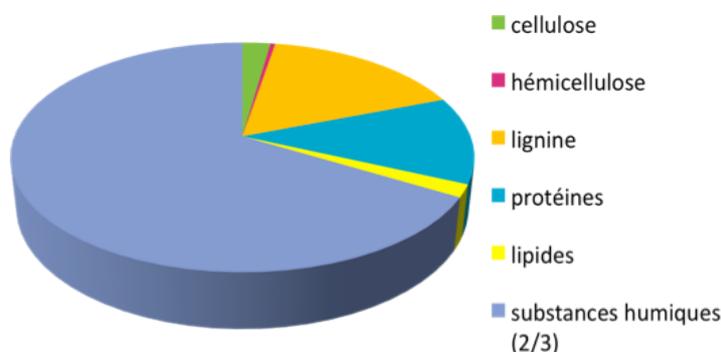


Figure 11. Proportions moyennes des grandes familles de matière organique du sol (Fotch, 1990, Reddy, 2008)

Famille chimique	composé	% de dégradation (pour quatre temps d'incubation en semaines)			
		1	4	12	52
Acide aminé	Glycine	75	86	89	—
Monosaccharide	Glucose	63	73	77	—
Acide-phénol	Acide p-hydroxybenzoïque	52	65	73	—
Lipide	Emodine (anthraquinone)	49	65	69	—
Protéine	Protéine de <i>Chorella</i>	49	59	67	—
Polysaccharide	Cellulose	27	52	78	—
Lignine de synthèse (noyaux aromatiques)		—	6	—	27
Acide humique de synthèse	Acides hydroxybenzoïques	0	2	—	—

Figure 12. Dégradation des composés organiques dans un sol (Sollins, 1996)

La MOS qui n'est pas directement minéralisée est humifiée. Selon les conditions environnementales (température, oxygénation du sol, acidité, présence d'inhibiteurs, etc) la matière organique va se dégrader plus ou moins rapidement et se transformer en composés organiques complexes relativement stables, formant l'humus. Bien que leur structure moléculaire soit encore mal connue, et leur définition peu précise (Piccolo, 2002), on distingue trois fractions selon leur solubilité dans les acides et les bases : la fraction fulvique (AF), la fraction humique (AH) et l'humine (HU). On considère généralement qu'elles ont un poids moléculaire, un niveau de polymérisation, une intensité de couleur et un caractère réfractaire croissants (Figure 13). L'humine regroupe des composés organiques insolubles très hétérogènes et variables (lignines, composés phénoliques, cellulose, etc., qui peuvent être complexés avec des minéraux), alors que les acides fulviques (polysaccharides de faible poids moléculaire et d'acides aminés (He, 1992) et humiques sont des colloïdes.

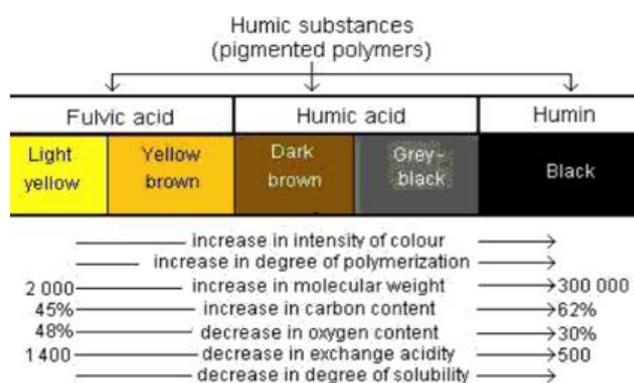


Figure 13. Caractéristiques des différentes fractions humiques (Stevenson, 1982).

L'humification est un processus très complexe dont les mécanismes restent encore mal élucidés. Les théories classiques présentent les processus d'humification soit comme des processus purement biologiques, soit comme des processus biologiques suivis de processus purement chimiques (Stevenson, 1994). Il est généralement admis que l'ordre de formation des substances humiques, est : acides fulviques puis acides humiques et enfin humines (Stevenson, 1994). Des études ont montré une augmentation significative du rapport acide humique sur acide fulvique (AH/AF) au cours du compostage (Veeken *et al.*, 2000 ; Jouraiphy *et al.*, 2005; Huang *et al.*, 2006). Ce dernier étant classiquement associé au processus naturel d'humification observé pour la MOS (Francou, 2003), on peut donc faire l'hypothèse qu'une valeur élevée du rapport AH/AF corresponde à un sol humifié ou riche en composés réfractaires.

Le carbone organique soluble dans l'eau (COSE) est un paramètre essentiel à la dynamique du carbone, sa mobilité et sa labilité relative en font la fraction de carbone la plus active du sol (Carter, 2007). L'importance du carbone organique dissous (COD) pour les cycles de nutriments est bien reconnue, en effet, c'est la source de carbone la plus facilement accessible aux microbes donc la plus facilement biodégradée. Cependant le COD ne peut pas être assimilé à la fraction labile (c'est à dire rapidement minéralisée). Actuellement, de nombreuses études distinguent plusieurs fractions au sein du COD, une fraction labile et une fraction stable (e.g. Kalbitz, 2003), la proportion de carbone labile dépend du type de sol (14 à 25% du COD total pour les tourbes et 17 à 32% pour les sols cultivés, Kalbitz,

2003). Il faut différencier le COD que l'on prélève directement et le carbone organique extrait à l'eau à partir des sols (COSE), en effet, ce dernier apparaît plus riche en composés facilement biodégradables (Guggenberger, 1989).

La Figure 14 présente la distribution du carbone organique soluble dans l'eau (COSE) et le rapport COSE/CO de chaque habitat CORINE. Bien que la concentration en CO soluble dans l'eau dépende fortement de la quantité de CO total, on peut remarquer que certains habitats, tel que les cladiaie et les pelouses à *Carex lasiocarpa* (habitat n°2 et 9) ont un ratio COSE/CO relativement bas, alors qu'à l'inverse les habitats aquatiques (habitat n°10 à 14) affiche en moyenne un rapport COSE/CO élevé. Cela indique que la MO des milieux aquatiques est plus soluble, donc potentiellement plus exportable et relativement défavorable à l'accumulation de MO. Il semble que la faible labilité de la MO corresponde également à des sols où la MOS est stabilisée, donc bien humifiés et contenant beaucoup d'humine. En effet, le ratio COSE/COT est négativement corrélé à la quantité d'humine ($P=1,762e-09$), ce qui peut s'expliquer par les propriétés de cette fraction humique : insoluble et constituant la majorité du carbone des substances humiques (Reddy and DeLaune, 2008).

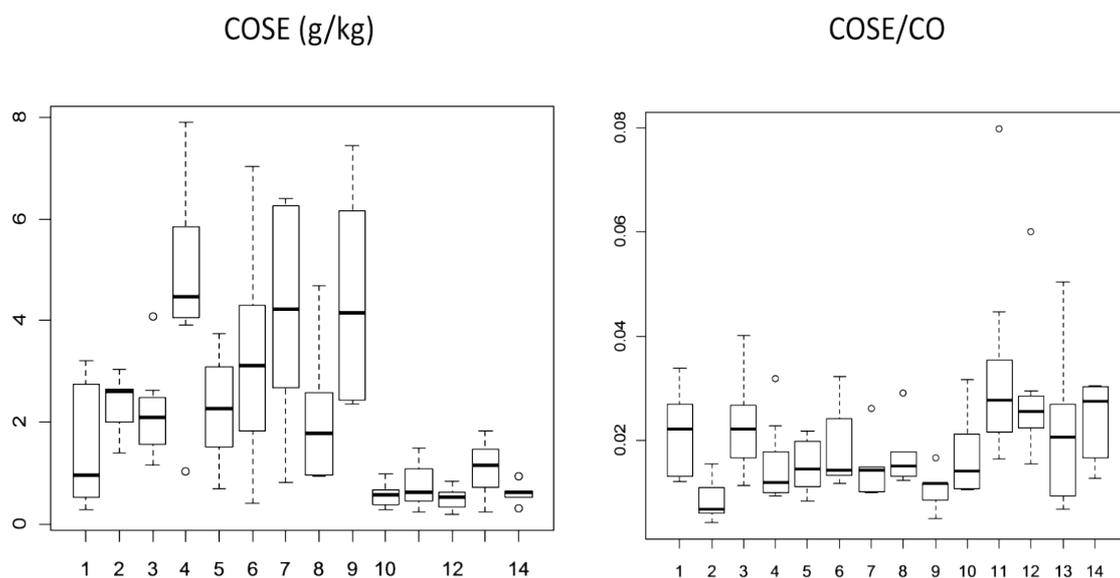


Figure 14. Représentation de la quantité de carbone organique soluble dans l'eau (COSE) et du rapport carbone organique soluble dans l'eau sur carbone organique total (COSE/CO) des sol pour chaque habitat CORINE.

Le graphique ci-dessous (Figure 15) représentant la proportion de chaque groupe de substances humiques, met en évidence les particularités des sols des habitats strictement aquatiques, qui présentent une proportion des différentes fractions humiques différente de celle des autres habitats. En effet, l'humine, fraction la moins dégradabile, représente une part très importante du carbone organique de ces sols alors que les fractions fulviques et humiques sont relativement marginales. Cela suggère que la dégradation de la matière organique est particulièrement efficace dans ces habitats, et que seule la fraction la plus réfractaire de cette MO persiste.

Les milieux aquatiques échantillonnés seraient donc de plus faibles puits de carbone que les zones humides terrestres.

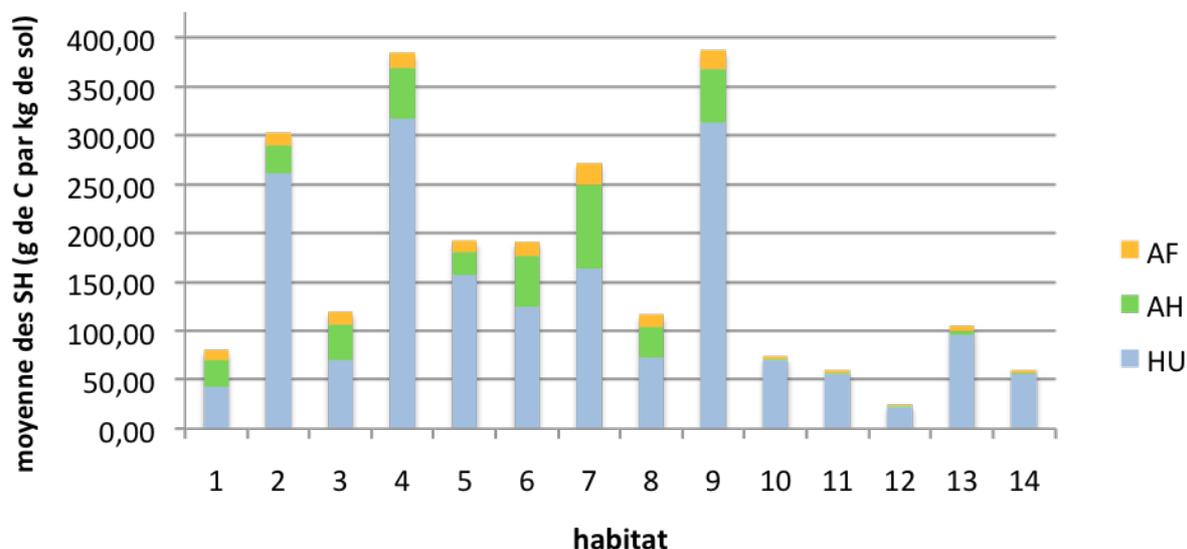


Figure 15. Fractions humiques des sols de chaque habitat CORINE.
(AF = acide fulvique, AH = acide humique et HU = humine)

- | | |
|---------------------------------------|---|
| 1- <i>Phragmites australis</i> | 8- <i>Juncus acutiflorus</i> |
| 2- <i>Cladium mariscus</i> | 9- <i>Carex lasiocarpa</i> |
| 3- <i>Filipendula ulmaria</i> | 10- <i>Potamogeton coloratus</i> |
| 4- <i>Sphagnum</i> sp. | 11- <i>Berula erecta</i> , <i>Groenlandia densa</i> ... |
| 5- <i>Schoenus nigricans</i> | 12- <i>Potamogeton nodosus</i> , <i>P. pectinatus</i> ... |
| 6- <i>Molinia caerulea</i> (calcaire) | 13- <i>Nuphar</i> sp. |
| 7- <i>Molinia caerulea</i> (acide) | 14- <i>Chara</i> sp. |

Les analyses ne sont pas encore poussées à leur terme, cependant, la distribution du ratio C_{AH}/C_{AF} par habitat Corine (Figure 16) suggère un effet de la qualité de la litière dans les patrons observés. En effet, le ratio est faible dans les milieux aquatiques permanents, peuplés d'espèces aquatiques produisant une litière a priori peu réfractaire à la dégradation, car ces végétaux présentent une forte teneur en eau, et des teneurs en tissus de soutien faibles. Il est également faible en moyenne dans les zones humides peuplées d'espèces caduques telles que *Phragmites australis* ou *Filipendula ulmaria* (ce dernier habitat présente cependant une très forte variabilité inter-sites). Ces espèces, présentent une durée de vie des feuilles plus faible que les espèces sempervirentes, et produisent, en milieu terrestre, une litière plus rapidement biodégradable (Cornwell, 2008). On peut donc faire l'hypothèse que ce patron soit également observé en milieu aquatique et humide. Enfin, les peuplements à *Juncus acutiflorus*, dont les tiges sont bisannuelles, et peut être également les peuplements à *Carex lasiocarpa*, pourraient produire une litière plus réfractaire, du fait d'une durée de vie des feuillages plus élevés, et donc une plus grande richesse de ceux ci en composés réfractaires (Cornelissen *et al.* 1999 ; Cornelissen, 1996).

Ce rapport pourrait donc être un indicateur de la dégradabilité des végétaux. D'autres études sont cependant nécessaires pour valider cette hypothèse. En effet, les valeurs observées pour certains habitats (n° 4, 5, 6 et 7) laisse penser que ce

ratio dépend d'effets combinés de plusieurs facteurs, la dégradabilité des végétaux n'étant que l'un d'entre eux.

Les sols de l'habitat dominé par *Schoenus nigricans* (hab. n° 5) ont un ratio C_{AH}/C_{AF} relativement faible, alors que l'espèce dominante est sempervirente donc théoriquement assez réfractaire à la dégradation. A l'inverse, les sols des tourbières acides à Sphaignes ont un ratio C_{AH}/C_{AF} élevé alors que ce genre de bryophyte contient énormément d'eau et très peu de tissus de soutien. On sait par ailleurs que les Sphaignes produisent des polyphénols (Jassey *et al.* 2011), diminuant potentiellement les activités microbiennes. En outre, on peut remarquer que le ratio C_{AH}/C_{AF} des sols des moliniaies (espèce vivace) est différent en contexte calcaire ou acide (respectivement habitat n°6 et 7). En effet, les sols des prairies calcaires à molinie ont un ratio en moyenne inférieur à ceux des moliniaies acides mais surtout nettement plus variables. Pour comprendre ce résultat, il faut prendre en compte la méthode utilisée puisque les 3 fractions sont déterminées à partir de leur solubilité dans les bases et les acides. La fraction fulvique est extraite par une solution d'acide chlorhydrique tandis que la fraction humique l'est par une solution d'hydroxyde de sodium.

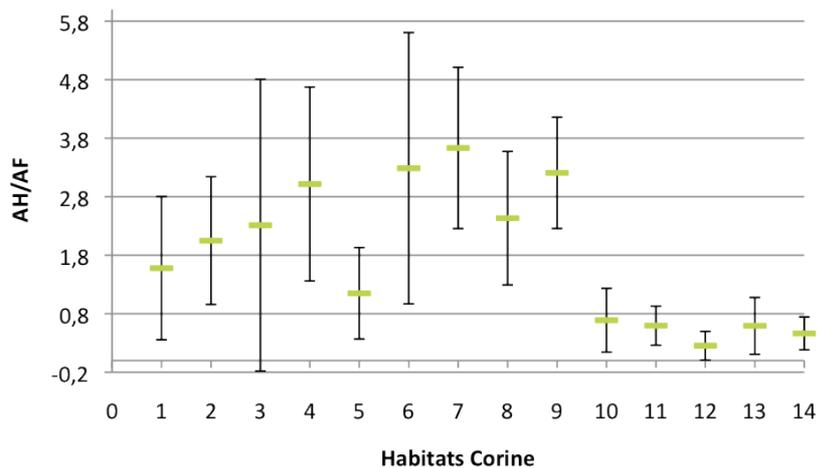


Figure 16. Valeur (moyenne \pm écart type) du rapport C_{AH}/C_{AF} des sols pour chaque habitat CORINE.

Afin de ne pas avoir d'« effet concentration » qui distinguerait seulement les habitats riches des habitats pauvres en COT (ou CO), l'ensemble des paramètres a été exprimé en proportion de la concentration en COT du site correspondant. Les habitats strictement aquatiques (n°10 à 14) ont été analysés séparément des autres habitats plus terrestres (n°1 à 9).

Les résultats de l'ACPn pour les habitats terrestres (Figure 17) permettent de discriminer sur l'axe 1 les grands groupes d'habitats CORINE. En effet, les tourbières et les marais ont des teneurs en humine plus importante, donc une MO qui contient une plus forte composante réfractaire que les prairies humides, plus riches en acides humiques et fulviques. Le fonctionnement hydrologique pourrait être un facteur explicatif puisque les milieux aquatiques eux aussi, présentent une MO principalement composée d'humine. L'humification de la MO serait plus complète en

conditions de saturation en eau, et l'on rencontrerait essentiellement la fraction la plus réfractaire de la MO dans ces sols, c'est à dire l'humine. Les prairies humides subissant généralement des assecs estivaux, la proportion d'humine y est moins importante.

On peut noter la très forte dispersion des sites de l'habitat n°1, dominé par *Phragmites australis*. Cette dispersion est étonnante, si l'on considère que la MO est principalement issue de *Phragmites*. Cela suggère soit que les conditions hydrologiques, physico-chimiques, ou climatiques locales des stations, agissent fortement sur la dégradation de la MO, soit elles agissent sur la qualité de la litière végétale produite par *Phragmites australis*.

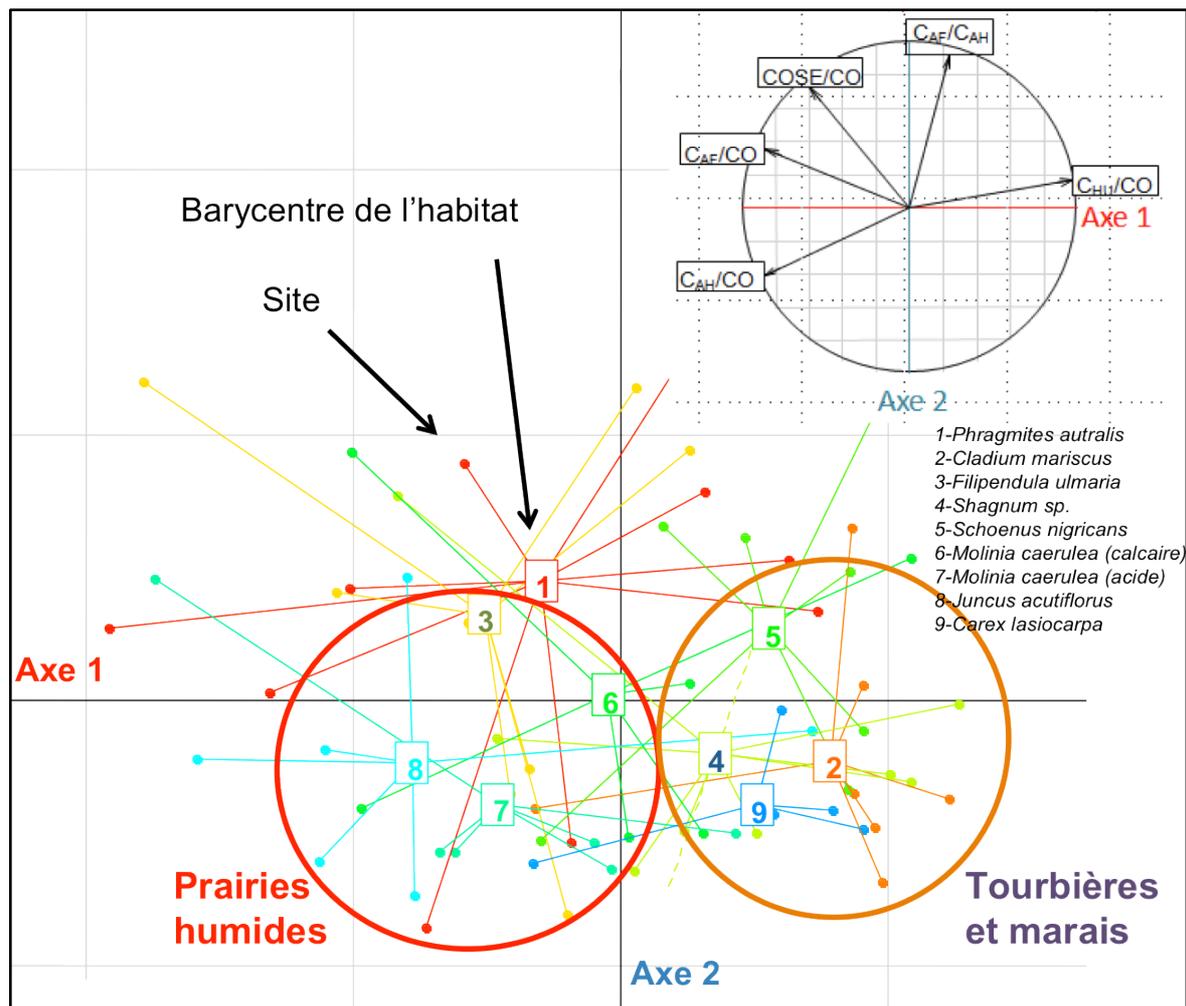


Figure 17. Cercle des corrélations et carte factorielle F1-F2 de l'ACPn des différentes fractions humiques, du COT et du COSE dans les habitats « terrestres » (habitat n°1 à 9) Chaque site est relié au barycentre de l'habitat auquel il appartient.

CO : Carbone organique, COSE/CO : ratio entre le carbone organique soluble dans l'eau et le carbone organique total, C_{AF}/CO : ratio entre le carbone de la fraction fulvique du sol et sa teneur en carbone organique, C_{AH}/CO : ratio entre le carbone de la fraction humique du sol et sa teneur en carbone organique, C_{HU}/CO : ratio entre le carbone de l'humine du sol et sa teneur en carbone organique,

L'analyse portant sur les sites strictement aquatiques (Figure 18) montre une moins bonne discrimination moyenne des habitats (barycentres rapprochés sur la carte factorielle), et une plus grande dispersion des répliquats. Les habitats sont cependant répartis le long d'un axe qui peut être assimilé à un axe d'eutrophisation croissante, si l'on s'en réfère à la valeur indicatrice des peuplements végétaux. Les sites de l'habitat 10 (considéré comme oligotrophe) ont un rapport C_{AH}/C_{AF} plus faible que les sites appartenant à l'habitat 12 (eutrophe), suggérant une moins bonne dégradation de la MO dans les habitats oligotrophes. Les conditions oligotrophes sont des conditions de stress trophique pour les végétaux, et la littérature considère que les espèces croissant en condition de stress produisent des tissus à longue durée de vie, donc, moins dégradables, car plus riches en substances réfractaires (Hobbie, 1992). En outre, plusieurs études (Kuiters, 1990; Lambers, 1993; Hartley *et al.* 1995) ont montré qu'une faible disponibilité des nutriments dans le sol correspondait généralement à des concentrations relativement fortes de composés phénoliques (notamment des lignines), dont certains agiraient comme des substances de défense.

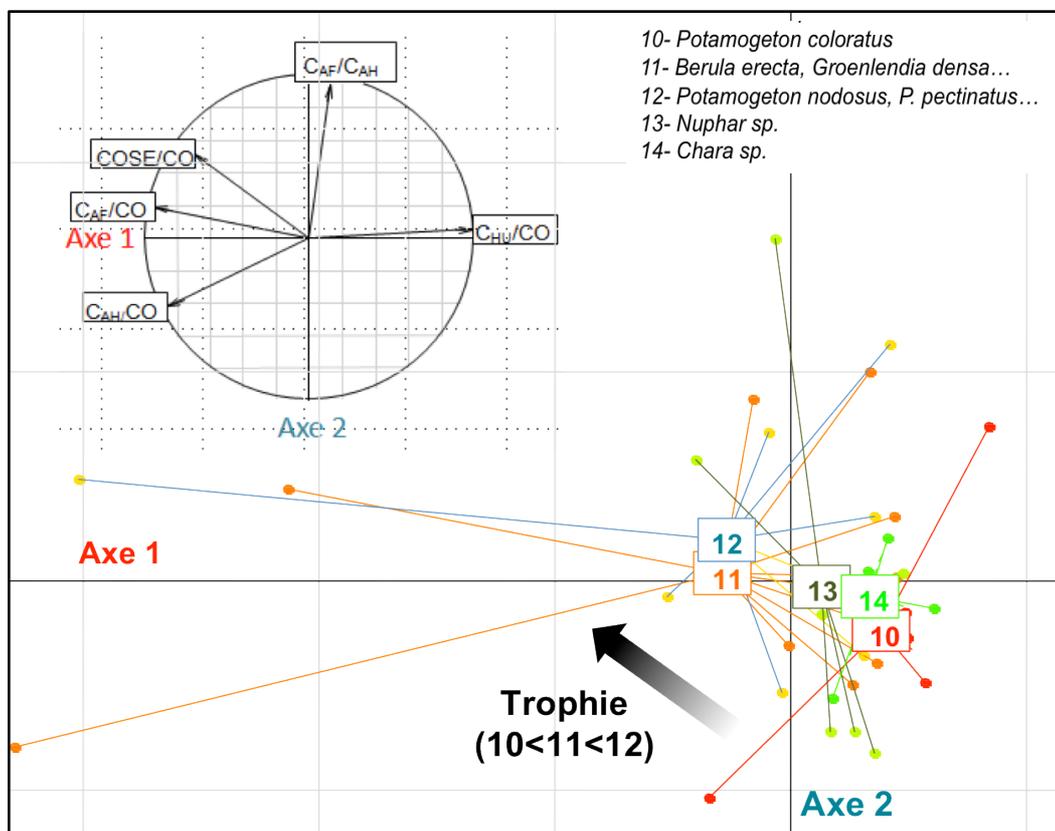
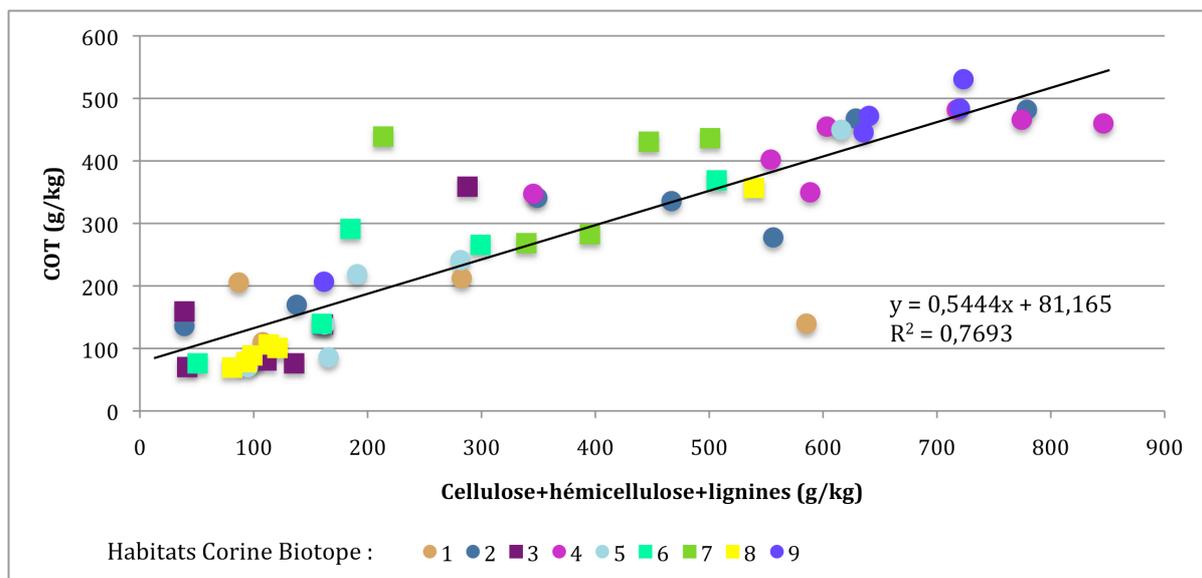


Figure 18. Cercle des corrélations et carte factorielle F1-F2 de l'ACPn des différentes fractions humiques, du COT et du COSE dans les habitats aquatiques. Chaque site est relié au barycentre de l'habitat auquel il appartient.

CO : Carbone organique, COSE/CO : ratio entre le carbone organique soluble dans l'eau et le carbone organique total, C_{AF}/CO : ratio entre le carbone de la fraction fulvique du sol et sa teneur en carbone organique, C_{AH}/CO : ratio entre le carbone de la fraction humique du sol et sa teneur en carbone organique, C_{HU}/CO : ratio entre le carbone de l'humine du sol et sa teneur en carbone organique,

Les résultats du fractionnement biochimique (cumul de la cellulose, de l'hémicellulose et des lignines en g par kg de sol sec) sont présentés dans la Figure 19. Pour des raisons analytiques, ce dosage n'a pu être réalisé que pour les sols contenant une quantité suffisante de MO (soit des valeurs > 100 g/kg). Les sites des habitats strictement aquatiques ont donc été exclus, ainsi que quelques sites « terrestres ». On remarque que la concentration cumulée de cellulose, d'hémicellulose et de lignines est relativement homogène dans les différents sites répliqués d'un habitat donné, ce qui est conforme à l'hypothèse que cette concentration serait fortement corrélée à la composition chimique des litières végétales dans l'habitat considéré, et donc, à la composition des communautés végétales. Cependant, certains sites-répliqués ont des valeurs divergentes (beaucoup plus élevées, ou beaucoup plus faibles) au sein de leur habitat Corine (eg. Habitat n°1 et 7). L'analyse plus fine des sites soulève deux hypothèses pour expliquer ces divergences. Les différences pourraient être dues à une localisation plus méridionale, ou plus froide, et donc un climat respectivement plus favorable ou au contraire moins favorable à la dégradation de la MO, qui expliquerait des valeurs plus faibles ou plus élevées dans le répliquat considéré, comparativement aux autres répliquats. Un processus d'eutrophisation pourrait également conduire à augmenter la productivité végétale, tout en produisant des tissus moins réfractaires, plus dégradables.



1. *Phragmites australis*
2. *Cladium mariscus*
3. *Filipendula ulmaria*
4. *Shagnum sp.*
5. *Schoenus nigricans*
6. *Molinia caerulea (calcaire)*
7. *Molinia caerulea (acide)*
8. *Juncus acutiflorus*
9. *Carex lasiocarpa*

Figure 19. Cumul de la cellulose, de l'hémicellulose et des lignines pour l'ensemble des sites des habitats de zones humides (de 1 à 9) et part de ces substances dans la MOS

2.4 – Phytomètres : fertilité et invasibilité

Ce travail a été réalisé dans le cadre du stage de M2 de Marika Imbert.

Une expérimentation en conditions contrôlées, consistant à faire pousser 4 phytomètres sur les sols collectés dans 75 zones humides (5 par habitat) a été mise en place. Deux espèces natives (*Deschampsia cespitosa* et *Mentha aquatica*) ont été choisies dans l'objectif d'évaluer la fertilité exprimée des sols et de la comparer avec les niveaux de nutriments mesurés dans ces derniers. Deux espèces exotiques et reconnues comme invasives (*Fallopia bohemica* et *Ludwigia peploides*) ont été sélectionnées pour d'une part, étudier la capacité de ces plantes à s'établir et à croître sur des sols de zones humides très variés, donc à apprécier la vulnérabilité potentielle de ces écosystèmes face aux invasions biologiques, et d'autre part de mieux comprendre les liens entre invasibilité et niveau trophique. De petits tronçons de tige, avec un nœud portant éventuellement des racines adventices ont été utilisés pour *Ludwigia* et pour *Mentha*. Pour *Fallopia* et *Deschampsia*, ce sont des graines germées qui ont été utilisées (Figure 20).

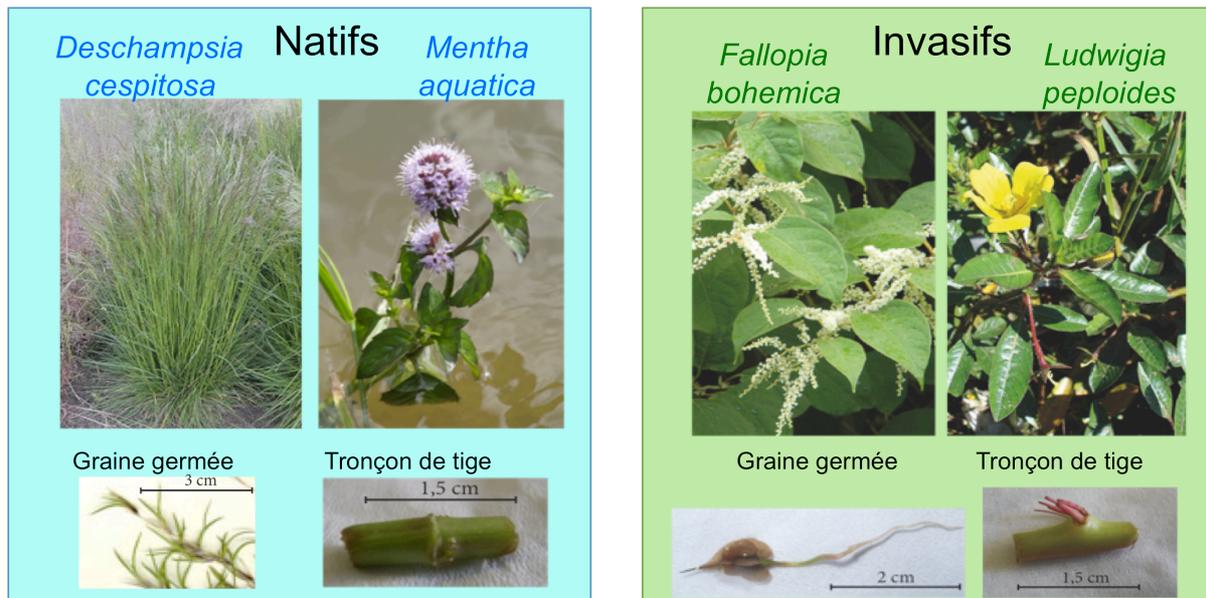


Figure 20. Phytomètres et propagules utilisées

Pour chaque sol (75 sols) et chaque phytomètre (4 espèces), 8 pots (5 cm de diamètre) ont été remplis de sol sur 3 cm d'épaisseur. Dans chacun de ces pots, 4 individus ont été déposés à la surface du sol après avoir été pesés, à raison de 32 réplicats par phytomètre et par sol. Les pots ont été maintenus pendant 42 jours en conditions contrôlée (photopériode 12-12h, 20°C, maintenus humides par ajout d'eau déminéralisée et maintien dans des boîtes plexiglas couvertes). A la fin de la période de culture, les individus ont été récoltés et pesés. Les taux de survie (en %) et le taux de croissance relative ou RGR (en %) ($RGR = \frac{\text{masse finale} - \text{masse initiale}}{\text{masse initiale}}$) ont été calculés pour chaque phytomètre et chaque sol.

a) Statut trophique

Les graphiques ci-dessous (Figure 21) présentent par habitat CORINE (n°1 à 14) le taux de survie et le taux de croissance relative des deux phytomètres natifs. Le succès (survie et croissance) de *Deschampsia cespitosa* est significativement meilleur que celui de *Mentha aquatica*. L'effet habitat sur le succès des phytomètres natifs a été testé statistiquement (modèle linéaire généralisé mixte pour la survie et modèle linéaire mixte pour la RGR) et seules la croissance de *Deschampsia* varie significativement selon les habitats ($p = 0,0126$).

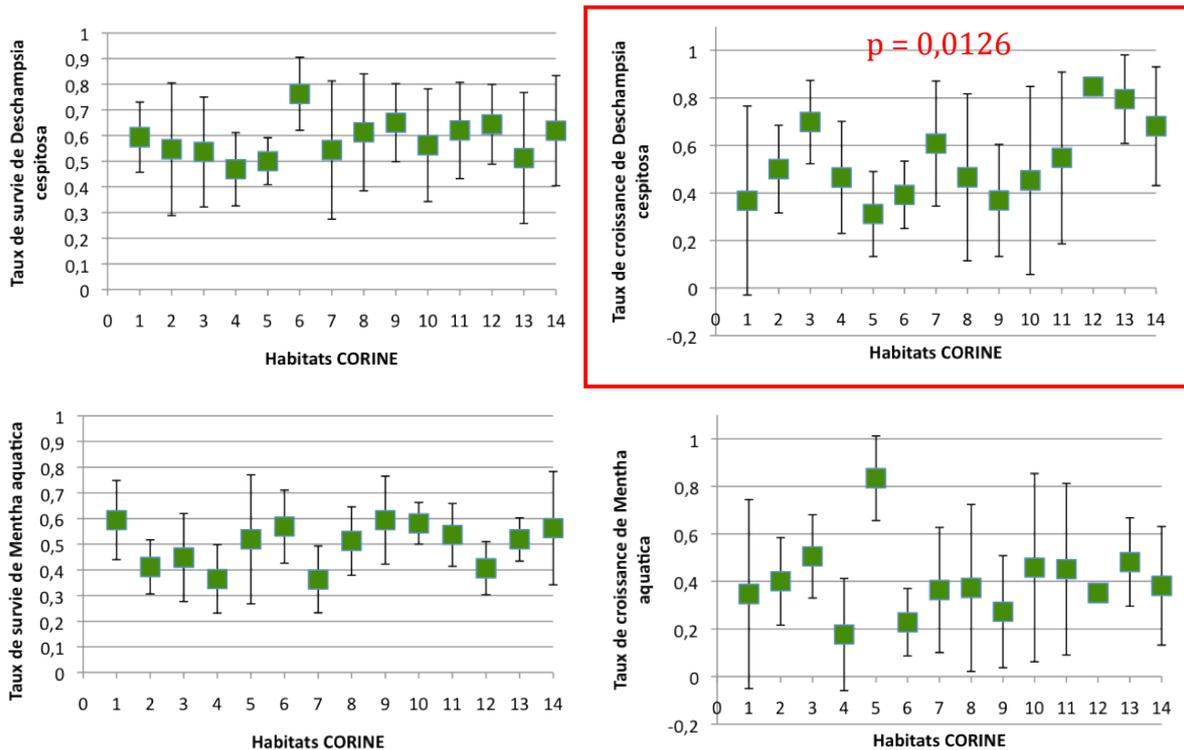


Figure 21. Taux de survie et de croissance relative (moyenne \pm écart type) des phytomètres natifs par habitats CORINE (1 à 14).

- | | |
|---------------------------------------|---|
| 1- <i>Phragmites australis</i> | 8- <i>Juncus acutiflorus</i> |
| 2- <i>Cladium mariscus</i> | 9- <i>Carex lasiocarpa</i> |
| 3- <i>Filipendula ulmaria</i> | 10- <i>Potamogeton coloratus</i> |
| 4- <i>Sphagnum</i> sp. | 11- <i>Berula erecta</i> , <i>Groenlenda densa</i> ... |
| 5- <i>Schoenus nigricans</i> | 12- <i>Potamogeton nodosus</i> , <i>P. pectinatus</i> ... |
| 6- <i>Molinia caerulea</i> (calcaire) | 13- <i>Nuphar</i> sp. |
| 7- <i>Molinia caerulea</i> (acide) | 14- <i>Chara</i> sp. |

Le tableau suivant (Figure 22) synthétise sous forme de tableau les relations (testées par des modèles linéaires généralisés mixtes et des modèles linéaires mixtes) entre le succès des phytomètres natifs et d'une part, les 3 premiers axes de l'ACPn de la chimie du sol (cf. p 10), et d'autre part, les paramètres physico-chimiques considérés individuellement (régressions hiérarchiques multiples).

La croissance de *Deschampsia* est corrélée positivement aux axes 2 et 3 de l'ACP (axes auxquels sont corrélés les principaux éléments nutritifs et en particulier les phosphates). Cependant, à l'exception du phosphore total, aucun de ces paramètres n'est corrélé individuellement à la RGR de ce phytomètre. Ces résultats montrent que *Deschampsia cespitosa* traduit bien l'effet synergique des différents nutriments,

donc le niveau trophique global des sols. Cette espèce est un bon indicateur de la fertilité relative des sols, et en particulier du niveau de phosphore dont l'effet plus fertilisant que l'azote a été montré, notamment dans les prairies humides (Ceulemans *et al.* 2011). Cependant, *Deschampsia cespitosa* apparaît défavorisée par des sols très riches en matière organique et acides, ce qui restreint ses conditions d'utilisation comme indicateur de trophie pour ces habitats extrêmes.

La croissance de *Mentha aquatica* n'est pas corrélée significativement aux niveaux de nutriments dans le sol, mais cela pourrait s'expliquer par un temps de culture trop court pour cette espèce, qui n'aurait pas permis aux fragments de compenser les pertes de biomasse induites par le bouturage. Ce temps de compensation pourrait être plus élevé pour des fragments végétatifs, qui doivent régénérer racines et organes photosynthétiques, que pour des juvéniles issus de semences, qui sont des organismes complets, possédant racines et feuilles. Il n'est par conséquent pas possible de conclure sur la valeur de *Mentha* comme phytomètre indicatif du degré de trophie des sols. Il faudrait pour cette espèce, soit avoir recours à des graines germées (difficiles à obtenir en grande quantité), soit travailler avec des temps de culture plus longs.

		Coordonnées factorielles de l'ACPn			Paramètres physico-chimiques		
		- Axe 1 +	- Axe 2 +	- Axe 3 +	- PO ₄ +	- PT +	- COT+ - CI +
	Survie		p = 0,0176 ▶				
	Croissance	p = 0,0002 ▶	p = 0,0000 ▶	p = 0,0409 ▶		p = 0,0147 ▶	
	Survie				p = 0,0412 ▶		p = 0,0358 ▶
	Croissance					p = 0,0226 ▶	p = 0,0074 ▶

 = corrélation positive
  = corrélation négative

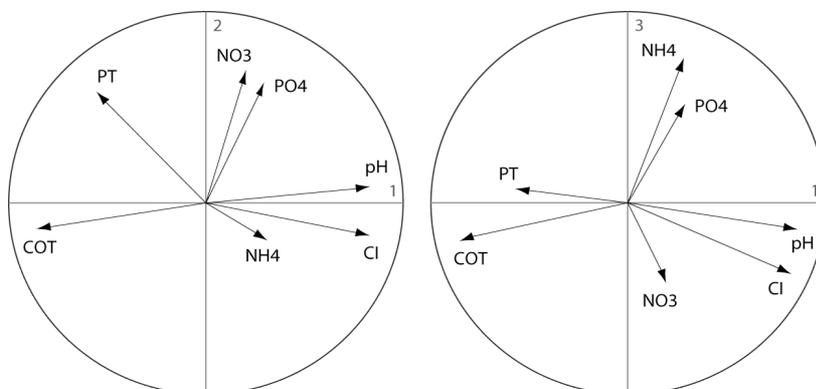


Figure 22. Tableau des relations entre phytomètres natifs et chimie. Cercles des corrélations pour les axes 1, 2 et 3 de l'ACPn de la chimie (cf. p15)

b) Vulnérabilité aux invasions biologiques

La figure 23, présentant le succès des phytomètres invasifs, confirme la très forte capacité d'établissement (survie) de ces deux espèces. Seule la survie de *Ludwigia peploides* varie significativement selon les habitats CORINE ($p = 0,0148$). La vitesse de croissance relative de *Fallopia bohemica* est particulièrement élevée alors que celle de *Ludwigia peploides* est souvent négative. L'utilisation de fragments végétatifs est potentiellement à l'origine de cette forte différence de succès puisqu'un grand nombre de tronçons de *Ludwigia* on survécu, mais sans compenser, à la fin de l'expérimentation, la biomasse perdue du fragment bouturé.

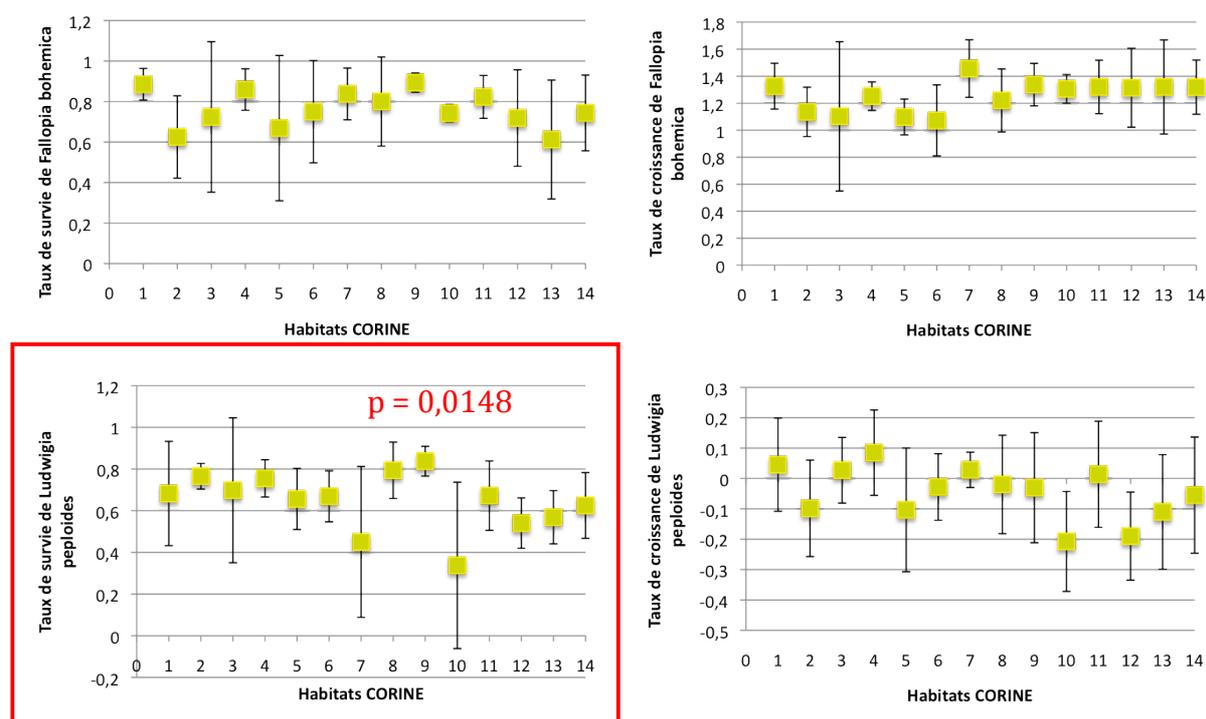
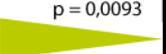
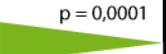


Figure 23. Taux de survie et de croissance relative (moyenne \pm écart type) des phytomètres invasifs par habitats CORINE (1 à 14).

Le tableau (Figure 24) synthétise les résultats des relations (testées par des modèles linéaires généralisés mixtes et des modèles linéaires mixtes) entre le succès des phytomètres invasifs et d'une part, les 3 premiers axes de l'ACPn de la chimie du sol (cf. p10), et d'autre part, les paramètres physico-chimiques considérés individuellement (régressions hiérarchiques multiples).

Les deux espèces présentent un meilleur succès sur des sols acides, riches en matière organique, en ammonium et en phosphate (corrélation positive avec l'axe 3 de l'ACP) et pauvre en carbonates. La croissance de *Fallopia bohemica* n'est corrélée à aucun des paramètres physico-chimiques mesurés alors que cette espèce présente le meilleur succès parmi les phytomètres utilisés. Sa croissance semble donc indépendante du niveau trophique des sols sur la durée de culture, ce qui pourrait s'expliquer soit par d'importantes réserves dans la graine, soit à une grande efficacité à capter les nutriments. On remarque cependant que la croissance de

Fallopia est nettement meilleure sur des sols acides, Le fort contraste de la RGR de ce phytomètre entre les sols des moliniaies acides (habitat n°7) et les sols des moliniaies calcaires (habitat n°6) montre bien cette préférence (Figure 23).

		Coordonnées factorielles de l'ACPn			Paramètres physico-chimiques	
		- Axe 1 +	- Axe 2 +	- Axe 3 +	- CI +	- pH +
	Survie	 p = 0,0000		 p = 0,0018	 p = 0,0048	
	Croissance	 p = 0,0000		 p = 0,0106		 p = 0,0093
	Survie	 p = 0,0000		 p = 0,0077		 p = 0,0001
	Croissance					

 = corrélation positive  = corrélation négative

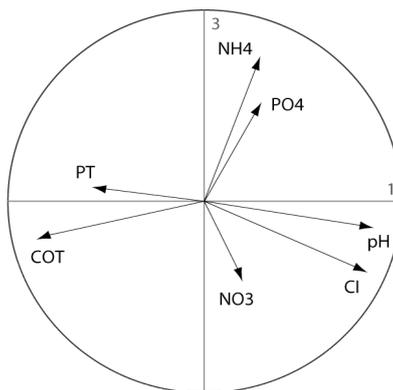
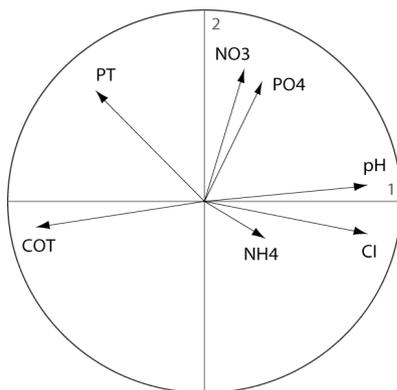


Figure 24. Figure 19. Tableau des relations entre phytomètres invasifs et chimie. Cercles des corrélations pour les axes 1, 2 et 3 de l'ACPn de la chimie (cf. p15)

Malgré ces nuances, les résultats montrent cependant que les sols de tous les habitats choisis sont propices à l'implantation et au développement de ces 2 espèces invasives. L'invasibilité des 14 habitats CORINE sélectionnés aux invasions biologiques est donc potentielle. Cependant, il convient de garder à l'esprit que l'expérimentation est réalisée en conditions contrôlées, qui ne prennent pas en compte les variations climatiques, hydrologiques et les phénomènes de compétition qui pourraient se réaliser *in situ* (eg. interactions allélopathiques).

2.4 – Tableaux de synthèse de la phase 1

a) Indicateurs

	Paramètres/indicateurs	Description	Signification du paramètre	Pouvoir indicateur observé	Conditions d'utilisation	Niveau de validité
Nutriments du sol	ammonium (N-NH ₄ ⁺) azote ammoniacal (mg/kg de sol sec)	Le cation ammonium est une forme très biodisponible et soluble de l'azote (élément chimique essentiel à la vie).	Rôle important dans le statut trophique. L'ammonium provient de la décomposition de la matière organique (MO) et/ou de la réduction des nitrates (en condition anaérobie). Sa présence en grande quantité, indique une pollution par des rejets organiques et/ou une hypoxie ponctuelle ou chronique. L'ammonium est utilisé comme fertilisant agricole mais en contexte aérobie, l'azote de NH ₄ est rapidement oxydé et se transforme en NO ₃ . Peut se transformer en ammoniac (NH ₃) -phytotoxique- si le pH et la température sont élevés.	L'ensemble des habitats "terrestres" (n°1 à 9) présentent des concentrations en NH ₄ dans le sol très bas, du fait d'une bonne oxygénation des sols liée aux exondations et/ou aux apports phréatiques. Les habitats n°11 et 12 présentent des teneurs élevées et/ou très variables de NH ₄ , ce qui suggère des problèmes d'hypoxie ponctuelle ou chronique et potentiellement des risques de toxicité (NH ₃) dans certains sites.	Le niveau de NH ₄ peut varier fortement dans le temps (parfois dans la journée), ce qui limite fortement son utilisation comme indicateur s'il n'est pas mesuré de manière récurrente le long d'un cycle saisonnier.	Suivi saisonnier (phase 2)
	nitrates (N-NO ₃ ⁻) (mg/kg de sol sec)	Forme hautement biodisponible et très soluble de l'azote (élément chimique essentiel à la vie).	Rôle important dans le statut trophique. La nitrification de l'azote ammoniacal (en condition aérobie) conduit à la production de nitrates. Les rejets anthropiques (fertilisation agricole, assainissement, etc.) peuvent être une source majeure de nitrates dans les zones humides compte tenu de la forte mobilité de NO ₃ dans le sol. La dénitrification (en condition anaérobie) qui conduit au relargage de l'azote sous forme gazeuse et l'exportation via les eaux ou la biomasse sont les deux modes d'élimination des nitrates d'une zone humide.	L'absence (ou un niveau très bas) de NO ₃ (habitat n°4, 8, 9, 11 et 12) peut indiquer soit un milieu oligotrophe soit un fort potentiel de dénitrification (hypoxie). Les habitats riches en NO ₃ présentent, à l'exception de l'habitat n°3, une forte variabilité intra-habitats de la concentration en nitrates, qui suggère des conditions d'oxygénation variables d'un site à l'autre ou d'une date à l'autre et/ou des pollutions locales (par ruissellement ou directement par la nappe). L'absence d'impact apparent sur l'appartenance phytosociologique souligne le peu d'impact de ce paramètre sur les processus d'eutrophisation et les communautés végétales.	Le niveau de NO ₃ dans le sol peut fortement varier en fonction des événements pluvieux (lessivage) et de l'oxygénation du sol (dénitrification), ce qui limite fortement son utilisation comme indicateur. La paramètre peut cependant être utilisé dans certains cas comme traceur de nappe (contamination des aquifères par les nitrates d'origine agricole en plaine alluviale).	Suivi saisonnier (phase 2)
	phosphates (P-PO ₄ ⁻³) orthophosphates (mg/kg de sol sec)	Forme quasi-exclusive du phosphore (élément chimique essentiel à la vie) biodisponible.	Rôle majeur dans le statut trophique des zones humides puisque PO ₄ est l'élément le plus limitant de la productivité végétale (en générale devant l'azote) dans les écosystèmes, en particulier dans les milieux aquatiques. Rôle primordiale dans les processus d'eutrophisation. De fortes teneurs en PO ₄ peuvent conduire à des processus d'eutrophisation et des phases d'anoxie. La biodisponibilité de PO ₄ dépend fortement du contexte physico-chimique, notamment du pH (complexation avec minéraux si pH extrême).	Deux habitats (n° 6 et 9) présentent des concentrations très basses et très homogènes de PO ₄ , ce qui confirme le statut oligotrophe de ces communautés végétales. Les habitats n° 4, 5, 7, 11, 13 et 14 ont des teneurs relativement basses et homogènes de PO ₄ , ce qui peut être interprété soit comme de l'oligotrophie soit comme le résultat de l'immobilisation des phosphore dans la biomasse et donc cacher un niveau trophique plus important.	Le niveau de PO ₄ peut varier fortement dans le temps (parfois dans la journée), ce qui limite fortement son utilisation comme indicateur s'il n'est pas mesuré de manière récurrente le long d'un cycle saisonnier.	Suivi saisonnier (phase 2)
	phosphore total (PT) (mg/kg de sol sec)	Ensemble du phosphore (élément chimique essentiel à la vie) soluble ou peu soluble, majoritairement non biodisponible	Indicatif du stock de phosphore partiellement biodisponible, et dont la biodisponibilité peut augmenter (ou diminuer) si certaines conditions physico-chimiques sont remplies. Le phosphore total comprend principalement le phosphore organique, les phosphates combinés (non ou très faiblement disponibles) avec d'autres éléments (fer, calcium, aluminium, magnésium, etc.) et les orthophosphates (biodisponibles). De fortes teneurs en P total alliées à la présence de communautés végétales associées à des conditions oligotrophes peuvent témoigner d'une d'eutrophisation masquée (non exprimée), qui peut s'exprimer en fonction d'une modification des conditions physico-chimiques.	Seuls quatre habitats (n° 2, 9, 10, 13 et 14) ont une faible variabilité intra-sites répliqués pour le phosphore total. Compte tenu de la relative stabilité temporelle de ce paramètre, il semblerait que les mesures effectuées en 2010 informent sur les valeurs "normales" de P total pour chacun de ces habitats, et soulignent la forte variabilité potentielle de ce paramètre dans les sols, même au sein d'un habitat donné.	Paramètre <i>a priori</i> relativement stable dans le temps	Suivi saisonnier (phase 2)
Autres paramètres physico-chimiques du sol	carbone inorganique (CI) carbonates (CO ₃ ²⁻) (g/kg de sol sec)	Majoritairement composé de carbonates de calcium	Informe sur la géologie du bassin versant et le fonctionnement hydrologique (origine des eaux). Les eaux pluviales et la matière organique sont acides et favorisent les processus naturels d'acidification. Les carbonates tamponnent ce processus. Les carbonates de calcium peuvent se combiner avec les phosphates (immobilisation).	Quatre habitats acides (n° 4, 7, 8 et 9) apparaissent totalement dépourvus de carbonates. Plusieurs autres habitats (n° 5, 6 et 11) présentent des concentrations très variables en carbone inorganique indiquant l'indifférence des communautés végétales concernées vis à vis de la concentration en carbonates dans le sol.	Paramètre <i>a priori</i> relativement stable dans le temps. Seule l'absence de CI semble discriminer quelques habitats.	Suivi saisonnier (phase 2)
	pH	Le potentiel hydrogène (ou pH) mesure l'activité chimique des ions hydrogènes (H ⁺)	Le pH joue un rôle essentiel dans la capacité d'assimilation des nutriments par les végétaux (PH optimal de neutre à modérément acide) et des oligo-éléments, mais également des métaux lourds. Un pH acide limite l'activité microbiologique et la minéralisation de la MO.	On peut distinguer les habitats strictement acides : n° 4, 7 et 8; les habitats strictement et fortement alcalins : n° 10, 12, 13 et 14; les habitats modérément alcalins : 2, 3, 5 et 12; et les habitats relativement neutres avec une variabilité souvent importante : n° 1, 6 et 9		Suivi saisonnier (phase 2)
Matière organique du sol (MOS)	carbone organique total (COT) (g/kg de sol sec)	La teneur en COT est directement liée à la teneur en matière organique (MO) du sol.	Informe sur la proportion de matière organique contenue dans le sol. Une forte proportion en carbone organique peut signifier soit une forte productivité végétale, soit une faible vitesse de dégradation de la matière organique (vitesse production > vitesse dégradation). Les facteurs (biotiques et abiotiques) qui limitent la minéralisation de la MO sont principalement : l'hypoxie, un climat froid et/ou un pH acide limitant l'activité des microorganismes, une MO peu dégradable. La principale mécanique favorisant la production est l'eutrophisation, qui favorise les plantes de grandes tailles à forte biomasse et à croissance rapide.	Les habitats aquatiques (sauf les nupharaires) sont tous et de manière homogène pauvres en COT. Les autres habitats présentent une variabilité nettement plus importante. On peut cependant distinguer les habitats très riches en COT qui correspondent à des tourbières : n° 2, 4 et 9. Les communautés réputées acidophiles sont associées à des sites riches en MO, et donc avec des concentrations fortes en COT.	Paramètre <i>a priori</i> relativement stable dans le temps. Forte variabilité intra-habitats mais les moyennes de COT par habitats semblent bien différenciées.	Suivi saisonnier (phase 2)
	azote total (NT) (g/kg de sol sec)	L'azote total est constitué très majoritairement d'azote organique.	L'azote total est fortement corrélé à la teneur en matière organique du sol. La minéralisation de l'azote organique relargue dans le milieu du NH ₄ . Le rapport COT/NT indique généralement le niveau d'humification de la MOS, mais il dépend aussi des caractéristiques de la MO d'origine.	Les habitats n° 3 et 6 ont un ratio C/N bas et très homogène, les habitats n° 7 et 14 ont également un ratio très homogène mais légèrement supérieur	Paramètre <i>a priori</i> relativement stable dans le temps	Suivi saisonnier (phase 2)
	Substances humiques (g de C/kg de sol sec)	Acides fulviques (AF), acide humiques (AH) et humine (HU).	Ces trois composantes, qui constituent une des fractions les plus importantes de l'humus (constitué de MO plus ou moins dégradée), ont une dégradabilité décroissante. La proportion de ces différentes substances dans la MOS informerai sur les conditions d'humification (saturation en eau permanente ou temporaire), et sur la dégradabilité des végétaux constituant la MOS (AH/AF).	Une forte proportion d'humine correspondrait à une humification en condition saturée, avec conservation de la phase la plus réfractaire des substances humiques, alors qu'une forte proportion d'AF et d'AH correspondrait à des écosystèmes dans lesquels les conditions de dégradation de la MO seraient moins efficaces. Un ratio AH/AF élevé indiquerait une matière végétale fortement réfractaire à la dégradation.	Paramètre <i>a priori</i> relativement stable dans le temps	Probable / à valider
	Carbone organique soluble dans l'eau (COSE) (g/kg de sol sec)	Extraction de la fraction labile du carbone organique du sol	Informe sur la proportion de la MOS soluble dans l'eau, partiellement dégradée (petites molécules qui peuvent être cependant très réfractaires à la dégradation) et potentiellement exportable sous forme dissoute.	Le ratio COSE/COT est inversement corrélé à la quantité d'humine dans les sols. Il semble que la faible labilité de la MO corresponde également à des sols où la MOS est stabilisée, donc bien humifiés et contenant beaucoup d'humine.	Paramètre <i>a priori</i> relativement stable dans le temps	
Fractionnement biochimique (g/kg de sol sec)	Fractions celluloseuses, hémicelluloseuses et des lignines du carbone organique.	Informe sur la proportion de composés organiques végétaux considérés comme moyennement à fortement réfractaires à la dégradation. Corrélié au COT.	Les différences intra-habitats observées pourraient être dues à un climat plus ou moins favorable à la dégradation de la MO, ou à un processus d'eutrophisation qui pourrait également conduire à augmenter la productivité végétale, tout en produisant des tissus moins réfractaires, plus dégradables.	Non applicable aux sols pauvres en MO. Méthode prometteuse mais indicateur coûteuse et dont les résultats restent à analyser en profondeur.		
Phytomètres	Phytomètres natifs (<i>Deschampsia cespitosa</i> et <i>Mentha aquatica</i>)	Espèces végétales utilisées pour mesurer la fertilité exprimée de l'habitat (nutriments réellement disponible pour les végétaux et conditions d'habitat)	Mesure de la fertilité exprimée du sol.	La croissance de <i>Deschampsia cespitosa</i> traduit la fertilité du sol, en particulier le niveau de phosphore. Ce phytomètre est donc un indicateur global du statut trophique.	Non valide sur sols très organiques et acides. Méthode prometteuse, pas de temps de l'expérience à adapter aux propagules utilisées (graines, fragments végétatifs).	Validé
	Phytomètres invasifs (<i>Fallopia bohemica</i> et <i>Ludwigia peploides</i>)	Espèces végétales utilisées pour mesurer le potentiel d'établissement et de croissance des invasives (aquatiques ou terrestres) dans l'habitat	Mesure de la vulnérabilité potentielle aux invasions végétales.	Les sols acides, riches en NH ₄ et en PO ₄ semblent particulièrement propices aux 2 espèces. Le fort succès des invasives sur l'ensemble des sols suggère une vulnérabilité forte (mais potentielle) aux invasions végétales.	Méthode prometteuse, pas de temps de l'expérience à adapter aux propagules utilisées (graines, fragments végétatifs).	

L'ensemble des paramètres ci-dessus concernent les 20 cm supérieur des sols.

Habitats Corine Biotope : n°1: Phragmitaie (*Phragmites australis*), n°2: Cladiaie (*Cladium mariscus*), n°3: Mégaphorbiaie à *Filipendula ulmaria*, n°4: Tourbière acide à sphaignes (*Sphagnum sp.*), n°5: Bas-marais à *Schoenus nigricans*, n°6: Prairie calcaire à *Molinia caerulea*, n°7: Prairie acide à *Molinia caerulea*, n°8: Prairie à *Juncus acutiflorus*, n°9: Pelouse à *Carex lasiocarpa*, n°10: Végétation aquatique à *Potamogeton coloratus*, n°11: Végétation aquatique mésotrophe (eg. *Berula erecta*, *Groenlandia densa*...), n°12: Végétation aquatique eutrophe à grands potamogets (eg. *Potamogeton nodosus*, *P. pectinatus*...), n°13: Tapis de Nénuphars (*Nuphar sp.*), n°14: Tapis de characées (*Chara sp.*)

b) Habitats

Habitats CORINE Biotopes			Caractéristiques observées	Signes d'altération potentiels	Type fonctionnel probable
N°	Nom + espèce(s) dominante(s)	Code Corine			
1	Phragmitaie (<i>Phragmites australis</i>)	53.11	Teneur en COT (M=80.81, SD=73.75) et ratio AH/AF relativement faible (M=1.58, SD=1.22) et très variable. Forte variabilité des valeurs des autres paramètres.	Non déterminés	Groupement végétal fortement ubiquiste
2	Cladiaie (<i>Cladium mariscus</i>)	53.3	Généralement teneur élevée en COT (M=312.32, SD=145.89), ratio AH/AF moyen et variable (M=2.05, SD=1.09), forte proportion d'humine, MO bien humifiée, très faible labilité de la MOS et CI très variable.	Teneur relativement élevée en [P-PO4] + [N-NO3] (+PT) => fort risque d'eutrophisation. Teneur élevée en [N-NO3] => à surveiller. pH bas => processus d'acidification (déconnexion progressive de la nappe par dépôt important de matière organique)	Habitat oligo-mésotrophe (bien exprimé par le phytomètre mais peu par la chimie des sols) fonctionnant généralement en puit de carbone, nitrification dominante (probable oxygénation des sols par apports phréatiques).
3	Mégaphorbiaie à <i>Filipendula ulmaria</i>	37.1	[P-PO4], [N-NO3] et PT élevées mais variables (respectivement M=0.79, SD=0.35; M=0.83, SD=0.82, M=0.86, SD=0.27), [N-NO3] dominant (sols bien oxygénés), teneur en COT (M=126.72, SD=118.35), en CI et pH très variable, ratio AH/AF moyen mais très variable (M=2.31, SD=2.49), ratio C/N très faible et très homogène (M=11.2, SD=0.88), forte vulnérabilité potentielle aux invasions végétales.	Non déterminés	Habitat méso-eutrophe (vis à vis des nitrates et des phosphates et tel que révélé par la croissance du phytomètre), fonctionnant probablement en source de carbone, nitrification dominante (probablement oxygénation par un fort battement annuel de la nappe).
4	Tourbière acide à sphaignes (<i>Sphagnum</i> sp.)	51	Habitat très pauvre en azote minéral ([N-NH4] M=0.38, SD=0.3 et [N-NO3] M=0, SD=0.01), très riche en COT (M=382.9, SD=173.73), strictement acide (M=4.44, SD=0.56), ratio AH/AF relativement élevé mais variable (M=3.02, SD=1.66), ratio C/N relativement très élevé mais également très variable (M=28.27, SD=13.65).	Si teneur relativement élevée en [P-PO4] (+PT) => risque d'eutrophisation / signe de minéralisation de la MO (assèchements plus fréquents ou plus intenses). Faible teneur de MO : tourbière en limite hydroclimatique => forte vulnérabilité face à des modifications climatiques	Habitat oligotrophe vis à vis des phosphates, des nitrates et de l'ammonium, mais la croissance du phytomètre est hétérogène en fonction des sites, suggérant une fertilité réalisée des sols variables (mais plutôt située dans la catégorie oligo-mésotrophe). Fonctionnement du site probable en puits de carbone, même si des processus de dénitrification semblent importants en surface (probablement du fait d'une faible circulation des eaux souterraines).
5	Bas-marais à <i>Schoenus nigricans</i>	54.21	Habitat très pauvre en nutriments ([N-NH4] M=0.29, SD=0.13; [N-NO3] M=0.2, SD=0.24; [P-PO4] M=0.2, SD=0.31) et alcalin, concentration de COT très variable (M=180.06, SD=168.43), ratio AH/AF faible (M=1.15, SD=0.78), forte proportion d'HU.	Teneur relativement élevée en [P-PO4] => risque d'eutrophisation	Habitat strictement oligotrophe et homogène par sa chimie et sa fertilité mesurée (phytomètre).
6	Prairie calcaire à <i>Molinia caerulea</i>	37.311	Niveaux de [P-PO4] faibles (M=0.07, SD=0.03) et de [N-NO3] relativement très élevés et variables (M=0.93, SD=1.13), concentrations en carbonates très variables mais globalement élevées (M=206, SD=147), ratio C/N relativement faible et très homogène (M=11.41, SD=0.59). Forte dispersion autour de valeurs moyennes pour les autres paramètres.	Non déterminés	Habitat oligotrophe et homogène pour la fertilité (faible croissance du phytomètre) malgré des niveaux de [N-NO3] très variables.
7	Prairie acide à <i>Molinia caerulea</i>	37.312	Forte dispersion autour de valeurs moyennes pour tous les paramètres à l'exception du pH toujours bas (M=4.72, SD=0.85), forte vulnérabilité potentielle aux invasions végétales (<i>Fallopia bohemica</i>), ratio AH/AF élevé (M=3.63, SD=1.38), ratio C/N homogène et moyennement élevé (M=15.58, SD=0.86).	Non déterminés	Habitat à plus forte fertilité mesurée (phytomètre) mais également à plus forte variabilité que la moliniaie en contexte calcaire (plus forte disponibilité du phosphore en l'absence de carbonates). Fonctionnement potentiel en puits de carbone, du fait des pH faibles.
8	Prairie à <i>Juncus acutiflorus</i>	37.22	Habitat pauvre en azote minéral ([N-NH4] M=0.9, SD=0.64 et [N-NO3] M=0.07, SD=0.07) et moyennement riche en phosphore total (M=0.52, SD=0.21), teneur en COT très variable mais globalement peu importante (M=139.82, SD=122.07), pH bas (M=5.5, SD=0.63).	Teneur relativement élevée en [P-PO4] (et en PT) => risque d'eutrophisation	Habitat à la fertilité mesurée (phytomètre) fortement variable.
9	Pelouse à <i>Carex lasiocarpa</i>	54.51	Habitat très pauvre en nutriments ([N-NH4] M=0.25, SD=0.17; [N-NO3] M=0.03, SD=0.03; [P-PO4] M=0.06, SD=0.03), modérément acide (M=6.32, SD=0.87), concentrations très élevées en COT (M=427.77; SD=127.35), ratio AH/AF élevé (M=3.21, SD=0.95), forte proportion d'HU, très faible labilité de la MOS.	Augmentation des nutriments => risque d'eutrophisation/ signe de minéralisation de la MO	Habitat strictement oligotrophe et très homogène par la chimie des sols, mais la fertilité mesurée est fortement variable bien que globalement faible. Fonctionnement potentiel en puits de carbone, du fait des très fortes teneurs en MO et des pH relativement faibles.
10	Végétation aquatique à <i>Potamogeton coloratus</i>	24.42	Habitat moyennement riche en azote minéral ([N-NH4] M=0.61, SD=0.56 et [N-NO3] M=0.38, SD=0.56) et avec des concentrations en [P-PO4] parfois élevés (M=0.69, SD=0.54), fortement alcalin (M=527, SD=260), faible teneur en COT (M=46.28; SD=31.9), ratio AH/AF faible (M=0.69, SD=0.54).	Teneur relativement élevée en [P-PO4] (+ PT) => risque d'eutrophisation important en cas d'augmentation de température et/ou diminution des apports phréatiques	Habitat mésotrophe et variable par la chimie des sols (vis à vis des phosphates, des nitrates et de l'ammonium) et à faible fertilité mesurée en moyenne, malgré une très forte variabilité de réponse du phytomètre.
11	Végétation aquatique mésotrophe (eg. <i>Berula erecta</i> , <i>Groenlandia densa</i> ...)	24.43	Forte dispersion autour de valeurs moyennes pour tous les paramètres, à l'exception des faibles teneurs en COT (M=20.1, SD=18.07) et ratio AH/AF faible (M=0.6, SD=0.33). Concentrations en [N-NH4] très variables mais globalement élevées (M=4.05, SD=6.62).	Teneur relativement élevée en [N-NH4] => risque d'hypoxie/anoxie	Habitat à fertilité mesurée (phytomètre) fortement variable.
12	Végétation aquatique eutrophe à grands potamots (eg. <i>Potamogeton nodosus</i> , <i>P. pectinatus</i> ...)	24.44	Concentrations en [N-NH4] (M=3.64, SD=3.53) et en [P-PO4] (M=1.02, SD=0.87) relativement très élevées et très variables, niveaux de [N-NO3] (M=0.03, SD=0.06) très faibles, pH relativement élevé (M=7.89, SD=0.36), très faibles concentrations de COT (M=15.41, SD=8.5), ratio AH/AF faible (M=0.25, SD=0.25), forte labilité de la MOS.	Teneur élevée en [P-PO4] (+ PT) => risque d'eutrophisation important. Teneur relativement élevée en [N-NH4] => risque d'hypoxie/anoxie	Habitat eutrophe avec une fertilité mesurée des sols élevée et très homogène malgré une variabilité importante de la chimie des sols, en particulier du niveau de phosphates.
13	Tapis de Nénuphars (<i>Nuphar</i> sp.)	22.4311	Habitat moyennement et homogènement riche en nutriments ([N-NH4] M=1.4, SD=1.1; [N-NO3] M=0.14, SD=0.2; [P-PO4] M=0.22, SD=0.14), alcalin, taux de COT variable mais élevé pour un habitat strictement aquatique (M=105.3; SD=108.31), ratio AH/AF bas, forte labilité de la MOS.	Non déterminés	Habitat méso-eutrophe vis à vis des caractéristiques physico-chimiques et de la pour la fertilité mesurée des sols (phytomètres)
14	Tapis de characées (<i>Chara</i> sp.)	22.44	Habitat pauvre en phosphore total (M=0.31, SD=0.05), moyennement riche en azote minéral ([N-NH4] M=2.6, SD=1.88 et [N-NO3] M=0.52, SD=0.9), pH élevé (M=8.03, SD=0.39), faible teneur de COT (M=31.35, SD=16.35), ratio AH/AF relativement faible (M=0.46, SD=0.28), ratio C/N relativement bas et homogène (M=13.27, SD=0.9).	Non déterminés	Habitat oligo-mésotrophe vis à vis notamment des phosphates et des nitrates, mais plutôt méso-eutrophe pour la fertilité mesurée relativement importante des sols (phytomètre)

AF= acide fulvique; AH= acide humique; CI= carbone inorganique (carbonates); C/N= carbone organique total/azote total; COT= carbone organique total; HU= humine; MO(S)= matière organique (du sol); [N-NH4]= ammonium; [N-NO3]= nitrates; [P-PO4]= phosphates; PT= phosphore total.

g/kg de sol sec : COT, CI ; mg/kg de sol sec : [N-NH4], [N-NO3], [P-PO4], PT

M= mean (moyenne); SD= standard deviation (écart type)

3. Perspectives

3.1 – Phase 2

22 sites « tests » ont été choisis pour la phase 2 : 10 d'entre eux sont des cladaies, 10 autres des prairies calcaires à Molinie et 2 sont des lônes de la basse vallée de l'Ain qui ont été restaurées récemment (Figure 25). Afin d'obtenir des données piézométriques pour l'ensemble des sites tests, des zones humides instrumentées ont été choisies en priorité et les autres (7) ont été équipées de piézomètres automatiques par le laboratoire. Pour chaque site, un sous-habitat de 1000 m² a été délimité dans lequel sera fait l'ensemble des prélèvements et des mesures.

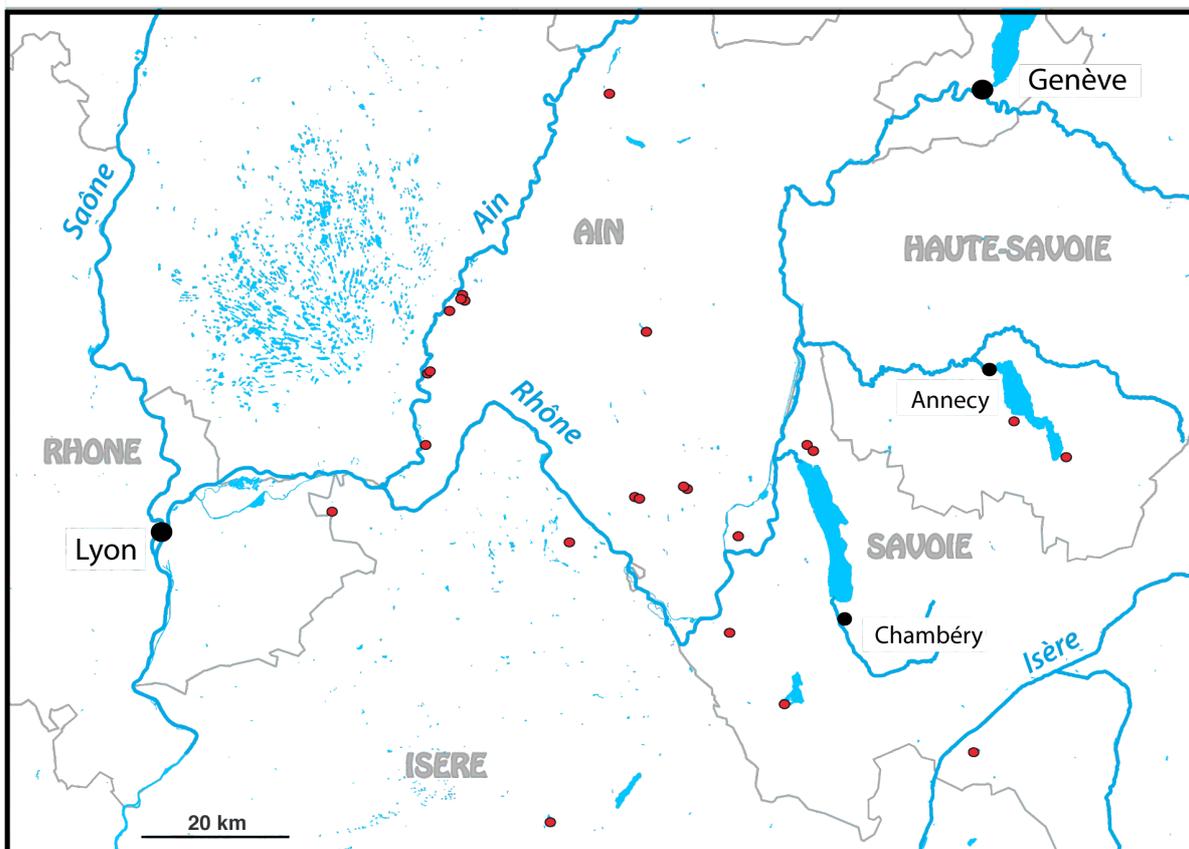


Figure 25. Carte de localisation des sites « tests »

a) Suivi saisonnier

Durant la phase 2 (de sept. 2011 à sept. 2012), les sites tests font l'objet d'un suivi saisonnier, à raison de 4 campagnes de prélèvement annuelles, et ce sur 3 placettes, afin de prendre en compte la variabilité spatiale des paramètres mesurés.

Les paramètres mesurés sont ceux retenus pour la phase 1, soit :

- Physico-chimie des sols : N-NH₄, N-NO₃, NT, P-PO₄, PT, COT, CI, pH
- Physico-chimie des eaux : N-NH₄, N-NO₃, P-PO₄, SO₄, pH, T°, Conductivité, O₂,
- Dénitrification : pseudo-réelle (avec l'eau du site), potentielle simple (avec ajout de KNO₃) et potentielle complète (avec ajout de KNO₃ + Glucose)

Il sera également réalisé une seule fois dans l'année :

- Inventaire botanique (15 placettes de 2m²/ sous-habitat)
- Granulométrie des sols

b) Dégradation de la MO

- Le potentiel de dégradation de la MO de chaque site sera évalué avec des sachets de litière végétale (remplis d'un phytomètre commun à tous les sites, *Phragmites australis*) qui seront déposés sur le sol.

3.2 – Planification

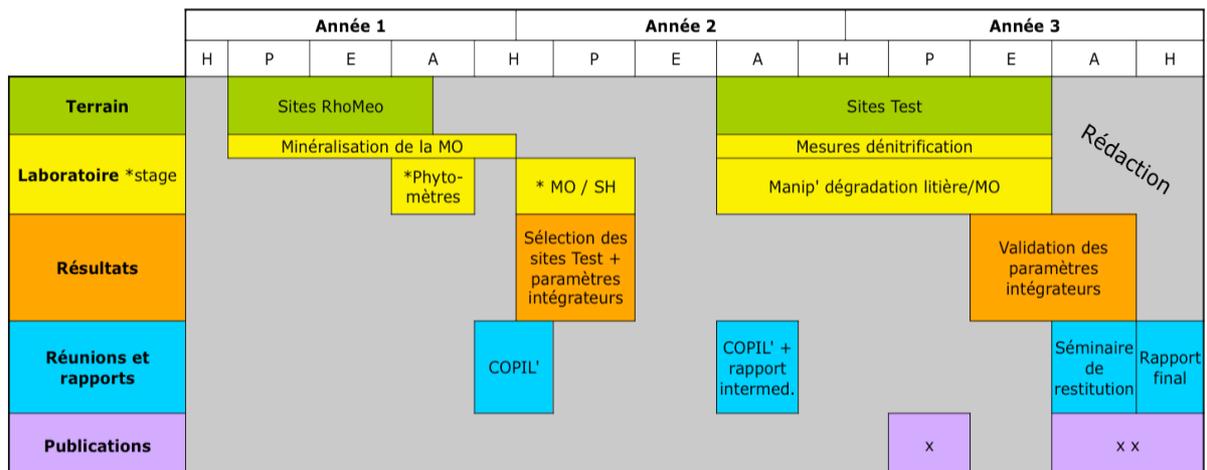
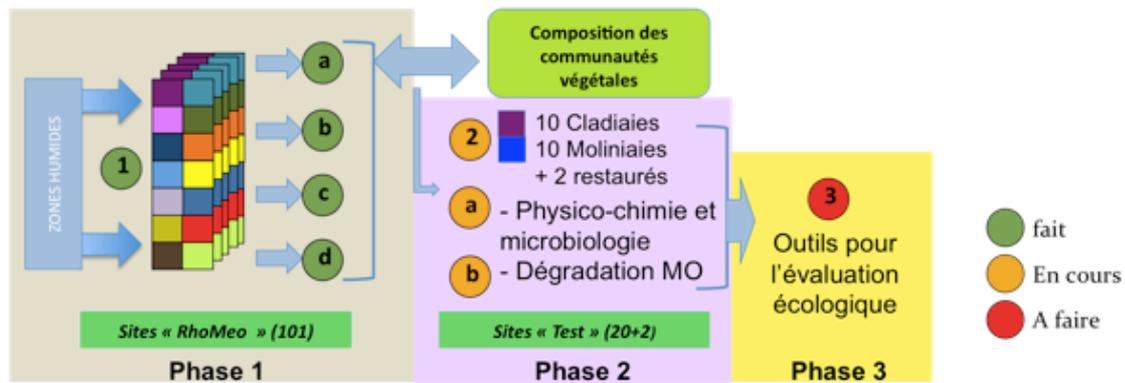


Figure 25. Calendrier



- 1. Sélection de 14 habitats (gradient d'hygrophilie) Corine Biotopes et des répliquats
- 1.a. Mesure de la variabilité physico-chimique
- 1.b. Mesure de la fertilité réalisée
- 1.c. Mesure de l'invasibilité
- 1.d. Caractérisation de la MOS
- 2. Sélection de 20 sites appartenant à 2 habitats Corine (+2 sites restaurés)
- 2.a. Suivi saisonnier des paramètres chimiques et microbiologiques
- 2.b. Evaluation de la dégradation de la MO
- 3. Sélection des paramètres intégrateurs et des espèces indicatrices

Figure 26. Schéma de l'avancement du projet à la fin 2011

a) Comités de Pilotage thèse

Un premier comité de pilotage s'est tenu le 15 décembre 2010, à l'ISARA-Lyon en présence de Gudrun Bornette, Pierre Marmonier, Jean-Marcel Dorioz, Delphine Danancher, Gérard Gruau, Mickael Danger, Dominique Vallod, Fabrice Grégoire, Laurent Schmitt, Marika Imbert (M2) et Charlotte Grasset (M2).

Un compte-rendu a été communiqué à l'ensemble des participants.

Le second comité de pilotage a eu lieu le 7 novembre 2011 à l'ISARA-Lyon en présence de Gudrun Bornette, Pierre Marmonier, Delphine Danancher, Gérard Gruau, Dominique Vallod, et Charlotte Grasset.

b) Réunions RhoMéo

Participation aux réunions RhoMéo en 2009, 2010 et 2011

- le 25/01/2009 à la DREAL (Lyon) : Groupe « Habitat-Flore »
- le 24/03/2010 à la DREAL (Lyon) : Comité de pilotage
- le 08/04/2010 à la DREAL (Lyon) : Préparation terrain
- le 17/05/2010 au CEN-LR (Montpellier) : Echanges avec RhoMéo Sud
- le 19/11/2010 à la DREAL (Lyon) : Comité de pilotage
- le 17/01/2011 au CREN-RA (Vourles) : Echanges sur les protocoles de terrain
- le 18/03/2011 à la DREAL (Lyon) : Groupe « Habitat-Flore »
- le 25/03/2011 à la DREAL (Lyon) : Comité de pilotage
- le 24/11/2011 à l'Agence de l'eau (Lyon) : Comité de pilotage

D'autres rencontres, plus informelles, ont eu lieu avec les gestionnaires.

3.3. Valorisation

Communications orales :

Rodriguez C., Imbert M., Puijalon S., Marmonier P., Bornette G., 2011. Phytometer contribution to the assessment of fertility in a large set of wetlands. Joint meeting of Society of Wetland Scientists European Chapter, WETPOL and Wetland Biogeochemistry Symposium. Prague, Czech Republic, 3-8 July 2011.

Rodriguez C., Imbert M., Marmonier P., Bornette G., 2011. Contribution des phytomètres à l'évaluation de la fertilité des zones humides. ECOVEG 7, Lausanne, Suisse, 30 mars 2011.

Posters :

Rodriguez C., Imbert M., Arthaud F., Rouifed S., Piola F., Marmonier P., Bornette G., 2011. A phytometric assessment of wetlands vulnerability to invasions. 54th Symposium of the International Association for Vegetation Science. Lyon, France, 20-24 June 2011.

Rodriguez C., Bornette, G. 2010. Recherche d'outils multicritères du bon fonctionnement et de la vulnérabilité des zones humides. Ecologie 2010, Montpellier, France, 2-4 septembre 2010.

Articles (en cours) :

Rodriguez, C., Imbert, M., Puijalon, S., Marmonier, P., et Bornette, G., en préparation. Phytometer use for assessing contrasts between soil fertility and productivity in wetland CORINE habitats.

4. Références bibliographiques

Albuquerque A. L. S. and A. A. Mozeto. 1997. C:N:P ratios and stable carbon isotope compositions as indicators of organic matter sources in a riverine wetland system (Mojiguacu River, Sao Paulo-Brazil). *Wetlands* 17:1-9.

Armstrong, W. (2001) An overview of the effects of phytotoxins on *Phragmites australis* in relation to die-back. *Aquatic Botany* 69: 251-268.

Amoros C. and G. Bornette. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47:761-776.

Baldwin, D. S. and A. M. Mitchell. 2000. The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: a synthesis. *Regulated Rivers, Research and Management* 16:457-467.

Bornette G. and S. Puijalon. soumis. Abiotic controls on aquatic plants: a review. *Journal of Vegetation Science* (soumis).

Bornette G. and S. Puijalon. sous presse. Macrophytes: ecology of water plants. Encyclopedia of Life Science.

Bornette G., E. Tabacchi, C. R. Hupp, S. Puijalon, and J.-C. Rostan. 2008. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology* 53:1692-1705.

Bornette G. and F. Vallier. 2008. Fonctionnement des lônes du Rhône du périmètre natura 2000 dans le secteur de Jons et propositions de gestion, UMR CNRS 5023, Université Lyon 1, Villeurbanne.

Brinson M. M. and A. I. Malvarez. 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* 29:115-133.

Carter M. R. and E. G. Gregorich. 2007. *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. CRC Press, Canadian Society of Soil Science, pp.1264.

Ceulemans T., R. Merckx, M. Hens, and O. Honnay. 2011. A trait-based analysis of the role of phosphorus vs. nitrogen enrichment in plant species loss across North-west European grasslands. *Journal of Applied Ecology* 48:1155-1163

Cizkova, H, Brix, H., Kopecky, J., Lukavska, J. (1999) Organic acids in the sediments of wetlands dominated by *Phragmites australis*: evidence of phytotoxic concentrations. *Aquatic Botany* 64: 303-315

Cornelissen J. H. C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84:573-582.

Cornelissen J. H. C., N. Perez-Harguindeguy, S. Diaz, J. P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, F. Vendramini, and B. Cerabolini. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191-200.

Cornwell *et al.* 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11: 1065–1071.

Corstanje R. and K. R. Reddy. 2004. Response of biogeochemical indicators to a drawdown and subsequent reflood. *Journal of Environmental Quality*; 33(6):2357-2366.

Dassonville N., N. Guillaumaud, F. Piola , P. Meerts and F. Poly. 2011. Niche construction by the invasive Asian knotweeds (species complex *Fallopia*): impact on activity, abundance and community structure of denitrifiers and nitrifiers. *Biol Invasions* (2011) 13:1115–1133.

Fog K. 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Bio Rev* 63: 433-462.

Foth H. D. 1990. *Fundamentals of soil science*. John Wiley & sons, New York, pp. 336.

Francou C. 2003. Stabilisation de la matière organique au cours du compostage de déchets urbains : Influence de la nature des déchets et du procédé de compostage – Recherche d'indicateurs pertinents, Thèse de Doctorat, Institut national agronomique Paris- Grignon, pp. 289.

Goubet P., G. Thebaut et G. Petel. 2004. Les modèles théoriques de développement des hauts-marais : un outil pour la gestion conservatoire des tourbières. *Géocarrefour* 79/4 | 2004.

- Greulich S., G. Bornette, and C. Amoros. 2000a. Maintenance of a rare aquatic species through gradients of disturbance and sediment richness. *Journal of Vegetation Science* 11:415-424.
- Greulich S., G. Bornette, C. Amoros, and J. G. M. Roelofs. 2000b. Investigation on the fundamental niche of a rare species: an experiment on establishment of *Luronium natans*. *Aquatic Botany* 66:209-224.
- Guggenberger G., Kogel-Knabner I., Haumaier L. and Zech W. 1989. Gel permeation chromatography of water-soluble organic matter with deionized water as eluent. *Sci. Tot. Environ.* 81-82:447-457.
- Hartley S. E., K. Nelson and M. Gorman. 1995. The effect of fertiliser and shading on plant chemical composition and palatability to Orkney voles, *Microtus arvalis orcadensis*. *Oikos* 72: 79-87.
- Hartig, E. K., O. Grozev, and C. Rosenzweig. 1997. Climate change, agriculture and wetlands in Eastern Europe: Vulnerability, adaptation and policy. *Climatic Change* 36:107-121.
- He X. T., S. J. Traina, and J. L. Terry. 1992. Chemical properties of municipal solid waste composts. *J. Environ.Qual.*, 21:318-329.
- Hobbie S. E. 1992. Effect of Plant Species on Nutrient Cycling. *Tree* 7 : 336-339.
- Huang G. F., Wu, Q. T., Wong, J. W. C. and Nagar, B. B. 2006. Transformation of organic matter during co-composting of pig manure with sawdust. *Bioresource Technology* 97, 1834-1842.
- Jassey V., Gilbert D., Binet P., Toussaint M-L. and Chiapusio G. 2011. Effect of a temperature gradient on *Sphagnum fallax* and its associated living microbial communities : a study under controlled conditions. *Canadian Journal of Microbiology* 57(3) : 226-235 doi : 10 1139/W10-116.
- Jonasson S., and G. R. Shaver. 1999. Within-stand nutrient cycling in arctic and boreal herbaceous and forested wetlands. In: D. Whigham and I. Feller, eds. *Special Features section on Wetland Ecosystems*. *Ecology* 80: 2139-2150.
- Jouraihy A., S. Amir, M. El Gharous, J.-C. Revel and M. Hafidi. 2005. Chemical and spectroscopic analysis of organic matter transformation during composting of sewage sludge and green plant waste. *International Biodeterioration & Biodegradation* 56, 101-108.
- Kalbitz K., Schmerwitz J., Schwesig D., Matzner E. 2003. Biodegradation of soil-derived dissolved organic matter as related to its properties. *Geoderma*, 113: 273-291.
- Kirk G. J. D and H. J. Kronzucker. 2005. The potential for nitrification and nitrate uptake in the rhizospheres of wetland plants: A modelling study. *Annals of Botany* 96, 639 - 646.
- Koerselman W. and A. Meuleman. 1996. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33:1441-1450.
- Kristalova V., M. Hejcman, K. Cervena and V. Pavlu. 2011. Effect of nitrogen and phosphorus availability on the emergence, growth and over-wintering of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. *Grass Forage Sci.* 66, 361-369.
- Kuiters A. T. 1990. Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Botanica Neerlandica* 39: 329-348.
- Lambers H. 1993. Rising CO₂, secondary plant metabolism, plant-herbivore interactions and

litter decomposition - theoretical considerations. *Vegetatio* 104: 263-271.

Loeb R., E. van Daalen, L.P.M. Lamers and J.G.M. Roelofs. 2007. How soil characteristics and water quality influence the biogeochemical response to flooding in riverine wetlands. *Biogeochemistry* 85: 289-302.

Lucassen E. C. H. E. T., A. J. P. Smolders, L. P. M. Lamers, and J. G. M. Roelofs. 2005. Water table fluctuations and groundwater supply are important in preventing phosphate-eutrophication in sulphate-rich fens: Consequences for wetland restoration. *Plant and Soil* 269:109-115.

Millenium-Ecosystem-Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: wetlands and water. Synthesis. World Ressource Institute, Washington DC.

Mulholland P. J., G. R. Best, C. C. Coutant, G. M. Hornberger, J. L. Meyer, P. J. Robinson, J. R. Stenberg, R. E. Turner, F. VeraHerrera, and R. G. Wetzel. 1997. Effects of climate change on freshwater ecosystems of the South-Eastern United States and the Gulf Coast of Mexico. *Hydrological processes* 11:949-970.

Neue, H.U., 1985. Organic matter dynamics in wetland soils. In: *Wetland Soils: Characterization, Classification and Utilization*. International Rice Research Institute, Manila, pp. 109-122.

Oades J. M., 1988. The rétention of organic matter in soils. *Biogeochemistry* 5 :35-70

Pezeshki, S. R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 46:299-312.

Piccolo A. 2002. The supramolecular structure of humic substances: A novel understanding of humus chemistry and implications in soil science, In *Advances in Agronomy* 75, 57-134.

Reddy K. R. and R. D. DeLaune. 2008. *Biochemistry of wetlands. Science and applications*. CRC Press, pp. 774, New York.

Rodwell, J. S., C. D. Pigott, D. A. Ratcliffe, A. C. J. Malloch, H. J. B. Birks, M. C. F. Proctor, D. W. Shimwell, J. P. Huntley, E. Radford, M. J. Wigginton, and P. Wilkins. 1995. *British Plants Communities, Volume 4: Aquatic Communities, Swamps and tall-herb fens.*:283 pp.

Robin D. 1997. Intérêt de la caractérisation biochimique pour l'évaluation de la proportion de matière organique stable dans le sol et la classification des produits organominéraux. *Agronomie* 17 :157-171.

Salomon J.-N., 2006. *Précis de karstologie*. Presses Universitaires de Bordeaux, coll. « Scieteren », pp285, Pessac.

Schaminee J. H. J., J. E. van Kley, and W. A. Ozinga. 2002. The analysis of long-term changes in plant communities: case studies from the Netherlands. *Phytocoenologia* 32:317-335.

Singh M., O. P. Singh, and M. P. Singh. 2008. Chemical changes in wetland margin soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences India Section B-Biological Sciences* 78:219-226.

Smolders A. J. P., L. P. M. Lamers, E. C. H. E. T. Lucassen, G. van der Velde, and J. G. M. Roelofs. 2006. Internal eutrophication: How it works and what to do about it – a review. *Chemistry and Ecology* 22:93-111.

- Sollins P., P. Homann and B. A. Caldwell. 1996. Stabilization and destabilization of soil organic matter : mechanisms and controls. *Geoderma* 74: 65-105.
- Stevenson F. J. 1994. *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions* (second ed.). John Wiley & Sons eds, pp. 521, New York.
- Tate R. L. Soil organic matter. Biological and ecological effects. John Wiley & Sons eds, pp. 291, New York.
- Tockner K., D. Pennetzdorfer, N. Reiner, F. Schiemer, and J. W. Ward. 1999. Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshwater Biology* 41:521-535.
- Van der Peijl M. J. and J. T. A. Verhoeven. 1999. A model of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics and their interactions in river marginal wetlands. *Ecological Modelling* 118:95-130.
- Van der Peijl M. J. and J. T. A. Verhoeven. 2000. Carbon, nitrogen and phosphorus cycling in river marginal wetlands; a model examination of landscape geochemical flows. *Biogeochemistry* 50:45-71.
- Van Soest P. J. and R. H. Wine. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. *Journal of A.O.A.C.*, 50: 50-55.
- Ward J. V., K. Tockner, and F. Schiemer. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers, Research and Management* 15:125-139.
- Veeken A., K. Nierop, V.d. Wilde and B. Hamelers. 2000. Characterisation of NaOH extracted humic acids during composting of a biowaste. *Bioresource Technology* 72, 33-41.
- Wisheu I. C. and P. A. Keddy. 1992. Competition and centrifugal organization of plant communities: theory and tests. *Journal of Vegetation Science* 3:147-156.

5. Annexes

Données (moyennes par sites) :

- Chimie des sols
- MOS
- Phytomètres

NOM	Habitat	pH	mg/kg de sol sec			g/kg de sol sec				
			N-NH4	N-NO3	P-PO4	N total	P total	MO	COT	CI
BourgoinP	1	7,17	0,4566953	0,1202713	0,8732252	18,12	0,89	353,54	205,54651	58,3
Durance	1	7,68	7,63112	0	0,1101288	0,76	0,37	17,78	10,337209	457,7
CapelleP	1	7,84	1,2260578	0	0,8766431	2,96	0,52	64,62	37,569767	137,3
Guignard	1	5,75	0,6403246	0,1927959	0,1786156	0,84	0,15	18,6	10,813953	0
Massieu	1	7,57	0,1181053	1,4155423	0,2888895	7,39	0,85	140,58	81,732558	216,4
Berthollets	1	4,94	2,0598283	0,1093151	0,0471462	8,37	0,72	189,24	110,02326	0
Gelon	1	6,21	1,6138627	0,002159	0,0636477	14,7	0,9	364,92	212,16279	0
Etelles	1	5,45	2,3538867	0	0,0777472	10,79	1,03	240,24	139,67442	0
Bourget	1	7,95	0,3078568	0,1111212	0,3441757	2,15	0,52	62,81	36,517442	224,7
Vernai	1	6,07	1,0625343	0	2,2947559	2,55	0,32	57,8	33,604651	0
Priay	2	7,23	0,3112647	2,2734472	0,0616137	7,51	0,38	233,64	135,83721	287,1
Conzieu	2	7,87	0,3213998	0,140083	0,5421378	16,65	0,38	477,37	277,5407	320,4
GrandLemps	2	5,81	0,036503	0,0467985	0,066485	15,89	0,25	828,95	481,94767	0
Cheveau	2	7,82	0,2504089	0,0578623	0,2343995	24,12	0,41	586,63	341,06395	91,5
Ambleon	2	7,31	0,7966784	0	0,0647437	15,63	0,31	577,29	335,63372	120,7
Chablais	2	7,51	0,0900988	0,0605966	0,0655475	25,51	0,35	804,49	467,72674	0
Chautagne	2	7,48	0,9629259	2,2753071	1,4585089	11,25	0,48	292,02	169,77907	0
BourgoinM	3	7,66	0,4801161	3,8190122	2,9846481	13,98	0,9	273,77	159,1686	124,8
Arnas	3	6,2	0,0297892	0,8669666	1,8196855	3,07	0,52	62,24	36,186047	0
Chirens	3	7,79	0,3799699	3,0942884	0,3477749	5,52	0,69	96,78	56,267442	54,1
Roselend	3	6,04	1,352941	0,5654915	0,0603455	7,08	0,93	138,86	80,732558	0
Guillon	3	6,67	1,0124328	0,7797804	0,1262469	28,75	1,32	617,02	358,73256	0
BoutLac	3	8,25	0,0900501	1,1414964	1,2734027	7,72	0,85	130,93	76,122093	133,1
Crottis	3	8,24	0,1299289	1,1384018	1,6060638	6,55	0,73	120,68	70,162791	166,4
Lepin	3	8,1	0,2268282	0,2226945	0,1067735	11,71	0,79	238,02	138,38372	4,2
NarcettesS	4	5,12	0,5418794	0	0,0916498	1,48	0,13	56,06	32,593023	0
SenegriereS	4	4,659	0,3582322	0	0,3586244	17,16	0,94	691,63	402,11047	0
Frasne	4	4,51	0,8306928	0	0,8022277	17,17	0,49	829,11	482,0407	0
Chabon	4	3,77	0,0691848	0,0230081	0,097062	13,01	0,32	791,08	459,93023	0
Gimel	4	4,13	0,1466068	0	0,190242	19,25	0,93	601,64	349,7907	0
Saisies	4	3,9	0,668468	0	0,1394714	15,06	0,62	597,36	347,30233	0
Cornet	4	4,82	0,4641996	0	0,1997669	26,56	0,65	782,35	454,85465	0
Leyat	4	3,78	0,0319771	0,0024882	0,0249644	7,91	0,33	801,34	465,89535	0
PortLoyes	5	7,94	0,4703517	0,5645643	1,200314	4,55	0,22	92,27	53,645349	715,6
Intriat	5	7,9	0,5598181	0,0880869	0,0307403	12,19	0,74	238,07	138,41279	112,3
Broues	5	8,24	0,3282837	0,1017505	0,0150665	4,31	0,11	120,26	69,918605	778,1
StLeger	5	6,66	0,3428991	0,007864	0,0629973	19,08	0,56	414,92	241,23256	116,5
Innimont	5	5,85	0,1335577	0,0069282	0,0532291	30,06	0,49	773,56	449,74419	0
Enfer	5	8,18	0,1894519	0,302385	0,7449212	7,65	0,42	147,54	85,77907	203,9
Vars	5	6,41	0,7350122	0,0268662	1,6830792	14,19	0,45	376,14	218,68605	0
Rives	6	7,83	0,2645818	1,3789417	0,0525275	13,03	0,72	239,77	139,40116	95,7
Martinaz	6	8,06	0,4079873	2,3851547	0,1152222	2,43	0,18	48,21	28,02907	773,9
StHelene	6	4,2	2,1207068	1,9184581	0,0799551	25,5	0,75	500,97	291,26163	0
Oignin	6	7,19	1,1224724	0,1969414	0,0522265	7,07	0,56	130,99	76,156977	27
Bidonne	6	6,55	0,4872266	0,1269695	0,0377558	21,9	0,65	457,16	265,7907	0
Vaux	6	6,15	0,1669467	0	0,0827024	30,94	0,85	634,52	368,90698	0
NarcettesM	7	5,838	0,8914998	0,1478266	0,2773824	2,11	0,2	52,94	30,77907	0
SenegriereM	7	5,22	0,5202255	1,3408548	0,2016887	17,23	1,01	486,34	282,75581	0
CoutyM	7	4,62	0,3141628	1,5932552	0,4605228	16,82	0,73	461,69	268,42442	0
Pamele	7	3,65	0,143803	0,0111264	0,6452523	26,42	0,69	755,01	438,9593	0
Montendry	7	4,9	0,4781371	0,00315	0,1117842	28,95	0,73	750,41	436,28488	0
Loze	7	4,27	0,640766	0,0016233	0,2567054	29,05	1,01	740,85	430,72674	0
Gatimores	8	5,21	0,1978358	0	0,0155575	5,69	0,46	173,35	100,78488	0
Montagny	8	6,33	0,7386918	0,0955058	1,0106042	7,02	0,71	152,74	88,802326	0
NarcettesJ	8	5,41	0,2231138	0	0,0681631	3,98	0,18	134,05	77,936047	0
CoutyJ	8	5,89	1,626949	0,1561133	0,4193593	7,22	0,62	182,85	106,30814	0
Planchette	8	4,75	0,407766	0,1096859	0,0957068	17,48	0,62	613,66	356,77907	0
Cailles	8	5,11	1,5058826	0	0,4277131	4,78	0,47	119,18	69,290698	0
Creusates	9	5,72	0,3048468	0,0202746	0,0605543	20,48	0,46	912,78	530,68605	0
Renons	9	6,39	0,107456	0	0,0498704	24,21	0,45	832,22	483,84884	0
Montclar	9	6,34	0,5185851	0,0790896	0,1100727	17,9	0,56	355,55	206,71512	0
Cerin	9	5,46	0,1044178	0,027083	0,0433057	34,59	0,54	811,84	472	0
Abbaye	9	7,7	0,1924064	0,0044432	0,0179622	13,88	0,7	766,4	445,5814	0
Castor	10	7,34	1,4085639	0	1,2576081	3,43	0,28	158,85	92,354651	341,2
Verdon	10	8	0	0,0311305	0,4182851	1,49	0,33	41,38	24,05814	461,8
Ramier	10	8,32	0,6835553	0	0,550909	0,81	0,28	41,56	24,162791	690,7
Portout	10	8,29	0,8193421	1,3327123	0,8352496	3,69	0,39	106,09	61,680233	191,4
Soldat	10	8,39	0,1445541	0,4120195	0,4641021	1,06	0,19	20,09	11,680233	832,1
Albarine	10	8,17	0	0,1717184	0,3592232	2,78	0,33	71,38	41,5	578,3
Gourdan	11	7,28	1,0175822	0	0,2897465	4,23	0,39	90,96	52,883721	561,7
Agusas	11	7,47	5,4690269	0	0,8067622	4,06	0,43	67,86	39,453488	511,8
Donzere	11	7,82	1,4036114	0	0,3527688	1,63	0,51	39,27	22,831395	262,1
Peyrieu	11	7,91	1,8108969	0,0655665	0,7823961	2,93	0,74	74,69	43,424419	245,5
Longepierre	11	8,02	0	0,0129117	0,2148874	2,23	0,41	60,84	35,372093	457,7
Bailly	11	6,3	15,832252	0	0,3918658	0,58	0,21	9,35	5,4360465	0
Remoray	11	7,74	0,9989987	0,357524	0,1490036	1,09	0,21	20,42	11,872093	757,3
Esserval	11	7,42	20,545422	0,0447674	0,1295659	1,26	2,9	24,46	14,22093	337
Genin	11	7,62	0,409788	0	0,0177981	6,23	0,18	155,34	90,313953	786,4
Balan	11	8,25	1,134722	0,4277918	0,6646023	2,25	0,36	54,88	31,906977	466
Tille	11	6,72	1,6234485	0	0,4133173	0,65	0,17	7,57	4,4011628	0
Orb	12	7,47	0,8919175	0	0,0397171	1,24	0,48	49,49	28,773256	62,4
Aulne	12	7,92	2,4781014	0,1035951	0,8246113	2,53	0,38	59,06	34,337209	332,9
CapelleU	12	7,34	0,1098214	0,0355821	0,2197131	1,79	0,45	41,07	23,877907	99,9
Grange	12	8,13	2,1689659	0	0,2395388	1,64	0,58	42,43	24,668605	224,7
Platiere	12	8	0,3857258	0	2,0313579	1,49	0,73	36,99	21,505814	199,7
Chauvette	12	7,55	7,3673406	0	1,8971469	0,93	0,52	19,8	11,511628	266,3
Maillys	12	7,49	0,7762248	0,1304058	0,374839	0,5	0,38	5,4	3,1395349	0
Rhone	12	8,3	7,505979	0,0199399	0,5438275	0,99	0,41	27,94	16,244186	303,7
Baux	13	7,82	2,4669766	0,0031438	0,6476613	9,38	0,84	224,89	130,75	299,6
Robinet	13	7,62	3,536191	0	0,261857	1,55	0,52	38,07	22,133721	249,6
Planet	13	8,15	0,7817515	0,4379804	0,3402445	4,83	0,37	85,81	49,889535	690,7
Doubs	13	7,82	3,3392166	0	0,2072161	3,41	0,58	68,44	39,790698	441
Arbigny	13	7,36	0,7001235	0,253624	0,1577615	0,56	0,47	8,29	4,8197674	233
Coisin	13	7,27	0,9212814	0	0,0248866	15,22	0,56	457,17	265,79651	212,2
Gravier	13	8,29	1,2789842	0,0114636	0,3568385	12,45	0,54	285,89	166,21512	216,4
Crau	14	7,86	0	0	0,2021134	1,15	0,38	29,08	16,906977	316,2
BasChassier	14	7,46	0,4612108	0	0,2581292	1,87	0,29	40,5	23,546512	399,4
Chalon	14	7,64	24,570385	0,024518	0,9006277	1,8	0,64	38,06	22,127907	312,1
Galand	14	8,17	4,6694937	0,1395872	0,138195	1,77	0,27	42,34	24,616279	661,6
Violette	14	8,33	3,5728972	0,0707403	0,3686403	4,35	0,38	95,97	55,796512	507,6
Vorgey	14	8,14	1,6915984	1,8670418	0,389993	1,61	0,3	36,89	21,447674	703,2

Nom	Habitat	COSE (mg/g)	lignines+cellulose +hémicellulose	Fractionnement humique (mg/g)			AH/AF
				AF	AH	HU	
BourgoinP	1	2,500778269	86,817	17,53543485	104,550201	85,66970389	5,962224599
Durance	1	0,349464121		0,776325435	0,081510733	46,43607331	0,104995572
CapelleP	1	0,864788899		3,417579512	2,646218403	25,25966663	0,774296075
Guignard	1	0,29141733		2,613446432	2,227399828	7,401620569	0,852284478
Massieu	1	1,076224284		7,624665281	5,096983904	60,41100102	0,66848625
Berthollets	1	3,203020131		23,50286761	45,00489984	22,52552839	1,914868457
Gelon	1	2,746480993	282,700	16,40398333	64,19898101	117,2637888	3,91362145
Etelles	1	3,215621856	585,395	17,20760742	36,49901903	30,82073769	2,121097846
Bourget	1	0,513614977		2,147462537	1,994436563	25,33741259	0,928741027
Vernai	1	0,717760553		6,003229324	7,173721188	11,09857071	1,194977037
Priay	2	1,661414392	39,114	11,94575199	6,26528236	124,3189647	0,524477853
Conzieu	2	2,681538612	556,225	14,99305394	17,03954052	233,0945724	1,136495646
GrandLemps	2	2,598069563	778,975	8,820752869	18,7265928	448,9497626	2,123015243
Chevelu	2	2,332760018	349,017	13,79278673	28,98481108	257,5026113	2,101447057
Ambleon	2	1,388954003	466,907	7,439131242	33,01805086	268,7908855	4,438428331
Chablais	2	3,047367106	628,743	13,87086293	41,13043393	390,9977369	2,965239735
Chautagne	2	2,607821157	137,751	17,02120609	58,6568569	101,5706859	3,446104618
BourgoinM	3	2,625828167		15,10675518	48,66779496	79,63070716	3,221591558
Arnas	3	1,45290402		7,701623818	7,967751432	9,324027574	1,034554741
Chirens	3	1,143049842		9,65209334	13,22696936	29,22461636	1,37037313
Roselend	3	2,284406357		15,8404428	26,9547721	38,36780093	1,70164259
Guillon	3	4,073689962		19,78991791	140,4843844	204,0513375	7,098785602
BoutLac	3	1,91819137		12,86550441	6,801726647	59,70791541	0,528679361
Crottis	3	1,687893149		9,236914438	6,118058224	59,80777302	0,662348695
Lepin	3	2,337871159		14,49908185	41,30248584	77,78272123	2,848627676
NarcettesS	4	1,040737407	78,969	6,16634593	7,76885134	17,91541868	1,259879259
SenegrièreS	4	4,17487962	554,081	26,43613317	88,66964603	267,7846063	3,354108011
Frasne	4	4,474365463	717,478	8,0055307	10,20354117	558,4205521	1,274561494
Chabon	4	5,928383367	846,169	6,644062031	25,7324062	459,7842621	3,87299307
Gimel	4	3,924992593	588,703	16,87491756	83,50876819	180,6697187	4,948691922
Saisies	4	7,910950163	345,506	29,22800344	102,5469536	180,9591593	3,508517229
Cornet	4	5,761223529	603,270	13,25055185	74,25136721	325,1011236	5,603643382
Leyat	4	4,460567638	774,439	10,43923377	28,53159513	547,4075086	2,733112004
Port loyes	5	0,689840177		7,581242648	5,177236157	92,74372929	0,682900732
Intriat	5	3,010485025		15,37618516	13,64098333	92,26746644	0,887150043
Broues	5	1,451121663	94,821	8,437074928	3,382334294	169,7122767	0,400889446
StLeger	5	2,263880888	281,550	10,86787818	16,90610085	203,3568647	1,555602719
Innimont	5	3,739838435	616,000	18,06655849	41,95724911	368,6300396	2,322370868
Enfer	5	1,602304237		7,076752951	5,591193097	56,8754339	0,790078887
Vars	5	3,168914341		17,4775773	73,88722864	119,3137722	4,227544092
Rives	6	1,836834917		16,95670147	23,19038573	111,3682826	1,367623637
Martinaz	6	0,405714425		3,294243909	2,183792621	87,76090391	0,662911637
StHelène	6	7,049817433		20,76847365	121,180397	103,843614	5,834824409
Oignin	6	2,455282991		16,23133453	16,61783674	36,5221096	1,023812103
Bidonne	6	3,779709777		14,77180189	71,3503352	165,1796963	4,830171413
Vaux	6	4,302021579	506,561	18,14811112	74,03713027	244,9295154	4,079605298
NarcettesM	7	0,803611473	58,476	6,666991101	8,990161503	6,47456559	1,348458603
SenegrièreM	7	3,996374533	395,219	30,78525472	120,5637781	135,96987	3,916283271
CoutyM	7	2,66944077	339,404	18,82331171	74,76807091	149,8115837	3,972099707
Pamèle	7	6,256691935	213,744	26,00357269	99,6624076	106,4368083	3,832642876
Montendry	7	4,444235567	500,799	22,07348828	80,65194329	311,9056032	3,65379238
Loze	7	6,399104828	446,936	26,78032135	136,4811018	269,3804897	5,09632054
Gatimores	8	1,662211483		9,55035964	39,94819375	25,54577738	4,182899415
Montagny	8	2,581068891	98,801	16,52257069	27,68067908	53,68313066	1,675325202
NarcettesJ	8	0,963065089	93,788	6,527029876	28,92201117	24,94898227	4,431113649
CoutyJ	8	1,890144841	113,155	11,19028504	24,89417102	22,61157905	2,224623496
Planchette	8	4,689975607	539,310	16,44565636	34,14466295	295,8141105	2,076211627
Cailles	8	0,93860092	81,043	16,48961174	28,90483581	14,75400285	1,752911849
Creusates	9	6,158291452	723,260	17,40714076	66,99974602	343,261014	3,848980538
Renons	9	4,15748776	720,128	11,04061719	43,56161315	396,6831763	3,945577716
Montclar	9	2,428840391	161,677	18,05679773	70,42042254	104,7531221	3,899939712
Cerin	9	2,368999715	640,319	25,48418496	51,57371244	362,5815036	2,023753654
Abbaye	9	7,44232629	635,533	19,82378613	46,01987531	357,232099	2,321447326
Castor	10	0,99345246		3,065446551	2,022962673	92,70858902	0,659924301
Verdon	10	0,511131151		2,609452205	1,279690766	49,5254972	0,490405903
Ramière	10	0,289610599		1,79162631	0,086895316	63,53513732	0,048500804
Portout	10	0,653745526		3,690519065	5,697141451	46,11064207	1,54372362
Soldat	10	0,369210644		1,116825551	0,794892202	81,52936859	0,711742493
Albarine	10	0,672408374		3,248201536	1,555120571	84,0698764	0,478763572
Gourdan	11	1,270378061		5,81479103	3,577691131	79,10122324	0,61527424
Agusas	11	1,290823811		3,304040975	1,573736821	63,14643962	0,47630669
Donzère	11	0,630386232		3,83031036	0,268594528	24,5155073	0,070123437
Peyrieu	11	0,87475366		2,094211751	1,94159395	51,35929125	0,927123988
Longepierre	11	0,814519159		3,201780497	0,538078686	63,63478152	0,168056082
Bailly	11	0,242799561		1,492976341	1,400265137	2,709464512	0,93790176
Remoray	11	0,356221798		1,908777033	0,795067851	76,20477433	0,416532595
Esserval	11	0,539924758		1,625920054	0,106808831	35,51052584	0,065691318
Genin	11	1,482446441		7,285411879	3,14357817	155,6923215	0,431489423
Balan	11	0,624116964		2,179816729	1,56845764	56,40847039	0,719536472
Tille	11	0,351781933		1,175305536	0,62614638	4,194649401	0,532752004
Orb	12	0,444340385		1,578945022	0,488434462	26,44948039	0,309342286
Aulne	12	0,840902622		2,756485944	2,945993976	48,80087349	1,068749863
CapelleU	12	0,590670693		2,285959372	0,819311313	13,63467151	0,358410269
Grange	12	0,649594823		1,630292604	0,30629742	29,81313057	0,187878801
Platière	12	0,594771274		1,856491827	0,175535666	13,4198926	0,094552351
Chaumette	12	0,338111501		1,134109345	0,044722837	19,96998248	0,039434326
Maillys	12	0,188720879		1,89244078	0,550682409	2,582478261	0,290990563
Rhone	12	0,329545279		0,866829805	0,570067011	19,31481914	0,657645835
Baux	13	1,165070812		6,129877351	5,878296198	116,0806879	0,958958208
Robinet	13	0,627125305		3,952059453	0,496776567	21,19123119	0,125700682
Planet	13	1,270596368		6,056523919	2,96735533	95,0309648	0,489943633
Doubs	13	0,820024839		2,638646293	0,734813627	61,44447228	0,278481291
Arbigny	13	0,242629253		0,940104306	0,027945882	9,98877932	0,029726363
Coisign	13	1,820268725		7,820739399	9,467928073	188,7504026	1,210618023
Gravier	13	1,645823052		10,8315295	10,35460906	178,5337694	0,955969243
Crau	14	0,515304364		1,747473625	0,6909296	33,9216127	0,395387713
BasChassier	14	0,643608774		2,120832522	0,846898762	44,29978726	0,399327334
Chalon	14	0,614445654		1,622060394	0,563759478	36,00826202	0,347557637
Galand	14	0,30976561		2,787996435	0,854801762	71,15179742	0,306600737
Violette	14	0,924804104		4,217501467	3,699628253	77,62487771	0,877208528
Vorgey	14	0,6495745		2,541027023	0,685038938	74,89032814	0,269591363

Nom	Habitat	<i>Deschampsia cespitosa</i>		<i>Mentha aquatica</i>		<i>Fallopia bohemica</i>		<i>Ludwigia peploides</i>	
		Survie	RGR	Survie	RGR	Survie	RGR	Survie	RGR
Guignard	1	0,75	0,107719148	0,5625	-0,028570529	0,96875	1,342783666	0,9375	0,009933708
Massieu	1	0,46875	0,60884641	0,71875	0,423872584	0,875	1,419424928	0,3125	-0,074408641
Berthollets	1	0,4375	0,461138684	0,53125	0,244236327	0,78125	1,298798483	0,875	0,288292446
Gelon	1	0,625	-0,317417367	0,78125	0,340924969	0,8125	1,141859442	0,4375	-0,108080537
Bourge	1	0,75	0,663769393	0,625	0,516219365	0,96875	1,594839198	0,75	-0,015252099
Vernai	1	0,53125	0,682696667	0,34375	0,584394147	0,90625	1,159294644	0,78125	0,171004706
Priay	2	0,75	0,73673175	0,59375	0,559646895	0,53125	1,027339243	0,78125	-0,052081705
Conzieu	2	0,125	0,653480591	0,34375	0,322867791	0,375	0,868160579	0,6875	-0,38188608
GrandLemps	2	0,75	0,227590093	0,4375	0,368437705	0,96875	1,34588518	0,75	-0,014898616
Chevelu	2	0,34375	0,548921745	0,40625	0,398265117	0,53125	1,115269619	0,75	-0,049259016
Chablais	2	0,59375	0,405622366	0,40625	0,293249835	0,625	1,124159329	0,75	-0,166168261
Chautagne	2	0,71875	0,43080329	0,28125	0,458525771	0,71875	1,33362089	0,875	0,073296095
Arnas	3	0,34375	0,640222956	0,75	0,439380522	0,90625	1,476298348	0,875	0,088803834
Roselend	3	0,625	0,868927011	0,4375	0,764944458	0,9375	1,322871839	0,90625	0,1791306
Guillon	3	0,5625	0,599593757	0,28125	0,966203703	0,875	1,419041292	0,84375	-0,124379301
BoutLac	3	0,6875	0,793132955	0,46875	0,387448761	0,96875	1,251507258	0,84375	-0,050863953
Crottis	3	0,78125	0,865109977	0,46875	0,36305558	0,65625	1,145466254	0,71875	0,0691889
Lepin	3	0,21875	0,424711781	0,28125	0,110619183	0	0	0	0
NarcettesS	4	0,625	0,421632703	0,4375	-0,008386161	0,75	1,272884586	0,84375	0,059935629
SenegriereS	4	0,40625	0,554781854	0,34375	0,440757718	0,8125	1,138441727	0,71875	0,15962962
Frasne	4	0,25	0,846364043	0,53125	0,41306226	0,96875	1,270194691	0,8125	0,319174501
Chabon	4	0,4375	0,346447765	0,15625	-0,703782498	0,90625	1,130916647	0,65625	0,009225201
Cornet	4	0,46875	0,486448912	0,4375	0,554831647	0,75	1,414585808	0,84375	0,051924827
Leyat	4	0,625	0,135876554	0,28125	0,361327609	0,96875	1,284924359	0,65625	-0,090491554
Portloyes	5	0,4375	0,55758322	0,3125	1,2016767	0,625	1,102924599	0,5625	-0,36422926
Broues	5	0,4375	0,292977239	0,3125	1,367755337	0,625	0,871818291	0,5	-0,22675348
StLeger	5	0,65625	0,20366558	0,90625	0,590553128	0,9375	1,138856977	0,875	0,097726978
Innimont	5	0,5	0,097402236	0,4375	0,812316626	0,875	1,218230046	0,71875	0,10028006
Enfer	5	0,46875	0,406109262	0,625	0,197747541	0,84375	1,15518432	0,625	-0,124120034
Martinaz	6	0,78125	0,348620698	0,4375	0,181526947	0,90625	1,332379516	0,65625	-0,038259054
StHelene	6	0,75	0,173106126	0,59375	0,269178797	0,90625	0,81831795	0,875	0,064929461
Oignin	6	0,84375	0,494578805	0,78125	0,458996252	0,875	1,31174365	0,65625	0,100860598
Bidonne	6	0,53125	0,532645077	0,59375	0,356988995	0,3125	0,780563251	0,5625	-0,123723841
Vaux	6	0,90625	0,410695713	0,4375	-0,12701335	0,75	1,119302312	0,59375	-0,14371822
NarcettesM	7	0,65625	0,245501182	0,5	0,049154294	0,625	1,265940204	0,5	0,072578954
SenegriereM	7	0,59375	0,52366812	0,375	0,60931548	0,875	1,548337929	0,625	-0,040468083
CoutyM	7	0,09375	0,67302797	0,28125	0,516076638	0,84375	1,602976657	0,09375	0,042174379
Pamele	7	0,5625	0,622350886	0,1875	0,05473087	0,96875	1,672382196	0,9375	0,091038688
Loze	7	0,8125	0,974801372	0,46875	0,589171332	0,875	1,19438115	0,09375	-0,023778898
Montagny	8	0,9375	0,545795795	0,71875	0,35658976	0,90625	1,546622851	0,8125	-0,105772909
NarcettesJ	8	0,75	0,220253679	0,5625	0,485494663	0,96875	1,205027625	0,90625	0,113361455
CoutyJ	8	0,375	0,092972668	0,4375	0,369839503	0,4375	0,889429973	0,5625	-0,25492623
Planchette	8	0,46875	0,470700434	0,375	0,4131968	0,75	1,258751742	0,8125	0,016739169
Cailles	8	0,53125	1,001376016	0,46875	0,239131237	0,9375	1,201903697	0,875	0,132461654
Creusates	9	0,6875	0,261204382	0,875	0,162918152	0,90625	1,423436029	0,78125	0,060091051
Renons	9	0,65625	0,318456089	0,4375	0,487211564	0,84375	1,413137494	0,84375	-0,310972584
Montclar	9	0,875	0,786571339	0,625	0,022522565	0,875	1,218325622	0,75	-0,071340505
Cerin	9	0,5625	0,232697087	0,53125	0,422215952	0,96875	1,505419096	0,90625	-0,004230983
Abbaye	9	0,46875	0,246434129	0,5	0,269304835	0,875	1,128601035	0,90625	0,174647323
Castor	10	0,5	0,835160394	0,46875	0,569490122	0,71875	1,35328172	0,5625	-0,443182719
Ramiere	10	0,75	0,502910656	0,53125	0,462667202	0,78125	1,272325374	0,9375	-0,005366697
Portout	10	0,59375	0,331869578	0,65625	0,215975107	0,78125	1,140941795	0,0625	-0,151679955
Soldat	10	0,21875	0,752539466	0,59375	0,41218114	0,75	1,421671342	0,0625	-0,283777794
Albarine	10	0,75	-0,157505767	0,65625	0,629119559	0,6796875	1,345802827	0,0625	-0,151862472
Peyrieu	11	0,4375	0,818788976	0,59375	0,550979743	0,90625	1,072830948	0,75	0,118573987
Longepierre	11	0,875	0,600225612	0,46875	0,464892924	0,875	1,657455356	0,5625	-0,282436341
Bailly	11	0,8125	0,941678245	0,59375	0,52293975	0,875	1,213352901	0,90625	0,126435004
Remoray	11	0,4375	0,396031561	0,375	0,313355846	0,625	1,262328887	0,46875	0,126680945
Esserval	11	0,625	0,610482689	0,46875	0,825698783	0,875	1,39858937	0,78125	0,114225664
Tille	11	0,53125	-0,080547099	0,71875	0,029859999	0,78125	1,316995608	0,5625	-0,121004214
Grange	12	0,78125	0,884245492	0,375	0,503018723	0,78125	1,366598069	0,75	0,010110934
Platiere	12	0,5625	0,874306558	0,28125	0,165674723	0,3125	0,941674372	0,46875	-0,229168738
Chaumette	12	0,8125	0,821373409	0,375	-0,07982645	0,9375	1,694688342	0,5	-0,197226573
Maillys	12	0,625	0,862494522	0,4375	0,802947576	0,8125	1,449258451	0,53125	-0,142508987
Rhone	12	0,4375	0,79518809	0,5625	0,364475952	0,75	1,121130897	0,451612903	-0,390309049
Planet	13	0,15625	0,721455848	0,53125	0,220077403	0,1875	0,928612693	0,40625	-0,403308038
Doubs	13	0,875	0,583477895	0,5625	0,575588704	0,875	1,531182493	0,59375	0,103796379
Arbigny	13	0,46875	1,089736142	0,40625	0,64761683	0,71875	1,668450202	0,6875	-0,021730683
Coisin	13	0,53125	0,768677652	0,46875	0,349088244	0,84375	1,512759314	0,6875	-0,149674529
Gravier	13	0,53125	0,809647579	0,625	0,614218052	0,4375	0,959955359	0,46875	-0,078482439
BasChassier	14	0,8125	0,700907655	0,75	0,38478622	0,84375	1,045100676	0,53125	0,21697494
Chalon	14	0,875	0,756505623	0,21875	0,314205001	0,9375	1,590691243	0,6875	0,077646026
Galand	14	0,53125	0,506154698	0,46875	0,196172465	0,5	1,325772906	0,875	-0,199627391
Violette	14	0,375	1,044595177	0,71875	0,666675637	0,59375	1,238409144	0,53125	-0,189713895
Vorgey	14	0,5	0,397256091	0,65625	0,344261393	0,84375	1,394354531	0,5	-0,180087529