

Flore, groupes socio-écologiques et typologie des mardelles forestières de Lorraine belge et luxembourgeoise

Daniel THOEN & Bruno HÉRAULT

Département des Sciences et Gestion de l'Environnement, Université de Liège, Campus d'Arlon, avenue de Longwy 185, B-6700 Arlon (correspondance : dthoen@ulg.ac.be)

Thoen, D. & B. Hérault, 2006. Flore, groupes socio-écologiques et typologie des mardelles forestières de Lorraine belge et luxembourgeoise. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois* 107 : 3-25.

Abstract. Eighty-nine closed depressions (CD) located in forests from the Lorraine biogeographical district (mainly in Luxemburg) were inventoried for the presence of vascular plants (and *Sphagnum*). Five types of floristic assemblages were delineated using a multivariate classification. These assemblages were strongly linked with a gradient of water and soil productivity (from oligo- to eu-trophic). Species richness ranged from 0 to 28 species per CD, with a median class of 5 to 10 species. Species richness increased from oligotrophic to eutrophic CD. About 20% of the observed species are rare to very rare in the biogeographical region and several of them belong to the Red list of threatened plants in Luxemburg. The relations between 5 environmental parameters (distance to nearest edge, water conductivity, water table level, CD surface, CD connectivity) and the floristic types were searched

Key words. Temperate forests, closed depressions, species diversity, indicator species, ecological groups, floristic typology, connectivity, colonisation.

1. Introduction

1.1. Localisation des mardelles

Un nombre impressionnant (plusieurs centaines) de mardelles, essentiellement forestières, existent au grand-duché de Luxembourg (GDL ci-après), dans le Gutland. Celles étudiées dans le présent travail (85) sont localisées sur la fig. 1 et au tab. 10. En Lorraine luxembourgeoise, les mardelles situées en zone agricole ont fortement régressé, suite à l'intensification des exploitations : comblement et arasement ont eu raison de nombre de mardelles situées au sein des champs et prairies. Certaines d'entre elles, encore indiquées sur les cartes I.G.N. récentes (Anonyme 2002), sont actuellement indécélables sur le terrain. En Lorraine belge, c'est la situation inverse qui prévaut : ici le nombre de mardelles des milieux ouverts est largement supérieur à celui des mardelles forestières. Dans le présent travail, en plus des mardelles luxembourgeoises, nous analyserons aussi la flore et la végétation de quelques mardelles forestières de Lorraine belge (6) et française (1).

Les mardelles formées par dissolution, qu'elles soient forestières ou non, sont toujours situées sur les sommets, ou à proximité immédiate de ces derniers, sur des pentes faibles (Braque 1966, Cailleux 1956). Cette caractéristique, en plus de leur forme particulière (presque ronde, elliptique ou phaséoliforme) (fig. 2), permet de les distinguer assez aisément des mares et étangs d'origine humaine, généralement de formes et de profils plus artificiels. D'autre part, ces derniers sont localisés plus bas dans les vallons et vallées, où un ruisseau les alimente généralement. Par contre, l'alimentation en eau des mardelles est pluviale (apports directs par les précipitations) et tellurique (indirect, par ruissellement des eaux de pluie sur le micro-bassin versant entourant la mardelle).

1.2. Origine et âge

Bien qu'il y ait actuellement un consensus sur le caractère naturel de la genèse de la plupart des mardelles (e.g. Delafosse & Guyot 1932), tous les auteurs ne s'accordent

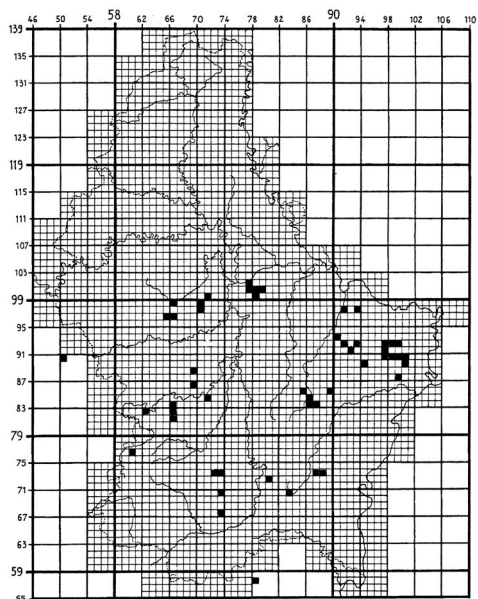


Fig. 1. Localisation des mardelles forestières étudiées. Le quadrillage est celui de l'IFBL : chaque carré élémentaire correspond à 1 km².

pas sur les causes de l'origine des mardelles (voir Gillijns et al. 2005). Pour Parent (1983b), les mardelles sont aux terrains marneux, ce que les dolines sont aux terrains calcaires, i.e. un phénomène karstique naturel. Cependant, les hypothèses concernant leur genèse sont multiples et, selon Couderc

(1978), leur origine reste une énigme. Il est très plausible que leur origine soit polygénique (Gillijns et al. 2005), en fonction des (paléo-) climats, des substrats géologiques, de leur localisation en région atlantique ou continentale. Ainsi, le nom de 'mardelles' est probablement attribué à des phénomènes karstiques bien distincts présentant une convergence de forme mais dont l'origine est différente. Par exemple, Pissart (1958) souligne que l'aspect des dépressions peut considérablement différer d'une région à l'autre (e.a. Beauce et Brie).

Les substrats géologiques (lithologiques) sur lesquels se trouvent des mardelles peuvent également varier assez fortement d'une région à une autre. Voici quelques exemples de substrats considérés dans la littérature scientifique comme favorables à la formation des mardelles. Pour Couderc (1978), 'la présence de terrains argileux à nappe perchée et tout particulièrement les sables argileux détritiques reposant sur l'argile à silex sont un trait commun à tous les secteurs de mardelles'. Pour Cailleux (1956), il s'agit d'un phénomène naturel propre aux terrains plats limoneux et argilo-sableux. Il attribue aux cuvettes de la région parisienne la même origine que celle des pingos. Cependant, en l'absence de bourrelet de terre périphérique, caractéristiques des pingos authentiques, Pissart (1958) y voit 'des formes de cryo-



Fig. 2. Mardelle forestière presque ronde dans un bois du Gutland. Cette forme est la plus fréquente avec la forme elliptique.



Fig. 3. Petite dépression circulaire (ca. 2 m de diam.) typique d'une mardelle juvénile. La couleur gris brun de la litière accumulée dans la mardelle est due à l'action de l'eau de pluie qui s'y accumule après de fortes précipitations.

karst dues à la fusion de lentilles de glace apparues à plus grande profondeur' (et donc non émergentes). Les dépressions de la région parisienne seraient donc des traces de climat périglaciaire. Braque (1966), dans le Nivernais, estime qu'une couverture limoneuse est indispensable à la formation des mardelles. Il avance l'hypothèse de dolines dégradées en mares par le colmatage de leurs conduits de drainage.

Au GDL, une partie des mardelles du Gutland se seraient formées par effondrement (subsidence) de la marne lors de la dissolution de lentilles de gypse ou de sel gemme présentes dans les marnes du Keuper à pseudomorphoses (Slotboom 1963). Cependant, de nombreuses mardelles existent sur d'autres assises géologiques en Lorraine belge et luxembourgeoise. Coûteaux (1969) y distingue (i) les mardelles formées par dissolution et entraînement des carbonates par les eaux de percolation (circulation karstique à petite échelle) toujours situées sur des reliefs convexes et (ii) les mardelles de soutirage liées à une circulation karstique à grande échelle dans la roche sous-jacente d'un dépôt de limon, ce qui provoque un enfouissement par soutirage de ce dernier. Les mardelles de soutirage, toujours observées dans des reliefs concaves, sont dues uniquement à un entraînement mécanique, sans aucun phénomène de dissolution. La formation de mardelles de

soutirage a toujours lieu actuellement (Dela-fosse & Guyot 1932).

Selon Braque (1966), 'deux dépressions, l'une actuellement à l'état de mare, l'autre de tourbière, ne sont pas nécessairement d'âge différent'. Il a émis l'hypothèse que l'âge de la majorité des mardelles est probablement situé à l'époque périglaciaire, au Subatlantique ou à la charnière du Subboréal et du Subatlantique (Couderc 1978). En Lorraine belge, certaines mardelles date-raient du Subatlantique (-2700 BP) selon Coûteaux (1969). Dans le Nivernais, l'âge des mardelles remonterait au Dryas (-10.000 BP) selon Braque (1966). Coûteaux (1969) fait cependant remarquer que la formation des mardelles est un phénomène encore en cours actuellement. Nos récentes observations de mardelles juvéniles (Fig. 3), tant au Luxembourg qu'en Belgique, corroborent cette opinion. Notons que l'âge des mardelles n'est pas celui des matériaux qui les comblent partiellement (colluvions, tourbes,...). Ces derniers sont en effet plus jeunes que la mardelle elle-même, mais leur datation peut donner une indication sur l'âge minimum de la mardelle. Ainsi, lors des défrichements de l'âge du fer, des colluvions auraient colmaté le fond des mardelles et permis la formation de tourbe (Slotboom 1963). Selon Braque (1966) l'épaisseur des dépôts de tourbe dans certaines mardelles varie de 0,4 à 2 m. La

tourbe repose soit directement sur le sol gleyifié, soit sur un dépôt limoneux intercalaire. Autour des mardelles, la gleyification intense devient alors le caractère essentiel du sol. Notons que toutes les mardelles ne contiennent pas de la tourbe, loin s'en faut. Nombre d'entre elles sont partiellement comblées par des feuilles mortes en voie de décomposition et ont un fond vaseux.

Curieusement, dans les 'Guides géologiques régionaux' (Hilly & Haguenaer 1979, Robaszynski & Dupuis 1983, Waterlot et al. 1973), il n'est pas fait mention des mardelles, et a fortiori de leur origine. Dans le guide concernant la Lorraine et la Champagne, Hilly & Haguenaer (1979) font mention des dolines, mais pas des mardelles pourtant nombreuses en Lorraine et en Champagne. Encore plus curieusement, une description des mardelles est absente à la fois du manuel de Fourneau (1984) consacré à la géomorphologie de la Wallonie et du travail de Ek (1976) consacré à l'étude des phénomènes karstiques dans le sud de la Belgique!

1.3. Travaux antérieurs sur la flore

On trouve des renseignements floristiques épars et des listes partielles notamment dans les travaux suivants : d'Ansembourg et al. (1967), Kerger et al. (1994), Kirpach (1989), Overal (1980, 1996), Parent (1969, 1973), Parent & Thoen (1982, 1986b, 1986a), Pastoret & Mees (1978), Reichling (1976, 1986, 1990), Thoen (1982, 1995) pour la Lorraine belge et luxembourgeoise. Cependant, ces travaux ont surtout porté sur les mardelles prairiales et hormis des éléments présents dans les études précédentes, les mardelles forestières de la région n'ont fait l'objet d'aucune étude publiée. Il existe également des mémoires de fin d'études inédits, et pas toujours aisément consultables, comme ceux de Faber (1975), Hengen-Baustert (1978), Proess (1991) et Bois d'Enghien (1992). En outre, de nombreuses mardelles sont signalées (avec souvent des indications floristiques et/ou faunistiques intéressantes) dans des documents inédits tels les «Cartographies des biotopes» des communes du Luxembourg. Ces documents sont consultables dans les communes concernées ou au siège des bureaux d'études qui les ont réalisées.

1.4. Questions de recherche

En dépit du fait que les mardelles forestières constituent des systèmes écologiques très originaux dans les milieux forestiers et qu'elles renferment de nombreuses espèces rares (Thoen 1997), peu de recherches ont été effectuées, à notre connaissance, sur leur végétation. Pourtant, les mardelles sont souvent les seuls milieux humides naturels dans de nombreux paysages et en certains endroits leur densité peut atteindre plusieurs centaines à l'hectare. Du point de vue de l'écologie du paysage, la végétation des mardelles peut être considérée comme un habitat très spécifique dans une matrice forestière «inhospitalière» (Cox & Moore 1993). La végétation de tels milieux peut être reliée à trois types de processus écologiques. La végétation est d'abord dépendante des conditions environnementales locales. En effet, la composition en espèces d'une mardelle en eau diffèrera certainement beaucoup d'une mardelle remplie de tourbe. Deuxièmement, la présence d'une espèce dans une mardelle donnée est aussi le résultat de l'établissement de cette espèce par dispersion à partir d'une autre mardelle (ou d'un autre habitat similaire). Par conséquent, la composition floristique pourrait être reliée à la connectivité des mardelles, un résultat déjà observé pour d'autres milieux du GDL (Hérault & Honnay 2005, Hérault et al. 2005). Finalement, le nombre d'espèces d'une mardelle donnée dépend de sa taille (Rosenzweig 1995). A la fois la probabilité de survie d'une espèce et l'hétérogénéité de l'habitat augmentent logiquement avec la surface.

Le but principal de cette étude est d'effectuer un essai de synthèse écologique sur la végétation des mardelles forestières du GDL et des territoires limitrophes. Plus spécifiquement, nous posons les questions de recherche suivantes:

1. Quelle est la richesse en espèces plus ou moins répandues et en espèces rares des mardelles?
2. Peut-on établir une typologie floristique de la végétation des mardelles?
3. Cette typologie est-elle déterminée par des facteurs environnementaux particuliers?

2. Matériels et Méthodes

2.1. Inventaire floristique

La plupart des mardelles ont été localisées sur les cartes I.G.N belges (Anonyme 1991) et luxembourgeoises (Anonyme 2002), respectivement à l'échelle du 1/25.000e et du 1/20.000e, avant leur visite sur le terrain. L'expérience permet généralement de différencier sur carte les étangs artificiels (aux contours le plus souvent partiellement ou totalement rectilignes) des mardelles naturelles, aux limites courbes. Le contrôle sur le terrain permet de confirmer ou d'infirmer la diagnose établie au bureau. Chaque mardelle visitée a reçu un numéro chronologique précédé de la lettre du pays. Quelques mardelles ne figurant pas sur les cartes I.G.N. ont été observées sur le terrain. Il s'agit généralement de mardelles de faible dimension.

Lors des prospections de terrain, chaque mardelle a fait l'objet d'un relevé floristique (liste des plantes vasculaires et des sphaignes présentes). La nomenclature botanique suivie est celle de la «Nouvelle flore de la Belgique, du grand-duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines» (Lambinon et al. 2004). L'analyse phytosociologique classique (Braun-Blanquet 1928, Lahondère 1997, Vanden Berghen 1982), sur une surface échantillon, était peu appropriée en raison de la très grande hétérogénéité de la végétation. Les données floristiques ont donc été traitées en présence/absence. La plupart des sites n'ont été visités qu'une seule fois (entre 1991 et 2005). Quelques espèces n'ont pu être identifiées qu'au niveau du genre, en raison de leur stade de développement au moment des observations (espèce non fleurie ou stérile en station ombragée) ou en raison de leur inaccessibilité au sein de certaines prairies flottantes particulièrement instables. Dans ce dernier cas l'observation à l'aide de jumelles peut rendre des services.

2.2. Paramètres environnementaux

2.2.1. Mesures physico-chimiques (voir Tab. 1)

Il a été tenu compte de l'éloignement des mardelles forestières par rapport à la plus proche lisière (distance estimée sur carte topographique à vol d'oiseau), comme d'un paramètre estimateur de l'accessibilité potentielle du milieu par des propagules/diaspores en provenance de zones extra-forestières.

La conductivité de l'eau a été mesurée sur le terrain à l'aide d'un conductimètre WTW à température compensée (20°C.). La mesure de la conductivité donne une bonne idée de la richesse des eaux en nutriments dissous. Les eaux sont considérées oligotrophes si la conductivité est inférieure à 100 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, mésotrophes quand la conductivité est comprise entre 100 et 300 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ et eutrophes quand la conductivité est supérieure à 300 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Contrairement aux mardelles des milieux ouverts agricoles, les mardelles forestières sont généralement mieux préservées par rapport aux risques d'eutrophication dus à des apports d'engrais ou à des comblements par des terres amenées et des gravats divers.

La connectivité des mardelles est estimée par le nombre de mardelles présentes dans un rayon de 1 km. Cette mesure a été faite sur cartes topographiques. Les mardelles sont souvent les seuls habitats aquatiques et semi-aquatiques dans de nombreuses forêts. Elles peuvent donc être considérées comme des habitats très particuliers inclus dans une matrice globale (Cox & Moore 1993), *i.e.* la forêt. Bien que la végétation d'une mardelle donnée soit forcément dépendante des conditions environnementales locales (variables édaphiques, régimes hydriques...), une nouvelle espèce ne peut s'établir que par dispersion en provenance d'une autre mardelle ou d'un autre habitat similaire. Si l'espèce est

Tab. 1. Vue générale des variables environnementales mesurées.

	Détails	Médiane	Fourchette
Distance à la lisière	Mesurée sur cartes topographiques	100 m	5-700 m
Conductivité de l'eau	Mesurée au printemps ou en été	141 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$	65-1260 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$
Connectivité des mard.	Nombre de mard. dans un rayon de 1000 m	6	0-17
Permanence de l'eau	0/1/2 (eau absente/temporaire/permanente)	1	0-2
Surface	Estimée sur le terrain	235 m ²	15-3140 m ²

limitée dans sa dispersion, la connectivité joue potentiellement un rôle très important.

La permanence de l'eau a été volontairement codée de manière grossière (Tab. 1) de façon à gommer la part de flou inhérente à une telle observation. Les mardelles sont alimentées uniquement par des eaux pluviales et par le ruissellement diffus des eaux d'un micro-bassin versant, généralement de quelques ares à peine. Certaines sont inondées toute l'année avec un certain battement du niveau d'eau en fonction du climat saisonnier. D'autres s'assèchent chaque été ou uniquement durant les étés exceptionnellement chauds et secs et se remplissent l'hiver lorsque l'évapotranspiration est minimale (régime astatique; voir Dangien 1978 à ce sujet). D'autres enfin sont toujours sèches (mardelles le plus souvent juvéniles, à fond non colmaté et à percolation efficiente). Le régime hydrique est évidemment un des facteurs qui a une influence déterminante sur le tapis végétal des mardelles.

L'estimation sur le terrain des dimensions de la mardelle (diamètres croisés) a permis de calculer de manière approximative la surface en considérant les mardelles comme étant de formes elliptiques.

Bien qu'elle ait été tentée, l'estimation de l'éclairement relatif (fort, moyen, faible) est difficile en raison de la présence quasi-constante d'un secteur de la mardelle plus éclairé que l'autre (Schäfer-Guignier 1987).

2.2.2. Valeurs d'Ellenberg

Bien que l'éclairement relatif n'ait finalement pas été estimé directement, il semblait important d'en tenir compte dans l'analyse de la végétation. De plus, en raison du grand nombre de mardelles échantillonnées, des analyses détaillées de la composition chimique du sol n'ont pas été effectuées. Or de nombreuses études ont montré qu'il est possible d'obtenir une information sur les caractéristiques du sol et sur l'intensité lumineuse en utilisant les valeurs indicatrices d'Ellenberg (e.g. Diekmann 2003, Dupré & Diekmann 1998, Dzwonko 2001, Gégout et al. 2003). Dans cette optique, les valeurs F (Humidité), L (Lumière), N (Azote) et R (pH) d'Ellenberg (1992) ont

été utilisées. Nous avons choisi de travailler avec les valeurs définies pour le climat continental de l'Europe Centrale (Ellenberg et al. 1992) qui ont ensuite été quelque peu adaptées pour le climat du Nord de la France par Julve (1998). En effet, le climat de la dition semble plus proche de ce dernier que du climat très océanique de Grande-Bretagne, pour lequel des valeurs d'Ellenberg ont également été attribuées récemment (Hill et al. 1999). Les valeurs N seront interprétées comme une mesure générale de la productivité de la station plus que comme la stricte disponibilité en Azote du sol. En effet, il a été montré que les valeurs N d'Ellenberg sont en général plus corrélées avec les biomasses totales de la végétation qu'avec les concentrations du sol en nutriments (Schäfers & Sýkora 2000).

Pour chaque station, quatre valeurs moyennes d'Ellenberg ont donc été calculées à partir du relevé de végétation des plantes herbacées. Seules les valeurs d'Ellenberg de ces dernières ont été utilisées dans les calculs. En effet, bien que des valeurs N d'Ellenberg existent également pour les espèces ligneuses, nous avons jugé que les plantes herbacées traduisent plus fidèlement les conditions actuelles du milieu. En effet, les espèces ligneuses ont une longévité telle qu'elles se sont parfois établies il y a quelques dizaines d'années, quand les conditions stationnelles pouvaient être différentes de celles rencontrées actuellement.

2.2.3. Diagrammes ioniques de Kufferath

Pour certaines mardelles choisies au hasard (15 au total), des échantillons d'eau ont été prélevés et analysés au laboratoire d'analyse de l'Université de Liège (site d'Arlon) en vue de déterminer la composition ionique de l'eau des mardelles. Les analyses de l'eau de 15 mardelles ont permis de dresser des diagrammes ioniques tels que définis par Kufferath (*in* Symoens 1957).

Bien que d'origine pluviale, la qualité des eaux des mardelles varie en fonction des assises géologiques qui les portent. Après un certain temps, les eaux de pluie se chargent d'ions dissous jusqu'à atteindre des valeurs d'équilibre qui reflètent principalement la composition chimique du substrat

litho-géologique. Des apports accidentels de polluants ou de matières solides (gravats,...) peuvent également influencer la composition chimique des eaux.

2.3. Analyses statistiques

Pour étudier la relation entre le nombre d'espèces (la richesse spécifique) et les paramètres physico-chimiques enregistrés (Tab. 1) ou calculés (Valeurs d'Ellenberg), la corrélation de rang de Spearman a été utilisée. Ce coefficient de corrélation non-paramétrique permet (i) de s'affranchir de l'exigence de normalité des variables, laquelle est souhaitable pour utiliser un coefficient de corrélation paramétrique, (ii) de corréler des variables semi-quantitatives car la corrélation est effectuée sur les rangs des individus et non sur leurs valeurs et (iii) d'étudier des relations qui ne seraient pas purement linéaires (logarithmiques, exponentielles) mais qui montrent néanmoins une relation entre les deux variables.

2.3.1. Classification de la végétation

Pour effectuer une classification de la végétation des mardelles échantillonnées, l'algorithme Twinspan (Hill 1979) a été utilisé. Ce dernier classe simultanément les espèces et les mardelles, ce qui aboutit à la constitution finale d'un tableau à double entrée. Celui-ci peut facilement être transformé en dendrogramme reflétant les divisions successives du set de données. Le niveau de coupure du dendrogramme a été choisi subjectivement pour obtenir une typologie visualisable et facilement applicable par le naturaliste et/ou le gestionnaire. Toutes les analyses ont été conduites sous PC-ORD (McCune & Mefford 1999).

2.3.2. Comparaisons floristiques

La méthode des valeurs indicatrices (Dufrêne & Legendre 1997) a été utilisée suite à la procédure de classification pour détecter la valeur de chaque espèce en tant qu'indicatrice de chaque type de mardelle. Cette méthode associe l'abondance relative (dans notre cas toujours identique) et la fréquence relative d'une espèce particulière dans un groupe de mardelles particulier. Leur mul-

tiplication fournit une valeur indicatrice (VI) pour chaque espèce présente dans un type donné. La significativité de chaque VI obtenu est testée du point de vue statistique en utilisant une procédure de permutations des données (Manly 1998). Celle-ci a été répétée 99.999 fois. Finalement, VI exprime un pourcentage de spécificité et de fidélité, donc une valeur indicatrice d'un groupe donné de mardelles (McGeoch & Chown 1998).

2.3.3. Comparaison des variables physico-chimiques

Les types de mardelles mis en évidence grâce à la procédure de classification ont ensuite été caractérisés du point de vue des variables physico-chimiques. Plus spécifiquement, nous avons cherché à comprendre quelles étaient les variables qui étaient à la base de la typologie trouvée. Pour ce faire, nous avons utilisé les statistiques non-paramétriques (pour les mêmes raisons que celles évoquées lors de l'utilisation du coefficient de corrélation de Spearman) de Kruskal-Wallis suivis des tests de comparaisons multiples des rangs moyens (Siegel & Castellan 1988).

3. Résultats et discussion

3.1. Morphologie et processus de colonisation

Les mardelles échantillonnées ont des dimensions très variables. Nous avons observé des mardelles de diamètre compris entre 1 et 55 m, valeurs très proches de celles observées (entre 1,5 et 60 m) pour les mardelles de Moselle française (Delafosse & Guyot 1932). La profondeur n'a pas été notée systématiquement en raison du danger, réel, que représente cette mesure dans le cas de mardelles couvertes par des tapis flottants de végétation, remplies d'un mélange d'eau et de litière en voie de décomposition ou de tourbe gorgée d'eau. En première approximation, la profondeur varie de quelques décimètres à quelques mètres (rarement plus de 2 à 3 m selon nos observations). En Moselle, Delafosse & Guyot (1932) mentionnent une profondeur qui varie de 1 à 5 m. Contraire-

ment aux pingos, les mardelles n'ont jamais de rempart de terre autour de leur dépression (Braque 1966, Dangien & Decornet 1977, Pissart 1958). En forêt, l'érosion hydrique est moins forte et les phénomènes de comblement des vallons par colluvionnement sont réduits (Bolline 1976). La morphologie des mardelles y est bien conservée. De plus, leurs bords ont généralement une pente plus forte qu'en milieu agricole car la mise en culture et le passage des machines agricoles augmentent les phénomènes d'érosion et atténuent la pente des versants (Bolline 1976, Cailleux 1956, Pissart 1958). Au GDL, un drain latéral, sans doute creusé par les forestiers et destiné à réguler le niveau maximum des eaux, entaille souvent le bord des mardelles. Cette pratique est vraisemblablement destinée à limiter les phénomènes de gleyification du sol, néfastes à la croissance des arbres situés aux alentours immédiats des mardelles.

Les possibilités de colonisation végétale des mardelles dépendent de nombreux facteurs, parmi lesquels on peut citer: son profil transversal (berges plus ou moins pentues), la quantité et la qualité des eaux et des sédiments, l'intensité de l'éclairement, l'accessibilité du site aux diaspores (par anémochorie, ornithochorie: anatidés, zoochorie: cervidés et suidés, etc.), la présence ou non de troncs pourrissants (chablis), l'amplitude du battement de la nappe. La colonisation des mardelles s'effectue généralement de manière centripète (Dangien 1978). Cela entraîne, à terme, un atterrissement inéluctable en dehors de toute intervention humaine. En outre, des îlots internes peuvent être à l'origine d'une certaine colonisation centrifuge secondaire. Ainsi, on observe souvent au sein des mardelles, des monticules colonisés par des arbres (Fig. 4; le plus fréquemment il s'agit d'*Alnus glutinosa*). Dans le cas du plateau nivernais il s'agit plutôt de saules et de bouleaux (Braque 1966). L'origine de ces monticules n'est pas très claire: apports irréguliers de matériaux de remplissage, édification de lentilles de tourbe ou localisation d'anciens chablis ayant servi de pièges à sédiments? L'enracinement particulier «en échasse» des aulnes sur ces îlots est particulièrement typique (Fig. 4).

Conséquence de la morphologie parfois complexe de la mardelle, la zonation des groupe-

ments végétaux est une fonction du microrelief (Schäfer-Guignier 1987). De plus, dans le cas particulier des mardelles forestières, l'éclairement relatif du biotope joue un rôle prépondérant. En effet, la partie centrale des mardelles est souvent mieux éclairée que la périphérie. Lorsque la luminosité est suffisante dans les mardelles forestières, on peut observer une zonation de la végétation que l'on retrouve plus fréquemment, et de manière souvent plus nette, dans de nombreuses mardelles de plein découvert. Des groupements végétaux disposés concentriquement (ceintures de végétation) seraient ainsi le signe de mardelles non perturbées (Fouillouy 1937).

3.2. Richesse spécifique et raretés régionales

3.2.1. La richesse en espèces

La richesse des mardelles forestières en espèces de plantes vasculaires (Ptéridophytes et Spermatophytes) et en sphaignes est très variable, mais elle est, en règle générale, beaucoup plus faible que celle des mardelles des milieux ouverts (données personnelles). En fait, le nombre d'espèces observées par mardelle forestière varie de 0 (mardelles généralement très ombragées) à 28 espèces, avec une classe médiane de 5 à 10 espèces (Fig. 5). Quelques espèces dominantes marquent souvent la physionomie des mardelles forestières. Dans les mardelles sous eau, c'est la petite lentille d'eau (*Lemna minor*) qui domine et laisse peu de place aux autres hydrophytes. Dans les autres cas, signalons *Glyceria fluitans*, *Carex remota*, *Carex elongata*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia vulgaris*, *Solanum dulcamara* ou encore *Scutellaria galericulata*. Ces espèces dominantes forment souvent un tapis plus ou moins continu très compétitif. Il est remarquable que certaines espèces, réputées rares, peuvent également dominer la végétation dans des conditions particulières. Ainsi, *Thelypteris palustris* n'a été rencontré qu'une seule fois, mais est d'une très grande abondance dans sa station et y imprime une physionomie toute particulière. Finalement, quoique la richesse en espèces (plantes vasculaires et sphaignes) des mardelles forestières prises individuellement soit faible, l'ensemble des espèces observées (dans l'ensemble des mardelles forestières étudiées) est tout de même égal à 104.

Tabl. 2. Corrélations entre la richesse en espèces et les paramètres physico-chimiques. ns: non significatif ; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$

	R	P
<i>Paramètres mesurés</i>		
Distance à la lisière	-0.04	ns
Conductivité de l'eau	0.21	*
Connectivité des mardelles	-0.11	ns
Permanence de l'eau	0.32	**
Surface	0.08	ns
<i>Valeurs d'Ellenberg</i>		
F	-0.21	ns
L	-0.05	ns
N	0.06	ns
R	-0.01	ns

Pour expliquer la faible richesse en espèces des mardelles, nous avons étudié les relations entre la richesse spécifique et les paramètres physico-chimiques (Tab. 2). Seules deux corrélations sont statistiquement significatives, les deux relations étant positives. D'abord, une augmentation de la conductivité de l'eau explique une partie substantielle de l'augmentation de la richesse en espèces. En effet, le cortège des espèces oligotrophes est souvent moins important que le cortège des espèces méso- ou eutrophes. Ensuite, la variable la mieux corrélée avec la richesse en espèces est la permanence de l'eau (Tab. 2). Logiquement, la présence d'eau tout au long de l'année permet l'installation des hydrophytes qui augmentent sensiblement la richesse en espèces. Étonnamment, ni la connectivité des mardelles, ni la disponibilité en lumière ne sont reliées avec la richesse en espèces.

A priori, nous pensons que l'isolement des mardelles forestières les unes par rapport aux autres, dans une matrice continue complètement boisée aurait pu expliquer leur relative pauvreté spécifique. D'un autre côté, il est à peu près sûr que le manque de lumière dans certaines mardelles forestières est la cause de l'absence de plantes, mais ces données ont été ôtées du tableau de végétation (cf. Matériels & Méthodes). Cependant, il semble qu'une fois que l'éclairement relatif est suffisant pour autoriser l'installation de plantes, ce paramètre n'est pas limitant du nombre d'espèces. En outre, dans de telles conditions, plusieurs espèces, comme les grandes laïches, ne fleurissent pas mais sont néanmoins notées comme présentes dans le relevé floristique. Finalement, très étonnamment, la surface de la mardelle n'est pas un bon prédicteur de sa richesse en espèces. La relation richesse spécifique/surface de la mardelle est donc très différente de la relation aire/espèce observée dans nombre de systèmes terrestres (Rosenzweig 1995). Ceci pourrait s'expliquer par la grande hétérogénéité des mardelles échantillonnées, justifiant par là même la nécessité de la classification typologique effectuée dans la suite du document.

3.2.2. Les espèces rares

Le tabl. 3 donne la répartition de fréquence des espèces en fonction des trois classes de rareté (AR, R, RR) du district lorrain (Lambinon et al. 2004). Près d'un cinquième des espèces des mardelles forestières sont des espèces assez rares à très rares. Parmi ces espèces, trois espèces de *Carex* sont

Tab. 3. Fréquence des espèces rares du district lorrain (selon Lambinon et al. 2004) dans les mardelles forestières de la dition.

AR		R		RR	
Espèces	%	Espèces	%	Espèces	%
<i>Carex acuta</i>	5	<i>Carex elongata</i>	27	<i>Carex canescens</i>	26
<i>Ranunculus flammula</i>	4	<i>Carex vesicaria</i>	22	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	1
<i>Salix aurita</i>	4	<i>Sparganium emersum</i>	12	<i>Stellaria palustris</i>	1
<i>Carex paniculata</i>	1	<i>Betula pubescens</i>	6	<i>Thelypteris palustris</i>	1
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1	<i>Epilobium palustre</i>	5		
<i>Juncus acutiflorus</i>	1	<i>Carex pseudocyperus</i>	2		
<i>Spirodela polyrhiza</i>	1	<i>Oenanthe aquatica</i>	2		
		<i>Comarum palustre</i>	1		
		<i>Veronica scutellata</i>	1		



Fig. 4. Mardelle colonisée par des aulnes glutineux présentant un empattement situé nettement au-dessus du niveau moyen de l'eau. Ce type d'enracinement («en échasse») est à mettre en rapport avec la présence d'une nappe d'eau tout au long de l'année.

relativement courantes dans les mardelles forestières. D'abord, *Carex elongata* (R) et *Carex vesicaria* (R) ont respectivement des fréquences de 27% et 22%. Ces deux espèces ont une écologie assez similaire. Ce sont des plantes forestières de bord des eaux, se rencontrant typiquement dans les aulnaies et frênaies de fonds de vallées. Ensuite, *Carex canescens* (RR) est une espèce relativement commune dans le district ardennais dans les bas-marais acides. En Lorraine septentrionale, sa répartition est beaucoup plus ponctuelle (van Rompaey & Delvosalle 1979). Par contre, sa présence est courante (26%) dans les mardelles forestières. Il s'agit le plus souvent de mardelles temporairement à sec dont le fond est couvert des touffes de Laïche

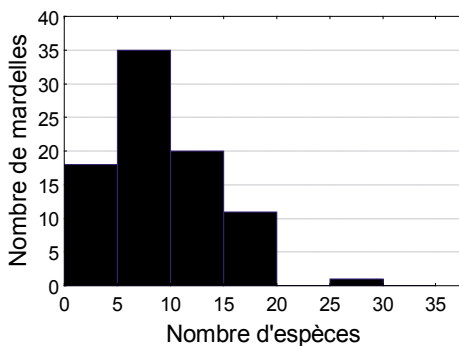


Fig. 5. Richesse floristique des mardelles forestières de la dition.

blanchâtre. La plupart des espèces rares sont notées sur 1 ou 2 mardelles. Parmi les espèces patrimoniales, la mardelle à *Thelypteris palustris* (L8.48.31, mardelle L15) constitue l'unique station connue de cette espèce au GDL. De plus, nous attirons l'attention sur *Hydrocharis morsus-ranae* présent dans la seule mardelle L62 (M8.24.23). Reichling (1990) s'est déjà questionné sur l'introduction possible/probable de cette espèce dans une mardelle manifestement dégagée et réaménagée. La pratique des (ré)-introductions d'espèces dans les milieux naturels est à proscrire formellement (Leclercq et al. 1969, Saintenoy-Simon 1996, Saintenoy-Simon & Duvigneaud 1993).

De nombreuses espèces inventoriées font partie de la Liste rouge des plantes du GDL (Colling 2005). Parmi les espèces sévèrement en danger (CR), se trouvent *Scrophularia auriculata*, *Stellaria palustris* et *Thelypteris palustris*. Parmi les espèces en danger (EN), on notera *Carex pseudocyperus*, *Sparganium emersum* et *Veronica scutellata*. De nombreux taxons sont classés dans la catégorie vulnérable (VU): *Carex canescens*, *Carex cuprina*, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*, *Glyceria maxima*, *Iris pseudacorus* et *Oenanthe aquatica*. Enfin, un seul taxon de la catégorie 'extrêmement rare' (R) a été noté, il s'agit de *Spirodela polyrhiza*.

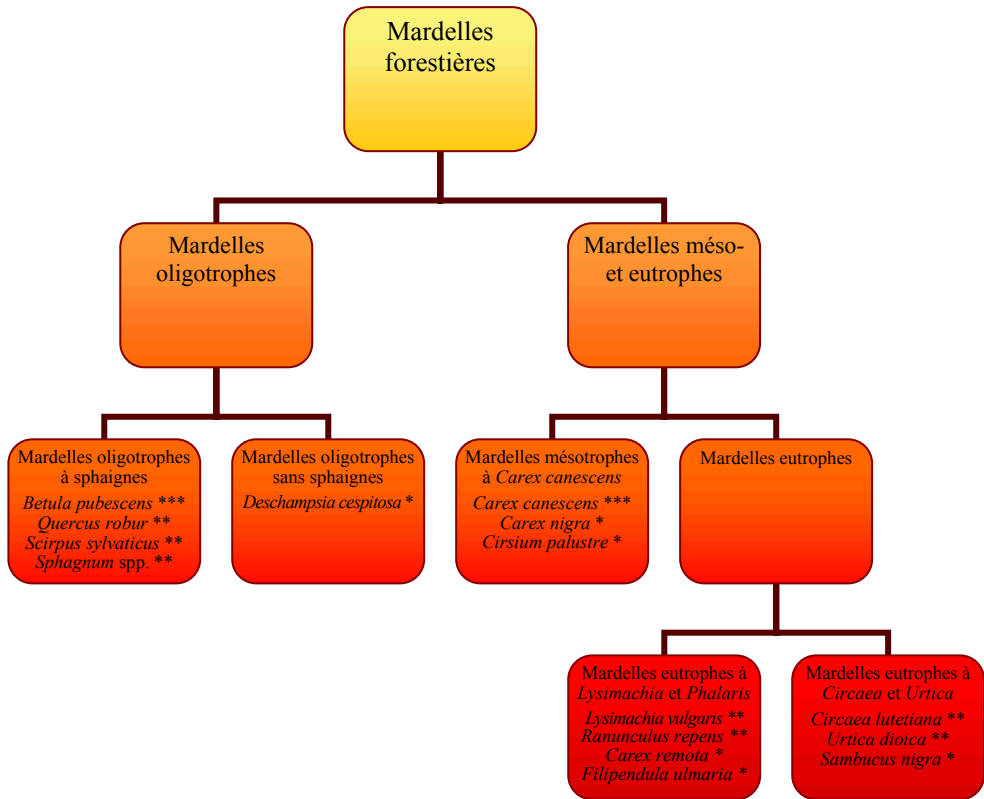


Fig. 6. Typologie floristique des mardelles forestières de la dition.

3.3. Typologie des mardelles

Cinq types de mardelles ont été individualisés à l'aide de la classification statistique (Fig. 6). La comparaison des valeurs des variables environnementales entre les types a montré que les valeurs N d'Ellenberg étaient les plus discriminantes (Tab. 4). Par conséquent, les types ont été nommés en fonction du degré de trophie du milieu (Fig. 9d). La première séparation entre milieu oligotrophes et milieu méso- à eutrophes (Fig. 6) est bien illustrée par le diagramme de Kufferath superposant les résultats de ces deux groupes (Fig. 7). Le groupe oligotrophe se subdivise en deux types (Mardelles oligotrophes à sphaignes et Mardelles oligotrophes sans sphaignes), principalement en raison de l'abondance des sphaignes et du bouleau pubescent dans le 1er type (Fig. 6). Le groupe des mardelles méso- et eutrophes se ségrège en deux sous-groupes: les Mar-

delles mésotrophes (largement dominé par *Carex canescens*, voir Tab. 7) et les Mardelles eutrophes. Deux types peuvent être distingués dans ces dernières: les Mardelles à *Lysimachia vulgaris* et *Phalaris arundinacea* et les Mardelles à *Circaea lutetiana* et *Urtica dioica*.

Ensuite, les listes floristiques ont été ventilées à la fois en fonction des groupes socio-écologiques tels que définis par Stieperaere & Franses (1982) et en fonction des types de mardelles. La fréquence relative des groupes écologiques entre les différents types de mardelles est relativement similaire (Fig. 8). Cependant, nous pouvons noter que le nombre total d'espèces augmente très sensiblement en fonction du degré de trophie. En fait, deux groupes socio-écologiques (au sens large) dominent nettement la composition floristique des mardelles forestières (Fig. 8). D'abord, le groupe 4 des espèces

Tab 4. Comparaison des valeurs des paramètres environnementaux entre les types de mardelles, tests de Kruskal-Wallis. Les valeurs sont les médianes, les valeurs ayant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil 0.05. ns: non significatif ; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

	Mardelles oligotrophes à sphaignes	Mardelles oligotrophes sans sphaignes	Mardelles mésotrophes à <i>Carex canescens</i>	Mardelles eutrophes à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>	Mardelles eutrophes à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>	H	P
<i>Paramètres mesurés</i>							
Distance à la lisière	160 ab	235 a	50 b	100 ab	95 ab	15.3	**
Conductivité de l'eau	110 a	113 a	158 a	145 a	164 a	12.0	*
Connectivité des mard.	8 ab	8 b	5 ab	5.5 ab	3 a	11.3	*
Permanence de l'eau	2 a	1 a	2 a	2 a	2 a	5.4	ns
Surface	630 a	235 a	285 a	175 a	235 a	6.1	ns
<i>Valeurs d'Ellenberg</i>							
F	8.0 ab	8.4 b	8.4 ab	8.3 ab	7.6 a	13.9	**
L	5.2 a	5.8 ab	6.1 b	5.9 ab	5.4 a	19.7	***
N	4.7 a	4.7 a	5.3 a	6 b	5.9 b	38.9	***
R	5.0 a	5.7 a	5.2 a	5.8 a	5.7 a	12.1	*

des eaux douces (hydrophytes *s.l.*) et de leurs berges (hélrophytes *s.l.*) est bien représenté. En particulier le groupe 4c, formé d'espèces des atterrissements d'eaux douces mésotrophes, peu profondes à profondes, souvent turfigènes (Stieperaere & Franssen 1982) est très abondant alors que le groupe 4a (hydrophytes flottants) est peu diversifié. Ensuite, le groupe des espèces forestières (groupe 9), avec des espèces des groupes 9a (mésotrophe mouillé), 9c (forêt alluviale hydromorphe), 9e (oligotrophe acide) et 9f (mésotrophe à eutrophe). Ce dernier est le groupe forestier le plus important du point de vue du nombre des espèces ($n = 12$). A eux deux, les groupes 4 et 9 rassemblent 56% des espèces observées dans les mardelles.

3.3.1. Les mardelles oligotrophes à sphaignes

Ce type de mardelles est très rare dans notre échantillonnage (5 stations). Nous avons cependant tenu à l'individualiser car il s'agit d'un habitat très particulier. En effet dans ces mardelles, le centre de la dépression est occupé par une Bétulaie à sphaignes dont la composition floristique rappelle celle rencontrée dans les boulaies tourbeuses du *Betulion pubescentis* (Noirfalise 1984). Celle-ci est assez riche en espèces (9 en moyenne) et surtout héberge nombre d'espèces patrimoniales dont les *Sphagnum* spp., *Thelypteris*

palustris ou encore *Carex pseudocyperus* (Tab. 5). Au total, 25 espèces ont été rencontrées dans les mardelles oligotrophes à sphaignes. Les espèces dominantes sont bien sûr *Betula pubescens* et les sphaignes (*Sphagnum palustre*, *Sph. fimbriatum*, *Sph. squarrosum*), qui impriment la physionomie de la végétation.

Du point de vue des caractéristiques physico-chimiques, ce type de mardelles ainsi que le suivant sont bien sûr les plus oligotrophes (Fig. 9e). En ce qui concerne l'acidité, c'est dans ce type qu'elle est la plus élevée (Tab. 4). Il est bien connu que les sphaignes ont un fort pouvoir d'acidification du milieu (Frankl & Schmeidl 2000, Klinger 1996). Par rapport aux autres types de mardelles, les valeurs F d'Ellenberg (humidité du sol) ne sont pas très élevées (Fig. 9c). En effet, les hydrophytes sont quasiment absents (Tab. 5) car les plages d'eau libre ne se rencontrent guère. La luminosité est faible dans ces mardelles (Fig. 9d), ce qui pourrait être une conséquence du fait que la distance à la lisière est assez importante (Fig. 9a).

Finalement, la répartition géographique des mardelles oligotrophes à sphaignes est très limitée. En effet, excepté la station L15 située sur la commune de Gonderange, les 4 autres stations sont localisées sur les communes voisines d'Herborn et de Wolpert à l'Est du pays.

Tab. 5. Fréquence des espèces communes des mardelles oligotrophes à sphaignes.

	Fréquence
<i>Betula pubescens</i>	80
<i>Dryopteris carthusiana</i>	80
<i>Glyceria fluitans</i>	80
<i>Carex remota</i>	60
<i>Fagus sylvatica</i>	60
<i>Juncus effusus</i>	60
<i>Scirpus sylvaticus</i>	60
<i>Sphagnum palustre</i>	60
<i>Carex elongata</i>	40
<i>Circaea lutetiana</i>	40
<i>Lythrum salicaria</i>	40
<i>Quercus robur</i>	40
<i>Scutellaria galericulata</i>	40
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	40
<i>Alnus glutinosa</i>	20
<i>Athyrium filix-femina</i>	20
<i>Carex cuprina</i>	20
<i>Carex pseudocyperus</i>	20
<i>Deschampsia cespitosa</i>	20
<i>Galium palustre</i>	20
<i>Lemna minor</i>	20
<i>Lonicera periclymenum</i>	20
<i>Sparganium emersum</i>	20
<i>Sphagnum squarrosum</i>	20
<i>Thelypteris palustris</i>	20

3.3.2. Les mardelles oligotrophes sans sphaignes

Le deuxième type de mardelles oligotrophes rassemble beaucoup plus de stations (17) que le premier. Il se différencie de ce dernier surtout par son absence de sphaignes et par le faible nombre de ses espèces caractéristiques (Fig. 6). En fait, seul *Deschampsia cespitosa* est statistiquement plus fréquent dans ce groupe que dans tous les autres. D'autre part, seulement 4 espèces sont enregistrées en moyenne dans ce type de mardelles, ce qui se traduit par 8 espèces ayant une fréquence supérieure à 20% (Tab. 6). Ces mardelles sont donc très pauvres en espèces, qu'elles soient communes ou rares (Tab. 3). Les deux espèces principales sont *Deschampsia cespitosa* et *Lemna minor*. Ceci traduit la physionomie globale du type, une plage d'eau libre assez importante entourée par des berges à recouvrement végétal lâche. Parmi les hydrophytes, seul *Lemna minor* semble rencontrer les conditions écologiques favorables à son épanouissement. La petite lentille forme parfois un voile continu, masquant traîtreusement toute la surface en eau.

Tab. 6. Fréquence des espèces communes des mardelles oligotrophes sans sphaignes.

	Fréquence
<i>Deschampsia cespitosa</i>	71
<i>Lemna minor</i>	59
<i>Carex elongata</i>	47
<i>Dryopteris carthusiana</i>	47
<i>Alnus glutinosa</i>	29
<i>Carex remota</i>	29
<i>Athyrium filix-femina</i>	24
<i>Juncus effusus</i>	24

La productivité du milieu est comparable au type précédent (Fig. 9e) bien que l'acidité soit moins importante (Tab. 4). La plus grande différence avec les mardelles oligotrophes à sphaignes est à mettre en relation avec les valeurs F d'Ellenberg (Fig. 9c). Celles-ci sont très élevées, traduisant ainsi la présence importante d'eau libre où se développe *Lemna minor*. En outre, la luminosité semble assez faible, ce qui correspond à une distance à la lisière très forte (Fig. 9d). Ceci pourrait être la principale explication de la faible richesse en espèces et de l'abondance relative des fougères (Kawai et al. 2003). Ces dernières ont une certaine importance physiologique dans ce type de mardelles où le recouvrement végétal est lâche.

3.3.3. Les mardelles mésotrophes à *Carex canescens*

Les mardelles mésotrophes regroupent 19 stations dans notre classification. Deux espèces sont largement dominantes dans ces mardelles: *Carex canescens* et *Glyceria fluitans* (Tab. 7). Ces taxons impriment la physionomie générale de la mardelle, à savoir une sorte de prairie semi-flottante. *Carex canescens* présente ici une écologie assez particulière: il croît souvent de manière linéaire sur plusieurs mètres. En fait, un examen minutieux de ce phénomène montre qu'il prend racine sur les anciens troncs pourrissants, tombés dans les mardelles lors de chablis. En moyenne, 9 espèces sont notées par mardelles. Les espèces de bas-marais et de landes y sont très nombreuses (10 au total; Fig. 8). Parmi celles-ci, *Galium palustre* est assez fréquent (49% Tab. 7). D'un point de vue patrimonial, l'abondance de *Carex canescens*, espèce très rare au niveau régional et inscrite sur la liste

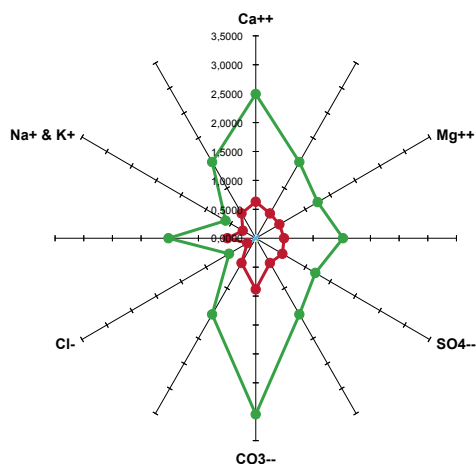


Fig. 7. Diagrammes ioniques explicitant la division des stations en mardelles oligotrophes (rouge) et méso- à eutrophes (vert).

rouge dans la catégorie vulnérable (Colling 2005), confère un intérêt tout particulier à sauvegarder ces mardelles.

Comme leur nom l'indique, nous avons qualifié ce groupe de mardelles de mésotrophes. Cette terminologie n'est utilisée qu'au regard

des autres types de notre échantillonnage. En effet, les valeurs N d'Ellenberg (5.3 en moyenne) sont réellement intermédiaires entre les types oligotrophes (4.7) et eutrophes (>5.9). Bien que le cortège des espèces oligotrophes (groupe 7a par exemple) soit relativement important, notre choix se justifie par comparaison. D'autre part, les valeurs L (incidence lumineuse) sont très élevées et se sont bien corrélées avec les valeurs faibles de la distance à la lisière. Ceci est une caractéristique importante de ce groupe. *Carex canescens* ne semble donc pas avoir la possibilité de croître en pleine forêt (loin des lisières), ce qui pourrait être la principale limitation dans la répartition spatiale du type.

3.3.4. Les mardelles eutrophes à *Lysimachia* et *Filipendula*

Ce type de mardelles est aisément reconnaissable, même pour un œil non averti. En effet, les berges de la mardelle sont colonisées par une mégaphorbiaie haute et dense. Sans surprise, les principales espèces différentielles sont *Lysimachia vulgaris* et *Filipendula ulmaria* (Fig. 6). Cependant, l'espèce la plus

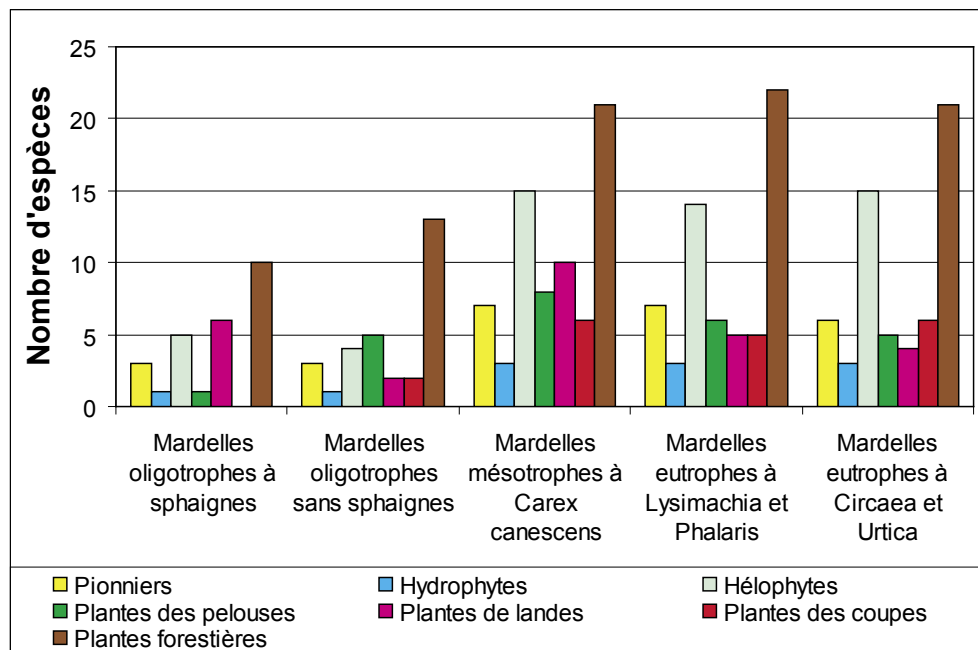


Fig. 8. Comparaison des richesses spécifiques des Groupes Ecologiques (Stieperaere & Franssen 1982) entre les types de mardelles.

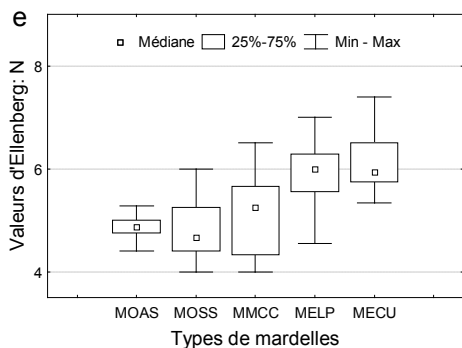
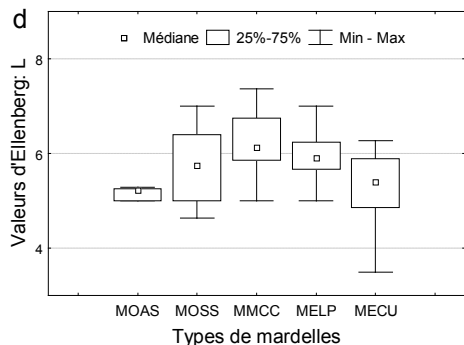
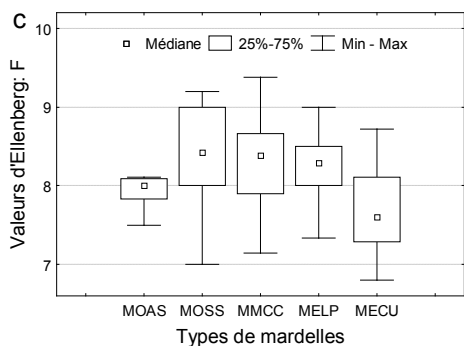
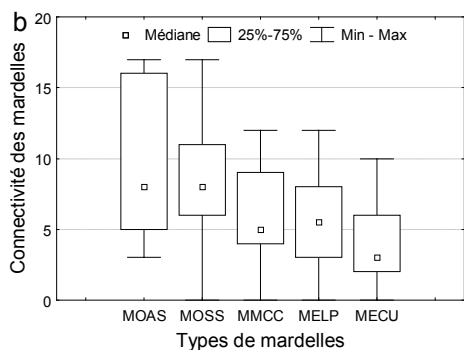
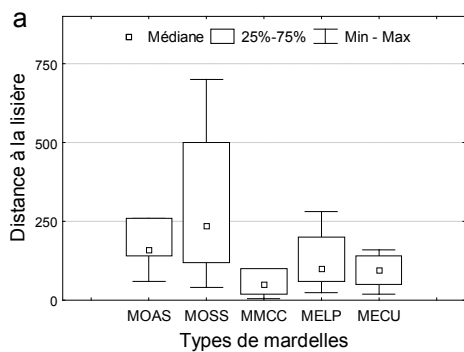


Fig. 9. Relations entre les paramètres environnementaux et les types de mardelles. Seuls les paramètres dont les valeurs sont statistiquement différentes entre les types de mardelles sont représentés : 9a - Distance à la lisière, 9b - Connectivité des mardelles, 9c - Valeurs d'Ellenberg: F (humidité), 9d - Valeurs d'Ellenberg: L (lumière), 9e - Valeurs d'Ellenberg: N (azote).

Légende: MOAS: mardelles oligotrophes à sphaignes; MOSS: mardelles oligotrophes sans sphaignes; MMCC: mardelles mésotrophes à *Carex canescens*; MELP: mardelles eutrophes à *Lysimachia* et *Phalaris*; MECU: mardelles eutrophes à *Circaea* et *Urtica*.

fréquente est *Glyceria fluitans*, une plante présente dans les 5 types de mardelles mais particulièrement fréquente dans ce type de mardelles eutrophes (Tab. 8). En moyenne, ce sont les mardelles les plus riches en espèces (12) de notre échantillonnage, ce qui se traduit par 19 espèces ayant une fréquence supérieure à 20 % (Tab. 8). Parmi elles, les deux laïches relativement fréquentes (41% pour les deux; Tab. 8), *Carex elongata* et *Carex vesicaria* sont des espèces rares dans la dition (Tab. 3). Ce type de mardelles a donc un intérêt patrimonial certain.

Que ce soit pour le degré de trophie ou pour le pH, les valeurs des mardelles eutrophes à *Lysimachia* et *Filipendula* sont les plus élevées des cinq types. Nous sommes donc en présence d'une végétation de type mégaphorbiaie eutrophe, un type de végétation qui ne peut se développer qu'en présence d'une quantité assez importante de lumière. En effet, les valeurs L d'Ellenberg, qui sont relativement élevées (Tab. 4), ou les mesures de distance à la lisière (qui sont relativement faibles) confirment ces impressions.

Tab. 7. Fréquence des espèces communes des mardelles mésotrophes à *Carex canescens*.

	Fréquence
<i>Carex canescens</i>	79
<i>Glyceria fluitans</i>	68
<i>Lemna minor</i>	47
<i>Juncus effusus</i>	47
<i>Iris pseudacorus</i>	47
<i>Galium palustre</i>	47
<i>Dryopteris carthusiana</i>	47
<i>Solanum dulcamara</i>	42
<i>Alnus glutinosa</i>	37
<i>Fraxinus excelsior</i>	32
<i>Carex vesicaria</i>	32
<i>Viburnum opulus</i>	21
<i>Valeriana repens</i>	21
<i>Lysimachia vulgaris</i>	21
<i>Cirsium palustre</i>	21

3.3.5. Les mardelles eutrophes à *Circaea* et *Urtica*

Le dernier type de mardelles individualisées par la classification statistique apparaît comme le type le moins intéressant d'un point de vue patrimonial. En effet, il s'agit d'une végétation dont les espèces caractéristiques sont la grande ortie et la circée (Fig. 6). Cette dernière est d'ailleurs très abondante et fréquente dans le type, bien que sa petite taille ne lui confère qu'une place modeste dans la physionomie globale de la végétation. En moyenne, 9 espèces sont rencontrées par mardelle. Parmi les espèces à fréquences élevées, aucune espèce d'intérêt régional ou patrimonial n'a droit de cité (Tab. 9).

Les caractéristiques physico-chimiques sont assez moyennes par rapport au panel de mardelles échantillonnées. Bien sûr, les valeurs N d'Ellenberg sont particulièrement élevées (Fig. 9e), ce qui concorde avec les valeurs importantes de conductivité des eaux (Tab. 4). D'un point de vue patrimonial, le fait que la flore soit relativement banale ne poussera pas le gestionnaire à préserver particulièrement ce type de mardelles.

4. Conclusions

Par rapport aux mardelles de prairies, les mardelles forestières présentent généralement une intégrité de forme mieux préservée. Cependant,

Tab. 8. Fréquence des espèces communes des mardelles eutrophes à *Lysimachia* et *Phalaris*.

	Fréquence
<i>Glyceria fluitans</i>	91
<i>Carex remota</i>	73
<i>Ranunculus repens</i>	64
<i>Lemna minor</i>	55
<i>Lysimachia vulgaris</i>	55
<i>Juncus effusus</i>	45
<i>Carex elongata</i>	41
<i>Carex vesicaria</i>	41
<i>Athyrium filix-femina</i>	36
<i>Dryopteris carthusiana</i>	36
<i>Filipendula ulmaria</i>	36
<i>Galium palustre</i>	36
<i>Iris pseudacorus</i>	36
<i>Solanum dulcamara</i>	36
<i>Salix cinerea</i>	32
<i>Scutellaria galericulata</i>	32
<i>Circaea lutetiana</i>	27
<i>Deschampsia cespitosa</i>	23
<i>Rumex obtusifolius</i>	23

au GDL, un drain latéral perturbe souvent les processus hydrologiques naturels. Certaines mardelles constituent de rares milieux oligo-mésotrophes forestiers, généralement mieux préservés de l'eutrophisation liée aux pratiques agricoles intensives que les mardelles non forestières. Nos résultats montrent que de grandes différences peuvent exister dans les groupements végétaux de mardelles forestières, même voisines. Ce phénomène a également été signalé par Couderc (1978), notamment. Faut-il voir dans ces groupements végétaux différents, l'expression de stades d'atterrissement différents liés à l'âge des mardelles? Nous pensons plutôt qu'il s'agit de mardelles d'âges sensiblement équivalents, mais dont la colonisation végétale s'est faite différemment en raison de facteurs aléatoires dans le processus de colonisation (Couderc 1978) ou de subtiles différences du milieu. Ainsi, dans le Nivernais, Braque (1966) constate que: «La nature différente de dépôts contemporains dans des dépressions proches les unes des autres souligne que l'évolution de chaque cuvette est largement influencée par des conditions très locales: diversité des groupements végétaux qui fournissent les matières organiques; superficie des bassins versants livrant des apports limoneux.»

Tab. 9. Fréquence des espèces communes des mardelles eutrophes à *Circaea* et *Urtica*.

	Fréquence
<i>Circaea lutetiana</i>	82
<i>Carex remota</i>	73
<i>Glyceria fluitans</i>	73
<i>Lemna minor</i>	64
<i>Juncus effusus</i>	50
<i>Urtica dioica</i>	50
<i>Solanum dulcamara</i>	45
<i>Dryopteris carthusiana</i>	41
<i>Ranunculus repens</i>	36
<i>Deschampsia cespitosa</i>	27
<i>Fraxinus excelsior</i>	27
<i>Alnus glutinosa</i>	23
<i>Athyrium filix-femina</i>	23
<i>Scirpus sylvaticus</i>	23
<i>Viburnum opulus</i>	23

4.1. Menaces

Bien que les mardelles forestières soient souvent moins aisément accessibles, notamment aux véhicules motorisés, que les mardelles des milieux agricoles, l'avenir de certaines d'entre elles semble incertain. Les mardelles sont des biotopes vulnérables et menacés en raison notamment de leurs faibles dimensions (sites qualifiés de « ponctuels » en écologie du paysage). L'urgence de leur préservation a été mise en évidence par divers auteurs (e.g. Couderc 1978, Dangien 1978, Schäfer-Guignier 1987). Parmi les menaces principales, citons:

- (a) la pollution des eaux, due généralement à la décomposition de débris organiques solides déversés dans les mardelles, plutôt qu'à un apport d'eaux polluées;
- (b) le déversement de terres ou d'immondices; rare en milieu forestier, mais néanmoins observé dans des mardelles sises à proximité de lisières ou de voies de communication;
- (c) le drainage et l'assèchement: la plupart des mardelles forestières luxembourgeoises sont pourvues d'un exutoire (trop-plein), constitué par un drain latéral creusé par les forestiers. Ce drain règle le niveau maximum de l'eau dans la mardelle mais pourrait servir à l'assécher complètement si l'on recreusait le drain. Heureusement, les mardelles servant de point d'eau pour le gibier (chevreuil, sanglier) et la sauvagine (canards colverts), il semble que la politique

forestière actuelle est (ou devrait être) de les considérer comme des milieux à vocation multiple, naturellement peu productifs du point de vue strictement sylvicole;

(d) la disparition par atterrissement naturel : par l'apport annuel d'importantes quantités de feuilles mortes (litière) ainsi que de plantes mortes, fruits, branches mortes, voire de troncs (chablis), les processus de colmatage naturel sont plus rapides en forêt qu'en milieux ouverts où l'atterrissement peut être extraordinairement lent (Overall 1996). En dehors de toutes interventions humaines, ce phénomène est inéluctable;

(e) le creusement de mardelles en vue de créer des étangs est également une menace pour l'intégrité du milieu en raison, notamment, des pratiques d'introduction d'espèces aquatiques allochtones dans beaucoup d'étangs (Reichling 1990, Saintenoy-Simon 1996, Saintenoy-Simon & Duvigneaud 1993), introductions qui perturbent les études de biogéographie et de génétique des populations (Leclercq et al. 1969). Le creusement ne devrait être envisagé que dans le cas de mardelles dénaturées par des comblements artificiels et que l'on désire restaurer. Dans les autres cas, il semble plus judicieux de laisser jouer les processus dynamiques naturels de recolonisation par la faune et la flore.

Selon Couderc (1978), les anciennes mardelles, même comblées, peuvent encore être décelées sur des photographies aériennes à émulsion infrarouge. Ceci pourrait être utile pour repérer les mardelles disparues, surtout en milieu agricole, et pour effectuer des dénombrements régionaux de mardelles en fonction des assises géologiques.

4.2. Multifonctionnalité des mardelles

Outre l'intérêt floristique et/ou écologique mis en évidence dans ce travail, les mardelles sont des milieux originaux à divers autres points de vue. En effet, elles introduisent une rupture dans le paysage forestier (parfois monotone!) et engendrent un effet de lisière avec un écotone « sec / humide / mouilleux » et « ombragé / moins ombragé / éclairé ». Elles constituent un réseau de biotopes uniques, généralement non encore pollués, aux eaux souvent oligomésotrophes, d'origine pluviale. En tant que

Tab. 10. Localisation et coordonnées IFBL des mardelles étudiées.

N°	IFBL	Localité	Lieu-dit	Géologie	Type de mardelle
B1	L7.37.11	Post (B)	Schadeck	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L01	L8.52.11	Koerich/Nospelt	Miecher	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L08	L8.43.33	Nospelt	Scheierheck	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L17	L8.48.34	Rodenbourg	Trêtschent	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L25	L8.53.11	Goebange	Rockeldriesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L28	L8.53.11	Goebange	Rockeldriesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L33	L9.33.21/12	Monpach	Honsrèch	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L35	L9.21.13	Berbourg	Deuvelboesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L38	L8.44.32	Keispelt	Kuesselt	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L40	L9.21.42	Wolper	Läckelboesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L41	L9.21.42	Wolpert	Läckelboesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L45b	L9.22.44	Herborn	Bois de Herborn	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L48	L9.23.31	Herborn	Denneboesch	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L53	L9.23.32	Herborn	Pafebierg	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L54	L9.32.13	Berbourg	Méchelsboesch	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L61	M8.24.23	Bertrange	Oenneschte Boesch	Pliensbachien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L62	M8.24.23	Bertrange	Oenneschte Boesch	Pliensbachien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L64	M8.34.44	Abweiler	Bois de Bettembourg	Pliensbachien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L67	M8.37.12	Syren	Weisselt	Pliensbachien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L70	M8.26.41	Itzig	Beischent	Pliensbachien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L83	L9.11.14	Berdorf	Laangeboesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L92	K8.56.32	Stegen	Aechels	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
L98	K8.56.31	Stegen	Jongeboesch	Keuper	eutrophe à <i>Circaea</i> et <i>Urtica</i>
F2	N8.16.13	Zoufftgen (F)	Forêt de Soetrich	Pliensbachien	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L06	L8.33.42	Brouch	Erbelt	Sinémurien	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L104	K8.55.42	Ingeldorf	Masselter	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L106	L8.13.31	Vichten	Léi / Akscht	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L112	L8.14.13	Berg	Bois de Biischert	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L117	L8.13.11	Mertzig	L9.22.44	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L121	L8.48.24	Biwer	Bois de Biwer	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L16	L8.48.34	Rodenbourg	Trêtschent	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L19	L8.48.34	Rodenbourg	Faascht	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L26	L8.53.11	Goebange	Rockeldriesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L27	L8.53.11	Goebange	Rockeldriesch	Sinémurien	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L30	L9.33.23	Monpach	Aessen	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L32	L9.33.21	Monpach	Honsrèch	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L34	L9.33.12	Monpach	Honsrèch	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L44	L9.22.44	Herborn	Bois de Herborn	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L59	M8.28.14	Pleitrange	SW de L60	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L60	M8.28.23	Pleitrange	S de Draf	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L63	M8.24.23	Bertrange	Oenneschte Boesch	Pliensbachien	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L72	M8.24.44	Cessange	Bois de Cessange	Pliensbachien	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L93	K8.56.32	Stegen	Aechels	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
L99	K8.55.42	Ingeldorf	S de L102	Keuper	eutrophe à <i>Lysimachia</i> et <i>Phalaris</i>
B19	L7.45.34	Vance (B)		Hettangien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
B20	L7.45.34	Vance (B)		Hettangien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
B46	L7.43.24	Villers-sur-Semois (B)	Bois de Rastad	Hettangien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
B47	L7.43.24	Villers-sur-Semois (B)	Bois de Rastad	Hettangien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
B8	L7.45.31	Hachy (B)	La Sagnette	Hettangien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L02	L8.53.13	Nospelt	Heinerboesch	Sinémurien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L05	L8.43.22	Tuntange	N de Holert	Sinémurien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L09	L8.53.11	Nospelt	Sheierheck	Sinémurien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L108	L8.12.42	Vichten	O de Weitzel	Keuper	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L111	L8.14.13	Berg	Bois de Biischert	Keuper	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L113	L8.14.13	Berg	Bois de Biischert	Keuper	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L24	L8.53.11	Goebange	Rockeldriesch	Sinémurien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L74	M8.34.22	Leudelage	Graasboesch	Pliensbachien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L75	M8.34.22	Leudelage	Graasboesch	Pliensbachien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L76	L8.47.24	Gonderange	Schaedchen	Hettangien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L78	L8.48.33	Gonderange	Gehausreich	Keuper	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L79	L8.48.33	Gonderange	Gehausreich	Keuper	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L84	L9.11.24	Berdorf	N de Friemholz	Sinémurien	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L90	K8.56.33	Stegen	Brasert	Keuper	mésotrophe à <i>Carex canescens</i>
L15	L8.48.31	Gonderange	Brätzboesch	Keuper	oligotrophe à sphaignes

L36	L9.21.32	Wolpert	Muerboesch	Sinémurien	oligotrophe à sphaignes
L39	L9.21.43	Bech	Bracken	Sinémurien	oligotrophe à sphaignes
L45	L9.22.44	Herborn	Bois de Herborn	Keuper	oligotrophe à sphaignes
L49	L9.22.42	Herborn	Denneboesch	Keuper	oligotrophe à sphaignes
L102	K8.55.42	Ingeldorf		Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L103	K8.55.42	Ingeldorf	Masselter	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L105	K8.55.24	Ingeldorf	Masselter	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L109	L8.14.11	Berg	Bois de Biischert	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L110	L8.14.11	Berg	Bois de Biischert	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L114	K8.54.34	Oberfeulen	Wald	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L116	K8.54.34	Oberfeulen	Wald	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L18	L8.48.34	Rodenbourg	Faascht	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L23	M8.11.41	Fringig	Rommeboesch	Pliensbachien	oligotrophe sans sphaignes
L29	L9.33.34	Leitig	Haes	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L31	L9.33.21	Monpach	Honsrëch	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L42	L9.32.22	Herborn	Keiroé	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L43	L9.22.44	Herborn	Bois de Herborn	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L50	L9.22.42	Herborn	Foulholz	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L80	L8.48.33	Gonderange	Gehausreich	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L94	K8.56.32	Stegen	Aechels	Keuper	oligotrophe sans sphaignes
L95	K8.56.32	Stegen	Aechels	Keuper	oligotrophe sans sphaignes

milieux humides ponctuels, elles font partie intégrante du maillage et du réseau écologique. Elles enrichissent la diversité visuelle, biologique et écologique du paysage.

Les mardelles sont des lieux de reproduction, de nourrissage et/ou de repos pour la faune. Les grands mammifères de la dition (chevreuils, sangliers, cerfs), s'y abreuvent. Des canards colverts s'y observent fréquemment et peuvent même y nicher (obs. pers.). D'ailleurs, la fréquentation régulière par le gibier intéresse au plus haut point les chasseurs, qui y ont d'ailleurs souvent établi des postes de guet. Des batraciens s'y reproduisent (Parent 1983a, Proess 1991), sans parler d'une multitude d'insectes, dont les libellules sont sans doute les représentants les plus spectaculaires (Proess 1991).

Les chablis et branches mortes tombés dans les mardelles inondées, sont gorgés d'eau une grande partie de l'année, ce qui les rend favorable au développement de bryophytes et lichens saprolignicoles et surtout de champignons lignicoles, même pendant les périodes de sécheresse généralisée. Les champignons charnus terricoles (saprophytes et mycorrhiziques) profitent également de l'humidité prolongée du sol aux abords immédiats. Soulignons que les champignons, les lichens et les bryophytes des mardelles mériteraient des études détaillées.

Les mardelles sont le résultat de processus géomorphologiques de type karstiques, pro-

blement toujours actifs, intimement liés à la nature lithologique du substratum. À ce titre, elles sont typiques des zones marneuses de Lorraine et ont une grande valeur scientifique, paysagère et patrimoniale. Leur présence indique des zones où le sol est relativement instable (risques d'effondrement, surtout au niveau des mardelles de soutirage) et donc impropre à la construction.

4.3. Mesures de gestion

Un certain nombre de mardelles forestières juvéniles (sans eau, sans végétation, avec fissures de drainage non colmatées, de faible diamètre : 2 à 3m) sont présentes dans la région. Celles-ci ont souvent échappé à l'analyse des photo-interpréteurs des cartes de l'IGN. Naturellement, ces mardelles devraient s'agrandir et «mûrir» (Coûteaux 1969) par imperméabilisation du fond et apparition d'une nappe d'eau plus ou moins permanente si la pluviosité est suffisante. Il serait donc pertinent de repérer ces mardelles juvéniles de manière précise pour protéger (et étudier!) leur évolution naturelle.

Du point de vue de l'environnement physique, des coupes de proximité (en lisière) pourraient parfois être bénéfiques au développement de la vie sauvage dans les mardelles très fortement ombragées (milieux présentant une tendance très nette à la dystrophie). Les mardelles souillées par des apports allochtones de matériaux devraient être nettoyées et

curées (avec prudence). De même, les drains devraient être colmatés (ou réduits au maximum) dans la plupart des cas pour rétablir les processus hydrologiques naturels.

Du point de vue biologique, les mardelles abritant des espèces protégées ou appartenant à la liste rouge pourraient faire l'objet de mesures particulières. Ainsi, les rares mardelles à tapis abondant de sphaignes, ainsi que l'unique mardelle à *Thelypteris palustris*, pourraient être érigées en réserves naturelles forestières (intégrales), en leur assurant une protection efficace par adjonction d'une zone tampon suffisamment vaste. Dans le même ordre d'idées, certaines mardelles présentent un intérêt prépondérant pour la faune menacée. Par exemple, la présence d'un batracien rare et/ou menacé d'extinction au sein d'une mardelle à la flore banale incitera probablement le gestionnaire à favoriser prioritairement des mesures de gestion en faveur des populations de batraciens.

Il faudrait donc établir des plans de gestion en fonction des buts poursuivis et des situations existantes, au cas par cas. Ainsi une mardelle d'intérêt biologique moyen, située pas trop loin d'un chemin d'accès, pourrait faire l'objet d'une gestion favorisant la découverte de ce milieu sensible et l'éducation à l'environnement. En effet, comme toutes les pièces d'eau de quelque valeur biologique les mardelles ont un fort pouvoir attractif et sont des lieux privilégiés pour l'initiation à l'éducation des sciences naturelles et de l'environnement. Certaines mardelles pourraient être rendues d'un accès moins dangereux pour des groupes d'élèves accompagnés et encadrés, par la mise en place d'une passerelle ou de caillbotis. Un tel dispositif serait, dans certains cas, également d'une grande utilité pour les observations des naturalistes chevronnés.

Finalement, le choix du type de gestion se fera en fonction de la typologie de la mardelle et de son intérêt dominant. D'une manière générale, en raison de la rareté des mares naturelles dans nos régions, la gestion devrait s'orienter vers des mesures conservatoires. Un plan de gestion devrait être établi, par une équipe pluridisciplinaire (botanistes, zoologistes, forestiers,...) en fonction de la typologie des mardelles et de leur intérêt

actuel ou potentiel. Le dilemme principal est le suivant : faut-il laisser faire les processus naturels, ce qui conduit, à plus ou moins long terme, à un atterrissement total avec installation de groupements végétaux forestiers (et donc la disparition de la faune et de la flore typiques des milieux aquatiques en milieu forestier) ou au contraire intervenir pour freiner ou supprimer le processus d'atterrissement, et maintenir le milieu aquatique? La réponse à cette question n'est pas simple. Si une majorité pouvait se dégager en vue d'une gestion de réhabilitation d'une mardelle artificiellement comblée par des apports divers (gravats, détritus,...), ce ne serait pas forcément le cas pour la gestion d'une mardelle non perturbée par l'homme, mais très envasée et comblée pratiquement entièrement par un épais tapis de feuilles pourrissantes. Cependant, dans nos régions d'ancienne civilisation, les milieux non (ou peu) perturbés par l'homme et évoluant naturellement sont rares et il serait envisageable de les protéger de toute action humaine, laissant ainsi les processus naturels à l'oeuvre. La seule mesure de gestion serait alors de prévenir le public de l'intérêt du site et du danger (réel !) d'y accéder.

Remerciements

Les auteurs expriment toute leur gratitude aux personnes ayant contribué, même modestement, à ce travail, et en particulier à Messieurs Jean Werner (Walferdange) et Philippe De Zuttere (Vierves-sur-Viroin) qui ont aimablement déterminé les échantillons de sphaignes, à Messieurs Jacques Duvingneaud (Marchienne-au-Pont) et Georges-Henri Parent (Arlon) pour l'examen de quelques échantillons critiques de plantes, à Monsieur Gérard Schmidt (Oekofond, Luxembourg) pour nous avoir communiqué des données floristiques inédites concernant les mardelles luxembourgeoises. Enfin, feu Jacques Geelen (technicien à l'ULG, campus d'Arlon) nous a efficacement aidés lors des prélèvements d'échantillons d'eau destinés aux analyses physico-chimiques.

Bibliographie

Anonyme, 1991. Cartes topographiques de la Belgique. Institut Géographique National, Bruxelles.

- Anonyme, 2002. Grand-Duché de Luxembourg, Carte topographique Série TC. Administration du Cadastre et de la Topographie, Luxembourg.
- Ansembourg (d') V., De Zuttere Ph., Louette A., Matagne G. & G. Parent, 1967. Quelques plantes vasculaires intéressantes de l'Ardenne méridionale et du district jurassique. *Lejeunia* 44: 1-47.
- Bois d'Enghien, P., 1992. Contribution à la création d'un réseau de surveillance des milieux humides fermés de la vallée de la Semois (Mardelles et Bras-morts) par la méthode des plantes supérieures bioindicatrices. Fondation Universitaire Luxembourgeoise, Arlon, 25 pp.
- Bolline, A., 1976. L'évolution du relief à l'Holocène. Les processus actuels. In: Géomorphologie de la Belgique (A. Pissart, éd.), Université de Liège, Liège: 159-168.
- Braque, R., 1966. Observations sur les mardelles du Plateau Nivernais. *Bull. Ass. fr. ét. Quaternaire* 3: 167-169.
- Braun-Blanquet, J., 1928. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Biol. Studienbücher 7, 330 pp.
- Cailleux, A., 1956. Mares, mardelles et pingos. *Comptes-Rendus Séances Acad. Sc. Sér. D* 242: 1912-1914.
- Colling, G., 2005. Red list of the vascular plants of Luxembourg. *Ferrantia* 42: 1-80.
- Couderc, J.-M., 1978. Les mardelles de Touraine et leurs groupements végétaux. *Colloques phytosoc.* 7: 35-60.
- Coûteaux, M., 1969. Recherches palynologiques en Gaume, au pays d'Arlon, en Ardenne méridionale (Luxembourg belge) et au Gutland (Grand-Duché de Luxembourg). *Acta Geographica Lovaniensia* 8: 1-193.
- Cox, C.B. & P.D. Moore, 1993. Biogeography: an ecological and evolutionary approach. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 326 pp.
- Dangien, B., 1978. Les mardelles du Bassigny et leur flore. *Bull. Soc. Sc. nat. et d'Arch. de la Haute-Marne* 21: 41-51.
- Dangien, B. & J.M. Decornet, 1977. Aperçu phytosociologique des groupements aquatiques et semi-aquatiques des mardelles du Bassigny. *Documents phytosociol.* N.S. 1: 51-69.
- Delafosse, W. & H. Guyot, 1932. La question des Mardelles en Moselle. *Bull. Soc. Hist. Natur. Moselle* 20: 89-97.
- Diekmann, M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology* 4: 493-506.
- Dufrène, M. & P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Dupré, C. & M. Diekmann, 1998. Prediction of occurrence of vascular plants in deciduous forests of South Sweden by means of Ellenberg indicator values. *Applied Vegetation Science* 1: 139-150.
- Dzwonko, Z., 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology* 38: 942-951.
- Ek, C., 1976. Les phénomènes karstiques. In: Géomorphologie de la Belgique (A. Pissart, ed.), Université de Liège, Liège, 137-157.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, B., Werner, V. & D. Paulßen, 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1-258.
- Faber, T., 1975. Contribution à l'étude phytosociologique et à la protection des biotopes humides au Grand-Duché de Luxembourg. Mémoire d'aspirant-professeur au Lycée classique de Diekirch, Luxembourg, 236 pp.
- Fouilloy, R., 1937. La végétation de quelques mares nivernaises. *Bull. Soc. bot. Fr.* 84 (7-8): 494-499.
- Fourneau, R., 1984. Initiation à la géomorphologie de la Wallonie. Cercles des Naturalistes de Belgique, Vierves-sur-Viroin, 97 pp.
- Frankl, R. & H. Schmeidl, 2000. Vegetation change in a South German raised bog: Ecosystem engineering by plant species, vegetation switch or ecosystem level feedback mechanisms. *Flora* 195: 267-276.
- Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Houillier, F. & J.-C. Pierrat, 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journ. Vegetation Science* 14: 55-62.
- Gillijns, K., Poesen, J. & J. Deckers, 2005. On the characteristics and origin of closed depressions in loess-derived soils in Europe - a case study from central Belgium. *Catena* 60: 43-58.
- Hengen-Baustert, C., 1978. Le biotope des mardelles du Bon-Pays: contribution à l'étude phytosociologique. Mémoire pédagogique de professeur-stagiaire au Lycée Robert Schuman, Luxembourg, 164 pp.
- Héroult, B., Honnay, O. & D. Thoen, 2005. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce

- plantations using a life-trait based approach. *Journal of Applied Ecology* 42: 536-545.
- Héroult, B. & O. Honnay, 2005. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests - an emergent group approach. *Journal of Biogeography* 32: 2069-2081.
- Hill, M.O., 1979. Twinspan, a Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, New York, 17 pp.
- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B. & R.H.G. Bunce, 1999. Ellenberg's Indicator values for British plants. In: ECOFACT Research Report ed.), Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, 44.
- Hilly, J. & B. Haguenaer, 1979. Lorraine-Champagne, Guides géologiques régionaux. Masson, Paris, 216 pp.
- Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Institut Catholique de Lille, Lille.
- Kawai, H., Kanegae, T., Christensen, S., Kiyosue, T., Sato, Y., Imaizumi, T., Kadota, A. & M. Wada, 2003. Responses of ferns to red light are mediated by an unconventional photoreceptor. *Nature* 421: 287-290.
- Kerger, M.-T., Parent, G.H. & D. Thoen, 1994. Notes chorologiques et écologiques sur la flore vasculaire de la province de Luxembourg (Belgique) et des régions limitrophes. *Lejeunia* 145: 1-86.
- Kirpach, J.-C., 1989. La réserve naturelle du Boufferdanger Muer (Grand-Duché de Luxembourg). *Bull. Soc. Nat. luxemb.* 89: 63-80.
- Klinger, L.F., 1996. Coupling of soils and vegetation in peatland succession. *Arctic and Alpine Research* 28: 380-387.
- Lahondère, C., 1997. Initiation à la phytosociologie sigmatiste. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest N°spécial* 16: 46 pp.
- Lambinon, J., Delvosalle, L. & J. Duvigneaud, 2004. Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes), éd. 5 Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise, CXXX + 1167 pp.
- Leclercq, J., Lambinon, J. & C. Jeuniaux, 1969. Pour une théorie de la protection scientifique des sites naturels. *Naturalistes belges* 50: 433-443.
- Manly, B.F.J., 1998. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, London, 399 pp.
- McCune, B. & M.J. Mefford, 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, 235 pp.
- McGeoch, M.A. & S.L. Chown, 1998. Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 46-47.
- Noirfalise, A., 1984. Forêts et stations forestières en Belgique. Les Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux, 234 pp.
- Overal, B., 1980. La synécologie et la dynamique des végétations dans les biotopes humides, en vue d'une gestion écologique du paysage. Thèse de Doctorat, Fondation Universitaire Luxembourgeoise, Arlon, 470 pp.
- Overal, B., 1996. Particularités trophiques et dynamiques d'un milieu original: les mardelles de la Lorraine belge. *Natura Mosana* 49: 98-103.
- Parent, G.H., 1969. L'herborisation générale de la Société royale de Botanique de Belgique dans le district lorrain belge et la vallée de la Chiers, 1-3 juin 1969. *Bull. Soc. r. Bot. Belg.* 102: 435-466.
- Parent, G.H., 1973. Notes chorologiques et écologiques sur la flore de la province de Luxembourg. *Lejeunia* 68: 1-88.
- Parent, G.H., 1983a. Protégeons nos batraciens et reptiles - Animaux menacés en Wallonie. Duculot, Gembloux, 172 pp.
- Parent, G.H., 1983b. Les paysages de la Lorraine belge. *Réserves Naturelles* 5: 3-15.
- Parent, G.H. & D. Thoen, 1982. Notes chorologiques et écologiques sur la flore vasculaire de la province de Luxembourg (Belgique). *Lejeunia* 108: 1-41.
- Parent, G.H. & D. Thoen, 1986a. Les pelouses à gentianes sur marne de la Lorraine belge, d'après un manuscrit inédit de Victor d'Ansembourg. I. Aspects floristiques et écologiques. *Parcs Nationaux* 41: 117-134.
- Parent, G.H. & D. Thoen, 1986b. Les pelouses à gentianes sur marne de la Lorraine belge, d'après un manuscrit inédit de Victor d'Ansembourg II. Aspects synécologiques. *Parcs Nationaux* 41: 159-176.
- Pastoret, P.P. & G. Mees, 1978. Un site intéressant: le bois du Dackelt et les prairies à mardelles du Grendelbach. *Parcs Nationaux* 33: 76-90.
- Pissart, A., 1958. Les dépressions fermées de la région parisienne. *Rev. Géomorph. dynam.* 9: 2-83.

- Proess, R., 1991. Les libellules (Insecta: Odonata) dans les mares, mardelles et bras-morts de la Haute-Semois: répartition et écologie. Travail de fin d'études, Faculté des Sciences Agronomiques, Gembloux, 101 pp.
- Reichling, L., 1976. Excursion du 13 juillet 1976. *Bull. Soc. Nat. luxemb.* 81: 90-92.
- Reichling, L., 1986. Excursion du 12 mai 1983. *Bull. Soc. Nat. luxemb.* 86: 138-139.
- Reichling, L., 1990. Observations floristiques au Luxembourg. *Bull. Soc. Nat. luxemb.* 90: 55-70.
- Robaszynski, F. & C. Dupuis, 1983. Belgique, Guides géologiques régionaux. Masson, Paris, 204 pp.
- Rosenzweig, M.L., 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, 436 pp.
- Saintenoy-Simon, J., 1996. Les introductions dans les pièces d'eau. *Adoxa* 10: 16-18.
- Saintenoy-Simon, J. & J. Duvigneaud, 1993. A propos d'espèces introduites dans les étangs. *Adoxa* 3: 11-13.
- Schäfer-Guignier, O., 1987. Vegetationskundliche Untersuchungen an Kleingewässern des Pfläzerwaldes und der Westricher Hochfläche (Sohle und Mardellen). *Mitt. Pollichia* 74: 175-204.
- Schaffers, A.P. & K.V. Sýkora, 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journ. Vegetation Science* 11: 225-244.
- Siegel, S. & J.N. Castellan, 1988. Non parametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York, 399 pp.
- Slotboom, R.T., 1963. A comparative geomorphological and palynological investigation of the Pingos (Viviers) in the Hautes Fagnes (Belgium) and the Mardellen in the Gutland (Luxembourg). *Zeitschr. f. Geomorph.* 7: 193-231.
- Stieperaere, H. & K. Fransen, 1982. Standaardlijst van de belgische vaatplanten, met aanduiding van hun zeldzaamheid en socio-ecologische groep. *Dumortiera* 22: 1-39.
- Symoens, J.-J., 1957. Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines: les milieux et leur végétation algale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 89: 111-314.
- Toeno, D., 1982. La flore et la végétation des mardelles et d'une pelouse sur marne keupérienne à Thiaumont (Attert). *Parcs Nationaux* 37: 31-40.
- Toeno, D., 1995. Observations floristiques inédites de plantes rares ou intéressantes du bassin hydrographique de la Semois (période 1992-1994). *Dumortiera* 61-62: 49-74.
- Toeno, D., 1997. Observations floristiques dans les mardelles du Gutland (Luxembourg). *Bull. Soc. Nat. luxemb.* 98: 41-48.
- van Rompaey, E. & L. Delvosalle, 1979. Atlas de la flore belge et luxembourgeoise, éd. 2, Jardin Botanique National de Belgique, Meise.
- Vanden Berghen, C., 1982. Initiation à l'étude de la végétation. Jardin Botanique National de Belgique, Meise, 263 pp.
- Waterlot, G., Beugnies, A., Bintz, J., Hary, A. & A. Muller, 1973. Ardenne - Luxembourg. Masson & Cie, Paris, 206 pp.