

à Jacques LAMBINON, toujours attentif à
l'évolution de la végétation dans le passé,
en particulier dans les Hautes-Fagnes

L'extinction de *Sphagnum austinii* en Belgique

Alain VANDERPOORTEN *, André SOTIAUX** et Maurice STREEL ***

RÉSUMÉ

La comparaison de la bryoflore actuelle de la tourbière du Misten (Hautes-Fagnes, province de Liège, Belgique) avec celle d'échantillons de tourbe du 6^{ème} siècle provenant de la même tourbière démontre la présence passée de *Sphagnum austinii*. L'extinction de cette espèce dans la tourbière entre le 16^{ème} et le 19^{ème} siècle dans la tourbière du Misten semble plutôt liée au développement des activités humaines qu'à des changements climatiques. Les caractères distinctifs entre *S. austinii* et *S. affine* sont analysés sur base de l'anatomie foliaire.

ABSTRACT

Comparing the current bryoflora of the Misten peat bog (Hautes Fagnes, province de Liège, Belgium) with that of the 6th century peat samples in the same peat bog showed the past presence of *Sphagnum austinii*. The extinction of this species between the 16th and 19th century in the Misten peat bog seems rather related to the development of human activities than to climate change. The distinctive characters between *S. austinii* and *S. affine* based on leaf anatomy are analyzed.

* Institut de Botanique, Université de Liège, B22 Sart Tilman, B-4000 Liège. Courriel : a.vanderpoorten@ulg.ac.be

** Chaussée de Bruxelles, 676, B-1410 Waterloo

*** Département de Géologie, Université de Liège, Allée du 6 Aout, B18 Sart Tilman, B-4000 Liège.

INTRODUCTION

L'analyse des macrorestes végétaux dans la tourbe permet de retracer les changements historiques dans la composition floristique des tourbières ombrotrophes (ELLIS & TALLIS, 2000). En particulier, les modifications climatiques survenues au cours du Quaternaire se sont traduites par des modifications successives des communautés de bryophytes (JONSGARD & BIRKS, 1995).

En effet, la distribution des tourbières hautes à sphaignes est conditionnée par un bilan hydrique annuel positif (GIGNAC et al., 2001) dès lors que l'alimentation hydrique des sphaignes, qui sont dépourvues de racines, se fait exclusivement par l'absorption des précipitations atmosphériques. En Grande-Bretagne par exemple, la présence de la mousse *Racomitrium lanuginosum* dans les paléo-végétations est caractéristique de périodes froides et sèches ; la présence de sphaignes témoigne de conditions froides et humides. L'absence de ce *Racomitrium* et des sphaignes dans les profils de tourbe est synonyme de périodes de réchauffement (ELLIS & TALLIS, 2000).

Dans cet article, nous décrivons la composition floristique de la bryoflore de la tourbière du Misten (Hautes-Fagnes, Province de Liège) sur base d'un inventaire bryologique

de cette tourbière, le 30 septembre 2011, et nous comparons cette composition avec celle d'échantillons de tourbe datant environ du 6^e siècle. Nous attestons de la présence de *S. austinii*, une espèce aujourd'hui éteinte en Belgique, et nous faisons le point sur les problèmes taxonomiques et les critères de différenciation de cette espèce.

MÉTHODOLOGIE

La carotte de tourbe (07b : 100 à 150 cm) a été prélevée dans la tourbière de Misten à l'aide d'un carottier biélorusse à quelques mètres du sondage de référence (01W et 01b), localisé dans STREEL et al. (2014). Par comparaison palynologique avec ce sondage de référence, la carotte « 07b : 100-150 cm » correspond à l'intervalle compris entre le premier maximum du hêtre vers le milieu du 2^{ème} siècle et le deuxième maximum du hêtre vers le milieu du 6^{ème} siècle de notre ère. Le contenu en macrofossiles de la carotte de tourbe a été analysé après ébullition de chaque échantillon dans de l'eau distillée, suivie d'un tamisage à 125 µm. Les macrofossiles ont été ensuite repérés à l'aide d'un microscope binoculaire (×10-×50), et identifiés à l'aide de la clé des sphaignes, basée sur l'examen des feuilles caulinaires (LANGE, 1982). Nous avons également suivi FLATBERG (1986) pour la distinction entre *S. affine* et *S. austinii*.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les macrorestes fossiles de la tourbe étudiée dans la tourbière du Misten sont composés uniquement de feuilles caulinaires et raméales de *Sphagnum*. La plupart des feuilles observées correspondent à des feuilles raméales dont la paroi des hyalocystes présente des indentations très caractéristiques, uniquement présentes en Europe chez deux espèces : *S. affine* et *S. austinii*. La distinction de ces deux espèces sur base de caractéristiques macroscopiques est assez aisée. En revanche, cette distinction est plus délicate à partir du seul examen des feuilles raméales et caulinaires disponibles dans le matériel fossile. Cette distinction repose sur des caractères de morphologie foliaire et d'ornementation des parois cellulaires, tel que synthétisé dans le Tableau 1 sur base des travaux de FLATBERG (1986).



FIG. 1. – *Sphagnum austinii*, feuille caulinaire d'un échantillon de tourbe de la tourbière du Misten, datant du 6^{ème} siècle.

Le matériel fossile étudié présente les caractéristiques suivantes : les feuilles caulinaires sont étroitement lingulées (Fig. 1) ; les feuilles raméales sont largement ovales (Fig. 2a), similaires en cela à celles de *S. affine* (Fig. 2c) par rapport à celles du matériel actuel de *S. austinii* qui sont plus étroites (Fig. 2b), mais l'apex foliaire du matériel fossile est très largement arrondi au sommet. Ce caractère le rapproche de *S. austinii* (voir MAKSIMOV, 2007 Fig. 2). Chez *S. affine* en effet, l'apex des feuilles raméales est cucullé car le bord des feuilles est fortement incurvé (Fig. 2c et MAKSIMOV, 2007 : Fig. 1). Les hyalocystes de la partie apicale des feuilles caulinaires sont peu cloisonnés mais leurs parois sont pourvues d'indentations (Fig. 3a), ce qui les rapproche de *S. austinii* (Fig. 3b). Chez *S. affine*, les hyalocystes de la partie apicale des feuilles caulinaires ont des parois lisses et

présentent souvent plusieurs cloisons (Fig. 3c). Enfin, les parois des hyalocystes des feuilles raméales sont pourvues de très fortes indentations dans l'entièreté de la feuille dans le matériel fossile (Fig. 4a) et chez *S. austinii* (Fig. 4b). Chez *S. affine*, les indentations sont globalement beaucoup moins marquées. Ce caractère est moins net dans les cellules basales (Fig. 4a2, b2, c2) mais diagnostique dans les cellules apicales, dont les parois sont lisses chez *S. affine* (Fig. 4c).

Dès lors, le matériel fossile s'apparente à *S. austinii*, une espèce non connue dans la bryoflore belge contemporaine, confirmant les remarques de STREEL et al. (2014) sur la présence de cette espèce dans la paléoflore belge.

La dominance massive de *S. austinii* dans les échantillons fossiles s'accompagne de différences floristiques remarquables par rapport à la flore actuellement présente au Misten. Au-delà de l'absence, dans les macrorestes fossiles, de toute une série d'hépatiques à feuilles et de mousses turficoles autres que les sphaignes (Tableau 2), qui est vraisemblablement due à la moindre résistance des tissus de ces espèces par rapport à ceux des sphaignes, bien qu'on en trouve dans d'autres assemblages de macrorestes fossiles (FLATBERG, 1986 ; JONSGARD & BIRKS, 1995 ; LEWIS & al., 2008), le passage d'une tourbe dominée par *S. austinii* dans les échantillons fossiles à une tourbe largement dominée à l'heure actuelle par *S. papillosum*, absente des macrorestes fossiles étudiés ici, est frappant.

Une autre différence dans la composition floristique des tourbes étudiées par rapport à la flore moderne est l'absence de *S. affine* dans la tourbe à *S. austinii*. Cette absence de *S. affine* dans les paléotourbes, confirmée par des études similaires en Grande-Bretagne (HUGHES et al., 2007, 2008), est intéressante car les travaux de FLATBERG (1986) ont montré que ces deux espèces, initialement considérées comme étant synonymes de *S. imbricatum* s.l., sont distinctes sur les plans morphologique, écologique et chorologique.

L'absence de *S. affine* dans les macrorestes végétaux de la tourbière du Misten, et plus généralement de ceux de Grande-Bretagne (HUGHES et al., 2007, 2008), suggère que le taxon des macrorestes fossiles repris dans la littérature sous le nom de *S. imbricatum* (MAUQUOY & BARBER, 1999 ; McCLYMONT et al., 2008,) correspond à *S. austinii*, et que *S. affine* a participé, avec *S. papillosum*, au remplacement de *S. austinii*. Néanmoins, une attention toute particulière devrait être apportée à la distinction entre ces deux espèces lors de l'analyse des macrorestes fossiles pour confirmer cette hypothèse.

Une analyse de carottages réalisés dans la tourbière du Misten révèle que le passage entre les deux types de tourbe s'est opéré entre le 16^{ème} et le 19^{ème} siècle (STREEL & al., 2014). La disparition de *S. austinii* de la bryoflore belge et le bouleversement dans la composition des espèces dominantes de sphaignes observées dans la tourbière du Misten correspondent au changement de végétation le plus spectaculaire dans les tourbières hautes

de Grande-Bretagne et du Nord-Ouest de l'Europe au cours des 2000 dernières années » (HUGHES et al., 2007, 2008 ; SWINDLES et al., 2015). En Grande-Bretagne, le déclin de *S. austinii* a été observé de manière similaire dès le 6^{ème} siècle (HUGHES et al., 2008).

Au vu de la distribution strictement atlantique de *S. austinii*, qui reflète son affinité pour les climats maritimes tempérés avec des hivers doux (moyenne du mois le plus froid >3°C) (FLATBERG, 1986), il est tentant d'imputer ces

bouleversements dans la composition des espèces dominantes de sphaignes à des causes climatiques. La très longue période pendant laquelle le déclin a été observé, et la différence d'époque de déclin dans des sites géographiquement proches suggèrent que des modifications locales, essentiellement liées au développement des activités anthropiques (exploitation de la tourbe, feu, dépôts atmosphériques...), plutôt qu'un bouleversement climatique général seraient à l'origine des successions floristiques observées (SWINDLES et al., 2015).

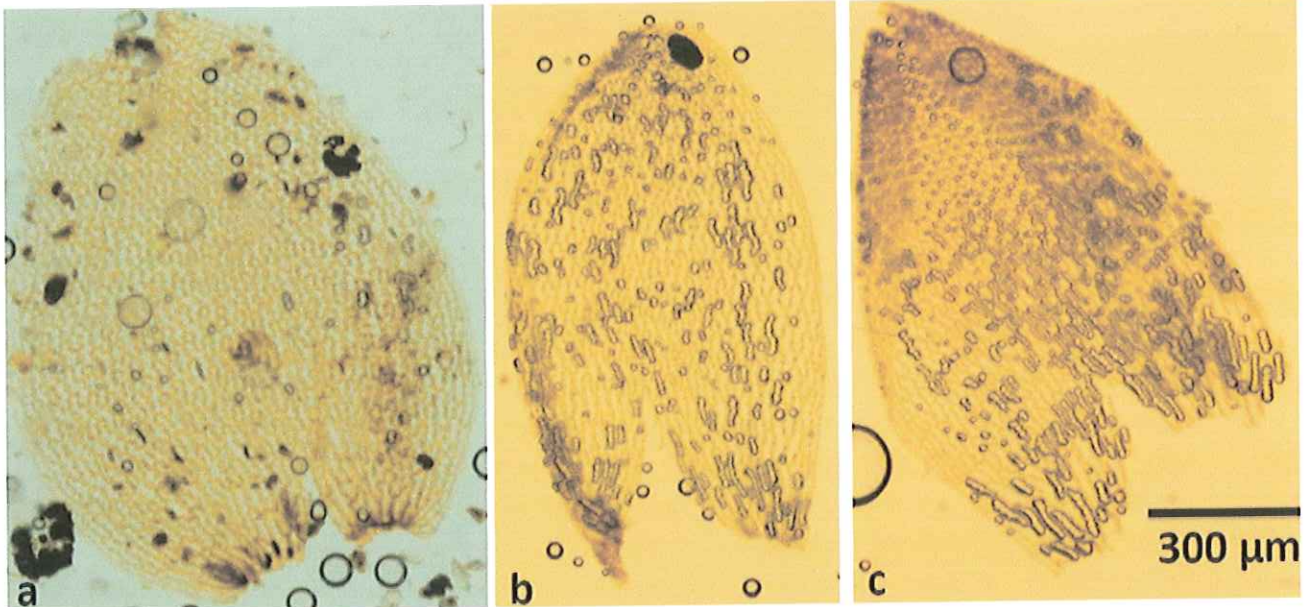


FIG. 2. – Comparaison des feuilles raméales (a) de *S. austinii* issues d'un échantillon de tourbe de la tourbière du Misten datant du 6^{ème} s., (b) d'un échantillon récent de *S. austinii* de Norvège (LG, coll. A. VANDERPOORTEN Nor7, Sor-Trondelag, 26.09.2015) et (c) d'un échantillon récent de *S. affine* (LG, coll. A. VANDERPOORTEN F856-5, Belgique, Réserve Naturelle du Misten, 11.09.2011).

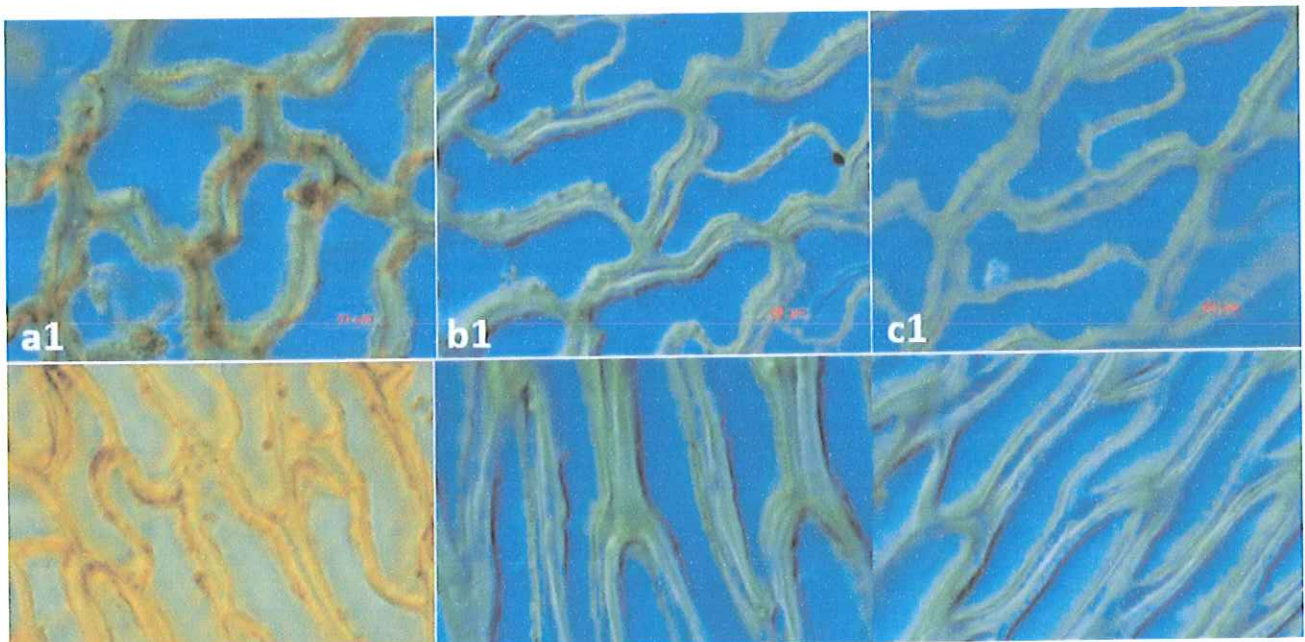


FIG. 3. – Comparaison des hyalocystes des feuilles caulinaires de *S. austinii* issues d'un échantillon de tourbe de la tourbière du Misten datant du 6^{ème} s. (a1 cellules apicales, a2 cellules basales), d'un échantillon récent de *S. austinii* de Norvège (LG, coll. A. VANDERPOORTEN Nor7, Sor-Trondelag, 26.09.2015) (b1 cellules apicales, b2 cellules basales) et d'un échantillon récent de *S. affine* (LG, coll. A. VANDERPOORTEN F856-5, Belgique, RN du Misten, 11.09.2011) (c1 cellules apicales, c2 cellules basales).

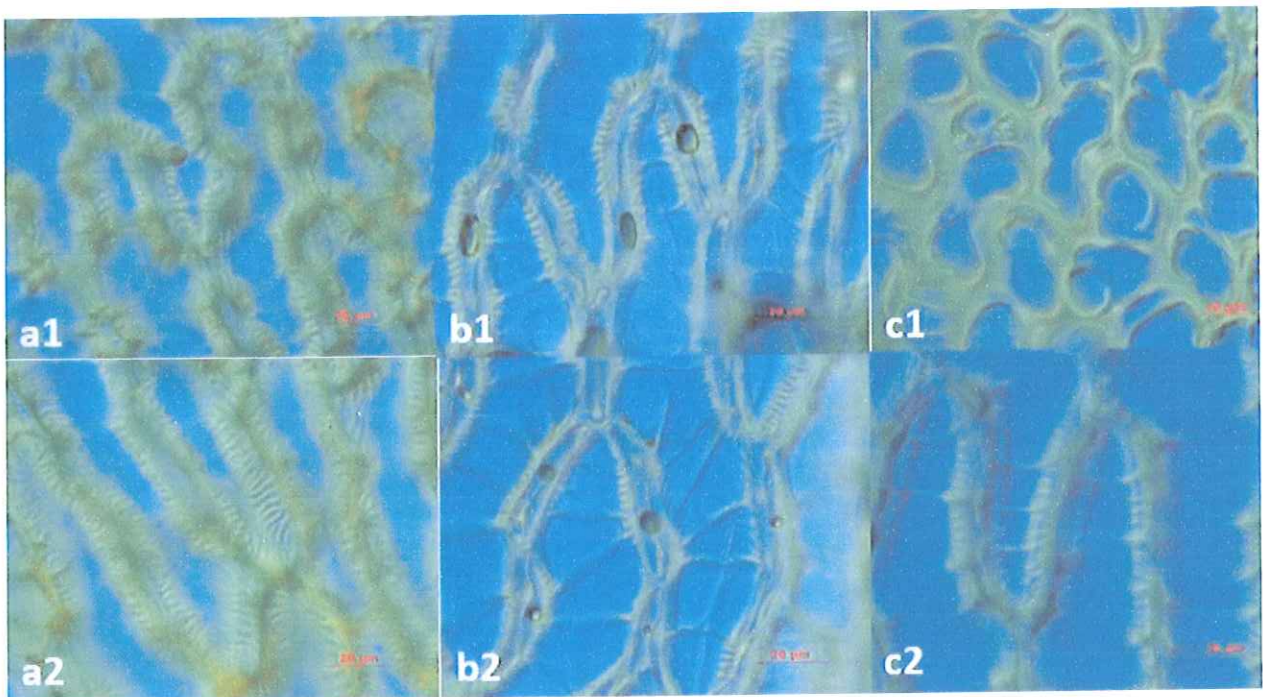


FIG. 4. – Comparaison des hyalocystes des feuilles raméales de *S. austinii* issues d'un échantillon de tourbe de la tourbière du Misten datant du 6^{ème} siècle (a1 cellules apicales, a2 cellules basales), d'un échantillon récent de *S. austinii* de Norvège (LG, coll. A. VANDERPOORTEN Nor7, Sor-Trondelag, 26.09.2015) (b1 cellules apicales, b2 cellules basales) et d'un échantillon récent de *S. affine* (LG, coll. A. VANDERPOORTEN F856-5, Belgique, RN du Misten, 11.09.2011) (c1 cellules apicales, c2 cellules basales).

	<i>S. affine</i>	<i>S. austinii</i>
Ornementation des parois des hyalocystes dans l'apex des feuilles caulinaires	absente	présente
Ornementation des parois des hyalocystes des feuilles raméales	nombreuses indentations dans les cellules basales, indentations rares et peu marquées dans les cellules apicales	nombreuses indentations dans toutes les cellules
Cloisons des hyalocystes dans le 1/3 supérieur des feuilles caulinaires	plusieurs cellules avec 2-4-(6) cloisons	très peu de cellules cloisonnées avec au max. 1 cloison par cellule
Morphologie des feuilles caulinaires	largement lingulées	étroitement lingulées
Morphologie des feuilles raméales	largement ovales à semi-circulaires	étroitement ovales à ovales-elliptiques

Tableau 1. – Caractères diagnostiques de *Sphagnum affine* et *S. austinii* sur base de la morphologie et de la cytologie des feuilles raméales et caulinaires (d'après FLATBERG, 1986).

Hépatiques	Mousses	
<i>Calypogeia sphagnicola</i> <i>Cephalozia connivens</i> <i>Cephalozia macrostachya</i> <i>Cephaloziella elachista</i> <i>Cladopodiella fluitans</i> <i>Odontoschisma sphagni</i>	<i>Aulacomnium palustre</i> <i>Leucobryum glaucum</i> <i>Polytrichum strictum</i> <i>Sphagnum affine</i> <i>Sphagnum cuspidatum</i> <i>Sphagnum fallax</i>	<i>Sphagnum fimbriatum</i> <i>Sphagnum magellanicum</i> <i>Sphagnum palustre</i> <i>Sphagnum papillosum</i> <i>Straminergon stramineum</i>

Tableau 2. – Liste des espèces de bryophytes observées dans la tourbière du Misten.

BIBLIOGRAPHIE

- ELLIS C. J., TALLIS J. H. 2000. – Climatic control of blanket mire development at Kentra Moss, north-west Scotland. *J. Ecol.*, 88 : 869-889.
- FLATBERG K. I. 1986. – Taxonomy, morphological variation, distribution and ecology of the *Sphagnum imbricatum* complex with main reference to Norway. *Gummeria*, 54 : 1-116.
- GIGNAC L. D., HALSEY L. A. & VITT D. H. 2001. – A bioclimatic model for the distribution of *Sphagnum*-dominated peatlands in North America under present climatic conditions. *J. Biogeogr.*, 27 : 1139–1151.
- HUGHES P. D. M., LOMAS-CLARKE S. H., SCHULZ J. & JONES P. 2007. – The declining quality of Late Holocene ombrotrophic communities and the lost of *Sphagnum austinii* (sull. ex Aust.) on raised bogs in Wales. *The Holocene*, 17 : 613-625.
- HUGHES P. D. M., LOMAS-CLARKE S. H., SCHULZ J. & BARBER K. E. 2008. – Decline and localized extinction of a major raised bog species across the British Isles : evidence for associated land-use intensification. *The Holocene*, 18 : 1033-1043.
- JONSGARD B. & BIRKS H. H. 1995. – Late-glacial mosses and environmental reconstructions at Kråkenes, western Norway. *Lindbergia*, 20 : 64-82.
- LANGE B. 1982. – Key to northern boreal and arctic species of *Sphagnum*, based on characteristics of the stem leaves. *Lindbergia*, 8 : 1-29.
- LEWIS A. R., MARCHANT D. R., ASHWORTH A. C., HEDENÅS L., HEMMING S. R., JOHNSON J. V., LENG M. L., MACHLUS M. L., NEWTON A. E., RAINE J. I., WILLENBRING J. K., WILLIAMS M. & WOLFE A. P. 2008. – Mid-Miocene cooling and the extinction of tundra in continental Antarctica. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 105 : 10676–10680.
- MAKSIMOV A. I. 2007. – *Sphagnum imbricatum* complex (Sphagnaceae, Bryophyta) in Russia. *Arctoa*, 16 : 25-34.
- MAUQUOY D. & BARBER K. 1999. – Evidence for climatic deteriorations associated with the decline of *Sphagnum imbricatum* Hornsch. ex Russ. in six ombrotrophic mires from northern England and the Scottish Borders. *The Holocene*, 9 : 423-437.
- MCCLYMONT E. L., MAUQUOY D., YELOFF D., BROEKENS P., VAN GEEL B., CHARMAN D. J., PANCOST R. D., CHAMBERS F. M. & EVERSHERD R. P. 2008. – The disappearance of *Sphagnum imbricatum* from Butterburn Flow, UK. *The Holocene*, 18 : 991-1002.
- STREEL M., BEGHIN J., GERIENNE P., HINDRYCKS M. N., LUTHERS C., COURT-PICON M., FRANKARD P., ALLAN M. & FAGEL N. 2014. – Late Subatlantic history of the ombrotrophic Misten Bog (Eastern Belgium) based on high resolution pollen, testate amoebae and macrofossil analysis. *Geologica Belgica*, 17 : 148-160.
- SWINDLES G. T., TURNER T. E., ROE H. M., HALL V. A. & REA H. A. 2015. – Testing the cause of the *Sphagnum austinii* (Sull. ex Aust.) decline : multiproxy evidence from a raised bog in Northern Ireland. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 213 : 17-26.