

THÈSE

présentée à

La Faculté des Sciences de
l'Université de Neuchâtel (Suisse)

pour l'obtention du grade de

DOCTEUR ÈS SCIENCES

par

Alexandre BUTTLER

1987

ETUDE ECOSYSTEMIQUE DES MARAIS NON BOISES DE LA RIVE SUD DU
LAC DE NEUCHÂTEL (SUISSE) : PHYTOSOCIOLOGIE, PEDOLOGIE,
HYDRODYNAMIQUE ET HYDROCHIMIE, PRODUCTION VÉGÉTALE, CYCLES
BIOGÉOCHIMIQUES ET INFLUENCE DU FAUCHAGE SUR LA VÉGÉTATION

Jury: Gobat, J.-M., Professeur à l'Université de Neuchâtel,
directeur de thèse et représentant du
Professeur honoraire J.-L. Richard
Matthey, W., Professeur à l'Université de Neuchâtel
Védy, J.-C., Professeur à l'Ecole polytechnique
fédérale de Lausanne
Kloetzli, F., Professeur à l'Ecole polytechnique
fédérale de Zürich
Rapp, M., Directeur de recherches au Centre d'Etudes
phytosociologiques et écologiques Louis
Emberger, Montpellier

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Etude écosystémique des marais non boisés
de la rive sud du Lac de Neuchâtel (Suisse)

de Monsieur Alexandre Buttler

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs J.-M. Gobat, W. Matthey,
F. Klötzli (EPF-Zurich), J.-C. Védry (EPF-
Lausanne) et M. Rapp (Montpellier)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 13 novembre 1989

Le doyen:


C. Mermod

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS

REMERCIEMENTS

Première partie: Ecologie des milieux

1	INTRODUCTION GENERALE	1
1.1	L'INTERET DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHATEL	1
1.2	LES TRAVAUX SCIENTIFIQUES DEJA EFFECTUES	1
1.3	RAISON DE CE TRAVAIL	1
1.4	OBJECTIFS ET CONCEPT DU PROJET	2
1.5	ORGANISATION DE L'ETUDE DES MARAIS NON BOISES	3
1.5.1	Délimitation du sujet	3
1.5.2	Localisation des zones d'étude	4
2	MATERIEL ET METHODES	5
2.1	INTRODUCTION	5
2.2	LE CARRE PERMANENT	5
2.3	METHODES CLIMATOLOGIQUES	5
2.3.1	Température et humidité de l'air	5
2.3.2	Température du sol	6
2.3.3	Pluviosité	6
2.4	METHODES D'ETUDE DE LA VEGETATION	6
2.4.1	Description de la végétation	6
2.4.2	Phytomasse et productivité végétale	8
2.4.3	Analyse chimique du matériel végétal	11
2.5	METHODES D'ETUDE DES SOLS	12
2.5.1	Description des sols et prélèvement des échantillons	12
2.5.2	Analyse physico-chimique des échantillons de terre	12
2.5.3	Analyse chimique de l'eau	15
2.5.4	Dynamique des nappes	18
2.6	METHODES D'ANALYSE DES RESULTATS	19
2.6.1	Analyse statistique simple	19
2.6.2	Analyse multivariable	19
3	GENERALITES CONCERNANT LE MILIEU	21
3.1	SITUATION GEOGRAPHIQUE REGIONALE	21
3.2	SITUATION GEOLOGIQUE	21
3.3	SITUATION HISTORIQUE	23
3.4	SITUATION HYDROLOGIQUE	24
3.5	LA VEGETATION DE LA ZONE RIVERAINE	25
3.6	PROTECTION DE LA NATURE ET GESTION DES MILIEUX	28
4	CLIMATOLOGIE	30
4.1	INTRODUCTION ET METHODE	30
4.2	CLIMAT REGIONAL DURANT LES ANNEES D'ETUDE	30
4.2.1	Caractéristiques annuelles	30
4.2.2	Variation mensuelle de la température de l'air et des précipitations	30

4.3	MESOClimAT DU MARAIS DE LA RESERVE NATURELLE DE CUDREFIN	33
4.3.1	Variation hebdomadaire de la température et de l'humidité de l'air	33
4.3.2	Variation journalière de la température et de l'humidité de l'air	33
4.4	MICROCLIMAT DU MARAIS DE LA RESERVE NATURELLE DE CUDREFIN	33
5	DESCRIPTION DE LA VEGETATION ETUDIEE	39
5.1	INTRODUCTION	39
5.2	METNOOE	39
5.3	ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES	40
5.3.1	Effet du codage des données	40
5.3.2	Groupements végétaux mis en évidence	44
5.4	DESCRIPTION DES GROUPEMENTS VEGETAUX	52
5.4.1	Caricetum elatae W. Koch 26	52
5.4.2	Cladietum marisci Allorge 22	54
5.4.3	Orchio-Schoenetum nigricantis Oberd. 57	56
5.4.4	Molinietum coeruleae Koch 26	58
5.5	DYNAMIQUE DE LA VEGETATION ET CONCLUSIONS	58
6	HYDRODYNAMIQUE	62
6.1	INTRODUCTION	62
6.2	METNODE	62
6.3	LE FACTEUR EAU	64
6.4	VARIATION DU NIVEAU DE LA NAPPE	66
6.4.1	Analyse factorielle des correspondances	66
6.4.2	Courbes de variation et de durée permanente de la nappe	68
6.4.3	Relation des nappes avec le lac	75
6.5	TENSION DE L'EAU DANS LE SOL	81
6.6	CLASSIFICATION DES NAPPES ET CONCLUSIONS	83
7	DESCRIPTION DES TYPES DE SDLS ET ANALYSES CHIMIQUES	85
7.1	INTRODUCTION	85
7.2	METHODE	85
7.3	LE FACTEUR SOL	85
7.4	DESCRIPTION DES PROFILS	90
7.4.1	Tourbe eutrophe	90
7.4.2	Tourbe eutrophe sur anmoor	93
7.4.3	Gley réduit à anmoor tourbeux	96
7.4.4	Gley réduit à anmoor	99
7.4.5	Gley oxydé humifère à anmoor-hydromull	102
7.4.6	Gley oxydé humifère à hydromull	106
7.4.7	Gley oxydé peu humifère à mull	109
7.4.8	Pseudogley primaire à anmoor	113
7.4.9	Pseudogley primaire à anmoor-hydromull	116
7.5	DISCUSSION-CONCLUSIONS	120
7.5.1	Caractères généraux des sols	120
7.5.2	Relation entre le sol et la végétation	121
7.5.3	Relation entre le sol et le régime hydrique	123
7.5.4	Protection et gestion des sols	123

8	HYDROCHIMIE	129
8.1	INTRODUCTION	129
8.2	METHODE	129
8.3	LES EQUILIBRES CHIMIQUES DANS L'EAU	130
8.4	CARACTERISATION HYDROCHIMIQUE DES STATIONS	132
8.4.1	Analyse en composante principale	132
8.4.2	Corrélations entre paramètres physico-chimiques	139
8.4.3	Teneurs moyennes et courbes de variation des paramètres physico-chimiques	144
8.5	DISCUSSION ET CONCLUSIONS	154
8.5.1	Caractères généraux du contenu chimique des nappes	154
8.5.2	Relations entre le chimisme des nappes et les sols	154
8.5.3	Relation entre le chimisme des nappes et la végétation	155
8.5.4	Relation entre le chimisme des nappes et celui du lac	156
9	PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITE	157
9.1	INTRODUCTION	157
9.2	METHODE	157
9.3	PRODUCTION PRIMAIRE DES ECOSYSTEMES	158
9.4	CARACTERISATION DES STATIONS	159
9.4.1	Phytomasse, biomasse et litière	159
9.4.2	Rapport phytomasse/biomasse et décomposition des litières	162
9.4.3	Rapport phytomasse aérienne/phytomasse souterraine	167
9.4.4	Productivité aérienne	167
9.5	DISCUSSION ET CONCLUSIONS	169
9.5.1	Comparaison avec les résultats d'autres auteurs	169
9.5.2	Relation entre la productivité et les facteurs abiotiques	169
9.5.3	Accumulation et décomposition de la matière organique	171
10	MINERALOMASSE VEGETALE	173
10.1	INTRODUCTION	173
10.2	METHODE	173
10.3	NUTRITION MINERALE ET CYCLES BIOGEOCHIMIQUES	174
10.4	CARACTERISATION DES STATIONS	176
10.4.1	Composition minérale des principales espèces ainsi que de la végétation	176
10.4.2	Corrélation entre éléments minéraux	185
10.4.3	Répartition des principaux éléments minéraux dans l'écosystème et cycles biogéochimiques	185
10.5	DISCUSSION ET CONCLUSIONS	190
10.5.1	Caractères généraux de la minéralomasse végétale	190
10.5.2	Pouvoir compétitif de <i>Cladium mariscus</i>	191
10.5.3	Relation entre la minéralomasse végétale et les facteurs abiotiques	192
11	SYNTHESE DE LA PREMIERE PARTIE DU TRAVAIL	193

Deuxième partie : Essais de fauchage

INTRODUCTION

12	INFLUENCE DU FAUCHAGE SUR LA VEGETATION	203
12.1	MATERIEL ET METHODES	203
12.1.1	Choix des milieux	203
12.1.2	Plan des essais de fauchage	203
12.1.3	Entretien des parcelles	206
12.1.4	Mesures et relevés de terrain	206
12.1.5	Exploitation statistique des résultats	212
12.2	COMPTAGE DE PLANTES	212
12.3	MORPHOMETRIE DE PNRAGMITES COMMUNIS	226
12.4	BIOMASSE	226
12.5	RELEVES PHENOLOGIQUES	231
12.6	RELEVES DE STRUCTURE PAR LA METHODE DES POINTS	235
12.7	RELEVES DE VEGETATION PAR ESTIMATION DU RECouvreMENT	244
13	SYNTHESE ET CONCLUSIONS DE LA DEUXIEME PARTIE DU TRAVAIL	252
14	CONCLUSIONS GENERALES POUR LA GESTION ET LA PROTECTION DES MARAIS NON BOISES	256
15	PROPOSITIONS POUR RECHERCHES FUTURES	261
	RESUME / ZUSAMMENFASSUNG / SUMMARY	262
	BIBLIOGRAPHIE	272

AVANT-PROPOS

L'écologie est une science de synthèse qui traite des systèmes biologiques fonctionnels complexes appelés écosystèmes. Cela signifie qu'elle doit intégrer un maximum de paramètres susceptibles de caractériser le déterminisme et la dynamique des communautés vivantes. La particularité de ce système (écosystème) est qu'il est structuré dans l'espace et dans le temps. Par conséquent, la variabilité spatio-temporelle fait partie de l'écosystème et nécessite, de la part de l'écologue, une perpétuelle adaptation méthodologique.

Notre travail s'inscrit dans le cadre d'une étude écosystémique. Aussi avons-nous fait appel à plusieurs disciplines pour expliquer le déterminisme des groupements végétaux de la rive sud du lac de Neuchâtel et pour comprendre leur dynamique. Que le spécialiste de l'une ou l'autre des disciplines utilisées dans ce travail n'y trouve pas, à la lecture, la précision souhaitée, nous paraît tout à fait probable. Mais en tant qu'écologue, nous avons dû choisir, avant tout, un niveau d'intégration "raisonnable" qui nous permette de faire la synthèse des phénomènes écologiques.

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier, ici, un certain nombre de personnes qui, à des titres divers, ont contribué à ce travail.

Ma reconnaissance va tout d'abord au Prof. J.-L. Richard qui a été l'instigateur de ce projet de recherche. C'est avec lui que j'ai affermi ma formation d'écologue et de chercheur scientifique. Malgré son départ en retraite, il a eu la gentillesse de lire ce travail et de donner son avis au directeur de thèse. Je le remercie sincèrement de son soutien et de son amitié.

Je remercie également mon ami et collaborateur J.-M. Gobat, qui a non seulement été le moteur de notre projet, mais qui a également su préserver cette ambiance amicale que j'ai toujours trouvée au laboratoire de phytosociologie et d'écologie végétale. En tant que successeur du Prof. J.-L. Richard, il a assumé la tâche difficile de directeur de thèse et de représentant du Prof. J.-L. Richard.

Ma gratitude va également au Prof. J.-C. Védý, du laboratoire de pédologie de l'Ecole polytechnique fédérale de Lausanne. C'est avec lui que j'ai fait mes premiers pas de pédologue sur la rive sud du lac de Neuchâtel. Il nous a également ouvert les portes de son laboratoire. Je le remercie d'avoir participé au jury de thèse.

Je remercie aussi le Prof. F. Klotzli, de l'Institut de géobotanique de l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich, de m'avoir conseillé au début de ce travail et d'avoir accepté de participer au jury de thèse.

Ma gratitude va également au Prof. W. Matthey, du Laboratoire d'écologie animale de l'Université de Neuchâtel. Il a accepté de lire ce travail et de participer au jury de thèse.

Le Prof. M. Rapp, du Centre Louis Emberger (CNRS) à Montpellier, nous a fait l'honneur de participer au jury de thèse. Je l'en remercie sincèrement.

Je suis également redevable au Prof. C. Favarger, ancien directeur de l'Institut de botanique de l'Université de Neuchâtel, pour le rôle qu'il a joué tout au long de ma formation de botaniste.

Un grand merci également à mon ami J.-D. Gallandat, chef de travaux au Laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel, qui m'a aidé à plus d'une reprise, que ce soit sur le terrain ou lors de l'interprétation des résultats, et dont le dynamisme a beaucoup contribué à l'essor de notre laboratoire.

Mes amis et compagnons de recherche Ph. Cornali et M. Bueche ont également apporté leur contribution à ce travail, puisque de nombreuses recherches ont été planifiées puis réalisées ensemble. Le travail d'équipe que nous avons mené durant ces quelques années a été extrêmement profitable, et ceci pas seulement du point de vue scientifique.

Je tiens encore à remercier chaleureusement les personnes suivantes:

- M. le Prof. B. Kübler, M. T. Bachmann et Melle I. Regli, de l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel, pour les conseils analytiques et pour l'exécution de nombreuses analyses.
- MM. J.-P. Dubois, J.-D. Teuscher et M. Gratier, du Laboratoire de pédologie de l'Ecole polytechnique fédérale de Lausanne, pour les nombreuses discussions et les appuis techniques lors des analyses chimiques.
- M. le Prof. M. Aragno et ses collaborateurs, du Laboratoire de microbiologie de l'Université de Neuchâtel, pour la mise à disposition d'appareils de laboratoire.
- M. le Prof. A. Burger et M. Y. Lavanchy, du Laboratoire d'hydrogéologie de l'Université de Neuchâtel, pour la mise à disposition d'appareils d'analyse.
- M. le Prof. H. Fluehler et M. M.-P. Läser, du Laboratoire de physique du sol de l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich, pour le prêt de matériel.
- M. le Prof. J. Nösberger, de l'Institut de production fourragère de l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich, pour m'avoir donné la possibilité de me perfectionner dans son laboratoire.
- Mme J. Moret et M. V. Orlando, du Département de calcul de l'Université de Neuchâtel, ainsi que M. F. Schwendimann, de l'Institut de production fourragère de l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich, pour les conseils statistiques et informatiques.
- MM. M. Rollier, Chr. Roulier, M. Antoniazza et Cl. Bourdier, du Groupe d'étude et de gestion des rives du lac de Neuchâtel (PNH), pour leur collaboration.
- MM. M. Jacot, R. Martin et E. Jeanloz, du Jardin botanique de l'Université de Neuchâtel, pour les "coups de main" lors de l'entretien des essais de fauchage.
- M. Y. Bouyer, de l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel, pour les nombreux conseils en matière d'hydrochimie.
- M. G. Boss, de la Bibliothèque de l'Université de Neuchâtel, pour la commande de nombreux livres et articles.
- MM. P. Lüscher, O. Wildi et A. Grünig, de la Station fédérale de recherches forestières à Birmensdorf, pour la détermination de certains sols, pour le soutien lors de l'analyse des données et pour les diverses discussions.
- M. A. Collaud, de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, pour les innombrables menus travaux qu'exige une étude écologique.
- M. M. Schmidt et ses collaborateurs, du Centre d'entretien des autoroutes à Cressier, pour le prêt de matériel de fauchage.
- Mmes C. Caccia et M. Gaffner, laborantines au Laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel, pour l'exécution de nombreuses analyses.
- Les responsables de Pro Natura Helvetica, pour avoir financé une année de recherche supplémentaire dans les essais de fauchage, ainsi que Mme M. Felber-Girard et M. A. Schwab, pour avoir assumé ce travail.
- Mmes O. Hasler et M. Flückiger, pour la confection des sachets en filet.

Bien que déjà longue, cette liste n'est pas complète puisque ne sont pas mentionnées toutes les personnes qui m'ont assisté occasionnellement sur le terrain. Qu'elles trouvent ici ma profonde reconnaissance.

Mme M. Gattiker m'a rendu un énorme service en corrigeant le manuscrit. Je la remercie chaleureusement de son aide efficace.

Pour terminer, j'aimerais encore remercier de tout coeur mes parents, qui m'ont fait aimer la nature, et ma femme, qui m'a permis de réaliser cette thèse de doctorat dans des conditions familiales optimales.

PREMIERE PARTIE :

ECOLOGIE DES MILIEUX

1 INTRODUCTION GENERALE

1.1 L'INTERET DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHÂTEL

Monnaie d'échange de la disparition du Grand Marais, les milieux naturels de la rive sud du lac de Neuchâtel constituent le dernier bastion régional de la faune et de la flore qui étaient inféodées, il y a cent ans, à l'écosystème exceptionnel de cette grande étendue inhabitée et inhabitable de l'Entre-lacs. Le nombre et la diversité des sites naturels humides que l'on peut y rencontrer, de même que la proximité d'un paysage rural modérément industrialisé en font un ensemble d'une grande valeur écologique et même le plus grand écosystème riverain d'un seul tenant de Suisse. Son intérêt est même d'ordre international puisque ses grèves constituent une étape migratoire pour des millions d'oiseaux. C'est pour ces raisons que cette rive figure depuis 1963 à l'inventaire CPN/KLN des paysages et sites naturels d'importance nationale. Elle constitue également une des préoccupations majeures de la Ligue suisse pour la protection de la nature (action Pro Natura Helvetica).

1.2 LES TRAVAUX SCIENTIFIQUES DÉJÀ EFFECTUÉS

Parmi les travaux récents en botanique et zoologie on peut citer BERSET (1949/50), KELLER (1969/70), BRANCUCCI (1979), ANTONIAZZA (1979), ANTONIAZZA (1980), HAENNI (1980), AFFOLTER et al. (1981), PRADERVAND (1981), MEYER et al. (1982), ROULIER (1983), BUTTLER et al. (1985), AUROI et GRAF-JACCOTTET (1985), AUROI (1986), DORTHE (1986), GAPANY (1986), LACHAVANNE (à paraître), WITTWER (à paraître), MULHAUSER (travail en cours). De nombreuses publications concernent l'aménagement du territoire et la gestion des marais (voir références au point 3.6).

En 1976, l'Office fédéral des forêts mandatait les Universités de Lausanne et Neuchâtel ainsi que l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich pour l'établissement d'une carte de la végétation de l'ensemble de la rive.

Au niveau suisse nous pouvons citer quelques travaux importants sur les milieux humides de bas-marais: KOCN (1926), WILLIAMS (1968), LEON (1968), KLOETZLI (1969), YERLY (1970), LANG (1973) et EGLOFF (1986).

1.3 RAISON DE CE TRAVAIL

Ce travail fait partie d'un projet global sur l'écologie de la zone riveraine. Il a été financé par le Fonds national suisse de la recherche scientifique. Le projet avait pour but d'améliorer la connaissance écologique des marais récents créés autour des lacs subjurassiens par la Correction des eaux du Jura, qui représentent un laboratoire exceptionnel pour l'étude des processus d'évolution de la végétation et des sols. A ce jour, peu de travaux en Suisse portent sur les sols, la productivité, les cycles biogéochimiques et la dynamique des marais.

La recherche envisagée devait déboucher sur des arguments susceptibles d'orienter l'activité des organismes chargés de la gestion des zones humides de Suisse (voir point 3.6), tout en donnant une base de travail à des recherches complémentaires en zoologie et en microbiologie.

Le projet a été partagé entre quatre chercheurs de la façon suivante :

- Ecologie des forêts feuillues : M. Bueche (thèse en préparation).
- Ecologie des pinèdes : Ph. Cornali (thèse en préparation).
- Ecologie des marais non boisés : A. Buttler (thèse présentée ici).
- Etude des humus : J.-M. Gobat (à paraître).

La nature de ce partage a permis une utile rationalisation du travail et de fructueux échanges d'idées.

1.4 OBJECTIFS ET CONCEPT DU PROJET

Notre projet de recherche devait apporter des éléments de réponse aux trois questions clés suivantes :

- 1) Quelles sont les relations sol-eau-végétation dans l'écosystème riverain ?
- 2) Quelle est la dynamique de la végétation ?
- 3) Comment conserver les milieux dans leur diversité et leur intégrité ?

Pour tenter d'y répondre, nous avons conçu un projet multidisciplinaire articulé en 3 phases qui répondent à une démarche allant du plus simple (l'unité de végétation) au plus compliqué (le milieu dans son ensemble). Chaque étape est construite sur la précédente, ce qui permet d'appréhender de manière graduelle la complexité du milieu tout en simplifiant au fur et à mesure l'étude par le choix des paramètres discriminants.

1 ère phase

Elle comporte 2 démarches parallèles:

- 1) Définition des unités de végétation au sens floristique et physionomique sur l'ensemble de la rive (travail de phytosociologie et de cartographie déjà réalisé pour l'essentiel par BERSSET (1949/50), KELLER (1969/70), OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976), PRADERVAND (1981), ROULIER (1983)) et synthèse des résultats.
- 2) Sondages et descriptions pédologiques systématiques sur l'ensemble de la rive et synthèse des résultats.

Une fois confrontés, les résultats de ces deux études font ressortir les différentes situations types de relation sol-végétation (carte thématique), qui sont représentatives de stades écologiques plus ou moins stables.

2 ème phase

La recherche se poursuit sur des stations types (carrés permanents) mises en évidence lors de la 1 ère phase du travail. Le but est de connaître le déterminisme de la végétation à l'aide d'une étude comparative au point de vue de

- la pédologie (description et caractérisation physico-chimique),
- l'hydrodynamique (variation du niveau de la nappe),
- l'hydrochimie (caractérisation chimique saisonnière) et
- l'écologie (phytomasse, productivité, minéralomasse, dégradation des litières, cycles biogéochimiques).

3 ème phase

Les facteurs discriminants mis en évidence lors de la 2 ème phase sont retenus pour l'étude des contacts entre groupements sur un transect représentant un modèle de zonation. Le but est de mettre en évidence la dynamique du milieu.

Les résultats de cette dernière phase ne sont pas présentés dans ce travail mais feront l'objet d'une publication ultérieure dont l'objectif sera la synthèse des résultats de l'ensemble du projet.

La réalisation de ce projet prévoyait en outre des études particulières imposées par le type de milieu étudié. Dans notre cas nous avons mis l'accent sur les phénomènes d'atterrissement et abordé le problème de l'influence du fauchage sur la végétation (voir 2 ème partie de ce travail). De plus, une étude plus détaillée de la matière organique (fractionnement des humus, dynamique des sols) a été entreprise par J.-M. Gobat.

1.5 ORGANISATION DE L'ETUDE DES MARAIS NON BOISÉS

1.5.1 Délimitation du sujet

Parmi les différentes unités de végétation représentées dans les marais non boisés (cf. point 3.5), nous avons choisi prioritairement celles qui constituent les prairies au sens large (prairies à grandes et petites laiches). Ce choix résulte des réflexions suivantes :

- degré d'humidité faible et comparable,
- évolution (atterrissement et embroussaillage) rapide et interdépendante des associations de l'aile sèche de la phytocénose, et actualité des problèmes d'entretien y relatifs,
- méthodologie comparable,
- les milieux inondés (roselière) font l'objet de travaux de recherches à l'Université de Lausanne,
- souci de limitation du sujet et de simplification des problèmes.

Dans ce cadre de travail, nous nous sommes encore limité aux groupements végétaux bien représentés sur la rive, à savoir

- 1) le *Caricetum elatae*,
- 2) le *Cladietum marisci*,
- 3) l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* et
- 4) le *Molinietum coeruleae*

Cependant, toutes les associations ou variantes d'associations n'ont pas été étudiées avec la même intensité.

1.5.2 Localisation des zones d'étude

Excepté l'étude de la végétation pour laquelle nous avons couvert toute l'étendue de la zone riveraine entre Yverdon et Cudrefin, les travaux de recherche ont été exécutés sur 9 carrés permanents (situations types appelées stations dans la suite du travail) dont nous donnons la localisation ci-après (voir également Tabl. 4) :

- 1) *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (abrég.: CE-lasioc.), mésotrophe, sur tourbe: Grèves de Portalban (FR) (coordonnées: 563.650/197.275).
- 2) *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea* (abrég.: CE-Phal.), eutrophe, sur limon: Réserve de Cudrefin (VD) (coordonnées: 569.790/202.940).
- 3) *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (abrég.: CE-pan.), asséché, sur limon: Réserve de Cudrefin (VD) (coordonnées: 570.015/202.940).
- 4) *Cladietum marisci*, var. à *Carex hostiana* (abrég.: CM-host.), sur sable: La Rochette, Cheyres (FR) (coordonnées: 549.785/185.150).
- 5) *Cladietum marisci* sur tourbe (abrég.: CM/tourbe): Réserve de Cheyres, Châbles (FR) (coordonnées: 551.590/186.875).
- 6) *Cladietum marisci* sur molasse (abrég.: CM/molasse): Grèves de Chabrey (VD) (coordonnées: 564.275/197.600).
- 7) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* (abrég.: OS-Gal.), sur sable: Grèves de Portalban (FR) (coordonnées: 563.415/197.025).
- 8) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. *typicum* (abrég.: OS-typ./molasse), sur molasse: Grèves de Chabrey (VD) (coordonnées: 564.725/198.150).
- 9) *Molinietum coeruleae* (abrég.: MO-host.), sur sable: Réserve de Cudrefin (VD) (coordonnées: 569.850/202.

* * * *
* *

2 MATERIEL ET METHODES

2.1 INTRODUCTION

Afin d'alléger la lecture des chapitres suivants et pour faciliter l'accès aux références méthodologiques nous regroupons ici les présentations des méthodes de travail et du matériel employé. Certaines précisions seront données ultérieurement dans les chapitres correspondants.

2.2 LE CARRE PERMANENT

Le carré permanent offre de multiples avantages pour l'étude des milieux et son emploi se généralise peu à peu parmi les écologues (LONDO 1975 b, 1978, DAGET et al. 1978, DAGET et POISSONET 1978, BAKKER 1978, POISSONET 1978, KRUSI 1981, EGLOFF 1986, KAPFER 1987, BUTTLER 1985). Non seulement il permet d'effectuer des études multidisciplinaires avec une même référence, mais encore il ouvre la porte à l'écologie expérimentale de terrain dont on sait l'importance pour la compréhension des processus biologiques, physiques et chimiques (LONDO 1978, PIGOTT 1982, AUSTIN 1981).

Cet aspect expérimental sera abordé dans la deuxième partie du travail. Les principes d'organisation des surfaces dans un carré permanent sont indiqués par MILNER et HUGHES (1968).

Le choix de l'emplacement du carré permanent a été dicté par les critères suivants, par ordre d'importance :

- 1) Surface représentative des situations types choisies (cf. point 1.4).
- 2) Surface grande et homogène (tests d'homogénéité: observation fine de la végétation et sondages pédologiques préliminaires).
- 3) Accès facile et situation discrète.

La taille des parcelles a été fixée à 100 m² (10 m sur 10 m) avec des piquets de marquage. En principe toutes les mesures destructives ont été effectuées à l'extérieur de la parcelle marquée (surface homogène), la partie intérieure étant réservée pour la description de la végétation et les mesures non destructives.

2.3 METHODES CLIMATOLOGIQUES

2.3.1 Température et humidité de l'air

Mesure continue au moyen d'un enregistreur thermo-hygrographe (HAENNI), d'une autonomie d'une semaine, déposé dans une cabane fixée à 30 cm du sol. La température moyenne journalière est calculée avec la formule :

$$T_m = n - K (n - \text{Min})$$

où n = moyenne arithmétique des 3 relevés de 06h45, 12h45 et 18h45,

K = facteur de correction variant selon le mois et la position de la station et

Min = minimum de la température enregistrée entre l'observation du soir

précédent et celle du soir même (méthode de la Centrale suisse de météorologie).

2.3.2 Température du sol

Mesure hebdomadaire (à heures variables) à différentes profondeurs et à 100 cm au-dessus du sol avec des thermosondes (YS1).

2.3.3 Pluviosité

(cf. point 2.5.3)

2.4 METHODES D'ETUDE DE LA VEGETATION

2.4.1 Description de la végétation

Une cinquantaine de relevés de végétation ont été effectués sur l'ensemble de la rive sud du lac de Neuchâtel. Le souci d'obtenir un maximum d'informations sur la nature, la structure et la dynamique de la végétation nous a conduit à adapter la méthode classique de relevé dite de BRAUN-BLANQUET ou de Zürich-Montpellier (GUINCHET 1973). Dans les régions visitées, les relevés ont été choisis de façon à rendre au mieux tout changement dans la composition floristique et/ou la physionomie de la végétation. Cela signifie que les zones de transition entre deux associations ont également été prises en compte ou que, dans d'autres cas, nous avons été guidé dans le choix d'un relevé par un changement physionomique important (voir à ce propos l'article de KLOETZLI 1972). Dans ces conditions il se peut que la notion d'aire minimale et d'homogénéité (GOUNOT 1956, GOUNOT et CALLEJA 1962) ne puisse être appliquée valablement (voir également, à ce propos, la notion de variabilité spatio-temporelle de l'écosystème chez FRONTIER 1983). Nous avons alors adopté une surface de relevé normale pour une prairie (50 à 100 m²), de façon que la comparaison avec les autres relevés répondant aux exigences de la méthode BRAUN-BLANQUET, ou avec les relevés d'auteurs puisse se faire normalement.

L'échelle d'estimation des recouvrements de la méthode BRAUN-BLANQUET nous a paru trop grossière pour satisfaire aux objectifs formulés plus haut. Aussi avons-nous détaillé cette échelle en nous inspirant des propositions de LONDO (1975 a) et des croquis de GEHLKER (1977) (Tabl. 1). Cette solution nous permet de recoder nos relevés dans l'échelle BRAUN-BLANQUET, ce qui les rend comparables aux relevés d'auteurs.

Pour l'analyse factorielle des correspondances nous avons utilisé l'échelle des pourcentages ainsi que le codage en 9 classes et en présence/absence (Tabl. 1), le but poursuivi étant de privilégier tantôt la physionomie, tantôt la composition floristique. L'intérêt du codage a été discuté par JENSEN (1970), VAN DER MAAREL (1979), PODANI (1984) et WILD1 (1986).

Pour la classification des espèces en groupes écologiques, nous avons fait appel à la technique du groupement hiérarchique agglomératif avec des données codées en présence/absence.

La nomenclature des plantes supérieures est établie selon HESS et LANDOLT (1976/77/80), celle des quelques mousses selon AUGIER (1966). Le statut phytosociologique des espèces est donné selon OBERDORFER (1979).

ECHELLE DES POURCENTAGES		CODAGE 1 A 9			CODAGE BRAUN-BLANQUET		CODAGE PRESENCE/ ABSENCE		
DOMINANCE	ABONDANCE	BORNES	INTERVALLE	CODE	BORNES	CODE			
0 %	absent	0 %		0	0 %	0	0		
1	rare		1,5	1,5 %		1	1,5	+/-	1
2	occasionnel			1,5		2		1 (2,5 %)	1
4	fréquent	3,0			5,0	2 (15 %)	1		
5	nombreux		4,0	3			1		
8	très nombreux	7,0					25,0	3 (37,5 %)	1
10			10,5	4	1				
15		17,5			1				
20			17,5	5	1				
30					1				
40	35,0		20,0	6	50,0	4 (62,5 %)	1		
50	55,0						1		
60		17,5	7	1					
70		72,5			75,0	5 (87,5 %)	1		
80	85,0	12,5	8	1					
90				1					
100		100,0	15,0	9	100,0		1		

Tabl. 1 Echelle pour l'estimation du recouvrement de la végétation et pour le codage des données

2.4.2 Phytomasse et productivité végétale

A) Parties aériennes (Fig. 1)

La méthode adoptée est celle de la mesure directe par fauchage de la végétation (MILNER et HUGHES 1968). En présence de marisque, nous avons employé la méthode du marquage à la peinture (GALLAND 1982) pour la mesure de la productivité.

a) Méthode du fauchage :

Un cadre carré d'une surface déterminée a été posé sur la végétation, le plus près possible du sol. Sa surface était adaptée au type de végétation (pour la forme, le nombre et la taille des prélèvements, voir également VAN DYNE et al. 1963, ALLEN et al. 1964, MILNER et HUGHES 1968 et PODANI 1984): 0,5 m² pour la végétation en touffes et 0,25 m² pour la végétation plus basse des milieux moins humides. Quelques tests préliminaires nous ont permis de choisir cette surface de prélèvement que l'on peut qualifier d'optimale c'est-à-dire la plus petite possible pour qu'avec un nombre raisonnable de répétitions et une quantité minimale de matériel végétal à traiter, on approche la valeur réelle. Les milieux étudiés étant relativement homogènes, seulement 6 répétitions ont été effectuées, selon un plan d'échantillonnage systématique.

La végétation prenant pied dans le cadre a été coupée avec un sécateur à main à ras du sol. De cette façon on a pu enlever l'essentiel de la végétation vivante aérienne, y compris les mousses (= "standing crop"). La litière a été raclée soigneusement à l'intérieur du cadre jusqu'à l'horizon pédologique de surface. Lorsque celui-ci est organique (tourbe de racines), ce prélèvement est aisé, mais quand il est minéral l'opération est plus délicate, en particulier entre les touffes où s'accumule une litière déjà fortement décomposée.

Le prélèvement des échantillons a été effectué une première fois au début de la saison de végétation (avril-mai) et une seconde fois au stade de développement maximal de la végétation (août). La différence des biomasses donne une estimation de la productivité primaire nette pour la période considérée, sans tenir compte évidemment des pertes (transformation de biomasse en litière, consommation par les herbivores, translocation dans les organes souterrains dont on ne mesure pas la productivité, lavage des feuilles et perte d'éléments minéraux et de matière organique dissoute) ainsi que du décalage phénologique entre les espèces (PEARSALL et GOHRAM 1956, WESTLAKE 1963, DUVIGNEAUD 1980, KISTRITZ et al. 1983). Pour tenir compte de la dégradation des litières dans le calcul de la productivité (WIEGERT et EVANS 1964; voir également NOPKINSON et al. 1980 pour une comparaison de méthodes), nous avons mesuré la vitesse de décomposition des litières (voir plus loin). En dépit de ces restrictions, la précision de la méthode est suffisante pour comparer nos milieux durant le même laps de temps. Les résultats du second prélèvement fournissent les valeurs des phytomasse, biomasse et litière à l'époque du plein développement de la végétation.

Notre méthode de prélèvement ne permet pas de reconnaître la nécromasse, celle-ci étant détachée de la plante lors de la coupe. Elle est donc comprise dans la litière. Les touffes de *Schoenus* sp. et de *Carex elata* ont été considérées comme faisant partie des organes souterrains (nous y avons distingué des horizons pédologiques - voir Chap. 7).

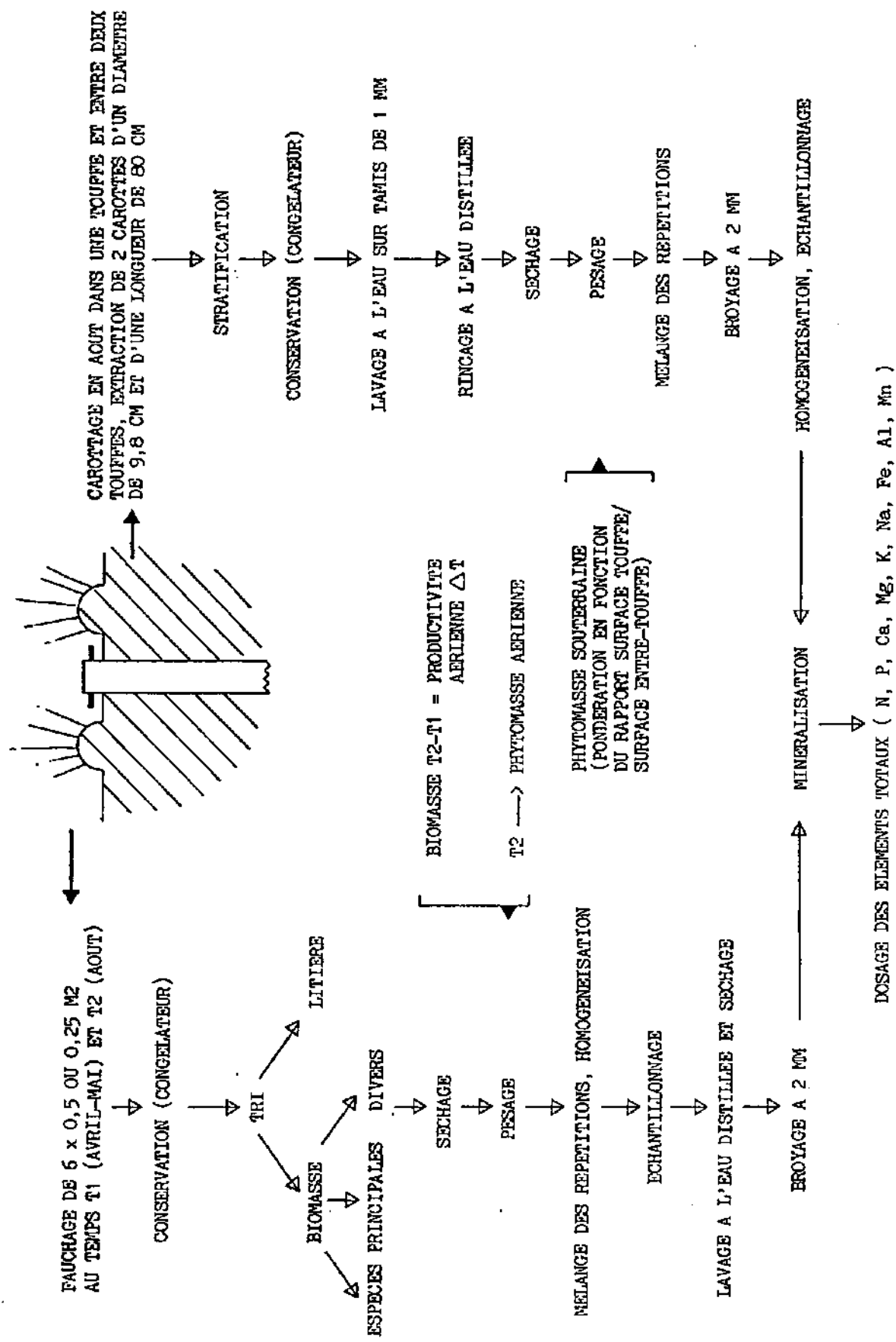


Fig. 1 Schéma des mesures et analyses chimiques effectuées sur le matériel végétal

La biomasse a encore été triée par espèces ou groupes d'espèces. Après séchage à l'étuve (65 °C) jusqu'à poids constant, les échantillons ont été pesés. Les résultats sont exprimés en g/m² ou g/m²/jour pour la productivité. Après le mélange et l'homogénéisation des répétitions d'un même échantillon, nous en avons prélevé une partie pour le lavage et le rinçage à l'eau distillée préparant aux analyses chimiques. Le lavage du matériel végétal peut provoquer des pertes en potassium et en calcium, spécialement dans les litières, comme l'ont montré nos tests (non présentés ici - voir également TUKEY 1970, CLEMENT et al. 1972, ALLEN et al. 1974, GANZERT 1984). Il reste néanmoins obligatoire pour éliminer les souillures. Le traitement étant le même pour tous les échantillons, on peut faire abstraction de ces pertes.

b) Méthode du marquage :

Etant donné que la méthode du fauchage est inadaptée à la végétation de marisque, en raison des feuilles de marisque vivaces durant l'hiver par le fait d'une croissance continue ainsi qu'en raison de sa structure inextricable, nous avons choisi la méthode plus confortable du marquage à la peinture. Puisque cette végétation est presque totalement dominée par la marisque, la mesure sur cette espèce suffit à caractériser la végétation.

Les feuilles d'une cinquantaine de pieds ont été marquées à 40 cm du sol au début de la saison de végétation. Lorsque celle-ci atteignit son plein développement, ces plantes furent récoltées pour la mesure de l'accroissement moyen de biomasse. En tenant compte du nombre moyen de pieds de marisque par m² et du nombre de jours de l'expérience, on peut calculer la productivité primaire nette en g/m²/j. Cependant, la même remarque que précédemment peut être faite au sujet des pertes.

La phytomasse en pleine période de végétation a été mesurée en prélevant une trentaine de pieds (non marqués à la peinture). Il est alors possible de distinguer la biomasse, la nécromasse de base, ainsi que la nécromasse d'extrémité des feuilles vertes qui se forme au fur et à mesure de la croissance. Nous avons également fait cette mesure au début de la période de végétation pour comparer la productivité mesurée avec le marquage des plantes, à celle obtenue avec la différence maximale des biomasses (et en tenant compte de la dynamique des litières - WIEGERT et EVANS 1964).

La suite des opérations est identique à la méthode du fauchage.

B) Parties souterraines (Fig. 1)

Des essais de mesure de productivité avec la méthode volumétrique des filets de polyéthylène (TITLYANOVA 1971 in: GALLAND 1982, FIALA 1979, HACKNEY et CRUZ 1980) ont été faits sur une année. Bien que cette méthode soit en principe bien adaptée aux sols dépourvus de squelette, nos réalisations nous ont paru insatisfaisantes pour qu'il soit tenu compte des résultats. La présence de végétaux en touffes complique la méthode de placement des filets et nécessite un nombre de répétitions très important. De plus, l'enracinement profond du roseau dans certains milieux exigerait le placement de filets en profondeur. Nous nous sommes donc limité à la mesure de la phytomasse souterraine.

Nous avons prélevé, durant la période du développement maximal de la végétation, 2 carottes de terre d'un diamètre de 9,8 cm et d'une longueur de 80 cm au moyen d'une tarière à mâchoires spécialement conçue pour nos types de sols. En

présence de touffes, la première carotte a été prise dans une touffe de dimension moyenne, et la seconde entre les touffes. L'évaluation du pourcentage de recouvrement des touffes a servi au calcul de pondération pour l'obtention d'une carotte moyenne. Chaque carotte fut divisée en 3 strates correspondant environ à l'horizon organique ou organo-minéral de surface (y compris la touffe) et aux horizons de gley Go et Gr.

Le lavage des échantillons a été fait sur un tamis de 1 mm avec de l'eau du robinet. L'emploi d'agents dispersants (BOEHRM 1979) fut superflu en raison du faible développement des agrégats. Les quelques coquillages retenus dans le tamis avec la matière organique ont été éliminés. Après rinçage à l'eau distillée, les échantillons furent séchés à l'étuve (65 °C) jusqu'à poids constant puis pesés et réservés en vue des analyses chimiques. Les résultats sont exprimés en g/m²/strate.

C) Dégradation des litières

La méthode employée est celle des sachets en filet (BOYD 1970, LEMEE et BICHAUT 1973, MASON et BRYANT 1975, DANELL et SJOBERG 1979, GLOAGUEN et TOUFFET 1980, YATES et al. 1983, HILL 1985).

Une trentaine de sachets en filet de polyester (taille de 20 x 16 cm, mailles carrées de 0,3 mm), contenant une quantité égale de litière, ont été déposés sur le terrain. La taille des mailles ne semble pas avoir d'influence, statistiquement assurée, sur la vitesse de décomposition des litières (voir à ce propos MASON et BRYANT 1975, GLOAGUEN et TOUFFET 1980), particulièrement en milieu marécageux. L'emploi d'une petite maille offre, en outre, l'avantage de limiter les pertes par fragmentation. Un test de comparaison entre une maille de 0,3 mm et 1 mm a tout de même été effectué. Celui-ci a montré qu'après une période de 573 jours, une différence de 1 à 3% pour les sachets suspendus, et de 1,5 à 9% (dans un cas, 25%) pour les sachets déposés au sol, pouvait être enregistrée.

Vingt sachets ont été enfouis sous la litière et plaqués au sol, tandis que les quinze autres ont été maintenus au dessus du sol, dans la zone d'abondante litière suspendue, à l'aide de deux câbles tendus à travers la végétation. Cette méthode permet de mesurer de façon différenciée, selon les strates, la vitesse de décomposition des litières. Pour le remplissage des sachets (10 à 15 g selon les litières), nous avons employé de la litière spécifique à chaque milieu, récoltée à l'automne précédent (litière à composantes pluriannuelles). Celle-ci a été séchée à 65 °C jusqu'à poids constant, puis fragmentée à 3 cm et homogénéisée, et enfin mise en sachets (fermeture des sachets avec une couture).

La première année nous avons récolté 2 à 3 filets (prélevés au hasard) à trois reprises, dans chaque milieu et à chaque niveau. Les deux années suivantes, ces prélèvements n'ont eu lieu que deux fois, au printemps et en automne. Après la récolte et le nettoyage extérieur des sachets, le contenu organique a été soigneusement lavé à l'eau distillée, séché à 65 °C et pesé. Ensuite, les différentes répétitions ont été mélangées puis le matériel broyé en vue de l'analyse chimique.

2.4.3 Analyse chimique du matériel végétal

Les échantillons destinés à l'analyse chimique ont été broyés en deux temps, avec des appareils différents. Une première fois à 5 mm et ensuite à 2 mm (le broyage fin à 0,5 mm qui est préconisé par certains auteurs ne change rien aux

résultats d'analyse, tout au plus risque-t-on un échauffement indésirable de l'échantillon). 500 mg par échantillon furent minéralisés avec la méthode Kjeldahl de digestion acide dans H₂SO₄ conc. avec de l'eau oxygénée et un catalyseur au Sélénium (ALLEN et al. 1974). Le dosage des éléments totaux fut effectué directement sur la solution diluée à 100 ml. au spectrophotomètre d'émission plasma DCP (OES) pour les cations Ca, Mg, K, Na, Fe, Al, Mn, par colorimétrie automatique pour P et par distillation pour N. Les résultats obtenus en mg/l sont ensuite traduits en % du poids de matière sèche. A l'aide des données de la phytomasse il est possible de calculer les valeurs en gramme par unité de surface (généralement g/m²).

2.5 METHODES D'ETUDE DES SOLS

2.5.1 Description des sols et prélèvement des échantillons

Lorsque cela a été possible, la description s'est faite sur une fosse pédologique, mais la plupart du temps la présence de la nappe nous a contraint à travailler avec une tarière. Spécialement conçue par notre laboratoire pour les terrains sans squelette, cette tarière est munie de mâchoires permettant le prélèvement de carottes de 9,8 cm de diamètre et de presque 100 cm de long (Fig. 4). Par rapport à la fosse pédologique, l'avantage de cette méthode est que, une fois la carotte coupée en deux longitudinalement et étalée sur le sol, les conditions d'observation (séquence des horizons, lumière, coupe, absence d'eau de ruissellement) sont remarquablement bonnes. L'échantillonnage peut être amélioré pour égaler les conditions d'un profil pédologique en multipliant les sondages et en juxtaposant les carottes coupées. Excepté dans les horizons de surface très organiques, le tassement reste négligeable. Pour le prélèvement des échantillons à analyser, on coupe une partie de la carotte en prenant soin de décontaminer les bords.

La description du profil a été effectuée avec la terminologie et le symbolisme de RICHARD et al. (1978/81/83). Les couleurs sont données avec le Code Munsell.

2.5.2 Analyse physico-chimique des échantillons de terre (Fig. 2)

Les méthodes sont classiques et suivent, sauf remarque particulière, les indications de ALLEN et al. (1974), AUBERT (1978) et ROUILLER (1981).

A) Sur sol frais :

- Teneur en eau, exprimée en % du poids sec de terre, par séchage à l'étuve à 105 °C jusqu'à poids constant et refroidissement en dessiccateur.
- Perte au feu, exprimée en % du poids sec de terre, par combustion au four à 450 °C. Le complément à 100 représente la teneur en cendres.
- Acidité par mesure du pH dans l'eau (rapport volume sol:volume eau de 1:2,5) avec un pH-mètre à électrode combinée.
- Azote minéral assimilable (N-NO₃ et N-NH₄) par la méthode d'extraction au KCl 15% puis distillation de l'ammonium et, après adjonction de l'alliage Dewarda, des nitrates transformés en ammonium. Les résultats sont exprimés en mg/100 g de sol sec.

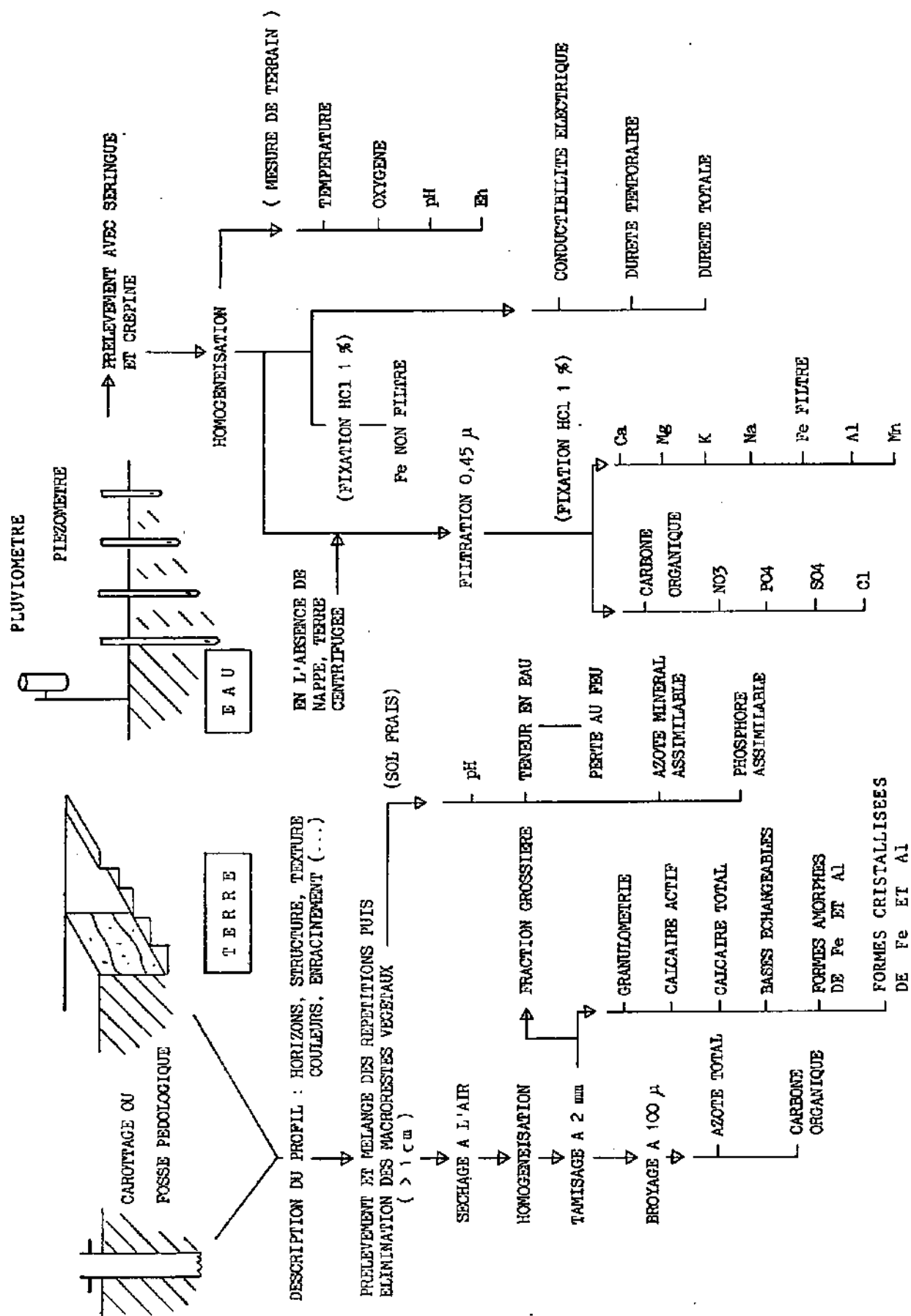


Fig. 2 Schéma des analyses physico-chimiques des échantillons de terre et d'eau

- Phosphore assimilable (O-P205) par la méthode Duchaufour et Bonneau qui consiste en une double extraction. La première en présence de H_2SO_4 pour extraire les phosphates de calcium, la seconde avec du $NaOH$ pour extraire les phosphates de fer et d'alumine. Les phosphates forment un complexe en présence de molybdate d'ammonium et d'un milieu acide. Ces complexes sont réduits par le chlorure stanneux et transformés en bleu de molybdène mesuré par colorimétrie. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre.

8) Sur sol séché à l'air et tamisé à 2 mm :

- Fraction grossière > 2 mm (squelette), exprimée en % du poids sec, en récupérant et pesant le refus lors du tamisage à 2 mm.
- Granulométrie par la méthode des pipettes de Robinson. Après destruction des carbonates et de la matière organique puis dispersion des éléments fins (< 50 microns), les argiles, limons fins et grossiers sont séparés par prélèvement à la pipette de Robinson. Les sables fins, moyens et grossiers sont obtenus par tamisage de la solution restante. Les résultats sont exprimés en %.
- Calcaire actif par la méthode Drouineau-Galet qui consiste à combiner le calcium du calcaire présent à l'état de fines particules actives pour les végétaux avec l'oxalate d'ammonium. L'excès de réactif est ensuite dosé avec une solution de permanganate de potassium en milieu sulfurique. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre. Pour les sols avec plus de 2 % de matière organique la méthode est modifiée selon Gehu-Franck.
- Calcaire total par la méthode du calcimètre Bernard, qui consiste à détruire les carbonates de calcium par HCl et à mesurer le volume de CO_2 dégagé dans un tube gradué étanche par la variation de niveau d'une colonne d'eau. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre. Des essais avec la méthode conductimétrique du Carmhograph (Wösthoff 8-ADG) ont donné des résultats identiques.
- Bases échangeables au pH du sol par déplacement des cations Ca , Mg , et Na avec une solution de KCl (1N) et extraction de K avec une solution de NH_4Cl (1N) (méthode du laboratoire de pédologie de l'EPF-Lausanne). Le dosage des éléments se fait par spectrophotométrie d'absorption atomique (SAA). Les résultats sont exprimés en milli-équivalents/100 g de terre sèche (mék/100 g). La somme de ces cations constitue les bases échangeables (S). L'acidité d'échange n'a pas été mesurée, car elle est insignifiante dans nos sols calcaires.
- Formes amorphes du fer et de l'aluminium par la méthode Tamm. Elle consiste en une extraction de ces formes "libres" avec un tampon oxalique. Le dosage est effectué par spectrophotométrie d'absorption atomique (SAA). Les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre.
- Formes cristallisées (et amorphes) du fer et de l'aluminium par la méthode Mehra-Jackson modifiée par le laboratoire de pédologie de l'EPF-Lausanne. L'extraction est faite avec une solution de citrate-bicarbonate. Le dosage est effectué avec le spectrophotomètre d'absorption atomique (SAA) et les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre. Le rapport $FeTa/FeMJ$ est calculé pour juger de l'importance relative de ces deux formes du fer (voir à ce propos JEANROY 1983).

C) Sur sol broyé à 100 microns :

- Azote total par la méthode Kjeldahl de digestion acide dans H_2SO_4 avec de l'eau oxygénée et un catalyseur spécifique. L'azote des composés organiques est ainsi transformé en azote ammoniacal. Le dosage est effectué sur la solution diluée à 100 ml. par distillation, piégeage dans l'acide borique puis titration par HCL 0,01 N. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre.
- Carbone organique par la méthode de combustion à 950 °C, en présence d'oxygène, suivie du dosage de CO_2 par conductivité électrique différentielle (Carmograph Wösthoff 8-ADG). On obtient la quantité de carbone organique après déduction du carbone de la mesure du calcaire total. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre. Le taux de matière organique en % est obtenu en multipliant la valeur du carbone organique par le facteur 1,72 (HOWARD 1964).

2.5.3 Analyse chimique de l'eau (Fig. 2)

A) Prélèvement de l'eau

Le prélèvement des échantillons d'eau des nappes a été effectué au moyen de piézomètres spécialement conçus par notre laboratoire pour prélever à différentes profondeurs (Fig. 3). Constitué d'un tube en PVC d'un diamètre de 3 cm (diamètre faible pour diminuer la surface de contact avec l'air) et fermé en pointe à son extrémité inférieure, le piézomètre est enfoncé dans le sol sans creusement préalable afin d'obtenir un maximum d'étanchéité sur les parois pour empêcher la circulation verticale de l'eau. Des orifices latéraux sont aménagés à 10-15 cm de l'extrémité inférieure pour l'entrée sélective de l'eau. Etant donné la faible perméabilité de nos sols, la purge du système ne peut se faire juste avant le prélèvement. Pratiquement, nous avons effectué cette opération la semaine précédant le prélèvement. Ce dernier a été fait au moyen d'une seringue et d'une crépine.

La fréquence de prélèvement a été mensuelle durant la saison de végétation (environ avril à octobre).

En période de nappe basse, lorsque la nappe n'atteignait plus les piézomètres de la zone profonde d'enracinement (env. 1 m), nous avons prélevé un dm³ de sol en surface pour le centrifuger à 7.000 t/min. durant 20 minutes comme l'ont fait WEDRAOGO-DUMAZET (1983) et OLIVIER (1979). Cette méthode nous permet d'obtenir l'eau utile aux plantes en l'absence de saturation par la nappe. OLIVIER (1979) calcule que, de cette façon, on obtient une extraction d'eau correspondant à un pF de 3,8. Mais le calcul théorique qui tient compte de la vitesse et du rayon de rotation ainsi que de l'épaisseur de l'échantillon ne donne pas vraiment le pF correct si l'on se réfère à la courbe potentiel-teneur en eau (courbe de sorbtion). En mesurant la teneur en eau après la centrifugation, on peut connaître le pF exact si l'on se réfère à la courbe précitée. Nous ne disposons pas de cette courbe, mais nous avons tout de même mesuré la teneur en eau avant et après la centrifugation de façon à calculer le pourcentage d'eau extraite. Ce pourcentage varie bien sûr selon la texture et la structure de l'échantillon.

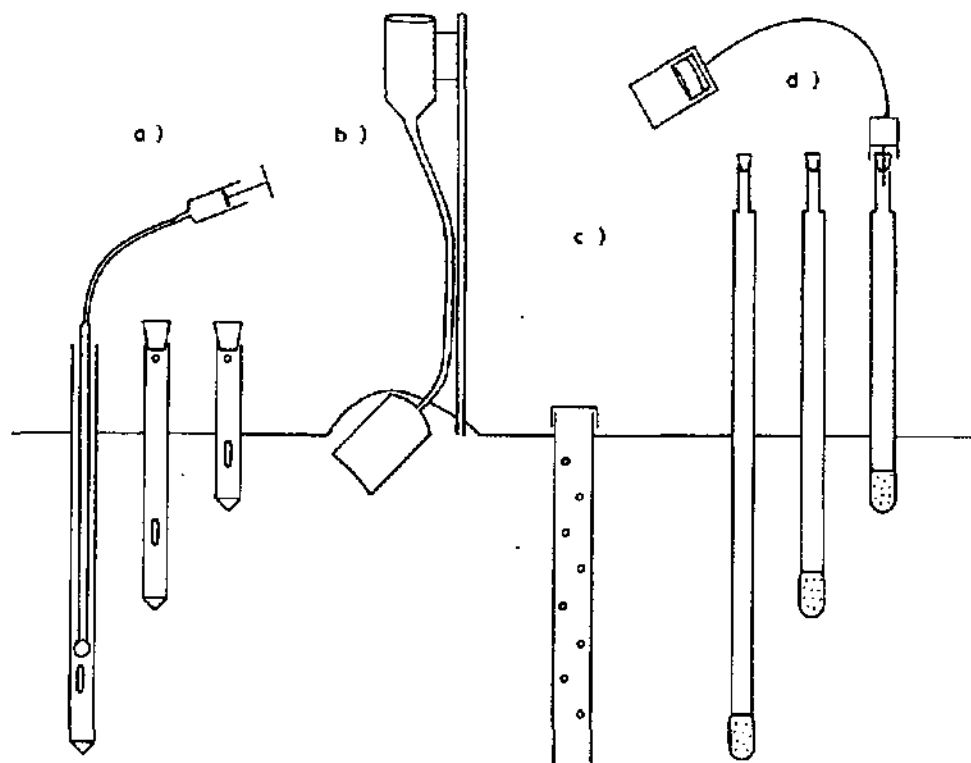


Fig. 3 Installations de terrain: a) piézomètre de prélèvement pour l'analyse chimique des nappes, crépine et seringue; b) pluviomètre de prélèvement pour l'analyse chimique et bidon de récolte des eaux; c) piézomètre pour l'étude hydrodynamique; d) tensiomètre

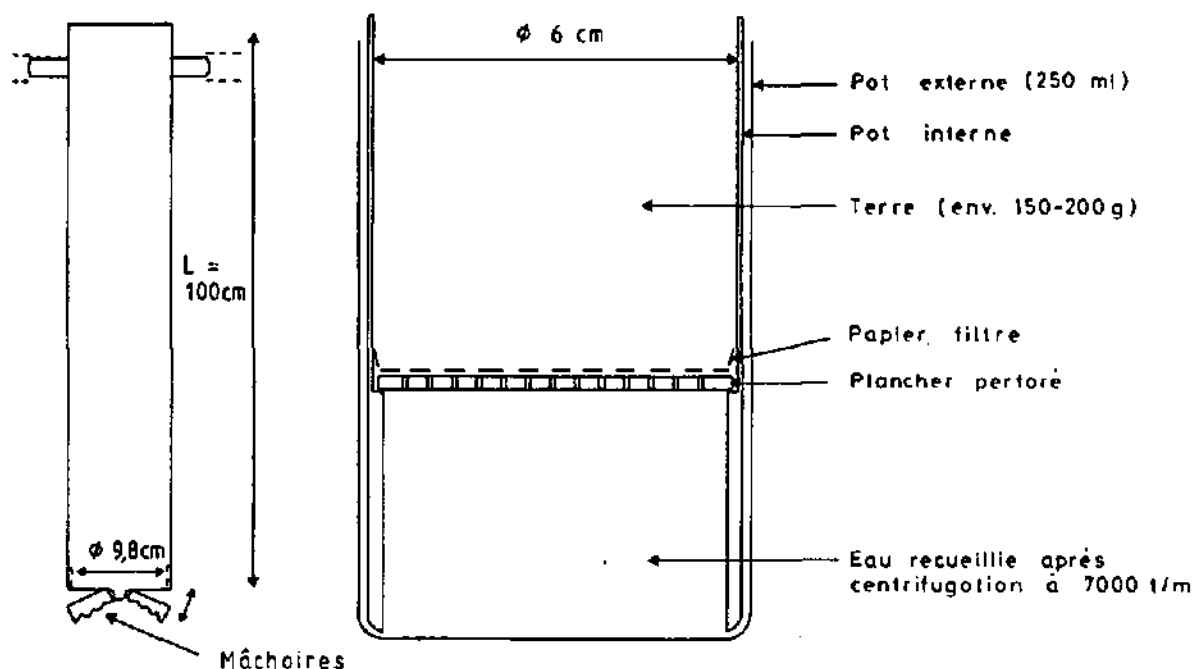


Fig. 4 Tarière pour le prélèvement des sols et dispositif de pot à centrifuger pour l'extraction de l'eau du sol

Le dispositif de centrifugation développé par notre laboratoire consiste en un pot à double fond qui permet de traiter environ 150 g de sol (Fig 4). Remarquons que la terre argileuse a tendance à se compresser sur le fond du pot pour faire un plancher imperméable qui empêche par conséquent le passage centrifuge de l'eau. On peut y remédier en débutant la centrifugation à 2000 t/min.

L'eau de pluie a été prélevée au moyen de pluviomètres en PVC construits par notre laboratoire et étalonnés avec un pluviomètre standard (Fig. 3). L'eau s'écoule par un tuyau souple dans un bidon de 10 litres isolé de la chaleur dans le sol, et dans lequel on a ajouté du formol (env. 0,2 %) pour prévenir le développement de bactéries ou d'algues. Les eaux du lac, de la Broye et d'un ruisseau s'écoulant de la falaise ont également été prélevées pour comparaison.

A) Analyses chimiques (Fig. 2)

La mise au point de la méthode a été suggérée par les travaux de MISEREZ (1973). Environ 50 à 100 ml. d'eau ont été prélevés sur le terrain.

a) Mesures et opérations de terrain :

- Température au dixième de degré Celsius.
- Acidité avec un pH-mètre à électrode de verre combinée.
- Potentiel d'oxydo-réduction (Eh) en mv à l'aide d'une électrode platine-Ag/AgCl combinée adaptée au pH-mètre.
- Oxygène dissous en mg/l avec un oxymètre à électrode or-argent/KCl. Lors de la mesure, l'électrode a été agitée modérément. Le pourcentage de saturation est calculé à l'aide des valeurs de saturation en oxygène (table), de la température de l'échantillon et de la pression atmosphérique du jour.

Après ces mesures, une partie aliquote de l'eau a été filtrée à 0,45 microns (Millipore). La filtration est nécessaire pour éliminer les particules en suspension car celles-ci pourraient interférer lors de l'analyse ultérieure (la taille de 0,45 microns est arbitraire, mais on considère qu'elle coïncide avec un changement de nature chimique de l'échantillon). Puis l'eau filtrée est répartie dans deux flacons: le premier destiné à l'analyse du carbone organique et des anions, le second à l'analyse des cations (fixation avec HCl 1 %).

Une seconde partie aliquote a été réservée non filtrée dans un flacon pour le dosage du fer non filtré (fixation avec HCl 1 %).

Une troisième partie aliquote a été réservée pour la mesure de la conductibilité électrique et des duretés.

Avant les mesures de laboratoire nous avons procédé à une décantation et, éventuellement, à une filtration sur papier S+S (no. 595) avant l'analyse des duretés.

Remarquons que pour réaliser de bonnes conditions de travail de terrain, il faut au moins deux personnes lors des prélèvements et un équipement facilement transportable (p. ex. valise avec appareillage de terrain).

b) Analyses de laboratoire :

Elles furent effectuées le lendemain du prélèvement ou dès le lendemain pour les cations et anions (un seul dosage par échantillon).

- Carbone organique par la méthode d'absorption spectrophotométrique à 270 nm présentée par MISEREZ (1973). La mesure d'extinction n'a pas d'unité. Elle est corrélée avec le contenu en matière organique (substances humiques).
 - Anions (NO_3 , PO_4 , SO_4 , Cl) par le dosage colorimétrique (Technicon). En cas de retard des analyses des phosphates et chlorures, nous avons empoisonné le milieu avec quelques gouttes de formol. Les résultats sont exprimés en mg/l.
 - Cations (Ca, Mg, K, Na, Al, Mn, Si et Fe filtré) par dosage au spectrophotomètre d'émission plasma DCP(OES). Les résultats sont exprimés en mg/l.
 - Fe non filtré par dosage au spectrophotomètre d'absorption atomique (SAA). Les résultats sont exprimés en mg/l.
- L'intérêt des formes du fer est présenté par MISEREZ (1973), ainsi que BOUYER et al. (1980, 1981). Le fer non filtré équivaut au fer total et le fer filtré reflète la quantité de fer "hydrosoluble" assimilé au Fe échangeable (en milieu réducteur, essentiellement le fer ferreux). La différence entre le fer non filtré et le fer filtré donne par conséquent la quantité de fer complexé insoluble (essentiellement ferrique).
- Conductibilité électrique à l'aide d'une électrode de platine. Les résultats sont exprimés en micro-Siemens/cm à 20 degrés Celsius et sont en relation étroite avec la teneur totale en sels dissous (Dans nos milieux, essentiellement le contenu bicarbonaté calcique de l'eau).
 - Dureté temporaire par la méthode acidimétrique (méthode du Centre d'Hydrogéologie de l'Université de Neuchâtel). On dose les bicarbonates et l'on peut ainsi obtenir, par calcul, la somme des ions alcalins et alcalino-terreux qui leurs sont liés. Les résultats sont exprimés en mg/l de CaCO_3 équivalent.
 - Dureté totale par complexométrie (méthode du Centre d'Hydrogéologie de l'Université de Neuchâtel). On dose ainsi la somme des ions alcalino-terreux. Les résultats sont exprimés en mg/l de CaCO_3 équivalent.

La dureté permanente est obtenue par la différence de la dureté totale et de la dureté temporaire, et s'exprime avec les mêmes unités. Elle correspond à l'ensemble des ions alcalino-terreux qui ne sont pas liés aux bicarbonates (mais surtout aux sulfates).

2.5.4 Dynamique des nappes

Des mesures hebdomadaires de niveau de nappe ont été effectuées avec des piézomètres en matière plastique d'un diamètre de 5 cm, perforés d'orifices de 5 mm de diamètre sur toute la longueur et fermés par un capuchon (Fig. 3). Nous avons installé 4 tubes par carré permanent de façon à pouvoir calculer un niveau de nappe moyen. Les mesures sont toujours données par rapport au niveau du sol ou de l'entre-touffe avec un signe négatif pour une nappe enfouie. Chaque

piézomètre a été nivelé et la moyenne des quatre mesures est considérée comme altitude moyenne de la station. A intervalles réguliers les tubes furent purgés des éventuelles accumulations de boues.

Pour l'analyse multivariable, ces valeurs ont été codées par tranches de 5 cm, de -100 cm à >25 cm. Pour tenir compte de la différence entre une nappe absente sur molasse et profonde sur les sédiments meubles (en dessous de -100 cm, limite de la possibilité de mesure avec nos piézomètres), ainsi que, dans ce dernier cas, pour simuler l'effet variable selon la texture de l'ascension capillaire, nous avons différencié le codage pour la catégorie "sec".

Pour avoir une idée des conditions hydriques dans le sol, particulièrement en surface, après la disparition de la nappe (au-delà de -100 cm), nous avons planté à différentes profondeurs des tensiomètres à eau (MARTHALER et al. 1983) (Fig. 3). Nous avons planté 3 tensiomètres par profondeur, de façon à avoir une valeur moyenne. La mesure a été effectuée une fois par semaine avec un capteur de pression mesurant la dépression dans le coussin d'air de la partie supérieure du tube. Les résultats sont exprimés en millibars (= cm d'une colonne d'eau). Pour obtenir la succion (=tension ou potentiel capillaire) du sol, il faut déduire à la valeur indiquée par l'appareil la hauteur en cm de la colonne d'eau du tensiomètre et, par convention, ajouter une tension de 10 millibars VOGELSANGER (1986).

2.6 METHODES D'ANALYSE DES RESULTATS

2.6.1 Analyse statistique simple

Les fonctions caractérisantes des distributions (moyenne, écart type, variance, corrélation, régression) ont été calculées, la plupart du temps, avec le programme PSTAT mis à disposition au Département de calcul de l'Université de Neuchâtel. Ce programme a également servi à de nombreuses autres opérations liées à la mise en valeur des résultats.

2.6.2 Analyse multivariable

L'analyse multivariable est maintenant largement reconnue et appliquée en phytosociologie et écologie (GUINOCHET 1973, WILDI 1977, KRUSI 1981, GALLANDAT 1982, GALLAND 1982, GOBAT 1984, ZUMBUEHL 1983, EGLOFF 1986). Elle est utile chaque fois que l'on aimerait dégager les grandes tendances de la variabilité d'un échantillon composé de relevés d'objets caractérisés par des descripteurs. Les principes en sont expliqués dans LEGENDRE et LEGENDRE (1979), GREIG-SMITH (1982), GAUGH (1982), ORLOCI et KENKEL (1985) et WILDI (1986).

Rappelons simplement qu'en ce qui concerne l'ordination (p. ex. l'analyse factorielle des correspondances et l'analyse en composantes principales), la solution multidimensionnelle consiste à représenter la dispersion des objets dans un graphique multivariable comportant autant d'axes que de descripteurs. On recherche ensuite un sous-espace de dimension réduite dont les axes (facteurs ou composantes) permettent de représenter les objets de façon optimale (avec moins de dimensions donc plus simplement). La projection des nuages de points sur le plan des axes 1 (le plus significatif, ou celui qui traverse le nuage de points dans sa longueur; on dit qu'il a une variance maximale) et 2 (axe

perpendiculaire au premier, avec une variance de deuxième importance) donne la meilleure représentation des tendances principales de la variabilité de l'échantillon.

Pour une interprétation rigoureuse, on doit comparer au minimum la projection des nuages de points sur le plan 1 et 2 avec celle sur le plan 1 et 3. La prise en compte des axes suivants dépend de la variance qu'ils représentent. Le mode d'interprétation est différent selon la méthode employée (voir ci-après).

La classification des objets s'obtient par d'autres méthodes multivariées (p. ex. groupement hiérarchique agglomératif), mais on la fait aussi sur l'image donnée par l'ordination.

Nous avons employé les programmes "ANAFAC" du Centre de recherches en méthodes quantitatives de l'Université de Neuchâtel et "Management and multivariate analysis of vegetation data" de WILDI et ORLOCI (1983).

A) Analyse factorielle des correspondances (AFC)

Elle a été employée pour les données de végétation et de nappe dont les valeurs ont été codées. La méthode (BENZECRI 1973) permet la projection des objets (relevés) et des descripteurs (espèces au sens large) avec la possibilité d'interpréter les distances entre objets ou entre descripteurs, ou encore entre objets et descripteurs en termes de ressemblance ou d'explication mutuelle. Plus un point est éloigné du centre, plus il se distingue des caractéristiques moyennes de l'échantillon. La fidélité de l'interprétation est assujettie au pourcentage de variance absorbé par le plan considéré. Les axes représentent des tendances à interpréter écologiquement et sont à mettre en relation avec la position des points projetés.

B) Analyse en composantes principales (ACP)

Elle a été employée pour les données de la chimie de l'eau et de la composition chimique de la végétation. Contrairement à l'analyse précédente, l'ACP permet de prendre en compte des descripteurs avec des unités différentes (p. ex. pH, mg/l...etc) car elle utilise la corrélation ou la covariance pour la mesure de ressemblance (données centrées-réduites). Précisons toutefois que le terme d'ACP ne répond pas à une définition précise comme l'AFC et que de nombreuses variantes sont possibles selon les programmes. La méthode permet également la projection des objets et des descripteurs, mais si les premiers s'interprètent, comme dans l'AFC, en termes de proximité-ressemblance, les seconds en revanche s'interprètent en termes de corrélation angulaire, tout comme l'interprétation entre objets et descripteurs ou avec les axes. Cette corrélation sera d'autant plus significative que les points sont éloignés du centre.

* * * * *
* * *

3 GENERALITES CONCERNANT LE MILIEU

3.1 SITUATION GEOGRAPHIQUE REGIONALE

La rive sud du lac de Neuchâtel et le lac du même nom (alt. topogr. 429.31 m, coordonnées à "La Motte": 559.290/198.620) font partie d'un paysage que l'on nomme souvent région des trois lacs (Fig 5). Celle-ci touche trois grands ensembles géomorphologiques :

- au nord, la chaîne du Jura par le pied sud du premier anticlinal,
- au centre, la dépression subjurassienne avec les lacs de Neuchâtel, Bienne et Morat ainsi que les plaines alluviales de l'Orbe, de la Broye et du Seeland,
- au sud, la partie NW du bassin molassique.

Les trois lacs subjurassiens communiquent entre eux par les canaux de la Broye et de la Thielle. Ils appartiennent au bassin du Rhin par l'intermédiaire de l'Aar.

Longue de 42 Km avec une surface de plus de 2000 ha, la rive sud du lac de Neuchâtel s'étend entre le ruisseau du Buron près d'Yverdon et le canal de la Thielle du côté de Cudrefin.

Du point de vue géopolitique, 4 cantons se partagent la rive : 21 Km pour le canton de Vaud, 17 Km pour le canton de Fribourg, 4 Km pour le canton de Berne et quelques décamètres pour le canton de Neuchâtel.

3.2 SITUATION GEOLOGIQUE

La rive est essentiellement taillée dans le bassin molassique : molasse de l'Aquitanién (Oligocène) et du Burdigalien (Miocène). La description géologique est donnée par BECKER (1973). Cet auteur distingue des grès et des vases argilo-calcaires bigarrés dans la molasse d'eau douce inférieure (Aquitanién). Dans la molasse marine supérieure (Burdigalien) il décrit des grès à "méga flasers", des grès coquilliers et des grès gris-verts. La molasse du Burdigalien apparaît surtout dans la région de Cheyres où elle était exploitée autrefois. C'est de là que provient la pierre des marches de l'escalier de l'Institut de Géologie de l'Université (J.-P. Schaer, com. orale).

Au contact de la dépression lacustre, ces roches sont brutalement érodées et forment des falaises ou de fortes pentes boisées qui dominent la rive. L'érosion de la falaise a eu pour conséquence la formation de la baine lacustre, constituée essentiellement de sables et de limons. Par endroits, toutefois, c'est un plancher de molasse qui remplace les dépôts lacustres meubles. Il n'est alors pas rare de trouver de minces placages morainiques (Würm) et en particulier de gros blocs erratiques. Au contact du lac, sous l'effet des vagues, les sédiments meubles forment fréquemment une dune.

La zone riveraine entre aussi en contact avec les plaines alluviales à la hauteur d'Yverdon (Plaine de l'Orbe), d'Yvonand (Plaine de la Mentue) et de Cudrefin-La Thielle (Seeland). Les dépôts quaternaires y sont d'origine lacustre (argiles, limons et sables à Unios). A l'extrémité NE du lac, la rive est touchée par les anciennes tourbes du Seeland (dépôts limno-palustres).



Fig. 5 Situation géographique de la rive sud du lac de Neuchâtel par rapport à la Suisse

3.3 SITUATION HISTORIQUE

Le paysage récent des rives du lac de Neuchâtel doit son existence à une intervention humaine de taille : la Correction des eaux du Jura. Les travaux de LUDI (1935) et MULLER (1973) nous montrent ce que fut la région du Seeland depuis la dernière glaciation.

A la fin de la dernière glaciation et après le retrait du glacier du Rhône (vers 15.000 av. J.-C.), il se forma un immense lac ("Lac de Soleure") derrière la moraine frontale laissée par le glacier près de Soleure et Wangen. Avec une altitude d'au moins 450 m, ce lac s'étendait sur une longueur de 100 Km jusqu'à La Sarraz et était principalement alimenté par l'Aar et la Broye.

Par suite de l'érosion de la moraine frontale, le niveau du grand lac s'abaissa progressivement pour atteindre à peu près le même niveau qu'aujourd'hui vers 11.000 av. J.-C. (soit 429 m), ce qui eut pour conséquence la subdivision en trois lacs. A cette époque également, l'Aar déplaça son lit en direction de Soleure, tandis qu'un éboulement dans le flanc nord du Jensberg (en aval de Bienne) boucha la Thielle, émissaire du lac de Bienne, et provoqua une hausse subite des trois lacs de 4,5 m et, corrélairement, d'importantes inondations.

Puis, jusqu'en 5.000 av. J.-C., le niveau des lacs s'abaissa jusqu'à la cote de 430 m sous l'effet de l'érosion du verrou du Jensberg. Pendant ce temps l'Aar, qui rejoignait la Thielle à Meienried, déversait d'importantes quantités de sables et limons en aval d'Aarberg, ce qui provoqua une surélévation de la plaine. C'est pourquoi, avec l'effet conjugué d'une augmentation de la pluviosité, l'Aar quitta son lit pour se diriger vers le lac de Neuchâtel (5.000 av. J.-C.). En conséquence le niveau des lacs monta brusquement de 3 à 4 mètres et d'autres inondations suivirent.

Dès cette époque et jusque vers 1300 av. J.-C., l'Aar se dirigea tantôt vers l'ouest à travers les Grands Marais, avec à chaque fois d'importantes inondations (niveau moyen des lacs de 430 m et crues atteignant la cote de 432,40 m), tantôt vers l'est du côté de Meienried (niveau moyen des lacs de 427,30 m et crues atteignant la cote de 428,95 m).

Vers 1300 av. J.-C., le lac de Neuchâtel atteignit sa cote minimale de 427,30 m (période des habitations palafittes), le barrage du Jensberg s'étant considérablement érodé sous l'effet du courant de la rivière. Et lorsque finalement l'Aar joignit son delta à celui de l'Emme pour obstruer la vallée entre Meienried et Soleure, le niveau des lacs remonta peu à peu pour atteindre la cote de 431,85 m en 1878, date du début de la 1ère Correction des eaux du Jura.

A cette époque le Seeland constituait une mosaïque de milieux plus ou moins humides avec des accumulations de tourbe ou des amoncellements de sable et de limon, offrant ainsi un espace gigantesque à de nombreuses espèces végétales et animales.

Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, les vagues érodaient encore la falaise de molasse pour former une large beine lacustre. Mais pour assainir les plaines alluviales du Seeland et de l'Orbe (mise en culture d'une surface de 400 Km²), on entreprit de 1868 à 1888 les grands travaux de la 1ère Correction des eaux du Jura qui eurent comme effet un abaissement du niveau du lac de Neuchâtel de 2,7 mètres.

Les principales interventions furent (RICHARD 1982, BUTTLER et al. 1985) :

- le détournement de l'Aar dans le lac de Bienne par le canal du Hagneck,

- la canalisation des cours d'eau entre Nidau et Büren ainsi qu'entre les lacs de Morat, Bienne et Neuchâtel,
- le drainage des sols.

Parallèlement, ce fut aussi l'apparition de 2000 ha de vasière le long de la rive sud du lac de Neuchâtel et donc la création d'un biotope refuge pour les espèces végétales et animales chassées du Grand Marais.

Une 2ème Correction des eaux du Jura fut entreprise de 1965 à 1973. Par l'élargissement des canaux existants, l'aménagement des rives de l'Aar après Büren et la régulation des débits dans les centrales hydro-électriques construites sur l'Aar et la Sarine, on réussit à stabiliser le niveau des 3 lacs.

3.4 SITUATION HYDROLOGIQUE

La description hydrologique de la région étudiée est bien sûr dominée par la question du lac, que plusieurs auteurs ont déjà abordée (LUDI 1935, QUARTIER 1948, MULLER 1973, SOLLBERGER 1974). Aussi, nous nous bornerons à relever les points importants, en particulier pour la végétation de la zone riveraine.

Avec sa superficie de 221,1 Km² à la limite de la terre ferme et 214,6 Km² pour l'eau libre à l'altitude de 429,31 m, le lac de Neuchâtel comporte une zone littorale importante de 58,9 Km², ce qui équivaut à 26,6 % de la superficie totale du lac (SOLLBERGER 1974). C'est surtout la rive sud qui présente une berge très développée, d'où l'importante zone marécageuse.

Le niveau du lac est régi principalement par les pluies et par le jeu de charge et décharge des affluents et de l'unique émissaire qu'est le canal de la Thielle. Sur les 79 affluents que compte le lac et qui représentent un bassin d'alimentation de 2672 Km² (dont 248,2 Km² pour les surfaces lacustres de 6 lacs), on peut en citer 8 dont les bassins de réception représentent à eux seuls 2118,9 Km² (79,3 % de la surface - SOLLBERGER 1974). Il s'agit des canaux de la Broye et de la Thielle, de l'Areuse, de la Mentue, du Seyon, de la Serrière, de l'Arnon, et du Buron. Si le lac de Neuchâtel est le troisième de Suisse en étendue, il n'est que le cinquième au point de vue de la surface de son bassin d'alimentation. Par conséquent, l'apport moyen d'eau est relativement faible : environ 61 m³/s dont 59 % en provenance du Jura, 27 % du bassin molassique, 10 % des précipitations sur le lac et 4 % du lac de Bienne par le refoulement de l'émissaire (QUARTIER 1948). On constate ainsi la faible dépendance des eaux alpines.

L'exportation de l'eau se fait par l'évaporation (8,4 %) et surtout par l'unique émissaire qu'est le canal de la Thielle (91,6 % - QUARTIER 1948).

Finalement, les variations du niveau du lac au cours de l'année dépendent surtout des précipitations tombant sur le bassin de réception du lac ainsi que du niveau du lac de Bienne. En effet, ce dernier varie considérablement en fonction des crues de l'Aar et de la régulation du barrage du Port à Nidau. Lorsque le canal de la Thielle refoule, les eaux du lac sont piégées (excepté lorsque la Broye refoule en direction du lac de Morat, ce qui est très rare) et le niveau du lac monte rapidement (QUARTIER 1948). SOLLBERGER (1974) indique des hausses maximales de 24 cm en 24 heures durant la période 1930-1961 mais rejette l'idée d'une relation de causalité avec le refoulement du canal de la Thielle.

Il est nécessaire de préciser ici que la description du mouvement général des eaux du lac appelle des distinctions importantes liées à la Correction des eaux du Jura. On doit en effet considérer 3 périodes :

- 1) la période avant la 1ère Correction des eaux du Jura (avant 1868, date du début des travaux qui ont duré jusqu'en 1888),
- 2) la période entre la première et la seconde Correction des eaux du Jura (entre 1888 et 1965, date de la seconde étape des travaux qui se sont terminés en 1973),
- 3) la période après la seconde Correction des eaux du Jura (après 1973).

Avant la 1ère Correction des eaux du Jura le lac était "sauvage", dans la mesure où il réagissait naturellement aux divers phénomènes capables de faire varier son niveau. Pour la période de 1817 à 1868 le niveau moyen du lac a été de 432,01 m avec un maximum de 433,35 m et un minimum de 431,01 m. Les variations moyennes étaient de 1,18 mètres (QUARTIER 1948).

La Fig. 6 montre les niveaux moyens mensuels du lac à cette époque (période 1817-1856, valeurs de KOPP in: QUARTIER 1948). On constate que le régime naturel du lac correspondait à des hautes eaux au printemps (fonte des neiges sur le Jura) et à des basses eaux en automne (cours d'eau à l'étiage). C'est en automne et au début de l'hiver que le lac montrait de fortes crues.

Entre les deux Corrections des eaux du Jura et plus précisément pour la période 1889-1940, le niveau moyen a été de 429,28 m, soit 2,73 mètres plus bas qu'avant la 1ère Correction des eaux du Jura. Le maximum a été de 431,01 m et le minimum de 428,22 m. Les variations moyennes étaient de 1,49 mètres, donc supérieures à celles d'avant la 1ère Correction des eaux du Jura (QUARTIER 1948). La Fig. 6 montre les niveaux moyens mensuels du lac durant la période 1914-1943 (valeurs de QUARTIER 1948). Par rapport à la période 1817-1856, on constate que la période des hautes eaux intervient plus tard, c'est-à-dire en été (influence, par l'Aar, de la fonte des neiges dans les Alpes), et celle des basses eaux en hiver. Les crues, en revanche, pouvaient avoir lieu en tout temps selon le climat et la régulation du barrage à Nidau.

Depuis la seconde Correction des eaux du Jura, le niveau moyen du lac est de 429,31 m (429,22 m pour la période 1973-1982). Ce niveau moyen, de même que les niveaux moyens mensuels (Fig. 7) n'ont guère été modifiés par la 2ème Correction des eaux du Jura. En revanche les fluctuations du lac ont nettement diminué. De 3 mètres elles ont passé à 1,8 mètres. L'amplitude moyenne des variations est maintenant inférieure à 1 mètre (LSPN/WWF 1980). De plus, comme le montre la Fig. 7, les niveaux moyens mensuels varient moins à l'heure actuelle d'une année à l'autre.

3.5 LA VÉGÉTATION DE LA ZONE RIVERAINE

La végétation naturelle de la rive sud du lac de Neuchâtel a fait l'objet de plusieurs travaux phytosociologiques : GIRARDET (1926), SERSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981), ROULIER (1983). Nous donnons ici la liste des principales unités de végétation décrites par ces auteurs.

- 1) Groupements aquatiques des étangs (Lemnion minoris, Sphagno-Utricularion, Potamogetonion pectinati, Nymphaeion albae)

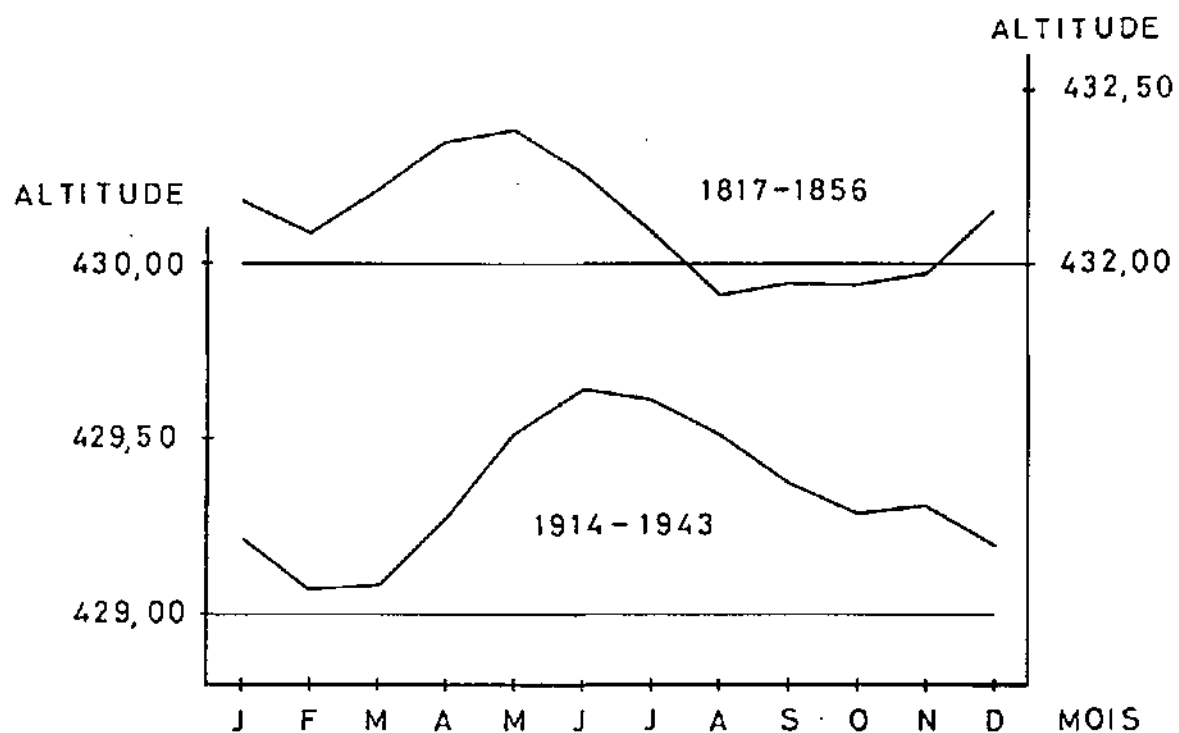


Fig. 6 Niveaux moyens mensuels du lac de Neuchâtel avant la 1ère Correction des eaux du Jura (période 1817-1856) et après (période 1914-1943)

ALTITUDE

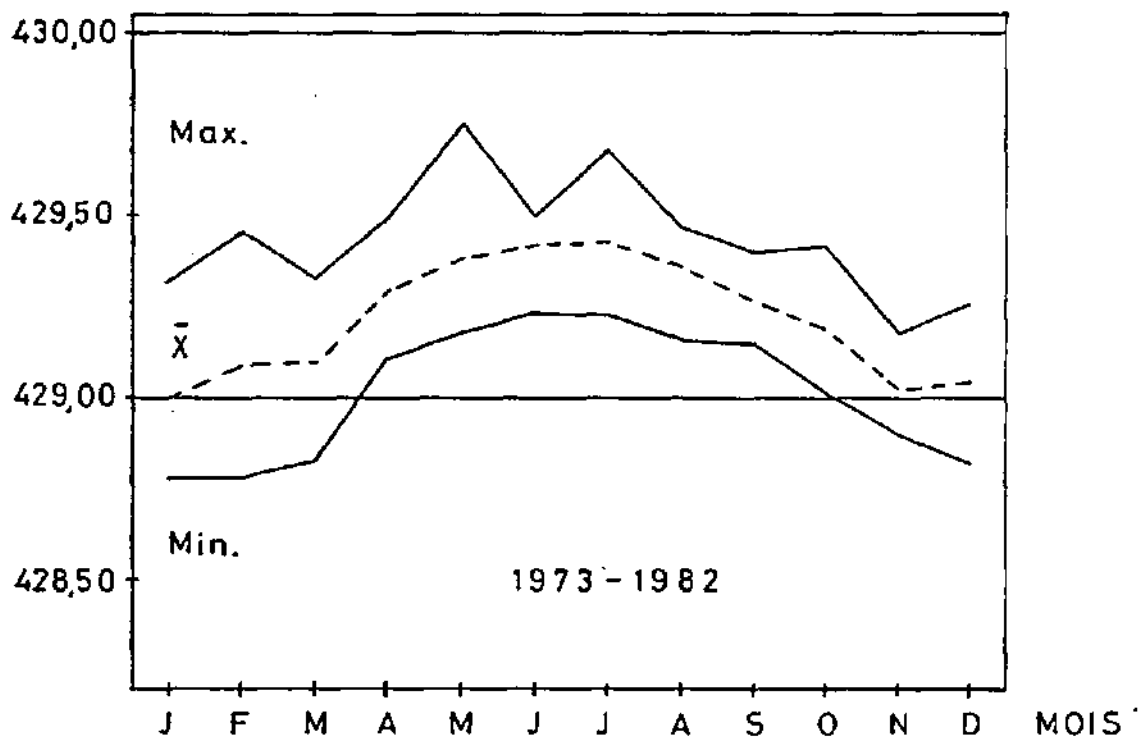
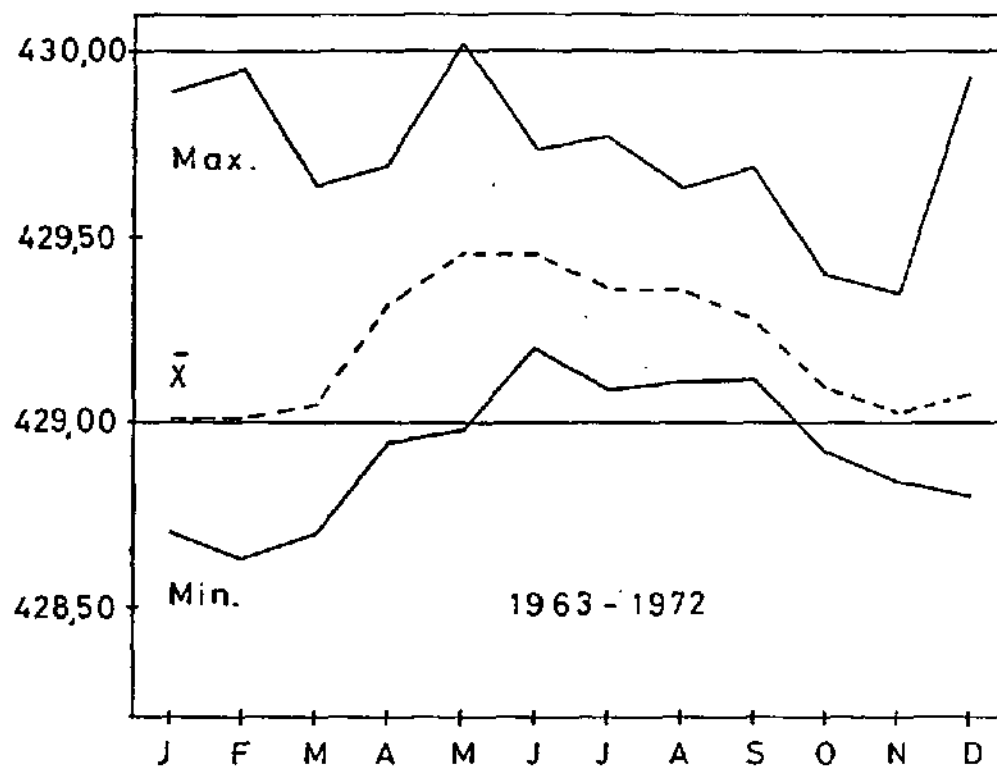


Fig. 7 Niveaux moyens mensuels du lac de Neuchâtel avant et pendant la 2ème Correction des eaux du Jura (période 1963-1972) et après (période 1973-1982), avec valeurs extrêmes

- 2) Roselière (*Phragmitetum communis*)
- 3) Associations à massettes (*Typhetum angustifoliae* et *Typhetum latifoliae*)
- 4) Prairies à grandes laïches (*Caricetum elatae*, *Cladietum marisci*, *Caricetum ripariae*)
- 5) Groupement à *Juncus subnodulosus*
- 6) Prairie à choin (*Orchio-Schoenetum nigricantis*)
- 7) Prairie à petites laïches (*Ranunculo-Caricetum hostianae*)
- 8) Groupements pionniers des zones dérangées (*Nanocyperion*, *Eleocharition acicularis*)
- 9) Prairie à molinie (*Molinietum coeruleae* fragmentaire)
- 10) Saulaie (*Salicion albae*)
- 11) Aunaies (*Alnetum incanae*, *Fraxino-Alnetum glutinosae*)
- 12) Végétation des lisières (*Salici-Viburnetum*)
- 13) Végétation des dunes et pseudoroselière
- 14) Pinède (*Erico-Pinion*)

Cette végétation recouvre une surface de 1567,5 ha dont 50 % sont occupés par les forêts riveraines, 1 % par les étangs et l'eau libre, 10 % par les prairies à petites laïches s.l., 13 % par les roselières et pseudoroselières et 26 % par les prairies à grandes laïches s.l. (LSPN/WWF 1980).

3.6 PROTECTION DE LA NATURE ET GESTION DES MILIEUX

Pourtant à peine âgée d'un siècle, la rive sud du lac de Neuchâtel pose déjà de nombreux problèmes. D'une part elle est soumise à une forte pression socio-économique, et d'autre part l'évolution naturelle des zones sauvages va parfois à l'encontre des objectifs fixés par la protection de la nature.

La valeur inestimable de ce paysage naturel est ainsi mise en péril (OFFICE FEDERAL DES FORETS 1976, MULLER et al. 1977, LSPN 1979 a, b, c, 1980, RICHARD et al. 1982, BUTTLER 1983).

Certaines modifications sont, au moins en partie, les conséquences involontaires d'interventions humaines comme l'eutrophisation des eaux, l'érosion et l'atterrissement des marais. Il faut rappeler à cet égard que si les grèves du lac ont une origine artificielle (1ère Correction des eaux du Jura), l'apparition puis l'évolution de leurs marais furent pratiquement naturelles, du moins dans un premier temps. Mais depuis une quinzaine d'années, l'eutrophisation croissante des eaux du lac (lac eutrophe jeune selon LACHAVANNE in: LSPN/WWF 1980) et la stabilisation de son niveau (2ème Correction des eaux

du Jura) jouent un rôle déterminant dans l'évolution des marais. Les mécanismes de cette dégradation sont présentés dans GRUNIG (1980), BINZ (1980) et BUTTLER (1983).

D'autres altérations résultent de la volonté d'intensifier l'exploitation sylvicole ou de convertir des surfaces improductives en zones résidentielles ou de loisirs. Tous ces facteurs se conjuguent et entraînent un appauvrissement de l'écosystème, en particulier une banalisation des marais, tant du point de vue floristique que faunistique.

Quelques chiffres approximatifs peuvent donner une image du rythme de la dégradation (LSPN/WWF 1980) :

- l'urbanisation a occupé la zone riveraine au rythme moyen de 4,6 ha/année pendant 100 ans,
- l'érosion a enlevé en moyenne 1,5 ha/année de marais pendant les 40 dernières années,
- l'embroussaillage atteint un stade difficilement réversible à raison de 3 à 4 ha/année.

Parallèlement, l'intensification agricole et sylvicole de l'arrière-pays isole progressivement l'ensemble lacustre de son milieu complémentaire.

La nécessité d'une intervention rapide et intégrée est devenue manifeste. Dans ce but, Pro Natura Helvetica (LSPN + WWF) a établi, en collaboration avec les cantons intéressés, un plan de protection et d'aménagement de la rive sud du lac de Neuchâtel (LSPN/WWF 1980) dont l'objectif général vise la conservation des milieux naturels dans leur état et dans leurs dimensions actuels avec, en priorité, le maintien des marais non boisés et des étangs. Ce plan définit 5 zones à vocations différentes et débouche sur un ensemble de mesures d'intervention qui se situent sur 3 plans :

- 1) Stabilisation des pressions négatives qui s'exercent sur les milieux naturels (tourisme, battellerie, dragage, réseau routier).
- 2) Aménagement, par une réglementation d'utilisation des zones, par des installations diverses pour la faune et par l'épuration des eaux.
- 3) Entretien, par la lutte contre l'érosion et le feu, la régulation du niveau du lac, le recréage d'étangs, le débroussaillage, le fauchage, la protection des roselières, le traitement approprié des forêts et la surveillance scientifique.

De nombreux travaux ont été effectués dans cette optique : OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976, 1983), MULLER et al. (1977), LSPN (1979 a, b, c, d, e, f, 1980, 1981), LSPN/WWF (1980), ANTONIAZZA et al. (1980 a, b), GOBAT et al. (1980), RICHARD et al. (1982), MEYER et al. (1982), SERVICE DE L'AMENAGEMENT DU TERRITOIRE DES CANTONS DE VAUD ET FRIBOURG (1982).

A l'heure actuelle la protection des milieux naturels de la rive sud du lac n'est pas généralisée, mais le Plan directeur de la rive sud du lac de Neuchâtel et des rives du lac de Morat, qui résulte d'un accord entre les cantons de Fribourg et Vaud, prévoit la généralisation de l'affectation en zones protégées des zones naturelles. En outre, une convention a été signée avec la Ligue suisse pour la protection de la nature pour lui attribuer la gestion de ces zones.

* * * * *

4 CLIMATOLOGIE

4.1 INTRODUCTION ET METHODE

Dans ce chapitre, nous nous bornerons à une brève présentation du climat de la région étudiée en mettant l'accent sur la comparaison des années d'étude. Des informations plus générales sur le climat de la région des lacs jurassiens peuvent être trouvées chez SPINNER (1933), QUARTIER (1948), BOUET (1985) et SOLLBERGER (1974), lequel cite de nombreux travaux de GUYOT, DE PERROT et SANDOZ sur le climat de Neuchâtel, auxquels on peut ajouter ceux de JORNOD dans le Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles. Rappelons simplement que le climat régional est défini comme "climat pluvial subocéanique" par SPINNER (1933) ou comme climat tempéré subissant les influences alternantes du climat océanique et du climat continental, le lac tendant à égaliser l'effet de ces deux influences (SANDOZ 1949 in: SOLLBERGER 1974).

Quelques précisions sont données pour le marais de la Réserve naturelle de Cudrefin. La méthode de mesure de la température de l'air et du sol ainsi que de l'humidité de l'air a été présentée au chapitre 2. Les données météorologiques des stations de mesures officielles sont fournies par les Annales de la Centrale suisse de météorologie. Les stations les plus proches sont :

- Witzwil (seulement mesure de la pluviosité)
- Neuchâtel
- Payerne

4.2 CLIMAT REGIONAL DURANT LES ANNEES D'ETUDE

4.2.1 Caractéristiques annuelles

Le Tabl. 2 et les cartes de l'Atlas de la Suisse du Service topographique fédéral (IMHOF 1965/68) font ressortir les points suivants :

- Le pourtour du lac de Neuchâtel constitue une zone privilégiée du point de vue de la température, particulièrement en hiver. La rive sud, cependant, est légèrement défavorisée, comme le montre l'atlas phénologique de la floraison de la dent-de-lion : dès le 10 avril à Neuchâtel, dès le 20 avril sur la rive sud.
- Les précipitations sont un peu plus importantes sur la rive nord (particulièrement en hiver) que sur la rive sud, malgré un nombre moyen de jours de pluie identique (120 à 130 jours). Cela s'explique par la proximité de la chaîne du Jura.
- La durée moyenne d'insolation relative est faible en hiver en raison des brouillards fréquents sur le Seeland.

4.2.2 Variation mensuelle de la température de l'air et des précipitations

La Fig. 9 permet de comparer les années 1983, 1984 et 1985 avec la situation moyenne (norme 1901-1960 ou 1931-1960). On remarque que :

- l'été 1983 est particulièrement chaud,

STATIONS METEOROLOGIQUES LES PLUS PROCHES	PAYERNE				NEUCHÂTEL				WITZWIL			
ANNEES	1983	1984	1985	NORME	1983	1984	1985	NORME	1983	1984	1985	NORME
Température moyenne (°C)	9,0	8,4	8,1	8,2	10,1	9,3	9,3	8,9	—	—	—	—
Temp. max. moyenne (°C)	13,7	12,8	13,0	12,7	14,3	13,4	13,7	13,0	—	—	—	—
Temp. min. moyenne (°C)	4,7	4,2	3,4	4,1	6,6	6,0	5,6	5,6	—	—	—	—
Précipitations (mm)	894	898	878	935	1042	908	841	994	953	902	871	958
Humidité rel. moyenne (%)	81	79	77	80	73	75	75	77	—	—	—	—
Rayonnement global ($10^6 J/m^2$)	4199	4135	4372	—	4053	4074	4221	—	—	—	—	—
Ensoleillement (heures)	1562	1552	1751	—	1548	1581	1716	—	—	—	—	—

Tabl. 2 Caractéristiques annuelles du climat régional

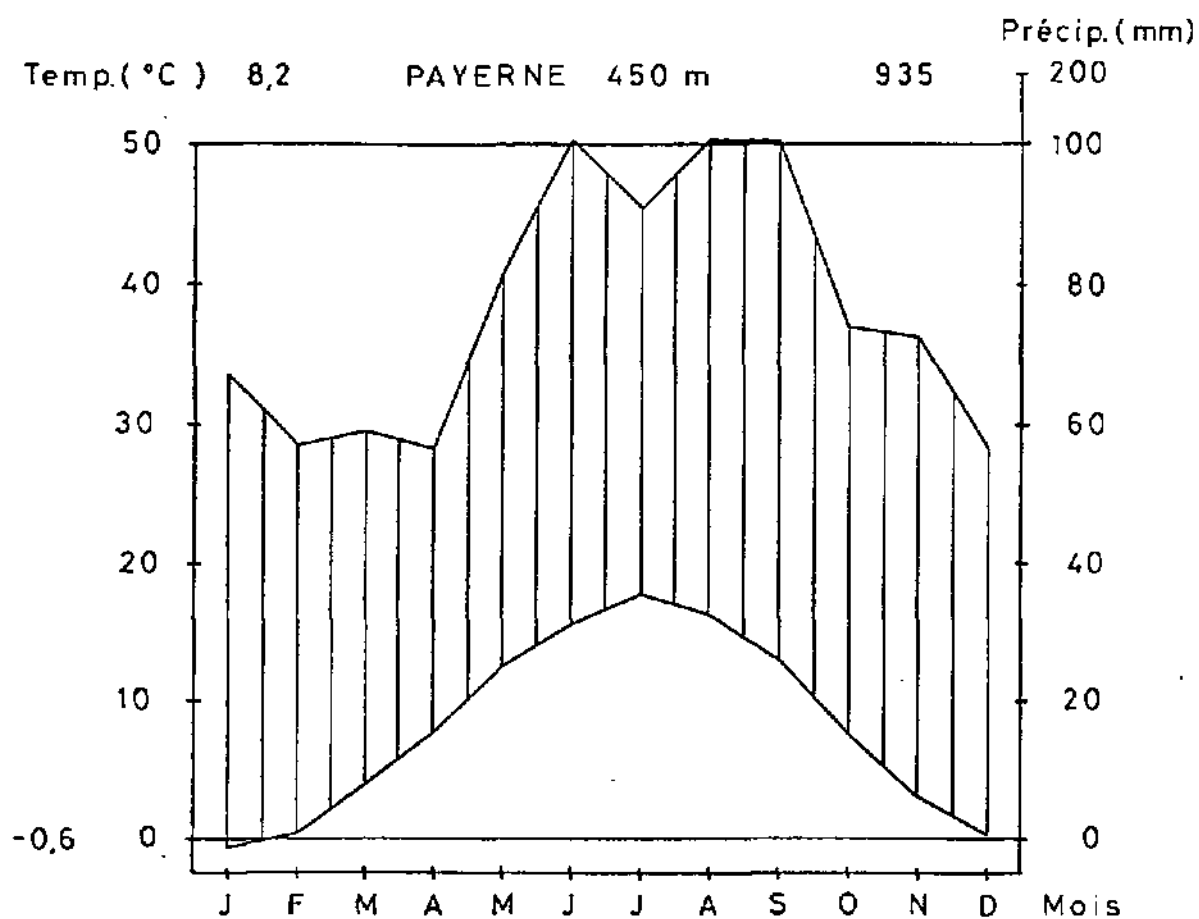


Fig. 8 Diagramme ombrothermique de Payerne (moyenne 1901-1960)

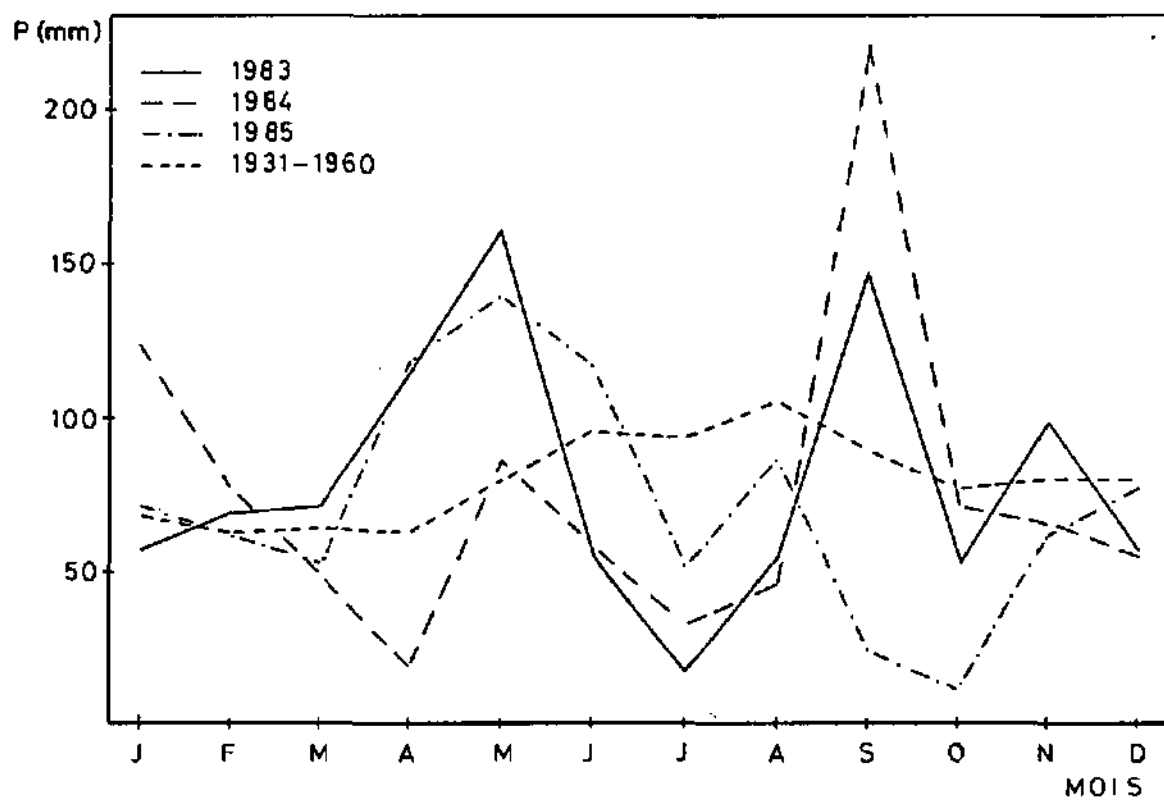
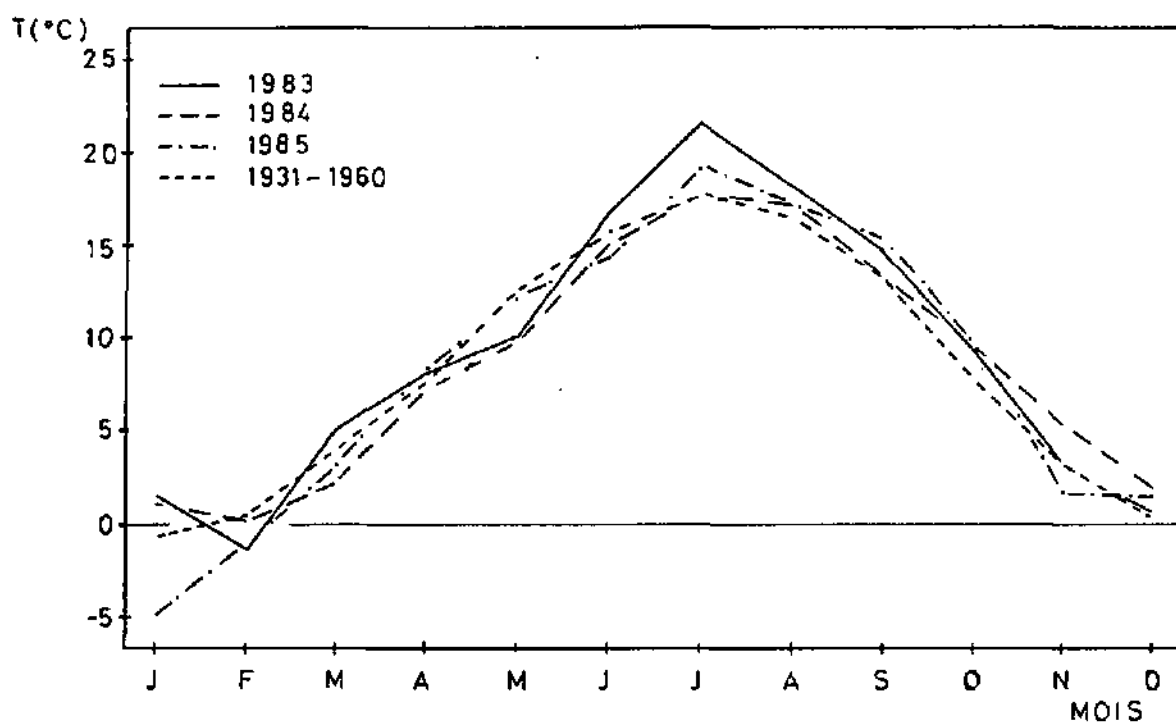


Fig. 9 Température moyenne mensuelle de l'air à Payerne et précipitations mensuelles à Witzwil

- 1984 est assez comparable à la moyenne avec toutefois un déficit de température durant la période de végétation, particulièrement par rapport aux années 1983 et 1985,
- l'hiver 1985 est très froid,
- 1983 a des précipitations importantes en mai et septembre,
- 1984 a des précipitations très importantes surtout en septembre,
- 1985 a une période prolongée de précipitations au printemps.

La situation moyenne pour Payerne est encore représentée avec le diagramme ombrothermique (Fig E).

4.3 MESOCLIMAT DU MARAIS DE LA RESERVE NATURELLE DE CUDREFIN

4.3.1 Variation hebdomadaire de la température et de l'humidité de l'air

La Fig 10 permet d'abord de constater que la courbe de température du marais de Cudrefin avoisine celle de Payerne, tandis que celle de Neuchâtel accuse des températures plus élevées, ce qui confirme les observations faites au point 4.2.1. Ensuite on peut remarquer qu'en 1984 une nette augmentation de température intervient dès le mois de juin pour marquer la saison estivale qui se termine au début du mois de septembre.

Les courbes des valeurs hebdomadaires extrêmes des températures (Fig. 11) montrent les mêmes tendances. Pour l'humidité on remarque une différence des minima entre le printemps où il gèle encore et l'automne sans gel.

4.3.2 Variation journalière de la température et de l'humidité de l'air

Quatre périodes caractéristiques sont représentées sur la Fig. 12.

1. Situation hivernale avec gel et faible variation de l'humidité.
2. Situation de début de printemps avec réchauffement le jour et gel la nuit. Les variations d'humidité sont alors énormes.
3. Situation d'été avec température élevée et forte fluctuation d'humidité.
4. Situation d'automne avec température basse sans gel et forte humidité continue.

D'une façon plus générale, on constate une tendance inverse entre la température et l'humidité avec cependant un retard pour l'humidité du matin.

4.4 MICROCLIMAT ET PEDOCLIMAT DU MARAIS DE LA RESERVE NATURELLE DE CUDREFIN

Nous avons mesuré la température du sol à la surface du sol (sous la litière), à 9, 29 et 60 cm de profondeur. Une mesure de l'air à 100 cm a également été enregistrée (Fig. 13). L'importance écologique de cette mesure est relevée par LEMEE (1978) " Le régime thermique du sol est d'une grande importance écologique par son contrôle sur l'activité des micro-organismes et de la pédofaune ainsi que sur la croissance et l'activité physiologique des

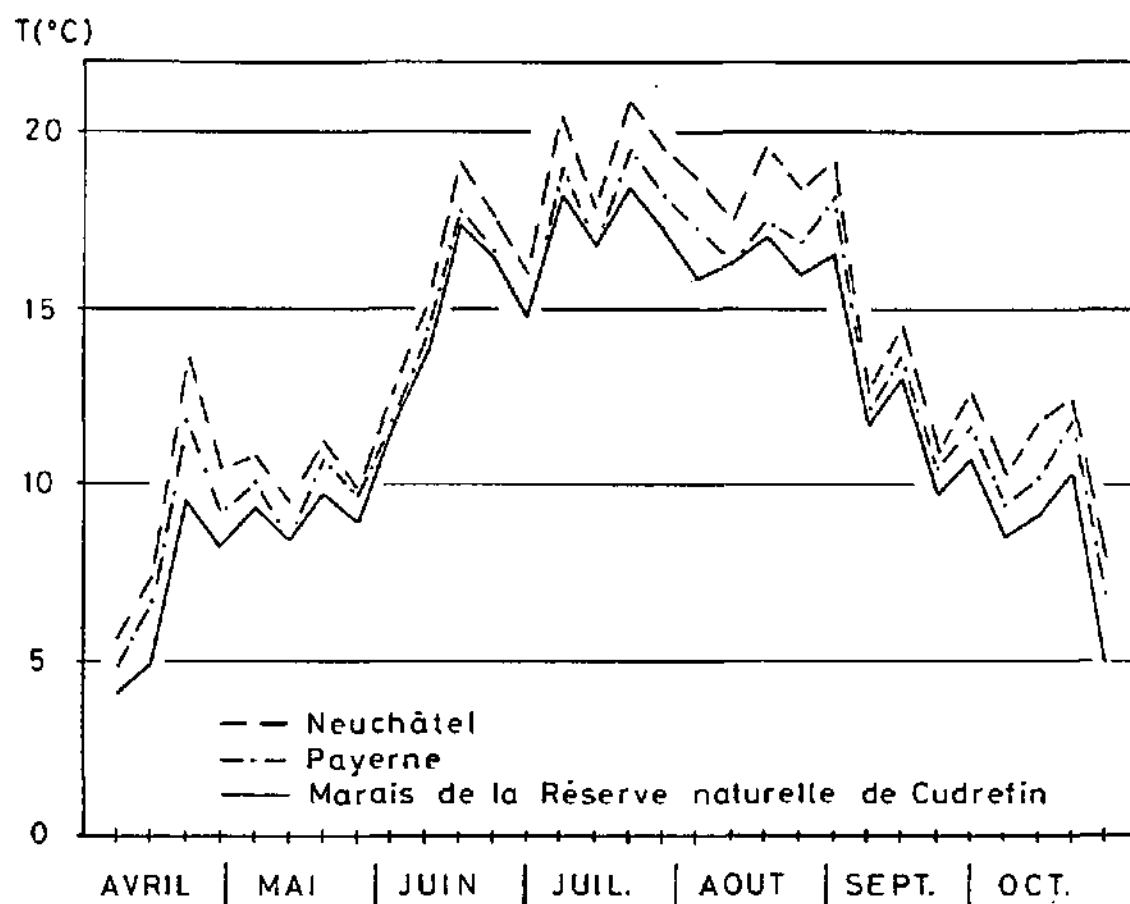


Fig. 10 Température moyenne hebdomadaire de l'air durant la période de végétation (5 avril au 31 octobre 1984)

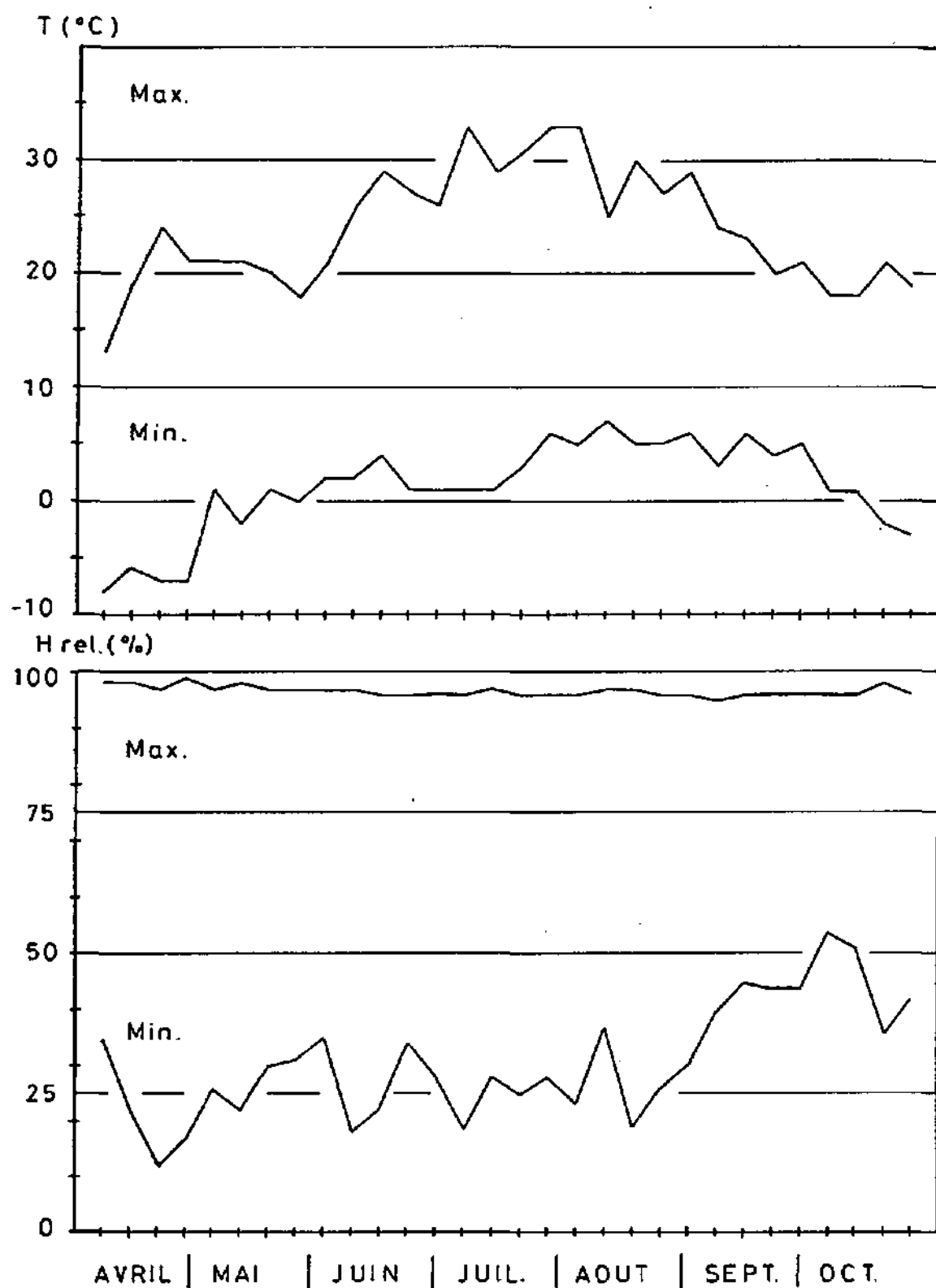


Fig. 11 Valeurs hebdomadaires extrêmes de la température et de l'humidité de l'air durant la période de végétation (5 avril au 31 octobre 1984) dans le marais de la réserve naturelle de Cudrefin

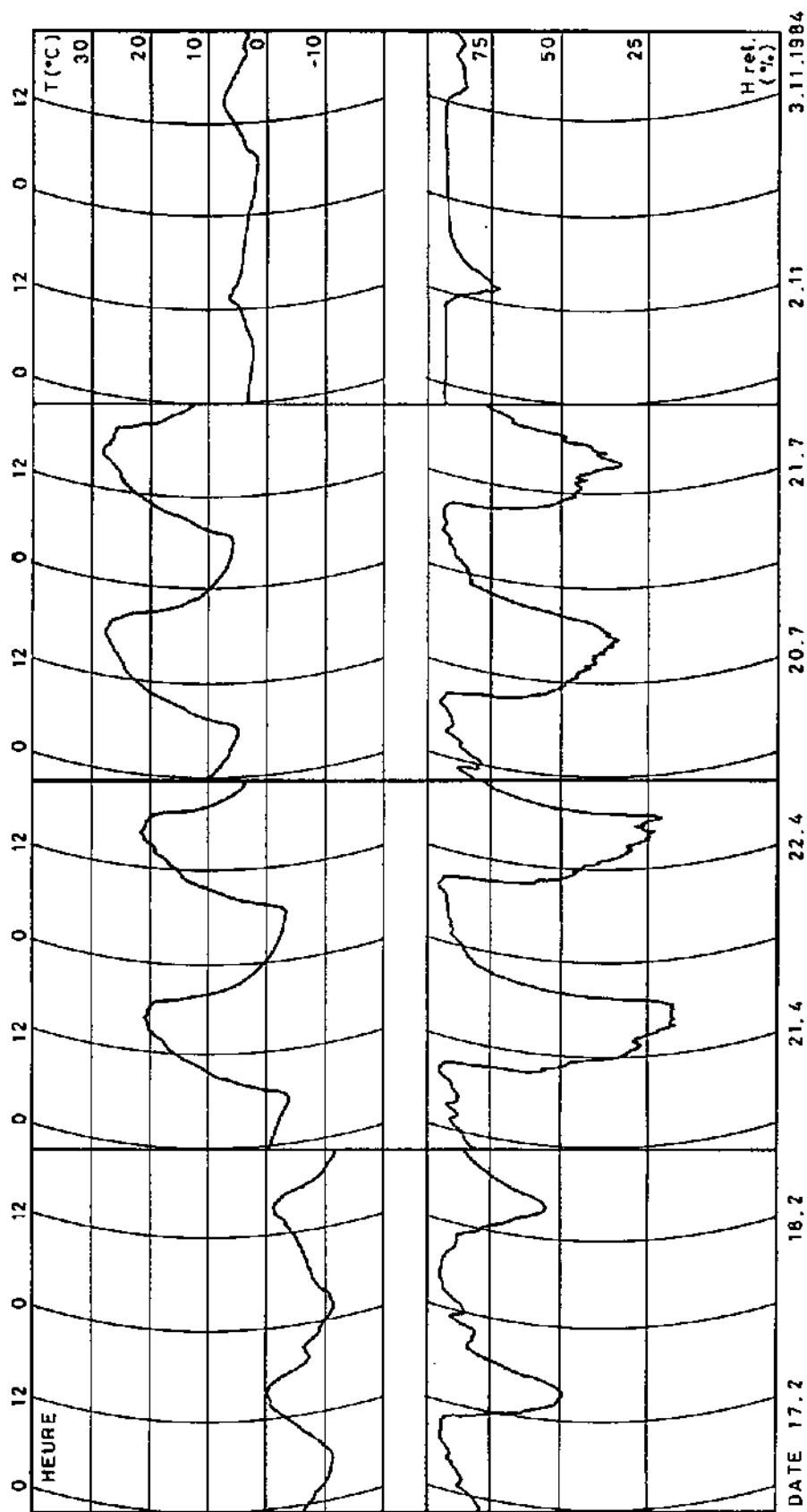


Fig. 12 Variation journalière de la température et de l'humidité de l'air dans le marais de la réserve naturelle de Cudrafin

racines. Il dépend à la fois du bilan d'énergie du système sol-atmosphère, du couvert végétal et des caractéristiques propres du sol : réflectivité de la surface, constituants solides, porosité et humidité ". Notre but était surtout de montrer la relation, au cours des saisons, entre la température de l'air, la présence d'une nappe et le gradient thermique dans le sol.

L'examen de la Fig. 13 suggère la distinction de 4 périodes principales :

- 1) Décembre à mi-avril, période durant laquelle la température moyenne de l'air (T_2 et T_3) avoisine le zéro degré alors que dans le sol la température est généralement plus élevée, avec un gradient d'augmentation vers la profondeur.
- 2) Mi-avril à début juin, période marquée par une augmentation de la température de l'air et, parallèlement, de celle du sol (inversion des isothermes). Mais ce dernier reste généralement plus chaud que la température moyenne de l'air (T_2 et T_3).
- 3) Juin à mi-septembre, période estivale durant laquelle la température moyenne de l'air avoisine celle des horizons profonds du sol tandis qu'en surface les fluctuations sont très importantes (refroidissement jusqu'à 9 degrés puis réchauffement jusqu'à 21 degrés). Le gradient thermique dans le sol est inversé par rapport à la période hivernale.
- 4) Mi-septembre à fin novembre, période avec une chute de la température moyenne de l'air (T_2 et T_3) suivie de l'inversion des isothermes dans le sol. Mais l'air reste plus froid que le sol.

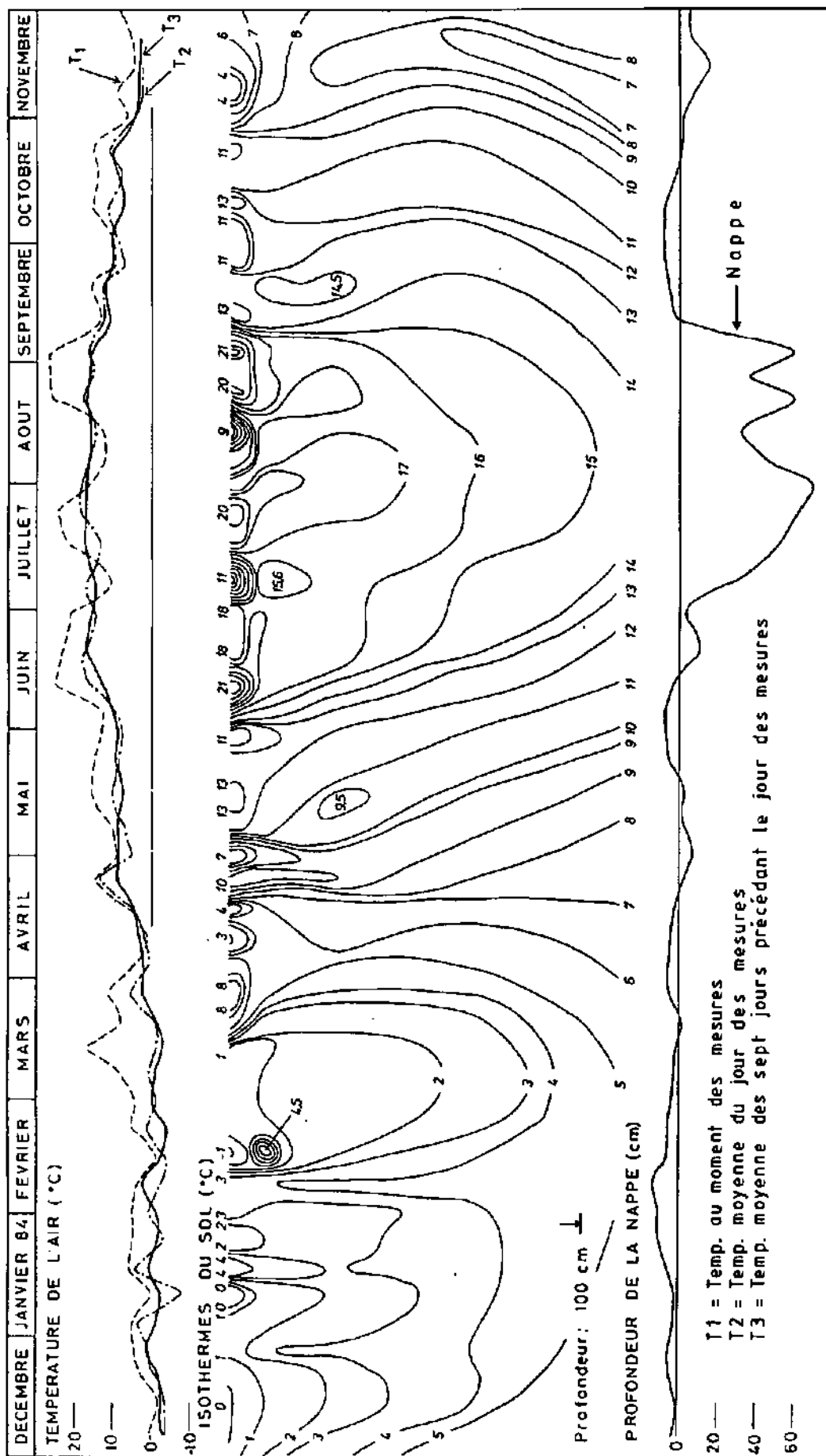
De façon générale on peut encore remarquer que les isothermes suivent avec un certain retard les variations des températures moyennes de l'air. A la surface du sol, en revanche, les fluctuations de température coïncident avec la température du moment de la mesure (T_1), souvent aussi avec la température moyenne du jour (T_2). Leur effet superficiel varie avec la teneur en eau du sol. La diffusivité thermique est en effet plus faible en l'absence de nappe, d'où réchauffement plus important en surface (BONNEAU et SOUCHIER 1979).

La présence de la nappe en surface jusqu'à mi-juin empêche le gel profond en hiver, ce qui maintient une certaine activité microbienne (SCHAEFER 1967), et explique encore le retard du développement de la végétation que l'on observe chaque année. Par sa forte chaleur spécifique et sa température faible à la sortie de l'hiver, la nappe constitue un immense réservoir de froid et retarde avec son inertie thermique le démarrage de la végétation (BONNEAU et SOUCHIER 1979, SCHAEFER 1967). Ce dernier auteur assimile le toit de la nappe à une "thermocline" dont la position, variable dans le temps, représente une limite entre la zone aérée d'hétérothermie et la zone saturée d'homothermie.

Les variations journalières (cycle nyctéméral) n'ont pas été enregistrées; nous savons cependant que ces variations sont fortes en surface, mais s'atténuent vite en profondeur (SCHAEFER 1967). Les fluctuations dans l'horizon humique ont une importance biologique considérable (humification, porosité).

L'influence de la litière sur la température du sol est traitée dans la deuxième partie de ce travail.

* * * * *



5 DESCRIPTION DE LA VEGETATION ETUDIEE

5.1 INTRODUCTION

Notre but n'était pas de faire une étude phytosociologique des marais non boisés de la rive, ce travail ayant fait l'objet des publications de BERSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981) et ROULIER (1983), mais plutôt de révéler par cette approche quelques hypothèses de travail concernant l'écologie des milieux. La visite des principaux sites naturels de la rive nous a permis de choisir les 9 carrés permanents (voir Chap. 1) et de faire une cinquantaine de relevés de végétation destinés à situer ces placettes (individus d'association) par rapport aux associations respectives. Codées de trois façons différentes, les données ont été soumises à l'analyse factorielle des correspondances pour rechercher les groupes de relevés et leurs liens de parenté (Fig 14, 15, 16, 17 et Tabl. 3). Des groupes d'espèces ont également été formés à l'aide de la méthode du groupement hiérarchique agglomératif (Tabl. 6 et 8). La comparaison de nos relevés avec ceux de ROULIER (1983) nous a permis, accessoirement, de redéfinir la nomenclature de quelques groupements (Tabl. 4).

A quelques exceptions, près les relevés de végétation ont été effectués durant l'été 1982. Ils figurent tous dans le tableau synthétique (Tabl. 5).

Afin de faciliter l'interprétation écologique des groupements végétaux, nous avons encore calculé les valeurs écologiques indicatrices moyennes selon LANDOLT (1977) (Tabl. 7).

5.2 METHODE

La méthode générale a été exposée au Chap. 2. Précisons encore qu'en ce qui concerne l'analyse factorielle des correspondances, nous avons procédé à 4 analyses :

Analyse 1 : Elle a été faite avec l'ensemble des relevés (45 relevés personnels et 11 relevés de comparaison extraits de ROULIER (1983)) et des données codées en présence/absence. Cette première analyse nous a permis d'isoler le *Molinietum coeruleae*.

Analyse 2 : Elle constitue une analyse partielle de la précédente, après élimination du *Molinietum coeruleae* (8 relevés).

Les analyses 1 et 2 ont servi à la formation des groupes de relevés et à la construction du tableau de végétation.

Analyse 3 : Elle a été faite uniquement avec les relevés personnels, pour lesquels nous avons des indications sur la strate muscinale. Dans ce cas également les relevés du *Molinietum coeruleae* ont été écartés. Les données furent codées de 1 à 9.

Analyse 4 : Id. mais avec les données originales exprimées en % de recouvrement.

Pour la classification automatique des espèces en groupes écologiques, nous avons tenu compte des 56 relevés ainsi que de toutes les espèces codées en présence/absence. Mais seules les espèces à fréquence supérieure à 2 furent retenues pour la formation des groupes.

Les valeurs écologiques indicatrices moyennes ont été calculées en tenant compte de l'importance du recouvrement de chaque espèce (LANDOLT 1977).

5.3 ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

5.3.1 Effet du codage des données

Comme l'ont déjà montré JENSEN (1970) et VAN DER MAAREL (1979), le codage des données est du plus grand intérêt puisqu'il permet de varier l'importance des espèces et, corollairement, celle des relevés lors de l'analyse. Le choix du codage doit être adapté à l'objectif poursuivi ainsi qu'au type de données. Dans notre cas, nous voulions comparer l'approche analytique "quantitative" (aspect physiognomique de la végétation) et "qualitative" (aspect floristique). Pour la première approche les données ont été exprimées en % de recouvrement, ce qui donne énormément d'importance aux quelques espèces dominantes (p. ex. *Carex elata*, *Cladium mariscus* et *Schoenus nigricans*). Pour la seconde, les données furent transformées en présence/absence, ce qui donne la même importance à toutes les espèces présentes sans trop accentuer la différence avec la situation où une espèce est absente. Le codage de 1 à 9 constitue une solution intermédiaire. Ces trois possibilités ont été choisies après un premier essai comparatif incluant d'autres méthodes de transformation proposées par VAN DER MAAREL (1979).

A) Pourcentage d'information sur les axes factoriels

Le Tabl. 3 indique le pourcentage d'information (=variance) rendu par les 3 premiers axes de l'analyse factorielle. On constate que l'échelle des pourcentages apporte un maximum de variance et le codage en présence/absence un minimum. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue qu'il ne s'agit pas de la même information, comme nous le verrons plus loin.

B) Plans factoriels

Seule l'illustration du plan factoriel des axes 1 et 2 est représentée pour l'analyse des données en % (analyse 4) et codées de 1 à 9 (analyse 3). Mais les nuages de relevés ont été dessinés lors de l'interprétation conjointe des plans 1/2 et 1/3. Pour l'analyse partielle des données en présence/absence (analyse 2), nous illustrons les plans 1/2 et 1/3.

a) Analyse 2

Les plans factoriels des données en présence/absence (Fig. 15) font apparaître 3 nuages contigus de relevés qui correspondent, de gauche à droite, au *Caricetum elatae*, au *Cladietum marisci* et à l'*Orchio-Schoenerum nigrantis*. Les relevés 17 et 18 restent non classés.

b) Analyse 3

Le plan factoriel des données codées de 1 à 9 (Fig. 16) fait ressortir un nuage supplémentaire entre le *Caricetum elatae* et le *Cladietum marisci*. Celui-ci comprend les relevés 17 et 18 ainsi que 5 autres relevés où se mélangent les espèces dominantes (*Carex elata* avec *Carex panicea* dans les relevés 13 et 14, *Cladium mariscus* avec *Carex panicea* dans les relevés 15, 19 et 20).

	ECHELLE DES POURCENTAGES	CODAGE 1 A 9	CODAGE PRESENCE/ABSENCE
AXE 1	39,3	27,8	16,3
AXE 2	24,0	16,1	8,5
AXE 3	17,1	11,3	6,9
TOTAL	80,4	55,2	31,7

Tabl. 3 Pourcentage d'information des analyses factorielles des correspondances, en fonction de la méthode de codage

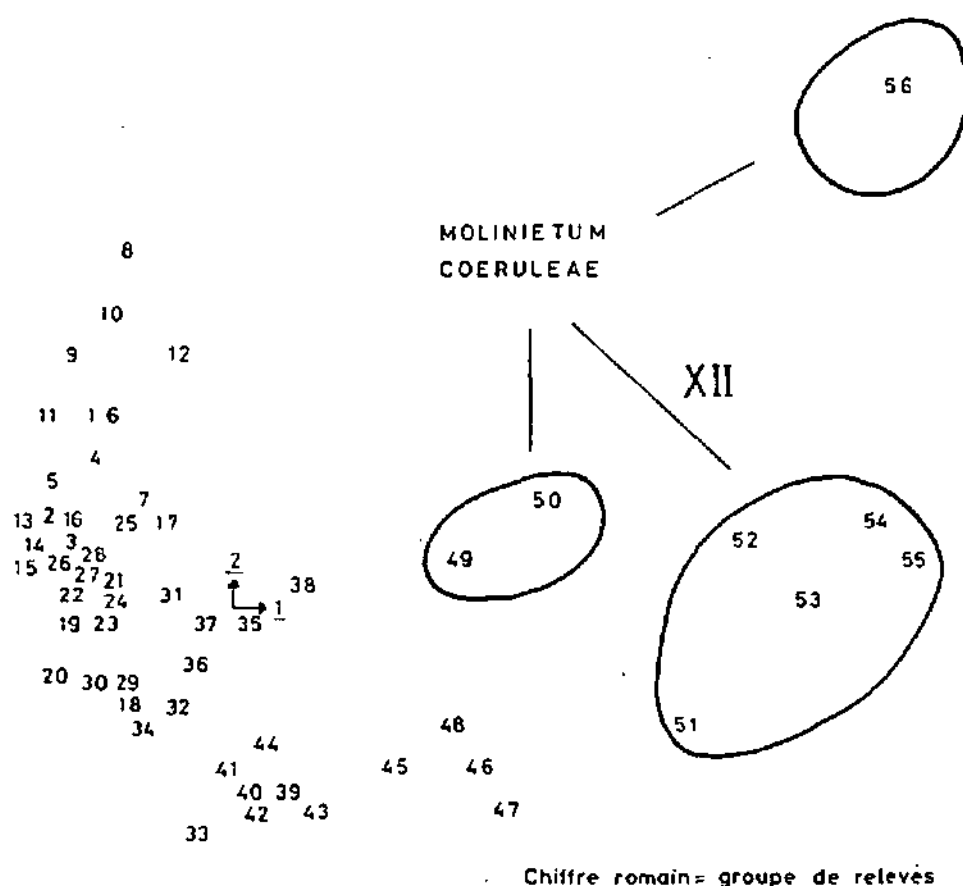


Fig. 14 Analyse factorielle des correspondances de l'ensemble des relevés de végétation, avec des données codées en présence/absence (analyse 1 - plan 1/2 = 33%)

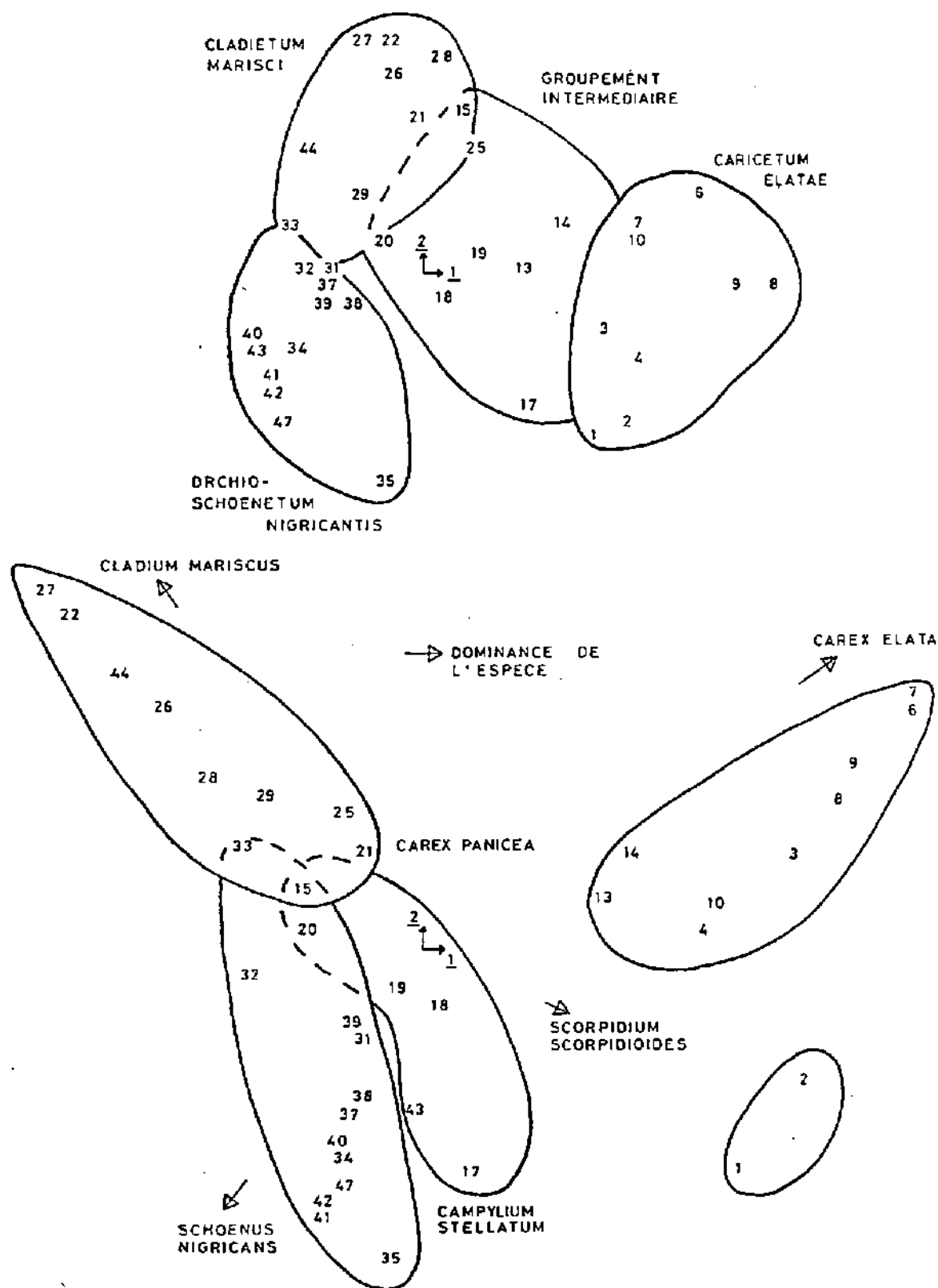


Fig. 16 Analyse factorielle des correspondances des relevés de végétation sans le Molinietum coeruleae, avec des données codées de 1 à 9 (analyse 3 - plan 1/2 = 44%)

Fig. 17 Analyse factorielle des correspondances des relevés de végétation sans le Molinietum coeruleae, avec des données exprimées en % de recouvrement (analyse 4 - plan 1/2 = 63%)

c) Analyse 4

Le plan factoriel des données en % (Fig. 17) isole le *Caricetum elatae* des autres nuages et sépare les relevés 1 et 2 qui présentent une forte couverture de mousse. Le nuage supplémentaire cité auparavant subsiste, mais sans les deux relevés avec mélange de *Carex elata* et *Carex panicea* (relevés 13 et 14), qui rejoignent le nuage du *Caricetum elatae*. Le relevé 43 rejoint encore ce nuage supplémentaire.

On remarque ainsi que les nuages sont séparés sur la base de la composition floristique dans l'analyse 2, et sur la base de la dominance dans les deux autres. L'analyse avec les données codées de 1 à 9 (Fig. 16) fait particulièrement bien ressortir les relevés hétérogènes du *Caricetum elatae* et du *Cladietum marisci* (présence simultanée de *Carex elata*, *Cladium mariscus* et *Carex panicea*). Cependant, ces relevés hétérogènes ne constituent pas une association comme pourrait le faire croire l'image factorielle. Cela est confirmé par le plan factoriel de l'analyse des données en présence/absence où seuls s'individualisent les relevés 17 et 18 (voir commentaires sous 5.4.1).

Dans les trois analyses, la forme et la position des nuages apportent d'utiles informations. En prenant les deux cas extrêmes, on constate que dans l'analyse 2 (présence/absence; Fig. 15) les nuages suggèrent la relation de parenté floristique des associations et permettent de reconnaître les relevés avec une composition floristique intermédiaire. On remarque à ce propos que le *Caricetum elatae* n'est pas apparenté à l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* et que le *Cladietum marisci* occupe une position intermédiaire. Dans l'analyse 4 (codage en %), en revanche, l'étirement des nuages marque la tendance de la dominance d'une espèce sur les autres.

C) Interprétation des axes factoriels

La signification des axes est très différente selon le codage employé. Avec des données codées en présence/absence (analyse 1: Fig. 14 et 2: Fig. 15), les axes 1 et 2 représentent une combinaison des facteurs écologiques eau et texture du sol, tandis qu'avec des données exprimées en % ou codées de 1 à 9 (analyse 3: Fig. 16 et 4: Fig. 17) ils ne représentent qu'une combinaison de la dominance de quelques espèces.

5.3.2 Groupements végétaux mis en évidence

A) Groupes de relevés

A l'aide des analyses 1 et 2 (présence/absence) nous avons distingué 12 groupes de relevés semblables, c'est-à-dire placés près l'un de l'autre sur les deux plans factoriels 1/2 et 1/3. Ces groupes sont indiqués avec un chiffre romain sur la Fig. 15. Le Tabl. 4 en résume la position phytosociologique et donne la correspondance avec les groupements décrits par ROULIER (1983). Dans le tableau de végétation (Tabl. 5), l'ordre des groupes et des relevés à l'intérieur des groupes représente un gradient allant du plus humide au plus sec. Il est conforme à la position des relevés sur les plans factoriels de la Fig. 15. La description des unités de végétation est donnée au point 5.4.

Nous avons calculé pour chaque groupe de relevés les valeurs écologiques indicatrices moyennes F, N et D selon LANDOLT (1977).

GRUPE DE RELEVES NO. (NO. REL.)	CLASSE	ASSOCIATION	VARIANTE ET SOUS-VARIANTE	CARTE PERMANENT RELEVÉ NO. : ABREVIATION	GROUPEMENTS DÉCITÉS PAR ROULIER (1983)
1 (1-5)	PHRAGMITETEA	CARICETUM ELATAE 1)	VAR. A CAREX LASIOCARPA	1 : CE-LASIOC.	VAR. A CAREX LASIOCARPA
2 (6-12)	ID.	ID.	VAR. A PHALARIS ARUNDINACEA	10 : CE-PHAL.	VAR. TYPICUM
3 (13-16)	ID.	ID.	VAR. A CAREX PANICEA		RANUNCULO-CARICETUM HOST.: VAR. A CAREX PANICEA DOMINANT
4 (17-18)	ID.	ID.	ID., SOUS-VAR. A JUNCUS ALPINUS-FUSCOATER	17 : CE-PAN.	PROBABLEMENT ID. ?
5 (19-24)	PHRAGMITETEA	CLADIETUM MARISCI	VAR. A JUNCUS ALP.-FUSCOATER		VAR. TYPICUM ET VAR. A JUNCUS SUBNODULOSUS
6 (25-30)	ID.	ID.	VAR. A CAREX HOSTIANA	27 : CM-HOST.	VAR. A ELEMENTS DE LA PRAIRIE A PETITS CAREX
7 (31-36)	SCHUCHZERIO- CARICETEA FUSC.	ORCHIO-SCHOENETUM NIGRICANIS	VAR. A GALTUM PALUSTRE	35 : OS-GAL.	VAR. A ELEMENTS DU MAGNOCARICION
8 (37,38)	ID.	ID.	ID., SOUS-VAR. A CAREX HOSTIANA		7
9 + 10 +11 (39-48)	ID.	ID.	VAR. TYPICUM	47 : OS-TYP./ MOLASSE	VAR. TYPICUM, VAR. A SCHOENUS FERR.
	ID.	RANUNCULO-CARICETUM HOSTIANAE			VAR. A CAREX HOSTIANA DOMINANT
12 (49-56)	MOLINIO- ARRHENATHERETEA	MOLINIETUM COERULEAE		56 : MO-HOST.	
CAS PARTICULIERS :					
6	PHRAGMITETEA	CLADIETUM MARISCI SUR TOURBE		25 : CM/TOURBE	
10	ID.	CLADIETUM MARISCI SUR MOLASSE		44 : CM/MOLASSE	

1) ROULIER (1983) distingue encore une variante à *Carex buxbaumi* que nous avons négligée, vu sa faible importance

Tabl. 4 Groupements végétaux mis en évidence par l'analyse factorielle des correspondances

ESPECES COMPAGNES AQUATIQUES :

ESPECIES COMPAGNES TERRESTRES :

ESPECES LIGNEUSES (SOUVENT A L'ETAT DE SENSIS) :

MOUSSES (INCOMPLET) :

Tabl. 6. Classement des espèces en groupes écologiques (au total 68 espèces dont la présence est supérieure à 2)

Rappel : F = valeur d'humidité allant de 1 (sols très secs) à 5 (sols détrempés)
 N = valeur de substances nutritives allant de 1 (sols très pauvres) à 5 (sols à teneur excessive en substances nutritives)
 D = valeur d'aération ("Dispersität" en allemand) allant de 1 (sols très aérés) à 5 (sols très mal aérés, argileux ou tourbeux)

Les résultats du Tabl. 7 donnent une estimation des conditions d'existence de la végétation, qu'il s'agira de préciser dans la suite de ce travail. Nous pouvons constater que :

- La plus grande valeur d'humidité est atteinte dans les groupes 1 et 2 du *Caricetum elatae*, tandis que le groupe 3 de la même association est comparable aux groupes 5 et 6 du *Cladietum marisci* avec une valeur relativement importante. Le groupe 4 du *Caricetum elatae* est comparable à l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* (groupes 7 à 10). Le groupe 11 de cette même association, en revanche, se rapproche des conditions extrêmes de sécheresse qui caractérisent le groupe 12 du *Molinietum coeruleae*.
- La valeur de substances nutritives est élevée dans les groupes 1 à 3 du *Caricetum elatae*, en particulier dans le groupe 2, ainsi que dans le groupe 12 du *Molinietum coeruleae*. Elle est faible dans le groupe 9 de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*.
- La valeur de dispersité est faible dans les groupes 10 et 11 de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* et surtout dans le groupe 12 du *Molinietum coeruleae*.

B) Groupes d'espèces

L'intérêt des groupes écologiques pour caractériser la végétation et le milieu a été démontré par plusieurs auteurs dont KLOETZLI (1969, 1972), AIN et PAUTOU (1969), ROMANE (1972), ainsi que DAGET et GODRON (1982).

Le Tabl. 6 illustre ces groupes créés avec les espèces à présence supérieure à 2. L'ordre des groupes et des espèces à l'intérieur des groupes représente un gradient de présences (ou de centres de gravité). L'ordre des relevés est le même que celui du tableau de végétation et illustre un gradient allant du plus humide au plus sec. Le but de cette classification est de regrouper les espèces qui poussent souvent ensemble et qui peuvent signaler des conditions stationnelles particulières (eau, éléments nutritifs, texture, lumière, concurrence ...etc). Ce groupement constitue un essai en vue de rapprochements ultérieurs avec l'étude écologique développée dans les chapitres suivants. Comme pour les groupes de relevés, nous avons calculé pour chaque groupe d'espèces les valeurs écologiques indicatrices moyennes selon LANDOLT (1977) (Tabl. 8). Aux valeurs F, N et D s'ajoutent dans ce cas R (valeur de réaction allant de 1 pour les sols très acides à 5 pour les sols riches en bases) et H (valeur d'humus allant de 1 pour les sols bruts à 5 pour les sols à humus brut et tourbeux). Etant donné le nombre restreint de relevés et de milieux, nos groupes d'espèces ne peuvent être comparés correctement à ceux de KLOETZLI (1969) et ne sont probablement valables que pour la région étudiée. Chaque groupe de relevés est caractérisé par une certaine contribution (fréquence) de ces groupes d'espèces. C'est ce que nous avons représenté dans le Tabl. 8, qui montre que :

GROUPE DE RELEVES NO.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
VALEUR D'HUMIDITE (= F)	4,68	4,65	4,55	4,34	4,55	4,53	4,26	4,28	4,29	4,24	4,08	3,59
VALEUR DE SUBSTANCES NUTRITIVES (= N)	2,54	2,81	2,56	2,40	2,46	2,44	2,43	2,42	2,23	2,38	2,48	2,51
VALEUR DE DISPERSITE (= D) *	4,87	4,86	4,87	4,91	4,84	4,87	4,90	4,85	4,88	4,79	4,80	4,67

(*) Traduit de l'allemand "Dispersität"

Tabl. 7 Valeurs écologiques indicatrices moyennes (selon LANDOLT 1977)

GROUPE D'ESPECES	N. D'ESPECES ATTRIBUEES AU GROUPE	N. D'ESPECES A FREQUENCE > 2 ATTRIBUEES AU GROUPE	N. DE GROUPE DE RELEVES AVEC CES GROUPE D'ESPECES	FREQUENCE DANS LES GROUPE DE RELEVES (% D'OCCUPATION DES CASES DU TABLEAU)												VALEURS ECOLOGIQUES INDICATRICES (MOY.)				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	F	R	N	H	D
GR. A UTRICULARIA SP.	19	10	9	20	27	10	15	10	5	3	0	3	0	0	3	4,7	3,0	2,6	4,2	5,0
GR. A CAREX ELATA	8	5	10	72	86	65	50	40	37	47	60	10	0	0	8	4,8	3,0	2,8	4,6	5,0
GR. A CLADIUM MAR.	11	11	12	69	57	75	91	62	70	76	77	30	41	32	35	4,5	3,1	2,6	4,1	4,9
GR. A SCHOENUS SP.	5	3	10	0	0	17	50	28	22	72	33	67	33	75	29	4,3	4,0	2,0	4,0	5,0
GR. A MOLINIA COER.	25	17	12	8	8	4	24	2	13	22	50	18	26	28	39	4,1	3,5	2,5	4,1	4,8
GR. A CAREX FLACCA	52	22	11	2	2	0	2	2	1	8	9	2	2	20	52	3,1	3,5	2,6	3,4	4,6
TOTAL (7 ESP. NON ATTRIBUEES)	120	68																		
N. D'ESPECES MOYEN				16	17	14	22	12	13	19	24	10	12	17	29					

Tabl. 8 Groupes d'espèces et leurs fréquences dans les groupes de relevés, ainsi que leurs indications écologiques (valeurs écologiques indicatrices moyennes, selon LANDOLT 1977)

- Les groupes à *Utricularia* sp. et *Carex flacca* ont une fidélité très grande à l'égard de quelques groupes de relevés, respectivement de l'aile la plus humide et de l'aile la plus sèche du tableau. Il s'agit précisément des groupes d'espèces indiquant des conditions écologiques extrêmes.
- Le groupe à *Cladium mariscus* présente une amplitude écologique frappante. Les espèces de ce groupe transgressent dans plusieurs associations ou variantes et sont donc de médiocres indicatrices, même si certaines d'entre elles ont un fort pouvoir compétitif (*Phragmites communis* et *Cladium mariscus*).
- Les autres groupes d'espèces ont une fidélité moyenne: le groupe à *Carex elata* à l'égard des groupes de relevés de l'aile humide du tableau, les groupes à *Schoenus* sp. et *Molinia coerulea* à l'égard des groupes de l'aile sèche.
- Le groupe de relevés 3 du *Caricetum elatae* se distingue des groupes 1 et 2 de la même association par la fréquence plus faible dans les groupes d'espèces liés à l'humidité, et une fréquence différente de zéro dans le groupe à *Schoenus* sp.
- Le groupe de relevés 4 du *Caricetum elatae* a une très forte fréquence dans le groupe à *Cladium mariscus* et, parallèlement, une fréquence assez importante dans le groupe à *Carex elata* et *Schoenus* sp.
- Les groupes de relevés 5 et 6 du *Cladietum marisci* n'ont une fréquence élevée que dans le groupe à *Cladium mariscus*. Le groupe 5, cependant, est plus fortement marqué par les groupes d'espèces liés à l'humidité.
- Les groupes de relevés 7 et 8 de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* se distinguent des trois autres groupes de la même association par la forte fréquence dans les groupes à *Carex elata* et *Cladium mariscus*. Le groupe 7 est marqué, en outre, par une importante fréquence dans le groupe à *Schoenus* sp. tandis que le groupe 8 l'est par le groupe à *Molinia coerulea*.
- Le groupe de relevés 9 de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* ne présente une fréquence élevée que dans le groupe à *Schoenus* sp.
- Le groupe de relevés 10 de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* ne présente que des fréquences faibles avec, cependant, un maximum dans le groupe à *Cladium mariscus*.
- Le groupe de relevés 11 de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* ne présente une fréquence élevée que dans le groupe à *Schoenus* sp., mais par rapport au groupe de relevés 9, sa fréquence dans les groupes d'espèces liés à la sécheresse est plus élevée.
- Le groupe de relevés 12 du *Molinietum coeruleae* présente une fréquence maximale dans le groupe à *Carex flacca*.

5.4 DESCRIPTION DES GROUPEMENTS VEGETAUX

5.4.1 *Caricetum elatae* W. Koch 26 (relevés 1 à 18, Tabl. 5)

A) Généralités

Cette association appartient à l'alliance du Magnocaricion (ordre: Phragmitetalia, classe: Phragmitetea) et a été décrite par plusieurs auteurs dont on peut citer KOCH (1926), KLOETZLI (1969), AIN et PAUTOU (1969), LANG (1973), AMMANN-MOSER (1975), BURNAND et al. (1977), WERNER (1978) ainsi que, pour les travaux effectués sur la rive sud du lac de Neuchâtel, BERSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981) et ROULIER (1983).

L'association est fortement représentée sur la rive sud et occupe la zone à inondations variables, et parfois même asséchée en été, qui borde les roselières, lesquelles restent généralement inondées. L'importance des variations de la nappe détermine la stratégie de croissance de l'espèce dominante qu'est *Carex elata* et sa capacité d'atterrissement. Lorsque les inondations sont importantes (jusqu'à 50 cm), il se forme d'énormes tourradons qui tendent à se rapprocher en surélevant ainsi le sol (ELLENBERG 1982). Entre ces touffes, il n'est alors pas rare d'observer des espèces aquatiques du genre *Utricularia*, *Lemna* et *Potamogeton* qui ne font pas partie du *Caricetum elatae* au sens strict, mais plutôt d'une association de plantes aquatiques (*Scorpidio-Utricularietum minoris*, *Lemno-Utricularietum vulgaris*, *Ricciatum fluitantis* et *Lemnetum minoris*) selon PASSARGE (1965). Cet auteur décrit cette situation d'"hétérogénéité" de la végétation en parlant d'un complexe d'associations. Lorsque le sol reste constamment gorgé d'eau, il ne se forme pas de tourradons mais en revanche il s'accumule de la tourbe de racines et de rhizomes (nous avons mesuré des épaisseurs de tourbe jeune atteignant déjà plus de 30 cm). Dans l'aile sèche de l'association, les tourradons disparaissent également et la végétation prend l'allure d'une prairie à petits *Carex*. Ainsi, comme le remarque KLOETZLI (1969), la formation de tourradons n'est pas une caractéristique généralisée de l'association. Elle l'est plutôt pour une des variantes proposées ici.

Sur la rive sud, l'association se développe sur substrat minéral sableux ou limoneux (mais parfois la molasse apparaît déjà à 35 cm). Selon OBERDORFER (1977/83), le *Caricetum elatae* croît sur les sols vaseux ou tourbeux riches en éléments nutritifs et en calcaire. L'amplitude écologique de l'association lui permet de s'installer en milieu mésotrophe à eutrophe (LANG 1967 in: ELLENBERG 1982). Son pouvoir concurrentiel par rapport aux autres associations du Magnocaricion est lié à son affinité pour le climat à caractère océanique (hiver doux, température moyenne élevée et longue période de végétation) (KLOETZLI 1969 et ELLENBERG 1982).

B) Composition floristique

Les espèces caractéristiques d'association sont *Carex elata* et *Senecio paludosus*. Le nombre apécifique moyen est de 16 espèces. Les plus fidèles sont, hormis les espèces caractéristiques, *Phragmites communis*, *Lythrum salicaria*, *Galium palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Lysimachia vulgaris* et *Hydrocotyle vulgaris*. Nous avons distingué 3 variantes :

1) variante à *Carex lasiocarpa* (relevés 1 à 5) :

Le nom de cette variante a été donné par comparaison avec le relevé 5, qui représente la variante à *Carex lasiocarpa* du *Caricetum elatae* de ROULIER (1983). Les autres relevés de cette variante n'ont pas cette espèce, mais il faut préciser qu'il s'agit de 4 relevés effectués dans un même site avec formation de tourbe (nappe élevée et stable). Le relevé 25, bien que classé dans le *Cladietum marisci* par l'analyse factorielle, montre une grande parenté avec notre variante, en particulier par l'existence de *Carex lasiocarpa*. Les conditions écologiques y sont parfaitement identiques. En réalité, nous sommes en présence d'un *Caricetum elatae* qui s'est fait envahir par *Cladium mariscus*. Pour le reste, comparativement à la variante suivante, *Phragmites communis* et *Carex elata* sont relativement peu couvrants.

Notre variante, qui peut être qualifiée de mésotrophe, correspond au *Caricetum elatae typicum*, var. à *Carex lasiocarpa* de KLOETZLI (1969) et AMMANN-MOSER (1975). Elle s'apparente probablement au *Caricetum elatae typicum* de LANG (1973).

2) variante à *Phalaris arundinaceae* (relevés 6 à 12) :

Cette variante correspond physionomiquement à l'association avec formation de gros tourradons (fortes inondations). Elle comporte les espèces différentielles suivantes : *Phalaris arundinaceae*, *Iris pseudacorus* et *Stachys palustris*. Les deux premières en particulier indiquent la plus grande teneur en éléments nutritifs dans le sol (voir également le Tabl. 7).

Cette variante eutrophe, dont la végétation est très luxuriante, correspond à la variante *typicum* du *Caricetum elatae* (relevés 11 et 12) de ROULIER (1983). Elle s'apparente également au *Caricetum elatae typicum*, var. type de KLOETZLI (1969), au *Caricetum elatae rorippetosum amphibiae* de LANG (1973) et au *Caricetum elatae typicum* de AMMANN-MOSER (1975).

3) variante à *Carex panicea* (relevés 13 à 18) :

Elle constitue l'aile sèche de l'association. Dans ce cas, il n'y a pas formation de tourbe et le sol organo-minéral est très superficiel. On constate une nette baisse de vitalité de *Carex elata*, tandis que *Carex panicea* prend de l'importance.

Cette variante correspond au *Caricetum elatae typicum*, var. à *Acrocladium cuspidatum* (sous-var. à *Carex panicea*) de KLOETZLI (1969) et au *Caricetum elatae caricetosum paniceae* de LANG (1973). Le relevé 16 représente la variante à *Carex panicea* "dominant" du *Ranunculo-Caricetum hostianae* de ROULIER (1983), ce qui nous amène à parler de cette association que nous ne distinguons pas.

Décrite pour la première fois par KLOETZLI (1969), cette association est placée dans l'alliance du *Caricion devallianae*. ROULIER (1983) décrit sur la rive sud du lac de Neuchâtel la variante ci-dessus à *Carex panicea* "dominant", dont le relevé type (relevé 16) est placé dans la variante à *Carex panicea* du *Caricetum elatae* par l'analyse factorielle, ainsi qu'une autre à *Carex "hostiana"*, dominant dont le relevé type (relevé 48) a été placé près de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* par cette même analyse. Mais, l'auteur le remarque d'ailleurs lui-même, le groupement a une position systématique discutable, car il présente 3 composantes floristiques: des espèces de l'ordre des *Phragmitetalia*, des *Tofieldietalia* et des *Holinietalia*. Nous avons pu constater que, sur le terrain, ces deux variantes se distinguent par la nature de leur substrat: sable ou limon avec nappe lacustre pour la variante à *Carex panicea*, molasse argileuse et imperméable pour la variante à *Carex hostiana*. Le tableau

de végétation de KLOETZLI (1969) (p. 111) montre une nette tendance vers le Caricion davallianae (peu d'espèces des Phragmitetalia, contrairement à la variante à Carex panicea dominant de ROULIER (1983)). On peut donc admettre que sur la rive sud du lac de Neuchâtel, on a une variante sèche à Carex panicea du Caricetum elatae ainsi qu'un groupement proche du Ranunculo-Caricetum hostianae décrit par KLOETZLI (1969). La position du relevé 48 sur le plan factoriel (Fig. 15) montre que cette association occupe une place intermédiaire entre l'Orchio-Schoenetum nigricantis et le Molinietum coarctatae.

Cette évolution du Caricetum elatae lors de l'assèchement est encore mieux illustrée par la sous-variante à Juncus alpinus-fuscoater. Nous retrouvons ainsi la variante de dégradation du Caricetum elatae décrit par KLOETZLI (1969) ou le "kleinseggenried" de AMMANN-MOSER (1975). Cependant, l'isolement des deux seuls relevés de cette sous-variante par rapport au Caricetum elatae sur le plan factoriel (Fig. 15) nous montre qu'il s'agit d'un stade de transition qui mène au Caricion davallianae (ceci semble être confirmé par les valeurs écologiques indicatrices, Tabl. 7, groupes de relevés 4 et 7+8). Une hypothèse identique est formulée par THIEBAUD cité in: AMMANN-MOSER (1975).

5.4.2 Cladietum marisci Allorge 22 (relevés 19 à 30, Tabl. 5)

A) Généralités

OSERDORFER (1977/83) place cette association dans le Phragmition (ordre: Phragmitetalia, classe: Phragmitetea), mais souligne la tendance au Magnocaricion des variantes sèches. Elle a été décrite notamment par GODWIN (1929), ZOBRIST (1935), KOVACS (1956), KLOETZLI (1969), AIN et PAUTOU (1969), LANG (1973), AMMANN-MOSER (1975) ainsi que DEVILLEZ et ISERENTANT (1981). Sur la rive sud du lac de Neuchâtel nous connaissons les travaux de BERSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981) et ROULIER (1983).

Cette association, très particulière en raison du comportement dominant de Cladium mariscus (les feuilles restent vertes toute l'année et leur croissance est presque ininterrompue, ce qui confère à cette espèce un pouvoir concurrentiel exceptionnel), occupe d'importantes surfaces sur la rive, généralement entre le Caricetum elatae et l'Orchio-Schoenetum nigricantis mais également en bordure d'étang ou en lisière de forêt, selon la topographie. Tantôt paucispécifique, voire monospécifique, tantôt constituée d'un mélange de Cladium mariscus, Schoenus nigricans, Carex panicea et plus rarement Carex elata, cette végétation se développe la plupart du temps sur un substrat minéral sableux (la molasse peut apparaître à 40 cm déjà) avec une nappe dont les caractéristiques sont à peu près celles du Caricetum elatae. Occasionnellement on rencontre cette végétation directement sur la molasse, dans la zone d'influence des ruissellements de pied de falaise. Nous n'avons pas observé de formation de tourbe par cette végétation.

Selon LANG (1973), le Cladietum marisci occupe une place prépondérante dans le phénomène d'atterrissement des plans d'eau riches en calcaire et en oxygène. KLOETZLI (1969) le signale sur craie lacustre ou tourbe riche en calcaire au bord des lacs oligotrophes. Les travaux de DEVILLEZ et ISERENTANT (1981) montrent à quel point l'écologie de Cladium mariscus est variable. Ils décrivent 3 types de Cladiaies dans le nord de l'Europe (classement selon DE SLOOVER 1970 in: DEVILLEZ et ISERENTANT 1981): Cladiaie - Roselière, Cladiaie de tourbière intermédiaire et Cladiaie - Schoenaie. Celles-ci offrent des stratégies de développement (par voie reproductive ou végétative) bien

différentes. Selon cette classification, nos Cladiaies peuvent être considérées comme des formations du type Cladiaie - Schoenaie de bas-marais. La vitalité de *Cladium mariscus* y serait comparativement plus faible, mais en revanche l'assèchement périodique favoriserait la multiplication par voie reproductive. A cet égard il y a lieu de rappeler que la végétation de la rive sud du lac de Neuchâtel s'est développée dans des conditions écologiques sensiblement différentes, et probablement plus favorables à cette végétation, avant la 2ème Correction des eaux du Jura (voir Chap. 3). En tout état de cause, la large amplitude écologique de *Cladium mariscus* et son fort pouvoir concurrentiel sont à l'origine de son extension rapide après la 1ère Correction des eaux du Jura. Vraisemblablement celle-ci s'est faite au détriment du *Caricetum elatae* et même de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*. Mais on peut également expliquer l'actuel mélange de *Schoenus nigricans* avec *Cladium mariscus* par la capacité qu'aurait possédée cette dernière espèce de se maintenir longtemps encore après l'assèchement des sols lié à la 2ème Correction des eaux du Jura ("reliktische *Cladium-Bestände*" de OBERDORFER 1977/83).

B) Composition floristique

Seul *Cladium mariscus* peut être considéré comme caractéristique d'association. Le nombre spécifique moyen de l'association est de 12 espèces, ce qui est relativement faible. Les espèces les plus fidèles sont, en plus de l'espèce caractéristique, *Phragmites communis*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris* et *Hydrocotyle vulgaris*. Nous avons distingué 2 variantes :

1) variante à *Juncus alpinus-fuscoater* (relevés 19 à 24) :

Cette variante correspond à l'aile humide de l'association apparentée écologiquement et floristiquement à la variante à *Carex panicea* du *Caricetum elatae* (voir également le Tabl. 8). *Cladium* y acquiert généralement une vitalité supérieure à celle de la variante suivante et le nombre moyen d'espèces y est corollairement plus faible.

Cette variante correspond au *Mariscetum serrati* de ZOBRIST (1935), au *Cladietum marisci*, var. à *Carex elata* de KLOETZLI (1969), au *Cladietum marisci typicum* et *caricetosum elatae* de LANG (1973), ainsi qu'aux variantes *typicum* (relevé 23) et à *Juncus subnodulosus* (relevé 24) de ROULIER (1983).

2) variante à *Carex hostiana* (relevés 25 à 30) :

Cette variante est plus sèche que la précédente, et s'apparente à l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* par quelques espèces différentielles du *Caricion davallianae* (voir également le Tabl. 8). Les buissons y sont plus nombreux et le roseau a une vitalité réduite comparativement à la variante précédente.

Cette variante correspond à la variante à éléments de la prairie à petits *Carex* (relevé 30) de ROULIER (1983). Comme le remarque cet auteur, il s'agit peut-être d'une variante relictuelle dans le domaine écologique de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*. C'est également ainsi qu'est décrit le *Schoenetum mariscosum serrati* de KOCH (1926). Le relevé 25 constitue un cas particulier dont nous avons déjà parlé au Chap. 5.4.1.

5.4.3 *Orchio-Schoenetum nigricantis* Oberd. 57 (relevés 31 à 48, Tabl. 5)

A) Généralités

Cette association fait partie de l'alliance du *Caricion davallianae* (ordre: *Tofieldietalia*, classe: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*). Les *Schoenalia* ont été décrites par plusieurs auteurs dont on peut citer KOCH (1926), ZOBRIST (1935), GOERS (1964), KLOETZLI (1969), AIN et PAUTOU (1969), LANG (1973), AMMANN-MOSER (1975), BURNAND et al. (1977), et WERNER (1978). Sur la rive sud du lac de Neuchâtel nous connaissons les travaux de BERSSET (1949/50), KELLER (1969/70), PRADERVAND (1981) et ROULIER (1983). Chez ces auteurs on trouve tantôt le nom de *Primulo-Schoenetum ferruginei*, tantôt celui d'*Orchio-Schoenetum nigricantis* (ou de *Schoenetum nigricantis*).

La publication de GOERS (1964) apporte quelques éclaircissements à ce sujet. On constate en effet que *Schoenus ferrugineus* a une aire de distribution géographique restreinte par rapport à *Schoenus nigricans*. Il se retrouve essentiellement dans le nord de l'Europe Centrale et dans les régions alpines, alors que *Schoenus nigricans* a une distribution mondiale. En conséquence, nous avons en Suisse une zone de contact de ces deux espèces avec, par ailleurs, des formes intermédiaires (*Schoenus intermedius*). C'est la raison pour laquelle l'attribution des *Schoenalia* à l'une ou l'autre des associations est parfois délicate. Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, *Schoenus ferrugineus* est relativement rare. Mais nous avons rencontré des individus difficilement déterminables (petites inflorescences à peu de fleurs et longue hampe florale); de même que des individus stériles. Il est probable qu'il s'agisse là de formes intermédiaires (C. Favarger, comm. orale). C'est pour ces raisons que nous avons renoncé à distinguer les deux espèces dans nos relevés de végétation.

Selon OBERDORFER (1977/83) et GOERS (1964), l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* se trouve dans les régions de plaine à étés chauds (en Suisse surtout dans la partie occidentale), ce qui a pour conséquence floristique une plus large contribution des espèces du *Molinietalia*, une régression de *Schoenus ferrugineus* et une progression de *Spiranthes aestivalis* et *Orchis palustris*. Certaines variantes du *Primulo-Schoenetum ferruginei* de KLOETZLI (1969) pourraient être, selon l'avis de l'auteur, classées dans l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* sans toutefois qu'une distinction écologique puisse se faire.

Selon KLOETZLI (1969), cette association est propre aux milieux oligotrophes riches en calcaire.

Sur la rive sud du lac, cette végétation est très fréquente dans les zones légèrement surélevées par rapport au *Caricetum elatae* et au *Cladietum marisci*. Elle est donc moins fréquemment inondée (la croissance en touffe de *Schoenus* est mieux marquée dans les endroits plus humides). On la trouve d'une part sur substrat sableux filtrant (avec une nappe lacustre), et d'autre part directement sur les dômes de molasse imperméable alimentés par des ruissellements de pied de falaise. Il ne se forme jamais de tourbe.

B) Composition floristique

Les espèces caractéristiques d'association sont *Schoenus nigricans*, *Orchis palustris* et *Spiranthes aestivalis*. Le nombre spécifique moyen est de 16 espèces. Hormis les caractéristiques, les plus fidèles sont *Molinia coerulea*, *Cladium mariscus*, *Lythrum salicaria* et *Phragmites communis*. Nous avons distingué 2 variantes :

1) variante à *Galium palustre* (relevés 31 à 38) :

Cette variante correspond à l'aile la plus humide de l'association et présente des affinités floristiques avec la variante à *Carex hostiana* du *Cladietum marisci* (voir également le Tabl. 8). *Phragmites* est encore relativement abondant. Outre les espèces différentielles du *Magnocaricion*, *Lysimachia vulgaris* et *Mentha aquatica* semblent également liées à cette variante. Le groupe de relevés 8 se différencie par l'importance de *Carex hostiana* et par de nombreux arbustes (sous-variante à *Carex hostiana*).

Notre variante est également reconnue par ROULIER (1983) (relevé 36). Elle correspond aux sous-associations à *Cladium mariscus* et à *Molinia coerulea* de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* de AMMANN-MOSER (1975), et probablement aussi au *Schoenetum nigricantis mariscosum serrati* de KOCH (1926) et *typicum* de ZOBRIST (1935). Elle s'apparente aussi au *Primulo-Schoenetum typicum* de LANG (1973). Il est intéressant de noter que ces variantes présentent souvent trois espèces absentes dans nos relevés: *Tofieldia calyculata*, *Primula farinosa* et *Pinguicula vulgaris* (mais cette dernière espèce est présente dans une autre variante). KLOETZLI (1969) nomme ces variantes humides *Primulo-Schoenetum caricetosum elatae*, var. à *Peucedanum palustris*, et signale leur similitude avec l'*Orchio-Schoenetum cladietosum* de KORNECK (1963) et le *Schoenetum nigricantis mariscosum* de KOVACS (1962). Dans notre cas, *Cladium mariscus* n'est pas considéré comme espèce différentielle, car il se retrouve encore dans la variante *typicum*.

2) variante *typicum* (relevés 39 à 48) :

Pauvre floristiquement (particulièrement le groupe de relevés 9), cette variante ne présente pas les espèces indicatrices d'humidité du *Magnocaricion*, excepté *Cladium mariscus* et *Phragmites communis* qui se maintiennent, mais souvent avec une vitalité réduite. Elle marque la tendance à l'assèchement, spécialement avec le groupe de relevés 11 qui présente en outre de nombreux arbustes. On rencontre souvent cette variante sur la molasse (groupes de relevés 10 et 11), ce qui a pour conséquence un régime hydrique particulier avec un assèchement du sol plus rapide.

ROULIER (1983) décrit une variante *typicum* (relevé 45) et une variante à *Schoenus ferrugineus* (relevé 46), que nous incluons dans cette unité de végétation bien que nous n'ayons pas distingué *Schoenus ferrugineus*. Notre variante s'apparente au *Schoenetum schoenetosum ferruginei* de KOCH (1926) et ZOBRIST (1935), ainsi qu'au *Primulo-Schoenetum tetragonolobetosum* de LANG (1973). AMMANN-MOSER (1975) décrit une variante à *Spiranthes aestivalis* et une autre à *Schoenus ferrugineus* qui semblent bien correspondre à notre variante. Comme le remarque KLOETZLI (1969), il y a une transition floristique progressive avec le *Molinietum coeruleae*. Cet auteur distingue un *Primulo-Schoenetum typicum* (encore relativement humide) et un *Primulo-Schoenetum stachyetosum* (plus sec, surtout en été). Cette dernière variante marque le passage au *Stachyo-Molinietum schoenetosum* du même auteur.

Curieusement, le relevé 44 a été placé dans l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* par l'analyse factorielle, alors que sur le terrain nous l'avions attribué sans hésitation au *Cladietum marisci* (recouvrement de 70 % pour *Cladium*). L'examen du tableau de végétation permet de comprendre les raisons de cette attribution. Mais avec l'analyse factorielle des données en % ou codées de 1 à 9, ce

relevé rejoint le *Cladietum marisci* (voir également le Chap. 5.3.1). Le relevé 48 représente la variante à *Carex hostiana* dominant du *Ranunculo-Caricetum hostianae* de ROULIER (1983) (voir commentaires au Chap. 5.4.1).

5.4.4 *Molinietum coeruleae* Koch 26 (relevés 49 à 56, Tabl. 5)

A) Généralités

Cette association appartient à l'alliance du Molinion (ordre: *Molinietalia*, classe: *Molinio-Arrhenatheretea*). Ce type de végétation a été décrit par plusieurs auteurs, dont on peut citer KOCH (1926, 1931), ZOBRIST (1935), KLOETZLI (1969), AIN et PAUTOU (1969), LANG (1973) et AMMANN-MOSER (1975). Sur la rive sud du lac de Neuchâtel il a été décrit par Berset (1949/50) et KELLER (1969/70).

L'association ne se rencontre que par petites surfaces sur la rive, toujours dans les zones surélevées, avec un assèchement prononcé du sol en été, à proximité de la forêt. Mais le sol, très superficiel, peut être inondé durant l'hiver ou les périodes pluvieuses. Le substrat est généralement formé de molasse imperméable, mais parfois aussi de sable ou de limon. Selon OBERDORFER (1977/83), le *Molinietum coeruleae* est caractéristique des bas-marais riches en calcaire et inondés périodiquement mais avec un sol toujours bien aéré en surface. KLOETZLI (1969) souligne la relative pauvreté des sols en éléments nutritifs en raison de l'absence de fumure. Ces milieux sont généralement fauchés une seule fois par année en automne, ce qui favorise les espèces typiques des prairies à litière qui ont la capacité de mettre en réserve des substances nutritives. L'écologie de ces milieux est étudiée par LEON (1968), WILLIAMS (1968) et BOLLER-ELMER (1977).

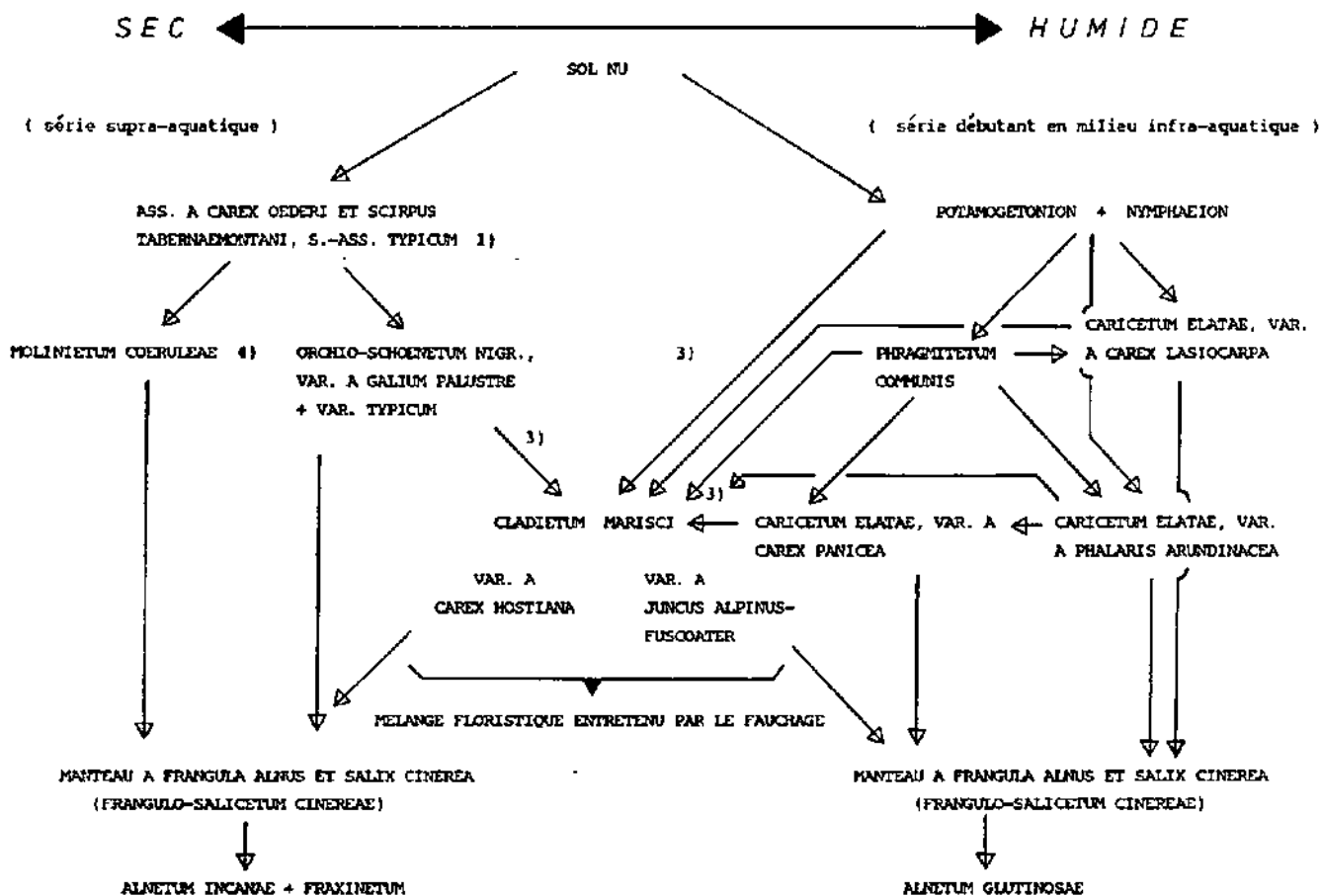
B) Composition floristique (relevés 49 à 56)

Il n'y a pas vraiment d'espèces caractéristiques d'association (OBERDORFER 1977/83), mais par contre un grand nombre d'espèces de la classe *Molinio-Arrhenatheretea*. Parmi elles, *Carex flacca* et *Polygala amarella* apparaissent comme différentielles locales. En outre, on remarque que *Molinia coerulea*, *Carex panicea* et *Carex hostiana* sont toujours dominants et que les arbustes sont particulièrement abondants. Le nombre spécifique moyen est de 29 espèces, ce qui est beaucoup comparativement aux autres associations, mais peu pour un *Molinietum*.

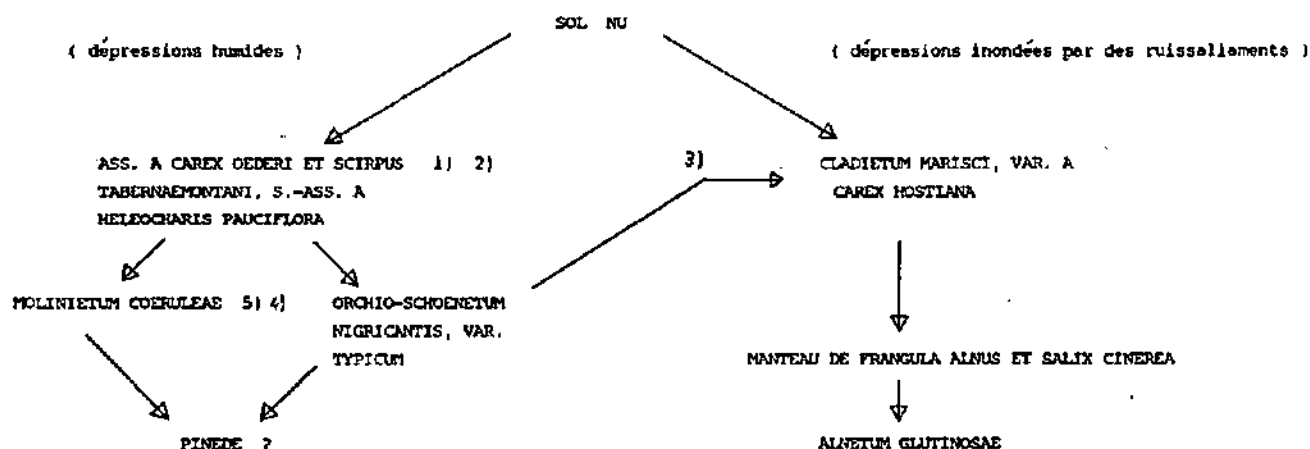
Notre groupement correspond au *Molinietum caricetosum hostianae* de KOCH (1926) et ZOBRIST (1935) ainsi que, probablement, à la variante *typicum* du *Stachyo-Molinietum* de KLOETZLI (1969).

5.5 DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION ET CONCLUSIONS

Plusieurs auteurs ont proposé des modèles de dynamique de la végétation des zones humides (KOCH 1926, GODWIN 1929, ZOBRIST 1935, Berset 1949/50, SCHAEFER 1967, AIN et PAUTOU 1969, BURNAND et al. 1977, KLOETZLI 1978, WERNER 1978). Chez d'autres, on rencontre des allusions aux phénomènes de la succession (KLOETZLI 1969, KELLER 1969/70, LANG 1973, NIKLFELD 1973, AMMANN-MOSER 1975, ROULIER 1983). On constate que les modèles et les théories sont parfois en contradiction. Nous pensons que cela provient de la confusion qui est souvent



SUCCESSION (AUTOGENE) SUR MOLASSE



- 1) Décrit par BERSÉ (1949/50) mais devenue rare de nos jours
- 2) Identique au *Schoenetum eleocharetosum pauciflorae* de KOCH (1926) et ZOBRIST (1935)
- 3) Envahissement par *Cladium mariscus*
- 4) Identique au *Molinietum caricetosum hostianae* de KOCH (1926) et au *Stachyo-Molinietum typicum* de KLOETZLI (1969)
- 5) Y compris le *Ranunculo-Caricetum hostianae* de KLOETZLI (1969)

Fig. 18 Modèle de succession autogène pour la végétation des marais de la rive sud du lac de Neuchâtel

faite entre zonation (=série topographique) et succession (=série génétique ou dynamique) (voir à ce propos l'article de MOOR 1969). D'autre part, il est nécessaire de séparer la succession autogène, venant de la végétation elle-même, de la succession allogène qui est déclenchée par un phénomène extérieur à la végétation (VANDEN BERGHEM 1973). Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, on observe les trois phénomènes :

1) La zonation est tout à fait évidente partout où la végétation se développe en position surélevée par rapport au reste du marais. C'est le cas des dômes de molasse (et parfois de sable) qui hébergent généralement de l'Orchio-Schoenetum nigricantis et du Molinietum coeruleae. Si le terrain est en pente douce (comme c'est le cas dans la réserve naturelle de Cudrefin), cette zonation est moins frappante et la transition d'une association à l'autre se fait par des stades intermédiaires au sens phytosociologique.

2) La succession autogène intervient par exemple en milieu infra-aquatique. L'accumulation de vase et de tourbe élève peu à peu le niveau du sol par rapport à la nappe, ce qui permet l'établissement de nouvelles espèces et associations végétales. L'assèchement est accéléré avec l'arrivée des arbustes.

3) La succession est allogène quand la végétation s'est transformée à la suite de l'assèchement des sols consécutivement à la seconde Correction des eaux du Jura (voir Chap. 3.4). Dans ce cas, les transformations du régime hydrique ont eu des conséquences sur l'équilibre floristique de la végétation située à une altitude critique par rapport à la zone de battement du lac. C'est ainsi que l'on peut expliquer la présence de Cladium mariscus sur des terrains relativement secs ainsi que l'embroussaillage des marais dans certaines régions.

Dans les trois cas il est possible d'avoir des stades de végétation intermédiaires. Ceux-ci ne sont définis que par rapport à la flore et ne préjugent pas forcément du type de dynamique.

Sur la Fig. 18 nous avons essayé de construire un modèle de succession autogène de la végétation des marais de la rive sud du lac de Neuchâtel. Il représente différentes évolutions progressives marquées principalement par l'affranchissement de l'eau (hydrosère - VANDEN BERGHEM 1973). Ce schéma doit être considéré comme une hypothèse de travail pour les chapitres suivants. Notons qu'il n'a pas été tenu compte des associations de moindre importance (groupement à Juncus subnodulosus et Caricetum ripariae p. ex.). Evidemment que sur le terrain, les unités de végétation s'agencent souvent de façon très particulière puisque les trois phénomènes évoqués plus haut peuvent intervenir.

On constate ainsi que trois des quatre principales associations végétales de la rive sud du lac de Neuchâtel se retrouvent dans deux milieux différents: sur sédiments meubles profonds, d'une part, et sur molasse, d'autre part. Le Caricetum elatae, toutefois, n'est lié qu'aux sédiments meubles.

La notion de succession autogène nous amène à distinguer deux séries évolutives, particulièrement dans le cas des sédiments meubles profonds: la première en milieu supra-aquatique (Groupement pionnier à Carex Oederi et Scirpus Tabernaemontani, Orchio-Schoenetum nigricantis et Molinietum coeruleae) et la seconde débutant en milieu infra-aquatique (Potamogetonion, Nymphaeion,

Phragmitetum communis et Caricetum elatae). On constate, en outre, que dans les deux cas l'évolution vers la forêt est possible. De plus, il n'y a pas de passage évolutif du Caricetum elatae à l'Orchio-Schoenetum nigricantis. Toutefois, l'examen floristique montre qu'il existe un certain continuum entre les quatre associations, particulièrement entre le Caricetum elatae, le Cladietum marisci et l'Orchio-Schoenetum nigricantis. Cette situation est occasionnée par le statut écologique intermédiaire du Cladietum marisci, qui est à mettre en relation avec l'amplitude écologique très large de Cladium mariscus et son fort pouvoir compétitif, lequel se concrétise par un envahissement des autres groupements. On peut raisonnablement se demander si cette végétation mérite le nom d'association et si les deux variantes mises en évidence ne constituent pas plutôt des faciès d'envahissement du Caricetum elatae et de l'Orchio-Schoenetum nigricantis. C'est dans cette optique que nous avons conçu le modèle de succession autogène.

Le fauchage influence également la composition floristique de la végétation. Nous pensons que son effet est variable selon les milieux. Dans le cas de la végétation des endroits très humides, cet effet n'est probablement que peu perceptible à moyen terme. Il l'est certainement plus avec la végétation des endroits plus secs. Non seulement il empêche alors l'embroussaillage, mais surtout il augmente la vitalité des espèces qui, sinon, étoufferaient progressivement sous la litière. Toutefois, dans le cas du Cladietum marisci, on peut s'attendre à une baisse de vitalité de Cladium mariscus, ce qui profite aux autres espèces présentes (voir à ce propos les articles de GODWIN 1929, 1941). C'est ainsi que l'on peut expliquer la végétation avec mélange de Cladium mariscus, Schoenus nigricans et Carex panicea pour ne citer que les espèces principales. Le problème de l'influence du fauchage sera repris dans la deuxième partie de ce travail.

* * * * *

6 HYDRODYNAMIQUE

6.1 INTRODUCTION

Les milieux étudiés sont caractérisés par la présence d'une nappe d'eau permanente ou temporaire dans le profil pédologique, phénomène qui revêt une importance écologique et pédogénétique fondamentale. L'action du facteur eau peut être divisée en plusieurs composantes (voir ci-après le paragraphe 6.3) qui font partie d'un système dynamique avec influence mutuelle entre l'eau, le sol et la végétation. Dans ce chapitre, nous nous proposons de quantifier la relation entre la dynamique de la nappe et les différentes unités de végétation. Le terme de nappe prend ici une signification assez large: il faut y voir à la fois la nappe phréatique permanente, au sens strict, la nappe temporaire et la nappe perchée qui peut se former temporairement avec un sol peu perméable. Dans le cadre d'une étude écologique comme la nôtre, il est en effet indispensable de mesurer le domaine de saturation du sol qui concerne la végétation.

Les mouvements de la nappe ont été mesurés dans 8 carrés permanents par la méthode piézométrique (relevés hebdomadaires de mars 1983 à novembre 1984). Afin d'avoir une idée des conditions hydriques estivales dans les associations les plus sèches de la zonation, nous avons effectué des mesures tensiométriques dans 3 stations durant la période d'avril à novembre 1984 (Fig. 24). Les données piézométriques sont exploitées de trois manières différentes: par l'analyse factorielle des correspondances (Fig 19), par le dessin des courbes de variation (Fig 20) et par le dessin des courbes de durée permanente de la nappe (Fig. 21). Les caractéristiques générales des nappes sont résumées dans le Tabl. 9. Sur la base de ces données ainsi que des corrélations entre le niveau des nappes et celui du lac (Fig. 22 a, b, c), une classification des nappes est proposée.

La mesure de certains paramètres du milieu physique des sols, comme la porosité et la perméabilité, a dû être négligée par manque de temps. Elle est toutefois approchée par les mesures indirectes proposées dans ce chapitre, ainsi que par certaines mesures présentées dans les Chap. 7 et 8 (granulométrie, oxygène et Eh).

L'étude des nappes a été abordée dans plusieurs travaux écologiques, notamment GODWIN et BARUCHA (1932), PASSARGE (1954), WEBSTER (1962), NIEMANN (1963, 1973), BALATOVA (1965/66, 1968), SCHAEFER (1967), LEON (1968), WILLIAMS (1968), KLOETZLI (1969), YERLY (1970), GROOTJANS et TEN KLOOSTER (1980), EGLOFF et NAEF (1982), ainsi que YASE et NUMATA (1984).

6.2 METHODE

La description générale de la méthode figure au point 2.5.4. Le principe de la mesure piézométrique mérite encore quelques remarques. Les travaux de DUNCAN (1979) et d'EGLOFF et NAEF (1982) mettent l'accent sur les sources d'erreurs ou d'imprécisions de cette méthode de mesure du niveau de nappe. Pour les sols peu perméables, EGLOFF et NAEF (1982) proposent l'emploi de plusieurs piézomètres de différentes longueurs avec une perforation différenciée, pour distinguer la nappe phréatique de la nappe perchée ou encore de la nappe piégée sous un horizon imperméable. Bien que nous reconnaissons ces problèmes, nous pensons qu'il est préférable de compléter les mesures piézométriques, telles qu'elles ont été conçues dans notre travail, par l'emploi de tensiomètres. Ceux-ci permettent une interprétation écologique beaucoup plus fine puisqu'ils mesurent précisément la disponibilité de l'eau dans le sol, même en l'absence de nappe. Ils tiennent compte, en particulier, de la frange capillaire au-dessus de la

nappe, dont l'importance varie avec la texture. La méthode tensiométrique a été employée par plusieurs auteurs dont ROYER et VACHAUD (1974), DUNCAN (1979), BUCHTER (1984), VOGELSANGER (1986), et KAPFER (1987). Des aspects plus techniques sont donnés par RICHARDS (1949), WEBSTER (1966), ainsi que ROYER et VACHAUD (1974). YERLY (1970) et LEON (1968) ont abordé l'étude de la disponibilité de l'eau dans le sol par la détermination de la courbe de sorption et l'humidité au champ.

Les mesures piézométriques peuvent être illustrées de deux façons différentes:

1) par la courbe de variation de la nappe, qui montre les fluctuations de la surface de la nappe par rapport à la surface du sol au cours du temps. Elle permet de bien visualiser l'époque de l'année où se produit un phénomène (p. ex. les inondations) ainsi que, avec l'usage de cotes nivelées, la relation dynamique avec le lac.

2) par la courbe de durée permanente de la nappe (NIEMANN 1963, 1973), qui s'obtient en calculant le nombre de mesures avec un niveau de nappe comparable, c'est-à-dire compris à l'intérieur d'une même classe de profondeur (classe de 5 cm dans notre cas). Pour ce faire, nous avons préalablement calculé les valeurs journalières par interpolation linéaire des valeurs hebdomadaires. Le total ainsi obtenu représente la fréquence de cette classe de profondeur. En cumulant ces fréquences à partir de la classe représentant le niveau maximal de la nappe, on obtient le nombre de jours où un niveau de nappe (classe) a été atteint ou dépassé. On peut ainsi dessiner sur un graphique la courbe de durée permanente ("Ueberschreitungsdauerlinie"). Cette méthode d'illustration offre plusieurs avantages par rapport à la précédente (voir NIEMANN 1963). Nous pensons qu'elle la complète judicieusement. En particulier, elle facilite la comparaison de plusieurs nappes en offrant des courbes simples aisément comparables et dont la forme est caractérisée par la durée d'inondation des différents horizons pédologiques.

NIEMANN (1963, 1973) insiste sur le fait que la relation entre la cinétique de la nappe et la végétation ne peut être correctement établie que lorsqu'un certain nombre de conditions sont remplies: - caractérisation fine de la végétation avec plusieurs relevés et classification au niveau de la sous-association ou variante, - caractérisation de la nappe pour chaque unité de végétation à l'aide de plusieurs points de mesures afin d'assurer les résultats statistiquement, - fréquence élevée des mesures, - prise en compte des conditions hydriques durant la période de végétation au minimum, - homogénéité climatique et pédologique. Dans notre étude ces conditions sont parfaitement remplies, excepté l'homogénéité pédologique et en particulier texturale. Les tests statistiques préconisés par NIEMANN (1963, 1973) ne se justifient pas dans notre cas, puisque nous comparons seulement 8 milieux par ailleurs déjà bien différenciés par comparaison floristique et pédologique (voir le concept du travail au point 1.4). Notons que ces tests statistiques permettent de dépasser la notion de "coïncidence" au sens de TOREN (1958) in: NIEMANN (1963, 1973), pour aborder la relation végétation-nappe sous l'angle de la causalité.

Afin de pouvoir comparer les deux années de mesures et pour corriger l'image incomplète du cycle de deux ans (les mesures ont débuté en mars 1983), nous avons ajouté les courbes de durée permanente des deux périodes de végétation respectives (fin mars à fin novembre: courbes de 239 jours) à la courbe du cycle 1983-1984 (610 jours).

A partir des données piézométriques nous avons encore calculé un certain nombre de caractéristiques des nappes, qui figurent dans le Tabl. 9. Elles sont également lisibles sur les courbes de durée permanente (niveau moyen = trait horizontal sur la courbe; fluctuations hebdomadaires maximales pour la période 1983-1984 = flèches à droite du graphique). Précisons à ce propos que le niveau moyen de la nappe, s'obtient par la moyenne arithmétique des mesures de niveau de nappe et le niveau médian par la lecture, sur la courbe de durée permanente, du niveau atteint à la moitié de la période considérée.

6.3 LE FACTEUR EAU

Le facteur eau joue un rôle prépondérant dans nos milieux, dont il détermine le caractère stationnel (groupements végétaux spécialisés). Ce facteur exerce son influence sur le sol et la végétation par des mécanismes physico-chimiques et physiologiques très complexes. Nous nous intéresserons plus spécialement aux phénomènes pédogénétiques, étant entendu que ceux-ci sont étroitement liés à la végétation (voir choix des paramètres d'étude dans le Chap. 2).

Tout d'abord, il est nécessaire de préciser ce que signifie la présence d'une nappe du point de vue physique (voir également MUECKENHAUSEN et ZAKOSEK 1961 pour les formes de l'eau dans le sol). Il y a une nappe d'eau libre quand tous les pores du sol sont saturés (l'eau remplace l'air même dans les pores grossiers). La nappe est mesurée par sa surface piézométrique, qui est une surface réelle où la pression de l'eau est égale à la pression atmosphérique (pression hydrostatique nulle). Cette surface peut devenir fictive lors d'une remontée rapide de la nappe contrecarrée par la nature peu perméable du sol (SCHAEFER 1967). Les mouvements de cette nappe sont dictés par le jeu des entrées d'eau dans l'écosystème (essentiellement les précipitations, la nappe lacustre et les ruissellements), ainsi que des sorties (drainage et évapotranspiration principalement). Notre but n'était pas de faire le bilan hydrique, mais simplement de connaître le régime de l'eau dans le profil pédologique.

En présence d'une nappe d'eau libre stagnante, la saturation des pores grossiers (porosité non capillaire) empêche l'aération correcte du sol et, par conséquent, influence l'activité biologique de la faune et de la flore édaphique. Les échanges gazeux avec l'atmosphère sont entravés, et dans la solution de sol, particulièrement en profondeur, on observe un déficit en oxygène (O_2) et une augmentation du taux de dioxyde de carbone (CO_2). En conséquence, l'activité microbiologique est réorientée en faveur des organismes anaérobies. C'est ainsi qu'apparaissent les phénomènes de réduction biochimique de certains éléments comme le fer et le manganèse, ainsi que la dénitrification (on parle alors d'une gleyification). Dans les cas extrêmes d'anaérobiose stricte, les fermentations de la matière organique conduisent à la formation de H_2 et CH_4 (méthane). BONNEAU et SOUCHIER (1979) admettent qu'en dessous de 8% de O_2 dans l'atmosphère du sol (normalement 18 à 21%) les processus anaérobies apparaissent, et que jusqu'à 10% de CO_2 gazeux l'activité des champignons est staviée, alors qu'à des teneurs de 50% ou plus, des effets toxiques se manifestent.

La mesure du potentiel d'oxydo-réduction (Eh) du sol renseigne de façon indirecte sur la teneur en oxygène (CONWAY 1940, BONNEAU ET SOUCHIER 1979, STOLZY et al. 1981). Ce potentiel est réglé par la concentration des couples d'oxydo-réduction, le pH, la quantité de matière organique hydrosoluble réductrice, ainsi que par l'activité de la microflore (BONNEAU ET SOUCHIER 1979). Ces auteurs distinguent ainsi 3 types d'évolution pédogénétique: - 1) pédogenèse en milieux riches en oxygène (Eh entre 300 et 800 mV), - 2) pédogenèse en milieux déficients en oxygène (hydromorphie temporaire; Eh entre 0 et 400 mV), - 3) pédogenèse en milieux fortement anaérobies et réducteurs (hydromorphie permanente; Eh entre 0 et -300 mV). Notons que O_2 et CO_2 peuvent être distribués de manière très hétérogène (microsites), ce qui explique la présence simultanée possible, dans un

même horizon, de réactions aérobies et anaérobies (BOHNEAU ET SOUCHIER 1979, STOLZY et al. 1981). Le battement de la nappe contribue à cette hétérogénéité et joue par là un rôle écologique et pédogénétique fondamental. En particulier, il est à l'origine de la dynamique du fer et du carbonate de calcium (CaCO_3) dans le profil (SCHAEFFER 1967). La nature de l'humus, qui dépend également de la dynamique de la nappe, joue ici un rôle déterminant (notamment par sa porosité).

Le déficit en oxygène à l'état gazeux ou dissous entrave également la respiration racinaire (et de façon plus générale le métabolisme) des végétaux supérieurs. Toutefois, certaines espèces présentent des phénomènes d'adaptation à l'assèchement qui les rendent totalement ou partiellement indépendantes des conditions d'aération du sol. Ce sont notamment des tissus de transport de l'oxygène depuis les parties aériennes, appelés aérénchymes (voir à ce propos COMVAY 1937, 1938, 1940, WEBSTER 1962, BOHNEAU ET SOUCHIER 1979 et ANSTRONG 1967, 1979). Selon YERLY (1970), les effets toxiques de certaines substances produites en milieu anaérobie, comme l'hydrogène sulfuré ou le fer et le manganèse bivalents, ne doivent pas être sous-estimés. La capacité de neutralisation de ces produits peut varier d'une espèce à l'autre.

Dans certains milieux, les mesures piézométriques peuvent occasionnellement refléter une saturation superficielle du profil pédologique en relation avec la lente infiltration des eaux météoriques (nappe perchée). La vitesse d'infiltration de l'eau (perméabilité) est exprimée à l'aide d'un coefficient (K) de conductivité hydraulique (BOHNEAU ET SOUCHIER 1979). Celui-ci dépend surtout de la structure, et secondairement de la texture, qui l'une et l'autre conditionnent la porosité non capillaire (ou capacité en air), c'est-à-dire l'ensemble des pores grossiers où circule l'eau de gravité. DOUBAUFORT (1984) indique des coefficients K de 5 à 10 cm/heure pour les sables, 50 cm/heure pour un horizon A1 limoneux à structure grumeleuse et 0,5 cm/heure pour un horizon Bt limoneux. L'engorgement des sols est souvent lié à une discontinuité structurale dans le profil, c'est-à-dire à un horizon peu perméable en raison d'un maillage de pores grossiers (RICHARD 1973). On admet généralement qu'un sol bien drainé (qui se ressuie et s'aère rapidement après une période pluvieuse) comporte une porosité non capillaire supérieure à 10% du volume global (BOHNEAU ET SOUCHIER 1979). La faible porosité d'un sol ou d'un horizon a pour conséquence une diffusion freinée de l'atmosphère.

En cas de pores non saturés, l'écoulement de l'eau de gravité devient beaucoup plus lent (0,1 à 0,2 mm/heure pour un limon). Dans ce cas, la texture seule intervient.

YERLY (1970) donne une série de coefficients K pour certaines prairies marécageuses. De notre côté nous n'avons aucune mesure, mais les analyses granulométriques effectuées par horizon (Chap. 1) donnent néanmoins une idée de cette perméabilité.

En l'absence de nappe (ou en cas de nappe profonde), l'aération du sol est améliorée (mais dépend beaucoup du taux de diffusion de l'air - STOLZY et al. 1981) et l'état de l'eau change. Par la mesure de la force de succion de l'eau dans le sol (potentiel capillaire), on peut juger de la disponibilité de l'eau pour les plantes (eau utile). Pour une quantité d'eau égale, la force de succion est d'autant plus grande que la texture est fine; ce qui veut dire qu'à teneur en eau comparable, un sol à particules fines retient plus fortement l'eau utilisable par les plantes qu'un sol de texture grossière.

Les classes de succion suivantes peuvent être faites (BOCHTER 1984):

suction: 1 à 80	en H ₂ O :	eau facilement drainable (pF < 1,9)
80 à 690	:	eau facilement disponible (pF 1,9 à 2,8)
690 à 15.000	:	eau difficilement disponible (pF 2,8 à 4,2)
> 15.000	:	eau non disponible (pF > 4,2)

L'avantage de cette mesure, lorsqu'elle est faite sur le terrain avec des tensionmètres, est qu'elle intègre l'action de la frange capillaire, laquelle dépend de la hauteur de l'ascension capillaire au-dessus de la nappe d'eau libre et du débit. Ces deux facteurs sont liés à la texture. La remontée capillaire est d'environ 40 cm avec un débit rapide pour le sable, et de 100 cm avec un débit moyen pour les limons. Avec l'argile, l'ascension capillaire atteint 200 cm mais le débit est très lent. On admet qu'avec un sol de texture limoneuse l'ascension capillaire fournit 2 à 3 mm d'eau par jour, ce qui correspond presque à la valeur de l'évapotranspiration (ETP) d'une prairie au mois de juin (BOHNEAU ET SOUCHIER 1984). L'hétérogénéité texturale d'un profil rend évidemment le phénomène non uniforme.

La teneur en éléments nutritifs dans le sol est influencée dans une importante mesure par la nappe. Les travaux de YERLY (1970), LEON (1968), WILLIAMS (1968), GROOTJANS et TEN KLOOSTER (1985) ont montré la relation entre l'hydrodynamique des sols et la minéralisation de l'azote. La nappe joue également un rôle fondamental dans le transport des solutés (ruissellement épidermique et hypodermique). GROOTJANS et al. (1980), en citant plusieurs auteurs, distinguent trois types de relation entre la végétation et l'eau de nappe: - 1) relation opérationnelle ("operational relationship"), lorsque la végétation est directement influencée par la cinétique de la nappe et qu'elle réagit physiologiquement, - 2) relation conditionnelle ("conditional relationship"), lorsque le changement de régime hydrique entraîne aussi une modification d'autres facteurs comme par exemple la disponibilité des éléments nutritifs ou la température, et - 3) relation spatiale ("positional relationship"), lorsque la végétation est influencée par un flux d'eau provenant d'une région voisine avec des conditions physico-chimiques différentes (voir à ce propos BOLLER-ELMER 1977).

En conclusion, comme le souligne également YERLY (1970), nous pouvons dire que le facteur eau exerce son influence sur la végétation tant par ses propriétés physiques que chimiques, lesquelles sont influencées par des facteurs externes au profil pédologique (par exemple le lac), ou internes (matrice minérale, humus). La chimie des sols et de la nappe est étudiée dans les deux chapitres suivants.

6.4 VARIATION DU NIVEAU DE LA NAPPE

6.4.1 Analyse factorielle des correspondances

A) Groupes de stations

La Fig. 19 a représente une image factorielle d'un ensemble de milieux comprenant également les forêts de feuillus et les pinèdes (la station MO-host. n'est pas incluse dans l'analyse). En ce qui concerne les marais, on remarque d'emblée la position marginale des stations sur molasse OS-typ./molasse et CM/molasse. Les autres stations sont regroupées au centre du plan factoriel, mais on peut encore distinguer deux groupes d'affinités: 1) OS-Gal. et CE-pan. et 2) CE-lasioc., CE-phal. et CM-host.. On notera que le groupe 1 représente, du point de vue phytosociologique, le (ou la tendance au) Caricion davallianae, alors que le groupe 2 représente les milieux plus humides du Magnocaricion-Phragmition.

L'interprétation des axes factoriels est délaissée au profit de l'interprétation des courbes de variation et de durée permanente, plus riches en information.

B) Groupes de dates

La Fig. 19 b illustre les groupes de dates créés par l'analyse, en tenant compte de toutes les stations ci-dessus (marais + forêts, y compris les stations sur molasse). Le cycle étudié commence en décembre 1983 et se termine en novembre 1984. Il serait faux de pousser l'interprétation de ces groupes de dates trop loin, puisqu'ils ont été formés avec des données piézométriques très différentes. Notons simplement que le cycle annuel comporte une période hivernale avec nappe élevée (période décembre-avril et octobre-novembre), une

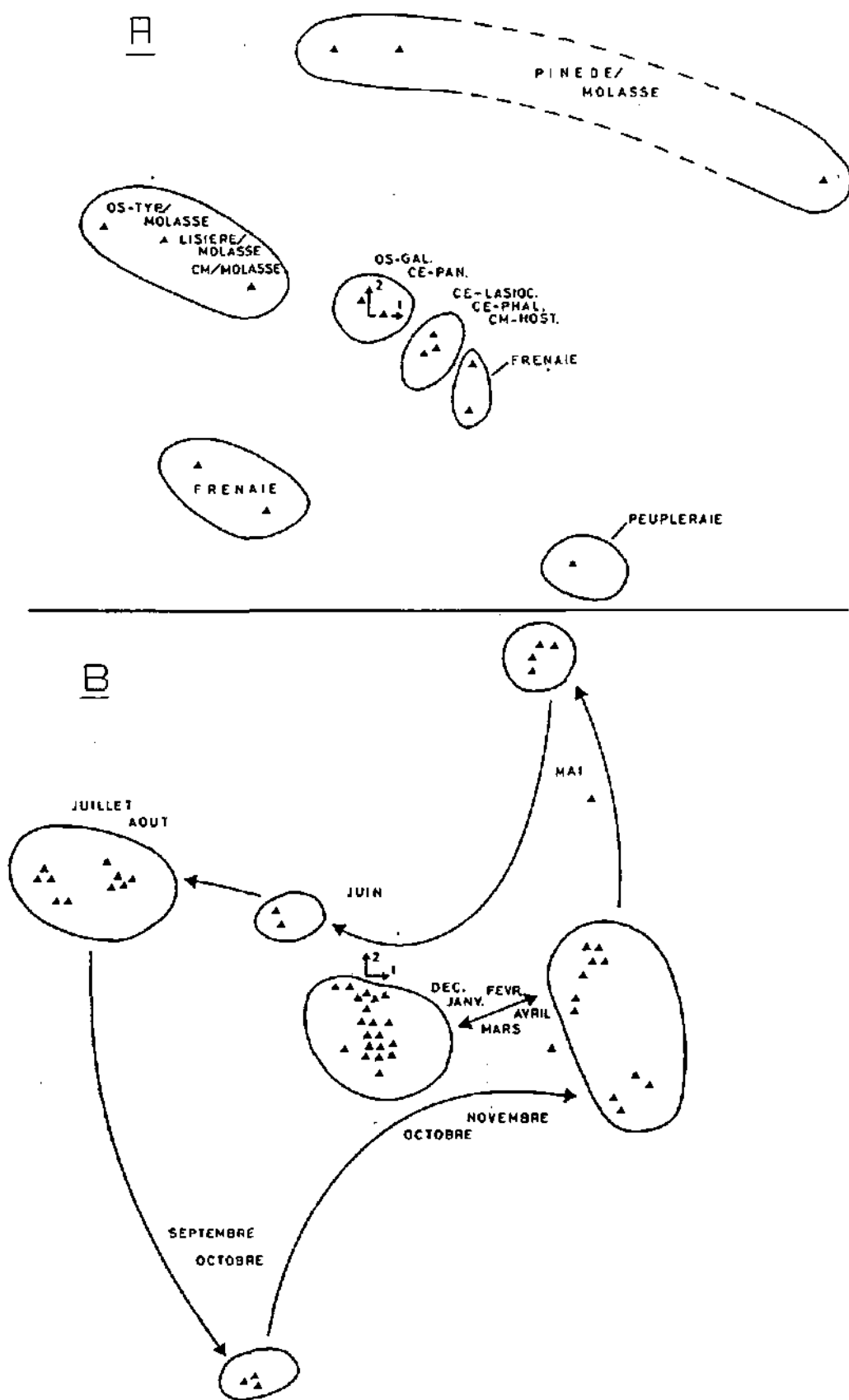


Fig. 19 Analyse factorielle des correspondances des données piézométriques de l'année 1984; A) Projection des stations, B) Projection des dates (plan 1/2 = 62%)

période estivale avec chute des nappes (période juin-août) et une période de fluctuations importantes de la nappe avec pour conséquence possible des inondations dans les marais (période mai et septembre-octobre).

6.4.2 Courbes de variation et de durée permanente de la nappe

Sur la Fig. 20 nous avons représenté avec des cotes nivelées, pour chaque milieu étudié, les variations du niveau de la nappe, la fluctuation du lac, et les précipitations pour la période de mars 1983 à novembre 1984. Pour les deux stations sur molasse (OS-ryp./molasse et CM/molasse), nous n'avons pas représenté la fluctuation du lac car l'indépendance vis-à-vis de ce dernier est manifeste (topographie surélevée et nature imperméable du substrat).

De façon générale nous remarquons que, dans tous les milieux, la nappe chute plus ou moins profondément durant les mois de juillet et août en raison de l'évapotranspiration importante. Le flux de la nappe lacustre ou des ruissellements n'arrive alors pas à compenser les pertes dans les horizons de surface. Sur molasse, cet assèchement intervient brusquement car les sols sont très superficiels, limités à la base par un plancher imperméable de molasse compacte et sans réserve hydrique (ce plancher ne peut être localisé précisément avec des piézomètres; son niveau ne correspond pas non plus exactement à la limite de l'horizon de molasse, car celle-ci est souvent altérée en surface et donc plus poreuse). La réhumectation du profil est également très brusque et se fait sous l'influence directe des pluies ou par l'intermédiaire des ruissellements.

Sur les sols filtrants et profonds, la dynamique de la nappe dépend non seulement de l'action directe de la pluviosité, des ruissellements et de l'évapotranspiration, mais encore des fluctuations du lac. L'altitude du sol par rapport au lac ainsi que sa perméabilité, de même que la présence d'une dune, jouent dans ce cas un rôle très important. La perméabilité hétérogène des différents horizons du profil peut être, par exemple, la cause de mouvements verticaux non uniformes de la nappe (SCHAEFER 1967). Mais sans connaissance de la nature des sédiments profonds et de la vitesse des flux, il est difficile de préciser le jeu de cette dépendance. Tout au plus pouvons-nous chercher des corrélations du type cinétique ou chimique entre les différents éléments du système.

Sur les graphiques, la relation avec le lac n'est manifeste que lors des inondations printanières dans les stations CE-phal., CE-pan. et CM-host. Celle avec les pluies est évidente dans toutes les stations lors de la remontée des nappes du mois de septembre.

A partir des deux types de courbes (Fig. 20 et 21) on peut encore faire les remarques suivantes (voir également le Tabl. 9):

a) *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (CE-lasioc.):

La nappe est étonnamment stable en surface (fluctuation maximale de 35 cm et niveau moyen de -0,4 cm). Elle ne semble guère affectée par les mouvements du lac. L'assèchement estival n'atteint pas plus de 22 cm de profondeur (restant ainsi dans l'horizon organique) et cesse définitivement sous l'effet des premières pluies importantes de septembre. Les conditions sont ainsi idéales pour la formation de la tourbe (voir Chap. 7).

b) *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea* (CE-phal.):

Ce milieu est caractérisé par d'importantes inondations lacustres (jusqu'à 50 cm) qui contrastent avec l'assèchement estival, relativement important. Comme précédemment, la nappe persiste longtemps dans l'horizon de surface. En conséquence, le niveau moyen de la nappe est élevé (0,9 cm) et la fluctuation maximale considérable (98 cm).

c) *Cladietum marisci*, var. à *Carex hostiana* (CM-host.):

Dans ce cas les inondations par le lac sont occasionnelles (seulement lors des hautes eaux du printemps 1983). Le niveau moyen de la nappe (-3,1 cm) est à peine inférieur à la station précédente CE-phal. et l'assèchement estival un peu moins marqué, mais le comportement des deux nappes reste semblable.

d) *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (CE-pan.):

Dans cette station, comme précédemment, les inondations par le lac sont occasionnelles (seulement lors des hautes eaux du printemps 1983). Elles sont aussi d'importance et de durée comparables. Mais dans ce milieu la nappe s'enfonce jusqu'à 79 cm de profondeur en été, ce qui contribue à abaisser le niveau moyen de la nappe à -9,8 cm. Les fluctuations hebdomadaires maximales ainsi que la fluctuation maximale sont ici très importantes.

e) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* (OS-Gal.):

Dans cette station, il n'y a pas d'inondation directe par le lac et le sol est moins longtemps couvert d'eau (durée d'inondation de 39 %). Le niveau moyen de la nappe est très bas par rapport aux cas précédents (-15 cm), tandis que le niveau inférieur de la nappe atteint une profondeur identique à celle de la station CE-pan. (soit -80 cm). Les fluctuations hebdomadaires maximales sont ici très importantes.

f) *Molinietum coeruleae* (MO-host.):

Ce milieu constitue un cas extrême, puisque nous n'y avons jamais observé ni mesuré de nappe en surface. Bien que la période de mesure soit courte, il apparaît clairement que cette station est nettement plus sèche que toutes les autres.

g) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. *typicum* sur molasse (OS-typ./molasse):

Par rapport au groupement analogue sur sédiments meubles (OS-Gal.), on constate qu'ici le niveau moyen de la nappe (-3,1 cm) est nettement supérieur et que l'engorgement du sol jusqu'en surface est plus fréquent (durée d'inondation de 62 % contre 39 %). Cependant, l'assèchement estival se caractérise à la fois par la disparition rapide de la nappe ainsi que par une dessiccation prononcée du sol qui ne profite pas de remontées capillaires (nous n'avons malheureusement pas de mesures tensiométriques à cet endroit).

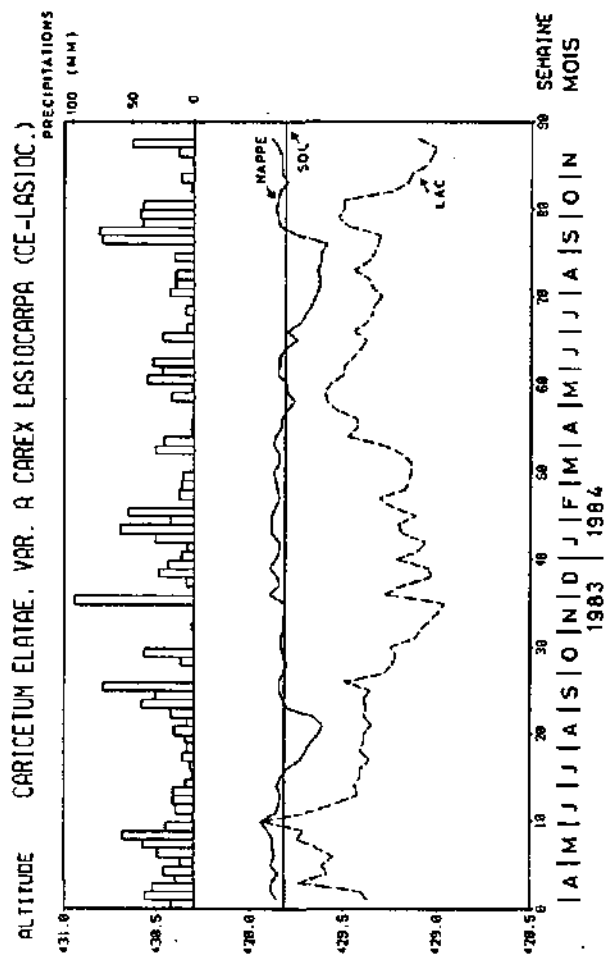


Fig. 20 a

Courbes de variation de la nappe

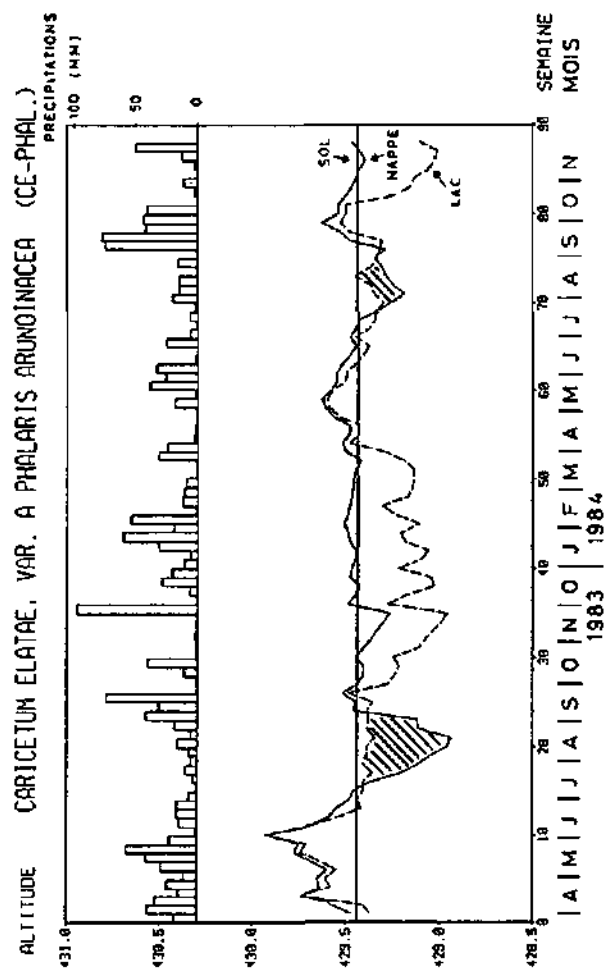


Fig. 20 a

Courbes de variation de la nappe

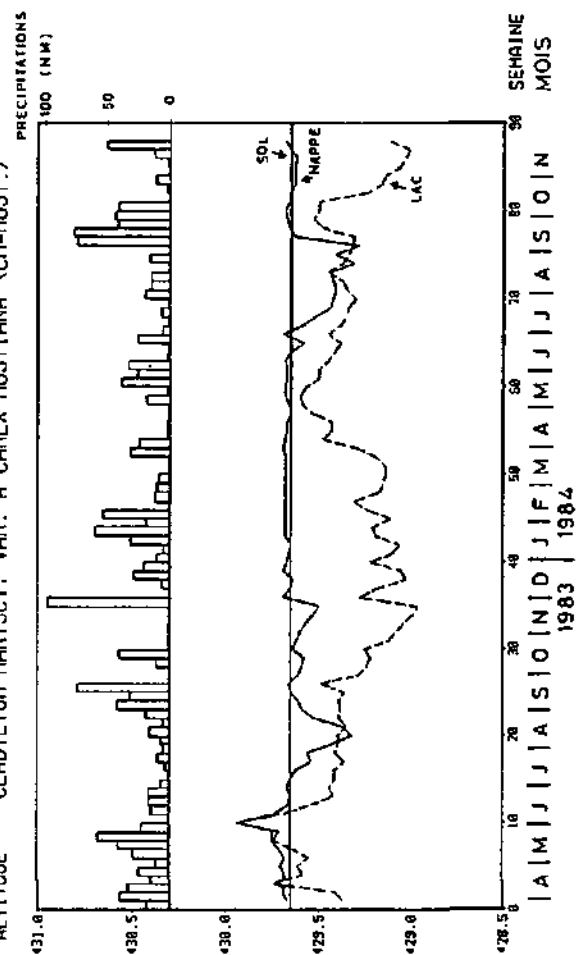


Fig. 20 a

Courbes de variation de la nappe

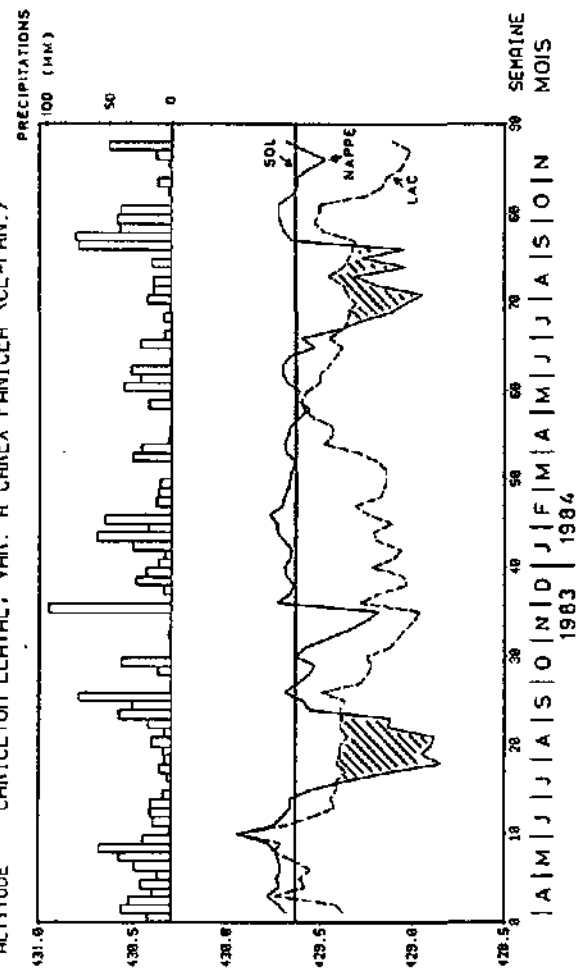
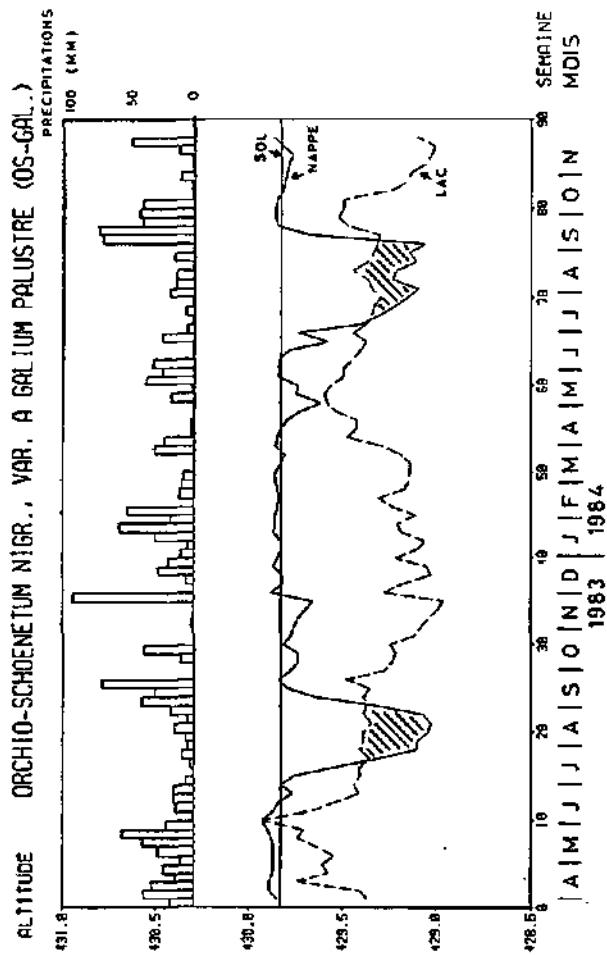
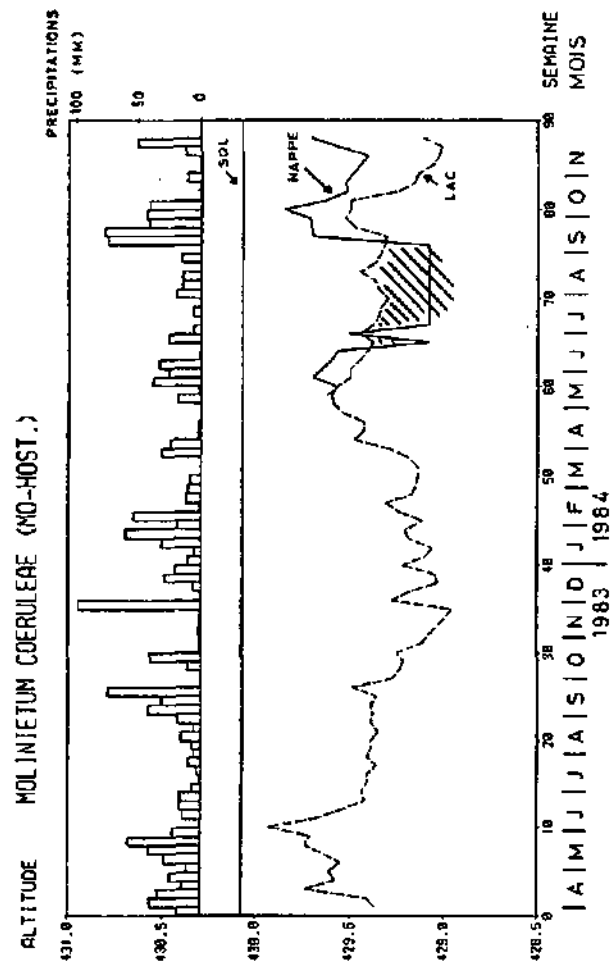
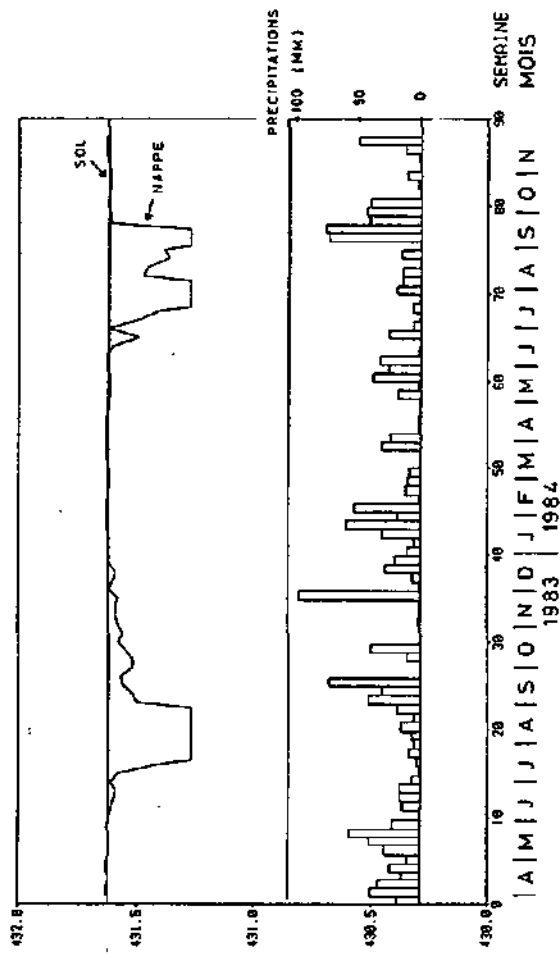


Fig. 20 a

Courbes de variation de la nappe



ALTITUDE CLADIETUM MARISCI SUR MOLASSE (CH/MOLASSE)



ALTITUDE ORCHIO-SCHOENETUM NIGR. TYPICUM (OS-TYP./MOLASSE)

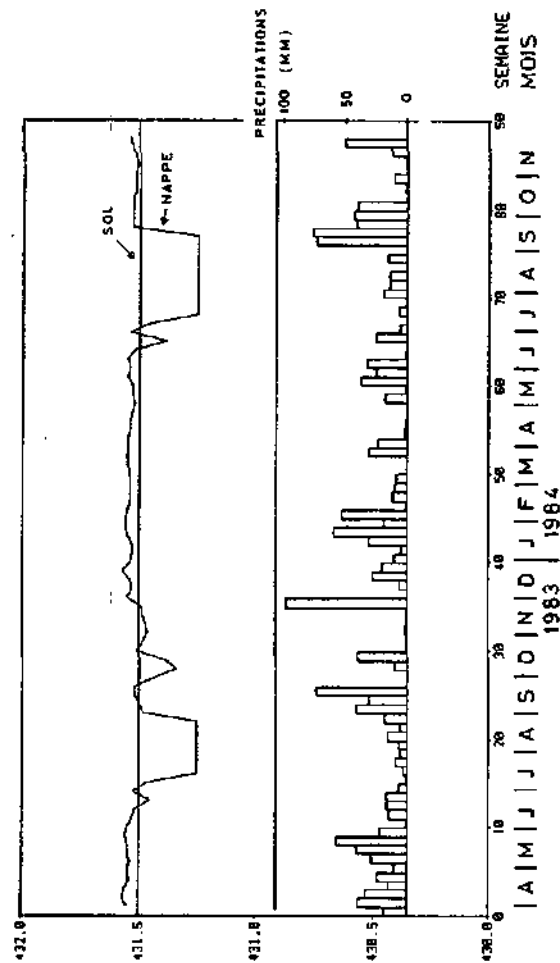


Fig. 20 b Courbes de variation de la nappe

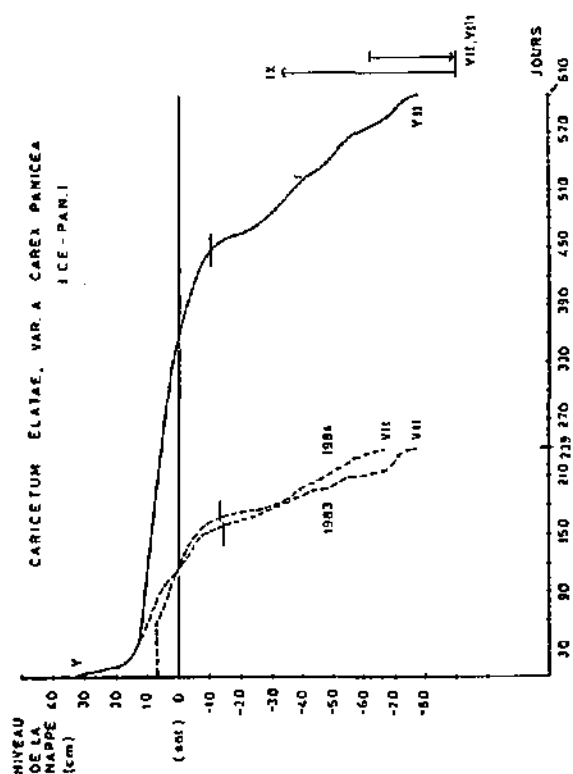
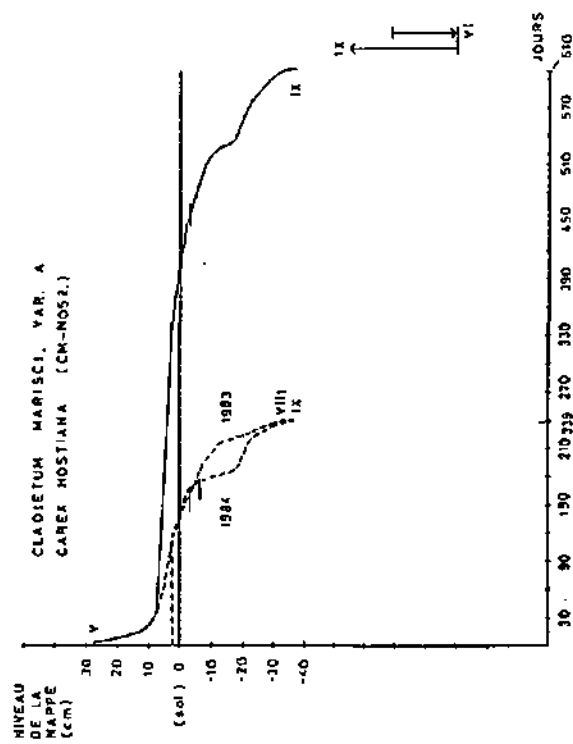
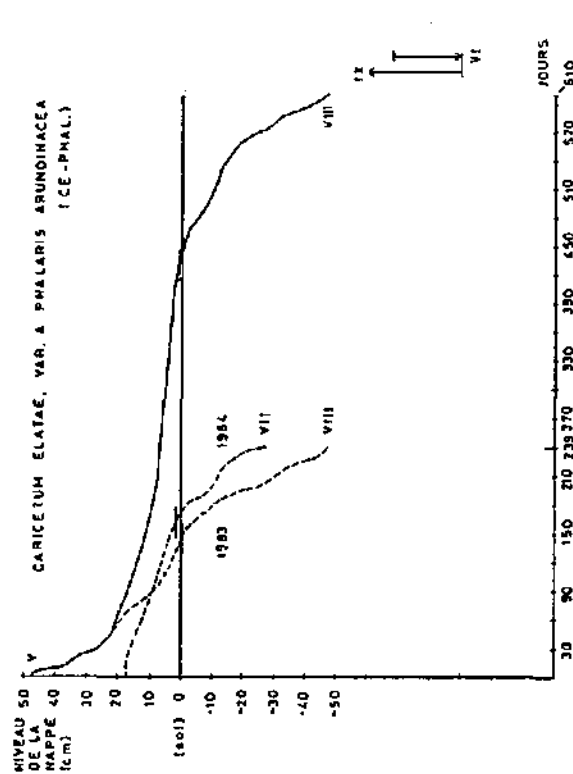
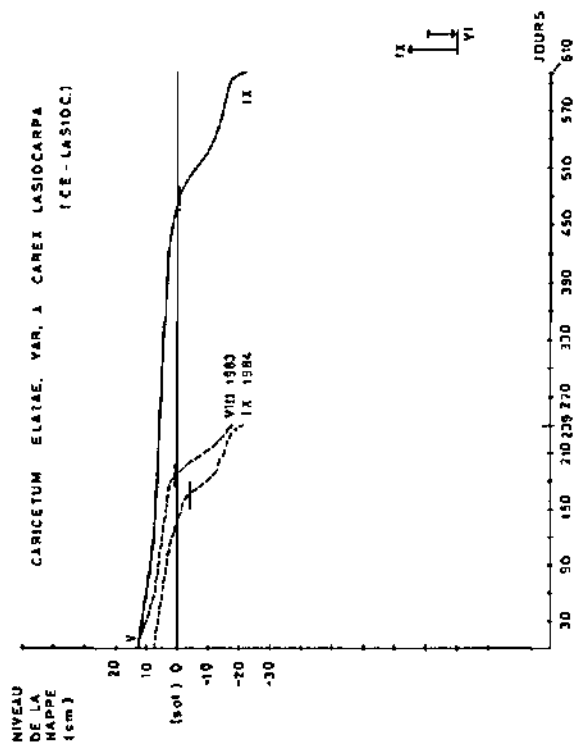


Fig. 21 a Courbes de durée permanente de la nappe

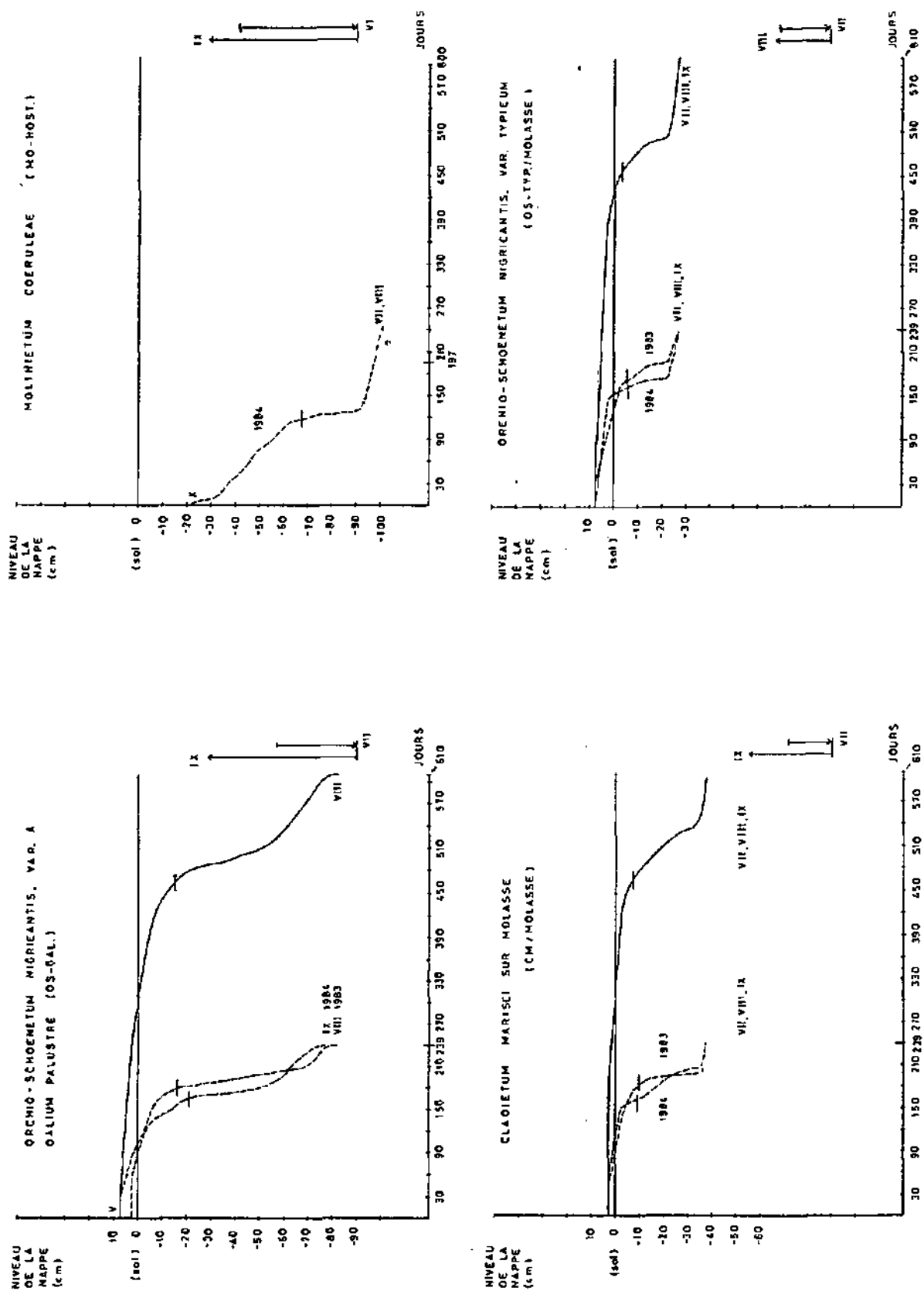


Fig. 21 b Courbes de durée permanente de la nappe

Carré permanent	CE-LASIOC.	CE-PHAL.	CH-HOST.	CE-PNN.	OS-GAL.	MO-HOST.	CH/MOLASSE	OS-TYP./MOL.
Année	83-84 83 84	83-84 83 84	83-84 83 84	83-84 83 84	83-84 83 84	84	83-84 83 84	83-84 83 84
Nb. jours	610 239 239	610 239 239	610 239 239	610 239 339	610 239 239	239	610 239 239	610 239 239
Niveau moyen (cm)	-0,4 0,2 -0,4	0,9 -0,4 1,6	-3,3 -2,9 -6,0	-9,8 -14. -13.	-15. -16. -22.	-62.	-7,2 -9,5 -9,1	-3,1 -4,9 -5,5
Niveau médian (cm)	5,0 1,0	3,0 6,0	1,0 2,0	-2,0 -1,0	-2,0 -3,0	-59.	-2,0 -1,0	1,0 3,0
Niveau max. (cm) / mois	13/ 7/ V I	48/ 19/ V V IX	29/ 4/ V III	32/ 14/ V II	10/ 4/ V I	-22/ X	1/ 2/ n.s. n.s.	7/ 6/ n.s. n.s.
Niveau min. (cm) / mois	-20/ -22/ VIII IX	-50/ -25/ VIII VII	-33/ -37/ VIII IX	-79/ -69/ VII VII	-80/ -77/ VIII IX	-99/ VII VIII	-35/ -35/ VII VII VIII IX	-25/ -25/ VII VII VIII VIII IX
Fluctuation hebdomadaire max. (cm)/mois ↑	15/ 16/ VIII IX	30/ 19/ IX IX	20/ 35/ V IX	36/ 57/ XI IX	33/ 62/ IX IX	62/ IX	23/ 34/ VIII IX	23/ 22/ VIII IX
↓	9/ 7/ VI VII	22/ 9/ VI VII	21/ 13/ VI VIII	28/ 28/ VII VIII	23/ 33/ VII VII	49/ VI	18/ 13/ VII VII	21/ 20/ VII VII
Fluctuation maximale (cm)	35	98	66	111	90	>80	37	32
Durée de l'inondation: - en jours	420 177 111	391 123 154	331 103 111	320 104 94	238 81 56	0	191 49 60	380 103 146
- t	69 74 46	64 51 64	54 43 47	52 44 39	39 34 23		31 21 25	62 43 61

Tabl. 9 Caractéristiques générales des nappes (83-84 = fin mars 1983 à fin novembre 1984; 83 et 84 = fin mars à fin novembre 1983 et 1984 - niveaux exprimés par rapport à la surface du sol)

h) *Cladietum marisci* sur molasse (CM/molasse):

Ce cas est assez semblable au précédent, mais ici le sol est plus profond et profite de l'alimentation d'un ruissellement. En dépit de cela, le niveau moyen de la nappe est inférieur (-7,2 cm) et la durée d'inondation plus réduite (31 % contre 62 %). On peut supposer que des mesures tensiométriques auraient montré, conformément à l'écologie de ce type de végétation, une humidité plus importante dans ce cas que dans celui du *Schoenetum* sur molasse. Par rapport au *Cladietum marisci* sur sédiments meubles (CM-host.), la nappe est ici en moyenne plus profonde et les inondations plus courtes (31 % contre 54 %).

6.4.3 Relation des nappes avec le lac

A) Corrélation entre niveau de nappe et fluctuation du lac

Les Fig. 22 a, b, c, représentent la relation, pour chacune des stations, entre la variation de la nappe et celle du lac. Le cycle annuel est divisé en 4 périodes (voir légende de la Fig 22 d), soit au total 7 pour la durée des observations. Pour chacune d'entre elles nous avons indiqué la valeur de la corrélation ainsi que les seuils de signification statistique. Comme nous l'avons déjà remarqué sous 6.4.2, le battement des nappes dépend de différents facteurs, selon des mécanismes qui varient avec les conditions locales. Les graphiques présentés ici constituent une première approche explicative de la relation qui existe avec le lac (voir également la Fig. 20).

La station CE-lasioc. est la seule, sur sédiments meubles, à ne présenter aucune bonne corrélation avec le lac (pour la période A il s'agit d'une coïncidence, nappe et lac ayant suivi le rythme des pluies). Pour la station CE-phal., la corrélation est parfaite au printemps et en automne des deux années. Les stations CM-host. et CE-pan. présentent une bonne corrélation au printemps 1983 et en automne des deux années (la corrélation durant l'hiver, dans la deuxième de ces stations, est liée aux pluies). Les stations OS-Gal. et MO-host. ont une bonne corrélation en automne. Quant aux stations sur molasse, elles ne font apparaître aucune bonne corrélation avec le lac.

La corrélation automnale systématique dans le cas des milieux sur sédiments meubles est certainement aussi liée à la pluviométrie (action conjuguée). En outre, on remarque dans tous les cas l'indépendance relative des nappes à l'égard du lac durant l'été.

B) Altitude des stations comparée au battement du lac

Pour cette comparaison, nous avons utilisé le graphique de la Fig. 23 qui représente, pour les grands types de végétation, un maximum de références altitudinales. Nous y avons ajouté les battements du lac avant et après la 1ère Correction des eaux du Jura, ainsi qu'après la 2ème.

On constate que les deux stations sur molasse n'ont jamais été atteintes par le lac depuis la naissance de la zone riveraine en 1888. Mais d'autres endroits sur molasse l'ont été durant les périodes de hautes eaux avant la 2ème Correction des eaux du Jura. Quant aux autres stations étudiées, elles sont situées - excepté le *Molinietum coeruleae* - dans la zone de battement actuel du lac.

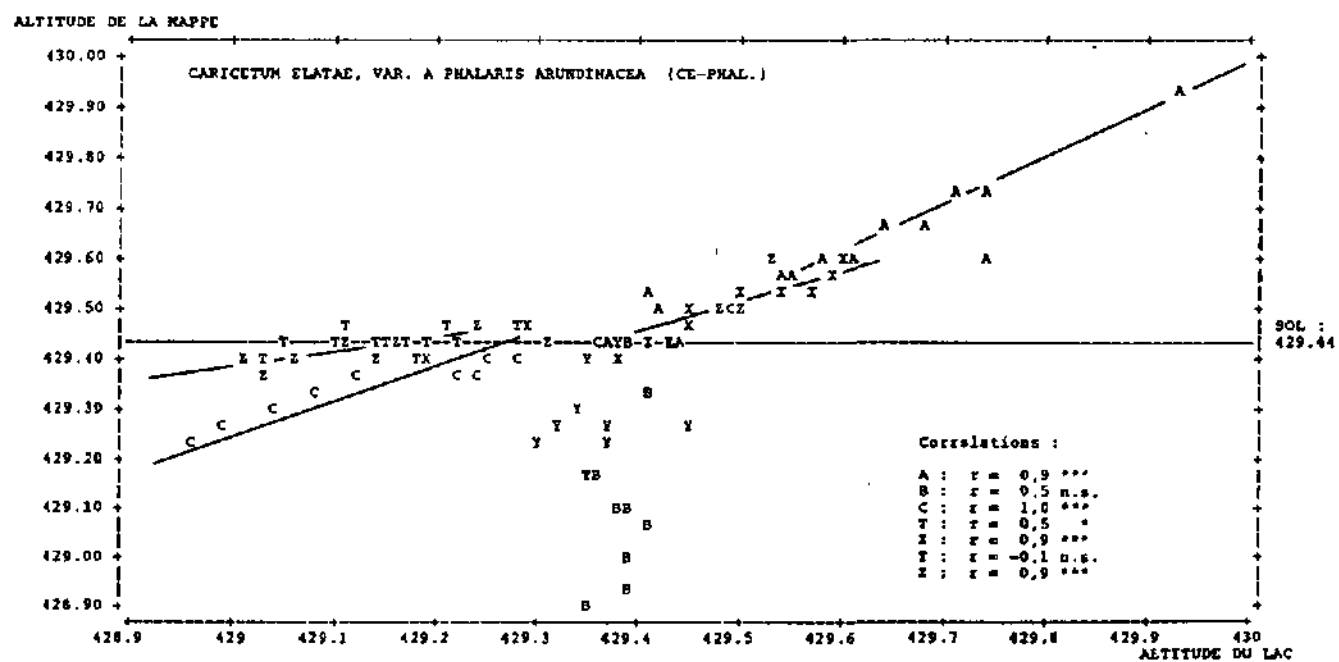
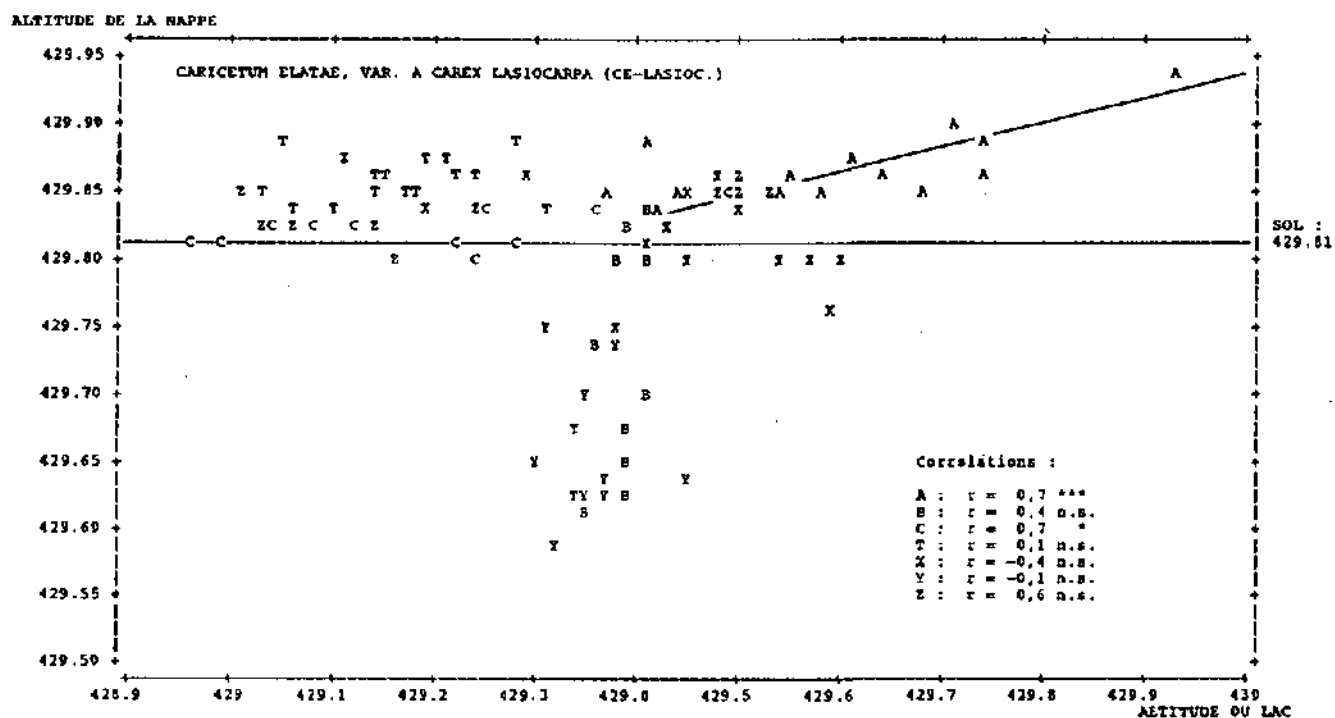


Fig. 22 a Corrélations entre niveau de nappe et fluctuation du lac
(voir légende de la Fig. 22 d)

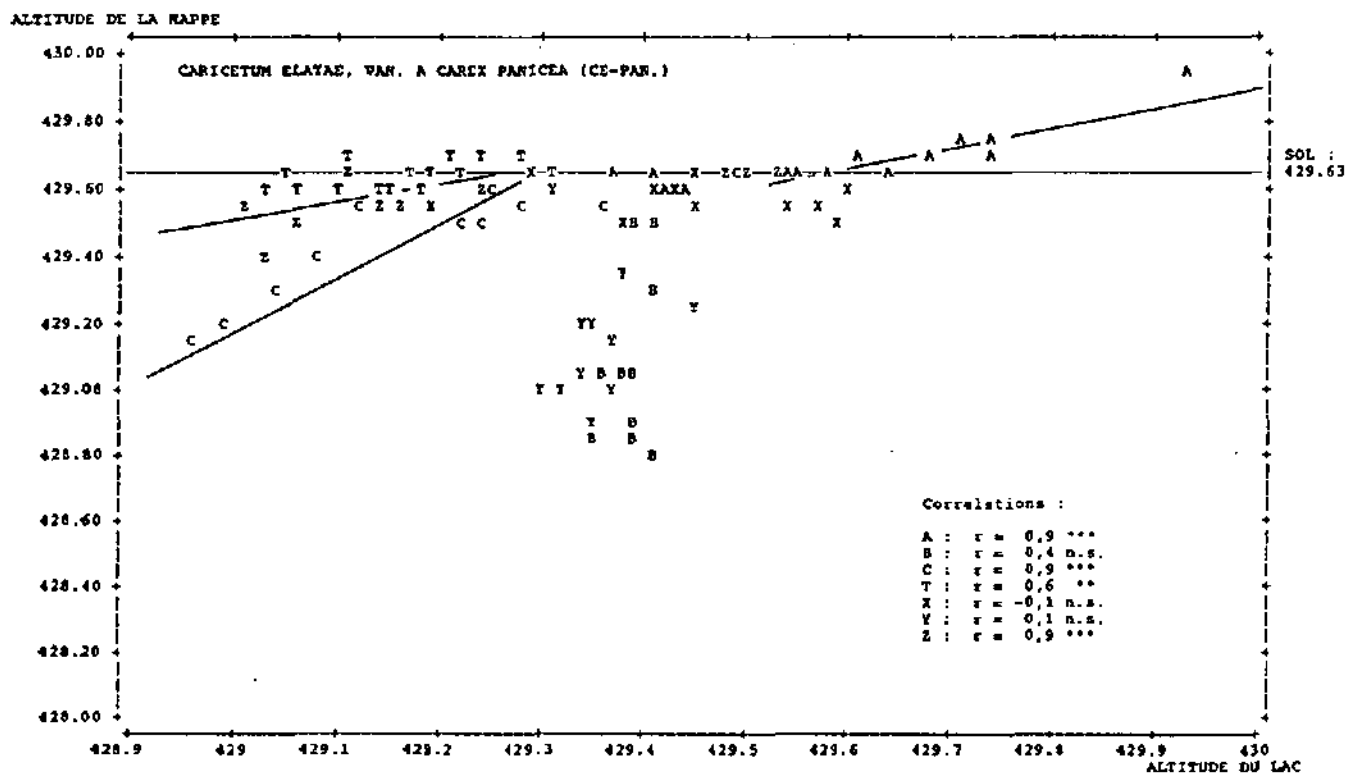
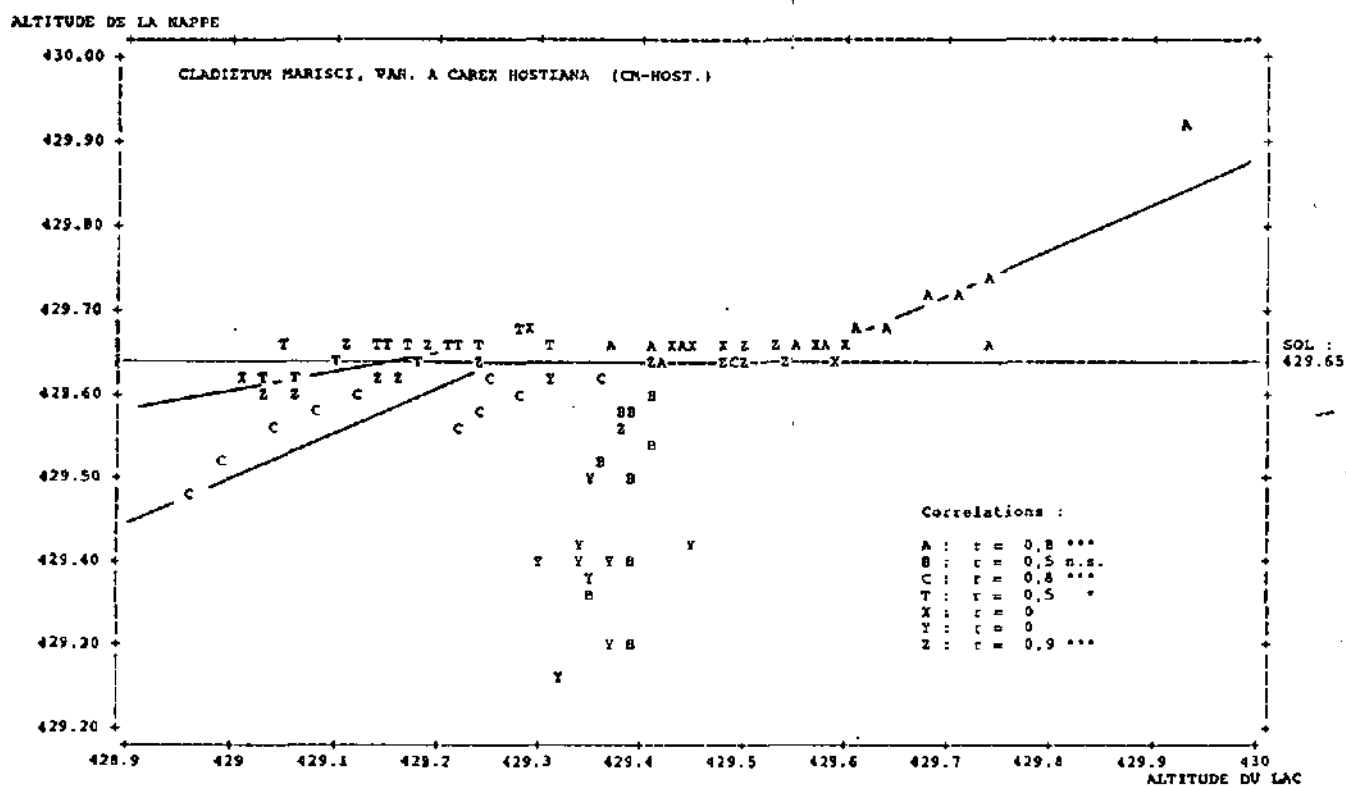


Fig. 22 b Corrélations entre niveau de nappe et fluctuation du lac
(voir légende de la Fig. 22 d)

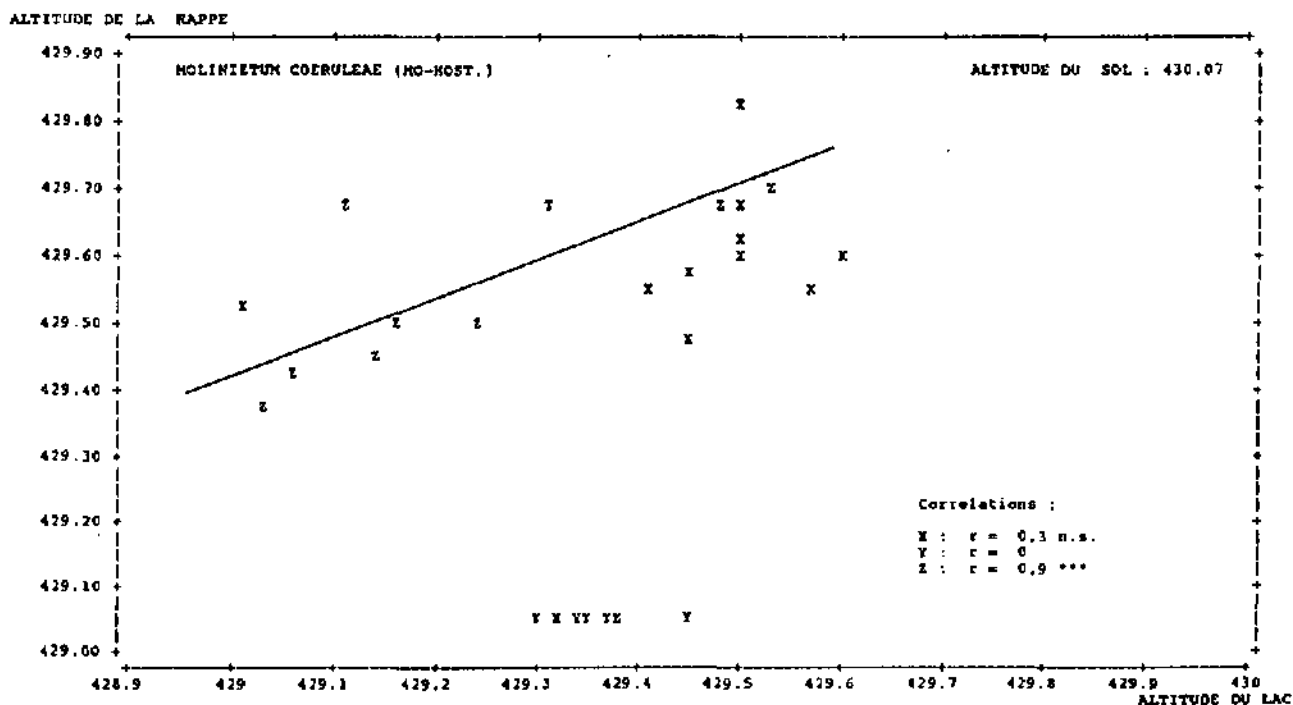
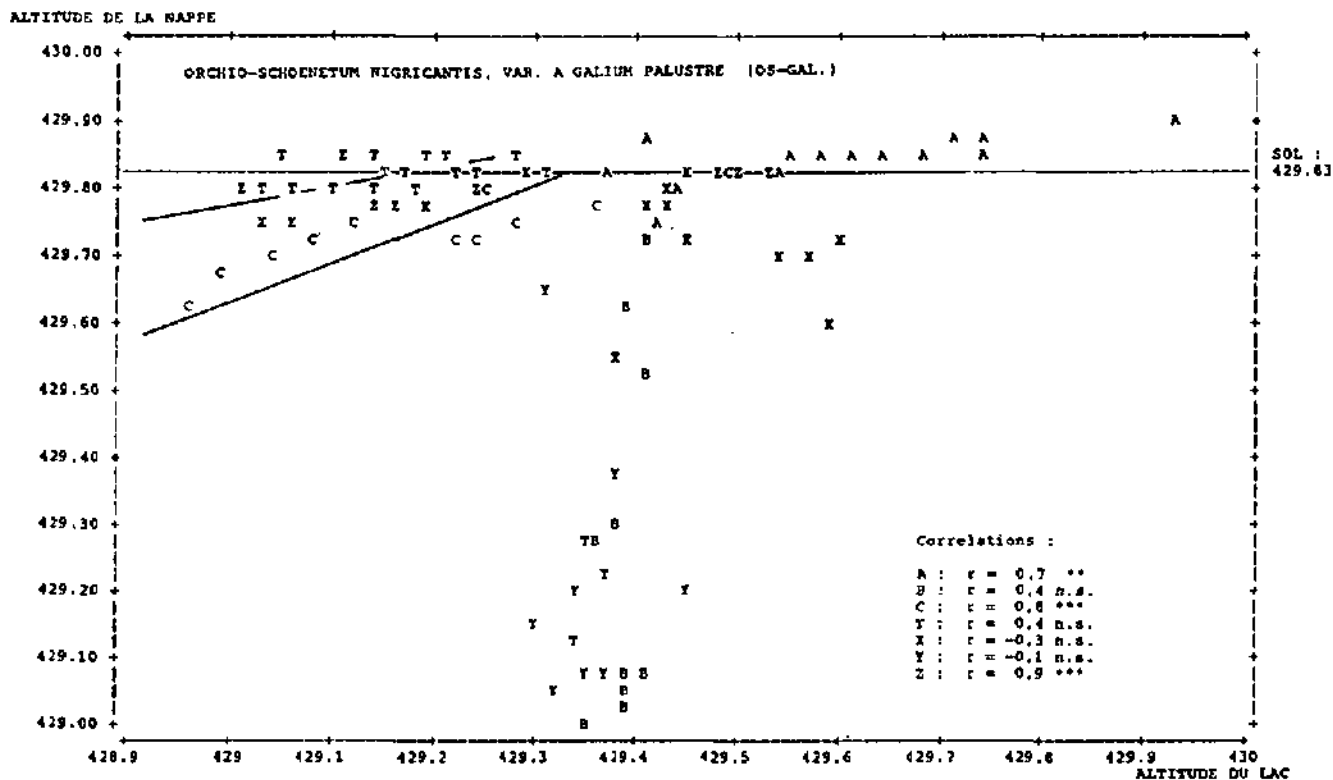


Fig. 22 c Corrélations entre niveau de nappe et fluctuation du lac
(voir légende de la Fig. 22 d)

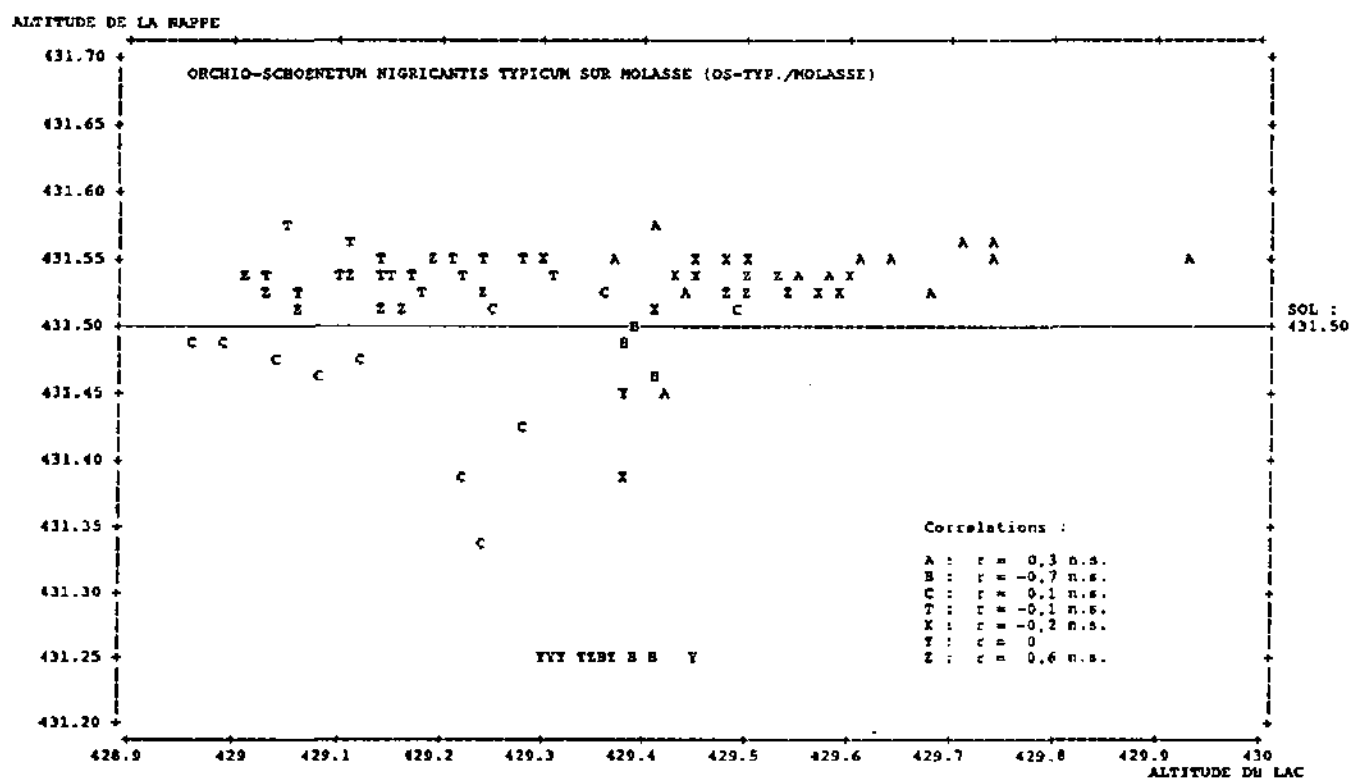
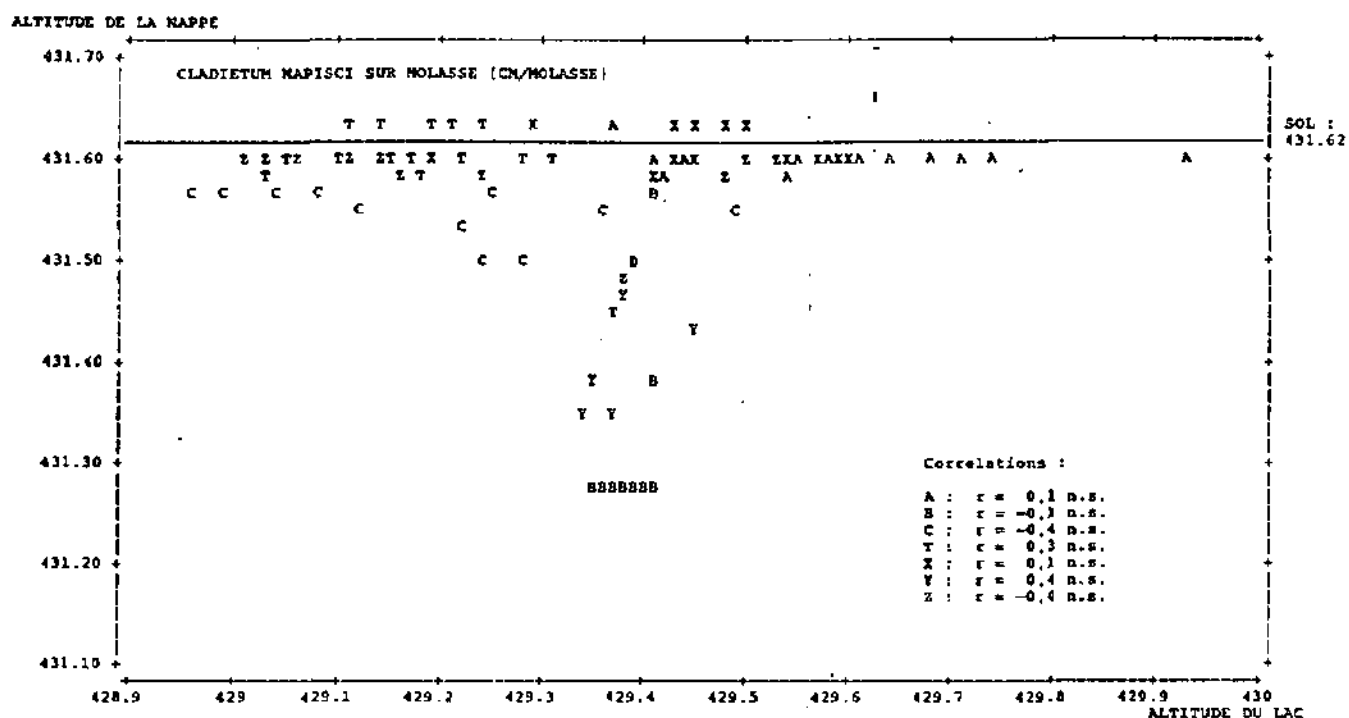


Fig. 22 d Corrélations entre niveau de nappe et fluctuation du lac

Légende: A = fin mars à fin juin 1983
 B = début juillet à début septembre 1983
 C = mi-septembre à mi-novembre 1983
 T = fin novembre 1983 à mi-mars 1984
 X = fin mars à fin juin 1984
 Y = début juillet à mi-septembre 1984
 Z = fin septembre à mi-novembre 1984

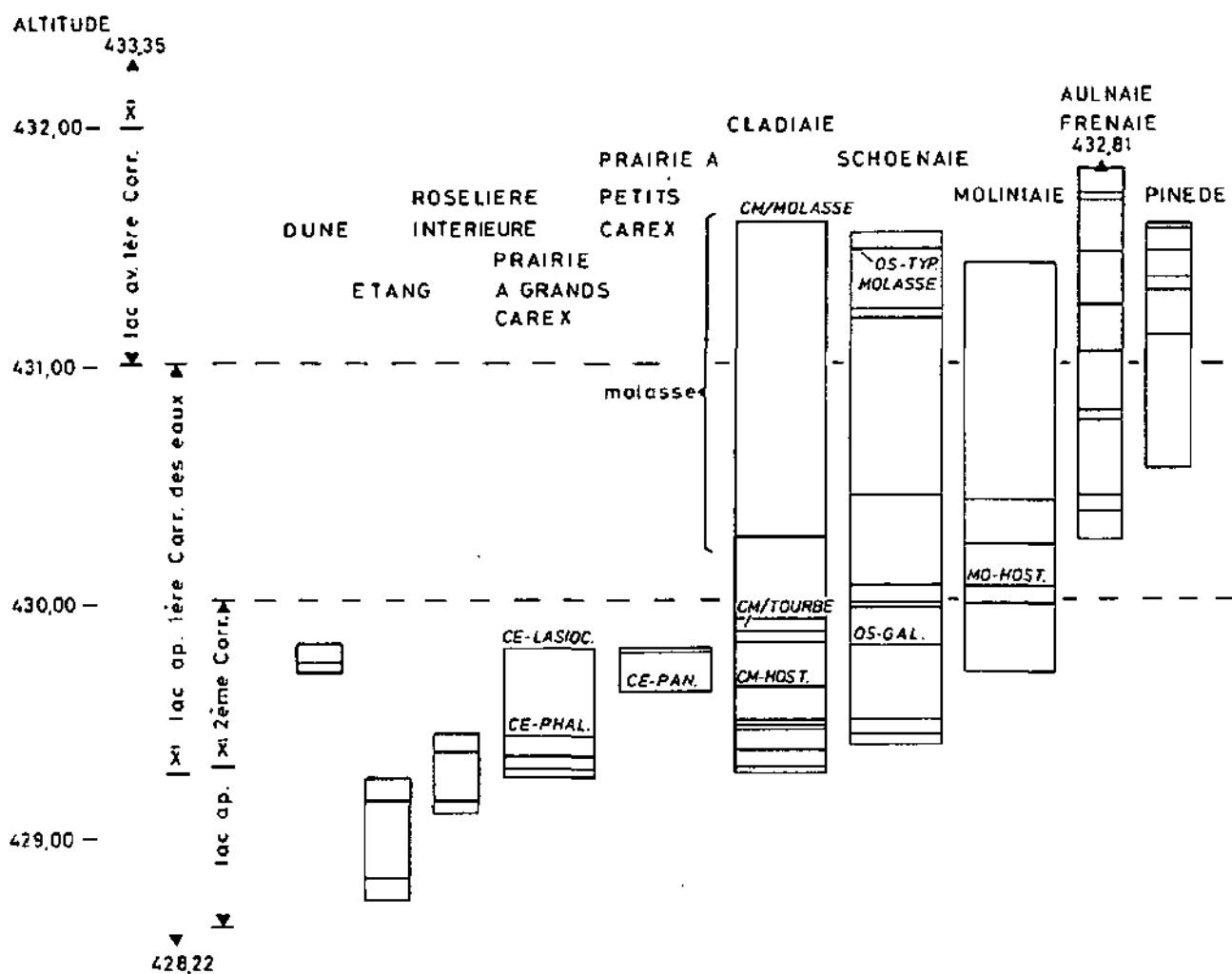


Fig. 23 Altitude du sol des principaux milieux riverains (chaque trait horizontal correspond à l'altitude d'une localité - données en partie tirées de ROULIER 1980)

D'une façon générale, on peut constater que les altitudes à l'intérieur d'un même type de végétation sont très variables, particulièrement en raison des dômes de molasse. Cette situation n'est pas sans conséquences écologiques puisque l'influence du lac, depuis 1888, y a été différente selon l'altitude. On comprend mieux ainsi que certaines zones situées à une altitude critique et à l'abri des ruissellements de pied de falaise se soient rapidement embroussaillées après la 2ème Correction des eaux du Jura. Dans le cas des milieux théoriquement atteignables par le battement actuel du lac, il faut préciser que la présence d'une dune peut limiter, dans une certaine mesure, les inondations par le lac. Les forêts actuelles sont toutes hors d'atteinte du lac, mais nous constatons qu'avant la 2ème Correction des eaux du Jura, une partie d'entre elles pouvaient être inondées par celui-ci. On peut même penser que les forêts situées à une altitude proche du niveau moyen du lac avant la 1ère Correction des eaux étaient précédées de roselières.

6.5 TENSION DE L'EAU DANS LE SOL

Avec la Fig. 24, nous mettons en relation la tension de l'eau dans le sol, le niveau de la nappe et les précipitations pour trois stations représentant l'aile sèche de la zonation.

On remarque d'emblée que cette tension reste très faible, c'est-à-dire voisine ou en dessous de la valeur de $pF=2,5$ généralement admise pour la capacité au champ. Dans les trois cas, l'eau contenue dans les pores reste facilement disponible et ne constitue pas, de ce point de vue, un facteur limitant. LEON (1968), WILLIAMS (1968) et YERLY (1970) arrivent aux mêmes conclusions pour des milieux comparables. Il n'en reste pas moins que l'occupation des pores par l'air augmente avec le ressuyage du sol et que cela se traduit par une activité biologique plus forte. Il est donc intéressant de comparer les 3 stations.

a) Le sol du *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*, est le plus fréquemment saturé en surface. Par sa texture limono-sableuse (Fig. 26), qui assure une remontée capillaire efficace, et sa faible perméabilité (visible par les fréquents engorgements), le sol ne développe une force de succion que pendant de brèves périodes (estivales) et réagit très vite aux précipitations. L'humus est ici un anmoor. Selon SCHAEFER (1967), l'existence d'un tel humus équivaut à une réserve hydrique importante, qui alimente encore par capillarité l'horizon sous-jacent quand le toit de la frange capillaire phréatique se situe en profondeur.

b) Le sol de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre*, présente une texture sablo-limoneuse (Fig. 26) plus filtrante. En conséquence, la période avec une force de succion en surface se prolonge sensiblement. L'humus est un hydromull.

c) Le sol du *Molinietum coeruleae* apparaît très différent par sa succion, qui est comparativement importante, particulièrement dans l'horizon sableux de surface (Fig. 26). L'humus est un mull.

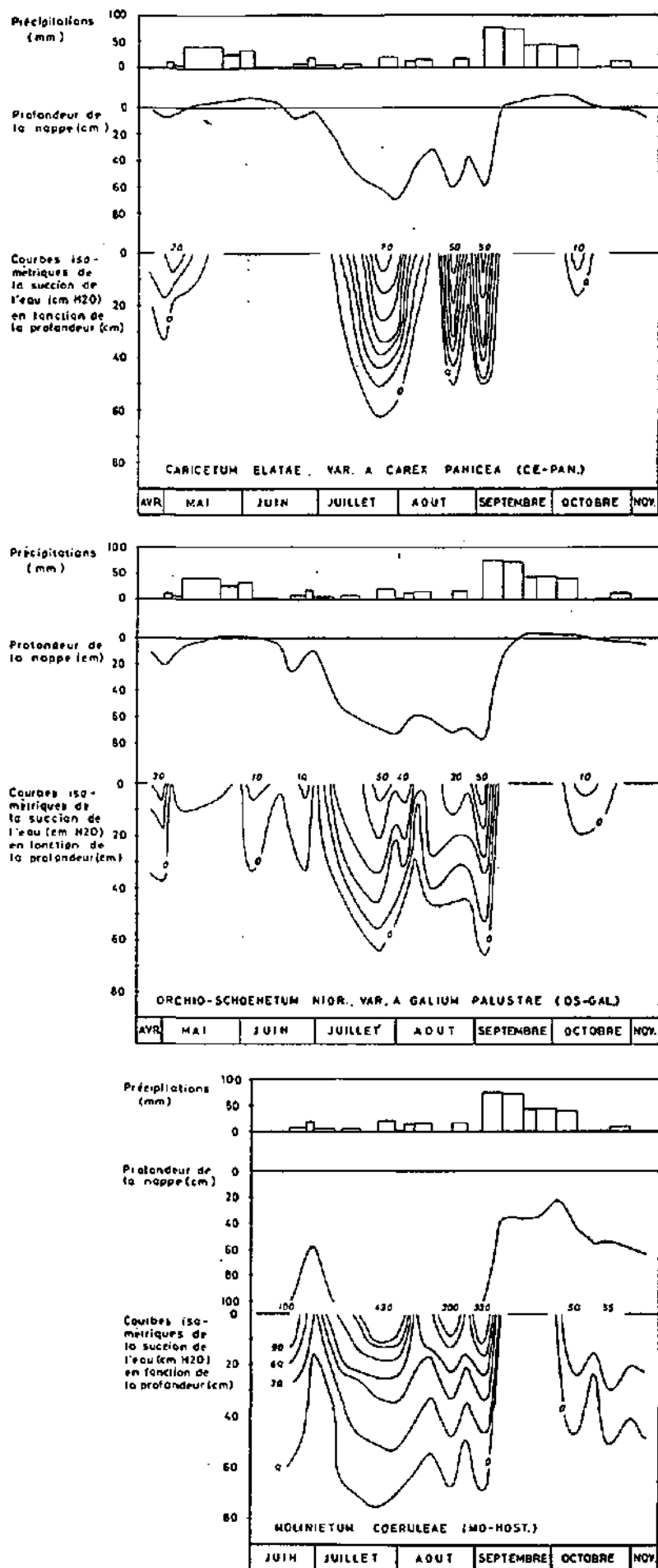


Fig. 24 Succion de l'eau dans le sol

6.6 CLASSIFICATION DES NAPPES ET CONCLUSIONS

En guise de conclusion, et comme l'ont fait NIEMANN (1963), KLOETZLI (1969) et YERLY (1970), nous proposons une classification approximative des nappes (valable pour les milieux non boisés), établie à l'aide des données hydrodynamiques recueillies dans nos 8 stations. Elle est basée essentiellement sur le comportement des nappes durant la période de végétation.

Il faut toutefois rappeler que pour les stations sur molasse, notre étude hydrodynamique reste incomplète et devrait être précisée à l'aide de mesures tensiométriques.

1 Nappe temporaire d'origine pluviale et de ruissellement de pied de falaise sur socle molassique imperméable

1.1 Niveau médian > 0 cm, niveau moyen > -6 cm, durée d'inondation $> 40\%$: OS-typ./molasse

1.2 Niveau médian < 0 cm, niveau moyen < -6 cm, durée d'inondation $< 40\%$: CM/molasse

2 Nappe phréatique permanente sur sédiments profonds plus ou moins filtrants

2.1 Nappe très stable, proche de la surface, pas d'inondations directes par le lac, niveau minimal à environ -20 cm (courbe de durée permanente convexe): CE-lasioc. + CM/tourbe (mesures ponctuelles)

2.2 Nappe fluctuante

2.2.1 Inondations directes par le lac fréquentes ou occasionnelles, durée d'inondation $> 40\%$ (courbe de durée permanente concave-convexe)

2.2.1.1 Niveau minimal > -60 cm, niveau moyen > -10 cm, niveau médian > 0 cm: CE-phal. + CM-host.

2.2.1.2 Niveau minimal < -60 cm, niveau moyen < -10 cm, niveau médian < 0 cm: CE-pan.

2.2.2 Normalement pas d'inondations directes par le lac, durée d'inondation $< 40\%$

2.2.2.1 Durée d'inondations $< 40\%$, niveau minimal > -100 cm, niveau moyen entre -15 et -30 cm, niveau médian > -10 cm (courbe de durée permanente convexe-concave): OS-Gal.

2.2.2.2 Inondations en principe inexistantes, niveau minimal < -100 cm, niveau moyen et niveau médian à plusieurs dizaines de centimètres de profondeur (courbe de durée permanente concave): MO-host.

On constate que cette classification confirme très bien les indications données par l'étude de la végétation (Chap. 5). En particulier, elle reproduit fidèlement, du moins pour les stations sur sédiments profonds, les tendances

montrées par la valeur écologique indicatrice F (Tabl. 7). Elle confirme en outre certaines hypothèses présentées dans la Fig. 18, spécialement l'existence de séries évolutives distinctes selon la nature du substrat - sédiments profonds ou molasse - et le régime hydrique - série supra-aquatique avec l'Orchio-Schoenetum nigricantis et le Molinietum coeruleae, ou infra-aquatique avec le Caricetum elatae et le Cladietum marisci. Les stations sur sédiments profonds sont généralement bien individualisées par les mesures piézométriques. Toutefois, on constate un certain recoupement des conditions hydriques du Caricetum elatae et du Cladietum marisci. Dans le cas des sols sur molasse, sans réserve hydrique profonde, l'apport en eau dépend entièrement des pluies et des ruissellements. L'importance des ruissellements et la texture des sols (voir Chap. 7) sont alors responsables du déterminisme de la végétation. Chez les auteurs allemands, la courbe des fréquences ou de durée permanente de la nappe constitue un critère important de la classification des sols (voir à ce propos les travaux de MUECKENHAUSEN et EHWALD cités par NIEMANN 1963, ainsi que KUBIENA 1953, MUECKENHAUSEN 1985 et FOERSTER 1962). Les termes spécifiques employés par certains auteurs pour exprimer l'alternance des conditions d'humidité (voir à ce propos YERLY 1970) résultent précisément de l'interprétation de la forme des courbes de durée permanente.

* * * * *

7 DESCRIPTION DES TYPES DE SOLS ET ANALYSES CHIMIQUES

7.1 INTRODUCTION

L'étude des sols revêt une importance particulière, car le profil pédologique intègre l'action conjuguée du substratum géologique, de la nappe et de la végétation. Sur la rive sud du lac de Neuchâtel on connaît, de plus, l'histoire récente de la pédogenèse, puisque celle-ci n'a débuté qu'il y a une centaine d'années, après la première Correction des eaux du Jura. Dans ces conditions de jeunesse pédologique, l'étude de la matière organique prend toute son importance puisqu'elle révèle, mieux que les horizons profonds, le type et le degré d'évolution pédogénétique.

Nous nous bornerons ici à la description des profils et aux commentaires concernant leurs principaux caractères physico-chimiques. L'étude de la matière organique a été entreprise par GOBAT (à paraître).

Les neuf types de sols décrits sont tous classés dans la catégorie des sols hydromorphes (DUCHAUFOR 1977). Les sept premiers représentent la série sur sédiments meubles avec nappe phréatique permanente (gleys et tourbes), et les deux derniers celle sur plancher molassique imperméable avec nappe temporaire d'origine pluviale et de ruissellement (pseudogleys). A l'intérieur de chacune de ces deux catégories, l'ordre de présentation est celui de l'hydromorphie décroissante, conformément à l'étude hydrodynamique (Chap. 6). L'ensemble des profils pédologiques est représenté dans la Fig. 25, et les fractions granulométriques des horizons sont illustrées avec la Fig. 26. Les Tabl. 10 et 11 donnent l'ensemble des résultats des analyses physico-chimiques des sols.

L'étude des sols hydromorphes a été abordée dans plusieurs travaux dont ZOBRIST (1935), SCHAEFER (1962, 1967), BALATOVA-TULACKOVA (1963, 1965/66), LEON (1968), YERLY (1970), DYKYJOVA et ULEHLOVA (1978), PAAS (1979), GRATIER (1980), ROMANOVA et IVAKHNENKO (1981), PRESLER et al. (1983), GOBAT (1984), MURPHY (1984), ainsi que BUTTLER et al. (1985). Leur classification est discutée dans KUBIENKA (1953), DUCHAUFOR (1976, 1977) et MUECKENHAUSEN (1985).

7.2 METHODE

La description générale de la méthode figure au chapitre 2.5. Précisons encore que la description des profils et les prélèvements d'échantillons ont été effectués durant l'hiver 1982/83 (dans deux cas, l'hiver suivant). Avant la rédaction de ce chapitre, nous sommes retourné sur le terrain pour affiner la description de l'horizon organo-minéral de surface, spécialement dans le cas des milieux avec une végétation formant des touradons.

7.3 LE FACTEUR SOL

A) Généralités

Les sols hydromorphes sont caractérisés par des phénomènes de réduction ou de ségrégation locale du fer et du manganèse, liés à une saturation temporaire ou permanente des pores par l'eau, ce qui provoque un déficit prolongé en oxygène (DUCHAUFOR 1977). Selon cet auteur, l'insuffisance d'oxygène dissous dans la nappe a pour conséquence non seulement la réduction et la mobilisation des oxydes de fer, mais à des degrés divers selon le pH et le Eh (potentiel

d'oxydo-réduction) de l'eau, mais encore, dans les cas extrêmes, un ralentissement de la décomposition de la matière organique fraîche et de l'humification.

Ces sols sont donc caractérisés par un régime hydrique particulier qui oriente les processus évolutifs et confère au profil des caractéristiques qui l'opposent aux profils développés dans des conditions climatiques et géologiques comparables, mais en milieu drainé. Par conséquent, l'étude de la dynamique des nappes prend toute son importance puisqu'elle apporte un critère fondamental de la classification de ces sols. Le chapitre 6 nous a montré qu'il existe deux types de nappes:

- 1) Nappes temporaires d'origine pluviale et de ruissellement de pied de falaise sur socle molaassique imperméable.
- 2) Nappes permanentes d'origine phréatique sur sédiments profonds plus ou moins filtrants.

La littérature nous montre que les processus d'hydromorphie engendrés par ces deux types de nappes sont différents en raison de leurs caractéristiques physico-chimiques opposées.

Dans le premier cas, la nappe est riche en oxygène et son Eh relativement élevé. L'hydromorphie n'y est que temporaire, puisqu'en été la nappe disparaît sans qu'une alimentation par ascension capillaire soit possible (nappe perchée). Ce type de nappe est caractéristique des pseudogleys.

Dans le second cas, la mobilité restreinte de la nappe (circulation latérale très lente et oscillations ne dépassant pas 1 mètre, contrairement aux nappes des sols alluviaux) fait que sa teneur en oxygène et son Eh sont inférieurs. La nappe persiste toute l'année dans le profil. En conditions très humides et réductrices, l'influence sur la matière organique est importante. Ce type de nappe caractérise les gleys et les tourbes.

B) Types de sols rencontrés

a) Les pseudogleys décrits dans ce travail se sont formés à la faveur du défaut de drainage externe (=latéral) et interne (=vertical) au niveau des replats de molasse au pied des falaises. Le socle de molasse constitue ainsi le plancher de la nappe (horizon Sd) qui se forme temporairement dans l'horizon supérieur, nettement plus poreux (horizon Sw). Ce plancher étant dû à une différence de porosité liée à l'existence d'une autre couche géologique, on parle de pseudogley primaire (DUCHAUFOR 1977, REHFUESS 1981 et MUECKENHAUSEN 1985). Il n'y a pas, dans notre cas, d'horizon d'accumulation d'argiles, provoqué par le lessivage en milieu désaturé (pseudogley secondaire).

Selon la littérature, le pH neutro-alkalin et le manque de composés organiques hydrosolubles et complexants (nappe peu agressive) empêchent une mobilisation importante du fer et l'apparition des taches rouille et plages déferriées typiques des pseudogleys, et ceci malgré un degré d'hydromorphie relativement important. Mais il est probable que cette discrétion des caractères morphologiques soit également liée à la jeunesse des sols. REHFUESS (1981) décrit une situation comparable avec un pseudogley primaire sur marnes riches en calcaire, dont le pH élevé et le degré d'altération faible n'ont occasionné qu'une infime libération de fer et de manganèse (voir également MUECKENHAUSEN et ZAKOSEK 1961).

Selon le degré d'hydromorphie de ces sols (lequel n'est pas précisé de manière satisfaisante par notre étude piézométrique), l'humus est un anmoor ou un anmoor-hydromull.

Ces sols sont apparentés aux pararendzines des pinèdes voisines.

b) Dans le cas des gleys et des tourbes, qui se rencontrent sur les sédiments meubles plus ou moins profonds, les phénomènes d'oxydo-réduction sont mieux marqués dans le profil, en dépit du pH voisin de la neutralité, et cela en raison du caractère plus réducteur des nappes. En l'absence d'acidité de la nappe (peu de composés organiques complexants), les caractères morphologiques et physico-chimiques du profil dépendent essentiellement des mouvements et du Eh de la nappe. On peut ainsi reconnaître un horizon Gr (gley réduit), caractérisé par une hydromorphie permanente et un horizon Go (gley oxydé), qui correspond à peu près à la zone de battement de la nappe (pour plus de détails, voir REHFUESS 1981).

La littérature nous montre que, dans le cas de l'horizon Gr, le fer libre est réduit en fer ferreux (il en va de même pour le manganèse qui est réduit en Mn^{2+}). Cette forme du fer échangeable s'immobilise rapidement sous la forme de $FeCO_3$ peu soluble ou celle d'un sel complexe appelé vivianite, qui confère la teinte verdâtre à l'horizon.

Dans le cas de l'horizon Go, l'aération de l'horizon permet une oxydation du fer qui précipite en formant des taches rouille (hydrates ferriques). SCHAEFER (1967) a montré que la mobilisation du fer ferreux (produit en milieu réducteur) était liée à la production de CO_2 dans l'horizon humifère. Ce processus intervient quand la nappe est à son niveau le plus bas et que l'activité biologique de l'humus (hydromull ou mull) est très forte. L'eau de pluie entraîne alors le CO_2 vers l'horizon Gr et solubilise le fer sous la forme $Fe(HCO_3)_2$, qui migre vers le haut par l'ascension capillaire et s'oxyde plus haut dans le profil sous la forme $Fe(OH)_3$. On observe le même phénomène pour le système calcaire-bicarbonate de Ca. C'est ainsi que se forment les nodules ferriques et les concrétions calcaires des gleys très aérés, à forte activité biologique.

Selon la classification de RUECKENHAUSEN (1985), on peut distinguer:

- Le gley oxydé peu humifère avec une oscillation importante de la nappe (entre 0,4 et 1 m de profondeur environ). L'horizon Go est bien développé. Les sous-types sont, par exemple, le gley riche en oxygène (pas d'horizon Gr), le gley riche en matière organique (entre 10 et 15% dans l'horizon de surface), le gley riche en fer (concrétions), le gley riche en calcaire (horizon Gca), etc.
- Le gley oxydé humifère ("Hassgley") avec une nappe moins fluctuante (entre 0 et 0,6 m de profondeur). L'horizon Go est mal développé et la dégradation de la matière organique ralentie.
- Le gley réduit à anmoor avec une nappe oscillant entre 0 et 0,6 m de profondeur. L'horizon Go est absent et l'humus est du type anmoor avec 15 à 30% de matière organique (début de tourbification). En période d'assèchement, l'humus passe d'une structure cohérente à une structure grumeleuse. Le sous-type gley à anmoor calcaire évolue vers le "Tschernitz" avec l'assèchement.
- Le gley tourbeux ("Moorgley") avec une nappe élevée et stable. Le profil est marqué par un horizon organique (>30% de matière organique) ne dépassant pas 20 cm. En milieu calcaire on distingue le sous-type gley tourbeux de bas-marais.
- La tourbe, qui présente un horizon organique (>30% de matière organique) dépassant 20 cm. En milieu riche en éléments minéraux (calcaire), on parle d'une tourbe eutrophe ou de bas-marais.

C) Les humus

Les types d'humus, pour l'ensemble des sols, vont de l'anmoor au mull calcique.

L'anmoor se développe à partir d'une gyttja eutrophe, lors de son assèchement temporaire. La gyttja eutrophe constitue ainsi le stade initial subhydrique de la séquence pédologique (p. ex. dans la roselière). Elle est formée par la sédimentation de résidus végétaux, de substances humiques et d'argiles dans des eaux eutrophes, riches en oxygène (SCHAEFER 1962, 1967, MUECKENHAUSEN 1985).

L'anmoor présente un humus voisin de la gyttja: des éléments minéraux fins sont mélangés intimement avec la matière organique bien humifiée, constituée en bonne partie par des résidus excrémentiels d'animaux aquatiques (éléments coprogènes). L'apport de matière organique est assuré par la masse considérable des hygrophytes, dont l'humification est rapide (à l'inverse de la minéralisation) SCHAEFER (1962, 1967). Cet humus est caractérisé par une alternance de conditions d'aérobiose et d'anaérobiose liées au régime hydrique. Sa structure est plastique, fondue et pâteuse (voir aspects physico-chimiques de cet humus chez SCHAEFER 1962, 1967).

Par réduction de la durée de l'état de saturation en eau et par l'apparition d'une phase sèche, l'anmoor évolue rapidement en hydromull calcique SCHAEFER (1967). Cet humus présente une grande activité biologique: la faune aquatique est remplacée par une faune terrestre qui brasse efficacement l'horizon supérieur, de couleur gris-noir. Il en résulte une structure grumeleuse, nettement plus poreuse et aérée. Mais les alternances de gel et dégel, de dessiccation et réhumidification, sont à l'origine d'une certaine variabilité de la structure au cours des saisons (SCHAEFER 1967).

Le terme le plus sec de la séquence pédologique dans les marais est représenté par le mull calcique. Dans ce cas, l'aérobiose est permanente et l'activité biologique très importante. Le brassage biologique devient très intense, ce qui a pour conséquence un entraînement de la matière organique en profondeur (SCHAEFER 1962). En été, la surface du sol présente un certain déficit en eau dont l'importance écologique est capitale. L'humification de la matière organique est encore rapide, comme dans l'anmoor, mais sa minéralisation est maintenant activée. La structure est granuleuse en permanence.

Quant aux tourbes que nous avons observées, elles sont encore très jeunes et peu décomposées (type fibrist). Dans ce cas, l'assèchement quasi inexistant en surface empêche une forte humification.

D) Conditions de fertilité

Les conditions de fertilité des sols hydromorphes ont été étudiées par plusieurs auteurs dont on peut citer LEON (196B), WILLIAMS (1968), YERLY (1970), BOLLER-ELMER (1977), ELLENBERG (1977) et BAILLON et al. (1985) pour la question de l'azote, ainsi que WILLIAMS (196B) et EGLOFF (1983) pour celle du phosphore. Plusieurs auteurs abordent la relation trophique entre sol et plantes par des cultures expérimentales BRADSHAW et al. (1958, 1960a, 1960b, 1964), JAMES (1962), BOATMAN (1962), VEERKAMP et al. (1980, 1982a, 1982b). Dans notre cas, nous avons orienté la caractérisation physico-chimique des sols vers l'aspect pédologique. L'aspect écologique (ou édaphologique) de la chimie des sols demande en effet des études plus fines qui tiennent compte de la variabilité temporelle des différents paramètres et nécessitent, dans certains cas, des méthodes particulières capables de mesurer la disponibilité réelle des éléments nutritifs (technique de l'incubation in vitro et in situ employée pour l'étude suivie de l'accumulation de l'azote ammoniacal et nitrique).

De façon très générale, on peut dire que les pseudogleys primaires à pH neutre et complexe saturé en bases sont bien fournis en potassium, phosphore, calcium et magnésium, mais modérément pourvus en azote lorsque les inondations sont importantes (REHFUESS 1981). Dans le cas des gleys, les conditions de fertilité sont généralement bonnes en présence de mull ou hydromull, et défavorables en présence d'anmoor (DUCHAUFOR 1977).

Pour des milieux comparables (dont non fumés), les travaux de LEON (1968), WILLIAMS (1968) et YERLY (1970) ont montré que l'accumulation d'azote minéral est faible dans le cas des sols peu organiques, alors que les sols avec un contenu en matière organique plus grand que 25% présentent une bonne activité minéralisatrice de l'azote. La teneur en eau des sols joue ici un rôle déterminant. Les sols les plus humides n'accumulent pratiquement que l'azote ammoniacal, tandis que les sols mieux aérés (saison estivale) présentent essentiellement de l'azote nitrique. Mais dans les cas extrêmes d'asphyxie des sols organiques, on observe le phénomène de la dénitrification. A l'inverse, l'assèchement estival excessif jusqu'au point de flétrissement permanent (ce qui n'est jamais le cas nos milieux) pourrait ralentir la nitrification.

L'importance du phosphore a été soulignée par WILLIAMS (1968) et EGLOFF (1983), spécialement pour les groupements du Molinion et du Calthion. Selon ces auteurs, ce paramètre chimique joue un rôle au moins aussi important que l'azote, sinon plus, dans le déterminisme de cette végétation. Selon EGLOFF (1983), qui cite de nombreux auteurs, le phosphore assimilable reste peu abondant dans les sols peu organiques des prairies de bas-marais (*Caricion davallianae* et Molinion). Il pourrait en être autrement dans les sols organiques où interviennent des colloïdes organo-minéraux (humates et fulvates) qui favorisent la mobilité des phosphates, et où l'anaérobiose peut contribuer à la mise en solution de cet élément (BAYLEY et al. 1985, WHIGHAM et BAYLEY 1978 in: BAYLEY et al. 1985). Il est à noter que le phosphore organique subit, comme l'azote, des cycles de minéralisation et d'immobilisation (BORNEAU et SOUCHIER 1979). Les réserves de phosphore minéral sont toujours très grandes (contrairement au cas de l'azote), mais une infime partie prend la forme disponible (ion orthophosphorique).

Le potassium, s'il est généralement présent en quantité suffisante dans les sols minéraux (et en particulier argileux), peut devenir plus rare dans les sols riches en matière organique (KLAPP 1971 et BEROUD 1975 in: EGLOFF 1983).

Il faut encore souligner que le fauchage régulier de la végétation en automne (avec évacuation de la litière) contribue à l'appauvrissement des sols en azote, ceci particulièrement dans le cas des sols peu organiques (fauchés de préférence, car mieux praticables). C'est là précisément une explication du maintien de certaines associations végétales comme le Molinietum ou l'Orchio-Schoenetum nigricantis. La pauvreté des sols en éléments nutritifs garde à l'écart les espèces concurrentes plus exigeantes, tandis que les principales espèces établies ont un cycle interne de l'azote et du phosphore qui leur permet de mettre en réserve ("translocation") ces minéraux (et probablement d'autres) dès la fin de l'été. Elles acquièrent ainsi une relative indépendance par rapport au sol (voir à ce propos GRABHERR 1942 et CHWASTEK 1963, cités par LEON 1968, LOACH 1968, ELLENBERG 1977, CHAPIN et al. 1980, BAYLY et O'NEILL 1972, BERNARD et al. 1977, 1979, ainsi que de nombreuses autres références dans

EGLOFF 1983 et GANZERT 1984). C'est la raison pour laquelle un fauchage précoce porte préjudice à ce type de végétation, en affaiblissant les plantes. A l'inverse, après cessation du fauchage, on peut observer une autofumure qui entraîne progressivement un changement de composition floristique (selon LEON 1968, un Molinietum évolue ainsi vers un Filipenduletum).

La question de la fertilité des sols sera reprise dans les chapitres concernant l'hydrochimie et la minéralomasse (Chap. 8 et 10).

7.4 DESCRIPTION DES PROFILS

Après avoir rappelé les principes théoriques de base et situé nos sols dans la classification systématique, nous allons passer à une description plus détaillée. Les profils sont présentés dans l'ordre d'hydromorphie décroissante, en prenant d'abord les sols développés sur sédiments meubles plus ou moins profonds (nappe phréatique permanente), puis les sols formés sur molasse (nappe pluviale temporaire).

7.4.1 Tourbe eutrophe (Soil Taxonomy: Hydric Medifibrist)

A) Conditions d'échantillonnage

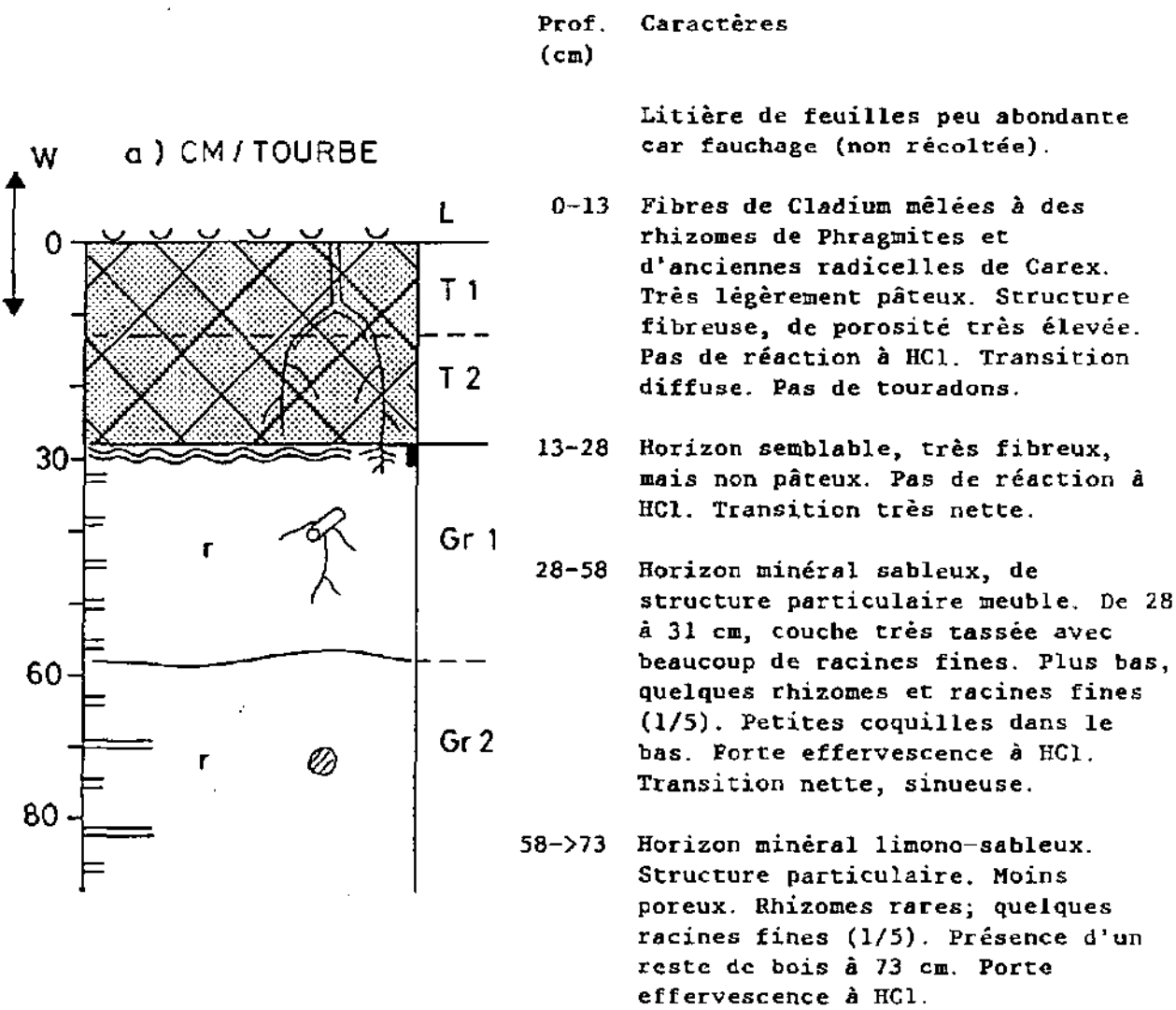
Carré permanent: CM/tourbe
Date: 14.3.1984
No du profil: 21
No des échantillons: S00083 - S00086

B) Conditions stationnelles

Localisation: Réserve de Cheyres, Châbles (FR)
Coordonnées: 551.590/186.875
Altitude: 429,89

Topographie: Replat en arrière de la dune côtière
Roche-mère: Dépôts lacustres sableux
Végétation: Cladietum marisci sur tourbe

C) Description du profil



Horizon	pH	Calc. eau	Calc. tot.	Ca éch. méq./100g	Mg éch. méq./100g	K éch. méq./100g	Na éch. méq./100g	S méq./100g	Fe %	Ta %	Fe MJ %	Al MJ %	Ta MJ %	Al MJ %	NH ₄ -N mg/100g	NO ₃ -N mg/100g	P ₂ O ₅ %
T 1	7,1	,0	,0	48,90	11,20	,88	1,10	62,1	1,16	1,52	,58	,20	42,00	40,59	,37		
T 2	8,1	,0	,0	37,68	7,98	,55	1,28	47,5	,83	1,05	,29	,05			,33		
Gr 1	7,8		11,8	11,68	,62	,06	,26	12,6	,48	,75	,10	,00			,12		
Gr 2	7,4	5,1	21,0	14,52	1,18	,05	,28	16,0	1,33	1,98	,12	,05			,18		

E) Remarques générales

Ce profil est le plus hydromorphe de la série sur sédiments meubles. Le sol est inondé en permanence. La tourbe en formation est constituée principalement de fibres de *Carex elata* (radicelles, gaines, etc.), alors que la végétation est dominée par *Cladium mariscus*. Ceci indique un changement récent de végétation, au cours duquel *Cladium mariscus* aurait envahi cette zone autrefois dominée par *Carex elata*. Une des hypothèses de succession végétale du *Caricetum elatae* au *Cladietum marisci*, établie par analyse des relevés floristiques (Fig. 18), est confirmée ici par l'analyse pédologique.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- Pas de squelette

b) Texture:

- Grossière, avec une nette différence entre les 2 horizons de gley réduit (texture respectivement sableuse et limono-sableuse).

- L'absence d'un horizon intermédiaire d'anmoor s'explique par la pauvreté en argiles (moins de 4% de la terre fine et rapport A/S+L très bas, défavorable à la formation d'un complexe argilo-humique). La tourbe est directement superposée aux horizons de sable. Ceci confirme aussi l'hypothèse d'une évolution végétale du *Nymphaeion* au *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa*, sans groupements intermédiaires (une roselière aurait laissé une trace pédologique à la base de l'horizon T 2).

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- Forme la presque totalité des horizons de surface (plus de 80%) qui ne sont pas contaminés par des éléments minéraux allochtones. Elle est aussi présente dans les gleys (M.O. héritée, sous forme de racines).

- L'azote total, exprimé en % du poids sec, est important dans la tourbe, mais ne le serait plus si l'on tenait compte des densités apparentes des sols.

- Le C/N élevé est typique d'une tourbe eutrophe peu évoluée. Il est comparable à celui de la tourbe eutrophe sur anmoor (CE-lasioc.). Notons que les tourbes fossiles des forêts de la réserve naturelle de Cudrefin ont des C/N plus faibles (25 à 30), qui témoignent d'une humification importante en présence de calcium. Ce rapport est ainsi un bon indicateur des tourbes actives, en formation, et des tourbes fossiles, en voie de dégradation.

b) pH et calcaire:

- pH légèrement alcalin.
- Augmentation de la teneur en calcaire avec la profondeur; mais le calcaire actif reste peu important (absent dans la tourbe).

c) Bases échangeables:

- Teneurs élevées dans la tourbe (mais densité très faible!), avec une proportion importante de Mg (rapport Ca/Mg < 5), tendance qui ne se retrouve pas en profondeur (rapport 12 à 19). De façon plus générale, seuls les sols sur molasse et les horizons de tourbe en formation présentent un rapport Ca/Mg < 10. Les tourbes fossiles ont un rapport $\geq$ à 20. Le rapport Ca/K suit les mêmes règles.
- L'horizon T1 présente des teneurs supérieures à l'horizon T2. Le rapport C/N y est un peu plus faible, et la description du profil montre qu'il est légèrement pâteux et que sa couleur est différente. Cette hétérogénéité de la tourbe confirme l'hypothèse d'un changement récent de conditions écologiques et floristiques.

d) Formes du fer:

- Le fer Ta est dans la moyenne des valeurs pour l'ensemble des sols, alors que le fer MJ est spécialement bas.
- Par conséquent, le rapport FeTa/FeMJ est élevé. On trouve des rapports semblables dans l'horizon T de la tourbe eutrophe sur anmoor (CE-lasioc.), dans la tourbe fossile des forêts de la réserve naturelle de Cudrefin et dans quelques horizons profonds de gley réduit. Cette situation reflète le manque d'aération dans ces horizons.

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont de loin les plus élevées par rapport à l'ensemble des sols, ceci en raison de la faible densité apparente de la tourbe. Toutefois, par rapport à la tourbe eutrophe sur anmoor (CE-lasioc), les teneurs sont doubles, ce qui confirme l'hypothèse d'un changement récent des conditions écologiques.

7.4.2 Tourbe eutrophe sur anmoor (Soil Taxonomy: Hydric Medifibrist)

A) Conditions d'échantillonnage

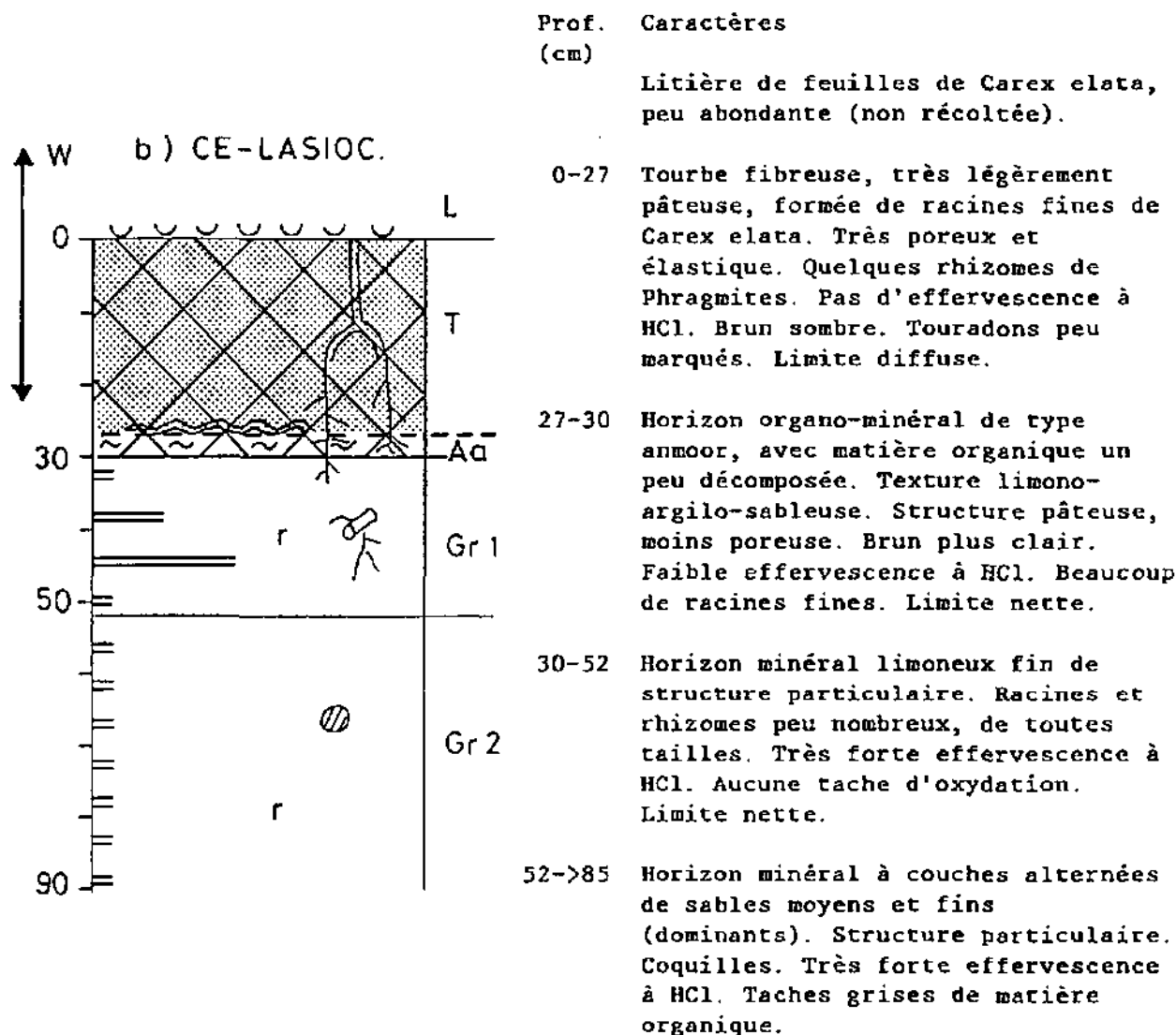
Carré permanent: CE-lasioc.
Date: 24.2.1983
No du profil: 12
No des échantillons: S00050 - S00053

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves de Portalban (FR)
Coordonnées: 563.650/197.275
Altitude: 429,81

Topographie: Replat en arrière de la dune côtière
 Roche-mère: Dépôts lacustres sableux
 Végétation: *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa*

C) Description du profil



D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	>2mm SG	SM	SP	LG	LF	A	Eau	P. eau	N.O.	C org.	N tot.	C/H
	cm			%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
T	27	50	5YR2/2	,0						85,5	87,4	79,4	46,19	1,14	40,5
As	30	51	5YR3/2	,0						62,5	16,2	17,2	10,00	,59	16,9
Gr 1	52	52	5 Y6/2	,0	,1	,8	26,6	17,4	35,6	19,4	24,5	1,0	1,3	,73	,01
Gr 2	>85	53	5 Y6/1	,0	,0	7,8	78,5	7,8	3,1	2,8	25,1	,8	1,4	,80	,03

Horizon	pH	Calc.	Calc.	Ca éch.	Mg éch.	K éch.	Na éch.	S	Fe	Ta	Fe	NJ	Al	Ta	Al	NJ	NH4-N	NO3-N	P2O5
	eau	act.	tot.	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	%	%	%	%	%	%	%	%	mg/ 100g	mg/ 100g	%
T	6,7	,0	,2	57,75	7,23	3,75	2,38	71,1	4,38	5,88	,30	,23	27,01	21,60	,28				
As	6,5		1,3	40,05	1,83	,10	,55	42,5	2,03	7,46	,34	,17			,16				
Gr 1	7,4	2,5	17,2	12,28	,33	,05	,18	12,8	,39	1,52	,10	,00			,12				
Gr 2	7,2	7,0	23,6	13,17	,58	,15	,37	14,3	,91	2,63	,10	,00			,11				

E) Remarques générales

Ce profil se trouve dans une situation identique à celui de la tourbe eutrophe (CM/tourbe). Le niveau d'eau y est très constant, proche de la surface, mais une légère baisse est perceptible en été. La formation de tourbe est active et forme un horizon homogène qui surmonte un petit horizon d'anmoor de 3 cm d'épaisseur. Celui-ci, inexistant dans le profil précédent, aurait pu se former sous l'influence d'un régime hydrique différent, avec des périodes d'assèchement.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- Pas de squelette

b) Texture:

- Les 2 horizons de gley sont fort différents, avec une texture limoneuse fine pour le premier, et nettement sableuse pour le second. La présence d'argiles en quantité non négligeable entre 30 et 52 cm (20%) a permis la création d'un horizon intermédiaire d'anmoor.

- L'horizon Gr1, par sa texture fine, contribue certainement à la pérennité de la nappe en été, même si d'autres facteurs peuvent intervenir (ruisseau, sédiments profonds imperméables). Cette hypothèse est confirmée indirectement par l'étude du gley oxydé humifère à hydromull (OS-Gal.) qui se trouve à proximité, à une altitude identique. Dans ce cas, le sol présente un assèchement plus marqué en été car les horizons sont très sableux jusqu'à 90cm de profondeur, où apparaît alors une couche de texture plus fine (Horizon Gr2), de même type (probablement le même alluvionnement) que l'horizon Gr1 dont il est question. Les niveaux minima des nappes dans ces deux milieux correspondent en effet à la profondeur de cette strate d'alluvionnement peu perméable.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- Environ 80% dans la tourbe (tourbe peu contaminée par des éléments minéraux allochtones) et 17% dans l'anmoor.
- Le rapport C/N est de 40 dans la tourbe (tourbe peu évoluée) et 17 dans l'anmoor.

b) pH et calcaire:

- Les pH sont très légèrement acides dans la tourbe et l'anmoor (6,7 et 6,5). Ce sont les valeurs les plus "basses" pour les marais!
- Le calcaire total augmente avec la profondeur, mais il y a peu de calcaire actif (rien dans la tourbe).

c) Bases échangeables:

- La teneur en bases décroît avec la profondeur, ce qui est plus un effet de l'augmentation de la densité apparente qu'une augmentation réelle.
- Les rapports Ca/K et Ca/Mg sont très faibles dans l'horizon holorganique, comme ils l'étaient déjà dans la tourbe du profil précédent.

d) Formes du fer:

- Le rapport FeTa/FeMJ est très élevé dans les 2 horizons organiques (asphyxie).

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont élevées dans l'absolu, mais plutôt basses pour des horizons holorganiques à densité apparente faible. Le caractère méaotrophe du groupement apparaît surtout par rapport au profil précédent, nettement eutrophe.

7.4.3 Gley réduit à anmoor tourbeux (Soil Taxonomy: Histic Humaquept)

A) Conditions d'échantillonnage

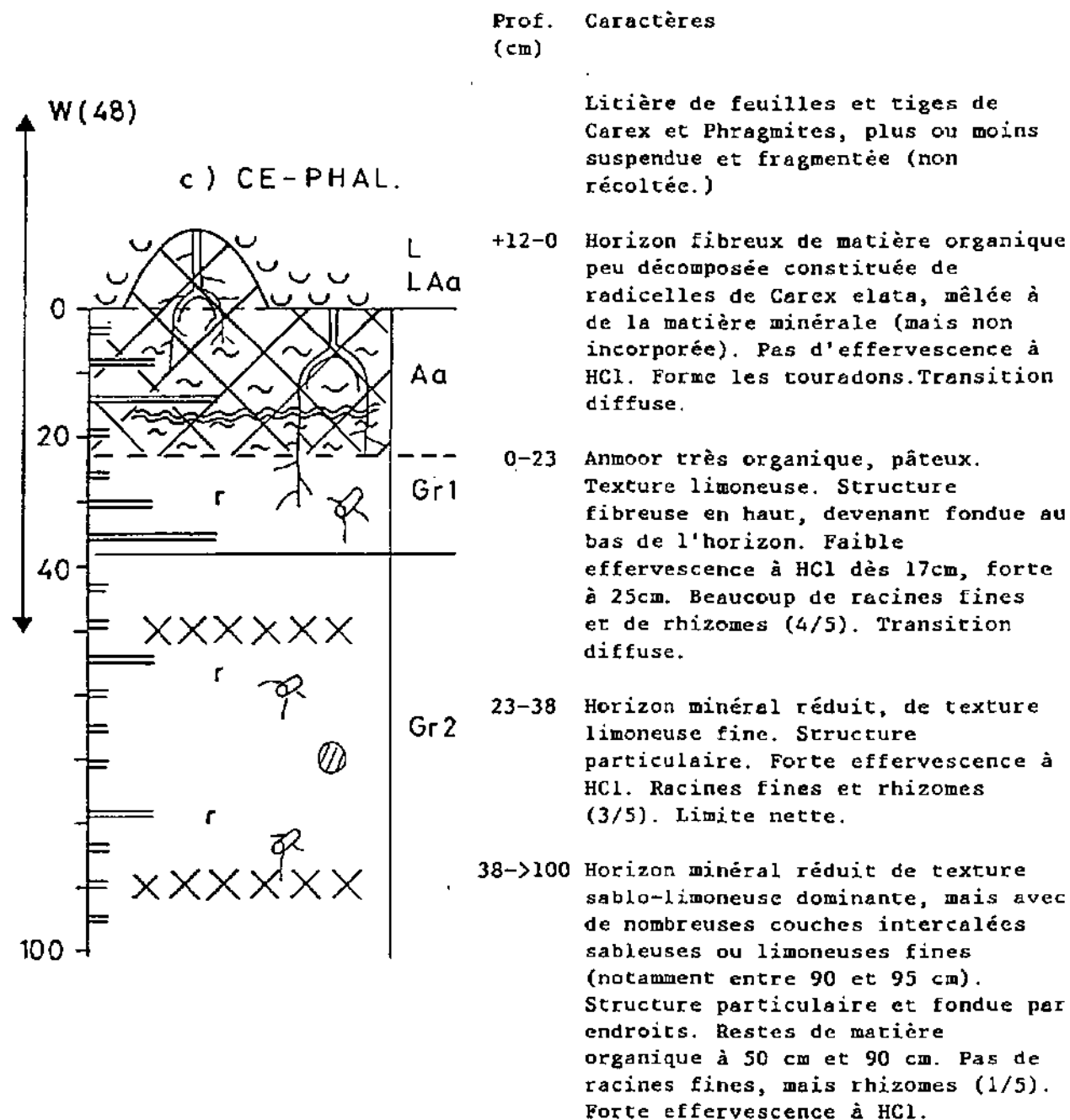
Carré permanent: CE-Phal.
Date: 10.3.1983
No du profil: 15
No des échantillons: S00060 - S00063

B) Conditions stationnelles

Localisation: Réserve de Cudrefin (VD)
Coordonnées: 569.790/202.940
Altitude: 429,44

Végétation: Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea

C) Description du profil



D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No écb.	Munsell	>2mm SG	SM	SP	LG	LP	A	Bas	P.feu	N.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm			%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
LAA	0	60	10YR3/2	,0						15,4	39,2	28,9	16,29	1,03	16,3
Aa	23	61	10YR3/2	,0	,1	1,5	33,2	22,4	26,2	16,6	69,9	24,2	23,6	13,20	,86 15,9
Gr 1	38	62	5Y4/2	,1	,2	,4	31,8	18,4	32,4	16,8	30,5	2,4	2,0	1,19	,02
Gr 2	>100	63		,0	5,9	33,3	41,2	6,2	6,4	6,5	14,0	1,6	1,5	,90	,04

Horizon	pH	Calc.	Ca écb.	Mg écb.	K écb.	Ba écb.	S	Fe	Ta	Fe MJ	Al	Ta	Al MJ	NB4-N	NO3-N	P2O5
	eau	act.	tot.	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	%	%	%	%	%	%	mg/ 100g	mg/ 100g	%
LAA	7,3	4,5	8,1	36,23	1,03	,23	,25	37,7	2,12	4,45	,46	,31	39,34	32,09	,28	
Aa	6,9	3,8	12,1	35,28	,89	,12	,21	36,5	2,61	5,78	,41	,22			,25	
Gr 1	7,8	5,3	25,1	13,07	,25	,04	,08	13,4	,44	1,52	,10	,18			,09	
Gr 2	7,4	3,0	36,6	11,53	,21	,04	,04	11,8	1,34	1,23	,18	,05			,08	

E) Remarques générales

Ce profil est situé à proximité du lac, ce qui en fait le plus influencé par les variations du niveau du lac (fortes inondations). Formé à l'extrême limite nord de l'ancien delta de l'Aar, il présente des dépôts d'origine fluviale et lacustre.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- Pas de squelette

b) Texture:

- Elle est de type limoneuse dans les horizons Aa et Gr1, et sablo-limoneuse en dessous. Une bonne proportion d'argiles permet la formation d'un anmoor qui présente un caractère tourbeux par accumulation de matériel organique non décomposé. La proportion importante de limons et d'argiles, ainsi que l'alternance de nombreuses couches à texture différenciée dans l'horizon Gr2, témoignent de l'origine mixte de ces sédiments.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- La matière organique atteint 29% en surface de l'horizon organo-minéral (aspect tourbeux de l'anmoor), et 24% en dessous (anmoor seul). Par rapport aux deux sols tourbeux précédents, on constate une meilleure incorporation de la matière organique au substrat minéral. Ce phénomène est lié à l'assèchement estival du sol (plus forte activité biologique).
- Le rapport C/N est d'environ 16 (un peu plus élevé dans la partie supérieure de l'anmoor).

b) pM et calcaire:

- Les pM sont voisins de la neutralité. Toutefois, d'une façon plus générale, on peut constater que les horizons de tourbe et d'anmoor tourbeux présentent les pH les plus faibles (parfois légèrement acides).
- Le calcaire total croît avec la profondeur, tandis que le rapport Calc. act./Calc. tot. suit la règle inverse.

c) Bases échangeables:

- Les teneurs sont plus importantes dans l'horizon organo-minéral (bon développement du complexe argilo-humique).
- Les valeurs du Mg et du K sont faibles et les rapports Ca/Mg et Ca/K très élevés (le rapport Ca/Mg est généralement plus élevé pour les sols de l'ancien delta de l'Aar).

d) Formes du fer:

- Le rapport FeTa/FeMJ est dans la moyenne des valeurs pour l'ensemble des sols. On constate que ce rapport est inférieur dans l'anmoor tourbeux par rapport à la tourbe (le *Caricetum elatae* se trouve sur les deux types de sols). Ceci confirme le degré d'évolution supérieur de l'anmoor tourbeux. Contre toute attente, ce rapport est un peu plus faible ici que dans l'anmoor et l'anmoor-hydromull de deux autres gleys.

e) Azote minéral:

- Les valeurs mesurées sont les plus élevées pour l'ensemble des sols (à l'exception de la tourbe eutrophe, où joue l'effet de la densité apparente!). Cette variante à *Phalaris arundinacea* du *Caricetum elatae* apparaît ainsi comme le groupement le plus nitratophile. Cela confirme les constatations faites lors de l'analyse floristique (Chap. 5).

7.4.4 Gley réduit à anmoor (Soil Taxonomy: Mollic Haplaquept)

A) Conditions d'échantillonnage

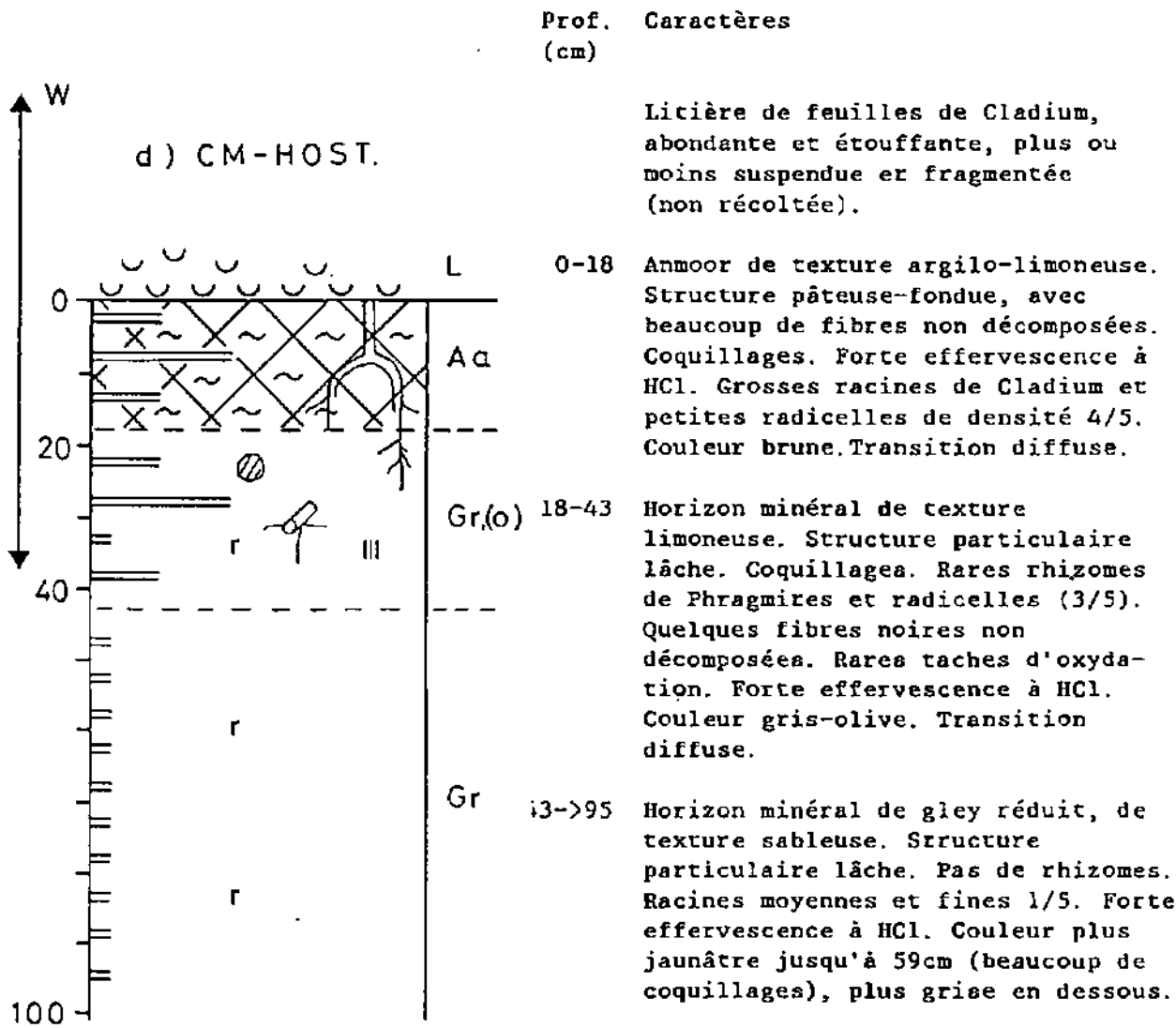
Carré permanent: CM-host.
Date: 3.1983
No du profil: 16
No des échantillons: S00064 - S00066

B) Conditions stationnelles

Localisation: La Rochette, Cheyres (FR)
Coordonnées: 549.785/185.150
Altitude: 429,65

Topographie: Replat en arrière de la dune côtière
Roche-mère: Dépôts lacustres sableux
Végétation: *Cladictum marisci*, var. à *Carex hostiana*

C) Description du profil



D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	>2mm	SG	SM	SP	LG	LF	A	Eau	P.feu	N.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm			%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
Aa	10	64	10YR4/3	,0	,9	2,4	5,3	8,1	35,2	48,3	75,5	24,6	21,7	12,59	,80	15,7
Gr.(o)	43	65	5 Y5/2	,0	2,2	11,1	23,6	22,8	23,5	16,8	29,0	1,6	1,4	,81	,05	
Gr	>95	66	5 Y5/1	,0	3,9	85,0	5,1	1,5	1,1	3,2	22,2	,4	,7	,40	,02	

Horizon	pH	Calc.	Calc.	Ca éch.	Mg éch.	K éch.	Na éch.	S	Fe	Ta	Fe	MJ	Al	Ta	Al	KJ	NH4-N	NO3-N	P2O5
	eau	act.	tot.	még./	még./	még./	még./	még./									mg/	mg/	%
		%	%	100g	100g	100g	100g	100g	%	%	%	%	%	%	%	%	100g	100g	%
Aa	2,6	21,5	48,2	27,10	3,10	,28	,27	30,8	4,66	2,15	,27	,20	,20	11,53	9,92	,29			
Gr.(o)	8,3	7,5	21,5	12,13	,78	,09	,09	13,1	,43	1,43	,12	,00							,13
Gr	8,4	4,3	11,7	10,78	,38	,04	,11	11,3	,49	,47	,10	,00							,08

E) Remarques générales

Ce profil présente des conditions hydrodynamiques très semblables au gley réduit à anmoor tourbeux (CE-Phal.), mais l'aération un peu meilleure de l'horizon de surface augmente l'activité de l'humus. Celui-ci conserve néanmoins un taux de matière organique important. La formation de l'anmoor est rendue possible par une texture argilo-limoneuse en surface.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- Pas de squelette

b) Texture:

- La texture est très fine en surface (48% d'argiles, valeur la plus élevée pour l'ensemble des sols, et 35% de limons fins). A noter une absence quasi totale de sables dans l'horizon d'anmoor (9% au total). Les conditions sont ainsi idéales pour la formation d'un anmoor (argiles et matière organique en quantité suffisante, nappe légèrement fluctuante, comme en témoigne l'horizon Gr(o)).

- L'horizon sous-jacent Gr(o) est lui plus grossier, de texture limoneuse, avec un certain équilibre des classes granulométriques.

- La superposition des horizons à texture très fine à un horizon entièrement sableux montre l'action du ruisseau situé à proximité, qui a recouvert de ses alluvions les sédiments lacustres.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- La teneur en matière organique est encore élevée, bien que sensiblement plus faible que celle du profil précédent à anmoor tourbeux. Le C/N de 16 est du même ordre de grandeur.

b) pH et calcaire:

- Les pH sont alcalins, et passent de 7,6 en surface à 8,4 en profondeur.
- L'horizon de surface est nettement plus riche en calcaire (total + actif).

c) Bases échangeables:

- La somme des bases échangeables est semblable à celle que l'on trouve dans les autres marais non tourbeux (plus importante en surface en raison de l'importance des argiles et de l'humus). En revanche, les rapports Ca/K et surtout Ca/Mg de l'horizon de surface sont faibles et s'apparentent nettement à ceux trouvés dans les stations, non boisées ou forestières, situées sur molasse ou dans la zone d'influence d'un ruisseau. Le caractère allochtone du matériel ayant formé l'horizon d'anmoor est confirmé, pour autant que ces rapports soient de bons indicateurs d'origine du matériel(?). En profondeur, ces rapports sont ceux observés généralement dans les sables lacustres.

d) Formes du fer:

- Le fer Ta est très important dans l'anmoor, ce qui indique une certaine asphyxie dans l'humus.

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont dans la moyenne par rapport aux autres sols. Toutefois, elles sont nettement plus faibles que dans le gley réduit à anmoor tourbeux, lequel profite de l'influence directe du lac.

7.4.5 Gley oxydé humifère à anmoor-hydromull (Soil Taxonomy: Typic Naplaquoll)

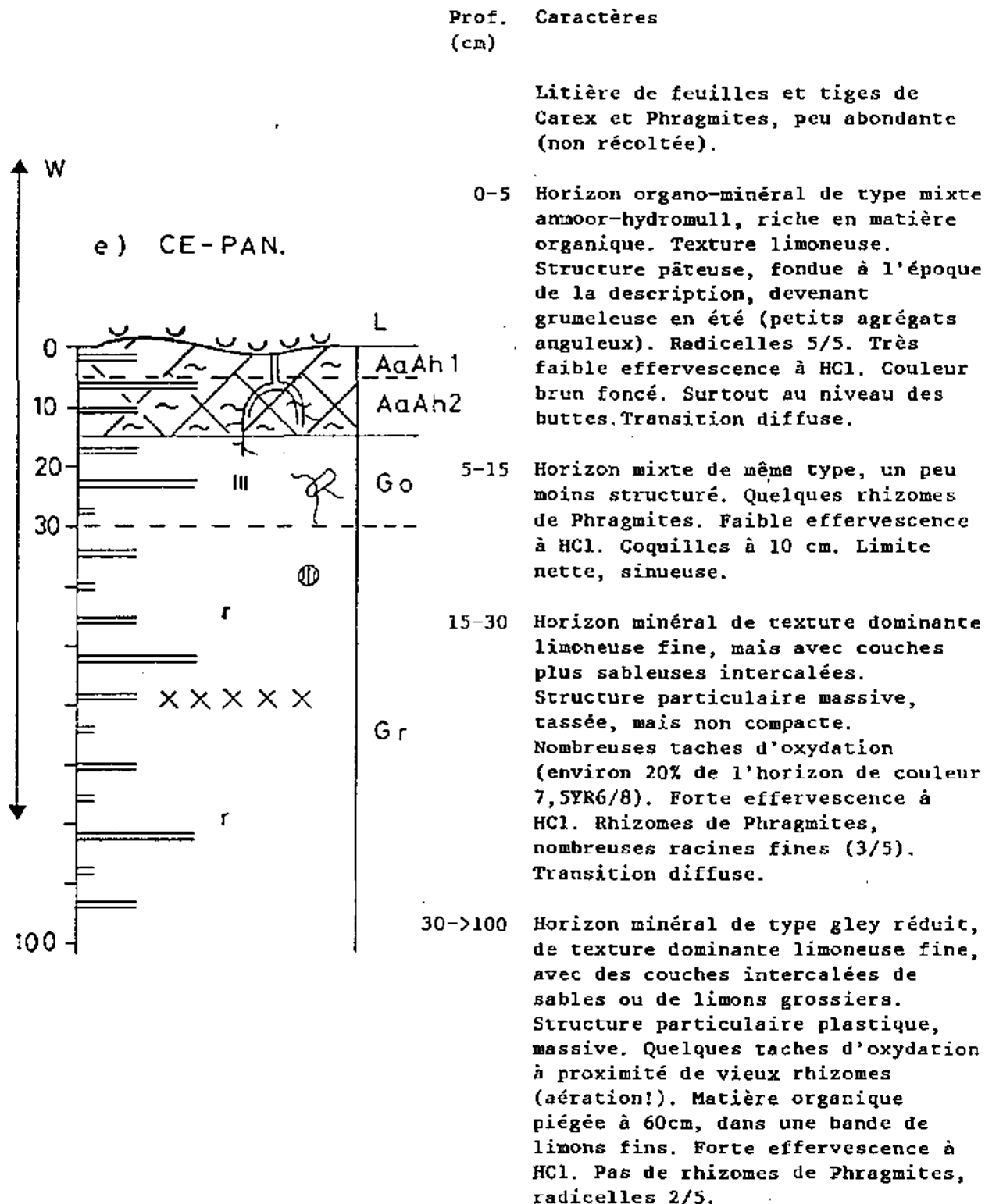
A) Conditions d'échantillonnage

Carré permanent: CE-pan.
Date: 15.2.1983
No du profil: 10
No des échantillons: S00040, S00042-S00044

B) Conditions stationnelles

Localisation: Réserve de Cudrefin (VD)
Coordonnées: 570.015/202.940
Altitude: 429,63
Topographie: Ancien delta d'alluvionnement de l'Aar
Roche-mère: Dépôts lacustres et fluviaux limoneux
Végétation: Caricetum elatae, var. à Carex panicea

C) Description du profil



D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	>2mm	SC	SM	SF	LG	LP	A	Eau	P.feu	N.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm				%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Aa-Ah 1	5	40		0	,1	6,0	36,6	23,0	11,5	22,8	62,4	22,1	19,9	11,59	,67	17,3
Aa-Ah 2	15	42	10YR3/1	,0	,5	7,7	22,5	23,6	22,2	23,5	69,5	17,8	16,4	9,56	,66	14,5
Co	30	43	5 Y5/1	,0	,0	,5	22,9	26,8	29,1	20,7	32,2	2,7	3,9	2,29	,09	
Gr	>100	44	2.5 Y4/0	,0	,1	1,0	36,6	27,8	22,4	12,2	33,2	2,6	3,2	1,85	,08	

Horizon	pH	Calc.	Calc.	Ca éch.	Mg éch.	K éch.	Na éch.	S	Fe	Ta	Fe HJ	Al	Fe	Al	HJ	HE4-R	NO3-N	P2O5
	eau	act.	tot.	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	még./ 100g	%	%	%	%	%	%	%	mg/ 100g	mg/ 100g	%
Aa-Ah 1	7,6	2,8	9,8	30,09	,73	,26	,34	31,4	1,42	2,60	,50	,12	8,51	6,13	,23			
Aa-Ah 2	7,3	5,3	13,5	33,53	,84	,28	,29	34,9	1,99	4,08	,50	,15			,24			
Co	7,8	7,5	29,3	18,31	,37	,08	,15	18,9	,80	2,63	,35	,05						
Gr	7,5	7,0	33,6	17,51	,42	,07	,15	18,2	1,24	1,49	,28	,05			,16			

E) Remarques générales

Ce profil est formé sur l'ancien delta de l'Aar. L'importance du matériel alluvionnaire par rapport aux sédiments lacustres est montré par la texture fine dominante ainsi que par la stratification par différents matériaux. On observe notamment un "horizon" limoneux avec de la matière organique enfouie. L'humus est du type mixte, anmoor en période humide et hydromull en période sèche (surtout en été). Cette particularité est mise en évidence non seulement par la description de terrain, mais aussi par certains caractères analytiques. La végétation est également du type mixte puisqu'il s'agit d'une association du Magnocaricion avec tendance au Caricion davallianae.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- Pas de squelette

b) Texture:

- Elle est relativement fine sur tout le profil, allant du limono-argileux au limoneux fin. La texture sablo-limoneuse typique des dépôts lacustres n'apparaît pas. Mais l'aération du profil et la formation de l'hydromull est facilitée par la présence de sables fins (environ 30% du matériel).

G) Caractères chimiques

a) Matière organique

- La quantité de matière organique dans l'horizon organo-minéral atteint 16 à 20%, ce qui indique une bonne minéralisation.
- Le rapport C/N va de 17, dans l'horizon AaAh 1 où l'apport de matière organique est régulier, à 15 dans l'horizon sous-jacent.
- Le passage anmoor-hydromull, qui se concrétise par la formation des agrégats, est lié à l'alternance de dessiccation et réhumidification ainsi que de gel et dégel que connaît la surface du sol (voir à ce propos SCHAEFER 1967). Ces phénomènes sont encore plus marqués sur les buttes. Le gel hivernal y est possible grâce à l'absence d'inondation à cette époque.

b) pH et calcaire:

- Les pH sont légèrement alcalins.
- Le calcaire augmente avec la profondeur. L'appauvrissement de l'horizon de surface peut s'expliquer par une dissolution et un entraînement du calcaire, en relation avec le CO₂ dégagé lors de l'activité biologique de l'hydromull et le battement de la nappe (SCHAEFER 1967).

c) Bases échangeables:

- Les valeurs sont moyennes pour les marais, et décroissent avec la profondeur.
- Le rapport Ca/Mg est très élevé, ce qui semble caractéristique des dépôts fluviaux de l'ancienne Aar.
- Le rapport Ca/K est lui en revanche plutôt faible, au moins dans les horizons humifères (rôle du lessivage des végétaux?).

d) Formes du fer:

- Le rapport FeTa/FeMJ est comparable à celui des autres sols avec anmoor. De façon générale, dans l'anmoor il est plus faible que dans les tourbes, mais plus grand que dans le mull (gley oxydé peu humifère à mull, MO-host.). Ceci est correct au point de vue de l'état d'évolution de la matière organique.

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont très basses, ce qui n'est pas étonnant pour un sol peu organique (par comparaison au gley réduit à anmoor tourbeux) (voir discussion sous 7.3).

7.4.6 Gley oxydé humifère à hydromull (Soil Taxonomy: Typic Haplaquoll)

A) Conditions d'échantillonnage

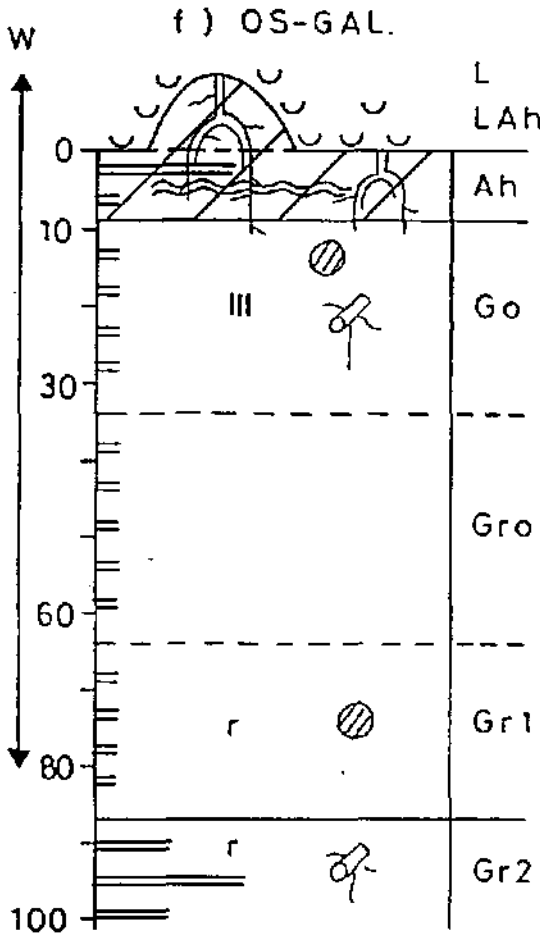
Carré permanent: OS-Gal.
Date: 24.2.1983
No du profil: 11
No des échantillons: S00045 - S00049

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves de Portalban (FR)
Coordonnées: 563.415/197.025
Altitude: 429,83

Topographie: Replat en arrière de la dune côtière
Roche-mère: Dépôts lacustres sablo-limoneux
Végétation: Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre

C) Description du profil



Prof. Caractères
(cm)

Litière de feuilles de *Schoenus* essentiellement, abondante et étouffante, plus ou moins suspendue et fragmentée (non récoltée).

+10-0 Touffe fibreuse formée de gaines et racines non décomposées de *Schoenus* et *Molinia*, mêlées à des particules organo-minérales (présence de grains de sable et de micro-agrégats stables). Texture limono-argilo-sableuse. Pas d'effervescence à HCl, sauf sur les grains de sable. Couleur brun-noir (héritée de la végétation). Transition diffuse.

0-9 Hydromull brun-noir, de structure grumeleuse fine, avec micro-agrégats peu stables. Texture sablo-limoneuse. Porosité forte. Racines fines, moins nombreuses. Effervescence nulle à faible à HCl. Limite nette.

9-34 Horizon minéral sablo-limoneux, avec quelques taches d'oxydation. Structure particulière. Quelques racines fines et rhizomes. Coquilles. Forte effervescence à HCl. Quelques taches brunes de nature organo-minérale. Transition diffuse.

34-64 Horizon minéral de transition avec teinte plus foncée, absence de taches d'oxydation. Sinon semblable à l'horizon Go. Limite diffuse. (Non récolté.)

64-87 Horizon minéral sablo-limoneux, gris foncé, avec taches très sombres. Structure particulière. Forte effervescence à HCl. Limite nette.

87->105 Horizon minéral limoneux fin, de structure particulière massive, plastique. Rhizomes. Forte effervescence à HCl.

D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	Ann	SG	SN	SF	LG	LF	A	Eau	P. feu	N.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm				%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
LAh	0	45	5YR2/1		,0	,3	35,8	29,0	3,2	8,4	23,2	67,8	15,3	22,6	13,12	,92 14,3
Ah	9	46	5YR2/1		,0	,4	49,1	33,5	2,8	6,0	8,3	64,9	25,1	23,0	13,35	,87 15,3
Go	34	47	5 Y6/3		,0	,2	39,6	41,6	6,3	7,1	5,3	25,0	1,3	1,2	,69	,65
Gr 1	87	48	5 Y5/1		,0	5,1	,1	71,5	7,2	10,3	5,9	22,7	1,1	1,3	,73	,02
Gr 2	>105	49	5 Y6/1		,0	,1	17,7	3,7	15,6	37,5	25,3	36,1	2,3	2,2	1,27	,04

Horizon	pH	Calc.	Calc.	Ca éch.	Mg éch.	K éch.	Na éch.	S	Fe	Ta	Fe	NJ	Al	Ta	Al	NJ	NH4-N	NO3-N	P2O5
	eau	act.	tot.	még./	még./	még./	még./	még./	%	%	%	%	%	%	%	%	mg/	mg/	%
		%	%	100g	100g	100g	100g	100g									100g	100g	
LAh	7,8		,7	28,64	1,36	,17	,18	30,4	2,85	4,30	,26	,22	16,06	12,88	,19				
Ah	7,6		,8	31,69	1,50	,18	,19	33,6	2,51	4,76	,26	,11			,21				
Go	7,8	4,3	21,7	15,52	,39	,05	,03	16,0	,26	2,55	,10	,00			,09				
Gr 1	7,8	4,5	20,5	14,62	,58	,06	,08	15,3	1,04	2,55	,10	,05			,09				
Gr 2	7,7	21,0	50,8	15,67	1,23	,09	,34	17,3	1,00	2,65	,12	,05			,11				

E) Remarques générales

Dans ce profil apparaît un horizon de gley oxydé Go bien différencié, atteignant 25 cm d'épaisseur, et se poursuivant sur 30 cm supplémentaires de manière diffuse (Horizon Gro). Ce sol correspond à l'Orchio-Schoenetum nigricantis, souvent décrit dans la littérature phytosociologique comme un stade naturel d'évolution succédant au Caricetum elatae. Or, l'analyse des relevés de végétation montre que ces deux associations concernent des séries évolutives indépendantes. Plusieurs des caractères du sol appuient cette hypothèse.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- Pas de squelette

b) Texture:

- La texture est très variable selon la profondeur. Les horizons de gley oxydé sont sablo-limoneux, avec dominance de sables moyens ou de sables fins, alors que le gley réduit de profondeur est limoneux fin, avec une forte proportion d'argiles (25%). Cet horizon, situé à 88 cm de profondeur, est semblable par sa texture au Gr 1 du sol à tourbe eutrophe sur anmoor tout proche, mais dans ce cas il est à 30 cm. L'influence de cet horizon de texture fine sur le régime hydrique a déjà été discutée.

- La porosité élevée des horizons Go et Gro (81% de sable) facilite la descente de la nappe et l'aération des horizons en été.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- La teneur en matière organique en surface est semblable à celle des anmoors. Le simple aspect quantitatif n'est donc pas suffisant pour différencier l'anmoor de l'hydromull. La structure (nettement grumelleuse, même en hiver) et la nature de la matière organique sont déterminantes.
- Le rapport C/N de l'humus (14 à 15) traduit une bonne activité biologique.
- La structure de l'hydromull varie beaucoup au cours de l'année. Elle dépend du régime d'humidité et d'aération du sol, ainsi que de l'action du gel hivernal (SCHAEFER 1967).
- Les espèces à enracinement fasciculé comme *Schoenus* sp. et *Molinia* sp. contribuent à donner à l'horizon humique une structure grumelleuse (SCHAEFER 1967).

b) pH et calcaire:

- Le pH, voisin de la neutralité, est très constant sur le profil.
- Le calcaire total augmente avec la profondeur; il est très important dans l'horizon Gr2 (de même que le calcaire actif). Dans l'horizon de surface il n'y a presque pas de calcaire (mais le complexe reste saturé en Ca), ce qui résulte d'une dissolution et d'un entraînement du calcaire sous forme de bicarbonate, phénomène lié à la production intense de CO₂ dans l'hydromull (SCHAEFER 1962, 1967).

c) Bases échangeables:

- Les valeurs sont moyennes par rapport aux autres sols (il en est de même pour les rapports Ca/K et Ca/Mg).
- La somme des bases est la plus élevée dans les horizons humifères de surface, comme c'est le cas dans la plupart des sols (excepté le gley oxydé peu humifère à mull).

d) Formes du fer:

- Le rapport FeTa/FeMJ décroît avec la profondeur. Dans l'horizon Go il est spécialement bas (phénomène qui se retrouve dans les horizons équivalents du gley oxydé peu humifère à mull), ce qui indique une prédominance des formes cristallines du fer (taches rouille). Comme nous le verrons plus loin, ce rapport est globalement plus faible dans le cas du pseudogley avec la même végétation.

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont très basses, mais un peu plus élevées que dans le gley oxydé à anmoor-hydromull (CE-pan.)

7.4.7 Gley oxydé peu humifère à mull (Soil Taxonomy: Typic Haplaquoll)

A) Conditions d'échantillonnage

Carré permanent: MO-host.

Date: 14.3.1984
 No du profil: 22
 No des échantillons: S00087 - S00094

B) Conditions stationnelles

Localisation: Réserve de Cudrefin (VD)
 Coordonnées: 569.850/202.850
 Altitude: 430,07

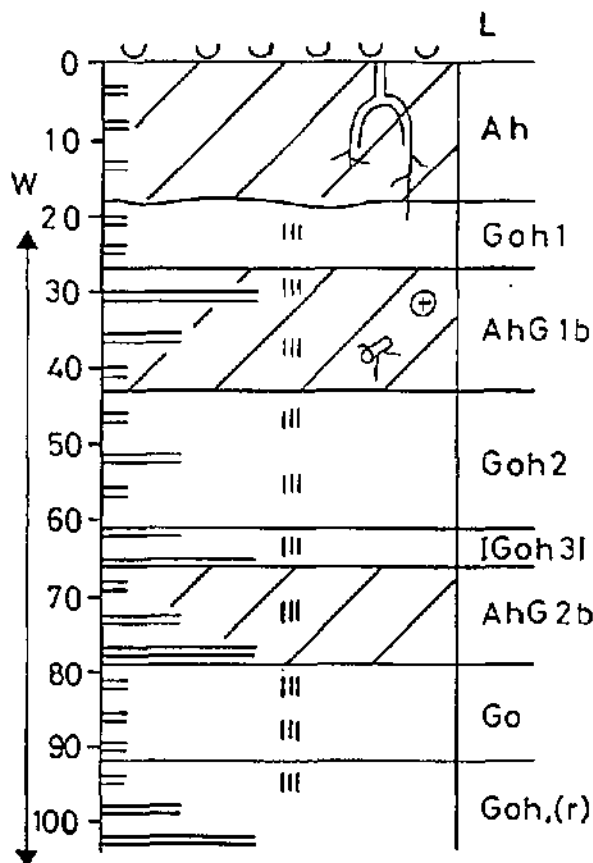
Topographie: Léger dôme dans l'ancien delta d'alluvionnement de l'Aar
 Roche-mère: Dépôts alluviaux de l'Aar à dominance de sable
 Végétation: *Holinietum coeruleae*

C) Description du profil

Prof. Caractères
 (cm)

g) MO-HOST.

Litière peu abondante, d'origine très diverse



0-18 Horizon organo-minéral, de type mull. Texture sableuse. Structure à la fois particulière et micro-agrégée, friable. Pas de taches d'oxydation. Racines fines peu nombreuses (2/5). Coquillages à 20 cm. Limite nette, sinueuse.

18-27 Horizon minéral riche en matière organique bien incorporée, de type mixte "gley oxydé - hydromull". Texture sableuse. Structure particulière et micro-agrégée. Très friable et poreux. Petites coquilles. Taches d'oxydation bien visibles. Racines fines 1/5. Limite nette.

27-43 Horizon organo-minéral d'épaisseur variable. Texture limoneuse. Structure fondue, avec matière organique bien incorporée. Nombreuses taches d'oxydation. Beaucoup de grosses coquilles. Racines fines (1/5) et rhizomes. Quelques cailloux alpins de 2 cm de diamètre. Horizon de type mull, enfoui, témoin d'une phase antérieure de pédogenèse. Limite nette.

- Goh 2 43-61 Horizon minéral riche en matière organique. Texture limono-sableuse. Structure particulaire. Nombreuses coquilles et taches d'oxydation. Racines fines (0,5/5). Horizon micro-stratifié. Limite nette.
- [Goh3] 61-66 Horizon minéral riche en matière organique, de texture limono-argileuse fine. Structure plastique, fondue. Grosses taches d'oxydation. Pas de racines. Horizon sporadique, présent seulement en lentilles. Limite nette.
- AhG2b 66-79 Horizon organo-minéral de type mull, enfoui et témoin d'une phase antérieure de pédogenèse. Texture limono-sableuse. Structure assez compacte, mais plastique. Rares taches d'oxydation. Pas de racines. Petites coquilles. Limite nette.
- Go 79-92 Horizon minéral de texture sableuse. Structure particulaire très friable. Taches d'oxydation nombreuses. Pas de racines. Rares coquilles. Limite nette.
- Goh,(r)92->98 Horizon minéral riche en matière organique, de texture limoneuse. Structure assez compacte. Taches d'oxydation moins nombreuses, noyées dans une matrice gris foncé, légèrement réductrice. Pas de racines.

D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	>2mm	SC	SM	SF	LC	LP	A	Eau	P.feu	N.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ah	18	87	10YR3/2	1,4	2,1	33,7	50,0	4,0	5,5	4,6	26,6	3,9	10,1	3,90	,25	23,6
Goh 1	27	88	10YR5/3	,3	4,6	43,6	41,5	3,1	7,3	,0	16,5	1,5	6,0	3,30	,04	
AhG1b	43	89	10YR4/2	,1	1,3	10,1	25,4	14,6	26,7	21,9	23,6	2,2	10,1	3,90	,10	
Goh 2	61	90	10YR5/2	1,8	2,2	21,0	49,7	11,6	9,1	6,4	25,3	1,6	8,9	3,20	,06	
[Goh 3]	66	91	10YR6/3	,0	,1	,2	2,1	10,2	36,9	30,6	26,1	1,7	10,7	6,20	,03	
AhG2b	79	92	10YR3/3	,1	,9	7,4	44,1	19,7	16,6	11,3	38,0	3,7	12,4	7,20	,16	
Go	92	93	10YR5/4	,0	1,5	16,4	72,8	4,0	3,1	2,4	20,6	,6	3,8	2,20	,02	
Goh,(r)	98	94	10YR4/1	,0	,2	3,4	34,2	24,9	22,3	15,1	27,9	1,7	8,9	3,20	,06	

Horizon	pH	Calc. eau	Calc. tot.	Ca éch. mEq./100g	Mg éch. mEq./100g	K éch. mEq./100g	Na éch. mEq./100g	S mEq./100g	Fe %	Ta %	Fe MJ %	Al MJ %	Ta MJ %	Al MJ %	NH4-N mg/100g	NO3-N mg/100g	P2O5 %
Ah	8,4	3,0	19,3	15,57	,32	,12	,21	16,2	,83	2,21	,13	,05	9,49	4,84			,20
Goh 1	8,8	4,6	22,6	11,53	,20	,03	,04	11,8	,65	1,48	,10	,13					,13
AhG1b	8,2	13,0	30,3	16,57	,45	,07	,06	17,2	2,52	5,34	,31	,05					,21
Goh 2	7,9	7,5	34,1	13,47	,33	,03	,02	13,9	,79	2,33	,15	,05					,16
[Goh 3]	8,3	14,5	40,0	18,41	,67	,10	,01	19,2	1,18	4,55	,14	,13					,18
AhG2b	7,6	12,1	32,0	18,66	,50	,04	,00	19,2	1,02	2,50	,25	,05					,24
Go	8,1	8,9	15,2	11,98	,23	,03	,02	12,3	,18	1,68	,10	,00					,15
Goh, (r)	7,9	8,4	33,1	15,57	,38	,06	,02	16,0	,83	3,65	,27	,05					,22

E) Remarques générales

Le caractère alluvionnaire de ce sol, situé dans l'ancien delta de l'Aar, est très marqué, ne serait-ce que par le nombre d'horizons qu'il a été nécessaire de distinguer pour sa description.

Des horizons organo-minéraux enfouis sont visibles, constituant de véritables mulls enterrés, datant de phases plus anciennes de pédogenèse (sols superposés). Ce sol correspond à la situation la plus sèche pour les marais sur sédiments meubles, et abrite par conséquent un Molinietum. Sans fauchages réguliers celui-ci serait rapidement remplacé par la forêt.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- Présent en faible quantité, il reflète l'apparition de matériel morainique mêlé aux alluvions. On a pu constater que les traces de moraine apparaissent systématiquement dans les endroits éloignés du lac, ou surélevés par rapport à celui-ci (érosion par le lac plus faible).

b) Texture:

- La texture est très variée: sableuse en surface, elle devient limoneuse plus bas, puis limono-sableuse ou même limono-argileuse fine (31% d'argiles) dans le [Goh 3].

- La topographie surélevée de cette station fait que la nappe est relativement profonde. Les premiers signes de réduction apparaissent à 90 cm de profondeur.

- Les alternances de couches à texture grossière ou plus fine ne semblent pas influencer le comportement de la nappe, le profil étant très poreux. Ceci s'explique par le fait que les horizons à texture fine sont précisément ceux qui présentent une structure ancienne de mull et donc une bonne porosité héritée.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- La matière organique est distribuée dans tout le profil, en quantité variable selon les horizons. En fait, seul l'horizon Go peut être qualifié de minéral (4% de matière organique). Tous les autres contiennent entre 6 et 13% de matière organique. Pour trois de ces horizons, l'aspect "organique" a été jugé

prioritaire lors de la désignation des horizons (horizons Ah, AhG1b et AhG2b), pour les autres l'aspect "minéral" prévaut. Cette situation s'explique par l'enfouissement répété, lors des crues, d'horizons humifères du type mull ou hydromull.

- Le rapport C/N de l'horizon de surface est de 24, ce qui est très élevé pour un humus qualifié de mull. En dépit du régime hydrique favorable, le manque d'argiles dans l'horizon humifère (5 %) pénalise l'évolution de la matière organique. Le complexe argilo-humique est ainsi insuffisant pour permettre une bonne structure.

- La présence de quantités importantes de calcaire agit comme frein à une bonne humification de la matière organique, même si la minéralisation est active (cas des mulls carbonatés).

b) pH et calcaire:

- Comme on vient de le voir, ce sol est à la fois très alcalin (pH entre 7,6 et 8,8) et très riche en calcaire total et actif, et ceci dans tous les horizons, même si en surface on peut distinguer un appauvrissement relatif. La distribution très hétérogène du calcaire dans le profil peut être expliquée à la fois par le caractère alluvionnaire du sol (superposition de matériaux très différents, y compris des coquilles de gastéropodes), ainsi que par des recarbonatations liées au jeu de la nappe (voir à ce propos SCHAEFER 1967).

c) Bases échangeables:

- Ce profil présente, dans tous les horizons, des valeurs très basses pour les bases échangeables (S ne dépasse pas 20 méq/100g). On remarque toutefois que les horizons les plus riches sont ceux qui ont beaucoup de matière organique (horizons Ah) et (ou) beaucoup d'argiles.

- Les rapports Ca/Mg et Ca/K sont globalement très élevés, à l'image des autres sols sur l'ancien delta de l'Aar.

d) Formes du fer:

- Les valeurs du rapport FeTa/FeMJ sont globalement faibles pour les marais sur sédiments meubles. Pour les horizons organo-minéraux, ceci montre l'état avancé d'humification de la matière organique, malgré les restrictions faites en fonction du calcaire. Dans les horizons [Coh 3] et Go, ce rapport est très faible, témoignant de l'état d'oxydation du fer (nombreuses taches rouille).

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont très faibles et mettent bien en évidence le caractère maigre du sol.

7.4.8 Pseudogley primaire à anmoor (Soil Taxonomy: Lithic-Mollic Haplaquept)

A) Conditions d'échantillonnage

Garré permanent: CM/molasse
Date: 10.3.1983
No du profil: 13
No des échantillons: S00054 - S00056

B) Conditions stationnelles

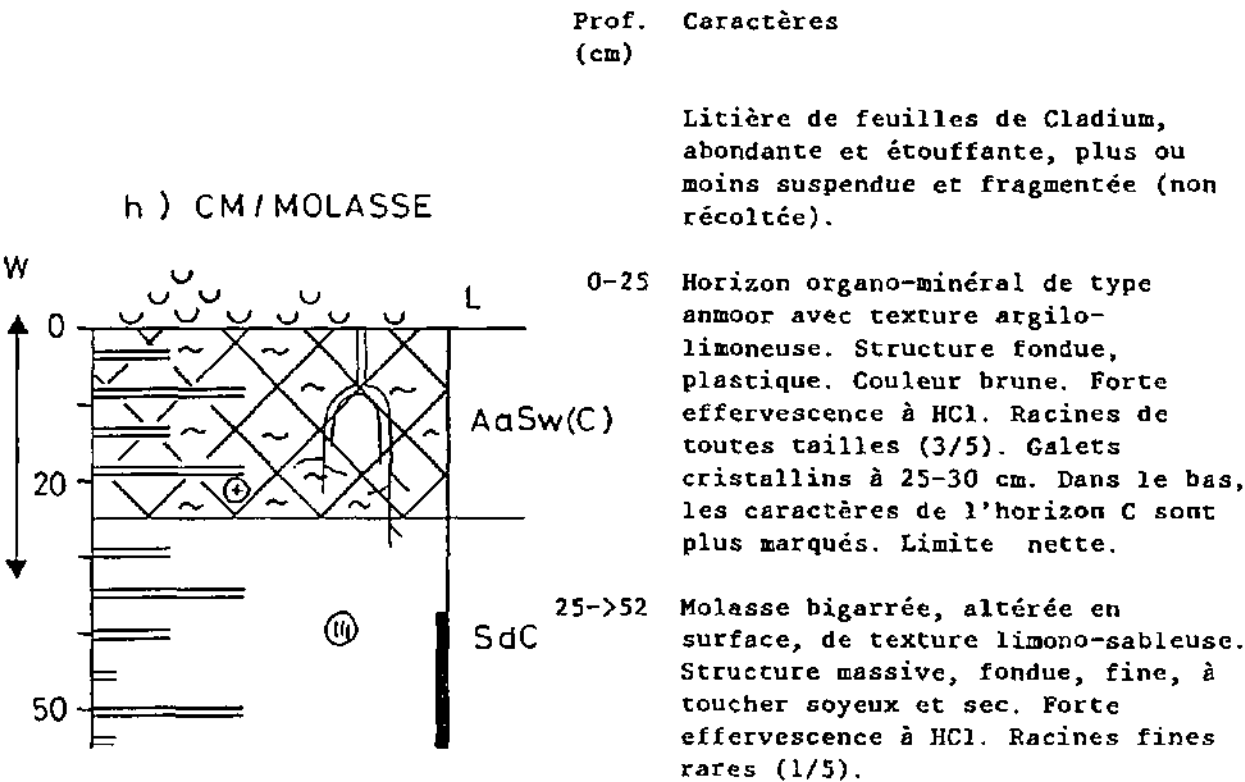
Localisation: Grèves de Chabrey (VD)
Coordonnées: 564.275/197.600
Altitude: 431,62

Topographie: Replat en pied de falaise, à proximité d'un cône d'alluvionnement de ruisseau

Roche-mère: Molasse bigarrée à placage morainique superficiel et irrégulier

Végétation: Cladictum marisci sur molasse

C) Description du profil



D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	>2mm	SG	SM	SP	LG	LP	A	Eau	P.feu	N.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm				g	g	g	g	g	g	g	g	g	g	g	g
AaSw(C)	25	55	10YR5/3	,0	,0	1,0	1,4	4,8	51,4	41,5	56,0	13,6	10,5	6,08	,25	24,3
SdC	>52	56	5 Y6/3	6,2	,1	32,9	20,3	3,9	25,0	17,9	21,4	1,5	1,2	,69	,03	

Horizon	pH	Calc. eau	Calc. tot.	Ca éch. néq./100g	Mg éch. néq./100g	K éch. néq./100g	Na éch. néq./100g	S néq./100g	Fe %	Ta %	Fe MJ %	Al %	Ta %	Al MJ %	NH ₄ -N mg/100g	NO ₃ -N mg/100g	P ₂ O ₅ %
Asv(C)	7,9	6,0	9,5	26,45	4,33	,28	,29	31,4	2,30	10,08	,42	,60	8,56	7,78	,28		
SdC	8,0	6,5	20,0	18,21	3,36	,23	,28	22,1	,53	11,65	,14	,41			,15		

E) Remarques générales

Ce profil est le plus hydromorphe sur molasse. La texture très fine de l'horizon humifère ainsi que la proximité d'un ruisseau permettent le maintien d'une importante humidité capillaire dans le sol, et ceci durant la majeure partie de l'année (ce phénomène est toutefois mal rendu par les mesures piézométriques; voir remarques dans le Chap. 6). En conséquence, l'humus formé est du type anmoor.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- La présence de 6% de matériel grossier reflète la présence de matériel morainique. Les traces de cette moraine apparaissent systématiquement au niveau des replats de molasse devant la falaise.

b) Texture:

- Une différence très nette apparaît entre les deux horizons, avec une texture respectivement argilo-limoneuse (LF + A = 93%) et limono-sableuse. On peut admettre une triple origine du matériel minéral: 1) la molasse, produisant du matériel plutôt grossier (sablo-limoneux), 2) la moraine superficielle, mélangée à la molasse altérée et présente également dans le bas de l'horizon organo-minéral, 3) les dépôts fins d'alluvionnement du ruisseau.

- Par leur texture fine et leur forte capacité en eau, les alluvions du ruisseau pourraient avoir favorisé le Cladietum marisci par rapport à l'Orchio-Schoenetum nigricantis, lequel semble préférer du matériel plus grossier.

- La nature argileuse de l'horizon de surface est favorable à la formation de l'anmoor. Celui-ci ne se transforme pas en hydromull durant l'été, malgré l'absence de nappe à cette époque.

- L'horizon SdC constitue le plancher imperméable de la nappe. Cette propriété lui est conférée par sa structure très cohérente, cela en dépit de la texture limono-sableuse.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- Elle est très faible dans l'horizon de surface, inférieure de moitié à celle du gley réduit à anmoor avec la même végétation.

- Le rapport C/N est relativement élevé par rapport aux autres anmoors.

b) pH et calcaire:

- Le pH est alcalin.
- Le calcaire total est plus important en profondeur. Le rapport Calc.actif/Calc.total est très élevé, ce qui est une caractéristique des stations sur molasse.

c) Bases échangeables:

- La somme des bases échangeables est dans la moyenne des valeurs pour l'ensemble des sols.
- En revanche, les horizons de ce profil sont extrêmement riches en Mg et, dans une moindre mesure, aussi en K, ce qui semble traduire les caractéristiques minéralogiques du milieu molassique.
- Sur molasse, les rapports Ca/Mg et Ca/K sont très faibles, en conséquence.

d) Formes du fer:

- Le fer Ta est moyen à faible par rapport aux autres sols, alors que le fer MJ est très élevé. Le rapport FeTa/FeMJ est ainsi particulièrement bas pour les marais. Plus qu'une évolution de la matière organique, ceci montre que les formes cristallines du fer dominant. La molasse bigarrée contribue probablement aussi à cette forme du fer (héritage).

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont moyennes pour les marais, mais plus importantes que celles du pseudogley primaire à anmoor-hydromull (OS/molasse). Ceci montre bien l'effet du ruisseau tout proche.

7.4.9 Pseudogley primaire à anmoor-hydromull (Soil Taxonomy: Lithic Haplaquoll)

A) Conditions d'échantillonnage

Carré permanent: OS-typ./molasse
Date: 10.3.1983
No du profil: 14
No des échantillons: S00057 - S00059

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves de Chabrey (VD)
Coordonnées: 564.725/198.150
Altitude: 431,50

Topographie: Replat en pied de falaise
Roche-mère: Molasse surmontée d'un paléosol rubéfié, avec placage morainique très superficiel et irrégulier
Végétation: Orchio-Schoenetum nigricantis typicum sur molasse

C) Description du profil

Prof. (cm)	Caractères
	Litière de feuilles de <i>Schoenus</i> essentiellement, abondante et étouffante, plus ou moins suspendue et fragmentée (non récoltée).
+8-0	Touffes fibreuses formées de gaines et racines non décomposées de <i>Schoenus</i> et <i>Molinia</i> , mêlées à des parricules organo-minérales de texture limoneuse. Pas d'effervescence à HCl. Transition diffuse. (Récolté avec l'horizon suivant.)
W i) OS-TYP./MOLASSE L LAaAh 0-11 AaSw AaSw(C) SdIIc,fo	
0-11	Anmoor pâteux, avec fibres partiellement décomposées. Texture limono-argileuse, structure fondue. Effervescence moyenne à nulle à HCl. Beaucoup de racines fines (4/5). Couleur brun foncé. Entre les touffes, seulement sur environ 3 cm, en surface. Transition diffuse.
11-16	Horizon organo-minéral, de texture limoneuse, avec quelques grains de sable. Structure fondue, plastique. Coquillages. Cailloux calcaires. Forte effervescence à HCl. Quelques rares taches d'oxydation. Racines fines 2/5. Couleur beige. Limite nette.
16->25	Paléosol rubéfié d'épaisseur variable selon les endroits, reposant sur la molasse dure en place. Horizon minéral rouge-orangé de texture limoneuse fine. Structure polyédrique à petites facettes, mais très tassée. Cohésion faible, matériel friable, sec. Effervescence nulle à HCl. Quelques rares racines.

D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	>2mm	SG	SK	SP	LC	LP	A	Ess	P.feu	H.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm				g/g	g/g	g/g	g/g	g/g	g/g	g/g	g/g	g/g	g/g	g/g	g/g
AaSw	11	57	7.5YR3/2	,0	,1	6,5	25,3	13,2	27,3	27,2	68,3	24,8	23,7	13,79	,52	24,2
AaSw(C)	16	58	7.5Y6/4	2,9	,3	14,7	25,1	16,8	25,1	12,9	35,9	4,4	3,2	2,17	,13	16,7
Sd11C, lo	>25	59	2.5YR4/6	,0	,2	3,7	22,9	16,6	36,8	19,8	18,1	1,2	,3	,16	,04	

Horizon	pH	Calc.	Calc.	Ca éch.	Mg éch.	K éch.	Na éch.	S	Fe	Ta	Fe	HJ	Al	Ta	Al	HJ	RB4-R.	NO3-N	P2O5
	eau	act.	tot.	mg./ 100g	mg./ 100g	mg./ 100g	mg./ 100g	mg./ 100g	‰	‰	‰	‰	‰	‰	‰	‰	mg/ 100g	mg/ 100g	‰
AaSw	7,9	9,3	11,8	32,24	5,31	,70	,48	38,7	,68	5,28	,26	,28	6,48	6,04	,22				
AaSw(C)	8,2	6,0	20,4	15,57	2,52	,18	,23	18,5	,50	3,68	,15	,19			,17				
Sd11C, lo	8,1	1,3	1,3	16,77	4,24	,34	,35	21,7	,36	11,40	,23	,44			,07				

E) Remarques générales

Contrairement au profil précédent, celui-ci présente un assèchement plus important des horizons durant l'été (pas d'alimentation diffuse par un ruisseau).

La présence d'un paléosol rubéfié représente une curiosité. Présent sous forme d'une mince couche de couleur rougeâtre, il constitue une pseudo-roche-mère. En effet, malgré sa proximité de la surface, il ne semble jouer qu'un rôle mineur dans la pédogenèse actuelle. L'horizon principal pour la végétation et la pédogenèse est celui qui lui est directement superposé, de 11 à 16 cm, et qui est constitué d'un mélange carbonaté de molasse altérée et de moraine, alors que le paléosol est décarbonaté. Ce paléosol est donc une relique d'une phase antérieure de pédogenèse, sous climat méditerranéen.

F) Caractères physiques

a) Grossier:

- 3% de matériel grossier dans l'horizon AaSw(C)(moraine).

b) Texture:

- Elle est relativement constante sur le profil, passant de limono-argileux en surface à limoneux, puis limoneux fin. Il y a suffisamment d'argiles pour constituer un anmoor, mais il s'agit ici d'un anmoor qui reste relativement poreux, grâce à la présence importante de sables (32%). Ceci explique le comportement plus aec de ce profil par rapport au pseudogley primaire à anmoor (CM/molasse).

- Par sa structure tassée, le paléosol constitue le plancher imperméable de la nappe (propriété qui se retrouve dans la molasse non altérée, sous le paléosol).
- On voit donc que dans le cas des pseudogleys décrits dans ce travail, texture et structure ont un rôle fondamental car le régime hydrique se joue sur de très faibles épaisseurs d'horizons.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique:

- La matière organique est en quantité importante dans l'anmoor (24%), comme c'était déjà le cas dans le gley oxydé humifère à hydromull avec la même végétation.
- Le rapport C/N est élevé, comme dans le cas de l'anmoor du sol précédent, également sur molasse.
- Une phase hydromull peut être constatée (surtout en été) dans l'horizon LAaAh, lequel constitue la touffe de Schoenus.

b) pH et calcaire:

- Le pH est très alcalin.
- Le calcaire actif décroît avec la profondeur et représente une part importante du total, comme c'est souvent le cas sur molasse. Le paléosol est très pauvre en calcaire total, bien qu'il soit surmonté d'un horizon très carbonaté.
- Une légère décarbonatation est observable dans l'horizon AaSw (d'après le test HCl, elle est encore plus marquée dans l'horizon LAaAh), phénomène lié à l'activité biologique de l'hydromull (dissolution et entraînement sous l'effet des bicarbonates).

c) Bases échangeables:

- La somme des bases échangeables est dans la moyenne des valeurs pour l'ensemble des sols. Il faut noter, toutefois, les fortes concentrations en Mg et K, ce qui est un caractère constant sur molasse.
- Les rapports Ca/Mg et Ca/K sont par conséquent très bas.

d) Formes du fer:

- Le fer Tamm est très faible sur tout le profil, alors que le fer MJ présente des valeurs très élevées, surtout dans le paléosol (héritage de fer cristallisé).
- En conséquence, les rapports FeTa/FeMJ sont très faibles. Pour l'horizon organo-minéral, ce rapport est le plus faible ici, par rapport aux autres sols. Ceci parle en faveur d'une évolution importante de la matière organique.

e) Azote minéral:

- Les valeurs sont très faibles par rapport aux autres sols.

7.5 DISCUSSION-CONCLUSION

7.5.1 Caractères généraux des sols

Tous les sols décrits sont influencés par une nappe et peuvent être qualifiés d'hydromorphes. Selon que cette nappe est permanente ou temporaire, nous avons respectivement des gleys et tourbes ou des pseudogleys. Les gleys et les tourbes se trouvent sur sédiments meubles, plus ou moins profonds, tandis que les pseudogleys sont limités aux affleurements de molasse, au pied des falaises.

Le régime hydrique (durée de saturation des pores et d'aération) détermine l'activité biologique de l'horizon organique ou organo-minéral de surface et, corollairement, sa structure et sa porosité. Avec l'assèchement et l'aération croissants, on passe de la tourbe (structure fibreuse, humification et minéralisation de la matière organique ralenties) à l'anmoor (structure cohérente, forte humification), puis à l'hydromull et au mull (structure grumeleuse, à la fois forte humification et minéralisation primaire). Ce changement est induit par une faune et une flore spécifiques, adaptées soit au milieu aquatique, soit au milieu terrestre. L'hydromull représente une forme d'humus métastable, aux propriétés mixtes selon les saisons (SCHAEFER 1967).

Les résultats suivants permettent encore d'utiles comparaisons:

Type d'humus	Rapport C/N	Somme des bases échangeables (méq./100g)	rapport Fe Ta/Fe MJ (%) 1)	Durée des inondations (% jours) 1)
Tourbe eutrophe	41-32	48-71	75-79	69
Anmoor	24-15	31-43	45-83	54-60
Hydromull	17-14	30-35	53-66	39
Mull	24	16	38	0

1) Pseudogleys non compris

Les rapports C/N sont de 41 à 32 pour la tourbe, 24 à 15 pour l'anmoor, 17 à 14 pour l'hydromull et 24 pour le mull carbonaté. Dans ce dernier cas, le rapport étonnamment élevé peut s'expliquer par la nature très sableuse et calcaire de l'horizon organo-minéral de surface, qui empêche ainsi l'évolution de la matière organique.

Avec l'augmentation de l'activité biologique dans l'hydromull ou le mull, et la production accrue de CO₂, on assiste à une mobilisation du calcaire et du fer ferreux produit en milieu réducteur, par le biais des bicarbonates et des acides organiques formés et accumulés en conditions d'anaérobiose. La nappe intervient ici en transportant ces éléments vers la profondeur (décarbonatation de l'horizon supérieur) ou, au contraire, vers la surface (recarbonatation et précipitation du fer ferrique sous forme de taches rouille dans l'horizon Go, bien aéré). Dans le cas des pseudogleys, la dynamique du fer est restreinte en raison de l'absence de nappe réductrice (nappe pluviale riche en oxygène) et agressive (pH neutre).

La remontée de la nappe jusqu'en surface a pour effet un apport régulier de Ca^{2+} dans l'horizon organo-minéral ou organique de surface. On sait, par conséquent, que tous les sols ont un complexe absorbant saturé même si, dans certains cas (horizons de tourbe, horizons LAh des touffes de *Schoenus*, paléosol), le taux de calcaire total est faible à nul. La somme des bases échangeables est de 48 à 71 méq/100g pour les horizons de tourbe (densité apparente), 30 à 43 méq/100g pour les horizons organo-minéraux de surface (excepté dans le mull, très sableux, avec 16 méq/100g) et 11 à 22 méq/100g dans les horizons minéraux. Le calcium représente toujours plus de 77% des bases échangeables. Les rapports Ca/S les plus bas sont atteints dans les horizons de tourbe et dans les pseudogleys où Mg, K et Na prennent une importance relative plus grande.

Tous les sols décrits présentent une grande hétérogénéité texturale, qui témoigne de la nature variable des sédiments: colluvions lacustres, alluvions fluviales, dépôts morainiques et socle de molasse. En aucun cas cette hétérogénéité ne peut être due au lessivage d'argiles, notamment en raison de l'âge récent des dépôts. On notera encore que la composition granulométrique de la molasse est également variable.

Le rapport Fe Ta/Fe MJ est très faible dans le cas des pseudogleys (moins de 23%). Dans les autres sols, il est important dans les horizons de tourbe (75 à 79%, moyen dans l'anmoor et l'hydromull (45 à 66%), faible dans le mull (38%). Pour les horizons organiques et organo-minéraux, cette tendance est conforme au degré d'évolution de la matière organique (liaison du fer avec la matière organique). Dans les horizons minéraux du gley réduit, il y a en général prédominance des formes amorphes du fer, non oxydé (rapport important - asphyxie). Dans les horizons minéraux du gley oxydé, il y a, au contraire, prédominance des formes cristallines du fer qui est alors oxydé (rapport faible - taches rouille). Dans le cas des pseudogleys, une partie du fer oxydé est héritée de la molasse.

Les teneurs en azote minéral sont généralement faibles: plus de 20 mg/100g pour l'anmoor tourbeux et les tourbes (rôle de la densité apparente dans ce dernier cas!), et moins de 20 mg/100g pour les autres humus. La valeur la plus importante, compte tenu des densités apparentes, se rencontre dans le gley réduit à anmoor tourbeux (CE-Phal.- 39 mg/100g dans l'humus), lequel est fréquemment inondé par le lac. Les teneurs les plus élevées en P205 assimilable sont celles des anmoors (CM-host., CM/molasse et CE-Phal.).

La question de la fertilité des sols et le rapport avec la productivité seront repris dans les Chap. 8, 9 et 10.

L'ensemble des sols décrits dans ce chapitre donne un aperçu assez complet des différents stades évolutifs que l'on peut observer dans les marais, d'une part sur sédiments profonds et, d'autre part, sur molasse. Malgré l'âge récent de ces milieux, la diversité pédologique est déjà étonnante (une trentaine de types de sols si on inclut les forêts de feuillus et les pinèdes de toute la zone riveraine), ce qui fait de la rive sud du lac de Neuchâtel un "laboratoire de recherche" d'une originalité remarquable.

7.3.2 Relation entre le sol et la végétation

Le Tabl. 25 montre la relation existant entre la végétation et les sols. On constate que, indépendamment des variantes d'association, le Caricetum elatae et le Cladietum marisci se trouvent sur les mêmes types de sols, c'est-à-dire la tourbe eutrophe et le gley réduit à anmoor. Ceci confirme les constatations faites lors de l'étude de la végétation (Chap. 5). Le Cladietum marisci possède

en effet une amplitude écologique qui couvre à peu près celle du *Caricetum elatae*. L'espèce principale, *Cladium mariscus*, peut même envahir les sols plus secs de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*.

Les trois variantes du *Caricetum elatae* sont parfaitement bien individualisées par l'étude des sols. Les formes d'humus vont de la tourbe à l'anmoor tourbeux et à l'anmoor-hydromull. Ce dernier type caractérise la variante la plus sèche (CE-pan.), au sujet de laquelle nous avons indiqué, lors de l'étude de la végétation, la tendance au *Caricion davallianae*, c'est-à-dire une certaine similarité avec les conditions écologiques de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*.

L'*Orchio-Schoenetum nigricantis* présente des caractéristiques pédologiques distinctes de celles du *Caricetum elatae* et du *Cladietum marisci*. Le gley est nettement plus oxydé et l'humus prend la forme d'un hydromull. Ici, l'affranchissement de l'eau est plus marqué (pas d'inondation par le lac) et on peut supposer, conformément à la Fig. 18 (voir commentaires sous 5.5), l'existence d'une série évolutive supra-aquatique. A cette dernière appartient également le *Molinietum coeruleae* qui se développe, quant à lui, sur un gley très oxydé et peu humifère, avec un humus du type mull.

Sur molasse, le *Cladietum marisci* et l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* se développent sur des sols morphologiquement assez proches. Néanmoins, le type d'humus montre une différence sensible dans le régime hydrique: anmoor dans le premier cas, anmoor-hydromull dans le second.

Les relations entre les sols et la végétation mises en évidence dans ce chapitre confirment plusieurs des hypothèses présentées dans la Fig 18, en particulier l'existence de séries évolutives différentes selon la nature du substrat - sédiments profonds avec gleys et tourbes, ou molasse avec pseudogleys - et le régime hydrique - série supra-aquatique avec gleys oxydés humifères ou peu humifères, avec respectivement humus du type hydromull ou mull, et infra-aquatique avec tourbes ou gleys réduits à anmoor ou anmoor tourbeux. En outre, l'étude des sols a permis de confirmer l'hypothèse d'un envahissement du *Caricetum elatae* (var. à *Carex lasiocarpa*) par le *Cladietum marisci*, ainsi que celle d'un passage direct du *Nymphaeion* au *Caricetum elatae* (var. à *Carex lasiocarpa*).

De façon plus générale, le principe dynamique très restrictif de la succession autogène (Fig. 18) semble être confirmé par l'étude des sols. Mais cette discussion doit être reprise en tenant compte des résultats pédologiques dans les forêts. Toutefois, on constate déjà que le phénomène de l'atterrissement par succession autogène ne concerne que la série infra-aquatique qui peut présenter, par conséquent, une succession plus variée d'associations végétales (plusieurs types de végétation peuvent se succéder et contribuer au rehaussement du sol). Dans le cas de la série supra-aquatique, les sols n'accumulent guère de matière organique et les associations végétales sont rapidement menacées par l'embroussaillage, surtout dans les milieux les plus secs (*Molinietum*).

Mais les changements de conditions écologiques par des facteurs externes à la végétation (2ème Correction des eaux du Jura) peuvent avoir occasionné une dynamique des sols et de la végétation très différente (par exemple, pour prendre un cas extrême, une tourbe peut ainsi se minéraliser rapidement et se transformer en mull tandis que la végétation évolue parallèlement d'un *Caricetum elatae* vers un *Molinietum* ou une frênaie).

7.5.3 Relation entre le sol et le régime hydrique

Pour les gleys et les tourbes, la description des sols est parfaitement conforme à la classification des nappes donnée à la fin du chapitre 6. On peut constater, ainsi, le rôle pédogénétique prépondérant de la dynamique de la nappe. Dans le cas des pseudogleys, la distinction entre les deux types de sols n'est pas en accord avec les mesures piézométriques. Mais cette technique de mesure des conditions hydriques est inadaptée à ce genre de sols. Des mesures tensiométriques auraient facilement montré l'humidité durable dans l'anmoor (CM/molasse) et l'assèchement prononcé de l'anmoor-hydromull (OS-typ./molasse).

7.5.4 Protection et gestion des sols

Il apparaît maintenant clairement que lors de la gestion et de l'entretien des marais de la rive sud du lac de Neuchâtel, il faut tenir compte non seulement de la végétation, mais également des sols. Nous avons vu, en effet, que la simple définition d'une association végétale n'est pas suffisante pour caractériser le milieu. La diversité des sols et les phénomènes évolutifs qui leur sont liés constituent des éléments susceptibles d'adapter les traitements aux milieux. Cette discussion sera reprise dans la deuxième partie de ce travail.

* * * * *

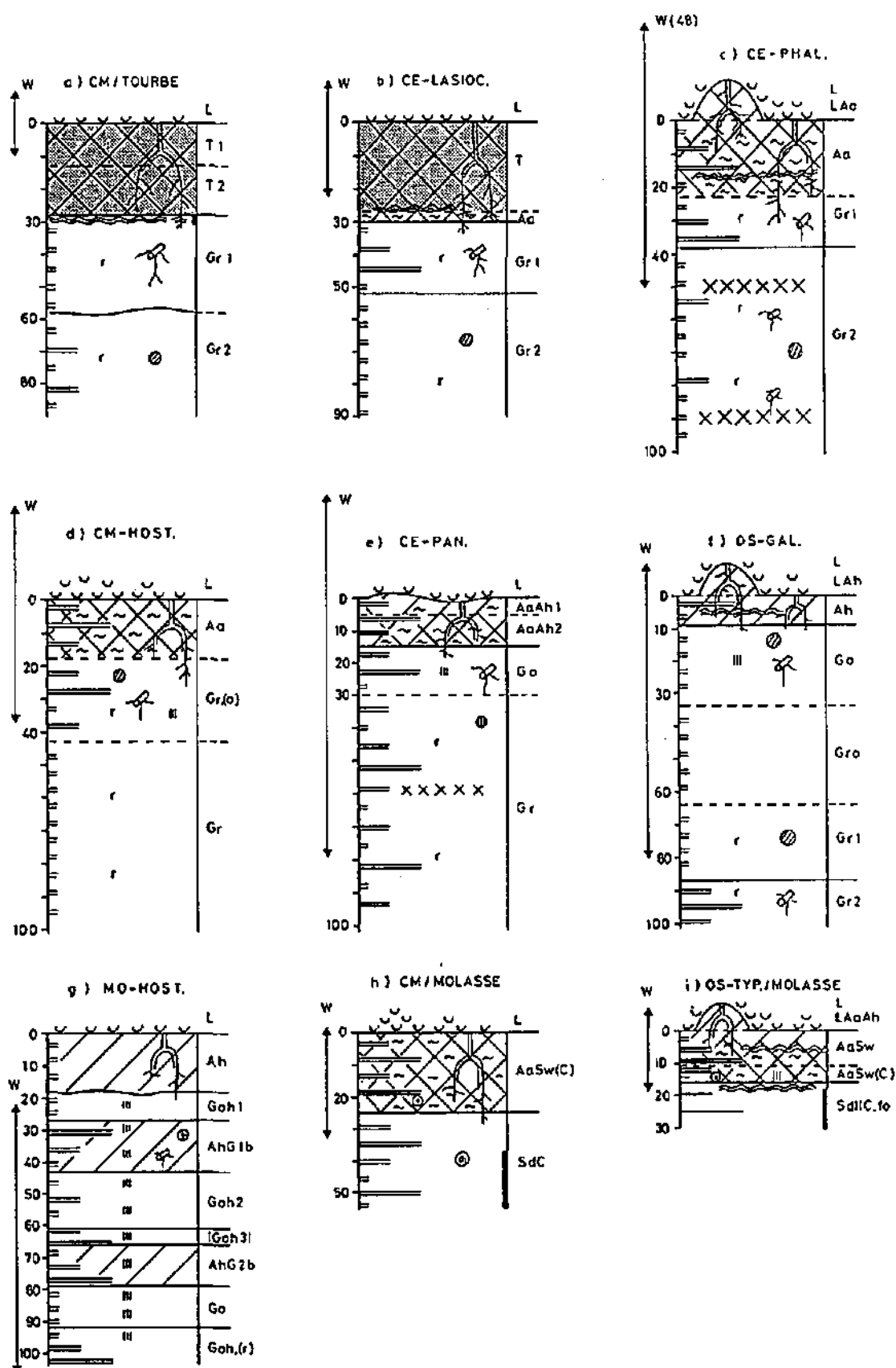


Fig. 25 Profils pédologiques: a) *Cladietum marisci* sur tourbe; b) *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa*; c) *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea*; d) *Cladietum marisci*, var. à *Carex hostiana*; e) *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*; f) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre*; g) *Molinietum coeruleae*; h) *Cladietum marisci* sur molasse; i) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. typicum sur molasse

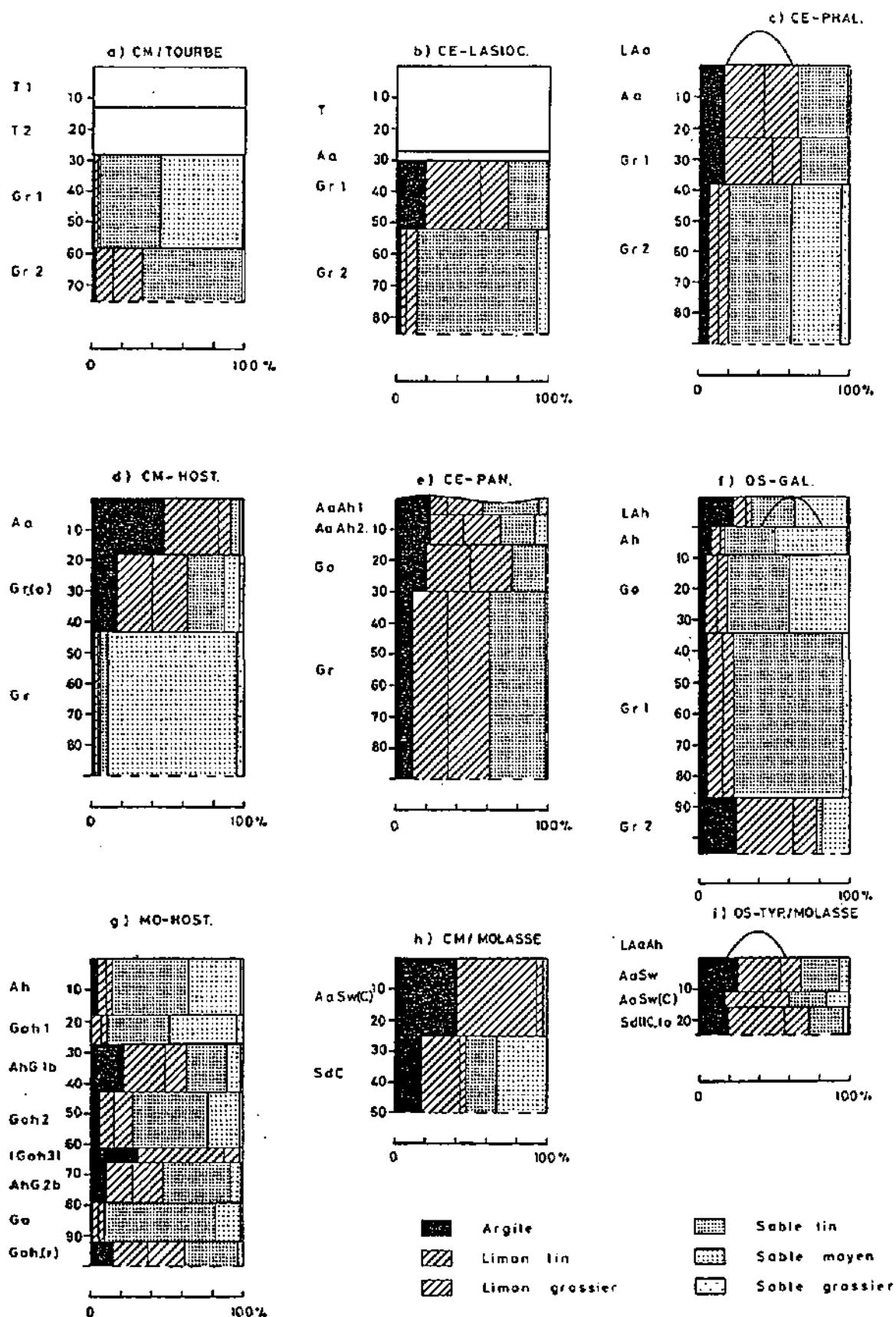


Fig. 26 Fractions granulométriques dans les différents profils pédologiques: a) *Cladietum marisci* sur tourbe; b) *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa*; c) *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea*; d) *Cladietum marisci*, var. à *Carex hostiana*; e) *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*; f) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre*; g) *Molinietum coeruleae*; h) *Cladietum marisci* sur molasse; i) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. *typicum* sur molasse

Tabl. 10 a Tableau général des analyses physico-chimiques des sols

Horizon	Prof.	No éch.	Munsell	>2mm	SC	SN	SP	LG	LP	A	Eau	P.fed	M.O.	C org.	N tot.	C/N
	cm															
CN/TOURBE:																
T 1	13	83	7.5YR3/2	,0	-	-	-	-	-	-	90,0	91,2	84,1	48,90	1,54	31,8
T 2	28	84	10YR4/4	,0	-	-	-	-	-	-	89,0	84,3	81,2	41,20	1,24	38,1
Gr 1	58	85	2.5 Y5/0	,3	,5	54,9	39,3	1,7	2,5	1,1	23,8	,7	3,8	2,20	,02	-
Gr 2	73	86	5 Y5/2	,3	,2	1,4	65,8	18,6	10,6	3,4	27,2	1,3	6,4	3,70	,04	-
CE-LASIOC.:																
T	27	50	5YR2/2	,0	-	-	-	-	-	-	85,5	87,4	79,4	46,19	1,14	60,5
Aa	30	51	5YR3/2	,0	-	-	-	-	-	-	62,5	16,2	17,2	10,00	,59	16,9
Gr 1	52	52	5 Y6/2	,0	,1	,8	26,6	17,4	35,6	19,4	24,5	1,0	1,3	,23	,01	-
Gr 2	>85	53	5 Y6/1	,0	,0	7,8	78,5	1,8	3,1	1,8	25,3	,8	1,4	,80	,03	-
CE-PBAL.:																
2Aa	0	60	10YR3/2	,0	-	-	-	-	-	-	75,4	39,2	28,9	16,79	1,03	16,3
Aa	23	61	10YR3/2	,0	,1	1,5	33,2	22,4	26,2	16,6	69,9	24,2	13,6	13,70	,86	15,9
Gr 1	30	62	5Y4/2	,1	,2	,4	31,8	18,4	32,4	16,8	30,5	2,6	2,0	1,19	,02	-
Gr 2	>100	63	-	,0	5,9	33,3	41,2	6,7	6,4	6,5	14,0	1,6	1,5	,90	,04	-
CK-BOST.:																
Aa	18	64	10YR4/3	,0	,9	2,4	5,3	8,1	35,2	48,3	75,5	24,6	21,7	12,59	,80	15,7
Gr, (o)	43	65	5 Y5/2	,0	2,2	11,1	23,6	23,8	23,5	16,8	29,0	1,6	1,4	,81	,05	-
Gr	>95	66	5 Y5/1	,0	3,9	85,0	5,1	1,5	1,1	3,2	22,2	,6	,7	,40	,02	-
CE-PAN.:																
AaAh 1	5	40	-	0	,1	6,0	36,6	23,0	11,5	22,8	62,4	22,1	19,9	11,59	,67	17,3
AaAh 2	15	42	10YR3/1	,0	,5	7,7	22,5	23,6	22,2	23,5	69,5	17,8	16,4	9,56	,66	14,5
Go	30	43	5 Y5/1	,0	,0	,5	22,9	26,8	29,1	20,7	37,2	2,7	3,9	2,29	,09	-
Gr	>100	44	2.5 Y4/0	,0	,1	1,0	36,6	17,8	22,4	12,2	33,2	2,6	3,2	1,85	,08	-
OS-GAL.:																
LAh	0	45	5YR2/1	,0	,3	35,8	29,0	3,2	8,4	23,2	67,8	25,3	22,6	13,12	,92	14,3
Ab	9	46	5YR2/1	,0	,4	49,1	33,5	2,8	6,0	8,3	64,9	25,1	13,0	13,35	,87	15,3
Go	34	47	5 Y6/3	,0	,2	39,6	41,6	6,3	7,1	5,3	25,0	1,3	1,2	,69	,05	-
Gr 1	87	48	5 Y5/1	,0	5,1	,1	71,5	7,2	10,3	5,9	22,7	1,1	1,3	,73	,02	-
Gr 2	>105	49	5 Y6/1	,0	,1	12,7	3,2	15,6	32,5	25,3	36,1	2,3	2,2	1,27	,04	-
MO-BOST.:																
Ab	18	87	10YR3/2	1,4	2,1	33,7	50,0	4,0	5,5	4,6	26,6	5,9	10,1	5,90	,25	23,6
Goh 1	27	88	10YR5/3	,3	4,6	43,6	41,5	3,1	7,3	,0	16,5	1,5	6,0	3,50	,04	-
AbG1b	43	89	10YR4/2	,1	1,3	10,1	25,4	14,6	26,7	21,9	25,6	1,2	10,1	5,90	,10	-
Goh 2	61	90	10YR5/2	1,8	2,2	21,0	49,7	11,6	9,1	6,4	25,5	1,6	8,9	5,20	,06	-
[Goh 3]	66	91	10YR6/3	,0	,1	,2	2,1	10,2	56,9	30,6	26,1	1,7	10,7	6,20	,05	-
AbG2b	79	92	10YR3/3	,1	,9	7,4	44,1	19,7	16,6	11,3	38,0	5,7	12,4	7,20	,16	-
Go	92	93	10YR5/4	,0	1,5	16,4	22,8	4,0	3,1	2,4	20,6	,6	3,8	2,20	,02	-
Goh, (r)	98	94	10YR4/1	,0	,2	3,4	34,2	24,9	22,3	15,1	27,9	1,7	8,9	5,20	,06	-
CK/MOLASSE:																
AaSw(C)	25	55	10YR5/3	,0	,0	1,0	1,4	4,8	51,4	41,5	56,0	13,6	10,5	6,08	,25	24,3
SdC	>52	56	5 Y6/3	6,2	,1	32,9	20,3	3,9	25,0	17,9	21,4	1,5	1,2	,69	,03	-
OS-TYP./MOLASSE:																
AaSw	11	57	7.5YR3/2	,0	,1	6,5	25,3	13,2	27,3	27,2	68,3	24,8	23,2	13,79	,57	24,2
AaSw(C)	16	58	2.5Y6/4	2,9	,3	14,7	25,1	16,8	25,1	17,9	35,9	4,4	3,7	2,17	,13	16,1
Sd11C, fo	>25	59	2.5YR4/6	,0	,2	3,7	22,9	16,8	36,8	19,8	18,1	1,7	,3	,16	,04	-

Tabl. 10 b Tableau général des analyses physico-chimiques des sols (suite)

Horizon	pH eau	Calc. act.	Calc. tot.	Ca éch. méq./100g	Mg éch. méq./100g	K éch. méq./100g	Na éch. méq./100g	S méq./100g	Fe To	Ta To	Fe MJ To	Al To	Ta To	Al MJ To	MH4-N mg/100g	NO3-N mg/100g	P205 %
CN/TOURNE:																	
T 1	7,1	,0	,0	48,90	11,20	,88	1,10	62,1	1,16	1,52	,58	,20	42,00	60,59	,37		
T 2	8,1	,0	,0	37,68	7,98	,55	1,28	47,5	,83	1,05	,29	,05	-	-	,33		
Gr 1	7,8	-	11,8	11,68	,62	,06	,26	12,6	,48	,75	,10	,00	-	-	,12		
Gr 2	7,4	5,1	21,0	14,52	1,18	,05	,78	16,0	1,33	1,98	,12	,05	-	-	,18		
CE-LASTOC:																	
T	6,7	,0	,2	57,75	7,23	1,75	2,38	71,1	4,38	5,88	,30	,23	27,01	21,60	,28		
Aa	6,5	-	1,3	40,05	1,83	,10	,55	42,5	2,03	2,46	,34	,17	-	-	,16		
Gr 1	7,4	2,5	17,2	12,28	,33	,05	,18	12,8	,39	1,52	,10	,00	-	-	,12		
Gr 2	7,2	2,0	23,6	13,12	,58	,15	,37	14,3	,91	2,63	,10	,00	-	-	,11		
CE-PHAL:																	
Laa	7,3	4,5	8,1	36,23	1,03	,23	,25	37,7	2,12	4,45	,46	,31	39,34	32,09	,28		
Aa	6,9	3,8	12,1	35,28	,89	,12	,21	36,5	2,61	5,78	,41	,22	-	-	,25		
Gr 1	7,8	5,3	25,1	13,07	,25	,04	,08	13,4	,44	1,52	,10	,18	-	-	,09		
Gr 2	7,4	3,0	36,6	11,53	,21	,04	,04	11,8	1,34	1,23	,18	,05	-	-	,08		
CN-HOST:																	
Aa	7,6	21,5	48,2	27,10	3,10	,28	,27	30,8	4,66	1,15	,27	,10	11,53	9,92	,29		
Gr, (o)	8,1	7,5	21,5	12,13	,78	,09	,09	13,1	,45	1,43	,12	,00	-	-	,13		
Gr	8,4	4,3	11,7	10,78	,38	,04	,11	11,3	,40	,47	,10	,00	-	-	,08		
CE-PAN:																	
AaAb 1	7,6	2,8	9,8	30,09	,73	,26	,34	31,4	1,42	2,60	,50	,12	8,51	6,13	,23		
AaAb 2	7,3	5,3	13,5	33,53	,84	,28	,29	34,9	1,99	4,08	,50	,15	-	-	,24		
Go	7,8	7,3	29,3	18,31	,37	,08	,15	18,9	,80	2,63	,35	,05	-	-			
Gr	7,5	7,0	33,6	17,51	,42	,07	,15	18,2	1,24	1,49	,28	,05	-	-	,16		
OS-GAL:																	
LAb	2,8	-	,7	28,64	1,36	,17	,18	30,4	2,85	4,30	,26	,22	16,08	12,88	,19		
Ab	2,6	-	,8	31,69	1,50	,18	,19	33,6	2,51	4,76	,26	,11	-	-	,21		
Go	7,8	4,3	21,7	15,52	,39	,05	,03	16,0	,26	2,55	,10	,00	-	-	,09		
Gr 1	7,8	4,5	20,5	14,62	,58	,06	,08	15,3	1,04	2,55	,10	,05	-	-	,09		
Gr 2	7,7	21,0	50,8	15,67	1,23	,09	,34	17,3	1,00	2,65	,12	,05	-	-	,11		
NO-HOST:																	
Ab	8,4	3,0	19,3	15,57	,32	,12	,21	16,2	,83	2,21	,13	,05	9,49	4,84	,20		
Goh 1	8,8	4,6	22,6	11,53	,20	,03	,04	11,8	,65	1,48	,10	,13	-	-	,13		
AbG1b	8,2	13,0	30,3	16,57	,45	,07	,06	17,2	2,52	5,38	,31	,05	-	-	,21		
Goh 2	7,9	7,5	34,1	13,47	,33	,03	,02	13,9	,79	2,33	,15	,05	-	-	,16		
[Goh 3]	8,3	14,5	40,0	18,41	,67	,10	,01	19,2	1,18	8,55	,14	,13	-	-	,18		
AbG2b	7,6	12,1	32,0	18,66	,50	,04	,00	19,2	1,02	2,50	,25	,05	-	-	,24		
Go	8,1	8,9	15,2	11,98	,23	,03	,02	12,3	,18	1,68	,10	,00	-	-	,15		
Goh, (r)	7,9	8,4	33,1	15,57	,38	,06	,02	16,0	,83	3,65	,27	,05	-	-	,22		
CN/NOLASSE:																	
AaSy(C)	7,9	6,0	9,5	26,45	4,33	,28	,29	31,4	2,30	10,08	,42	,60	8,56	7,78	,28		
SdC	8,0	6,5	20,0	18,21	3,36	,23	,28	22,1	,53	11,65	,14	,41	-	-	,15		
OS-TTP./NOLASSE:																	
AaSy	7,9	9,3	11,8	32,24	5,31	,70	,48	38,7	,68	5,28	,26	,28	6,48	6,84	,22		
AaSu(C)	8,2	6,0	20,4	15,57	2,52	,18	,23	18,5	,50	5,68	,15	,29	-	-	,17		
Sd11C, lo	8,1	1,3	1,3	16,77	4,24	,34	,35	21,7	,36	11,40	,23	,44	-	-	,07		

Tabl. 11 Rapport entre quelques paramètres physico-chimiques des sols

Station	Horizon	Prof. cm	No écb.	Ca/Mg	Ca/K	Ca/S	FeTa/ FeMj	NH4/ NO3	AlTA/ AlMJ	Calcaire act./tot.	Sabl. (S)	Lin. (L)	Arg. (A)	A/S	A/L	A/S+L
						%	%			%	%	%	%			
CM/courbe	T1	13	83	4,4	55,6	78,8	76,3	1,0	2,9	-	-	-	-	-	-	-
	T2	28	84	4,7	68,5	79,3	79,0	-	5,8	-	-	-	-	-	-	-
	Gr1	58	85	18,8	194,7	92,6	64,0	-	-	-	94,7	4,2	1,1	,01	,26	,01
	Gr2	73	86	12,3	290,4	90,6	67,2	-	2,4	24	67,4	29,2	3,4	,05	,12	,04
CE-lasioe.	T	27	50	8,0	15,4	81,2	74,5	1,3	1,3	0	-	-	-	-	-	-
	Ae	30	51	21,9	400,5	94,2	82,5	-	2,0	-	-	-	-	-	-	-
	Gr1	52	52	37,2	245,6	95,6	25,7	-	-	15	27,5	53,0	19,4	,11	,37	,24
	Gr2	>85	53	22,7	87,8	92,1	34,6	-	-	30	86,3	10,9	2,8	,03	,16	,03
CE-Pbal.	LAn	0	60	35,2	157,5	96,0	47,6	1,2	1,5	56	-	-	-	-	-	-
	Ae	23	61	39,6	194,0	96,7	45,2	-	1,9	31	34,8	48,6	16,6	,48	,34	,20
	Gr1	38	62	52,3	326,8	97,2	28,9	-	,6	21	32,4	50,8	16,8	,52	,33	,20
	Gr2	>100	63	54,9	288,3	97,5	100,0	-	3,6	8	80,4	13,1	6,5	,08	,50	,07
CM-host.	Aa	18	64	8,7	96,8	88,1	65,2	1,2	1,4	45	8,6	43,3	48,3	5,62	1,12	,93
	Gr, (e)	43	65	15,6	134,8	92,7	31,5	-	-	35	36,9	46,3	16,8	,46	,36	,20
	Gr	>95	66	28,4	269,5	95,4	85,1	-	-	36	94,8	2,6	3,2	,03	1,23	,03
CE-pao.	AaAb1	5	40	41,7	115,7	95,8	54,6	1,4	4,2	29	42,7	34,5	22,8	,53	,66	,30
	AaAb2	15	42	39,8	119,8	96,0	48,8	-	3,3	39	30,7	45,8	23,5	,77	,51	,31
	Ca	30	43	49,5	228,9	96,8	30,4	-	7,0	26	23,4	55,9	20,7	,88	,37	,26
	Gr	>100	44	41,7	230,1	96,5	83,2	-	5,6	21	37,7	50,2	12,2	,32	,24	,14
OS-Gal.	LAb	0	45	21,1	168,5	94,4	66,3	1,2	1,2	-	65,1	51,6	23,2	,36	2,00	,30
	Ab	9	46	21,1	176,1	94,4	52,7	-	2,4	-	83,0	8,8	6,3	,10	,94	,09
	Go	34	47	39,8	310,4	97,1	10,2	-	-	20	81,4	13,4	5,3	,07	,40	,06
	Gr1	87	48	25,2	243,7	95,3	40,8	-	2,0	22	76,7	17,5	5,9	,08	,34	,06
	Gr2	>105	49	12,7	174,1	90,4	37,7	-	2,4	41	21,5	53,1	25,3	1,18	,48	,34
NO-host.	Ab	18	87	48,7	129,8	96,0	37,6	2,0	2,6	16	85,8	9,5	4,6	,05	,48	,05
	Gob1	27	88	57,7	384,3	97,7	43,9	-	,8	20	89,7	10,4	,0	,00	,00	,00
	AbG1b	43	89	36,8	236,7	96,6	46,8	-	6,2	43	36,8	41,3	21,9	,60	,53	,28
	Gob2	61	90	40,8	449,0	97,3	33,0	-	3,0	22	72,9	20,7	6,4	,09	,31	,07
	[Gob3]	66	91	27,5	184,1	95,9	13,8	-	1,1	36	2,4	67,1	30,6	12,25	,46	,44
	AbG2b	79	92	37,3	466,5	97,2	40,8	-	5,0	38	52,4	36,3	11,3	,12	,31	,13
	Go	92	93	52,1	399,3	97,7	10,7	-	-	58	90,7	7,1	2,4	,03	,34	,02
	Gob, (r)	98	94	41,0	259,5	97,1	22,7	-	5,4	25	31,8	47,2	15,1	,40	,32	,18
CM/molasse	AaSv(C)	25	55	6,1	94,5	84,4	22,8	1,1	,7	63	2,4	56,2	41,5	12,29	,74	,71
	SaE	>52	56	5,4	79,2	82,5	4,5	-	,3	33	53,3	28,9	17,9	,34	,62	,22
OS-typ./ molasse	AaSv	11	57	6,1	46,1	83,2	12,9	1,1	,9	78	31,9	40,5	27,2	,85	,67	,38
	AaSv(C)	16	58	6,2	86,5	84,2	8,8	-	,5	29	40,1	41,9	11,9	,45	,43	,22
	SaJC, I	>25	59	4,0	49,3	77,3	3,2	-	,5	96	26,8	53,4	19,8	,74	,37	,25

8 HYDROCHIMIE

8.1 INTRODUCTION

En milieu hydromorphe, la charge chimique de l'eau du sol constitue un facteur déterminant pour la végétation puisque cette eau se trouve la plupart du temps sous la forme d'une nappe servant de "pool" nutritif aux végétaux. Les caractéristiques physico-chimiques de cette nappe peuvent varier dans le temps et l'espace et sont en relation étroite avec la matrice minérale du sol, l'activité biologique dans ce dernier (production de CO₂, NO₃, SO₄), la végétation (lessivage des feuilles, dégradation de la litière) et le climat (pression atmosphérique, température, précipitations). En milieu riverain, on peut encore considérer l'influence du lac, particulièrement en période de crue. Durant les années 1984 et 1985, nous avons prélevé, à intervalles réguliers, l'eau de nappe à différentes profondeurs (prélèvements mensuels d'avril à octobre). En l'absence de nappe (saison estivale), nous avons extrait la solution de sol par centrifugation. Pour comparaison, nous avons également récolté l'eau de pluie, l'eau du lac et du canal de la Broye, ainsi que celle d'un ruisseau s'écoulant de la falaise dans le marais.

Afin de limiter le travail, nous avons choisi quatre stations de la série sur sédiments meubles avec nappe phréatique permanente:

- 1) Caricetum elatae, var. à Carex lasiocarpa (CE-lasioc.).
- 2) Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea (CE-Phal.).
- 3) Caricetum elatae, var. à Carex panicea (CE-pan.).
- 4) Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre (OS-Gal.).

Des données de milieux sur molasse (Cladietum marisci et Orchio-Schoenetum nigricantis) sont également disponibles par les travaux de Cornali (thèse en préparation).

Les données physico-chimiques de la nappe sont exploitées de trois façons différentes: 1) par l'analyse en composante principale (Fig. 27, 28, 29), 2) par les corrélations entre paramètres physico-chimiques (Tabl. 12 et 13) et 3) par les courbes de variation de ces paramètres (Fig. 35 à 39).

Ce chapitre complète ainsi la description pédologique et apporte, en outre, une dimension temporelle à l'approche chimique des sols.

L'hydrochimie des nappes a été abordée dans plusieurs travaux écologiques dont CONWAY (1937, 1940), SCHAEFER (1967), YERLY (1970), ULEHLOVA et PRIBIL (1978), POTT (1983), WEDRAOGO-DUMAZET (1983), YABE et NUMATA (1984) et PEOERSEN (1985). Certains travaux sont de nature plus hydrogéologique ou pédologique: MISEREZ (1973), POCHON (1978), BOUYER et al. (1980, 1981). Le chimisme du lac de Neuchâtel a été étudié par SOLLBERGER (1974). Les bases théoriques sont données par STUMM et MORGAN (1970).

8.2 METHODE

La méthode générale est présentée au chapitre 2. Ci-après, nous donnons encore quelques précisions.

Les quelques données manquantes ont été complétées à l'aide de la régression multiple. Pour le *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (CE-lasioc.), nous n'avons de mesures que pour l'année 1985. Lors de l'analyse en composante principale, nous avons éliminé la silice, le manganèse ainsi que l'aluminium (données incomplètes ou teneurs insignifiantes). L'acidité est donnée par le pH (l'imprécision liée à l'usage du logarithme pour les calculs ne porte pas à conséquence, compte tenu de la gamme très restreinte des valeurs de pH). Les corrélations entre paramètres sont du type linéaire. L'interprétation n'est faite que pour les corrélations dont la limite de confiance atteint 95% et dont la valeur dépasse 0,5 (en valeur absolue). La profondeur des prélèvements est donnée par le nom de l'horizon pédologique (voir Fig. 25).

En ce qui concerne la discussion de la méthode de la centrifugation des sols et des relations chimiques entre l'eau de la nappe (pores grossiers) et celle extraite par centrifugation (pores moyens), ainsi que le rapport entre le volume d'eau extrait et l'humidité pondérale de l'échantillon, nous renvoyons le lecteur à CORNALI (thèse en préparation). Quant à la description des eaux de pluie, elle est donnée par BUECHE (thèse en préparation).

8.3 LES EQUILIBRES CHIMIQUES DANS L'EAU

Sans vouloir discuter la théorie des équilibres chimiques dans les solutions aqueuses, il nous paraît tout de même utile de rappeler quelques principes de base nécessaires à l'interprétation des données. Nous empruntons ces informations à STUMM et MORGAN (1970) ainsi qu'à MISEREZ (1973).

En milieu calcaire, trois systèmes physico-chimiques sont reconnus:

- 1) Le système $\text{CaO(MgO)} - \text{H}_2\text{O} - \text{CO}_2$.
- 2) Le système $\text{Na}_2\text{O(K}_2\text{O)} - \text{SiO}_2 - \text{Al}_2\text{O}_3 - \text{H}_2\text{O}$.
- 3) Le système $\text{FeO} - \text{Fe}_2\text{O}_3 - \text{CO}_2 - \text{O}_2 - \text{H}_2\text{O}$.

Ces équilibres thermodynamiques (point d'entropie nulle) concernent les systèmes fermés, parvenant à un maximum de stabilité par processus irréversibles de libération des éléments chimiques à partir de la matrice. Chacun de ces systèmes présente une phase solide stable à l'échelle annuelle et, par conséquent, une phase aqueuse dont les variations sont cohérentes avec les variations spatio-temporelles de la phase solide. Il existe d'autres systèmes qui sont déséquilibrés en raison de la présence d'une phase solide à caractère aléatoire ou fortuit. C'est le cas des systèmes incluant des composés d'origine essentiellement organique ou épisodique, fortement influencés par la matrice biologique (azote, phosphore, soufre).

Tous ces systèmes réactionnels sont sous la dépendance des facteurs de contrôle suivants:

- 1) L'anhydride carbonique qui, par sa pression partielle, induit et contrôle l'ensemble des transformations dont les systèmes $\text{CO}_2 - \text{H}_2\text{O} - \text{carbonates}$ sont le siège. Le CO_2 provient soit de l'atmosphère (pression partielle faible: 0,0003 à 0,0004 atm), soit du sol par le biais de l'activité biologique (système ouvert - source principale avec une pression partielle de 0,001 à 0,1 atm) ou par celui

de la dissolution des calcaires par diverses formes d'acides (système fermé). Le CO_2 se répartit dans trois chaînes dépendantes: 1) chaîne physique (interface pression partielle CO_2 /gaz - pression partielle CO_2 /liquide), 2) chaîne chimique (CO_2 dissous - HCO_3^- - CO_3^{2-}) et 3) chaîne cristallographique (interface CO_3 /liquide - MeCO_3 /solide).

2) Les bases échangeables, qui sont déterminantes (en milieu fermé) dans les processus de substitution des minéraux à squelette silico-alumineux ainsi que dans celui de l'altération de ces minéraux par l'hydrolyse. Ces bases échangeables sont les cations Na, K, Ca et Mg.

3) L'oxygène dissous qui contrôle, jusqu'à dans la phase liquide, l'équilibre entre autotrophie (photosynthèse et chimiosynthèse) et hétérotrophie (respiration aérobie et anaérobie). De ce point de vue, la pression partielle en oxygène est immédiatement en concurrence avec la pression partielle en anhydride carbonique, aux abords de la biosphère en tout cas. Le rôle de l'oxygène dissous est multiple: participation au contrôle des réactions d'oxydo-réduction faisant intervenir le fer, par exemple, corrosion "secondaire" provoquée par les produits de l'oxydation de FeS_2 (acide sulfurique) ou de la matière organique (acides organiques et anhydride carbonique), modification de l'activité microbiologique dans le sens aérobie ou anaérobie. Dans le cas de la respiration, si l'oxygène dissous fait défaut, l'emprunt en sera fait, par exemple, aux nitrates, sulfates, voire à l'anhydride carbonique, lesquels seront réduits respectivement en nitrites (ou azote dans les cas extrêmes), hydrosulfites et méthane.

4) Les substances humiques (acides humiques et fulviques essentiellement), qui participent activement aux mécanismes microbiologiques et chimiques qui jalonnent les cycles de l'azote, du phosphore, du soufre et du carbone. Leur rôle est multiple: action complexante et stabilisante (p. ex. humates calciques plus ou moins solubles), capacité à permuter et adsorber les bases échangeables (action dégradante sur les minéraux alumino-silicatés), action agressive et dissolvante des fonctions acides, production d'anhydride carbonique agressif dans le stade ultime de leur dégradation.

L'interprétation de la charge dissoute des nappes passe par la comparaison des relations entre paramètres (corrélations). On obtient ainsi un certain nombre d'indications sur:

1) les lois de l'équilibre thermodynamique: en milieu calcaire, le pH, la pression partielle de CO_2 , le calcium, le magnésium et la dureté temporaire sont associés de façon cohérente. Avec un système ouvert, le pH est relié négativement à Ca, Mg, à la pression partielle de CO_2 et à la dureté temporaire (ces paramètres sont employés avec des abréviations dans les figures et dans les tableaux: voir correspondances dans le Tabl. 12), lesquels sont corrélés positivement. Les principaux paramètres caractérisant la phase silicatée (pH, SiO_2 , Na, K, Température) ne sont que rarement reliés entre eux. L'altération des silicates (surtout argileux), qui résulte de la réaction avec les ions H, se traduit théoriquement (en milieu fermé) par une corrélation inverse entre le pH et K, Na, SiO_2 . Mais souvent d'autres facteurs s'interposent et masquent cette corrélation, à commencer par la prédominance d'autres associations minérales plus solubles comme NaCl ou KCl, ainsi que par l'abondance du contenu bicarbonaté calcique. Quant aux alcalino-terreux de la phase silicatée, ils ne peuvent être distingués de ceux provenant de la phase carbonatée. Les paramètres

du système $\text{FeO} - \text{Fe}_2\text{O}_3 - \text{CO}_2 - \text{O}_2 - \text{H}_2\text{O}$ ne sont jamais associés de façon totalement cohérente et le système est compliqué par la multivalence du fer. Les phases "solides" du fer sont représentées à la fois par les oxydes de fer, hydratés ou non, ferreux ou ferriques, par le carbonate ferreux et par les précipités métastables constitués par les hydroxydes ferreux et ferriques. Les teneurs en fer dans l'eau sont contrôlées à la fois par l'oxygène dissous et par la pression partielle d'anhydride carbonique. La persistance de cet élément en solution se fait ainsi en fonction du Eh et du pH (indice rH). MISEREZ (1973) traite précisément le diagramme de stabilité du fer en fonction du Eh et du pH. Retenons simplement que du point de vue des corrélations, cela se traduit par une opposition entre Eh, O_2 et le fer dissous (=fer filtré, avec une prédominance de fer ferreux). Les substances humiques interviennent en maintenant le fer en solution. La matière organique agit en réduisant le fer ferrique en fer ferreux ainsi qu'en complexant ce dernier (ou encore en formant divers colloïdes englobant à la fois le fer ferreux et le fer ferrique). Il en résulte une corrélation positive entre le carbone organique et le fer dissous (mais cela dépend des milieux).

2) Les lois de l'équilibre biologique: dans ce cas, il y a une association cohérente entre le pH, la pression partielle de CO_2 , les sulfates, les nitrates et l'oxygène. Le pH est relié positivement à O_2 , NO_3 et SO_4 . En outre, on remarque généralement une relation positive entre K, SO_4 et la matière organique dissoute (C organique).

3) Les lois de l'écoulement, en conformité avec le contenu géochimique du support solide: les associations minérales du type NaCl , KCl et MgCl_2 indiquent souvent une origine externe au système calcaire, comme par exemple une roche tertiaire (molasse), quaternaire (moraine) ou encore une pollution (prédominance de K ou Na).

4) Les analogies analytiques diverses: elles sont généralement triviales, comme par exemple, en milieu carbonaté, les corrélations entre dureté temporaire et dureté totale, ou entre ces deux duretés et le calcium.

Finalement, il est important de souligner qu'entre ces quatre types d'indications, des solutions mixtes sont possibles, ce qui peut donner lieu à des corrélations indirectes ou fortuites.

8.4 CARACTERISATION HYDROCHIMIQUE DES STATIONS

8.4.1 Analyse en composante principale

Cette analyse a été effectuée pour six milieux, dont deux transects (l'un dans une frênaie, l'autre dans une pinède), et pour trois périodes caractéristiques:

- 1) Période printanière avec hautes eaux lacustres, nappe phréatique élevée dans les marais et inondations occasionnelles de ces derniers.
- 2) Période estivale avec chute généralisée des nappes sous l'effet de l'évapotranspiration.

3) Période automnale avec un niveau de lac bas.

Les images factorielles étant très semblables pour les années 1984 et 1985, nous ne présentons ici que celles de 1985. Toutefois, on peut signaler qu'en automne 1984, les relations (corrélations) entre paramètres chimiques ont été très semblables à celles du printemps de la même année, alors qu'en 1985 quelques différences sont apparues entre les deux saisons. Ceci s'explique par les fluctuations du lac et la pluviosité (voir Fig. 20): en automne 1984, peu avant le prélèvement, le niveau du lac s'est élevé de façon comparable aux crues du printemps à la suite d'importantes pluies, ce qui a eu pour conséquence une brusque remontée passagère des nappes, ainsi que des inondations.

Pour les périodes printanière et automnale, l'analyse en composante principale a été faite avec les données de l'ensemble des piézomètres, tandis que pour la période estivale, elle l'a été avec l'eau extraite par centrifugation (dans ce cas uniquement l'horizon de surface, mais deux prélèvements consécutifs sont représentés).

A) Groupes de paramètres physico-chimiques et associations

Sur les plans factoriels de chacune des 3 périodes (Fig. 27, 28, 29), on peut construire des groupes de paramètres plus ou moins corrélés (corrélations angulaires). Ces groupes sont indiqués dans le Tabl. 12.

On constate que les groupes créés avec les eaux piézométriques (périodes printanière - Fig. 27 - et automnale - Fig. 28) sont très semblables. D'une façon générale, la position de ces groupes sur les plans factoriels suggère les associations cohérentes suivantes (voir également point 8.3):

- opposition entre pH et Ca, dureté temporaire, conductivité,
- opposition entre Fe filtré, Fe non filtré, rapport Fe filtré/Fe non filtré, C organique et Eh, O₂, saturation en O₂,
- comportement identique entre Mg et Na,
- comportement voisin (surtout en automne) entre pH, O₂, saturation en O₂, SO₄, dureté permanente, NO₃ et K.

La distinction entre les deux saisons semble marquée par la position des phosphates: au printemps, probablement sous l'effet des eaux du lac, ils se comportent comme les nitrates et le potassium (pôle eutrophe), tandis qu'en automne ils leur sont opposés (selon EGLOFF 1983, cet élément doit être considéré comme limitant dans les prairies humides naturelles).

L'image factorielle de l'eau extraite par centrifugation (période estivale, Fig. 29) n'est pas totalement comparable, puisqu'un certain nombre de paramètres chimiques font défaut (leur mesure a perdu toute signification, eu égard à la méthode d'extraction de l'eau). Toutefois, on remarque que certains éléments des associations précitées se retrouvent (Ca avec dureté temporaire, Mg avec Na, SO₄ avec dureté permanente). D'autres relations sont nouvelles:

- comportement identique entre C organique et NO₃,
- comportement voisin entre Fe filtré et PO₄,
- indépendance entre NO₃, PO₄ et K,
- opposition entre dureté temporaire et Fe filtré.

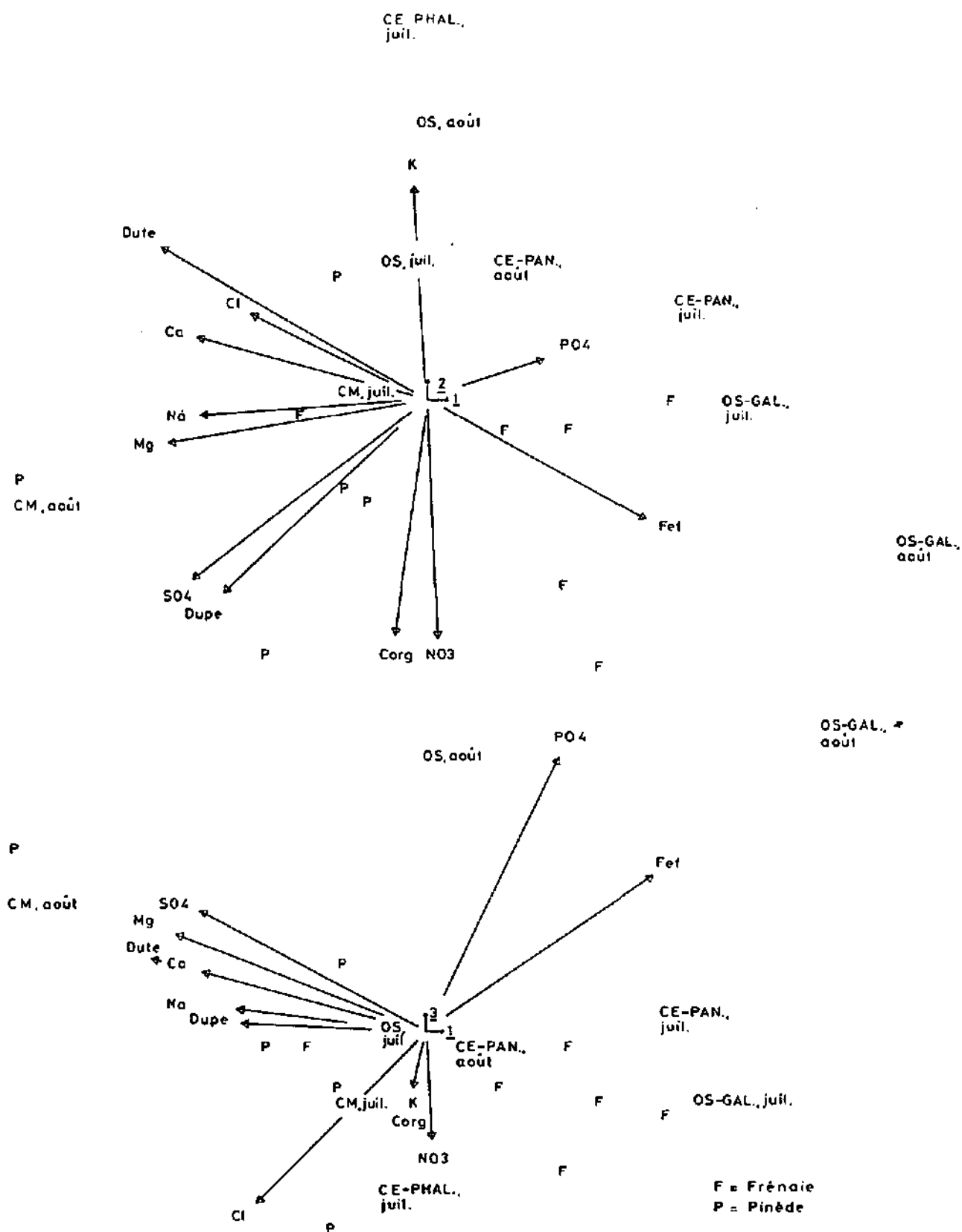


Fig. 29 Analyse en composantes principales des données chimiques de la solution de sol extraite par centrifugation: période estivale (10 juillet et 14 août 1984) (plan 1/2 = 55%, plan 1/3 = 48% - voir abréviations des paramètres physico-chimiques dans le Tab. 12)

Ces observations doivent être complétées par les remarques suivantes (BOUYER, comm. orale):

Dans le cas des eaux piézométriques:

- Le comportement semblable du C organique et du fer (filtré et non filtré) est dû essentiellement à l'opposition de ces deux paramètres à O₂ et au Eh. La complexation du fer ferreux par la matière organique n'intervient que dans une moindre mesure (par adsorption). Même les complexes ferriques (solubles) formés en surface sont dégradés lorsqu'ils atteignent les horizons profonds, sous l'effet du calcium. Le fer ferrique est alors réduit en fer ferreux. Il faut donc attribuer à la matière organique un rôle essentiellement réducteur.

- La proximité angulaire entre dureté temporaire et Fe filtré (et non filtré) montre bien l'effet de la décarbonatation (liée au gaz carbonique), qui libère le fer contenu dans la matrice carbonatée (les matrices de corrélations des différentes stations ont montré que cette corrélation est plus forte dans le cas des sols sur sédiments lacustres).

- Le pH est opposé à Ca et à la dureté temporaire (cas d'un système ouvert), puisque l'agressivité à l'égard du calcaire est accrue avec une nappe plus acide.

- La conductivité est corrélée avec les ions en solution, comme par exemple le fer ferreux (fer filtré) ou le calcium. Cette corrélation disparaît s'il y a complexation par la matière organique (d'où l'opposition entre conductivité et Fe non filtré moins Fe filtré, en automne).

- La conductivité est liée au C organique en automne, car les grosses molécules de matière organique qui se sont accumulées en hiver, sont fragmentées durant l'été (activité biologique), ce qui libère des ions dans la solution de sol.

- O₂ est corrélé avec SO₄ (et par conséquent avec la dureté permanente), car le soufre est oxydé durant la saison estivale, principalement dans les horizons de surface, mieux aérés. L'acidification liée à la réaction chimique n'intervient pas, le milieu étant suffisamment tamponné.

- K et NO₃ sont indirectement très liés, surtout en automne, après la période d'aération estivale du sol et, corollairement, d'intense activité biologique. Le potassium provient des argiles (recharge par l'intermédiaire des plantes), tandis que les nitrates sont libérés par la flore microbienne.

- PO₄ est très complexant à l'égard du fer ferrique (vivianite), ce qui explique l'opposition avec Fe non filtré moins Fe filtré.

- La position généralement isolée de Cl prouve l'absence de pollution (du moins aux époques considérées).

Dans le cas des centrifugations, on peut encore noter que:

- C organique et NO₃ sont fortement liés, la présence de matière organique permettant une forte production de nitrates. Cette corrélation existe certainement aussi dans le cas des eaux piézométriques, mais elle est masquée par l'action des paramètres supplémentaires (BOUYER procède, pour ces raisons, à des analyses partielles en éliminant certains paramètres).
- La position isolée de K est difficilement explicable (peut-être liée à l'éclatement des cellules lors de la centrifugation).

B) Position des stations et horizons (Fig. 27 et 28)

Les horizons du *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (CE-lasioc.), sont toujours liés au pôle anaérobie, au printemps comme en automne (pas de mesure avec les centrifugations de la période estivale). Les horizons de surface, en particulier l'horizon T, occupent une position un peu différente en raison des faibles valeurs pour le fer, le calcium, la conductivité et la dureté temporaire (voir également Tabl. 14).

Les horizons du *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea* (CE-Phal.), se comportent de façon analogue à ceux de la station CE-lasioc., mais en automne l'horizon Aa rejoint le pôle aérobie (plus de O₂ et SO₄, voir également Tabl. 14). Sur l'image factorielle des centrifugations (Fig. 29), cet horizon est marqué par une teneur très importante en K et Cl.

Les horizons du *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (CE-pan.), se comportent de deux façons différentes puisque les horizons AaAh et Go se démarquent, au printemps comme en automne, en occupant le pôle aérobie. Les deux horizons Gr (prélèvement à, respectivement, 50 et 85 cm de profondeur) occupent le pôle anaérobie.

Les horizons de l'*Orchio-Schoenetum nigrlicantis*, var. à *Galium palustre* (OS-Gal.), se comportent de façon très hétérogène et extrême. Les horizons Ah et Go occupent toujours le pôle aérobie, mais de façon un peu différente: le premier ne présente que de faibles valeurs pour Ca, pour la dureté temporaire et pour la conductivité, tandis que le second est marqué par d'importantes valeurs pour O₂, SO₄ et pour la dureté permanente (voir également Tabl. 14). Les horizons Gro et Gr2 occupent le pôle anaérobie au printemps, mais en automne ils prennent une position intermédiaire. L'horizon Gr2 se comporte de façon extrême en raison de ses valeurs moyennes très élevées pour la dureté temporaire, pour Fe filtré, Fe non filtré, Ca, Mg et Na (voir également Tabl. 14). Sur l'image factorielle des centrifugations, l'horizon de surface est marqué par une prédominance de Fe filtré et PO₄ (mais les teneurs restent faibles), ainsi que par de faibles teneurs pour la dureté temporaire et Ca.

Sur ces plans factoriels (Fig. 27 et 28) sont encore situés deux milieux sur molasse: un *Cladietum marisci* (CM) et un *Orchio-Schoenetum nigrlicantis* (OS). On constate que ces deux sols occupent constamment le pôle aérobie. Le *Cladietum marisci* est, de plus, fortement marqué par Mg et Na (molasse). Sur les plans factoriels des centrifugations (Fig. 29), on peut encore remarquer que l'*Orchio-Schoenetum nigrlicantis* occupe une position opposée à NO₃.

Quant au lac, au canal de la Broye et au ruisseau, leur position (non figurée) est systématiquement du côté aérobie. Le ruisseau est toujours décalé du côté des nitrates.

8.4.2 Corrélations entre paramètres physico-chimiques

Pour chacune des quatre stations considérées, nous avons calculé la matrice de corrélations (linéaires) des paramètres physico-chimiques sur la base de l'ensemble des données piézométriques récoltées durant deux ans. Le Tabl. 13 en donne les principales tendances.

Les associations de paramètres physico-chimiques révélées sur l'image factorielle (point 8.4.1) ne se retrouvent pas intégralement en raison du seuil de signification statistique choisi pour l'interprétation des corrélations (soit 0,95 %). En revanche, d'autres corrélations apparaissent. Mais celles-ci doivent être interprétées avec prudence car elles peuvent être fortuites.

Les corrélations générales (valables pour toutes les stations) ont été discutées précédemment. La Fig. 30 représente graphiquement la relation entre la dureté temporaire et Fe filtré. On peut encore remarquer que la corrélation entre K et Cl pourrait être due à la présence d'évaporites (?).

En ce qui concerne les corrélations spécifiques, nous ne retiendrons que les points suivants:

- Les deux stations avec nappe basse (CE-pan. et OS-Gal.) présentent une corrélation inverse entre le pH et Fe filtré, Fe non filtré, le rapport Fe filtré/Fe non filtré (voir Fig. 31). Ceci s'explique par la précipitation plus rapide du fer dans la gamme de pH des deux stations en question (voir diagramme de stabilité du fer en fonction du Eh et du pH chez MISEREZ 1973).

- Les deux stations sur sédiments lacustres (CE-lasioc. et OS-Gal.) présentent une corrélation positive entre Mg et Na (voir Fig. 32), ce qui indique l'origine molassique des sables (la même indication est donnée par la corrélation Si-SO₄ de la station CE-lasioc.). Ces deux mêmes stations présentent encore une opposition entre Eh et Fe filtré, Fe non filtré, Ca, Mg, Na, dureté temporaire (voir Fig. 33). Cette dernière est probablement liée à la nature du substrat (plus de fer et de calcaire libérés par la matrice des sédiments).

- Les deux stations sur alluvions de l'Aar (CE-Phal. et CE-pan.) présentent une corrélation inverse entre la conductivité et Si (voir Fig. 34), ainsi qu'une corrélation positive entre Fe non filtré moins Fe filtré et Fe non filtré.

- La corrélation positive entre C organique et K dans la station CE-lasioc. pourrait être due à la présence de tourbe.

- La corrélation positive entre Si et K dans la station CE-Phal. indique la présence d'argiles fines dans la matrice carbonatée, et probablement aussi dans la solution filtrée.

- La station OS-Gal. possède des caractères de milieu aéré: corrélation entre K et NO₃ ainsi qu'opposition entre SO₄ et Fe filtré, Fe non filtré, Ca.

Période printanière: 14 mai 1985 (eau de piézomètres)	Période estivale: 10 juillet et 14 août 1984 (eau extraite par centrifugation) 1)	Période automnale: 10 septembre 1985 (eau de piézomètres)
1 Ca - Cond - Dute - Corg - Fenf - Fef - Fefnf 2 Mg - Na - Fec 3 O2 - pcO2 - pH - Eh 4 SO4 - Dupe - Cl 2) 5 NO3 - PO4 - K	1 Ca - Dute - Mg - Na 2 SO4 - Dupe 3 NO3 - Corg 4 PO4 5 K 6 Cl 7 Fef	1 Ca - Cond - Dute - Corg - Fenf - Fef - Fefnf 2 Mg - Na - Fec 3 O2 - pcO2 - pH - Eh - SO4 Dupe 4 Cl 5 NO3 - K 6 PO4

1) Paramètres non mesurés: O2, pcO2, pH, Eh, Cond, Fenf, Fec, Fefnf

2) Groupe nal défini

Tabl. 12 Groupes de paramètres physico-chimiques dans l'eau des nappes, établis à l'aide de l'analyse en composantes principales (Cond = conductivité, Dute = dureté temporaire, Dupe = dureté permanente, Corg = carbone organique, Fenf = fer non filtré, Fef = fer filtré, Fefnf = rapport fer filtré/fer non filtré, Fec = fer non filtré - fer filtré, pcO2 = % de saturation en oxygène)

	Sédiments lacustres (origine molassique)	Alluvions de l'Aar
Nappe élevée	<u>CE-lasioc. (N=15):</u> Eh - (-Fef - Fenf - Ca - Mg - Na - Dute) Mg - Na Fefnf - (- Mn) Eh - (- pcO2) Al - (- pcO2) Cond - Fef Cond - Al Corg - K Corg - Cl Corg - PO4 Dupe - Mn Dupe - (- Fef) Si - SO4 K - PO4 PO4 - Cl	<u>CE-Phal. (N=38):</u> Fec - Fenf Cond - (- Si) Ca - (- SO4) Cond - Ca Corg - Mn Dupe - (- Ca) Si - K Si - Mn K - (- Mg) NO3 - (- Fefnf)
Nappe basse	<u>DS-Gal. (N=42):</u> Eh - (- Fef - Fenf - Ca - Mg - Na - Dute) Mg - Na pH - (- Fef - Fenf - Fefnf) SO4 - (- Fef - Fenf - Ca) pcO2 - Dupe Dute - Si K - NO3 - Al	<u>CE-pan. (N=45):</u> Fec - Fenf Cond - (- Si - pH) pcO2 - pH - (- Fef - Fenf - Fefnf - Ca - Mg - Dute) Eh - (- Fef) Fec - Mn Corg - Fef - Fenf Corg - Na
<u>Corrélations générales :</u> Fef - Fenf - Ca - Mg - Dute Fec - (- Fefnf) K - Cl		

Remarque: paramètre1 - (- paramètre2) = corrélation inverse

Tabl. 13 Principales corrélations entre paramètres physico-chimiques dans l'eau des nappes ($r > 0,5$ avec $P > 0,95$ - voir abréviations des paramètres physico-chimiques dans le Tabl. 12)

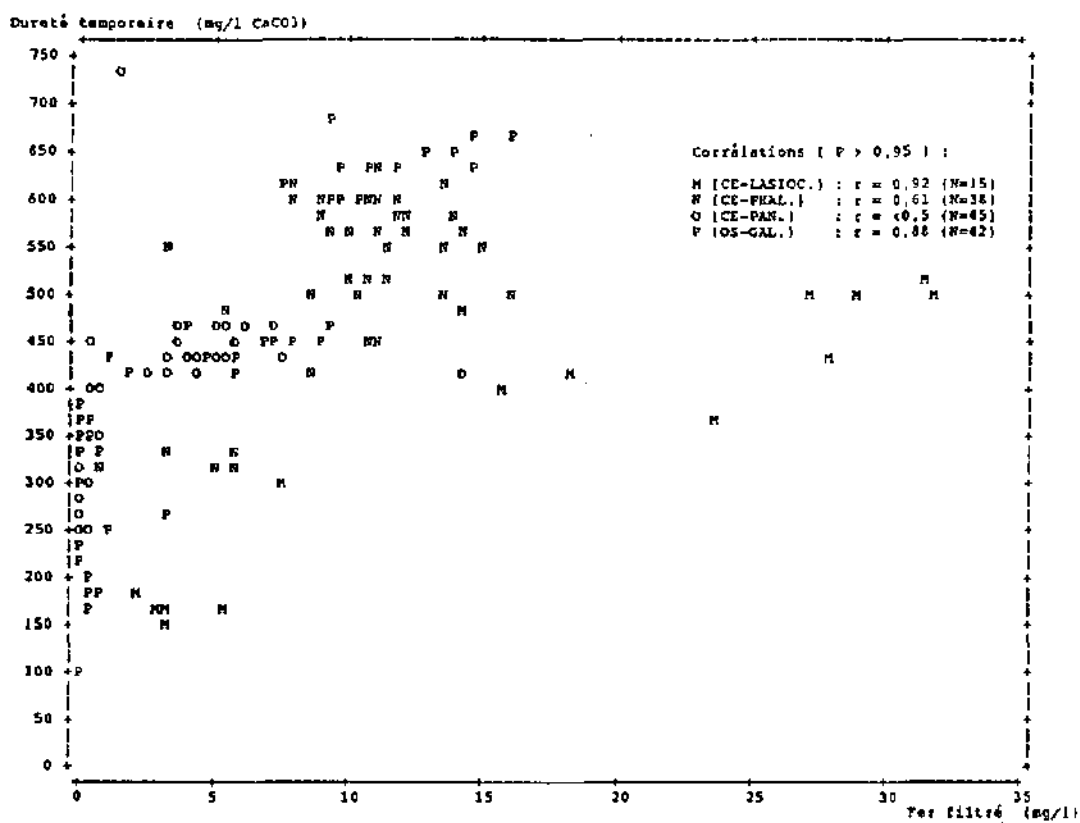


Fig. 30 Relation entre la dureté temporaire et le fer filtré dans l'eau des nappes

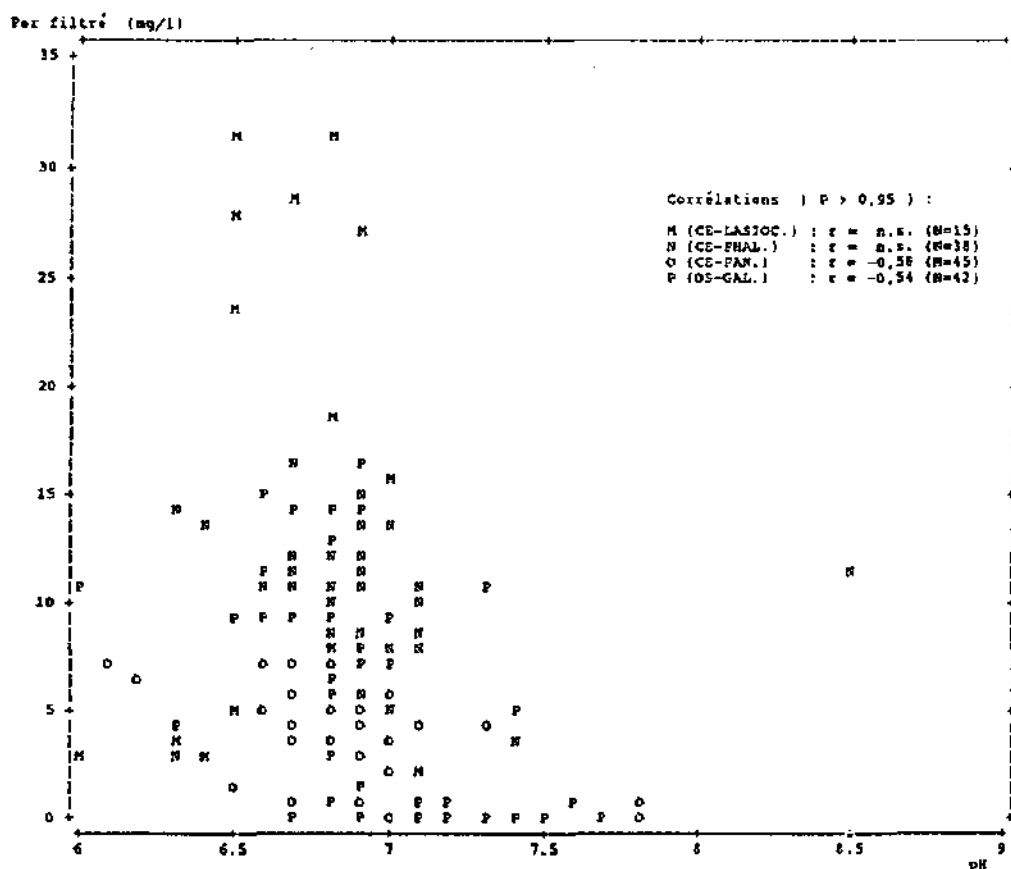


Fig. 31 Relation entre le fer filtré et le pH dans l'eau des nappes

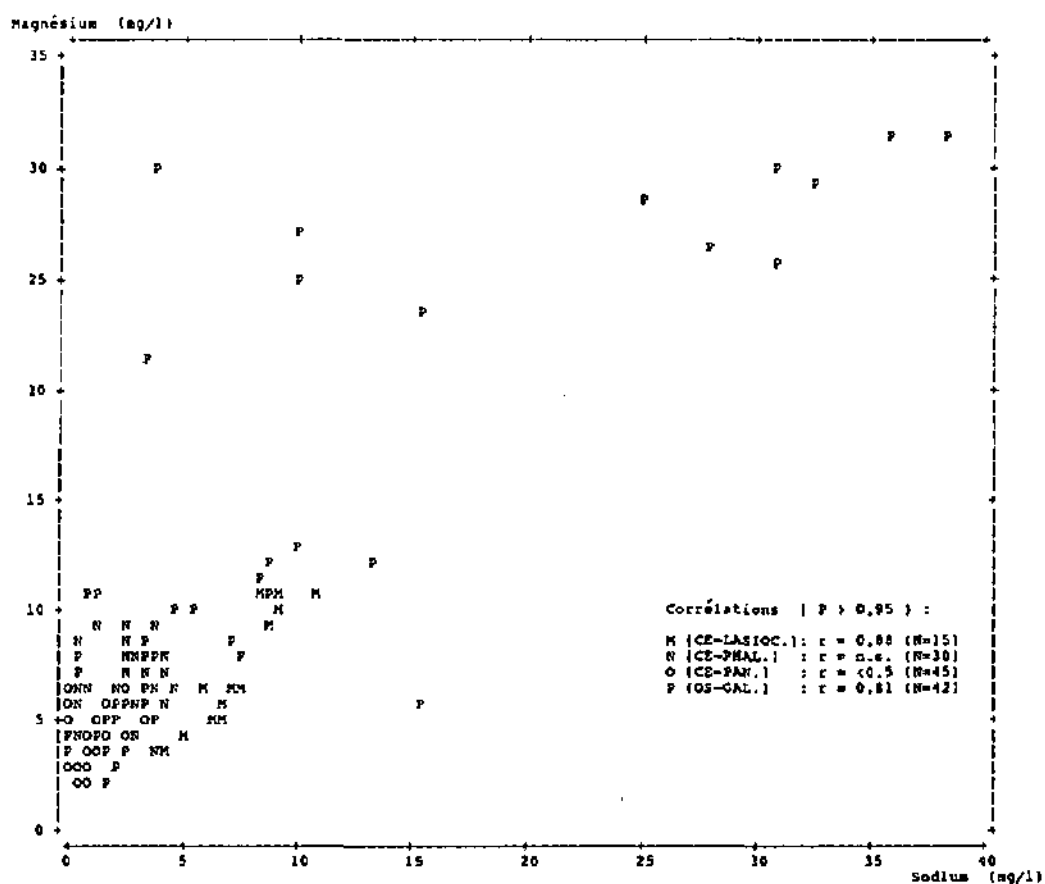


Fig. 32 Relation entre le magnésium et le sodium dans l'eau des nappes

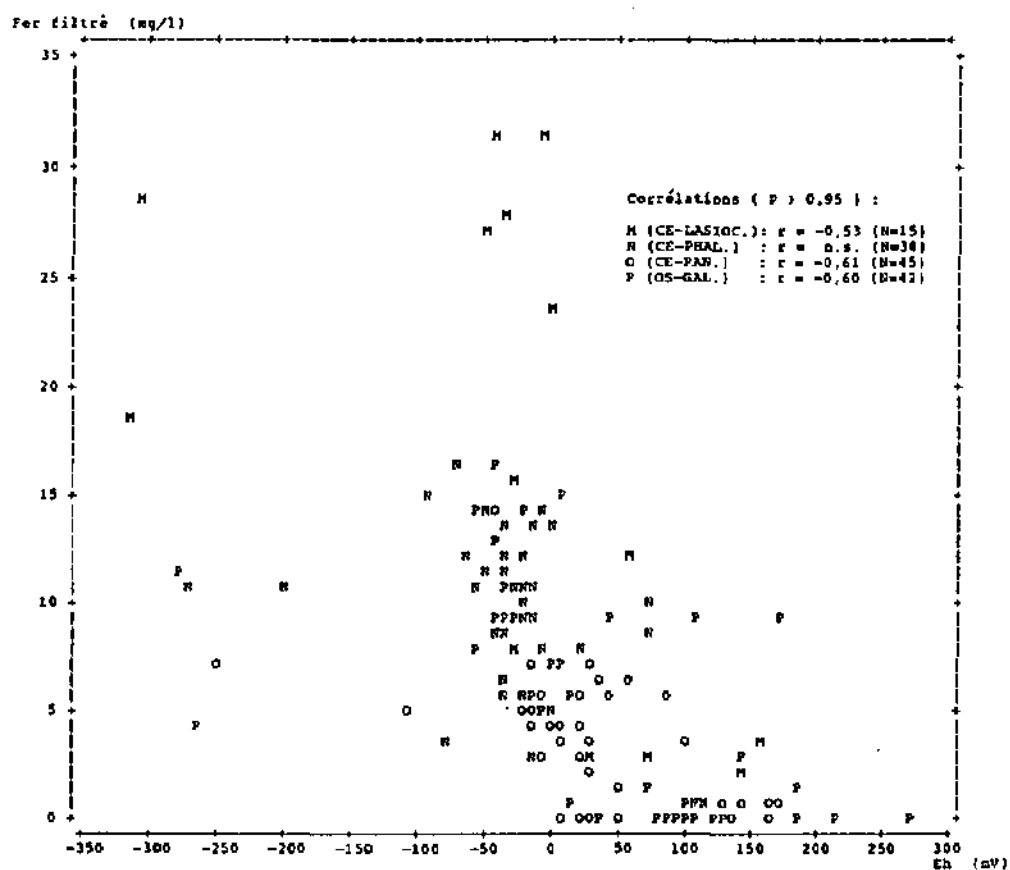


Fig. 33 Relation entre le fer filtré et le Eh dans l'eau des nappes

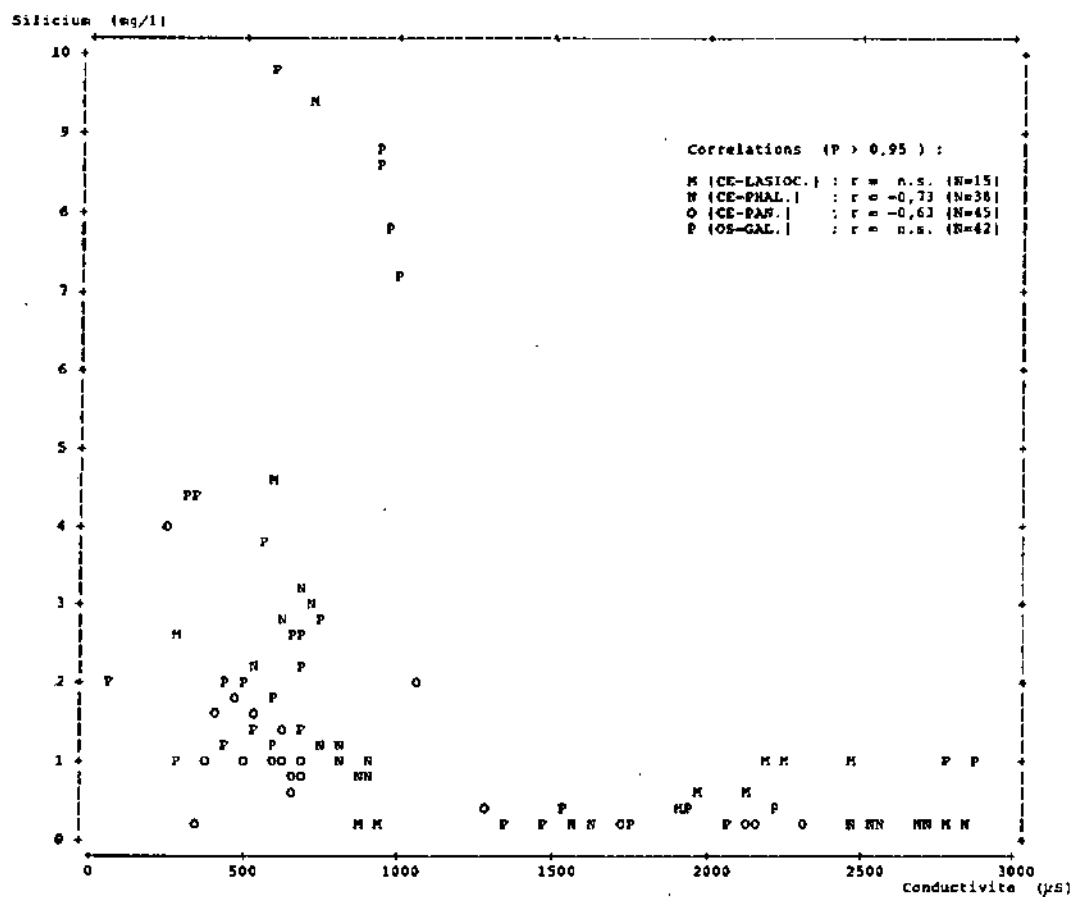


Fig. 34 Relation entre le silicium et la conductivité dans l'eau des nappes

Nous avons également calculé les matrices de corrélations aux deux périodes considérées pour l'ACP (printemps et automne), en prenant l'ensemble des stations (y compris les forêts). Le passage d'une saison à l'autre est marqué principalement par:

- un affaiblissement des corrélations positives conductivité-Ca, conductivité-dureté temporaire et Fe filtré-Ca,
- un renforcement des corrélations positives Eh-dureté permanente, SO₄-dureté permanente et Eh-D2-pH-SO₄,
- un renforcement de l'opposition entre Eh et dureté temporaire, entre Eh et Ca, entre dureté permanente et Fe filtré, Fe non filtré, ainsi qu'entre le rapport Fe filtré/Fe non filtré et O₂, Eh, pH, SO₄.

Ces résultats montrent bien les conséquences de l'augmentation de l'activité biologique et de l'aération au cours de la saison estivale: le Ca est mobilisé partiellement par la matière organique (humates de calcium), tandis que les teneurs en NO₃ et surtout en SO₄ augmentent.

8.4.3 Teneurs moyennes et courbes de variation des paramètres physico-chimiques

Nous donnons ci-après quelques commentaires pour chaque paramètre physico-chimique en considérant les teneurs moyennes par station (Tabl. 14) ainsi que les courbes de variation (illustrées seulement pour O₂, la dureté temporaire, C organique, Fe non filtré et SO₄: respectivement Fig. 35, 36, 37, 38 et 39):

- saturation en oxygène (Fig. 35): dans les nappes, les teneurs moyennes sont inférieures à 50%, tandis que dans le lac, la Broye et le ruisseau, elles sont près de la saturation (l'eau du lac est souvent sursaturée, comme le remarque aussi SOLLBERGER 1974). On constate que les courbes de variation sont différentes selon les stations. Dans la station CE-lasioc., les valeurs sont constamment très basses (données pour une année seulement); tandis que dans la station CE-Phal. les teneurs augmentent considérablement en même temps que la nappe chute durant l'été (voir également la Fig. 20). Les pluies de fin août-septembre, qui provoquent la remontée généralisée des nappes, occasionnent une baisse immédiate de la teneur en oxygène. En 1985 l'aération est plus marquée, en raison de la relative sécheresse estivale. Dans les stations CE-pan. et OS-Gal., la remontée des nappes n'a que peu ou pas d'effet sur les teneurs en oxygène, lesquelles restent stables ou continuent d'augmenter jusqu'en octobre. Selon SCHAEFER (1967), les fluctuations des teneurs en oxygène sont dues à l'effet thermique sur la solubilité de ce gaz (effet annulé avec le calcul de la saturation) et surtout à la consommation très variable selon les conditions microclimatiques (demande en O₂ par les processus physico-chimiques et biologiques). Dans le lac, les teneurs augmentent jusqu'en juillet et baissent dès août. On remarque encore que, de façon générale, les horizons profonds présentent des teneurs en oxygène plus faibles (les valeurs basses de certains horizons de surface doivent être attribuées à la mauvaise conservation de l'eau dans les piézomètres).

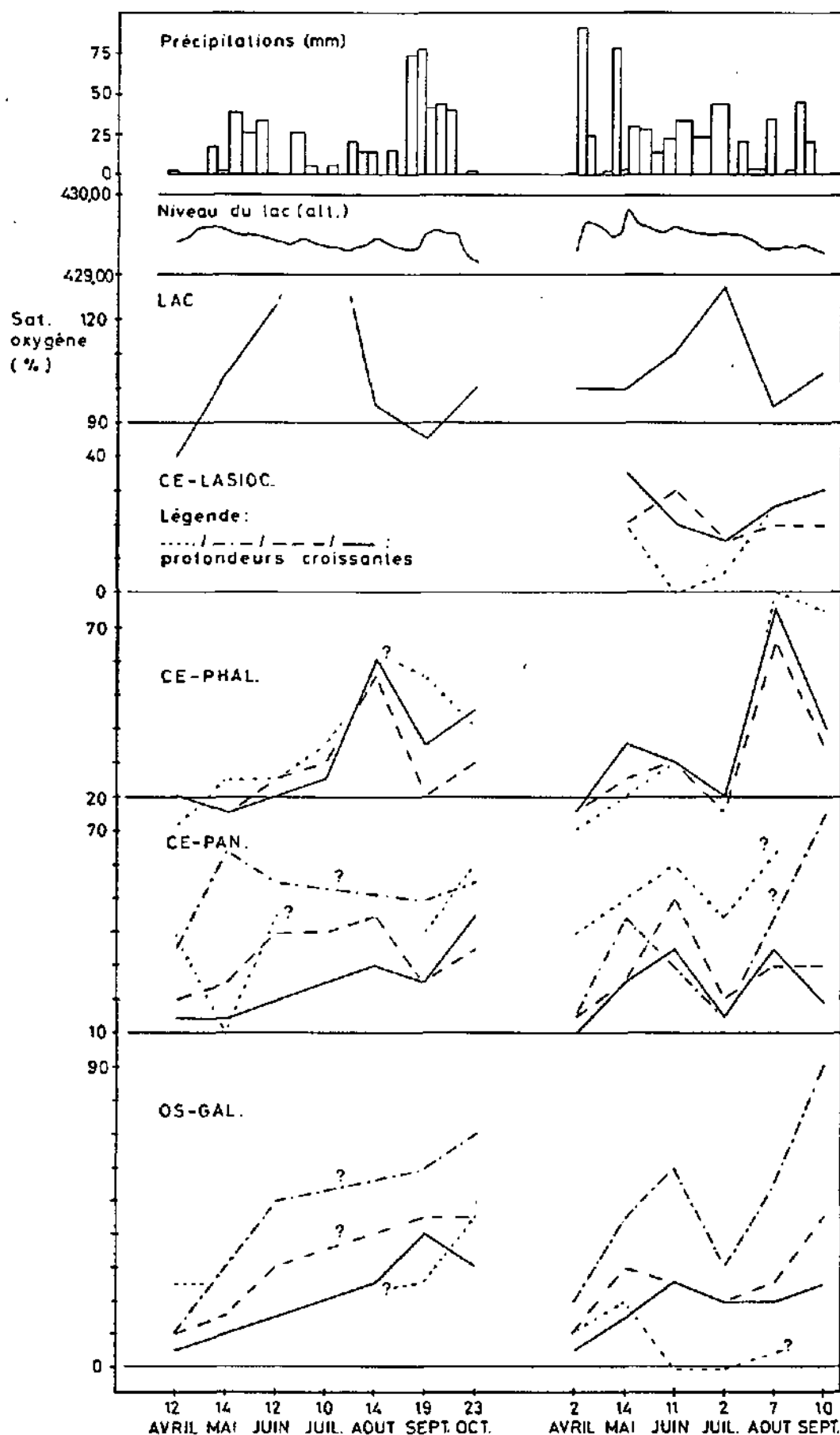


Fig. 35 Courbes de variation de la saturation en oxygène dans l'eau des nappes

STATION	N	peO2	c.v.	O2	c.v.	En	c.v.	pH	c.v.	Cond	c.v.	Dure	c.v.	Dupe	c.v.	
OS	10	48.4	51.8	4.9	52.9	175.7	97.7	7.5	2.1	640.7	79.5	282.0	21.5	13.1	55.5	
CH	13	36.5	59.4	3.5	52.7	117.5	50.4	7.1	5.2	900.6	62.0	459.5	13.5	12.2	102.4	
CE-LASIOC.:																
T	5	15.5	82.1	1.5	83.0	77.4	92.2	6.5	6.2	1115.0	129.3	167.6	5.2	5.4	111.6	
Gr1	5	21.4	21.3	2.1	23.1	-82.2	159.1	6.7	3.2	1001.7	79.5	385.2	12.9	5.4	100.2	
Gr2	5	24.8	31.2	2.5	33.9	-95.6	127.0	6.8	2.5	1208.3	71.1	497.0	2.8	0.	-	
CE-PHAL.:																
Aa	12	32.9	70.5	3.2	66.1	-6.5	820.3	6.9	4.0	845.6	72.1	412.8	21.2	16.9	60.3	
Gr1	13	28.7	54.1	2.7	49.9	-43.6	140.6	6.9	7.3	1006.1	52.3	540.3	7.3	13.8	69.3	
Gr2	13	31.6	55.2	3.2	52.3	-38.5	200.8	6.8	2.9	1054.5	51.6	587.9	4.0	8.4	88.8	
CE-PAN.:																
AaAh2	9	43.6	32.4	4.1	33.8	84.3	61.2	7.2	6.0	590.8	57.2	346.3	44.8	6.7	85.8	
Go	10	44.4	44.3	4.3	44.0	104.4	45.9	7.3	4.4	671.2	61.2	345.5	11.1	6.0	84.3	
Gr	13	30.7	32.3	2.9	30.2	5.2	1721.8	6.8	3.5	795.6	56.6	433.2	4.3	6.2	82.6	
Gr	13	24.3	40.2	2.3	40.1	5.0	897.3	6.8	3.7	816.3	53.1	447.4	3.2	5.3	85.4	
OS-GAL.:																
Ah	7	18.8	83.5	1.9	82.7	102.9	40.1	7.0	4.4	412.3	102.0	192.0	28.0	5.1	99.4	
Go	11	47.7	49.1	4.7	49.3	138.4	46.7	7.2	3.7	684.8	76.6	331.5	18.7	13.1	69.2	
Gr	11	27.1	49.8	2.7	49.4	2.5	3945.2	6.9	4.9	818.7	65.0	423.8	10.7	5.5	150.3	
Gr2	13	20.6	46.5	2.0	45.1	-33.5	282.0	6.8	4.5	1116.5	53.2	635.6	4.0	3.1	243.7	
LAC	13	106.5	7.1	10.1	13.2	71.5	332.7	0.1	6.3	305.9	57.6	126.4	9.2	11.6	60.4	
BROYE	13	111.5	7.3	10.0	21.1	125.6	71.6	7.9	5.1	439.3	51.2	175.7	17.4	35.2	130.2	
RUISSEAU	13	98.6	12.1	9.9	14.7	109.8	229.9	8.3	1.9	750.4	56.8	311.2	7.8	41.8	34.6	
PLUVIOMETRE1	10	-	-	-	-	-	-	4.7	23.8	-	-	-	-	-	-	
PLUVIOMETRE2	9	-	-	-	-	-	-	4.5	14.8	-	-	-	-	-	-	
STATION	Corrg	c.v.	Fef	c.v.	Fenf	c.v.	Ca	c.v.	Mg	c.v.	K	c.v.	Na	c.v.	Al	c.v.
OS	454.7	26.0	0.3	120.4	1.2	64.5	95.3	24.9	13.5	23.5	2.0	26.8	6.6	65.8	0.1	93.5
CH	304.3	24.9	0.2	89.1	1.4	184.5	141.6	23.4	21.4	29.6	3.3	304.7	16.5	65.4	0.0	129.1
CE-LASIOC.:																
T	761.8	7.0	3.3	36.0	4.1	57.5	63.8	6.2	4.5	10.8	0.3	58.3	5.2	27.5	0.0	223.6
Gr1	1146.8	31.5	16.6	41.6	22.8	21.9	163.7	15.6	6.1	10.7	1.8	68.6	6.7	7.6	0.0	223.6
Gr2	614.2	28.4	25.7	26.8	31.5	15.2	201.2	8.2	10.2	7.7	0.3	102.2	9.3	11.2	0.0	223.6
CE-PHAL.:																
Aa	1091.7	42.7	7.3	53.1	8.8	50.5	165.4	24.8	4.7	18.6	1.0	43.2	1.8	71.3	0.0	150.0
Gr1	949.2	25.9	10.7	31.5	13.4	33.3	207.1	11.1	6.3	8.2	0.8	61.1	2.8	54.9	0.0	129.1
Gr2	782.8	31.8	11.3	16.1	13.0	21.4	228.1	11.4	8.2	7.8	0.3	66.1	2.2	57.1	0.1	216.0
CE-PAN.:																
AaAh2	334.4	38.4	0.3	137.0	2.4	105.3	145.8	69.5	3.5	38.1	2.1	54.9	0.6	66.2	0.0	154.9
Go	239.9	30.6	0.2	111.1	2.1	140.0	123.1	19.6	3.8	19.4	1.4	121.8	1.1	78.0	0.1	133.2
Gr	397.2	31.1	5.0	66.2	7.1	64.2	170.9	8.6	5.0	9.5	0.5	48.3	1.7	58.9	0.1	116.5
Gr	371.4	30.2	5.0	37.1	5.9	32.6	173.1	9.3	5.2	7.1	0.3	72.3	1.3	53.3	0.0	129.1
OS-GAL.:																
Ah	422.1	39.4	0.8	128.9	1.8	134.3	70.7	36.2	3.8	33.2	3.0	91.5	1.5	70.1	0.1	122.5
Go	200.8	32.1	0.3	176.6	0.8	87.3	124.9	21.7	7.1	23.2	0.7	63.3	3.8	108.7	0.0	185.2
Gr	164.0	39.8	5.0	86.7	6.6	51.4	151.1	15.4	10.7	13.3	0.5	45.5	6.6	60.1	0.0	138.0
Gr2	320.5	37.8	11.5	23.4	13.6	19.1	194.5	8.9	27.4	11.2	1.7	246.6	22.4	54.8	0.1	223.9
LAC	42.9	23.5	0.0	190.0	0.1	310.2	45.1	12.1	6.0	8.9	1.9	18.6	6.1	195.2	0.0	316.2
BROYE	70.2	32.9	0.0	244.1	0.1	215.7	63.2	18.9	10.2	15.1	3.4	23.2	5.6	52.0	0.0	129.1
RUISSEAU	68.6	62.5	0.0	204.9	0.2	142.8	122.1	33.4	24.6	41.5	3.6	38.6	13.5	62.3	0.1	169.3
PLUVIOMETRE1	207.6	126.3	0.1	82.0	-	-	6.1	64.2	0.2	68.6	0.4	65.3	0.3	61.1	0.0	150.0
PLUVIOMETRE2	143.6	150.9	0.1	132.3	-	-	3.7	71.7	0.2	79.4	0.3	49.6	0.4	100.0	0.0	163.5

Tabl. 14 a Caractéristiques physico-chimiques moyennes de l'eau des nappes et du lac dans les différentes stations et horizons pédologiques (voir légende du Tabl. 14 b)

STATION	Mn	c.v.	Si	c.v.	NO3	c.v.	PO4	c.v.	PO4	c.v.	Cl	c.v.	Fec	c.v.	Fefnf	c.v.
OS	0.3	165.3	2.3	63.1	0.3	139.6	0.1	253.9	21.8	49.0	0.4	32.7	0.8	85.0	0.3	106.3
CM	0.0	136.7	0.9	74.9	0.3	170.8	0.1	144.2	34.5	50.0	11.3	84.1	1.2	221.0	0.5	80.4
CE-LASTOC:																
T	0.4	77.6	0.8	150.0	0.3	223.6	0.	-	4.7	35.6	4.9	34.3	0.7	166.5	0.9	17.9
Gr1	0.7	72.1	1.5	137.8	0.	-	0.0	223.6	4.0	43.4	8.6	34.1	4.2	102.3	0.8	28.7
Gr2	0.3	46.6	3.0	138.8	0.0	223.6	0.	-	4.6	93.0	3.7	33.1	6.8	154.9	0.6	32.2
CE-PHAL:																
Al	0.3	47.1	1.7	77.9	0.1	277.6	0.1	134.8	20.5	80.3	3.6	48.6	1.5	77.3	0.8	24.4
Gr1	0.2	0.	0.7	76.7	0.0	160.6	0.0	204.9	13.0	137.6	5.5	54.4	2.7	128.9	0.8	21.1
Gr2	0.2	0.	0.6	74.2	0.0	244.1	0.0	360.6	8.5	106.0	1.6	78.3	1.7	104.3	0.9	11.6
CE-PON:																
AAAh2	0.2	141.7	1.9	61.3	0.1	131.3	0.1	181.8	11.2	70.9	4.1	66.1	2.1	122.7	0.4	105.3
Go	0.2	238.1	0.9	60.2	0.1	100.0	0.1	188.6	9.7	65.7	3.3	40.9	1.9	144.8	0.3	149.7
Gr	0.2	22.4	0.6	68.0	0.1	160.2	0.1	235.6	6.5	79.0	1.6	100.4	2.1	83.7	0.7	23.7
Gr	0.2	27.0	0.7	68.3	0.0	244.1	0.1	314.9	5.2	85.0	0.8	106.7	0.9	72.5	0.8	26.7
OS-GAL:																
Al	0.3	123.5	2.7	75.4	0.1	170.8	0.1	170.8	10.8	62.1	2.7	54.9	1.0	151.6	0.7	46.2
Go	0.1	176.8	1.0	73.9	0.1	143.0	0.0	171.3	14.5	61.5	2.3	92.3	0.5	111.3	0.3	108.0
Gr0	0.4	56.4	1.8	70.8	0.1	150.4	0.0	331.7	10.9	104.3	0.8	69.4	1.5	111.0	0.7	44.0
Gr2	0.2	142.8	5.6	69.4	0.1	207.5	0.0	259.6	9.6	77.3	2.0	222.4	2.0	85.1	0.9	12.6
LAC	0.	-	0.3	100.3	1.7	53.7	0.1	180.6	15.3	21.6	0.3	31.4	0.1	360.6	0.2	233.8
BROYE	0.0	331.7	0.5	117.7	8.6	61.2	0.1	93.4	21.8	19.3	14.4	29.8	0.1	228.1	0.1	323.5
RUISSEAU	0.0	331.7	3.6	62.2	14.9	68.4	0.8	48.5	25.8	17.4	26.3	63.6	0.2	149.0	0.1	260.3
PLUVIOMETRE1	0.0	198.4	0.	-	2.2	82.6	0.2	73.4	5.8	45.2	3.5	122.2	-	-	-	-
PLUVIOMETRE2	0.	-	0.	-	1.4	103.5	0.1	145.4	9.3	41.1	4.3	113.1	-	-	-	-

Tabl. 14 b Caractéristiques physico-chimiques moyennes de l'eau des nappes et du lac dans les différentes stations et horizons pédologiques (N = nombre de mesures, c.v. = coefficient de variation ($s/\bar{X} \times 100$) - résultats en mg/l, sauf pcO2 (%), Eh (mV), Cond (μ S) et Corg (sans unité) - pluviomètres: 1 = marais de Cudrefin, 2 = marais de Portalban)

Remarque: pour Al, Mn et Si, N < valeur indiquée

Abréviations: Cond = conductivité, Dute = dureté temporaire, Dupe = dureté permanente, Corg = carbone organique, Fenf = fer non filtré, Fef = fer filtré, Fefnf = rapport fer filtré/fer non filtré, Fec = fer non filtré - fer filtré, pcO2 = % de saturation en oxygène)

- Eh : les potentiels moyens sont généralement négatifs pour les stations CE-lasioc. et CE-Phal. et positifs pour les stations CE-pan. et OS-Gal. (ainsi que pour le lac). Dans les nappes, un gradient décroissant des potentiels se dessine généralement vers la profondeur. Les variations dans le temps sont, dans l'ensemble, relativement faibles.

- pH : les valeurs moyennes varient entre 6,5 et 6,9 pour les stations CE-lasioc. et CE-Phal., plutôt entre 7 et 7,3 dans les horizons de surface des stations CE-pan. et OS-Gal. Le lac est nettement basique avec un pH moyen plus grand que 8. Les courbes de variation (non présentées) montrent que le pH des nappes peut varier, dans une certaine mesure, conformément au pH des précipitations (lesquelles vont de 3,3 à 6,7). YERLY (1970) attribue ces fluctuations à un complexe de facteurs d'origine inorganique (pouvoir tampon, température du sol, teneur en eau, précipitations) et organique (produits acides libérés par les micro-organismes, surtout anaérobiques). Dans le lac, les variations du pH sont plus importantes que dans les nappes (environ deux unités de pH).

- Conductivité : les valeurs moyennes sont généralement plus élevées dans la station CE-Phal. et dans l'horizon Gr2 de la station OS-Gal. Dans tous les cas on observe un gradient d'augmentation vers la profondeur. La variation dans le temps est très faible. Le lac présente une conductivité moyenne plus faible que les nappes, mais également très stable dans le temps.

- Dureté temporaire (Fig. 36) : les valeurs moyennes augmentent systématiquement avec la profondeur (forte séparation des horizons de la station CE-lasioc. et surtout de l'horizon Gr2 de la station OS-Gal.), alors que les variations dans le temps sont faibles, excepté pour les horizons de surface (particulièrement celui de la station CE-Phal.) qui, après une progression plus ou moins marquée au cours du printemps et de l'été, accusent une baisse, probablement sous l'effet de la remontée des nappes. Les valeurs du ruisseau sont nettement supérieures à celles du lac ou du canal de la Broye, lesquelles restent faibles par rapport aux valeurs atteintes dans les nappes.

- Dureté permanente : les valeurs moyennes sont en général faibles, mais sensiblement plus importantes dans les horizons de surface de la station CE-Phal. ainsi que dans l'horizon Go de la station OS-Gal. Elles sont alors comparables à celles du lac. La Broye et le ruisseau présentent des valeurs encore un peu plus importantes. Les fluctuations sont assez importantes, surtout dans les nappes (voir également les sulfates).

- Carbone organique (Fig. 37) : les teneurs moyennes sont plus grandes pour les stations CE-lasioc. et CE-Phal., avec un gradient d'augmentation vers la surface. L'été est marqué par une augmentation sensible et généralisée des teneurs (activité biologique). Les valeurs du lac sont toujours faibles.

- Fer filtré et fer non filtré (Fig. 38) : ces deux paramètres se comportent de façon identique. Les valeurs moyennes sont nettement plus importantes dans les horizons minéraux des stations CE-lasioc. et CE-Phal. ainsi que dans l'horizon Gr2 de la station OS-Gal. Les fluctuations sont plus importantes dans les stations à nappe élevée. Les rapports Fe filtré/Fe non filtré sont proches de 1 et stables pour les stations CE-lasioc. et CE-Phal., mais très variables en fonction des horizons et du temps pour les deux autres stations. Les teneurs dans le lac, la Broye et le ruisseau sont insignifiantes.

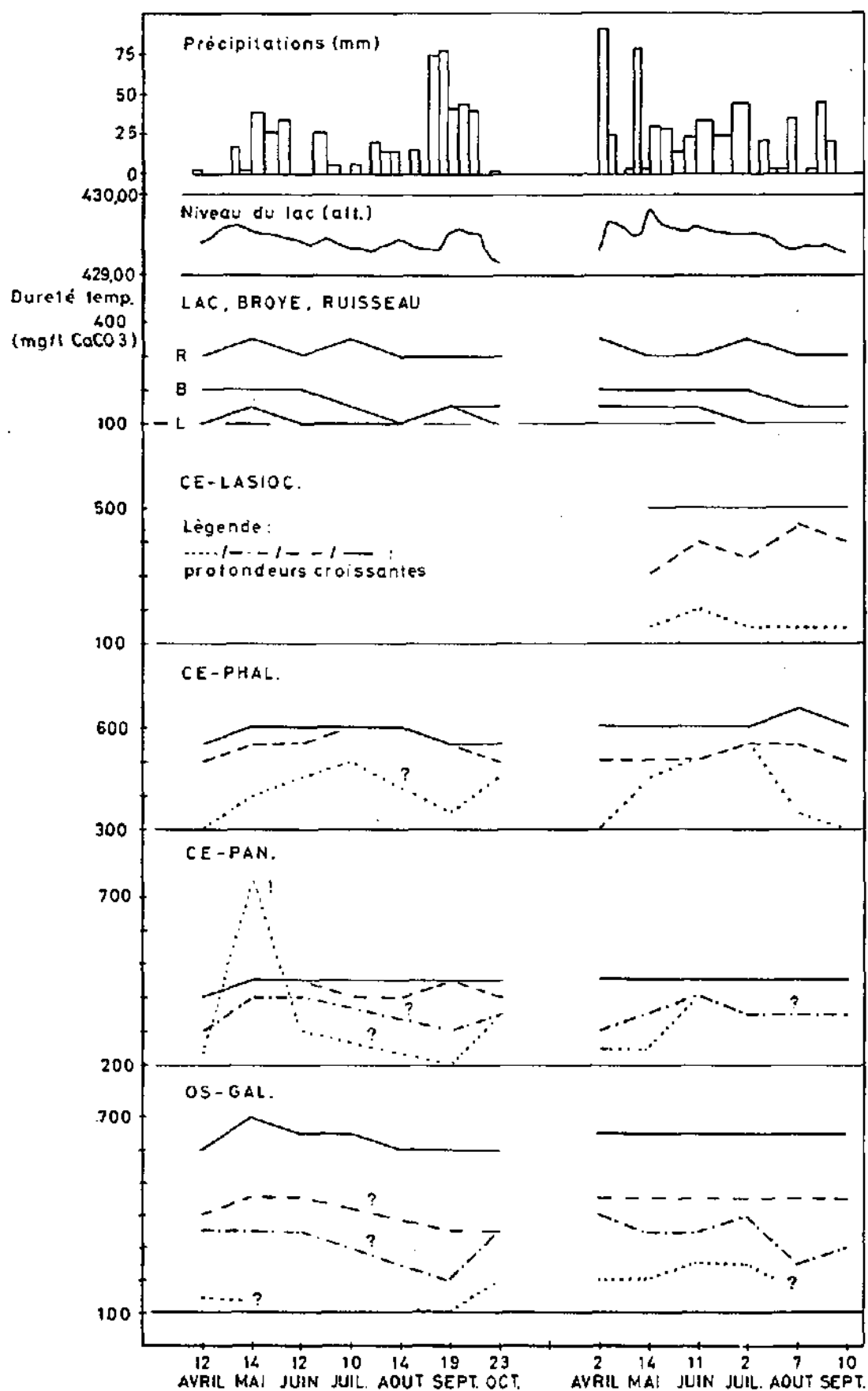


Fig. 36 Courbes de variation de la dureté temporaire dans l'eau des nappes

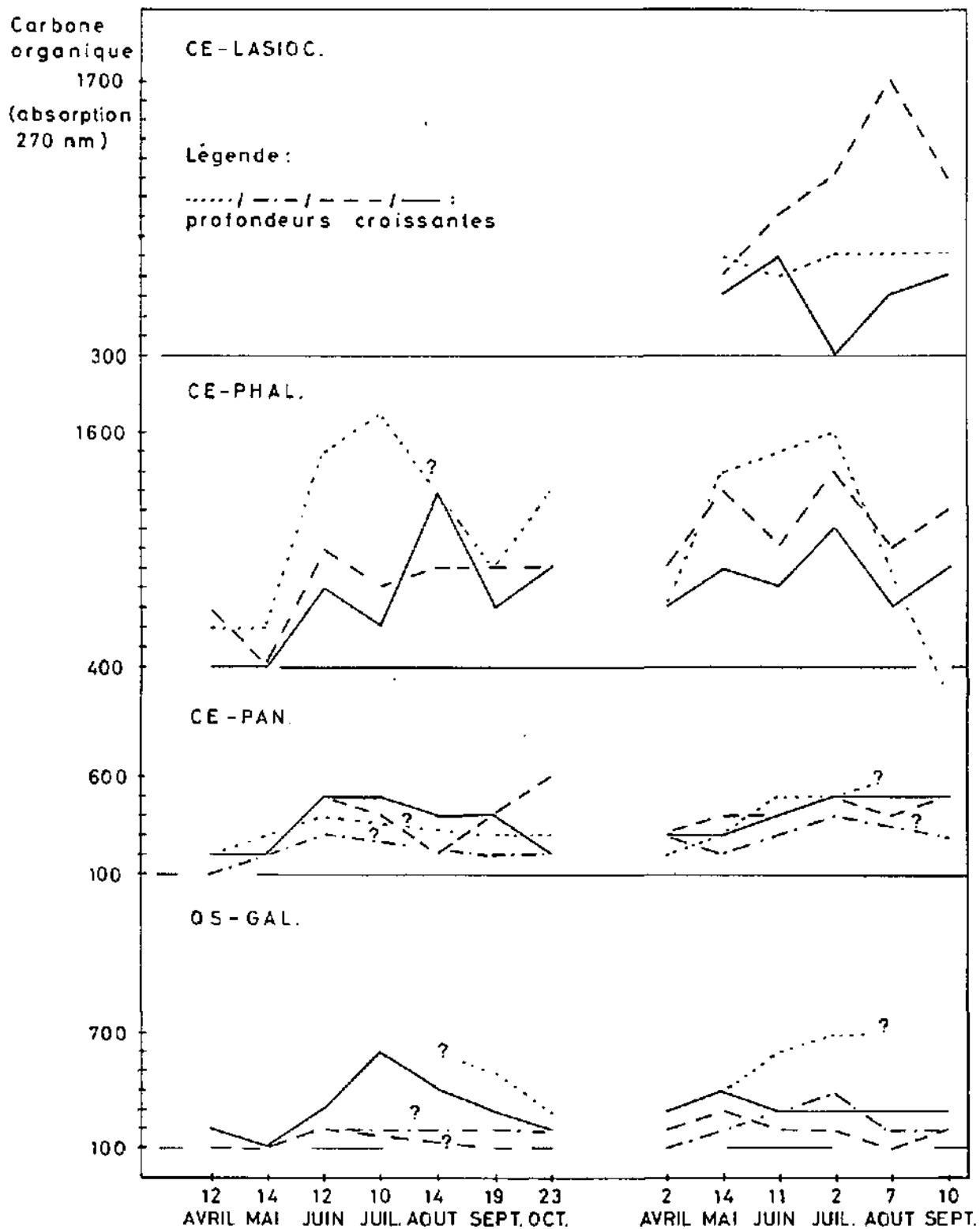


Fig. 37 Courbes de variation du carbone organique dans l'eau des nappes

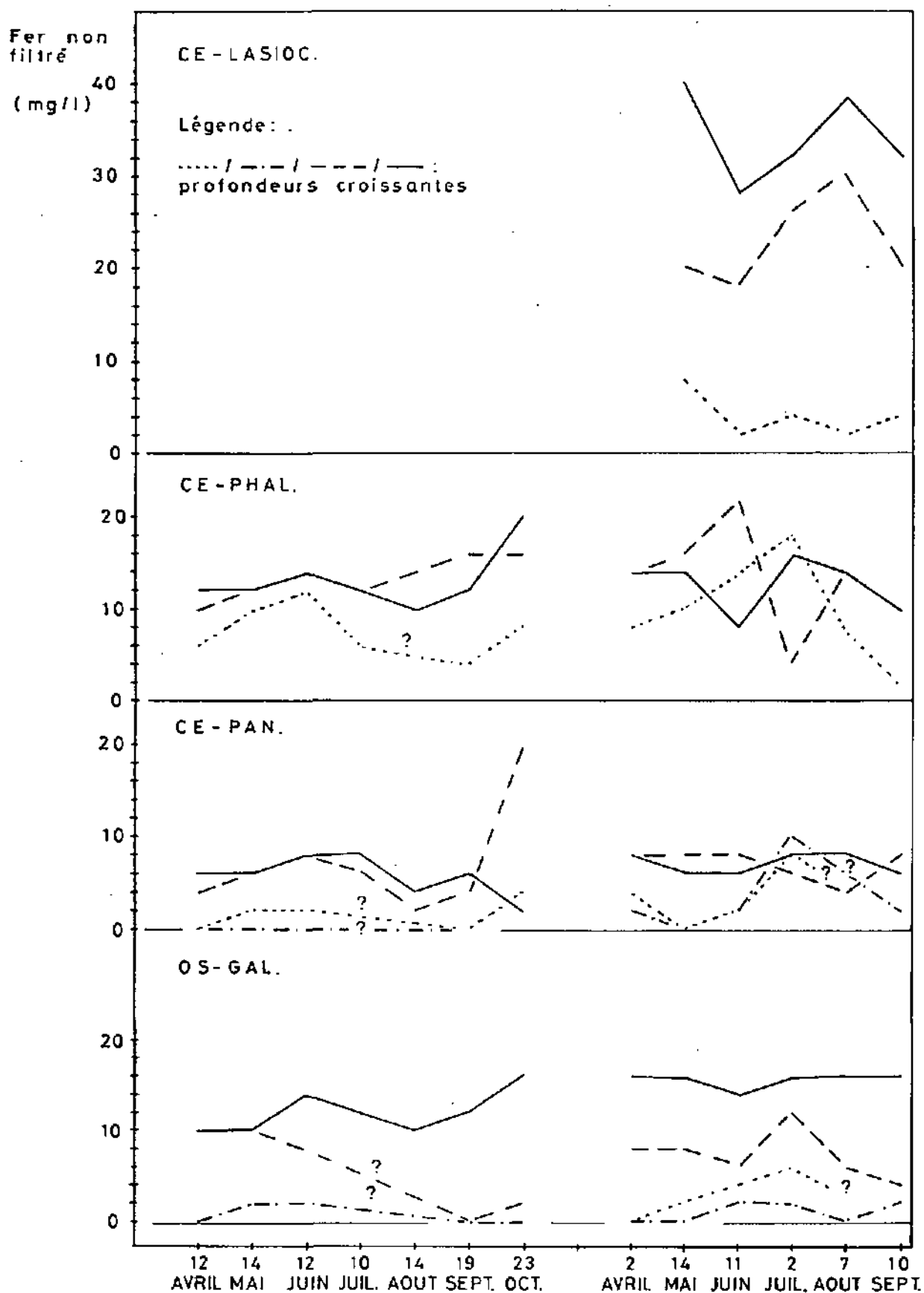


Fig. 38 Courbes de variation du fer non filtré dans l'eau des nappes

- Calcium et magnésium : Le calcium domine le magnésium, mais dans les deux cas les tendances sont conformes à la dureté temporaire. Dans le cas de Mg, les valeurs de l'horizon Gr2 de la station OS-Gal. sont particulièrement élevées par rapport à l'ensemble des horizons, et augmentent sensiblement au cours de la période considérée.

- Potassium : les teneurs moyennes sont faibles partout, mais généralement un peu plus élevées dans les horizons de surface, spécialement dans les stations moins hydromorphes, où l'enracinement est profond (remontée biologique et lessivage de la litière - TUKEY 1970). Les valeurs moyennes du ruisseau et de la Broye sont à peine plus élevées. Les variations dans le temps sont faibles, excepté pour les horizons pédologiques de surface.

- Sodium : les teneurs moyennes sont généralement faibles, de même que les variations. Toutefois, la station CE-lasioc. présente des teneurs un peu supérieures à la moyenne (elles sont comparables à celles du lac et de la Broye), tandis que l'horizon Gr2 de la station OS-Gal., ainsi que le ruisseau, se distinguent nettement par leurs valeurs élevées et une progression de celles-ci au cours de la période d'étude (même phénomène observé avec Mg).

- Aluminium, manganèse et silicium : teneurs insignifiantes pour Al et Mn, incomplètes pour Si. On remarque, toutefois, des teneurs en silice nettement plus importantes dans l'horizon Gr2 de la station OS-Gal. et dans le ruisseau.

- Nitrates : teneurs moyennes très faibles dans les nappes, à peine plus élevées dans les stations CE-pan. et OS-Gal., mais nettement plus importantes dans le lac, la Broye et surtout dans le ruisseau (avec de fortes variations temporelles et, en particulier, une chute des teneurs dans le lac, en plein été, phénomène également observé par SOLLBERGER 1974). Les teneurs étant tellement faibles dans les nappes, il est difficile de dégager des tendances dans la variabilité. On peut toutefois remarquer que les périodes d'inondation par le lac, qui affectent les stations CE-Phal. et CE-pan., sont marquées par une légère augmentation du taux de nitrates dans les nappes, tandis que dans la station OS-Gal., plus sèche, l'augmentation des teneurs est plutôt liée à l'activité biologique de la saison estivale. Les teneurs plus importantes observées dans l'eau de pluie (jusqu'à 7 mg/l) n'ont pas de conséquences mesurables sur les nappes.

- Phosphates : teneurs moyennes très faibles à nulles partout, excepté dans le ruisseau, lequel présente des valeurs un peu plus importantes. En ce qui concerne les variations dans le temps, on peut faire la même remarque que pour les nitrates.

- Sulfates (Fig. 39): les teneurs moyennes sont importantes dans les horizons de surface, excepté dans la station CE-lasioc. Les variations dans le temps sont considérables et traduisent, surtout pour les stations les plus sèches, une augmentation des teneurs liée à la saison estivale. Lac, Broye et ruisseau présentent également des teneurs moyennes importantes (même ordre de grandeur que dans les horizons de surface), mais les fluctuations sont minimales. Les variations des sulfates dans les stations CE-Phal. et GE-pan. sont probablement en partie liées aux inondations par le lac (cette hypothèse ne se vérifie qu'en 1984).

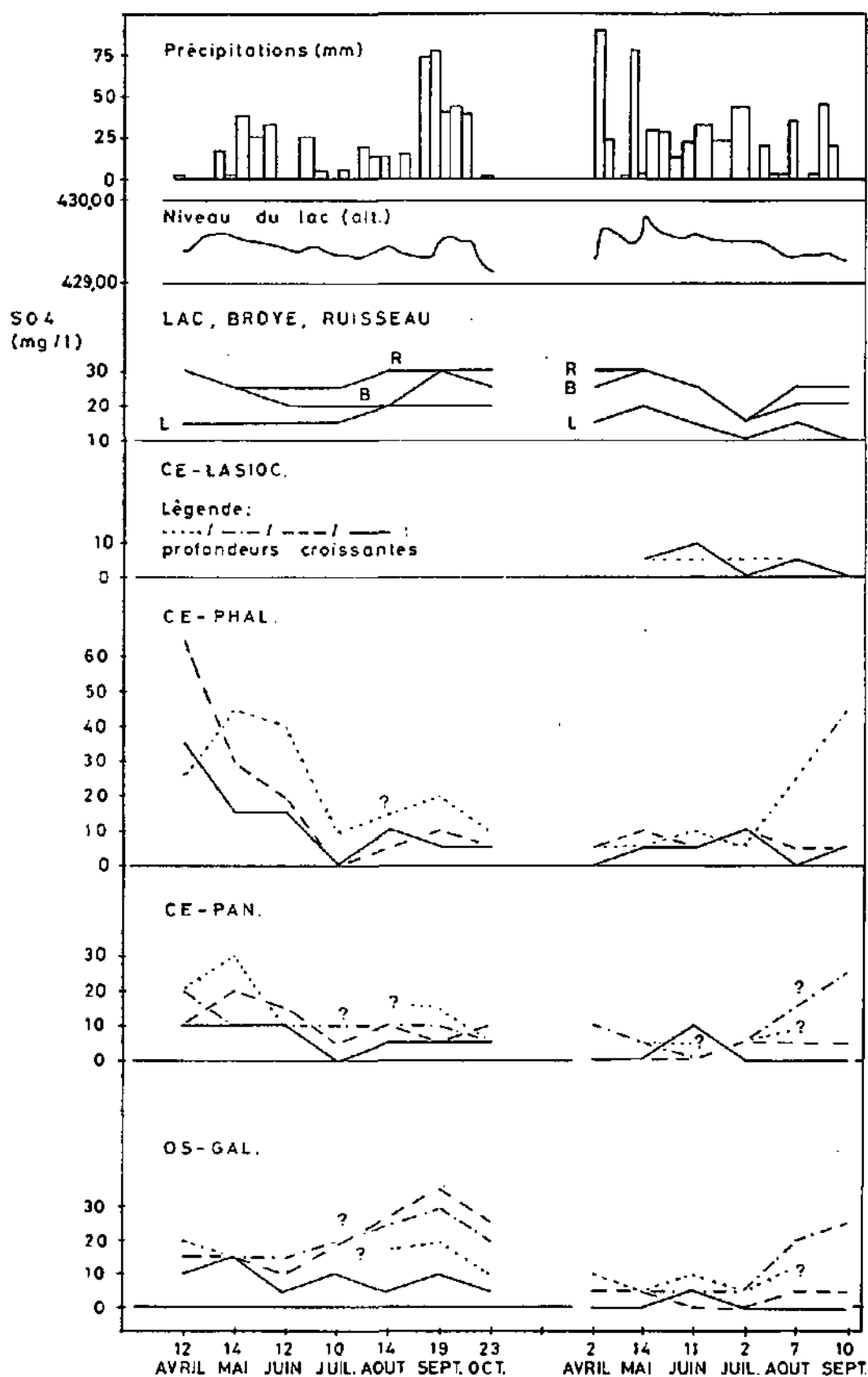


Fig. 39 Courbes de variation des sulfates dans l'eau des nappes

- Chlorures : les teneurs moyennes sont faibles, bien que sensiblement plus fortes dans les stations CE-Phal. et surtout CE-lasioc. Dans le lac, la Broye et surtout le ruisseau, les valeurs sont un peu plus importantes. Mais les fluctuations restent assez faibles dans tous les cas, excepté le ruisseau.

8.5 DISCUSSION ET CONCLUSIONS

8.5.1 Caractères généraux du contenu chimique des nappes

Le chimisme des quatre types de nappes décrits dans ce chapitre reflète parfaitement bien la situation géochimique de l'eau des nappes calcaires. Le pH, proche de la neutralité, est relié négativement au calcium et à la dureté temporaire, lesquels sont non seulement fortement corrélés, mais présentent encore des teneurs importantes. L'étude des nappes par horizons fait ressortir l'importance de l'aération du sol. C'est ainsi que, d'une façon générale, on peut remarquer que l'oxygène (et la saturation en oxygène) et le Eh sont en opposition avec le fer (filtré et non filtré) et le carbone organique. Le déficit en oxygène, combiné à l'action réductrice de la matière organique dissoute, a pour effet la transformation du fer ferrique en fer ferreux (exprimé essentiellement par le fer filtré). La dureté temporaire est toujours liée au fer filtré, ce qui montre l'effet de la décarbonatation de la matrice, qui libère à la fois du calcium et du fer. L'aération du sol durant la saison estivale se traduit encore par une intensification de l'activité biologique et une production accrue de sulfates. Les nitrates suivent la même tendance, mais les teneurs restent très faibles. A cette activité biologique est également liée l'augmentation des teneurs en potassium dans les horizons de surface (recharge par les cycles bio-géochimiques et le lessivage des végétaux). On peut encore remarquer que le potassium et les chlorures sont toujours liés (présence d'évaporites ?) et que les teneurs en phosphates sont minimales, souvent même nulles.

Au cours des saisons, le chimisme des nappes évolue également. Selon les images de l'analyse en composante principale, les phosphates semblent jouer un rôle déterminant (leur rôle de facteur limitant dans les sols et les lacs est maintenant bien connu: WILLIAMS 1968, SOLLBERGER 1974 et EGLOFF 1983). Ce paramètre se comporte comme les nitrates et le potassium au printemps (époque des inondations par le lac), tandis qu'en automne il leur est opposé. On peut en déduire que, lorsque les teneurs en nitrates et potassium augmentent sous l'effet de l'activité biologique durant la saison estivale, les teneurs en phosphates deviennent limitantes. Au printemps, le synergisme de ces trois paramètres est induit principalement par le lac. Examiné sous l'angle des matrices de corrélations, le passage du printemps à l'automne se remarque surtout par la prépondérance des sulfates et par les corrélations entre ce paramètre et ceux caractérisant les milieux aérés (oxygène, Eh, pH).

8.5.2 Relations entre le chimisme des nappes et les sols

Le chimisme des nappes confirme parfaitement, pour les stations étudiées, l'intensité des caractères d'hydromorphie mis en évidence par l'étude hydrodynamique et pédologique. Ainsi, les stations CE-lasioc. à tourbe eutrophe sur anmoor et CE-Phal. à gley réduit à anmoor sont nettement marquées par des caractères physico-chimiques anaérobiques (Eh négatifs, teneurs importantes en

carbone organique et fer filtré). Mais dans le cas du gley réduit à anmoor tourbeux (CE-Phal.), l'assèchement estival a pour effet une modification des caractères de l'horizon de surface, qui acquiert ainsi des propriétés aérobiques (en particulier plus d'oxygène et de sulfates). Dans le cas des stations CE-pan. à gley oxydé humifère à anmoor-hydromull et OS-Gal. à gley oxydé humifère à hydromull, les caractères physico-chimiques aérobiques sont marqués non seulement dans les horizons organo-minéraux, mais également dans les horizons Go sous-jacents.

Quant aux deux stations sur molasse (CM et OS sur les Fig. 27 et 28), on constate qu'elles sont marquées par des caractères physico-chimiques aérobiques, ce qui confirme les constatations faites dans les chapitres précédents au sujet des pseudogleys avec nappe temporaire perchée (nappe pluviale riche en oxygène).

L'importance relative du magnésium, du potassium et du sodium pour les pseudogleys sur molasse, constatée lors de l'étude pédologique, est confirmée ici. Le tableau des valeurs (Tabl. 14) montre en effet que les teneurs de ces éléments sont plus importantes dans le cas des deux stations sur molasse (OS et CM). Mais on voit, en outre, que les stations CE-lasioc. et OS-Gal. sur sédiments lacustres présentent aussi des teneurs élevées, ce qui met bien en évidence l'origine molassique des sédiments de la beine. Cette situation explique la corrélation entre le magnésium et le sodium, mise en évidence sur les Fig. 27 et 28, ainsi que dans le Tabl. 13.

8.5.3 Relation entre le chimisme des nappes et la végétation

Si l'étude géochimique des nappes permet de bien distinguer les groupements végétaux étudiés dans ce chapitre, c'est spécialement par l'action des équilibres thermodynamiques (voir point 8.3) et moins par celle des équilibres biologiques. En effet, le niveau de fertilité des sols, si l'on considère les facteurs biocénétiques comme les nitrates, les phosphates et le potassium, ne discrimine que médiocrement les stations, puisque les teneurs sont généralement très faibles partout (Tabl. 14). On sait, en effet, que l'azote mis à disposition dans les sols, par la minéralisation nette, est immédiatement absorbé par les végétaux, ce qui fait que les teneurs mesurables dans les sols et les nappes sont la plupart du temps insignifiantes et surtout sans rapport avec la productivité (ELLENBERG 1977). La même remarque est faite par SOLLBERGER (1974) pour le phosphore de l'eau des lacs. BAYLEY et al. (1985) constatent également, en milieu marécageux, qu'avec un apport de phosphore et d'azote, on augmente surtout les teneurs de ces éléments dans la minéralomasse de la végétation, alors que dans le sol aucun changement n'apparaît. C'est la raison pour laquelle certains auteurs ont abordé la fertilité des sols par la méthode de l'incubation in vitro et in situ (voir également le point 7.3). En milieu aquatique, ULEHLOVA et PRIBIL (1978) ont étudié le phosphore et l'azote de l'eau en distinguant différentes fractions (éléments totaux, minéraux et organiques sur des échantillons filtrés à 45 et 0,4 microns) permettant de mieux cerner le niveau de fertilité potentielle du milieu.

Nous reconsidérerons le problème de la fertilité de nos stations en étudiant la minéralomasse de la végétation puisque, comme le remarque également DYKYJOVA et ULEHLOVA (1978), celle-ci reflète le niveau de fertilité du sol et de l'eau, tout en caractérisant le "feedback" de l'enrichissement du milieu par la végétation.

8.5.4 Relation entre le chimisme des nappes et celui du lac

L'intérêt de la relation des marais avec le lac réside surtout dans l'éventuel enrichissement des milieux en éléments nutritifs, particulièrement lorsqu'il y a inondation directe par le lac, comme c'est le cas dans la station CE-Phal. et, dans une moindre mesure, dans la station CE-pan. (selon un rapport non publié de l'Office fédéral de l'environnement, on estime que le lac de Neuchâtel, avec une teneur moyenne de 0,06 mg/l de P-tot, peut être qualifié d'eutrophe). Or, parmi les éléments nutritifs majeurs, on peut constater, d'une façon générale, que (voir Tabl. 14):

- le calcium est présent en quantités supérieures dans les nappes,
- le magnésium et le potassium sont présents en quantités comparables dans le lac et les nappes,
- les teneurs en phosphates sont très faibles dans les deux cas,
- les teneurs en sulfates sont comparables dans le lac et les nappes des horizons pédologiques superficiels,
- les nitrates sont présents en quantités plus importantes dans l'eau du lac.

On pourrait donc croire que les nitrates constituent un bon indicateur de l'influence du lac. Mais les courbes de variation de ce paramètre dans la nappe de la station CE-Phal. (courbes non illustrées) montrent que l'effet des inondations est à peine perceptible. Comme indiqué précédemment, c'est l'absorption immédiate par la végétation (ainsi que par les micro-organismes du sol) de tout excès en nitrates qui explique cette situation. Le mécanisme est identique pour les phosphates. Pourtant, la productivité de la végétation (voir Chap. 9) ne laisse aucun doute sur le niveau élevé de fertilité dans cette station, surtout si on la compare à la station CE-lasioc. de la même association. Finalement, l'effet des inondations pourrait être perçu à l'aide des sulfates, mais cela ne se vérifie qu'en 1984. De plus, l'augmentation de la production des sulfates avec l'activité biologique estivale empêche une vision claire du phénomène.

★ ★ ★ ★ ★

★ ★ ★

9 PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITE

9.1 INTRODUCTION

L'importante production primaire nette des milieux marécageux est bien connue et doit être attribuée à plusieurs facteurs, dont les principaux sont l'abondance de l'eau, la teneur importante des sols et des nappes en éléments nutritifs, ainsi que la durée relativement importante de la saison de végétation. Les travaux de BAYLEY et al. (1985), ainsi que ceux de KAOLEC et KADLEC (1978), WHIGHAM et BAYLEY (1978), SLOEY et al. (1978), tous trois cités par BAYLEY et al. (1985), de même que ceux de LEON (1968), WILLIAMS (1968), YERLY (1970) et EGLOFF (1986) ont montré le rapport étroit existant entre l'hydrodynamique des sols, l'état d'oxydation de ces derniers et la disponibilité ou l'absorption des éléments nutritifs. L'étude de la production végétale est donc d'un très grand intérêt puisque, combinée à l'étude de la minéralomasse végétale et des cycles biogéochimiques dont elle constitue un prérequis, elle offre une image intégrée des conditions physico-chimiques des sols.

Durant les années 1984 et 1985, nous avons mesuré la productivité primaire nette des parties aériennes de la végétation des 5 stations suivantes, sur sédiments profonds (Tabl. 19):

- 1) *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (CE-lasioc.)
- 2) *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea* (CE-Phal.)
- 3) *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (CE-pan.)
- 4) *Cladietum marisci*, var. à *Carex hostiana* (CM-host.)
- 5) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* (OS-Gal.)

Ces mesures nous ont également fourni les valeurs de la phytomasse, de la biomasse et de la litière à l'époque du développement maximal de la végétation (Tabl. 15, Fig. 40 et 41).

En 1986, nous avons complété ces données en mesurant la phytomasse souterraine sur une profondeur de 80 cm (Tabl. 16 et Fig. 40). Enfin, pour tenir compte de la dynamique des litières dans le calcul de la productivité aérienne, nous avons encore mesuré la vitesse de disparition des litières, à l'aide de sachets en filets (Tabl. 17 et 18, Fig. 42).

L'étude de la production végétale herbacée en milieu hydromorphe a été abordée par plusieurs auteurs, souvent pour une seule espèce et dans le cadre d'investigations sur les cycles biogéochimiques. Nous pouvons citer les travaux de GONWAY (1938), PEARSALL et GOHRAM (1956), LOACH (1968), WILLIAMS (1968), YERLY (1970), BERNARD (1973), BERNARD et al. (1974, 1977, 1979), MASON et BRYANT (1975), HOPKINSON et GOSSELINK (1978), VOGEL (1981), KISTRITZ et al. (1983), GOBAT (1984), BAYLEY et al. (1985) et EGLOFF (1986). Des aspects plus techniques ou généraux sont donnés par WESTLAKE (1963), LAMOTTE et BOURLIERE (1967), MILNER et HUGUES (1968), ainsi que DUVIGNEAUD (1980).

9.2 METHODE

La description générale de la méthode est donnée au point 2.4.2.

9.3 PRODUCTION PRIMAIRE DES ECOSYSTEMES

La production photosynthétique ou production primaire représente la première source de matière organique et d'énergie potentielle dans l'écosystème, et la plupart des organismes vivants en dépendent. Si l'écologue y attache beaucoup d'importance, c'est qu'elle constitue précisément un des facteurs principaux du taux de reproduction et de croissance des organismes de l'écosystème, et cela non seulement par l'importance directe de la production de matériel organique, mais également par les échanges chimiques qu'elle engendre avec l'environnement. En particulier la production d'oxygène, liée à la photosynthèse, joue un rôle géochimique et biochimique considérable dans l'écosystème.

Une partie de la matière organique produite par l'assimilation chlorophyllienne est brûlée par la plante elle-même, lors des respirations de maintenance du système et de constructions diverses. Finalement, c'est la somme de tous les tissus formés et de toutes les matières nouvellement emmagasinées dans les organes pendant l'unité de temps choisie qui constitue la productivité primaire nette. C'est elle que nous mesurons à partir de la biomasse.

Afin de lever toute ambiguïté, nous donnons ci-après la définition des termes employés dans la suite du travail:

- Biomasse : quantité de matériel végétal vivant sur une surface donnée, à un moment précis. Le terme de "green standing crop" des auteurs anglophones, correspond à une biomasse incomplète, dans laquelle certaines espèces ou parties d'espèces sont négligées (terme à peu près équivalent à celui de "rendement" employé par les agronomes).
- Litière : quantité de matériel végétal mort sur une surface donnée, à un moment précis. Nous y avons inclu les parties entièrement mortes, mais encore attachées à la plante (nécromasse).
- Phytomasse : biomasse + litière.
- Productivité primaire nette : augmentation de biomasse végétale pendant un intervalle de temps donné, après addition des pertes diverses. Nous n'avons tenu compte que des pertes par décomposition de la litière.

Ces termes peuvent être employés pour les parties aériennes de la végétation, pour les parties souterraines, ou pour les deux ensemble. Les résultats sont exprimés en grammes de matière sèche (MS) par mètre carré (et par jour, pour la productivité).

Comme le soulignent PEARSALL et GORHAM (1956), la biomasse, à l'époque du développement maximal de la végétation, représente une intégration de l'accumulation annuelle de matériel organique, des réserves de la saison de végétation précédente (recyclage interne ou "translocation") et de l'action de l'environnement sur la croissance des végétaux. Il est donc important de souligner que la biomasse (ainsi que la productivité) peut varier considérablement d'une année à l'autre, selon le cycle interne des différents végétaux (périodicité de vitalité, recyclage de réserves nutritives l'année précédente) et les conditions écologiques durant la période de croissance.

Remarquons encore que le calcul précis de la production végétale nécessite de nombreuses précautions méthodologiques. En effet, plusieurs auteurs ont montré l'importance de la dynamique de la croissance des différentes parties de la plante ainsi que des générations successives dans une même communauté pour la détermination correcte de la production annuelle (BERNARD 1973, BERNARD et al. 1974, 1977, 1979, KISTRITZ et al. 1983). La subdivision de la végétation et des espèces en compartiments (distinction des générations et subdivision morphologique) constitue, en outre, une nécessité pour la compréhension des cycles biogéochimiques (voir références dans le Chap. 10).

9.4 CARACTERISATION DES STATIONS

9.4.1 Phytomasse, biomasse et litière

Les résultats figurent dans les Tabl. 15 et 16; ils sont illustrés avec les Fig. 40 et 41.

A) *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (CE-lasioc.)

Ce milieu présente la phytomasse totale la plus importante. Ce sont principalement les parties souterraines qui y contribuent (avec 94% de la phytomasse totale), tandis que la phytomasse aérienne, d'importance moyenne, est comparable à celle des stations OS-Gal. et CE-pan. Dans les parties souterraines, l'horizon de tourbe contribue avec plus de 77% à la phytomasse. Dans les parties aériennes, la contribution des mousses est très importante et représente 54% de la biomasse. 94% de cette biomasse sont constitués par les mousses et *Carex elata* (très peu de *Phragmites communis* par rapport à la station CE-Phal.).

B) *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea* (CE-Phal.)

La phytomasse totale de ce milieu est importante, spécialement en raison des parties souterraines (89% de la phytomasse totale). Par rapport à la station OS-Gal., qui présente une phytomasse totale comparable, la contribution des parties aériennes est plus importante (11% contre 7,4%). Dans les parties souterraines, les horizons organo-minéraux (LAa et Aa) constituent seulement 49% de la phytomasse. La quantité importante de matière organique dans les deux strates profondes doit être attribuée aux nombreux rhizomes de *Phragmites*. Dans les parties aériennes, la quantité de litière est très importante. Par rapport à la station CE-lasioc., où la quantité de biomasse aérienne est comparable, la part de *Phragmites communis* a nettement augmenté (de 4% à 40%), celle des mousses a diminué (de 54% à 13%), tandis que celle de *Carex elata* est restée à peu près comparable.

C) *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* (OS-Gal.)

La phytomasse totale est importante (avec plus de 92% pour la phytomasse souterraine). La phytomasse aérienne, d'importance moyenne, est comparable à celle des stations CE-lasioc. et CE-pan. Mais une importante partie de cette phytomasse est constituée de litière, alors que la biomasse est peu importante (valeur la plus faible de toutes les stations). Elle est constituée principalement de *Schoenus* sp. (54%) et de mousses (27%). On peut encore

	CY-HOST.		CE-PHAL.		CE-LASTOC.		CE-PAN.		OS-GAL.	
	1984	1985	1984	1985	1984	1985	1984	1985	1984	1985
Phragmites communis			188,7 ±37,1	218,6 ±13,6	-	22,7 ±9,0	20,2 ±9,5	113,0 ±14,5	12,6 ±3,6	27,2 ±8,1
Cladium mariscus	861,0 ±60,1	857,3 ±67,1			-					
Carex elata			119,9 ±14,9	253,1 ±14,7	-	235,5 ±5,1	27,9 ±1,5	14,2 ±2,4		
Carex panicea + hostiana					-	8,3 ±3,7	70,4 ±6,7	119,1 ±7,8		
Schoenus sp.					-				150,4 ±17,6	153,1 ±15,4
Molinia sp.					-				26,6 ±6,3	16,8 ±4,0
Reste			0,6 ±0,2	3,7 ±1,4	-	4,2 ±0,8	13,1 ±1,5	14,8 ±3,9	16,1 ±5,0	7,2 ±2,3
Mousses vertes			77,7 ±12,9	68,1 ±17,1	-	318,7 ±43,1	- ±56,2	320,7 ±56,2	-	77,1 ±24,3
Litière	1463,3 ±222,0	1055,3 ±135,0	1328,9 ±45,8	991,5 ±51,9	-	425,7 ±18,8	549,5 ±68,2	460,5 ±25,2	688,7 ±83,9	696,8 ±59,5
Biomasse (sans mousses)	861,0	857,3	309,2	475,4	-	270,7	131,6	261,1	205,7	204,3
Biomasse (avec mousses)	861,0	857,3	386,9	543,5	-	589,4	-	581,8	-	281,4
Phytomasse (sans mousses)	2324,3	1912,6	1638,1	1466,9	-	696,4	681,1	721,6	894,4	901,1
Phytomasse (avec mousses)	2324,3	1912,6	1715,8	1535,0	-	1015,1	-	1042,3	-	978,2
Phytomasse/biomasse (sans mousses)	2,70	2,23	5,30	3,09	-	2,57	5,18	2,76	4,35	4,41
Phytomasse/biomasse (avec mousses)	2,70	2,23	4,43	2,82	-	1,72	-	1,79	-	3,48

Tabl. 15 Phytomasse, biomasse et litière des parties aériennes de la végétation (périodes de mesures: fin août 1984 et début août 1985 - moyenne ± erreur standard de la moyenne en g/m²)

	CM-HOST.	CE-PHAL.	CE-LASIOC.	CE-PAN.	OS-GAL.
Horizon organo-minéral	5382,3 (0-15 cm) (Aa)	6204,3 (+7-20 cm) (Laa+Aa)	12183,2 (0-33 cm) (T)	2187,4 (0-15 cm) (AaAh)	8418,3 (+15-20 cm) (LAh+Ah)
1er horizon minéral	2267,0 (15-42 cm) (Gr, (o))	3579,4 (20-35 cm) (Gr1)	1869,2 (33-52 cm) (Gr1)	2976,2 (15-35 cm) (Go)	2452,6 (10-45 cm) (Go)
2ème horizon minéral	1445,0 (42-80 cm) (Gr)	2817,9 (35-80 cm) (Gr2)	1710,2 (52-80 cm) (Gr2)	3421,6 (35-80 cm) (Gr)	1365,5 (45-80 cm) (Gro)
Phytomasse souterraine totale	9094,3	12601,6	15762,6	8585,2	12236,4
Phytomasse aérienne (1985) + souterraine (1986)	11006,9	14136,6	16777,7	9627,5	13214,6
Phytomasse aérienne (1985)/ phytomasse souterraine (1986)	0,21	0,12	0,06	0,12	0,08

Tabl. 16 Phytomasse souterraine sur une profondeur de 80 cm, avec distinction de trois strates selon les horizons pédologiques, et phytomasse totale (période de mesures: début août 1986 - résultats exprimés en g/m²)

remarquer que la part de *Molinia* sp. est assez importante (6%). Les horizons organo-minéraux (LAh et Ah), qui comprennent également les touffes, représentent 69% de la phytomasse souterraine.

D) *Cladietum marisci*, var. à *Carex hostiana* (CM-host.)

La phytomasse totale est nettement plus faible que dans les cas précédents, particulièrement en raison de la phytomasse souterraine dont la contribution baisse à 83%. Cela signifie que la phytomasse aérienne est proportionnellement plus importante. Elle est aussi la plus importante, en valeur absolue, pour l'ensemble des stations. Cette abondante phytomasse aérienne est composée presque exclusivement de feuilles vivantes et mortes de *Cladium mariscus*. L'horizon organo-minéral (Aa) représente 59% de la phytomasse souterraine.

E) *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (CE-pan.)

La phytomasse totale est la plus faible pour l'ensemble des stations. La contribution des parties souterraines atteint 89%. La phytomasse aérienne est comparable à celle des stations CE-lasioc. et OS-Gal. Quant à la biomasse et à la contribution des mousses, elles sont comparables à celles de la station CE-lasioc. L'horizon organo-minéral (AaAh) ne contribue à la phytomasse souterraine que dans une proportion de 26%. Comme dans la station CE-Phal., les strates profondes présentent une quantité importante de matière organique (rhizomes de *Phragmites communis*).

9.4.2 Rapport phytomasse/biomasse et décomposition des litières

Ce rapport permet de juger l'importance de l'accumulation de la litière, autrement dit, de la vitesse de renouvellement de la matière organique et de son incorporation au sol. Cette indication peut être mise en relation avec les sols (température, humidité, alternance de phases humides et sèches, minéraux argileux, activité biologique). Toutefois, les particularités tissulaires (nature plus ou moins coriace des feuilles, rapport C/N, substances inhibitrices - LEMEE et BICHAUT 1973) et morphologiques (litière plus ou moins suspendue dans la végétation) des différentes espèces influencent également la vitesse de décomposition de la matière organique (voir aussi BOTTNER 1982 pour la biodégradation du matériel végétal). Par exemple, l'obstruction de la végétation par une importante litière peut empêcher le réchauffement du sol et retarder la reprise d'activité des microorganismes, au printemps. De plus, le rapport phytomasse/biomasse devrait également être calculé pour les parties souterraines (nous n'avons pas cette possibilité, puisque la distinction entre mort et vivant n'a pas été faite pour les racines et les rhizomes), car les tendances peuvent y être très différentes.

Dans le Tabl. 15, nous avons indiqué ces rapports pour les parties aériennes de la végétation et pour les années 1984-1985. Le calcul a été fait avec et sans les mousses, considérées avec la biomasse (en réalité, une partie des mousses devrait être attribuée à la litière, mais la distinction entre mort et vivant est très difficile à faire).

On constate d'emblée que ce rapport varie selon les années, particulièrement dans les stations CE-Phal. et CE-pan. Ceci s'explique par la fluctuation de la production des espèces dominantes (surtout *Phragmites communis* et *Carex elata*).

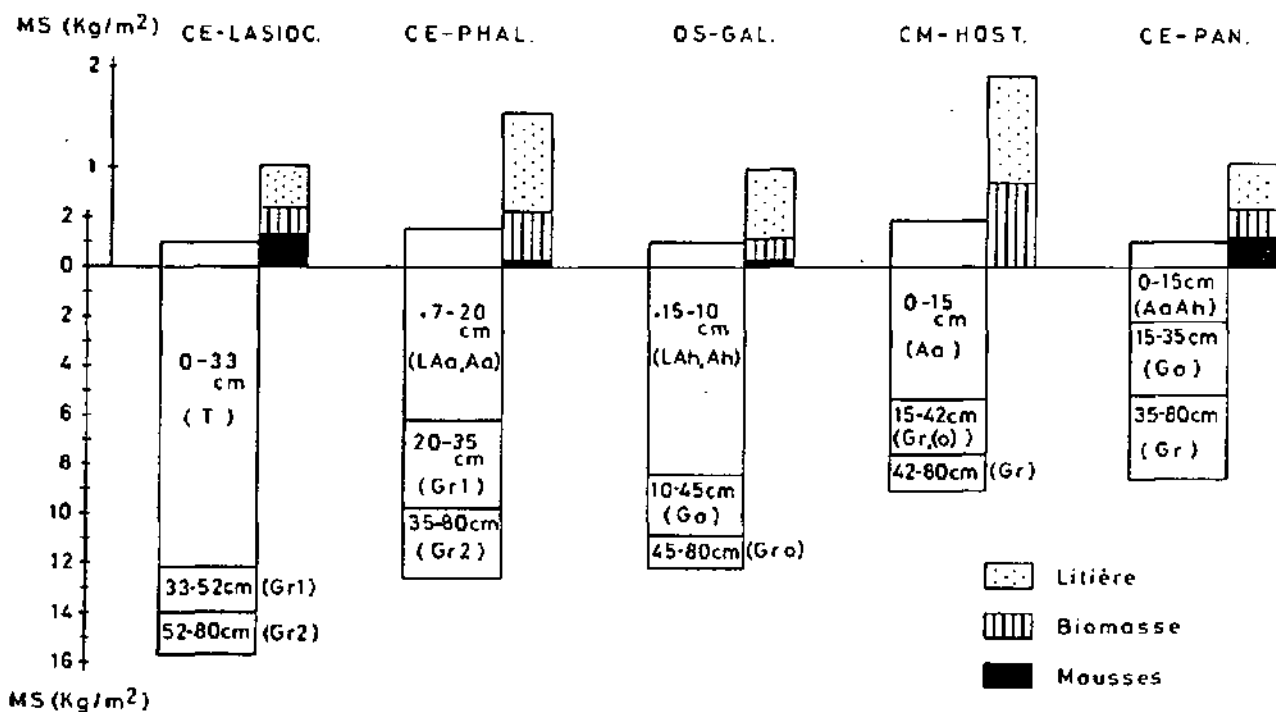


Fig. 40 Phytomasse, biomasse et litière des parties aériennes de la végétation (moyennes de 6 mesures - début août 1985) et phytomasse souterraine stratifiée sur une profondeur de 80 cm (moyennes de 2 mesures - début août 1986)

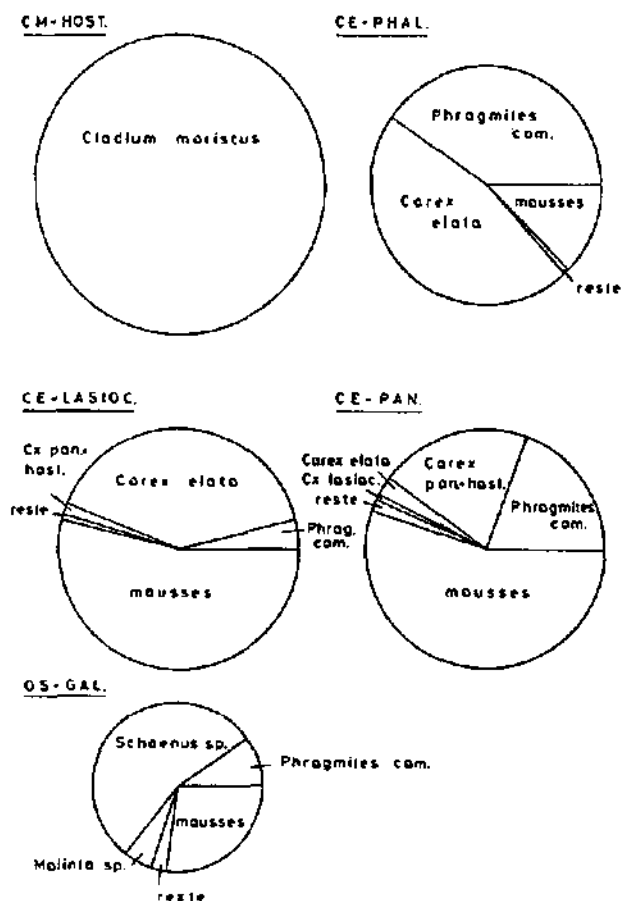


Fig. 41 Répartition des espèces ou groupes d'espèces dans la biomasse aérienne des groupements (la surface des cercles est proportionnelle à la quantité de matière sèche - moyennes de 6 mesures - début août 1985)

Station h1=litière suspendue h0=litière au sol	N	r	-k/année	%/365jours	t/50%
CE-PAN. (h0)	17	0,99	0.224	79,9	1129
OS-GAL. (h1)	17	0,99	0,209	81,2	1212
(h0)	18	0,99	0,253	77,6	999
CE-PHAL. (h1)	17	0,99	0,163	85,0	1554
(h0)	18	0,99	0,229	79,5	1104
CM-HOST. (h1)	17	0,97	0,097	90,8	2616
(h0)	18	0,91	0,347	70,7	730

Remarque: Toutes les valeurs -k/année sont significativement différentes les unes des autres ($P < 0,001$), excepté celles des stations CE-pan. (h0) et CE-Phal. (h0).

Tabl. 17 Taux de décomposition annuelle des litières (-k/année) calculé avec un modèle exponentiel ($\ln X/X_0 = -kt$) pour la période du 20 avril 1984 au 15 novembre 1986; temps de demi-décomposition en nombre de jours (t/50%) et quantité de litière non décomposée après 365 jours (%365 jours) (N = taille de l'échantillon, r = coefficient de corrélation de la droite de régression)

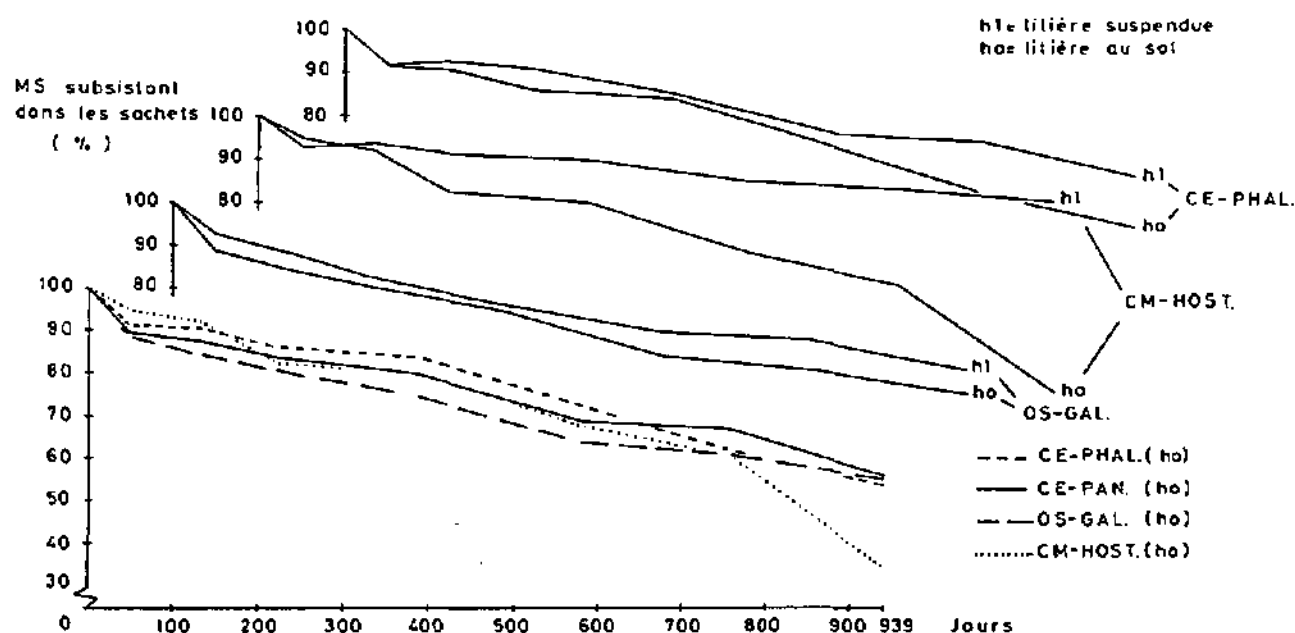


Fig. 42 Disparition de la litière en pourcent de la quantité initiale de matière sèche dans les sachets suspendus (h1) et déposés au sol (h0) (période de 939 jours: 20 avril 1984 au 15 novembre 1986 - moyennes de 3 mesures)

En 1984, la biomasse aérienne était nettement plus faible qu'en 1985, alors que la litière (héritée de l'année précédente, à forte production) était importante. Le rythme de production est influencé notamment par les inondations du lac (apport d'éléments nutritifs), mais on peut aussi imaginer que, corrélativement, un cycle interne de la plante fasse qu'à une année de forte production succède une année à tendance inverse. Pour ces milieux, le rapport devrait être calculé sur la base de plusieurs années.

Pour la comparaison des stations, nous considérons le rapport moyen des années 1984 et 1985 (Tabl. 18). Avec ou sans mousses, ces rapports et les types d'humus (qui reflètent l'activité biologique des sols) sont incohérents. Cette situation s'explique à la fois par la présence, dans certains milieux, d'une importante quantité de litière suspendue (qui n'entre pas en contact avec le sol et se conserve plus longtemps), ainsi que par l'absence d'information sur les parties souterraines (par ex. rapport faible dans la station CE-lasioc., alors que de la tourbe s'accumule). Si l'on tient compte des mousses, ce rapport baisse fortement pour les stations CE-lasioc. (-33%) et CE-pan. (-55%), en raison de la quantité importante de mousses. Dans ces deux milieux, peu de litière s'accumule dans les parties aériennes (mais on ne connaît pas la litière de mousse !).

Si l'on compare ces rapports, calculés sans les mousses, avec le taux annuel moyen de décomposition des litières ($-k/\text{année}(h_1-h_0)$, cf. Tabl. 18 et explications plus loin), on remarque que le classement des stations se modifie comme suit:

- La station OS-Gal., avec un rapport phytomasse/biomasse extrême de 4,38, présente une valeur $-k/\text{année}(h_1-h_0)$ élevée, indiquant une tendance inverse, de meilleure décomposition.
- La station CE-Phal. prend une position extrême si l'on considère $-k/\text{année}(h_1-h_0)$. La décomposition de la litière est ralentie sous l'effet de l'hydromorphie (présence d'un anmoor tourbeux).
- La station CM-host., avec un rapport phytomasse/biomasse faible (2,47), présente une valeur $-k/\text{année}(h_1-h_0)$ intermédiaire et comparable à celle de la station CE-pan.

Finalement, on constate que le rapport phytomasse/biomasse dépend surtout de la structure de la végétation, tandis que le taux annuel moyen de décomposition des litières est conforme à l'activité biologique des sols puisque:

$-k/\text{année}(h_1-h_0)$: hydromull > anmoor-hydromull > anmoor > anmoor tourbeux

Des résultats plus détaillés sur la vitesse de décomposition des litières sont donnés dans le Tabl. 17 et illustrés avec la Fig. 42 (méthode des sachets en filet déposés au sol - h_0 - ou suspendus dans la litière - h_1). Nous avons calculé la droite de régression linéaire (avec origine forcée à 100%) avec le logarithme népérien des pourcentages de litière subsistant dans les sachets au cours du temps. Le taux annuel de décomposition de la litière ($-k/\text{année}$) est calculé avec le modèle exponentiel (OLSON 1963):

$$\ln (X / X_0) = -k t$$

où X = poids final, X_0 = poids initial et t = temps.

Développement mathématique:

$$\ln X / X_0 = -k t \quad \text{avec } X / X_0 = \text{variable aléatoire}$$

$$\ln X - \ln X_0 = -k t$$

$$\ln X = \ln X_0 - k t \quad \text{puisque } X_0 = 1 \text{ (soit 100\%), alors } \ln X_0 = 0$$

$$\ln X = -k t \quad (\text{relation linéaire } y = -bx)$$

avec k = pente de la droite (constante) = - taux journalier (si t = nombre de jours) de décomposition des litières. Le taux annuel de décomposition s'obtient en multipliant $-k$ par 365.

$$\begin{aligned} \% / 365 j. &= \text{pourcentage de litière subsistant après une année} = \\ X / X_0 &= e^{\text{puissance } -k * 365} \end{aligned}$$

$$t / 50\% = \text{temps de demi-décomposition} = -1/k \ln 1/2 = \ln 2/k$$

Le taux annuel moyen de décomposition (calculé avec la moyenne de $-k/\text{année}(h_0)$ et $-k/\text{année}(h_1)$) a déjà été traité plus haut.

La différence entre $-k/\text{année}(h_1)$ et $-k/\text{année}(h_0)$ montre bien la variabilité des processus de décomposition dans un même milieu. La station CM-host. en donne un exemple éloquent, puisqu'elle présente à la fois le taux de décomposition le plus grand (litière au sol) et le plus petit (litière suspendue) pour l'ensemble des stations.

Si l'on compare les sachets suspendus, le classement du paramètre $-k/\text{année}(h_1)$ donne une bonne idée de la dégradabilité des litières par les facteurs climatiques (lavage par les pluies ou les inondations, et entraînement de composés hydrosolubles) et par la faune épigée de taille $< 0,3\text{mm}$ (fragmentation):

$$-k/\text{année}(h_1): \quad \text{OS-Gal.} > \text{CE-Phal.} > \text{CM.host.}$$

On peut noter, à ce sujet, que la litière de la station OS-Gal. est la plus facilement dégradable (présence de feuilles de Molinia), que la litière de la station CE-Phal. comporte beaucoup de Phragmites communis dont les tiges sont plus résistantes, et que la litière de la station CM-host. est entièrement formée de feuilles coriaces de Cladium mariscus.

Lorsque les sachets sont en contact avec le sol, d'autres facteurs que le lavage par les eaux (pluies et inondations) ou l'action de la faune épigée (de taille $< 0,3\text{mm}$) interviennent: il s'agit en particulier de l'activité microbiologique des sols (pédofaune et pédoflore), laquelle est en relation étroite avec la teneur en eau et l'aération dans le sol. La classification des stations selon le paramètre $-k/\text{année}(h_0)$ est la suivante:

$$-k/\text{année}(h_0): \quad \text{CM-host.} > \text{OS-Gal.} > \text{CE-Phal.} = \text{CE-pan.}$$

On voit ainsi que:

- La litière de la station CM-host., avec un humus du type anmoor, se décompose mieux que celle des stations avec hydromull (OS-Gal.) ou anmoor-hydromull (CE-pan.), car l'absence de mousse permet un meilleur contact de la litière avec le sol minéral.
- La station OS-Gal., avec un humus du type hydromull, présente une meilleure décomposition de la litière que les deux autres stations, avec un humus plus hydromorphe (anmoor-hydromull pour CE-pan. et anmoor tourbeux pour CE-Phal.).
- La litière de la station CE-pan. se décompose lentement et de façon comparable à celle de la station CE-Phal., qui a un humus plus hydromorphe, car un tapis de mousses empêche un bon contact entre la litière et le sol minéral.

Sur la Fig. 42, on peut encore voir que les saisons ont un effet perceptible sur la vitesse de décomposition des litières (pente des courbes plus importante pour l'intervalle des saisons estivales). Au début de l'expérimentation, les litières à composition hétérogène, mais avec une partie des tissus facilement dégradables, disparaissent plus rapidement (p. ex. feuilles de *Molinia* dans la litière de la station OS-Gal. - ULEHLOVA 1978).

9.4.3 Rapport phytomasse aérienne/phytomasse souterraine

Ce rapport est indiqué dans le Tabl. 16. On voit que dans la station CM-host., les parties aériennes sont importantes par rapport aux parties souterraines où, comme nous venons de le voir pour la litière déposée au sol, la décomposition de la matière organique est rapide (beaucoup d'argiles favorisant le complexe organo-minéral). Les stations CE-Phal. et CE-pan. présentent des rapports identiques et intermédiaires, tandis que les stations OS-Gal. et CE-lasioc. ont des rapports très faibles, la première en raison de la présence de touffes, la seconde à cause de l'accumulation de tourbe.

9.4.4 Productivité aérienne

Dans le Tabl. 19, nous donnons les résultats des mesures de productivité effectuées avec la méthode de la différence maximale de biomasse, ainsi qu'avec la méthode corrigée à l'aide du taux annuel moyen de décomposition des litières ($-k/année(h_1-h_0)$) pour la période considérée. Pour la station CM-host., nous avons également appliqué la méthode du marquage des plantes.

Comme nous l'avons déjà souligné précédemment (point 9.4.1), des fluctuations de productivité sont enregistrées d'une année à l'autre (mais les deux périodes de mesures ne couvrent pas exactement les mêmes stades phénologiques, ce qui rend ici la comparaison délicate).

Si l'on s'en tient à l'année 1985 (les mesures ont débuté au moment de la sortie des jeunes pousses et sont donc plus complètes), le classement des stations selon la productivité décroissante est le suivant (indépendamment des mousses):

Station	Phytonasse aérienne/ biomasse aérienne (moyenne 1984-1985)		Type d'humus	Litière suspendue	Taux moyen de décomposition annuel des litières 1) -k/année(h1-h0)	Productivité annuelle (1985) g/m2/année
	sans mousses	avec mousses				
CM-HOST.	2,47	2,47	anneor	très abondante	0,222	> 515
CE-LASIOC.	2,57	1,72	tourbe	peu abondante, mais isolée de sol par un tapis de mousses	-	233
CE-PAN.	3,97	1,79	anneor-hydromull	id.	0,224	182
CE-PHAL.	4,20	3,63	anneor tourbeux	abondante	0,196	475
OS-GAL.	4,38	3,48	hydromull	très abondante	0,231	118

1) Moyenne de -k/année (h0) et -k/année (h1) (cf. Tabl. 4)

Tabl. 18 Paramètres de la décomposition des litières (voir également Tabl. 15, 17 et 19)

	CM-HOST.		CE-PHAL.		CE-LASIOC.		CE-PAN.		OS-GAL.	
	1984	1985	1984	1985	1984	1985	1984	1985	1984	1985
Phragmites communis			1,79	2,12	-	0,20	0,16	1,00	0,12	0,27
Espèce dominante + reste	4,80	4,90	0,51	2,40	-	2,02	0,58	0,73	0,82	0,85
Mousses			0,21		-	1,41	-	-0,68	-	-0,74
Litière			0,46	-2,37	-	-2,90	-1,30	-1,29	-1,66	-1,04
Productivité nette totale:										
a) Méthode de la différence maximale de biomasse										
- sans mousses	4,80	4,90	2,30	4,52	-	2,22	0,74	1,73	0,94	1,12
- avec mousses	4,80	4,90	2,51	4,52	-	3,63	-	1,05	-	0,38
b) Méthode basée sur la dynamique des litières										
- sans mousses	-	3,92	-	2,82	-	-	-	0,60	-	0,57
Productivité annuelle (a) - 1985 - sans mousses) g/m2/année	-	> 515	-	475	-	233	-	182	-	118
Productivité annuelle/ phytonasse aérienne (1985) (%)	-	27	-	32	-	33	-	25	-	13

1) Méthode du marquage des plantes

Tabl. 19 Productivité aérienne mesurée avec la méthode de la différence maximale de biomasse et avec la méthode corrigée à l'aide de la dynamique des litières (périodes de mesures: 1984 = début juin et fin août (85 jours), 1985 = fin avril et début août (105 jours) - mesures exprimées en g/m2/jour)

a) Méthode de la différence maximale de biomasse:

CM-host. > CE-Phal. > CE-lasioc. > CE-pan. > OS-Gal.

b) Méthode basée sur la dynamique des litières (WIEGERT et EVANS 1964):

CM-host. > CE-Phal. > CE-pan. > OS-Gal.

On voit que ce classement est comparable (pas de mesure, dans le second cas, pour la station CE-lasioc.). Cependant, la seconde méthode donne des valeurs trop faibles. On peut expliquer ceci soit par des valeurs de productivité des litières excessivement négatives (échantillonnage insuffisant), soit par des taux moyens de décomposition des litières trop faibles (ces taux sont mesurés avec des sachets en filet dans lesquels la litière ne se trouve pas dans des conditions écologiques absolument naturelles).

La productivité annuelle a été calculée pour faciliter la comparaison avec les données d'autres auteurs. Elle s'obtient en multipliant la productivité journalière par le nombre de jours séparant le début de la période de végétation du maximum atteint en été. Pour la station CM-host., dont on sait que l'espèce dominante, *Cladium mariscus*, a une croissance continue durant l'année, cette production annuelle est certainement sous-estimée.

Le rapport productivité annuelle/phytomasse aérienne (Tabl. 19) montre que la contribution de la production annuelle à la phytomasse du stade de développement maximal de la végétation est plus forte pour les stations CE-Phal. et CE-lasioc, alors qu'elle est faible pour la station OS-Gal.

9.5 DISCUSSION ET CONCLUSIONS

9.5.1 Comparaison avec les résultats d'autres auteurs

Nous devons constater qu'il existe peu d'informations sur la production des milieux étudiés. A titre indicatif, nous donnons quelques valeurs pour des milieux ou espèces comparables (Tabl. 20). Toutefois, la comparaison est aléatoire, car non seulement les résultats peuvent varier considérablement pour une même association végétale ou une même espèce, selon le milieu (climat, sol), mais encore les conditions d'échantillonnage varient selon les auteurs.

En ce qui concerne le taux annuel de décomposition des litières de plantes marécageuses, il va de 0,219 à 14,6 (BRINSON et al. 1981, HILL et WEBSTER 1982, tout deux cités par HILL 1985). Nos valeurs se situent donc à la limite inférieure de cette référence.

9.5.2 Relation entre la productivité et les facteurs abiotiques

La productivité est directement liée aux facteurs abiotiques du milieu, en particulier le climat (y c. le microclimat), le sol, l'hydrodynamique et l'hydrochimie. Nos mesures ont montré que, indépendamment de la méthode employée, le Cladietum marisci, var. à Carex hostiana (CM-host.), et le Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea (CE-Phal.), sont les deux milieux les plus productifs des marais non boisés, à l'exception des roselières, très

Groupement	Phytomasse (terminal standing crop) g/m ²		Biomasse (terminal green standing crop) g/m ²		Productivité annuelle g/m ² /année		Auteurs	Groupement végétal ou espèce considérée
	BUTLER	Auteurs	BUTLER	Auteurs	BUTLER	Auteurs		
<i>Cladietum marisci</i>	1913-2324		857-861		515			
<i>Caricetum alatae</i>	1015-1716		367-589	440-890	182-475		MORNSJO (1970) in: BERNARD (1973)	<i>Carex elata</i>
<i>Orchio-Schoenetum nigricantis</i>	978		281	640	118		NEWMOULD (1953) in: PEARSALL et GORHAM (1956)	<i>Schoenus nigricans</i>
<i>Marais nitrophiles</i>						2000-3700	WESTLAKE (1963)	
<i>Nolinetum</i>				500-540			LOACH (1968)	
<i>Phragmites communis</i>				523-1300		551-1080	PEARSALL et GORHAM (1956) HASON et BRYANT (1975)	
<i>Carex leucostria</i>				1145		965	BERNARD et BETSY (1977)	
<i>Carex riparia</i>				530-630			MORNSJO (1970) in: BERNARD (1973)	
<i>Carex lyngbyei</i>				724		687	KISTRITZ et al. (1963)	
<i>Carex rostrata</i>				320-1071		540-1060	PEARSALL et GORHAM (1956) BERNARD et HANCKINSON (1979) MORNSJO (1970) in: BERNARD (1973)	
<i>Carex lasiocarpa</i>				300-510			PEARSALL et GORHAM (1956) MORNSJO (1970) in: BERNARD (1973)	
<i>Carex vesicaria</i>				290-320			MORNSJO (1970) in: BERNARD (1973)	
<i>Schoenus ferrugineus</i>				200			GANZERT (1984)	

Tabl. 20 Valeurs comparatives de la biomasse et de la productivité de quelques espèces ou groupements végétaux

certainement, qui n'ont pas été étudiées dans ce travail. Ce sont précisément les stations à sols très hydromorphes (gleys réduits à anmoor et à anmoor tourbeux), mais avec une nappe fluctuante et des inondations régulières par le lac. Ces deux conditions font que l'offre en éléments nutritifs y est importante (voir l'étude de la minéralomasse végétale au Chap. 10), mais elles sont aussi à l'origine des fluctuations annuelles de la production (cf. rapport phytomasse/biomasse - Tabl. 15).

Dans le *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (CE-lasioc.), l'hydromorphie permanente et les conditions physico-chimiques très réductrices de l'eau font que, globalement, l'offre en éléments nutritifs est inférieure (dénitrification, minéralisation lente de la matière organique - BAYLEY et al. 1985) et la production aussi.

La productivité est la plus faible dans les stations plus sèches du *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (CE-pan.), et de l'*Orchio-Schoenetum nigrlicantis*, var. à *Galium palustre* (OS-Gal.). Ces deux milieux ont une productivité comparable, ce qui est en accord avec leur affinité pédologique (gleys oxydés humifères à anmoor-hydromull et à hydromull).

9.5.3 Accumulation et décomposition de la matière organique

L'accumulation de la matière organique dans chaque milieu peut être rendue par la phytomasse totale. On constate que cette accumulation est maximale, mais essentiellement sous forme de rhizomasse, dans le *Caricetum elatae* (CE-lasioc. et CE-Phal.). Ceci montre bien le rôle que joue cette association dans le phénomène de l'atterrissement des marais (voir également Tabl. 16 et points 5.5, 6.6, 7.5.2). Bien que la phytomasse totale soit également importante dans le cas de l'*Orchio-Schoenetum nigrlicantis* (OS-Gal.), l'accumulation s'y fait essentiellement dans les touffes de *Schoenus* (considérées, dans notre étude, avec la phytomasse souterraine) et non dans le sol. On voit ainsi que le mode de croissance de *Schoenus* est adapté à un milieu faiblement inondé (voir également point 6.6), alors que *Carex elata*, au contraire, supporte d'importantes inondations et réagit en atterrissant efficacement le sol (formation de tourbe ou d'anmoor tourbeux). L'accumulation de matière organique est nettement plus faible dans le *Cladietum marisci* (CM-host.) et dans le *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (CE-pan.). Le *Cladietum marisci* concentre relativement plus de phytomasse dans les parties aériennes (croissance continue durant l'année), ce qui, ajouté à l'amplitude écologique très large de *Cladium mariscus* (voir point 5.4.2), donne à cette végétation un pouvoir concurrentiel considérable.

La décomposition de la litière dépend non seulement de la nature des tissus organiques et de l'activité biologique du sol, mais encore de la structure de la végétation (présence de litière suspendue ou strate muscinale empêchant un bon contact entre la litière et le sol minéral). Le rapport moyen phytomasse aérienne/biomasse aérienne (Tabl. 18) n'est pas conforme au type d'humus (car présence de litière suspendue, soustraite à l'activité biologique du sol, et absence d'information sur les parties souterraines). En revanche, le taux annuel moyen de décomposition des litières (-k/année(hl-h0) - Tabl. 18), lequel intègre les vitesses de décomposition des litières suspendues et de celles placées au sol, est conforme au type d'humus (faible pour l'anmoor tourbeux, moyen pour l'anmoor et l'anmoor-hydromull, grand pour l'hydromull).

Si l'on considère seulement le taux annuel de décomposition des litières suspendues ($-k/\text{année}(h1)$ - Tabl. 17), on constate que, en l'absence d'influence des sols, la litière de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* (OS-Gal.) est plus vite décomposée (par l'altération climatique et par la faune épigée passant par les mailles de 0,3 mm) que celle du *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea* (CE-Phal.), ou celle du *Cladietum marisci* (CM-host.), cette dernière étant la plus résistante.

En revanche, le taux annuel de décomposition des litières déposées au sol ($-k/\text{année}(h0)$ - Tabl. 17) montre que la litière du *Cladietum marisci* (CM-host.), avec un humus du type anmoor, se décompose plus vite que celle des autres stations, en raison de l'absence de mousses qui entravent le contact avec le sol minéral. Pour les autres stations, ce taux est conforme au type d'humus, c'est-à-dire plus important pour l'hydromull (OS-Gal.) que pour l'anmoor-hydromull (CE-pan.) ou pour l'anmoor tourbeux (CE-Phal.)

* * * * *

10 MINERALOMASSE VEGETALE

10.1 INTRODUCTION

La minéralomasse végétale et les cycles biogéochimiques des éléments minéraux constituent les caractéristiques principales d'un écosystème et en font une entité fonctionnelle (BAZILEVICH ET RODIN 1971 in: ULEHLOVA et al. 1976, DUVIGNEAU 1980). Le flux de ces éléments dans un écosystème naturel codétermine la disponibilité des éléments nutritifs et, par conséquent, la productivité du milieu (ULEHLOVA et al. 1976).

Lors de l'étude du chimisme des sols et des nappes (Chap. 7 et 8), nous avons dû constater que le dosage des éléments principaux de la fertilité des sols (spécialement l'azote et le phosphore assimilables) n'apportent qu'un élément limité pour la discrimination des stations, pour lesquelles on a pu montrer, par ailleurs, d'importantes différences de productivité (voir Chap. 9).

Dans ce chapitre, nous nous proposons de faire un bilan de la minéralomasse végétale dans les différentes stations pour lesquelles nous avons des mesures de phytomasse et de biomasse (voir Chap. 9). Présentés dans le Tabl. 22 et les Fig. 46 a et 46 b, ces résultats donnent les stocks de minéralomasse dans les principaux compartiments de la végétation, ainsi qu'un budget annuel approximatif (budget partiel). La composition chimique des principales espèces ainsi que de la végétation est donnée dans le Tabl. 21 et illustrée par les Fig. 44 et 45.

L'étude de la minéralomasse végétale et des cycles biogéochimiques en milieu marécageux a été abordée par de nombreux auteurs. Plusieurs de ces auteurs se sont concentrés sur le problème du recyclage interne des éléments minéraux (LOACH 1968, BAYLY et O'NEILL 1972, MASON et BRYANT 1975, BERNARD et SOLSKY 1977, BERNARD et HANKINSON 1979, CHAPIN III et al. 1980, KISTRITZ et al. 1983, GANZERT 1984). D'autres se sont intéressés plus spécialement au bilan des écosystèmes (ULEHLOVA et al. 1976, EVOOKIMOVA et al. 1976). Certains auteurs ont étudié la relation avec les facteurs pédologiques (MALMER et SJORS 1955, BOATMAN 1962, JAMES 1962, DUVIGNEAU et DENAYER-DE SMET 1962, 1973, DENUDT 1975, TERRY et TANNER 1984, GOBAT 1984, BAYLEY et al. 1985). Des études comparables, mais pour des milieux différents, ont été faites par DUVIGNEAU et DENAYER-DE SMET 1964, LOSSAINT et RAPP (1969), RAPP 1971, RAPP et CABANETTES (1980), ainsi que GALLAND (1982). Des aspects plus théoriques sont donnés par DUVIGNEAU (1980), SHAVER et MELILLO (1984), ainsi que par MOELLER (1975).

10.2 METHODE

La description générale de la méthode est donnée aux points 2.4.2 et 2.4.3. Remarquons encore que les mousses ont souvent été considérées à part. Ce choix est justifié par l'impossibilité, pour les mousses, de séparer correctement la biomasse de la litière, ainsi que par les teneurs très différentes pour certains éléments minéraux (spécialement le calcium), qui font penser à une pollution par le sol (lavage incomplet).

10.3 NUTRITION MINERALE ET CYCLES BIOGEOCHIMIQUES

Les plantes absorbent un certain nombre d'éléments chimiques nécessaires à leur métabolisme. Parmi ces éléments, le carbone, l'hydrogène et l'oxygène représentent, en poids, plus de 90% du résidu sec. Les autres éléments, dits "éléments minéraux", sont classés selon leur importance pondérale en deux groupes: les macroéléments, qui sont présents en quantité importante (azote, phosphore, soufre, potassium, calcium, magnésium, sodium et chlorure), et les oligoéléments, qui sont présents sous forme de trace, mais dont la fonction reste importante (fer, manganèse, zinc, cuivre, bore, molybdène...etc). La concentration de ces éléments dans la plante varie selon les plantes, l'âge et la nature de l'organe, ainsi que selon la nature du sol (éléments échangeables, température, aération). Les aspects phytogéochimiques de la nutrition minérale sont donnés par DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET (1973).

On peut rappeler brièvement les principales fonctions des éléments dosés dans le cadre de notre étude (BELLER 1964):

- L'azote, absorbé sous forme nitrique ou ammoniacale, participe à la construction des bases organiques des protéines, des enzymes, des vitamines et de la chlorophylle.
- Le phosphore, absorbé essentiellement sous forme d'ion orthophosphorique, entre dans la constitution de certains éléments structuraux essentiels à la vie cellulaire (phospholipides, acides nucléiques). Ceux-ci interviennent également dans les échanges d'énergie et dans de nombreuses réactions métaboliques.
- Le soufre, absorbé sous forme de sulfates, joue un rôle important dans la formation des aminoacides et dans l'édification de la structure des protéines ou des enzymes.
- Le potassium, absorbé sous forme de ion potassium monovalent, joue un rôle important dans la pression osmotique et dans l'équilibre acidobasique de la cellule. Il intervient encore comme catalyseur dans la synthèse des protéines et des polysides.
- Le calcium, absorbé sous forme de ion calcium bivalent, intervient dans le maintien de la structure des parois cellulaires dont il diminue la perméabilité (antagonisme avec de nombreux autres ions). En outre, il active certaines enzymes et neutralise les acides organiques.
- Le magnésium, absorbé sous forme de ion magnésium bivalent, est un élément constituant important de la chlorophylle. Il joue également un rôle d'activateur pour certaines enzymes.
- Le sodium, absorbé sous forme d'ion sodium monovalent, ne joue qu'un rôle secondaire dans la plupart des plantes, qui le tolèrent cependant assez bien. Dans certains cas, on lui attribue un rôle dans la pression osmotique.
- Le chlore, absorbé sous forme d'ion chlorure monovalent, est nécessaire à la photosynthèse (transfert d'électrons).
- Le fer, absorbé sous forme de ion ferreux, joue un rôle important au sein des catalyseurs biochimiques assurant les oxydoréductions.
- Le manganèse, absorbé sous forme de ion manganèse bivalent, joue un rôle dans diverses oxydoréductions, dans l'hydrolyse des peptides et dans certaines décarboxylations.

Le transfert des éléments biogènes au sein des écosystèmes suit deux chemins principaux (OVINGTON 1968 in: DUVIGNEAUD 1980): le cycle biologique, qui est un cycle fermé, et le cycle géochimique, qui est un cycle ouvert sur le monde extérieur.

Le cycle biologique se compose de l'absorption par la végétation d'éléments chimiques du sol, de diverses restitutions au sol (litières, lavage de la végétation, récrétions) et de la rétention (organes pérennants).

Le cycle géochimique comprend l'import (pluies, poussières, fixation biologique de l'azote atmosphérique, altération de la roche-mère, nappe) et l'export (drainage, exploitation humaine). Ces deux cycles étant intimement liés, on parle du cycle biogéochimique.

Le transfert d'un compartiment à l'autre de l'écosystème dans un intervalle de temps déterminé constitue le flux.

Le concept d'influence des flux anthropogéniques sur la structure de l'écosystème et de la biosphère est développé par MOELLER (1985).

La dynamique de l'absorption des éléments minéraux en milieu marécageux et le concept d'efficacité des cycles ont été exposés par SHAVER et MELILLO (1984). Ces travaux nous montrent que l'augmentation de l'offre en éléments nutritifs, bien qu'elle se traduise aussi par une augmentation des teneurs des éléments correspondants dans la plante, aboutit globalement à une diminution de l'efficacité

- de l'absorption,
- de la rétention dans la biomasse et
- de l'exploitation de ces éléments pour l'augmentation de biomasse.

En revanche, les teneurs dans les litières augmentent et, corrélativement, le taux de minéralisation de celles-ci aussi (plus faible immobilisation dans les litières). Il en résulte une plus grande dépendance des plantes face à l'absorption (cycle interne moins efficace) et un plus grand risque d'exportation d'éléments hors de l'écosystème. Le système ne pouvant fonctionner indéfiniment avec l'effet "feedback" positif, deux mécanismes sont possibles pour corriger le modèle:

- 1) Une limitation supérieure du contenu des éléments dans l'écosystème avec, pour conséquence, une diminution de l'offre d'éléments nutritifs et une reprise de l'efficacité du système.
- 2) Une modification de la composition floristique, avec développement d'espèces plus efficaces à un haut niveau de fertilité.

Ces travaux ont également montré l'influence des interactions entre éléments sur l'efficacité du système.

La notion de cycle interne ("translocation") présente un grand intérêt écologique et a été abordée par plusieurs auteurs (LOACH 1968, BAYLY et O'NEILL 1972, MASON et BRYANT 1975, BERNARD et SOLSKY 1977, BERNARD et HANKINSON 1979, CHAPIN III et al. 1980, KISTRITZ et al. 1983, GANZERT 1984). Il ressort de ces travaux que le recyclage interne de certains éléments biogènes (souvent l'azote et le phosphore) donne à certaines plantes une relative indépendance par rapport à l'offre de ces éléments dans le sol (voir également remarque concernant le fauchage de la végétation, au point 7.3). Cela vaut spécialement pour *Schoenus* (*nigricans* + *ferrugineus*) et *Molinia* (*coerulea* + *littoralis*), tandis que *Phragmites communis* et les espèces du genre *Carex* (*elata* + *panicum* + *lasiocarpa*) semblent moins concernés par ce mécanisme (bien qu'il ne soit pas absent) et remettent plus rapidement en circulation (cycle externe) leurs éléments biogènes.

Ainsi, on peut dire que la végétation des endroits plus secs (*Caricion davallianae* et *Molinion*) conserve plus efficacement ses éléments biogènes (ils sont remobilisés chaque année), tandis que la végétation plus productive des

endroits humides ou inondés (Magnocaricion et Phragmition) libère d'importantes quantités d'éléments dans le milieu environnant (sol et nappe). Ce flux intervient surtout en automne et durant l'hiver, par le biais de la décomposition des litières (les pertes par lavage des feuilles vertes ne sont pas importantes, CLEMENT et al. 1972). MASON et BRYANT (1975) ont souligné le rôle de régulateur des flux d'éléments biogènes joué par les roselières : durant la saison de végétation, les plantes prélèvent efficacement les éléments nutritifs disponibles (importés ou produits sur place) et les retirent ainsi au phytoplancton (ce qui empêche sa prolifération), puis les remettent en circulation en hiver, quand la flore lacustre ne les emploie pas (voir également WOLAVER et al. 1983).

Ceci fait aussi apparaître les possibilités d'épuration des eaux offertes par les marais, lorsqu'ils sont fauchés et que la litière est évacuée.

Sur la Fig. 43, nous proposons un modèle simplifié de cycle biogéochimique dans une prairie permanente. On peut calculer l'absorption annuelle des éléments minéraux par l'ensemble de la végétation en faisant la différence de la minéralomasse contenue dans la biomasse totale (aérienne + souterraine) du début de la période de végétation et celle du moment où elle atteint son développement maximal. Ce calcul peut être rendu plus précis en ajoutant la différence de minéralomasse contenue dans la nécromasse durant le même intervalle de temps. On tient compte, ainsi, de la restitution de litière durant la saison de végétation (souvent négligeable). Les pertes par lavage de la végétation pourraient être calculées en soustrayant à l'absorption annuelle la minéralomasse totale restituée par la nécromasse à la fin de la période de végétation (voir également GANZERT 1984).

Le modèle de la Fig. 43 suppose que la végétation a atteint un certain équilibre avec le milieu.

10.4 CARACTERISATION DES STATIONS

10.4.1 Composition minérale des principales espèces ainsi que de la végétation

A) Composition minérale des différentes espèces ou catégories de matériel végétal

Les teneurs minérales moyennes de la biomasse aérienne des principales espèces ou groupes d'espèces, ainsi que de la biomasse aérienne totale, de la phytomasse aérienne totale et de la phytomasse souterraine totale des différents milieux sont données dans le Tabl. 21. La Fig. 44 représente l'analyse en composantes principales de l'ensemble des échantillons récoltés pour l'étude de la biomasse et de la phytomasse des parties aériennes et souterraines (périodes de mesures: début août 1985 pour les parties aériennes et début août 1986 pour les parties souterraines). Sur la Fig. 45 la même analyse est effectuée, mais uniquement avec les échantillons des parties souterraines.

La Fig. 44 et le Tabl. 21 font apparaître 5 catégories de matériel végétal dont la composition minérale est bien distincte:

- 1) La biomasse aérienne des espèces dominantes (*Phragmites communis*, *Carex elata*, *Schoenus nigricans*, *Cladium mariscus*, *Molinia coerulea* + *littoralis*, *Carex panicea*), qui est plus fortement marquée par le

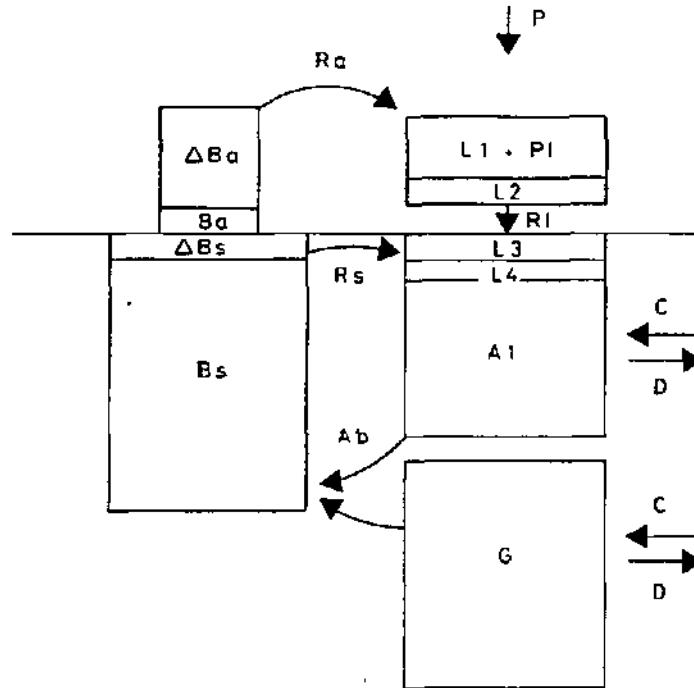


Fig. 43 Modèle simplifié du cycle biogéochimique dans une prairie permanente (le modèle suppose que la végétation a atteint un certain équilibre avec le milieu. Il ne tient pas compte des pertes liées à la faune, ni du recyclage interne).

Stocks de minéralomasse:

- Ba = Biomasse aérienne au début de la saison de végétation (rétention).
- ΔBa = Accroissement annuel de la biomasse aérienne.
- Bs = Biomasse souterraine au début de la saison de végétation (rétention).
- ΔBs = Accroissement annuel de la biomasse souterraine.
- L1 + Pl = Litière épigée annuelle + pluviollessivats.
- L2 = Litière épigée pluriannuelle.
- L3 = Litière racinaire annuelle.
- L4 = Litière racinaire pluriannuelle.
- A1 = Horizon organo-minéral (éléments échangeables + mobilisables).
- G = Horizons minéraux (éléments échangeables + mobilisables).

Flux :

- P = Import annuel par les précipitations.
- Ra = Restitution aérienne annuelle ($Ra = L1 + Pl = \Delta Ba + P$).
- Rs = Restitution souterraine annuelle ($Rs = L3 = \Delta Bs$).
- Rl = Minéralisation annuelle des litières.
- Ab = Absorption annuelle ($Ab = \Delta Ba + \Delta Bs$).
- C = Charge annuelle par la nappe.
- D = Décharge annuelle par la nappe.

Phytomasse aérienne = $Ba + \Delta Ba + L2$

Phytomasse souterraine = $Bs + \Delta Bs + L4$

Stock totale de minéralomasse dans l'écosystème :

$$Ba + \Delta Ba + L2 + Pl + Bs + \Delta Bs + L4 + [(A1 + G) - Ab]$$

Espèce ou groupe d'espèces	Ca		Mg		K		Na		Fe		Pm		N		P		K/Ca	cat/ an
	Litt		Litt		Litt		Litt		Litt		Litt		Litt		Litt			
Phragmites communis (N=4)	0,50	0,50	0,08	0,10	0,66	1,60	0,041	0,040	0,021	0,010	0,009	0,020	1,05	3,00	0,09	0,20	1,32	1,15
Carex elata (N=3)	0,76	-	0,09	-	1,05	-	0,010	-	0,009	-	0,031	-	1,00	-	0,09	-	1,38	1,79
Cladium mariscus (N=1)	0,22	-	0,05	-	0,85	-	0,046	-	0,007	-	0,004	-	0,87	-	0,07	-	3,86	1,26
Schoenus nigricans (N=1)	1,10	0,37	0,14	0,17	0,92	0,90	0,013	0,070	0,004	0,004	0,004	0,030	0,98	0,90	0,06	0,03	0,84	2,10
Carex panicea (N=3)	0,79	0,57	0,12		1,16	1,36	0,006	0,017	0,006	0,015	0,025	0,023	0,84	1,60	0,07	0,08	1,47	2,32
Molinia caerulea (N=1)	0,20	0,14	0,06	0,11	0,87	1,30	0,000	0,030	0,008	0,010	0,011	0,030	1,00	1,90	0,10	0,12	4,35	1,05
Mousses	1,96-3,11		0,10-0,14		0,07-0,19		0,014-0,044		0,098-0,321		0,109-0,315		1,27-1,60		0,08-0,11			
Reste	0,73-2,12		0,12-0,17		0,73-1,26		0,000-0,016		0,010-0,118		0,010-0,061		1,13-1,51		0,09-0,12			
Litière	0,49-1,46		0,05-0,06		0,05-0,13		0,004-0,028		0,017-0,140		0,005-0,083		0,52-1,04		0,05-0,07			
CH-host. :																		
Biomasse (sans mousses)	0,23		0,05		0,77		0,041		0,007		0,004		0,85		0,07			
Phytomasse aérienne (sans mousses)	0,37		0,05		0,37		0,021		0,021		0,004		0,67		0,06			
Phytomasse souterraine	1,35		0,09		0,26		0,029		0,162		0,016		0,46		0,06			
CE-Phel. :																		
Biomasse (sans mousses)	0,44		0,08		0,89		0,028		0,007		0,013		1,16		0,10			
Phytomasse aérienne (sans mousses)	1,13		0,06		0,35		0,013		0,097		0,049		0,79		0,07			
Phytomasse souterraine	0,81		0,08		0,21		0,100		0,554		0,004		0,62		0,07			
CE-lasioc. :																		
Biomasse (sans mousses)	0,76		0,11		0,96		0,015		0,016		0,029		0,91		0,07			
Phytomasse aérienne (sans mousses)	0,97		0,04		0,42		0,018		0,035		0,062		0,99		0,07			
Phytomasse souterraine	0,63		0,08		0,08		0,023		0,409		0,008		0,39		0,06			
CE-pan. :																		
Biomasse (sans mousses)	0,75		0,09		0,90		0,017		0,009		0,024		0,90		0,07			
Phytomasse aérienne (sans mousses)	1,07		0,07		0,41		0,024		0,014		0,036		0,81		0,06			
Phytomasse souterraine	0,91		0,10		0,34		0,076		0,500		0,009		0,62		0,07			
OS-Cal. :																		
Biomasse (sans mousses)	0,92		0,12		0,89		0,016		0,008		0,006		1,01		0,07			
Phytomasse aérienne (sans mousses)	0,82		0,07		0,29		0,014		0,020		0,017		1,02		0,05			
Phytomasse souterraine	1,14		0,08		0,08		0,037		0,277		0,014		0,44		0,05			

Litt = valeurs extraites de la littérature (ALLEN 1964, MAIMER et SJOERS 1955)

Tabl. 21 Composition minérale moyenne de la biomasse aérienne des principales espèces ou groupes d'espèces, ainsi que de la biomasse aérienne totale, de la phytomasse aérienne totale et de la phytomasse souterraine totale des différents milieux (les valeurs totales pour les différents milieux représentent une pondération selon la contribution de la matière sèche des différentes espèces ou catégories de matériel végétal - périodes de mesures: début août 1985 (parties aériennes) et début août 1986 (parties souterraines) - résultats en % du poids sec)

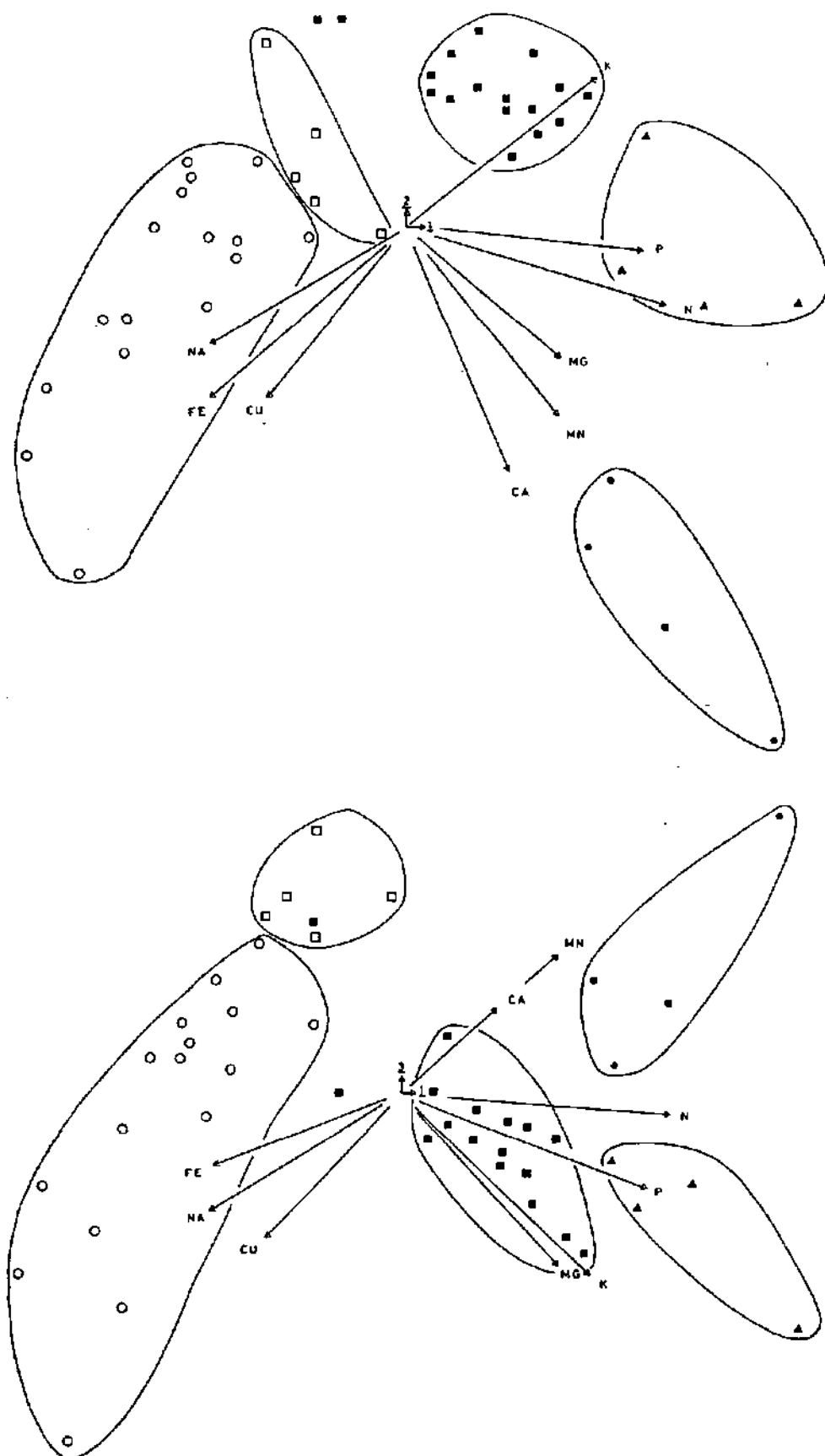


Fig. 44 Analyse en composantes principales des teneurs minérales (%) de la végétation; périodes de mesures: début août 1985 (parties aériennes) et début août 1986 (parties souterraines) (données centrées-réduites - plan 1/2 = 63%, plan 1/3 = 53%)

Légende: ■ = biomasse aérienne des principales espèces (*Phragmites communis*, *Carex elata*, *Cladium mariscus*, *Schoenus nigricans*, *Carex panicea*, *Molinia coerulea* + *littoralis*); ▲ = biomasse aérienne des espèces peu représentées; ● = phytomasse des mousses; □ = litières épigées; ○ = phytomasse souterraine.

potassium (voir également GOBAT 1984). Elle est relativement pauvre en manganèse et en calcium. Les deux échantillons de *Cladium mariscus* se distinguent légèrement des autres.

- 2) La biomasse aérienne des espèces peu représentées (reste), qui est plus fortement marquée par l'azote, le phosphore, le potassium et le calcium. Elle est pauvre en sodium.
- 3) La phytomasse des mousses, qui est plus fortement marquée par le calcium, le fer, le manganèse, l'azote et le phosphore. Elle est pauvre en potassium.
- 4) La phytomasse souterraine, qui est plus fortement marquée par le fer, le sodium et le cuivre. Elle est pauvre en azote et en potassium.
- 5) Les litières épigées, qui se caractérisaient par une pauvreté générale.

Si l'on considère globalement les teneurs des biomasses aériennes des principales espèces (Tabl. 21), on peut dire que:

- *Phragmites communis* est riche en azote, en fer et en sodium, mais pauvre en potassium,
- *Carex elata* est riche en potassium, en manganèse et en azote,
- *Cladium mariscus* est riche en sodium, mais pauvre en calcium, en magnésium et en manganèse,
- *Schoenus nigricans* est riche en calcium et en magnésium, mais pauvre en fer et en phosphore,
- *Carex panicea* est riche en potassium et en manganèse,
- *Molinia coerulea* est riche en azote et en phosphore, mais pauvre en calcium et en magnésium.

La Fig. 45 fait ressortir certaines différences dans les teneurs minérales selon les strates de phytomasse souterraine (voir également Tabl. 21 et point B ci-après). On remarque, de façon générale, que:

- les stations OS-Gal. et CM-host. sont plus fortement marquées par le calcium et le manganèse, et sont opposées aux stations CE-Phal. et CE-pan., lesquelles sont plus fortement marquées par le cuivre, l'azote et le sodium (et le potassium pour la station CE-pan.),
- la station CE-lasioc. occupe une position intermédiaire,
- excepté dans la station CM-host., les strates profondes sont plus fortement marquées par le fer.

B) Composition minérale moyenne des différents milieux

Nous avons encore calculé les teneurs moyennes des biomasse aérienne (sans mousses), phytomasse aérienne (sans mousses) et phytomasse souterraine de chaque station (Tabl. 21). A ce sujet on peut dire, de façon générale, que:

- le calcium, le potassium et l'azote sont présents avec des teneurs importantes,
- le magnésium et surtout le sodium, le fer (excepté dans les parties souterraines), le manganèse, le cuivre (non figuré, mais en général avec des teneurs de 0,001 mg/l, à peine plus dans les organes souterrains) et le phosphore sont présents avec des teneurs faibles.

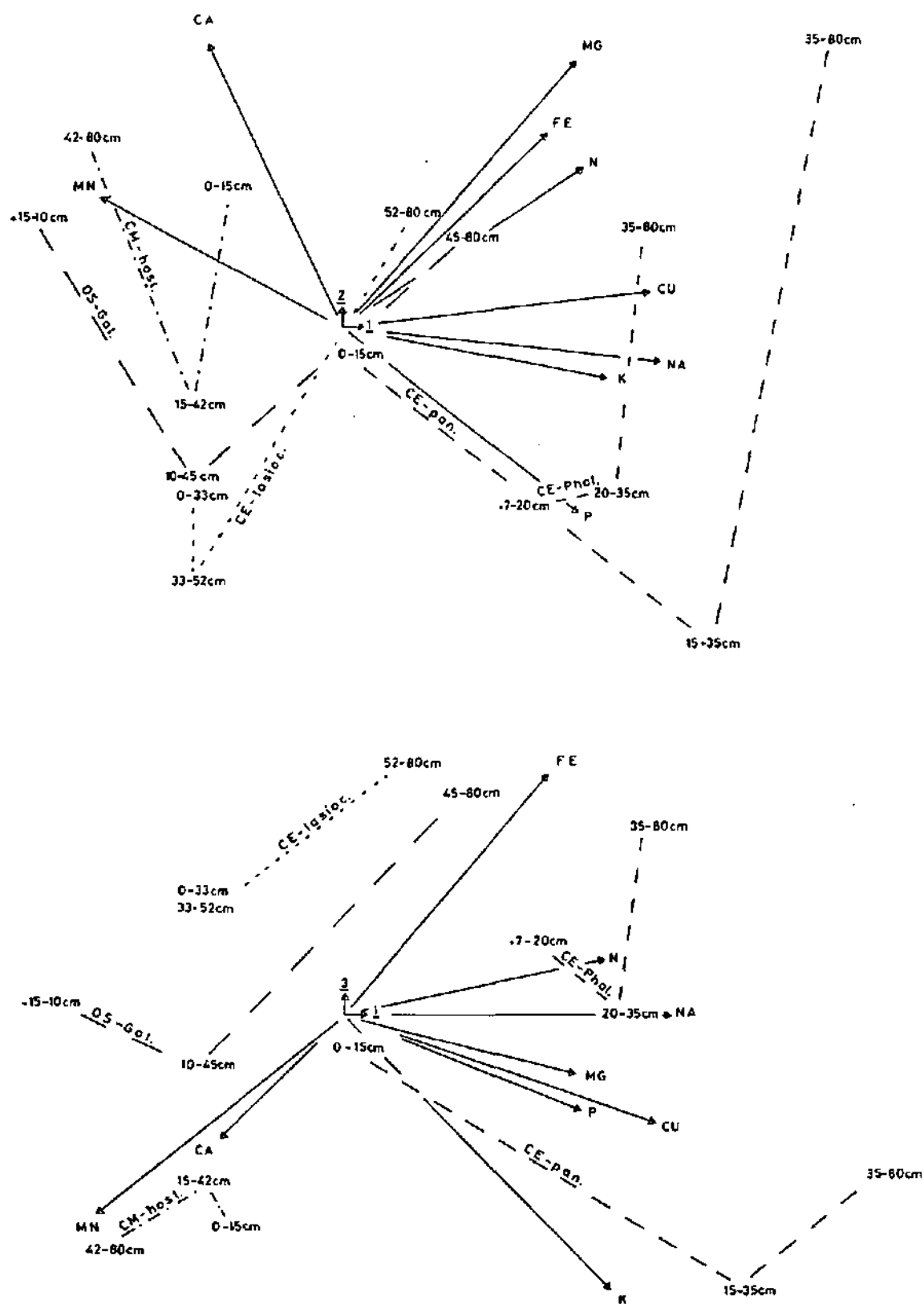


Fig. 45 Analyse en composantes principales des teneurs minérales (%) de la phytomasse souterraine subdivisée en strates; période de mesures: début août 1986 (données centrées-réduites - plan 1/2 = 62%, plan 1/3 = 57%)

La comparaison des stations montre encore que:

- La station CM-host. présente des parties aériennes avec une teneur minimale en calcium, en magnésium et en manganèse, tandis que le sodium est en concentration maximale dans la biomasse aérienne de cette station. Le calcium se comporte de façon inverse dans les parties souterraines, puisqu'il s'y trouve, de même que le manganèse, avec une concentration maximale.
- La station CE-Phal. présente la biomasse aérienne avec la plus grande teneur en azote et en phosphore. La phytomasse aérienne montre encore la plus grande teneur en calcium et en fer. Dans les parties souterraines, le fer y est également en concentration maximale, de même que le sodium et l'azote (dans ce dernier cas, même teneur que dans la station CE-pan.).
- La station CE-lasioc. présente une biomasse aérienne avec des teneurs maximales en potassium et en fer. Le potassium se comporte de façon inverse dans les parties souterraines, puisqu'il s'y trouve avec une teneur minimale (même teneur dans la station OS-Gal.). Le calcium et l'azote s'y trouvent aussi avec une concentration minimale.
- La station CE-pan. présente des parties souterraines avec une teneur maximale en potassium et en azote (dans ce dernier cas, même valeur que dans la station CE-Phal.).
- La station OS-Gal. présente une biomasse aérienne avec des teneurs maximales en calcium et en magnésium. La phytomasse aérienne montre la plus grande teneur en azote. Dans les parties souterraines, la teneur en potassium est la plus faible (avec la station CE-lasioc.). Le phosphore mérite une mention spéciale, puisque c'est dans cette station que les teneurs des phytomasses (aérienne + souterraine) sont les plus faibles.

A partir des Tabl. 21 et 22, nous avons effectué le classement des principaux éléments minéraux de la végétation selon leur importance (Tabl. 23). On peut faire les observations suivantes:

- Dans la biomasse aérienne, l'azote est en général dominant, suivi du potassium puis du calcium. Le fer est toujours l'élément le moins bien représenté.
- Dans les litières, l'azote et le calcium viennent en tête, et le potassium en troisième ou quatrième position (il est plus facilement éliminé).
- Dans la phytomasse aérienne (sans mousses), l'azote et le calcium sont les mieux représentés (comme dans les litières), suivis du potassium. Excepté dans la station CE-Phal., le fer est toujours l'élément le moins bien représenté.
- Phytomasse souterraine et phytomasse totale présentent presque les mêmes séquences, et elles sont quasiment identiques dans toutes les stations. Le calcium et l'azote sont les éléments les plus abondants, le phosphore est, au contraire, l'élément le plus rare. Dans la station CM-host., le potassium prédomine par rapport au fer, alors que c'est l'inverse dans toutes les autres stations.

	CH-host.						CP-rhel.						CP-lanloc.						CP-pen.						CS-Gal.					
	Ca	Mg	K	Fe	N	P	Ca	Mg	K	Fe	N	P	Ca	Mg	K	Fe	N	P	Ca	Mg	K	Fe	N	P	Ca	Mg	K	Fe	N	P
1) Apport par les pluies 1)	3,66	0,17	0,28	0,10	0,32	0,04	3,66	0,17	0,28	0,10	0,32	0,04	3,66	0,17	0,28	0,10	0,32	0,04	3,66	0,17	0,28	0,10	0,32	0,04	3,66	0,17	0,28	0,10	0,32	0,04
2) Stock dans la biomasse aérienne (sans mousses)	1,95	0,45	6,58	0,06	7,28	0,57	2,08	0,17	4,21	0,01	5,50	0,50	2,04	0,29	2,59	0,04	4,48	0,20	1,96	0,23	2,35	0,02	2,36	0,20	1,88	0,25	1,82	0,02	2,05	0,14
3) Stock dans la phytomasse des mousses							2,12	0,07	0,05	0,22	1,08	0,00	7,46	0,42	0,33	0,31	4,37	0,25	5,29	0,43	0,62	0,45	4,07	0,31	2,13	0,10	0,08	0,17	1,23	0,07
4) Stock dans la litière épigée	5,12	0,54	0,56	0,34	5,49	0,62	14,47	0,48	0,89	1,19	6,05	0,54	4,73	0,24	0,32	0,20	4,43	0,30	5,77	0,25	0,60	0,08	3,45	0,23	5,49	0,42	0,29	0,16	7,11	0,34
5) Stock dans la phytomasse aérienne (sans mousses)	7,07	0,99	7,13	0,40	12,76	1,19	16,55	0,84	5,10	1,42	11,55	1,03	6,78	0,53	2,91	0,25	6,90	0,51	7,73	0,49	2,95	0,10	5,81	0,42	7,38	0,68	2,61	0,18	9,16	0,48
6) Stock dans la phytomasse souterraine	122,39	7,98	23,48	14,70	42,09	5,25	101,82	10,26	27,09	69,85	78,22	8,63	99,76	12,42	11,96	64,49	62,20	9,01	77,83	8,52	29,22	42,92	52,89	5,02	139,57	9,51	9,91	31,88	53,33	6,48
7) Stock dans la phytomasse totale (y.c. mousses)	129,46	8,97	30,61	15,10	54,85	6,44	120,49	11,17	32,24	71,49	90,85	9,74	114,00	13,37	15,20	65,05	73,47	9,77	91,85	9,44	32,79	43,47	62,77	6,55	149,08	10,29	12,60	34,23	63,72	7,03
8) Absorption des parties aériennes 2)	0,44	0,11	1,58	0,01	2,76	0,09	2,06	0,36	4,09	0,03	5,30	0,48	1,91	0,25	2,04	0,03	1,95	0,14	1,56	0,17	1,43	0,01	1,35	0,10	1,52	0,16	1,09	0,01	1,10	0,05
9) Restitution par les litières épigées 3)	0,68	0,12	0,31	-0,04	-0,55	0,12	4,20	0,14	0,42	0,80	1,18	0,24	-	-	-	-	-	-	-2,40	-0,03	0,10	-0,01	0,56	0,05	2,58	0,16	0,45	-0,15	1,35	0,14
Budget annuel partiel (1+9)-8 4)	3,90	0,18	-0,99	0,05	-2,99	0,07	5,80	-0,05	-3,39	0,97	-3,80	-0,20	-	-	-	-	-	-	-0,30	-0,03	-1,05	0,08	-0,47	-0,01	4,72	0,17	-0,36	-0,05	0,57	0,13

1) Apport moyen calculé à l'aide de mesures effectuées durant les saisons de végétation 1984 et 1985, à Qudrefin et à Portelban (valeurs extrapolées en fonction des précipitations annuelles; N et P sont calculés à partir des résultats du dosage des nitrates et phosphates)

2) Différence des minéralomasses de la biomasse minérale (début de la saison de végétation) et maximale (saison estivale)

3) Restitution maximale calculée à l'aide des pertes de minéralomasse dans les sachets de litière suspendus, après une année d'exposition

4) Le budget ne tient pas compte des pluviolaminats, de l'augmentation de biomasse souterraine, de la formation de néomasse, des pertes liées à la faune et du recyclage interne en direction des racines

Tabl. 22 Répartition des principaux éléments minéraux dans l'écosystème: stocks et budget annuel approximatif (périodes de mesures: début août 1985 (parties aériennes) et début août 1986 (parties souterraines) - résultats exprimés en g/m2/année)

Station	CM-host.	CE-Phal.	CE-lasioc.	CE-pan.	OS.Gal.
Biomasse aérienne	N>K>Ca>P>Mg>Fe	N>K>Ca>P>Mg>Fe	K>N>Ca>Mg>P>Fe	N>K>Ca>Mg>P>Fe	N>Ca>K>Mg>P>Fe
Phytomasse des mousses	-	Ca>N>Fe>P>Mg>K	Ca>N>Mg>K>Fe>P	Ca>N>K>Fe=Mg>P	Ca>N>Fe>Mg>K>P
Litière épigée	N>Ca>P>K=Mg>Fe	Ca>N>Fe>K>P=Mg	Ca>N>K>P>Mg=Fe	Ca>N>K>Mg>P>Fe	N>Ca>K>Mg>P>Fe
Phytomasse aérienne (sans mousses)	N>Ca=K>P>Mg>Fe	Ca>N>K>Fe>P>Mg	N>Ca>K>Mg>P>Fe	Ca>N>K>Mg>P>Fe	N>Ca>K>Mg>P>Fe
Phytomasse souterraine	Ca>N>K>Fe>Mg>P	Ca>N>Fe>K>Mg>P	Ca>Fe>N>K=Mg>P	Ca>N>Fe>K>Mg>P	Ca>N>Fe>K=Mg>P
Phytomasse totale	Ca>N>K>Fe>Mg>P	Ca>N>Fe>K>Mg>P	Ca>N>Fe>K>Mg>P	Ca>N>Fe>K>Mg>P	Ca>N>Fe>K>Mg>P

Tabl. 23 Classement des principaux éléments minéraux de la végétation selon leur importance (voir également Tabl. 21 et 22)

Station	CM-host.	CE-Phal.	CE-lasioc.	CE-pan.	OS-Gal.
Stock dans la biomasse aérienne (sans mousses)	17,2	12,9	7,8	7,2	6,2
Stock dans la phytomasse des mousses	-	3,8	13,8	12,6	3,9
Stock dans la litière épigée	12,8	24,6	10,7	10,7	14,6
Stock dans la phytomasse aérienne (sans mousses)	30,0	37,5	18,5	17,9	20,8
Stock dans la phytomasse souterraine	220,1	309,2	265,0	224,9	258,5
Stock dans la phytomasse totale (y c. les mousses)	250,1	350,5	297,3	255,4	283,2

Tabl. 24 Stocks de minéralomasse végétale en considérant la somme des éléments Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu, N et P. (voir également Tabl. 22 - résultats exprimés en g/m²/année)

10.4.2 Corrélation entre éléments minéraux

Les relations entre paramètres chimiques peut être mise en évidence sur les plans factoriels (corrélations angulaires - voir Fig. 44 et 45) ou à l'aide des matrices de corrélations.

Nous avons calculé cette matrice de corrélations pour les échantillons provenant des parties aériennes des différents types de végétation (avec exclusion des mousses), et une autre pour ceux provenant des parties souterraines (le calcul est effectué sur les teneurs en %). Les corrélations significatives ($P > 0,95$) plus grandes que 0,4 (en valeur absolue) sont les suivantes:

- a) parties aériennes:
- Ca - Mg
 - N - P - K- Mg
 - Fe - Mn
 - Cu - P
 - Fe - (- K) (corrélation inverse)
 - Na - (- Cu) (corrélation inverse)
- b) parties souterraines:
- Ca - Mn
 - Mg - Fe
 - K - P - Na - Cu
 - N - Fe
 - Mg - Cu
 - Na - (- Mn) (corrélation inverse)

Pour les parties aériennes, ces résultats sont, dans l'ensemble, identiques à ceux obtenus par GALLAND (1982) et GOBAT (1984). Nous renvoyons le lecteur à ces deux travaux pour les commentaires. En ce qui concerne les parties souterraines, on peut préciser que les relations entre éléments minéraux sont sensiblement différentes. En particulier on remarque que l'azote est lié au fer, devenant ainsi indépendant du phosphore et du potassium. Le calcium, pour sa part, n'est plus lié au magnésium. Il est toutefois nécessaire de préciser que cette seconde matrice de corrélations a été calculée avec des échantillons de phytomasse totale (pas de distinction d'espèces), tandis que la première l'a été avec des échantillons de biomasse spécifique et de litière. Cette différence peut contribuer, dans une certaine mesure, à la différence entre les deux matrices.

10.4.3 Répartition des principaux éléments minéraux dans l'écosystème et cycles biogéochimiques

A) Stocks de minéralomasse

Les stocks de minéralomasse végétale à l'époque du développement maximal de la végétation sont indiqués dans le Tabl. 22 et illustrés par les Fig. 46 a et 46 b.

a) Azote: le stock dans la biomasse aérienne est important, surtout pour les stations CM-host. et CE-Phal. On voit encore que les stations CE-lasioc. et CE-pan. présentent un stock important dans les mousses, et la station OS-Gal. dans la litière (ce qui est frappant par rapport au stock peu important de la biomasse). Dans les parties souterraines, les stocks sont toujours importants, avec un maximum pour les variantes humides du *Caricetum elatae* (CE-Phal. et

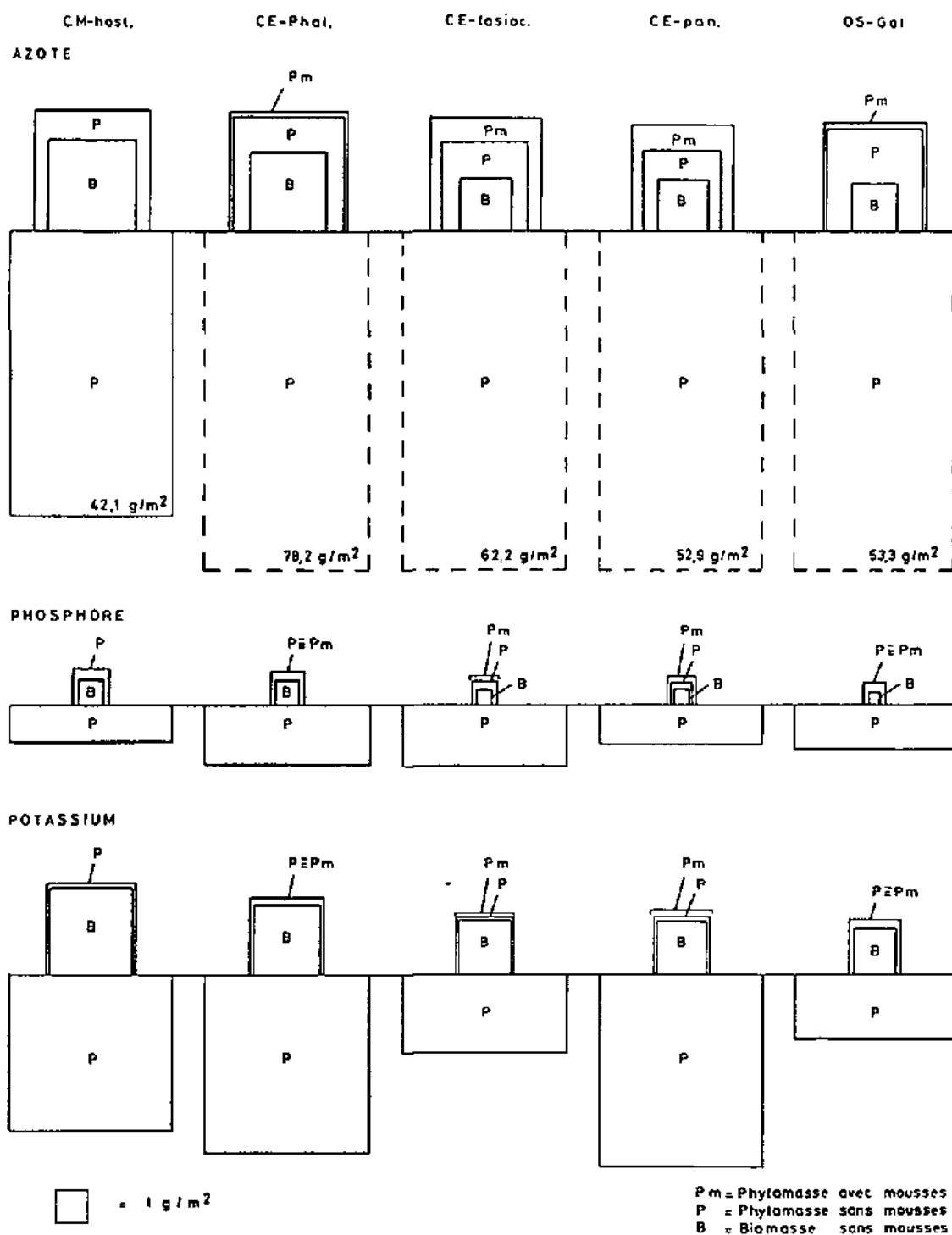


Fig. 46 a Répartition des principaux éléments minéraux dans les parties aériennes et souterraines de la végétation (la surface des carrés est proportionnelle aux quantités en g/m², sauf pour les valeurs dépassant 50 g/m², indiquées avec un carré en traits interrompus)

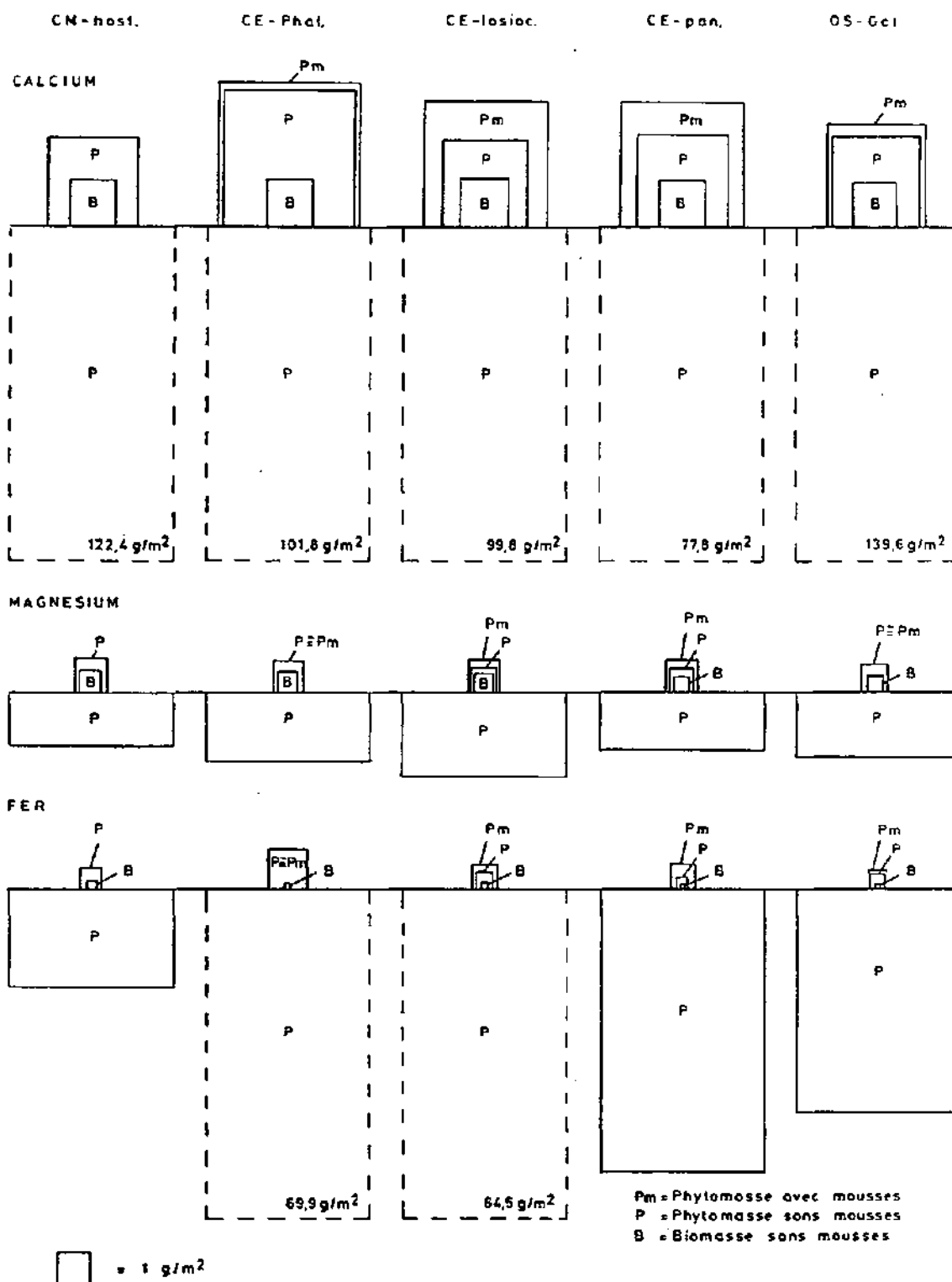


Fig. 46 b Répartition des principaux éléments minéraux dans les parties aériennes et souterraines de la végétation (la surface des carrés est proportionnelle aux quantités en g/m², sauf pour les valeurs dépassant 50 g/m²; indiquées avec un carré en traits interrompus) (suite)

CE-lasioc.) et un minimum pour celle du *Cladictum marisci* (CM-host.). Le stock dans la phytomasse totale est maximal pour la station CE-Phal. et minimal pour la station CM-host.

b) Phosphore: son stock est faible partout. En ce qui concerne la biomasse aérienne, il est cependant un peu plus important dans les stations CM-host. et CE-Phal., et le plus faible dans la station OS-Gal. Dans les parties souterraines, on remarque que le stock est plus important dans les variantes humides du *Caricetum elatae* (CE-Phal. et CE-lasioc.). La tendance est la même pour le stock de la phytomasse totale.

c) Potassium: pour les parties aériennes, le stock est le plus important dans la station CM-host. Il est également important dans la station CE-Phal., tandis que dans les stations CE-lasioc. et CE-pan. il est moyen, et dans la station OS-Gal., le plus faible. Dans les parties souterraines, le stock est particulièrement faible pour les stations sur matériel sableux (CE-lasioc. et OS-Gal.). C'est donc aussi dans ces deux stations que le stock de la phytomasse totale est le plus faible.

d) Calcium: le stock dans la biomasse aérienne est à peu près identique dans toutes les stations, mais il est plus important dans les stations du *Caricetum elatae* si l'on considère la phytomasse aérienne. Dans la station CE-Phal., ce sont surtout les litières qui y contribuent, tandis que dans les stations CE-lasioc. et CE-pan., ce sont plutôt les mousses. Dans les parties souterraines, les stocks sont très importants partout, mais un peu plus faibles dans les stations du *Caricetum elatae* (même tendance pour les stocks de la phytomasse totale).

e) Magnésium: les stocks sont peu importants et assez comparables dans les différentes stations. On remarque, cependant, que la station CE-lasioc. présente un stock un peu plus important dans les parties souterraines.

f) Fer: les stocks dans la biomasse sont très faibles partout, mais en revanche ceux de la phytomasse aérienne totale sont plus importants dans les stations CE-lasioc. (mousses), CE-pan. (mousses) et surtout CE-Phal. (litières). Dans les parties souterraines, les stocks sont très importants dans les stations du *Caricetum elatae*, spécialement dans les variantes humides. Dans la station CM-host., ce stock est faible. Ces tendances restent les mêmes pour la phytomasse totale.

Dans le Tabl. 24 sont indiqués les stocks de minéralomasse en considérant la somme des éléments Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu, N et P. Ainsi, on peut faire les classements suivants:

1) Stock dans la biomasse aérienne:

CM-host. > CE-Phal. > CE-lasioc. = CE-pan. > OS-Gal.

2) Stock dans la phytomasse aérienne totale (y c. mousses):

CE-Phal. > CE-lasioc. > CE-pan. = CM-host. > OS-Gal.

3) Stock dans la phytomasse totale (y c. mousses):

CE-Phal. > CE-lasioc. > OS-Gal. > CE-pan. > CM-host.

On voit donc que les variantes humides du *Caricetum elatae* présentent les plus grands stocks de minéralomasse. Dans la biomasse aérienne, cependant, les rapports sont très différents et c'est la station CM-host. qui présente le plus grand stock (voir remarque, dans les conclusions, au sujet du pouvoir compétitif de *Cladium mariscus*) et la station OS-Gal. le plus faible.

B) Budget annuel partiel

Ce budget partiel représente la différence entre l'apport d'éléments minéraux au sol (pluies + restitution par les litières épigées) et l'absorption (flux) des parties aériennes. Pour la restitution par les litières épigées, nous avons considéré le pourcentage de minéralomasse subsistant après une année dans les sachets de litière suspendus (filets hl, voir Chap. 9), puis multiplié cette valeur par le stock de minéralomasse dans la litière en place. En considérant les filets suspendus, on obtient une restitution plus importante qu'avec les filets placés au sol, car dans ce dernier cas l'immobilisation des éléments par les micro-organismes est plus importante et peut même s'accompagner d'une augmentation des teneurs (voir à ce propos BOYD 1970, LEMEE et RICHART 1973, MASON et BRYANT 1975, YATES et al. 1983, ainsi que KISTRITZ et al. 1983). L'évolution minérale des litières fera l'objet d'une publication séparée.

Comme nous n'avons pas distingué la biomasse souterraine, il n'est pas possible de calculer l'absorption pour l'ensemble de la végétation, comme nous l'avons préconisé au point 10.3. Aussi, dans notre cas, un budget partiel négatif doit être interprété comme une demande en éléments nutritifs, qui est satisfaite soit par un prélèvement dans le sol (éléments échangeables) ou la nappe, soit par une mobilisation interne à partir des racines, ou encore, cas le plus probable, par une combinaison des deux. L'absorption ou le flux dans les parties aériennes correspond à la quantité d'éléments en transit ("Umsatz"). Pour le reste, précisons encore que ce budget partiel ainsi que le flux ne tiennent pas compte des pluviollessivats, des pertes liées à la faune, de la formation de nécromasse et du recyclage interne en direction des racines.

Les résultats du Tabl. 22 font apparaître les points suivants:

- La station CE-Phal. présente les flux les plus importants et la demande la plus grande en azote, en potassium et en phosphore.
- La station CM-host. présente un flux et une demande en azote importants, mais la demande en potassium est moins grande.
- La station CE-pan. présente un flux plus faible et une demande d'importance moyenne en azote et en potassium.
- La station OS-Gal. ne présente qu'un flux restreint, ainsi qu'une demande faible pour le potassium.

- Pour la station CE-lasioc., nous n'avons pas pu calculer le budget (pas de données pour la restitution par les litières), mais les valeurs de l'absorption nous montrent que ce milieu se comporte de façon comparable à la station CE-pan, toutefois avec des flux sensiblement plus élevés.

10.5 DISCUSSION ET CONCLUSIONS

10.5.1 Caractères généraux de la minéralomasse végétale

Chaque compartiment de l'écosystème, qu'il s'agisse d'une espèce ou d'une catégorie de matériel végétal comme la biomasse, la litière ou la phytomasse, présente une spécificité minérale. La typicité minérale d'un milieu est dictée par la minéralomasse de l'ensemble de ses compartiments vivants, ou mieux encore par ses flux d'éléments minéraux, et représente une résultante de l'adaptation des espèces au milieu.

Indépendamment des stations considérées, la biomasse aérienne (sans mousses) est en général spécialement riche en azote, en potassium et en phosphore, alors que les litières épigées sont caractérisées par une pauvreté générale due au lavage par l'eau de pluie et celle des inondations. La phytomasse souterraine est relativement riche en fer, en sodium et en cuivre. La phytomasse des mousses présente un comportement intermédiaire entre celui de la biomasse aérienne et celui de la phytomasse souterraine (mais on peut craindre que les teneurs soient faussées par des souillures provenant du sol).

Si l'on considère les teneurs minérales de la biomasse aérienne des principales espèces, on constate que certaines espèces se distinguent par des teneurs importantes en éléments nutritifs: azote (*Phragmites communis*, *Carex elata* et *Molinia coerulea*), potassium (*Carex elata* et *Carex panicea*), phosphore (*Molinia coerulea*), calcium (*Schoenus nigricans*), fer (*Phragmites communis*) ou encore sodium (*Phragmites communis* et *Cladium mariscus*).

En tenant compte de la contribution de la matière sèche de chaque espèce ou catégorie de matériel végétal, on peut calculer, pour chaque milieu, les teneurs minérales de la biomasse aérienne totale et des phytomasses totales aérienne et souterraine. Les stations du *Caricetum elatae* (CE-Phal., CE-lasioc. et CE-pan.) présentent toutes une phytomasse souterraine riche en fer (la relation entre la teneur en fer de certains *Carex* et les sols à gleys a déjà été mise en évidence par BOUYER et POCHON 1980, ainsi que par GOBAT 1984). Dans les variantes influencées par les inondations directes par le lac (stations CE-Phal. et CE-pan.), cette phytomasse souterraine présente encore une teneur importante en azote et en sodium, alors que c'est l'inverse pour la station CE-lasioc. La station CE-Phal., qui est la plus influencée par le lac, présente la biomasse aérienne la plus riche en azote et en phosphore, et la station CE-lasioc. la biomasse aérienne la plus riche en potassium et en fer. Le *Cladietum marisci*, var. à *Carex hostiana* (CH-host.), présente des organes aériens particulièrement pauvres en calcium, en magnésium et en manganèse, alors que les organes souterrains sont les plus riches en calcium. L'*Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* (OS-Gal.), a une biomasse aérienne riche en calcium, en magnésium et en azote. Mais cette station présente les phytomasses aérienne et souterraine les plus pauvres en phosphore.

Les teneurs en potassium dans la phytomasse souterraine sont plus faibles dans les stations CE-lasioc. et OS-Gal. (peut-être en raison de la pauvreté en argiles).

Le classement des principaux éléments minéraux dans la phytomasse totale montre que, globalement, le calcium et l'azote sont les éléments les plus abondants, et le phosphore un élément rare.

En multipliant pour chaque élément minéral les teneurs par la quantité de matière sèche à l'époque du développement maximal de la végétation, on obtient les stocks de minéralomasse. Globalement, on constate que les stations CE-Phal. et CM-host., lesquelles sont fortement influencées par le lac, présentent un stock plus important en azote, en potassium et en phosphore dans la biomasse aérienne. Mais si l'on considère la phytomasse totale (qui est fortement marquée par la phytomasse souterraine), on constate que ce sont surtout les variantes humides du Caricetum elatae qui présentent un stock important en azote et en phosphore. Dans la station CE-Phal., l'apport d'éléments par le lac est important et la végétation les emmagasine plus efficacement - particulièrement dans les organes souterrains - que ne le fait le Cladietum marisci (station CM-host., voir aussi point 10.5.2). Dans la station CE-lasioc., le stock de phosphore dans la phytomasse souterraine est plus important, la mise en solution de cet élément à partir du sol étant facilitée par l'anaérobiose. Les stocks d'azote et de phosphore dans la phytomasse totale de l'Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre (OS-Gal.), sont assez semblables à ceux de la variante sèche du Caricetum elatae (station CE-pan.), c'est-à-dire assez faibles. Cette situation est caractéristique des groupements végétaux du (ou à tendance au) Caricion davallianae. Le Cladietum marisci, var. à Carex hostiana (CM-host.), se comporte de façon spéciale puisqu'il accumule relativement plus d'éléments dans la biomasse aérienne (voir point 10.5.2).

10.5.2 Pouvoir compétitif de Cladium mariscus

Comme nous l'avons déjà constaté dans le Chap. 9, la végétation dominée par Cladium mariscus accumule plus de phytomasse au-dessus du sol, que les autres milieux, notamment en raison d'une forte productivité aérienne et d'une croissance continue durant l'année. Dans ce chapitre, nous avons montré qu'il en va de même pour la minéralomasse (spécialement pour l'azote et le phosphore). Etant donné qu'au printemps, avant le démarrage de la croissance végétale, la biomasse aérienne de Cladium est déjà relativement importante, de même que sa minéralomasse, la mobilisation d'éléments biogènes pour la croissance est très rapide, ce qui confère à cette espèce un avantage compétitif certain lors de la croissance printanière (rapide occupation de l'espace et étouffement des autres espèces) (voir également BERNARD et SOLSKY 1977, KISTRITZ et al. 1983). L'amplitude écologique de Cladium mariscus permettrait à cette espèce d'envahir (le terme d'envahissement a été introduit dans le Chap. 5) des milieux très différents dans la zonation humide, mais en fait elle envahit surtout les milieux correspondant à l'aile sèche du Caricetum elatae (p. ex. station CE-pan.) et déborde sur l'aile humide de l'Orchio-Schoenetum nigricantis (p. ex. station OS-Gal.). On explique ceci par le fait que dans les zones plus humides et plus fréquemment inondées par le lac (enrichissement en éléments nutritifs), Cladium concurrence plus difficilement Carex elata, cette dernière espèce (ainsi que Phragmites communis) exploitant mieux les ressources du milieu (p. ex. station CE-Phal.).

10.5.3 Relation entre la minéralomasse végétale et les facteurs abiotiques

En raison de l'absorption préférentielle de certains éléments et des phénomènes d'antagonismes entre ions (facteurs génétiques), il est difficile d'établir des corrélations entre les teneurs minérales des plantes et les éléments échangeables ou totaux des sols ou des nappes (à moins d'être en présence de sols anormaux au sens de DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET 1973, ou en cas d'expériences in vitro). Cette constatation a également été faite par GOBAT (1984). De plus, comme nous l'avons déjà vu lors de l'étude pédologique et hydrochimique (Chap. 7 et 8), les teneurs de certains éléments biogènes dans les sols ou les nappes (azote et phosphore surtout) ne discriminent que médiocrement les stations qui sont pourtant bien différentes en ce qui concerne leur productivité (Chap. 9) car ces éléments sont absorbés au fur et à mesure de leur production ou de leur apport.

Ce qui nous intéresse surtout, c'est de connaître la quantité globale d'éléments qui transitent dans la végétation, puisque cette quantité représente une combinaison de la teneur et de la productivité respective des différentes plantes. Ce flux illustre la relation d'équilibre existant entre les différentes plantes composant la végétation (avec leurs spécificités génétiques) et le milieu édaphique (avec ses caractéristiques pédologique, hydrodynamique et hydrochimique). L'absorption des parties aériennes de la végétation donne une idée approximative de ce flux. En soustrayant à cette absorption les apports par les pluies et par les litières, on obtient un budget partiel qui peut être interprété comme une demande en éléments minéraux des parties aériennes. Celle-ci peut être satisfaite en partie par une mobilisation dans les racines (cycle interne) et en partie par le prélèvement dans le milieu extérieur.

On voit de cette façon que c'est dans le Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea (CE-Phal.), que le flux (absorption) des éléments est le plus important et que la demande en azote, en potassium et en phosphore est la plus grande. Dans le Cladietum marisci, var. à Carex hostiana (CM-host.), le flux et la demande sont encore importants pour l'azote. Ces deux milieux sont "alimentés" par le lac lors des inondations printanières (voir la composition chimique de l'eau du lac dans le Chap.8). Les flux et la demande en éléments nutritifs sont globalement plus faibles dans le Caricetum elatae, var. à Carex panicea (CE-pan.), et surtout dans l'Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre (OS-Gal.), milieux qui sont plus secs et peu ou pas inondés par le lac. Pour le Caricetum elatae, var. à Carex lasiocarpa (CE-lasioc.), les données sont incomplètes, mais on voit tout de même que les flux d'éléments (spécialement l'azote), bien que relativement importants, sont nettement plus faibles que ceux du Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea (CE-Phal.), en raison d'une hydromorphie permanente et de l'absence d'inondations par le lac.

On constate donc que les milieux les plus secs (Caricion davallianae + Molinion) présentent des flux réduits d'éléments biogènes et une plus grande autonomie par rapport à l'offre de ces éléments dans le sol et les nappes, d'autant plus que pour plusieurs espèces de ces milieux, un cycle interne efficace assure la conservation des éléments (voir point 10.3). Les milieux plus humides (Phragmition et Magnocaricion) ont des flux nettement plus importants et sont tributaires de l'apport par les nappes et le lac, d'autant plus que le recyclage interne des éléments biogènes est en général peu efficace pour les plantes de ces milieux et que les pertes dans le milieu extérieur, en automne, sont considérables.

* * * * *
* * *

11 SYNTHÈSE DE LA PREMIÈRE PARTIE DU TRAVAIL

Pour clore la première partie de ce travail, nous proposons ici une synthèse des résultats présentés dans les chapitres précédents. Cette synthèse, nous la voulons brève puisque chaque chapitre a déjà fait l'objet d'une discussion qui a permis de tirer les principales conclusions et d'établir les liens entre les sujets abordés.

Le concept méthodologique de notre travail est illustré par la Fig. 47. Chaque interaction possible entre les différents aspects pris en considération dans l'écosystème est représentée par une flèche.

L'étude de la végétation a permis de reconnaître un certain nombre d'unités de végétation parmi les quatre associations végétales étudiées, soit le *Caricetum elatae*, le *Cladietum marisci*, l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* et le *Molinietum coeruleae*. Ces unités ou variantes d'association sont présentées dans le Tabl. 4. Elles nous ont permis de construire une hypothèse de travail pour l'étude écologique, qui est illustrée par la Fig. 18, représentant le modèle de succession autogène (voir définition de ce terme au point 5.5) pour les marais de la rive sud du lac de Neuchâtel. A noter qu'il s'agit d'évolutions progressives marquées principalement par l'affranchissement de l'eau (hydrosère). Le *Cladietum marisci*, lui, présente un statut particulier qui relève de la large amplitude écologique de *Cladium mariscus* (voir point 5.4.2) et de son fort pouvoir concurrentiel (voir point 10.5.2). Plutôt qu'à une association, cette végétation correspond à un stade d'envahissement du *Caricetum elatae* (surtout les variantes sèches) ou de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* (principalement les variantes humides).

Les principaux résultats de l'étude écologique menée sur neuf carrés permanents (voir correspondance avec les groupements végétaux dans le Tabl. 4) sont indiqués dans le Tabl. 25. L'ensemble des résultats de cette première partie du travail confirme plusieurs des hypothèses présentées dans la Fig. 18 et permet de mieux comprendre la zonation des marais de la rive sud du lac de Neuchâtel. Rappelons que l'agencement des unités de végétation résulte de l'action conjuguée de trois facteurs évolutifs, dont la part de chacun est difficile à évaluer: 1) la zonation (variation des facteurs écologiques - spécialement le facteur eau - en fonction de la topographie), 2) la succession autogène (transformation du milieu sous l'action de la végétation: spécialement l'atterrissement en milieu infra-aquatique, ou l'embroussaillage en milieu supra-aquatique), et 3) la succession allogène (transformation du milieu sous l'action d'un facteur externe au milieu, en particulier la 2ème Correction des eaux du Jura - voir Chap. 3). La Fig. 48 représente les zonations "classiques" de la végétation naturelle (les principaux groupements, seulement) et des sols sur la rive sud du lac de Neuchâtel.

* * * * *
* * *

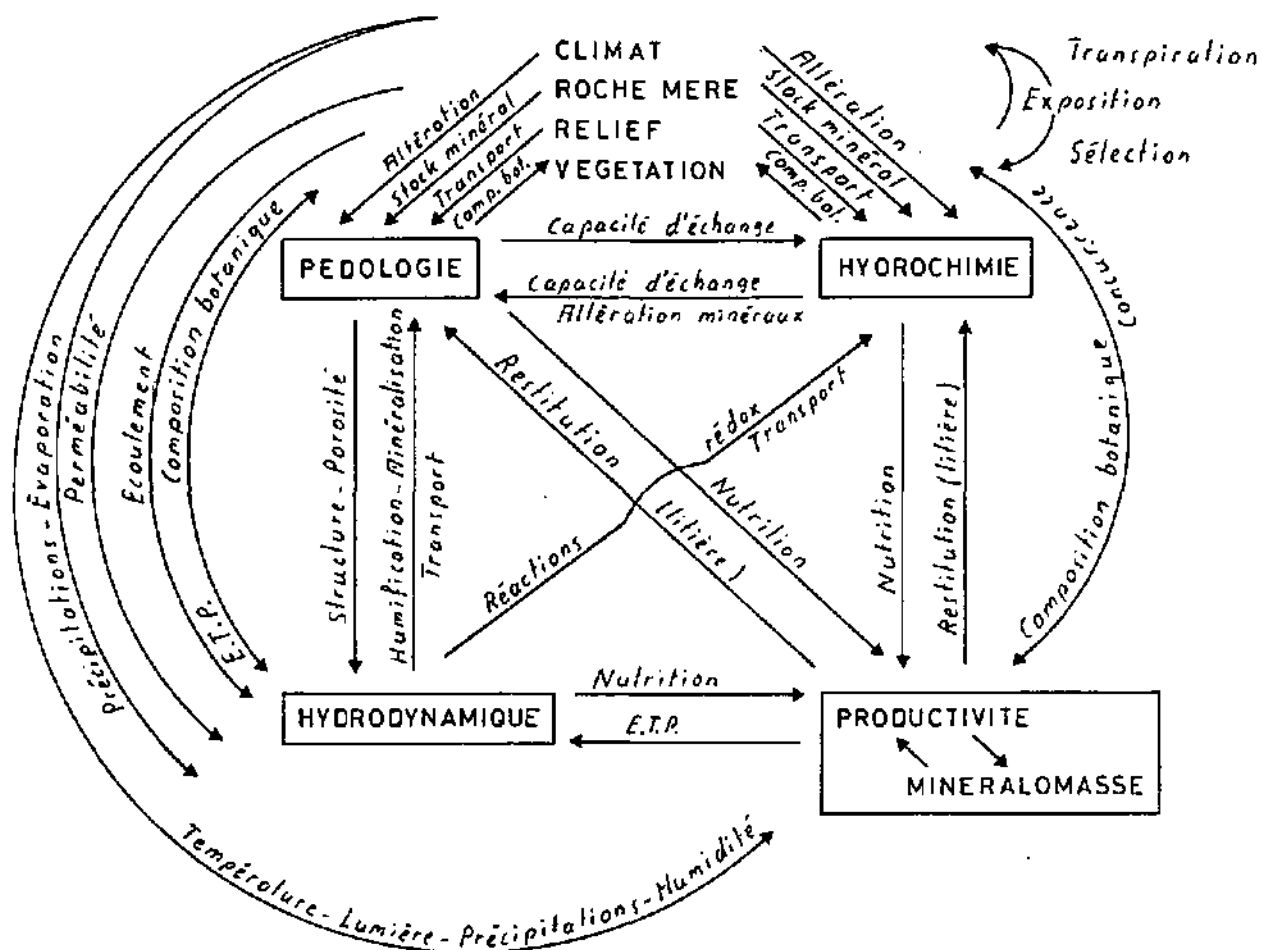


Fig. 47 Schéma des interactions dans l'écosystème marais (le facteur temps n'est pas représenté dans le schéma)

Substrat géologique	Type de nappe	Niveau de nappe	Type de végétation	Type de sol	Catégorie permanente	Chimisme de l'eau	Productivité aérienne	Taux annuel moyen de décomposition des litières	Stock total de minéralomasse végétale	Flux d'éléments minéraux	Demande nutritive (budget partiel)
Sédiments meubles, plus ou moins profonds	Péréenne, permanente	Élevé et très stable	Caricetum elatæ + Cladictum marisci	Tourbe eutrophe Tourbe eutrophe sur anmoor	CH/tourbe CE-lasloc.	Nappe très réductrice, anaérobie permanente	Moyenne		Moyen	Moyen	N, K (++)
			Caricetum elatæ + Cladictum marisci	Clay réduit à anmoor tourbeux	CE-PheI.	Nappe très réductrice, mais aération superficielle du profil en été	Élevée	faible	Très important	Très important	N, P, K (+++)
		Élevé mais fluctuant, avec inondations par le lac		Clay réduit à anmoor	CH-host.		Élevée	Moyen	Faible	Moyen	R (+++), K (++)
				Clay oxydé humifié à anmoor-hydromull	CH-pen.	Nappe peu réductrice, aération du profil en profondeur	Faible	Moyen	Faible	Moyen à faible	N, K (++)
			Orchlo-Schoenetus nigricantis	Clay oxydé humifié à hydromull	OS-Gal.	Nappe peu réductrice, aération du profil en profondeur	Faible	Élevé	Moyen	Faible	K (+)
			Molinietum coeruleum	Clay oxydé peu humifié à mull	HO-host.						
Socles surélevés de molasse	Pluviale, temporaire	Humidité durable (proximité du ruisseau)	Cladictum marisci	Pseudogley primaire à anmoor	CH/molasse	Nappe riche en oxygène					
		Assèchement estival important	Orchlo-Schoenetus nigricantis	Pseudogley primaire à anmoor-hydromull	OS-typ./molasse	Nappe riche en oxygène					

Légende: + = faible; ++ = moyenne; +++ = forte

Tabl. 25 Tableau de synthèse des principales caractéristiques des marais étudiés

LAC

DUNE

ETANG

PRAIRIE MARECAGEUSE

FORET RIVERAINE

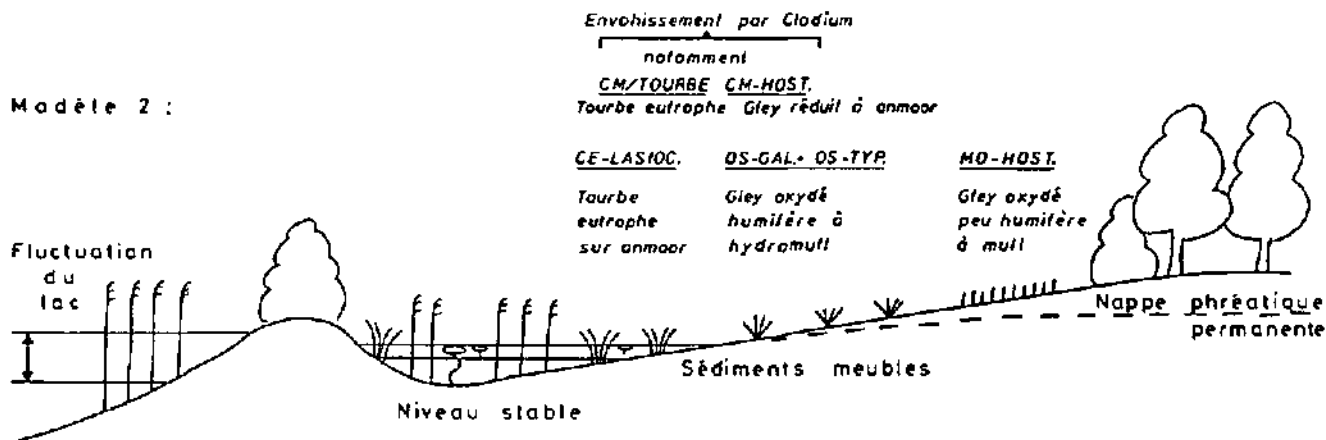
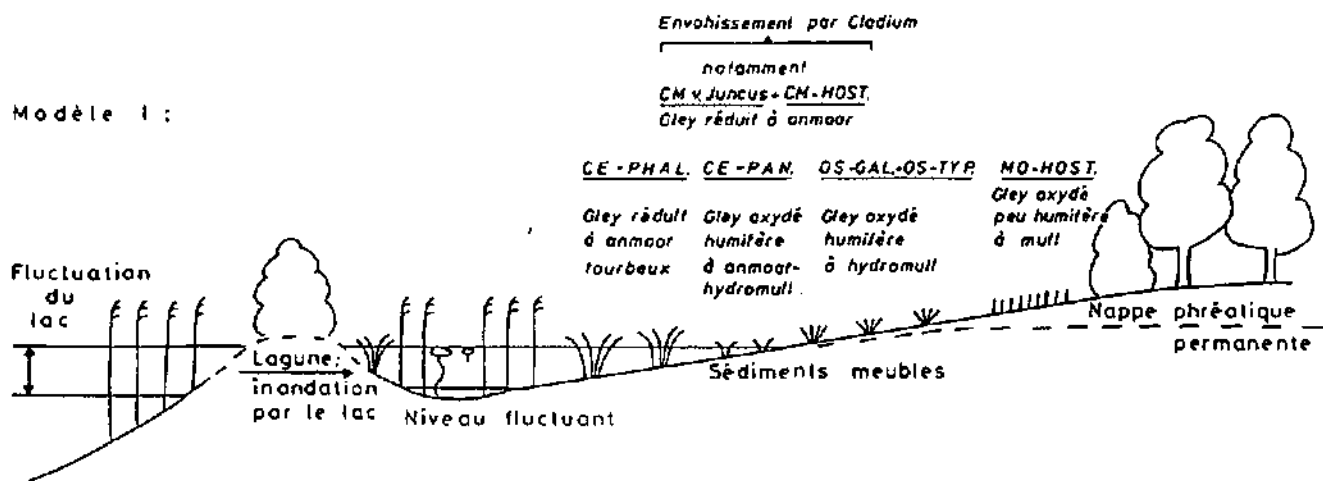
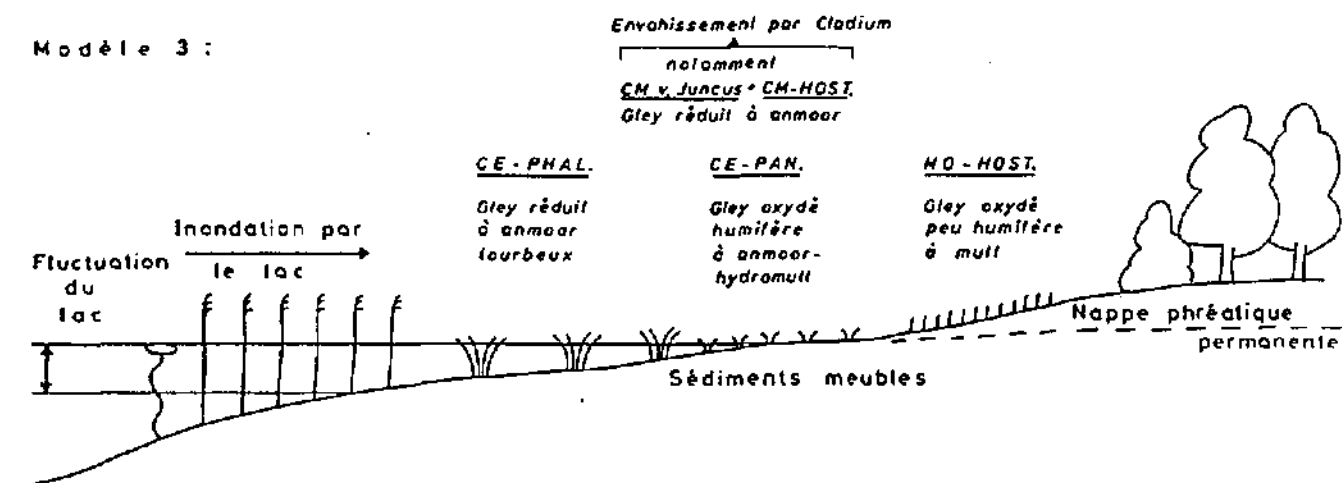


Fig. 48 a Zonation "classique" de la végétation naturelle et des sols sur la rive sud du lac de Neuchâtel (voir légende de la Fig. 48 b)

Modèle 3 :



Modèle 4 :

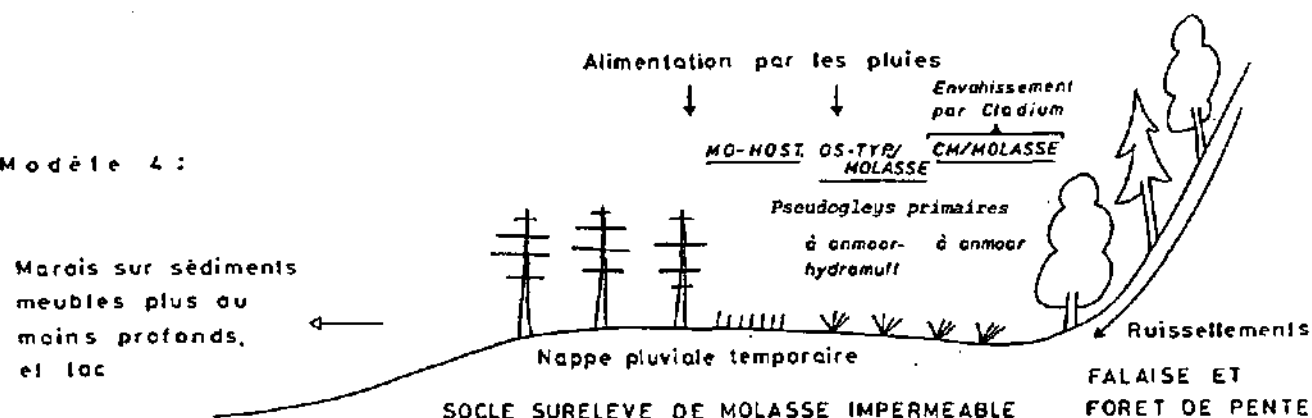


Fig. 48 b Zonation "classique" de la végétation naturelle et des sols sur la rive sud du lac de Neuchâtel

Légende:

	Potamogetonion + Nymphaeion		Orchio-Schoenetum nigricantis
	Phragmition (Phragmitetum + Typhetum)		Molinietum coeruleae
	Salicion albae + Phalaridetum + Frangulo Salicetum cinereae		Alnetum + Fraxinetum
	Lemnion + Sphagno-Utricularion		Pinède
	Caricetum elatae		

Groupements végétaux et carrés permanents (voir également Tabl. 4):

CE-lasioc.	= Caricetum elatae, var. à Carex lasiocarpa
CE-Phal.	= Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea
CE-pan.	= Caricetum elatae, var. à Carex panicea
CM/tourbe	= Cladietum marisci sur tourbe
CM v. Juncus	= Cladietum marisci, var. à Juncus alp.-fuscoater
CM-host.	= Cladietum marisci, var. à Carex hostiana
CM/molasse	= Cladietum marisci sur molasse
OS-Gal.	= Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre
OS-typ. et OS-typ./molasse	= Orchio-Schoenetum nigricantis, var. typicum
MO-host.	= Molinietum coeruleae

DEUXIEME PARTIE:

ESSAIS DE FAUCHAGE

INTRODUCTION

Dans le contexte de la protection de la nature, la question de l'entretien et de la conservation des milieux est de la plus grande actualité (voir point 3.6). La méthode du fauchage de la végétation est généralement préconisée pour lutter contre l'atterrissement et l'embroussaillage des marais. Cette méthode ne fait que reprendre l'enseignement donné par la pratique pastorale traditionnelle de l'exploitation en prés à litière, qui permettait le maintien de certaines associations végétales des marais non boisés, en empêchant leur évolution naturelle vers la forêt (voir également points 5.5 et 7.3, ainsi que Fig. 18 et OFFICE FEDERAL DES FORETS 1983). Avec l'abandon progressif des prés à litière ou l'intensification de leur exploitation (ou des terrains voisins), les surfaces de prés à litière ont peu à peu régressé. De nos jours, ces milieux sont devenus suffisamment rares pour qu'un entretien soit justifié.

Dans cette seconde partie du travail, nous nous proposons d'aborder l'étude de l'influence du fauchage sur la végétation et le milieu en général, par des essais de fauchage contrôlé. Le but est de connaître précisément les conséquences écologiques de différents traitements (fauchage annuel estival, fauchage annuel hivernal et fauchage triennal hivernal), par rapport à l'absence d'intervention humaine. Dans cette perspective, deux essais de fauchage ont été installés dans des milieux non fauchés depuis de nombreuses années, de façon à pouvoir contrôler au maximum les facteurs écologiques susceptibles d'influencer la végétation (sol, nappe, historique d'exploitation, piétinement, etc.).

Notre concept d'étude est illustré par la Fig. 49 (BUTTLER 1985). Nous nous bornerons ici à la description des effets à court terme sur la végétation. Mais le plan des essais de fauchage est prévu pour une durée d'au moins dix ans, ce qui devrait permettre de mesurer les effets à moyen terme. L'influence du fauchage sur les facteurs de l'environnement, et sur le sol en particulier, ne peut guère être envisagé qu'à long terme et devrait constituer un prolongement de notre travail.

Des travaux expérimentaux comparables ont été effectués par GODRON et al. 1981, POISSONNET et al. 1981, TRABAUD et LEPART 1981, ELVELAND et SJOEBERG 1982, ELVELAND 1983, 1984, 1985, ESCARRE et al. 1983, EGLOFF 1985, 1986 et KAPFER 1987. Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, un travail préliminaire a été effectué par ROULIER (partie non publiée d'un travail de licence effectué à l'Université de Neuchâtel). Pro Natura Helvetica a organisé une surveillance scientifique des effets de l'entretien sur la végétation (LSPN/WWF 1986). Ce travail répond aux mêmes objectifs que le nôtre, mais les méthodes d'investigations, plus générales et moins précises, sont conçues de façon à mesurer les effets du fauchage à long terme (en tenant compte, en particulier, des problèmes liés au type de machine employée pour le fauchage). Ces deux démarches se complètent utilement.

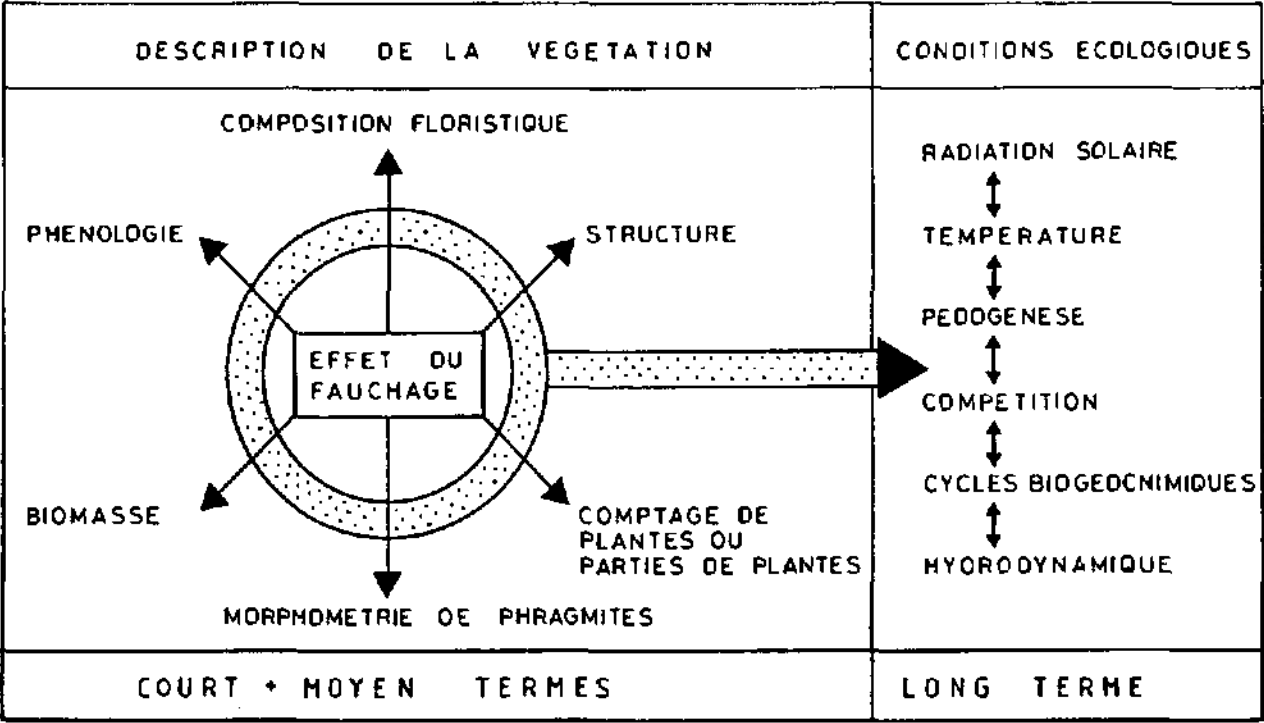


Fig. 49 Concept et méthodologie des essais de fauchage

12 INFLUENCE DU FAUCHAGE SUR LA VEGETATION

12.1 MATERIEL ET METHODES

12.1.1 Choix des milieux

Nous avons installé nos essais de fauchage dans l'Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre (station OS-Gal., à Portalban) et dans le Caricetum elatae, var. à Carex panicea (station CE-pan., à Cudrefin). Ce choix résulte des réflexions suivantes:

- Ces deux milieux sont représentatifs de l'aile sèche de la zonation dans les marais non boisés développés sur sédiments meubles plus ou moins profonds. Ce sont également les milieux les plus volontiers fauchés par les agriculteurs (surfaces grandes, facilement accessibles et mécanisables, bonne qualité de litière).
- Les associations de l'aile sèche de la zonation évoluent plus rapidement (plus grand potentiel floristique) et sont donc particulièrement menacées de disparition.
- Les deux stations considérées offrent des surfaces suffisamment grandes, homogènes et accessibles pour que des essais de fauchage puissent y être menés dans de bonnes conditions. De plus, aucun fauchage n'y a été effectué depuis une dizaine d'années environ.

12.1.2 Plan des essais de fauchage

Les plans des essais de fauchage sont donnés dans les Fig. 50 et 51. Chaque essai comporte 10 parcelles utilisées de la façon suivante:

- 3 parcelles pour le fauchage annuel estival (Fae).
- 3 parcelles pour le fauchage annuel hivernal (Fah).
- 3 parcelles pour le témoin sans fauchage (T).
- 1 parcelle pour le fauchage triennal hivernal (Ftr).

Dans la pratique, on rencontre différents régimes de fauchage. Les agriculteurs fauchent selon leurs besoins, c'est-à-dire irrégulièrement. Certains fauchent toutes les années, d'autres de temps en temps. Les uns effectuent ce travail en été, les autres en hiver. Chargé de la gestion de ces milieux, Pro Natura Helvetica s'est fixé un rythme triennal, qui correspond aux possibilités techniques et financières de cet organisme (selon l'OFFICE FEDERAL DES FORETS 1976, le rythme idéal serait triennal pour les roselières et les prairies à grandes laiches, biennal pour les prairies à petites laiches et annuel pour les prairies à Molinie).

Afin de limiter la quantité de travail, nous avons conçu un plan d'essai complet du point de vue statistique (3 blocs) pour les deux procédés de fauchage annuel, ainsi que pour le témoin. Le fauchage triennal, en revanche, n'est représenté que par une parcelle. Cette conception est née de l'hypothèse que le fauchage annuel hivernal présente les mêmes phénomènes que le fauchage triennal hivernal, mais de façon plus marquée et surtout plus rapidement. En vertu de cette hypothèse, il pouvait être pratique, dans le cadre d'un travail d'une durée réduite, de privilégier le fauchage annuel hivernal et de limiter l'investissement pour le fauchage triennal.

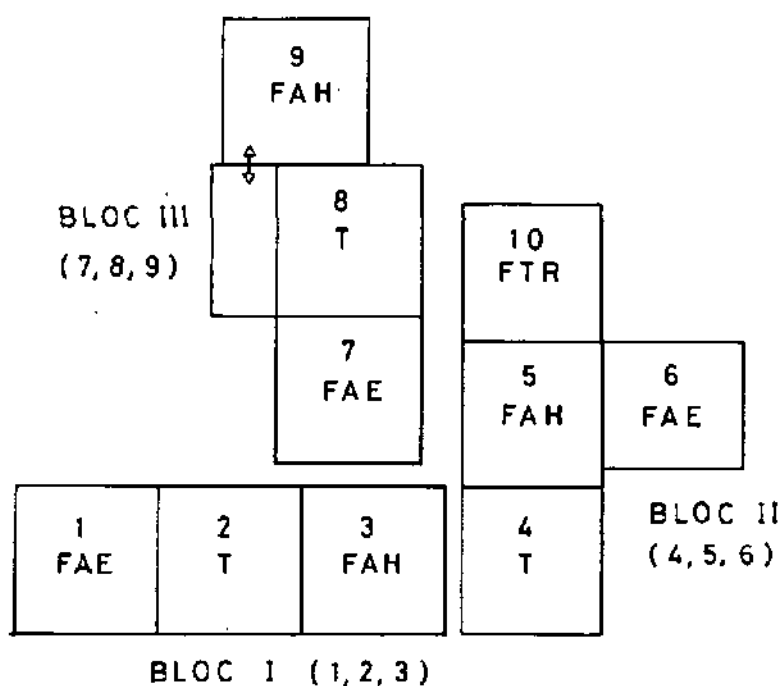


Fig. 50 Plan de l'essai de fauchage de la station CE-pan.
 (parcelles 1 à 10 - T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal;
 FAE = fauchage annuel estival; FTR = fauchage triennal hivernal)

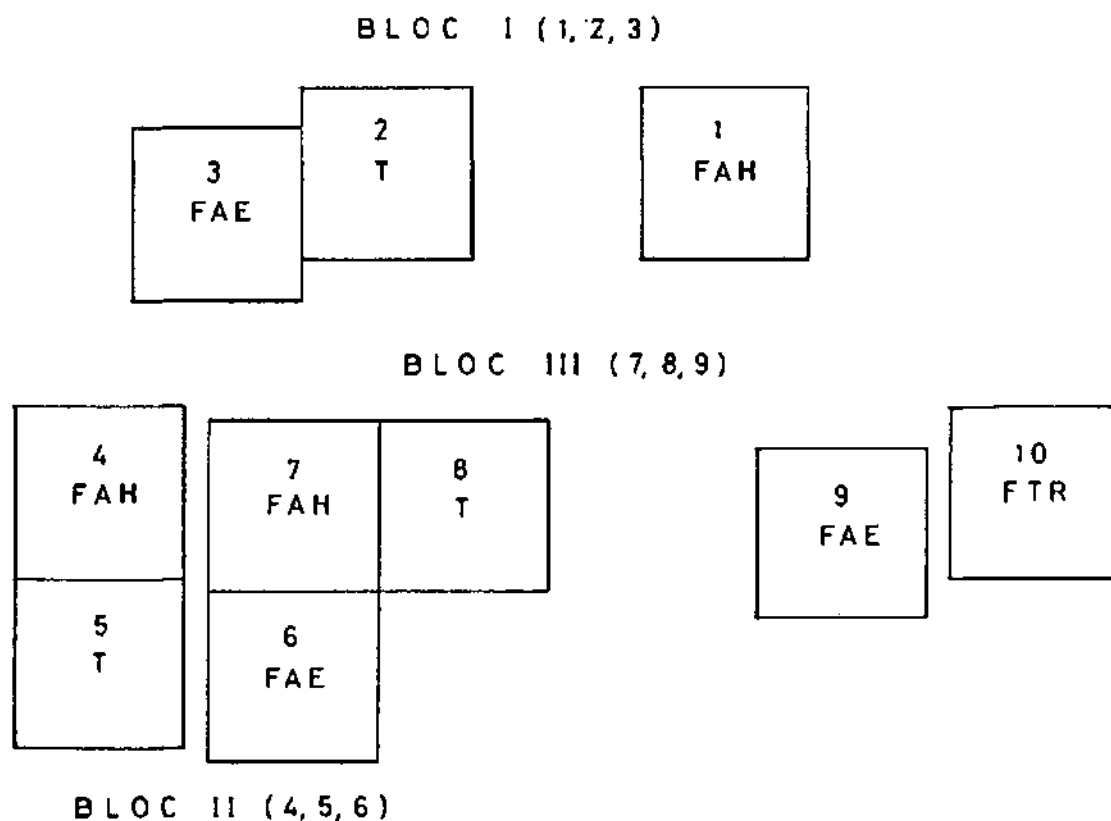


Fig. 51 Plan de l'essai de fauchage de la station OS-Gal.
 (parcelles 1 à 10 - T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal;
 FAE = fauchage annuel estival; FTR = fauchage triennal hivernal)

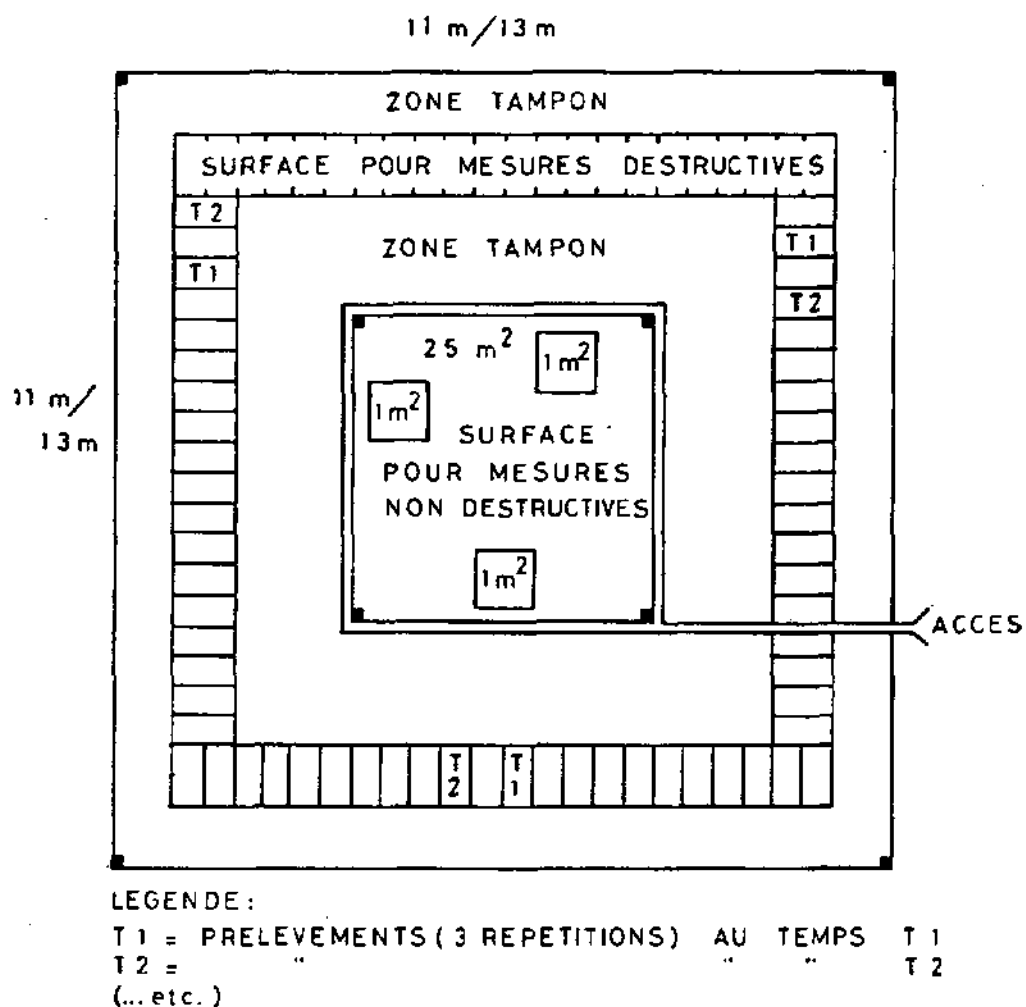


Fig. 52 Plan des parcelles de l'essai de fauchage

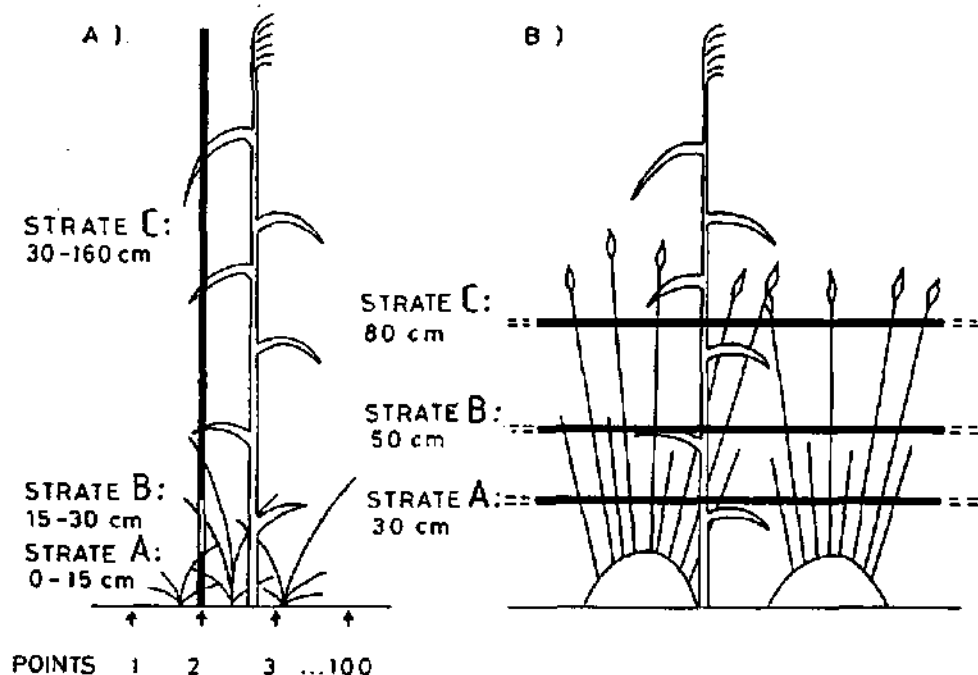


Fig. 53 Relevés de structure par la méthode des points-quadrats : A = méthode de la baguette verticale (*Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* - CE-pan.); B = méthode de la baguette horizontale (*Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* - OS-Gal.)

Chaque bloc a été choisi de façon à présenter, au départ, 3 parcelles identiques (pour cela nous avons fait des tests statistiques et des sondages de terrain portant sur l'homogénéité floristique et structurale, sur l'homogénéité pédologique, ainsi que sur l'homogénéité de la productivité). A l'intérieur de ces blocs, les traitements ont été distribués au hasard. L'hétérogénéité du milieu est "absorbée" par les blocs (voir également DAGET et POLSSONET 1978). Pour des raisons pratiques sur le terrain (hétérogénéité) et lors de l'analyse (degré de liberté), nous avons renoncé à un plan d'essai en carré latin.

La taille des parcelles a été adaptée au type de végétation: 11 x 11 m pour l'essai de fauchage de la station CE-pan., et 13 x 13 m pour celui de la station OS-Gal. Le plan de la parcelle est donné dans la Fig. 52. Le carré intérieur de 25 m², qui contient encore 3 carrés de 1 m², est destiné aux mesures non destructives, tandis que la surface périphérique est réservée aux mesures destructives.

Les parcelles et les chemins ont été balisés avec des piquets, de façon à éviter le piétinement de la végétation dans les surfaces d'étude (on ne pénètre dans ces surfaces que lors du fauchage).

Ce plan d'essai permet ainsi des comparaisons horizontales (à un moment donné) et verticales (dans le temps).

12.1.3 Entretien des parcelles

Les deux essais de fauchage ont été clôturés pour éviter le passage de promeneurs ou un fauchage accidentel par un agriculteur. Autour de l'essai de fauchage de Cudrefin, il a fallu installer une clôture électrique pour tenir à l'écart les sangliers.

Certaines années, lors de risques d'incendie, une bande de 20 m a été fauchée autour des essais, pour former un pare-feu.

Le fauchage estival a été effectué au mois d'août, de préférence en période sèche, pour limiter les dégâts dus au piétinement, et le fauchage hivernal en janvier ou février, lorsque le sol était gelé. Nous avons employé une débroussailleuse portative munie de couteaux pour le fauchage.

12.1.4 Mesures et relevés de terrain

Notre concept d'étude (voir Fig. 49) prévoit plusieurs approches méthodologiques complémentaires, le but étant de saisir au mieux les changements floristiques, structuraux et de vitalité au cours du temps et en fonction des traitements. Le choix des méthodes a été guidé par les critères suivants:

- méthodes objectives et reproductibles,
- méthodes fines pour quantifier à court terme de faibles changements floristiques,
- méthodes adaptées aux différents végétaux et en particulier aux différentes stratégies de croissance,
- méthodes autant que possible indépendantes de l'observateur.

Sauf exception, les mesures et les relevés ont été effectués chaque année, à partir de 1983 et jusqu'en 1986, à l'époque du développement maximal de la végétation (période juillet-août). Pour les relevés phénologiques, un rythme hebdomadaire a été choisi durant deux saisons de végétation.

Toutes les parcelles (excepté les témoins) ayant été fauchées pour la première fois durant l'hiver 1982-83, on doit se rappeler, lors de l'interprétation des résultats, que les parcelles avec un procédé du type fauchage annuel estival correspondent encore, en 1983, à un procédé de fauchage hivernal.

Pour la parcelle avec un fauchage triennal hivernal, l'expérience n'a débuté qu'en 1984, mais le premier fauchage a eu lieu durant l'hiver 1983-84. Cela veut dire que les résultats de 1983 équivalent encore, pour cette parcelle, à la situation d'un procédé témoin. Le second fauchage a été exécuté durant l'hiver 1986-87, soit après la période de mesures présentées dans ce travail.

A) Comptage de plantes ou de parties de plantes

Dans les trois carrés de 1 m², nous avons compté, pour certaines espèces, le nombre d'individus et/ou d'inflorescences (Tabl. 26). Ce comptage a été effectué sur 1/4 ou 1 m². Les inflorescences de *Carex panicea* et de *Carex elata* ont été dénombrées au printemps.

B) Morphométrie de *Phragmites*

Dans les trois carrés de 1 m², nous avons calibré le diamètre des tiges de *Phragmites* à 30 cm de hauteur. Pour les analyses, seul le diamètre moyen par carré de 1 m² a été utilisé.

C) Biomasse

Dans la zone périphérique des 6 parcelles appartenant aux blocs I et II, nous avons prélevé, à partir de 1984, la végétation aérienne (coupée à ras du sol ou des touffes, mais sans prélèvement des mousses) de trois carrés de 1/4 m² (station CE-pan.) ou 1/2 m² (station OS-Gal.). L'emplacement des prélèvements a été déterminé de façon systématique (voir plan des parcelles - Fig. 52) afin d'assurer chaque année de nouvelles surfaces de prélèvement. Le matériel végétal a été trié par espèces ou groupes d'espèces, puis séché à 65 °C jusqu'à poids constant (résultats en g/m²).

D) Relevés phénologiques

En 1984 et en 1985, les stades de développement d'une quinzaine d'espèces ont été enregistrés sur les carrés de 25 m² du bloc I, de mai à août. Le choix des espèces a été opéré selon les critères suivants:

- espèce présente dans toutes les parcelles, si possible en nombre suffisant,
- espèce facilement reconnaissable et stades phénologiques bien visibles,
- espèce à floraison annuelle unique,
- espèce sensible au fauchage et/ou indicatrice d'une écologie particulière, voire d'un autre stade de la succession (données bibliographiques).

Tabl. 26 Espèces considérées pour le comptage de plantes ou de parties de plantes

ESSAI DE FAUCHAGE DE LA STATION OS-GAL.			ESSAI DE FAUCHAGE DE LA STATION CE-PAN.		
	ORGANE	SURF. m2		ORGANE	SURF. m2
Phragmites communis	pl + fl	1	Phragmites communis	pl + fl	1
Schoenus nigricans	fla + flb	1	Carex panicea	fl	1/4
Id.	fla	1	Carex elata	fl	1
Id.	flb	1	Carex flava	fl	1
Molinia coer. + litt.	fl	1	Molinia coer. + litt.	fl	1
Hydrocotyle vulgaris	f	1/4	Hydrocotyle vulgaris	f	1/4
Lythrum salicaria	pl	1/4	Lythrum salicaria	pl	1/4
Mentha aquatica	pl	1/4	Mentha aquatica	pl	1/4
Stachys palustris	pl	1/4	Stachys palustris	pl	1/4
Juncus alp.-fuscoater	fl	1/4	Juncus alp.-fuscoater	fl	1/4
Scutellaria galeric.	pl	1/4	Scutellaria galeric.	pl	1/4
Senecio paludosus	pl	1/4	Senecio paludosus	pl	1/4
Thalictrum flavum	pl	1/4	Thalictrum flavum	pl	1/4
Taraxacum palustre	pl	1/4	Taraxacum palustre	pl	1/4
Rhamnus frangula	pl	1/4	Rhamnus frangula	pl	1/4
Cladium mariscus	fl	1	Lysimachia vulgaris	pl	1/4
Orchis palustris	pl	1/4	Epipactis palustris	pl	1/4
Orchis incarnata	pl	1/4	Lathyrus paluster	pl	1/4
Galium palustre	pl	1/4	Gentiana pneumonanthe	pl	1/4
			Cirsium palustre	pl	1/4
			Eupatorium cannabinum	pl	1/4
			Agrostis stolonifera	fl	1
			Sanguisorba officinalis	pl	1/4

Légende:

- fl = inflorescences
- fla = inflorescences globuleuses (fertiles) de Schoenus nigricans
- flb = inflorescences non globuleuses (stériles) de Schoenus nigricans
- f = feuilles
- pl = plantes

La clé des stades phénologiques (Tabl. 27) correspond à une adaptation de celle de DIERSCHKE (1972). Les résultats sont présentés sous forme de diagrammes analytiques semi-quantitatifs. Une première approche explicative a été effectuée avec l'enregistrement des températures du sol, à différentes profondeurs.

E) Relevés de structure par la méthode des points

La méthode des relevés par points-quadrats (LEVY et MADDEN 1933, GOODALL 1952, 1953, POISSONNET et POISSONNET 1969, DAGET et POISSONNET 1969) a été adaptée au type de végétation et conçue de façon à renseigner sur la structure de la végétation (Fig. 53).

Dans l'essai de la station CE-pan., une baguette d'une longueur de 160 cm et d'un diamètre de 5 mm est introduite verticalement 100 fois dans la végétation, sur le pourtour du carré de 25 m², le long d'une ligne de repère graduée. Les contacts entre la baguette et les végétaux (biomasse) sont comptabilisés pour 3 strates: 0-15 cm, 15-30 cm et 30-160 cm.

Dans l'essai de la station OS-Gal., trois baguettes sont glissées horizontalement dans la végétation à 30 cm, 50 cm et 80 cm de hauteur, sur le pourtour du carré de 25 m². Tous les contacts entre les baguettes et les végétaux (biomasse) sont enregistrés.

De cette façon, nous avons pu mesurer et calculer les paramètres structuraux suivants, pour chaque espèce:

a) Essai de fauchage de la station CE-pan.:

- A : nombre de contacts dans la strate A (0 à 15 cm), chaque espèce n'étant comptée qu'une fois dans la strate.
- B : idem pour la strate B (15 à 30 cm).
- C : idem pour la strate C (30 à 160 cm).
- ABC : somme de A + B + C (total des 3 strates).
- An : nombre de contacts dans la strate A (0 à 15 cm), chaque espèce étant comptée autant de fois qu'elle touche la baguette.
- Bn : idem pour la strate B.
- Cn : idem pour la strate C.
- ABCn : somme de An + Bn + Cn (total des 3 strates).

Fs : fréquence spécifique centésimale, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de présences (présence = observation de l'espèce sous un point) et le nombre total de points observés (100 dans notre cas). Elle tend vers le recouvrement de l'espèce quand la surface observée tend vers un point et que le nombre de surfaces observées est grand.

C.S.P. : contribution spécifique présence, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre la fréquence spécifique de cette espèce et la somme des fréquences spécifiques de toutes les espèces. Elle tend vers le recouvrement relatif de l'espèce quand l'unité observée tend vers le point, et traduit ainsi la participation de l'espèce au recouvrement de la surface du sol.

Tabl. 27 Clé des stades phénologiques

STADES VEGETATIFS	STADES REPRODUCTEURS
SCHOENUS SP.	
0 pas de hampes florales/feuilles	0 pas d'inflorescences visibles
4 >50 % hampes florales < 1/3	1 > 50 % inflorescences engainées
5 id. < 2/3	2 > 50 % inflorescences gonflées
6 id. > 2/3	3/4 > 50 % inflor. avant la floraison
7 > 50% dessèchement des extrémités	5 jusqu'à 25 % de floraison
	6 jusqu'à 50 % de floraison
	7 pleine floraison
	8 début de fanaison
	9 100 % de fanaison
	10 > 50 % graines formées
	11 dispersion des graines
CAREX SP.	
0 pas de feuilles	0 pas d'inflorescences visibles
1 > 50 % sans feuilles étalées	1 > 50 % inflorescences engainées
2 > 50 % avec 1ère feuille	2 > 50 % inflorescences gonflées
3 > 50 % avec 2-3 feuilles	3/4 jusqu'à 25 % de floraison mâle
4 > 50 % hampes < 1/3	5 jusqu'à 50 % de floraison mâle
5 id. < 2/3	6 jusqu'à 50 % flor. mâle et femelle
6 id. > 2/3	7 pleine floraison
7 dessèchement de certaines feuilles	8 début de fanaison
8 jusqu'à 50 % de dessèchement	9 100 % de fanaison
9 plus de 50 % de dessèchement	10 > 50 % utricules formées
10 dessèchement total	11 dispersion des utricules
GRAMINEES ET CYPERACEES	
Id. Carex sp.	0 pas d'inflorescences visibles
	1 > 50 % inflorescences engainées
	2 apparition des inflorescences
	3 infl. bien visibles, non étalées
	4 inflorescences étalées
	5 début de la floraison
	6 jusqu'à 50 % de floraison
	7 pleine floraison
	8 début fanaison
	9 100 % de fanaison
	10 fruits (graines) formés
	11 dispersion des graines
AUTRES	
0 pas de tiges	0 pas de bouton floral
1 tige sans feuilles étalées	1 apparition du bouton floral
2 1ère feuille étalée	2 bouton floral gonflé
3 2-3 feuilles étalées	3 peu avant la floraison
4 plusieurs feuilles étalées	4 début de la floraison
5 feuilles toutes étalées	5 jusqu'à 25 % de floraison
6 plante totalement développée	6 jusqu'à 50 % de floraison
7 début de dessèchement	7 pleine floraison
8 jusqu'à 50 % de dessèchement	8 début de fanaison
9 plus de 50 % de dessèchement	9 100 % de fanaison
10 plante totalement desséchée	10 fruits (graines) formés
	11 dispersion des graines

C.S.C. : contribution spécifique contact, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de contacts ABC de cette espèce et la somme des contacts ABC de toutes les espèces, chaque espèce n'étant comptée qu'une fois dans chaque strate.

C.S.C.n : idem C.S.C., mais le calcul prend en compte ABCn, car chaque espèce est comptée, dans chaque strate, autant de fois qu'elle touche la baguette. Cette contribution traduit la participation de l'espèce au bio-volume végétal aérien.

b) Essai de fauchage de la station OS-Gal.:

A : nombre de contacts dans la strate A (30 cm).

B : idem pour la strate B (50 cm).

C : idem pour la strate C (80 cm).

BC : somme de B + C (total des strates B et C).

ABC : somme de A + B + C (total des 3 strates).

C.S.C.a : contribution spécifique contact de la strate A, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de contacts A de cette espèce et la somme des contacts A de toutes les espèces.

C.S.C.b : contribution spécifique contact de la strate B, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de contacts B de cette espèce et la somme des contacts B de toutes les espèces.

C.S.C.c : contribution spécifique contact de la strate C, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de contacts C de cette espèce et la somme des contacts C de toutes les espèces.

C.S.C.bc : contribution spécifique contact de la strate BC, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de contacts BC de cette espèce et la somme des contacts BC de toutes les espèces.

C.S.C.abc : contribution spécifique contact de la strate ABC, qui est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de contacts ABC de cette espèce et la somme des contacts ABC de toutes les espèces. Cette contribution traduit la participation de l'espèce au bio-volume végétal aérien.

Ces paramètres peuvent être utilisés pour mettre en évidence des lois d'organisation communautaire.

F) Relevés de végétation par estimation du recouvrement

Dans l'essai de fauchage de la station CE-pan., nous avons fait dans chaque parcelle un relevé de 25 m² et trois relevés de 1 m² (plus précis). Dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal., seuls les relevés de 25 m² ont été effectués. Le recouvrement de la végétation est donné en % (voir Tabl. 1). Dans le cas des relevés de 1 m², nous avons employé la moyenne des trois relevés pour l'analyse multivariable.

12.1.5 Exploitation statistique des résultats

La plupart des résultats ont été soumis à l'analyse de variance (test ANOVA) du programme PSTAT, mis à disposition au Département de calcul de l'Université de Neuchâtel. Les relevés de végétation par estimation du recouvrement ont été exploités avec l'analyse en composantes principales (voir point 2.6.2), au moyen du programme "Management and multivariate analysis of vegetation data" de WILDI et ORLOCI (1983).

Le modèle de l'analyse de variance répond à la définition de l'analyse de variance en blocs aléatoires complets avec répétitions (DAGNELIE 1975), selon l'équation de variance suivante:

$$\text{variance du résultat}_{i,j,k} = m + t_i + b_j + c_{ij} + e_{ijk}$$

avec : i = no du traitement	m = moyenne générale
j = no du bloc	t = effet traitement
k = no de répétition	b = effet bloc
	c = effet croisé t * b
	e = erreur (reste) inexpliquée

Si un terme de l'équation est nul (non significatif), alors le modèle peut être simplifié.

De façon générale, nous nous bornerons à l'interprétation des résultats significatifs (au seuil d'au moins 5 %) et avec des tendances confirmées d'une année à l'autre.

12.2 COMPTAGE DE PLANTES DU DE PARTIES DE PLANTES

A) Essai de fauchage de la station CE-pan.

Les espèces qui présentent des tendances significatives sont indiquées dans le Tabl. 28. Pour certaines d'entre elles, les résultats sont détaillés dans les Tabl. 29 à 33 et dans les Fig. 54 à 58.

a) Feuilles d'*Hydrocotyle vulgaris* (Tabl. 29 et Fig. 54):

L'effet traitement est hautement significatif, excepté en 1984, et l'effet bloc apparaît de façon significative dès 1985 (le bloc 3, qui est le plus sec, présente moins de feuilles, contrairement au bloc 2, qui est le plus humide). On constate que dans les parcelles témoins, le nombre de feuilles est nettement plus faible que dans celles qui sont fauchées. Le procédé du fauchage annuel hivernal est encore plus favorable que celui du fauchage annuel estival puisque, dans ce dernier cas, le nombre de feuilles fluctue considérablement d'une année à l'autre et se rapproche parfois de celui des parcelles témoins. Dans le procédé du fauchage triennal, le nombre de feuilles augmente considérablement après le premier fauchage, puis se stabilise progressivement pendant les années sans fauchage.

Tabl. 28 Analyse de variance des comptages de plantes ou de parties de plantes dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.. : espèces avec tendances significatives

	1983			1984			1985			1986		
	t	b	c	t	b	c	t	b	c	t	b	c
HYDROCOTYLE VULGARIS (f)	**	+	+		+		***	**	**	**	***	***
JUNCUS ALP.-FUSCOATER (fl)	*	*	**	***	*	*	***				***	
MOLINIA COER. + LITT. (fl)	*	***	**	+	**			*			*	
STACHYS PALUSTRIS (pl)			+			+			*			
LYSIMACHIA VULGARIS (pl)	**		*	*	+	*						
LATHYRUS PALUSTER (pl)							+	+	*			
CAREX PANICEA (fl)	-	-	-	-	-	-	***	**	*	***	***	
CAREX ELATA (fl)	-	-	-	-	-	-	***					
PHRAGMITES COMMUNIS (fl)		*		***			**	*		***		
PHRAGMITES COMMUNIS (pl)	**	+		***	*		***		*	***	***	*
MENTHA AQUATICA (pl)			+		+						+	
SENECIO PALUDOSUS (pl)						+			+			+

Légende : t = effet traitement

b = effet bloc

c = effet croisé t * b

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)

(voir également Tabl. 26)

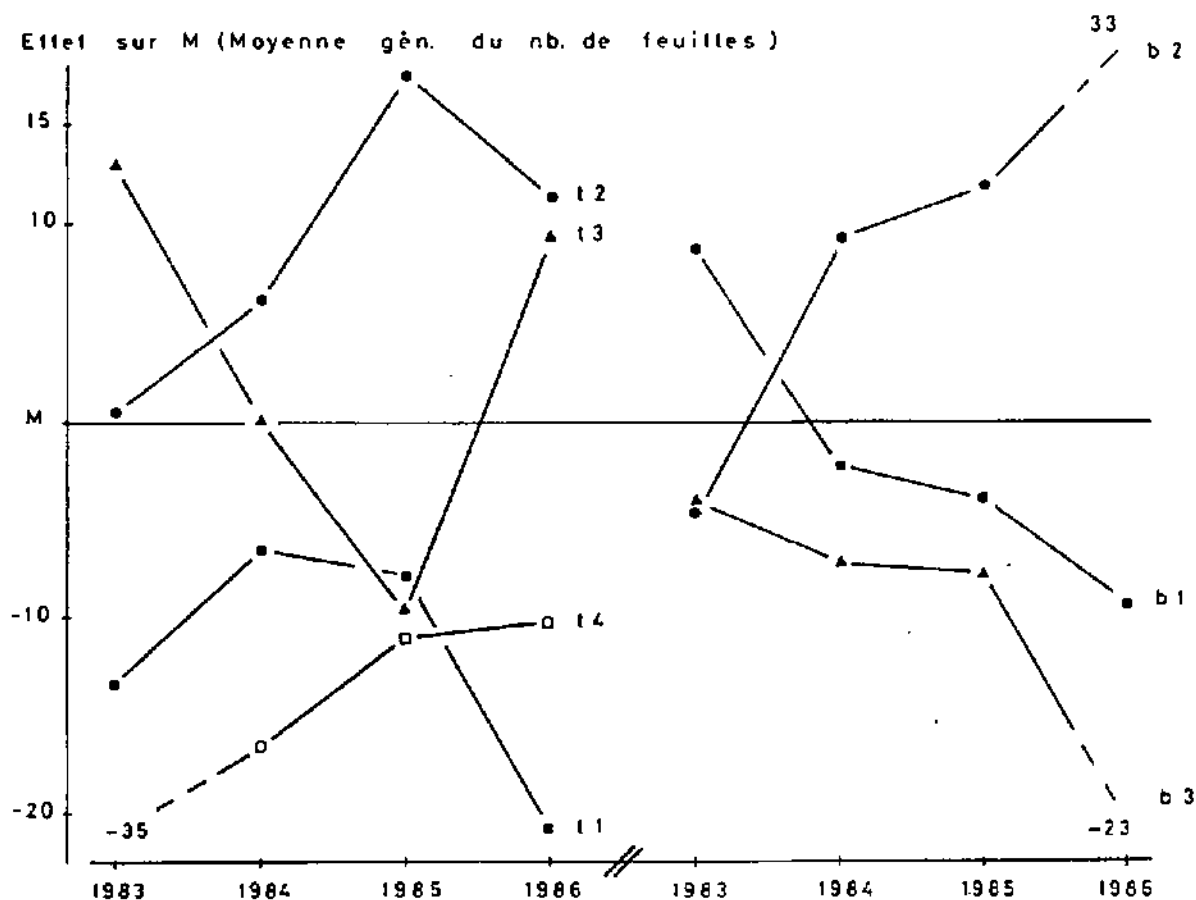
- = pas de mesure

Tabl. 29 et Fig. 54 Analyse de variance du nombre de feuilles d'Hydrocotyle vulgaris par m², dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	**	+	+	-13,30	0,48	12,81	8,81	-4,63	-4,19	47,41
1984		+		-6,56	6,22	0,33	-2,12	9,22	-7,12	50,56
1985	***	**	**	-7,82	17,63	-9,82	-3,93	11,74	-7,82	46,93
1986	**	***		-20,89	11,44	9,44	-9,34	32,66	-23,34	69,56

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

- *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
- ** = hautement significatif (seuil 1 %)
- * = significatif (seuil 5 %)
- + = peu significatif (seuil 10 %)



b) Inflorescences de *Juncus alpinus-fuscoater* (Tabl. 30 et Fig. 55):

L'effet traitement est hautement significatif depuis la deuxième année d'expérimentation, tandis que l'effet bloc et l'effet croisé ne sont significatifs que les deux premières années. Le procédé témoin et celui du fauchage triennal s'opposent aux procédés avec fauchage annuel, qui occasionnent un nombre d'inflorescences nettement supérieur, particulièrement dans les parcelles fauchées en été.

c) Inflorescences de *Carex panicea* (Tabl. 31 et Fig. 56):

L'effet traitement et l'effet bloc sont hautement significatifs pour les deux années considérées (il y a plus d'inflorescences dans le bloc 1, aux conditions pédologiques et hydrodynamiques intermédiaires, tandis que le bloc 2 est trop humide - avec plus de *Carex elata* - et le bloc 3 trop sec - avec plus de *Molinia*). Dans les parcelles témoins, le nombre d'inflorescences est faible, tandis que dans celles qui sont fauchées en hiver (fauchage annuel ou triennal), le nombre d'inflorescences est élevé. Le fauchage annuel estival semble avoir un effet variable avec les années, mais il est difficile d'en dire plus sur la base de deux années d'observation.

d) Inflorescences de *Phragmites communis* (Tabl. 32 et Fig. 57):

L'effet traitement est hautement significatif depuis la deuxième année d'expérimentation, tandis que l'effet bloc n'est qu'occasionnellement significatif (lors des années humides, avec forte production de *Phragmites*). Le fauchage annuel hivernal provoque une augmentation du nombre d'inflorescences, à l'inverse du fauchage annuel estival, qui est très défavorable. Le procédé témoin présente des caractéristiques intermédiaires vers la fin de la période considérée. Dans la parcelle fauchée avec un régime triennal, le nombre d'inflorescences augmente considérablement après le premier fauchage, puis retrouve l'état de départ après trois ans.

e) Tiges de *Phragmites communis* (Tabl. 33 et Fig. 58):

L'effet traitement est hautement significatif. L'effet bloc et l'effet croisé apparaissent de façon significative certaines années, spécialement en 1986 (le bloc 3, qui est le plus sec, présente moins de tiges, tandis que le bloc 2, le plus humide, en présente beaucoup). Dans le procédé témoin, le nombre de tiges est faible, alors qu'il est très élevé pour le procédé du fauchage annuel estival (nombreux rejets). Les parcelles fauchées annuellement en hiver présentent des caractéristiques intermédiaires, qui tendent à se rapprocher, avec le temps, de celles des parcelles témoins. Dans la parcelle avec le procédé triennal, le nombre de tiges augmente considérablement après le premier fauchage, puis retrouve à peu près l'état de départ après trois ans.

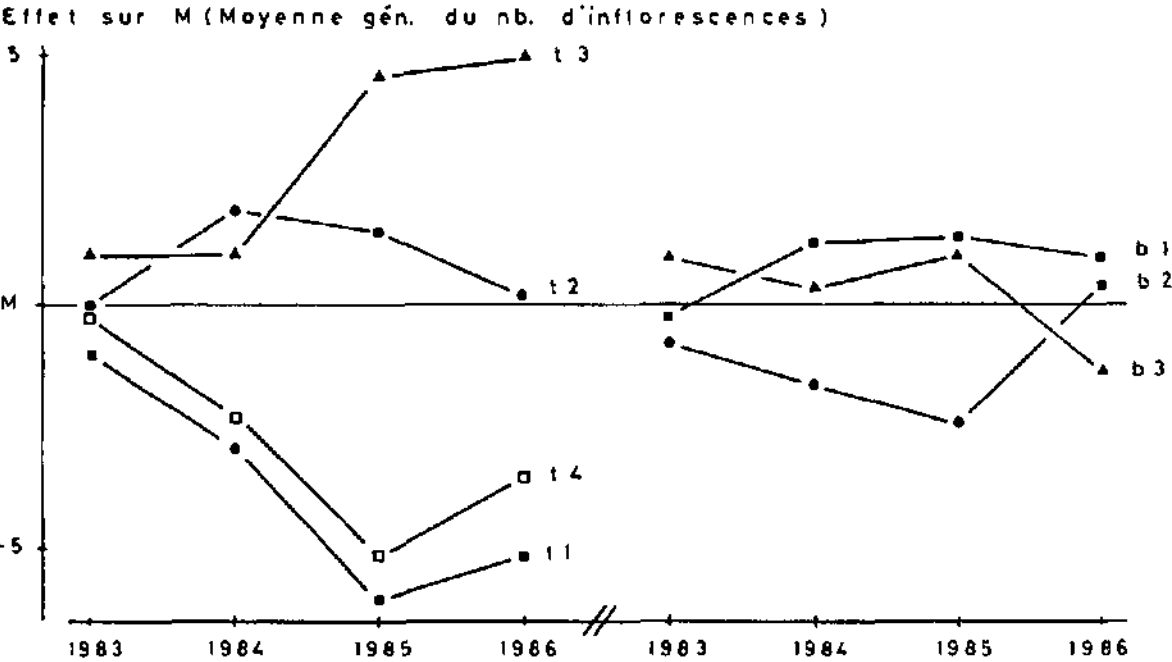
Quant aux espèces comme *Molinia coerulea*, *Lysimachia vulgaris*, *Lathyrus paluster* et *Carex elata*, elles présentent des effets traitement trop peu significatifs ou trop variables d'une année à l'autre pour qu'ils soient présentés en détail. Toutefois, ces espèces annoncent un changement qui pourrait se préciser avec le temps et qui mérite d'être suivi.

Tabl. 30 et Fig. 55 Analyse de variance du nombre d'inflorescences de *Juncus alpinus-fuscoater* par m², dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	*	*	**	-1,00	0	1,00	-0,22	-0,78	1,00	1,22
1984	***	*	*	-2,96	1,93	1,04	1,26	-1,63	0,37	2,96
1985	***			-6,08	1,48	4,59	1,37	-2,41	1,03	7,19
1986	***			-5,15	0,18	4,96	0,96	0,41	-1,37	5,26

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (PTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

- *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
- ** = hautement significatif (seuil 1 %)
- * = significatif (seuil 5 %)
- + = peu significatif (seuil 10 %)

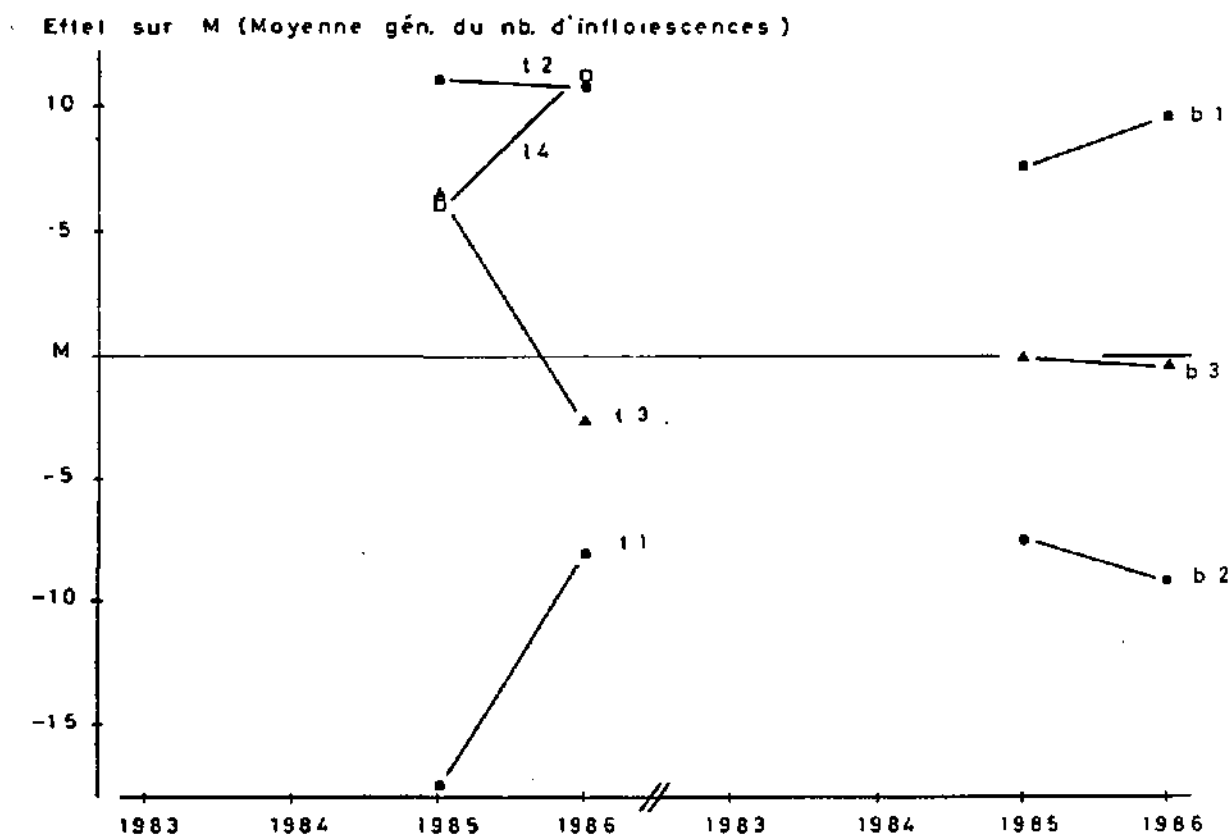


Tabl. 31 et Fig. 56 Analyse de variance du nombre d'inflorescences de Carex panicea par m2, dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1985	***	**	*	-17,60	11,07	6,51	7,51	-7,49	-0,04	18,93
1986	***	***		-8,11	10,78	-2,67	9,55	-9,22	-0,33	16,89

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

- *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
- ** = hautement significatif (seuil 1 %)
- * = significatif (seuil 5 %)
- + = peu significatif (seuil 10 %)

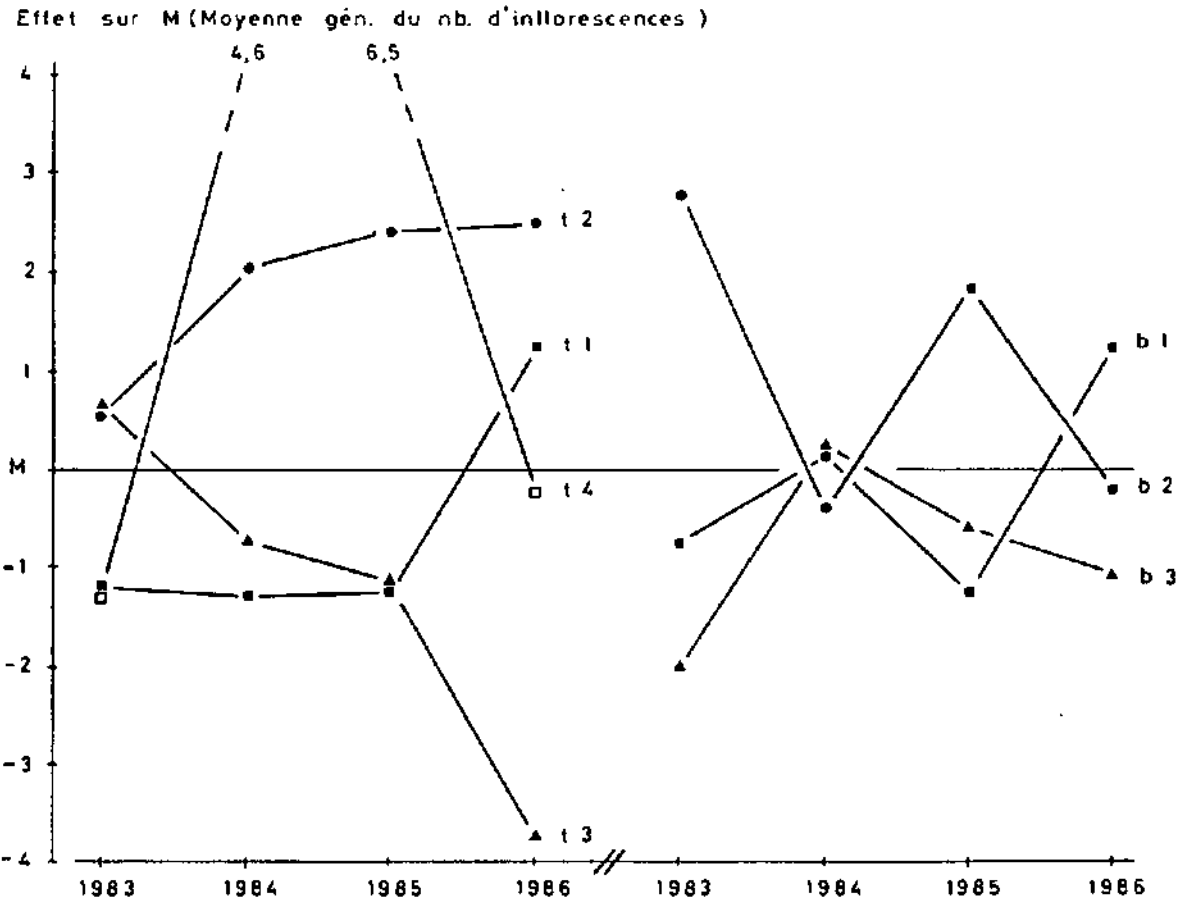


Tabl. 32 et Fig. 57 Analyse de variance du nombre d'inflorescences de
Phragmites communis par m2, dans l'essai de fauchage de la station
CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983		*		-1,22	0,56	0,67	-0,77	2,78	-2,00	10,33
1984	***			-1,29	2,04	-0,74	0,15	-0,40	0,26	2,07
1985	**	*		-1,26	2,41	-1,15	-1,26	1,85	-0,59	3,15
1986	***			1,25	2,48	-3,75	1,25	-0,19	-1,08	5,19

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel
estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (PTR) (non compris dans
l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

- *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
- ** = hautement significatif (seuil 1 %)
- * = significatif (seuil 5 %)
- + = peu significatif (seuil 10 %)

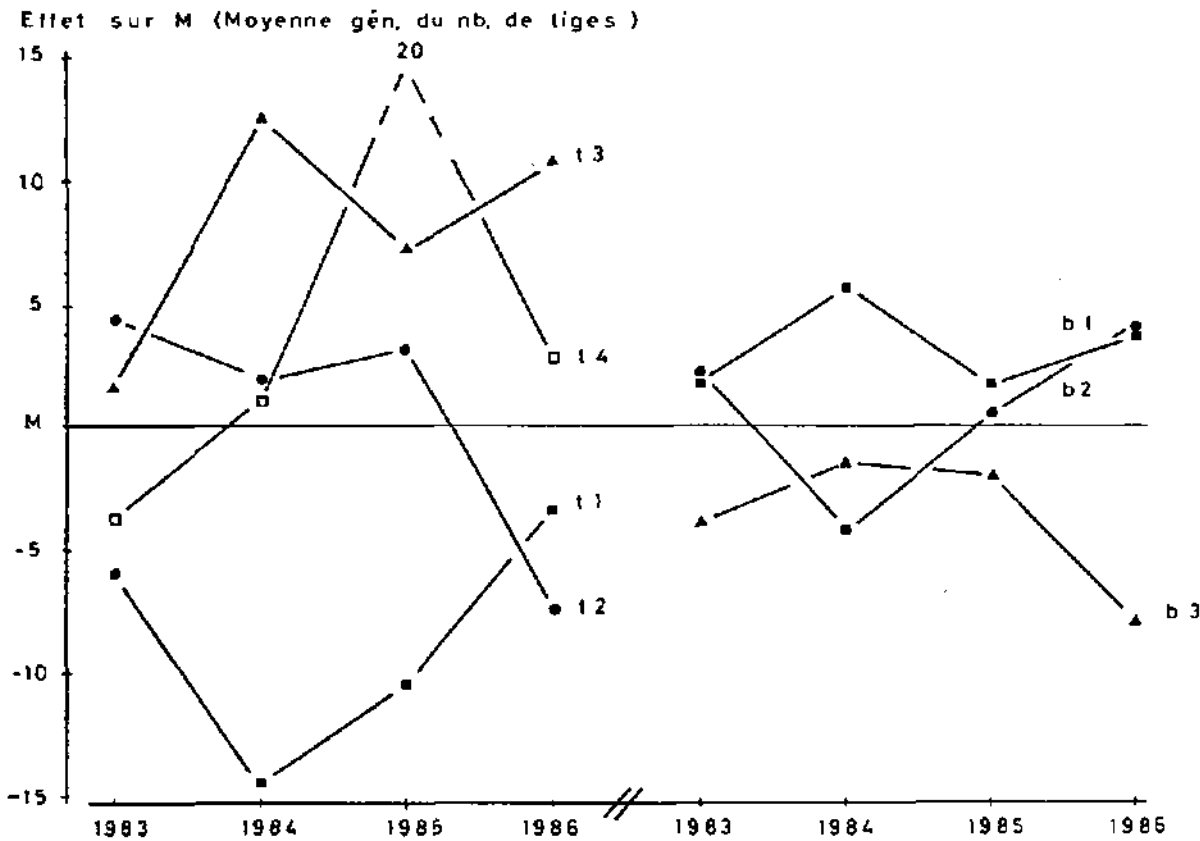


Tabl. 33 et Fig. 58 Analyse de variance du nombre de tiges de Phragmites communis par m2, dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	**	+		-6,04	4,41	1,63	1,85	2,07	-3,93	33,37
1984	***	*		-14,48	1,96	12,52	5,74	-4,26	-1,48	21,26
1985	***		*	-10,44	3,23	7,23	1,67	0,45	-2,11	31,44
1986	***	***	*	-3,41	-7,30	10,70	3,81	4,15	-7,96	31,52

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

- *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
- ** = hautement significatif (seuil 1 %)
- * = significatif (seuil 5 %)
- + = peu significatif (seuil 10 %)



B) Essai de fauchage de la station OS-Gal.

Les espèces qui présentent des tendances significatives sont indiquées dans le Tabl. 34. Pour certaines d'entre elles, les résultats sont présentés dans le détail dans les Tabl. 35 à 48 et dans les Fig. 59 et 62.

a) Inflorescences (globuleuses) de *Schoenus nigricans* (Tabl. 35 et Fig. 59):

L'effet traitement est hautement significatif depuis la deuxième année d'expérimentation, tandis que l'effet bloc n'est significatif (seuil de 0,1 %) que la première année. Le nombre d'inflorescences est périodiquement très important dans le procédé du fauchage annuel hivernal, alors que c'est l'inverse qui se passe avec le procédé témoin et, dans une moindre mesure, avec le procédé du fauchage triennal. Les parcelles fauchées annuellement en été présentent des caractéristiques intermédiaires, avec toutefois une tendance à la diminution du nombre d'inflorescences au cours des années. Les différences entre les traitements sont particulièrement importantes lors des années avec forte production de fleurs.

b) Inflorescences de *Holinia coerulea* + *littoralis* (Tabl. 36 et Fig. 60):

L'effet traitement est toujours hautement significatif. Il n'y a pas d'effet bloc, mais un effet croisé apparaît dès 1984. Le nombre d'inflorescences est élevé dans les procédés fauchés annuellement (fauchage annuel estival et fauchage annuel hivernal), alors que c'est l'inverse dans les parcelles témoins. La parcelle fauchée avec un régime triennal se comporte comme un témoin, excepté l'année après le fauchage, où le nombre d'inflorescences augmente fortement.

c) Inflorescences de *Phragmites communis* (Tabl. 37 et Fig. 61):

L'effet traitement est hautement significatif dès la deuxième année d'expérimentation. Un effet bloc ou un effet croisé apparaissent d'année en année. Le fauchage annuel hivernal provoque une augmentation du nombre d'inflorescences, à l'inverse du fauchage annuel estival, qui est très défavorable. Le procédé témoin se comporte de façon intermédiaire vers la fin de la période considérée. La parcelle avec un régime de fauchage triennal présente des caractéristiques semblables à celles des parcelles témoins, excepté l'année après le premier fauchage, où le nombre d'inflorescences augmente fortement.

d) Tiges de *Phragmites communis* (Tabl. 38 et Fig. 62):

L'effet traitement est hautement significatif depuis le début de l'expérimentation. Un effet bloc significatif apparaît généralement (moins de tiges dans le bloc 1, qui est le plus sec). Dans le procédé témoin, le nombre de tiges est faible, alors qu'il est très élevé pour le procédé du fauchage annuel estival, et intermédiaire pour le procédé du fauchage annuel hivernal. Dans la parcelle fauchée avec un régime triennal, le nombre de tiges est semblable à celui des parcelles témoins, excepté l'année après le premier fauchage, où ce nombre est plus important.

Quant aux espèces comme *Hydrocotyle vulgaris*, *Cladium mariscus*, *Lythrum salicaria* et *Orchis incarnata*, elles annoncent des tendances qui méritent d'être suivies avec le temps, pour pouvoir être confirmées.

Tabl. 34 Analyse de variance des comptages de plantes ou de parties de plantes dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal. : espèces avec tendances significatives

	1983			1984			1985			1986		
	t	b	c	t	b	c	t	b	c	t	b	c
SCHOENUS NIGRICANS (fla+flb)	-	-	-	-	-	-	***			***		
SCHOENUS NIGRICANS (fla)	*	**		***			***			***		
SCHOENUS NIGRICANS (flb)	-	-	-	-	-	-	***			***	+	*
MOLINIA COER. + LITT. (fl)	***			***		*	***		*	***		**
HYDROCOTYLE VULGARIS (f)		+					+			*		*
CLADIUM MARISCUS (fl)				+	+						*	
LYTHRUM SALICARIA (pl)	***	+										
ORCHIS INCARNATA (pl)				*	*	*	*	*	*			
GALIUM PALUSTRE (pl)											*	
PHRAGMITES COMMUNIS (fl)	+	*	+	**		*	***		*	**	**	
PHRAGMITES COMMUNIS (pl)	***	*		***	**	+	***	*		***		+

Légende : t = effet traitement - = pas de mesure
b = effet bloc
c = effet croisé t * b
*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
** = hautement significatif (seuil 1 %)
* = significatif (seuil 5 %)
+ = peu significatif (seuil 10 %)
(voir également Tabl. 26)

Tabl. 35 et Fig. 59 Analyse de variance du nombre d'inflorescences globuleuses de *Schoenus nigricans* par m2, dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	*	**		13,3	-7,9	-5,4	16,5	-10,9	-5,6	22,5
1984	***			-358,1	309,3	48,8	67,7	-37,3	-30,3	483,7
1985	***			-29,3	-3,8	33,1	0,1	0,4	-0,5	38,8
1986	***			-248,1	271,6	-78,7	39,6	-6,1	-34,9	376,4

N.B. En 1986: t1 + t2 + t3 et b1 + b2 + b3 sont différents de zéro, car répétitions manquantes

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

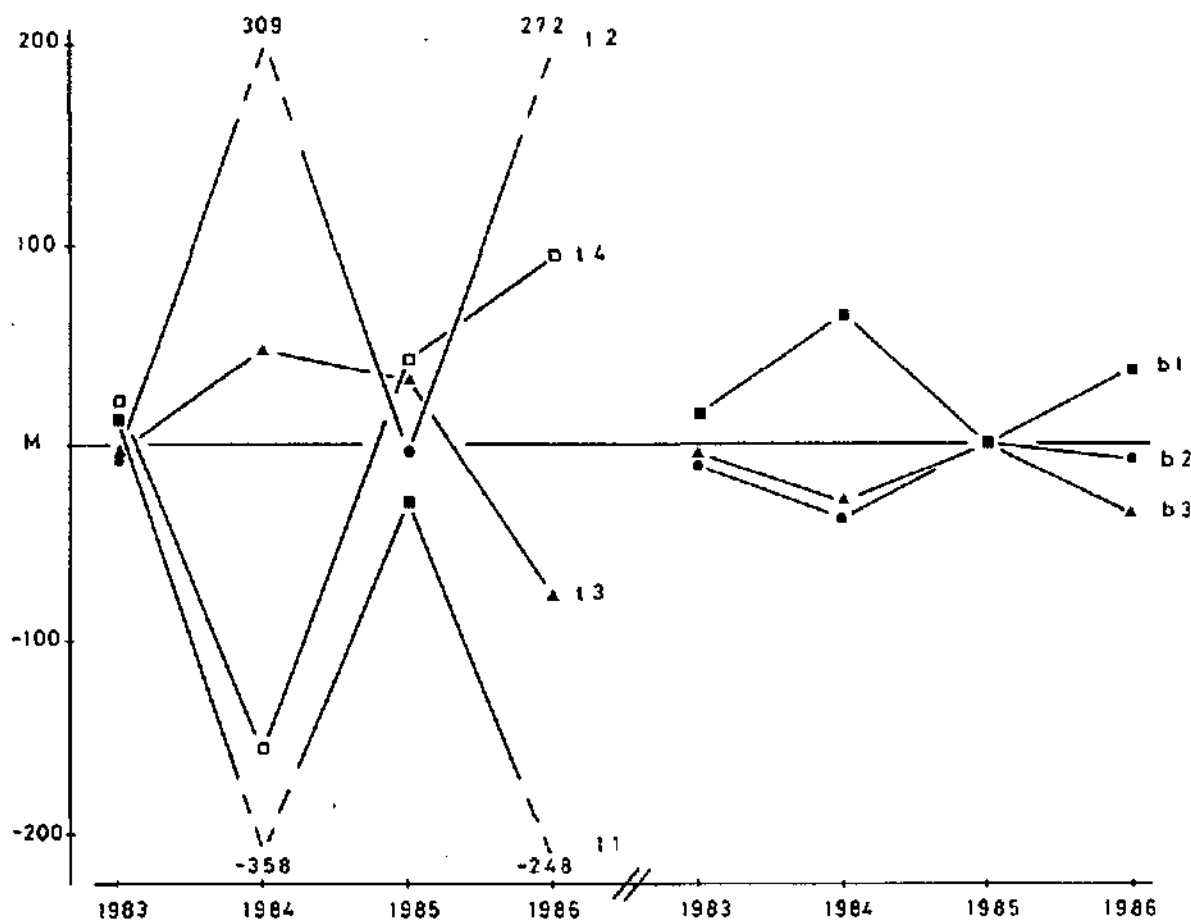
*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)

Effet sur M (Moyenne gén. du nb d'inflorescences)



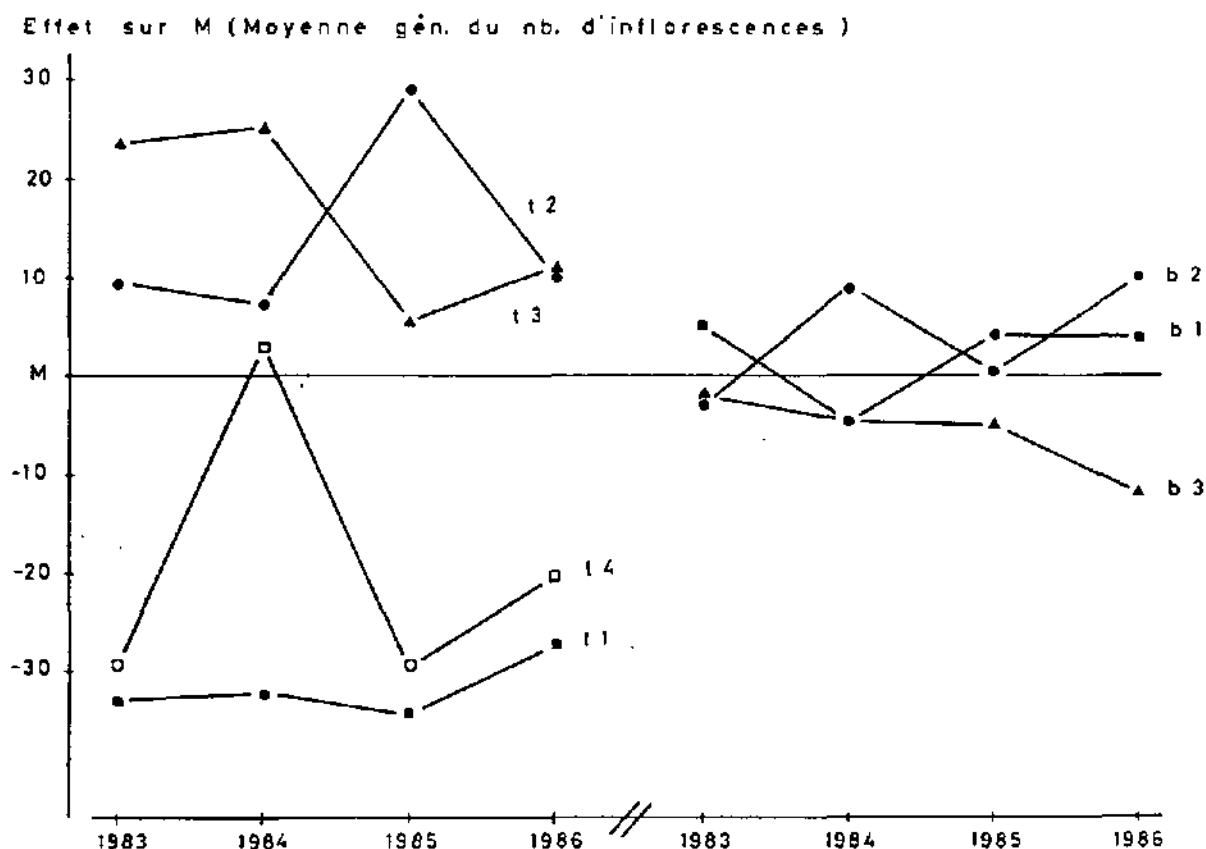
Tabl. 36 et Fig. 60 Analyse de variance du nombre d'inflorescences de *Molinia coerulea* + *littoralis* par m², dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	***			-33,15	9,63	23,52	4,96	-3,04	-1,92	43,48
1984	***		*	-32,26	7,19	25,07	-4,70	9,07	-4,37	41,37
1985	***		*	-34,45	29,11	5,33	4,22	0,66	-4,89	49,67
1986	***		**	-27,33	10,13	11,13	4,02	10,10	-11,87	32,76

N.B. En 1986: t1 + t2 + t3 et b1 + b2 + b3 sont différents de zéro, car répétitions manquantes

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

- *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
- ** = hautement significatif (seuil 1 %)
- * = significatif (seuil 5 %)
- + = peu significatif (seuil 10 %)



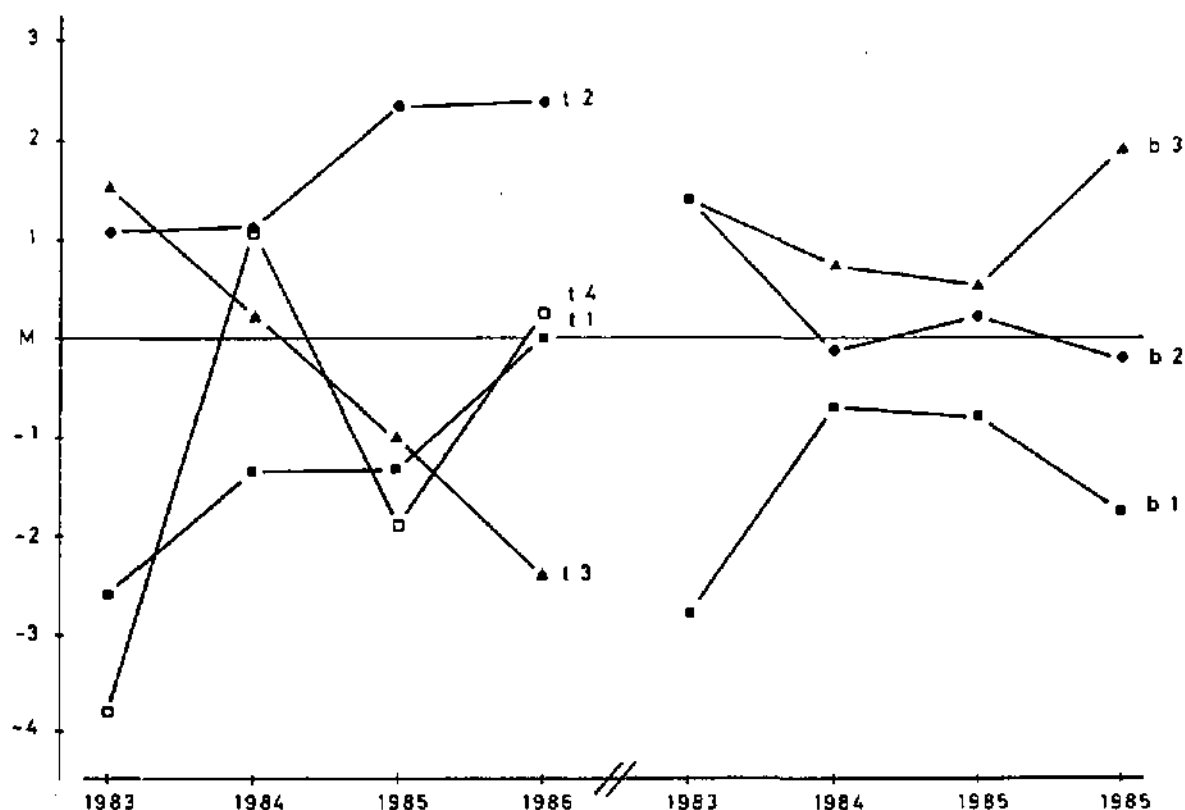
Tabl. 37 et Fig. 61 Analyse de variance du nombre d'inflorescences de Phragmites communis par m2, dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	+	*	+	-2,59	1,08	1,52	-2,81	1,41	1,41	6,48
1984	**		*	-1,34	1,11	0,22	-0,67	-0,12	0,77	1,56
1985	***		*	-1,33	2,33	-1,00	-0,78	0,22	0,55	1,89
1986	**	**		0,03	2,37	-2,41	-1,74	-0,19	1,92	2,41

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
 ** = hautement significatif (seuil 1 %)
 * = significatif (seuil 5 %)
 + = peu significatif (seuil 10 %)

Effet sur M (Moyenne gén. du nb. d'inflorescences)



Tabl. 38 et Fig. 62 Analyse de variance du nombre de tiges de Phragmites communis par m², dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	***	*		-9,48	-1,26	10,74	-5,59	0,96	4,63	25,15
1984	***	**	+	-8,96	-1,18	10,15	-5,07	2,48	2,60	16,96
1985	***	*		-8,48	-1,37	9,86	-4,48	0,30	4,19	22,81
1986	***		+	-5,85	-6,19	12,03	0,03	-1,85	1,81	25,41

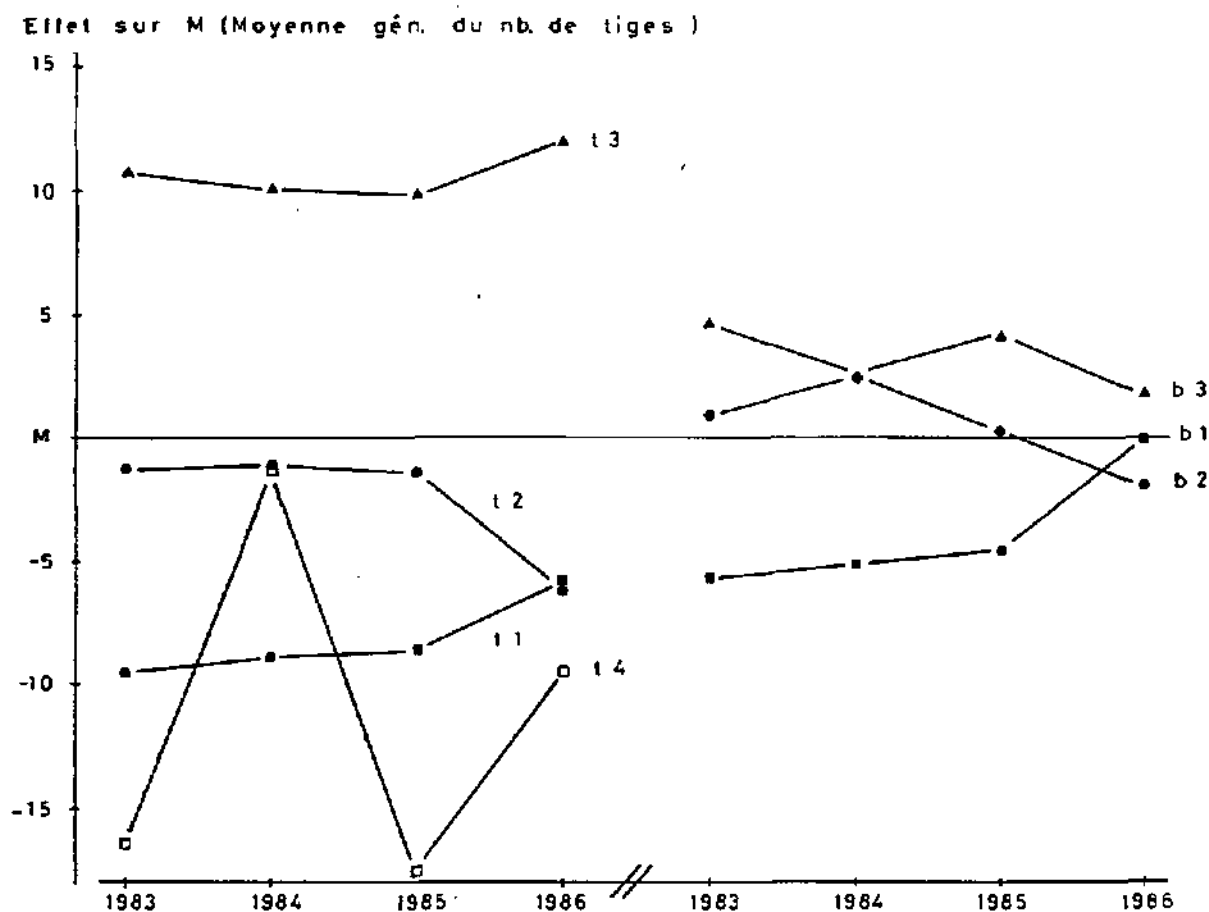
t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)



12.3 MORPHOMETRIE DE PHRAGMITES COMMUNIS

A) Essai de fauchage de la station CE-pan. (Tabl. 39 et Fig. 63)

L'effet traitement est hautement significatif (excepté en 1984, où il n'est que significatif au seuil de 0,5 %). Un effet bloc et un effet croisé apparaissent en 1983 et en 1985, années à forte humidité dans le sol (le bloc 2, qui est le plus humide, présente des tiges avec un diamètre plus important). Le diamètre des tiges est nettement plus faible dans le procédé du fauchage annuel estival (nombreux rejets peu vigoureux), tandis que dans les autres procédés, il est important.

B) Essai de fauchage de la station OS-Gal. (Tabl. 40 et Fig. 64)

L'effet traitement est hautement significatif dès la deuxième année d'expérimentation. Un effet bloc et un effet croisé apparaissent généralement, de façon spécialement significative en 1983 et en 1985, années à forte humidité dans le sol (le bloc 1, qui est le plus sec, présente des tiges avec un diamètre plus faible). Le diamètre des tiges en fonction des traitements suit les mêmes tendances que celles décrites pour l'essai de fauchage de la station CE-pan.

12.4 BIOMASSE

A) Essai de fauchage de la station CE-pan.

Les espèces ou groupes d'espèces qui présentent des tendances significatives sont indiquées dans le Tabl. 41. Pour *Phragmites communis*, *Heleocharis uniglumis* et pour la biomasse totale sans *Phragmites*, les résultats sont donnés dans le détail dans les Tabl. 42, 43 et 44.

La biomasse de *Phragmites* (Tabl. 42) est significativement plus faible dans les parcelles témoins, et maximale dans les parcelles fauchées en hiver, durant les années 1984 et 1985. En 1986, les tendances sont différentes. Dans le procédé du fauchage annuel estival, la biomasse est alors minimale, ce qui pourrait indiquer un épuisement des plantes (coupe en été, quand la sève est dans les parties aériennes de la plante).

La biomasse d'*Heleocharis uniglumis* (Tabl. 43) mérite d'être mentionnée, bien que nous n'ayons de résultats que sur deux ans, car on constate qu'elle est minimale dans les parcelles témoins, et maximale dans celles qui sont fauchées en été.

La biomasse totale sans *Phragmites* (Tabl. 44), qui est dominée, en l'absence de mousses, par *Carex panicea* (voir Fig. 41), est plus faible dans les parcelles témoins.

B) Essai de fauchage de la station OS-Gal.

Les espèces ou groupes d'espèces qui présentent des tendances significatives sont indiquées dans le Tabl. 45. Les résultats sont donnés dans le détail dans les Tabl. 46 et 47 pour *Phragmites communis* et pour la biomasse totale sans *Phragmites* ni *Cladium*.

Tabl. 39 et Fig. 63 Analyse de variance des diamètres moyens des tiges de Phragmites communis dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE (mm)						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	**	*	*	-0,03	-0,21	0,24	0,01	0,16	-0,17	3,92
1984	*	+		0,37	-0,05	-0,31	-0,25	0,31	-0,05	3,58
1985	***	**	*	0,20	0,12	-0,32	-0,01	0,20	-0,20	3,51
1986	***			0,26	0,26	-0,53	-0,02	0,11	-0,09	3,66

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

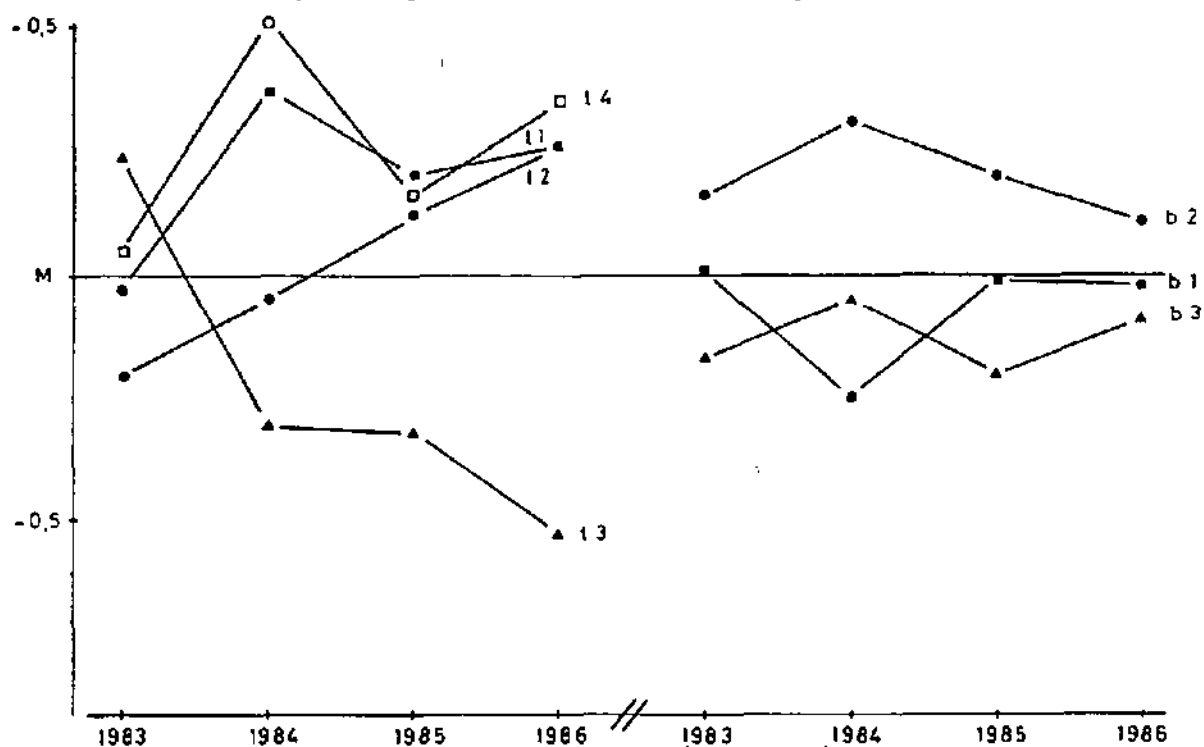
*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)

Effet sur M (Moyenne gén. du diamètre des tiges)



Tabl. 40 et Fig. 64 Analyse de variance des diamètres moyens des tiges de Phragmites communis dans l'essai de fauchage de la station QS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	+	**		0,10	0,12	-0,20	-0,24	-0,04	0,29	3,07
1984	***	*		0,36	0,02	-0,38	-0,25	0,06	0,18	2,92
1985	***	***	**	0,22	0,20	-0,41	-0,17	-0,06	0,24	2,86
1986	***	+	*	0,44	0,51	-0,94	-0,20	0,15	0,06	2,97

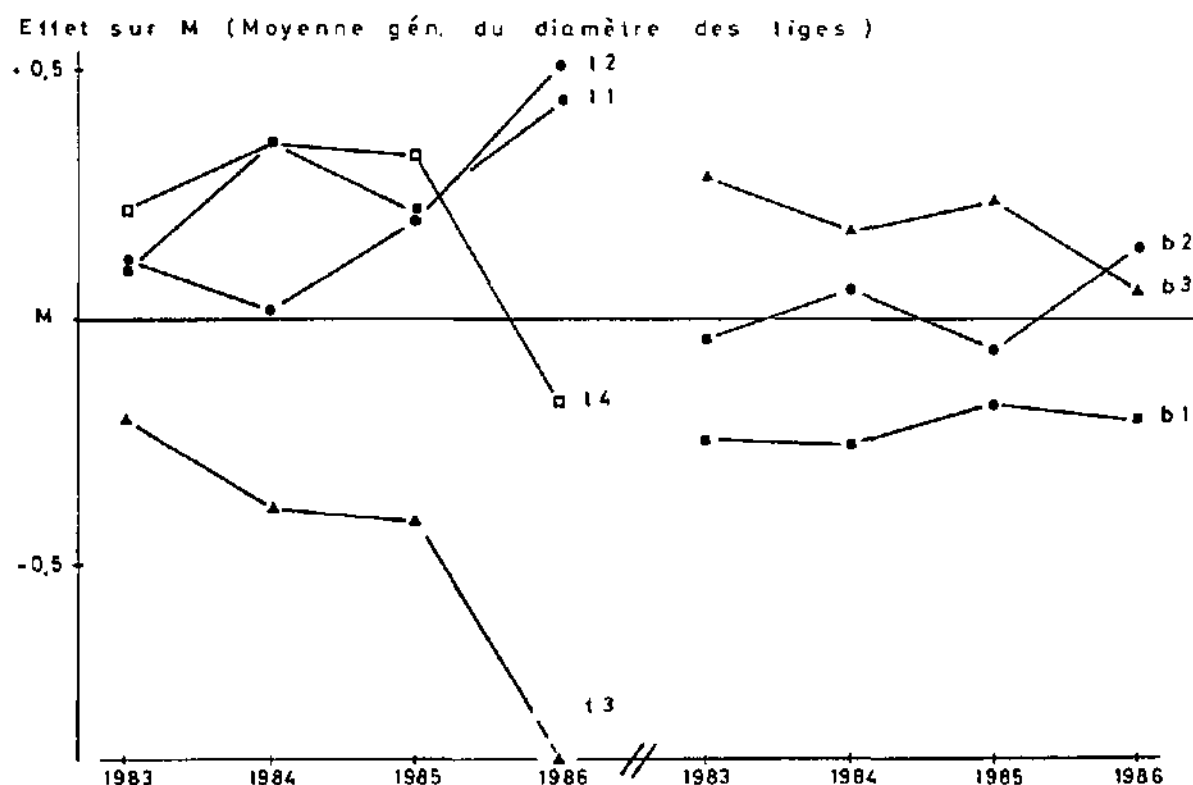
t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAN); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)



Tabl. 41 Analyse de variance des biomasses dans l'essai de fauchage de la station CE-pan. : espèces ou groupes d'espèces avec tendances significatives

	1984			1985			1986		
	t	b	c	t	b	c	t	b	c
Phragmites communis	**		+	**			*		+
Carex panicea + host.	-	-	-	*				+	
Carex elata	-	-	-	+					
Heleocharis uniglumis	-	-	-	*	+		**	*	
Biomasse totale sans Phragmites	**	*		*					
Biomasse totale	***		*	***					

Légende : *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
 ** = hautement significatif (seuil 1 %)
 * = significatif (seuil 5 %)
 + = peu significatif (seuil 10 %)
 t = effet traitement
 b = effet bloc
 c = effet croisé t * b
 - = pas de mesure

Tabl. 42 Analyse de variance de la biomasse (g/m²) de *Phragmites communis* dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1984	**		+	-55,32	54,91	0,41	-1,42	1,42	-	119,42
1985	**			-97,27	59,00	38,27	-10,56	10,56	-	167,40
1986	*		+	54,40	12,07	-66,46	2,49	-2,49	-	132,13

Tabl. 43 Analyse de variance de la biomasse (g/m²) d'*Heleocharis uniglumis* dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1985	*	+		-1,51	0,42	1,09	0,80	-0,80	-	2,58
1986	**	*		-1,64	-0,77	2,43	0,89	-0,88	-	2,44

Tabl. 44 Analyse de variance de la biomasse totale (g/m²) sans *Phragmites communis*, dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1984	**	*		-28,39	9,27	19,11	10,83	-10,84	-	143,06
1985	*			-16,37	21,63	-5,24	3,69	-3,68	-	142,04
1986				-29,15	16,11	13,05	7,34	-7,33	-	149,82

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
 ** = hautement significatif (seuil 1 %)
 * = significatif (seuil 5 %)
 + = peu significatif (seuil 10 %)

Pour *Phragmites communis* (Tabl. 46), des différences significatives n'apparaissent qu'en 1985, année à forte humidité et importantes inondations. La biomasse est alors minimale dans les parcelles témoins, et maximale dans celles qui sont fauchées en hiver.

La biomasse totale sans *Phragmites* ni *Cladium* (Tabl. 47), qui est dominée par *Schoenus nigricans* et *Molinia coerulea* + *littoralis* (voir Fig. 41), est toujours minimale dans les parcelles témoins, et maximale dans celles qui sont fauchées en hiver.

12.5 RELEVES PHENOLOGIQUES

Dans les Fig. 65 et 66, nous donnons les diagrammes phénologiques des deux espèces (*Carex panicea* et *Schoenus nigricans*) qui illustrent le mieux, du moins à court terme, les différences de développement phénologique selon les traitements.

A) Diagramme phénologique analytique semi-quantitatif de *Carex panicea* dans l'essai de fauchage de la station CE-pan.

La Fig. 65 montre que les stades phénologiques végétatifs apparaissent avec un peu de retard dans la parcelle témoin, par rapport aux parcelles fauchées (environ 1 à 2 semaines, selon les stades et les années). Ce retard est encore plus marqué pour les stades reproducteurs, particulièrement au printemps. En revanche, le dessèchement des extrémités des feuilles apparaît un peu plus rapidement dans la parcelle témoin, du moins en 1985.

La parcelle fauchée annuellement en hiver ne se distingue pas de celle fauchée annuellement en été.

Les courbes de la température du sol montrent l'effet de la litière qui s'accumule au sol, dans les parcelles témoins. Le réchauffement du sol est ainsi plus lent et moins accentué, particulièrement en surface, ce qui diminue la vitalité de la végétation et retarde son développement.

B) Diagramme phénologique analytique semi-quantitatif de *Schoenus nigricans* dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

Dans la Fig. 66, on voit que les stades végétatifs apparaissent avec un retard très net (jusqu'à 3 ou 4 semaines en 1985) dans la parcelle témoin, par rapport aux parcelles fauchées. Ce retard est également marqué pour les stades reproducteurs, surtout au début de la saison de végétation.

Entre les deux procédés de fauchage (fauchage annuel estival et hivernal), les différences sont minimes, excepté peut-être le retard de croissance végétative qu'accuse le procédé du fauchage annuel estival, au début de la saison 1985. Ce retard est cependant vite rattrapé. Néanmoins, en empêchant le recyclage interne en direction des racines (voir point 7.3), le fauchage estival pourrait avoir un effet différent, à moyen terme, de celui du fauchage hivernal.

Tabl. 45 Analyse de variance des biomasses dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal. : espèces ou groupes d'espèces avec tendances significatives

	1984			1985			1986		
	t	b	c	t	b	c	t	b	c
Phragmites communis				**					
Schoenus nigr. + ferr.	-	-	-	+			+		+
Molinia coer. + litt.	-	-	-	*					
Cladium mariscus		*			**		*	***	*
Carex sp.	-	-	-		*				
Divers	-	-	-		*			*	
Biomasse totale sans Phragmites ni Cladium	**			*			*		
Biomasse totale sans Cladium	**			**			+		

Légende : *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
 ** = hautement significatif (seuil 1 %)
 * = significatif (seuil 5 %)
 + = peu significatif (seuil 10 %)
 t = effet traitement
 b = effet bloc
 c = effet croisé t * b
 - = pas de mesure

Tabl. 46 Analyse de variance de la biomasse (g/m²) de *Phragmites communis* dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1984				-15,06	5,28	9,78-10,06	10,05		-	42,39
1985	**			-21,35	26,85	-5,48	-0,68	0,68	-	49,68
1986				-3,64	-3,87	7,53	-9,75	9,76	-	48,64

Tabl. 47 Analyse de variance de la biomasse totale (g/m²) sans *Phragmites communis* ni *Cladium mariscus*, dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION			EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	effet croisé (c)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1984	**			-62,28	63,05	-0,78	2,78	-2,78	-	239,78
1985	*			-36,24	49,36	-13,12	14,48	-14,50	-	177,58
1986	*			-44,28	42,04	2,24	11,42	-11,40	-	152,24

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)

- = pas de mesure

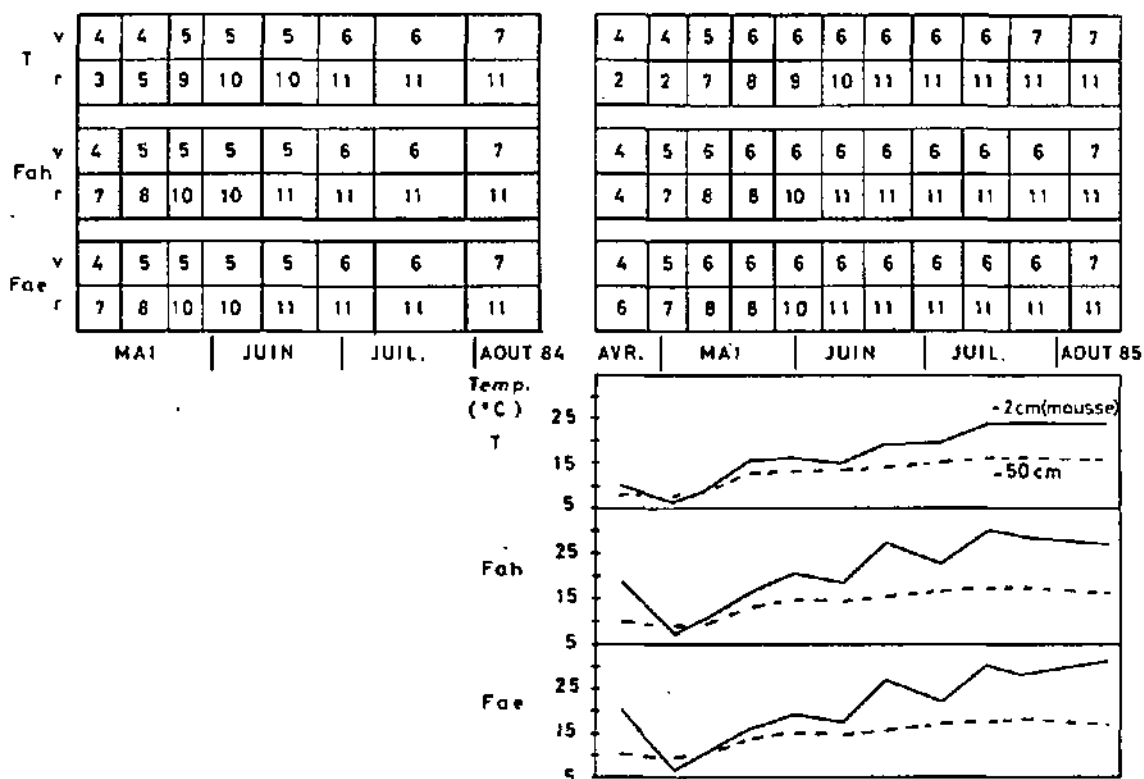


Fig. 65 Diagramme phénologique analytique semi-quantitatif de *Carex panicea* dans l'essai de fauchage de la station CE-pan. et température du sol lors des relevés (T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal; FAE = fauchage annuel estival; v = stades végétatifs, r = stades reproducteurs - voir légende des stades phénologiques dans le Tabl. 27)

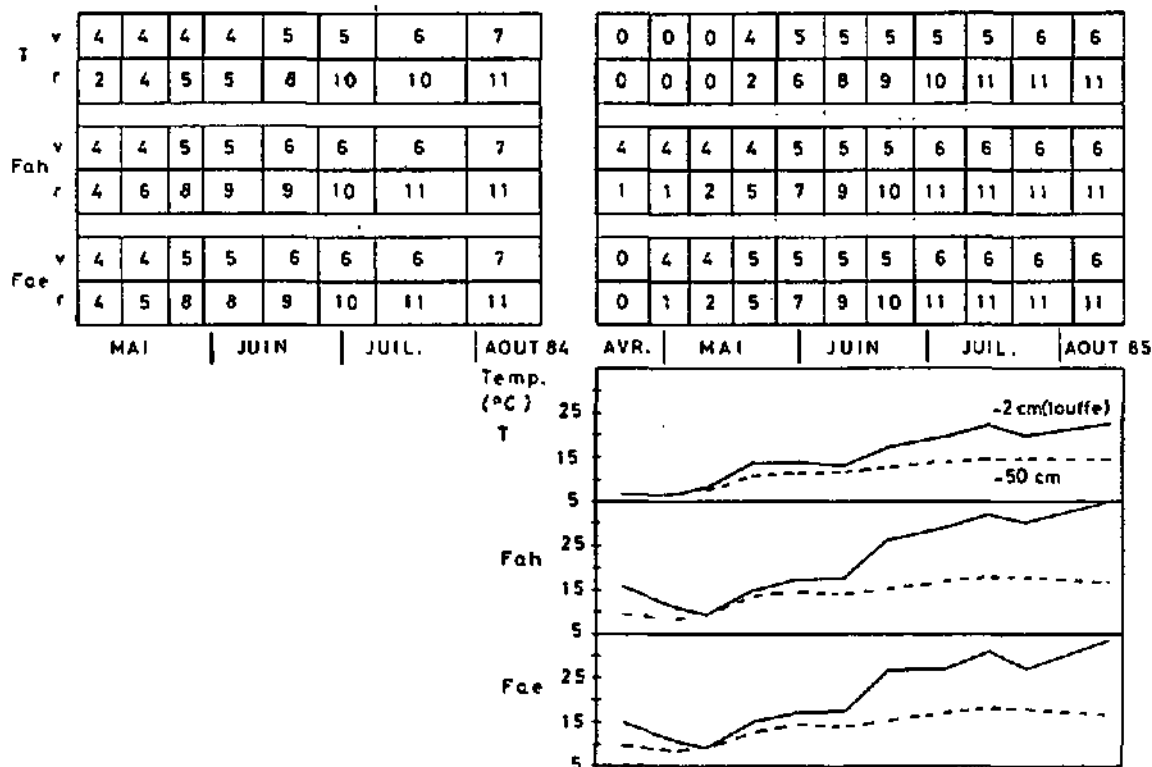


Fig. 66 Diagramme phénologique analytique semi-quantitatif de *Schoenus nigricans* dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal. et température du sol lors des relevés (T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal; FAE = fauchage annuel estival; v = stades végétatifs, r = stades reproducteurs - voir légende des stades phénologiques dans le Tabl. 27)

Comme dans le cas de *Carex panicea*, on peut trouver un important élément de réponse aux différences de développement phénologique dans le meilleur réchauffement du sol, en l'absence de litière.

12.6 RELEVES DE STRUCTURE PAR LA METHODE DES POINTS

A) Essai de fauchage de la station CE-pan.

Les espèces qui présentent des tendances significatives sont indiquées dans le Tabl. 48. Pour certaines d'entre elles, les résultats sont exposés en détail dans les Tabl. 49 à 52, ou illustrés par les Fig. 67 à 71.

a) Nombre de contacts de *Carex panicea* (Tabl. 49 et 50):

Le nombre de contacts varie significativement selon les traitements, dans les strates A (0 à 15 cm) et C (30 à 160 cm). Le Tabl. 49 montre bien, pour la strate A, que la "densité" de cette espèce est plus faible dans les parcelles témoins, et maximale dans les parcelles fauchées en hiver.

Dans la strate C (Tabl. 50), en revanche, c'est l'inverse qui se passe puisque le nombre de contacts est le plus important dans les parcelles témoins, alors que dans les parcelles fauchées, il est plus faible.

On explique ceci par l'effet lumière, qui varie considérablement selon qu'il y a ou non de la litière au sol, et qui modifie ainsi le mode de croissance des feuilles (croissance en longueur dans les parcelles avec de la litière pluriannuelle, puisque les feuilles recherchent la lumière en poussant en hauteur).

b) Nombre de contacts de *Carex elata* (Tabl. 51):

Le nombre de contacts varie significativement selon les traitements, dans la strate B (15 à 30 cm), en 1984 et 1986. En 1985, l'effet traitement est également perceptible dans la strate A.

Le Tabl. 51 montre que le nombre de contacts dans la strate B est plus faible dans les parcelles témoins. Il est, en revanche, souvent plus élevé dans les parcelles fauchées en été.

c) Nombre de contacts de *Juncus alp.-fuscoater* (Tabl. 52):

L'effet traitement apparaît significativement dans la strate A (0 à 15 cm) dès 1985, et se concrétise par une densité plus faible de cette espèce dans les parcelles non fauchées.

d) Nombre de contacts total, sans distinction d'espèce (Fig. 67 et 68):

En fait, le nombre de contacts total, sans distinction d'espèce, représente essentiellement l'effet de *Carex panicea*, puisque cette espèce est dominante (voir également les Fig. 69 et 70), avec des différences significatives selon les traitements.

Les Fig. 67 et 68 montrent, pour les parcelles du bloc I, que le maximum de "densité" de feuilles, tiges ou autres organes végétaux vivants, est en général situé dans la strate haute (30 à 160 cm) pour le procédé témoin, et dans la strate basse (0 à 15 cm) pour les procédés de fauchage annuel. La strate intermédiaire (15 à 30 cm) n'est pas significativement différente d'un

Tabl. 49 Analyse de variance du nombre de contacts de *Carex panicea* dans la strate A (A) de l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION		EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	***	**	-20,34	12,67	7,67	4,67	-9,00	4,34	48,33
1984	**		-29,56	16,44	13,11	4,11	-9,56	5,44	57,56
1985	*		-19,00	11,34	7,67	2,34	-9,00	6,67	46,33
1986	*		-27,78	13,55	14,22	9,55	-12,78	3,22	54,78

Tabl. 50 Analyse de variance du nombre de contacts de *Carex panicea* dans la strate C (C) de l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION		EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	**		38,89	-21,78	-17,11	3,56	8,22	-11,78	27,11
1984	*		26,55	-13,11	-13,45	5,89	1,55	-7,45	13,78
1985	*		24,78	-9,55	-15,22	4,45	7,78	-12,22	22,22
1986	*		29,89	-14,44	-15,44	6,22	8,56	-14,78	24,11

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)

Tabl. 51 Analyse de variance du nombre de contacts de *Carex elata* dans la strate 8 (8) de l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION		EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983		**	-1,44	1,56	-0,11	-0,11	3,56	-3,44	5,44
1984	*		-7,78	1,89	5,89	-0,78	4,56	-3,78	8,11
1985			-3,22	0,78	2,45	0,11	2,11	-2,22	7,22
1986	+		-5,45	-1,45	6,89	-2,78	3,22	-0,45	5,78

Tabl. 52 Analyse de variance du nombre de contacts de *Juncus alpinus-fuscoater* dans la strate A (A) de l'essai de fauchage de la station CE-pan.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION		EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
	trait. (t)	bloc (b)	t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983			1,23	-0,44	-0,77	-0,44	-0,44	0,89	1,44
1984			-1,22	-0,55	1,78	1,45	-1,89	0,45	3,22
1985	**	**	-1,77	1,56	0,23	1,89	-2,44	0,56	4,44
1986	*		-2,00	1,00	1,00	-1,33	0,67	0,67	3,00

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

- *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
- ** = hautement significatif (seuil 1 %)
- * = significatif (seuil 5 %)
- + = peu significatif (seuil 10 %)

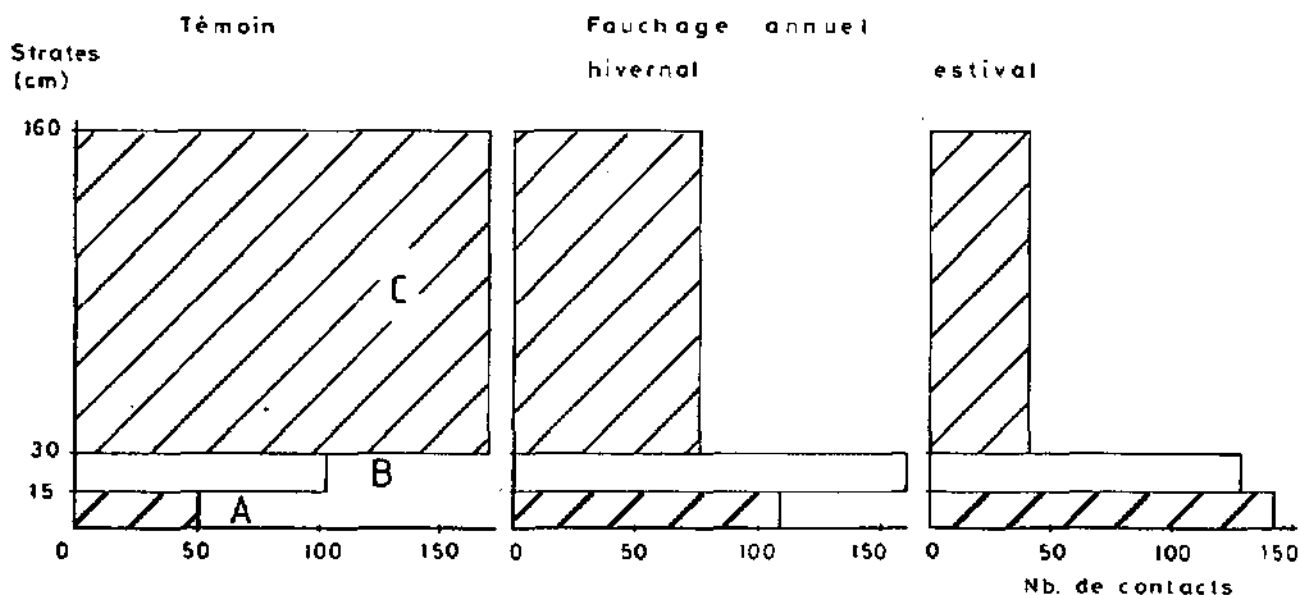


Fig. 67 Répartition du nombre de contacts total (sans distinction d'espèces) dans les 3 strates de végétation de l'essai de fauchage de la station CE-pan. (bloc I - *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* - 1985)

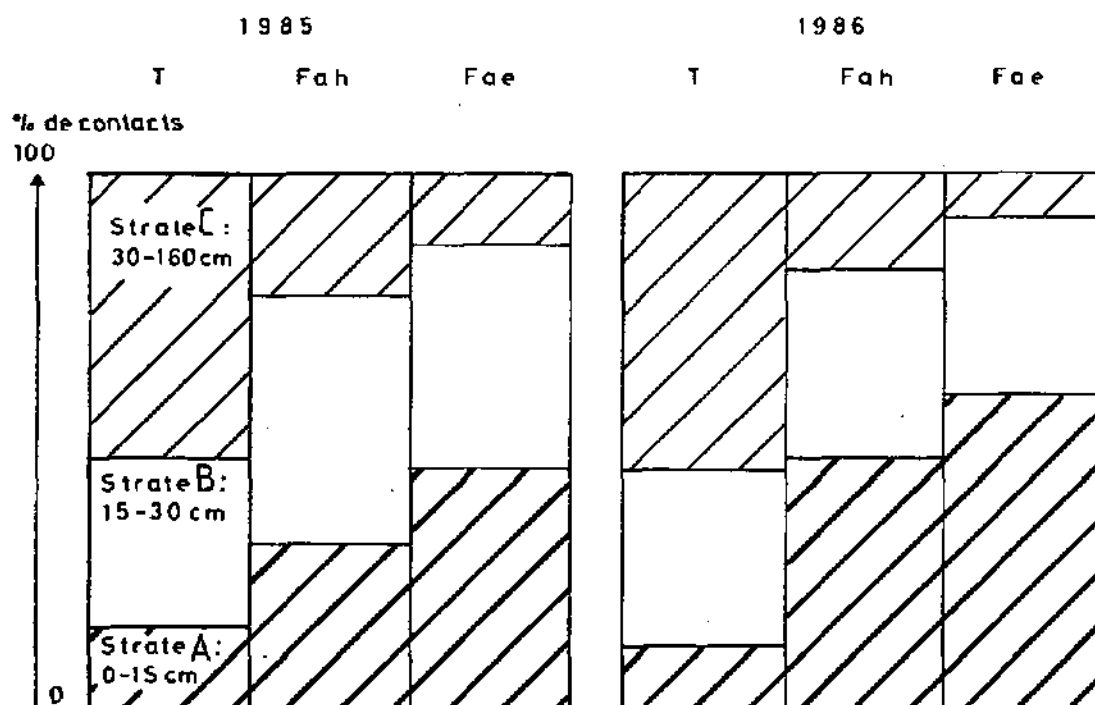


Fig. 68 Répartition du nombre de contacts total en % (sans distinction d'espèces) dans les 3 strates de végétation de l'essai de fauchage de la station CE-pan. (bloc I - *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*) (T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal; FAE = fauchage annuel estival)

traitement à l'autre (voir Tabl. 48). Cette répartition verticale du bio-volume peut avoir un effet déterminant sur la faune (support mécanique pour l'avifaune et les Arthropodes).

- e) Variation des fréquences spécifiques dans les parcelles fauchées, en fonction des fréquences spécifiques correspondantes dans les parcelles témoins (Fig. 69):

Ces relations sont présentées à l'aide de la Fig. 69, pour les parcelles du bloc 1 et pour les années 1985 et 1986. Bien que les différences ne soient que rarement significatives statistiquement, les résultats permettent néanmoins de se rendre compte de quelques tendances générales. Les fréquences spécifiques sont souvent supérieures dans les parcelles fauchées. Pour *Carex lasiocarpa*, en revanche, cette fréquence est inférieure dans les parcelles fauchées. Il en va de même pour *Phragmites communis*, spécialement dans la parcelle fauchée en été.

- f) Variation des contributions spécifiques présences dans les parcelles fauchées, en fonction des contributions spécifiques présences correspondantes dans les parcelles témoins (Fig. 70 et 71):

Ces relations sont illustrées par la Fig. 70, pour les parcelles du bloc I et pour les années 1985 et 1986. Comme précédemment, les différences ne sont que rarement significatives statistiquement. En dépit de cela, on peut reconnaître les mêmes tendances générales que pour les fréquences spécifiques.

La Fig. 71 montre la relation entre ces contributions cumulées, en prenant le rang décroissant des C.S.P. de la parcelle témoin. On voit ainsi que les deux procédés de fauchage se distinguent bien par la forme de la courbe figurée par les points.

- g) Variation des contributions spécifiques contacts dans les parcelles fauchées, en fonction des contributions spécifiques contacts correspondantes dans les parcelles témoins (non illustré):

Les résultats sont conformes à ceux des contributions spécifiques présences.

B) Essai de fauchage de la station OS-Gal.

Les espèces qui présentent des tendances significatives sont indiquées dans le Tabl. 53. Pour certaines d'entre elles, les résultats sont donnés dans le détail dans les Tabl. 54, 55 et 56, ou illustrés par les Fig. 72 à 75.

- a) Nombre de contacts de *Schoenus nigricans* + *ferrugineus* (Tabl. 54):

Le nombre de contacts varie significativement selon les traitements dans les strates B (50 cm), C (80 cm) et 8C (somme des strates 8 et C), du moins en 1983 et 1985.

Le Tabl. 54 montre le nombre de contacts dans la strate BC. On voit ainsi que la tendance générale est une forte "densité" de feuilles dans les parcelles témoins, à l'inverse des parcelles fauchées en été, où le nombre de contacts est faible. On explique ceci par l'effet de la litière pluriannuelle dans les parcelles témoins, qui oblige les feuilles à croître en longueur pour trouver la lumière.

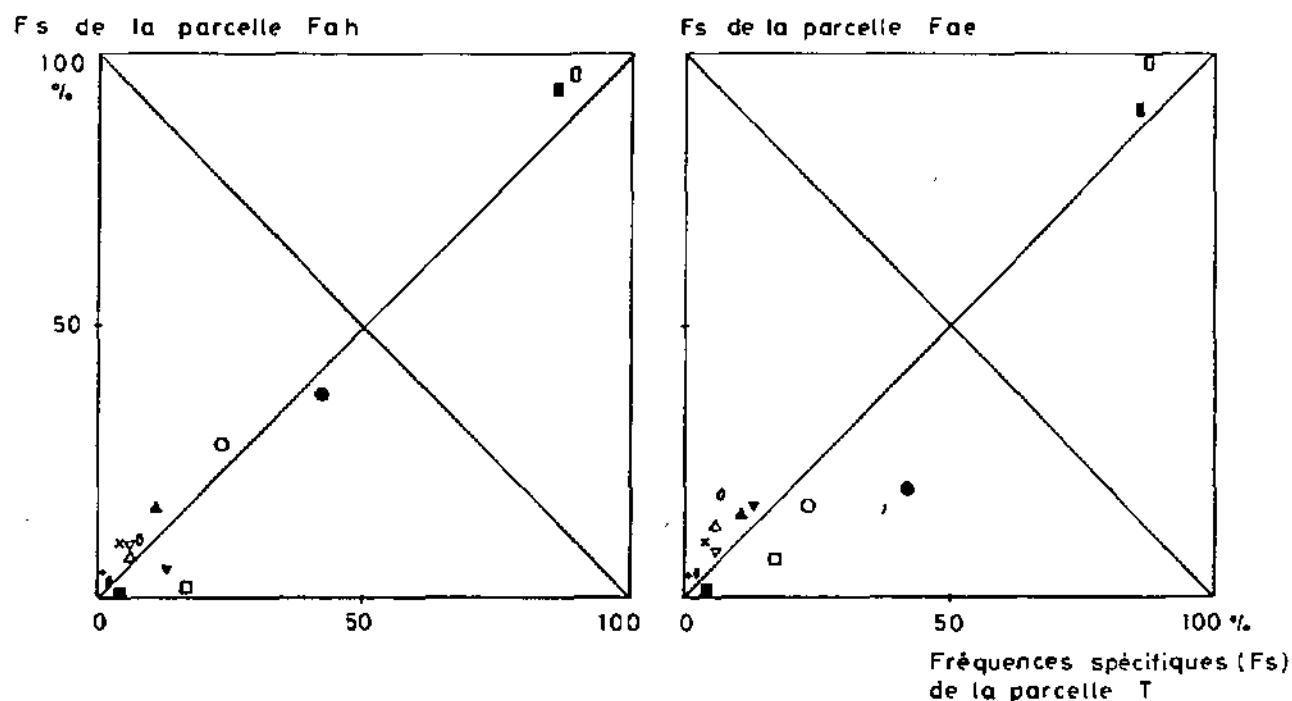


Fig. 69 Variation des fréquences spécifiques (Fs) dans les parcelles fauchées, en fonction des fréquences spécifiques correspondantes dans la parcelle témoin, dans l'essai de fauchage de la station CE-pan. (bloc I - *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*)

Légende:

T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal ; FAE = fauchage annuel estival

	1985	1986
<i>Carex panicea</i>	■	□
<i>Phragmites communis</i>	●	○
<i>Carex lasiocarpa</i>	■	□
<i>Carex elata</i>	▲	△
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	▼	▽
<i>Heleocharis uniglumis</i>	•	◊
<i>Juncus alp.-fuscoater</i>	x	
<i>Molinia coerulea</i>	+	+

Remarque: les points situés au voisinage de l'origine des axes des coordonnées ne sont pas reportés.

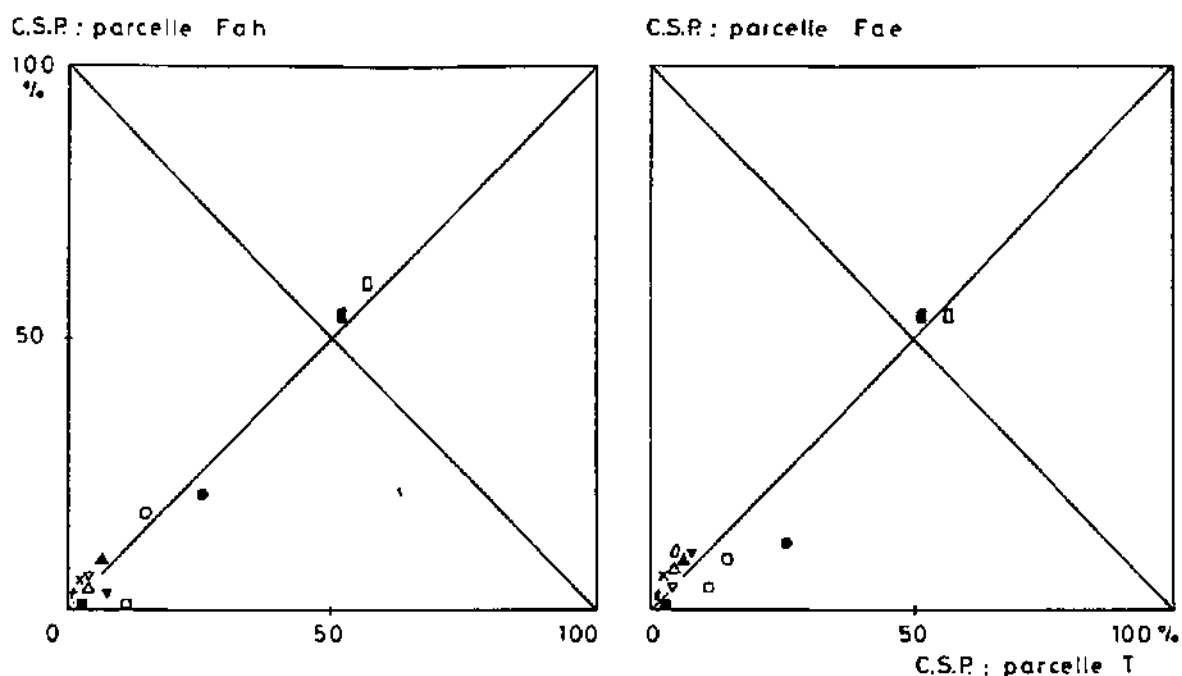


Fig. 70 Variation des contributions spécifiques présences (C.S.P.) dans les parcelles fauchées, en fonction des contributions spécifiques présences correspondantes de la parcelle témoin, dans l'essai de fauchage de la station CE-pan. (bloc I - *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*)

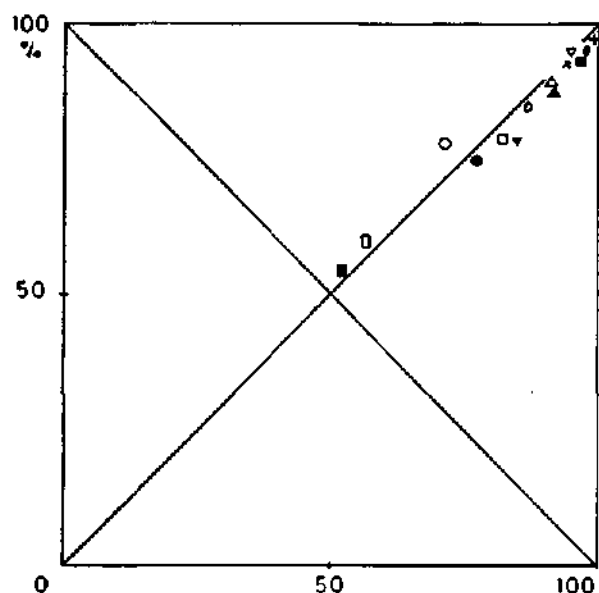
Légende:

T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal ; FAE = fauchage annuel estival

	1985	1986
<i>Carex panicea</i>	■	□
<i>Phragmites communis</i>	●	○
<i>Carex lasiocarpa</i>	■	□
<i>Carex elata</i>	▲	△
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	▼	▽
<i>Heleocharis uniglumis</i>	●	○
<i>Juncus alp.-fuscoater</i>	x	
<i>Molinia coerulea</i>	+	+

Remarque: les points situés au voisinage de l'origine des axes des coordonnées ne sont pas reportés.

C.S.P. cumulées:parcelle Fah



C.S.P. cumulées:parcelle Fae

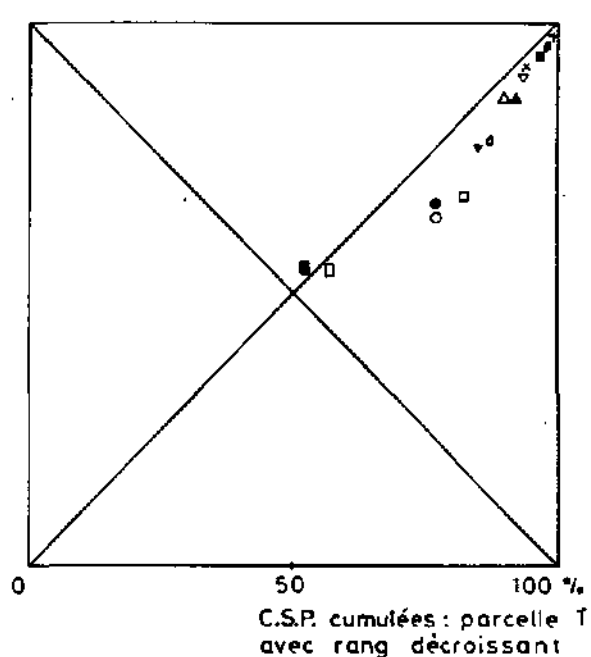


Fig. 71 Variation des contributions spécifiques présences (C.S.P.) cumulées dans les parcelles fauchées, en fonction des contributions spécifiques présences cumulées correspondantes de la parcelle témoin (rang décroissant des C.S.P. selon la parcelle témoin), dans l'essai de fauchage de la station CE-pan. (bloc I - *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*)

Légende: voir Fig. 70

b) Contribution spécifique contact de *Phragmites communis* (Tabl. 55):

Les contributions spécifiques contacts des strates B (50 cm), C (80 cm) et BC (somme des strates B et C) sont significativement différentes selon les traitements.

Le Tabl. 55 montre que les contributions spécifiques contacts dans la strate BC sont toujours plus faibles dans les parcelles témoins, et toujours plus importantes dans celles qui sont fauchées en été (nombreux rejets).

c) Contribution spécifique contact de *Carex elata* (Tabl. 56):

La contribution spécifique contact dans la strate B est en général significativement différente selon les traitements.

Le Tabl. 56 montre que cette contribution est supérieure dans les parcelles témoins, par rapport aux parcelles fauchées annuellement.

d) Nombre de contacts total, sans distinction d'espèce (Fig. 72 et 73):

Le nombre de contacts total représente essentiellement l'effet de *Schoenus nigricans*, puisque cette espèce domine la végétation (voir également Fig. 74). Les Fig. 72 et 73 montrent, pour les parcelles du bloc I, qu'avec le procédé témoin, le nombre de contacts dans les strates A et B est supérieur (mais l'effet traitement n'est généralement significatif que pour la strate BC - voir Tabl. 53). Cependant, la part relative de la strate A est plus faible dans la parcelle témoin. Dans la parcelle fauchée en été, la végétation est particulièrement basse (en 1986, plus de 90 % des contacts sont enregistrés dans la strate basse).

e) Variation des contributions spécifiques contacts (C.S.C.abc) dans les parcelles fauchées, en fonction des contributions spécifiques contacts correspondantes dans les parcelles témoins (Fig. 74 et 75):

Ces relations sont représentées à l'aide des Fig. 74 et 75, pour les parcelles du bloc I et pour les années 1985 et 1986. Bien que les différences ne soient que rarement significatives statistiquement, les résultats montrent néanmoins la variabilité selon les années, spécialement pour les genres *Schoenus* et *Molinia*, en particulier pour la parcelle fauchée en hiver.

12.7 RELEVES DE VEGETATION PAR ESTIMATION DU RECOUVREMENT

L'ensemble des relevés de végétation par estimation du recouvrement a été mis en valeur, pour chaque essai, par l'analyse en composante principale. Ceci permet de suivre, sur les plans factoriels (Fig. 76 et 77), l'évolution floristique au cours du temps, dans les 9 parcelles.

A) Essai de fauchage de la station CE-pan.

La Fig. 76 montre une évolution opposée entre les parcelles fauchées annuellement et les parcelles témoins. Cette opposition est réalisée par l'axe factoriel 1, qui sépare les parcelles fauchées - caractérisées par une contribution (en % de recouvrement) plus importante de *Galium palustre*, *Carex*

PARAMETRES STRUCTURAUX	A		B		C		BC		ABC		C.S.C. a		C.S.C. b		C.S.C. c		C.S.C. bc		C.S.C. abc	
	t	b	t	b	t	b	t	b	t	b	t	b	t	b	t	b	t	b	t	b
Schoenus nigr. + ferr.	-	-	***	+	**		***		-	-	-	-	**	+	*		**	+	-	-
1983																				
1984																				
1985																				
1986																				
Phragmites communis	-	-	*	*	*	*	+	+	-	-	-	-	*	*	*	*	*	*	-	-
1983																				
1984																				
1985																				
1986																				
Molinia coer. + litt.	+	*	+	+	*	*			+	+	***	*	*	*	*	*	*	*	*	*
1983																				
1984																				
1985																				
1986																				
Cladium mariscus	-	-			*				-	-	-	-	*	*	*	*	*	*	-	-
1983																				
1984																				
1985																				
1986																				
Carex elata	-	*					+	+	-	-	-	-	*	*	*	*	*	*	*	*
1983																				
1984																				
1985																				
1986																				
Total des espèces	-	*	***	+	*	*	*	*	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-
1983																				
1984																				
1985																				
1986																				

Légende : *** = hautement significatif (seuil 0,1 %)
 ** = hautement significatif (seuil 1 %)
 * = significatif (seuil 5 %)
 + = peu significatif (seuil 10 %)
 t = effet traitement
 b = effet bloc
 - = pas de mesure
 (voir explication des paramètres structuraux dans le texte)

Tabl. 53 Analyse de variance des relevés de structure par la méthode des points quadrats dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal. : espèces avec tendances significatives

Tabl. 54 Analyse de variance du nombre de contacts de *Schoenus nigricans* + *ferrugineus* dans la somme des strates B et C (BC) de l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION trait. bloc (t) (b)	EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
		t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	***	79,11	-38,89	-40,22	16,11	-7,55	-8,55	79,22
1984		0,89	1,55	-2,45	-10,11	12,55	-2,45	75,78
1985	+	24,00	-7,66	-16,33	-4,00	4,00	0	37,33
1986		21,89	6,56	-28,44	-9,11	8,23	0,89	63,44

Tabl. 55 Analyse de variance de la contribution spécifique contact de *Phragmites communis* dans la somme des strates B et C (C.S.C.bc) de l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION trait. bloc (t) (b)	EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
		t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	*	-13,24	2,94	10,29	-3,90	-0,94	4,83	21,30
1984	**	-9,44	2,86	6,58	-3,41	-1,46	4,88	15,17
1985	*	-19,93	4,18	15,76	2,21	-0,44	-1,76	34,66
1986	**	-9,93	-4,51	14,45	6,81	-5,68	-1,12	26,60

Tabl. 56 Analyse de variance de la contribution spécifique contact de *Carex elata* dans la strate 8 (C.S.C.b) de l'essai de fauchage de la station OS-Gal.

ANNEE	NIVEAU DE SIGNIFICATION trait. bloc (t) (b)	EFFET SUR LA MOYENNE GENERALE						MOYENNE GENERALE (M)
		t1	t2	t3	b1	b2	b3	
1983	***	0,66	-0,33	-0,33	0,02	-0,02	0,01	0,33
1984		0,72	-0,46	-0,24	-0,46	0,10	0,37	0,46
1985	+	2,52	-0,91	-1,63	-0,30	0,12	0,16	1,63
1986	+	2,10	-0,92	-1,18	-0,96	0,22	0,74	1,18

t1 = témoin (T); t2 = fauchage annuel hivernal (FAH); t3 = fauchage annuel estival (FAE); t4 = fauchage triennal hivernal (FTR) (non compris dans l'analyse de variance, mais représenté sur le graphique pour comparaison)

*** = hautement significatif (seuil 0,1 %)

** = hautement significatif (seuil 1 %)

* = significatif (seuil 5 %)

+ = peu significatif (seuil 10 %)

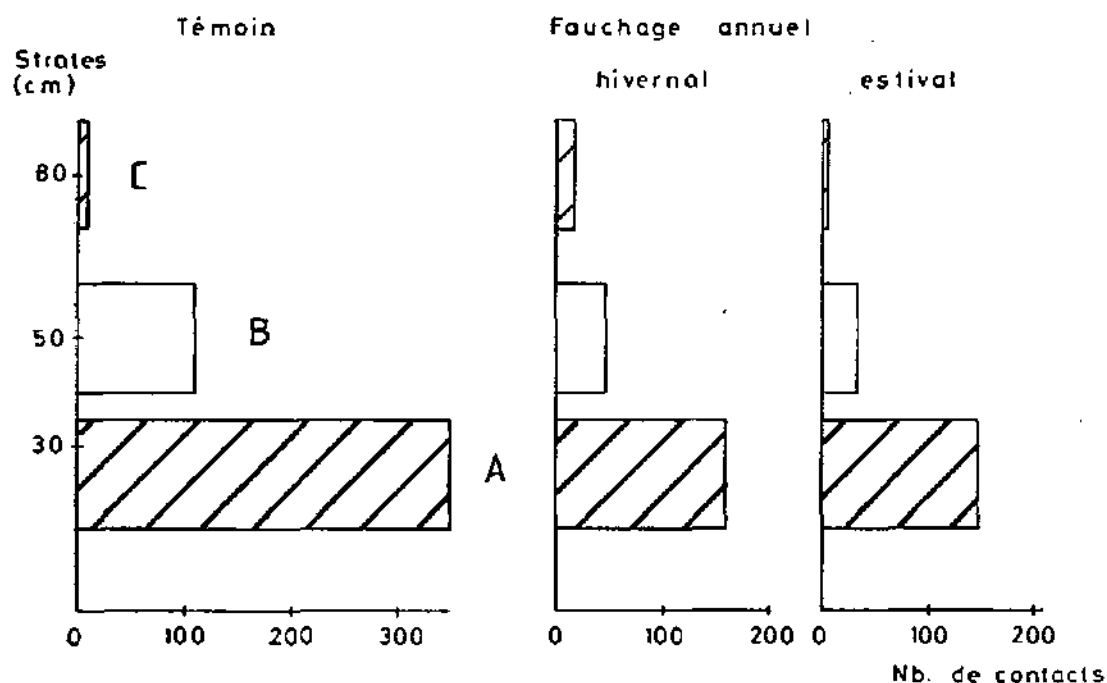


Fig. 72 Répartition du nombre de contacts total (sans distinction d'espèces) dans les 3 strates de végétation de l'essai de fauchage de la station OS-Gal. (bloc I - *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* - 1985)

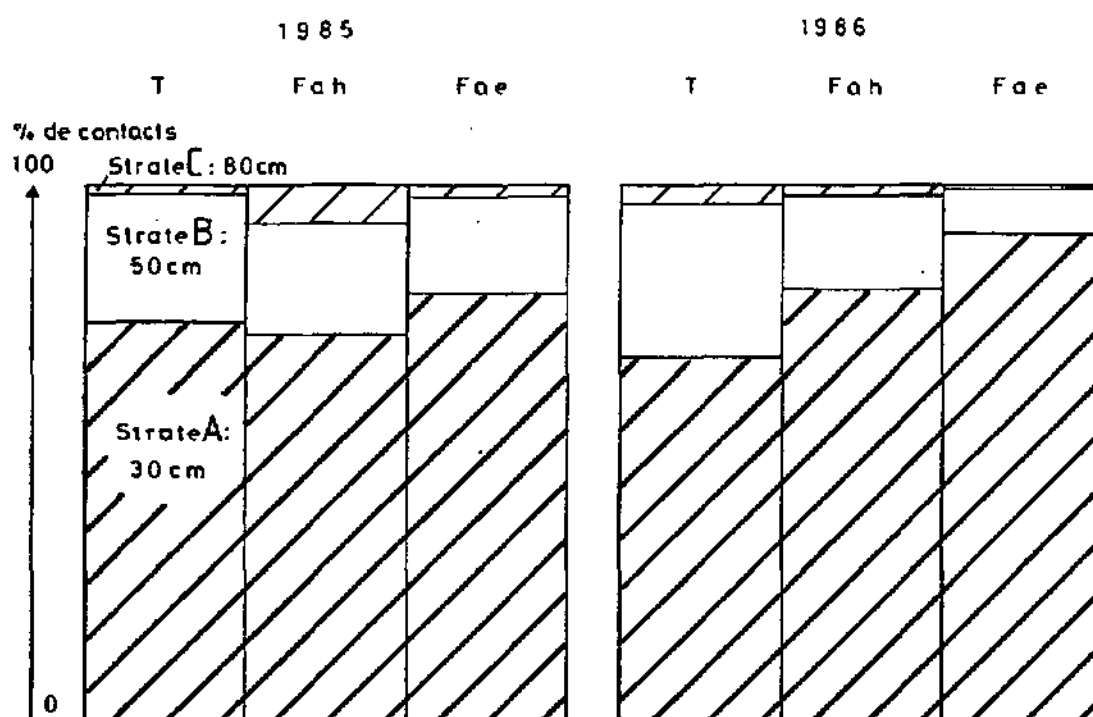


Fig. 73 Répartition du nombre de contacts total en % (sans distinction d'espèces) dans les 3 strates de végétation de l'essai de fauchage de la station OS-Gal. (bloc I - *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre*) (T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal; FAE = fauchage annuel estival)

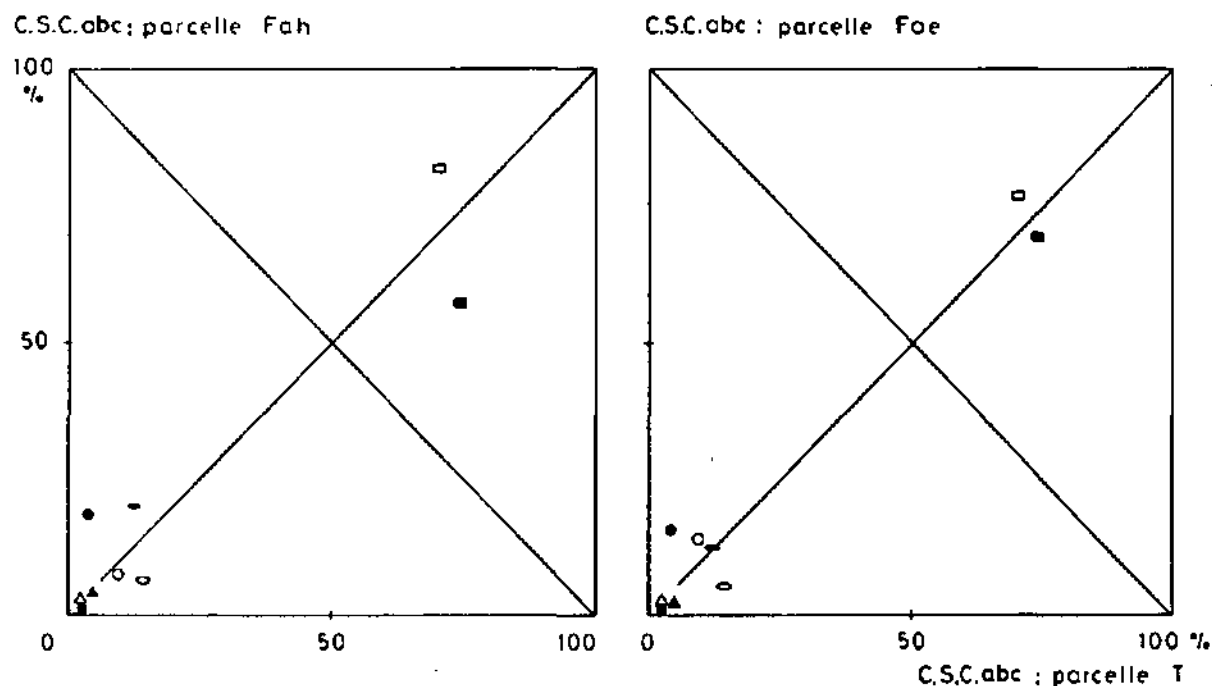


Fig. 74 Variation des contributions spécifiques contacts (C.S.C.abc) dans les parcelles fauchées, en fonction des contributions spécifiques contacts correspondantes de la parcelle témoin, dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal. (bloc I - *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre*)

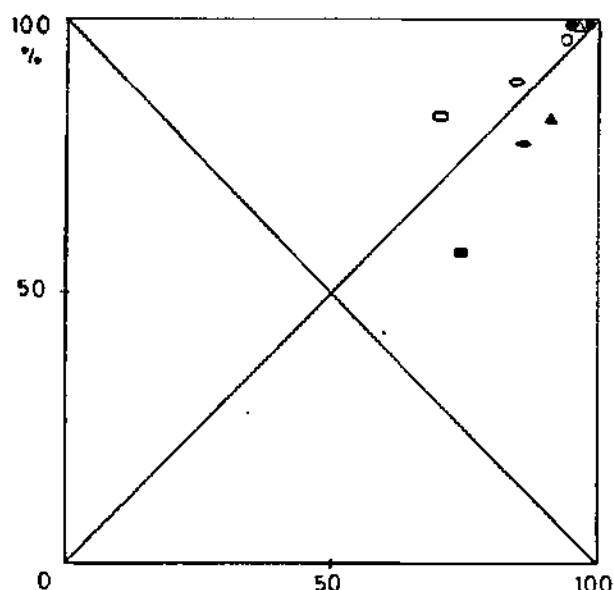
Légende:

T = témoin; FAH = fauchage annuel hivernal; FAE = fauchage annuel estival

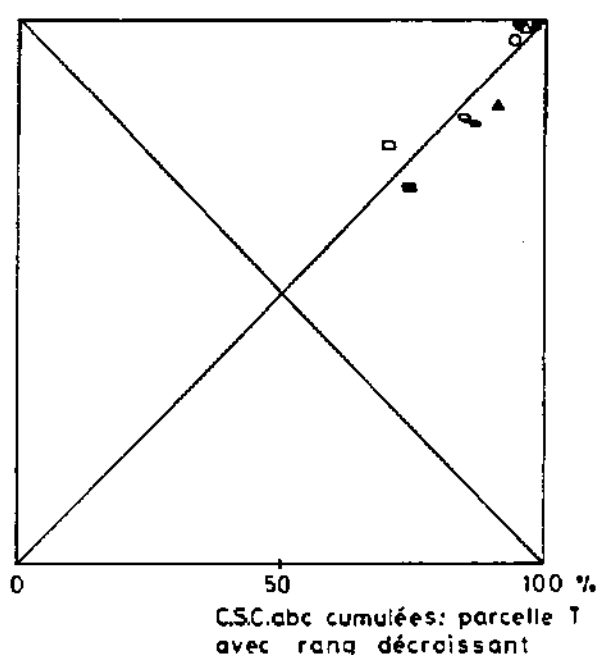
	1985	1986
<i>Schoenus nigr.</i> + <i>ferr.</i>	■	□
<i>Molinia coer.</i> + <i>litt.</i>	●	○
<i>Phragmites communis</i>	●	○
<i>Carex elata</i>	▲	△
<i>Carex panicea</i>	■	

Remarque: les points situés au voisinage de l'origine des axes des coordonnées ne sont pas reportés.

C.S.C.abc cumulées: parcelle Fah



C.S.C.abc cumulées: parcelle Fae



C.S.C.abc cumulées: parcelle T
avec rang décroissant

Fig. 75 Variation des contributions spécifiques contacts (C.S.C.abc) cumulées dans les parcelles fauchées, en fonction des contributions spécifiques contacts cumulées correspondantes de la parcelle témoin (rang décroissant des C.S.C.abc selon la parcelle témoin), dans l'essai de fauchage de la station OS-Gal. (bloc I - Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre)

Légende: voir Fig. 74

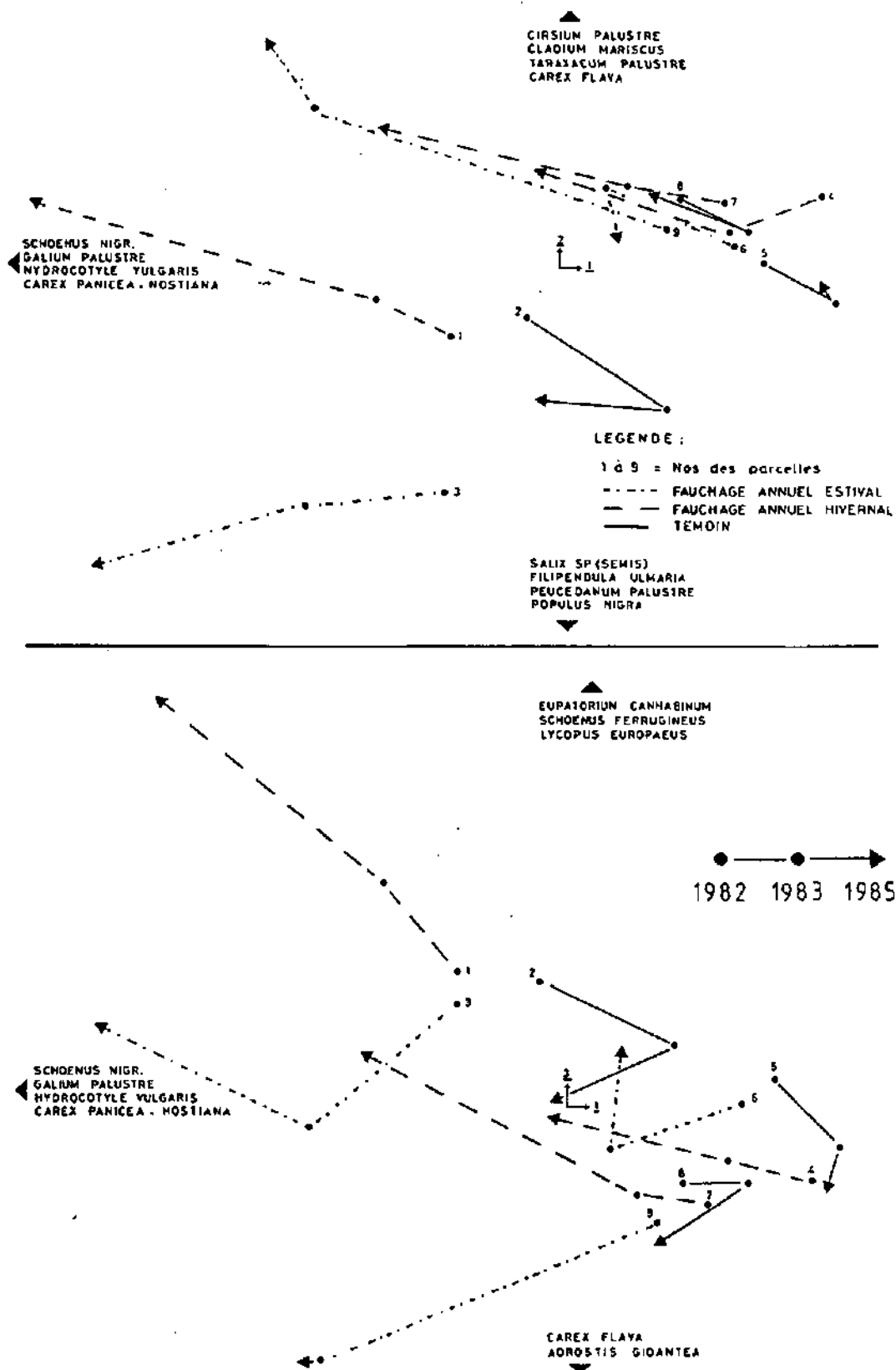


Fig. 77 Analyse en composantes principales des relevés de végétation (% de recouvrement) des parcelles de l'essai de fauchage de la station OS-Gal. (Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à Galium palustre). (plan 1/2 = 56 %, plan 1/3 = 51 % - les espèces indiquées sont celles qui contribuent le plus aux axes factoriels - les flèches indiquent les relevés des années 1982, 1983 et 1985.)

panicea + Hostiana, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Phragmites communis*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Juncus alp.-fuscoater* et *Heleocharis uniglumis* - des parcelles témoins, marquées par la faible contribution des espèces précitées. Les axes 2 et 3 mettent surtout en évidence l'hétérogénéité floristique des blocs (par. ex. les parcelles 7, 8 et 9 du bloc III, le plus sec).

Les deux procédés du fauchage annuel (estival + hivernal) ne sont pas (encore!) différenciés avec cette méthode.

B) Essai de fauchage de la station OS-Gal.

La Fig. 77 montre, comme dans le cas précédent, une évolution opposée entre les parcelles fauchées annuellement et les parcelles témoins. Cette opposition est illustrée par l'axe factoriel 1. Les parcelles fauchées présentent une contribution plus importante de *Schoenus nigricans*, *Galium palustre*, *Hydrocotyle vulgaris* et *Carex panicea* + *Hostiana*, tandis que c'est l'inverse qui se passe dans les parcelles témoins. On remarque, à cet égard, que les parcelles 4, 5 et 6 du bloc II, qui est le plus humide, réagissent moins fortement aux traitements.

L'hétérogénéité floristique des blocs est spécialement bien mise en évidence par les axes 2 et 3 (par. ex. les parcelles 1, 2 et 3 du bloc I, qui est le plus sec).

Les deux procédés du fauchage annuel (estival + hivernal) ne sont pas (encore!) différenciés avec cette méthode.

13 SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE DU TRAVAIL

A) Généralités

Dans la deuxième partie de ce travail, nous avons essayé de mesurer les effets du fauchage sur la végétation, en comparant le fauchage annuel hivernal, le fauchage annuel estival et le fauchage triennal hivernal au procédé sans intervention humaine (témoin).

Le concept méthodologique de l'étude est illustré par la Fig. 49. Il faut rappeler, ici, que nous avons opté pour une approche méthodologique variée, de façon à obtenir, par des méthodes complémentaires, un maximum d'informations sur les changements de végétation (flore, structure, vitalité).

Les deux essais de fauchage ont été installés dans le *Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea* (station CE-pan.), et dans l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre* (station OS-Gal.). Le plan des essais est donné dans les Fig. 50 et 51, celui des parcelles dans la Fig. 52.

Les résultats présentés dans ce travail doivent être considérés comme des effets à court terme et sont à interpréter avec prudence. Le suivi de ces essais durant quelques années encore sera absolument nécessaire pour assurer ces résultats. En outre, seul un délai d'une dizaine d'années au moins pourra laisser entrevoir la possibilité de mesurer les effets du fauchage sur les facteurs de l'environnement. C'est pour ces raisons que nous n'avons interprété ces résultats que sommairement, en choisissant de ne présenter presque exclusivement que les tendances significatives au sens statistique.

Les principaux résultats figurent dans le Tabl. 57.

On constate, de façon générale, que le procédé du fauchage annuel hivernal est le plus favorable à la vitalité (nombre d'individus, floraison, biomasse) des espèces étudiées, alors que le procédé témoin est nettement le plus défavorable (ce qui s'explique notamment par la présence d'une litière étouffante, l'absence de lumière au sol et le réchauffement difficile de ce dernier).

Le procédé du fauchage triennal hivernal présente des conditions proches, mais un peu moins favorables tout de même, de celles du fauchage annuel hivernal, excepté pour ce qui est du nombre d'inflorescences de *Molinia (coerulea et littoralis)* et *Juncus alp.-fuscoater* (dans la station CE-pan.).

Le procédé du fauchage annuel estival présente des caractéristiques intermédiaires, mais avec quelques particularités qu'il est nécessaire de mentionner: il est très favorable à la floraison de *Juncus alp.-fuscoater* et à la biomasse d'*Heleocharis uniglumis* (station CE-pan. dans les deux cas), mais très défavorable à la floraison de *Phragmites communis* (beaucoup de rejets stériles). Pour ce dernier procédé, on peut dire que la végétation profite de l'évacuation de la litière lors du fauchage, mais souffre d'être coupée en été, quand la sève est encore dans les parties aériennes des plantes (et que d'éventuels recyclages internes ne peuvent avoir lieu au début de l'automne).

Quant à la structure de la végétation, on peut dire qu'elle est surtout très différente selon que la végétation est fauchée (avec évacuation de la phytomasse) ou non. La plupart des espèces développent des organes aériens plus longs en présence de litière pluriannuelle, ce qui a pour conséquence une structure verticale plus élevée de la végétation. Cette structure différente, de même que la présence de litière pluriannuelle, peut avoir des incidences sur la faune (avifaune et Arthropodes en particulier).

B) Considérations sur les méthodes

Comme nous l'avions déjà mentionné plus haut, les méthodes choisies sont complémentaires et apportent, par conséquent, des informations différentes. Pour certaines d'entre elles, les informations se recoupent tout à fait logiquement. A cet égard, on peut signaler les travaux de POISSONET et POISSONET (1969), dans lesquels sont donnés un certain nombre de comparaisons de méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes.

Les relevés de végétation par estimation du recouvrement correspondent à une méthode subjective, donc peu fiable dans le cadre de notre étude, du moins à court terme et pour les espèces dominantes (voir à ce propos JEANGROS 1981). Toutefois, l'information sur la composition floristique (liste floristique avec présence/absence) fait exception et peut être utilisée avec profit, mais probablement à plus long terme.

Les relevés de structure par la méthode des points-quadrats offrent l'avantage d'une grande objectivité (sondages systématiques et reproductibles, donc indépendants de l'utilisateur). Ils apportent une bonne indication quantitative pour les espèces fréquentes, mais aléatoire pour les espèces peu nombreuses (voir à ce propos JEANGROS 1981). En outre, cette méthode permet, lorsqu'elle est employée avec des strates, de mettre en évidence la structure verticale de la végétation. Elle peut constituer, de plus, une méthode indirecte non destructive de la mesure de la biomasse (voir à ce propos JONASSON 1983). Les

Tabl. 57 Principales tendances observées dans les essais de fauchage

OBSERVATIONS	STATION CE-PAN.				STATION OS-GAL.			
	T	FAH	FAE	FTR	T	FAH	FAE	FTR
Feuilles d' <i>Hydrocotyle vulgaris</i>	--	++	+/-	+	--			
Inflorescences de <i>Juncus alp.-fuscoater</i>	--	+	++	--				
Inflorescences de <i>Carex panicea</i>	--	++	+/-	++				
Inflorescences de <i>Phragmites communis</i>	+/-	++	--	+/-	+/-	++	--	+/-
Tiges de <i>Phragmites communis</i>	--	-	++	+/-	--	+/-	++	+/-
Inflorescences de <i>Molinia coerulea</i> 1)	--	++	+	--				
Plantes de <i>Lysimachia vulgaris</i> 1)		++						
Plantes de <i>Lathyrus paluster</i> 1)		+						
Inflorescences de <i>Carex elata</i> 1)	--	+	+					
Inflorescences de <i>Schoenus nigricans</i>					--	++	-	+/-
Inflorescences de <i>Molinia coer.</i> + litt.					--	++	++	+/-
Plantes de <i>Lythrum salicaria</i> 2)							-	
Plantes d' <i>Orchis incarnata</i> 2)					+			
Diamètre des tiges de <i>Phragmites com.</i>	++	++	--	++	++	++	--	++
Biomasse de <i>Phragmites communis</i>	-	++	-		-	+	+/-	
Biomasse d' <i>Heleocharis uniglumis</i>	-	+/-	+					
Biomasse totale (sans <i>Phragmites communis</i> et <i>Cladium mariscus</i>)	--	+/-	+/-		--	++	+/-	
Densité relative des organes vivants:								
- strate haute	++	↓	↓		++	↓	↓	
- strate moyenne	↑	++	++		++	++	++	
- strate basse								

Légende:

- + et ++ = tendance à l'augmentation
- et -- = tendance à la diminution
- +/- = fluctuant de + à -, ou intermédiaire
- 1) résultats incertains pour la station CE-pan.
- 2) résultats incertains pour la station OS-Gal.

lois d'organisation communautaire qui peuvent être dérivées à partir des relations entre paramètres structuraux ne sont pas développées dans ce travail, en raison du manque de signification statistique des résultats. Cette exploitation des résultats devra être abordée à moyen terme, lorsque les effets des traitements seront mieux assurés au sens statistique.

Le comptage de plantes ou de parties de plantes permet de mesurer la vitalité des espèces. Cette méthode est, de plus, particulièrement utile pour quantifier le comportement des espèces peu fréquentes, qui sont sous-estimées par la méthode des points-quadrats, et mal estimées par celle de l'estimation du recouvrement.

La morphométrie de *Phragmites communis* constitue une méthode de mesure de la vitalité adaptée à la stratégie de croissance de cette espèce, dont on sait qu'elle est peu propice au relevé par estimation du recouvrement ou par points-quadrats.

La phénologie peut apporter de nombreuses informations sur les espèces et la végétation (voir à ce propos KREEB 1954, BALATOVA-TULACKOVA 1970, 1971 et DIERSCHKE 1972). Dans notre cas, nous devons constater que la végétation se prête mal à une méthode semi-quantitative, et qu'il serait préférable de combiner les stades phénologiques des différentes espèces avec le comptage du nombre d'individus, comme l'a fait KRUESI (1981) (mais l'investissement en temps deviendrait alors énorme). De plus, les espèces sont souvent rares ou présentes avec une vitalité réduite, ce qui n'est guère propice aux observations phénologiques.

Quant à la mesure de la biomasse, elle peut constituer une méthode de référence si les espèces sont triées. Sa mesure devient indispensable dès lors qu'on aborde l'étude des cycles biogéochimiques (objectif à moyen terme).

En résumé, on peut dire qu'à l'exception de la phénologie, toutes les méthodes employées sont susceptibles d'apporter de précieuses informations lors de l'observation du changement de la végétation au cours du temps. Néanmoins, le comptage de plantes ou de parties de plantes, la morphométrie de *Phragmites communis* et les relevés de structure par la méthode des points constituent des techniques fiables et "payantes" à court terme. Ces mesures devraient absolument être poursuivies, si possible toutes les années, puisque certaines espèces modifient leur comportement d'une année à l'autre (p. ex. *Schoenus nigricans* et *Phragmites communis*). Les relevés de végétation par estimation du recouvrement ainsi que les mesures de biomasse pourraient être envisagées avec un rythme biennal ou triennal, mais durant un laps de temps plus important (moyen et long terme), en parallèle avec une observation fine des facteurs de l'environnement (pédogenèse et formes d'humus, hydrodynamique, microclimat, cycles biogéochimiques et rôle de la repousse estivale dans le procédé du fauchage annuel d'été, etc.).

* * * * *
* * *

14 CONCLUSIONS GENERALES POUR LA GESTION ET LA PROTECTION DES MARAIS NON BOISES

A) Objectifs et principes généraux

Selon le plan de protection et d'aménagement de la rive sud du lac de Neuchâtel (LSPN/WWF 1980), l'objectif général de la protection de la nature est la conservation des milieux naturels dans leur état et leurs dimensions actuels avec

- priorité accordée aux marais non boisés par rapport aux autres milieux,
- priorité accordée aux milieux les plus humides.

Les principaux phénomènes qui vont à l'encontre des objectifs de la protection de la nature sont

- une forte pression socio-économique,
- l'érosion des rives,
- l'atterrissement et l'embroussaillage des marais.

Parmi les facteurs écologiques responsables de cette dégradation (ou qui l'accélèrent), on doit citer prioritairement

- le régime hydrique (nappes et lac),
- l'eutrophisation des eaux du lac,
- le manque d'entretien des marais.

La question de l'entretien des marais est donc complexe puisqu'il s'agit à la fois

- d'empêcher une évolution naturelle vers la forêt, et
- de contrôler quelques activités humaines, dont certaines sont bénéfiques et agissent contre l'évolution naturelle des marais (fauchage qui permet de maintenir certaines associations végétales), alors que d'autres, au contraire, sont négatives et accélèrent encore le phénomène naturel de l'atterrissement (eutrophisation des eaux du lac et diminution de ses fluctuations).

De plus, comme l'a montré ce travail, la diversité des milieux est grande, et les problèmes d'entretien doivent s'y poser en termes nuancés.

Pour la rédaction de ce chapitre, nous partons du principe que la régulation du niveau du lac joue certes un rôle important, mais qu'il n'est pas possible de la modifier de façon très importante (il en va de même, du moins à moyen terme, pour l'eutrophisation de l'eau), en raison du contexte historique et économique. De toute manière, un retour aux conditions d'avant la deuxième Correction des eaux du Jura ne serait théoriquement pas souhaitable, car cela pourrait engendrer une évolution régressive et une disparition temporaire de certains milieux, ce qui irait à l'encontre des objectifs fixés (LSPN/WWF 1980). Dans ces conditions, la lutte pour la sauvegarde des marais passe inévitablement par les techniques du fauchage, du débroussaillage, du recrusage d'étangs et de la création de nouveaux bancs de sable.

La solution de l'entretien se trouve donc dans une intervention intégrée tenant compte des différentes contraintes écologiques, socio-économiques et techniques. Dans ce chapitre nous n'aborderons que l'aspect écologique, en mettant l'accent sur les prairies marécageuses.

Une bonne cartographie des groupements végétaux, des types de sols ainsi que des types de nappes et des niveaux topographiques - cartes écologiques - est un préalable indispensable à cette gestion intégrée. Elle constitue, en outre, une base de travail pour l'indispensable surveillance scientifique de l'entretien (et qui est complémentaire à notre travail).

Enfin, les propositions faites dans ce chapitre résultent d'une analyse de la situation écologique actuelle, et en particulier de l'étude détaillée de quelques groupements végétaux de référence (considérés comme représentatifs d'un stade écologique plus ou moins stable) durant les années 1983 à 1986.

B) Propositions pratiques

a) Priorité des milieux:

En ce qui concerne les prairies marécageuses, le problème de la conservation se pose de façon plus urgente dans l'aile sèche de la succession (*Orchio-Schoenetum nigricantis* et *Molinietum coeruleae*), où les associations végétales s'embroussaillent rapidement. Dans l'aile humide de la succession (*Caricetum elatae*), l'évolution est plus lente en raison de l'action très sélective de l'hydromorphie. Les milieux avec une nappe élevée et très stable (p. ex. *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* et *Cladietum marisci* sur tourbe) sont les plus stables et s'embroussaillent difficilement.

b) Régulation du niveau du lac:

Le niveau du lac agit sur les nappes soit par les inondations directes, soit par l'intermédiaire des flux dans les sédiments. Son niveau devrait être réglé de façon à provoquer l'inondation permanente ou temporaire des groupements végétaux de la série évolutive infra-aquatique (voir Fig. 18 ainsi que points 5.5 et 6.6). En particulier, la durée d'inondation du *Caricetum elatae* (y c. la variante sèche à *Carex panicea*) et des groupements du *Cladietum marisci*, qui s'y rattachent écologiquement (voir Fig. 18 ainsi que points 5.4.2 et 5.5), devrait dépasser 40% pendant la période de végétation.

L'inondation directe par le lac doit être maintenue, si possible au printemps, mais dans tous les cas durant la période de végétation. A cet égard, il est préférable de prolonger la période d'inondation directe par le lac, plutôt que d'augmenter le niveau des crues, ceci pour éviter de perturber l'avifaune nicheuse.

En l'absence de cartes écologiques, il n'est pas possible d'indiquer précisément les cotes que devrait atteindre le lac, puisque la diversité écologique des milieux (liée notamment aux différences d'altitude), est très grande. Néanmoins, la Fig. 23 nous autorise à penser que le battement du lac devrait aller, durant la période de végétation (avril à octobre), de 429,30 - théoriquement, inondation permanente des étangs - à 429,80 - théoriquement, inondation directe par le lac des variantes à *Phalaris arundinacea* et à *Carex panicea* du *Caricetum*

elatae, ainsi que des groupements affiliés du Cladietum marisci - avec un niveau moyen le plus élevé possible. Un niveau bas en hiver faciliterait l'entretien des marais.

Ces conditions seraient également favorables aux groupements végétaux de la série supra-aquatique (Orchio-Schoenetum nigricantis et Molinietum coerulescens - voir Fig. 18), puisqu'elles assureraient des niveaux de nappe élevés durant la saison de végétation, tout en limitant les inondations directes par le lac.

Il semblerait, d'autre part, que les crues ne devraient pas intervenir en mars en raison des dégâts qu'elles occasionnent aux roselières (jeunes pousses).

Les groupements végétaux situés sur les dômes de molasse sont indépendants du lac, et leur conservation ne dépend donc pas de la régulation du niveau du lac. Il en va de même, dans une certaine mesure, pour les milieux où se forme de la tourbe (Caricetum elatae, var. à Carex lasiocarpa et Cladietum marisci sur tourbe).

En revanche, certaines zones se situent à une altitude critique depuis la deuxième Correction des eaux du Jura (voir point 6.4.3). Les cartes écologiques, qui permettraient de les localiser et de les caractériser avec précision, devraient permettre d'estimer les chances d'une conservation de ces milieux, avec un certain type de régulation du lac (et pourraient, à la rigueur, orienter la gestion vers d'autres techniques, comme par exemple le recreusage d'étangs).

Si l'on tient compte, encore, des contraintes faunistiques (voir le rapport Matthey, publié par le Service de la Conservation de la faune vaudoise, ainsi que le Journal des Grèves No 10, bulletin d'information du Groupe d'étude et de gestion des rives du lac de Neuchâtel), on peut (provisoirement, en l'absence de cartes écologiques) proposer les directives suivantes pour la régulation du niveau du lac:

- de mi-février à fin mars, cote de 429,30 au minimum (accès aux étangs pour la fraie du brochet), avec limitation des crues (protection des roselières),
- d'avril à mi-août, cote de 429,60 au minimum, avec élévation maximale de 20 cm de début mai à mi-juillet (nidification de l'avifaune et inondation directe d'une partie des marais),
- de mi-août à mi-octobre, cote minimale de 429,30 et cote maximale de 429,60 (nappe élevée dans les marais et libération des nouveaux bancs de sable aménagés dans cette tranche d'altitudes),
- de mi-octobre à mi-février, cote inférieure à 429,30 (pour faciliter l'entretien des marais, et en particulier le fauchage hivernal).

c) Fauchage de la végétation:

L'intérêt du fauchage se pose en termes un peu différents selon les milieux.

Dans le cas des associations végétales humides et régulièrement inondées par le lac (série infra-aquatique: essentiellement Phragmitetum communis, Caricetum elatae, var. à Phalaris arundinacea et Cladietum marisci apparenté - voir Fig. 18), le fauchage doit se faire principalement dans un but d'épuration des eaux du lac (cette question mériterait d'être étudiée du point de vue quantitatif). Cela veut dire qu'il faut faucher pour exporter les éléments nutritifs apportés par le lac, ce qui empêche leur remise en circulation lors de

la décomposition des litières (voir également points 8.5.4; 10.3 et 10.5.3). Par le fauchage de cette végétation on évite aussi, à terme (et surtout dans les milieux faiblement inondés par le lac), l'évolution vers la pseudoroselière (voir aussi point 10.3: concept d'efficacité des cycles biogéochimiques selon SHAVER ET MELILLO 1984).

Dans le cas des milieux plus secs (série évolutive supra-aquatique: essentiellement *Orchio-Schoenetum nigricantis* et *Molinietum* - voir Fig. 18), le fauchage doit empêcher à la fois l'embroussaillage et l'autofumure qui pourraient entraîner, à plus ou moins brève échéance, un changement de composition floristique (voir aussi points 7.3, 7.5.2 et 10.3).

Comme l'ont montré nos essais pour deux groupements de l'aile sèche de la succession (*Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* et *Orchio-Schoenetum nigricantis*, var. à *Galium palustre*), le fauchage augmente la vitalité des espèces. A cet égard, le fauchage annuel hivernal représente un procédé idéal du point de vue écologique. Si le rythme annuel ne peut être atteint pour des raisons techniques ou financières, le rythme biennal ou triennal, mais avec un fauchage en hiver, peut constituer une alternative satisfaisante. Le fauchage estival, qui ne représente pas un procédé très favorable à long terme (du moins quand il est annuel), est vraisemblablement plus dommageable pour les groupements végétaux secs (*Caricion davallianae* et *Molinion*) que pour les groupements humides (*Magnocaricion* et *Phragmition*), car il empêche le recyclage interne à la fin de l'été (voir points 7.3, 10.3 et 10.5.3).

Pour les groupements de l'aile humide de la succession (essentiellement *Phragmitetum communis*, *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea* et *Cladietum marisci* affilié), un rythme de fauchage triennal est très certainement suffisant pour conserver une bonne vitalité du milieu (mais la fonction d'épuration des eaux nécessiterait évidemment un fauchage annuel).

Dans les milieux à nappe élevée et stable où se forme de la tourbe, le fauchage ne constitue pas une priorité. L'accumulation de matière organique étant principalement souterraine (voir point 9.5.3), l'entretien devrait plutôt s'orienter vers le rajeunissement des sols par le creusage d'étangs.

Contrairement à ce que l'on croit généralement, le fauchage ne provoque pas un mélange des associations. Cette idée est née de l'observation du changement de composition floristique dans les groupements du *Cladietum marisci*, consécutivement au fauchage. Mais puisque cette végétation est considérée comme un stade d'envahissement du *Caricetum elatae* et, dans une certaine mesure, aussi de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* (voir point 5.5 et Fig. 18), et que *Cladium mariscus* souffre du fauchage (en enlevant la minéralomasse aérienne qui "hiverné" dans les parties vertes, on réduit le pouvoir compétitif de cette espèce - voir point 10.5.2, ainsi que GODWIN 1929, 1941, GODWIN ET BHARUCHA 1932), on peut alors interpréter cette diversification floristique de manière différente. Le fauchage provoque simplement la régression de *Cladium mariscus*, ce qui permet aux espèces envahies de reprendre de la vitalité (modification des conditions de lumière et de température). En ce sens, le fauchage du *Cladietum marisci* doit être encouragé.

d) Débroussaillage:

Puisque l'embroussaillage ne peut raisonnablement pas être combattu par une augmentation drastique du niveau des nappes et, corrélativement, du niveau du lac, le débroussaillage constitue alors une technique obligatoire. Il doit être effectué prioritairement et inlassablement (coupe des rejets de souche) dans les groupements de l'aile sèche de la succession, pour éviter une accélération de l'assèchement et une disparition des espèces palustres herbacées. L'effet différentiel d'une intervention estivale ou hivernale reste à déterminer (sensibilité des espèces).

e) Recreusage d'étangs:

Cette mesure est nécessaire à long terme pour provoquer un rajeunissement des groupements végétaux (et des communautés vivantes en général) où il y a réellement atterrissement (voir également point 9.5.3). Il est à effectuer principalement dans les variantes humides du *Caricetum elatae* (var. à *Phalaris arundinacea* et var. à *Carex lasiocarpa*).

f) Brûlage:

Du point de vue de l'écologie végétale, cette technique pourrait être favorable (à intervalle de plusieurs années) pour éliminer la litière étouffante, dans le cas des groupements inondés par le lac (série infra-aquatique: essentiellement *Phragmitetum communis*, *Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea*, et *Cladietum marisci* affilié). Ces milieux reçoivent de toute façon les éléments nutritifs des eaux du lac et ne souffriraient donc pas d'un apport supplémentaire par les cendres (il y a, de plus, évacuation par les eaux du lac). Cette technique aurait aussi l'avantage de supprimer les blessures au sol effectuées par la faucheuse. Mais l'impact sur la faune reste à déterminer et pourrait s'avérer négatif.

g) Autre méthode:

L'intervention du bétail n'a pas encore été suggérée, et pourtant on pourrait imaginer qu'une race friande de *Cladium mariscus* (un exemple pris au hasard) pourrait faire l'affaire, moyennant que le personnel du Groupe d'étude et de gestion des rives du lac de Neuchâtel prenne goût à l'activité de berger! Il semblerait que des essais de ce genre soient tentés avec des bovins écossais par des chercheurs de l'Université de Grenoble.

* * * * *
* * *

15 PROPOSITIONS POUR RECHERCHES FUTURES

Les résultats obtenus et l'expérience acquise dans les marais de la rive sud du lac de Neuchâtel nous suggèrent quelques thèmes de recherches futures:

- Etude phytosociologique détaillée des prairies à petits *Carex* (variante sèche du *Caricetum elatae*, *Ranunculo-Caricetum hostianae* et *Molinetum coerulae*).
- Comparaison tensiométrique des associations végétales qui se trouvent à la fois sur molasse et sur sédiments meubles profonds (*Orchio-Schoenetum nigricantis*, *Cladietum marisci* et *Molinetum coerulae*).
- Etude auto-écologique de *Cladium mariscus* et étude de la concurrence entre cette espèce et *Carex elata* ou *Schoenus nigricans* (essais de transplantations, essai de fauchage dans un *Cladietum marisci*).
- Productivité des touffes et des parties souterraines dans les principaux milieux, ainsi que productivité aérienne des milieux sur molasse.
- Dynamique saisonnière des cycles biogéochimiques de quelques espèces importantes (cycles interne et externe).
- Etude suivie de l'accumulation de l'azote ammoniacal et nitrique à l'aide de l'incubation *in vitro* et *in situ*.
- Mise en évidence d'éventuels phénomènes d'eutrophisation, spécialement dans l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*, par l'action des éléments nutritifs contenus dans les pluies, les nappes lacustres et les eaux de ruissellement provenant de l'arrière-pays (étude suivie à l'aide de carrés et de transects permanents).
- Influence à long terme du fauchage de la végétation sur les facteurs de l'environnement, et sur les sols en particulier.
- Etude de la faune d'Arthropodes dans les différents milieux et dans les différentes strates de végétation. Rôle dans la dégradation des litières.

* * * * *

RESUME

Cette étude écosystémique a été entreprise pour améliorer la connaissance écologique des marais récents créés sur la rive sud du lac de Neuchâtel par la Correction des eaux du Jura. La recherche envisagée devait déboucher sur des arguments susceptibles d'orienter l'activité des organismes chargés de la gestion des zones humides de Suisse, tout en donnant une base de travail à des recherches complémentaires en zoologie et en microbiologie. L'ensemble du travail s'articule autour des trois questions suivantes: 1) Quelles sont les relations sol-eau-végétation dans l'écosystème riverain? 2) Quelles est la dynamique de la végétation? 3) Comment conserver les milieux dans leur diversité et dans leur intégrité, conformément aux objectifs de la protection de la nature?

A partir d'une étude préliminaire de la végétation et des sols (cartographie et sondages), nous avons étudié en détail neuf situations types de relations sol-végétation qui représentent des stades écologiques plus ou moins stables (carrés permanents de référence). Les méthodes mises en oeuvre pour comprendre le déterminisme de la végétation concernent essentiellement la pédologie, l'hydrodynamique, l'hydrochimie, la phytomasse et la productivité végétale, la minéralomasse végétale et les cycles biogéochimiques, ainsi que la dégradation des litières. Dans une phase ultérieure de l'étude (non présentée ici), la dynamique de la végétation a été étudiée à l'aide de transects englobant les zones de contacts entre groupements. Le problème de la conservation des milieux a été abordé sous l'angle de l'influence du fauchage sur la végétation. Les associations végétales étudiées sont le *Caricetum elatae*, le *Cladietum marisci*, l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* et le *Molinietum coeruleae*.

Description de la végétation étudiée:

Trois des quatre associations végétales étudiées se retrouvent dans deux milieux différents: sur sédiments meubles plus ou moins profonds d'une part, et sur molasse d'autre part. Le *Caricetum elatae* n'est lié qu'aux sédiments meubles. L'analyse, par diverses méthodes, d'une soixantaine de relevés de végétation (dont quelques relevés de référence) nous amène à distinguer une dizaine de variantes ou sous-variantes parmi les associations étudiées (Tabl. 4). Celles-ci nous ont permis de construire un modèle théorique de succession autogène de la végétation (Fig. 18), selon le principe d'évolutions progressives marquées principalement par l'affranchissement de l'eau (hydrosère). Ce modèle sert d'hypothèse de travail pour l'étude écologique.

Dans le cas des sédiments meubles profonds, nous distinguons une série évolutive infra-aquatique (*Potamogetonion*, *Nymphaeion*, *Phragmitetum communis*, *Caricetum elatae*, avec évolution possible vers l'*Alnetum glutinosae*), et une série évolutive supra-aquatique (groupement pionnier à *Carex Oederi* et *Scirpus Tabernaemontani*, *Orchio-Schoenetum nigricantis* et *Molinietum coeruleae*, avec évolution possible vers l'*Alnetum incanae* et le *Fraxinetum*). Le *Cladietum marisci*, lui, présente un statut particulier qui relève de la large amplitude écologique de *Cladium mariscus* et de son fort pouvoir compétitif. Plutôt qu'à une association, cette végétation correspond à un stade d'envahissement du *Caricetum elatae* et de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*.

Hydrodynamique:

Selon la nature du sous-sol, les conditions hydriques sont très différentes. Sur les socles surélevés de molasse, la nappe est temporaire, d'origine pluviale et de ruissellement de pied de falaise. Sur les sédiments meubles plus ou moins profonds, elle est permanente et d'origine phréatique. Dans ce dernier cas, la nappe est élevée et stable, ou fluctuante avec des inondations directes par le lac dans les sols de la série évolutive infra-aquatique. Elle est plus ou moins basse, sans inondation directe par le lac dans les sols de la série évolutive supra-aquatique. On constate un certain recoupement des conditions hydriques du *Caricetum elatae* et du *Cladietum marisci*.

Pédologie:

Il y a bonne correspondance entre la typologie des sols, la nature du sous-sol et le régime hydrique. Sur molasse on trouve des pseudogleys, tandis que sur les sédiments meubles on rencontre des gleys et des tourbes. La série évolutive infra-aquatique est caractérisée par des tourbes et des gleys réduits à anmoor, tandis que la série évolutive supra-aquatique l'est par des gleys oxydés humifères ou peu humifères, respectivement à hydromull ou mull. Le *Caricetum elatae* et le *Cladietum marisci* peuvent se trouver sur les mêmes types de sols.

Hydrochimie:

Le chimisme des nappes confirme bien l'intensité des caractères d'hydromorphie mis en évidence par l'étude pédologique et hydrodynamique. Les groupements végétaux se distinguent bien par l'action des équilibres thermodynamiques (où interviennent notamment l'oxygène, le potentiel d'oxydo-réduction, le carbone organique et le fer), mais moins par celle des équilibres biologiques (où interviennent l'azote et le phosphore). Sur molasse, les nappes sont riches en oxygène (nappes pluviales). Sur les sédiments meubles, les propriétés des nappes varient beaucoup selon les sols. Très réductrice dans les tourbes, la nappe acquiert des propriétés aérobiques en été dans les horizons de surface des gleys réduits à anmoor. Dans les gleys oxydés humifères à hydromull ou anmoor-hydromull, la nappe est peu réductrice et l'aération du profil se fait jusqu'en profondeur.

Phytomasse et productivité végétales:

Les plus grandes productivités aériennes sont mesurées dans les variantes du *Caricetum elatae* et du *Cladietum marisci* qui sont inondées par le lac et qui présentent un sol du type gley réduit à anmoor (ou anmoor tourbeux). L'accumulation de phytomasse est particulièrement importante dans les variantes humides du *Caricetum elatae*; elle se fait alors essentiellement sous forme de rhizomasse (forte capacité d'atterrissement des tourbes et des gleys réduits à anmoor tourbeux). Le *Cladietum marisci* concentre relativement plus de phytomasse dans les parties aériennes, notamment en raison d'une croissance continue durant l'année, ce qui, ajouté à l'amplitude écologique très large de *Cladium mariscus*, donne à cette espèce un pouvoir compétitif considérable.

Minéralomasse végétale et cycles biogéochimiques:

Ce sont surtout les flux d'éléments minéraux qui sont intéressants pour comparer les milieux, puisqu'ils illustrent la relation d'équilibre entre les différentes plantes composant la végétation et le milieu édaphique. Ces flux sont, de façon générale, plus importants dans le cas des groupements végétaux de la série évolutive infra-aquatique. La demande nutritive, qui suit les mêmes tendances, est cependant particulièrement importante pour l'azote, le phosphore et le potassium dans le cas de la variante du *Caricetum elatae* qui est inondée par le lac (variante eutrophe).

Le fort pouvoir compétitif des groupements à *Cladium mariscus* s'explique par la large amplitude écologique de *Cladium mariscus*, l'importante productivité aérienne et la rapide mobilisation, lors de la croissance printanière, d'éléments biogènes à partir de la biomasse qui subsiste en hiver. Mais ces groupements n'envahissent pas le domaine écologique de la variante eutrophe du *Caricetum elatae*, car cette végétation, et en particulier *Phragmites communis* et *Carex elata*, exploite alors mieux les ressources du milieu et concurrence ainsi *Cladium mariscus*.

Influence du fauchage sur la végétation:

Les essais de fauchage n'ont été installés que dans l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* et dans la variante sèche du *Caricetum elatae*. Seuls les effets à court terme sont considérés. On constate, de façon générale, que le procédé du fauchage annuel hivernal est le plus favorable à la vitalité des espèces (nombre d'individus, floraison, biomasse), alors que le procédé témoin est nettement le plus défavorable. Le procédé de fauchage triennal hivernal présente des conditions proches, mais un peu moins favorables tout de même, de celles du fauchage annuel hivernal. Le procédé du fauchage annuel estival présente des caractéristiques intermédiaires. La structure de la végétation est également influencée par le fauchage.

Conclusions générales pour la gestion et la protection des marais non boisés:

La grande diversité des milieux nécessite une gestion nuancée. Les différentes contraintes écologiques, socio-économiques et techniques conduisent à une gestion intégrée, pour laquelle des cartes écologiques sont indispensables. Le problème de la conservation des milieux se pose de façon plus urgente dans l'aile sèche de la succession.

La régulation du niveau du lac constitue un facteur important pour la sauvegarde des marais. Si certains milieux sont indépendants du lac (topographie, imperméabilité des sédiments), d'autres présentent des nappes qui sont plus ou moins liées au lac. Dans ce cas, le niveau du lac devrait être réglé de façon à satisfaire à la fois les exigences hydriques et nutritives des différentes associations végétales ou variantes d'associations, ainsi que celles de la faune. En ce qui concerne la végétation, on peut supposer que cet objectif pourrait être atteint avec un battement du lac allant de 429,30 à 429,80 durant la période de végétation, avec un niveau moyen le plus élevé possible, et avec un régime d'inondations (directes par le lac et/ou indirectes par les nappes, selon les cas) dépassant la durée de 40% de la période de végétation dans les milieux de la série évolutive infra-aquatique, y compris la variante sèche du *Caricetum elatae*.

Le fauchage de la végétation avec exportation de la litière sert des causes différentes selon le régime hydrique: épuration des eaux du lac, lutte contre l'autofumure et lutte contre l'embroussaillage ou, de façon plus générale, lutte contre le changement de composition floristique. Selon les milieux, les effets des différents procédés de fauchage sont différents, et dans certains cas, le brûlage ou le rajeunissement des sols par le recreusage d'étangs pourraient remplacer avantageusement le fauchage. Le fauchage hivernal annuel constitue un bon moyen pour contenir le développement de *Cladium mariscus* et revaloriser les espèces envahies.

ZUSAMMENFASSUNG

Oekosystemforschung in den baumfreien Moore und Sümpfe am Südufer des Neuenburgersees (Schweiz).

Die vorliegende Untersuchung liefert einen Beitrag zur Standortskunde der Moore und Sümpfe, die sich seit der Juragewässerkorrektion (1868 - 1889) und der damit einhergehenden Absenkung des Seespiegels am Südufer des Neuenburgersees entwickelt haben. Zweck der Forschung war, den für die Erhaltung der schweizerischen Feuchtgebiete verantwortlichen Organen wissenschaftlich fundierte Anleitungen zur Pflege dieser Gebiete in die Hand zu geben. Gleichzeitig sollten aber auch die Grundlagen für ergänzende zoologische und mikrobiologische Untersuchungen geliefert werden.

Die Arbeit befasst sich im speziellen mit folgenden Fragestellungen: 1) Welcher Art sind die Beziehungen zwischen Boden, Wasser und Vegetation im Oekosystem Seeufer? 2) Wie steht es um die Dynamik der Vegetation? 3) Wie lassen sich die Ziele des Naturschutzes erreichen, der die verschiedenen Lebensräume in ihrer Reichhaltigkeit und Unversehrtheit erhalten möchte?

Aufgrund einer Voruntersuchung, welche eine Vegetationskartierung mit entsprechenden Bodenprofil-Beschreibungen (mittels Sondierbohrungen) umfasste, liessen sich neun Standortstypen ausscheiden, die sich hauptsächlich bezüglich der Wechselwirkungen zwischen Boden und Vegetation voneinander unterscheiden. Diese neun Standorte, die jeweils einem mehr oder weniger stabilen Vegetationsstadium entsprechen, wurden im Detail mit Hilfe von Dauerquadraten vegetations- und standortkundlich untersucht. Um zu verstehen, was letztlich die Vegetation entscheidend beeinflusst, wurden folgende Standortsfaktoren untersucht: Aufbau und Zusammensetzung des Bodens (Pedologie), Lage und Veränderungen des Wasserspiegels (Hydrodynamik), Chemie des Bodenwassers, Masse und Produktivität der Pflanzen, Mineralgehalte in der Pflanzenmasse, die biochemischen Kreisläufe sowie Zersetzung und Abbau der Streue. Im weiteren wurde die Vegetationsentwicklung (Sukzession) studiert, und zwar anhand von Transsekten, welche auch Uebergangsatadien umfassten (Diese Sukzessionsstudien werden in der vorliegenden Arbeit nicht weiter vorgestellt). Schliesslich wurde untersucht, welchen Einfluss das Mähen der Streue auf die Vegetation und auf die Erhaltung des Lebensraumes hat.

Pflanzengesellschaften sind zum *Caricetum elatae*, *Cladietum marisci*, *Orchio-Schoenetum nigricantis* oder zum *Molinietum coeruleae* zu zählen.

Beschreibung der untersuchten Vegetation :

Drei von vier untersuchten Vegetationseinheiten finden wir auf 2 verschiedenen Standorten : Entweder auf mehr oder weniger mächtigen Lockersedimenten oder auf Molasse. Das *Caricetum elatae* kommt ausschliesslich über Lockersedimenten vor. Anhand von rund 60 Vegetationsaufnahmen (darunter einige Referenzaufnahmen) liessen sich mittels verschiedener Analysemethoden innerhalb der untersuchten Assoziationen 1 Dutzend Varianten und Untereinheiten unterscheiden (Tab.4). Daraus liess sich ein theoretisches Modell der autogenen Vegetations-Sukzession ableiten (Fig. 18), wonach die Vegetationsentwicklung hauptsächlich dem Verlandungsschema folgt d.h. durch die relative Lage des Sees, bzw. Grundwasserstandes zur Bodenoberfläche (Hydrosere). Diese Modellvorstellung liegt als Arbeitshypothese den ökologischen Untersuchungen zugrunde.

Liegen mächtige Lockersedimente vor, so lassen sich eine infra-aquatische Entwicklungsreihe (ausgehend von *Potamogetonion*, *Nymphaeion*, *Phragmitetum communis*, *Caricetum elatae* und eventuell weiter bis zu *Alnetum glutinosae*), und eine supra-aquatische Entwicklungsreihe (ausgehend vom Initialstadium mit *Carex Oederi* und *Scirpus Tabernaemontani* über das *Orchio-Schoenetum nigricantis* und *Molinietum coeruleae* bis eventuell zum *Alnetum incanae* und *Fraxinetum*) unterscheiden. Entsprechend der grossen ökologischen Bandbreite und der grossen Konkurrenzkraft der Schneidebinse kommt das *Cladietum marisci* einem Spezialfall gleich. Diese Vegetationsausbildung entspricht weit mehr einem bestimmten Sukzessionszustand des *Caricetum elatae* oder des *Orchio-Schoenetum nigricantis*, als einer eigenständigen Assoziation.

Bodenwasserhaushalt (Hydrodynamik):

Die Bodenwasserverhältnisse sind je nach Bodeneigenschaften sehr verschieden. Auf den erhöhten Molassewällen ist nur zeitweise ein Wasserspiegel im Boden anzutreffen, gespeist vom Regen oder von Hangwasser, welches vom Steilufer herunterrieselt. In den aus mehr oder weniger mächtigen Lockersedimenten aufgebauten Böden ist ein permanenter Grundwasserspiegel vorhanden. Liegt ein Boden mit infra-aquatischer Entwicklung vor, so befindet sich der Grundwasserspiegel entweder ziemlich konstant nahe der Bodenoberfläche, oder er bewegt sich in Abhängigkeit der Seespiegelschwankungen. Es kann auch zu direkte Ueberschwemmungen durch den See kommen. Handelt es sich um einen Boden der supra-aquatischen Entwicklungsserie, so ist der Grundwasserspiegel mehr oder weniger tief. Er wird nicht direkt vom See überschwemmt. Es scheint, dass im *Caricetum elatae* bzw. im *Cladietum marisci* ähnliche Grundwasser-Verhältnisse herrschen.

Bodenkundliches (Pedologie):

Es besteht ein starker Zusammenhang zwischen dem Bodentyp, den Eigenschaften des Unterbodens und dem Wasserhaushalt. Ueber Molasse sind Pseudogleye vorhanden, während sich über den Lockersedimenten Gleye und Torfe entwickelt haben. Für die infra-aquatische Entwicklungsreihe sind Torfe und anmoorige Fahlgleyböden charakteristisch. Dem gegenüber zeichnet sich die supra-aquatische Entwicklungsreihe durch das Vorhandensein von mehr oder weniger humusreichen Buntgleyböden mit resp. Hydromull- oder Mullauflagen aus. Unter dem *Caricetum elatae* und dem *Cladietum marisci* können die gleichen Bodentypen angetroffen werden.

Chemische Verhältnisse im Bodenwasser:

Der Grad der Hydromorphie, wie er aufgrund der bodenkundlichen und hydrodynamischen Untersuchungen klar erfasst worden ist, wird auch durch die chemischen Verhältnisse im Grundwasser bestätigt. Die Vegetationseinheiten können gut auseinander gehalten werden, wenn man die verschiedenen thermodynamischen Gleichgewichte in Betracht zieht, welche ja hauptsächlich von Sauerstoffgehalten, den Redox-Potentialen, dem Gehalt an organischem Kohlenstoff (Humusgehalt) und den Eisengehalten abhängig sind. Weniger deutlich sind die Unterschiede auf der Ebene der biologischen Gleichgewichte, die hauptsächlich von den Stickstoff- und Phosphorgehalten beeinflusst werden. Im Bereich der Molasse ist das Bodenwasser sauerstoffreich, da es zur Hauptsache vom Regen stammt. Im Bereich der Lockersedimente weisen diese verschiedenen Bodenwasser je nach Bodentyp ganz andere Eigenschaften auf. In den Torfböden herrschen ständig stark reduzierende Verhältnisse vor. Hingegen können in Anmoorgleyböden während des Sommers im Bereich der oberflächennahen Schichten durchaus auch aerobe Bedingungen angetroffen werden. In humusreichen Buntgleyböden mit einer Hydromull- oder Anmoor-hydromullaufage ist das Bodenwasser wenig reduzierend und der Boden kann profilumfassend durchlüftet werden.

Biomasse und pflanzliche Produktivität:

Die grösste oberirdische Ertragsfähigkeit wurden im *Caricetum elatae* und in *Cladium marisci* nachgewiesen, und zwar an denjenigen Standorten, die vom See her überschwemmt werden und bodenkundlich als anmooriger Fahlgley anzusprechen sind. Besonders begünstigt wird die Akkumulation von pflanzlicher Biomasse im Bereich des feuchten *Caricetum elatae*, wo jedoch hauptsächlich Wurzelmasse produziert wird (Dies erklärt die starke Auflandungstendenz im Bereich der Torfböden und der anmoorigen Fahlgleyböden). Demgegenüber speichert das *Cladium marisci* verhältnismässig mehr Biomasse in den oberirdischen Partien, vor allem dank seinem ganzjährig anhaltenden Wachstum. In Kombination mit dem wenig spezifischen Standortsspektrum verleiht dieser Umstand der Schneidebinse eine beträchtliche Konkurrenzkraft.

Mineralgehalte der Pflanzen und biogeochemischer Kreislauf:

Beim Vergleich der Standorte erwiesen sich die Flüsse der Mineralstoffe von besonderem Interesse, da sie quasi die Gleichgewichtsbeziehungen zwischen den Pflanzen, welche die Vegetation aufbauen, und den Standortsfaktor Boden wiedergeben. Diese Stoffflüsse sind im allgemeinen bei den Vegetationseinheiten der infra-aquatischen Entwicklungsreihe von besonderer Bedeutung. Besonders hoch ist der Nährstoffbedarf (hauptsächlich Stickstoff, Phosphat und Kalium) im Falle der eutrophen Untereinheit des *Caricetum elatae*, das vom See her regelmässig überschwemmt wird.

Die grosse Konkurrenzkraft der Einheiten mit *Cladium mariscus* ist neben der bereits oben aufgeführten Faktoren dadurch zu erklären, dass die Schneidebinse im Frühjahr die lebensspendenden Elemente besonders rasch aus den den Winter überdauernden Stengelteilen mobilisieren kann. Dennoch gelingt es *Cladium mariscus* aber nicht, in den eutrophen Bereich des *Caricetum elatae* vorzudringen, da die angestammte Vegetation, insbesondere *Phragmites communis* und *Carex elata*, es versteht, die am Standort vorhandenen Ressourcen besser auszuschöpfen und so die Schneidebinse erfolgreich zu konkurrenzieren.

Einfluss des Mähens auf die Vegetation:

Mähversuche wurden nur im *Orchio-Schoenetum nigricantis* und im Bereich des trockenen Flügels des *Caricetum elatae* vorgenommen. Im gegenwärtigen Zeitpunkt können nur Kurzzeiteffekte in Betracht gezogen werden. Im allgemeinen kann festgestellt werden, dass die jährliche Mahd im Herbst/Winter für die Vitalität (Individuenzahl, Blütenstände, Biomasse) der Arten am günstigsten ist. Demgegenüber ist die Situation auf den unbehandelten Flächen (Brache) eindeutig am ungünstigsten. Flächen, die alle drei Jahre im Winter geschnitten werden, kommen den regelmässig geschnittenen Flächen bezüglich der Vitalität recht nahe, dennoch ist diese Pflege etwas weniger günstig. Der Sommerschnitt führt zu intermediären Ergebnissen. Die Mahd wirkt sich auch auf die Vegetationsstruktur aus.

Allgemeine Schlüsse für die Pflege und die Erhaltung offener, baumfreier Moore und Sümpfe.

Der grosse Reichtum an verschiedenen Standorten und Lebensräumen erfordert eine differenzierte Pflege. Die verschiedenen Randbedingungen ökologischer, sozio-ökonomischer und technischer Art rufen nach einer wohlabgestimmten Pflege, wofür ökologische Karten unentbehrlich sind. Das Problem der Erhaltung der offenen Lebensräume muss vordringlich im Bereich des trockenen Flügels des Sukzessionsgeschehens gelöst werden.

Entscheidend für die Erhaltung der Moore und Sümpfe ist die Regulierung der Seespiegelschwankungen. Sind gewisse Lebensräume wegen ihrer Topographie oder infolge undurchlässiger Sedimente vom See ziemlich unabhängig, so sind andere Gebiete mehr oder weniger direkt vom See und seinen Wasserstandsschwankungen abhängig. Dies erfordert, dass das Niveau des Seespiegels den Bedürfnissen der verschiedenen Vegetationseinheiten und der Tierwelt optimal angepasst wird. Was die Vegetation betrifft, so ist anzunehmen, dass dieses Ziel zu erreichen ist, wenn in der Vegetationsperiode der Seewasserstand zwischen 429,30 m. und 429,80 m. ü.M. schwankt, wobei ein möglichst hoher Mittelwasserstand angestrebt werden sollte. Zudem sollte dafür gesorgt werden, dass während mehr als 40 % der Vegetationsperiode die infra-aquatische Entwicklungsreihe, eingeschlossen die trockene Variante des *Caricetum elatae*, überschwemmt wird (entweder direkt vom See her oder indirekt durch Ansteigen des Grundwasserspiegels).

Die Mahd und das Abführen der Streue erfüllen je nach Wasserstandsverhältnisse verschiedene Zwecke: Reinigung des Seewassers, Kampf gegen die Selbstdüngung und gegen die Verbuschung oder allgemeiner: Kampf gegen eine Veränderung der floristischen Zusammensetzung.

Je nach Standort haben die verschiedenen Schnittverfahren andere Auswirkungen. In bestimmten Fällen könnte die Mahd auch durch gezieltes Abflammen oder durch die Anlage von Teichen in vorteilhafter Art und Weise ersetzt werden. Die jährliche Mahd im Winter ist ein gutes Mittel, um der Ausbreitung von *Cladium mariscus* Einhalt zu gebieten und den bedrängten Arten wieder vermehrt Geltung zu verschaffen.

Übersetzung: A. Grünig

SUMMARY

Ecosystemic study of non-wooded marshes of the south shore of lake Neuchâtel (Switzerland).

This ecosystemic study was carried out to get a better knowledge of the ecology of young marshes which were formed on the south shore of lake Neuchâtel when the Jura waterways were diverted. The objective of the research was to present arguments which could be used as guidelines for the organizations responsible for the control of humid zones in Switzerland, and also to provide a work basis for complementary research in zoology and microbiology. The work as a whole relates to the three following questions: 1) soil-water-vegetation relations in the lakeshore ecosystem 2) vegetation dynamics 3) how to preserve the environment in its entirety, with all its different characteristics, in accordance with the aims of nature conservation ?

Starting from a preliminary investigation on vegetation and soils (charting, sounding) a detailed study was made of nine typical situations of soil-vegetation relations, which represent more or less stable ecological stages (reference permanent plots). The methods used to determine the factors influencing the vegetation relate essentially to pedology, hydrodynamics, hydrochemistry, biomass and plant productivity, plant mineral content and biogeochemical cycles, as well as litter decay. At a later stage of the research (not presented here) vegetation dynamics were observed using transects which included the contact zones between the different vegetation types. The problem of environment preservation was approached from the angle of the effect that cutting has on vegetation.

Plant associations studied are: *Caricetum elatae*, *Cladietum marisci*, *Orchio-Schoenetum nigricantis* and *Molinietum coeruleae*.

Description of the vegetation studied:

Three of the four plant associations studied are found in two different environments: on loose sediments more or less deep-lying, and on sandstone. *Caricetum elatae* is only found on loose sediments. About sixty vegetation relevés (among which some reference relevés), were analyzed by various methods and led us to find ten variants or sub-variants among the associations studied (Table 4). These allowed us to draw up a theoretical model of autogenous vegetation succession (Fig. 18), on the principle of progressive developments, mainly characterized by water release (hydrosere). This model is used as a working hypothesis for the ecological study.

In the case of deep-lying loose sediments there are two distinct series: an evolutionary sub-aquatic one (*Potamogetonion*, *Nymphaeion*, *Phragmitetum communis*, *Caricetum elatae*, with a possible evolution to *Alnetum glutinosae*) and an evolutionary supra-aquatic one (pioneer vegetation with *Carex Oederi* and *Scirpus Tabernaemontani*, *Orchio-Schoenetum nigricantis* and *Molinietum coeruleae*, with a possible evolution to *Alnetum incanae* and *Fraxinetum*). The status of *Cladietum marisci* is special and results from the wide ecological range of *Cladium mariscus* and from its competitiveness. This vegetation corresponds more to an invasion stage of *Caricetum elatae* and *Orchio-Schoenetum nigricantis* than to an association.

Hydrodynamics:

Hydrous conditions differ greatly according to the nature of the sub-soil. On raised sandstone substratum, water is transient, coming from rainfall or from cliff run-off. On the more or less deep lying loose sediments there is permanent ground water. In this last case, the water is either high-lying and stable, or fluctuates with direct inundating from the lake, in the soils of the sub-aquatic evolutionary series. It is fairly low, without direct inundating from the lake in the soils of the supra-aquatic evolutionary series. A certain overlapping of hydrous conditions was noted for *Caricetum elatae* and *Cladietum marisci*.

Pedology:

There is a good correspondence between soil typology and sub-soil and hydrous conditions. Pseudogleys are found on sandstone, whereas gleys and peats are found on loose sediments. The sub-aquatic evolutionary series is characterized by peats and reduced gleys with anmoor, and the supra-aquatic evolutionary series by oxidized gleys which are humus-bearing or slightly humus-bearing, respectively with hydromull or mull. *Caricetum elatae* and *Cladietum marisci* can be found on the same types of soils.

Hydrochemistry:

The ground water chemism confirms very well the intensity of the hydromorphic characteristics revealed by the pedological and hydrodynamic studies. The different vegetation groups can be well distinguished by the action of thermodynamic balances (where occur notably oxygen, the oxydo-reduction potential, organic carbon and iron) but less so by biological balances (where occur nitrogen and phosphorus). On sandstone the ground water has a high oxygen content (rain water). On loose sediments ground water properties vary greatly according to soils. Very reducing in peat, the ground water acquires aerobic properties in summer on the surface of reduced gleys with anmoor. In the oxidized humus-bearing gleys with anmoor-hydromull or mull, the ground water has few reducing properties and the air penetrates deep into the ground.

Biomass and plant productivity:

The highest aerial productivity is measured in the variants of *Caricetum elatae* and *Cladietum marisci* which are inundated by the lake and show reduced gleys with anmoor (or peaty anmoor). There is a particularly high biomass content in the humid variants of *Caricetum elatae*; it mainly consists of roots and rhizoms (strong land warping capacity of the peats and the reduced gleys with peaty anmoor). In *Cladietum marisci* there is a relatively greater concentration of biomass in the aerial parts, mainly by reason of its continuous growth throughout the year, which added to the very wide ecological range of *Cladium mariscus* makes this species very competitive.

Plant mineral content and biogeochemical cycles:

The flux of mineral elements are particularly interesting when comparing environments, because they illustrate the balance which exists between the plants which form the vegetation and the edaphic environment. The flux are generally more significant in vegetation groups of the sub-aquatic evolutionary

series. Nutritive requirement, which follows the same tendencies, is particularly significant for nitrogen, phosphorus and potassium in the case of the variant of *Caricetum elatae* which is inundated by the lake (eutrophic variant).

The high competitiveness of the vegetation dominated by *Cladium mariscus* is explained by the wide ecological range of *Cladium mariscus*, the high aerial productivity, and the rapid mobilization, at Spring growth period, of biogenous elements from the biomass which persists during the winter. This vegetation does not however go beyond the eutrophic ecological limits where the eutrophic variant of *Caricetum elatae* can be found, since this vegetation, and in particular *Phragmites communis* and *Carex elatae*, makes better use of the environmental resources and thus competes with *Cladium mariscus*.

Effect of cutting on vegetation:

Cutting experiments were only made on *Orchio-Schoenetum nigricantis* and on the dry variant of *Caricetum elatae*. Only short term effects are taken into consideration. It was noted that in general an annual winter cutting was the method which gave the best results as far as the vitality of the species was concerned (number of individuals, flowering, biomass). Cutting-back every three winters gives similar, but none the less not quite such good results to those of an annual winter cutting. An annual summer cutting gives intermediate results. Vegetation structure is also influenced by cutting.

General conclusions for the control and protection of non-wooded marshes:

The wide variety of environments requires a flexible and accomodating control. The various ecological, socio-economic and technical constraints mean that a combined management is necessary, for which ecological maps are indispensable. The problem of environment preservation needs more urgent resolution in the dry part of the succession.

The control of lake level is an important factor in the protection of the marshes. If some environments are independent of the lake (topography, impermeable sediments), others have ground water which is more or less dependent on the lake. In this case, the lake level should be controlled in order to satisfy the hydrous and nutritive requirements of the different plant associations, or their variants, as well as those of the fauna. For the vegetation, it can be assumed that this objective could be reached with a variation of the lake level between 429,30 and 429,80 during the vegetation period, with the highest possible average level and with flooding (direct by the lake and/or indirect through ground water depending on the case) exceeding 40% of the vegetation period in the environments of the sub-aquatic evolutionary series, including the dry variant of *Caricetum elatae*.

The cutting-back of the vegetation with removal of the litter serves different purposes depending on the hydrous system: filtering of the lake water, prevention of auto-fertilization, limitation of the encroachment of brushwood, and more generally the prevention of changes in the botanical composition. The effects of the different cutting processes vary according to the environments, and in certain cases it might be better to burn the vegetation, or to renew the soils by hollowing-out ponds, rather than cut back the vegetation. An annual winter cutting is a good method for inhibiting the extension of *Cladium mariscus* and for giving a new impetus to species which have been encroached on.

Translated by Mrs E. Rosa

BIBLIOGRAPHIE

- AFFOLTER, F., AUROI, CH. et MATTHEY, W., 1981: La biocénose des habitats larvaires de *Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Diptera, Tabanidae). *Revue suisse zool.* 88(4): 965-975.
- AIN, G., et PAUTOU, G., 1969: Etude écologique du marais de Lavours (Ain). *Doc. Carte Vég. Alpes* 7: 25-64.
- ALLEN, S.E., GRIMSHAW, M.M., PARKINSON, J.A. et QUARMBY, C., 1974: Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 566 p.
- AMMANN-MOSER, B., 1975: Vegetationskundliche und pollenanalytische Untersuchungen auf dem Heidenweg im Bielersee. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 56, 76 p.
- AMSTRONG, W., 1967: Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. *J. Ecology* 55: 101-110.
- AMSTRONG, W., 1979: Aeration in higher plants. (I. M. W. Woodhouse, red.). *Advances in Bot. research*: 266-332.
- ANNALE DER SCHWEIZERISCHEN METEOROLOGISCHEN ANSTALT :
- ANTONIAZZA, M., 1979: Les oiseaux nicheurs des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel. Travail de licence, Université de Neuchâtel, Institut de zoologie, 138 p.
- ANTONIAZZA, V., 1980: Régime alimentaire et autres facteurs d'isolement écologique de trois passereaux nicheurs du marais. Travail de licence, Université de Neuchâtel, Institut de zoologie, 53 p.
- ANTONIAZZA, M., BEGUIN, C., HEGG, O., MUELLER, M.-U. et ZOLLER, H., 1980 a: Biogéographie appliquée à la région du lac de Neuchâtel, estimation de la valeur naturelle des écosystèmes riverains. *Bull. Soc. Neuchâteloise de Géographie* 25: 21-50.
- ANTONIAZZA, M., BEGUIN, C., HEGG, O., MUELLER, M.-U. et ZOLLER, H., 1980 b: Indices biocénétiques pour l'évaluation de la valeur des écosystèmes dans la région des trois lacs subjurassiens. *Sémin. phytosociologie appliquée*, Metz.
- AUBERT, G., 1978: Méthodes d'analyses des sols. Centre National de Documentation Pédagogique, Marseille, 191 p.
- AUGIER, J., 1966: Flore des Bryophytes. Ed. Lechevalier, Paris, 702 p.
- AUROI, CH., 1986: Comportement des mâles de *Hybomitra muehlfeldi* Macquart (Diptera, Tabanidae). *Bull. Soc. entomol. suisse* 59: 303-314.
- AUROI, CH. et GRAF-JACCOTTET, M., 1985: Modèle de prédiction du nombre de captures de *Haematopota pluvialis* (L) (Diptera, Tabanidae) d'après la date et les conditions météorologiques en plaine et en montagne. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.* 6(2): 179-194.
- AUSTIN, M.P., 1981: Permanent quadrats: an interface for theory and practice. *Vegetatio* 46: 1-10.
- BAILLON, F., HERBAUTS, J. et TANGHE, M., 1985: Minéralisation de l'azote dans une séquence de sols hydromorphes de la vallée de la Haute Semois (Belgique). *Acta Oecol., Oecol. Plant.* 6(20), 2: 183-192.
- BAKKER, J.P., 1978: Changes in a salt marsh vegetation as a result of grazing and mowing. A five years study of permanent plot. *Vegetatio* 38(2): 77-88.
- BALATOVA-TULACKOVA, E., 1963: Abhängigkeit einiger Magnocaricetalia- und Molinietaalia-Gesellschaften vom Pufferungsvermögen ihrer Böden. *Biologia (Bratislava)* 18: 713-730.
- BALATOVA-TULACKOVA, E., 1965/66: Die Sumpf- und Wiesen-Pflanzengesellschaften der Mineralböden südlich des Zabreh bei Hlucin. *Vegetatio* 13: 1-51.

- BALATOVA-TULACKOVA, E., 1968: Grundwasserganglinien und Wiesengesellschaften. Acta Sci. nat. Brno 2 (2): 1-37.
- BALATOVA-TULACKOVA, E., 1970: Beitrag zur methodik der phänologischen Beobachtungen. In: Tüxen, R. (Ed.), "Gesellschaftsmorphologie", Ber. Int. Symp. Rinteln (1966): 108-121.
- BALATOVA-TULACKOVA, E., 1971: Phänospektrum-Diagramme der Wiesen im Opava-Tal und ihre Auswertung. Acta Sc. Nat. Brno 5(6): 1-60.
- BAYLEY, S.E., ZOLTEK, J., HERMANH, A.J., DOLAN, T.J. et TORTORA L., 1985: Experimental manipulation of nutrients and water in a freshwater marsh: effects on biomass, decomposition and nutrient accumulation. Limnol. Oceanogr. 30(3): 500-512.
- BAYLY, I.L. et O'NEILL, T.A., 1972: Seasonal ionic fluctuations in a *Typha glauca* community. Ecology 53: 714-719.
- BECKER, F., 1973: Atlas géologique de la Suisse, carte 1165 "Morat" et notice explicative. Commission Géol. Suisse.
- BENZECRI, J.-P., 1973: L'analyse des données, 1, II. Ed. Dunod, Paris, 615 p.(I), 619 p.(II).
- BERNARD, J.M., 1973: Production ecology of wetland sedges: the genus *Carex*. Pol. Arch. Hydrobiol. 20: 207-214.
- BERNARD, J.M. et HANKINSON, G., 1979: Seasonal changes in standing crop, primary production and nutrient levels in a *Carex rostrata* wetland. Oikos 32(3): 328-336.
- BERNARD, J.M. et MACDONALD, J.C., 1974: Primary production and life history of *Carex lacustris*. Can. J. Bot. 52: 117-123.
- BERNARD, J.H. et SOLSKY, B.A., 1977: Nutrient cycling in a *Carex lacustris* wetland. Can. J. Bot. 55: 630-638.
- BERSET, J., 1949/50: La végétation de la réserve de Cheyres et des rives avoisinantes du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 40: 65-94.
- BINZ, H.-R., 1980: Der Schilfrückgang - ein Ingenieurproblem? Verb. z. Schütze Land. 53: 35-52.
- BOATMAN, D.J., 1962: The growth of *Schoenus nigricans* on blanket bog peats. I. Response to pH and the level of potassium and magnesium. J. Ecology 50: 823-832.
- BOERM, W. (Ed.), 1979: Methods of studying root Systems. Ecological Studies 33, Springer Verlag, Berlin, 188 p..
- BOLLER-ELMER, K., 1977: Stickstoffdüngungeinflüsse von Intensivgrünland auf Streu- und Moorbiesen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 63, 103 p.
- BONNEAU, M. et SOUCHIER, B., 1979: Pédologie. II. Constituants et propriétés du sol. Ed. Masson, Paris, 459 p.
- BOTTNER, P., 1982: Biodégradation du matériel végétal en milieu herbacé. Acta Oecologica, Oecol. Gener. 3(1): 155-182.
- BOUET, M., 1985: Climat et météorologie de la Suisse romande. Ed. Payot, Lausanne, 171 p.
- BOUYER, Y. et KUEBLER, B., 1981: Hétérogénéité chimique et hydrologique des eaux souterraines d'un karst du Haut-Jura neuchâtelois, Suisse. Journal of Hydrology 54: 315-339.
- BOUYER, Y. et POCHON, H., 1980: La migration du fer en milieu marécageux dans le Haut-Jura et dans le plateau molassique suisse. Bull. BGS 4: 42-48.
- BOYD, C.E., 1970: Losses of mineral nutrients during decomposition of *Typha latifolia*. Arch. Hydrobiol. 66(4): 511-517.
- BRADSHAW, A.D., LODGE, R.W., JOWETT, D. et CHADWICK, M.J., 1958: Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. I. Calcium level. J. Ecology 46: 749-757.

- BRADSHAW, A.D., LODGE, R.W., JOWETT, D. et CHADWICK, M.J., 1960 a: Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. II. pH and Calcium level. *J. Ecology* 48: 143-150..
- BRADSHAW, A.D., CHADWICK, M.J., JOWETT, D., LODGE, R.W., et SNAYDON, R.W., 1960 b: Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. III. Phosphate level. *J. Ecology* 48: 631-637...
- BRADSHAW, A.D., LODGE, R.W., JOWETT, D. et CHADWICK, M.J., 1964: Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. IV. Nitrogen level. *J. Ecology* 52: 665-676.
- BRANCUCCI, M., 1979: Considérations sur la faune des Dytiscidae de la grève de Cudrefin (VD)(Insecta, Coleoptera). *Bull. Vaud. Sc. nat.* 24: 301-311.
- BRANCUCCI, M., 1980: Observations sur l'écologie des Dytiscides dans les points d'eau de la rive sud du lac de Neuchâtel (Coleoptera, Dytiscidae). *Bull. Soc. entomol. suisse* 53: 365-378.
- BUCHTER, B., 1984: Untersuchung des Wasserhaushaltes in einem inhomogenen anisotropen sickersystem, dargestellt an einem Rendzina-boden. *Diss. ETH Nr. 7682* (Zürich), 193 p.
- BURNAND, J.-D., CHERIX, D., MORET, J.-L., et DE ROGUIN, L., 1977: La végétation du marais des Monneaux. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 351, 73: 247-262.
- BUTTLER, A., 1983: La rive sud du lac de Neuchâtel. *Bull. Groupe Travail p. l'Enseignement de l'Ecologie - ECO-Information* 8: 1-16.
- BUTTLER, A., 1985: Species and community responses to mowing in swamps; a contribution from marshes on the south bank of lake Neuchâtel (Switzerland). *Studies in Plant Ecology* 16: 1E-19.
- BUTTLER, A., BUECHE, M., CORNALI, Ph. et GOBAT, J.-M., 1985: Historischer und ökologischer Ueberblick über das Südostufer des Neuenburger Sees. *Telma* (Hannover) 15: 31-42.
- CHAPIN III, F.S., JOHNSON, D.A. et MCKENDRICK, J.D., 1980: Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *J. Ecology* 68: 189-209.
- CLEMENT, C.R., JONES, L.H.P. et HOPPER, M.J., 1972: The leaching of some elements from herbage plants by simulated rain. *J. Appl. Ecol.* 9: 249-260.
- CLOAGUEN, J.C., et TOUFFET, J., 1980: Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. I. Le hêtre et quelques conifères. *Acta Oecol., Oecol. Plant.* 1(15): 3-26.
- CONWAY, V.M., 1937: Studies in the autoecology of *Cladium mariscus*. III. The aeration of the subterranean parts of the plant. *The New phytologist* 36(1): 64-96.
- CONWAY, V.M., 1938: Studies in the autoecology of *Cladium mariscus*. IV. Growth rates of the leaves. *New Phytologist* 37(3): 254-278.
- CONWAY, V.M., 1940: Aeration and plant growth in wet soils. *Bot. Rev.* 6(4): 149-163.
- DAGET, Ph. et GODRON, M., 1982: Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. Ed. Masson, Paris, 163 p.
- DAGET, Ph. et POISSONET, J., 1969: Analyse phytologique des prairies; applications agronomiques. C.N.R.S.-C.B.P.E., doc. 48, Montpellier, 67 p.
- DAGET, Ph. et POISSONET, J., 1978: Un aspect méthodologique des études comparatives de carrés permanents sur prairies naturelles. *Phytocoenosis* 7.1/2/3/4, Warszawa - Bialowieza: 151-164.
- DAGET-BERTOLETTI, L., DAGET, Ph. et POISSONET, J., 1978: Quelques résultats des études de carrés permanents sur prairies naturelles. *Phytocoenosis* 7.1/2/3/4, Warszawa - Bialowieza: 91-103.
- DAGNELIE, P., 1975: Théorie et méthodes statistiques II. Ed. Les Presses agronomiques de Gembloux, 463 p.

- DANELL, K. et SJOEBERG, K., 1979: Decomposition of *Carex* and *Equisetum* in a Northern Swedish lake: dry weight loss and colonization by macro-invertebrates. *J. Ecology* 67: 191-200.
- DENUDT, G., 1975: Essai de caractérisation de la flore et de la végétation prairiale à l'aide des teneurs minérales. Thèse Univ. cath. Louvain, 118 p.
- DEVILLEZ, P., et ISSERENTANT, R., 1981: Influence du climat et des conditions mésologiques sur la croissance et le développement de *Cladium mariscus*. Coll. phytosociol., X, "Végét. aquatiques", Lille: 85-114.
- DIERSCHKE, H., 1972: Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. In: Tüxen, R. (Ed.), *Ber. Int. Symp. Rinteln* (1970): 291-311.
- DORTHE, C., 1986: Etude synécologique de la faune d'Invertébrés sur les rives du lac de Neuchâtel, II. Les indices de diversité et leur rapport avec les associations végétales des prairies marécageuses. Univ. Fribourg, Institut de zoologie, travail de diplôme non publié, 80 p.
- DUCHAUFOR, Ph., 1976: Atlas écologique des sols du monde. Ed. Masson, Paris, 178 p.
- DUCHAUFOR, Ph., 1977: Pédologie. I. Pédogenèse et classification. Ed. Masson, Paris, 477 p.
- DUCHAUFOR, Ph., 1984: Pédologie. Ed. Masson, Paris, 220 p.
- DUNCAN, N.A., 1979: The moisture regimes of six soil series of the central lowlands of Scotland. *J. Soil. Science* 30(2): 215-223.
- DUVIGNEAUD, P., 1980: La synthèse écologique. Ed. Doin, Paris, 380 p.
- DUVIGNEAUD, P. et DENAYER-DE SMET, S., 1962: Distribution de certains éléments minéraux (K, Ca et N) dans les tapis végétaux naturels. *Bull. Soc. Franç. Physiol. végét.* 8: 96-104.
- DUVIGNEAUD, P. et DENAYER-DE SMET, S., 1964: Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt. *Lejeunia* (Liège) 28, 147 p.
- DUVIGNEAUD, P. et DENAYER-DE SMET, S., 1973: Considérations sur l'écologie de la nutrition minérale des tapis végétaux naturels. *Oecol. Plant.* 8(3): 219-246.
- DYKYJOVA, D. et ULEHLOVA, B., 1978: Structure and chemistry of the fishpond bottom. In: Dykyjova D. et al. (1978), *Pond littoral ecosystems. Ecological Studies* 28, Springer Verlag, Berlin: 141-156.
- EGLOFF, Th., 1983: Der Phosphor als primär limitierender Nährstoff in Streuwiesen (Molinion), Düngungsexperiment im unteren Reusstal. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 50: 119-148.
- EGLOFF, Th., 1985: Regeneration von Streuwiesen (Molinion); erste Ergebnisse eines Experiments im Schweizer Mittelland. *Verhandl. Ges. Ökologie, XIII* (Bremen 1983): 127-137.
- EGLOFF, Th., 1986: Auswirkungen und Beseitigung von Düngungseinflüssen auf Streuwiesen. Diss. ETH No. 8045, Zürich, 183 p.
- EGLOFF, T. et NAEF, E., 1982: Grundwasserstandsmessungen in Streuwiesen des unteren Reusstales. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 49: 154-194.
- ELLENBERG, H., 1977: Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mittel-europäische Pflanzengesellschaften. *Oecol. Plant.* 12(1): 1-22.
- ELLENBERG, H., 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 989 p.
- ELVELAND, J., 1983: The vegetation on a mown and on an abandoned rivershore meadow at Torn River, N Sweden. *Svensk Bot. Tidskr. (Stockholm)* 77: 225-234.
- ELVELAND, J., 1984: Effects of scything in a *Carex lasiocarpa* stand in a N Swedish rich fen. *Bot. Tidskr. (Stockholm)* 78: 335-345.

- ELVELAND, J., 1985: Aboveground production and abundance of some graminaceous species on mowed and abandoned sections of a wet rivershore meadow on the Torne River, N Sweden. *Svensk Bot. Tidskr.* (Stockholm) 79: 187-203.
- ELVELAND, J. et SJOEBERG, K., 1982: Some effects of scything and other management procedures on the plant and animal life N swedish wetlands formerly mown for haye. *Naturvardsverket, rapport 1516* (Solna), 131 p.
- ESCARRE, J., MOUSSARO, C. et DEBUSSCHE, M., 1983: Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne: étude de succession dans les garrigues du Montpelliérain (France). *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 4(18): 221-239.
- EVDOKIMOVA, T.I., GRISHINA, L.A., VASILYEVSKAYA, V.O. et SAMOILOVA, E.M., 1976: Biogeochemical cycles of elements in some natural zones of the european USSR. *Ecol. Bull.* (Stockholm) 22: 135-155.
- FIALA, K., 1979: Estimation of annual increment of underground plant biomass in a grassland community (Polygalo-Nardetum). *Folia Geobot. Phytotax.* 14: 1-10.
- FOERSTER, E., 1962: Wasserbedingte Bodentypen und Grünland-Pflanzengesellschaften. *Ber. Landesanst. Bodennutzungsschutz Nordrhein-Westfalen* (Bochum) 3: 87-90.
- FRONTIER, S., 1983: Stratégie d'échantillonnage en écologie. Ed. Masson, Paris, 490 p.
- GALLAND, P., 1982: Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc national suisse. Thèse, Université de Neuchâtel, 177 p.
- GALLANDAT, J.-D., 1982: Prairies marécageuses du Haut-Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse* 58, 180 p.
- GANZERT, Ch., 1984: Nährstoffverlagerung bei *Molinia coerulea* und *Schoenus ferrugineus* in präalpinen Mooren. Diplomarbeit, Technische Universität München, 88 p.
- GAPANY, N., 1986: Etude synécologique de la faune d'Invertébrés sur les rives du lac de Neuchâtel, I. Les distributions d'abondances et leur rapport avec les associations végétales des prairies marécageuses. Univ. Fribourg, Institut de zoologie, travail de diplôme non publié, 89 p.
- GAUCH, H.G., 1982: Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Univ. Press, 298 p.
- GENLKER, M., 1977: Eine Hilfstafel zur Schätzung von Deckungsgrad und Artmächtigkeit. *Mitt. flor.-soz. Arb. gem. N.F.* 19/20: 427-429.
- CIRARDET, A., 1926: La végétation du lac de Neuchâtel. *Publ. int. Université de Lausanne*.
- COBAT, J.-M., 1984: Etude des contacts entre tourbières acides et marais alcalins dans le Haut-Jura suisse. Thèse, Université de Neuchâtel, 255 p.
- GOBAT, J.-M., ROULIER, CH., SCHULER, B., 1980: Valeur naturelle des rives du lac de Neuchâtel (Suisse). *Colloques phytosociol. IX, "Les forêts alluviales"*, Strasbourg, 627-632.
- GODRON, M., GUILLERM, J.L., POISSONET, J., POISSONET, P., THIAULT, M. et TRABAUD, L., 1981: Dynamics and management of vegetation, in: Castri, F., Goodall, D.W. et Specht, R.L. (1981), *Mediterranean type shrublands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam: 317-344.
- GOOWIN, H., 1929: The "Sedge" and "Litter" of Wicken Fen. *J. of Ecology* 17: 148-160.
- GODWIN, H., 1941: Studies in the ecology of Wicken Fen. IV. Crop-taking experiments. *J. Ecology* 29: 83-106.
- GOOWIN, H. et BHARUCHA, F.R., 1932: Studies in the ecology of Wicken Fen. II: The fen water table and its control of plant communities. *J. Ecology* 20: 157-191.

- GOERS, S., 1964: Beiträge zur Kenntnis basiphiler Flachmoor-gesellschaften. 2. Teil: Das Mehlprimel-Kopfbinsen-Moor (*Primulo-Schoenetum ferruginei*). Veröff. Landest. Nat. Schutz Landsch. pfl. Bad.-Württ. 32: 7-42.
- GOODALL, D.W., 1952: Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. Australian Journ. Sc. Res., B, 5: 1-41.
- GOODALL, D.W., 1953: Point quadrat methods for the analysis of vegetation. Australian Journ. Botany, 1: 457-461.
- GOUNOT, M., 1956: A propos de l'homogénéité et du choix des surfaces de relevé. Bull. Serv. Carte phytogéogr., Série B, 1(1): 7-17.
- GOUNOT, M. et CALLEJA, M., 1962: Etude statistique d'une pelouse à *Brachypodium pinnatum*. VII. Coefficient de communauté, homogénéité et aire minimale. Bull. Serv. Carte phytogéogr., Série B, 2: 181-200.
- GRATIER, M., 1980: Les sols du plateau vaudois. Mém. Soc. vaudoise Sc. nat. 16(3), 188 p.
- GREIG-SMITH, P., 1982: Quantitative plant ecology (3ème éd.). Studies in Ecology. Wiley-Interscience, New York, 359 p.
- GROOTJANS, A.P., SCRIPPER, P.G. et VAN DER WINDT, H.J., 1985: Influence of drainage on nitrogen mineralization and vegetation response in wet meadows. I. *Calthion palustris* stands. Acta Oecologica, Oecol. Plant. 6(4): 403-417.
- GROOTJANS, A.P. et TEN KLOOSTER, W.Ph., 1980: Changes of ground water regime in wet meadows. Acta Bot. Neerl. 29(5/6): 541-554.
- GRUENIG, A., 1980: Unsere Seeufer in Vergangenheit und Gegenwart. Verb. 2. Schutze Land. 53: 15-34.
- GUINOCHET, H., 1973: Phytosociologie. Ed. Masson, Paris, 227 p.
- HACKNEY, C.T. et DE LA CRUZ, A., 1980: In situ decomposition of roots and rhizomes of 2 tidal marsh plants. Ecology 61(2): 226-231.
- HAENNI, J.-P., 1980: Contribution à la connaissance de la biologie des papillons aquatiques (Lepidoptera, Pyraloidea) sur la rive sud du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. Neuch. Sc. nat. 103: 29-43.
- HELLER, R., 1984: Physiologie végétale. I. Nutrition. Ed. Masson, Paris, 244 p.
- HESS, H.E., LANDOLT, E. et HIRZEL, R., 1976/77/80: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser Verlag, Basel, 3 vol.
- HILL, B.H., 1985: The breakdown of macrophytes in a reservoir wetland. Aquat. Bot. 21(1): 23-31.
- HOPKINSON, C.S. et GOSSELINK, J.G., 1978: Aboveground production of seven marsh plant species in coastal Louisiana. Ecology 59(4): 760-769.
- HOPKINSON, C.S., GOSSELINK, J.G. et PARRONDO, R.T., 1980: Production of coastal Louisiana marsh plants calculated from phenometric techniques. Ecology 61(5): 1091-1098.
- HOWARD, P.J.A., 1964: The carbon-organic matter factor in various soil types. Oikos 15(2): 229-236.
- IMHOF, E., 1965/68: Atlas de la Suisse. Ed. Serv. topogr. féd., Wabern-Berne.
- JAMES, D.B., 1962: Factors affecting the growth of *Molinia caerulea* on a calcareous soil. J. Ecology 50: 521-527.
- JEANGROS, B., 1981: Etude comparative des méthodes d'analyse de la végétation Daget-Poissonet et Klapp. Travail de diplôme, Inst. Prod. végét., Ecole polytechn. féd. Zürich, 55 p. (non publié).
- JEANROY, E., 1983: Diagnostic des formes du fer dans les pédogénèses tempérées, évaluation par les réactifs chimiques d'extraction et apports de la spectrométrie Mossbauer. Thèse, Univ. Nancy I, 168 p.
- JENSEN, S., 1970: Influences of transformation of cover values on classification and ordination of lake vegetation. Vegetatio 37-1: 19-31.
- JONASSON, S., 1983: The point intercept method for non destructive estimation of biomass. Phytocoenologia 11(3): 385-388.

- KAPFER, A., 1987: Renaturierung von Niedermooren. Diss. Techn. Univ. München.
- KELLER, L., 1969/70: Etude des groupements végétaux de la réserve de Cheyres. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 59: 47-59.
- KISTRITZ, R.V., HALL, K.J. et YESAKI, I., 1983: Productivity, detritus flux and nutrient cycling in a *Carex lyngbyei* tidal marsh. Estuaries 6(3): 227-236.
- KLOETZLI, F., 1969: Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorwiesen im nördlichen Schweizer Mittelland. Beitr. Geobot. Land. Schweiz 52, 296 p.
- KLOETZLI, F., 1972: Grundsätzliches zur Systematik von Pflanzengesellschaften. Ber. Geobot. Inst. ETM, Stiftung Rübel, Zürich 41: 35-47.
- KLOETZLI, F., 1978: Zur Bewaldungsfähigkeit von Mooren der Schweiz. Telma 8: 183-192.
- KOCH, W., 1926: Die Vegetationseinheiten der Linthebene, unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. Jb. natw. Ges. St.-Gallen 61, 144 p.
- KOCH, W., 1931: Über einige Assoziationen des Bodenseegebietes. Beitr. Nat. Denkmalspfl. 14: 243-251.
- KORNECK, D., 1963: Die Pfeifengraswiesen und ihre wichtigsten Kontaktgesellschaften in der nördlichen Oberrheinebene und im Schweinfurter Trockengebiet. 2. Teil. Beitr. nat. kdl. Forsch. SW-Deutschld. 22: 18-44.
- KOVACS, M., 1956: Die zöologischen und ökologischen Verhältnisse von *Glaucium marisci* in der Gegend des Balaton-Sees. Acta Bot. Acad. Scient. Hungaricae 2: 133-146.
- KOVACS, M., 1962: Die Moorwiesen Ungarns. Die Vegetation ungarischer Landschaften 3 (Budapest), 214 p.
- KREEB, K., 1954: Phänologische Untersuchungen auf kleinem Raum. Meteorol. Rundsch. 7: 95-101, 133-137.
- KRUESI, B., 1981: Phenological methods in permanent plot research. Diss. ETH Nr. 6852 (Zürich), 115 p.
- KUBIENA, W.L., 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 385 p.
- LAMOTTE, M. et BOURLIERE, P., 1967: Problèmes de productivité biologique. Ed. Masson, Paris, 246 p.
- LANDOLT, E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETM, Stiftung Rübel, Zürich 64, 208 p.
- LANG, G., 1973: Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. Pflanzensoziologie 17. Gustav Fischer Verlag, Jena, 451 p.
- LEGENDRE, L., et LEGENDRE, P., 1979: Ecologie numérique I et II. Ed. Masson, Paris, 197 p. (I) et 254 p. (II).
- LEMEE, G., 1978: Précis d'écologie végétale. Ed. Masson, Paris, 285 p.
- LEMEE, G. et BICHAUT, N., 1973: Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. II. Décomposition de la litière de feuilles des arbres et libération des bioéléments. Oecol. Plant. 8(2): 153-174.
- LEON, R., 1968: Balance d'eau et d'azote dans les prairies à litière des alentours de Zürich. Veröff. Geobot. Inst. ETM, Stiftung Rübel, Zürich 41: 2-67.
- LEVY, E.G. et MADDEN, E.A., 1933: The point method of pasture analysis. New Zealand J. Agric. 46: 267-279.
- LOACH, K., 1968: Seasonal growth and nutrient uptake in a *Molinietum*. J. Ecology 56: 433-444.
- LONDO, G., 1975 a: Dezimalskala für die Vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. Ber. Int. Symp. IVV (Rinteln, 1973): 613-617.
- LONDO, G., 1975 b: Information über Struktur, Dynamik und ihr Zusammenhang durch Dauerquadrat Untersuchungen. Ber. Int. Symp. Ver. Vegkd. Rinteln: 89-105.

- LONDO, G., 1978: Möglichkeiten zur Anwendung von vegetationskundlichen Untersuchungen auf Dauerflächen. *Vegetatio* 38(3): 185-190.
- LOSSAINT, P. et RAPP, M., 1969: Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes du climat méditerranéen. Productivité des écosystèmes forestiers, Actes Coll. Bruxelles, Unesco 1971, Paris: 597-617.
- LSPN, 1979 a: Etude no 2: Urgence de l'entretien des prairies à laiches - état de l'embroussaillage. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: Roulier, Ch.), 11p.
- LSPN, 1979 b: Etude no 3: Valeur écologique des forêts et recommandations pour leur entretien. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: Roulier, Ch.).
- LSPN, 1979 c: Etude no 5: Essais de fauchage des prairies à laiches de la rive sud du lac de Neuchâtel. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteurs: Roulier, Ch. et Antoniazza, M.), 31 p.
- LSPN, 1979 d: Etude no 7: Valeur naturelle des rives et de l'arrière-pays du lac de Neuchâtel. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteurs: Müller, N.-U. et Antoniazza, M.), 42 p.
- LSPN, 1979 e: Etude no 11: Réaménagement de la baie d'Ostende - propositions. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: M. Antoniazza), 14 p.
- LSPN, 1979 f: Etude no 12: Impact et accueil du public dans les marais de la rive sud du lac de Neuchâtel. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteurs: Roulier, Ch. et Antoniazza, M.).
- LSPN, 1980: Etude no 10: Etude préliminaire de l'érosion de la rive sud du lac de Neuchâtel. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteurs: Roulier, Ch.), 21 p.
- LSPN, 1981: Etude no 16: Réaménagement de l'embouchure de l'Arnon - propositions. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: A. Pignet), 4 p.
- LSPN/WWF, 1980: Plan de protection de la rive sud-est du lac de Neuchâtel. 97 p.
- LSPN/WWF, 1986: Surveillance scientifique, effets de l'entretien sur la végétation. Gestion des zones naturelles, rapport No. 1, Groupe d'étude et de gestion des rives du lac de Neuchâtel (auteurs: Roulier, Ch. et Moret, J.-L.).
- LUEDI, W., 1935: Das grosse Moos im westschweizerischen Seelande und die Geschichte seiner Entstehung. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 11, 344 p.
- MALMER, N. et SJOERS, H., 1955: Some determinations of elementary constituents in mire plants and peat. *Bot. Notiser* 108(1): 46-80.
- MARTHALER, N.P., VOGELSANGER, W., RICHARD, F. et WIERENGA, P.J., 1983: A pressure transducer for field Tensiometers. *Soil Science Soc. of Am. J.* 47(4): 624-627.
- MASON, C.F. et BRYANT, R.J., 1975: Production, nutrient content and decomposition of *Phragmites communis* and *Typha angustifolia*. *J. Ecology* 63: 71-95.
- MEYER, D., ANTONIAZZA, V., BOURUIER, J.-C. et ROULIER, CH., 1982: Les incendies dans la Grande Carigaie - étude d'impact sur la flore et la faune. Institut de Zoologie, Université de Fribourg, 30 p.
- MILNER, C. et HUGHES, R.E., 1968: Methods for the measurement of the primary production of grassland. *IBP Handbook 6*, Blackwell Scientific Publ., Oxford Edinburgh, 70 p.
- MISERAZ, J.-J., 1973: Géochimie des eaux du karst jurassien. Thèse Univ. Neuchâtel, 313 p.

- MOSLER, D., 1985: The conception of geoecological cycles and its application to the sulphur cycle. *Ekologia (CSSR)* 4(2): 211-224.
- MOOR, M., 1969: Zonation und Sukzession am Ufer stehender und fliessender Gewässer. *Vegetatio* 17: 26-32.
- MUECKENHAUSEN, E., 1985: Die Bodenkunde (3ème éd.). DLG Verlag, Frankfurt am Main, 579 p.
- MUECKENHAUSEN, E. et ZAKOSEK, H., 1961: Das Bodenwasser. *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.* 89: 400-414, Wiesbaden.
- MUELLER, H.-U. et al., 1977: L'importance de la région du lac de Neuchâtel au point de vue de la protection de la nature. Sect. d'Ethologie et de recherche sur la faune sauvage de l'Institut de zoologie de l'Université de Zürich, 52p.
- MUELLER, R., 1973: Les niveaux des lacs du Jura. in: SCHWAB, H., (1973): Die Vergangenheit des Seelandes in neuem Licht. Ed. Universitaires, Fribourg: 155-176
- MULHAUGER, B., (travail en cours): Les araignées de la rive sud du lac de Neuchâtel. Université de Neuchâtel, Institut de zoologie.
- MURPHY, C.P., 1984: The morphology and genesis of eight surface-water gley soils developed in till in England and Wales (UK). *J. Soil. Science* 35(2): 251-272.
- NIEMANN, E., 1963: Beziehungen zwischen Vegetation und Grundwasser. Ein Beitrag zur Präzisierung des ökologischen Zeigerwertes von Pflanzen und Pflanzengesellschaften. *Arch. Nat. schutz Ldsch.forsch.* 3(1): 3-36.
- NIEMANN, E., 1973: Grundwasser und Vegetationsgefüge. *Nova Acta Leopoldina* 38(6), 172 p., Leipzig.
- NIKLFIELD, H., 1973: Über Schoeneten am Neusiedler See (Burgenland) In: Landolt, E., 1973, Pflanzengesellschaften nasser Standorte in den Alpen und Dinariden. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 51: 183-186.
- OBERDORFER, E., 1977/83: Süddeutsche Pflanzengesellschaften I et III. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart New York, 311 p.(I) et 455 p. (III).
- OBERDORFER, E., 1979: Pflanzensoziologische Exkursionsflora (4ème éd.). Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 997 p.
- OFFICE FEDERAL DES FORETS, 1976: Carte de la végétation et de l'impact de l'homme de la rive sud du lac de Neuchâtel, avec rapport adjoint. (Etude réalisée par les Université de Neuchâtel, de Lausanne et de l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich).
- OFFICE FEDERAL DES FORETS, 1983: Entretien des zones humides en Suisse. 75 p.
- OLIVIER, Th., 1979: Extraction des eaux capillaires: méthodologie d'extraction et analyse des solutions obtenues. D.E.A., Centre Pédol. Biol. CNRS, Vandoeuvre-Les-Nancy, 35p.
- OLSON, J.E., 1963: Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- ORLOCI, L., et KENKEL, N., 1985: Introduction to data analysis. Int. Cooperative Publ. House, 339 p.
- PAAS, A.Yu., 1979: Properties and variations in the physicochemical characteristics of gley soils on sorted clay and binary deposits. *Soviet. Soil. Science* 11(6): 650-659.
- PASSARGE, H., 1954: Ortliche Beobachtungen über jahreszeitliche Schwankungen des Grundwasserstandes. *Arch. Forstwes.* 3: 475-486.
- PASSARGE, H., 1965: Zur Frage der Probeflächenwahl bei Gesellschaftskomplexen im Bereich der Wasser- und Verlandungsvegetation. *Feddes Rep. Bh.* 142: 203-208.
- PEARSALL, W.H. et GONRAM, E., 1956: Production ecology. I. Standing crops of natural vegetation. *Oikos* 7(2): 193-201.

- PEDERSEN, E.P., 1985: Investigations of drain water quality and leaching of nutrients from marsh and deep peat soil 1971-84. *Tidsskr. Planteavl* 89: 319-329.
- FIGOTT, C.D., 1982: The experimental study of vegetation. *New Phytol.* 90: 389-404.
- POCMON, M., 1978: Origine et évolution des sols du Haut-Jura suisse. *Mém. Soc. Helvétique Sc. Nat.* vol XC, 190 p.
- PODANI, J., 1984: Spatial processes in the analysis of vegetation: theory and review. *Acta Botanica Hungarica* 30: 75-118.
- POISSONET, P., 1978: Du sol nu à la végétation herbacée dense: un exemple expérimental. *Phytocoenosis* 7.1/2/3/4, Warszawa - Gialowieza: 371-384.
- POISSONET, P. et POISSONET, J., 1969: Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes. C.N.R.S.-C.E.P.S., doc. 50, Montpellier, 120 p.
- POISSONET, J., POISSONET, P. et THIAULT, M., 1981: Development of flora, vegetation and grazing value in experimental plots of a *Quercus coccifera* garrigue. *Vegetatio* 46: 93-104.
- POTT, R., 1983: Die Vegetationsabfolgen unterschiedlicher Gewässertypen Nordwestdeutschlands und ihre Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt des Wasser. *Phytocoenologia* 11(3): 407-430.
- PRADERVANO, C., 1981: Cartographie de la réserve naturelle de Champ-Pittet. Travail de certificat, Institut de Botanique de l'Université de Lausanne, 38 p.
- PRESLER, J., GILOMEN, R., CLERC, M. et LEDERMANN, B., 1983: Das Grosse Moos, Nutzung und Bearbeitung seiner Böden. GVBF. Ins/Grangeneuve (Schweiz).
- QUARTIER, A.-A., 1948: Le lac de Neuchâtel. Ed. de la Baconnière, Neuchâtel, 164 p.
- RAPP, M., 1971: Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. Ed. Centre National de la Rech. Scient., Paris, 184 p.
- RAPP, M. et CASANETTES, A., 1980: Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen. II. Composition chimique et minéralomasse. *Oecol. Plant.* 1(15), 2: 151-164.
- REHFUSS, K.E., 1981: Waldböden: Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung. Pareys Studentexte 29, Verlag P. Parey, Hamburg u. Berlin, 193 p.
- RICHARD, F., 1973: Porengrößenverteilung und Entwässerbarkeit von Böden. *Bündnerwald* 26, 3/4: 1-12.
- RICHARD, F., LUESCHER, P. et STROSEL, T., 1978/81/83: Physikalische Eigenschaften von Böden der Schweiz I, II, III. Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf (Schweiz).
- RICHARD, J.-L., 1982: La conservation des marais. Intervalles 4:5-16.
- RICHARD, J.-L., ROLLIER, M., ANTONIAZZA, M. et ROULIER, Ch., 1982: Plan de protection des rives naturelles du lac de Neuchâtel. Schweiz. Z. Forstwes. 133 (1): 65-72.
- RICHARDS, L.A., 1949: Methods of measuring soil moisture tension. *Soil Science* 68: 95-112.
- ROMANE, F., 1972: Applications à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Discussion sur des exemples pris dans les Basses Cévennes et les garrigues occidentales. Thèse Doc. Ing., Fac. Sci. Montpellier, 124 p.
- ROMANOVA, T.A. et IVAKHNENKO, N.N., 1981: Genesis and water regime of semi hydromorphic soils on mantle loams in Central Belorussia USSR. *Soviet. Soil. Science* 13(3): 1-12.
- ROUILLER, J., 1981: Analyses des sols - techniques de laboratoire. Centre de Pédol. Biol. C.N.R.S., Note techn. 32.

- ROULIER, Ch., 1983: Contribution à l'étude phytosociologique des groupements végétaux non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 72 (1/2): 75-125.
- ROYER, J.M., VACHAUD, G., 1974: Détermination directe de l'évapotranspiration et de l'infiltration par mesure des teneurs en eau et des succions. Bull. Sc. Hydrol. XIX, 3: 319-336.
- SCHABFER, R., 1962: Les sols hydromorphes du Bruch de l'Andlau (Alsace). Bull. Ass. Fr. Sc. Sol 1: 1-17.
- SCHABFER, R., 1967: Caractères et évolution des activités microbiennes dans une chaîne de sols hydromorphes mésotrophiques de la plaine d'Alsace. Rev. Ecol. Biol. Sol. IV (Paris), 3, 4: 385-437, 567-592.
- SERV. AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE VAUD ET OFFICE DES CONSTRUCTIONS ET DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE FRIBOURG, 1982: Plan directeur de la rive sud du lac de Neuchâtel et des rives du lac de Morat. Doc. aménagement régional 16, 39
- SHAVER, G.R. et MELILLO, J.M., 1984: Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. Ecology 65(5): 1491-1510.
- SOLLBERGER, M., 1974: Le lac de Neuchâtel (Suisse). Thèse, Université de Neuchâtel, 434 p.
- SPINNER, N., 1933: La Correction des eaux du Jura et le climat littoral. Bull. Soc. Neuchât. Sc. nat. 58: 33-48, 128.
- STOLZY, L.N., FOCHT, D.D. et FLÜNLER, H., 1981: Indicators of soil aerations status. Flora 171: 236-265
- STUMM, W. et MORGAN, J.J., 1970: Aquatic chemistry. Wiley Interscience, New York London Sydney Toronto, 583 p.
- TERRY, W.S. et TANNER, G.W., 1984: Mineral concentration within freshwater marsh plant communities. J. Freshwater Ecol. 2(5): 509-518.
- TRABAUD, L. et LEPART, J., 1981: Changes in the floristic composition of a *Quercus coccifera* garrigue in relation to different fire regimes. Vegetatio 46: 105-116.
- TUKEY, M.B., 1970: The leaching of substances from plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 21: 305-324.
- ULEHLOVA, B., 1978: Décomposition processes in the fishpond littoral, in: Dykyjova, D. et al., (1978), Pond littoral ecosystems. Ecological Studies 28: 341-353, Springer Verlag, Berlin.
- ULEHLOVA, B., KLIMO, B. et JAKRLOVA, J., 1976: Mineral cycling in alluvial forest and meadow ecosystems in southern Moravia, Czechoslovakia. Int. J. Ecol. Environ. Sci. 2(1): 15-25.
- ULEHLOVA, B. et PRIBIL, S., 1978: Water chemistry in the Fishpond littorals, in: Dykyjova, D. et al., (1978), Pond littoral ecosystems. Ecological Studies 28: 126-140, Springer Verlag, Berlin.
- VAN DER MAAREL, E., 1979: Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. Vegetatio 39-2: 97-114.
- VAN DYNE, G.M., VOGEL, W.G. et FISSER, H.G., 1963: Influence of small plot size and shape on range herbage production estimates. Ecology 44(4): 746-759.
- VANDEN BERGHE, C., 1973: Initiation à l'étude de la végétation. Les Naturalistes Belges, Bruxelles, 236 p.
- VEERKAMP, M.T., CORRE, W.J., ATWELL, B.J. et KUIPERS, P.J.C., 1980: Growth rate and phosphate utilization of some *Carex* species from a range of oligotrophic to eutrophic swamp habitats. Physiol. Plant. 50: 237-240.
- VEERKAMP, M.T. et KUIPERS, P.J.C., 1982 a: The uptake of potassium by *Carex* species from swamp habitats varying from oligotrophic to eutrophic. Physiol. Plant. 55(3): 237-241.

- VEERKAMP, M.T. et KUIPER, P.J.C., 1982 b: The effect of potassium on growth of *Carex* species from swamp habitats varying from oligotrophic to eutrophic and comparison of physiological reactions of *Carex* species to phosphorus stress and potassium stress. *Physiol. Plant.* 55(3): 242-246.
- VOGEL, M., 1981: Oekologische Untersuchungen in einem Phragmites Bestand. Diss. Univ. Philipps, Marburg/Lahn, 97 p.
- VOGELSANGER, W., 1986: Der Wasserhaushalt eines zweischichtigen Bodenprofils unter Waldbestockung, dargestellt an einer sandigen Parabraunerde über Schotter. *Mitt. Eidg. Anstalt forst. Versuchswesen* 62(2): 101-127.
- WEBSTER, J.R., 1962 a: The composition of wet-heath vegetation in relation to aeration of the ground-water and soil. I. Field studies of ground-water and soil aeration in several communities. *J. Ecology* 50: 619-638.
- WEBSTER, J.R., 1962 b: The composition of wet-heath vegetation in relation to aeration of the ground-water and soil. II. Response of *Molinia coerulea* to controlled conditions of soil aeration and ground-water movement. *J. Ecology* 50: 639-650.
- WEBSTER, R., 1966: The measurement of soil water tension in the field. *New Phytol* 65: 249-258.
- WEDRAOGO-DUMAZET, B., 1983: Modification de la charge chimique des eaux au cours du transit à travers 3 écosystèmes distincts du Mont Lozère. Thèse Univ. d'Orléans, 147 p.
- WERNER, P., 1978: Les groupements végétaux des marais de Bercher et Cua Boussan (VD). *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 353, 74: 69-82.
- WESTLAKE, D.F., 1963: Comparisons of plant productivity. *Biol. Rev.* 38: 385-425.
- WIEGERT, R.G. et EVANS, F.C., 1964: Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in southeastern Michigan. *Ecology* 45(1): 49-63.
- WILDI, O., 1977: Beschreibung exzentrischer Hochmoore mit Hilfe quantitativer Methoden. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 60, 128p.
- WILDI, O., 1986: Analyse vegetationskundlicher Daten. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 90, 226 p.
- WILDI, O. et ORLOCI, L., 1983: Management and multivariate analysis of vegetation data. *Eidg. Anst. forstl. Versuchswes. Birmensdorf, Ber.* 215, 139 p.
- WILLIAMS, T., 1968: The nitrogen relations and other ecological investigations on wet fertilized meadows. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 41: 69-193.
- WITTWER, F., (en préparation): Les Staphylins de la rive sud du lac de Neuchâtel. Université de Neuchâtel, Institut de zoologie.
- WOLAVER, T.G., ZIEMAN, J.C., WETZEL, R. et WEBB, K.L., 1983: Tidal exchange of nitrogen and phosphorus between a mesohaline vegetated marsh and the surrounding estuary in the Lower Chesapeake Bay. *Estuar. Coastal Shelf Science* 16: 321-332.
- YABE, K. et NUMATA, M., 1984: Ecological studies of the Mobara-Yatsumi marsh (Japan). Main physical and chemical factors controlling the marsh ecosystem. *Jap. J. Ecol.* 34: 173-186.
- YATES, R.F.K., DAY, F. et DAY, F.P., 1983: Decay rates and nutrient dynamics in confined and unconfined leaf litter in the Great Dismal swamp. *Am. Midl. Nat.* 110(1): 37-45.
- YERLY, M., 1970: Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 44, 122 p.

- ZOBRIST, L., 1935: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen des Schoenetum nigricantis im nordostschweizerischen Mittellande. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 18, 144 p.
- ZUMBUEHL, G., 1983: Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen von gemähten Magerrasen bei Davos. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 81.