

THESE

présentée à

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

pour l'obtention du grade de

DOCTEUR ÈS SCIENCES

par

Phillippe CORNALI

1992

**ECOLOGIE DES PINEDES (*Pinus silvestris*)
DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHÂTEL (SUISSE)**

**Phytosociologie, pédologie, hydrodynamique,
hydrochimie, phytomasse et productivité,
minéralomasse et cycles biogéochimiques**

Jury: Gobat, J.-M.,	Professeur à l'Université de Neuchâtel, directeur de thèse et représentant du Professeur honoraire J.-L. Richard
Rapp, M.,	Directeur de recherches au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive Louis Emberger (CNRS), Montpellier
Wilmanns, D.,	Professeur à l'Université Albert-Ludwig, Freiburg i. Brsgau
Schweingruber, F.,	Professeur, de l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage, Birmensdorf
Gratier, M.,	Dr. ès sc., Service de l'Aménagement du territoire, Département vaudois des Travaux publics, Lausanne
Buttler, A.,	Chef de travaux au laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Ecologie des pinèdes (*Pinus silvestris*)
de la rive sud du Lac de Neuchâtel

de Monsieur Philippe Cornali

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

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

MM. J.-M. Gobat, A. Buttler, M. Gratier

(Lausanne), F. Schweinbruger (EPF-Zurich),

O. Willmanns (Freiburg) et M. Rapp (Montpellier)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 27 octobre 1993

Le doyen:



B.-H. Nægeli



AVANT-PROPOS

1	INTRODUCTION GENERALE	1
1.1	LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHATEL	1
1.1.1	Contexte général	1
1.1.2	Références bibliographiques	2
1.1.3	Principaux milieux naturels	2
1.1.4	Un site de valeur exceptionnelle	3
1.1.5	Menaces et protection	5
1.2	CADRE DU PROJET	6
1.2.1	Objectifs de recherche	6
1.2.2	Conception et organisation générale	6
1.2.3	Etude des pinèdes	8
2	DESCRIPTION GENERALE DU MILIEU	10
2.1	SITUATION GEOGRAPHIQUE	10
2.2	SITUATION GEOLOGIQUE	10
2.3	SITUATION HYDROLOGIQUE	11
2.3.1	Rappel historique	11
2.3.2	Etat actuel	14
2.4	VEGETATION RIVERAINE	14
3	MATERIEL ET METHODES	20
3.1	INTRODUCTION	20
3.2	CHOIX DES SITES D'ETUDE	20
3.3	METHODES CLIMATOLOGIQUES	20
3.3.1	Température et humidité de l'air	20
3.3.2	Pluviosité, égouttement, écoulement, percolation	20
3.3.3	Température du sol	21
3.4	METHODES D'ETUDE DE LA VEGETATION	21
3.4.1	Description de la végétation	21
3.4.2	Phytomasse et productivité végétales	22
3.4.3	Analyses chimiques du matériel végétal	26
3.5	METHODES D'ETUDE DES SOLS	26
3.6	METHODES D'ETUDE DE L'EAU DANS LE SOL	28
3.6.1	Dynamique de la nappe	28
3.6.2	Analyses physico-chimiques de l'eau	29
3.7	METHODES D'ANALYSE DES RESULTATS	30
4	CLIMATOLOGIE	36
4.1	INTRODUCTION	36
4.2	CLIMAT REGIONAL	37
4.2.1	Valeurs annuelles	37
4.2.2	Valeurs mensuelles (température et précipitations)	38
4.3	MICROCLIMAT (température et humidité)	38
4.3.1	Moyennes hebdomadaires	38
4.3.2	Valeurs extrêmes hebdomadaires	39
4.3.3	Variations journalières dans la pinède de Champmartin Est	39
4.3.4	Température du sol dans la pinède de Champmartin Est	39
5	VEGETATION	46
5.1	INTRODUCTION	46
5.2	DESCRIPTION DU MOLINIO-PINETUM	47
5.2.1	Généralités	47
5.2.2	Composition floristique	48
5.2.3	Valeurs indicatrices	50
5.3	POSITION SYNTAXONOMIQUE	51
5.4	DYNAMIQUE DE LA VEGETATION	56
5.4.1	Généralités	56
5.4.2	Modèle de succession	57
5.4.3	Transects	60

6	HYDRODYNAMIQUE	81
6.1	INTRODUCTION	81
6.2	MOUVEMENTS DE LA NAPPE	82
6.3	TENSIOMETRIE	84
6.4	CONCLUSIONS	85
7	SOLS	97
7.1	INTRODUCTION	97
7.1.1	Généralités	97
7.1.2	Les sols des pinèdes	98
7.2	DESCRIPTION DES PROFILS ET ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES	100
7.2.1	Pararendzine à pseudogley, à hydromull AW	100
7.2.2	Pararendzine à pseudogley, à mull carbonaté CE	103
7.2.3	Pararendzine à pseudogley, à mull calcique CW	106
7.2.4	Pararendzine à pseudogley, à mull calcique PO	109
7.2.5	Sol brun calcique pseudogleyifié, à moder AE	112
7.3	TRANSECT DE CHAMPMARTIN: QUELQUES DESCRIPTEURS PHYSIQUES	118
7.3.1	Généralités et méthodes	118
7.3.2	Discussion des résultats et conclusions	119
7.4	CONCLUSIONS	123
8	HYDROCHIMIE	134
8.1	INTRODUCTION	134
8.2	METHODE D'EXTRACTION PAR CENTRIFUGATION	136
8.3	DESCRIPTEURS PHYSICO-CHIMIQUES: NAPPE ET SOLUTIONS DE SOL	138
8.3.1	Analyse en composantes principales	138
8.3.2	Variation spatiale des descripteurs physico-chimiques	139
8.3.3	Corrélations eau piézométrique - eau de centrifugation	142
8.4	CONCLUSIONS	143
9	PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITE	159
9.1	INTRODUCTION	159
9.2	LA MESURE DE LA PRODUCTIVITE PRIMAIRE	160
9.3	PHYTOMASSE AERIENNE	161
9.4	CHUTE, ACCUMULATION ET DECOMPOSITION DE LA LITIÈRE	164
9.4.1	Chutes de litière	164
9.4.2	Stock de matière organique au sol	168
9.4.3	Vitesse de décomposition et d'accumulation de la matière organique	169
9.5	CROISSANCE ET PRODUCTIVITE AERIENNES	173
9.6	CONCLUSIONS	176
10	MINERALOMASSE VEGETALE ET CYCLES BIOGEOCHIMIQUES	188
10.1	INTRODUCTION	188
10.2	COMPOSITION MINERALE DE LA VEGETATION	189
10.3	RESTITUTION MINERALE A PARTIR DE LA LITIÈRE	191
10.3.1	Composition minérale des chutes annuelles	191
10.3.2	Evolution de la fraction minérale lors de la décomposition	193
10.3.3	Estimation de la réserve échangeable au sol	196
10.4	APPORTS PAR LES PLUIES ET PLUVIOLESSIVAGE	198
10.5	CYCLES BIOGEOCHIMIQUES ET CONCLUSIONS	200
10.5.1	Répartition et évolution de la matière organique	200
10.5.2	Cycles biogéochimiques des éléments minéraux	201
10.5.3	Tentative de bilan et conclusions	202
11	CONCLUSION GENERALE	217
11.1	PRINCIPAUX RESULTATS	217
11.2	PERSPECTIVES	226
11.3	RESUME	227
12	BIBLIOGRAPHIE	231

REMERCIEMENTS

L'instant est venu de pouvoir exprimer mes remerciements et toute ma gratitude aux personnes sans lesquelles ce travail n'aurait jamais pu être mené à bien.

Le projet de recherche a été initié puis dirigé jusqu'à son départ en retraite par le professeur J.-L. Richard. Je lui dois l'essentiel de l'intérêt que je porte aujourd'hui à la sociologie végétale, intérêt développé au cours de tant d'inoubliables excursions. Il a fort obligeamment accepté de fournir au directeur de thèse son appréciation sur le manuscrit. Je le remercie très chaleureusement.

Il m'est très agréable de remercier J.-M. Cobat, professeur successeur de J.-L. Richard et directeur de thèse, ami d'une déjà longue et fructueuse collaboration. Son appui sans réserve, sa disponibilité, même agendée..., son enthousiasme pour la cause écologique et pédologique ont constitué pour moi une stimulation toujours bienvenue.

Cette atmosphère propice et stimulante, le laboratoire la doit tout autant à un autre ami, J.-D. Gallandat, professeur assistant chargé de l'enseignement de la phytosociologie. Je lui suis très reconnaissant d'avoir bien voulu relire le chapitre végétation, ainsi que pour son soutien amical et toujours encourageant.

Je remercie tout particulièrement les professeurs M. Rapp du Centre Louis Emberger (CNRS) à Montpellier, O. Wilmanns de l'Université de Freiburg im Breisgau, F. Schweingruber de l'Institut fédéral de recherche sur la forêt, la neige et le paysage à Birmensdorf, le Dr. M. Grätier du Département vaudois des travaux publics, et le Dr. A. Buttler, chef de travaux au laboratoire, d'avoir accepté de lire ce travail; je suis sensible à l'honneur qu'ils me font de participer au jury de thèse.

La collaboration et l'amitié jamais démenties avec A. Buttler et M. Bueche, camarades de recherche concernés par les 2 autres thèses du projet FNRS, ont représenté pour moi, engagé à temps partiel, le cadre indispensable à l'aboutissement de ce travail. Cette activité en équipe a confirmé une fois de plus les multiples avantages d'une telle démarche, tant au plan scientifique qu'en ce qui concerne finalement l'essentiel, la relation humaine.

Je remercie très sincèrement J.-J. Delémont, directeur de l'école supérieure de commerce de La Chaux-de-Fonds, pour l'aménagement d'horaires d'enseignement toujours compatibles avec mon activité de recherche.

J'exprime encore toute ma reconnaissance aux personnes suivantes dont l'appui, sollicité à divers titres, m'a été très précieux:

- le prof. J.-C. Védy du laboratoire de pédologie de l'EPFL, pour sa participation déterminante à l'étude des sols;

- * le prof. B. Kübler, T. Bachmann et I. Regli, de l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel,
- * J.-P. Dubois et J.-D. Teuscher, du laboratoire de pédologie de l'EPFL,
- * le prof. A. Burger et Y. Lavanchy, du laboratoire d'hydrogéologie de l'Université de Neuchâtel,
- * 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, les conseils en matière analytique et l'exécution de nombreuses analyses;

- J.-F. Matter, responsable de la gestion des réserves forestières de l'EPFZ, pour ses conseils en matière de productivité forestière;
- P. Gassmann, du Service cantonal d'archéologie, pour l'initiation à la dendrochronologie et la mesure des cernes de croissance de nombreux échantillons;
- J. Moret, du Département de calcul de l'Université de Neuchâtel, pour le soutien informatique;
- B. Werffeli, assistante au laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel, pour la détermination et la vérification de toutes les mousses;
- G. Boss, de la Bibliothèque de l'Université de Neuchâtel, pour les nombreuses commandes bibliographiques;
- A. Collaud, de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, pour la mise à disposition de l'outillage nécessaire et la réalisation de nombreux travaux;
- C. Caccia et M. Gaffner, laborantines au laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, pour l'exécution de nombreuses analyses.

Je voudrais encore remercier très sincèrement tous les collaborateurs ou collègues non mentionnés auprès desquels j'ai trouvé, à maintes occasions, appui et compréhension.

Chacun le sait, la dernière place n'est pas la moins significative... et mes pensées vont naturellement à ma famille. A mes enfants, qui ont dû s'accommoder d'un père souvent préoccupé (doux euphémisme), et à ma femme, maîtresse dans l'art de préserver l'essentiel.

AVANT-PROPOS

Au laboratoire, le chercheur peut déterminer dans une large mesure les conditions expérimentales nécessaires à son investigation. Lorsqu'il approche l'écosystème naturel, l'écologue n'a plus cette liberté. Et même après avoir simplifié, modélisé, réduit l'objet d'étude, il reste confronté à un fonctionnement et une dynamique complexes, à des interactions plus ou moins marquées entre de multiples facteurs. C'est pourquoi l'accès à un niveau de synthèse significatif exige le recours à plusieurs disciplines. Dans ce sens, l'étude écologique s'articule tout naturellement autour d'un compromis entre amélioration de la perception globale et perte du détail. Le présent travail n'échappe pas à la règle.

Cette recherche est intégrée au projet du Fonds national de la recherche scientifique No 3.213.0-82: Rive sud du lac de Neuchâtel. Quatre chercheurs, dont trois doctorants, ont participé à la réalisation pratique du projet, conçu et dimensionné pour un travail d'équipe. Cohérence des objectifs oblige, chacun a mené de front démarche individuelle et contribution active à l'ensemble des domaines généraux. Pour ces derniers les rédactions personnelles ont été précédées d'une interprétation commune. De ce fait, une partie des résultats, originaux ou non, a été obligatoirement utilisée par tous (historique, climatologie, topographie, géologie, régimes hydriques, etc.). La première thèse (BUTTLER 1987), aboutie bien avant les autres, a déterminé certaines contraintes rédactionnelles (organisation générale de la matière, graphisme) auxquelles nous nous sommes adapté, en accord avec l'auteur. En matière bibliographique, cet ouvrage contient également une énumération très détaillée dont nous ne retiendrons que les contributions jugées prépondérantes pour notre propos. Par souci d'unité, c'est en référence fréquente à ce travail, ainsi qu'à ceux de BUECHE (à paraître) et GOBAT (à paraître) que nous développerons la spécificité de notre sujet, l'écologie des pinèdes.

1 INTRODUCTION GENERALE

1.1 LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHATEL

1.1.1 Contexte général

Satisfaire à l'exigence, justifiée et justifiable, faite au scientifique d'insérer sa recherche dans un cadre rigoureusement déterminé, c'est d'abord rappeler certains fondements. Nous empruntons à RAMADE (1981) quelques généralités que nous ne répéterons jamais assez!

Dans sa gestion de la biosphère, l'humanité se trouve aujourd'hui brutalement confrontée à une crise de l'environnement dont l'ampleur est sans précédent. Aussi est-il impérieux et urgent, pour assurer un développement durable, d'appliquer une stratégie mondiale de préservation des principales ressources naturelles. Telle qu'elle a été élaborée par l'UICN, cette stratégie repose sur les principes suivants:

- maintenir les processus écologiques essentiels et les systèmes entretenant la vie: régénération et protection des sols, recyclage des éléments minéraux nutritifs, épuration naturelle des eaux (un exemple: dans les 2 prochaines décennies, 30 % des terres arables de la planète auront disparu du seul fait de la désertification!);
- préserver la diversité génétique dont dépendent les fonctionnements de la plupart de ces processus et systèmes, de même que les programmes de sélection utilisant les ressources vivantes;
- veiller à l'utilisation durable des écosystèmes et des espèces, en particulier de la faune terrestre et aquatique dont sont tributaires des millions de communautés rurales et diverses activités industrielles (un exemple: environ 25 000 espèces végétales et plus d'un millier de vertébrés sont en voie de disparition, ou tout au moins se sont raréfiés de façon inquiétante au cours de la dernière décennie);
- enfin, une telle stratégie ne pourra réussir à long terme qu'associée à une politique draconienne de limitation des naissances (avec un temps de doublement de 40 ans, la population mondiale atteindra les 8 milliards d'hommes en 2015, soit 4 fois plus que ce qui est estimé supportable par la biosphère au sens des normes de vie européennes actuelles).

Et la rive sud du lac de Neuchâtel dans tout cela?

S'agissant de la Suisse, et au seul plan de la transformation du paysage, la brochure OFFICE FEDERAL DE L'AMENAGEMENT DU TERRITOIRE + OFFICE FEDERAL DES FORETS (1984) nous fournit ces quelques chiffres:

- 90 % des zones humides supprimées depuis 1850;
- 30 % de haies détruites en 20 ans sur le plateau;
- plus de 6 millions d'arbres fruitiers abattus depuis 1950;
- 70 % (et parfois plus!) de ruisseaux canalisés;

- en une génération, une superficie équivalant à celle du canton de Thurgovie (1012,7 km²) a été consommée par le béton et l'asphalte, en général au détriment des meilleures terres cultivables (cela représente plus d' 1 m²/s!).

Voilà brossé un tableau plutôt sombre, hélas réaliste.

Une problématique aussi complexe, écrasante, nécessite des réponses multiples, urgentes, tant aux niveaux international, national ou régional, qu'au niveau individuel. C'est finalement dans ce sens qu'il faut comprendre le présent travail: mieux connaître, afin de mieux gérer de façon durable, s'applique très opportunément à la rive sud du lac de Neuchâtel.

1.1.2 Références bibliographiques

Un nombre important de publications a déjà été consacré à la région du lac de Neuchâtel, ainsi qu'en témoigne l'inventaire en cours de réalisation par le groupe de travail "Rives du lac de Neuchâtel" de la LSPN (LSPN/WWF 1981).

Dans les domaines botanique, zoologique, pédologique et aménagement s.l., les travaux suivants regroupent par ordre chronologique l'essentiel déjà publié sur le thème rive sud du lac de Neuchâtel: GIRARDET (1926), BERSSET (1949/50), KELLER (1969/70), OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976), MUELLER et al. (1977), ANTONIAZZA (1979), LSPN (1979 a, b, c, d, e, f, g), ANTONIAZZA et al. (1980 a, b), GOBAT et al. (1980), LSPN (1980 a, b), LSPN (1981 a, b, c, d, e), LSPN/WWF (1981), PRADERVAND (1981), MEYER et al. (1982), RICHARD et al. (1982), SERV. AMENAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE VAUD ET OFFICE DES CONSTRUCTIONS ET DE L'AMENAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE FRIBOURG (1982), ROULIER (1983), BUTTLER (1985), BUTTLER et al. (1985), LSPN/WWF (1986), BUTTLER (1987), ARREGUIT 1990, BUTTLER et GALLANDAT (1990), EPFZ (1990), BUTTLER et GOBAT (1991), BUTTLER (1992 a, b), ainsi que divers travaux de zoologie de l'Université de Fribourg.

Une présentation plutôt "grand public" figure dans: CSER/WWF (1980), RICHARD (1982), BUTTLER (1983), PNH (1983 - 1987), MANUEL, F. et ANTONIAZZA M. (1991).

1.1.3 Principaux milieux naturels

La présentation qui suit est essentiellement tirée de OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976), MUELLER et al. (1977) et LSPN/WWF (1981).

Entreprise entre 1868 et 1888, la lère correction des eaux du Jura, entre autres, abaissait dès 1877 les eaux du lac de Neuchâtel de 2,7 m (voir 2.3.1). Cette gigantesque réalisation permettait de récupérer 400 km² de terres cultivables sur les milieux humides du Grand Marais et de la Plaine de l'Orbe. Heureuse mais bien modeste compensation à la disparition de cet écosystème palustre, l'opération exondait les sédiments accumulés par l'érosion des falaises de la rive sud du lac de Neuchâtel, jusqu'alors immergés. Les 20 km² de grèves ainsi libérées des eaux favorisèrent la réinstallation d'une partie des espèces chassées du Grand Marais.

Evoluant rapidement, les milieux pionniers se sont diversifiés jusqu'à constituer les principales unités reconnaissables aujourd'hui (fig. in BUTTLER 1983, p. 6):

- beine lacustre, zone peu profonde du lac (0 - 12 m) avec macrophytes immergées à feuilles flottantes;
- roselières lacustres à roseaux et joncs, pauvres en espèces, généralement isolées du marais par la dune littorale;
- cordons littoraux constitués de sables plus ou moins mouvants accumulés par les vagues, couverts d'une végétation variée souvent dominée par la forêt de saules blancs;
- étangs à eau libre toute l'année, refuges d'une flore typique exclusivement aquatique devenue rare en Suisse;
- roselières intérieures, autour des étangs, riches en espèces rares;
- prairies marécageuses à litière, maintenues par la fauche, également connues pour leurs plantes rares. On les subdivise en deux groupes principaux:
 - 1) les plus humides: prairies à grandes laiches, caractérisées par le développement en touradons de la laiche élevée fréquemment accompagnée du roseau, prairies à marisque, pseudoroselières;
 - 2) les moins humides: prairies à petites laiches, prairies à choins, prairies à canche bleue;
- forêts riveraines plus ou moins humides, diversément stabilisées, dont beaucoup sont naturelles: aulnaie blanche, aulnaie noire, frênaies, pinède;

auxquelles il faut ajouter:

- forêt de pente, fortement influencée par l'homme (monocultures de résineux) avec quelques endroits proches de la frênaie naturelle.

La nomenclature phytosociologique des unités de végétation est donnée sous 2.4.

Les surfaces occupées se répartissent comme suit (LSPN/WWF 1981):

marais non boisés:	780 ha
forêts riveraines:	780 ha (dont 78 ha de pinèdes)
zones aménagées :	460 ha
	2020 ha, soit environ 20 km ²

forêt de pente : 300 ha.

1.1.4 Un site de valeur exceptionnelle

Connue de longue date, la valeur du site a été réactualisée à la suite d'une série de menaces récentes, dont le projet autoroutier des années 70 à travers la Grande Caricaie, entre Yverdon et Estavayer-le-Lac. Nous devons reconnaître un mérite à cet extravagant dessein, aujourd'hui abandonné: au travers des

réactions et prises de conscience qu'il a suscitées, il aura permis d'amorcer une action globale et durable en matière de protection de la rive sud du lac de Neuchâtel.

Les principales caractéristiques qui fondent la valeur exceptionnelle de cet écosystème riverain sont les suivantes (OFFICE FEDERAL DES FORETS 1976, MUELLER et al. 1977 et LSPN/WWF 1981):

- la diversité des milieux naturels (dunes, étangs, marais, forêts) permet d'abriter de nombreuses communautés végétales et animales, dont certaines sont devenues rares parce qu'inféodées à des zones en voie de disparition;
- les dimensions globales du milieu riverain, uniques en Suisse, sont essentielles pour quelques espèces animales exigeant de vastes surfaces relativement intactes, ou encore pour d'autres dont le maintien à long terme exige des effectifs élevés;
- un arrière-pays rural encore pourvu de nombreux milieux naturels et semi-naturels (vallons boisés, haies, vergers,...) où l'impact des activités socio-économiques est demeuré le plus faible de tout le Plateau suisse. Cette proximité détermine d'importants échanges avec les grèves, si bien que l'ensemble du système constitue une unité fonctionnelle de première valeur;
- de par sa position géographique et la diversité de ses milieux, la rive sud du lac de Neuchâtel représente pour l'avifaune un refuge hivernal et une étape migratoire d'importance européenne;
- du point de vue scientifique, l'ensemble de la rive constitue un laboratoire naturel à bien des égards idéal, non seulement à cause de la richesse qui vient d'être évoquée, mais encore et surtout par le fait de sa création récente, datée avec précision. Atout supplémentaire, les résultats acquis en matière de dynamique des écosystèmes riverains constituent une base nécessaire, bien que non suffisante, à l'entretien des zones naturelles humides. Il y a là de quoi renforcer l'indispensable collaboration entre recherche et gestion;
- enfin, la valeur esthétique, culturelle et éducative d'un espace naturel encore peu dégradé représente pour l'homme moderne un facteur d'équilibre de plus en plus indispensable et recherché.

Officiellement, la valeur de la rive sud du lac de Neuchâtel a été reconnue:

- aux niveaux national et régional par:
 - l'inventaire CPN/KLN depuis 1963;
 - le Plan directeur de la rive sud du lac de Neuchâtel et des rives du lac de Morat (SERV. AMENAGEMENT DU TERRITOIRE... 1982, cf. 1.1.2), adopté conjointement par les cantons de Vaud et de Fribourg;
 - la Cartographie des zones alluviales d'importance nationale (GALLANDAT et al. 1990);
 - l'Inventaire des bas-marais d'importance nationale (OFEFP 1990);
 - l'Inventaire des sites marécageux d'une beauté particulière et d'importance nationale (OFEFP 1992);

- l'Etude des effets de la régulation des lacs subjurassiens sur la végétation et le milieu (OFEFP, projet en cours);
- au niveau international par la Convention de Ramsar (1971: réserve du Fanel, 1991: toute la rive) et par la Commission de l'écologie de l'UICN (1980).

1.1.5 Menaces et protection

Victimes aussi bien de leur propre dynamique que d'interventions humaines volontaires ou non mais parfois désastreuses, les milieux naturels de la rive sud du lac de Neuchâtel évoluent aujourd'hui dans une direction incompatible avec les intérêts à long terme de la protection de la nature.

Progressifs depuis le début du siècle, les changements se sont amplifiés depuis une vingtaine d'années sous les influences conjuguées de l'eutrophisation des eaux, du développement touristique et de la 2ème correction des eaux du Jura (1962-73) qui a stabilisé à l'excès le niveau du lac. Ces phénomènes, et d'autres encore tels l'exploitation forestière localement orientée vers le haut rendement, ou l'urbanisation explosive de surfaces improductives, entraînent une banalisation qui touche l'ensemble de l'écosystème.

En ce qui concerne le rythme moyen des dégradations, on estime probable la disparition de 10 ha/an de zones marécageuses depuis un siècle!, dont (LSPN/WWF 1981):

- 4,6 ha/an sacrifiés à l'urbanisation;
- 1,5 ha/an (pendant les 40 dernières années) enlevés par l'érosion;
- 3-4 ha/an colonisés par les buissons (1/3 des prairies marécageuses actuelles est embroussaillé).

L'urgence et la gravité de la situation ont déterminé LSPN et WWF, par l'intermédiaire de leur association commune PNH, à élaborer un plan de protection de la rive sud-est du lac de Neuchâtel (LSPN/WWF 1981). Les objectifs écologiques généraux définis dans ce plan visent à conserver les milieux naturels dans leur qualité et dans leurs dimensions, tout en accordant une priorité aux milieux les plus humides, à savoir aux marais non boisés et, à l'intérieur de ceux-ci, aux étangs et roselières.

Pour réaliser ces objectifs, le plan prévoit 5 types de zones auxquelles doivent s'appliquer un ensemble de mesures destinées à:

- conserver l'intégrité des zones naturelles: protection légale, réglementation des activités, conservation de la faune, lutte contre l'érosion, lutte contre le feu, épuration des eaux;
- ralentir la phénomène d'atterrissement: régulation adéquate du niveau du lac, recreusage d'étangs, débroussaillage, fauchage;
- entretenir et protéger certaines communautés végétales: roselières, forêts naturelles;
- intégrer agriculture et sylviculture: maintien de la diversité des peuplements et zones agricoles, abolition des coupes rases, reboisements;
- stabiliser la surface urbanisée: équipements touristiques, batellerie, installations diverses;
- orienter le programme d'entretien: surveillance scientifique.

En juin 1982, les cantons de Vaud et Fribourg signent avec la LSPN une convention destinée à assurer la protection de la rive sud du lac de Neuchâtel. A la LSPN incombe, pour une durée initiale de 5 ans, la gestion des zones naturelles conformément aux objectifs qui viennent d'être évoqués.

1.2 CADRE DU PROJET

1.2.1 Objectifs de recherche

Ebauché au début de l'année 1981, notre sujet portait initialement sur la phytosociologie et l'écologie de quelques types de forêts riveraines (synsystématique, structure, déterminisme, dynamique). L'ensemble est très vite apparu comme dépassant largement le cadre d'un seul travail, de surcroît effectué à mi-temps. Un projet plus global a été élaboré, puis agréé au début 1983 par le Fonds national de la recherche scientifique (réf. 3.213.0-82: Ecologie des zones riveraines du lac de Neuchâtel).

Du point de vue pratique, la perspective de ce nouveau projet était double: stimuler un travail d'équipe permettant une progression rapide et efficace vers les objectifs définis, et garantir à chacun la conduite d'une recherche originale. L'attribution des sujets respectifs s'est faite comme suit:

- Ecologie des forêts feuillues: M. Bueche (thèse en préparation).
- Ecologie des pinèdes: Ph. Cornali (thèse présentée ici).
- Ecologie des marais non boisés: A. Buttler (thèse soutenue en 1987).
- Etude des humus: J.-M. Gobat (à paraître).

Du point de vue scientifique le projet définissait également deux buts principaux, à savoir:

- la réalisation d'une étude fondamentale sur l'écologie (dynamique de la végétation, productivité primaire, régime de l'eau, cycles nutritifs) de la zone riveraine libérée par la première correction des eaux du Jura;
- la mise en évidence d'arguments susceptibles d'orienter l'activité des organismes chargés de la gestion des zones humides de Suisse.

De plus, une prolongation des recherches était d'emblée envisagée, aussi bien pour l'approfondissement des domaines propres au projet que pour le développement d'orientations nouvelles indispensables à la compréhension fine de l'écosystème (microbiologie, zoologie).

1.2.2 Conception et organisation générale

Pour préserver les milieux naturels dans leur qualité et dans leurs dimensions, il faut en préciser la dynamique dans le cadre des relations sol-eau-végétation. En conséquence, la planification de la recherche a été articulée autour de 3 plans complémentaires:

- typologie des milieux d'après leur végétation (associations et zones de contact);
- pédologie et déterminisme de la végétation (sols, eau, éléments nutritifs, humus);
- écologie végétale (phytomasse, productivité, minéralomasse).

Le programme d'exécution a été prévu en 3 phases (ci-après reprises de BUTTLER 1987) devant successivement permettre:

- a) la réduction des unités types à leurs facteurs écologiques les plus discriminants;
- b) l'intégration de ces unités, et leurs intermédiaires, dans un modèle dynamique le plus global possible de l'écosystème riverain.

1ère phase

Elle comporte 2 démarches parallèles:

- 1) Définition des unités de végétation aux sens floristique et physiognomique 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 replacés dans leur contexte historique (sylviculture, fauchage).
- 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).

2ème phase

La recherche se poursuit sur des stations types (carrés permanents) mises en évidence lors de la 1ère phase. 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).

3ème phase

Les facteurs discriminants mis en évidence lors de la 2ème 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. A côté de ces domaines généraux, le projet prévoyait des recherches propres à chaque type de milieu. Etude fine des contacts et physique du sol plus poussée constituaient la spécificité des pinèdes. Après description des profils, nous

avons jugé les sols des pinèdes suffisamment typés pour pouvoir négliger, tout au moins a priori, une investigation plus poussée en matière de physique du sol. En cas de nécessité, cette étude sera complétée ultérieurement.

Conjointement, une recherche détaillée consacrée à la matière organique de tous les types de sols a été menée par J.-M. GOBAT (à paraître). Outre cette recherche, mais aussi par cette activité, J.-M. Gobat a assuré l'indispensable coordination non seulement en matière de pédologie mais également au niveau du déroulement général du projet.

1.2.3 Etude des pinèdes

Le choix des pinèdes naturelles comme centre de gravité de notre étude a été guidé par les considérations et hypothèses suivantes:

- pôle forestier le plus xérophile de la rive sud du lac de Neuchâtel, dont le statut phytosociologique, probablement original, n'a encore jamais été véritablement précisé;
- situation pédologique apparemment bien déterminée, à savoir sols superficiels dont la microtopographie souvent surélevée coïncide peut-être avec les moraines alpines déposées le long du lac.
Dans ce contexte, le régime hydrique doit y être exclusivement pluvial, c'est-à-dire indépendant de la nappe lacustre;
- nombreux contacts permettant d'envisager les pinèdes dans leurs relations génétiques et topographiques avec les associations environnantes. Il s'agit en fait du point central du travail: en ce qui concerne les pinèdes naturelles, y a-t-il zonation ou succession?, ou les deux selon la situation? (problème évoqué par BERSSET (1949/50) et OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976));
Corrolairement, la pinède constitue-t-elle un stade évolutif plus ou moins stabilisé, c'est-à-dire plus proche du climax que les autres unités forestières?
- sujet quantitativement limité convenant parfaitement au capital temps restreint que nous avons pu y investir.

Quant à la localisation des milieux étudiés, il faut distinguer:

- la prospection menée sur l'ensemble de la rive, qui nous a permis de définir l'unité de végétation (physionomique et phytosociologique) ainsi que ses contacts potentiellement intéressants;
- la sélection des stations types sur lesquelles ont été concentrées les recherches écologiques sens large, et dont les coordonnées sont les suivantes:
 - 1) Transect No 1
Champmartin, sous Les Roches (coordonnées 566.120/199.200).
 - 2) Carré permanent, R No 17, Champmartin "Est" (coord. 565.720/198.870)
Molinio-Pinetum, variante à Fraxinus excelsior.

- 3) Carré permanent, R No 16, Champmartin "Ouest" (coord. 565.660/198.810)
Molinio-Pinetum, variante à *Alnus glutinosa*.
- 4) Carré permanent, R Nos 3 + 4, et transect No 2
Portalban (coordonnées 564.080/197.450)
Molinio-Pinetum, variante à *Quercus robur* + *Fraxinus excelsior*.
- 5) Profils de sol uniquement, Autavaux (coord. 556.840/191.100)
Molinio-Pinetum, variante à *Hippophae rhamnoides*, R Nos 19 + 20
Molinio-Pinetum, variante à *Quercus robur*, R No 23.

2 DESCRIPTION GENERALE DU MILIEU

2.1 SITUATION GEOGRAPHIQUE

Le lac de Neuchâtel appartient, ainsi que ceux de Bienne et de Morat, au groupe des trois lacs dits subjurassiens parce que situés au pied de l'arc intérieur du Jura et orientés parallèlement à cette chaîne (voir fig. 1). Avec les plaines alluviales de l'Orbe, de la Broye et du Seeland, ils constituent la dépression subjurassienne, entité géomorphologique qui sépare la bordure NW du bassin molassique et le pied du Jura. Les trois lacs font partie du bassin du Rhin par l'intermédiaire de l'Aar.

Le lac de Neuchâtel proprement dit se situe à une altitude moyenne de 429,31 m, niveau qui détermine une superficie de 214,6 km² (dont 58,9 km² de baignade littorale).

Sa rive sud s'étend entre les coordonnées 539.880/181.950 (embouchure du Buron à Yverdon, CN 1203: Yverdon) et 568.100/205.550 (embouchure du canal de la Thielle, côté Neuchâtel, CN 1165: Murten).

En ce qui concerne l'état de propriété, sans les zones urbanisées mais avec la forêt de pente, le partage foncier des terrains est approximativement le suivant: Confédération 5 %, cantons 80 %, communes 8 %, LSPN 2 %, privés 5 %. Au niveau cantonal, 21 km de rives sont vaudoises, 17 fribourgeoises, 4 bernoises. Le canton de Neuchâtel possède quelques décamètres de rives à l'embouchure de la Broye.

2.2 SITUATION GEOLOGIQUE

Le lac de Neuchâtel est en grande partie creusé dans la molasse et les dépôts morainiques du "Plateau suisse" (SOLLBERGER 1974). Selon cet auteur, les rives du lac se répartissent en

- quaternaires récentes et glaciaires: 38,2 %,
- molassiques aquitaniennes et burdigaliennes: 41,6 %,
- urgoniennes: 20,2 %.

Pour les sites de la rive sud retenus dans le cadre du projet, nous ne disposons que de deux références.

BERSET (1949/50) mentionne pour la réserve de Cheyras un sous-sol constitué par la molasse d'eau douce inférieure de l'Aquitainien (grès à ciment calcaire alternant avec marnes et argiles), souvent recouverte de moraines du dernier épisode glaciaire.

MEIA et BECKER (1976) nous permettent de préciser les conditions géologiques de la zone entre Portalban et Cudrefin, laquelle correspond au centre de gravité choisi pour l'étude des pinèdes. Du lac à la falaise, la carte représente:

- des dépôts lacustres faits de sables, limons et argiles à Unios. Ils se trouvent soit au-dessus de dépôts limno-palustres (BECKER 1973), soit en épaisseur généralement très faible sur des couches marneuses de la molasse d'eau douce;
- la molasse d'eau douce inférieure (Stampien-Aquitainien) sous faible couverture de dépôts lacustres, constituée de grès et marnes bigarrées. Des calcaires d'eau douce, bien que très rares, sont aussi présents, par exemple dans la falaise de la Motte au N de Chabrey (coord. 565.000/198.290);

- des limons de pente, argiles des versants avec graviers ou éboulis morainiques, accumulés au bas de la falaise molassique;
- la falaise proprement dite, de hauteur moyenne comprise entre 50 et 70 m, où la molasse de l'Aquitainien apparaît sans couverture;
- la moraine würmienne indifférenciée (groupant moraine de fond s.l. et couverture morainique) à matrice fine sableuse et limoneuse englobant des galets arrondis et striés ainsi que des blocs. Elle recouvre presque entièrement le plateau molassique, mais généralement sur une très faible épaisseur. En tant que telle, la moraine n'est pas cartographiée au pied de la falaise, sauf à Ostende. Elle n'en existe pas moins, mélangée aux dépôts lacustres à la suite de remaniements divers (mouvements glaciaires, ruissellements, alluvionnements, etc.), comme l'atteste la présence de galets alpins dans les profils pédologiques (cf. chapitre 7). Autre marque glaciaire, les grèves sont parsemées de nombreux blocs erratiques de toutes tailles, isolés ou en amas. Les plus fréquents sont des poudinges de Vallorcine, des quartzites, des granites, des poudinges tertiaires du Mt-Pélerin, des calcaires gréseux, des gneiss ocellés.
- dans les plaines alluviales qui prolongent la rive sud, et notamment dans le Seeland, les sédiments correspondent à des dépôts limno-palustres: sables, limons et argiles lacustres, tourbe et sédiments marécageux (LÜDI 1935, in BECKER 1973).

2.3 SITUATION HYDROLOGIQUE

2.3.1 Rappel historique

Il ressort des travaux de LÜDI (1935) et MÜLLER (1973) que le développement postglaciaire de la région des trois lacs est intéressant à plus d'un titre. Pour notre étude, la connaissance du passé hydrologique permet de situer les conditions pédogénétiques de la rive sud dans un contexte plus général que celui, certes majeur, de l'exondation d'il y a cent ans.

La figure 2 (MÜLLER 1973, modifiée) présente l'évolution des niveaux du lac de Neuchâtel depuis la fin de la dernière glaciation. Les prévisions de LÜDI (1935), remarquablement confirmées, y sont complétées par une modélisation des fluctuations potentielles. Cette modélisation résulte d'une extension à la période "historique" dans son ensemble des mensurations, observations et calculs hydrauliques qui ont permis d'interpréter les inondations du Seeland entre les deux corrections des eaux du Jura.

Dès l'amorce de son retrait il y a 15.000 ans, le glacier du Rhône laisse une moraine frontale dans la région de Soleure (voir fig. 1). L'accumulation des eaux derrière la moraine va occuper toute la dépression subjurassienne et former un lac qui s'étendra vers l'amont jusqu'à Payerne et la Sarraz. Avec un niveau d'au moins 450 m, soit 20 m de plus qu'aujourd'hui, sa longueur atteignait 100 km et sa largeur maximale 15 km. Il était principalement alimenté dans sa partie sud-ouest par la Thielle et la Broye, au nord par quelques rivières jurassiennes dont l'Areuse et la Suze, et au sud-est par l'Aar, contribution de loin la plus importante.

L'érosion progressive de la moraine frontale entraîna une baisse régulière du niveau jusqu'à former, vers 11.000 av. J.-C., le système des trois lacs semblable à l'état actuel. C'est alors que survint un éboulement dans le versant nord du Jensberg, qui obstrua la Thielle en aval du lac de Bienne en formant le "verrou de Brügg". Il s'ensuivit une hausse brutale de 4,5 m du niveau des lacs.

L'érosion lente et continue de ce nouvel obstacle permit à nouveau un abaissement progressif du niveau jusqu'à la cote minimale de 427,3 m (valeur moyenne) atteinte vers 1.300 av. J.-C. Puis, sous l'influence devenue prépondérante de l'alluvionnement dans la partie est de la vallée de l'Aar jusqu'au delta de l'Emme, la tendance s'inversa. Le niveau remonta peu à peu pour atteindre sa valeur d'avant la 1ère correction des eaux du Jura, à savoir 431,85 m.

On peut encore voir sur la figure 2 que, dès 5.000 av. J.-C., des hausses subites ont modifié épisodiquement le niveau dans son évolution régulière. Ce phénomène correspond en fait aux changements passés du cours de l'Aar. En effet, par sédimentation, la rivière a déterminé 2 plaines alluviales partant d'Aarberg, l'une vers l'est, l'autre vers l'ouest (cf. flèches I et II sur la fig. 1). Il en est résulté une alternance de périodes à niveaux élevés avec écoulement de l'Aar vers l'ouest (en tout environ 1.000 ans selon LÜDI) et de périodes à niveaux moyens assez bas correspondant à un écoulement vers l'est.

La partie droite de la figure 2 présente les effets des deux corrections des eaux du Jura sur la régulation des niveaux du lac de Neuchâtel.

Entreprise dès 1868 dans le but d'assainir et mettre en culture ce vaste complexe alluvial et marécageux régulièrement inondé, la 1ère correction des eaux du Jura a nécessité 20 ans de travaux. Les principales étapes en ont été:

- depuis Aarberg, le détournement de l'Aar dans le lac de Bienne par le canal de Hagneck, dont la mise en service date de 1878;
- la construction du canal Nidau-Büren, avec un barrage de régulation à Nidau;
- la correction, l'élargissement et l'approfondissement de la Broye et de la Thielle entre les 3 lacs, rendant du même coup ces canaux navigables;
- le drainage des sols du Grand Marais.

Tout en abaissant considérablement le niveau moyen des trois lacs (2,77 m pour celui de Neuchâtel), cette 1ère correction en augmenta l'amplitude des variations, qui atteignit un maximum de 3 m (moyenne 1,5 m). Et comme parallèlement certains sols organiques drainés s'affaiblèrent parfois de plus d'un mètre, les crues consécutives à de fortes pluies provoquèrent de nouvelles inondations.

En améliorant les capacités d'écoulement des canaux de jonction et de l'émissaire des lacs, la 2ème correction des eaux du Jura, de 1965 à 1973, permit une stabilisation des fluctuations à 1,8 m (moyenne inférieure à 1 m). Finalement, le contexte hydrologique récent du lac de Neuchâtel tient en trois périodes, illustrées sous forme de moyennes mensuelles sur la figure 3:

- a) avant la 1ère correction des eaux du Jura (début en 1868), le régime du lac est de type jurassien, c'est-à-dire déterminé par les conditions météorologiques naturelles du Jura;
- b) entre les 2 corrections des eaux du Jura (1888-1965), le lac est partiellement influencé par le régime alpin de l'Aar. Ce dernier, en élevant le niveau du lac de 81mm, provoque le refoulement ou l'écoulement nul de la Thielle, ce qui empêche la sortie des eaux du lac de Neuchâtel. Les crues restent dépendantes du climat et de la régulation;
- c) après la 2ème correction des eaux du Jura (dès 1973), l'influence prépondérante de la régulation maîtrise les crues et diminue l'amplitude moyenne des variations.

Le tableau 1 résume ces données. Les valeurs chiffrées sont extraites de QUARTIER (1948) et de JORNOD (1973-1986).

TABLAU 1: influences des corrections des eaux du Jura (CEJ) sur les régimes hydriques du lac de Neuchâtel

EPOQUE	REGIMES DU LAC		NIVEAUX MOYENS DU LAC					VARIATIONS
	Type	Facteurs déterminants	Max (pointes)	Saison	Min (pointes)	Saison	Moyenne	Moyennes (pointes)
Avant la 1ère CEJ (mesures: 1817-1868)	naturel	climat jurassien	432,73 (433,35) (433,67 en 1802)	printemps (fonte des neiges sur le Jura)	431,55 (431,01)	automne (étiage)	432,01	1,18 (1,88)
Entre les deux CEJ (mesures: 1889-1940)	contrôlé crues naturelles	régulation + climat alpin par l'Aar	430,12 (431,01) (431,18 en 1944)	été (fonte des glaciers alpins)	428,63 (428,22) (428,17 en 1947)	hiver (y.c. utilis. hydro-électr.)	429,28	1,49 (2,23) (-> 3m in LSPN/WWF 1981)
Après la 2ème CEJ (mesures: 1973-1986)	contrôlé	régulation	429,72 (429,99)	été	428,87 (428,74)	hiver (y.c. utilis. hydro-électr.)	429,33	0,85 (1,12)

Max, Min : moyenne des valeurs extrêmes annuelles (une valeur par année)

Variations: différence entre max et min d'une même année.

En guise de conclusion au chapitre de la situation hydrologique, le tableau suivant rappelle les principales caractéristiques morphométriques et hydrodynamiques actuelles du lac de Neuchâtel. Ces données sont extraites de QUARTIER (1948), SOLLBERGER (1974) et LSPN/WWF (1981):

Altitude moyenne:	429,31	m
Superficie: limite de la terre ferme:	221,1	km ²
eau libre:	214,6	"
différence (roseaux + marais):	6,5	" (3 % de l'eau libre)
zone littorale (prof. 0 - 9 m):	58,9	" (26,6 % " " ")
(" 0 - 2,4 m):	23,5	" (11 % " " ")

Superficie totale: 2672 km²
 Nombre d'affluents: 79
 Surface d'alimentation des 2 principaux affluents: 1342 km² (50 % du total)
 (canal de la Broye, Thielle)

Entrées: affluents (69 % Jura, 31 % bassin molassique):	52,1 m ³ /s	85 %
émissaire (lorsque la Thielle refoule)	: 2,8 "	5 %
précipitations	: 6 "	10 %
	<u>60,9 "</u>	<u>100 %</u>
Sorties: émissaire (canal de la Thielle)	: 55,4 m ³ /s	92 %
évaporation	: 5,1 "	8 %
	<u>60,5 "</u>	<u>100 %</u>

Remarque: QUARTIER (1948) attribue la différence entrées-sorties à des imprécisions de mesures.

14

1) Roselières (lacustres et intérieures) et associations à massettes

Phragmitetea Tx. et Prsg. 42	Roselières et marais à grands Carex
Phragmitetalia koch 26	
Phragmition Koch 26	Roselières en eaux profondes, sols sableux ou limoneux
Typhetum angustifoliae (Soo 26) Pign. 53	Ass. à massettes, sols vaseux, limoneux
Typhetum latifoliae Lang 73	" " " " " " , calcaires

2) Forêts des dunes littorales

Salicetea purpureae Moer 58	Saulaies alluviales, formations alluviales à bois tendres
Salicetea purpureae Moer 58	
Salicion albae Tx. 55	Saulaies alluviales de plaine

3) Groupements aquatiques des étangs

Lemnetea Tx. 55	Hydrophytes nageants non enracinés
Lemnetalia Tx. 55	
Lemnon minoris Tx. 55	Eaux tranquilles, plus ou moins eutrophes
Potamogetonetea Tx. et Preising 42	Végétation aquatique enracinée
Potamogetonetalia Koch 26	
Potamogetonion Koch 26 em. Oberd. 57	Eaux dormantes, profondes, eutrophes
Nymphaeion Oberd. 57	Idem, moins profondes
Utricularietea intermedio-minoris Den Hartog et Segal 64 em. Pietsch 65	Végétation de flaques et mares marécageuses
Utricularietalia intermedio-minoris Pietsch 65	
Sphagno-Utricularion Müll. et Görs 60	Sols vaseux ou tourbeux occasionnellement exondés
Sparganietum minimi Schaaf 25	

4) Groupements pionniers de zones dérangées temporairement inondées

Composition hétérogène à statut phytosociologique souvent mal établi.
Principales affinités:

Bidentetea Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 50	Gr. d'annuelles nitrophiles des alluvions eutrophisées
Bidentetalia Br.-Bl. et Tx. 43	Annuelles des vases exondées
Bidention tripartitae Nordhag. 40	
Agrostietea stoloniferae Oberd. in Oberd. et al 67	Gr. de pionnières rampantes à croissance rapide des sols limoneux, argileux ou argilo-sableux, eutrophes
Agrostietalia stoloniferae Oberd. "	
Agropyro-Rumicion Nordh. 40 em. Tx. 50	Gr. périod. inondés, bords de rivières ou chemins argil.
Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43	Petits thérophytes pionniers des mares temporaires
Cyperetalia fusci Pietsch 63	
Nanocyperion Koch 26	
Littorelletea Br.-Bl. et Tx. 43	Végét. longmt submergée de grèves, milieux oligotrophes
Littorelletalia Koch 26	
Eleocharition acicularis Pietsch 66 em. Dierss. 75 (Littorellion Koch 26 p.p.)	Eaux peu profondes oligotrophes

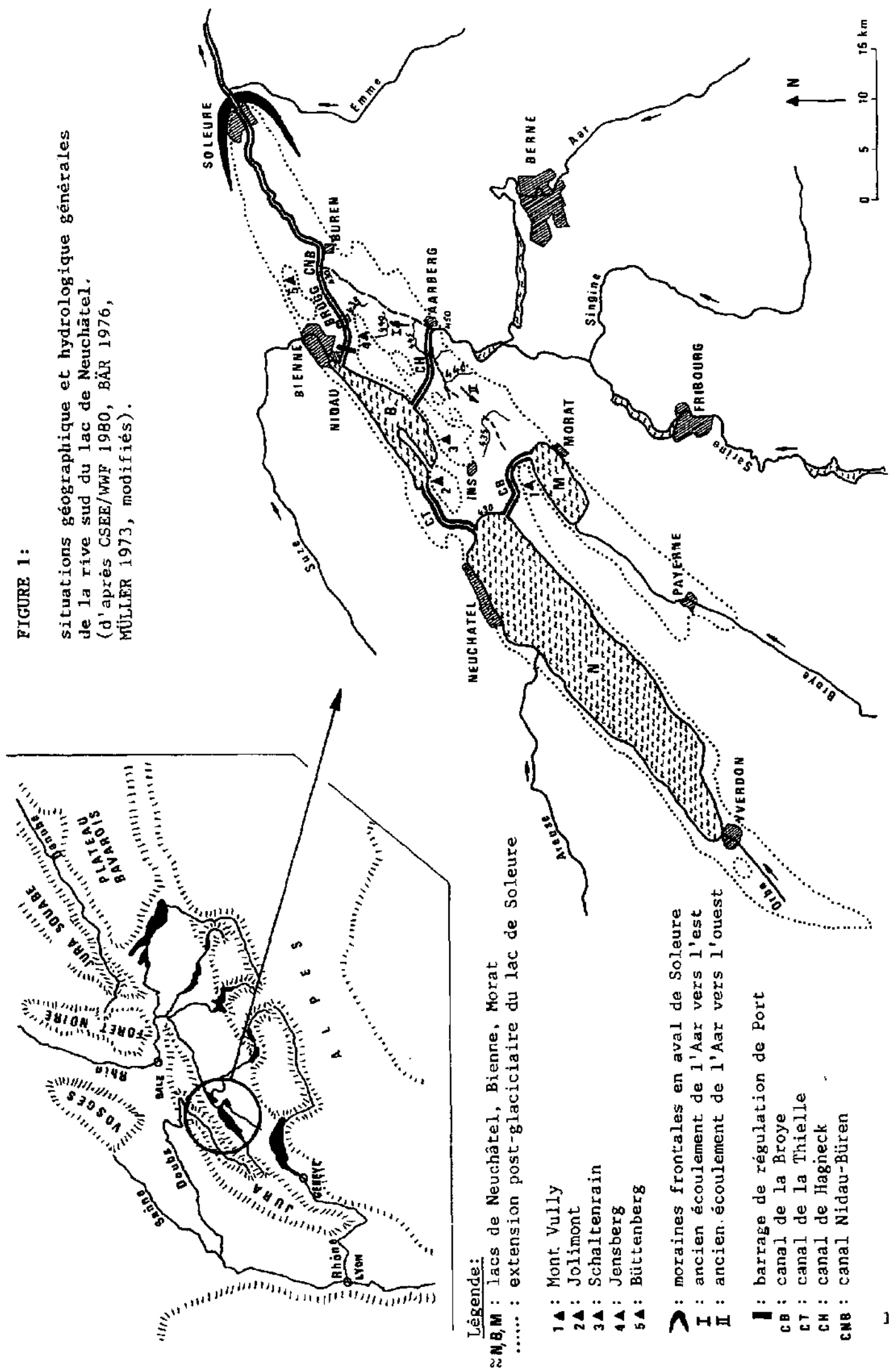
5) Prairies marécageuses et groupements apparentés

Phragmitetea Tx. et Prsg. 42	Roselières et marais à grands Carex
Phragmitetalia Koch 26	
Phragmition Koch 26	Roselières en eaux profondes, sols sableux ou limoneux
Cladietum marisci All. 22	Prairie à marisque sur tourbe ou molasse
Magnocaricion Koch 26	Bas-marais à grands Carex inondés une partie de l'année
Phalaridatum arundinaceae (Koch 26 n.n.)	Pseudoroselière
Libbert 31	
Caricetum elatae Koch 26	Prairie à grandes laiches
Caricetum ripariae Knapp et Stoff. 62	" " " "
Ass. à Juncus subnodulosus Jeschke 59	Grp. à J. subnodulosus, sols minéraux à vaseux, calcaires
Scheuchzerio-Caricetea fuscae (Nordh. 36) Tx. 37	Bas-marais, marais intermédiaires et gouilles de hauts-m.
Tofieldietalia Prsg. in Oberd. 49	Bas-marais alcalins et groupements des sols ruisselants
Caricion davallianae Klika 34	Bas-marais alcalins
Orchio-Schoenetum nigricantis Oberd. 57	Prairie à choin
Ranunculo-Caricetum hostianae Klötzl 69	Prairie à petites laiches
Molinio-Arrhenatheretea Tx. 37	Prairies et pâturages
Molinietalia Koch 26	Hautes herbes hygrophiles, prairies humides et marécageuses
Molinion coeruleae Koch 26	Prairies à humidité variable non amendées
Molinietum coeruleae Koch 26	Prairie à Molinie, sols bien aérés relativement pauvres

6) Forêts riveraines et forêts de pente

Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 43	Aulnaies et saulaies marécageuses
Alnetalia glutinosae Tx. 37	Aulnaies des sols tourbeux mésotrophes (Erlenbruchwälder)
Alnion glutinosae Meij.-D. 36	
Quercu-Fagetea Br.-Bl. et Vlieg. p.p.	Forêts feuillues et sapinières d'Europe centrale
(Fraxino-Fagetea Moor 76)	
Fagetalia sylvaticae Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 28	Forêts feuillues mésophiles
Alno-Ulmion Br.-Bl. et Tx. 43	Forêts feuillues alluviales
(Alno-Padion Knapp 42)	(aulnaies, frênaies,...)
(Alno-Fraxinetalia Moor 76)	
Rhamno-Prunetea Moor 78 ?	Buissons, haies, lisières (manteau)
Prunetalia Tx. 52	Manteaux forestiers et haies
Berberidion Br.-Bl. 50	Groupements buissonnants thermophiles, basophiles
Salici-Viburnetum opuli Moor 58	
Salici-Hippophaetum rhamnoidis Br.-Bl. 28	
ex Eckm. 40	
(Hippophaeo-Berberidatum Moor 58)	
Erico-Pinetea Horvat 59	Pineraies méso-xérophiles des sols bruts calcaires
Erico-Pinetalia Horvat 59	
Erico-Pinion Br.-Bl. in Br.-Bl. et al 39	Pineraie pionnière des pentes marneuses instables à humidité variable
Molinio-Pinetum R. Schmid 1936 em.	

FIGURE 1:
situations géographiques et hydrologique générales
de la rive sud du lac de Neuchâtel.
(d'après CSEE/WWF 1980, BÄR 1976,
MÜLLER 1973, modifiés).



Légende:

- N, B, M : lacs de Neuchâtel, Bienne, Morat
- : extension post-glaciaire du lac de Soleure
- 1▲ : Mont Vully
- 2▲ : Jolimont
- 3▲ : Schaltenrain
- 4▲ : Jensberg
- 5▲ : Büttenberg
- ┌ : moraines frontales en aval de Soleure
- I : ancien écoulement de l'Aar vers l'est
- II : ancien écoulement de l'Aar vers l'ouest
- └ : barrage de régulation de Port
- CB : canal de la Broye
- CT : canal de la Thielle
- CH : canal de Hagneck
- CNB : canal Nidau-Büren

WALDZEITEN				Föhrenzeit		Haselzeit		Eichenmisch- waldzeit		Fenn- buchen- zeit		Fichtenzeit	
KULTUREN				Paläolithikum		Mesolithikum		Neolithikum prähistor. Eisenzeit		Bronze		Neolithikum prähistor. Eisenzeit	

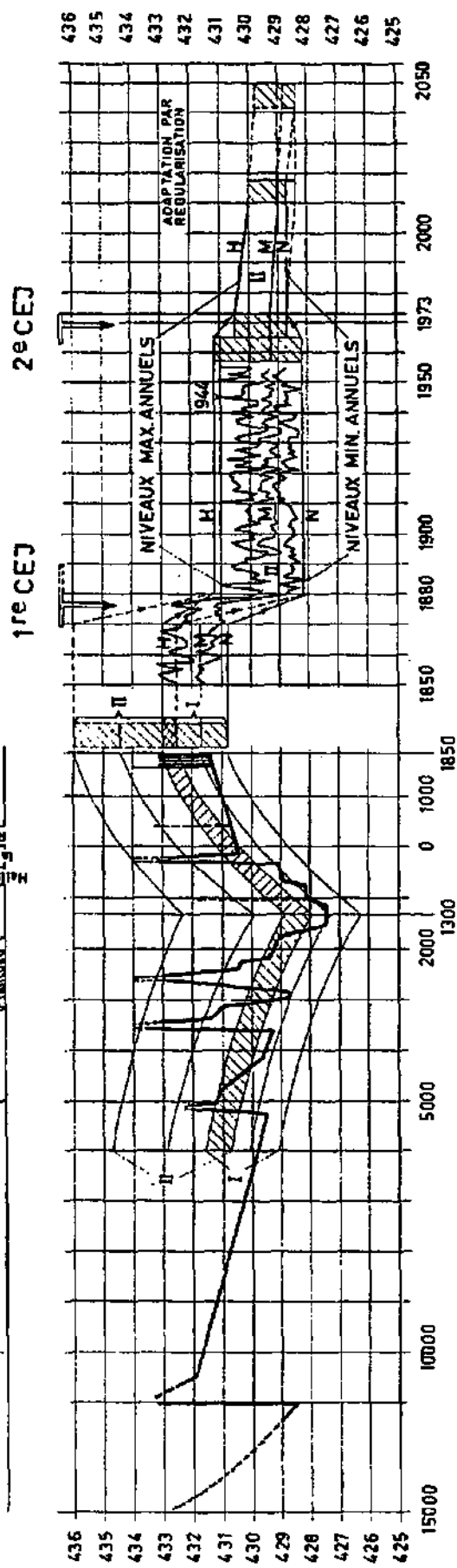


FIGURE 2: zones de fluctuations potentielles des niveaux du lac de Neuchâtel (d'après MÜLLER 1973, modifié).

Légende: — niveau proposé par LÜDI (1935). Pics : changements d'écoulement de l'Aar vers l'ouest
Pointillés: niveaux incertains

— amplitudes calculées par modélisation hydraulique (sur la base de la crue de 1944)

I : écoulement de l'Aar vers l'est

II: " " " l'ouest (par le canal de Hagneck dès la 1ère CEJ)

CEJ: correction des eaux du Jura

H, M, N: hauts, moyens, bas niveaux annuels.

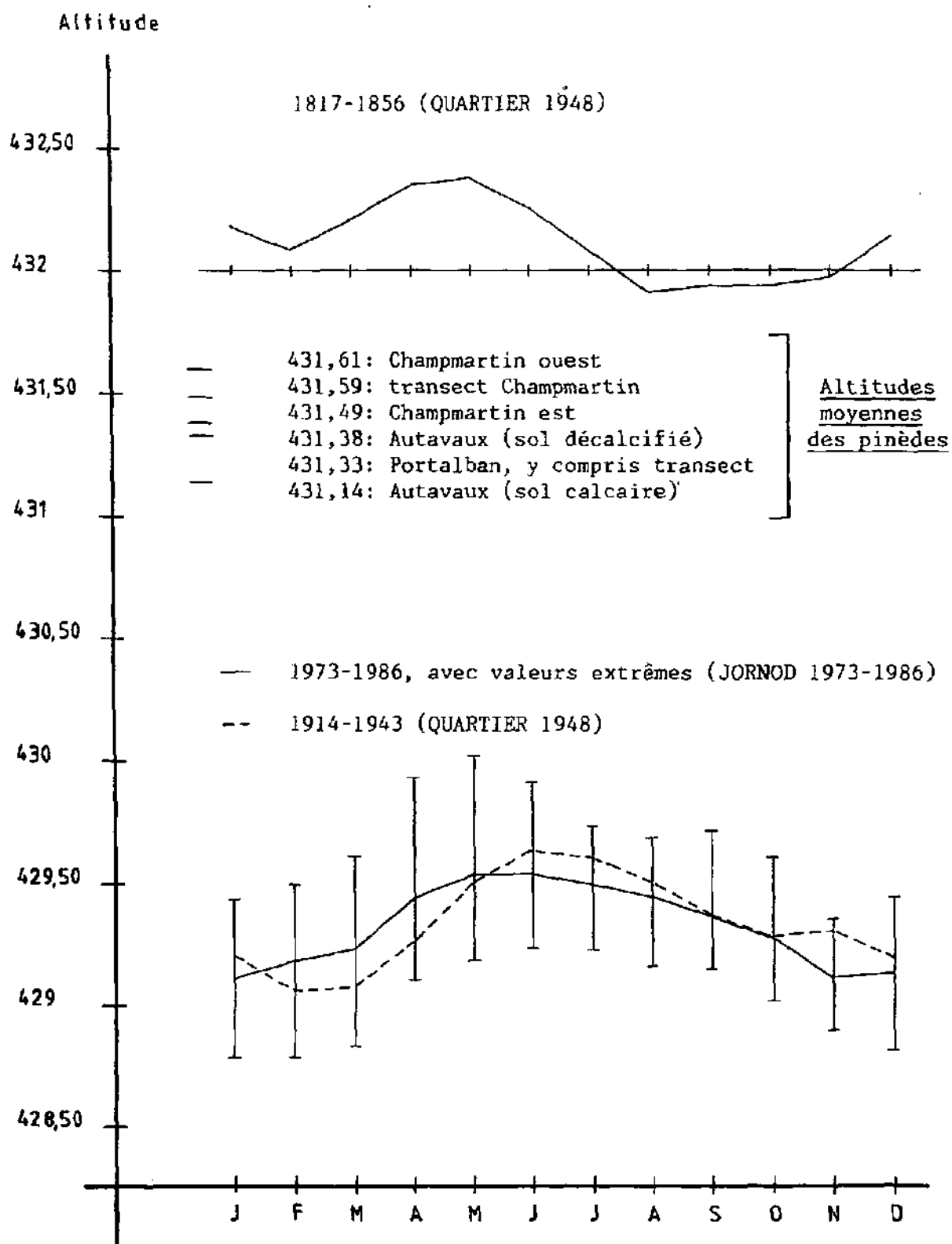


FIGURE 3: moyennes mensuelles des niveaux du lac de Neuchâtel
 avant la 1ère }
 entre les deux } correction des eaux du Jura (CEJ).
 après la 2ème }

3 MATERIEL ET METHODES

3.1 INTRODUCTION

Le contexte collectif dans lequel s'insère notre travail a été mentionné dans l'avant-propos. Les méthodes générales, évidemment les mêmes pour tous, ont donc déjà fait l'objet d'une description détaillée dans BUTTLER (1987). Aussi nous bornerons-nous à une énumération succincte du matériel et des méthodes employés, en renvoyant le lecteur soit à BUTTLER 1987, soit aux sources bibliographiques précisées. Cependant, les méthodes propres à notre domaine d'investigation seront présentées d'une façon plus détaillée. Enfin, si nécessaire, certains compléments seront spécifiés aux chapitres concernés.

3.2 CHOIX DES SITES D'ETUDE

Nous avons déjà présenté la conception et l'organisation générale du projet sous 1.2.2, les particularités relatives aux pinèdes sous 1.2.3.

Les stations d'étude ont donc été équipées, pour une observation à moyen terme (modèle dans LOSSAINT et RAPP 1967), à l'intérieur d'une surface choisie et délimitée comme homogène et représentative: le carré permanent. Pour la mesure de la productivité primaire des forêts, NEWBOULD (1967) envisage une aire d'échantillonnage comprise entre 0,1 et 1 ha. La présence plutôt fragmentaire des pinèdes le long de la rive sud du lac de Neuchâtel nous a contraint à adopter des surfaces plus faibles, respectivement 300 et 2 fois 400 m². Certaines mesures dendrométriques, et certains prélèvements d'espèces ligneuses pour analyse chimique, ont parfois dû être opérés hors du carré permanent, mais toujours en conditions limitrophes parfaitement assimilables.

Les transects portent sur des distances respectives de 36 m et 54 m.

La figure 4 présente l'ensemble des installations pour la station de Portalban (les schémas des pluviomètres, des piézomètres avec le nécessaire pour le prélèvement de l'eau, ainsi que des tensiomètres figurent dans BUTTLER 1987). Les autres stations sont organisées selon le même modèle.

3.3 METHODES CLIMATOLOGIQUES

3.3.1 Température et humidité de l'air

Les valeurs ont été enregistrées en continu à l'aide de thermo-hygrographes HAENNI relevés une fois par semaine. Protégés par des cabanes en bois, les appareils ont été déposés dans 3 milieux différents, toujours à 30 cm du sol: marais non boisé, frênaie, pinède.

3.3.2 Pluviosité, égouttement, écoulement, percolation

La mesure quantitative de la pluviosité a été effectuée à l'aide de pluviomètres métalliques standards (marque Wilh. Lambrecht KG, d'après Hellmann) disposés en milieux ouverts à proximité des carrés permanents.

Pour les différentes catégories d'eaux météoriques soumises à l'analyse chimique, la récolte s'est faite de la manière suivante (voir fig. 4):

- pluie incidente: pluviomètres en PVC, diamètre 15 cm, fixés sur un piquet en bois à un mètre de hauteur, en milieu ouvert;
- égouttement: mêmes pluviomètres, placés sous couvert de différentes espèces (Pinus, Picea,...);
- écoulement: gouttières hélicoïdales en caoutchouc profilé, fixées le long d'une rainure aménagée dans l'écorce des troncs.
Un tuyau caoutchouc de faible diamètre, lui-même attaché à l'aide d'un solide cordeau, parcourt l'intérieur du profilé afin d'en assurer le maintien en l'absence de tout clou ou autre élément métallique contaminant. Une couche de mastic permet d'étancher l'ensemble;
- percolation: 6 paniers utilisés pour la récolte des chutes de litière (cf. 3.4.2) ont été pourvus d'un collecteur en matière plastique permettant de recueillir l'eau de percolation.

Chaque dispositif est pourvu d'un tuyau souple relié à un bidon en polyéthylène de 5 litres (10 pour l'écoulement), enfoui dans le sol pour le protéger de la chaleur. L'addition de 0,2% de formol permet de prévenir le développement de microorganismes.

3.3.3 Température du sol

Des mesures hebdomadaires ont été réalisées à l'aide de thermosondes YSI, aux profondeurs déterminées par les horizons pédologiques ainsi qu'à la surface et en-dessus du sol.

3.4 METHODES D'ETUDE DE LA VEGETATION

3.4.1 Description de la végétation

Dans le but de pouvoir préciser la position syntaxonomique des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel, la végétation des stations sélectionnées a été inventoriée à l'aide de la méthode classique de BRAUN-ELANQUET (in GUINOCHE 1973). Au total 25 relevés ont été effectués, de surface comprise entre 100 et 400 m² pour la forêt, entre 30 et 60 m² pour le manteau forestier.

Sur quelques mètres, les transitions fines de la pinède avec les milieux limitrophes ont été mises en évidence au moyen de relevés linéaires réalisés le long de transects divisés en segments. Cette méthode, appliquée par GODRON et BACOU (1975), GAUTHIER et GODRON (1976), GUILLERM et al. (1976), GOBAT (1984), permet de fixer les limites optimales correspondant à des seuils d'hétérogénéité de la végétation.

Le long des transects matérialisés à l'aide d'un ruban métrique, des relevés en présence-absence ont été effectués tous les mètres (tous les 5 m sur longues distances homogènes), sur 50 cm de longueur et 40 cm de largeur. Latéralement, les arbres et arbustes ont été notés jusqu'à une distance de 2 mètres (voir fig. 4).

La nomenclature des espèces a été établie selon AUGIER (1966) et SMITH (1980) pour les mousses, selon HESS, LANDOLT & HIRZEL (1976/77/80) pour les autres catégories de végétaux.

3.4.2 Phytomasse et productivité végétales

Depuis les années 50, des publications de plus en plus nombreuses traitent de la biomasse et de la productivité ligneuses. En foresterie comme en écologie générale, des programmes d'impulsions ont favorisé un développement quasi "explosif" de cette discipline, tant sur le plan méthodologique qu'au niveau de l'acquisition des données. A cet égard, l'analyse bibliographique de PARDE (1979) est très significative... et très précieuse.

Il ressort des nombreuses approches proposées qu'elles appartiennent à 2 catégories qui diffèrent par les moyens à mettre en oeuvre et par la précision que l'on peut en attendre: d'une part les méthodes destructives, les plus rigoureuses mais aussi les plus contraignantes; d'autre part les méthodes non destructives, généralement moins précises.

Compte tenu de nos disponibilités limitées, nous avons opté pour une évaluation sans abattage. De ce fait, seules phytomasse et productivité aériennes ont été considérées, à l'exclusion de la rhizomasse pour laquelle nous nous sommes contentés des valeurs de la littérature (voir chapitre 9).

A) Phytomasse arborescente

Classiquement, cette mesure nécessite l'élaboration de tarifs de cubage fondés sur une relation d'allométrie entre plusieurs paramètres caractérisant tout ou partie des arbres étudiés (PARDE 1968, RIEDACKER 1968 a, b, RAPP 1971, DECOURT 1973, PARDE 1979). Etablies par régression sur des variables indépendantes et si possible facilement mesurables, les relations les plus usitées sont du type

$$\log Y = a + b \log X$$

et s'expriment graphiquement sous forme linéaire en coordonnées doublement logarithmiques. Les paramètres sont généralement les suivants:

Y: volumes ou biomasses cherchés: branches, feuilles, bois fort (diamètre ≥ 7 cm), troncs. On passe des volumes frais aux biomasses (poids sec) par le calcul de l'infradensité.

X: variables mesurées: D, H, ou leur combinaison: D^2H ,...

avec: D = diamètre ou circonférence de l'arbre à 1,3 m,
des branches à l'insertion,...

H = hauteur totale, ou moyenne, ou dominante, et dont la prise en compte améliore la précision (DUVIGNEAUD 1980).

a,b: constante et coefficient de régression caractéristiques de l'espèce ou du peuplement.

En pratique, les corrélations sont établies par essence, d'abord au niveau de l'arbre et de ses composantes, puis généralisées à l'ensemble du peuplement via un échantillonnage de placettes représentatives.

Sans discuter les nombreuses difficultés soulevées par les auteurs, nous en évoquerons trois directement liées à notre choix d'une méthode non destructive:

- les différentes mesures à réaliser par "grimpage" du matériel sur pied (diamètre de la tige tous les mètres, diamètre à l'insertion des branches du houppier), étendues à un échantillon d'une trentaine d'arbres (PARDE 1979), représentent un travail considérable, voire périlleux!
- cette procédure ne nous permet pas de résoudre la problème de la masse foliaire des résineux;
- convertir les volumes en biomasses implique la détermination de l'infradensité, ou poids sec sur volume frais. Le choix du niveau de prélèvement des carottes de sondage est délicat, et les résultats peu précis (RIEDACKER 1968 a, b).

Au vu de ces difficultés, nous avons renoncé à établir un tarif local (rive sud du lac de Neuchâtel). En accord avec le responsable des réserves forestières de l'EPPFZ, J.-F. MATTER, également intéressé par nos estimations, nous avons opté pour l'emploi de tables de production à double entrée (DBH et H) déjà élaborées pour l'Allemagne du Sud (HILFSTAFELN FÜR DIE FORSTEINRICHTUNG 1966). Utilisés dans le cadre de l'EPPFZ, ces tarifs sont considérés comme excellents par PARDE (1961) qui en mentionne une application à efficacité convenable pour le hêtre, le pin sylvestre et l'épicéa dans le nord-est de la France. En conséquence, nous avons réalisé dans chaque placette les mesures suivantes (voir également fig. 5):

- DBH (diamètre à 1,3 m): au compas forestier, toujours dans la même direction S-N, sur tous les arbres;
- H (hauteur): estimation au moyen d'un clisimètre, pour un arbre par classe de diamètres (intervalle de classe: 2 cm, depuis 5 cm);
- les individus entièrement morts sur pied ont été répertoriés de la même façon.

Sur la figure 5, le diamètre limite de ≥ 5 cm pour les arbres ne concerne que le plan d'échantillonnage des mesures de terrain. Pour la présentation des résultats (chapitre 9), la limite usuelle du bois fort ≥ 7 cm sera seule prise en considération.

Les masses foliaires moyennes des résineux ont également été extraites de la littérature, en particulier des travaux remarquablement détaillés de BÜRGER (1937, 1948).

Quant aux infradensités, nous les avons mesurées sur les échantillons destinés aux analyses chimiques. Pour les arbres d'un diamètre supérieur à 5 cm, les prélèvements consistent en carottes de 4 mm de diamètre (tarière PRESSLER), extraites à 1,3 m, à coeur et toujours selon la même orientation S-N. Au minimum égal à 2, le nombre de répétitions a été augmenté pour les espèces dominantes. Pour les houppiers, dont une estimation volumique figure également dans les tables de production précitées, l'infradensité a été estimée sur des

échantillons de 3-6 cm de diamètre, branches ou pieds selon les disponibilités. Après mensurations précises du volume frais, tous les échantillons ont été séchés à l'étuve (65 °C) jusqu'à poids constant.

La validité de telles mesures sera reconsidérée au chapitre 9.

B) Phytomasse arbustive

La totalité des arbustes de chaque placette a été inventoriée par diamètres séparés de 1 à 4 cm. Le poids frais a ensuite été déterminé sur un échantillon d'environ 10 % du nombre d'individus présents (selon disponibilités) par pesée de pieds entiers pour les diamètres 0 (< 1 cm), 1, 2, 3, 4 cm, et ce pour chaque espèce dominante. Les espèces restantes ont été regroupées dans une catégorie "solde arbustes". La méthode est donc ici destructive.

Des rondelles pour les diamètres compris entre 3 et 4 cm, des brins d'environ 10 cm de long pour les diamètres inférieurs ont été prélevés pour analyse chimique et détermination de l'infradensité. Après mensuration précise du volume frais, tous les échantillons ont été séchés à l'étuve (65 °C) jusqu'à poids constant (voir fig. 5).

C) Phytomasse herbacée et litière au sol

Ce compartiment de l'écosystème a été échantillonné dans 2 placettes, à raison de 6 fois 1 m² pour chacune (ALLEN et al. 1974 recommandent 5 à 10 répétitions). A l'intérieur des surfaces considérées, choisies au hasard et délimitées par un cadre carré, la végétation herbacée, mousses comprises, a d'abord été coupée au ras du sol à l'aide d'un sécateur. Compte tenu de la bien modeste fraction que représente cette strate par rapport à la biomasse ligneuse, nous avons jugé qu'une seule récolte, en fin de période de végétation, était suffisamment indicatrice.

A l'intérieur des mêmes surfaces, la litière a été soigneusement récoltée en excluant autant que possible les particules minérales. Après un tri préliminaire dans le terrain, cette litière au sol a été séchée à l'étuve (65 °C) jusqu'à poids constant. Par un nouveau tri global des parties grossières, suivi d'un tri fin sur fractions échantillonnées à l'aide d'un séparateur, 4 catégories ont été mises en évidence. Elles ont été pesées après élimination de l'humidité résiduelle (voir fig. 6).

D) Productivité

Les difficultés liées à la mesure de la productivité primaire des parties ligneuses sont partout mentionnées, et PARDE (1979) les évoque succinctement, toujours en référence à une abondante bibliographie. Lorsqu'il s'agit d'estimer l'accroissement d'un peuplement en l'absence de tout inventaire préalable, il est nécessaire de connaître, pour les arbres représentatifs, l'incrément radial par unité de temps (NEWBOULD 1967). C'est par l'examen des cernes annuels que cet incrément est accessible, aussi bien pour l'accroissement courant (moyenne des 5-10 dernières années) que pour l'accroissement moyen (depuis l'origine du peuplement).

Dans chaque placette, nous avons prélevé des carottes de diamètre 4 mm (tarière PRESSLER) à 1,3 m de hauteur sur tous les arbres dont les hauteurs ont été évaluées (cf. 3.4.2: un arbre par classe de 2 cm, depuis 5 cm). Ce matériel a été entièrement mesuré au laboratoire de dendrochronologie du service cantonal d'archéologie, grâce au concours de M. P. GASSMANN.

La productivité des arbustes (diamètre < 5 cm) n'a fait l'objet d'aucune mesure particulière. Celle des strates herbacée et muscinale a été assimilée à la biomasse (approximation suffisante en regard des autres compartiments).

E) Chutes de litière

Le choix d'un dispositif approprié pour récolter les chutes de litière (ensemble des pertes végétales annuelles des arbres et arbustes) dépend beaucoup des conditions stationnelles, et les opinions exprimées par les auteurs divergent considérablement (NEWBOULD 1967).

Notre installation, en partie inspirée de RAPP (1971), est constituée de paniers collecteurs carrés, en bois, dont le fond est limité par un treillis en matière nylon (mailles 1,5 mm). La surface intérieure est égale à 0,25 m² et la profondeur à 10 cm, le tout reposant sur 4 montants à environ 30 cm du sol (voir fig. 4).

Dans chaque placette, 6 paniers ont été disposés au hasard. S'il diminue la sécurité statistique dans la comparaison entre stations, ce nombre relativement modeste n'en permet pas moins une estimation très satisfaisante de la production moyenne de litière par la pinède riveraine dans son ensemble (18 paniers) (NEWBOULD (1967) recommande 20 collecteurs pour une erreur standard acceptable sur la litière totale, et AUSSENAC (1969) montre que pour le pin sylvestre il faudrait 30 collecteurs pour garantir une variation de $\pm 10\%$, à $P = 0.95$).

Les récoltes ont été effectuées en relation avec le rythme saisonnier de la production végétale, tous les 2 à 3 mois pendant l'hiver et au printemps, tous les mois lors de la chute maximale, dès la fin de l'été jusqu'à l'arrière automne. Au laboratoire, le matériel a été trié en 5 catégories: aiguilles de pin sylvestre, aiguilles d'épicéa, feuilles diverses, fruits de pin sylvestre, divers toutes catégories (rameaux + écorces, inflorescences et fruits feuillus, débris difficilement identifiables). Après séchage à l'étuve (65 °C) jusqu'à poids constant, les échantillons ont été pesés. Pour les analyses chimiques (5 séries au total: une au printemps, une en été, trois répétitions en automne), les catégories ont été homogénéisées par station, puis broyées.

F) Dégradation des litières

Nous avons également procédé à une estimation de la vitesse de décomposition de la litière par la méthode des sachets en filet nylon telle qu'elle est mise en oeuvre, pour les milieux forestiers, par exemple par LEMEE et BICHAUT (1973) ou GLOAGUEN et TOUFFET (1980).

Dans deux stations différentes, 48 sachets à maille carrée de 0,3 mm ont été disposés sous la couche L. Tant que le filet reste intact, la taille des mailles exclut donc l'activité d'une bonne partie de la microfaune épigée de type microarthropodes (0,2 à 4 mm). Tous les sachets ont été remplis à environ 10 g avec un mélange feuilles-aiguilles (pin sylvestre) récolté dans les paniers de la station, et en proportions comparables à la moyenne des mois à forte chute. Dans une des deux stations, ces mélanges ont été chaque fois

complétés par 2 sachets remplis avec les mêmes essences, mais feuillus et résineux séparés. A raison de 8 sachets par prélèvement, la totalité a été récoltée en six fois, après respectivement 2, 4, 7, 10, 22 et 34 mois.

Au niveau de l'évolution pondérale, nous avons comparé les résultats obtenus à ceux calculés par la méthode JENNY et al. (1949), laquelle fait intervenir une constante de perte de poids selon $k = A / (L+A) \cdot 100$, où A représente la chute annuelle de litière et L le poids des horizons holorganiques, pour la même unité de surface.

Au laboratoire, les litières ont été séchées à 65 °C jusqu'à poids constant, puis lavées à l'eau distillée (voir 3.4.3), séchées et pesées à nouveau (estimation pondérale de la contamination minérale) avant d'être broyées pour analyse.

3.4.3 Analyses chimiques du matériel végétal

Les méthodes utilisées sont les mêmes que celles mentionnées dans BUTTLER (1987) (voir également fig. 5 et 6 pour l'échantillonnage et la préparation du matériel).

Après broyage à 2 mm, une prise d'environ 500 mg par échantillon a été minéralisée par la méthode KJELDAHL de digestion acide dans H₂SO₄ concentré en présence de H₂O₂ et d'un catalyseur au sélénium (ALLEN et al. 1974). Le dosage des éléments totaux a été réalisé sur la solution d'extraction diluée à 100 ml, selon 3 techniques:

- Ca, Mg, K, Na, Fe, Al, Mn: spectrophotométrie d'émission plasma DCP (OES), appareil du laboratoire de pédologie de l'EPP-Lausanne;
- P: colorimétrie automatique, appareil Technicon du laboratoire de géochimie de l'Université de Neuchâtel;
- N: distillation suivie d'une titration par HCl, appareils Büchi et Metrohm, laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel.

Pour certaines catégories telles la litière au sol ou les filets, la contamination des échantillons par des particules minérales imposait un lavage préalable dans l'eau distillée. Nous avons déterminé les modalités de cette opération à l'aide de tests préliminaires dont les résultats détaillés sont présentés par BUECHE (à paraître). Le traitement retenu, compromis entre persistance des souillures et pertes dues au lavage, consiste en 2 trempages consécutifs durant une heure, chacun suivi d'un rinçage. Si les risques encourus sont connus, notamment en ce qui concerne les pertes de K (ALLEN et al. 1974), l'uniformité du traitement rend toutefois les résultats comparables. L'aspect quantitatif de cette perte potentielle est abordé avec l'évolution de la fraction minérale lors de la décomposition en filets (cf. 10.3.2).

3.5 METHODES D'ETUDE DES SOLS

La description des profils ainsi que le prélèvement des échantillons ont été réalisés sur des fosses pédologiques. La désignation des horizons et les symboles conventionnels sont empruntés à RICHARD et al. (1978/81/83), les couleurs au code Munsell.

Du point de vue physico-chimique, nos échantillons de sol ont été analysés simultanément et selon les mêmes modes opératoires que ceux de BUTTLER (1987) dont la figure 2 résume l'ensemble de la procédure. Nous ne mentionnerons donc que très brièvement les méthodes, lesquelles sont décrites un peu plus en détail chez cet auteur et sont extraites de ALLEN et al. (1974), AUBERT (1978) et ROUILLER (1981). Sauf indications contraires, tous les résultats sont exprimés en % de sol sec à 105 °C.

A) Sur sol frais:

- teneur en eau: % du poids sec de sol après séchage en étuve à 105 °C;
- perte au feu: % du poids sec de sol après combustion au four à 450 °C. Le complément à 100 représente la teneur en cendres;
- acidité: pH eau (1 volume sol / 2,5 volumes eau) avec un pH-mètre à électrode combinée;
- azote minéral assimilable (N-NO₃ et N-NH₄): extraction à KCl 2N (environ 15 %) et distillation de l'ammonium puis, après adjonction de l'alliage Dewarda à la solution d'extraction, distillation de l'ammonium issu des nitrates. Dosages par titration à HCl. Résultats en mg/100g de sol sec;
- phosphore assimilable (P₂₀₅): double extraction selon la méthode Duchaufour et Bonneau des phosphates de Ca par H₂SO₄ et des phosphates de fer et d'alumine par NaOH. Dosage par colorimétrie automatique (Technicon).

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

- squelette: pesée du refus lors du tamisage à 2 mm;
- granulométrie: méthode des pipettes Robinson pour les argiles, limons fins et grossiers (jusqu'à 50 microns), puis tamisage de la suspension restante pour la séparation des sables fins, moyens et grossiers;
- calcaire actif: précipitation du calcium sous forme d'oxalate insoluble et dosage de l'excès de réactif par KMnO₄, selon la méthode Drouineau-Galet. Cette dernière est modifiée par Gehu-Franck pour les sols contenant plus de 2 % de matière organique, laquelle est alors précipitée avant dosage;
- calcaire total: destruction des carbonates de Ca par HCl, au calcimètre Bernard, avec dosage du volume de CO₂ dégagé;
- bases échangeables (S): les cations Ca, Mg, Na sont déplacés par une solution de KCl 1N, K par une solution de NH₄Cl 1N (méthode du laboratoire de pédologie de l'EPF-Lausanne). Les éléments sont dosés par spectrophotométrie d'absorption atomique (SAA). Résultats en milli-éq./100 g de sol sec;

- formes complexées et amorphes de Fe et Al: extraction avec un tampon oxalique selon la méthode Tamm, et dosage par spectrophotométrie d'absorption atomique (SAA);
- formes cristallisées (et amorphes) de Fe et Al: extraction par une solution de citrate-bicarbonate selon la méthode Mehra-Jackson modifiée par le laboratoire de pédologie de l'EPF-Lausanne, et dosage par spectrophotométrie d'absorption atomique (SAA).

C) Sur sol broyé à 100 microns:

- N total (organique et ammoniacal): méthode Kjeldahl de digestion acide dans H₂SO₄ concentré en présence de H₂O₂ et d'un catalyseur. L'azote organique est transformé en azote ammoniacal dont l'ensemble est alors distillé, piégé dans l'acide borique et enfin titré par HCl;
- C organique: méthode de combustion à 950 °C avec dosage du CO₂ dégagé par conductivité électrique différentielle (Carmograph Wästhoff 8-ADG). Le taux de C organique s'obtient après déduction du C des carbonates, déterminé séparément (mesure du calcaire total). Une approximation du taux de matière organique en % peut être obtenue en multipliant la valeur du C organique par un facteur à déterminer selon le système considéré, et qui varie de 1,97 à 2,07 pour les mulls forestiers par exemple (HOWARD 1965).

3.6 METHODES D'ETUDE DE L'EAU DANS LE SOL

3.6.1 Dynamique de la nappe

Le niveau de la nappe a été relevé dans des piézomètres en PVC de 5 cm de diamètre enfoncés jusqu'au plancher molassique, perforés sur toute leur longueur et recouverts d'un capuchon. Pour chaque carré permanent, 4 tubas nivelés séparément ont permis la détermination du niveau moyen de la nappe par rapport à l'altitude moyenne du sol de la station. Les mesures, hebdomadaires, ont porté sur 88 semaines englobant 2 périodes de végétation, depuis fin mars 1983 jusqu'à fin novembre 1984.

Les sols superficiels sur molasse, et plus particulièrement ceux des pinèdes, sont dépourvus de nappe durant toute la période estivale. Afin d'y poursuivre l'évaluation des conditions hydriques, nous avons également procédé à la détermination hebdomadaire du potentiel capillaire (tension de succion) à l'aide de tensiomètres à eau (MARTHALER et al. 1983). Lors de la mesure, un capteur de pression à membrane est relié à un lecteur digital directement étalonné en cm de colonne d'eau (= env. millibars). A la valeur lue (précision ± 5 millibars) il y a lieu de retrancher la hauteur, en cm, de la colonne d'eau du tensiomètre. De plus, une correction systématique de + 10 millibars permet de compenser la modification de pression liée à la pénétration de l'aiguille de mesure dans le volume d'air du haut du tube (VOGELSANGER 1986). Chaque horizon pédologique a été caractérisé par une valeur moyenne entre 3 tensiomètres.

3.6.2 Analyses physico-chimiques de l'eau :

A) Prélèvements de l'eau

Comme pour le cas du sol, nos échantillons d'eau ont été analysés avec ceux de BUTTLER (1987) selon une méthodologie schématisée sur la figure 2 de cet auteur, et que nous rappelons ci-après.

L'eau du sol destinée aux analyses physico-chimiques a été prélevée à l'intérieur de piézomètres spécialement destinés à cet usage. Il s'agit de tuyaux en PVC de faible diamètre (3 cm), fermés par un bouchon, et dont l'extrémité inférieure terminée en pointe permet un enfoncement direct dans le sol. Il en résulte un meilleur contact sol-paroi, ce qui diminue d'autant les risques d'infiltration d'eau "non phréatique". Le niveau de prélèvement est réglé par des orifices linéaires ménageant une chambre d'accumulation dans la partie inférieure.

La récolte, précédée d'une purge quelques jours auparavant, s'effectue au moyen d'une seringue prolongée par un tuyau muni d'une crépine. Les prélèvements, mensuels, ont été opérés durant 2 années consécutives, d'avril à octobre.

Différentes catégories d'eaux météoriques (cf. 3.3.2), ainsi qu'un échantillonnage du lac, de la Broye et d'un ruisseau issu de la falaise ont été prélevés simultanément pour être soumis aux mêmes traitements et analyses.

En l'absence de nappe, nous avons récolté environ 1 dm³ de sol en surface. L'eau y a été extraite par centrifugation, à 7.000 t/min pendant 20 minutes (MBARGA 1974, OLIVIER 1979, WEDRAOGO-DUMAZET 1983), dans une proportion qui a été rapportée au poids sec à 105 °C. Lors de cette première investigation, nous n'avons pas déterminé la relation potentiel matriciel - teneur en eau à l'aide d'une méthode rigoureuse comme celle de la presse à membrane (p. ex. in BONNEAU et SOUCHIER 1979). Les valeurs de pF calculées selon la formule donnée par OLIVIER (1979) pour la centrifugation ne sont donc qu'indicatives car le rendement d'extraction dépend du type de sol, et en particulier de la valeur de l'humidité actuelle de l'horizon considéré (MBARGA 1974) (cf. 8.2).

B) Traitements et mesures de terrain

L'ensemble de la méthode est inspiré de MISEREZ (1973). En fonction des disponibilités, 50 à 100 ml ont été récoltés et immédiatement soumis aux mesures suivantes (voir également BUTTLER 1987, fig. 2):

- température, au dixième de °C;
- 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. Cette mesure s'est avérée délicate et les valeurs obtenues, souvent difficiles à stabiliser, doivent être considérées avec une certaine réserve;

Ensuite, chaque échantillon a été divisé en 4 parties destinées chacune à une catégorie d'analyses de laboratoire:

- une fraction, filtrée à 0,45 microns (Millipore), est répartie dans 2 flacons, l'un pour analyse du C organique et des anions, l'autre pour analyse des cations (fixation HCl 1 %). En cas de disponibilité limitée ou insuffisante, cette première fraction est conservée en priorité;
- une deuxième fraction, non filtrée, est également partagée dans 2 autres flacons, l'un pour analyse du Fe non filtré (fixation HCl 1 %), l'autre pour analyses de la conductibilité électrique et des duretés.

C) Analyses chimiques en laboratoire

Au laboratoire, les mesures suivantes ont été effectuées après décantation (Fe non filtré) ou filtration sur papier S+S 595 (duretés), dès le lendemain du prélèvement (résultats en mg/l sauf indications contraires):

- C organique par absorption spectrophotométrique à 270 nm (MISEREZ 1973), mesure corrélée avec le contenu en matière organique (substances humiques). Sans unité;
- anions (NO₃, PO₄, SO₄, Cl) par colorimétrie automatique (Technicon);
- cations (Ca, Mg, K, Na, Al, Mn, Si, et Fe filtré) par spectrophotométrie d'émission plasma DCP (OES);
- Fe non filtré par spectrophotométrie d'absorption atomique (SAA);
- conductibilité électrique à l'aide d'une électrode de platine, mesure étroitement liée à la teneur totale en sels dissous (en milieu calcaire, essentiellement CaCO₃). Résultats en micro-Siemens/cm;
- duretés selon méthodes du Centre d'hydrogéologie de l'Université de Neuchâtel (résultats en mg/l de CaCO₃ équivalent):
 - a) temporaire (bicarbonates = hydrogénocarbonates alcalino-terreux solubles), par acidimétrie;
 - b) totale, par complexométrie;
 - c) permanente (surtout sulfates et chlorures de Ca et Mg), par différence entre dureté totale et temporaire.

3.7 METHODES D'ANALYSE DES RESULTATS

Le calcul des fonctions statistiques élémentaires (paramètres de distribution, régressions, corrélations, tests) a été réalisé pour l'essentiel à l'aide du programme P-STAT du Département de calcul de l'Université de Neuchâtel.

La complexité des données écologiques impose nécessairement le recours aux méthodes d'analyse multivariable, seules à même d'exploiter au maximum l'information recueillie. Bien que les fondements théoriques de ce type d'analyse remontent au début du siècle, c'est le prodigieux développement informatique de ces 20 dernières années qui a rendu son emploi non seulement

possible, mais surtout accessible à des unités de traitement de plus en plus modestes. Cette généralisation récente s'accompagne déjà d'une abondante littérature parmi laquelle, pour la phytosociologie et l'écologie, GUINOCHET (1973), LEGENDRE & LEGENDRE (1984), WILDI (1986)... exposent d'une manière détaillée principes et applications des méthodes multivariées.

Nos propres analyses ont été effectuées à l'aide des 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), depuis lors mis à jour sous le nom de MULVA-4 (WILDI et ORLOCI 1990).

Dans le but de faciliter la lecture des résultats, il nous semble opportun de rappeler très sommairement les principes de l'analyse multidimensionnelle ainsi que les conditions d'interprétation des graphes fournis par l'analyse factorielle des correspondances ou l'analyse en composantes principales (voir également BUTTLER (1987), notamment à propos de l'influence du codage des données).

La mise en oeuvre de cette catégorie d'analyse (ordination en espace réduit) revient à interpréter un complexe de données constitué d'un grand nombre d'objets caractérisés chacun par de nombreux descripteurs, de manière à mettre en évidence les grandes tendances de variabilité. Les données sont regroupées sous forme de matrice à p colonnes (objets à comparer: relevés, échantillons,...) et n lignes (variables $\pm$ corrélées utilisées pour la comparaison: espèces, descripteurs écologiques,...). Une telle matrice représente également un espace multidimensionnel à n ou p dimensions, selon que l'on considère la dispersion de p objets dans l'espace à n dimensions, ou la dispersion de n descripteurs dans l'espace à p dimensions. Cet espace, non visualisable, est alors réduit de manière à obtenir une projection simplifiée des points objets et/ou points descripteurs sur des plans définis par les axes les plus significatifs (facteurs ou composantes non corrélés). Les axes factoriels ainsi déterminés sont ceux qui absorbent le maximum de la variance totale du nuage multidimensionnel. Avec les techniques utilisées ici, le sens concret de tels axes n'est pas déterminé a priori et doit faire l'objet d'une interprétation qui est parfois difficile. D'une manière générale, lors de cette procédure, il est nécessaire de prendre en considération au minimum les plans formés par les axes 1-2 et 1-3. Bien qu'ils appartiennent à des espaces différents, il est possible de représenter simultanément les objets et les descripteurs sur le même plan factoriel. Dans ce cas, et selon le type d'analyse considéré, il en résulte des modalités d'interprétation particulières.

A) Analyse factorielle des correspondances (AFC)

Elle a été employée pour les données de végétation et de nappe dont les valeurs ont été codées.

Sur les plans factoriels, les distances entre objets (relevés) et entre descripteurs (espèces au sens large) s'interprètent en termes de ressemblances, entre objets et descripteurs en termes d'explication mutuelle (les objets sont représentés à proximité des descripteurs pour lesquels la fréquence est importante, relativement à celle des autres descripteurs). La sécurité de l'interprétation est d'autant plus grande que le point est éloigné du centre (conditions moyennes). Les axes représentent des tendances ou gradients écologiques.

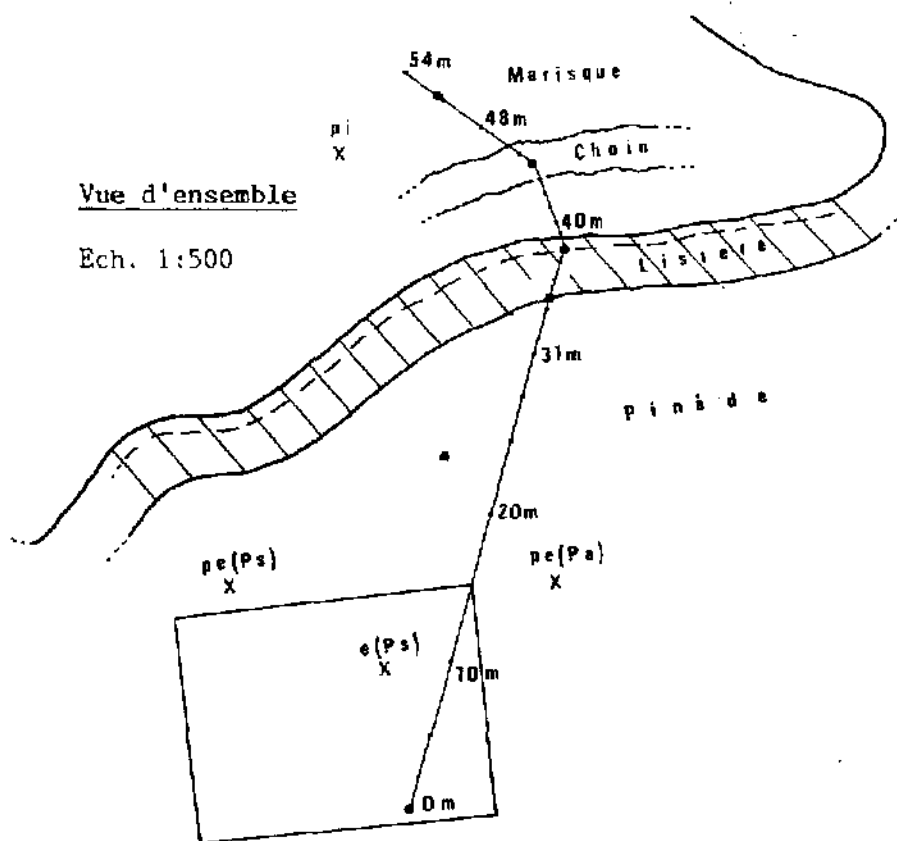
B) Analyse en composantes principales (ACP)

Elle a été employée pour les données de la chimie de l'eau et de la composition chimique de la végétation. Contrairement à l'AFC, l'ACP permet de prendre en compte des descripteurs exprimés en unités différentes (pH, mg/l,...) lorsqu'elle utilise la corrélation pour la mesure de ressemblance (données centrées réduites).

Sur les plans factoriels seules les distances entre objets s'interprètent en termes de proximité-ressemblance. Les distances entre descripteurs, entre objets et descripteurs, ou par rapport aux axes s'interprètent toutes en termes de corrélation angulaire, laquelle est d'autant plus significative que les points sont éloignés du centre.

Vue d'ensemble

Ech. 1:500

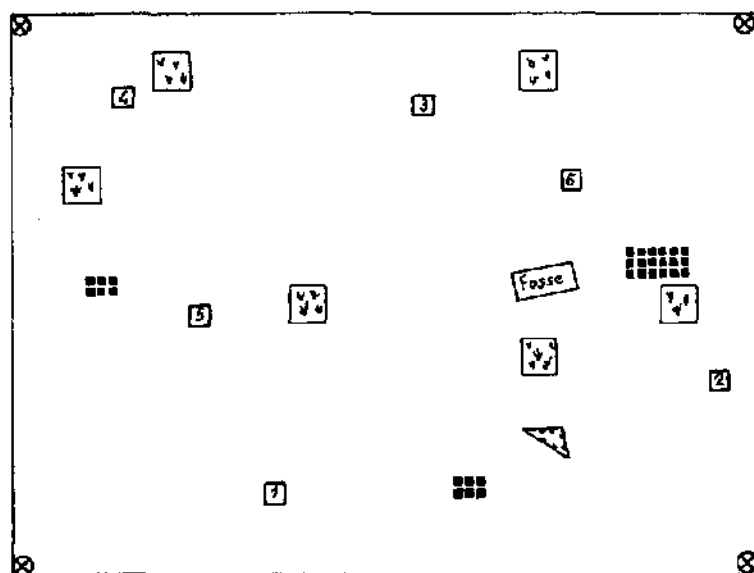


Légende:

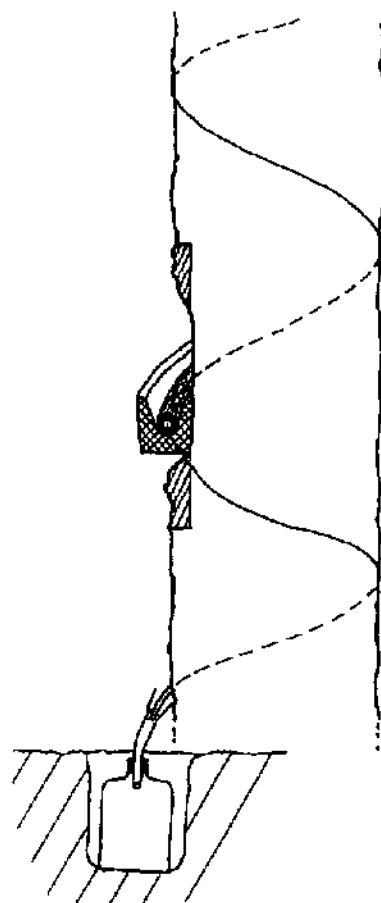
- pi : pluviomètre pluie incidente
- pe (Ps): " égouttement sous Pinus silvestris
- pe (Pa): " " " Picea abies
- e (Ps): écoulement sur tronc Pinus silvestris
- : piézomètre prélèvement d'eau + 2 tensiomètres
- : position des relevés linéaires (0-54 m)
- : limite Marisque

Détail: carré permanent

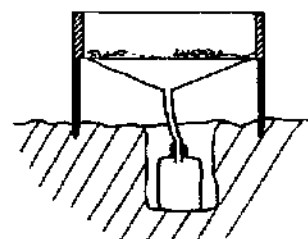
Ech. 1:200



Détail: récolte eaux d'écoulement (sur Pinus silvestris)



Détail: récolte litière (sur treillis nylon) + eau de percolation



Légende:

- ⊗ : piézomètre (niveau)
- : panier à litière
- ⊞ : récolte biomasse herbacée
- : filet décomposition litière
- Fosse : fosse pédologique
- ⚡ : batterie de 6 tensiomètres (station)

FIGURE 4: pinède et transect de Portalban.

Emplacements et installations de terrain

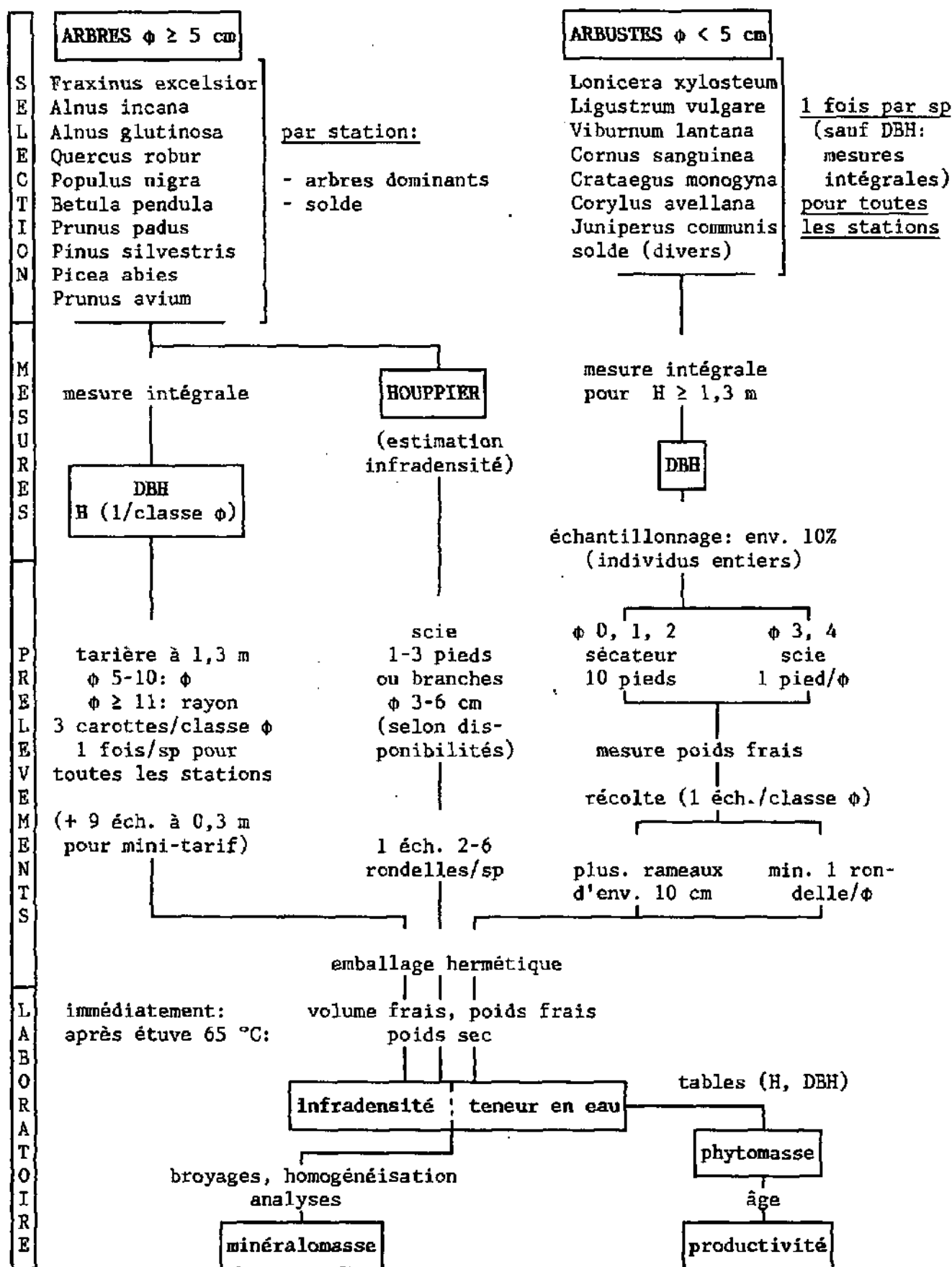


FIGURE 5: plan d'échantillonnage pour les mesures de phytomasse et productivité

Remarques:

- ce programme a été réalisé sur toutes les placettes d'études forestières;
- les biomasses foliaires sont estimées par les chutes de litière pour les feuillus, par les données de la littérature (BURGER 1937 + 1948) pour les résineux;
- l'âge et la croissance des arbres ont été mesurés sur carottes prélevées à raison d'une par classe de diamètre (intervalles de 2 cm dès 5 cm) pour chaque espèce dans chaque station.

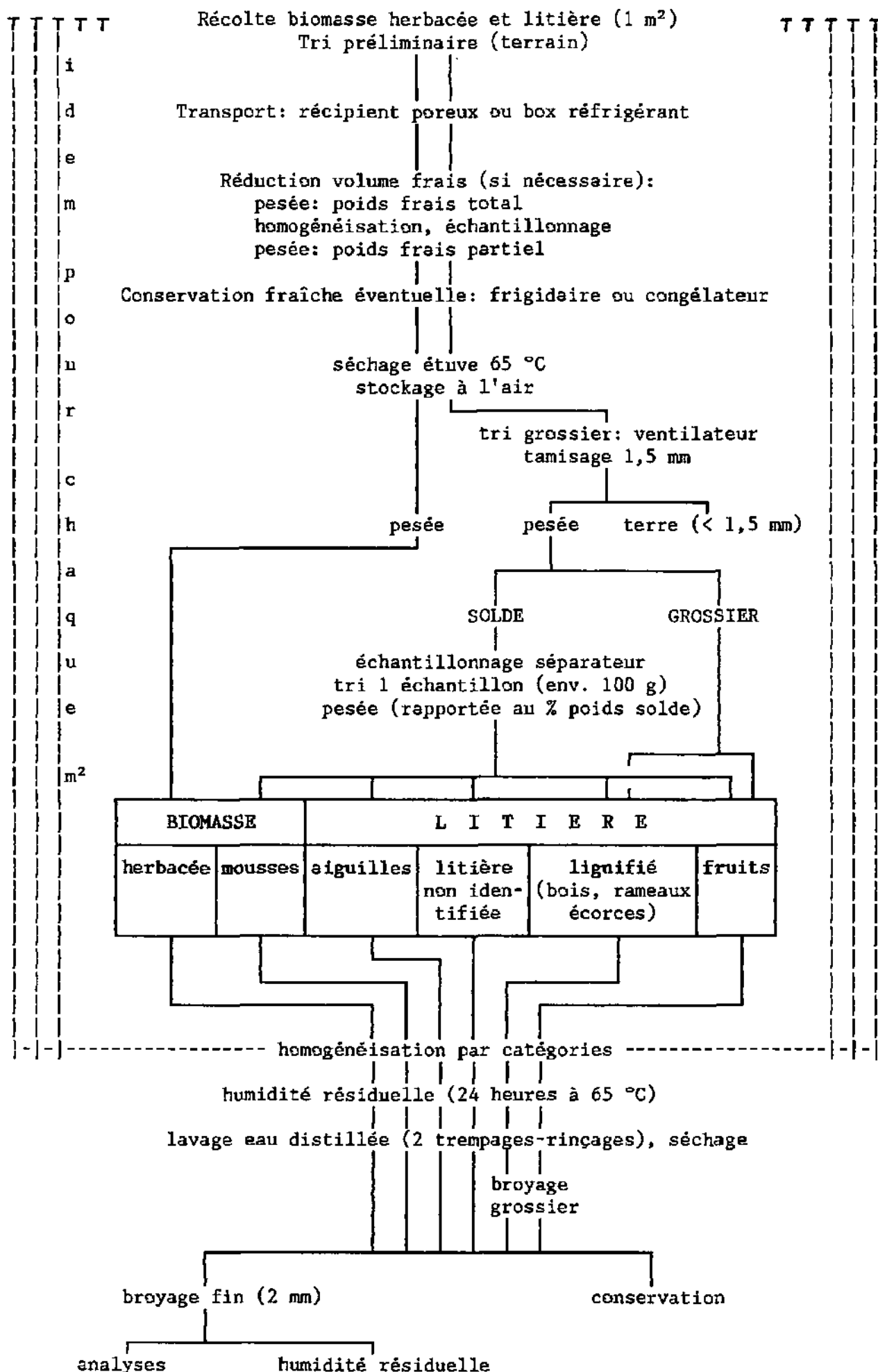


FIGURE 6: échantillonnage et récolte de litière et biomasse herbacée.

4 CLIMATOLOGIE

4.1 INTRODUCTION

Indispensable à des fins de comparaisons, notre présentation des principaux aspects du climat restera sommaire. En effet, si l'on excepte certaines composantes du microclimat, la valeur explicative de ce facteur abiotique reste difficilement exploitable en termes de causalité, du moins dans le cadre de notre propos. En fait, dépasser le stade du simple constat requiert, notamment du point de vue microclimatique, une investigation poussée pour laquelle le rapport investissement (temps, matériel) - résultats est finalement peu favorable.

Au niveau régional, le climat est décrit par plusieurs auteurs dont QUARTIER (1948), SOLLBERGER (1974), JORNOD (rapports annuels dans le bulletin de la Société neuchâtaloise des sciences naturelles). Afin d'étalonner nos propres mesures, nous les avons complétées par quelques extraits des ANNALEN DER SCHWEIZERISCHEN METEOROLOGISCHEN ZENTRALANSTALT relatifs aux stations d'enregistrement les plus proches. L'ensemble des données provient des stations suivantes:

a) mesures personnelles:

- milieu ouvert : marais à grands Carex de la réserve naturelle de Cudrefin (coordonnées 570.015/202.940);
- milieux forestiers: frênaie Grève de Cudrefin (coord. 566.610/199.580)
pinède Champmartin Est (coord. 565.720/198.870);

b) mesures officielles: Payerne, Neuchâtel, Witzwil (pluviométrie seulement).

Pour la mise en valeur des données, nous avons admis, en partie arbitrairement, un découpage destiné à illustrer le facteur climat aux échelles usuellement distinguées (DAJOZ 1975, LEMEE 1978):

- climat régional ou macroclimat (résultat de la situation géographique et orographique): comparaison des stations les plus proches et statut des valeurs annuelles, respectivement mensuelles moyennes des années d'étude par rapport à la norme;
- climat local ou mésoclimat (sous influence de la topographie locale: forêt, versant, lac,...): variations hebdomadaires pendant la période de végétation, avec étalonnage de nos propres mesures par rapport aux données officielles;
- climat stationnel ou microclimat (volume d'air compris à l'intérieur des strates végétales d'une communauté, au sens de LEMEE 1978, définition moins restrictive que celle de DAJOZ 1978 qui considère le microclimat à l'échelle et au niveau de l'organisme): extraits d'enregistrements des variations journalières aux périodes caractéristiques de l'année, et température du sol à différentes profondeurs.

4.2 CLIMAT REGIONAL

4.2.1 Valeurs annuelles

Le tableau 2, emprunté à BUTTLER (1987), permet de comparer entre elles les stations les plus proches, ainsi que de situer les années d'étude par rapport à la norme, pour les moyennes annuelles des principales variables climatiques.

TABLEAU 2: caractéristiques annuelles du climat régional

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	--	--	--	--
T. max. moyenne (°C)	13,7	12,8	13,0	12,7	14,3	13,4	13,7	13,0	--	--	--	--
T. 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	--	--	--	--
Ensoleillement (heures)	1562	1552	1751	--	1548	1581	1716	--	--	--	--	--

Entre autres constats, on peut faire les remarques suivantes:

- la température moyenne est légèrement plus élevée à Neuchâtel qu'à Payerne. Il en va de même pour la pluviosité, en raison de la proximité de la chaîne jurassienne. Witzwil occupe une position moyenne plus proche des conditions de la rive sud. C'est la raison pour laquelle nous avons utilisé les valeurs de cette station pour étalonner nos propres mesures pluviométriques d'une part, pour mettre en relation pluviométrie et variation piézométrique d'autre part (voir chapitre 6);
- l'année 1984 pendant laquelle nous avons récolté l'essentiel de nos données climatiques est une année relativement "normale", légèrement déficitaire du point de vue précipitations. Encore faut-il considérer la norme avec une certaine réserve puisque les valeurs calculées par exemple pour Neuchâtel indiquent 994 mm de précipitations annuelles pour la période 1931-1960, et 976 mm pour la période 1901-1980!

4.2.2 Valeurs mensuelles (température et précipitations)

Les diagrammes ombrothermiques de la figure 7 permettent de mieux visualiser les écarts moyens entre les trois stations considérées. La norme représentée correspond à la période 1931-1960 pour Neuchâtel et Payerne, 1901-1960 pour les précipitations à Witzwil. De l'examen des diagrammes superposés il ressort que:

- l'écart moyen de 0,7 °C entre les températures moyennes de Payerne et Neuchâtel est remarquablement constant;
- les précipitations révèlent deux situations au cours de l'année:
 - a) hors période de végétation, les écarts sont relativement grands et Witzwil y occupe pour l'essentiel une position intermédiaire;
 - b) durant la période de végétation les valeurs sont comparables, Witzwil présentant un léger déficit en septembre.

4.3 MICROCLIMAT (température et humidité)

4.3.1 Moyennes hebdomadaires

L'étroit parallélisme constaté sur les valeurs mensuelles se retrouve bien sûr au niveau hebdomadaire, entre Payerne par exemple et nos propres mesures en milieu ouvert (mésoclimat?) et forestier. Entre ces deux derniers, le rôle régulateur du couvert forestier y réduit les valeurs extrêmes (fig. 9), notamment en période de végétation grâce à la présence des espèces feuillues:

- T: plus clémente en hiver (calculée mais non représentée sur le graphe), comparable lors des réchauffement printanier et refroidissement automnal, mais moins élevée durant l'essentiel de la période de végétation (mi-juin à mi-septembre);
- H: situation analogue avec, en période de végétation, une meilleure conservation de l'humidité en forêt.

Dans le but d'étalonner nos propres mesures (H et T) avec celles des stations officielles, Payerne en l'occurrence, nous avons cherché à mettre en évidence des écarts moyens pour les périodes caractéristiques du climat stationnel. Dans la mesure où la détermination même de ces périodes nécessitait l'intégration simultanée de H et de T, nous avons calculé, à l'instar de l'indice d'aridité de de Martonne (DAJOZ 1978), le rapport H/T. Sans apporter de réelle nouveauté (la tendance est déjà visible sur le seul graphe des températures, fig. 9), l'évolution de ce quotient dans le temps (fig. 8) permet de distinguer plus nettement les limites à prendre en considération pour le calcul des écarts moyens, ou en d'autres termes les types de climat qui se succèdent durant l'année. En laissant de côté les conditions hivernales, nous pouvons retenir 3 "périodes types" dont les intervalles sont précisés ci-dessous, ainsi que les écarts moyens entre les stations considérées (les écarts moyens avec le marais sont donnés à titre indicatif):

Ecart moyen selon périodes types		Température (°C) pinède		Humidité (%) pinède	
No	Dates (1984)	T Payerne ±...	T marais ±...	H Payerne ±...	H marais ±...
1	19. IV - 6. VI	-0,8 (±0,3)	+0,1 (±0,6)	-2,7 (±2,7)	+4,2 (±2,2)
2	7. VI - 5. IX	-1,5 (±0,3)	-0,8 (±0,3)	+8,3 (±1,8)	+10,7 (±1,3)
3	6. IX - 24. X	-1,2 (±0,4)	-0,4 (±0,5)	+4,6 (±3,4)	+6,6 (±2,7)

4.3.2 Valeurs extrêmes hebdomadaires

La figure 10 présente ces valeurs extrêmes, et les tendances déjà évoquées ne sont ici qu'amplifiées. Ainsi la différence est-elle particulièrement marquée entre marais et couvert forestier, excepté pour les maxima d'humidité relative.

4.3.3 Variations journalières dans la pinède de Champmartin Est

Sur la figure 11, les périodes types (y compris l'hiver) distinguées en 4.3.1 sont illustrées par des extraits d'enregistrements pour les variations journalières de température et d'humidité relative. Afin de pouvoir comparer milieu ouvert et forêt, nous avons retenu les mêmes dates que BUTTLER (1987), à l'exception de l'automne où cela n'était pas possible. Les tendances générales de la pinède rejoignent celles constatées en marais:

1. Période hivernale: variations faibles à presque nulles, avec gel et humidité relative très élevée.
2. Période printanière: variations de grande amplitude avec, contrairement au marais, disparition du gel nocturne (effet du couvert forestier).
3. Période estivale: les fluctuations restent importantes et régulières.
4. Période automnale: variations de très faible amplitude avec une température plutôt basse (dont la baisse régulière détermine les premiers gels en novembre) et une humidité relative très élevée en permanence.

4.3.4 Température du sol dans la pinède de Champmartin Est

Pour mettre en évidence les relations entre température du sol, de l'air et niveau de la nappe phréatique, des mesures hebdomadaires ont été réalisées aux profondeurs 8, 21 et 33 cm déterminées par les horizons pédologiques, ainsi qu'à la surface du sol et à 1 m de hauteur.

L'importance écologique de la température du sol est brièvement évoquée par BUTTLER (1987), en référence à diverses contributions (SCHAEFER 1967, LEMEE 1978, BONNEAU et SOUCHIER 1979). Pour certaines de nos mesures, il y a concordance avec les observations rapportées par ces auteurs. Ainsi l'atténuation des variations avec la profondeur est-elle particulièrement visible. Il en va de même pour l'effet du couvert végétal qui intercepte le rayonnement et ralentit les échanges avec l'atmosphère (BONNEAU et SOUCHIER 1979) modérant par là les écarts de température à la surface du sol forestier par rapport au sol du marais.

Mais les conditions très particulières liées au sol peu profond de la pinède (pararendzine de 40 cm d'épaisseur) ne nous ont guère permis de mettre clairement en évidence des effets aussi classiques que le décalage temporel entre évolutions superficielle et profonde. Au contraire, l'examen de la figure 12 permet de constater une variation simultanée des températures aux différentes profondeurs, celles de la surface étant naturellement de plus forte amplitude. De plus, les isothermes accusent une "verticalité" assez systématique, signe d'une transmission relativement rapide en profondeur. Ces caractéristiques s'opposent d'ailleurs en partie à celles du marais (voir BUTTLER 1987, fig. 13) dont les conditions stationnelles sont évidemment très différentes: milieu ouvert, sol de type gley oxydé humifère, beaucoup plus profond, et nappe en surface durant les 3/5 de l'année!

Quant au caractère "saisonnier" de l'inertie thermique liée à la présence d'une nappe, il est délicat à interpréter. D'une part, pendant l'inversion durable des gradients thermiques avec la profondeur (limites sur la fig. 12), la nappe est pour l'essentiel absente. D'autre part l'évolution des différentes températures jusqu'au premier assèchement, quelle que soit la profondeur, montre un parallélisme plus ou moins marqué entre les maxima de température et ceux de la nappe. Il s'agit sans doute d'un effet dû à "l'assez bonne conductivité thermique de l'eau (contrairement à ce qu'indique SCHAEFER 1967), et au bon contact qu'elle assure entre les particules solides" (BONNEAU et SOUCHIER 1979).

En ce qui concerne les caractéristiques saisonnières, l'examen un peu plus détaillé de la figure 12 fait ressortir les points suivants:

- de décembre à mi-mars: la température moyenne de l'air fluctue autour de 0 °C; celle du sol, plus froide en surface mais partout supérieure à 0 °C, est la plus basse de l'année. Le niveau de la nappe varie en phase avec les températures du sol (réchauffements et pluies);
- mi-mars à mi-avril: amorce du réchauffement printanier dans tous les compartiments. Baisse continue du niveau de nappe dès fin mars;
- mi-avril à mi-septembre: période déterminée par une inversion durable du gradient thermique du sol (isothermes limites verticales) avec, en surface, des fluctuations parfois importantes (passage de 13 à 19 °C) bien que pondérées par rapport à celles des marais (passage de 9 à 21 °C). Disparition d'abord épisodique puis définitive de la nappe;
- mi-septembre à fin novembre: amorcée avant l'inversion du gradient thermique du sol, la chute de température se poursuit dans tous les compartiments. La nappe est à nouveau présente.

En résumé, les différents niveaux auxquels la température a été mesurée montrent des fluctuations simultanées pratiquement sans décalage dans le temps (contrairement au marais), du moins lorsque la nappe est présente. Dans le cas contraire, les couches profondes du sol accusent un certain retard dû à une baisse de la diffusivité thermique (ex. juillet).

Quant à l'importance de ces fluctuations, elle reste bien entendu directement fonction des propriétés thermiques des milieux naturels considérés: très conséquents dans l'air, à 1 m de hauteur, les écarts restent marqués au niveau du sol mais s'amortissent assez rapidement avec la profondeur.

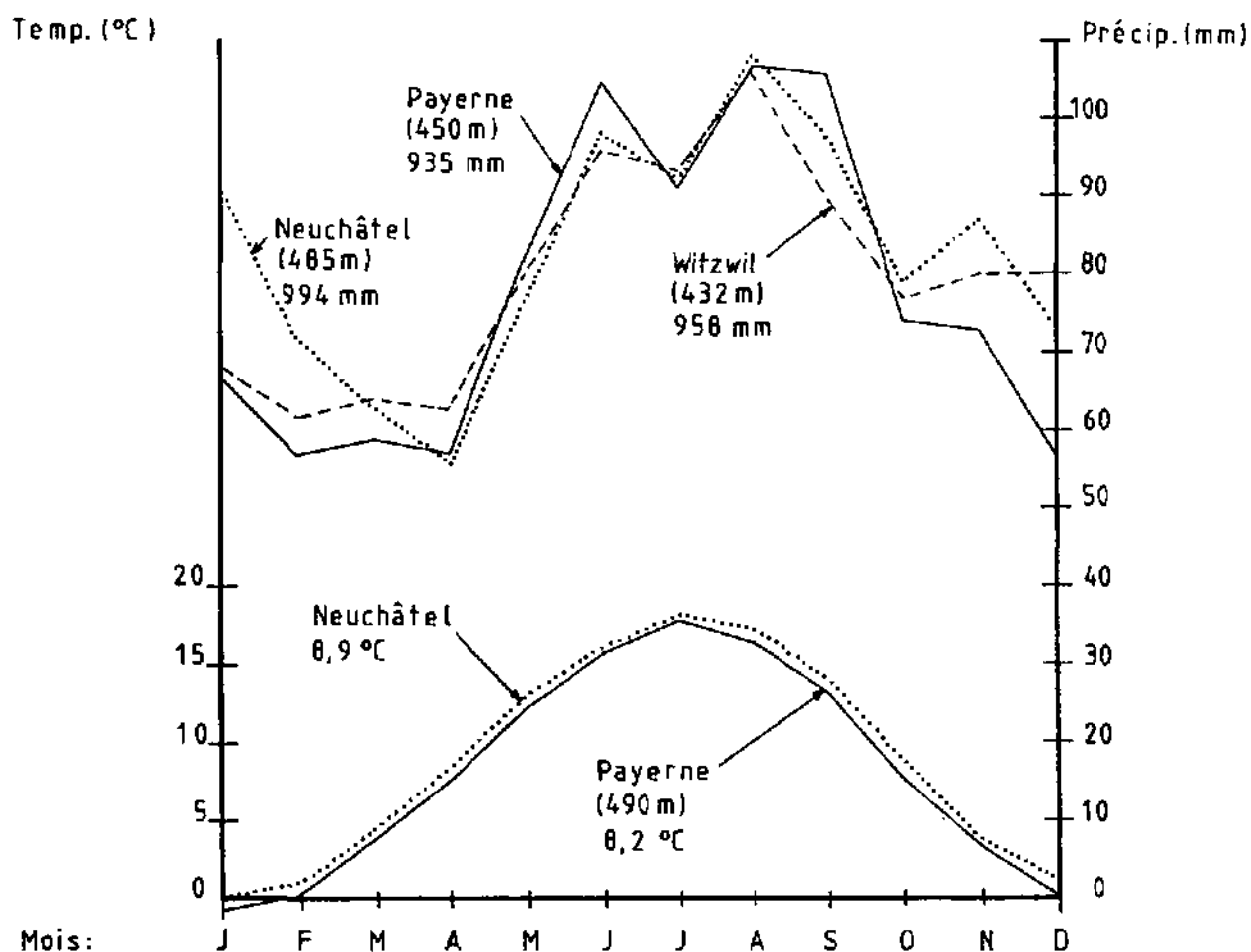


FIGURE 7: Diagrammes ombrothermiques de Neuchâtel et Payerne (moyennes 1931-1960), et précipitations à Witzwil (moyenne 1901-1960)

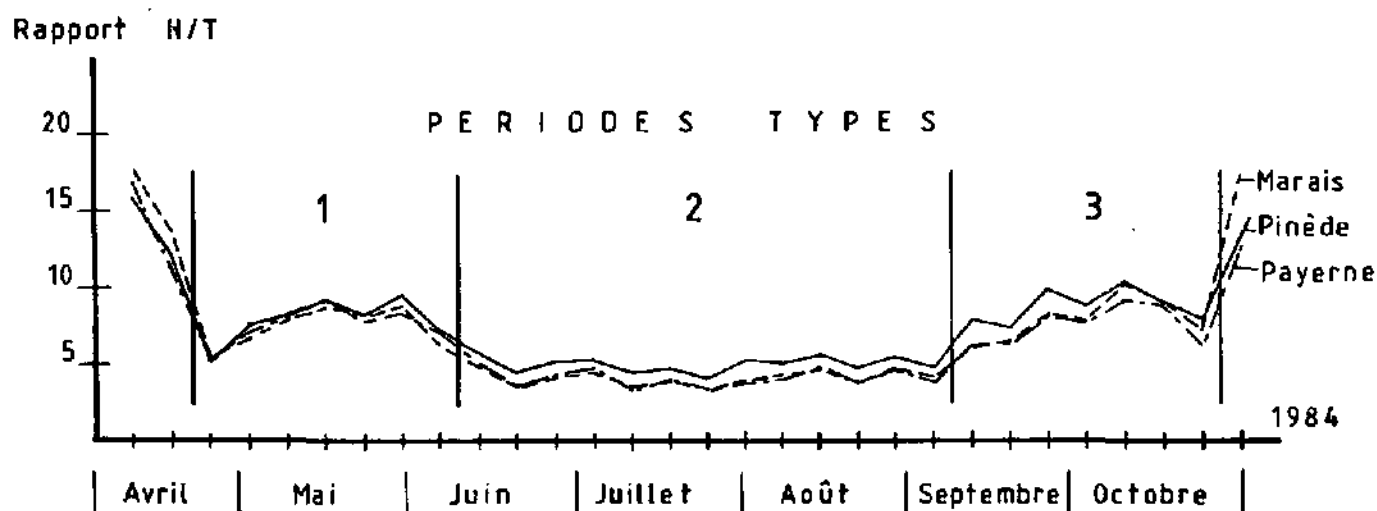


FIGURE 8: Rapport H/T ("indice d'aridité") durant la période de végétation (5 avril au 31 octobre 1984, voir également fig. 9)

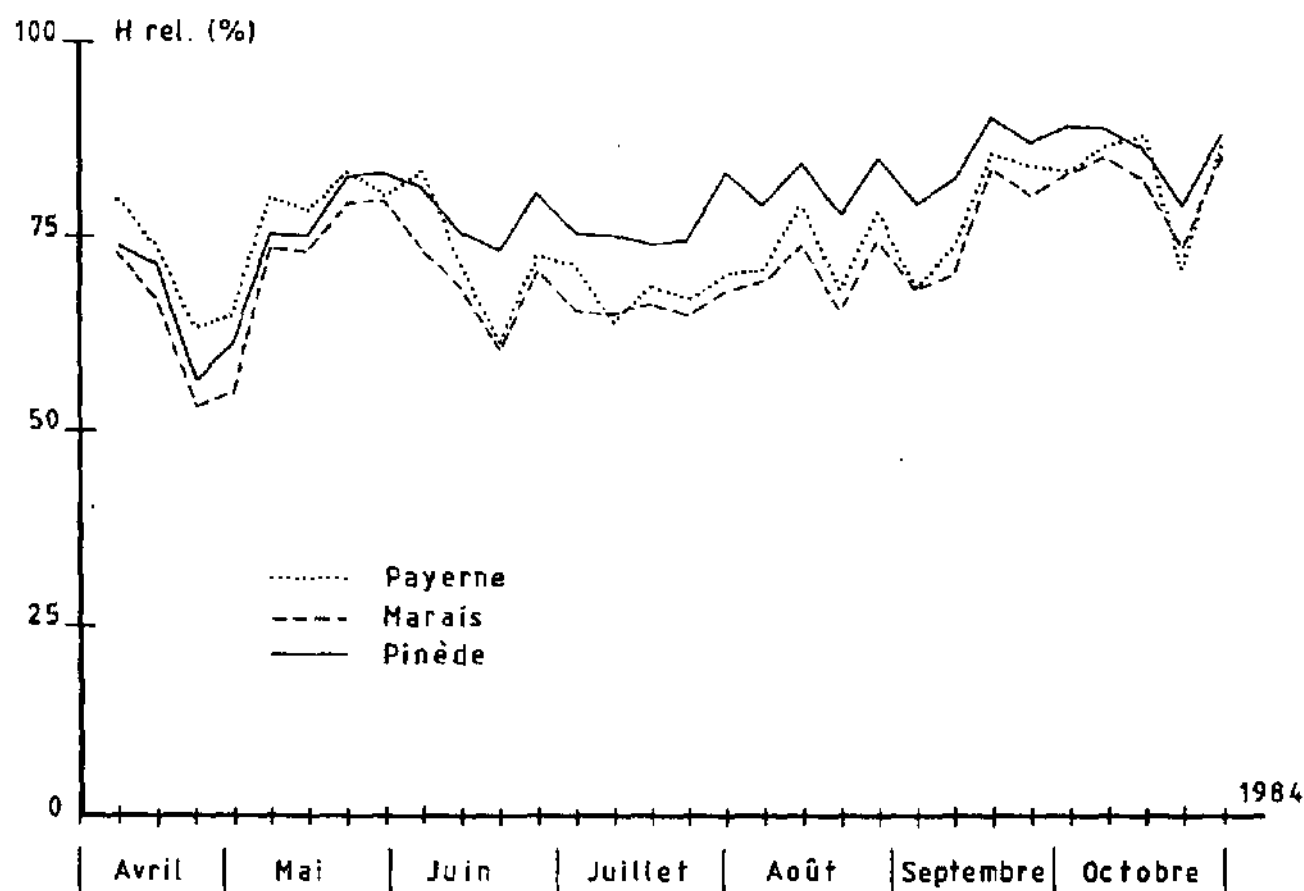
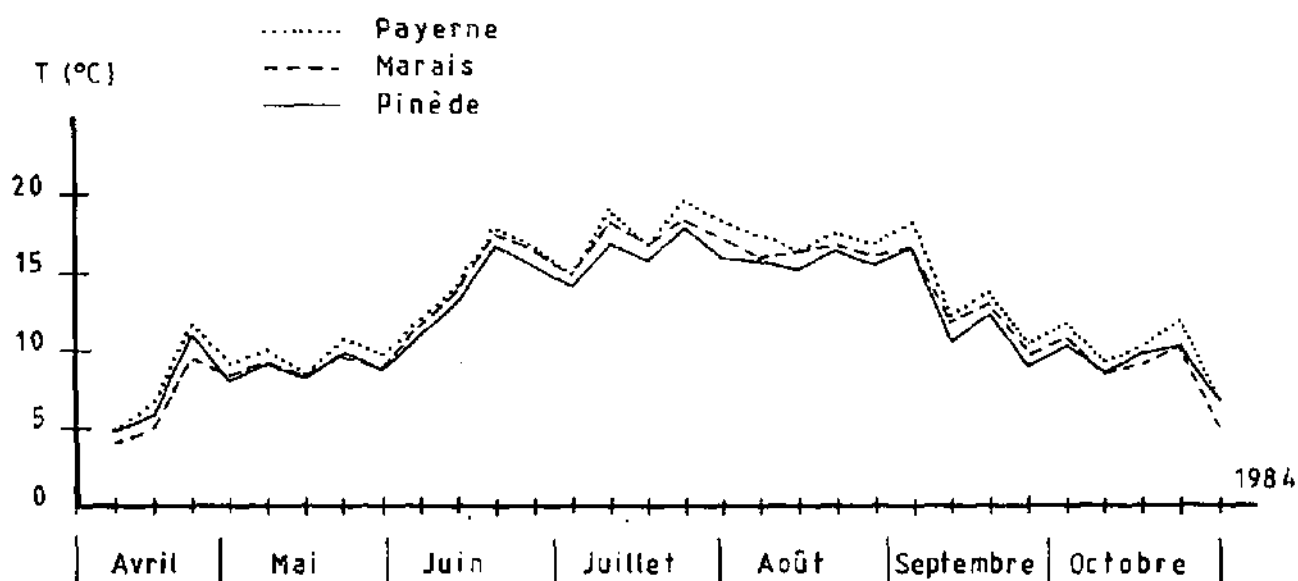


FIGURE 9: Moyennes hebdomadaires de la température et de l'humidité de l'air durant la période de végétation (5 avril au 31 octobre 1984)

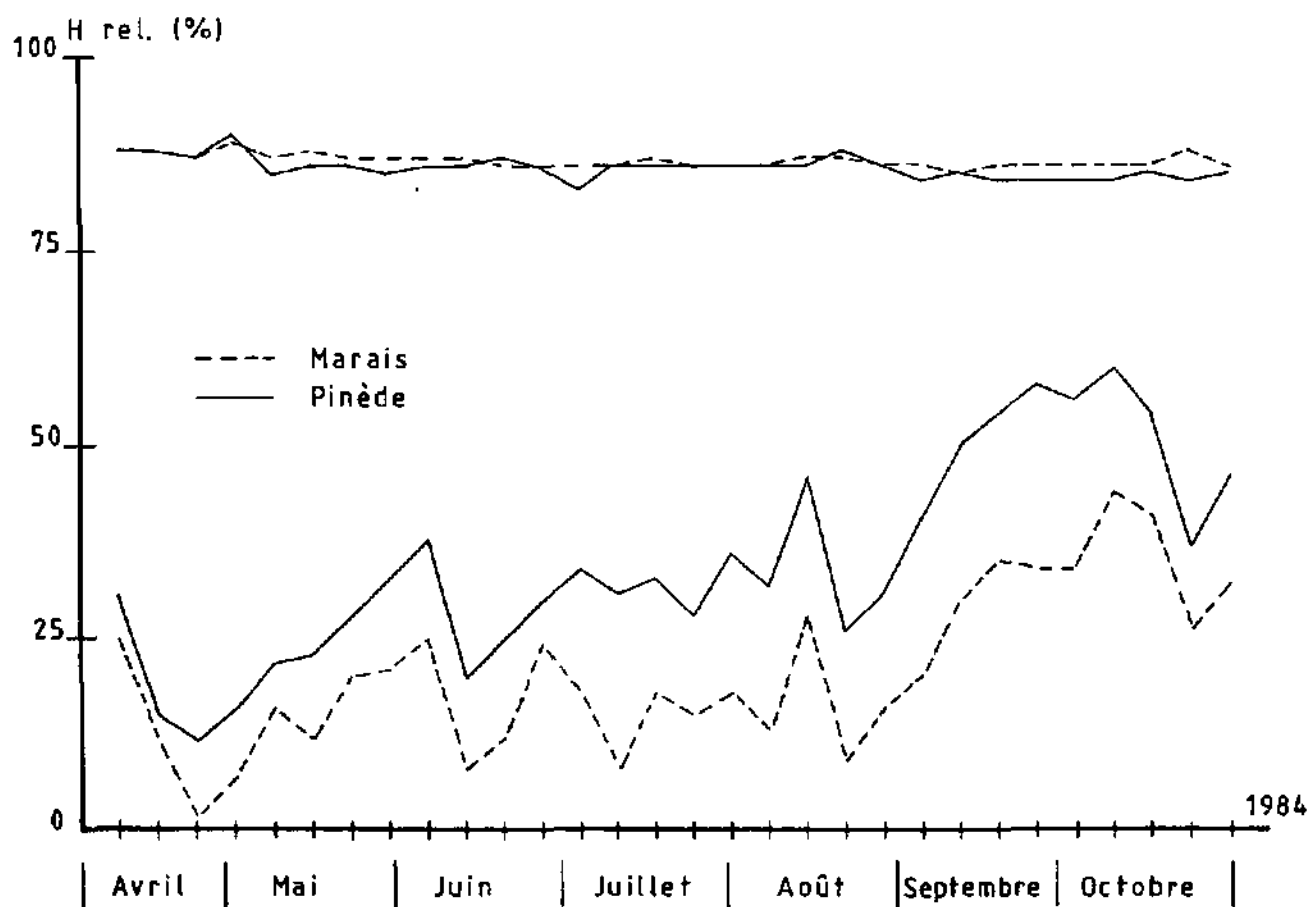
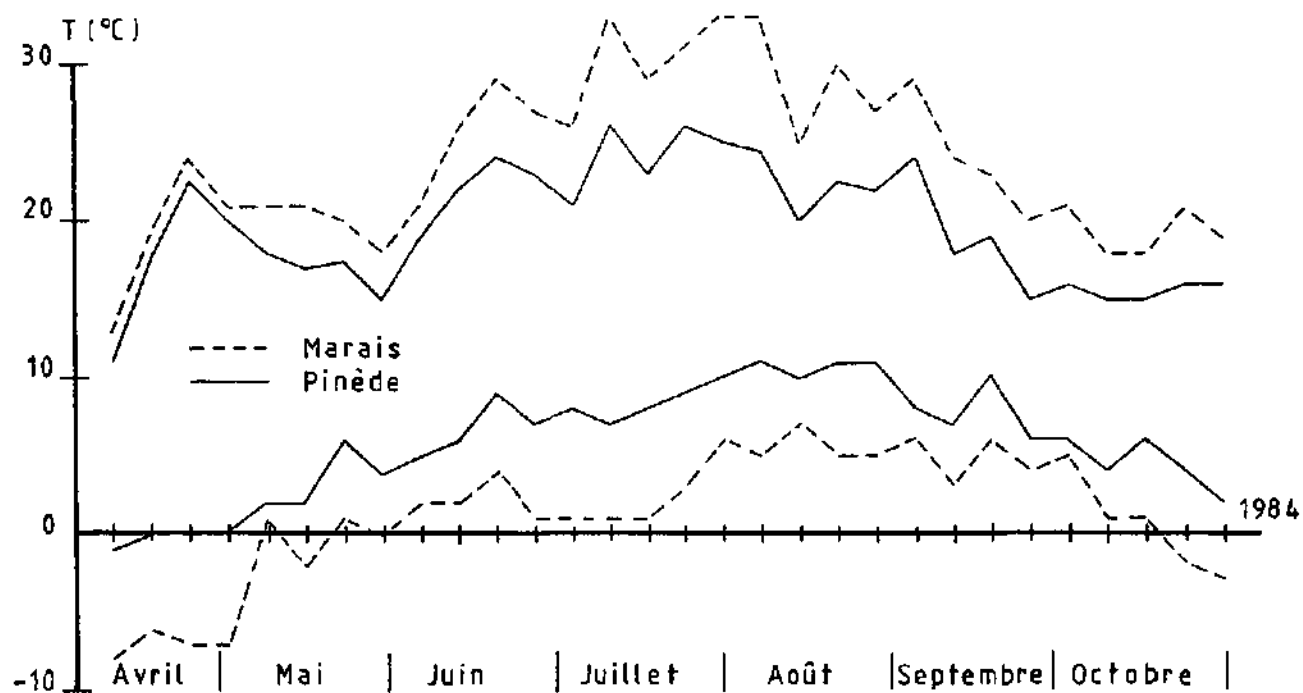


FIGURE 10: Valeurs hebdomadaires extrêmes de la température et de l'humidité de l'air durant la période de végétation (5 avril au 31 octobre 1984)

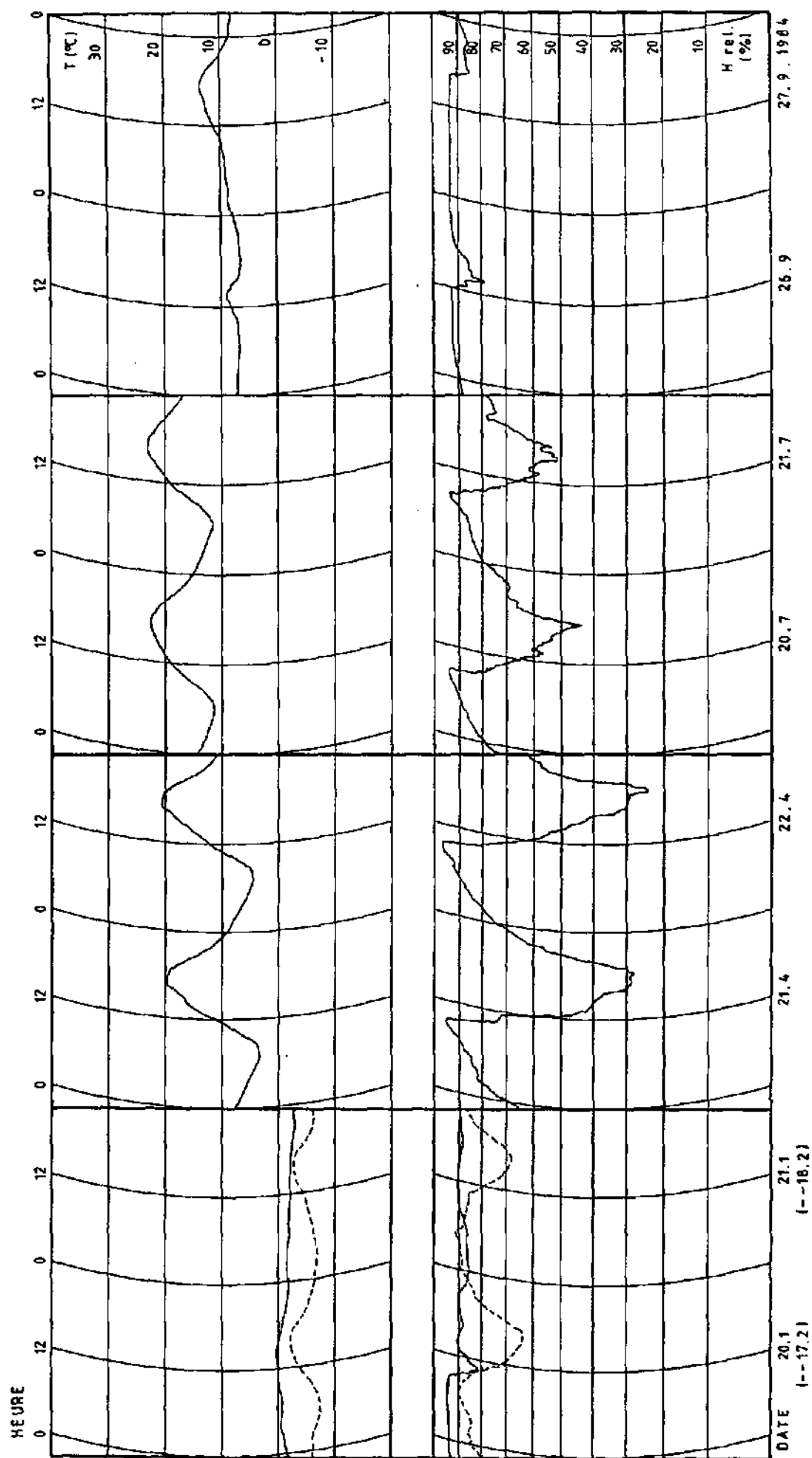


FIGURE 11: Variations journalières de la température et de l'humidité de l'air durant les périodes annuelles types du climat de la pinède de Champmartin Est

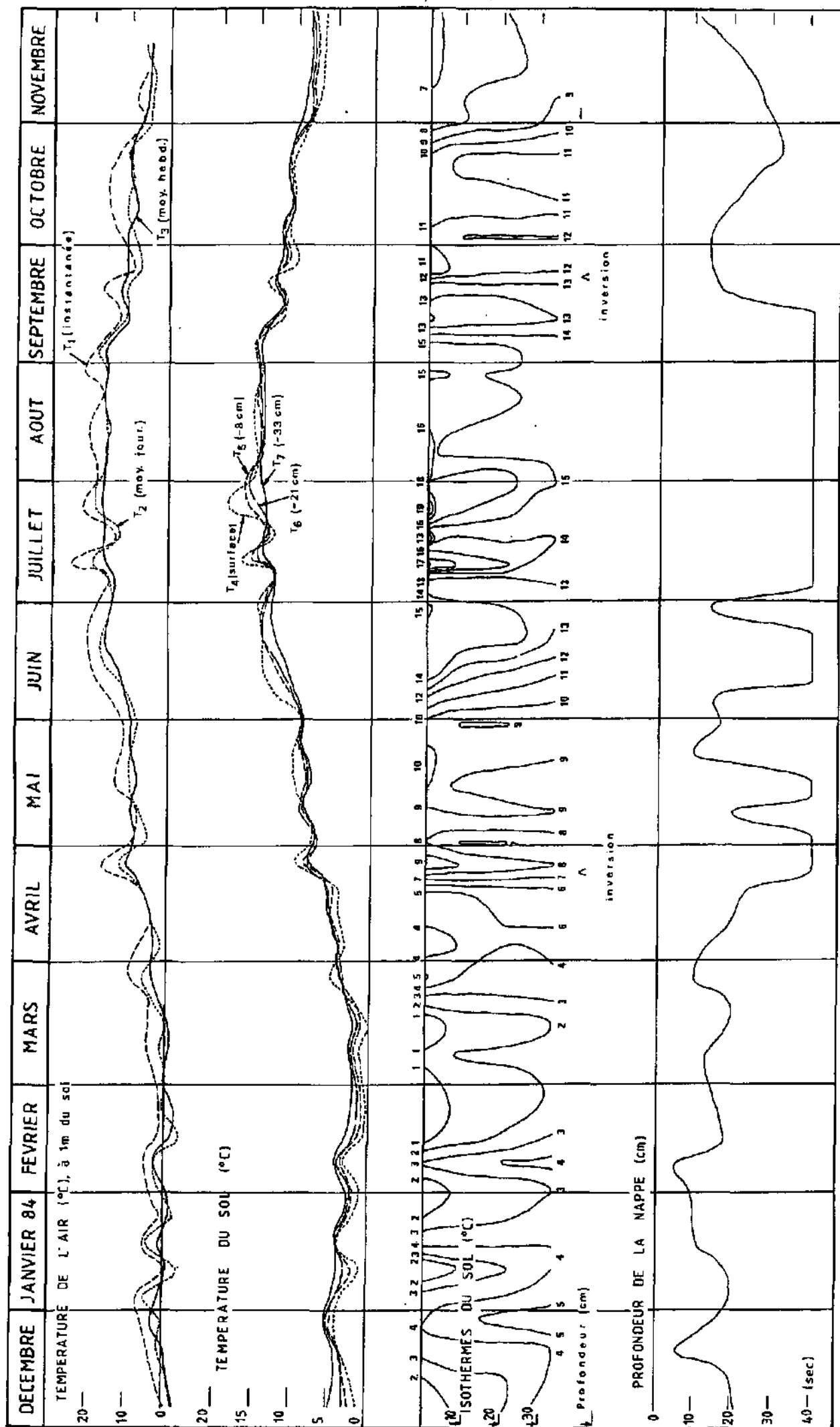


FIGURE 12: Microclimat dans la pinède de Champmartin Est

5 VEGETATION

5.1 INTRODUCTION

La planification de la recherche écologique impose au préalable une détermination soignée de la typologie du milieu étudié. Aussi le type physionomique et floristique "pinède naturelle" a-t-il été très largement échantillonné le long de la rive sud du lac de Neuchâtel.

D'un point de vue phytosociologique, l'analyse de cet inventaire ne pouvait être que très limitée, puisque circonscrite à un seul groupement par ailleurs implanté sur un territoire géographiquement peu étendu. De fait, les nombreux auteurs consultés, y compris les plus récents (voir ci-après), nous ont permis de confirmer le caractère original d'un groupement dont l'attribution systématique reste délicate. Dès lors, seule une intégration à grande échelle de toutes les pinèdes en situation comparable permettra d'en affiner la classification, du moins au niveau inférieur à celui de l'association. Ce travail, qui n'entrait bien sûr pas dans nos attributions, est en cours à l'Institut fédéral de recherches forestières de Birmensdorf (SOMMERHALDER, à paraître).

Dans ce contexte, où il s'agissait également de définir en priorité un cadre pour la modélisation écologique, nous avons néanmoins tenté une première évaluation du statut phytosociologique de la pinède. Pour ce faire nous nous sommes référé, en dehors des ouvrages classiques de systématique, à 2 sources principales. D'une part au travail le plus récent à notre connaissance consacré à certaines pinèdes du Plateau (ROTH 1979), c'est-à-dire en situation géomorphologique parfois comparable bien que jamais riveraine. D'autre part aux analyses de synthèse effectuées dans le cadre du projet CARTOGRAPHIE DES ZONES ALLUVIALES D'IMPORTANCE NATIONALE (GALLANDAT et al. 1990) réalisé dans notre laboratoire (mandat de la Division Fédérale pour la Protection de la Nature et du Paysage, en collaboration avec d'autres instances dont l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage -FNP/WSL- de Birmensdorf pour le traitement global des données). Introduits dans cette banque de données (version 1988) en tant que relevés de forêt riveraine lacustre, les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel ont ainsi pu être confrontées à plus de 600 relevés couvrant l'ensemble des zones alluviales de Suisse, dont la totalité des unités forestières de MOOR (1958). Sans être décisive du point de vue synsystématique (les unités alluviales cartographiées ne comportent aucune pinède au sens strict, ou plus précisément aucun syntaxon désigné comme tel), cette comparaison a permis de mieux caractériser notre groupement tout en confirmant son originalité (voir 5.3).

Pour ce qui est du travail sur nos données proprement dites, nous avons eu recours au traitement informatisé afin de:

- déterminer les "types moyens" forêt et manteau, en vue de les comparer aux références systématiques choisies (ROTH 1979);
- calculer les principales valeurs écologiques indicatrices moyennes de chaque relevé, selon LANDOLT (1977) ;
- faciliter l'interprétation grâce à quelques compléments d'ordre numérique: corrélations entre relevés, caractérisation des espèces les plus influentes, etc.

Enfin, en ce qui concerne l'évolution des groupements forestiers depuis leur implantation, nous avons également fait allusion en introduction générale (1.1.5.) à l'opportunité de préciser le contexte historique et en particulier sylvicole de son déroulement. Renseignements pris auprès des responsables actuels de la gestion forestière, les traces écrites relatives aux plantations de pinèdes restent bien modestes, difficilement utilisables par manque de précisions. GAILLARD (1982) mentionne pour l'arrondissement qui la concerne (d'Yverdon jusqu'à la frontière fribourgeoise au lieu dit "Les Grèves") la plantation du pin depuis le début du siècle. Quant au rapport OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976), il signale deux zones intéressantes de pinèdes naturelles dont l'une, le camping VD8, est située dans un secteur que l'auteur précédent considère comme planté.

Dans ces conditions, nous nous en sommes tenus, pour ce qui est du degré d'artificialisation du milieu, à certaines hypothèses découlant directement d'observations de terrain (anciens canaux de drainage, alignement des arbres, structure du peuplement,...). En l'absence de tels indicateurs, nous avons considéré ces milieux comme naturels (voir également 9.5 A).

5.2 DESCRIPTION DU MOLINIO-PINETUM

5.2.1 Généralités

Nous avons mentionné en introduction déjà les nombreuses publications consacrées à la rive sud de lac de Neuchâtel. Mais si l'on excepte quelques lignes ici ou là, les pinèdes n'ont guère retenu l'attention des auteurs. Il faut pourtant signaler BERSET (1949/50) qui propose, entre autre modèle, une succession sur substrat sablonneux-caillouteux: un *Scirpo-Phragmitetum* initial évolue en un *Molinietum* fragmentaire, pour aboutir ensuite à un stade arbustif envahi par *Pinus silvestris* et considéré par l'auteur comme une pinède potentielle. Le rapport OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976), en parlant de "tendance évolutive", reprend partiellement cette interprétation, mais sans le *Molinietum*. Enfin une présentation préliminaire très succincte de la diversité des relations sol-végétation le long de la rive sud de lac de Neuchâtel englobe également les pinèdes (BUTTLER et al. 1985).

Hors du cadre rive sud, CARLISLE et BROWN (1968) consacrent une monographie au pin sylvestre (importante bibliographie) et KLÖTZLI (1975) dresse un bilan relatif aux particularités écologiques des forêts riches en pins.

Du point de vue plus strictement phytosociologique, nombreuses également sont les publications traitant des forêts de pin (TUXEN 1983), alors que pour la Suisse, la dernière synthèse parue est consacrée aux pinèdes valaisannes (PLUMETTAZ CLOT 1988). En ce qui concerne plus particulièrement les groupements à *Pinus silvestris* en situations comparables à notre objet d'étude, quelques jalons peuvent être cités. A la suite de SCHMID (1936), KOCH (1946) rappelle qu'en Suisse le plupart de forêts naturelles de pin sont des reliques, bien qu'en ce qui concerne l'association à *Pinus - Molinia litoralis* les possibilités de régénération ne soient pas rares (par ex. sur les alluvions graveleuses plus ou moins desséchées le long des rivières). ETTER (1947) distingue cette unité sous le nom de *Molinieto litoralis - Pinetum*. OBERDORFER (1957) reconnaît un *Calamagrostio variaae - Pinetum* et un *Salici - Pinetum*. Oberd.39 qu'il réunira ultérieurement sous l'association *Molinio - Pinetum* E. Schmid 1936 em. (OBERDORFER 1987 et 1992). ELLENBERGER et

KLÖTZLI (1972) classent le *Molinio - Pinetum silvestris* dans une nouvelle alliance provisoire, le *Molinio - Pinion*, elle-même rattachée à l'ordre des *Fagetalia*! Enfin ROTH (1979) consacre en partie son travail à la comparaison phytosociologique des relevés du *Molinio - Pinetum silvestris* (y compris différents synonymes) de plusieurs auteurs. En 2ème partie, il se propose de déterminer les facteurs stationnels principaux empêchant le hêtre de participer à la strate arborescente du *Molinio - Pinetum*, ou du moins d'y dominer, bien qu'il puisse fortement se développer en sous-strate.

Les caractéristiques stationnelles permettant le développement du *Molinio - Pinetum* sont définies de manière assez homogène par les auteurs précités, mais aussi par ex. par DAFIS (1962), KUHN (1967), NUSSBAUMER (1973), et résumées par ROTH (1979). Tous considèrent cette unité comme déterminée prioritairement par des conditions édaphiques, naturelles ou anthropiques.

Il s'agit le plus souvent de sols bruts, sur pentes variables parfois instables, superficiels (indépendamment de la pente), de type rendzine marneuse sur roche-mère molassique (marnes ou bancs sableux de la molasse d'eau douce supérieure). La fraction marneuse fine y détermine des conditions fortement contrastées, alternant humidité et sécheresse très prononcées en fonction du régime pluvial. Ces contrastes, mais aussi une forte compacité, voire de fréquentes perturbations par colluvionnement ou érosion, rendent ces sols trop défavorables pour les concurrents du pin, alors même qu'ils privilégient simultanément des espèces de prairies maigres (*Mesobromion*) et de prairies humides (*Molinion*).

Les sols des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel participent des mêmes conditions générales puisqu'il s'agit, selon nos analyses, de pararendzines à pseudogley dont la profondeur maximale n'excède pas 30 - 40 cm, donc très superficiels. Situations contrastées et compacité sont dans ce cas déterminées par la roche-mère qui est constituée de molasse d'eau douce, ici inférieure, sous faible couverture de dépôts lacustres souvent mélangés à des restes morainiques (cf. 2.3, et la description détaillée des sols au chapitre 7).

L'alimentation en eau est entièrement conditionnée par une nappe d'origine pluviale localement en contact avec les ruissellements du pied de la falaise, mais hors de toute influence du lac. Il en résulte un régime hydrique à réponse relativement rapide aux précipitations, caractérisé par une nappe presque affleurante durant l'hiver mais rapidement voire durablement asséchée en été.

Toutefois, par comparaison aux descriptions des auteurs, la rive sud de lac de Neuchâtel se singularise par une absence totale de pente (cas rarement signalé, par ex. chez ZOLLER 1951, NUSSBAUMER 1973, ROTH 1979). Ce facteur est évidemment prépondérant puisqu'il exclut de fréquents remaniements du sol par érosion ou colluvionnement, excepté peut-être à quelques rares endroits dépourvus de fossé au pied de la falaise.

Enfin, à cette situation géomorphologique particulière est encore associée une pédogenèse non seulement récente mais parfaitement datée si l'on admet qu'elle débute avec la 2ème correction des eaux du Jura, il y a environ un siècle (voir cependant 7.1.1).

5.2.2 Composition floristique

L'ensemble des données est présenté dans le tableau 4, auquel nous avons ajouté les valeurs indicatrices des espèces selon LANDOLT (1977). Les espèces y sont réunies d'abord par affinité synsystématique, structure ne recouvrant que

partiellement celle de groupes écologiques par ailleurs peu significatifs à l'échelle de l'association. Les références sont extraites de OBERDORFER (1957 et 1983), et de GALLANDAT (1982) pour les prairies humides.

Nous avons effectué 27 relevés de végétation sur l'ensemble des situations évaluées a priori comme "naturelles", nombre bien suffisant pour garantir une bonne représentation des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel. Parmi ceux-ci, 4 caractérisent les lisières afin de mettre en évidence les transitions aux groupements limitrophes. Ces transitions sont examinées en détail par la méthode des transects au paragraphe 5.4.3.

En vue d'un test sur l'homogénéité des données, les codes Braun-Blanquet ont été transformés en valeurs 1-9, échelle semi-quantitative restituant les meilleurs résultats par rapport aux connaissances phytosociologiques préalables (VAN DER MAAREL 1979), étant réservée bien sûr la résolution de problèmes particuliers (BUTTLER 1987). Deux relevés "marginaux" ont alors été éliminés et, sur les 25 restants, la formation de 2 groupes par groupement hiérarchique agglomératif (sous-programme CLTR, option chaînage complet) a confirmé la séparation lisière - forêt. Outre ces 2 catégories, les relevés du tableau 4 sont regroupés manuellement selon la typologie des stations ayant fait l'objet d'une investigation écologique approfondie:

- variante à *Alnus glutinosa* (station étudiée: R 16);
- " " *Fraxinus excelsior* (" " : R 17);
- " " *Quercus robur* et *Fraxinus excelsior* (" " : R 4);

Une description limitée au profil de sol a également été réalisée dans 2 autres stations: variante à *Quercus robur* (R 23) et variante à *Hippophae rhamnoides* (R 20).

Sans les mousses, le nombre moyen d'espèces est de 23, moins élevé en lisière (20,5) qu'en forêt (23,5). Quelque peu surprenante, cette valeur plus faible en lisière se retrouve au niveau des transects, pourtant inventoriés à l'aide de la méthode des relevés linéaires (voir fig. 15 et 16).

Physionomiquement, le groupement est caractérisé par une strate arborescente relativement ouverte dont la hauteur ne dépasse pas 20 m. Le pin aux couronnes souvent clairsemées laisse pénétrer suffisamment de lumière en sous-étage pour y permettre un développement dont l'exhubérance est tantôt arbustive, tantôt herbacée. De fait, les arbustes peuvent parfois constituer un enchevêtrement extrême dont la stratification devient difficile à préciser. C'est la raison pour laquelle certains figurent sous forme arborescente (> 5m) dans le tableau de végétation.

De l'association à la classe, les espèces caractéristiques ne sont pas légion sur la rive sud puisque seule *Calamagrostis varia* peut être considérée comme représentant l'*Erico-Pinion*.

Qui plus est, cette espèce fait l'objet d'interprétations parfois contradictoires dans la littérature: ainsi est-elle caractéristique d'alliance chez OBERDORFER 1957 (avec un optimum dans le *Calamagrostido varia-Pinetum*) ou ELLENBERGER 1982, mais plus chez OBERDORFER 1983, puis à nouveau chez OBERDORFER 1992 !

Des études récentes parfois très fouillées omettent ces précisions, si bien que les descriptions proposées s'appuient sur des espèces différentielles correspondant à des groupes écologiques, mais sans rattachement strict à leur signification synsystématique (ex. ROTH 1979). Ceci ne fait que confirmer l'opportunité de la synthèse en préparation (SOMMERHALDER, à paraître).

Un bref examen des autres catégories du tableau permet d'apprécier à quel point ce groupement, malgré un déterminisme écologique apparemment clair, reste difficile à classer, notamment parce qu'il représente un carrefour d'influences diverses:

- celle des forêts caducifoliées, révélée par l'abondance relative des espèces appartenant à titres divers à la classe des Quercus-Fagetea. L'empreinte du manteau (Berberidion, Prunetalia), groupements thermophiles des milieux secs, est particulièrement marquée;
- souvent mentionnée par les auteurs (p. ex. ETTER 1947, REHDER 1962), la coexistence Molinion - Mesobromion n'est ici pas très significative, à l'exception de *Molinia litoralis* et *coerulea*, respectivement de *Brachypodium pinnatum*. En revanche l'humidité variable favorise toute une série d'espèces (valeur d'humidité avec indice w) appartenant non seulement à la classe des Molinio-Arrhenatheretea, mais encore aux Phragmitetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Alnetea glutinosae. Quelques espèces à fréquence élevée confirment cette alternance d'humidité fortement contrastée: ce sont *Viburnum lantana*, *Juniperus communis*, *Calamagrostis varia* indicatrices de sols secs, *Fraxinus excelsior*, *Alnus incana*, *Frangula alnus*, *Brachypodium silvaticum* indicatrices de sols humides à très humides.

Pas toujours évident sur le terrain, où la pinède peut conserver longtemps une structure plus ou moins arbustive et clairière, le "phénomène lisière" est rendu sans ambiguïté par certaines espèces dont le comportement est manifestement soit forestier (*Picea abies*, *Quercus robur*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Rosa* sp., *Corylus avellana*, *Calamagrostis varia*, *Brachypodium pinnatum* et *silvaticum*, *Carex flacca*), soit lié aux milieux plus ouverts (*Molinia coerulea*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Cladium mariscus*, *Schoenus ferrugineus* et *nigricans*). En revanche, *Pinus silvestris* et *Alnus incana* sont à l'aise dans les 2 situations, de même que *Viburnum lantana*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, et enfin *Frangula alnus* et *Salix purpurea*, pionniers volontiers accompagnés par *Molinia litoralis*.

5.2.3 Valeurs indicatrices

Nous donnons dans le tableau 5 les valeurs écologiques moyennes calculées pour chaque relevé. Ont également été calculées les moyennes par groupe de relevés correspondant aux types écologiques tels qu'ils sont mis en évidence dans le tableau de végétation: lisières, groupes à *Alnus glutinosa* (A g), à *Fraxinus excelsior* (F e), à *Quercus robur* (Q r), et solde.

Il faut rappeler que ces valeurs s'échelonnent toutes de 1 à 5 selon les modalités suivantes:

F: humidité;	1: sols très secs	----> 5: sols mouillés et détrempés
R: pH (ions H ⁺ libres);	1: sols très acides	----> 5: sols riches en bases
N: subst. nutritives;	1: sols très pauvres	----> 5: teneurs excessives (N surtout)
H: humus;	1: sols bruts	----> 5: horizons riches en humus
D: dispersité (aération);	1: rochers, rocaillies	----> 5: sols argileux ou tourbeux

L: lumière;	1: stations très ombragées	----> 5: pleine lumière
T: température;	1: zone alpine	----> 5: stations les plus chaudes
K: continentalité;	1: climat océanique	----> 5: climat continental

Les indications fournies par de telles moyennes doivent être considérées avec une certaine réserve si l'on songe à la petitesse des écarts entre les groupements. Cela étant, les tendances exprimées sont à examiner non seulement pour la pinède et ses lisières, mais également en termes de comparaison avec les unités limitrophes concernées par la dynamique du milieu (cf 5.3). Pour ce qui est du tableau 5, on peut faire les remarques suivantes:

- la valeur d'humidité présente un gradient décroissant selon l'ordonnement des groupes de relevés dans le tableau de végétation, à l'exception du groupe "solde" qui devrait être en avant-dernière position. Les lisières sont nettement plus humides que tous les autres milieux;
- la valeur de lumière, celle de dispersité (aération du sol) et dans une moindre mesure celle de l'humus sont plus élevées en lisière;
- les autres valeurs, très homogènes, n'autorisent que ce seul constat.

5.3 POSITION SYNTAXONOMIQUE

La position systématique controversée du Molinio - Pinetum est évoquée par la majorité des auteurs qui viennent d'être cités.

Ainsi ETTER (1947) exprime déjà cette difficulté en concluant à un statut particulier du Molinio - Pinetum qui permet de le rattacher ni à l'ordre des Vaccinio - Piceetalia ni à n'importe quel ordre des forêts feuillues. Par contre, au vu de l'étroite parenté de ce groupement avec d'autres forêts de pin, il fait sienne la proposition de différents auteurs antérieurs, à savoir la création d'une alliance Pinion silvestris, respectivement d'un ordre spécifique des forêts de pin.

OBERDORFER (1957) nomme ce groupement Calanagrostido varia - Pinetum. Il signale 2 options de classification revenant à privilégier l'une la composante pelouse par rattachement au Mesobromion (KUHN, BRAUN-BLANQUET), l'autre, préférable, la composante forestière (B. SCHMID, H. ETTER, W. KOCH et autres) par rattachement à l'Eric - Pinion (alors inclus dans les Vaccinio - Piceetalia). Cet auteur place encore dans la même alliance le Salici - Pinetum Oberd. 39, pinède alluviale xérophile appauvrie du Haut-Rhin localisée sur bancs caillouteux hors de la zone d'inondation (influencée par la nappe phréatique seulement).

ELLENBERG et KLÖTZLI (1972) partagent l'ensemble publié jusqu'alors sous la dénomination de Molinio - Pinetum en 3 associations, dont un Molinio - Pinetum silvestris sens strict, le tout réuni dans une alliance provisoire: le Molinio - Pinion. Mais en raison du nombre élevé d'espèces de la classe des Querco - Fagetea, ils proposent de rattacher cette alliance à l'ordre des Fagetalia.

MOOR (1976) conteste cette proposition et exclut notamment le Molinio - Pinion des Fagetalia (p. 338).

ROTH (1979) rattache le Molinio - Pinetum étudié à celui d'ETTER (1947), sans se déterminer sur la position synsystématique de l'unité.

ELLENBERG (1982) souligne les grosses difficultés causées par l'attribution systématique des pinèdes plus ou moins basiphiles du Molinio - Pinetum, à l'intérieur desquelles se mélangent au moins 3 groupes d'espèces appartenant respectivement aux pinèdes à Erica, aux Querco - Fagetea et aux prairies maigres calciphiles. Il faut remarquer ici que l'auteur désigne sous le terme de "Kalk - Magerwiesen" non pas les espèces du Mesobromion (tel qu'il est défini dans l'aperçu systématique p. 910) mais des espèces prairiales (groupe "W" du tableau 42 p. 312: Lathyrus pratensis, Molinia coerulea, Succisa pratensis, Gymnadenia conopsea), en

particulier de prairies à humidité variable (Molinion). En fait, beaucoup d'espèces de ces 2 groupes cohabitent dans le contexte plus général des pinèdes, leur habitat naturel, ce qui oblige à les prendre en compte pour caractériser le milieu forestier, même si elles sont mieux développées en conditions prairiales (remarque du même auteur, p. 318, de même que ETTER 1947 et REHDER 1962 par ex.).

OBERDORFER (1987 et 1992) enfin propose un remaniement du Molinio - Pinetum E. Schmid 1936 en. qui regroupe désormais le Salici - Pinetum Oberd. 1957 ainsi que les autres associations riches en Molinia ou Calamagrostis varia, mais sans Erica herbacea. Il précise que le Calamagrostio varia - Pinetum Oberd. 1957 peut être inclus dans ce Molinio - Pinetum de conception plus large, mais peut également être considéré comme association locale du Jura ou de territoires plus au nord.

En résumé, ce bref tour d'horizon permet de dégager une constante importante: le Molinio-Pinetum reste difficile à caractériser en raison d'une situation souvent limite fortement influencée par un étroit contact avec la classe des Querco-Fagetea.

Sur la rive sud du lac de Neuchâtel la situation est encore plus délicate, ainsi que l'atteste le tableau 6. Y sont réunis les groupements de la CARTOGRAPHIE DES ZONES ALLUVIALES D'IMPORTANCE NATIONALE (ci-après ZONAL, GALLANDAT et al. 1990), dont le groupe 1 correspond pour l'essentiel à notre matériel (25 relevés sur 28, ci-après pinèdes RSLN), et ceux de ROTH (1979). Les chiffres se rapportent aux fréquences (pour les groupes 16, 17 et 19, il s'agit des moyennes arithmétiques des valeurs des sous-unités composant ces syntaxons), classiquement réparties en 5 classes de présence: 1: 0-20 %, 2: 21-40 %, 3: 41-60 %, 4: 61-80 %, 5: 81-100%. Les groupes 11 à 5 représentent les relevés types de ZONAL ordonnés selon un gradient permettant la mise en évidence des combinaisons caractéristiques des 200 espèces les plus discriminantes (sur un total d'environ 950) (pour la technique d'analyse, voir WILDI 1989). Les groupes R1 à R6 représentent les associations définies par ROTH (1979), mais réduites aux seules espèces communes avec ZONAL (64 sur 251). L'image fournie, bien qu'incomplète, permet d'utiles comparaisons. Cette juxtaposition d'unités a priori fort diverses permet plusieurs constats:

- par rapport à ZONAL, la pinède RSLN est définie sans équivoque grâce à la combinaison caractéristique des espèces du groupe 25 (sauf Rosa sp, inutilisable), à savoir Carex flacca, Molinia litoralis, Juniperus communis v, Calamagrostis varia, Pinus silvestris Y. De plus, cette combinaison se retrouve, également unique pour cette partie du tableau, dans les groupes ROTH R1 à R3. Ceci nous paraît constituer un argument non négligeable en faveur du rattachement de notre groupement au Molinio-Pinetum sens large, en dépit de sa convergence relativement médiocre avec le syntaxon décrit par cet auteur.
- le long du gradient ZONAL (dont la signification écologique est évaluée à la fig. 13), la pinède RSLN occupe une position à la fois bien délimitée (1 seul groupe, presque exclusif) et centrale. La similitude avec les groupes les plus proches, partiellement illustrée par les proximités sur le tableau 6, a également été calculée à l'aide du sous-programme RESE (données brutes, option coefficient de Van der Maarel, qui ne tient pas compte des doubles zéros):

Groupe No	similarité	Groupe No	similarité
1	1	13	,16
7	,56	5	,16
9	,53	R6	,15
3	,47	R1	,10
10	,41	R5	,09
4	,39	R4	,09
2	,38	R2	,07
6	,38	14	,07
8	,33	12	,07
15	,20	R3	,04
		11	,04

Les groupes les plus similaires sont donc (voir légende clé ZONAL, tab. 6):

- No 7: frênaies RSLN, peuplements semi-naturels proches de l'Ulmo-Fraxinetum ou tout au moins inclus dans l'Alno-Ulmion (BUECHE, à paraître);
- No 9: ripisylves de transition de rivières (groupe ZONAL 12.2), frênaies de transition à caractère alluvial peu marqué, variante à *Pinus silvestris* et *Carex alba* sur substrat sableux filtrant. Il faut rappeler qu'il s'agit ici de la version 1988 de l'analyse de synthèse ZONAL. Dans la version définitive (GALLANDAT et al. 1990) les auteurs modifient la position du groupe 12.2 et l'attribuent aux forêts de pin sylvestre et manteaux (groupe ZONAL 15). Cette nouvelle attribution ne fait que confirmer la proximité de ce groupement avec les pinèdes RSLN.

A l'inverse, nous trouvons parmi les moins bonnes similarités les groupements ROTH (1979). Sans invalider à elle seule le choix d'une telle référence systématique, cette absence de corrélation confirme bien le statut hybride de la pinède RSLN. Ainsi, du point de vue floristique, c'est manifestement l'influence (déjà notée, voir 5.2.2.) conjointe de plusieurs espèces de la classe des *Querco-Fagetea* (*Fagetalia silvaticae*, *Prunetalia*, *Berberidion*) qui est à l'origine de cette remarquable similitude entre les types forestiers résineux et feuillus de la rive sud: groupes d'espèces 30 et 31, 35, 41, auxquels il faut ajouter *Fraxinus excelsior* Y (voir tab. 6).

Ecologiquement, ces deux derniers types sont les seuls à être non pas alluviaux mais riverains. Dans la mesure où ils sont implantés dans des sols très différents, ce sont donc les facteurs absence d'alluvionnement et hydrodynamique qui déterminent prioritairement cette ressemblance. Le groupe 9, autre meilleure similarité à la pinède, confirme cette priorité puisqu'il s'agit d'anciens groupements alluviaux plus du tout inondés (cf. clé ZONAL);

- en comparaison au type défini par ROTH (1979) (*Molinio-Pinetum* groupes 1 et 2), le caractère "riverain" ou en tout cas spécifique (à défaut d'alluvial) de la pinède RSLN est marqué par *Salix purpurea* v, *Salix nigricans* v, *Fraxinus excelsior* Y, *Betula pendula* Y, ainsi que par

Daphne mezereum, Rubus caesius et fruticosus. Est également significative l'absence d'un grand nombre d'espèces dont Fagus silvatica et Acer pseudoplatanus, ainsi bien entendu que toutes celles qui ne figurent pas au tableau.

Pour compléter l'analyse du tableau 6 dans sa signification écologique, nous avons également remplacé les espèces par leurs valeurs indicatrices selon LANDOLT (1977). Calculées par le programme, les valeurs moyennes pour chaque groupe de relevés figurent au tableau 3.

TABLEAU 3: valeurs indicatrices des groupes ZONAL et ROTH 1979, avec maxima et minima soulignés.
(légende des groupes de relevés: voir tab. 6)

Groupes No	F	L	T	K	R	N	H	D
11	<u>3,7</u>	3,6	3,3	3,0	3,4	2,8	<u>2,7</u>	3,9
12	3,1	<u>3,7</u>	3,2	<u>3,1</u>	3,4	2,9	<u>2,7</u>	<u>3,4</u>
13	3,0	3,5	3,1	<u>3,1</u>	3,3	2,8	<u>2,9</u>	3,6
14	<u>3,7</u>	2,9	3,4	<u>2,9</u>	3,2	<u>3,8</u>	3,2	4,2
2	3,0	3,1	3,4	3,0	<u>3,6</u>	<u>2,6</u>	3,1	3,7
3	3,1	2,9	3,4	2,9	<u>3,4</u>	3,0	3,3	3,9
8	3,2	2,8	3,3	2,8	3,2	3,2	3,3	4,0
1	3,2	3,0	3,5	3,0	3,5	2,9	3,2	4,0
7	3,4	2,8	3,4	2,9	3,3	3,2	3,3	4,1
15	3,5	2,7	3,4	<u>2,7</u>	3,2	3,4	3,4	4,2
4	3,3	2,8	<u>3,6</u>	<u>2,8</u>	3,5	3,1	3,4	4,1
9	3,1	2,7	3,4	2,9	3,3	3,0	3,4	4,0
6	3,5	2,7	3,4	2,8	3,3	3,3	3,4	4,2
10	3,3	2,6	3,4	2,8	3,3	3,3	3,4	4,1
5	3,4	<u>2,5</u>	3,4	<u>2,7</u>	<u>3,1</u>	3,4	<u>3,5</u>	<u>4,3</u>
R1	<u>2,6</u>	3,3	3,3	<u>3,1</u>	<u>3,6</u>	<u>2,3</u>	3,2	4,0
R2	2,7	3,3	3,2	<u>3,1</u>	<u>3,6</u>	2,4	3,1	4,1
R3	2,7	3,2	<u>3,0</u>	3,0	3,5	2,4	3,2	4,0
R4	2,7	3,0	<u>3,2</u>	3,0	<u>3,6</u>	2,5	3,2	4,1
R5	2,7	2,9	3,3	2,9	<u>3,6</u>	2,5	3,1	4,0
R6	2,9	3,1	3,4	3,0	3,5	2,5	3,4	4,0
Moy	3,1	3,0	3,3	2,9	3,4	2,9	3,2	4,0
11-8	3,3	3,2	3,3	3,0	3,4	3,0	3,0	3,8
7-5	3,3	2,7	3,4	2,8	3,3	3,2	3,4	4,1
R1-R6	2,7	3,1	3,2	3,0	3,6	2,5	3,2	4,0

Remarques:

- l'ensemble des calculs est réalisé à partir d'un tableau de fréquences (tab. 6). Quoique peu "orthodoxe", le procédé ne modifie en rien la valeur comparative des résultats (vérifiés pour le groupe 1, les écarts à la méthode classique n'excèdent pas 0,2 unité);

- de même, les valeurs R1 à R6 calculées sur la base des 64 espèces communes avec ZONAL ne diffèrent jamais de plus de 0,1 unité par rapport à celles portant sur l'intégralité du tableau de ROTH 1979 (251 espèces).

La situation "moyenne" de la pinède RSLN (groupe No 1) est donc confirmée pour toutes les valeurs indicatrices. Les différences par rapport aux frênaies RSLN sont naturellement très faibles mais bien réelles pour F et N plus élevées sous feuillus, contrairement à R et L supérieures en pinède.

Enfin nous avons tenté de traduire le gradient ZONAL en terme de corrélations avec l'un ou l'autre des facteurs écologiques ci-dessus. Les données floristiques ont fait l'objet d'une analyse en concentration directement sur le tableau de fréquences (sous-programme AOCL). Les axes obtenus ont ensuite été corrélés avec les "axes espèces" représentés par les valeurs indicatrices. La figure 13 contient la projection des groupes de relevés sur la plan AOCL formé par les axes 1 - 2, seuls à présenter des valeurs élevées pour le coefficient de corrélation. On observe brièvement que:

- le gradient ZONAL est parfaitement apparent (axe 2) de même bien sûr que la position médiane de la pinède RSLN. Il correspond à une variation négative de la lumière (L), mais positive pour l'humus (H) et la dispersité (D);
- l'axe 1, peu significatif à l'égard des unités ZONAL proprement dites, permet de situer globalement ces dernières par rapport aux R de ROTH (1979): la variation est positive en ce qui concerne l'humidité (F) et la teneur en azote (N), négative pour la valeur de réaction (R=ph).

En définitive, la confrontation de nos relevés avec les données mentionnées dans le tableau 6 a révélé un groupement très original dont la position syntaxonomique précise reste difficile à déterminer. Bien sûr, c'est presque un truisme, les travaux déjà réalisés sur la rive sud (par exemple OFFICE FEDERAL DES FORETS 1976), de même que la comparaison avec les types déjà définis dans la littérature (ROTH 1979, OBERDORFER 1992) consacrent sans doute le statut de pinède pour cet objet. Le règne presque exclusif du pin en strate arborescente, un important cortège de buissons thermophiles en sous-étage, la dominance souvent sans partage de quelques hautes herbes, le tout sur un sol très superficiel à humidité variable durablement asséché pendant l'été en constituent autant de caractéristiques.

S'agissant de l'association, la concordance floristique avec les références précitées impose clairement le rattachement de notre groupement au Molinio-Pinetum E. Schmid 1936 em., au sens où il est défini par OBERDORFER (1987 et 1992): associations riches en *Molinia* ou *Calamagrostis varia*, sans *Erica herbacea*. Cette diagnose a également été proposée par E. OBERDORFER (communication personnelle), en tant que sous-unité influencée par la nappe.

En revanche, il nous paraît plus difficile d'intégrer notre unité au niveau de l'alliance. Accorder une priorité aux caractéristiques édaphiques observables sur la terrain raviaut à choisir l'Erico-Pinion Br.-Bl. 1939, et par conséquent la classe des Erico-Pinetea Horvat 1959, pineraies méso-xérophiles des sols bruts calcaires. La présence d'une seule espèce caractéristique, *Calamagrostis varia* pour l'Erico-Pinion, constitue la principale faiblesse de cette proposition. D'un autre point de vue, plus cohérent à l'égard du synsystème,

privilégier l'aspect floristique revient à choisir, à l'instar d'ELLENBERG et KLÖTZLI (1972), la classe des *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. 1937, forêts feuillues mésophiles, et plus particulièrement l'alliance *Molinio-Pinion* prov. nouvellement créée par ces deux auteurs. Dans ce cas, il ressort du tableau de végétation que le choix de l'ordre, *Fagetalia silvaticae* Pawl. 1928 ou *Prunetalia* Tx. 1952, reste lui aussi ouvert. Il s'agit alors de privilégier respectivement la strate arborescente (aspect "climax") ou la strate arbustive (aspect dynamique). Dans le contexte limité qui est le nôtre, il ne nous appartient pas d'opter pour l'une ou l'autre des solutions présentées, du moins pas avant de connaître les conclusions de la synthèse en cours, déjà citée, sur les pinèdes suisses (SOMMERHALDER, à paraître). Dans tous les cas, le caractère atypique du groupement traduit une phase transitoire, ou stade de succession, qu'il est difficile de ranger dans le système éprouvé des types purs.

En guise de conclusion, nous empruntons à OZENDA (1985, p. 76) une remarque quelque peu provocante:

"..L'association et l'alliance sont des concepts qui se sont révélés à l'usage ceux dont l'utilisation a été la plus féconde pour nos recherches. En revanche, l'expérience montre très nettement, sans qu'il soit nécessaire d'insister ici, que les unités phytosociologiques supérieures (ordres, classes) établies sur des critères floristiques sont difficiles à concilier avec les divisions à fondement écologique comme les étages de végétation et les séries dynamiques, si ce n'est au prix d'une redistribution des associations et alliances qui implique le démembrement d'une partie de ces unités supérieures. Le caractère artificiel et en grande partie subjectif de ces ordres et classes, l'aspect purement formel des remaniements dont ils sont constamment l'objet, conduisent de plus en plus à s'interroger sur leur bien-fondé et sur leur utilité".

5.4 DYNAMIQUE DE LA VEGETATION

5.4.1 Généralités

Qu'il s'agisse d'une approche directe (diachronique) ou indirecte (synchronique), les méthodes d'étude de la succession végétale présentent d'importantes limites (LEPART et ESCARRE 1983). Dans le premier cas, comme le rappellent ces deux auteurs, la nécessité d'observations périodiques sur une longue durée (en région tempérée, le passage du sol nu à la forêt s'effectue à l'échelle du siècle) permet rarement à un observateur donné d'être le témoin de changements suffisamment appréciables. Dans le cas d'une approche synchronique, souvent seule envisageable, l'étude des variations spatiales de structure et de composition floristique doit être nécessairement complétée par des investigations d'ordre écologique et historique. Mais la reconstitution de la succession implique pour les stations étudiées un certain nombre de conditions dont il n'est jamais possible de démontrer qu'elles sont réellement remplies: relative uniformité des facteurs climat, substrat et environnement, mêmes niveaux de perturbations, etc. Ces restrictions déterminent pour beaucoup la fiabilité de tout modèle de succession, surtout en ce qui concerne le pouvoir prévisionnel.

Pour notre part, l'étude de la dynamique conduisant à la forêt de pin s'inscrit dans un cadre fort limité, dans l'espace bien sûr mais aussi dans le temps. L'hypothèse que nous nous proposons de vérifier, à savoir un modèle de succession sol nu - climax forestier, nécessite d'abord une description macroscopique des potentialités végétales. Puis, sans préjuger des mécanismes,

la suite du travail consacrée aux facteurs écologiques nous permettra d'évaluer, cas échéant d'étayer l'hypothèse de succession envisagée. Pour ce faire, nous comparerons systématiquement la pinède aux stades précurseurs supposés pour lesquels nous possédons des données (BUTTLER 1987), à savoir l'Orchio-Schoenetum nigricantis, le Molinietum coerulae, voire le Cladietum marisci, limités à leur variante sur molasse lorsqu'elle est distinguée.

5.4.2 Modèle de succession

Le type de dynamique à évolution progressive de la rive sud n'a rien d'original si ce n'est bien sûr son caractère récent. En situation alluviale ou riveraine, il a déjà donné lieu à de nombreuses publications (voir par exemple MOOR 1958, ou encore MOOR 1969 et KLÖTZLI 1972 pour une définition précise des différents systèmes fonctionnels).

Dans le tableau 7 nous avons adjoint au modèle proposé pour la rive sud deux autres systèmes dont la dynamique est comparable mais en conditions différentes (substrat, alluvialité). Ces 2 références ont été choisies pour la similitude floristique et écologique de leur phase terminale avec notre groupement (ELLENBERG 1982, p. 366, souligne la ressemblance du Dorycnio-Pinetum de SEIBERT 1958 avec le Molinio-Pinetum de pente marneuse des préalpes suisses).

BERSET (1949/50), MOOR (1958), SEIBERT (1958) considèrent la pinède comme stade final de l'implantation du pin (sans concurrent à cause des conditions hydriques ou édaphiques) dans une formation pionnière arbustive de type Prunetalia (BERSET ne l'indique pas nommément) ou parente (Alnetum incanae pinetosum de SEIBERT, que l'auteur décrit proche des bosquets à Hippophae même si cette espèce manque à "Pupplinger Au"). Selon MOOR la dynamique est réelle quoique très lente lorsqu'il parle du Pyrolo-Pinetum. Cette vitesse est estimée par SEIBERT, en fonction du développement des sols, à plus de 200 ans pour passer de l'Alnetum incanae pinetosum au Dorycnio-Pinetum molinietosum. BERSET parle aussi de l'évolution du stade taillis en pinède. Il tient néanmoins cette dernière pour temporaire, car appelée à être supplantée par le Querco-Carpinetum (MOOR suppose un tel cas de figure pour l'Hippophae-Berberidetum des places les plus humides).

L'intérêt de la démarche présentée au tableau 7, rappelé par FOUCAULT (1987), est de favoriser la prévision par mise en évidence d'invariants fonctionnels et de structure à travers les systèmes étudiés. Cette démarche s'inscrit en fait dans le cadre de la phytosociologie synusiale intégrée dont le développement récent se situe malheureusement bien après le début de notre travail (GILLET et al. 1991). L'application de cette méthode beaucoup plus fine nous aurait sans doute permis de préciser davantage les hypothèses de succession, notamment en ce qui concerne la causalité des transformations temporelles. Quoi qu'il en soit, la comparaison du tableau 7 permet de définir un cadre systémique général puis de formuler par analogie quelques hypothèses concernant notre propre milieu d'étude:

- ainsi le passage direct des groupements pionniers à l'embuisonnement, non mentionné pour la rive sud, peut-il être considéré comme tout à fait probable. En conditions alluviales en effet, l'étape bas-marais ou prairie n'est jamais décrite en tant qu'association mais seulement comme stade transitoire ± développée;

- on peut de même imaginer que l'accès à un véritable stade climacique implique une régression des strates arbustive et herbacée, à commencer par des espèces pionnières telles *Frangula alnus* et *Salix purpurea* par exemple, comme le signale MOOR (1958) pour le *Pyrolo-Pinetum*. Les possibilités de régénération du pin, actuellement très limitées (pratiquement pas de semis), devraient ainsi s'améliorer de manière à permettre l'auto-entretien d'un système par définition à l'équilibre (climax).

Toutefois l'hypothèse émise par BERSSET (voir plus haut) d'un remplacement progressif de la pinède par la forêt feuillue semble parfaitement plausible (cf. chapitres 9 et 10). Dans ce cas la pinède naturelle actuelle ne constituerait évidemment plus qu'une étape, déjà proche de l'équilibre sur le plan fonctionnel, avant le stade climax. Cette évolution devrait cependant être relativement lente en raison des conditions initiales du substrat très défavorables pour les feuillus.

En contexte moins évolué, SEIBERT (1958) note que le développement du stade à Lotus de l'*Alnetum incanae pinetosum* implique une régression des hygrophyles (*Salix purpurea*, *Salix daphnoides*, *Alnus incana*) avant la fermeture du peuplement.

Sur la figure 14, nous avons tenté de résumer les conditions spécifiques du système molassique rencontré le long de la rive sud du lac de Neuchâtel. Ce schéma englobe l'ensemble des propositions de la littérature que nous connaissons à ce jour (BERSSET 1949/50, KELLER 1969/70, OFFICE FEDERAL DES FORETS 1976, BUTTLER 1987).

A la totalité de la zonation effectivement observée (partiellement ou complètement) par les auteurs, nous avons superposé le seul modèle de succession que nous pouvons envisager actuellement. Au niveau floristique, les relevés qui le constituent sont juxtaposés dans le tableau 8 (tableau de fréquences).

FOUCAULT (op. cit.) souligne par ailleurs l'intérêt évident de la notion d'isomorphisme spatio-temporel dans le domaine de la prévision. En d'autres termes les observations portant sur une variation spatiale (zonation) permettent d'induire les variations dynamiques, c'est-à-dire dans le temps (succession), à condition de rester dans le même système (invariance climatique, géologique, topographique). Dans son ensemble, le système molassique présente une telle invariance. Toutefois la situation d'une bonne partie des pinèdes observées est souvent limitée en raison d'une microtopographie nettement surélevée par de fréquents placages morainiques (cf. chapitre 7). Compte tenu de cette restriction, les propositions de la figure 14 et du tableau 8 (hypothèses à valider) suggèrent quelques remarques:

- liés aux sédiments plus ou moins profonds, les 2 premiers groupements proposés par certains auteurs doivent naturellement être exclus de la succession en raison des conditions édaphiques. En effet, aucune pinède "proclimacique" actuelle n'est installée sur des sols plus ou moins profonds enrichis par la forte productivité de matière organique qui caractérise le *Scirpo-Phragmitetum* et le *Caricetum elatae*, associations de comblement même au cas où elles sont peu productives (BERSSET 1959/50 précise d'ailleurs que ces 2 unités sont remplacées par l'association à *Carex oederi* et *Scirpus tabernaemontani* lorsque le rivage est très peu profond);

- encore qu'il soit de moindre importance en regard des conditions édaphiques générales, le problème des associations pionnières n'en est pas réglé pour autant. Si la présence des espèces reliques de l'association à *Carex oederi* dans les différents éléments de la succession permet de considérer cette unité comme pionnière plausible, rien n'indique qu'elle soit la seule possible (pour les groupements pionniers d'origine anthropique, voir ROULLIER 1983);
- toujours par rapport à l'épaisseur et au type de sol, les passages par l'Orchio-Schoenetum et le Molinietum, tous deux sur molasse, paraissent être les seuls envisageables. Ainsi que nous l'avons constaté à plusieurs endroits, dont le transect de Champmartin, l'étape Orchio-Schoenetum n'est pourtant pas obligatoire. Lorsqu'elle existe, la dynamique doit y être fortement ralentie à cause d'un milieu plus fréquemment et longuement inondé (nappe pluviale et de ruissellement de pied de falaise), ce qui n'est guère favorable à l'implantation des thermophiles du Berberidion ou au développement du pin. Dans le même ordre d'idées, la meilleure représentation d'une partie des espèces qui caractérisent la pinède (*Calamagrostis varia*, *Molinia litoralis*, *Carex flacca*) dans le Molinion confirme cette étape comme préférentielle par rapport à l'Orchio-Schoenetum;
- en contexte comparable, autant sinon davantage inondé que l'Orchio-Schoenetum, le cas du Cladietum marisci reste difficile à évaluer en raison de la large amplitude écologique de la marisque (BUTTLER 1987). Quoi qu'il en soit, seules les situations sur molasse sont à prendre en considération, ce qui minimise très fortement les possibilités de participation des cladiaies à la série dynamique de la pinède (les autres implantations du Cladietum marisci sont assimilables à celles du Scirpo-Phragmitetum et du Caricetum elatae dont il vient d'être question);
- toutes les situations du système de succession considéré sont liées aux sols superficiels sur molasse dont la microtopographie est toujours surélevée. Ceci vaut en particulier pour la pinède (voir fig. 48, modèle 4 de BUTTLER 1987). Il s'agit, au sens où le rappelle cet auteur, d'une succession autogène amorcée lors de la première correction des eaux du Jura (voir 2.3.1), ce qui a eu pour conséquence de rendre l'ensemble indépendant de la nappe lacustre;
- pour ce qui est de la variation des conditions écologiques propres à la succession, une évaluation des moyennes des valeurs indicatrices des espèces, calculées (mais non représentées) sur la base du tableau de fréquences 8, indique un gradient association à *Carex oederi* --> pinède se traduisent par:
 - une baisse de l'humidité, de la lumière et de la dispersité, mais paradoxalement aussi de l'humus,
 - une hausse de la valeur de réaction et de la teneur en azote.

La variation effective des facteurs écologiques déterminant la succession fera l'objet d'une étude comparative dans les chapitres suivants.

5.4.3. Transects

A) Méthode

Pour illustrer de meilleure manière la finesse des transitions le long de deux situations très caractéristiques de zonation, nous y avons réalisé des relevés linéaires de végétation. Ce type d'analyse comprend l'étude de l'hétérogénéité dans la structure horizontale du tapis végétal selon une méthode proposée par GODRON (1966 et 1972).

Les levés de végétation ont été effectués en présence-absence le long de chaque transect matérialisé par une chevillière. Les espèces ont été inventoriées tous les mètres (3 ou 5 mètres en cas de longues distances homogènes), sur 50 cm de longueur, sur une largeur de 40 cm pour les herbacées mais étendue à 4 mètres pour les arbres et arbustes (compromis acceptable dont la valeur indicative ne remplace cependant pas une étude plus précise pour les ligneux, non encore entreprise faute de temps). Dans l'impossibilité de déterminer suffisamment d'espèces in situ, nous avons négligé la strate muscinale. Aux endroits "stratégiques" déterminables a priori (centres des groupements et situations intermédiaires) les relevés linéaires ont été complétés par des mesures hebdomadaires piézométriques et tensiométriques ainsi que par des analyses d'eau, le tout portant sur une période relativement limitée, entre début juin et mi-août.

Pour la végétation proprement dite, l'analyse des résultats peut se faire selon plusieurs modalités dont la combinaison semble avantageuse dans le cadre d'une interprétation globale du transect (GOBAT, rapport interne):

- bornes d'une espèce: pour chaque espèce, la quantité d'information apportée par la première ou la dernière apparition est susceptible de traduire un seuil écologique;
 - nombre de groupes (séries de présences contigües): pour chaque espèce, le mode de répartition (contagieux, aléatoire, régulier) peut révéler une micro-hétérogénéité;
 - liaisons interspécifiques: les valeurs de liaison (positives ou négatives) pour toutes les espèces prises 2 à 2 permettent de préciser affinités et concurrences en milieu homogène, ainsi que l'ossature des groupes formés par l'analyse factorielle par ex.;
 - limites optimales: pour chaque espèce, cette valeur est calculée de manière à maximiser la différence entre hétérogénéité totale et somme des hétérogénéités à gauche et à droite de la limite envisagée. Pour 1 segment (1 point relevé sur le transect), la valeur de la limite correspond à la moyenne arithmétique des limites relatives (c'est-à-dire rapportées à leur espérance mathématique) de chaque espèce présente.
- Lorsque l'ensemble est exprimé sur un graphe, les limites "optimales" apparaissent sous forme de pics interprétables en termes de ruptures écologiques principales.

Pour toutes ces méthodes, le mode de calcul repose sur la probabilité d'apparition de la situation considérée parmi toutes les situations possibles. La valeur numérique du résultat représente alors, par définition, la quantité d'information liée à cette probabilité selon la relation: $Q = \log_2 P$. Q est d'autant plus élevé que la réalisation de l'événement est moins probable.

Le logiciel ANATRANS utilisé pour ce traitement a été écrit en Turbo Pascal par Marco PACNI, collaborateur au laboratoire de microbiologie de l'Université de Neuchâtel.

B) Transect de Champmartin

Cette situation a été sélectionnée en tant qu'illustration particulièrement démonstrative où la pinède, en microtopographie surélevée, est encadrée par deux unités précurseurs potentielles, l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* et le *Molinietum coerulae*. Le sol, partout très superficiel, comprend un horizon A1 développé sur 12-13 cm (21 cm en pinède) et passant presque sans transition à la molasse altérée (la comparaison des sols sera reprise au chapitre 7).

Le transect de Champmartin est représenté sur la figure 15 par un profil longitudinal, les données de végétation et quelques valeurs intéressantes calculées selon les méthodes évoquées plus haut. Seules les valeurs numériques ≥ 6 binons (unités d'information) ont été retenues pour la détermination des bornes. La définition des groupes est limitée au mode contagieux. Les limites optimales correspondent aux pics visibles sur un graphe lui-même non représenté. Un bref examen de ces données permet d'effectuer plusieurs constats:

- d'une manière générale, l'interprétation des valeurs numériques les plus significatives (tests sur les bornes et les groupes) n'apporte guère d'information qui ne soit déjà visible sur l'image très explicite des relevés linéaires. Ces valeurs méritent pourtant de figurer à titre indicatif, ne serait-ce que pour contribuer à l'interprétation de certains cas difficiles;
 - en revanche le positionnement des limites optimales s'avère bien utile. En fait, comme il fallait s'y attendre, cette "objectivation" par le calcul correspond assez précisément aux transitions constatées in situ. La coupure au point 19 fait exception: très nette graphiquement, elle ne correspond à aucun changement évident sur le terrain. Loin d'être négative, cette apparente contradiction peut constituer le point de départ d'une investigation plus détaillée, ce qui nous paraît confirmer l'intérêt de la méthode.
- Il faut remarquer que le relevé linéaire, du moins dans le cas d'un seul transect, n'autorise pas la distinction entre manteau, formation végétale définie comme entité phytosociologique, et lisière, terme de portée plus générale qui fonde la limite entre deux formations végétales sur des critères tels que structure, taille, composition floristique, etc. (DELPECH et al. 1985). Le concept de lisière englobe en outre, souvent de manière implicite, celui des effets du même nom, exercés selon un gradient par suite de contraintes écologiques (eau, éclaircissement,...). C'est donc par nécessité méthodologique que nous utilisons le terme de lisière (fig. 15 et 16). Finalement, la limite optimale détectée au point 19 pourrait très bien correspondre à la fin d'un effet de lisière, mais cette hypothèse reste à vérifier;

- sur la base des seules présences-absences , la distinction *Molinietum coerulae* - *Orchio-Schoenetum nigricantis* peut sembler assez arbitraire. En réalité il n'en est rien et les relevés classiques effectués dans chaque unité confirment la distinction, notamment par les abondances-dominances inverses de *Molinia* et *Schoenus*. Mais surtout l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* est entièrement dominé par *Schoenus nigricans* dont la croissance exhubérante en touffes serrées confère à l'ensemble une physionomie aux allures presque monospécifique. A l'inverse, avec un nombre d'espèces presque doublé, le *Molinietum coerulae* apparaît beaucoup plus diversifié, et principalement caractérisé par *Molinia litoralis* + *coerulea*, *Schoenus nigricans*, *Carex flacca*, *Carex panicea-hostiana*, *Calamagrostis epigeios*.

Enfin, le niveau de l'eau est toujours plus élevé dans l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* (voir chapitre 6);

- évidentes, les limites de répartition des différentes espèces n'appellent guère de commentaire. On peut juste remarquer que dans une perspective de succession, *Molinia litoralis* + *coerulea* et *Calamagrostis epigeios* font à coup sûr partie du cortège des pionnières, de même que beaucoup de semis. *Carex panicea-hostiana* et *Schoenus nigricans* en revanche sont éliminés avec l'apparition du stade forestier (dans la mesure où l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* peut être considéré comme un stade de la succession).

C) Transect de Portalban

Bien qu'en contexte microtopographique comparable, le transect de Portalban se différencie de celui de Champmartin par les unités végétales *Cladietum marisci* et *Orchio-Schoenetum nigricantis* fragmentaire, point de départ de la zonation conduisant à la pinède. De ce fait, il représente en termes de succession un modèle moins probable que le précédent mais néanmoins envisagé par certains auteurs (voir fig. 14). Le sol, plus sableux, y reste cependant superficiel puisque la molasse apparaît dès 35 cm en pinède, 30 cm sous le choïn et 20 cm dans la cladiaie. Il en résulte un horizon humifère également mieux développé sous le couvert forestier.

La figure 16 contient les données relatives au transect de Portalban, exprimées de manière identique à celles de la figure 15. Le schéma général des installations de terrain est illustré au chapitre 3. Cette représentation appelle les commentaires suivants:

- les constats relatifs à l'interprétation des valeurs numériques d'une part, aux limites de répartition des espèces d'autre part restent les mêmes que pour le transect de Champmartin;
- les limites optimales concordent bien avec le "phénomène lisière". La remarque faite pour le point 19 à Champmartin vaut également pour le point 20 du présent transect, confirmant ainsi l'opportunité qu'il y aurait à s'intéresser de manière plus approfondie à l'effet de lisière. En situation non boisée, les limites sont beaucoup plus difficiles à déceler, de telle sorte que l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* fragmentaire ne peut pas être distingué. L'examen du tableau permet à nouveau de palier cette insuffisance.

Le fait que la méthode soit inopérante tient peut-être ici à un nombre de relevés trop faible où, ce qui revient au même, à une longueur de maille excessive à l'échelle de la transition étudiée;

- l'extrême pauvreté de la cladiaie est remarquable. En effet, la vitalité de *Cladium mariscus* ne laisse guère d'espace à la concurrence, en particulier en ce qui concerne les conditions de germination (pas de lumière au sol et très peu d'humus). Dans un tel milieu, fréquemment inondé, il est a priori difficile d'imaginer l'implantation progressive et durable des espèces sensées prendre le relais d'une hypothétique succession conduisant à la pinède, à commencer par les semis de pin! Si elle devait s'avérer possible, cette transformation ne pourrait être que très lente;
- le profil longitudinal est également très "classique" avec la pinède en position toujours surélevée. A partir du niveau plancher de la marisque, un léger rehaussement suffit pour favoriser l'installation de *Schoenus*, observation déjà faite par BERSSET (1949/50, p. 77).

Finalement, cette approche essentiellement végétale de la notion de transect est encore trop sommaire pour confirmer de manière décisive le modèle de succession que nous avons proposé, sauf peut-être en ce qui concerne l'importance de la microtopographie. En fait, par manque de temps, l'application d'une méthode qui mériterait à coup sûr une recherche beaucoup plus approfondie n'est ici qu'esquissée. Moyennant des compléments d'ordre pédologique surtout, elle pourrait notamment permettre de préciser rigoureusement les limites écologiques des groupements de transition, voire l'auto-écologie d'espaces à large amplitude telles que *Cladium mariscus* par exemple.

TABLEAU 4: MOLINIO-PINETUM E. Schmid 1936 em.

RELEVÉ NO.	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	2	2	2											
	5	9	3	3	6	6	5	7	4	4	6	2	2	8	4	7	9	3	1	0	1	0	5	2	1

Recouvrement % ARBRES	4	2	3	8	6	8	6	8	8	7	7	6	7	9	9	6	6	8	7	6	6	8	6	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Recouvrement % ARBUSTES	1	4	0	5	8	7	8	4	4	5	7	8	5	6	6	7	6	8	5	6	7	7	5	5	7	7
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Recouvrement % HERBES	1	1	1							1		1														
	0	6	0	0	6	4	8	8	0	6	2	0	8	8	8	8	5	5	6	4	4	9	8	6	7	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	

Recouvrement % MOUSSES										1		1														
	2	7	1	7	0	4	3	8	8	0	5	8	3	8	7	8	9	9	9	8	9	6	5	8		
	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	

Surface m2						4	2	4	4	2	1	1	4	1	4	3	1	2	1	1	2	4	2	1	1
	5	3	5	5	0	5	0	0	0	0	0	0	5	0	5	0	5	5	0	5	0	5	0	6	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Nombre d'espèces (sans les mousses)	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	9	1	0	2	5	7	3	2	3	9	1	9	8	1	4	0	8	7	6	5	2	6	1	4	2

Valeurs indicatrices
F: humidité (w: h. variable)
L: lumière
T: température
K: continentalité
R: acidité
N: subst. nutrit.
H: humus
D: dispersité

	Lisières	Forêts																						F	L	T	K	R	N	H	D		
<u>ARBRES</u>																																	
Pinus silvestris	Y	2	.	2	3	4	4	4	3	4	4	4	4	4	3	4	5	4	4	4	4	4	4	3		4	3	4	2				
	v	.	2	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+								
Picea excelsa	Y	.	.	.	.	1	.	.	.	2	.	1	.	1	1	.	.	1	.	+	+	.	.	.		3	1	2	3	3	4		
	v	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1	.	+	.	+	.	+	+	.	+	.	.	+									
	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+									
<u>a) Querco-Fagetea</u>																																	
Q-F Quercus robur	Y	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	+	+	2	1	1	1	2	+	.	.	.	.		3w	3	4	3	3	4	4	
	v	.	.	.	.	1	.	1	+	.	.	.	+	+	+	+	1	2	.	+	+	.	.	.									
	s	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.									
F s Fraxinus excelsior	Y	.	.	+	.	.	2	1	2	1	1	1	1	1	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.		4w	3	4	2	4	4	3	4
	v	.	+	+	1	+	.	1	+	1	.	.	+	+	.	+	+	.	+	+	1	+	+	.									
	s	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	+									
A-U Alnus incana	Y	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.		4w	3	3	3	4	4	3	4
	v	1	3	+	2	1	+	1	+	1	1	2	1	2	1	1	.	.	2	1	1	1	1	2									
	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+									
A-U Prunus padus	Y	.	.	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		4w	2	4	2	4	3	3	5
	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.									
	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.									
C Prunus avium	Y	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.		3	3	4	3	3	3	4	
	v	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.									
	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.									
Betula pendula	Y	.	.	.	.	.	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.		4	3	3			2		
	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.									
	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.									
A-U Pirus piraster	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		2	3	4	3	4	3	3	
	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.									
	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.									

RELEVÉ NO.		1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	2	2	2	F	L	T	K	R	N	H	D												
		5	9	3	3	6	6	5	7	4	4	6	2	2	8	4	7	9	3	1	0	1	0	5	2	1								
b) Divers																																		
A g	Alnus glutinosa	Y	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5w	3	4	3	3	4	4	5
		v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
S p	Populus nigra	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4w	3	4	3	4	4	3	3
S p	Salix alba	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4w	3	4	3	4	4	2	3
	Populus tremula	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	4	3	3	3	3	4	
		v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
ARBUSTES																																		
(Y: forme arborescente)																																		
a) Berberidion, Prunetalia																																		
B	Viburnum lantana	v	+	3	1	3	2	.	1	2	1	1	2	2	2	2	3	2	3	1	2	2	3	2	2	3	3	2	3	4	2	3	3	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
dB	Juniperus communis	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2w	4	4	4	3	2	4	
		v	.	+	2	+	2	1	+	1	.	4	2	1	2	2	1	.	2	2	1	+	+	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
B	Ligustrum vulgare	v	.	1	+	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	3	1	2	+	2	1	1	+	2	3w	3	4	3	4	2	3	4	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Q-F	Lonicera xylosteum	v	.	+	+	1	2	2	1	1	2	+	1	2	1	2	+	1	1	+	1	1	+	+	2	3	3	3	3	3	3	4		
(dB)		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
B	Cornus sanguinea	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	4	3	4	3	3	4
		v	.	+	+	+	2	+	.	2	1	1	+	+	+	1	1	1	1	3	+	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
P	Crataegus monogyna	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3w	4	4	4	4	2	3	4
		v	.	+	+	+	1	+	1	+	3	+	.	+	2	1	.	3	2	2	1	1	1	+	1	r	.	.	.	.	.	.	.	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
B	Viburnum opulus	v	.	+	+	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3w	3	4	2	3	3	4	4
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
B	Berberis vulgaris	v	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	3	4	4	2	3	3	
P	Evonymus europaeus	v	+	+	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3w	3	3	2	4	3	3	5	
P	Tamus communis	v	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	4	2	4	3	3	4	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
P	Rubus fruticosus	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	4	3	3	4	3	4	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
P	Prunus spinosa	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	4	4	3	4	3	3	3	
B	Coronilla emerus	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
B	Hippophae rhamnoides	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2w	4	3	4	4	2	2	3	
B	Rhamnus cathartica	v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3w	3	4	3	4	2	4	5	
b) Divers																																		
A g	Frangula alnus	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4w	3	4	3	3	2	4	5	
		v	2	2	3	2	1	+	2	.	2	.	.	+	1	2	+	+	1	+	.	2	+	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
S p	Salix purpurea	v	2	+	+	+	+	.	.	.	1	.	.	.	+	1	.	+	+	.	.	.	.	.	.	3w	4	3	3	3	3	2	3	
F s	Daphne mezereum	v	+	.	.	+	+	+	+	+	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	2	3	3	4	3	3		
A g	Salix cinerea	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5w	4	3	3	3	2	4	5	
		v	.	+	+	.	.	.	.	.	1	.	.	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	Rosa sp	Y	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		v	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Q-F	Corylus avellana	v	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	3	3	3	3	3	3	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Rubus caesius	v	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4w	2	4	3	3	4	3	4	
		s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

RELEVÉ NO.		1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	2	2	1	2	2	2	F	L	T	K	R	N	H	D	
		5	9	3	3	6	6	5	7	4	4	6	2	2	8	4	7	9	3	1	0	1	0	5	2	1	
S e	Salix nigricans	y																	1	4w	4	3	3	4	3	3	4
		v . . . +																	1								
	Acer pseudoplatanus	v							r										+	3w	2	3	2	3	3	3	4
CARACTERISTIQUE D'ALLIANCE (Erico-Pinion)																											
	Calamagrostis varia	+ . . +	3	1	3	4	4	.	2	3	2	4	1	3	1	2	2	.	1	3	3	.	2				
																				2w	3	3	3	4	2	3	3
COMPAGNES																											
a) Molinio-Arrhenatheretea																											
	Molinia litoralis	. . 3 1	1	+	+	+	1	1	+	3	2	1	1	1	3	1	+	+	1	2	2	1	1				
M	Molinia caerulea	5 2 . .							1										+	4w	4	3	3	2	5	5	
A	Galium mollugo	. . + .	. + ...																+ r	3w	3	4	2	3	4	3	4
M-A	Vicia cracca	+ . . .	. + ...																	3	4	3	3	3	3	3	4
Fi	Lythrum salicaria	+ . + +																		4w	3	4	3	3	3	4	5
b) Festuco-Brometea																											
F-B	Brachypodium pinnatum								2			2 1								2	3	3	3	4	3	3	4
c) Quercio-Fagetea																											
Q-F	Brachypodium silvaticum		1	3	1	1	.	1	+	.	3	.	3	3	1	2	.	1	.	1	+	+	1				
F s	Paris quadrifolia			r																3	2	3	3	3	3	4	4
Q-F	Convallaria majalis																			2	3	3	3	4	2	3	4
d) Phragmitetea																											
P a	Phragmites communis	+ + + +																		5w	3	3	3	3	3	3	4
	Carex acutiformis	2 . 1 .																		5w	3	4	3	4	4	4	5
	Lysimachia vulgaris	. . . +																		4w	3	4	3	3	3	3	4
P a	Cladium mariscus	. . . 3																		5w	4	4	3	4	2	4	5
Ma	Galium palustre	. . . 1																		4w	3	3	3	3	2	5	5
e) Scheuchzerio-Caricetea fuscae																											
C d	Schoenus nigricans	1 . 4 .																		4w	4	4	3	4	2	4	5
C d	Schoenus ferrugineus	. 2 . .																		4w	4	3	3	3	2	4	5
f) Diverses																											
	Carex flacca	. . . +	1	1	1	2	+	3	2	2	2	1	3	+	1	1	2	2	1	+	2	3	2				
	Calamagrostis epigeios	. 2 + .		. 1		. 1		. 1		. 1		. 1		. 1		. 2		. 3 + ...		3	3	3	3	3	3	2	
	Agrostis stolonifera	. . + .																		4w	4	3	3	3	3	3	3
	Solanum dulcamara	1 . . .																		3	3	4	3	3	4	3	5
	Orchis maculata																			4w	4	3	2	2	2	4	5

RELEVÉ NO.	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	2	2	2	F	L	T	K	R	M	H	D			
	5	9	3	3	6	6	5	7	4	4	6	2	2	8	4	7	9	3	1	0	1	0	5	2	1
<u>MOUSSES</u>																									
Campylium stellatum	x . + x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plagiomnium undulatum	x . . x	.	x	.	.	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ctenidium molluscum	x . . x	x	x	.	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Dicranum rugosum	. 1 . .	x	.	.	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hylocomium splendens	. 2 . .	x	.	.	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Eurhynchium striatum	. 4 . .	x	x	x	x	x	3	3	1	4	x	x	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rhytidiadelphus triquet.		x	x	x	x	2	3	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pseudoscleropodium purum		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hypnum cupres.(souches)		x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fissidens adianthoides		x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Calliergon cuspidatum		x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fissidens taxifolius		x	x	x	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Isoetecium myosuroides		x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plagiomnium affine		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Thuidium tamariscinum		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rhytidiadelphus squarro.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

En outre, présentes 1 fois avec + ou rare (r):

Lisières: 5: *Cirsium palustre* (M), *Carex panicea*. 9: *Convolvulus sepium* v, *Eupatorium cannabinum*.

Forêts: 1: *Populus alba* v. 2: *Angelica silvestris* (M). 4: *Juglans regia* v. 6: *Solanum dulcamara* v, *Hedera helix* (Q-F), *Lamium galeobdolon* (r) (F s), *Melampyrum silvaticum*. 7: *Crataegus oxyacantha* v (P), *Carex digitata* (Q-F), *Lophocolea bidentata*. 10: *Orchis latifolia* (H)(r), *Sanguisorba officinalis*. 11: *Asparagus officinalis*. 14: *Melica cantans* (r). 19: *Deschampsia caespitosa*. 23: *Listera ovata* (r), *Solidago virgaurea*, *Fagus silvatica* s. 24: *Convolvulus sepium* s.

Espèces caractéristiques:

Q-F: *Quercus-Fagetalia*; P s: *Fagetalia silvaticae*; A-U: *Ailno-Ulmion*; C: *Carpinion*. F: *Fagion*.

P: *Prunetalia*; B (dB: différent.): *Berberidion*.

A g: *Alnetea glutinosae*.

S p: *Salicetea purpureae*; S e: *Salicion eleagni*.

M-A: *Mol.-Arrhenatheretea*; A: *Arrhenatherion*; H: *Molinietalia*; Fi: *Filipendulion*.

F-B: *Festuco-Brometea*.

Ma : *Magnocaricion*; P a: *Phragmition australis*.

C d: *Caricion davallianae*.

TABLEAU 5: valeurs indicatrices des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel

	F	L	T	K	R	N	8	D	
R 5	3,61	3,26	3,42	3	3,53	2,84	3,50	4,35	
R 9	3,53	3,25	3,50	2,90	3,44	2,85	3,26	4,24	
R 13	3,47	3,35	3,55	3,10	3,47	2,75	3,21	4,12	
R 3	3,38	3,18	3,55	2,95	3,57	2,68	3,29	4,21	
R 16	3,21	3,08	3,48	3,04	3,59	2,76	3,25	4	A g
R 6	3,15	2,93	3,59	2,96	3,39	2,93	3,27	4,13	
R 15	3,24	3,04	3,57	3	3,60	2,78	3,14	4,17	
R 17	3,10	3	3,45	2,95	3,53	2,77	3,29	4	
R 14	3,15	3,18	3,45	3,14	3,63	2,64	3,10	4	F e
R 24	3,27	2,81	3,50	3	3,71	2,88	3,07	4,08	
R 26	3	3,12	3,59	3,12	3,75	2,59	3,13	4	
R 12	3,06	3,21	3,47	3	3,63	2,63	3,24	4,13	
R 22	3,31	3,22	3,44	3	3,43	2,70	3,31	4,08	Q r
R 18	3,21	3,35	3,45	3,05	3,44	2,60	3,11	4	
R 4	3,05	2,87	3,52	3,04	3,65	2,70	3,27	4,05	
R 7	2,94	3,11	3,37	3,11	3,38	2,53	3,22	4	
R 19	3,04	3,22	3,52	3	3,60	2,85	3,08	4	solde
R 23	2,95	3,04	3,58	2,96	3,60	2,67	3,32	4,05	
R 11	3,33	3,32	3,64	3,04	3,41	2,76	3,25	4,14	
R 10	3,35	3,13	3,54	3	3,52	2,88	3,30	4,20	
R 1	2,95	3,05	3,68	3,09	3,68	2,82	3,14	3,95	
R 20	2,96	3,08	3,38	3	3,64	2,71	3,04	4,05	
R 25	3,06	3	3,53	3,05	3,65	2,68	3,17	4	
R 2	3,18	3,17	3,54	3,04	3,59	2,71	3,18	4,11	
R 21	3,11	3,11	3,42	3,11	3,56	2,68	3,17	4,07	
Moyennes									
lisières	3,50	3,26	3,50	2,99	3,50	2,78	3,31	4,23	
autres	3,12	3,10	3,51	3,03	3,57	2,73	3,19	4,06	
Grp A g	3,20	3,02	3,55	3,00	3,53	2,82	3,22	4,10	
Grp F e	3,15	3,09	3,49	3,03	3,60	2,70	3,18	4,06	
Grp Q r	3,06	3,11	3,53	3,03	3,53	2,70	3,23	4,05	
solde	3,10	3,09	3,51	3,05	3,61	2,75	3,17	4,06	
Totale	3,18	3,12	3,51	3,03	3,56	2,74	3,21	4,08	

Légende:

Ag: variante à *Alnus glutinosa* (station étudiée: R 16)
Fe: " " *Fraxinus excelsior* (" " : R 17)
Qr: " " *Quercus robur* (" " : R 4)

TABLEAU 6: groupes CARTOGRAPHIE DES ZONES ALLUVIALES D'IMPORTANCE NATIONALE et ROTH 1979

		ZONES ALLUVIALES D'IMPORTANCE NATIONALE												ROTH 1979								
Groupes de relevés		1	1	1	1			1				1		R	R	R	R	R	R			
		1	2	3	4	2	3	8	1	7	5	4	9	6	0	5	1	2	3	4	5	6
Groupes d'espèces	Nombre de relevés (types)	1	1	1	1	1	1	4	2	4	4	2	2	4	5	2	3	5		3		1
		6	9	5	8	6	6	1	8	8	2	5	0	0	1	2	0	9	8	2	5	4
1 Juncus bufonius		2																				
2 Calamagrostis epigeios		5 4 1 1 1												2 1 1 1								
2 Salix purpurea var gracilis		5 4																				
2 Myricaria germanica		5 2 1																				
2 Juncus articulatus		5																				
2 Juncus alpinus		3																				
2 Equisetum variegatum		4 1																				
3 Hieracium piloselloides		3																				
3 Erigeron angulosus		2																				
4 Pinus silvestris s		3 1 1												3 2								
4 Erigeron canadensis		2																				
4 Erucastrum nasturtiifolium		1 4																				
5 Salix triandra v		5 5																				
5 Salix alba v		5 1 2												1 1								
5 Glyceria sp.		2																				
6 Agrostis stolonifera		4 4 1 1 2												1 1 1								
6 Salix daphnoides Y+v		3 5 1 1 1 2																				
6 Tussilago farfara		1 4 2 1 1												1 1 1								
6 Melilotus albus		3 1																				
6 Festuca arundinacea		3 3 1 1												1								
7 Anthyllis vulneraria		2 1 1												1 2								
7 Campanula cochleariifolia		1 2												1								
7 Linaria alpina		2																				
8 Festuca ovina		2												1								
8 Epilobium fleischeri		2 1																				
8 Poa alpina		1 2																				
8 Festuca varia		1																				
9 Thesium alpinum		1												1 3 1								
9 Melilotus sp.		1																				
9 Gypsophila repens		2 1																				
9 Euphrasia stricta		2																				
9 Hieracium pilosella		1																				
10 Helianthemum nummularium		1																				
10 Thymus praecox		2 2												1								
11 Pinus silvestris v		2 5 1												1 1 1								
11 Salix elaeagnos v		5 5 2 1 5 4 1												1 1								
11 Hippophae rhamnoides v		2 3 2 5 1												1								
11 Populus nigra v		4 4 5 1 1												1 1 1								
12 Salix pentandra v		2																				
12 Salix foetida v		1																				
12 Larix decidua v		1																				
13 Eupatorium cannabinum		1 2												1 1 2 1								
13 Cirsium arvense		1 2 1 2												1 1								
14 Dactylis glomerata		1 1 1 2												2								

15	<i>Solanum dulcamara</i>			4	3	1	1	3	2	1	2	1	1	
15	<i>Salix purpurea</i>	v		4	2	5	5	3	3	1	4	3	1	1
15	<i>Salix viminalis</i>	v		4						1				
16	<i>Phragmites communis</i>		1	4					1	1	2		1	1
17	<i>Geranium robertianum</i>			1	1	1	5			3	1	2	1	3
17	<i>Salix elaeagnos</i>	Y+v		1		2	3			2			1	
17	<i>Galium mollugo</i>			2	1	1	1	5	2	2	2	2	1	2
17	<i>Agropyron caninum</i>		1	4	2		1	5		1	3	1	1	1
18	<i>Stellaria media</i>			1						1	2			1
18	<i>Rorippa amphibia</i>			2						1				
19	<i>Rhamnus cathartica</i>	v			5	4	2		1	3	1	2	1	1
19	<i>Frangula alnus</i>	v			5	4			5	2	1	2	1	2
19	<i>Rubus sp.</i>				5	1						1		2
19	<i>Rosa canina</i>	v			3	1							1	1
20	<i>Carex alba</i>				4	2	2		1	1	1	5		2
20	<i>Berberis vulgaris</i>	v		1	5	1	3		2	1	1	4	1	
20	<i>Melica nutans</i>		1	2	4	2	3		1	1	1	3	1	
21	<i>Salix alba</i>	Y					1		1	1	4		1	1
21	<i>Galium aparine</i>			3			2			1	5		1	1
21	<i>Cardamine amara</i>			1			1			3		1	1	1
21	<i>Poa trivialis</i>			1	3		1			1	4		1	1
21	<i>Ranunculus repens</i>		1	1			1			3		1		1
21	<i>Myosotis palustris</i>				2					3				
21	<i>Typhoides arundinacea</i>		2	1	4		1			2	5		1	1
22	<i>Salix nigricans</i>	v	1	1			3		2	1	1	3		1
23	<i>Quercus robur</i>	s	1						2	1	1	3	1	1
23	<i>Ruphorbia cyparissias</i>		1				1				3	1	1	
24	<i>Prunus padus</i>	Y	1						1	3		1	1	2
24	<i>Betula pendula</i>	Y	2				1		2	3		1	1	1
25	<i>Carex flacca</i>		1			2	3		5	3	1	2	1	1
25	<i>Molinia litoralis</i>								5	1				
25	<i>Juniperus communis</i>	v			1	2	1		5			1		
25	<i>Calamagrostis varia</i>				1	3	3		4	1		1	1	
25	<i>Pinus silvestris</i>	Y	1				1		5	1		5	1	1
25	<i>Rosa sp.</i>	v	1	1			1		3	1		1	1	
26	<i>Salix nigricans ssp.alpico</i>	Y				2								
26	<i>Salix nigricans ssp.alpico</i>	v				5								
26	<i>Salix purpurea</i>	Y				5	1			1				
27	<i>Aconitum compactum</i>					1								
28	<i>Viola silvestris</i>				1	3				1	1	1	3	1
28	<i>Acer pseudoplatanus</i>	s				3				1		1	1	2
28	<i>Fragaria vesca</i>		1	1			3			1	1	2	1	1
28	<i>Picea excelsa</i>	v		2		2	5	4	2	2		2	1	2
28	<i>Picea excelsa</i>	s		1			4		1		1	1	1	
29	<i>Satureja vulgaris</i>					2					1			
30	<i>Quercus robur</i>	Y							3	2		3	1	2
30	<i>Corylus avellana</i>	v			2	3	2		2	3	1	3	3	2
30	<i>Cornus sanguinea</i>	v			1	5	5	4	4	5	3	5	4	3
30	<i>Lonicera xylosteum</i>	v		1	1	5	5	4	5	2	3	5	5	1
30	<i>Ligustrum vulgare</i>	v			5	5	2		5	4	2	4	4	2
30	<i>Crataegus monogyna</i>	v			5	4	2		4	2	1	4	4	1
30	<i>Quercus robur</i>	v			5	1			3	4	1	2	1	1
30	<i>Viburnum lantana</i>	v		1		5	5	3	5	3	2	3	4	1
31	<i>Daphne mezereum</i>	v		1		1	1		4	2		1	1	1
32	<i>Stellaria aquatica</i>			1						3			1	
32	<i>Rumex obtusifolius</i>									1				
33	<i>Acer campestre</i>	v			1	3	3			1	1	2	1	2
33	<i>Clematis vitalba</i>		1		1	3	2			1	3	1	1	2

34	Chrysosplenium alternifolium				2	1		
34	Lysimachia nummularia				2	1		
34	Lamium maculatum		1	1	1	4	1	1
34	Alliaria officinalis		1	1	4		1	
34	Solidago serotina		2	1	4	1	1	1
35	Evonymus europaea	v		1	2	1	2	4
35	Populus nigra	Y				2	3	3
35	Prunus padus	v	1	1	2	1	5	3
35	Viburnum opulus	v		1	5	3	4	2
35	Carex acutiformis		2			2	5	3
35	Fraxinus excelsior	v	1	3	5	4	4	5
35	Alnus incana	Y	1		3	5	1	5
35	Brachypodium silvaticum		1	1	1	4	5	4
35	Alnus incana	v	2	2	5	5	5	3
35	Rubus caesius		1	3	1	4	5	5
36	Scrophularia nodosa		1		2		3	1
36	Valeriana officinalis		1		3		2	1
36	Impatiens noli-tangere		4		2		4	2
36	Galeopsis tetrahit		1		2		1	1
36	Festuca gigantea		2		3		4	1
36	Urtica dioeca		5		3		1	5
37	Rubus caesius	s	1			1	1	2
38	Silene dioeca				2		3	1
38	Stellaria nemorum				1		2	1
38	Cirsium oleraceum			2	3		4	2
38	Chaerophyllum villarsii		1		2		3	
38	Heracleum sphondylium		1		2		1	1
39	Ulmus sp	v					2	1
39	Equisetum hiemale		2				1	2
40	Brachypodium pinnatum			1		2		2
41	Crataegus monogyna	s				1	1	2
41	Ligustrum vulgare	s				3	1	5
41	Prunus padus	s	1		1	1	1	3
41	Viburnum lantana	s				3	1	3
41	Fraxinus excelsior	s	1		1	3	3	4
42	Populus tremula x alba					3		
42	Humulus lupulus	v			1	2		1
42	Populus tremula x alba					2		
43	Mercurialis perennis			2		1	1	3
43	Viola hirta			2		1	1	2
44	Salix fragilis	Y+V				1		
45	Sambucus nigra	v		1	3	1	3	3
45	Humulus lupulus			1	2	1	3	4
46	Adoxa moschatellina					2		2
46	Moehringia trinervia			1		2		2
46	Equisetum palustre	1				2		
47	Galium palustre					1	1	2
47	Epilobium hirsutum						1	
47	Alnus glutinosa	v				1	1	3
48	Primula elatior			2		1	2	1
48	Lamium galeobdolon			1	3	1	2	2
48	Filipendula ulmaria		1		2	1	3	2
48	Glechoma hederaceum			2		4	1	1
48	Aegopodium podagraria		1	1	3	4	2	1
48	Stachys silvatica			4		1	4	1
48	Angelica silvestris		1		4	1	2	4

49	<i>Fissidens taxifolius</i>		2		1	2	2										
49	<i>Eurhynchium striatum</i>		3		2	1	3										
49	<i>Mnium undulatum</i>		1	3	2	2	3										
49	<i>Oxyrhynchium praelongatum</i>		3		2	1	1										
50	<i>Anemone nemorosa</i>		1		1	1	2	1	2	4	1	2					
50	<i>Polygonatum multiflorum</i>		1		1	1	1	3	1	3	3	1	1	1	3	3	
50	<i>Paris quadrifolia</i>		1	1	2	1	1	1	1	2	1	4	3		1	2	3
51	<i>Cardamine pratensis</i>		1	1		2		2									
52	<i>Circaea lutetiana</i>		1		1	1		3	1	5						2	
52	<i>Carex silvatica</i>		1		2	1		2	2	5							
52	<i>Hedera helix</i>		1		1	1	1	2	2	3	2	4	1	1	3	3	1
52	<i>Alnus glutinosa</i>	Y			1	2	1		4	4							
52	<i>Geum urbanum</i>		1	2		1	2		1	2	1	5	1			2	
52	<i>Fraxinus excelsior</i>	Y		2	2	3	5	1	2	3	3	4	5	1	3	3	1
52	<i>Deschampsia caespitosa</i>		1	1	4	1	4	3	1	1	2	4	5				
53	<i>Caltha palustris</i>		1		2		2	2									
54	<i>Ranunculus auricomus</i>		1		1		1		1	3							
54	<i>Ranunculus ficaria</i>		1		2		1	1	3								
55	<i>Ulmus</i> sp.	Y								2	2						
55	<i>Pulmonaria obscura</i>					1	1	2		3	5						
55	<i>Fagus silvatica</i>	Y			1				1	2	2	1	1	2	4	4	1
55	<i>Arum maculatum</i>		1		1	1		1	1	2	3						
55	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Y	1		1		1		1	2	3	1	1	2	3	5	
56	<i>Athyrium filix-femina</i>		1					1		3							
56	<i>Oxalis acetosella</i>		2		1			1	1	4							
56	<i>Dryopteris filix-mas</i>		2		1			1	1	3							
57	<i>Carpinus betulus</i>	Y								1	3						
57	<i>Galium odoratum</i>		1		1		1		1	4						5	
57	<i>Phyteuma spicatum</i>		1		1		1		1	2	1	2	2				
58	<i>Carex remota</i>				1		1		3								
58	<i>Carex pendula</i>				1		1		3								
58	<i>Carex strigosa</i>				1				3								
58	<i>Rumex sanguineus</i>				1				3								
58	<i>Veronica montana</i>				1		1		3								
59	<i>Dryopteris dilatata</i>								2								
59	<i>Luzula pilosa</i>								2								
59	<i>Catharinea undulata</i>								2								
59	<i>Acer pseudoplatanus</i>	v			1		1		2	1	1	1					
59	<i>Rubus fruticosus</i>				2				2								
60	<i>Carex brizoides</i>								4								
60	<i>Potentilla sterilis</i>				1				2								
60	<i>Milium effusum</i>		1		1				3								

Légende des groupes de relevés:

CARTOGRAPHIE DES ZONES ALLUVIALES D'IMPORTANCE NATIONALE (version 1988)
(entre parenthèses: n° des unités de la clé des groupements forestiers)

- 11 (6.2): *Salici-Myricarietum* Moor 1958, manteau du *Salicetum eleagno-daphnoidis* (voir 12)
- 12 (6.1): *Salicetum eleagno-daphnoidis* (Br. Bl. et Volk 1940) Moor 1958, saulaie pionnière des cours d'eau supérieurs
- 13 (6.): solde du *Salicion eleagni* Moor 1958, saulaies pionnières des cours d'eau supérieurs
- 14 (7.2): *Salicetum triandro-viminalis* Lohm. 1952, manteau du *Salicetum albo-fragilis* (voir 15)
- 2 (15.2): *Hippophae-Berberidetum* Moor 1958, manteau "précurseur" du *Pyrola-Pinetum* Br. Bl. 1939
- 3 (8.7): *Salicetum alpicolae* Moor 1958, manteau du *Calamagrosti-Alnetum incanae* (voir 8)
- 8 (8.2): *Calamagrosti-Alnetum incanae* Moor 1958, aulnaie blanche montagnarde actuellement non distincte de l'*Equiseto-Alnetum incanae* Moor 1958.
- 1 : *Molinio-Pinetum* E. Schmid 1936 em., pinède de la rive sud du lac de Neuchâtel (non incluse dans la clé ZONAL 1987)
- 7 (13.1): frênaies d'assèchement de lacs (*Alno-Ulmion* Br.-Bl. et Tx. 1943), peuplements semi-naturels de la rive sud du lac de Neuchâtel
- 15 (7.1): *Salicetum albo-fragilis* Tx. (1948) 1955, saulaies des cours d'eau inférieurs et lacs
 - (8.1): *Equiseto-Alnetum incanae* Moor 1958, aulnaie blanche de plaine non distincte actuellement du *Calamagrosti-Alnetum incanae* Moor 1958
- 4 (8.6): *Salici-Viburnetum* Moor 1958, manteau de l'*Equiseto-Alnetum incanae* (voir 15)
 - (10.3): *Pado-Coryletum* Moor 1958, manteau du *Fraxino-Ulmetum* (voir 10), ou du *Pruno-Fraxinetum* (voir 5)
- 9 (12.2): ripisylve de transition de rivière à tendance frênaie, variante à *Pinus silvestris* et *Carex alba* (groupement transféré sous 15.1 -Forêt de pin sylvestre- dans la version définitive de ZONAL, GALLANDAT et al. 1990)
- 6 (9.): *Alnion glutinosae* Meij. Dr. 1936, aulnaies noires, cas particulier de la rive sud du lac (sur cônes d'alluvions de ruisseaux)
 - (11.): frênaies à aulne noir sur substrat asphyxiant (inondations quasi permanentes ou texture argilo-limoneuse du sol, voir 5)
- 10 (10.1): *Fraxino-Ulmetum* Oberd. 1953 (in MOOR 1958), frênaie alluviale à ormes
 - (12.): ripisylve de transition de rivière à tendance frênaie, toutes variantes sauf 12.2 (voir 9)
- 5 (11.1): *Carici remotae-Fraxinetum* W. Koch 1926, frênaies de ruisseau (plaine ou montagne) à inondations quasi permanentes
 - " *Pruno-Fraxinetum* Oberd. 1953, frênaies de cuvettes sur terrasses alluviales
 - (14.): *Querco-Carpinetum* Tx. 1936, chênaies mésophiles.

ROTH 1979

- R1: *Molinio-Pinetum* Etter 1947 (non: *Molinio-Pinetum* Schmid 1936 em. Seibert 1962!), Subass. mit *Bromus erectus*
- R2: idem, Subass. mit *Laserpitium latifolium*
- R3: *Cirsio tuberosi-Pinetum montanae* Ellenberg und Klötzli 1972
- R4: *Cephalantho-Pinetum silvestris* Ellenberg und Klötzli 1972
- R5: *Taxo-Fagetum*
- R6: *Pulmonario-Fagetum melittetosum* Ellenberg und Klötzli 1972.

TABLEAU 7: comparaison de modèles alluvial et riverain de succession avec pinède sylvestre en phase terminale

DYNAMIQUE GENERALE	SYSTEMES		
	alluvial		riverain
	"Pupplinger Au" (SEIBERT 1958)	Vieille Aar (MOOR 1958)	Rive sud lac Neuch. (BERSET 1949/50 + projet FNRS)
nappe moyenne	profondeur > 1 m	profondeur > 2 m	absente en été élevée en hiver
Microtopogra- phie, substrat dès exondation ↓ stabilisation contre érosion (racines) ↓ associations pionnières ouvertes des sols dénudés ± régul. inondés ↓ bas-marais et prairies ↓ groupements arbustifs et manteau ↓ pinède proclimacique ou climacique	sables ± fins enrichis en limons, encore soumis à l'alluvionnement Salix purpurea Salix eleagnos Petasites paradoxus Chondrillietum salicetosum, faciès à Calamagrostis stade à htes herbes dominées par Molinia litoralis, Calama- grostis epigeios, Brachypod. pinnatum Alnetum incanae pinetosum: - type - stade à Lotus Dorycnio-Pinetum molinietosum sol alluvial gris à brunifié	buttes surélevées, graviers grossiers pauvres en terre fine Epilobio- Scrophularietum (fragments des Brometalia) Hippophao- Berberidetum Pyrolo-Pinetum sol alluvial (non précisé)	dômes de molasse avec dépôts morainiques Ass. à Carex Oederi et Scirpus Tabernaemontani Cladietum marisci Orchio-Schoenetum nigricantis Molinietum coerulae stade arbustif ± xérophile à Pinus silvestris Molinio-Pinetum pararendzine à pseudogley, très superficiel

TABLEAU 8: dynamique de la végétation (espèces caractéristiques: voir légende tab. 4)

Groupements R S L N	C x o	C O M - o m S l	B I L e i r s	M - P
Membre de relevés	12	5 6 8	1 4	21
Membre moyen d'espèces (sans les mousses)	11	13 15 29	22 20	23
ARBRES				
Pinus silvestris	Y		3	V
	v		x 2	I
	s	IV IV		
Picea excelsa	Y			II
	v			II
	s	I		I
a) Querco-Fagetea				
Q-F Quercus robur	Y			III
	v		I	III
	s	I IV		II
F s Fraxinus excelsior	Y		1	III
	v		+ 3	IV
	s	IV IV		III
A-U Alnus incana	Y		1	I
	v		+ 4	V
	s	II IV		I
A-U Populus alba	v			I
A-U Prunus padus	Y			I
	v			I
	s			I
C Prunus avium	Y			I
	v			I
	s			I
Betula pendula	Y			I
	v			I
	s	III		I
A-U Pirus piraster	v			I
	s			I
b) Divers				
A g Alnus glutinosa	Y		1	I
	v			I
	s	II I		
S p Populus nigra	Y			II
S p Salix alba	Y			I
Populus tremula	Y			I
	v		2	I
	s	II		
ARBUSTES				
(Y: forme arborescente)				
a) Berberidion, Prunetella				
B Viburnum lantana	v		2 4	V
	s	III		III
dB Juniperus communis	Y			I
	v		3	V
	s			I
B Ligustrum vulgare	v		2 3	V
	s	I IV		III
Q-F Lonicera xylosteum	v		1 3	V
(différentielle B)	s			II
COMPAGNES				
a) Molinio-Arrhenatheretea				
Mentha aquatica + arven	III	II I II		
Fi Lythrum salicaria	IV	V IV II	+ 3	
M Molinia coerulea	IV	V V	2	I
Fi Thalictrum flavum		II I I		
M Cirsium palustre		I III IV	1	
Fi Stachys palustris		I I		
Lathyrus paluster	I	II		
Equisetum palustre		II I		
Gymnadenia conopsea		I IV		
Succisa pratensis		I II		
Filipendula ulmaria		I II		
Molinia litoralis		I II	2	V
Sanguisorba officinalis		II IV		I
M Angelica silvestris		II II		I
Polygala amarella		IV		
Linum catharticum		III		
Agrostis gigantea		II		
Valeriana dioeca		II		
Gentiana pneumonanthe		II		
Inula salicina		II		
Centaurea jacea		II		
Lotus corniculatus		II		
Symphytum officinale		I		
Poa pratensis		I		
Prunella vulgaris		I		
Achillea millefolium		I		
A Galium mollugo		II	1	I
M-A Vicia cracca		II	1	I
Deschampsia caespitosa		II		I
M Orchis latifolia		I		I
b) Festuco-Brometea				
F-B Brachypodium pinnatum				II
c) Querco-Fagetea				
Q-F Melica nutans		II		I
F s Polygonatum multiflorum			+	
Q-F Brachypodium silvaticum			1	IV
F s Paris quadrifolia				I
Q-F Convallaria majalis				I
Q-F Carex digitata				I
F s Lamium galeobdolon				I
d) Phragmitetea				
Scirpus tabernaemontani	IV			
C e Carex elata	V	III		
C m Cladium mariscus	III	V IV	I	
P a Phragmites communis	V ^o	V III II	4	I
Lysimachia vulgaris		IV I II	1	I
Ma Scutellaria galericul.		II I		
Ma Galium palustre		V II	1	
Ma Peucedanum palustre		I I		
C e Senecio paludosus	I			
Phalaris arundinacea		I		
Iris pseudacorus		I		
Ma Carex riparia			+	
Carex acutiformis			2	I
e) Scheuchzerio-Caricetea fuscae				
Carex oederi	V			
S-C Triglochin palustre	II			

B	Cornus sanguinea	Y			2	2	I	V
		v					II	II
		s		II				I
P	Crataegus monogyna	Y						V
		v				1		II
		s						II
B	Viburnum opulus	v				+ 2		I
		s		II III				II
B	Berberis vulgaris	v				2		I
P	Evonymus europaeus	v				2		I
P	Crataegus oxyacantha	v				+		I
P	Tamus communis	v				1		II
		s						I
P	Rubus fruticosus	v						I
		s						I
P	Prunus spinosa	v						I
B	Coronilla emerus	v						I
B	Hippophae rhamnoides	v						I
B	Rhamnus cathartica	v				2		I
		s		II				I
<u>b) Divers</u>								
A g	Frangula alnus	Y						I
		v				1	4	V
		s		III IV V				I
S p	Salix purpurea	v				4		III
		s		IV				I
F s	Daphne mezereum	v				2		III
A g	Salix cinerea	Y						I
		v				2		II
		s		III II				I
	Rosa sp	Y						I
		v				+		III
		s				1		I
Q-F	Corylus avellana	v						III
		s						I
	Rubus caesius	v				1	1	II
		s						I
S e	Salix nigricans	Y						I
		v		II		+ 1		I
		s		I III				I
	Acer pseudoplatanus	v						I
		s		I I				I
	Convolvulus sepium	v		I		1		I
		s						I
	Solanum dulcamara	v						I
Q-F	Nedera helix	v						I
	Salix caprea	s		I				I
<u>CARACTERISTIQUE D'ALL.</u> (Erico-Pinion)								
	Calamagrostis varia			II		2		V

Heleocharis pauciflora	III	I		
Juncus alpinus	V	II II		
Carex panicea	V	V II IV	1	
Hydrocotyle vulgaris		V I II		
C d Carex hostiana		IV II V		
O-S Orchis palustris		II V II		
O-S Schoenus nigricans		II V II	2*	
Orchis latifolia		I		
Pinguicula vulgaris		I		
Taraxacum palustre		III II		
Epipactis palustris		II IV		
Spiranthes aestivalis		II I		
Ranunculus flammula		I		
Schoenus ferrugineus			1	
<u>f) Diverses</u>				
Equisetum variegatum	IV			
Eupatorium cannabinum		II III I	1	
Calamagrostis epigeios		I I IV	2	II
Pulicaria dysenterica		II		
Orchis militaris		II		
Ophrys insectifera		II		
Platanthera bifolia		II		
Solidago canadensis		I		
Hypericum perforatum		I		
Carex flacca		V	1 1	V
Listera ovata		III		I
Orchis maculata		II		I
Lithospermum officinale			+	
Solanum dulcamara			1	
Agrostis stolonifera			1	I
Asparagus officinalis				I
Melampyrum silvaticum				I
Solidago virgaurea				I
<u>MOUSSES</u>				
Drepanocladus intermed	II			
Campylium stellatum	IV	IV III II	3	
Fissidens adianthoides		I II		II
Calliergon cuspidatum		I		II
Eurhynchium striatum			1 1	V
Ctenidium molluscum			2	II
Dicranum rugosum			1	II
Plagiomnium undulatum			2	I
Hylocomium splendens			1	III
Rhytidiadelphus triquet.				V
Pseudoscleropodium purum				IV
Hypnum cupres.(scuchas)				III
Fissidens taxifolius				II
Isoetecium myosuroides				I
Plagiomnium affine				I
Rhytidiadelphus squarro.				I
Lophocolea bidentata				I
Thuidium tamariscinum				I

Groupements:

Cxo: association à Carex oederi et Scirpus tabernaemontani (BERSET 1949/50)

C m: Cladietum marisci, variante à Carex hostiana (BUTTLER 1987: R 26-30)

O-S: Orchio-Schoenetum nigricantis, variante typicum sur molasse (BUTTLER 1987: R 43-48)

Mol: Molinietum coerulae (BUTTLER 1987: R 49-56)

Ber: taillis ± xérophile à Pinus silvestris (BERSET 1949/50)

Lis: lisière du Molinio-Pinetum

M-P: Molinio-Pinetum.

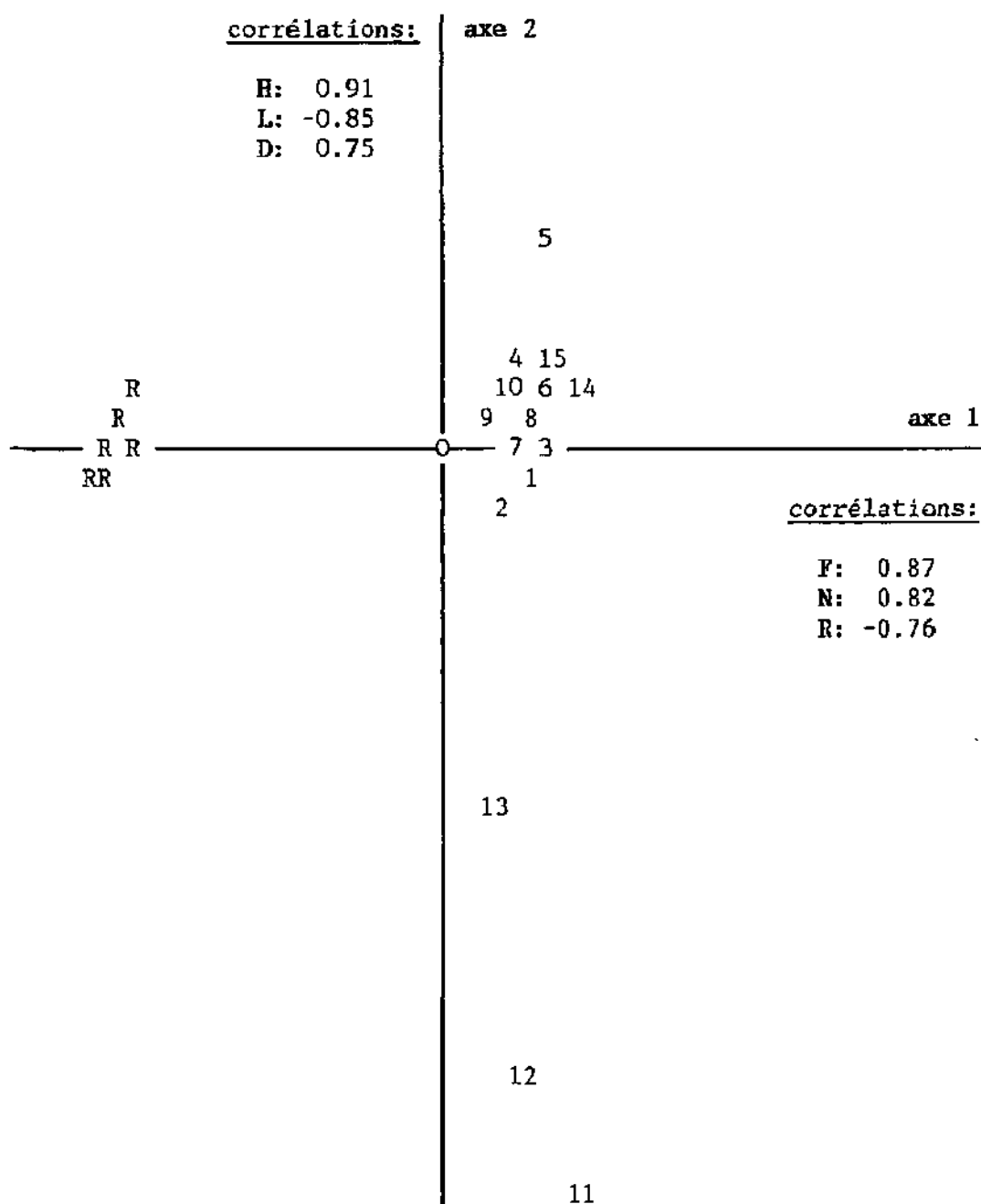


FIGURE 13: analyse en concentration (AOCL) des groupes ZONAL et ROTH 1979: axes 1 - 2 et corrélations les plus significatives. (légende des numéros de groupes: voir tab. 6)

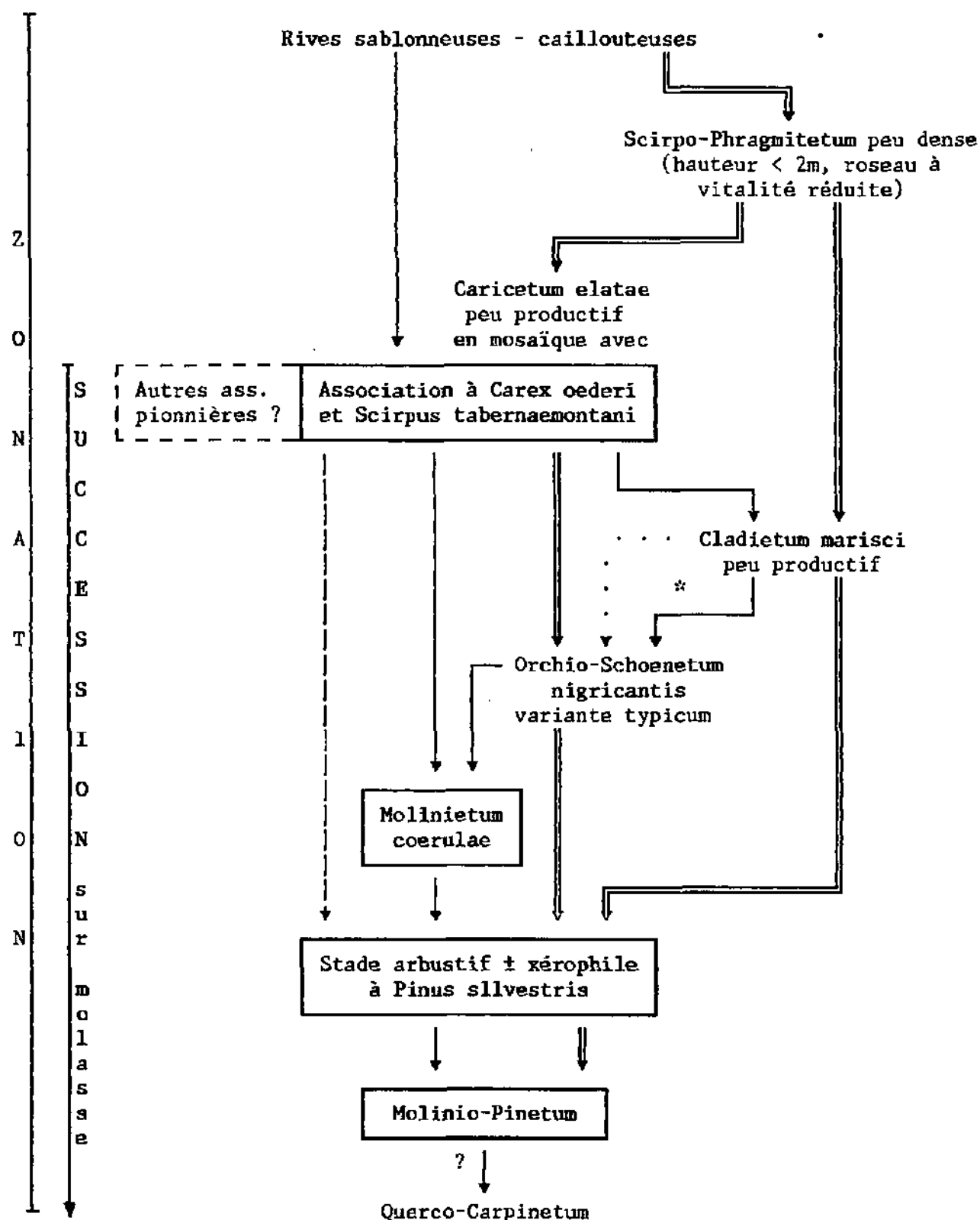


FIGURE 14: zonation et modèle de succession autogène pour la série de la pinède sur la rive sud du lac de Neuchâtel.

□ : hypothèse la plus probable. --: non mentionné par les auteurs.

—: BERSSET (1949/50); *: KELLER (1969/70)

==: OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976)

...: BUTTLER (1987): envahissement par Cladium?

Présences (distances en m)

	Grp	Fin	1					2					3					Dé-
			123456	7890	123456789	01234	567890	123456										but
Molinia lito.-coerulea	5,1	2	*****	****	*****	*	*	**	*****	*****								2
Carex panicea-hostiana	19,4	1,2	*****	** *					*	*****								1,2
Fraxinus excelsior_s	5,0	1,6	****	***			*	*		*								1,6
Schoenus nigricans	16,7	1,6	** ***							*	*****							1,6
Pinus silvestris_s	3,6	5,1	**				*											3,6
Platanthera bifolia		5,2	*															5,2
Calamagrostis epigeios	3,6	2,0	*	* *	****		*****		** *		***							3,0
Sol nu		5,2		*														5,2
Frangula alnus_s	4,1	5,6	*	****	*		*	***	*** **	*								5,6
Viburnum lantana_s	2,5	3,9	*		**		***	*		*								3,9
Ligustrum vulgare_s	2,4	6,2		****	** ** *	*	***	**** *	*									7,5
Carex flacca		10,5		*	*	*****	*****	*****										10,5
Frangula alnus_v		4,5		*	*		*	*	*	****								4,5
Pinus silvestris_Y	4,5	6,4		**		*	*	***										4,5
Viburnum lantana_v		5,5		*	** *	**	*		****									5,5
Ligustrum vulgare_v	3,3	7,1		*	*****		*	**	****									7,1
Salix purpurea_v	2,5	5,1		*	*		*											4,5
Alnus incana_v	12,0	5,2			*****				*****									8,1
Epipactis sp		4,0			*	*		*		*								4,7
Cornus sanguinea_s		7,0			*	*	*	*	**									5,5
Corylus avellana_a		5,3			**		*	*										5,1
Corylus avellana_v		5,2				*												5,2
Juniperus communis_v		6,2			*	****		*										6,2
Lonicera xylosteum_v		4,8			*			*										4,8
Salix nigricans_v		5,2			*													5,2
Rosa sp_s		4,7			*		*		*									5,1
Alnus incana_s		3,8			*		*		*	*	*	*	*	*	*	*		6,0
Crataegus monogyna_v		4,4			*		*		*	*	*	*	*	*	*	*		5,1
Pinus silvestris_v		5,4			*	*	*	***										6,3
Quercus robur_s		4,6			*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		7,4
Cornus sanguinea_v		5,2			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		5,5
Rosa sp_v		4,8			*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		5,9
Crataegus monogyna_s	1,3	4,6			*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		5,9
Taraxacum palustre		3,7														** *		9,5
Lythrum salicaria		5,2														*		5,2
Salix purpurea_s		5,2														*		5,2
Ranunculus repens		5,2														*		5,2

limites optimales

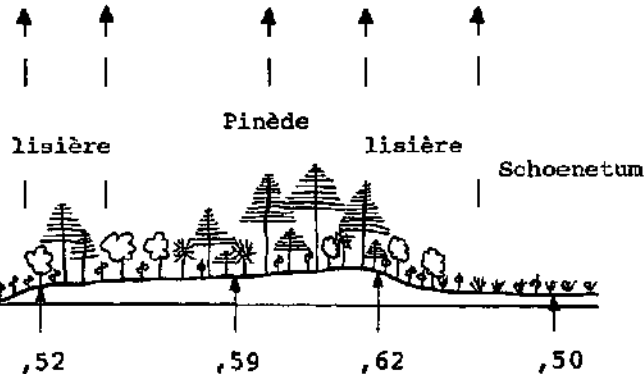


FIGURE 15: Transect CHAMPMARTIN: Molinietum-Pinède-Schoenetum

Légende:

Valeurs numériques: - Grp : groupes contagieux
 - Pin, Début: tests sur les bornes
 (valeurs soulignées: ≥ 6 binons)

Symboles:

- feuillus
- Picea abies
- Juniperus communis
- Pinus silvestris
- Molinia litoralis-coerulea
- Schoenus nigricans
- Cladium mariscus

		Présences (distances en m)										Dé- but
	Grp	Fin	1 5050	2 58146	3 789	4 012345814	5 14					
Ligustrum vulgare v		18,2	*****	*****	***						0,8	
Fraxinus excelsior_s		18,2	*****	*****	*						0,8	
Viburnum lantana v		18,4	*****	*****							1,1	
Pinus silvestris_Y		18,2	*****	*****							1,2	
Juniperus communis v		18,2	*****	*****							1,2	
Lonicera xylosteum v		18,2	*****	*****							1,2	
Berberis vulgaris v		16,8	*****	***							1,6	
Brachypodium silvaticum		16,8	*****	***							1,6	
Viburnum lantana s		15,0	*****	*****	*						1,2	
Molinia litoralis		6,2	***	*****	***	*****					0,2	
Ligustrum vulgare_s		15,1	***	*****	**						1,1	
Carex flacca		14,6	***	*****							1,4	
Viburnum opulus_v		12,0	***	**							2,1	
Prunus padus v	2,3	9,2	***	**							2,1	
Crataegus monogyna v	1,7	8,2	***	*							2,4	
Tamus communis v		10,4	***								2,8	
Cornus sanguinea v		15,0	**	*	*****	*					2,2	
Fraxinus excelsior_Y		8,8	**	*							2,8	
Daphne mezereum v		11,3	*	**	**	*					1,8	
Quercus robur_Y		12,0	*	**	**						2,1	
Daphne mezereum_s		7,8	*	*	*						2,8	
Alnus incana v	4,9	8,8	*		*****	***	*****				0,7	
Frangula alnus v	2,1	5,5	*		**	*	***	*	***		0,9	
Frangula alnus_s		5,3	*		*	*	*	*	*		1,6	
Salix nigricans v		5,6	*		*	*					2,8	
Calamagrostis epigeios		4,3	*			*					3,4	
Rubus caesius v		4,4	*								4,4	
Alnus glutinosa v		4,4	*								4,4	
Rubus sp_s		4,4	*								4,4	
Quercus robur_s		4,4	*								4,4	
Abies alba v		4,4	*								4,4	
Corylus avellana v		4,4	*								4,4	
Brachypodium pinnatum		4,4	*								4,4	
Lonicera xylosteum_s		7,8	****	*	*	*					2,2	
Prunus padus_s		9,9	****	*	*	*					2,2	
Viola sp		6,7	**								3,5	
Juglans regia v		5,4	*	*							3,5	
Fraxinus excelsior v	2,3	6,7	*		***						2,6	
Evonymus europaeus v		4,4	*								4,4	
Tamus communis s		4,4	*								4,4	
Crataegus monogyna_s		8,2	**	*	*						2,9	
Sorbus aria v		6,1	**								3,5	
Picea abies_v		4,7	*		*						3,5	
Rosa sp v		4,4	*								4,4	
Rhamnus cathartica v		4,4	*								4,4	
Fagus silvatica		4,9	*		*						3,6	
Picea abies_Y		4,4	*								4,4	
Galeopsis tetrahit		4,4	*								4,4	
Rosa sp_s		4,4	*								4,4	
Alnus incana_s		3,6		*	***	**	***	*			4,5	
Cornus sanguinea_s		4,4		*							4,4	
Hedera helix_s		4,9		*	*						3,8	
Convallaria majalis		4,4		*							4,4	
Quercus robur v		4,4		*							4,4	
Salix purpurea v		4,4		*							4,4	
Poa nemoralis		4,4		*							4,4	
Juglans regia_s		4,4		*							4,4	
Schoenus nigricans		2,8			*	*	*****				10,8	
Thalictrum flavum		4,4			*						4,4	
Cladium mariscus		0,9			**		*****				18,4	
Cirsium palustre		3,5					*****				8,2	
Carex panicea		3,4					*	***			6,7	
Galium palustre		3,7					*	*			4,9	
Pinus silvestris v		3,8					**				5,1	
Polygala amarella		3,7					**				5,4	
Pinus silvestris_s		3,7					**				5,4	
Phragmites australis		3,0					*	**			7,8	

limites optimales

1 mm = 20 cm

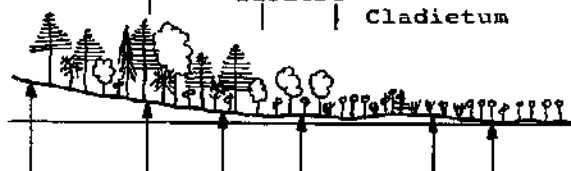


1 mm = 1 m

Pinède

lisière

Cladietum



Altitudes (m): 43,...

1,38 0,80 0,46 0,28
0,53 0,46

FIGURE 16: Transect PORTALBAN: Pinède - Schoenetum rudimentaire - Cladietum

Légende: voir figure 15

6 HYDRODYNAMIQUE

6.1 INTRODUCTION

Le déterminisme de la végétation et la pédogenèse dépendent très étroitement du régime de l'eau dans le sol. Quelques rappels théoriques concernant le facteur eau sont présentés par BUTTLER (1987), qui cite une abondante bibliographie notamment pour les milieux non boisés.

A l'aide des techniques piézométrique et tensiométrique, notre étude de l'hydrodynamique poursuivait deux objectifs principaux: établir une typologie des milieux et contribuer à l'évaluation des hypothèses de succession. Développées au chapitre 3, les mêmes méthodes ont donc été appliquées à l'ensemble du domaine étudié dans le cadre du projet FNRS. Egalement unifiées, l'exploitation et la présentation des données comportent (voir figures 17 à 21):

- une analyse factorielle des correspondances des nappes des stations;
- les courbes de variations hebdomadaires du niveau de la nappe;
- les courbes de durée permanente de la nappe, qui correspondent au nombre de jours pendant lesquels les classes successives du niveau de nappe ont été atteintes (fréquences cumulées);
- les courbes isométriques de succion de l'eau en fonction de la profondeur;
- la tension de succion à profondeur constante (horizon A1) le long des transects;
- et enfin un tableau résumé des caractéristiques générales des nappes.

Avec les mesures des pinèdes proprement dites, nous reprenons les résultats, déjà présentés par BUTTLER (1987), des 3 unités précurseurs potentielles: *Orchio-Schoenetum nigr. typicum* (Os-typ./molasse), *Cladietum marisci* sur molasse (Cm/molasse) et *Molinietum coeruleae* sur sable (Mo-host.).

Du fait de l'installation tardive des transects (phase 3 du projet, après interprétation partielle permettant de sélectionner les stades les plus probables en termes de succession), nous ne disposons malheureusement d'aucune mesure de *Molinietum* en station type sur molasse, pour lequel aucun carré permanent n'a été établi.

Nous conservons néanmoins pour notre propos le *Molinietum* sur sable en raison d'un contexte hydrodynamique très comparable (voir fig. 18b) puisqu'il s'agit de la seule station de marais "non molassique" dont la surface est située hors de la zone de battement actuel du lac. La comparaison des sols sera naturellement établie au chapitre 7, également sur la base de mesures complémentaires de porosité et perméabilité pour les transects.

Pour les mêmes raisons, nous ne possédons pas de valeurs tensiométriques relatives au *Schoenetum* sur molasse.

Ces lacunes ont toutefois été partiellement comblées par la détermination, sur une durée plus restreinte il est vrai, du potentiel matriciel le long des transects (voir fig. 21).

En première approximation, comme nous l'avons indiqué dans la définition des objectifs (cf. 1.2.2.), nous n'avons pas jugé utile une étude plus poussée des types d'humidité permettant de caractériser la réserve hydrique du sol, et en particulier de la relation entre le potentiel matriciel et la teneur en eau. D'ailleurs la courbe de sorption, établie pour les valeurs de succion comprises

entre capacité au champ et point de flétrissement permanent, n'autorise pas forcément une différenciation fine en conditions pédologiques relativement homogènes comme c'est le cas pour nos transects. En contexte analogue, ROTH (1979) constate par exemple que les courbes de pinèdes se distinguent à peine de celles des hêtraies adjacentes.

Il est à noter que certains auteurs (GRAS, OSTY, cités in BONNEAU et SOUCHIER 1979) proposent des équations de régression permettant d'estimer la capacité de rétention volumique (capacité au champ) ou l'humidité équivalente en fonction de la granulométrie. C'est donc cette dernière que nous discuterons plus en détail au chapitre des sols.

Enfin la détermination du bilan hydrique a été d'emblée exclue du projet en raison notamment de l'ampleur des moyens à mettre en oeuvre pour évaluer correctement le drainage, le ruissellement, l'ETP.

6.2 MOUVEMENTS DE LA NAPPE

6.2.1 Analyse factorielle des correspondances

Groupes de stations et groupes de dates ont déjà été analysés par BUTTLER (1987) pour l'ensemble des milieux, sur la base de données piézométriques d'une année complète (décembre 1983 à novembre 1984). Relevé de mai à novembre 1984 seulement, le Molinietum sur sable (Mo-host.) n'est pas inclus dans cette analyse en raison de ce nombre de mesures plus limité. Nous avons donc effectué, pour les stations uniquement, une nouvelle analyse de cette période restreinte en y incorporant le Molinietum.

On voit sur la figure 17 que l'image globale diffère peu de celle obtenue pour un cycle d'une année (BUTTLER 1987, fig. 19). En particulier la marginalité des stations sur molasse demeure tout à fait évidente. A l'intérieur de ce système, les pinèdes occupent une position relativement dispersée qui tend à montrer que le choix des sites d'étude couvre probablement bien les différentes situations envisageables. Pour ce qui est des précurseurs potentiels de la pinède, le Schoenetum et le Cladietum appartiennent au même système alors que le régime du Molinietum demeure logiquement plus proche des marais sur sable regroupés au centre du plan factoriel. Sur le plan 1-3 le Molinietum occupe néanmoins une position intermédiaire.

L'interprétation des axes factoriels n'est guère aisée en ce sens qu'ils intègrent toute l'information caractérisant l'hydrodynamique: niveaux et leurs fluctuations, durées d'inondation ou d'assèchement, vitesses de réponse à la pluviosité,...descripteurs eux-mêmes fortement dépendants des caractéristiques physiques des sols. Ces différents descripteurs seront donc analysés séparément dans le paragraphe suivant.

6.2.2 Courbes de variation et de durée permanente de la nappe.

Les figures 18 a,b,c illustrent, comparées aux précipitations (valeurs à Witzwil, voir 4.2.1), les variations de la nappe mesurées durant 88 semaines depuis mars 1983 à novembre 1984. Le Molinietum, nous l'avons dit, se distingue par une période de mesure plus limitée mais aussi par son appartenance à la zone d'influence de la nappe lacustre. C'est la raison pour laquelle cette dernière a également été représentée sur le graphe.

Les figures 19 a,b,c montrent les courbes de durée permanente correspondantes ainsi que l'indication des périodes et des amplitudes des fluctuations hebdomadaires maximales. L'ensemble de ces graphiques, complété par le tableau 9, appelle les commentaires suivants (en partie déjà évoqués par BUTTLER 1987):

- dans tous les milieux, la nappe chute en juillet-août par suite d'une importante évapotranspiration doublée d'une assez faible pluviosité. Les pluies de septembre remontent également l'ensemble des nappes;
- sur molasse, la réponse au régime pluvial est très rapide;
- les pinèdes se distinguent nettement des marais sur molasse par une durée d'assèchement plus importante ainsi que par une absence totale d'inondation. Au-dessus du "plancher moyen", déterminé par l'impossibilité d'enfoncer davantage les piézomètres, la "réserve moyenne" ou hauteur moyenne de nappe (épaisseur du sol moins niveau moyen) est de:

pinède Portalban	:	6 cm	(position du plancher: -31 cm)
" Champmartin W:		8 cm	(" " " : -30 cm)
" Champmartin E:		14 cm	(" " " : -40 cm).

Ainsi, en tenant compte de l'épaisseur du sol, la station de Champmartin E est la mieux alimentée en eau. Elle est d'ailleurs la seule pinède à présenter un pic lié à la pluviosité lors de la dernière semaine de juin 1984. Les durées d'assèchement respectivement de 51%, 39% et 27% confirment bien cette situation, révélant du même coup une hétérogénéité assez inattendue au sein des pinèdes.

- le Cladietum se différencie du Schoenetum par un niveau moyen de nappe et une durée d'inondation inférieurs. En août 1984, la réaction à la pluviosité montre pourtant, en l'absence de nappe, un taux d'humidité supérieur dû pour l'essentiel à la présence d'un ruissellement (dans ce cas la tensiométrie aurait permis de préciser cette différence);
- sur sol alluvial sableux, le Molinietum possède un régime hydrique très semblable à celui des pinèdes: réponse rapide à la pluviosité, absence d'inondation. Sa valeur "plancher" (environ 1 m) correspond toutefois à une limitation technique, la profondeur du piézomètre, et n'est par conséquent pas assimilable au plancher de molasse imperméable qui caractérise les autres unités. Il s'agit également de la seule station sélectionnée où apparaît une corrélation momentanée mais bonne avec le lac, de fin septembre à mi-novembre 1984 (voir BUTTLER 1987: les milieux sur molasse ne présentent aucune bonne corrélation de leur niveau de nappe avec les fluctuations du lac). Dans ce cas, l'influence du lac favorise le maintien d'une humidité plus élevée après disparition de la nappe. En effet, un examen comparatif plus détaillé des graphes montre que la remontée de la nappe du Molinietum pour septembre 1984 est en avance d'une semaine par rapport aux stations sur molasse. En outre, à fin juin 1984, il réagit de la même manière que la pinède la plus humide de Champmartin E (voir ci-dessus).

6.3 TENSIOMETRIE

Deux séries de mesures ont été réalisées afin d'une part de définir le comportement d'une station type, d'autre part de comparer l'évolution de la tension de succion le long des transects.

Tous les sols concernés appartiennent au système molassique et leur épaisseur ne dépasse pas 30 cm. Quelques conditions particulières doivent encore être précisées:

- carré permanent (fig. 20): pinède de Portalban, à humus de type mull. Mesures durant 1 période de végétation (juin à octobre 1984), à 2 profondeurs situées respectivement au bas des horizons Ah et AhSwC.
- transects (fig. 21): mesures, à intervalles parfois espacés, sur une durée restreinte (6 juin au 18 août 1986) mais néanmoins suffisante pour permettre la comparaison. La profondeur de mesure, variable de 12 à 18 cm, est réglée sur l'horizon de transition AhSwC. Pratiquement secs en présence d'une tension de succion (voir fig. 20), les piézomètres n'ont pas été contrôlés.
 - a) Champmartin: humus de type mull en pinède et dans le Molinietum, hydromull dans le Schoenetum;
 - b) Portalban (l'une des extrémités du transect correspond au carré permanent de la figure 20): humus de type mull en pinède, hydromull en lisière (limite Cladium), anmoor dans le Schoenetum et presque inexistant dans le Cladietum.

A propos de la signification des valeurs, il faut encore faire 2 remarques:

- le nombre de tensiomètres par horizon a été triplé dans le carré permanent, doublé le long des transects. Ces précautions sont insuffisantes au sens statistique du terme (voir VOGELSANGER 1986). Pourtant, sauf en cas de tensiomètre défectueux en général facilement décelable lors de la mesure, les écarts entre les valeurs d'un même niveau sont restés modérés, et ce d'autant plus que les tensions de succion étaient faibles. C'est pourquoi nous avons considéré les valeurs moyennes obtenues comme suffisamment indicatrices dans le cadre de cette investigation.
- en termes de disponibilité pour les plantes, les catégories de succion suivantes sont classiquement distinguées (VOGELSANGER 1986):

1 -	80 cm H ₂ O, pF	< 1,9:	eau gravitaire facilement drainable
80 -	690 " "	1,9 - 2,8:	" facilement disponible
690 -	15000 " "	2,8 - 4,2:	" difficilement disponible
	> 15000 " "	> 4,2:	" non disponible.

Toujours selon le même auteur, les valeurs de succion maximales mesurables par cette technique sont de l'ordre de 900 (± 5) cm H₂O.

La figure 20 représente pour la pinède de Portalban l'évolution conjointe de la pluviosité, du niveau de nappe et de la succion jusqu'au plancher molassique. L'été, en l'absence de nappe, le sol sablo-argileux très filtrant développe une tension croissante influencée seulement par les brèves précipitations. Par

rapport aux marais, plus riches en limons et longuement saturés jusqu'en surface (voir BUTTLER 1987, fig. 24), les réactions aux précipitations sont ici plus lentes. Très supérieures en pinède, les valeurs de succion n'atteignent pourtant jamais la limite d'eau difficilement disponible, même en surface. Ainsi, malgré l'absence de nappe, la moitié inférieure du profil au moins contient un type d'eau facilement accessible durant toute l'année.

Le Molinietum sur sable présente un ensemble de courbes globalement comparable à celui de la pinède. A 30 cm, les tensions restent toutefois inférieures, cette meilleure disponibilité en eau traduisant l'influence de la nappe lacustre, via les remontées capillaires. Dès octobre, le Molinietum développe des valeurs légèrement supérieures à celles de la pinède, probablement en raison de l'absence de couvert forestier susceptible de limiter l'évaporation.

Reste à analyser la figure 21 qui rend compte des variations de la tension de succion le long des transects (voir également figures 4, 15, 16). Les images, très semblables, fournissent quelques indications non négligeables:

- comme pour le carré permanent en 1984 (fig. 20), l'évolution durant l'été 1986 se traduit par une augmentation progressive de la tension de succion, rapidement influencée par les précipitations tant que les valeurs restent faibles;
- en se démarquant très nettement de celles des marais, les valeurs des pinèdes dépassent le seuil de l'eau facilement disponible fixé à 690 cm H₂O. Il faut noter à ce sujet que les points d'interrogation concernent des mesures non garanties correspondant à un tensiomètre sec. Nous avons adopté pour le graphe la valeur arbitraire de 900 cm, limite de sensibilité de l'appareil, ce qui signifie que la valeur réelle est égale ou plus élevée;
- à l'autre extrême, les différentes catégories de marais sur molasse ne peuvent guère être distinguées à l'aide de ce facteur.

6.4 CONCLUSIONS

BUTTLER (1987) a établi pour les marais non boisés une classification des nappes basée sur leur comportement. Il est clair que les pinèdes se rattachent à la catégorie "nappe temporaire d'origine pluviale et de ruissellement de pied de falaise sur socle molassique imperméable". Les niveaux moyens et médians y oscillent entre respectivement -22 et -26 cm et -22 et -28 cm. Contrairement aux autres unités sur molasse, il n'y a jamais d'inondation et la durée d'assèchement est comprise entre 27% et 51%. Cette disparition de la nappe ne signifie pas pour autant absence d'eau facilement disponible, en particulier pour la partie inférieure du profil. Dans la partie supérieure en revanche, les pinèdes sont les seules à atteindre temporairement une tension de succion pour laquelle l'eau devient difficilement disponible. De ce fait, le développement de racines principales est limité à l'horizon de transition (voir profils pédologiques).

En apparence homogènes, du moins comparées aux marais sur molasse, les pinèdes présentent entre elles un régime hydrique assez différencié. De ce point de vue, l'étude des sols devrait permettre de confirmer et préciser ce qui était déjà visible par la dispersion en analyse factorielle des correspondances (voir fig. 17 et chapitre suivant).

L'un des objectifs principaux de travail était la recherche des facteurs écologiques les plus discriminants pour l'ensemble des unités étudiées. Les niveaux piézométriques, et en leur absence les valeurs tensionométriques, répondent partiellement à cette attente. En effet cette évaluation relativement fine du régime hydrique permet de bien typer le système sur molasse, et notamment les divergences essentielles entre marais et pinède. Par ailleurs, le milieu qui a permis le développement d'un Molinietum, même s'il s'agit ici d'alluvions sableuses appartenant à un autre système, présente les caractéristiques hydrodynamiques les plus proches de celles de notre groupement. Par rapport aux autres marais, cette observation tend donc à confirmer la position du Molinietum en tant qu'unité précurseur préférentielle de la pinède.

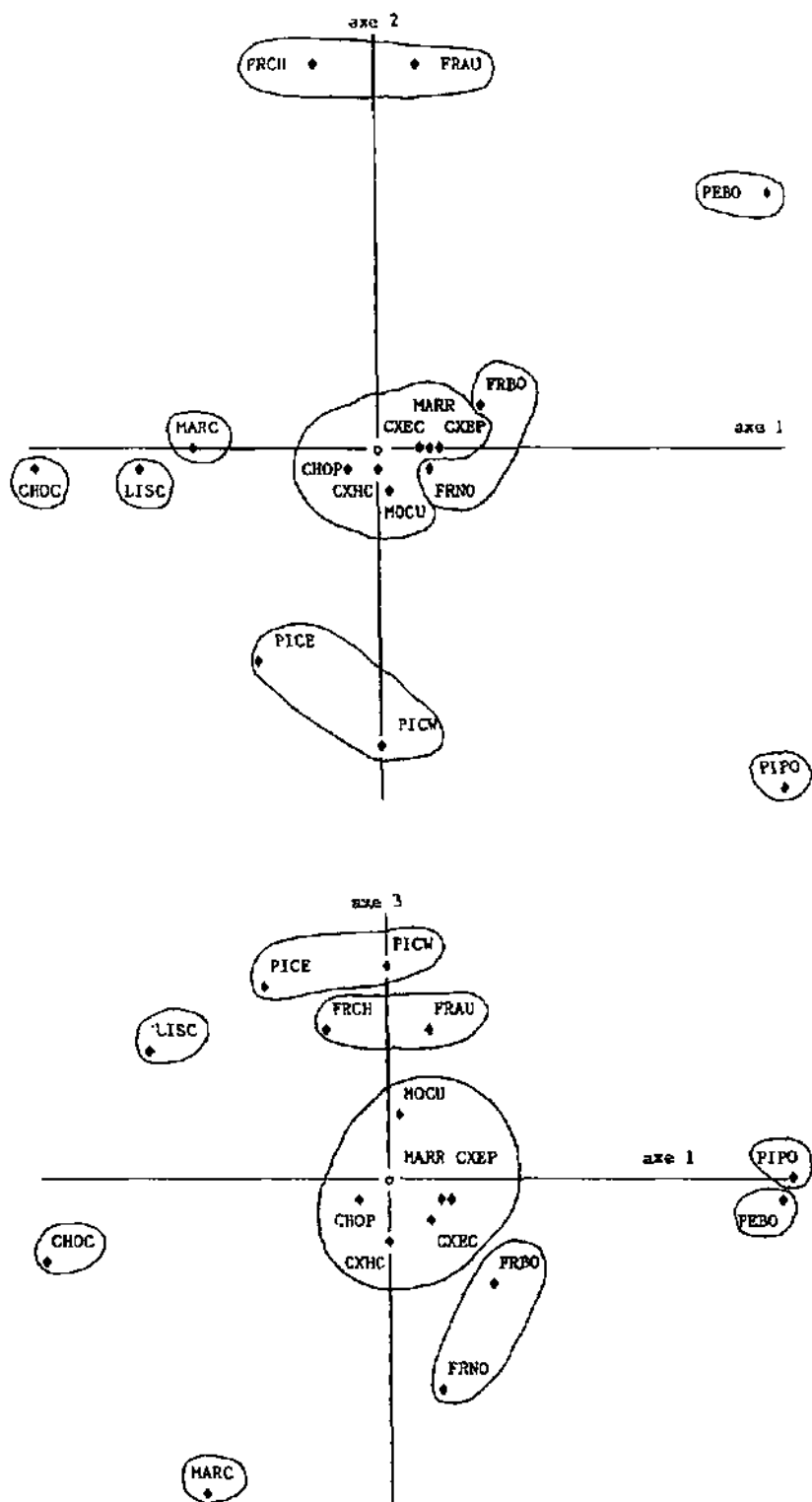


FIGURE 17: analyse factorielle des correspondances des données piézométriques des stations (mai à novembre 1984). Plan 1-2: 62%. Plan 1-3: 49%.

sur molasse:

CHOC: Choin, Chabrey

MARC: Marisque, Chabrey

LISC: lisière, Cudrefin

PICE: Pinède, Champmartin E

PICW: Pinède, Champmartin W

PIPO: Pinède, Portalban

FRNO: Frênaie à noisetier, Cheyres

Légende:

sur sédiments profonds:

CHOP: Choin, Portalban

MARR: Marisque, La Rochette

CXEC: Carex elata, Cudrefin

CXEP: Carex elata, Portalban

CXHC: "Petits Carex", Cudrefin

FRBO: Frênaie à bouleau, Cudrefin (/tourbe)

PEBO: Peupleraie à bouleau, Cudrefin (")

FRCH: Frênaie à chêne, Chevroux

FRAU: Frênaie à aune, Cudrefin

MOCU: Moliniaie, Cudrefin

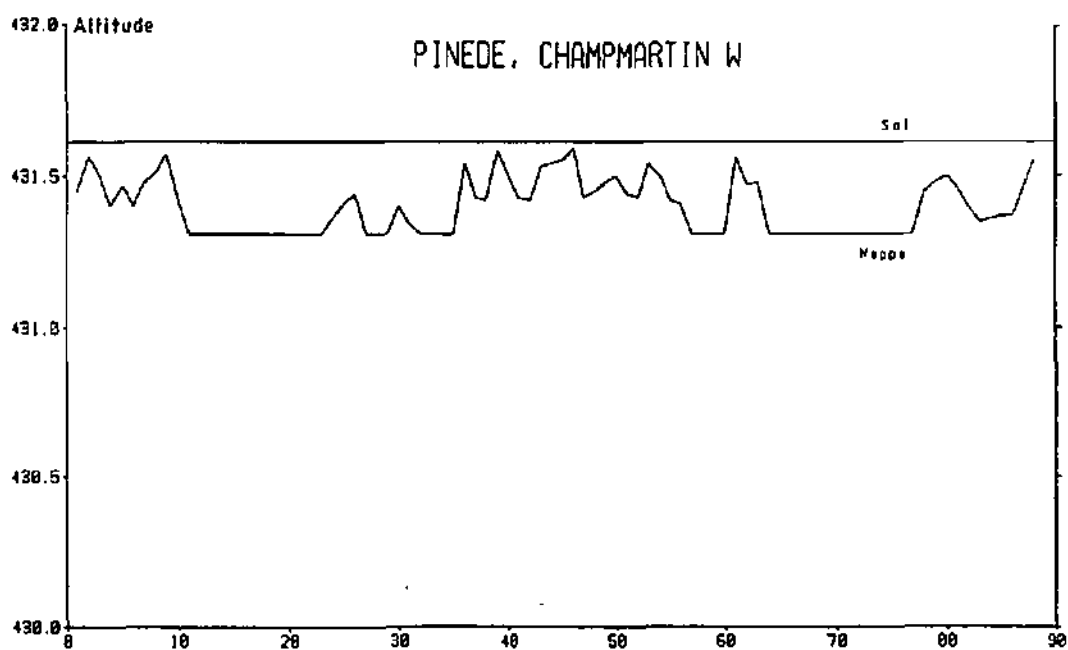
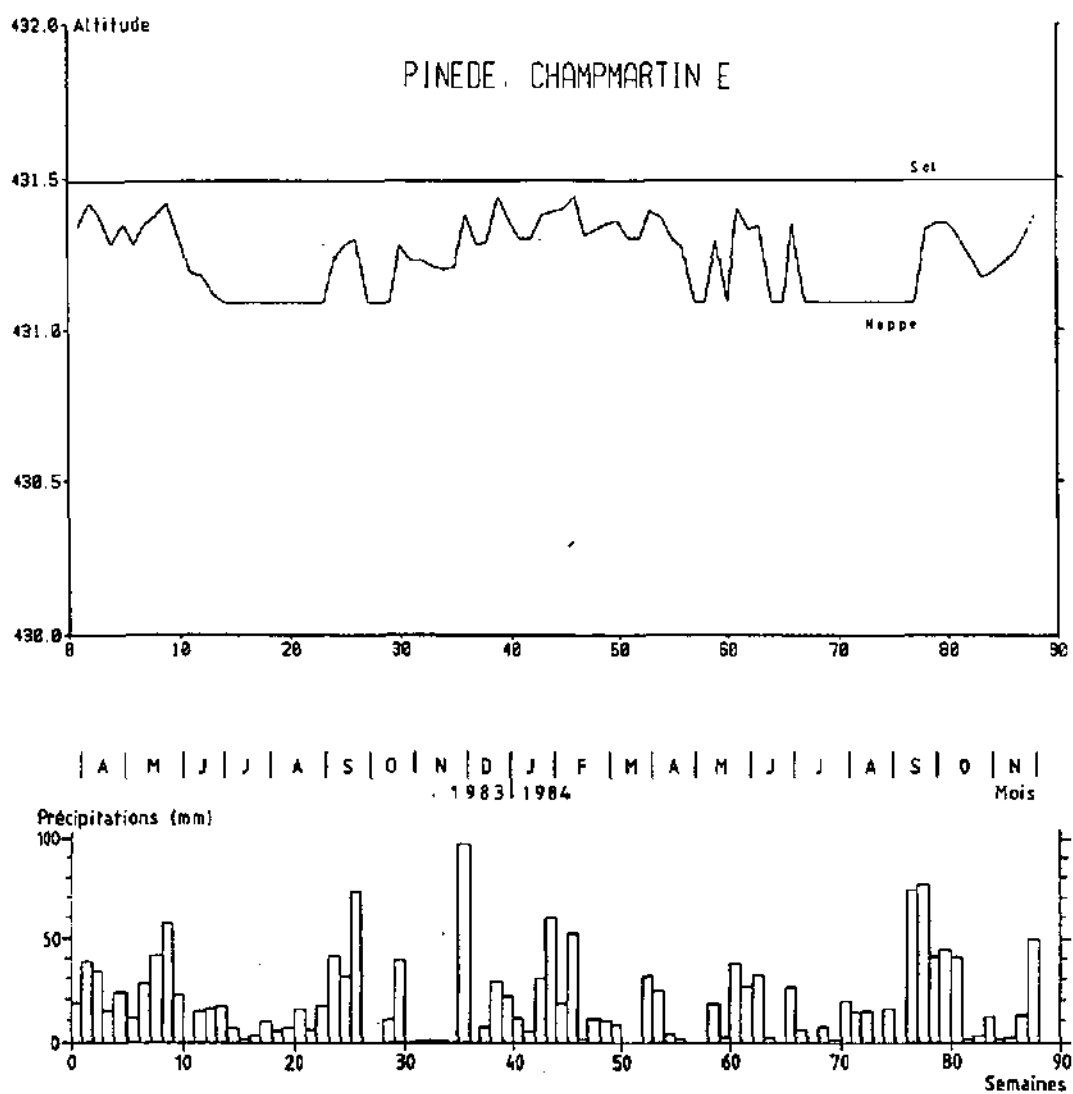


FIGURE 18a: courbes de variation de la nappe

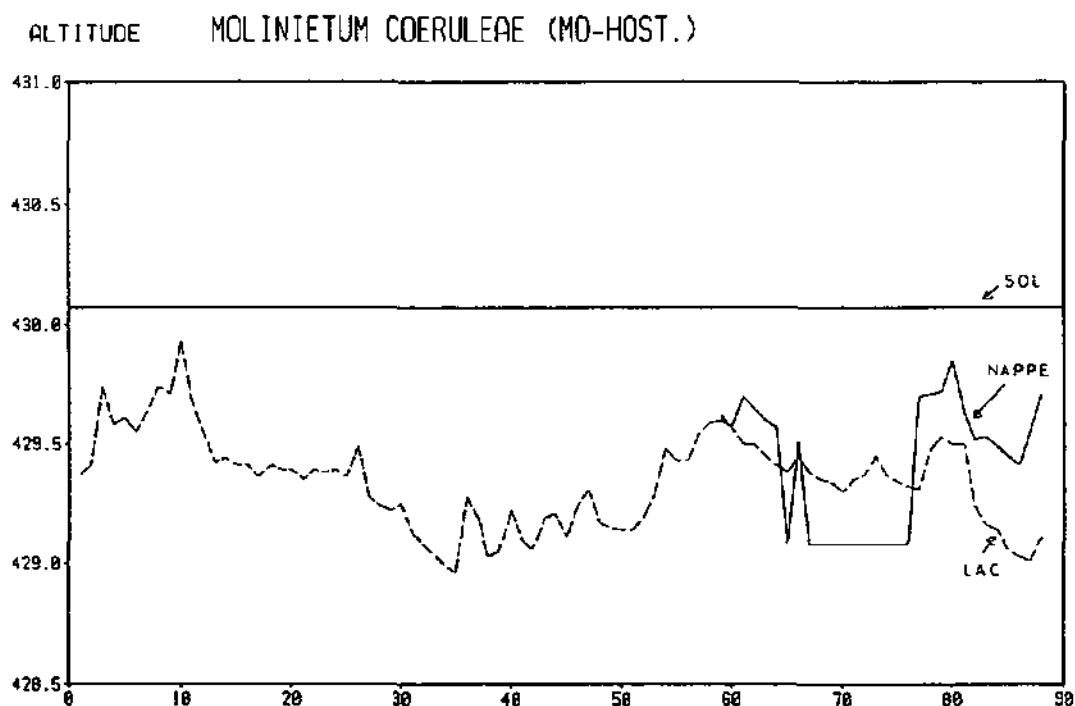
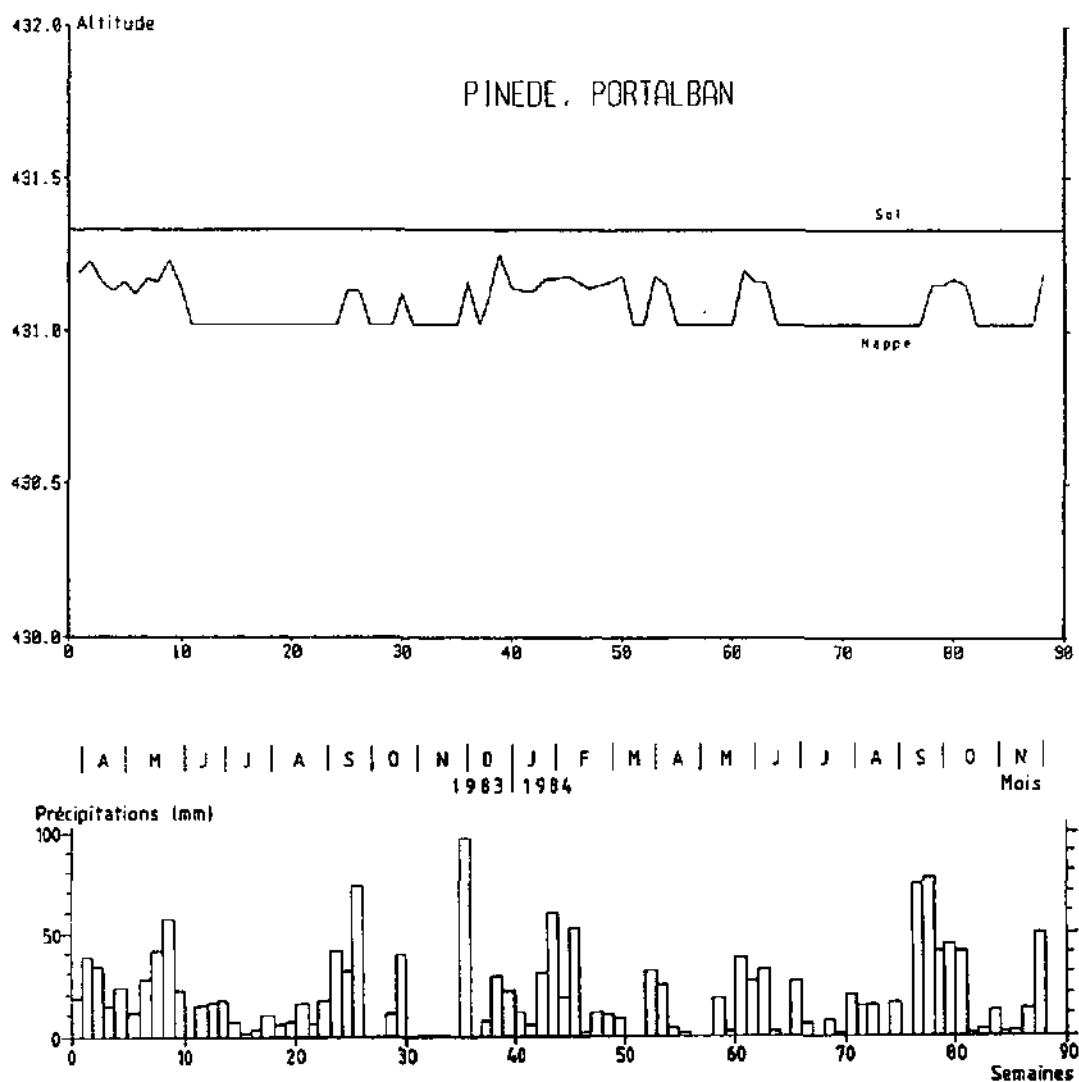


FIGURE 18b: courbes de variation de la nappe
(Molinietum coerulae: extrait de BUTTLER 1987)

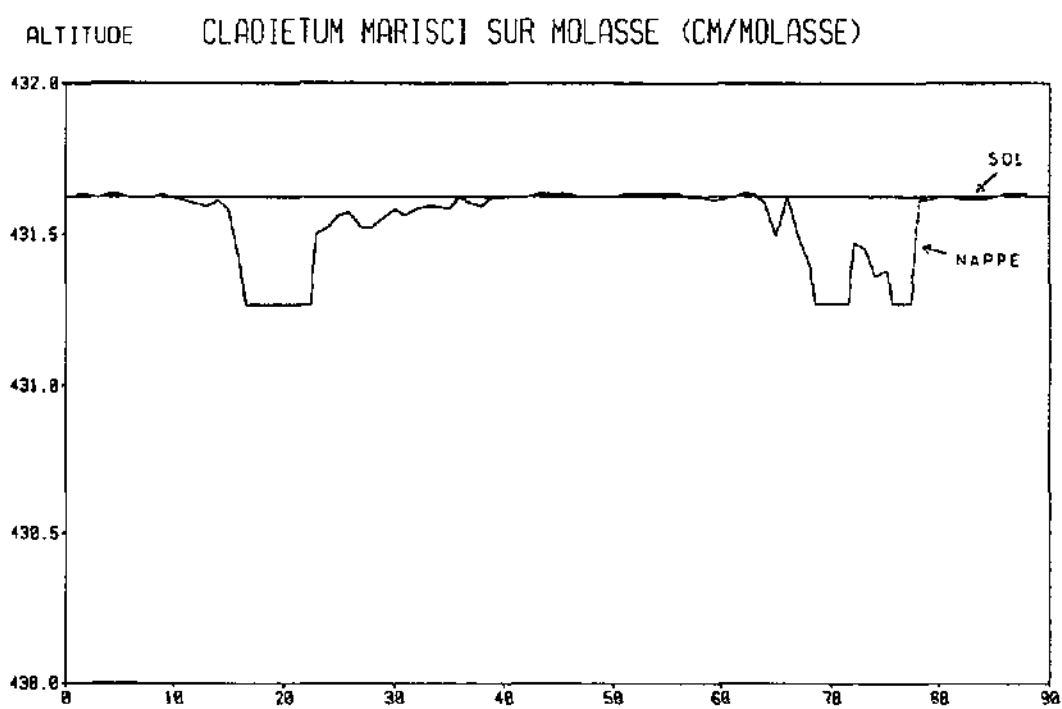
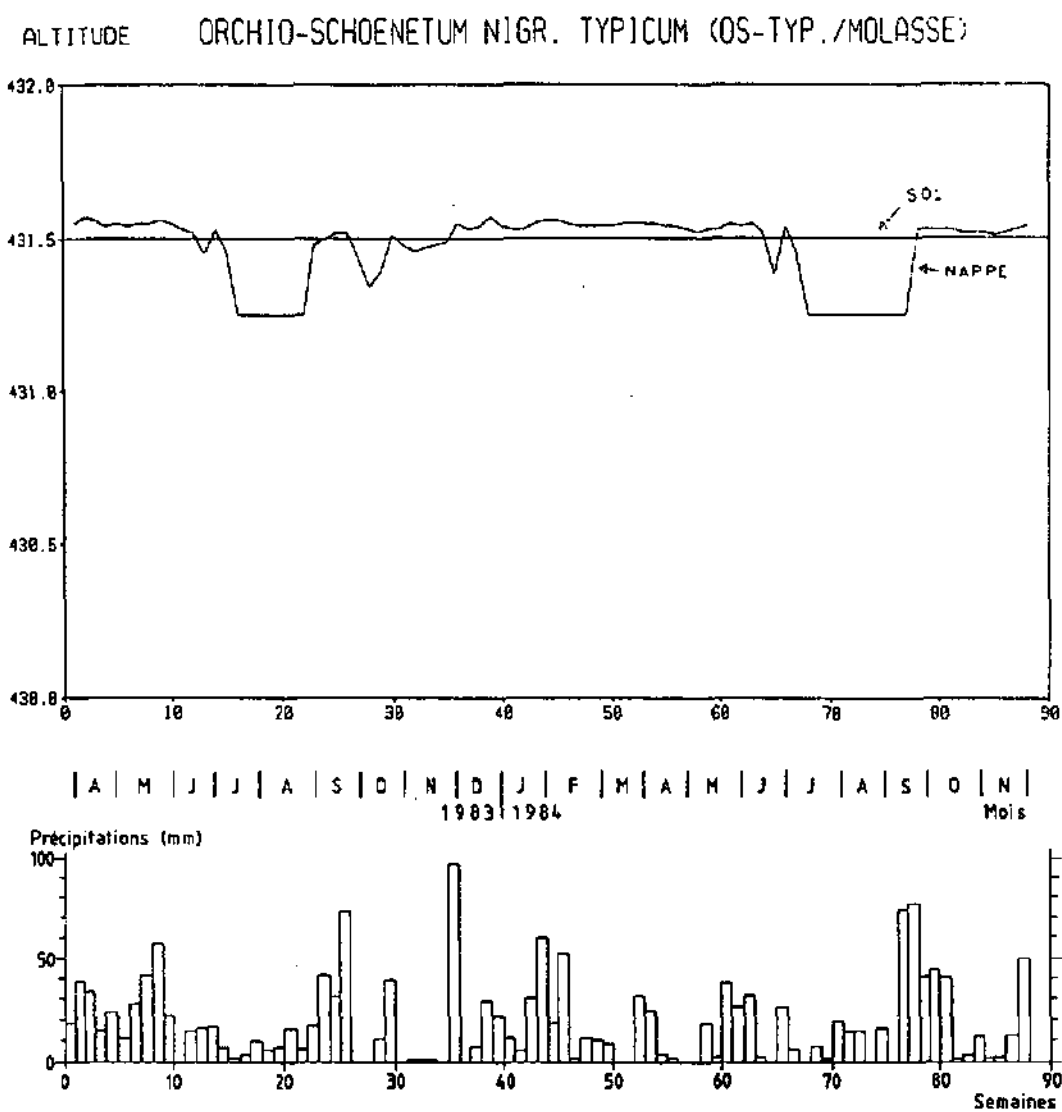


FIGURE 18c: courbes de variation de la nappe
(extraites de BUTTLER 1987)

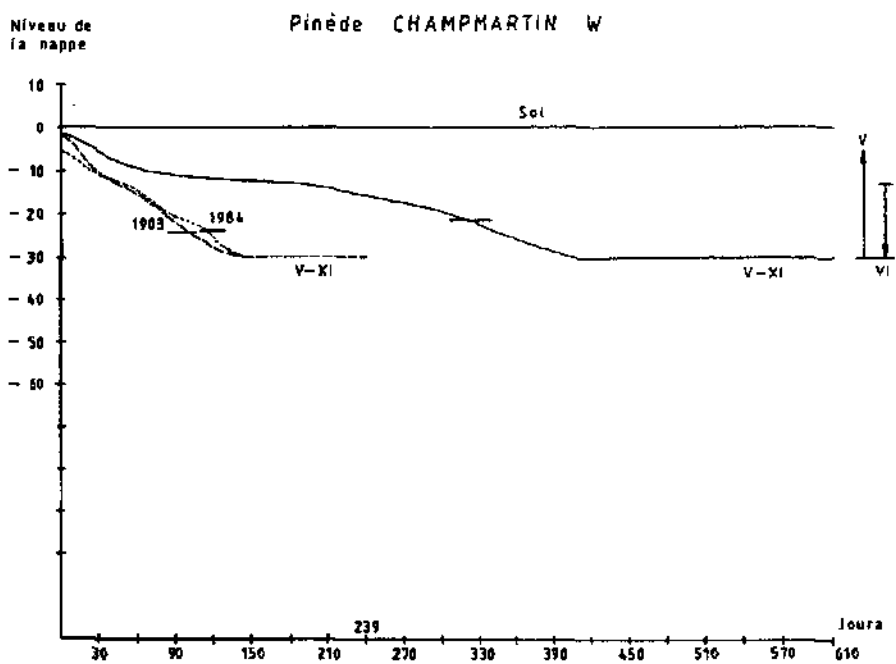
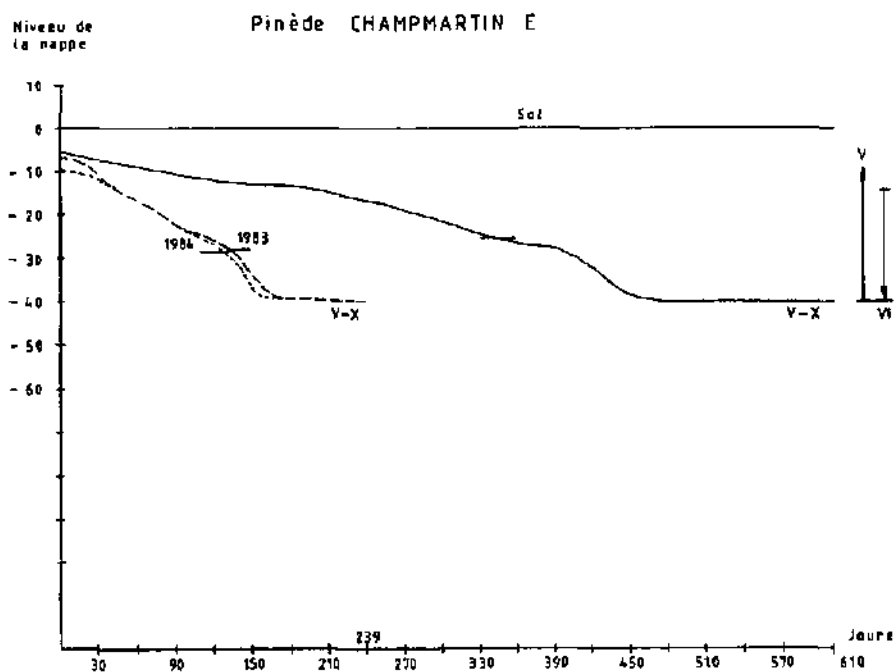


FIGURE 19a: courbes de durée permanente de la nappe

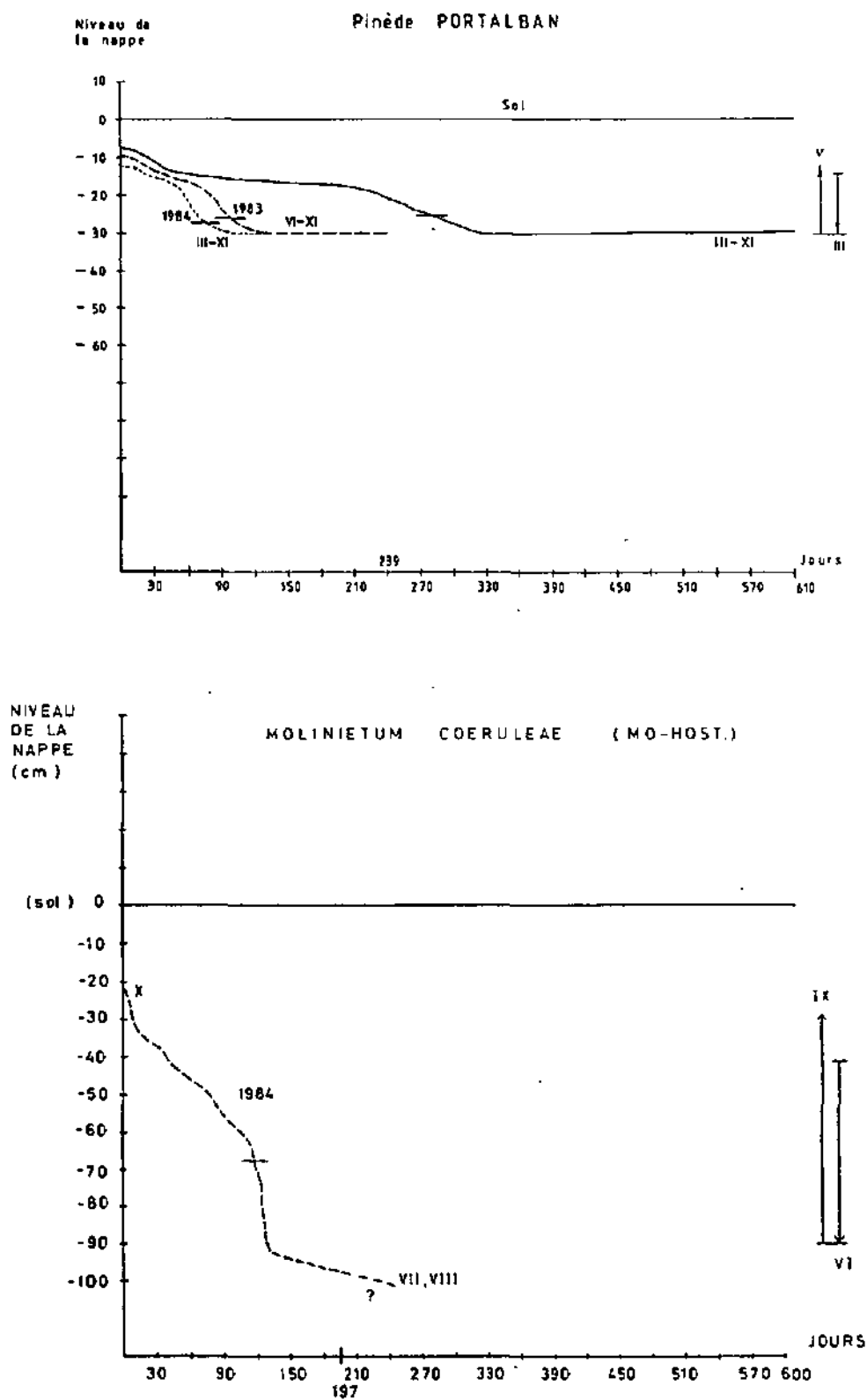


FIGURE 19b: courbes de durée permanente de la nappe
(*Molinietum coeruleae*: extrait de BUTTLER 1987)

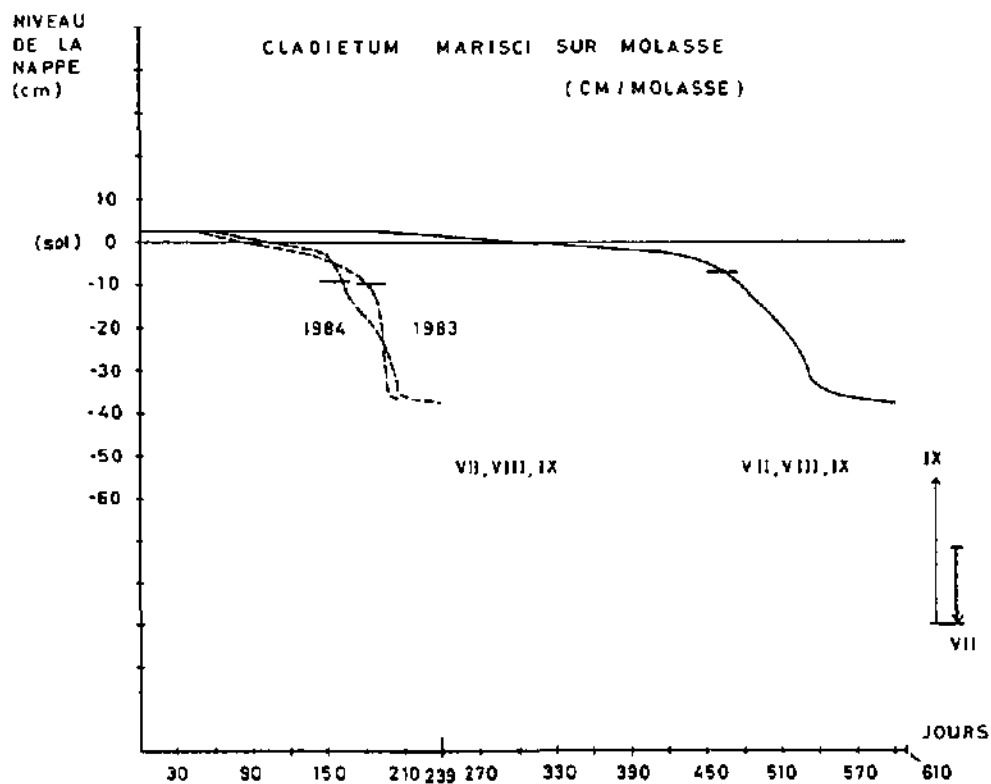
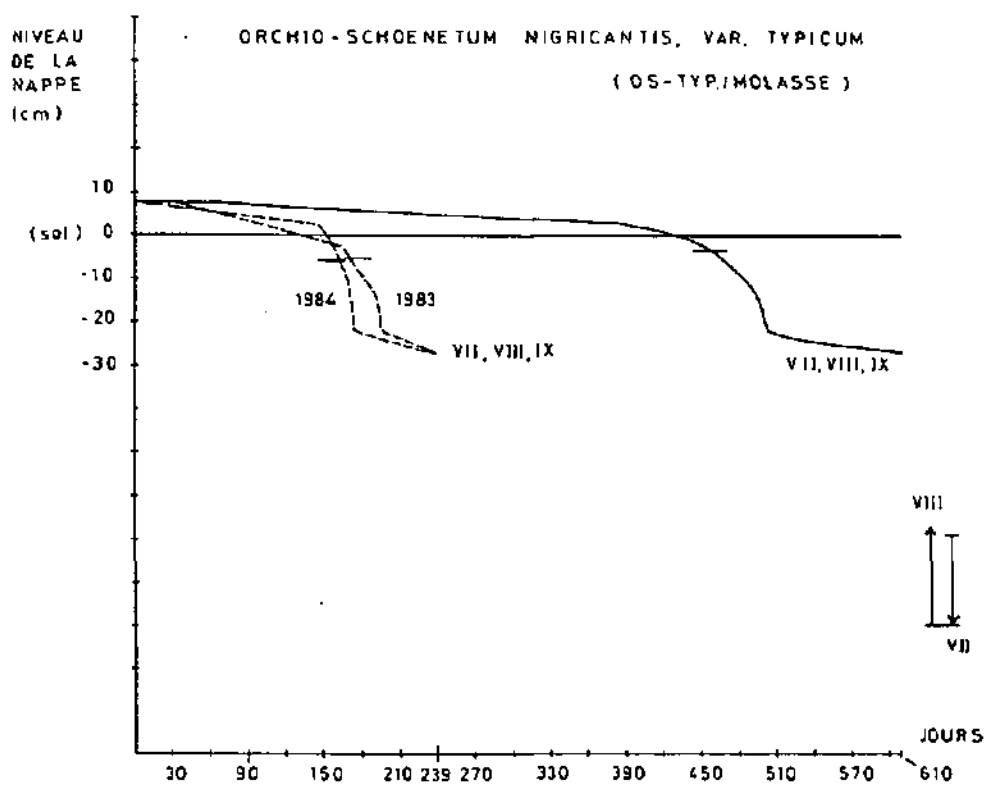


FIGURE 19c: courbes de durée permanente de la nappe
(extraites de BUTTLER 1987)

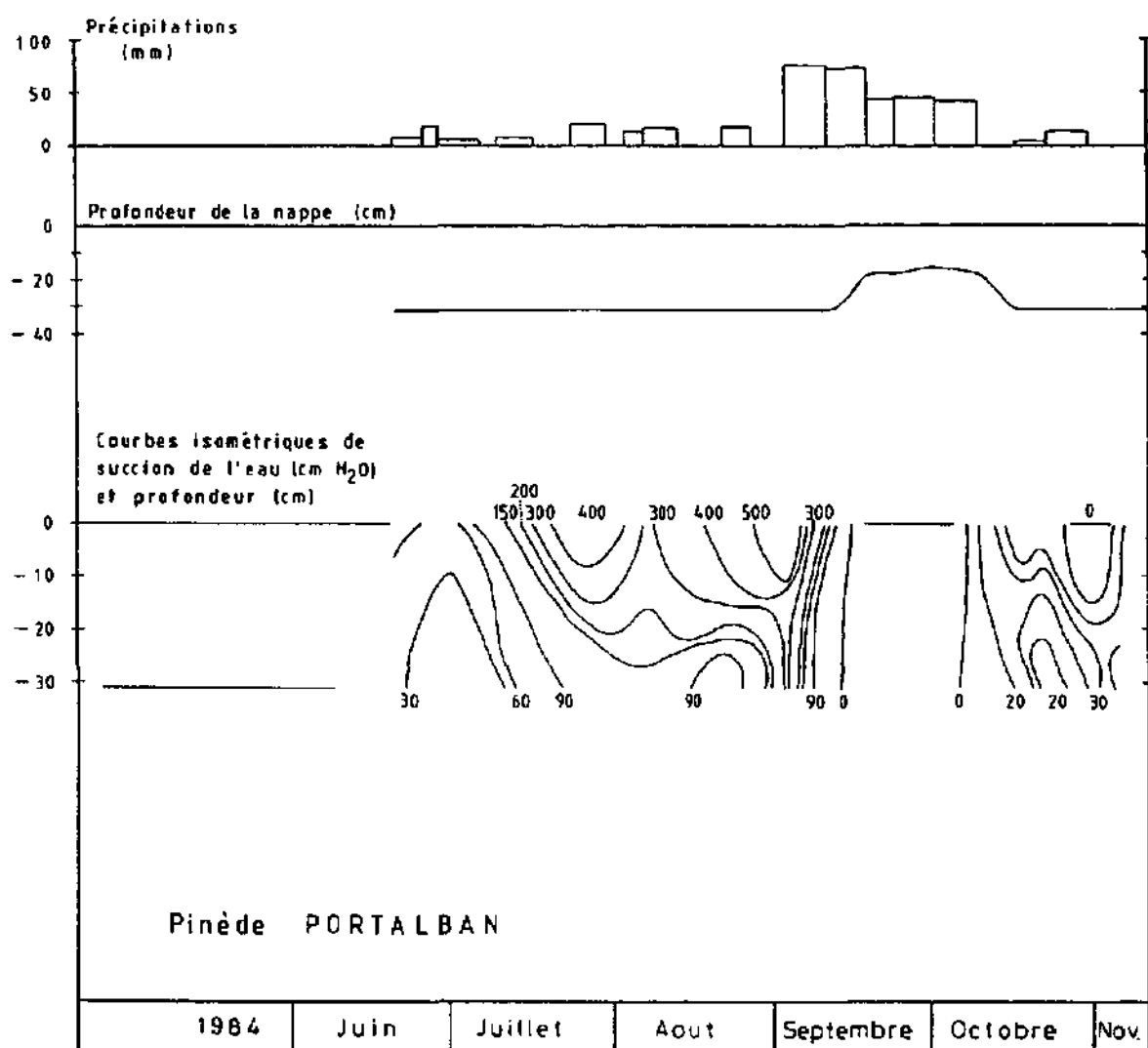


FIGURE 20: succion de l'eau dans le sol.
Station de Portalban, période de végétation 1984

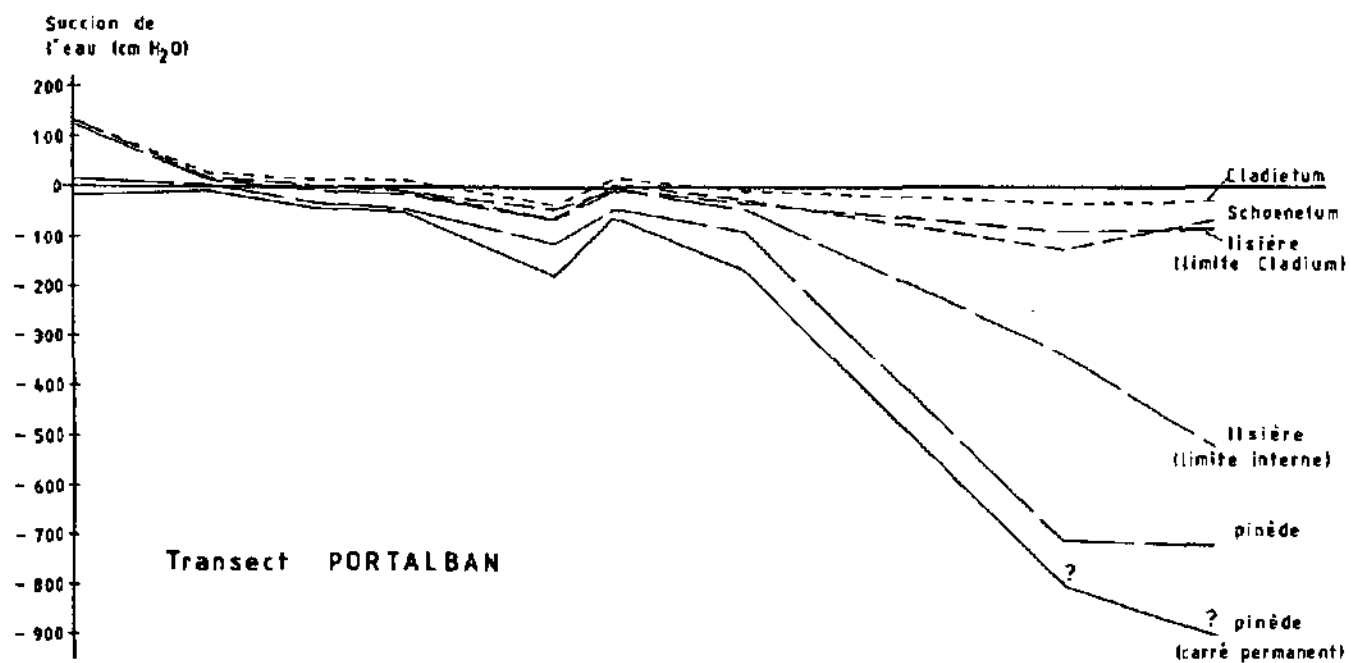
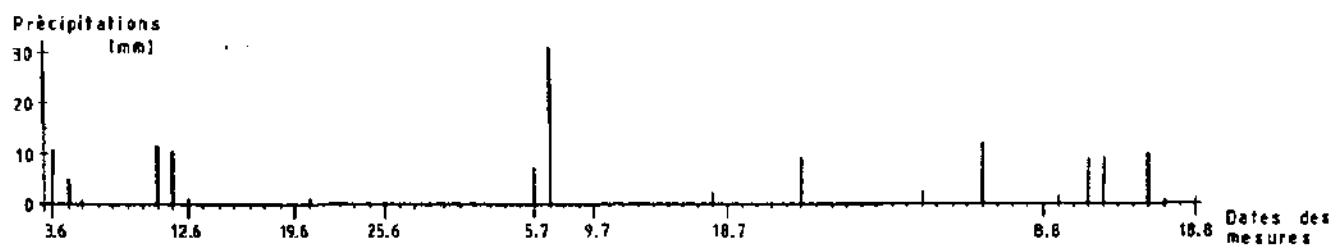
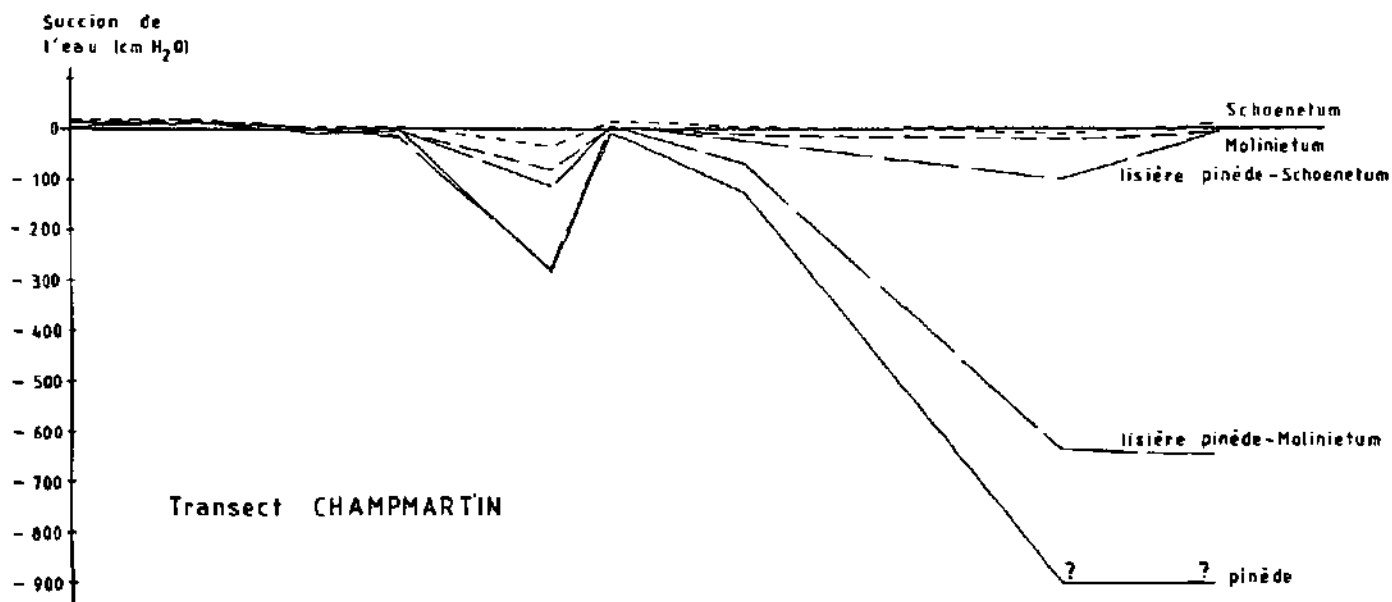


FIGURE 21: succion de l'eau dans le sol.
Transects, période de végétation restreinte 1986

TABLEAU 9: Caractéristiques générales des nappes des pinèdes

Station	PICE			PICW			PIPO		
Année	83-84	83	84	83-84	83	84	83-84	83	84
Nb de jours	610	239	239	610	239	239	610	239	239
Niveau moyen [cm]	-26	-28	-29	-22	-24	-24	-25	-26	-28
Niveau médian [cm]	-22	-26	-27	-20	-28	-25	-28	-29	-30
Niveau max. [cm] mois	-5,3 II	-7 IV	-9,5 V	-2 II	-4 V	-5,4 V	-8 XII	-9,5 V	-13 V
Niveau min. [cm] = secl mois		-40 IV	-40 VIII		-30 VI	-30 XI		-31 VI	-31 XI
Fluctuation hebdom. max. [cm] mois	19 X			23 XI			14 XI		
	21 IX			15 V			12 V		
Fluctuation max. [cm]	35			28			23		
Durée d'assèchement nombre de jours %	167 27	79 33	88 37	236 39	122 51	114 48	309 51	136 57	164 69

83-84 : fin mars 1983 à fin novembre 1984

83 et 84: fin mars à fin novembre 1983 et 1984

PICE: pinède Champmartin est

PICW: " " ouest

PIPO: " Portalban

Niveau moyen : moyenne arithmétique des mesures

Niveau médian: lecture, sur la courbe de durée permanente, du niveau atteint à la moitié de la période de mesure.

7 SOLS

7.1 INTRODUCTION

7.1.1 Généralités

La compréhension fine du déterminisme de la végétation nécessite une étude pédologique détaillée et surtout représentative de la diversité au sein de l'écosystème. L'importance du facteur sol et sa dépendance par rapport aux conditions hydriques générales est rappelée par BUTTLER (1987) pour l'ensemble des sols hydromorphes (selon DUCHAUFOR 1977).

Sur la RSLN, les substrats variés à partir desquels se sont développés les sols appartiennent à 2 catégories principales:

- sédiments meubles plus ou moins profonds, lacustres ou alluviaux;
- socle de molasse imperméable, avec placages morainiques superficiels et irréguliers.

Les pinèdes et unités de contact appartiennent toutes au deuxième système.

Amorcés après la 1ère correction des eaux du Jura (CEJ) il y a environ un siècle, les processus pédogénétiques à l'oeuvre sur la RSLN sont donc très récents. En fait, l'histoire de l'évolution des niveaux du lac telle qu'elle est retracée par MÜLLER (1973) sur la base des travaux de LÜDI (1935) fait ressortir d'importantes variations du plan d'eau durant les quelques siècles précédant la 1ère CEJ (voir fig. 2). Mais surtout on peut constater sur la figure 2 une élévation progressive du niveau qui, d'environ 427,5 m dès 1300 avant notre ère, aboutit à 431,5 m en 1850 (432 m selon les mesures réalisées entre 1817 et 1868, cf. tab. 1). Ces altitudes ont été très épisodiquement dépassées lors des changements du cours de l'Aar vers l'est (cf. 2.3.1). Or les emplacements des pinèdes actuelles sont justement compris entre les cotes 431,14 m et 431,61 m (cf. fig. 3), ce qui implique leur exondation, et avec eux l'essentiel du système sur molasse, durant la majeure partie de la période considérée. Par ailleurs ces alternances de niveau, et particulièrement lors des épisodes où il était compris entre 431 m et 432 m, ont dû remodeler les dépôts lacustres et morainiques par l'action érosive du battement des eaux du lac. En redistribuant une partie du mélange molasse-moraine ainsi que des sols anciens, érosion et sédimentation ont généré l'hétérogénéité actuelle où les surfaces légèrement surélevées du microrelief sont généralement enrichies en éléments glaciaires. Cet enrichissement pourrait aussi correspondre aux portions des placages morainiques qui auraient le mieux résisté à l'action de l'eau.

Il faut noter que nous avons toujours identifié la moraine uniquement grâce à la présence de galets alpins. A défaut d'analyses minéralogiques, les autres descripteurs susceptibles d'apporter cette "signature", tels granulométrie ou teneur en carbonates par exemple, restent difficilement interprétables (voir par ex. PORTMANN 1956 pour les valeurs concernant les moraines du bassin molassique). Ceci est principalement dû au fait que, comme le précisent GRATIER et BARDET (1980) pour le plateau vaudois, il existe tous les degrés de mélange entre molasse remaniée et moraine de fond.

RAZOUNOWSKI (1789) rapporte plusieurs témoignages et livre plusieurs observations qui tous attestent l'existence d'un lac de Neuchâtel autrefois plus grand et dont l'étendue diminue sensiblement. Il décrit la beine en ces termes (II, p. 102): "...il est aisé de reconnaître en suivant les bords du lac de Neuchâtel, qu'il règne tout le long de la rive orientale, entre Yverdon et la Saugue, une lisière de sable presque

continue, qui peut avoir une étendue d'environ un quart de lieus (environ 1 Km) en largeur; l'eau en prend une teinte grise qui tranche sensiblement avec le vert des eaux avoisinantes, et toute cette partie du lac est très peu profonde et fort embarrassée de joncs et de roseaux, de sorte que ces sables qui s'exhaussent chaque année par les inondations annuelles, sans parler des accroissements extraordinaires produits par des débordements accidentels et momentanés après des grandes pluies et par d'autres causes, ces sables, disons-nous qui s'exhaussent continuellement, seront peut-être à sec avant un demi-siècle." Et plus loin: "Le sable des bords du lac, entre Chayre (sic) et Estavayer, et dans beaucoup d'autres endroits, s'élève environ de trois ou quatre pieds au-dessus du niveau de ses plus grandes eaux, et forme des lits distincts entremêlés de beaucoup de moules fluviatiles, couchées à plat ou enfoncées dans celui-ci de diverses manières et en divers sens, brisées ou entières, et des cailloux de roches roulées;...". Il indique ainsi clairement un pied de falaise exondé et la présence de "cailloux de roches roulées" correspondant en fait à du matériel alpin, ainsi qu'il le décrit par la suite (p. 128): "Les bords du lac de Neuchâtel et surtout la rive orientale sont extrêmement intéressants pour l'amateur de lithologie, par la grande beauté et l'abondance des cailloux roulés qu'on y trouve, dont les plus remarquables sont: de belles serpentines,..., des porphyres à fonds de jaspé gris parsemé de parallélipèdes de feldspath opaque blanc,...". Fait curieux, alors qu'il remarque: "Dans les parties du Canton de Fribourg voisines de ce Lac, dans l'intérieur du Pays au bord de la Glâne, nous avons trouvé une masse roulée de quartz pur du poids d'environ une quarantaine de livres,..." il ne signale aucun "bloc erratique" au bord du lac proprement dit. Ces derniers, abondants par endroits, étaient alors probablement immergés.

Quant aux végétaux, hormis joncs et roseaux "actuels", l'auteur mentionne un nombre important de troncs noircis, chênes surtout, ensablés en eau peu profonde le long de la RSLN. Il considère ces restes comme allochtones, c'est-à-dire résultant d'un charriage avec les alluvions des affluents, ce qu'il a pu vérifier dans le cas de la Broye et du lac de Morat. LÜDI (1935) doute de la possibilité de transport sur longues distances d'arbres encore pourvus de racines et couronne. Il propose deux autres hypothèses: soit la chute des arbres directement du bord de la falaise au fur et à mesure de son érosion, soit encore qu'il s'agit de vestiges d'une ancienne forêt riveraine!. Toute trace ayant aujourd'hui disparu, il conclut tout naturellement à l'impossibilité de se prononcer.

En fin de compte, si le développement des sols actuels entre les altitudes 431-432 m a bien débuté il y a cent ans, c'est probablement à partir de substrats déjà modifiés par des processus pédogénétiques antérieurs, du moins pour le système molassique. Une hypothèse qui mériterait d'être éprouvée au moyen d'études plus détaillées, notamment de la matière organique (voir cependant GOBAT, à paraître), de la minéralogie, de traces diverses (microstructures, macrorestes,...).

7.1.2 Les sols des pinèdes

Nous avons déjà mentionné au chapitre végétation les descriptions assez homogènes des différents auteurs concernant les types de sols du Molinio-Pinetum (cf. 5.2.1). Il s'agit généralement de rendzines marneuses sur molasse, et seul KUHN (1967) parle de pararendzine (au sens de KUBIENA 1953) en précisant que jusqu'alors cette catégorie avait été décrite en tant que rendzine dans la littérature suisse, où la rendzine sur calcaire de KUBIENA était nommée sol humique carbonaté (Humuskarbonatboden). Plus récemment, GRATIER et BARDET (1980) précisent: le terme de rendzine peut être étendu à tous les sols superficiels sur roche-mère calcaire, y compris les marnes et les dépôts riches en sables (grès molassique, fluvioglaciaire, dépôts morainiques: il s'agit dans ce cas de pararendzines au sens de W. KUBIENA et E. MÜCKENHAUSEN).

A l'exception d'un cas (voir 7.2.5), les sols des pinèdes de la RSLN doivent être rattachés au type pararendzine à pseudogley. Ils appartiennent donc à la classe des sols calcimagnésiques dont le profil type est défini par un blocage

de l'humification à un stade précoce par le carbonate de calcium (calcaire actif), d'où une forte incorporation d'humus peu évolué dans le profil; ils relèvent encore de la sous-classe des rendzines, sols calcimagnésiques humifères à profil AC (DUCHAUFOR 1977). La pararendzine, dont le statut dans la littérature n'est pas toujours distingué de celui des rendzines (MÜCKENHAUSEN 1985), se différencie pourtant de ces dernières par l'importance de la fraction sableuse libérée par altération d'un substrat de type dolomitique ou calcaire gréseux. Il en résulte une diminution de la proportion des complexes humiques stabilisés par les carbonates, et par suite une couleur moins foncée ainsi qu'une structure grumeleuse moins affirmée et moins stable (DUCHAUFOR 1977).

Pour les auteurs allemands (REHFUESS 1981), les pararendzines sont notamment répandues "...auf carbonathaltigen, fluviatilen oder fluvioglazialen Schottern..., auf Kalksandsteinen und sandigen bis tonigen Mergeln...", ce qui englobe parfaitement les conditions molassiques avec ou sans moraine de la RSLN.

Les pararendzines se distinguent ainsi des rendzines par une plus grande proportion de silicates et quartz grossiers dans la fraction minérale, et par une porosité généralement élevée. Il en résulte une décarbonatation plus rapide qui libère un résidu non carbonaté plus important et davantage enrichi en sables et limons. Dans ces conditions la brunification peut s'amorcer elle aussi plus rapidement, accompagnée d'un lessivage des argiles dès que le pH descend au-dessous de 7 (REHFUESS 1981). Le même auteur caractérise encore l'horizon Ah typique des pararendzines par une saturation en calcium, une bonne activité biologique, des réserves en azote, phosphore et potassium en général élevées. Par contre fer et manganèse sont difficilement disponibles en milieu alcalin, ce qui peut se traduire par des chloroses à l'égard d'essences sensibles (dont le pin). Enfin les pararendzines superficielles s'assèchent rapidement, diminuant d'autant la capacité de croissance des feuillus, de telle sorte qu'en climat pauvre en précipitations seuls les pins parviennent à y subsister.

Quant au qualificatif de pseudogley, il implique la présence d'une nappe temporaire d'origine pluviale. En principe ce caractère temporaire se traduit en saison sèche par une réoxydation, visible sous forme de taches rouilles, de l'ensemble du fer qui avait été mobilisé en présence d'une nappe plus ou moins réductrice. En fait, comme le constate BUTTLER (1987), les pseudogleys des marais de la RSLN restent très discrets, probablement à cause de la jeunesse des sols et de la nature peu agressive des nappes neutro-alcalines. Cette tendance à la discrétion est encore plus marquée sous les pinèdes. En effet, toutes les pararendzines étudiées ici sont caractérisées par la présence d'une nappe hivernale disparaissant rapidement en été, mais pouvant ressurgir de manière fugace en cas de pluies estivales abondantes (cf. 6.2.2). Il se crée de ce fait un pseudogley véritablement peu marqué, humifère, transition entre l'horizon organo-minéral Ah et la molasse altérée imperméable sous-jacente.

Bien que le mélange entre molasse remaniée et moraine génère une grande variété texturale (voir fig. 22), diversité d'ailleurs déjà remarquée lors de l'analyse piézométrique des stations (cf. 6.2.1 et fig. 17), les profils superficiels des pinèdes restent généralement filtrants. Les mesures de tensiométrie indiquent d'ailleurs des valeurs de succion qui sont les plus élevées de la RSLN (cf. 6.3). Pour la végétation, cela se traduit par une nécessaire adaptation à des conditions très contrastées, hydromorphes en hiver et au printemps, fortement voire durablement asséchées durant l'été et une partie de l'automne.

Enfin la séquence des pararendzines présentées met en évidence différents degrés d'évolution des humus: hydromull, mulls carbonaté et calcique, moder, et même mor calcique sous épicea (cas qui sera décrit par GOBAT, à paraître).

7.2 DESCRIPTION DES PROFILS ET ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES

Avant de décrire les profils de manière détaillée, il y a lieu de fournir quelques précisions d'ordre méthodologique:

- selon HOWARD (1965), le facteur de conversion C organique - matière organique de 1,72 est trop faible dans la majorité des cas, notamment pour les mulls forestiers où cette valeur peut être comprise entre 1,97 et 2,07. Nous avons conservé un coefficient de 1,7, et donc un taux de matière organique qui pourrait être systématiquement sous-évalué de 15 %, ceci afin de garantir une comparaison objective avec l'ensemble des autres milieux. Quoi qu'il en soit, cette estimation assez approximative peut toujours être délaissée au profit d'une interprétation basée sur la carbone organique, valeur réellement mesurée (BAIZE 1988);
- l'acidité d'échange n'a pas été mesurée, les sols de la RSLN étant toujours saturés en calcium. A posteriori on peut constater que l'existence de 2 sols décarbonatés aurait peut-être justifié cette analyse;
- la détermination du % grossier à la base des profils, dans une molasse altérée qui s'effrite facilement, dépend fortement de la procédure de préparation du sol ainsi que de la durée du séchage à l'air, voire de la teneur en argile. Les échantillons ont tous été soumis à un traitement identique, à savoir une "friction" brève et modérée au pilon directement sur le tamis de 2 mm. Les résultats doivent toutefois être considérés comme très indicatifs!
- en raison du caractère très peu marqué des pseudogleys, les taches d'oxydation ne figurent pas sur les schémas des profils, excepté pour Autavaux W.

La synthèse des données relatives aux profils est fournie en fin de chapitre: compositions granulométriques sur les figures 22 et 23, analyses physico-chimiques dans les tableaux 10 et 11. La figure 24 et le tableau 12 présentent l'essentiel des données concernant le transect de Champmartin (cf également fig. 15 et 21). Le tableau 13 enfin regroupe quelques descripteurs physico-chimiques choisis pour les unités du modèle de succession jusqu'à la pinède.

7.2.1 Pararendzine à pseudogley, à hydromull

A) Conditions d'échantillonnage

Date: 14.12.1983
No du profil: 20
No des échantillons: S00080 - S00082

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves d'Autavaux (W)
Coordonnées: 556.840/191.100
Altitude: 431,14

Topographie: Replat en pied de falaise
 Roche-mère: Molasse
 Végétation: Molinio-Pinetum (R19), y compris variante à Hippophae rhamnoides (R20)

C) Description du profil

Prof. Caractères

env. inexistante (1/2 cm)

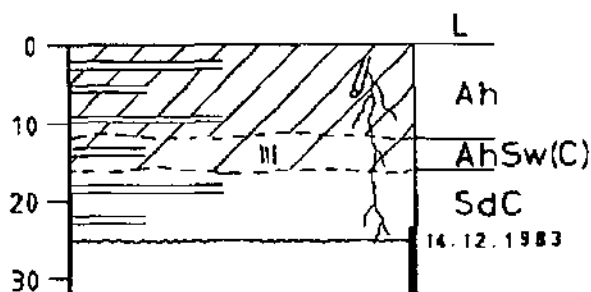
0-12 Horizon organo-minéral de type hydromull, à couleur brune s'éclaircissant vers le bas. Texture argilo-limoneuse. Structure grumeleuse, devenant fondue avec la profondeur. Pas de squelette. Racines fines 3/5, grosses 1/5. Forte effervescence à HCl. Transition diffuse.

12-16 Horizon de transition bariolé, passant de brun clair à ocre, avec taches. Texture argilo-limoneuse. Structure fondue à polyédrique. Racines fines 1-2/5. Forte effervescence à HCl. Transition diffuse.

16-25 Molasse altérée bariolée, de texture limoneuse fine-argileuse. Structure polyédrique. Quelques racines fines (1/5).

>25 Molasse dure en place, imperméable (non récoltée).

Autavaux W



D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof. cm	No éch.	Munsell	> 2mm %	SG %	SM %	SF %	LG %	LF %	A %	Eau %	P.feu %	H.O. %	C org. %	N tot. %	C/N
Ah	12	80	10YR5/3	39,6	,4	3,2	4,4	,7	40,4	50,9		10,1	9,3	5,39	,30	18,0
AhSw(C)	16	81	10YR6/4	28,4	,2	5,6	1,8	9,3	40,9	42,3		3,7	2,2	1,30	,11	11,8
SdC	25	82	2.5Y6/4	55,0	2,6	3,2	5,7	16,2	48,8	23,5		1,7	5,2	3,00	,04	

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 %	Ta %	Fe MJ %	Al Ta %	Al MJ %	NH4-N mg/100g	NO3-N mg/100g	P205 %
Ah	7,8	5,9	15,0	35,13	3,40	,44	,22	39,2	1,11	11,05	,31			6,30	5,29	,21
AhSw(C)	7,9	8,8	25,0	24,15	2,78	,29	,19	27,4	,61	8,98	,22					,18
SdC	8,2	7,0	22,9	20,96	2,95	,25	,18	24,3	,23	7,78	,17					,22

E) Remarques générales

- Il s'agit du premier profil de type pararendzine, dont la série sera décrite selon un gradient d'hydromorphie décroissant. Ce premier cas est en outre le seul à être dépourvu de moraine (du moins de galets alpins identifiables in situ).

F) Caractères physiques

a) Grossier

- Entre 30 et 40 % dans les horizons humifères. Cette proportion reste très importante dans tout le profil et semble caractériser l'ensemble du site d'Autavaux, puisqu'il en va de même pour la pinède voisine (7.2.5).
- Toutefois des valeurs aussi élevées, maximales pour la RSLN, nous paraissent difficilement explicables par la seule variation de nature de la roche-mère, et ce d'autant que le présent profil est dépourvu de squelette apparent sur le terrain. Comme ces valeurs coïncident avec un taux d'argile également très élevé, il se pourrait qu'une partie du refus au tamis de 2 mm, constituée d'argile fortement durcie à l'air, ait été incluse à tort dans la fraction grossière.

b) Texture

- La texture est argilo-limoneuse très fine dans la partie supérieure du profil, et limoneuse fine-argileuse au contact de la molasse altérée. Cette finesse favorise la formation de l'hydromull, à structure grumaleuse-fondue.
- Les pinèdes ne sont jamais développées directement sur le sable lacustre. Elles présentent toutes, sauf à Portalban, une texture plus fine que celles des marais (marisque exceptée) ou forêts feuillues, que ces groupements soient sur molasse ou non (cf. fig. 22).

G) Caractères chimiques

a) Matière organique

- Les pararendzines de la RSLN ont une teneur en matière organique assez élevée dans les horizons humifères, qui oscille entre 9,3 % (cas présent) et 13,6 % (Portalban).
- Le rapport C/N est ici de 18 en surface, ce qui correspond également au seuil inférieur des valeurs qui caractérisent les pararendzines. Les hydromulls ou mulls décrits sous pinède montrent des C/N légèrement supérieurs (entre 18 et 21) à ceux des forêts feuillues à mull (entre 15 et 17, BUECHE, à paraître). Malgré une activité biologique comparable, cette différence est significative et certainement déterminée par l'origine du matériel végétal (litière améliorante plus riche en azote pour les feuillus).

b) pH et calcaire

- Les pH sont alcalins, et la teneur en calcaire total très élevée (15 à 25 %). On observera pour d'autres profils une amorce de décarbonatation, qui peut être relativement rapide dans ces matériaux (Rehfuess, 1981).
- Environ 30 à 40% du calcaire est sous forme active, et cette proportion assez importante se retrouve dans toutes les pararendzines, à l'exception de Portalban.

c) Bases échangeables

- Le sol est bien garni en bases échangeables (39 méq/100g en surface).
- Les rapports Ca/Hg et Ca/K avoisinent respectivement 10 et 80, valeurs faibles relativement à l'ensemble des sols de la RSLN. Ces ordres de grandeur caractérisent en fait le milieu molassique enrichi en Mg et K, y compris les marais, ainsi que les tourbes en formation (BUTTLER 1987).

d) Formes du fer

- Le fer Tamm est très faiblement représenté, alors que le fer HJ est abondant dans tout le profil. Interprété globalement, le rapport entre ces deux formes traduit l'influence combinée de l'origine du matériel minéral (par exemple richesse de la molasse en Fe cristallisé), du degré d'hydromorphie (Fe amorphe en milieu réduit, oxydé en milieu aéré), du degré d'évolution de la matière organique (liaison Fe - M.O. dans les horizons organo-minéraux). De ce point de vue, l'ensemble du système molassique est caractérisé par de faibles valeurs du rapport Tamm/MJ, quels que soient les horizons considérés. Le moder de la pinède voisine fait naturellement exception (cf. 7.2.5).

e) Azote minéral

- Les valeurs sont les plus élevées pour les pinèdes.
- Les moyennes respectives pour NH₄-N et NO₃-N, à l'exclusion des tourbes, sont de 5,1 et 4,2 pour les pinèdes, 6 et 6,1 pour les forêts feuillues, 10,1 et 7,9 pour les marais. Toutes les pararendzines se distinguent donc par de faibles teneurs en azote minéral, le minimum étant atteint dans le sol à acidification superficielle en ce qui concerne les nitrates (cf. 7.2.5).

7.2.2 Pararendzine à pseudogley, à mull carbonaté

A) Conditions d'échantillonnage

Date: 8.3.1983
No du profil: 9
No des échantillons: S00038 - S00039

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves de Champmartin Est (VD)
 Coordonnées: 565.720/198.870
 Altitude: 431.49

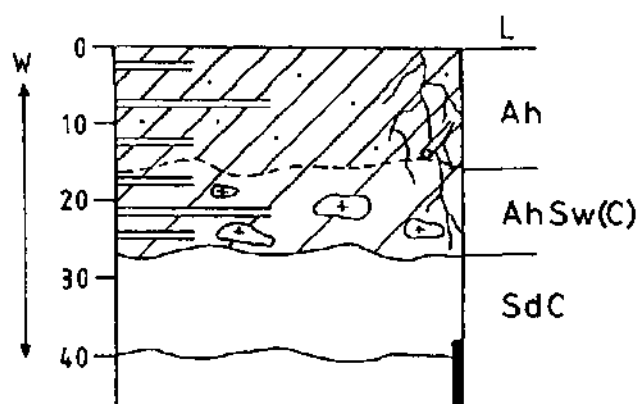
Topographie: Léger dôme en pied de falaise
 Roche-mère: Molasse bariolée recouverte d'un placage morainique superficiel
 Végétation: Molinio-Pinetum, variante à *Fraxinus excelsior* (R17)

C) Description du profil

Prof. Caractères

env. inexistante (1 cm).

Champmartin E



0-16 Horizon organo-minéral de type mull carbonaté, brun foncé. Texture limono-argileuse, présentant des grains de quartz bien visibles. Structure grumeleuse; bonne activité biologique. Racines de toutes tailles bien représentées. Effervescence à HCl moyenne à forte. Transition diffuse.

16-27 Horizon de transition organo-minéral, de texture limono-argileuse. Structure peu nette. Présence de gros galets alpins limitant la pénétration des racines principales. Forte effervescence à HCl. Limite nette.

27-40 Molasse bariolée altérée, friable, de structure lamellaire. Limite nette (non récoltée).

>40 Molasse dure en place, imperméable (non récoltée).

D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof. cm	No éch.	Munsell	> 2mm %	SG %	SM %	SP %	LG %	LF %	A %	Eau %	P.feu %	M.O. %	C org. %	N tot. %	C/N
Ah	16	38	10YR3/3	1,2	4,9	19,8	4,1	6,2	34,6	30,5	34,9	10,6	9,9	5,76	,30	19,2
AhSw(C)	27	39	10YR4/3	16,3	5,3	15,3	3,4	7,6	38,4	30,0	25,3	4,6	3,8	2,22	,14	15,9

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 Ta ‰	Fe MJ ‰	Al Ta ‰	Al MJ ‰	NH ₄ -N mg/ 100g	NO ₃ -N mg/ 100g	P ₂ O ₅ %
Ah	7,2	2,6	6,8	17,17	4,49	,25	,08	22,0	1,13	9,53	,23	,50	4,18	3,72	,22
AhSw(C)	7,8	4,5	13,6	20,01	4,29	,22	,10	24,6	1,00	10,13	,13	,53			,20

g) Remarques générales

- Ce profil débute la série des humus de type mull. Le sol est moins hydromorphe que le précédent, avec une texture à peine plus grossière (limono-argileuse).
- Son étude est également intéressante à titre de comparaison avec le suivant, sis à quelques dizaines de mètres, sous une pinède quelque peu différente au point de vue végétation.

F) Caractères physiques

a) Grossier

- De 1 à 16%, avec la présence de gros galets alpins à la base de l'horizon humifère.

b) Texture

- De type limono-argileuse, elle contient tout de même une proportion assez importante de sables, moyens surtout (24 à 29 % au total). Ceci la différencie de la suivante, où les sables sont absents (moins de 3 %).
- Cette texture est très favorable à l'établissement d'un complexe argilo-humique de type mull actif.

G) Caractères chimiques

a) Matière organique

- Le rapport C/N, compris entre 19 en surface et 16 à 20cm, est typique d'un mull sous pinède (cf. tab. 10).

b) pH et calcaire

- Les pH sont toujours alcalins, mais en légère baisse (7,8 à 7,2 en surface) par rapport aux précédents, baisse qui sera encore confirmée dans le profil suivant (7,1).
- Ces valeurs sont en accord avec l'effervescence à HCl, qualifiée ici de moyenne à forte, forte dans le précédent et très faible dans le suivant. Les analyses du calcaire total vont dans le même sens. Un tableau relatif à ces valeurs liées à la décarbonatation est établi sous 7.2.5.

c) Bases échangeables

- La somme des bases est assez faible (22 méq/100g), induite principalement par une baisse des valeurs du calcium.
- Avec des valeurs respectives de 4 et 69 en surface, les rapports Ca/Mg et Ca/K sont encore inférieurs aux précédents.

d) Formes du fer

- Les valeurs sont dans la moyenne des pinèdes.

e) Azote minéral

- Le rapport entre NH₄-N et NO₃-N est équilibré (1,1), avec toutefois des valeurs absolues très faibles, les plus faibles non seulement des pinèdes mais de toute la RSLN.
- Pour les nitrates, une part du phénomène pourrait être imputée à un entraînement par drainage latéral, drainage allant de pair avec la décarbonatation évoquée plus haut.

7.2.3 Pararendzine à pseudogley, à mull calcique

A) Conditions d'échantillonnage

Date: 8.3.1983
No du profil: 8
No des échantillons: S00034 - S00035

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves de Champmartin W (VD)
Coordonnées: 565.660/198.810
Altitude: 431.61

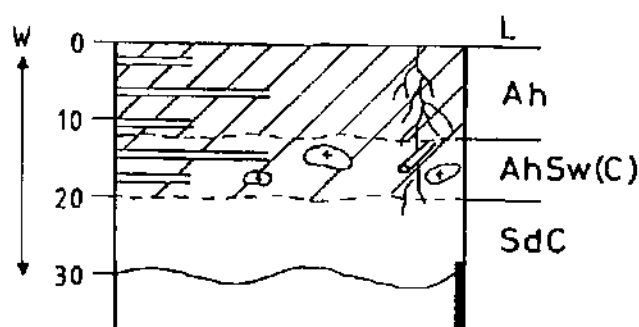
Topographie: Léger dôme en pied de falaise
Roche-mère: Molasse bariolée recouverte d'un placage morainique superficiel.
Végétation: Molinio-Pinetum, variante à *Alnus glutinosa* (R16)

C) Description du profil

Prof. Caractères

env. inexistante

Champmartin W



0-12 Horizon organo-minéral de type mull calcique, brun foncé. Texture limono-argileuse fine. Structure grumeleuse devenant fondue vers le bas. Bonne activité biologique. Racines de toutes tailles (4/5). Très faible effervescence à HCl. Transition diffuse.

12-20 Horizon de transition organo-minéral, de texture limoneuse fine argileuse. Structure fondue-polyédrique. Galets alpins vers 15 cm, dans un plan horizontal à la surface duquel sont concentrées les racines principales. Effervescence moyenne à HCl. Transition diffuse.

20-30 Molasse bariolée altérée, de structure feuilletée (non récoltée). Limite nette

>30 Molasse bariolée en place, imperméable (non récoltée)

D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof. cm	No éch.	Munsell	> 2mm %	SG %	SM %	SF %	LG %	LF %	A %	Eau %	P.feu %	M.O. %	C org. %	N tot. %	C/N
Ah	12	34	10YR3/2	,0	,1	1,0	1,1	14,3	52,6	30,9	44,1	12,4	11,6	6,72	,36	18,7
AhSw(C)	20	35	5YR4/3	25,7	,3	1,5	1,1	15,3	56,1	25,7	35,2	7,7	7,7	4,50	,23	19,6

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 Ta ‰	Fe MJ ‰	Al Ta ‰	Al MJ ‰	NHA-N mg/ 100g	NO3-N mg/ 100g	P2O5 %
Ah	7,1	1,9	3,7	26,20	5,39	,36	,36	32,3	1,18	10,53	,19	,48	5,35	4,81	,29
AhSw(C)	6,9	2,4	5,6	22,90	4,70	,21	,27	28,1	1,09	12,05	,22	,67			

E) Remarques générales

- Toutes les remarques faites pour l'ensemble des pararendzines s'appliquent à ce profil. La comparaison avec le précédent, situé à quelques dizaines de mètres, illustre bien une diversité stationnelle parfois difficile à saisir au seul regard du couvert végétal.
- Un mor sous épicea a été décrit dans le même carré permanent. Sa présentation est prévue dans le cadre d'un travail de synthèse sur la matière organique de la RSLN (GOBAT, à paraître).

F) Caractères physiques

a) Grossier

- 26 % à la base du Ah, formé de galets alpins disposés dans un plan horizontal, à l'image du profil précédent.

b) Texture

- Les sables, pratiquement disparus, sont ici remplacés par des limons, fins surtout. Il en résulte une texture limono-argileuse fine et limoneuse fine-argileuse, donc un peu plus fine que précédemment (limono-argileuse).

G) Caractères chimiques

a) Matière organique

- Ce profil est humifère, avec un C/N semblable au précédent. Les valeurs d'azote et de carbone sont un peu supérieures, mais sans que cela n'affecte leur rapport. La différence entre les deux stations n'est pas d'ordre "activité biologique".

b) pH et calcaire

- En revanche, la différence se voit au niveau du pH, plus bas dans ce cas (7,1 et 6,9 contre 7,2 et 7,8), et aux teneurs en calcaire total et actif, également plus faibles. Ce profil est plus décarbonaté que le précédent, ce qui avait déjà été noté à la description.
- La modification texturale (diminution de la porosité, donc du drainage) y est en apparente contradiction avec une décarbonatation un peu plus avancée. Les pH, teneurs en calcaire actif et total par horizon ainsi que l'observation de gangues de réprécipitation de CaCO_3 ne laissent pourtant aucun doute quant au processus en cours. Aussi la différence actuelle est-elle probablement due à une teneur en carbonates déjà différenciée au niveau de la roche-mère (qu'il s'agisse de molasse, de moraine, voire d'alluvions, les teneurs en carbonates des roches-mères du Plateau sont très variables -GRATIER et BARDET 1980-).

c) Bases échangeables

- Les teneurs sont ici plus importantes, ce qui révèle une meilleure aptitude à fixer les cations grâce à une texture plus fine et à un taux de matière organique plus élevé. Dans la mesure où tous les cations sont concernés, cette situation n'est pas incompatible avec une baisse modérée du pH.
- Les rapports Ca/Mg et Ca/K sont un peu plus élevés, mais faibles en valeurs absolues.

d) Formes du fer

- Pas de différences notables entre les deux profils.

e) Azote minéral

- Ce profil apparaît un peu plus riche en ammonium et en nitrates (1 méq/100g de plus dans les deux cas).

En définitive, les deux sols comparés diffèrent peu l'un de l'autre. Ils permettent néanmoins d'illustrer la diversité des situations sous pinède. A l'origine de ces variations, texture, teneur en carbonates de la roche-mère et teneur en matière organique apparaissent primordiales dans la mesure où elles conditionnent les autres propriétés.

7.2.4 Pararendzine à pseudogley, à mull calcique

A) Conditions d'échantillonnage

Date: 15.2.1983
No du profil: 7
No des échantillons: S00031 - S00033

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves de Chabrey (VD), "Portalban"
Coordonnées: 564.080/197.450
Altitude: 431.33

Topographie: Dôme en pied de falaise
Roche-mère: Molasse gréseuse recouverte d'un placage morainique superficiel
Végétation: Molinio-Pinetum, variante à Quercus robur et Fraxinus excelsior (R3)

C) Description du profil

Prof. Caractères

+2-0 Accumulation localisée d'aiguilles de pin (non récoltée).

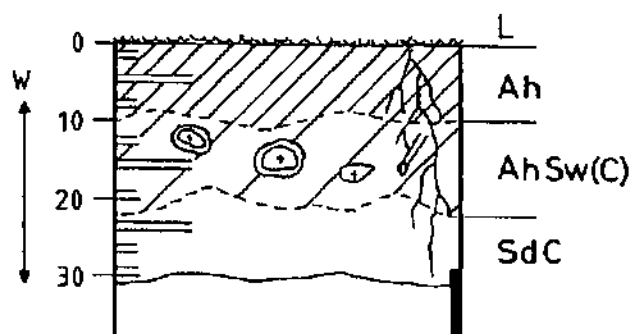
0-10 Horizon organo-minéral de type mull calcique, brun foncé. Texture limono-sableuse. Structure grumeleuse; forte activité biologique et teneur élevée en matière organique (14%). Très faible effervescence à HCl. Transition diffuse.

10-22 Horizon de transition organo-minéral, de texture limono-sableuse. Structure anguleuse peu nette. Galets alpins avec gangue de reprécipitation de CaCO_3 . Coquilles. Grosses racines. Effervescence moyenne à HCl. Transition diffuse.

22-31 Molasse altérée, friable, lamellaire. Texture sablo-limoneuse. Présence de racines secondaires. Faible effervescence à HCl. Limite nette.

>31 Molasse gréseuse en place, imperméable (non récoltée)

Portalan



D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof. cm	No éch.	Munsell	> 2mm %	SG %	SM %	SP %	LG %	LP %	A %	Eau %	P.feu %	M.O. %	C org. %	N tot. %	C/N
Ah	10	31	10YR3/1	,0	,7	24,1	45,8	5,1	10,6	13,7	60,9	15,6	13,6	7,90	,38	20,8
AhSw(C)	22	32		5,0	2,6	27,3	40,8	5,7	10,6	13,0	37,2	4,8	5,0	2,88	,18	16,0
SdC	31	33	5Y6/4	4,4	4,3	36,6	41,3	5,2	8,4	4,1	23,3	1,2	1,3	,74	,04	

Horizon	pH eau	Calc. act. %	Calc. tot. %	Ca éch. méq./100g	Kg éch. méq./100g	K éch. méq./100g	Na éch. méq./100g	S méq./100g	Fe Ta %	Fe MJ %	Al Ta %	Al MJ %	NH ₄ -N mg/100g	NO ₃ -N mg/100g	P205 %
Ah	8,2	1,8	8,7	29,79	2,06	,29	,17	32,3	,66	4,25	,20	,22	4,86	4,45	,14
AhSw(C)	7,8	1,9	13,6	18,86	1,79	,10	,18	20,9	,58	4,43	,19	,16			,13
SdC	7,8	1,6	14,5	13,57	1,00	,04	,13	14,7	,21	2,13	,10	,00			,09

E) Remarques générales

- Cette pararendzine resta dans la norme des pinèdes par son épaisseur, qui oscille entre 30 cm (à l'endroit du profil) et 40 cm (sondages à la tarière). La roche-mère par contra est d'un type différent, qui va jusqu'à libérer 82 % de sables dans la molasse altérée. La texture y est par conséquent nettement plus grossière, et l'augmentation de la porosité qui en découle influence encore plus fortement le comportement de certains facteurs tels que régime hydrique, décarbonatation, structure.
- La présence d'une moraine est également attestée par des galets alpins, ainsi que par une légère mais efficace élévation du taux d'argile dans les horizons humifères.

F) Caractères physiques

a) Grossier

- Absent de la surface, il constitue le 5% environ du matériel en profondeur.

b) Texture

- Elle est de type limono-sableuse dans le mélange moraine-molasse altérée, et de type sablo-limoneuse dans la molasse altérée seule.
- On observe toutefois 13 à 14% d'argile en surface, ce qui permet la constitution d'un humus de type mull à forte activité biologique et structuré en grumeaux. La proportion élevée des sables rend pourtant cet humus moins stable que le précédent par exemple (Champmartin W), tant vis-à-vis de l'aggrégation que de la décarbonatation.
- La porosité relativement élevée non seulement accélère la disparition de la nappe au printemps (cf. fig. 18), mais détermine le régime hydrique le plus sec des pinèdes (cf. tab. 9, ainsi que les fig. 20 et 21 pour les valeurs tensiométriques).

G) Caractères chimiques

a) Matière organique

- L'humus est de type mull calcique, avec une très légère tendance à l'accumulation localisée d'aiguilles de pin. L'activité biologique est bonne, malgré un C/N de l'horizon Ah à peine plus élevé qu'à Champmartin (respectivement 21 et 19). L'effet du manque relatif d'argile est ainsi perceptible.
- En revanche, malgré le support sablo-limoneux constitué par la molasse altérée, l'apport d'argile par la moraine a permis le développement d'un humus actif. Sans cet apport morainique, le sol serait peut-être demeuré plus longtemps impropre à la colonisation par la forêt (voir également 7.4).

b) pH et calcaire

- Le pH est franchement alcalin dans tout le profil.
- La teneur en calcaire total est relativement importante et présente, contrairement à celle du calcaire actif, un gradient de décarbonatation. Cette dernière est confirmée par une effervescence à HCl faible pour l'horizon Ah, voire quasi nulle tout à la surface.
- Avec des teneurs en calcaire moyennes comparées aux autres pararendzines, cette pinède se distingue pourtant par un rapport actif/total plus faible de moitié.

c) Bases échangeables

- Les teneurs sont également moyennes pour les pinèdes, et leur somme diminue fortement avec la profondeur en raison de l'abaissement des taux de matière organique et d'argile, donc des sites de fixation des cations.
- Les taux de Mg et K sont les plus faibles des pararendzines, d'où les rapports correspondants Ca/Mg et Ca/K les plus élevés. Ces valeurs, dans le cas du potassium surtout, se rapprochent de celles mesurées en contexte alluvial, où l'importance de la fraction sableuse se traduit non seulement par une faible capacité d'échange, mais encore par une porosité élevée favorisant les pertes par drainage. Ici les valeurs très faibles au niveau même de la roche-mère amènent à penser que les sables en question, exceptionnellement abondants, pourraient être en partie alluviaux (lac? moraine?).

d) Formes du fer

- Les teneurs en fer, Tamm mais surtout MJ, sont particulièrement faibles et corroborent l'hypothèse d'un matériau d'origine appauvri en fer, très comparable aux alluvions sableuses.
- Le rapport T/MJ est en revanche assez semblable, légèrement plus élevé en surface, ce qui confirme une maturation un peu moins bonne de la matière organique (déjà mise en évidence par le rapport C/N).

e) Azote minéral

- Les valeurs sont basses, mais équilibrées entre les deux formes NH_4 et NO_3 .

En définitive, cette situation très intermédiaire entre molasse et sédiments alluviaux montre que sur la RSLN la pinède peut s'installer en conditions sableuses assez proches de l'alluvialité!

7.2.5 Sol brun calcique pseudogléifié à moder, à acidification superficielle

A) Conditions d'échantillonnage

Date: 14.12.1983
No du profil: 19
No des échantillons: S00075 - S00079

B) Conditions stationnelles

Localisation: Grèves d'Autavaux E (FR)
 Coordonnées: 556.840/191.100
 Altitude: 431.38

Topographie: Léger dôme en pied de falaise
 Roche-mère: Molasse bariolée recouverte d'un placage morainique superficiel. Nombreux blocs erratiques aux alentours.
 Végétation: Holinio-Pinetum, variante à Quercus robur (R23)

C) Description du profil

Prof. Caractères

+1-0 Mince couche d'accumulation d'aiguilles de pin (non récoltée)

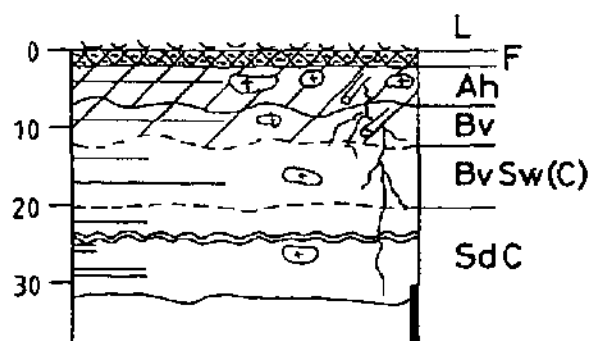
0-2 Couche de fermentation brun-noir, avec aiguilles et débris divers en voie de décomposition; mycéliums. Effervescence nulle à HCl. Limite nette.

2-7 Horizon organo-minéral brun foncé, de texture argileuse. Structure fondue-grumeleuse. Squelette important (20 % vol.), formé de galets alpins de toutes tailles. Quelques racines moyennes et petites (2/5). Effervescence nulle à HCl. Limite nette.

7-12 Horizon minéral d'altération, brun clair. Texture argileuse. Structure fondue-polyédrique, avec macroporosité. Effervescence nulle à HCl. Transition diffuse.

12-20 Horizon minéral de transition, très bariolé, à couleur dominante gris foncé et taches verdâtres de molasse altérée. Texture limono-argileuse fine, devenant limoneuse vers le bas. Structure polyédrique à facettes de 0,5 cm; galets alpins. Faible densité de racines, moyennes et petites (1/5). Effervescence nulle à HCl. Transition diffuse.

Autavaux E



20-32 Molasse bariolée altérée, friable, de texture limoneuse. Galets alpins. Traces de racines. Effervescence à HCl faible dès 20 cm, puis moyenne. Limite nette.

>32 Molasse bariolée dure, en place, imperméable (non récoltée).

D) Tableau des analyses physico-chimiques

Horizon	Prof. cm	No éch.	Munsell	> 2mm %	SG %	SM %	SF %	LG %	LF %	A %	Eau %	P.feu %	M.O. %	C org. %	N tot. %	C/N
F	2	75	5YR2/2	35,8								53,9	50,0	29,07	1,01	28,8
Ah	7	76	10YR4/2	41,1	,7	9,2	5,6	4,7	31,1	48,7		12,3	11,0	6,39	,23	27,8
Bv	12	77	10YR6/4	39,6	1,3	5,5	5,5	2,8	29,2	55,6		6,5	3,8	2,20	,09	
BvSw(C)	20	78	10YR5/2	47,1	1,0	1,9	3,2	5,1	54,8	33,9		3,4	1,5	,90	,07	
SdC	32	79	2.5Y6/5	42,5	4,4	14,9	13,3	7,4	33,7	26,4		2,8	1,2	,67	,05	

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 %	Ta %	Fe MJ %	Al Ta %	Al MJ %	NHA-N mg/100g	NO3-N mg/100g	P2O5 %
F	5,8	,0	,0	41,55	4,90	1,88	1,30	49,6	,98	3,53	,57	,40	4,54	2,93	,33	
Ah	5,9	,0	,0	25,85	3,23	,72	,19	30,0	,84	7,10	,69	,81			,13	
Bv	5,2	,0	,0	21,96	4,63	,61	,20	27,4	,87	7,48	1,12	,95			,09	
BvSw(C)	7,6	,0	,0	25,00	4,17	,60	,18	30,0	,42	6,88	,59	,36			,08	
SdC	7,9	,0	3,6	29,19	4,78	,55	,21	34,7	,29	10,23	,42	,44			,11	

E) Remarques générales

- La découverte d'un profil totalement décarbonaté, en partie désaturé et à pH acide restera une des grandes surprises de nos prospections pédologiques! En effet la jeunesse des sols de la Rive Sud rend a priori impossible une maturation du sol aboutissant en 100 ans à la formation d'un brun calcique à acidification superficielle. Quelques hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer cette "impossibilité" pédogénétique:
- 1) Le profil était déjà exondé avant la 1ère Correction des Eaux et a pu, depuis plusieurs centaines voire milliers d'années, se développer hors d'atteinte des nappes lacustres successives. Cette hypothèse n'est pas à exclure en tant que telle mais la situation présente (altitude 431,4 m) ne se distingue en rien de celle des autres pinèdes en ce qui concerne les phases possibles d'exondation (cet aspect a été discuté en introduction).
- 2) Le profil s'est formé aux dépens de dépôts glaciaires différents de ceux habituellement rencontrés. Ces derniers pourraient par exemple avoir subi une pédogenèse interglaciaire avancée (sols anciens), puis avoir été déposés ici à la période du Würm. Ou plus simplement, il pourrait s'agir de dépôts

à matériel franchement acide comme le suggèrent non seulement la présence de nombreux blocs erratiques dans la station et à proximité, mais encore l'abondance de galets cristallins dans le profil, de loin la plus élevée pour la RSLN.

- 3) Les dépôts morainiques se sont trouvés mélangés à des apports secondaires issus de colluvionnement, voire même d'écroulements de la falaise, et ayant entraîné les sols situés en amont ou sur des vires. La pédogenèse aurait ainsi pu s'effectuer à partir d'une matrice mixte à trois composantes: la molasse altérée en profondeur, la moraine, des apports colluviaux de la falaise.
- 4) Le sol a pu se former dans un matériel mixte molasse + moraine, complété par des apports anthropiques. En effet l'action humaine, loin d'être négligeable dans les décennies qui ont suivi l'exondation, s'est employée à créer de nombreux canaux, fossés, chemins... dans le cadre d'importants travaux de plantations (voir p. ex. GAILLARD 1982). Dans ce contexte, un apport destiné à améliorer les qualités de sols bruts et forts minces n'est pas à exclure. Deux constats rendent toutefois cette dernière hypothèse peu probable:
 - le matériau d'apport, acide et peu organique (Ah très mince par rapport aux autres pinèdes), n'est guère favorable à la croissance des plantes;
 - un apport récent (moins de 100 ans) aurait laissé des traces, notamment sous la forme d'un sol mal stratifié. Or ce profil montre des horizons à limite souvent nette, signe d'une certaine maturation.

En définitive, les conditions pédogénétiques susceptibles d'engendrer un profil entièrement décarbonaté en un laps de temps aussi court peuvent avoir été déterminées par deux catégories de facteurs:

- apport naturel ou anthropique de matériel déjà évolué;
- présence d'une moraine acide ou tout au moins faiblement pourvue en carbonates dès le départ, déposée sur une molasse pouvant être elle-même déjà fortement décarbonatée comme l'indiquent les valeurs de l'horizon altéré.

En l'absence d'analyses complémentaires nécessaires à la résolution de ce problème, le facteur décarbonatation initiale nous paraît être la plus plausible en raison notamment:

- de l'abondance de matériel alpin dans le profil;
- de la teneur en carbonates très variable au sein du système molassique RSLN (voir par exemple la frênaie à noisetiers de Cheyres (BUECHE, à paraître), l'Orchio-Schoenatum sur molasse surmontée d'un paléosol rubéfié décarbonaté (BUTTLER, 1987), et également GRATIER et BARDET (1980) pour le Plateau en général).

F) Caractères physiques

a) Grossier

- Les valeurs sont très élevées, dues à de très nombreux galets alpins.

b) Texture

- Ce sol présente la texture la plus fine de la Rive Sud, à savoir 50 % d'argile dans les horizons Ah et Bv, qui surmontent une transition à la roche-mère enrichie en limons fins. Il en résulte une porosité sensiblement contrastée déterminée par:
 - une macroporosité élevée, essentiellement structurale, favorisant un écoulement rapide en raison de l'abondance du squelette et de la structure polyédrique;
 - une microporosité également élevée liée à l'importance du taux d'argile et de limons fins.
- D'une manière générale cette finesse texturale (matrice fondue) s'oppose à une lixiviation actuelle importante (cf. bases échangeables), ce qui renforce l'hypothèse d'une phase antérieure de pédogenèse, ou d'une origine cristalline de la moraine! Et dans ce cas l'absence de lessivage des argiles semble indiquer à nouveau un sol acide dès l'origine, donc une moraine cristalline (en l'absence de dépôts de particules argileuses au niveau des agrégats, signature du lessivage, le faible enrichissement en argile de l'horizon Bv peut provenir d'une hétérogénéité texturale initiale -GRATIER et BARDET 1980-).

G) Caractères chimiques

a) Matière organique

- La matière organique présente des valeurs très élevées en surface (horizon de type F) et dans le Ah sous-jacent.
- L'humus est de type moder. Le C/N de 28, normal pour un moder, est le plus élevé des pinèdes. Ce caractère "brut" de la matière organique sera confirmé par le rapport Fe T/MJ.

b) pH et calcaire

- Il s'agit des seuls pH acides mesurés sur la Rive Sud (5,2 - 5,9). Le fait qu'ils deviennent basiques au contact de la molasse altérée (Sw(C) et SdC: 7,6 - 7,9) tend également à prouver l'origine cristalline du matériel morainique.
- Le calcaire, absent du profil, n'apparaît que modestement dans la roche altérée (4 %), et l'effet de la décarbonatation est visible jusque dans l'horizon BvSw(C).
- Le tableau suivant résume l'évolution de la décarbonatation dans les horizons Ah des profils de pararendzines, en comparaison avec le sol brun à acidification superficielle:

Sols	Humus Texture	HCl	pH	Calcaire tot. %	Calcaire actif %
Pararendzine à pseudogley (Autavaux W)	hydromull argilo- limoneuse	++++	7,8	15	6
Pararendzine à pseudogley (Champmartin E)	mull carb. limono- argileuse	+++(+)	7,2	7	3
Pararendzine à pseudogley (Portalban)	mull calci. limono- sableuse	+	8,2	9	2
Pararendzine à pseudogley (Champmartin W)	mull calci. limono- arg. fine	+	7,1	4	2
Brun calcique pseudogleyifié (Autavaux E)	moder argileuse	0	5,9	0	0

c) Bases échangeables

- La teneur en bases échangeables est relativement importante ce qui, comme à Champmartin W, n'est pas incompatible avec la baisse du pH dans la mesure où la finesse de la texture permet une élévation globale de la CEC, protons compris.
- Le rapport Ca/Mg est moyen pour les pinèdes, alors que Ca/K présente la valeur la plus faible de tous les profils étudiés. Cette différence de comportement entre Mg et K pourrait traduire une moraine enrichie en micas ou en feldspaths potassiques, et peut-être une extraction partielle de K rétrogradé dans les argiles?
- Quoi qu'il en soit la teneur élevée en K, ion réputé très mobile, indique une absence actuelle de lixiviation, et par conséquent de lessivage des argiles. La constance des teneurs en Na (encore plus facilement lixivié) dans tout le profil s'interprète de la même manière.

d) Formes du fer

- Les valeurs, moyennes pour les pinèdes, évoluent en opposition avec la profondeur: diminution du fer Tamm et augmentation du fer MJ. Ceci confirme de façon très démonstrative la valeur indicatrice fournie par le rapport T/MJ: beaucoup de fer Tamm lié à la matière organique peu évoluée (AF) en surface, beaucoup de fer MJ en profondeur et au contact de la roche-mère, dû à l'apparition de formes cristallines.

- Corolairement, le rapport T/MJ décroît de manière régulière avec la profondeur et présente des valeurs extrêmes pour les pinèdes: 27,8 dans l'horizon F, et 2,8 dans l'horizon SdC. Cette dernière valeur est tout à fait comparable à la station sise 50 m à l'ouest (cf. 7.2.1) et caractérise toute la zone d'Autavaux.

e) Azote minéral

- En dépit d'une densité apparente diminuée, la teneur en nitrates de l'horizon de surface est la plus basse de toute la RSLN (2,9 mg/100g). Il s'agit donc d'un sol extrêmement pauvre en azote minéral, avec de surcroît un rapport NH_4/NO_3 là aussi le plus élevé de la RSLN (1,5), à l'exception du Molinion (2). Il est intéressant de noter que pour Autavaux par exemple, cette caractéristique se retrouve au niveau des valeurs indicatrices des espèces, qui diffèrent de 0,2 unité pour les deux relevés concernés (R19 -W- et R23 -E-, tab. 5).

7.3 TRANSECT DE CHAMPMARTIN: QUELQUES DESCRIPTEURS PHYSIQUES

7.3.1 Généralités et méthodes

Pour tenter de préciser davantage les facteurs susceptibles d'avoir pu déterminer la succession jusqu'au stade pinède nous avons complété l'étude typologique des sols par quelques mesures d'humidité, perméabilité et densité apparente le long des transects. Ces mesures s'inscrivent dans la phase 3 du projet (étude des contacts entre groupements) dont elles ne constituent encore qu'une ébauche, notamment dans le domaine de la physique du sol. Il faut rappeler en effet que nous avons renoncé, par manque de temps surtout, à déterminer certaines caractéristiques telles que relation teneur en eau - potentiel matriciel (du moins pour les valeurs de $pF > 2,5$) ou encore drainage latéral.

La récolte de ces données complémentaires a été effectuée tardivement, en cours d'interprétation, si bien que les méthodes ne figurent pas au chapitre 3. En voici l'essentiel:

- humidité à saturation, à pF 2,1, ainsi que porosités correspondantes: ces valeurs ont été déterminées au laboratoire selon la méthode proposée par TOPP et ZEBCHUK (1978) pour la mesure des courbes de désorption de l'eau du sol. Les échantillons récoltés à l'aide de cylindres de BURGER (diamètre 5 cm, longueur 5 cm) sont saturés "per ascensum" sous vide partiel. Après pesée, les cylindres sont introduits dans un substrat lui-même immergé et relié à un système de vases communicants permettant de créer une dépression allant jusqu'à -500 cm d'eau. Le substrat, ou "milieu de tension" faisant office de grande plaque poreuse, est constitué soit de billes de verre (diamètre 30 microns, tensions de 0 à -100 cm d'eau) soit d' Al_2O_3 pulvérulent (diamètre 9,5 microns, tensions de -100 à -500 cm d'eau) de manière à assurer le meilleur contact possible avec l'échantillon grâce à une conductivité hydraulique (milieu saturé) et une capacité en air élevées. Après équilibrage sous dépression constante (6-8 jours), les échantillons sont pesés avant et après séchage à 105 °C. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de terre (teneur pondérale ou capacité

de rétention). En les multipliant par la densité apparente sèche (voir ci-dessous), les teneurs volumiques obtenues correspondent également aux porosités.

Pour ce qui est de la fiabilité des mesures, il faut préciser que ces valeurs ont été acquises sur une série unique d'échantillons, soumis à une seule mesure par descripteur (humidité à saturation, à pF 2,1, à 105 °C). Une répétition a été tentée sur les mêmes échantillons, après tension à pF 2,1 mais avant séchage à 105 °C. Tous ont présenté un déficit de resaturation variant de 3 % à 21 %, ainsi qu'un déficit de réextraction à pF 2,1 allant de 0 % à 11 % selon les groupements. Il apparaît ainsi qu'une première mise sous tension, pourtant relativement modérée puisqu'elle correspond à un pF de 2,1 (127 centimètres de colonne d'eau), modifie la structure dans des limites telles qu'une répétition sur le même échantillon n'est pas souhaitable. D'autre part, la précision des mesures dépend également de la dimension de l'échantillon. A cet égard, la contenance d'environ 100 ml des cylindres de BURGER choisis mériterait certainement d'être augmentée à 250 ml, valeur minimale préconisée dans nombre de protocoles de laboratoire (AUBERT 1978, BALZE 1988).

Quant à l'humidité au champ, elle a été mesurée sur des échantillons distincts, toujours de même volume. Pour le calcul de la densité apparente sèche (à humidité au champ), nous disposons ainsi de deux valeurs dont la moyenne figure au tableau 12 (les coefficients de variation sont négligeables -0 à 2 %- à l'exception du Molinietum entre touffes -20 %- et de la lisière adjacente -8 %-).

- perméabilité: elle a été mesurée directement sur le terrain à l'aide d'un appareil ad hoc de "Soilmoisture Equipment Corp. (Santa Barbara, USA), modèle 2800K1 Guelph Permeameter". Les bases théoriques sont tirées de la notice d'utilisation de l'appareil, laquelle mentionne également REYNOLDS et al. (1986). Le principe consiste en une mesure de la vitesse d'infiltration de l'eau dans le sol à partir d'un puits cylindrique dans lequel le niveau d'eau (charge) est maintenu constant. L'alimentation est assurée par une colonne d'eau directement reliée au puits et dont la vitesse de chute est contrôlée par un vide partiel progressivement compensé au fur et à mesure de l'écoulement (principe de Mariotte). Le descripteur déterminé par la mesure, Kfs [cm/s], est le "coefficient de conductivité hydraulique à saturation au champ" (field saturated hydraulic conductivity). Dans la mesure où le sol peut contenir de l'air, Kfs diffère bien entendu du véritable coefficient de conductivité hydraulique K en milieu saturé.
- densité apparente sèche: les échantillons ont été récoltés en cylindres de BURGER (diamètre 5 cm, longueur 5 cm), puis séchés à 105 °C et pesés.

7.3.2 Discussion des résultats et conclusions

L'ensemble des résultats relatifs au transect de Champmartin est porté sur la figure 24 et le tableau 12. Les profils n'y sont que très sommairement décrits puisqu'ils correspondent aux types déjà présentés soit dans le présent travail pour la pinède, soit chez BUTTLER (1987) pour le Schoenetum. Le sol du Molinietum sur molasse, "original" non encore décrit, diffère assez peu de

celui du Schoenetum situé à l'autre extrémité du transect. Les échantillons ont été prélevés au cylindre de BURGER juste sous la surface du sol, si bien que les descripteurs analysés concernent l'horizon de surface, Ah pour la pinède et AaSw pour les autres groupements. La granulométrie de l'horizon de transition figure à titre indicatif, alors que dans les marais les prélèvements concernent les milieux entre touffes.

Malgré les quelques restrictions d'ordre méthodologique évoquées au paragraphe précédent, cette première série de mesures fournit dans l'ensemble des résultats assez cohérents:

- granulométrie: la transition entre milieux non boisés et pinède est marquée par une élévation des taux d'argile et de limons fins, ainsi que par un abaissement des teneurs en sables, soit globalement une diminution de la texture qui de limono-argileuse devient limono-argileuse fine;
- l'humidité à saturation, ou capacité de rétention maximale, très variable, atteint de fortes valeurs en marais. De manière approximative, elle est en effet inversement proportionnelle à la densité apparente et dépend par conséquent de la richesse en matière organique;
- la capacité de rétention maximale représente également la porosité totale, descripteur qui varie donc dans le même sens quoique de manière beaucoup moins importante puisqu'il est rapporté à un volume constant (et non au poids sec). En valeur absolue, la porosité totale semble ici très élevée par rapport aux valeurs de la littérature (70 % est déjà considéré comme élevé pour un sol à structure grumeleuse stable, BONNEAU et SOUCHIER 1979).

D'un point de vue biologique, la porosité capillaire (diamètre des pores compris entre 0,2 et 8 μ) est plus intéressante que la porosité totale, puisqu'elle correspond au volume d'eau retenu après ressuyage, lequel permet ensuite de déterminer la réserve utile par soustraction de l'humidité au point de flétrissement permanent. Nous n'avons mesuré ni cette dernière, ce qui aurait nécessité une presse à membrane pour atteindre pF 4,2, ni l'humidité équivalente à la capacité au champ, variable selon la texture, car le pF d'au moins 2,5 le plus fréquemment utilisé est encore inaccessible pour notre table à tension actuelle. Toutefois l'application d'une tension plus faible, à savoir un pF de 2,1 (permettant l'extraction de l'humidité équivalente en milieu sableux), nous a déjà permis de bien différencier les diverses situations du transect en ce qui concerne les pores ≥ 25 μ auxquels cette tension correspond. Là encore, cette macroporosité est plus élevée en marais. Corollairement, la pinède doit donc présenter une porosité restante plus élevée. Cette dernière comprend les pores à écoulement lent jusqu'à 8 μ , et la microporosité au-dessous de cette limite. A titre indicatif, nous avons effectué cette vérification en utilisant la régression multiple, proposée par GRAS (in BONNEAU et SOUCHIER 1979), entre capacité de rétention (sous-entendu à la capacité au champ) et granulométrie:

$$CR = (0,59 A + 0,16 L + 5,47).Das$$

ainsi que celle proposée par OSTY (1971, in BONNEAU et SOUCHIER 1979) pour l'humidité équivalente à pF 3:

$$He = (0,494 A + 0,218 L + 0,079 Sf + 0,0085 Sg).Das$$

avec, pour les 2 expressions: A: % argile, L: % limons, Sf: % sables fins, Sg: % sables grossiers, Das: densité apparente sèche.

Les humidités pondérales ainsi calculées figurent au tableau 12, de même que les humidités volumiques correspondantes (humidité pondérale x densité apparente sèche), c'est-à-dire les porosités. Cette estimation confirme une microporosité supérieure en milieu forestier. D'autre part, le faible écart entre la porosité à pF 3 et celle à capacité au champ tend également à confirmer que la détermination de cette dernière nécessiterait une tension beaucoup plus proche de pF 3 que de pF 2,1.

D'une manière plus générale, les variations de texture et de porosité le long du transect sont relativement bien corrélées aux mesures tensiométriques (cf. fig. 21): à une augmentation de la finesse texturale doublée d'une baisse de la macroporosité correspondent des tensions de succion plus élevées qui peuvent dépasser le seuil de l'eau facilement disponible (-690 cm) en pinède. Il faut cependant remarquer que les propriétés texturales et la porosité ne sont pas seules en cause. En effet la tension de succion en pinède dépend également d'une baisse du taux d'humidité, laquelle peut être liée à l'ETP (période de végétation) mais aussi à l'action probable d'un drainage latéral (microtopographie surélevée);

- en termes comparatifs, les densités mesurées marquent bien les différents milieux, alors qu'en valeurs absolues, ce sont les mesures qui s'écartent le plus de celles de la littérature. Déterminée à humidité au champ, la densité apparente varie avec le volume de l'échantillon, lui-même dépendant de cette humidité. Ainsi nos échantillons récoltés avec une teneur en eau proche de la saturation présentent-ils un volume maximal, et par suite de faibles valeurs de densité apparente (laquelle est normalement comprise entre 1 et 2, DUCHAUFOR 1984).

En ce qui concerne les densités réelles, les valeurs inférieures au "standard" compris entre 2,6 et 2,7 dépendent en grande partie de la teneur en carbonates et en matière organique. En revanche les densités supérieures à 2,7, et en particulier la valeur 4 (!), s'expliquent plus difficilement. La composition minéralogique notamment pourrait jouer un rôle non négligeable (paléosol enrichi en fer par exemple);

- la situation classique, c'est-à-dire inondée, des marais ne nous a pas permis d'établir des mesures comparatives de la perméabilité le long du transect, et de nouveaux essais devraient être entrepris en saison sèche. En première approximation, la valeur de 13 cm/h en pinède, milieu non saturé, peut être considérée comme rapide (AUBERT 1978).

Nous avons également reporté sur le tableau 13 quelques valeurs physico-chimiques choisies concernant les unités d'une succession pouvant aboutir à la pinède. Par rapport aux descriptions détaillées des sols concernés, seuls les facteurs les plus discriminants ont été retenus. Cette comparaison n'apporte pas d'élément véritablement nouveau ou décisif qui rendrait plus probable l'une ou l'autre étape de la succession. Deux caractéristiques déjà évoquées lors de la description des profils apparaissent ici de manière plus globale:

- le système sur sédiments meubles (Molinietum) se distingue nettement du système molasse-moraine (solde) par de nombreux caractères: granulométrie plus grossière, teneurs en calcaire plus élevées mais bases échangeables et fer plus faibles. Comme nous l'avons remarqué pour la pinède de Portalban (cf. 7.2.4), le très faible taux d'argile pourrait constituer un facteur limitant non négligeable retardant la formation d'un sol colonisable par la forêt;
- du seul point de vue de ces descripteurs physico-chimiques, la variabilité des pinèdes n'exclut ni Cladietum ni Schoenetum comme stade précurseur.

Pour ce qui est du passage à un stade boisé, ces trois types de marais (Molinietum, Cladietum, Schoenetum) présentent quelques particularités stationnelles qui localement suffisent à empêcher la colonisation forestière:

- Cladietum marisci sur molasse: l'influence d'un cône d'alluvionnement de ruisseau détermine des conditions texturales et hydriques propices à la formation d'un anmoor;
- Orchio-Schoenetum sur molasse: plus sec que le précédent, il reste inondé une grande partie de l'année, suffisamment pour développer un anmoor-hydromull. Mais l'épaisseur du profil, limitée à 16 cm!, pourrait également y être considérée comme facteur limitant;
- sur alluvions sableuses, donc hors du système molassique, le Molinietum coeruleae comporte lui aussi des traces de matériel morainique, et son régime hydrique est de surcroît très comparable à celui des pinèdes. Le fauchage régulier semble être ici le principal facteur responsable de l'absence de boisement (ce contexte artificiel rend difficile une interprétation pédologique plus détaillée).

En définitive, cette première évaluation de quelques facteurs physiques, pour incomplète qu'elle soit, n'en fournit pas moins plusieurs indications intéressantes. Elle confirme surtout l'existence de conditions pédologiques (finesse texturale, porosité, aération) et microtopographiques (drainage latéral probablement non négligeable) susceptibles d'avoir déterminé dès les premières phases de pédogenèse, et en tout cas dès l'exondation, d'importantes différences dans la disponibilité en eau notamment. D'emblée plus ou moins différenciée en fonction de ce critère primordial (voir également les conclusions de l'étude hydrodynamique au chapitre 6), la dynamique des espèces pionnières peut toujours s'envisager selon le modèle de succession présenté à la figure 14. L'étape préférentielle que constitue le Molinietum n'est pourtant pas obligatoire. Lorsqu'elle existe, c'est naturellement sur les sites surélevés et régulièrement asséchés qui abritent aujourd'hui la pinède. En

revanche la même (?) unité peut également coloniser des dépressions régulièrement et durablement inondées comme celle du transect de Champmartin. Dans ce cas la nappe élevée durant la période de végétation exclut l'installation de la forêt. Il faut sans doute envisager sur la rive sud du lac de Neuchâtel des situations intermédiaires pour lesquelles l'évolution vers la forêt existe, mais fortement ralentie.

Toujours par rapport au modèle de succession de la figure 14, il est déjà possible de confirmer l'élimination des premiers stades tels que *Scirpo-Phragmitetum* et même *Caricetum elatae* peu productif. Outre le fait qu'elles ne se rencontrent jamais en conditions vraiment superficielles, ces unités auraient également laissé les traces d'une forte productivité en matière organique (BUTTLER 1987 confirme l'appartenance de ces groupements -du moins du *Caricetum elatae*- à la série évolutive infra-aquatique sur sédiments profonds avec gleys et tourbes, seule à présenter le phénomène d'atterrissement par succession autogène). En revanche les hypothèses de succession comprenant les stades *Cladietum* ou *Schoenetum* sont difficiles à valider, et a fortiori à différencier! Si les cas étudiés représentent finalement des conditions particulières (voir ci-dessus), et non généralisables, il n'en reste pas moins que l'influence de l'engorgement et celle de la couverture souvent très "étouffante" de quelques espèces constituent des limites (quasi absence de sol et de lumière) longtemps infranchissables pour l'installation de la pinède.

Pour terminer il faut souligner que, l'étude fine des contacts n'ayant pu être suffisamment développée, la vérification des hypothèses de succession jusqu'au stade pinède (cf fig. 14) nécessiterait une recherche plus approfondie sur:

- la typologie détaillée des zones de contacts;
- la matière organique, révélatrice du degré d'évolution pédologique en conditions peu évoluées;
- les traces diverses: microstructures, macrorestes, macromolécules organiques,...
- la minéralogie des argiles (diffraction X), susceptible d'apporter des éclaircissements sur l'origine et l'homogénéité initiale du matériau, sur les pédogenèses successives,...(BAIZE 1988, tab. 1);
- le drainage latéral (microlysimétrie, perméabilité) et la caractérisation de la réserve hydrique;
- l'autoécologie de quelques espèces importantes, notamment de *Pinus silvestris*, afin d'en préciser par exemple les potentialités germinatives dans les groupements précurseurs (en général le pin ne se développe pas, même à l'état de semis, sous végétation marécageuse et sur *anmoor*).

7.4 CONCLUSIONS

Au niveau des seules pinèdes, la nature physico-chimique variable de la roche-mère (molasse + moraine) détermine une diversité pédologique assez inattendue compte tenu d'une pédogenèse supposée récente. Cette diversité n'exclut pas la mise en évidence de caractères généraux propres aux sols des pinèdes:

- pararendzines très superficielles à horizon organo-minéral de type mull carbonaté, et dont l'aspect pseudogley est toujours très faiblement marqué;

- microtopographie surélevée par des placages morainiques ± mélangés à la molasse altérée, ce qui engendre une grande hétérogénéité texturale. Généralement filtrants, ces profils présentent néanmoins les textures les plus fines de la RSLN, Cladietum excepté;
- rapports C/N de 28 pour le moder, et compris entre 18 et 21 dans les mulls, valeurs légèrement supérieures à celles des forêts feuillues (15-17) dont la litière est davantage améliorante;
- à l'exception du sol brun calcaïque d'Autavaux E, le calcaire total est toujours présent en proportions variables, alors que le taux de calcaire actif oscille entre 11 et 50 %. Le complexe absorbant est ainsi toujours saturé, et la somme des bases échangeables est comprise entre 22 et 39 méq/100 g pour les horizons organo-minéraux de surface (Ah), entre 15 et 35 méq/100 g pour les horizons minéraux. Alors que le calcium représente 78-92 % des bases échangeables, les rapports Ca/Mg et Ca/K se situent autour de respectivement 10 et 80, valeurs faibles pour la RSLN et caractéristiques d'un milieu molassique enrichi en Mg et K;
- le système molassique est de même caractérisé par de faibles valeurs du rapport fer Tamm/MJ, comprises pour les pinèdes entre 3 et 16 quel que soit l'horizon considéré (surface du moder excepté, en raison de l'abondance de fer Tamm lié à la matière organique peu évoluée). Cette particularité est due principalement à une augmentation du fer oxydé (MJ) dont une partie est héritée de la roche-mère;
- enfin les quantités moyennes d'azote minéral des pararendzines, 5,1 méq/100 g pour $\text{NH}_4\text{-N}$ et 4,2 méq/100 g pour $\text{NO}_3\text{-N}$, sont également les plus faibles pour la RSLN.

Nous avons par ailleurs constaté pour la pinède de Portalban que l'apport morainique à la pédogenèse pourrait avoir été déterminant, en fournissant notamment l'argile nécessaire à la formation d'un mull. Or un examen portant sur l'ensemble des situations de la RSLN (cf. BUTTLER 1987 et BUECHE, à paraître) montre que la moraine est toujours présente sous forêt, alors qu'elle est absente dans les marais situés plus près du lac ou à une altitude inférieure. Dans ces conditions, on peut raisonnablement formuler l'hypothèse que le facteur moraine a largement favorisé, lors de périodes d'exondation, la formation de véritables sols colonisables par la forêt (feuillue en sols profonds, pinède sur sols superficiels). En dehors de la composition minéralogique, et bien que les relations de causalité soient difficiles à établir, le régime hydrique doit avoir été fortement influencé par les modifications microtopographiques (par exemple drainage latéral) et granulométriques liées aux apports morainiques. Et le rôle du régime hydrique (durée et fréquence des inondations, eau disponible) demeure prépondérant pour l'établissement de la limite forêt - marais non boisé.

La perspective est intéressante parce qu'elle permet d'inscrire la spécificité des pinèdes dans un système plus général dont le caractère "forestier" est peut-être davantage déterminé par des conditions initiales propres que par les évolutions respectives de diverses catégories de marais non boisés.

En revanche, à l'intérieur du système forêt, la présence de la pinède est manifestement due à la superficialité du sol qui, alliée à un régime hydrique fortement contrasté, n'autorise pas l'installation d'une véritable forêt

feuillue. Mais ces unités sont floristiquement proches, à telle enseigne d'ailleurs que l'attribution synsystématique des pinèdes fait sérieusement problème, comme nous l'avons dit au chapitre 5. Une analyse comparative plus détaillée devra être effectuée après le traitement des données des forêts feuillues (BUECHE, à paraître).

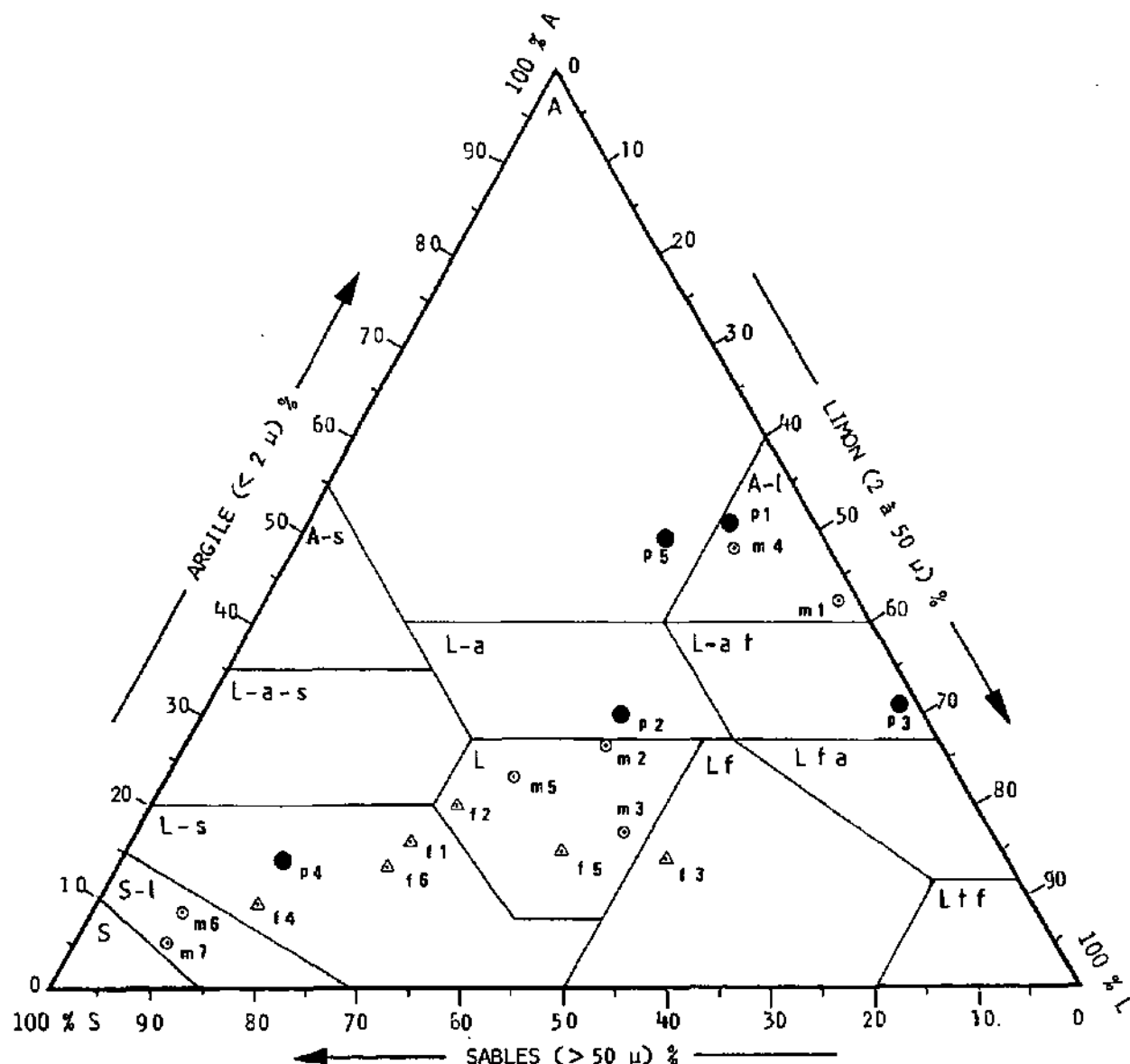


FIGURE 22: composition granulométrique des horizons humifères des sols RSLN, tourbes exceptées. (d'après Soil Survey Manual 1951, in SOLTNER 1978)

	Horiz.	Prof. cm	Sables %	Limons %	Argile %
<u>sur molasse:</u>					
m1: MARC: Marisque, Chabrey	AaSw(C)	25	2	56	42
m2: CHOC: Choin, Chabrey	AaSw	11	32	41	27
f1: LISC: lisière, Cudrefin	Ah	16	56	28	16
f2: FRNO: Frênaie à noisetiers, Cheyres	Ah	18	50	30	20
p1: PIAW: Pinède Autavaux W	Ah	12	8	41	51
p2: PICE: Pinède, Champmartin E	Ah	16	29	41	30
p3: PICW: Pinède, Champmartin W	Ah	12	2	67	31
p4: PIPO: Pinède, Portalban	Ah	10	70	16	14
p5: PIAE: Pinède Autavaux E	Ah	7	15	36	49

alluvions sur molasse:

f3: AUN1: Aulnaie noire, Cheyres	AhGo	28	33	53	14
f4: AUN2: Aulnaie noire, Cheyres	Ah	8	75	16	9

sur sédiments profonds:

m3: CXEC: Carex elata, Cudrefin	Aa	23	35	48	17
m4: MARR: Marisque, La Rochette	Aa	18	9	43	48
m5: CXHC: "Petits Carex", Cudrefin	AaAh1	5	43	34	23
m6: CHOP: Choin, Portalban	Ah	9	83	9	8
m7: MOCU: Moliniaie, Cudrefin	Ah	18	86	9	5
f5: FRCH: Frênaie à chêne, Chevroux	Ah	20	43	42	15
f6: FRAU: Frênaie à aune, Cudrefin	Ah	3	60	27	13

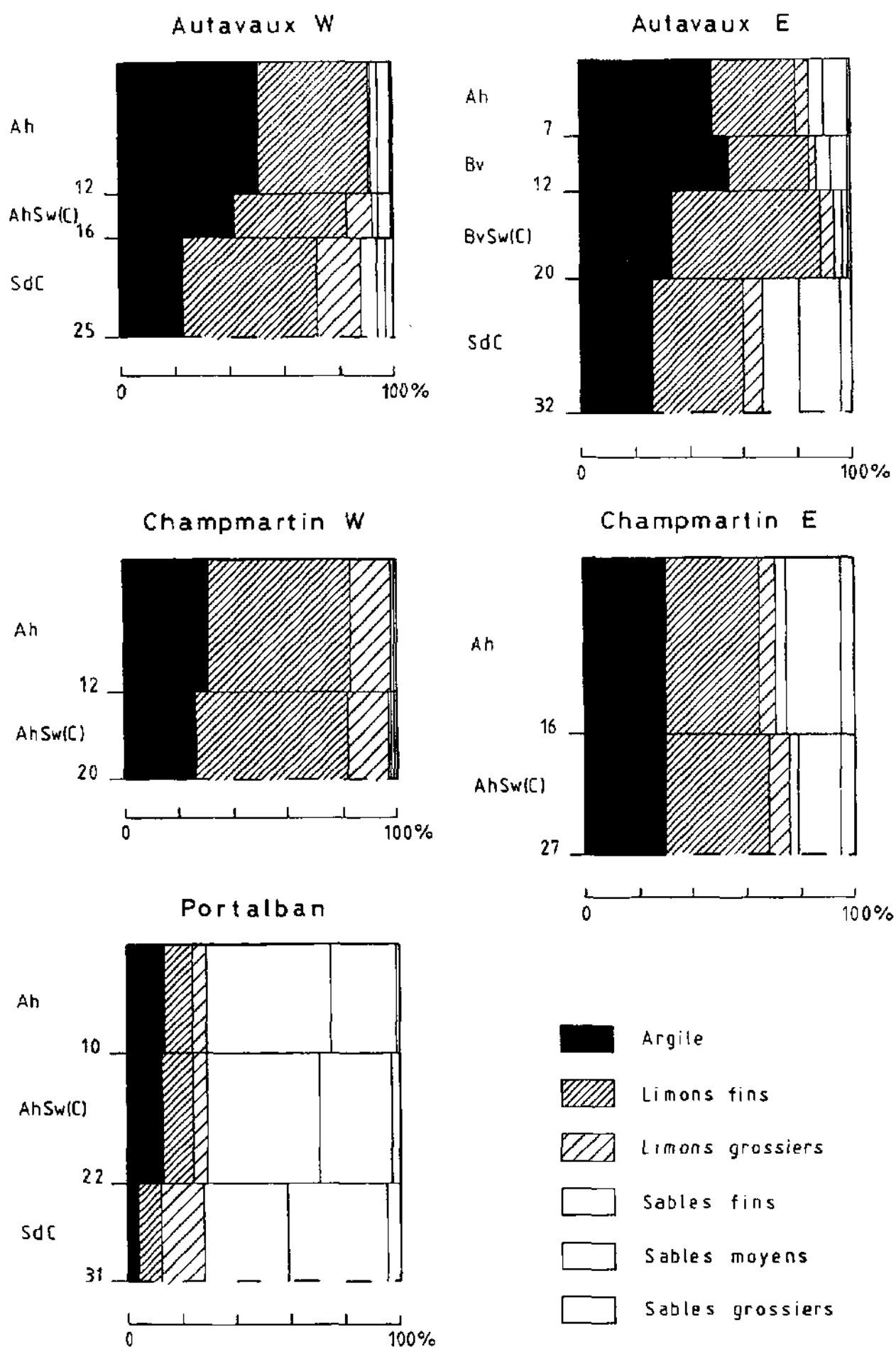


FIGURE 23: fractions granulométriques par horizon, pinèdes RSLN.

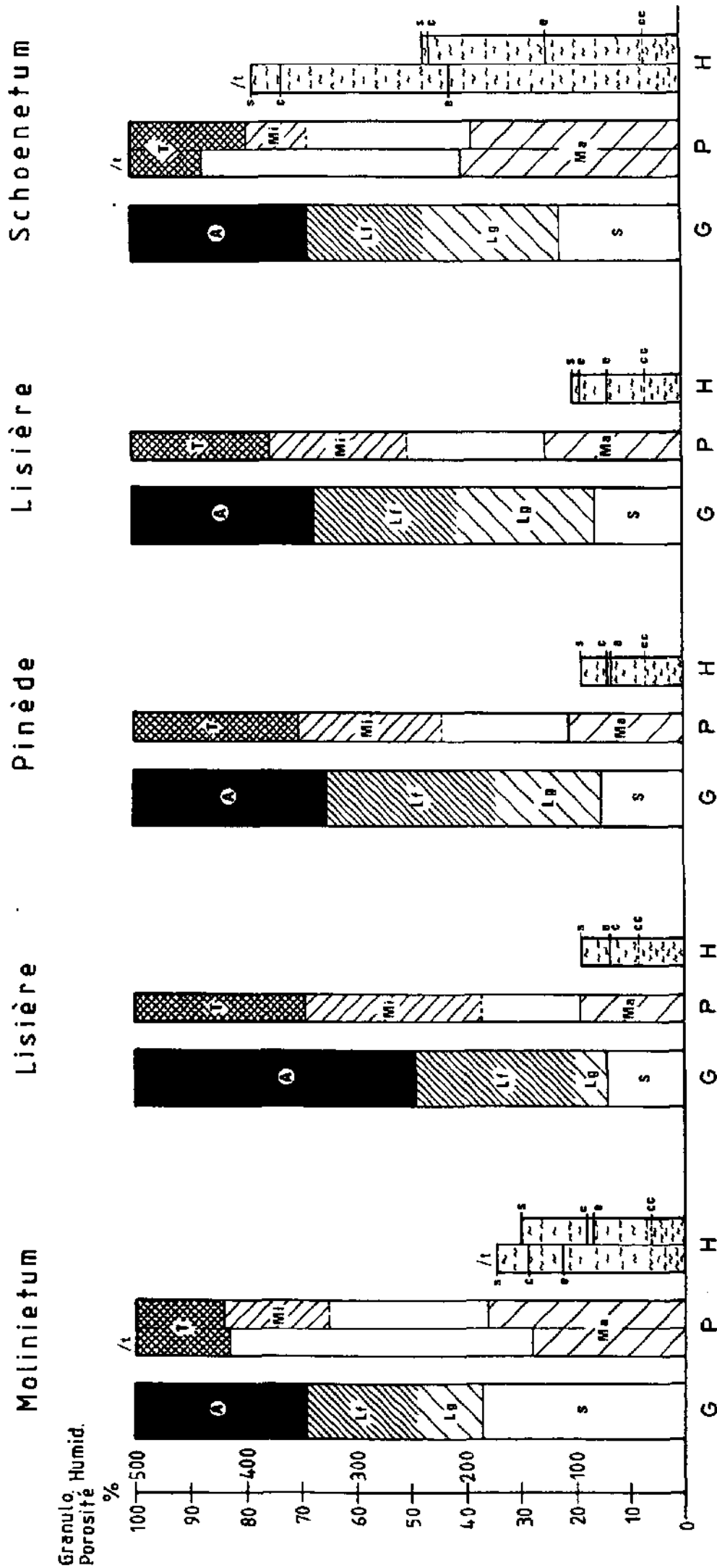


FIGURE 24: quelques caractéristiques physiques des sols du transect de Champmartin.

/t: sur touffe (sans indication: entre touffes)

--: limites calculées

G: granulométrie: A : argile
Lf: limons fins
Lg: limons grossiers
S : sables

P: porosité: T : terre fine
Mi: microporosité (<8 mu)
Ma: macroporosité (>25 mu)

H: humidité: s : à saturation
c : au champ
e : équivalente à pf 2,1
cc: à capacité au champ

TABLEAU 10a: tableau général des analyses physico-chimiques des sols des pinèdes

Horizon	Prof. cm	No. éch.	Munsell	>2mm %	SG %	SM %	SF %	LG %	LF %	A %	Eau %	P.feu %	H.O. %	C org. %	N tot. %	C/N
Pararendzine à pseudogley, à hydromull																
Autavaux W																
Ah	12	80	10YR5/3	39,6	,4	3,2	4,4	,7	40,4	50,9		10,1	9,3	5,39	,30	18,0
AhSw(C)	16	81	10YR6/4	28,4	,2	5,6	1,8	9,3	40,9	42,3		3,7	2,2	1,30	,11	11,8
SdC	25	82	2.5Y6/4	55,0	2,6	3,2	5,7	16,2	48,8	23,5		1,7	5,2	3,00	,04	
Pararendzine à pseudogley, à mull carbonaté																
Champmartin E																
Ah	16	38	10YR3/3	1,2	4,9	19,8	4,1	6,2	34,6	30,5	34,9	10,6	9,9	5,76	,30	19,2
AhSw(C)	27	39	10YR4/3	16,3	5,3	15,3	3,4	7,6	38,4	30,0	25,3	4,6	3,8	2,22	,14	15,9
Pararendzine à pseudogley, à mull calcique																
Champmartin W																
Ah	12	34	10YR3/2	,0	,1	1,0	1,1	14,3	52,6	30,9	44,1	12,4	11,6	6,72	,36	18,7
AhSw(C)	20	35	5Y4/3	25,7	,3	1,5	1,1	15,3	56,1	25,7	35,2	7,7	7,7	4,50	,23	19,6
Pararendzine à pseudogley, à mull calcique																
Portalan																
Ah	10	31	10YR3/1	,0	,7	24,1	45,8	5,1	10,6	13,7	60,9	15,6	13,6	7,90	,38	20,8
AhSw(C)	22	32		5,0	2,6	27,3	40,8	5,7	10,6	13,0	37,2	4,8	5,0	2,88	,18	16,0
SdC	31	33	5Y6/4	4,4	4,3	36,6	41,3	5,2	8,4	4,1	23,3	1,2	1,3	,74	,04	
Sol brun calcique pseudogléifié, à moder,																
à acidification superficillelle																
Autavaux E																
F	2	75	5YR2/2	35,8								53,9	50,0	29,07	1,01	28,8
Ah	7	76	10YR4/2	41,1	,7	9,2	5,6	4,7	31,1	48,7		12,3	11,0	6,39	,23	27,8
Bv	12	77	10YR6/4	39,6	1,3	5,5	5,5	2,8	29,2	55,6		6,5	3,8	2,20	,09	
BvSw(C)	20	78	10YR5/2	47,1	1,0	1,9	3,2	5,1	54,8	33,9		3,4	1,5	,90	,07	
SdC	32	79	2.5Y6/5	42,5	4,4	14,9	13,3	7,4	33,7	26,4		2,8	1,2	,67	,05	

TABLEAU 10b: tableau général des analyses physico-chimiques des sols des pinèdes (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 ‰	Ta ‰	Fe MJ ‰	Al ‰	Ta ‰	Al MJ ‰	NH ₄ -N méq./ 100g	NO ₃ -N méq./ 100g	P2O ₅ ‰
Pararendzine à pseudogley, à hydromull																	
Autavaux W																	
Ah	7,8	5,9	15,0	35,13	3,40	,44	,22	39,2	1,11	11,05	,31				6,30	5,29	,21
AhSw(C)	7,9	8,8	25,0	24,15	2,78	,29	,19	27,4	,61	8,98	,22						,18
SdC	8,2	7,0	22,9	20,96	2,95	,25	,18	24,3	,23	7,78	,17						,22
Pararendzine à pseudogley, à mull carbonaté																	
Champmartin B																	
Ah	7,2	2,6	6,8	17,17	4,49	,25	,08	22,0	1,13	9,53	,23				,50	4,18	3,72
AhSw(C)	7,8	4,5	13,6	20,01	4,29	,22	,10	24,6	1,00	10,13	,13				,53		,20
Pararendzine à pseudogley, à mull calcique																	
Champmartin W																	
Ah	7,1	1,9	3,7	26,20	5,39	,36	,36	32,3	1,18	10,53	,19				,48	5,35	4,81
AhSw(C)	6,9	2,4	5,6	22,90	4,70	,21	,27	28,1	1,09	12,05	,22				,67		
Pararendzine à pseudogley, à mull calcique																	
Portalban																	
Ah	8,2	1,8	8,7	29,79	2,06	,29	,17	32,3	,66	4,25	,20				,22	4,86	4,45
AhSw(C)	7,8	1,9	13,6	18,86	1,79	,10	,18	20,9	,58	4,43	,19				,16		,13
SdC	7,8	1,6	14,5	13,57	1,00	,04	,13	14,7	,21	2,13	,10				,00		,09
Sol brun calcique pseudogleyfié, à moder,																	
à acidification superficillelle,																	
Autavaux E																	
F	5,8	,0	,0	41,55	4,90	1,88	1,30	49,6	,98	3,53	,57				,40	4,54	2,93
Ah	5,9	,0	,0	25,85	3,23	,72	,19	30,0	,84	7,10	,69				,81		,13
Bv	5,2	,0	,0	21,96	4,63	,61	,20	27,4	,87	7,48	1,12				,95		,09
BvSw(C)	7,6	,0	,0	25,00	4,17	,60	,18	30,0	,42	6,88	,59				,36		,08
SdC	7,9	,0	3,6	29,19	4,78	,55	,21	34,7	,29	10,23	,42				,44		,11

TABLEAU 11: rapports entre quelques descripteurs des sols des pinèdes

Station	Horizon	Prof. cm	No éch.	Ca/Mg	Ca/K	Ca/S %	FeTa/ FeMJ %	NH4/ NO3	AlTa/ AlMJ	Calc. act/tot %	Sabl. %	Lim. %	Arg. %	A/S	A/L	A/S+L
Pararendzine à pseudogley, à hydromull																
Autavaux W																
	Ah	12	80	10,3	79,8	89,6	10,0	1,2		39	8,0	41,1	50,9	6,36	1,24	1,04
	AhSw(C)	16	81	8,7	83,3	88,1	6,8			35	7,6	50,2	42,3	5,57	,84	,73
	SdC	25	82	7,1	83,8	86,1	3,0			30	11,5	65,0	23,5	2,04	,36	,31
Pararendzine à pseudogley, à mull carbonaté																
Champmartin E																
	Ah	16	38	3,8	68,7	78,1	11,9	1,1	,5	39	28,8	40,8	30,5	1,06	,75	,44
	AhSw(C)	27	39	4,7	91,0	81,3	9,9		,2	33	24,0	46,0	30,0	1,25	,65	,43
Pararendzine à pseudogley, à mull calcique																
Champmartin W																
	Ah	12	34	4,9	72,8	81,1	11,2	1,1	,4	50	2,2	66,9	30,9	14,05	,46	,45
	AhSw(C)	20	35	4,9	109,0	81,6	9,0		,3	42	2,9	71,4	25,7	8,86	,36	,35
Pararendzine à pseudogley, à mull calcique																
Portalban																
	Ah	10	31	14,5	102,7	92,2	15,5	1,1	,9	20	70,6	15,7	13,7	,19	,87	,16
	AhSw(C)	22	32	10,5	188,6	90,1	13,1		1,2	14	70,7	16,3	13,0	,18	,80	,15
	SdC	31	33	13,6	339,3	92,1	9,9			11	82,2	13,6	4,1	,05	,30	,04
Sol brun calcique pseudogléifié, à moder, à acidification superficillelle,																
Autavaux E																
	F	2	75	8,5	22,1	33,7	27,8	1,5	1,4							
	Ah	7	76	8,0	35,9	86,2	11,8		,9		15,5	35,8	48,7	3,14	1,36	,95
	Bv	12	77	4,7	36,0	80,1	11,6		1,2		12,3	32,0	55,6	4,52	1,74	1,26
	BvSw(C)	20	78	6,0	41,7	83,5	6,1		1,6		6,1	59,9	33,9	5,56	,57	,51
	SdC	32	79	6,1	53,1	84,0	2,8		1,0	0	32,6	41,1	26,4	,81	,64	,36

TABLEAU 12: quelques descripteurs physiques transect Champmartin

Végétation	Molinietum	Lisière	Pinède	Lisière	Schoenetum	
Sol	Pseudogley primaire		Pararendzine à pseudogley		Pseudogley primaire	
DESCRIPTEURS GÉNÉRAUX						
Humus	anmoor- hydromull	hydromull	mull carbonaté	hydromull	anmoor- hydromull	
Texture (AaSw, Ah)	limono- argileuse	argileuse	limono- argileuse	limono- argileuse	limono- argileuse	
Structure (AaSw, Ah)	grumeleuse- fondue	grumeleuse- fondue	grumeleuse	grumeleuse- fondue	grumeleuse- fondue	
Substrat	paléosol décarbonaté sur molasse altérée	paléosol décarbonaté sur molasse altérée	molasse altérée	molasse altérée	molasse altérée	
Altitude [m]	431,44	431,52	431,59	431,62	431,50	
DESCRIPTEURS PHYSIQUES						
<u>Granulométrie</u>						
Épaisseurs (y.c. touffes) [cm]	AaSw 14 AaSw(C) 5	AaSw 6 AaSw(C) 7	Ah 9 AhSw 12	AaSw 5 AaSw(C) 8	AaSw 15 AaSw(C) 5	
	<u>horizons</u>	<u>%</u>	<u>%</u>	<u>%</u>	<u>%</u>	
Argile	AaSw, Ah	30,9	50,7	34,6	33,4	
	AaSw(C), AhSw	24,2	44,9	25,7	25,2	
Limon fin	AaSw, Ah	21,0	29,0	31,0	26,1	
	AaSw(C), AhSw	30,0	38,7	35,6	24,7	
Limon grossier	AaSw, Ah	11,0	6,6	19,0	24,0	
	AaSw(C), AhSw	13,9	5,7	25,6	29,3	
Sable fin	AaSw, Ah	30,2	10,6	11,1	12,7	
	AaSw(C), AhSw	27,8	7,9	8,7	15,9	
Sable moyen	AaSw, Ah	6,8	3,0	3,8	3,1	
	AaSw(C), AhSw	3,9	2,3	2,7	3,2	
Sable grossier	AaSw, Ah	,2	,1	,5	,7	
	AaSw(C), AhSw	,1	,6	1,6	1,8	
<u>Récapitulation horizons de surface (AaSw, Ah)</u>						
Argile %	31	51	35	33	32	
Limons %	32	36	50	50	46	
Sables %	37	14	15	16	22	
<u>Humidité [%]</u>						
	<u>/touffe</u>	<u>entre</u>			<u>/touffe</u>	<u>entre</u>
rétenion maximale (saturé)	172	148	94	93	101	390
humidité au champ	143	89	67	69	93	363
" équivalente à pF 2,1	113	84	68	65	67	211
" à capacité au champ		29	41	34	33	32
" équivalente à pF 3		25	34	29	28	27
<u>Porosité [%]</u>						
totale: P	83	84	69	70	75	87
pores ≥ 25 µm (pF 2,1)	28	36	19	21	25	40
" ≤ 8 µm (cap. au champ)		19	32	26	25	11
<u>Densité</u>						
apparente sèche: Das	0,49	0,66	0,77	0,76	0,74	0,22
réelle: Das/l-P	2,81	4,00	2,49	2,50	2,95	1,70
<u>Perméabilité: Kfs [cm/h]</u>						
	0	0	0	13,08	0,33	4,45
	(inondé)	(inondé)	(inondé)			0

132

TABEAU 13: quelques descripteurs physico-chimiques de sols pour un modèle de succession jusqu'au stade pinède.

Horizon Prof.	> 2mm	Sabl.	Lim.	A	P. feu	H.O.	C org.	N tot.	C/N	Calc.	Calc.	Ca éch.	Mg éch.	K éch.	Fe	Ta	Fe MJ	NH4-N	NO3-N	Ca/Mg	Ca/K	FeTa/	Calc.
cm	%	%	%	%	%	%	%	%	%	act.	tot.	még./100g	még./100g	még./100g	%	%	%	még./100g	még./100g			%	%
Pseudogley primaire à amoor,																							
Marisque Chabrey (BUTLER 1987)																							
AaSw(C)	25	,0	2,4	56,2	41,5	13,6	10,5	6,08	,25	24,3	6,0	9,5	26,45	4,33	,28	2,30	10,08	8,56	7,78	6,1	94,5	22,8	63
SdC	52	6,2	53,3	28,9	17,9	1,5	1,2	,69	,03	6,5	20,0	18,21	3,36	,23	,53	11,65				5,4	79,2	4,5	33
Pseudogley primaire à amoor-hydromull (sur paléosol rubéfié),																							
Choin Chabrey (BUTLER 1987)																							
AaSw	11	,0	31,9	40,5	27,2	24,8	23,7	13,79	,57	24,2	9,3	11,8	32,24	5,31	,70	,68	5,28	6,48	6,04	6,1	46,1	12,9	78
AaSw(C)	16	2,9	40,1	41,9	17,9	4,4	3,7	2,17	,13	16,7	6,0	20,4	15,57	2,52	,18	,50	5,68			6,2	86,5	8,8	29
Sd11C,f	25	,0	26,8	53,4	19,8	1,7	,3	,16	,04	1,3	1,3	16,77	4,24	,34	,36	11,40				4,0	49,3	3,2	96
Pararendzine à pseudogley,																							
Pinède Autavaux W																							
Ah	12	39,6	8,0	41,1	50,9	10,1	9,3	5,39	,30	18,0	5,9	15,0	35,13	3,40	,44	1,11	11,05	6,30	5,29	10,3	79,8	10,0	39
AhSw(C)	16	28,4	7,6	50,2	42,3	3,7	2,2	1,30	,11	11,8	8,8	25,0	24,15	2,78	,29	,61	8,98			8,7	83,3	6,8	35
SdC	25	55,0	11,5	65,0	23,5	1,7	5,2	3,00	,04	7,0	22,9	20,96	2,95	,25	,23	7,78				7,1	83,8	3,0	30
Pararendzine à pseudogley,																							
Pinède Champmartin W																							
Ah	12	,0	2,2	66,9	30,9	12,4	11,6	6,72	,36	18,7	1,9	3,7	26,20	5,39	,36	1,18	10,53	5,35	4,81	4,9	72,8	11,2	50
AhSw(C)	20	25,7	2,9	71,4	25,7	7,7	7,7	4,50	,23	19,6	2,4	5,6	22,90	4,70	,21	1,09	12,05			4,9	109,0	9,0	42
Pararendzine à pseudogley,																							
Pinède Portaban																							
Ah	10	,0	70,6	15,7	13,7	15,6	13,6	7,90	,38	20,8	1,8	8,7	29,79	2,06	,29	,66	4,25	4,86	4,45	14,5	102,7	15,5	20
AhSw(C)	22	5,0	70,7	16,3	13,0	4,8	5,0	2,88	,18	16,0	1,9	13,6	18,86	1,79	,10	,58	4,43			10,5	188,6	13,1	14
SdC	31	4,4	82,2	13,6	4,1	1,2	1,3	,74	,04			1,6	14,5	13,57	1,00	,04	,21	2,13		13,6	339,3	9,9	11
Gley oxydé peu humifère à mull,																							
Molinie Cudrefin (BUTLER 1987)																							
Ah	18	1,4	85,8	9,5	4,6	5,9	10,1	5,90	,25	23,6	3,0	19,3	15,57	,32	,12	,83	2,21	9,49	4,84	48,7	129,8	37,6	16
Goh1	27	,3	89,7	10,4	,0	1,5	6,0	3,50	,04			4,6	22,6	11,53	,20	,03	,65	1,48		57,7	384,3	43,9	20
AhG1b	43	,1	36,8	41,3	21,9	2,2	10,1	5,90	,10	13,0	30,3	16,57	,45	,07	,25	,52	5,38			36,8	236,7	46,8	43
Goh2	61	1,8	72,9	20,7	6,4	1,6	8,9	5,20	,06	7,5	34,1	13,47	,33	,03	,79	2,33				40,8	449,0	33,9	22
[Goh3]	66	,0	2,4	67,1	30,6	1,7	10,7	6,20	,05	14,5	40,0	18,41	,67	,10	1,18	8,55				27,5	184,1	13,8	36
AhG2b	79	,1	52,4	36,3	11,3	5,7	12,4	7,20	,16	12,1	32,0	18,66	,50	,04	1,02	2,50				37,3	466,5	40,8	38
Go	92	,0	90,7	7,1	2,4	,6	3,8	2,20	,02	8,9	15,2	11,98	,23	,03	,18	1,68				52,1	399,3	10,7	58
Goh,(r)	98	,0	37,8	47,2	15,1	1,7	8,9	5,20	,06	8,4	33,1	15,57	,38	,06	,83	3,65				41,0	259,5	22,7	25

8 HYDROCHIMIE

8.1 INTRODUCTION

Généralement présente en milieu hydromorphe, la nappe constitue un facteur déterminant pour la nutrition des végétaux (BUTTLER 1987). Dans les sols des pinèdes, pour lesquels la saison sèche est nettement plus marquée, cette influence s'en trouve réduite. Nous présentons néanmoins les analyses hydrochimiques concernant les pinèdes afin de comparer la situation molassique à celle des bas-marais exposée par cet auteur. Dans cette optique, nous intégrons les données fragmentaires relatives au *Cladietum marisci* et à l'*Orchio-Schoenetum nigricantis* développés sur molasse, groupements d'ailleurs inclus dans nos transects. En raison de l'absence systématique de nappe estivale dans les pinèdes, nous avons également procédé à une extraction de la solution de sol de l'horizon de surface par centrifugation (cf. 8.2). Les eaux du lac, de la Broye ainsi que d'un ruisseau de falaise figurent à titre de comparaison (tab. 14). A cause de la superficialité des sols sur molasse, les prélèvements dans les piézomètres ont été effectués à une profondeur moyenne unique comprise entre 15 et 20 cm. Ce niveau concerne l'eau des horizons superficiel et de transition.

Les données des années 1984 et 1985 concernant le transect de Portalban, où l'eau a été récoltée mensuellement d'avril à octobre, ont été complétées par celles du transect de Champmartin pour juin et août 1986. Leur exploitation comprend le calcul des valeurs moyennes (tab. 14), une analyse en composantes principales (fig. 26 et 27), le calcul des corrélations entre descripteurs mesurés dans l'eau de nappe et dans la solution de sol centrifugé (tab. 15) d'une part (fig. 30 et 31), entre le pourcent d'eau extrait par centrifugation et l'humidité au champ d'autre part, enfin les courbes de variation de ces mêmes descripteurs dans l'espace (fig. 28 et 29). En revanche, le détail des corrélations entre descripteurs, les courbes de variation saisonnière ainsi que la relation des nappes avec le lac (nulle dans le cas des pinèdes) ne seront pas abordés puisqu'ils ont déjà fait l'objet d'un traitement de la part de BUTTLER (1987).

Le cadre dans lequel s'inscrit l'interprétation du chimisme de l'eau des nappes a été défini par BUTTLER (1987), qui emprunte principalement à MISEREZ (1973) les éléments théoriques nécessaires. Dans le but de faciliter la lecture des résultats, nous devons en rappeler succinctement les grandes lignes.

En milieu calcaire, toutes phases confondues, 3 principaux systèmes sont à envisager:

- a) CO_2 - H_2O - CaO (MgO) : carbonates
- b) Na_2O (K_2O) - SiO_2 - Al_2O_3 - H_2O : silicates
- c) FeO - Fe_2O_3 - CO_2 - O_2 - H_2O : fer.

La mise en équilibre de ces systèmes, rendue possible par l'existence d'une phase solide stable à l'échelle annuelle, est contrôlée par 4 facteurs primordiaux:

- la pression partielle de CO₂ (lequel provient de l'atmosphère, du sol -source principale liée à la combustion biologique- et de la dissolution des calcaires) détermine l'ensemble des transformations du système des carbonates;
- les processus de substitution puis d'altération des minéraux silico-alumineux dépendent de la concentration des bases échangeables (Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, K⁺, Na⁺) ainsi que de l'activité du ion H⁺;
- l'oxygène dissous modifie l'activité microbiologique (aérobie ou anaérobie), participe au contrôle de diverses réactions d'oxydo-réduction: système du fer (ici conjointement avec le pH), oxydation de la matière organique libérant des acides organiques et du CO₂, etc.
- les substances humiques contribuent à la désagrégation minérale par adsorption et permutation des bases échangeables. Par ses fonctions acides la matière organique favorise encore la mise en solution de ces bases et leur maintien à l'état soluble sous forme de complexes stabilisés (chélates). Cette action complexante, doublée de propriétés réductrices, s'exerce également à l'endroit du fer.

Conformément aux différentes lois d'équilibre des systèmes considérés, les principales corrélations entre descripteurs, base de l'interprétation du contenu des nappes, devraient concrètement correspondre aux schéma et précisions apportés par la figure 25. Par rapport à ce modèle, il y a lieu de faire les remarques suivantes:

- toutes les relations ou catégories de substances ne sont pas forcément figurées ou décrites de manière explicite. Cette présentation, qui ne saurait être exhaustive, se veut simplement un appui à l'interprétation de nos propres données;
- en ce qui concerne la phase silicatée, non représentée, les descripteurs qui s'y rapportent ne sont dans leur ensemble que rarement reliables entre eux. Pratiquement, nous avons d'ailleurs éliminé Al, Mn et Si de l'analyse en composantes principales en raison de teneurs insignifiantes mais aussi de données manquantes, alors que Na et K ont été maintenus.

D'une manière plus générale, il faut préciser que l'apparente simplicité de certaines relations, certes bien établies sur la plan théorique lorsqu'elles sont considérées séparément, n'apparaît souvent plus dans une analyse globale de type multifactoriel par exemple. Parmi les principales difficultés on peut mentionner:

- l'association pas toujours cohérente des descripteurs de systèmes pourtant en équilibre (matrice solide stable à l'échelle annuelle), tels celui du fer ou des silicates;
- systèmes déséquilibrés (matrice solide à caractère aléatoire, voire accidentel) dont les descripteurs varient en relation notamment avec l'activité biologique, comme par exemple N, S et P;

- corrélations fortuites résultant de la simple "juxtaposition" de descripteurs liés à plusieurs systèmes $\pm$ indépendants.

Il va sans dire que l'approfondissement de ce type d'analyse est toujours possible mais que la finesse d'investigation requise déborde nettement le contexte écologique général déterminant notre étude.

8.2 METHODE D'EXTRACTION PAR CENTRIFUGATION

Aux méthodes d'analyses physico-chimiques de l'eau déjà présentées sous 3.6.2 nous devons apporter un complément relatif à la centrifugation. Nous avons eu recours à cette technique en raison de l'absence de presse à membrane dans notre laboratoire. Au même titre que l'utilisation de la table à tension (cf. 7.3.1) il s'agit d'une première approche davantage destinée à évaluer les potentialités de la méthode qu'à fournir des valeurs absolues. Deux aspects peuvent être considérés, à savoir le chimisme comparé des eaux occupant les pores grossiers (piézométrie) et une partie des pores moyens (centrifugation), ainsi que l'efficacité de l'extraction compte tenu du potentiel matriciel réellement atteint. Toutefois les hypothèses simplificatrices nécessaires au calcul de ce dernier paramètre (voir ci-dessous) incitent à le considérer avec une certaine réserve. C'est pourquoi nous n'avons pas cherché à construire les courbes pF - % humidité, mais simplement la comparaison entre points d'un même transect en ce qui concerne le rapport entre volume extrait et humidité pondérale de l'échantillon. De plus, ce type de manipulation étant particulièrement "lourd", nous avons limité l'extraction aux périodes et stations pour lesquelles aucune eau n'était disponible dans les piézomètres, d'où des résultats forcément lacunaires.

D'une manière générale les différents auteurs consultés (KUNTZE 1965, MBARGA 1974, OLIVIER 1979, WEDRAOGO-DUMAZET 1983) fournissent des indications variables en ce qui concerne les conditions d'extraction par centrifugation. Les modalités utilisées (masse centrifugée, rayon de rotation, nombre de tours par minute, mode de calcul du pF réellement atteint) ne sont jamais intégralement mentionnées, de même que l'analyse des conditions effectives impliquées par cette technique.

Sur le plan théorique (DAUDET 1970), rappelons très brièvement que l'efficacité de l'extraction est fonction du potentiel hydrique du sol. Ce dernier est assimilable au travail qui doit être fourni pour libérer l'unité de masse d'eau des forces de rétention exercées par le sol, lors d'une transformation réversible à température et pression constantes (unité: J/kg). Les principales forces susceptibles d'agir sur l'eau du sol sont de différentes natures: imbibition (adhésion électrostatique autour des colloïdes et autres surfaces solides), capillarité et tension superficielle, osmotique, pression, gravité. Sous certaines conditions (milieu non salin, après écoulement de l'eau gravitaire), les trois derniers termes sont négligeables et le potentiel total est alors sensiblement égal au potentiel matriciel, somme des composantes imbibition, capillarité et tension superficielle, difficilement discernables par l'expérience. La notion de succion est définie en rapportant l'énergie mise en jeu non plus à l'unité de masse mais à l'unité de volume liquide, ce qui conduit à une grandeur ayant la dimension d'une pression ($J/m^3 = N/m^2$).

En exprimant la pression en g/cm², c'est-à-dire en cm de colonne d'eau (1 kg/cm² = 1000 cm d'eau) on peut faire l'approximation: 1 g = 1 cm H₂O, où g correspond à l'accélération terrestre exprimée en cm/s² (système CGS). Ceci signifie simplement que la pression, force par unité de surface, dépend directement de l'accélération. En raison de l'amplitude de sa variation, il est commode d'indiquer le potentiel matriciel (ou hydrique) par la notation pF qui correspond au logarithme décimal de sa valeur en cm H₂O.

En tant que paramètre principalement déterminé par l'épaisseur du film liquide à la surface des particules du sol, le potentiel matriciel varie:

- négativement avec la teneur en eau (diminution de la densité des charges électrostatiques d'adhésion);
- positivement avec la finesse texturale (augmentation de la surface de contact).

En ce qui concerne nos propres mesures, les caractéristiques techniques sont les suivantes (cf. également BUTTLER 1987, fig. 4):

- diamètre du pot à centrifuger (double fond): 6 cm;
- rayon moyen de rotation: 10 cm (min. 7 cm, max. 13 cm, d'où une épaisseur d'échantillon de 6 cm);
- durée (sélectionnée sur la base de tests préliminaires) et vitesse de rotation: 20 minutes à 7000 tr/min, avec palier de quelques minutes à 2000 tr/min dans les sols argileux;
- masse de sol centrifugé: 4 pots d'environ 150 g par opération, avec une répétition si nécessaire (extraction d'une quantité de solution suffisante pour analyse, lors de périodes particulièrement sèches).

L'accélération moyenne, au centre de gravité du pot, est donnée en nombre de g par la relation:

$$a/g = \frac{V^2}{R \cdot g} = \frac{(2\pi nR)^2}{R \cdot g} = \frac{(2\pi)^2 \cdot R}{981}$$

avec: a/g: nombre de g

a: accélération normale, cm/s²
(accélération tangentielle nulle car vitesse circonf. constante)

g: 981 cm/s² (système CGS)

V: vitesse circonférentielle, cm/s

n: vitesse de rotation, tr/s

R: rayon de rotation, cm

Puisque [g] = [cmH₂O] le résultat correspond au potentiel matriciel, lequel peut encore s'exprimer sous la forme: pF = log a/g.

A 7000 tr/min, nous obtenons pour les rayons min, moyen et max indiqués ci-dessus les valeurs respectives: pF = 3,58, 3,74, 3,85.

Un tel mode de calcul entraîne toutefois quelques simplifications:

- dans la mesure où l'accélération centrifuge dépend du rayon de rotation, toutes les particules d'eau ne sont pas soumises au même traitement. Par conséquent, que ce soit la valeur moyenne ou, par intégration, la valeur globale qui entre en considération, le principe n'est pas rigoureusement comparable à celui de la presse à membrane;
- contrairement à l'observation d' OLIVIER (1979), le sol subit une nette compression en cours de centrifugation. En cas de forte teneur en argile, la porosité s'en trouve suffisamment modifiée pour qu'une partie de l'eau extraite ne puisse plus traverser l'échantillon et s'accumule en surface interne. Nous avons partiellement remédié à cet inconvénient en introduisant un palier de quelques minutes à 2000 tr/min.

Du fait des approximations qui viennent d'être évoquées, et bien que la relation directe entre pression et accélération permette de comparer presse à membrane (extraction par pression) et centrifugation (extraction par accélération centrifuge), ces deux méthodes ne sont pas strictement équivalentes. En particulier, la détermination plus précise du pF d'extraction nécessite un étalonnage à l'aide de la presse à membrane (établissement de la courbe pF - %humidité pour chaque type de sol). Malgré ces restrictions, nous pouvons sans autre considérer la valeur minimale de pF 3,6 comme atteinte pour tous les échantillons traités. Ces derniers peuvent donc être comparés sur la base du pourcent extrait et du chimisme de l'eau capillaire correspondante.

8.3 DESCRIPTEURS PHYSICO-CHIMIQUES: NAPPE ET SOLUTIONS DE SOL

8.3.1 Analyse en composantes principales

Une partie des données concernant les pinèdes (transect de Portalban) et les forêts feuillues (frênaie et transect de Cudrefin, cf. BUECHE, à paraître) a déjà fait l'objet d'une analyse plus globale incluant 4 types de marais non boisés n'appartenant pas au système molassique (cf. BUTTLER 1987, fig. 27 à 29, respectivement période printanière, automnale et centrifugation estivale). Nous renvoyons le lecteur aux figures précitées sur lesquelles on peut observer que l'ensemble de la séquence sur molasse, du Molinio-Pinetum au Cladietum marisci, occupe le pôle aérobie principalement déterminé par les descripteurs O2, pH, Eh (voir également fig. 25). Comparativement, la position du transect de forêt feuillue est toujours nettement distincte, excepté bien sûr en période automnale dépourvue de nappe.

Pour tenter d'évaluer les changements le long de nos propres transects (cf. également fig. 4, 15, 16), nous avons effectué une analyse totalement séparée de ces derniers. En effet, lors du traitement simultané de milieux forts différents, les écarts dans les valeurs de certaines variables peuvent être tels que leur pouvoir discriminant s'en trouve notablement réduit pour une interprétation partielle sur un groupe d'objets, ici les pinèdes. Nous avons vérifié cet effet de "compression" des données par la simple adjonction de l'eau "libre" (lac, ruisseau, Broye) dont la plus grande richesse en O2, par exemple, rend ce dernier inopérant pour la différenciation des points du transect. Il faut pourtant remarquer que même si la diminution du nombre d'observations augmente d'autant le % de variance absorbé par les axes, donc la représentativité des images factorielles, l'interprétation des corrélations stations-descripteurs n'en devient pas automatiquement plus aisée. C'est pourquoi nous avons complété les observations ci-dessous par une approche à une seule variable (illustrée aux fig. 28 et 29) pour les descripteurs les plus significatifs.

La figure 26 décrit la situation printanière du 14 mai 1985, seule date à présenter des données piézométriques pour tous les points du transect de Portalban. Les groupes de descripteurs y sont particulièrement distincts et s'accordent relativement bien aux relations théoriques résumées sur la figure 25. Le lien entre Corg et NO3, K n'est toutefois pas masqué, tandis que SO4, assez mal corrélé à ces composantes du "système biologique", est un peu curieusement opposé à Dupe, notamment à cause de sa teneur plus élevée dans le Cladietum (cf. fig. 28c). En comparant pour la même date notre version épurée à

celle plus globale de la fig 27 chez BUTTLER (1987), on peut constater que le transect analysé seul est influencé par davantage de facteurs que la seule polarité liée à l'aérobiose:

- le plan 1-2 (80%) montre une bonne individualisation de la partie forestière (points Pn0, Pn1, Pn2) par les principales contributions à l'axe 2 (pH et O2 surtout, mais également Fefnf, Fec, Eh, NO3) et à l'axe 1 ("système carbonates"). Le Cladietum (Pn5) occupe une position extrême;
- le plan 1-3 (56%) permet de réunir les deux points de lisière (Pn2 et Pn3) en ce qui concerne Fef, principale contribution à l'axe 3.

Mis en place plus tardivement, le transect de Champmartin a fait l'objet d'une seule série de mesures pour les eaux piézométriques, le 3 juin 1986. Les résultats sont représentés en figure 27, où ils sont comparés à ceux du transect de Portalban pour la même date. L'image fournie par ce dernier est d'interprétation plus délicate. L'essentiel figure dans le plan 1-2, où les principales contributions à l'axe 2 (Eh et Dupe surtout, mais encore Fef, PO4, Corg, Fefnf) discriminent l'ensemble des points de manière ordonnée, à l'exception de Pn1 (Pn0 manque). Le transect de Champmartin présente également des extrémités bien différenciées dans ce même plan 1-2. En revanche le point central Cn3, autrement dit la pinède, est nettement plus proche du Molinietum Cn1 que du Schoenetum Cn5, quel que soit le plan considéré. Au paragraphe 5.4.2 nous avons émis l'hypothèse d'une telle proximité écologique, qui faisait du Molinietum le stade précurseur privilégié de la pinède par rapport aux autres unités de marais. Ce point de vue est ici confirmé, partiellement dans la mesure où il s'appuie sur une seule série d'analyses d'eaux piézométriques.

Dans le cas des centrifugations, qui traduisent une situation où l'eau gravitaire n'est plus disponible, les tracés des transects sur les plans factoriels ne sont guère explicites. Nous avons renoncé à les représenter par l'ACP, au profit d'un traitement à une seule variable développé dans le paragraphe suivant.

8.3.2 Variation spatiale des descripteurs physico-chimiques

L'objectif d'une telle analyse est double: d'une part caractériser les points choisis comme représentatifs des unités de végétation se succédant le long d'un transect, d'autre part mettre en évidence les descripteurs les plus discriminants, voire d'éventuelles redondances (corrélations). Pour cette interprétation, la variation saisonnière a été délaissée au profit d'une image moyenne dont les valeurs ont été obtenues à partir d'un nombre de mesures différent pour chaque point de transect, en fonction des disponibilités de l'eau piézométrique. Certaines de ces valeurs moyennes doivent par conséquent être relativisées, ce que confirme également l'examen du coefficient de variation (cf. tab. 14). Ce point de vue peut encore être étayé par les régressions entre les valeurs centrifugées et piézométriques portées au tableau 15 (cf. 8.3.3).

La mesure de O2, Eh, Fefnf est dépourvue de sens pour les solutions de sol obtenues par centrifugation. Ces descripteurs manquent donc sur les graphes, de même que les valeurs calculées Fec et Fefnf correspondantes.

En plus de la recherche d'éléments traceurs des modifications le long des transects, nous avons tenté de lier les teneurs dans les eaux centrifugées aux volumes extraits, eux-mêmes fonction de l'humidité au champ (cf. 8.3.3). Pour une même station, nous n'avons jamais trouvé de relation cohérente entre ces

descripteurs, en raison probable de la complexité d'une situation où la nature du site, la saison, l'humidité au champ, les comportements ioniques spécifiques (par ex. la libération des monovalents avec l'augmentation de la teneur en eau) et d'autres facteurs encore peuvent jouer un rôle. Sur le plan des concentrations, les écarts entre les valeurs piézométriques et centrifugées permettent de visualiser une partie des "réserves" disponibles dans l'eau capillaire, jusqu'à un pF de 3,6 tout au moins. Les situations inversées, c'est-à-dire où les teneurs des eaux piézométriques sont plus élevées que celles des centrifugations (cf. ci-dessous, Portalban), s'expliquent difficilement. Le fait que le phénomène se répète systématiquement, sur de nombreuses dates, permet d'exclure le hasard d'échantillonnage.

A) Transect de Portalban

Sur les fig. 28a, b, c, représentations graphiques des valeurs du tableau 14, sont présentées les variations moyennes des descripteurs les plus significatifs. Dupe et Cl ont été éliminés pour variations trop faibles, Fef, Al et Mn pour teneurs insignifiantes. L'examen de ces documents suggère les commentaires suivants, compte tenu des relations exprimées sur la figure 25:

- "système carbonates": Ca, Mg, Dute, et Cond présentent une variation semblable, avec les valeurs les plus faibles en forêt, intermédiaires en lisière et dans le Schoenetum, très élevées dans le Cladietum. Les valeurs piézométriques sont, un peu curieusement, systématiquement plus élevées et moins fluctuantes que les valeurs centrifugées, à l'exception de Cond dont la variation est de plus large amplitude. Ce descripteur présente en outre une teneur piézométrique très élevée au premier point du transect ainsi qu'une valeur de centrifugation étonnamment faible en Cladietum. Les coefficients de variation moyens (pour tous les points du transect) de Ca et Mg, respectivement de 17 et 26, sont les plus faibles de tous les descripteurs (avec Dute et pH). Cette relative stabilité dans l'espace et dans le temps est certainement révélatrice d'une influence déterminante du substrat. De ce fait, le comportement de Mg surtout pourrait éventuellement être mis à profit pour préciser les limites molasse - moraine, moyennant un étalonnage minéralogique préalable. Dans cette perspective, bien que variant davantage, Na entrerait également en considération. Enfin, et bien qu'il n'appartienne pas à ce "système", nous pouvons remarquer le comportement similaire de Si, hormis une diminution d'importance dans le Cladietum.
- "système fer": la relation négative entre Ca, Mg et pH est assez bien respectée malgré les faibles variations du taux d'acidité. L'expression de ce même pH sous forme logarithmique aboutit à des valeurs très réduites du coefficient de variation. Le pH est également relié positivement à O2, excepté en pinède, ainsi qu'à Eh. En ce qui concerne le fer, l'opposition théorique à ces derniers descripteurs se manifeste surtout entre le rapport Fefnf et O2. Quant au fer total Fefn, la rupture entre lisière interne et lisière externe pourrait elle aussi renseigner sur la limite de répartition d'un matériel (morainique?) enrichi en fer. La valeur élevée des coefficients de variation pour les points extrêmes doit encore être remarquée, en particulier pour la Cladietum.

- "système biologique": observés à cette fréquence et dans ces conditions, des substances telles que SO₄, NO₃, PO₄ se révèlent de peu d'intérêt en tant que traceurs de la spécificité des milieux traversés par le transect. Comparativement, ces ions se comportent pourtant très différemment, tant du point de vue de leurs fluctuations (coefficients de variation moyens respectifs de 54, 122, 251 pour l'eau piézométrique) que de leur extractibilité à la centrifugation: concordante à l'eau piézométrique pour SO₄, élevée pour NO₃, complètement aléatoire pour PO₄. On remarque ici, à l'instar de BUTTLER (1987), que les teneurs en azote mesurables dans les nappes sont insignifiantes, cet élément étant immédiatement réabsorbé par les végétaux. En plus d'une progression régulière en direction du marais, K présente la particularité remarquable d'un coefficient de variation brusquement très élevé pour les piézomètres du Schoenetum et du Cladietum. Comme pour K et NO₃, l'extraction de Corg est bien plus efficace en forêt.

B) Transect de Champmartin

Comme nous l'avons déjà signalé, nous ne disposons que d'un nombre restreint de mesures pour ce transect installé plus tardivement: deux séries complètes (une piézométrique et une centrifugée) en date du 3 juin 1986, une série centrifugée complète au 18 août 1986. Les valeurs rapportées au tableau 14 ne sont donc plus des moyennes, excepté les trois solutions de sol qui ont fait l'objet de deux mesures. Les figures 29a, b, c illustrent à nouveau les descripteurs les plus significatifs, pH, Fef, Al, Mn, PO₄, NO₃, Cl aux teneurs ou variations insignifiantes n'ayant pas été retenus, alors que SO₄ et Dupe n'ont pas été analysés pour la deuxième date. Il faut encore rappeler que les eaux piézométriques sont également traitées en ACP, figure 27.

Sur les figures 29a, b, c seuls les points principaux Molinietum - pinède - Schoenetum sont représentés, ceci afin de clarifier la comparaison. En effet, nous l'avons réalisé lors de l'interprétation hydrochimique et pédologique, la compréhension fine des transitions nécessiterait davantage que les 2 points intermédiaires, par ailleurs incomplètement échantillonnés, retenus sur la base de l'analyse des limites optimales (cf. 5.4.3 et fig. 15). Compte tenu de cette simplification, il est déjà possible de formuler les remarques suivantes:

- pour un premier groupe de descripteurs (système carbonates) Ca, Mg, Dute et Cond, l'image est similaire, avec des valeurs croissant légèrement du Molinietum à la pinède, puis fortement dans le Schoenetum. Dans ce dernier, les teneurs piézométriques dépassent celles des centrifugations. Na, et dans une moindre mesure Si, se comportent de manière identique. Dans l'ensemble, les valeurs centrifugées se révèlent bien moins discriminantes, à l'exception de Ca et Mg au mois d'août.
- un deuxième groupe de descripteurs, O₂, Fec par de faibles valeurs, Eh par des valeurs plus élevées, individualise également bien le Schoenetum.
- quant aux descripteurs liés à l'activité biologique, l'amplitude des fluctuations observées pour le transect de Portalban rend l'interprétation d'une seule valeur ici fort délicate. Remarquons néanmoins la meilleure efficacité, classique, d'extraction par centrifugation, sauf dans le cas des SO₄ pour le Schoenetum, à nouveau distinct. Ces mêmes SO₄ varient en accord avec Dupe. Corg et K présentent un profil piézométrique semblable, peu significatif.

Cet ensemble d'observations confirme donc la similitude des conditions hydrochimiques entre le Molinietum et la pinède, déjà constatée en termes de proximité lors de l'ACP. A cet égard, les eaux piézométriques se révèlent davantage discriminantes que les centrifugations.

8.3.3 Corrélations eau piézométrique - eau de centrifugation

Lors de l'absence de nappe estivale, nous avons analysé, pour les localisations correspondantes, les solutions de sol obtenues par centrifugation d'échantillons de sol prélevés dans l'horizon de surface. Avec cette méthode, présentée sous 8.2, la mesure de O_2 , Eh, pH, Fenf n'entraîne pas en ligne de compte. Le pF d'extraction, compris entre 3,6 et 3,8, permet d'atteindre le domaine des eaux capillaires déjà difficilement disponibles (voir également 6.3 et fig. 21). L'évolution comparée du chimisme de ces eaux le long des transects a déjà été présentée dans les figures 28 et 29. D'une manière plus globale, nous avons réuni dans le tableau 15 les valeurs de corrélation eau piézométrique - eau de centrifugation, par descripteur, calculées sur la base de toutes les données disponibles après 16 échantillonnages mensuels effectués sur trois ans. Ces données concernent aussi bien les milieux forestiers que les marais non boisés.

Il nous a également paru intéressant de comparer ces mêmes valeurs, mais calculées pour un unique prélèvement au cours duquel, même en présence de nappe, un maximum d'échantillons de sol a été récolté. C'est ainsi que, pour la seule date du 3 juin 1986 (17 à 21 couples mesurés), 9 descripteurs sur 16 présentent un coefficient de corrélation $\geq 0,5$, dont 3 $> 0,7$. En considérant tous les couples possibles à toutes les dates de prélèvements (43 à 89 couples mesurés), ces nombres tombent respectivement à 4 et 0, et les valeurs du coefficient de corrélation r sont nettement inférieures. En restreignant cette dernière analyse aux seules stations sur molasse, à savoir les transects de Portalban et Champmartin, toutes les corrélations disparaissent, à l'exception de Cl (résultats non figurés au tableau 15). Il apparaît donc clairement que sur un grand nombre de mesures, incluant de surcroît des variations saisonnières, les corrélations entre les valeurs piézométriques et centrifugées ne sont guère utilisables. En revanche, pour une même date, et moyennant peut-être un étalonnage par milieu, la teneur disponible en certains éléments, à choisir en fonction de la précision souhaitée, devrait pouvoir être estimée même en l'absence de nappe.

Il est intéressant de noter, dans notre cas, les corrélations élevées des NO_3 et PO_4 , habituellement présents en très faibles quantités dans les eaux piézométriques. A l'inverse, Dute, Dupe, Corg, K, Al, Mn et SO_4 des eaux capillaires restent inaccessibles par cette méthode.

Parallèlement à l'analyse des descripteurs physico-chimiques, nous avons déterminé l'efficacité de l'extraction par centrifugation, en établissant les corrélations entre pourcent extrait et humidité au champ, le tout en pourcent du sol sec à 105 °C. La figure 30 représente l'évolution saisonnière des résultats pour le transect de Portalban. Pour les quatre premiers points, droites et équations de régression correspondantes, illustrées en figure 31, ont les valeurs suivantes ($P \geq 0,95$):

0: station	(10 mesures):	C0 = 0,61 HC - 8,8	avec r = 0,94
1: pinède	(8 "):	C1 = 0,65 HC - 9,5	" r = 0,91
2: lis. int.	(5 "):	C2 = 0,75 HC - 19,6	" r = 0,88
3: lis. ext.	(5 "):	C3 = 0,83 HC - 15,4	" r = 0,91

Comme WEDRAOGO (1983), nous constatons une bonne corrélation ($r \geq 0,88$) entre humidité au champ et pourcent d'eau extrait. De ce fait chaque point du transect peut être caractérisé par l'humidité au champ ainsi que par l'efficacité d'extraction (pente de la droite). En raison d'une nappe rarement absente, les points de marais 4 (*Schoenetum rudimentaire*) et 5 (*Cladietum*) ont fait l'objet d'un nombre de mesures plus faible. Dans ce cas le tracé d'une droite de régression devient trop incertain, et seules les valeurs mesurées sont représentées.

8.4 CONCLUSIONS

Examinés surtout dans la double perspective d'une typologie stationnelle et de la mise en évidence d'éléments traceurs, les résultats de l'analyse hydrochimique laissent entrevoir quelques pistes.

Tout d'abord sur le plan méthodologique, la globalité de l'analyse en composantes principales n'est pas toujours interprétable sans le concours d'une illustration plus simple à une seule variable. Les deux méthodes gagnent à être utilisées conjointement.

En ce qui concerne la différenciation des points de transects, on peut constater que le pôle forestier, mais aussi le *Molinietum*, présentent des valeurs du système carbonates (Ca, Mg, Dure, Cond, Na) systématiquement moins élevées que *Schoenetum* et *Cladietum*. Contrairement à notre attente, notamment au vu des niveaux moyens de nappe et des valeurs tensiométriques (cf. chapitre 6), les caractéristiques aérobies du milieu forestier sont très variables et souvent inférieures à celles des marais adjacents. En conditions pédologiques très différentes mais toutes déterminées par un degré d'hydromorphie plus élevé (tourbe ou gleys), BUTTLER (1987) relève la parfaite adéquation entre chimisme des nappes et intensité des caractères d'hydromorphie. Force est de constater dans notre cas que la réduction au seul système sur molasse-moraine (pseudogleys) rend cette adéquation plus aléatoire.

Il nous importait également de mettre en évidence d'éventuels éléments traceurs, ou à défaut certaines redondances (corrélations systématiquement excellentes) de manière à pouvoir alléger de futurs protocoles d'analyses lors d'investigations plus poussées. A priori, les descripteurs aux variations spatiales et/ou teneurs insignifiantes tels Al, Mn, Fef, Cl, NO3, ou encore au coefficient de variation beaucoup trop élevé, tel P04, peuvent être éliminés. Parmi les descripteurs restants, aucun ne constitue à lui seul un bon traceur. Les analyses en composantes principales, par le biais des contributions aux facteurs, mais aussi les fortes variations spatiales avec faibles coefficients de variation, permettent de mettre en valeur les principaux discriminants. Le système des carbonates est toujours concerné, et principalement Mg et Na dont la bonne corrélation pourrait contribuer à préciser les limites molasse - moraine. De ce point de vue, Fenf, ou d'autres formes du fer, entrent également en considération. Eh, important (avec O2) par sa contribution aux plans factoriels, doit être considéré avec prudence en raison d'un coefficient de variabilité assez élevé. Il faut encore noter le comportement intéressant de K

dont la variabilité augmente brusquement en marais. Enfin, au niveau des centrifugations, des descripteurs tels que Corg, NO₃, K présentent un intérêt certain, avec toutefois l'inconvénient majeur d'une méthode relativement lourde à mettre en oeuvre.

Il faut encore observer la possibilité limitée, en tous les cas à la même date, d'évaluer les caractéristiques physico-chimiques de la nappe en analysant la solution de sol extraite par centrifugation. De plus il n'existe aucune relation entre volumes extraits et valeurs des descripteurs physico-chimiques. En revanche la relation entre l'eau extraite par centrifugation à pF 3,6 et l'humidité au champ est excellente, et la méthode d'extraction par centrifugation pourrait être utilisée pour cerner davantage la limite écologique que représente l'eau disponible à différents pF.

En définitive, notre approche ne constitue qu'une ouverture qui mériterait bien quelques prolongements. Plus précisément, par rapport à notre projet initial de nature essentiellement typologique, les transitions pourraient dès à présent faire l'objet d'études beaucoup plus fines, dans l'espace et dans le temps. En augmentant ainsi le nombre et la fréquence des mesures, voire leur qualité en y incluant par exemple de nouveaux descripteurs tels pCO₂ (qui détermine l'équilibre du système carbonates et permet un suivi de l'activité biologique -POCHON 1978-), en étalonnant les valeurs hydrochimiques à l'aide des analyses de sols, les conditions permettant l'installation de la pinède pourraient être beaucoup mieux cernées. Pour comprendre et agir sur l'un des phénomènes clé actuellement à l'oeuvre sur la rive sud du lac de Neuchâtel, à savoir l'embroussaillage, cette étape nous paraît incontournable.

TABLEAU 14a: valeurs moyennes des descripteurs physico-chimiques pour les nappes et solutions de sol des transects sur molasse

Station	%O2	c.v.	n	O2	c.v.	n	Eh	c.v.	n	pH	c.v.	n	Cond	c.v.	n	Dure	c.v.	n	Dupe	c.v.	n
Pn0	34,1	1	2	3,6	6	2	89	119	2	7,4	6	2	424	1	2	262	16	2	13	22	2
P Ps0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	440	50	9	160	16	12	47	37	12
o Pn1	43,5	46	6	4,3	46	6	77	145	6	7,2	4	6	757	80	6	320	21	6	7	49	6
r Ps1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	493	66	6	156	25	9	78	44	9
t Pn2	36,9	76	10	3,7	76	10	103	65	10	7,3	2	10	684	62	10	327	20	10	16	107	10
a Ps2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	523	17	4	204	31	6	97	80	6
l Pn3	50,3	49	11	5,1	50	11	179	91	11	7,5	2	11	641	75	10	292	23	11	12	67	11
b Ps3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	493	24	3	223	35	5	52	79	5
a Pn4	53,6	33	11	5,3	31	11	145	46	11	7,4	2	11	652	59	10	301	17	11	10	103	11
n Ps4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	440	32	4	172	54	5	79	128	5
Pn5	38,8	58	14	3,8	53	14	132	60	14	7,1	5	14	881	61	12	459	13	14	12	98	14
Ps5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	408	20	3	221	32	3	53	93	3
C Cn1	94,6	-	1	9,2	-	1	241	-	1	7,8	-	1	235	-	1	111	-	1	3	-	1
h Cs1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	398	19	2	237	-	1	0	-	1
a Cn2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m Cs2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	474	-	1	-	-	-	-	-	-
p Cn3	93,6	-	1	9,1	-	1	272	-	1	7,6	-	1	272	-	1	126	-	1	7	-	1
m Cs3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	449	25	2	287	-	1	0	-	1
a Cn4	76,1	-	1	7,4	-	1	200	-	1	7,3	-	1	652	-	1	365	-	1	3	-	1
r Cs4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	626	-	1	-	-	-	-	-	-
t Cn5	68,9	-	1	6,7	-	1	373	-	1	7,7	-	1	746	-	1	378	-	1	14	-	1
i Cs5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	557	2	2	298	-	1	0	-	1
n																					
Lac	96,5	7	14	10,1	13	14	82	282	14	8,1	7	14	372	64	14	127	9	14	12	58	14
Ruisseau	92,9	12	14	9,8	14	14	122	203	14	8,3	2	14	886	60	14	311	8	14	43	34	14
Broye	95,0	8	14	9,8	22	14	137	71	14	8,0	5	14	527	57	14	176	17	14	35	124	14
Station	Corg	c.v.	n	Fef	c.v.	n	Fenf	c.v.	n	Ca	c.v.	n	Mg	c.v.	n	K	c.v.	n	Na	c.v.	n
Pn0	416,5	54	2	0,1	0	2	0,7	121	2	80,1	9	2	13,0	7	2	1,7	58	2	3,3	99	2
P Ps0	1646,9	51	14	0,2	34	14	-	-	0	72,6	32	14	8,7	35	14	6,1	36	14	4,8	70	13
o Pn1	457,0	11	6	0,2	93	6	1,8	64	6	99,1	18	6	14,5	17	6	1,4	31	6	8,8	55	6
r Ps1	1590,9	27	10	0,3	37	10	-	-	0	78,3	17	10	9,2	17	10	5,8	28	10	6,2	54	9
t Pn2	480,0	28	10	0,8	84	10	2,3	68	10	104,0	16	10	16,7	17	10	2,0	31	10	10,6	67	10
a Ps2	834,8	24	6	0,5	67	7	-	-	0	89,0	40	7	12,1	32	7	4,9	46	7	17,1	62	7
l Pn3	470,6	26	11	0,3	115	11	1,1	67	11	97,7	24	11	13,8	23	11	2,0	26	11	6,9	61	11
b Ps3	570,8	35	6	0,3	57	6	-	-	0	87,1	18	6	10,6	23	6	3,1	15	6	9,3	37	6
a Pn4	315,5	13	11	0,2	84	11	1,3	117	11	99,1	10	11	16,6	8	11	3,2	118	11	9,6	53	11
n Ps4	496,8	28	6	0,3	45	6	-	-	0	68,0	28	6	10,3	28	6	3,9	53	6	11,3	37	6
Pn5	307,5	24	14	0,2	91	14	1,3	192	14	141,5	23	14	21,4	28	14	3,1	308	14	16,7	62	14
Ps5	736,7	14	4	0,3	35	4	-	-	-	74,4	23	4	10,9	20	4	3,0	66	4	12,9	26	4
C Cn1	58,0	-	1	0,1	-	1	0,9	-	1	21,4	-	1	5,4	-	1	1,2	-	1	3,8	-	1
h Cs1	680,0	16	2	0,3	47	2	-	-	-	72,5	8	2	14,9	2	2	5,4	29	2	10,3	25	2
a Cn2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m Cs2	1467,0	-	1	0,3	-	1	-	-	0	61,8	-	1	13,5	-	1	7,2	-	1	19,2	-	1
p Cn3	87,0	-	1	0,1	-	1	1,4	-	1	26,4	-	1	6,2	-	1	1,5	-	1	7,9	-	1
m Cs3	929,5	10	2	0,2	141	2	-	-	0	63,4	42	2	10,9	48	2	5,3	13	2	16,9	8	2
a Cn4	422,0	-	1	0,3	-	1	1,7	-	1	103,0	-	1	20,3	-	1	3,7	-	1	19,0	-	1
r Cs4	768,0	-	1	0,1	-	1	-	-	-	115,0	-	1	15,7	-	1	5,4	-	1	21,1	-	1
t Cn5	85,0	-	1	0,0	-	1	0,0	-	1	87,2	-	1	31,7	-	1	2,6	-	1	55,0	-	1
i Cs5	696,5	20	2	0,2	0	2	-	-	-	83,8	2	2	19,6	23	2	6,8	28	2	23,4	30	2
n																					
Lac	41,6	26	14	0,0	199	14	0,1	322	14	45,0	12	14	6,0	9	14	1,9	18	14	5,9	193	14
Ruisseau	68,8	60	14	0,0	214	14	0,2	151	14	121,1	33	14	24,4	40	14	3,6	37	14	13,3	61	14
Broye	70,9	32	14	0,0	199	14	0,1	212	14	63,7	18	14	10,1	15	14	3,5	23	14	5,7	50	14

TABLEAU 14b: valeurs moyennes des descripteurs physico-chimiques ...(suite)

Station	Al	c.v.	n	Mn	c.v.	n	Si	c.v.	n	NO3	c.v.	n	PO4	c.v.	n	SO4	c.v.	n	Cl	c.v.	n
Pn0	0,1	141	2	0,0		2	1,8		1	0,3	85	2	0,4	101	2	19,5	19	2	9,3	13	2
P Ps0	0,2	54	11	0,0	346	12	2,8	76	10	10,3	61	14	1,8	311	14	39,5	49	13	15,1	33	11
o Pn1	0,1	56	5	0,1	105	5	2,2	49	5	0,6	119	6	1,7	228	6	19,1	84	6	8,3	24	6
r Ps1	0,2	54	8	0,0		9	2,4	87	7	15,7	81	10	0,2	85	10	34,1	46	9	13,2	47	7
t Pn2	0,1	68	7	0,4	90	8	3,0	45	7	0,2	116	10	1,3	306	10	22,4	69	10	11,3	22	10
a Ps2	0,5	100	7	0,0		7	2,1	91	4	14,5	60	6	1,9	244	7	52,4	57	6	29,3	74	5
l Pn3	0,1	107	8	0,3	152	9	2,4	58	8	0,3	132	11	1,1	316	11	20,5	53	11	10,8	78	11
b Ps3	0,2	73	6	0,1	245	6	1,1	141	3	3,9	35	6	0,0	245	6	45,9	70	5	10,9	47	5
a Pn4	0,1	107	8	0,2	116	9	2,7	58	8	0,1	132	11	1,0	245	11	18,2	49	11	9,1	32	11
n Ps4	0,2	55	6	0,1	245	6	2	96	3	0,4	137	6	2,2	238	6	31,1	28	5	14,0	49	5
Pn5	0,0	115	11	0,0	148	12	0,9	68	9	0,1	151	14	0,3	314	14	35,7	48	14	11,3	81	14
Ps5	0,2	41	4	0,0	200	4	3,3	73	2	1,7	116	4	3,3	198	4	40,6	86	3	15,0	19	3
C Cn1	0,0		1	0,0		1	0,8		1	0,2		1	2,5		1	1,6		1	3,4		1
h Cs1	0,2	47	2	0,0		2	2,4	35	2	0,9	31	2	4,6	141	2	9,9		1	9,0		1
a Cn2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m Cs2	0,3		1	0,0		1	1,8		1	2,4		1	0,1		1	-	-	-	-	-	-
p Cn3	0,1		1	0,0		1	0,8		1	0,3		1	2,3		1	1,2		1	3,6		1
m Cs3	0,1	141	2	0,1	141	2	2,7	16	2	0,6	141	2	4,7	141	2	13,6		1	6,6		1
a Cn4	0,1		1	0,2		1	2,5		1	0,3		1	7,2		1	2,2		1	26,9		1
r Cs4	0,1		1	0,0		1	3,2		1	0,4		1	0,0		1	-	-	-	-	-	-
t Cn5	0,1		1	0,3		1	1,6		1	0,1		1	4,1		1	13,1		1	6,8		1
i Cs5	0,1	0	2	0,0		2	2,5	6	2	0,5	110	2	3,7	141	2	11,9		1	10,8		1
n																					
Lac	0,0	332	11	0,0		12	0,2	103	9	1,6	57	14	0,1	159	14	15,2	21	14	9,5	53	14
Ruisseau	0,1	159	11	0,0	346	12	3,8	58	9	15,8	66	14	1,9	220	14	25,6	17	14	26,1	62	14
Broye	0,0	115	11	0,0	346	12	0,6	104	9	8,8	58	14	0,3	246	14	23,0	19	14	14,5	29	14

Station	Fec	c.v.	n	Fefnf	c.v.	n
Pn0	0,6	141	2	0,5	121	2
P Ps0	-	-	-	-	-	-
o Pn1	1,6	65	6	0,2	91	6
r Ps1	-	-	-	-	-	-
t Pn2	1,5	105	10	0,5	75	10
a Ps2	-	-	-	-	-	-
l Pn3	0,8	90	11	0,3	97	11
b Ps3	-	-	-	-	-	-
a Pn4	1,1	142	11	0,4	101	11
n Ps4	-	-	-	-	-	-
Pn5	1,1	231	14	0,6	76	14
Ps5	-	-	-	-	-	-
C Cn1	0,8		1	0,1		1
h Cs1	-	-	-	-	-	-
a Cn2	-	-	-	-	-	-
m Cs2	-	-	-	-	-	-
p Cn3	1,3		1	0,1		1
m Cs3	-	-	-	-	-	-
a Cn4	1,4		1	0,2		1
r Cs4	-	-	-	-	-	-
t Cn5	0,0		1	0,0		1
i Cs5	-	-	-	-	-	-
n						
Lac	0,1	374	14	0,1	244	14
Ruisseau	0,2	157	14	0,1	271	14
Broye	0,1	238	14	0,2	239	14

Légende (cf également fig 4, 15 et 16):

.n.: nappe

.s.: solution de sol (centrifugation)

transect de Portalbantransect de Champmartin

Pn0/Ps0: pinède (carré permanent)

Pn1/Ps1: pinède

Cn1/Cs1: Molinietum

Pn2/Ps2: lis.int (lisière limite interne)

Cn2/Cs2: lisière Molinietum-pinède

Pn3/Ps3: lis.ext (lisière limite Cladium)

Cn3/Cs3: pinède

Pn4/Ps4: Schoenetum (rudimentaire)

Cn4/Cs4: lisière pinède-Schoenetum

Pn5/Ps5: Cladietum

Cn5/Cs5: Schoenetum

Résultats en ng/l sauf % O2, Eh (mV), Cond (µS), Corg (sans unité)

c.v. : coefficient de variation ((écart-type/moyenne) * 100)

n : nombre de mesures

% O2 : % de saturation en oxygène

Cond : conductivité

Dure : dureté temporaire

Dupe : dureté permanente

Corg : carbone organique

Fef : fer filtré (fer "hydrosoluble" ± échangeable, surtout ferreux)

Fefnf : fer non filtré (fer total)

Fec : fer non filtré - fer filtré (fer insoluble ± complexé)

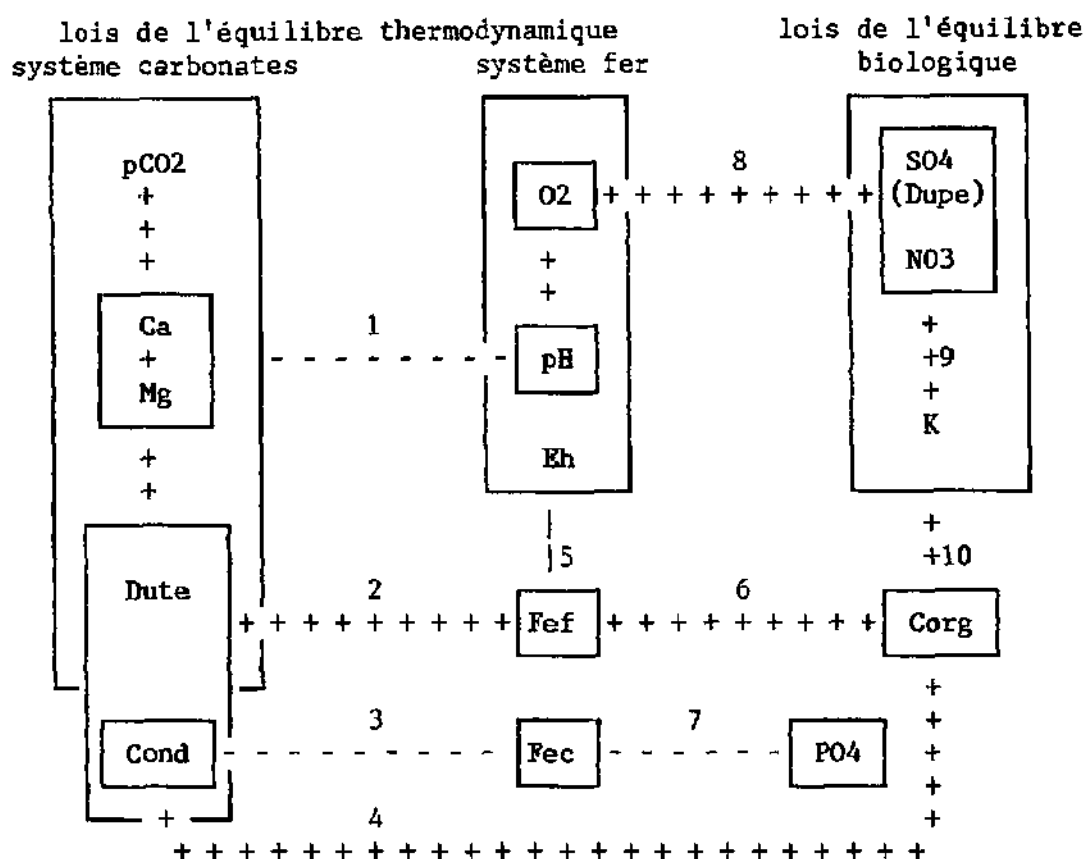
Fefnf: rapport fer filtré/fer non filtré

TABLEAU 15: régressions des valeurs centrifugations sur les valeurs piézomètres pour les descripteurs chimiques de l'eau.

Para- mètre	Nb de mesures (couples)	Coefficient de corrélation r	Niveau de probabilité	Equation de régression ($r \geq 0,5$) C: valeur centrifugation P: valeur piézomètre
<u>Prélèvements 3 juin 1986</u>				
Cond	21	0,55	0,99	C.Cond = 0,33 P.Cond + 307,64
Dute	21	0,42	0,94	
Dupe	21	-	-	
Corg	21	-	-	
Fef	21	0,55	0,99	C.Fef = 0,11 P.Fef + 0,22
Ca	21	0,53	0,99	C.Ca = 0,32 P.Ca + 52,91
Mg	21	0,63	1	C.Mg = 0,40 P.Mg + 4,96
K	21	-	-	
Na	21	0,63	1	C.Na = 0,26 P.Na + 6,99
Al	21	-	-	
Mn	21	-	-	
Si	21	0,71	1	C.Si = 1,17 P.Si + 0,99
NO3	21	0,85	1	C.NO3 = 4,97 P.NO3 + 0,35
PO4	21	0,76	1	C.PO4 = 1,33 P.PO4 + 2,41
SO4	17	-	-	
Cl	17	0,69	1	C.Cl = 0,75 P.Cl + 5,32
<u>Prélèvements toutes les dates</u>				
Cond	72	0,18	0,87	
Dute	78	-	-	
Dupe	78	0,20	0,91	
Corg	88	-	-	
Fef	89	-	-	
Ca	89	-	-	
Mg	89	0,56	1	C.Mg = 0,40 P.Mg + 2,86
K	89	-	-	
Na	85	0,52	1	C.Na = 0,43 P.Na + 4,69
Al	56	-	-	
Mn	65	-	-	
Si	43	0,42	1	
NO3	34	0,30	1	
PO4	35	0,60	1	C.PO4 = 0,92 P.PO4 + 1,58
SO4	30	0,37	1	
Cl	71	0,52	1	C.Cl = 1,20 P.Cl + 3,10

Abréviations des descripteurs: voir légende tab. 14.

FIGURE 25: quelques relations entre descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes, en milieu calcaire (selon BUTTLER 1987, inspiré de MISEREZ 1973, POCHON 1978, BOUYER et al. 1978).



Légende:

++: liaison positive --: liaison négative

pCO_2 : pression partielle de CO_2 dissous

Dure: dureté temporaire

Dupe: dureté permanente

Fef : fer filtré (Fe "hydrosoluble" assimilé au Fe échangeable, essentiellement ferreux en milieu réducteur)

Fec : Fe non filtré - Fe filtré (Fe complexé insoluble, essentiel. ferrique)

Cond: conductivité

Corg: carbone organique

- 1: la baisse du pH accroît l'agressivité à l'égard des carbonates;
- 2: libération de fer lors de la décarbonatation (liée à pCO_2);
- 3: à l'automne, après complexation du Fef (ou Ca) par la matière organique et disparition de la corrélation de ces ions avec la conductivité;
- 4: libération automnale d'ions après dégradation biologique de la matière organique durant l'été;
- 5: solubilité du fer en fonction de Eh et pH (par pCO_2); les descripteurs de ce système ne sont jamais associés de façon totalement cohérente;
- 6: la matière organique maintient le fer en solution par: abaissement de Eh et pH (cf diagramme de solubilité in BOUYER et al. 1978), réduction du fer ferrique en fer ferreux soluble, formation de chélates stables très solubles;
- 7: ion phosphate très complexant à l'égard du fer ferrique (vivianite). Les faibles teneurs et fortes variations de PO_4 (cf tab. 11) rendent le comportement de cet ion difficilement interprétable;
- 8: oxydation estivale de S et N dans les horizons aérés (sans acidification consécutive, à cause du milieu tamponné);
- 9: liaison indirecte, surtout en automne, après intense activité biologique;
- 10: liaison cohérente (masquée par l'action d'autres facteurs dans le cas des eaux piézométriques) entre ces ions et les activités cycliques dont la matière organique est le siège.

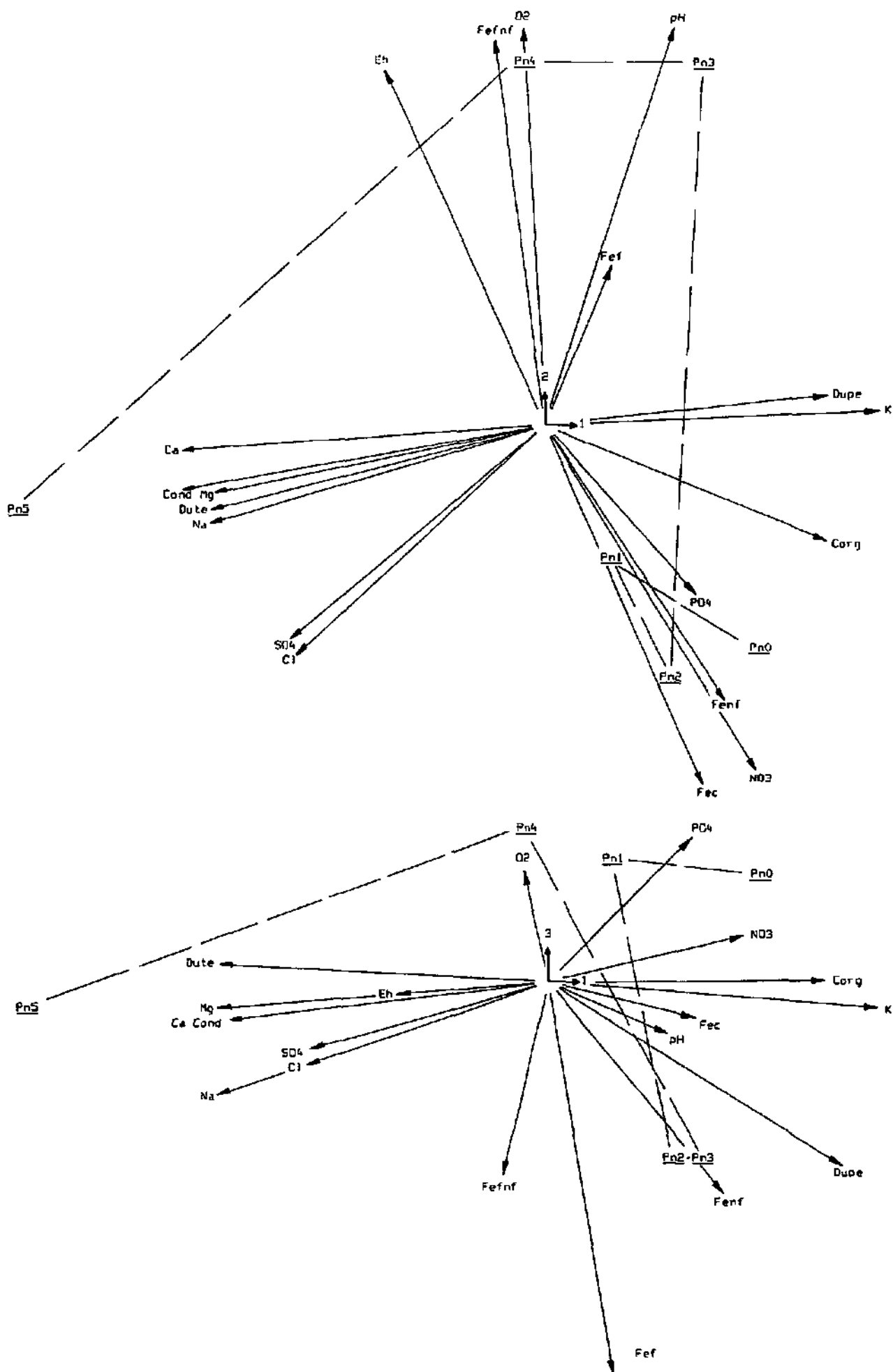


FIGURE 26: analyse en composantes principales de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes du transect de Portalban. Période printanière, 14 mai 1985. Plan 1-2 80 %; plan 1-3: 56 %. Abréviations des sites et descripteurs: voir légende tab. 14.

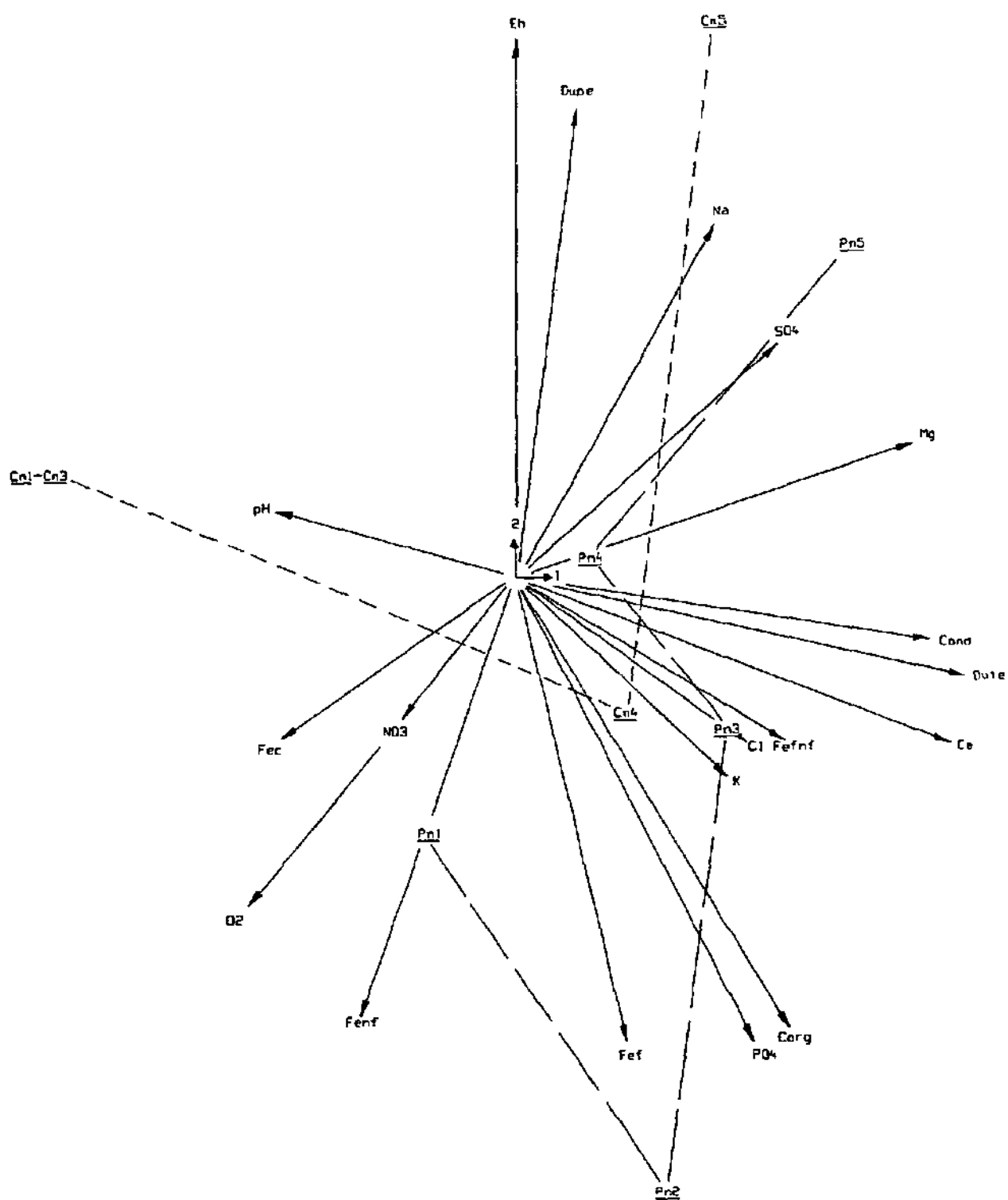


FIGURE 27a: analyse en composantes principales de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes des transects de Portalban et Champmartin.
Période printanière, 3 juin 1986. Plan 1-2: 64 %.
Abréviations des sites et descripteurs: voir légende tab. 14.

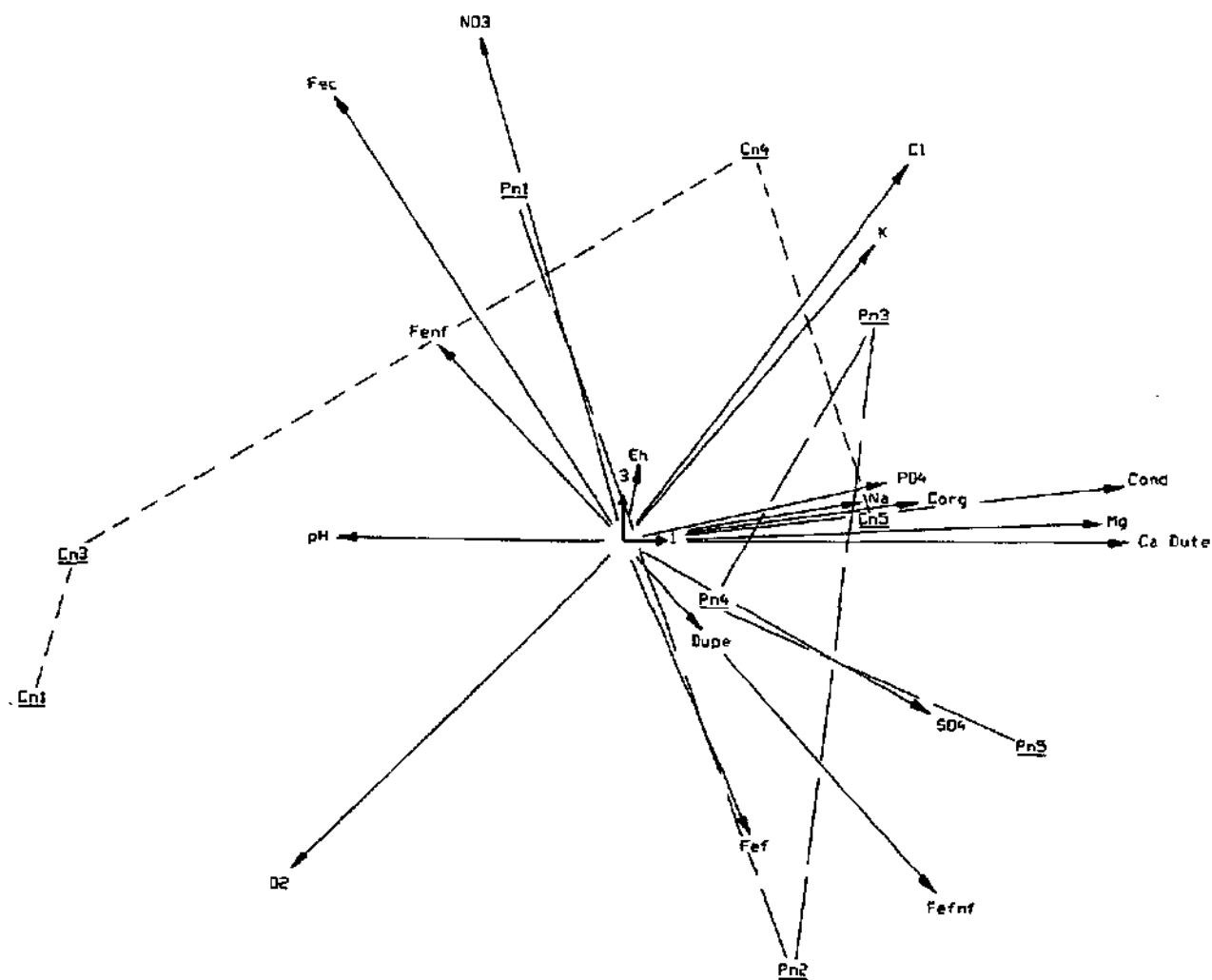


FIGURE 27b: analyse en composantes principales de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes des transects de Portalban et Champmartin.

Période printanière, 3 juin 1986. Plan 1-3: 48 %.

Abréviations des sites et descripteurs: voir légende tab. 14.

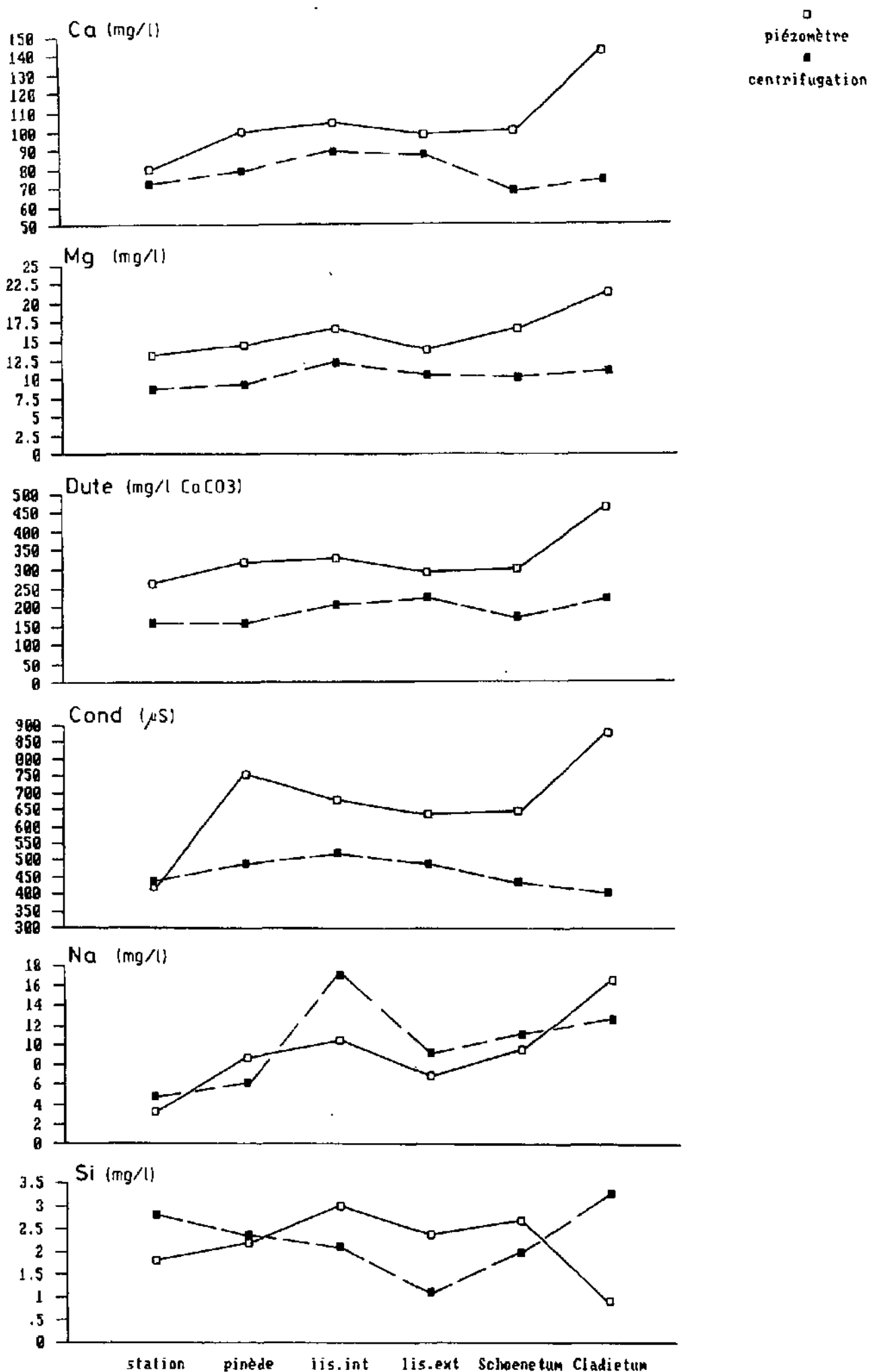


FIGURE 28a: variations spatiales moyennes de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes et les solutions de sol du transect de Portalban.

Abréviations des descripteurs: voir légende tab. 14.

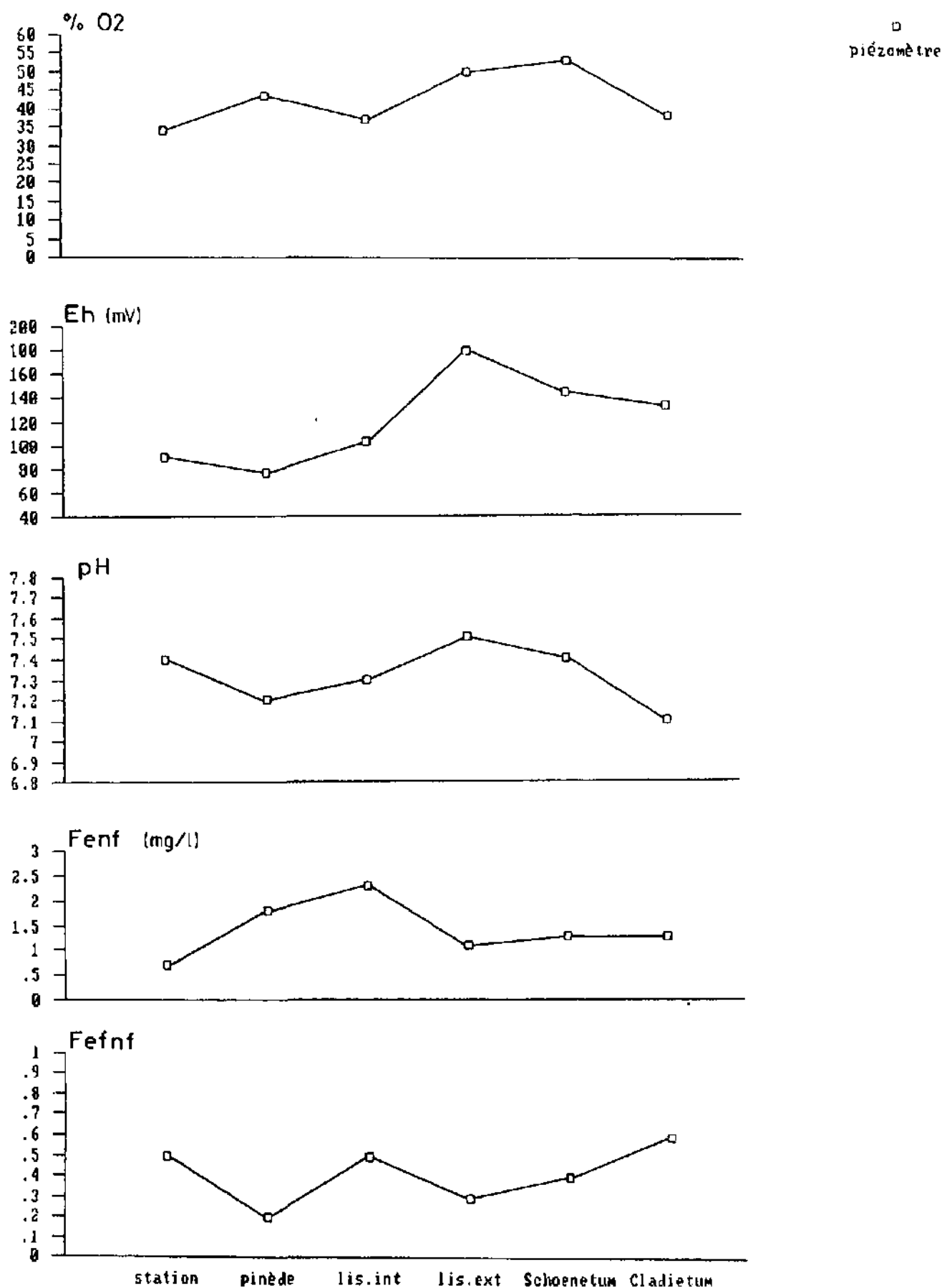


FIGURE 28b: variations spatiales moyennes de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes et les solutions de sol du transect de Portalban.

Abréviations des descripteurs: voir légende tab. 14.

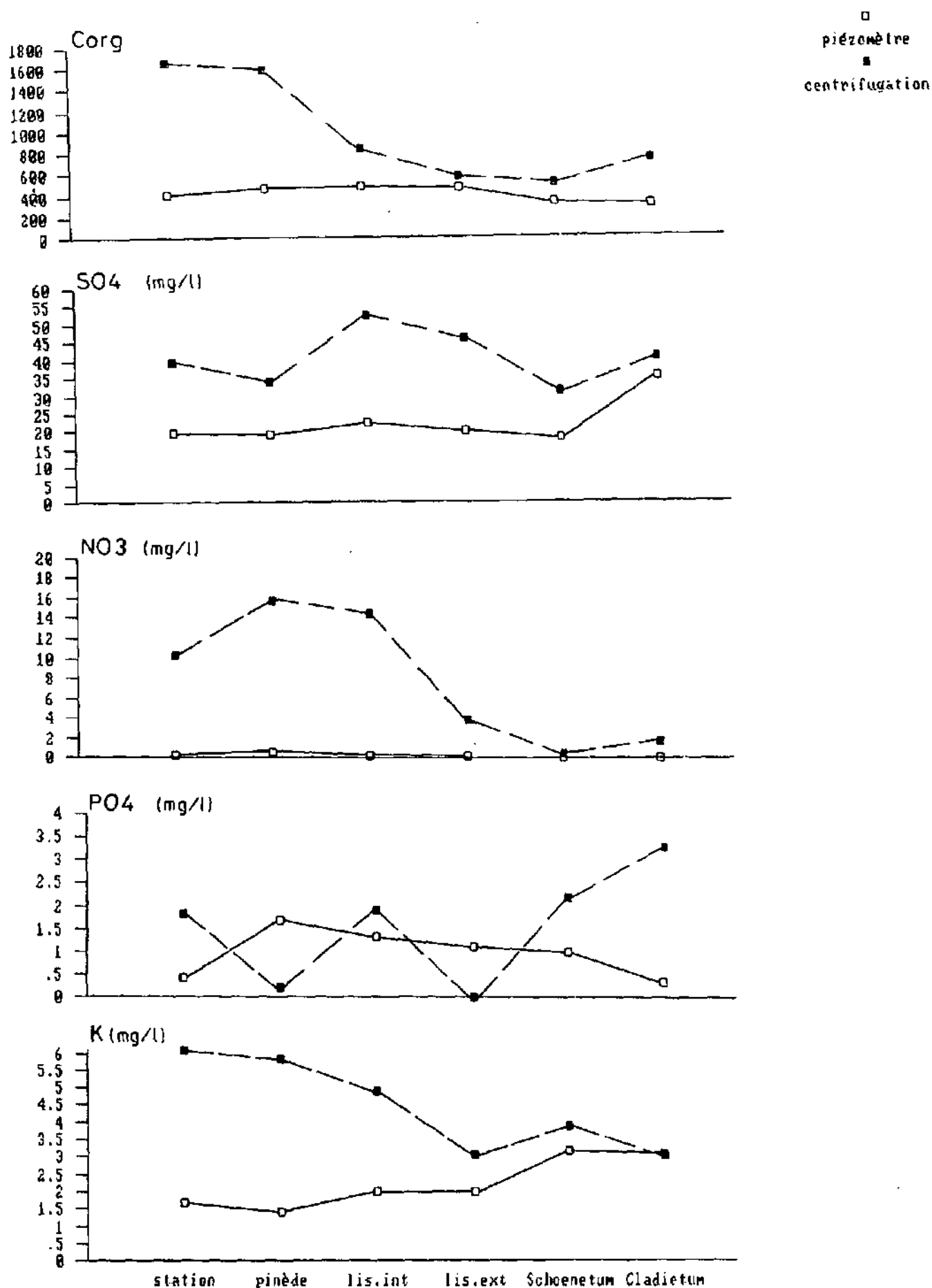


FIGURE 28c: variations spatiales moyennes de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes et les solutions de sol du transect de Portalban.

Abréviations des descripteurs: voir légende tab. 14.

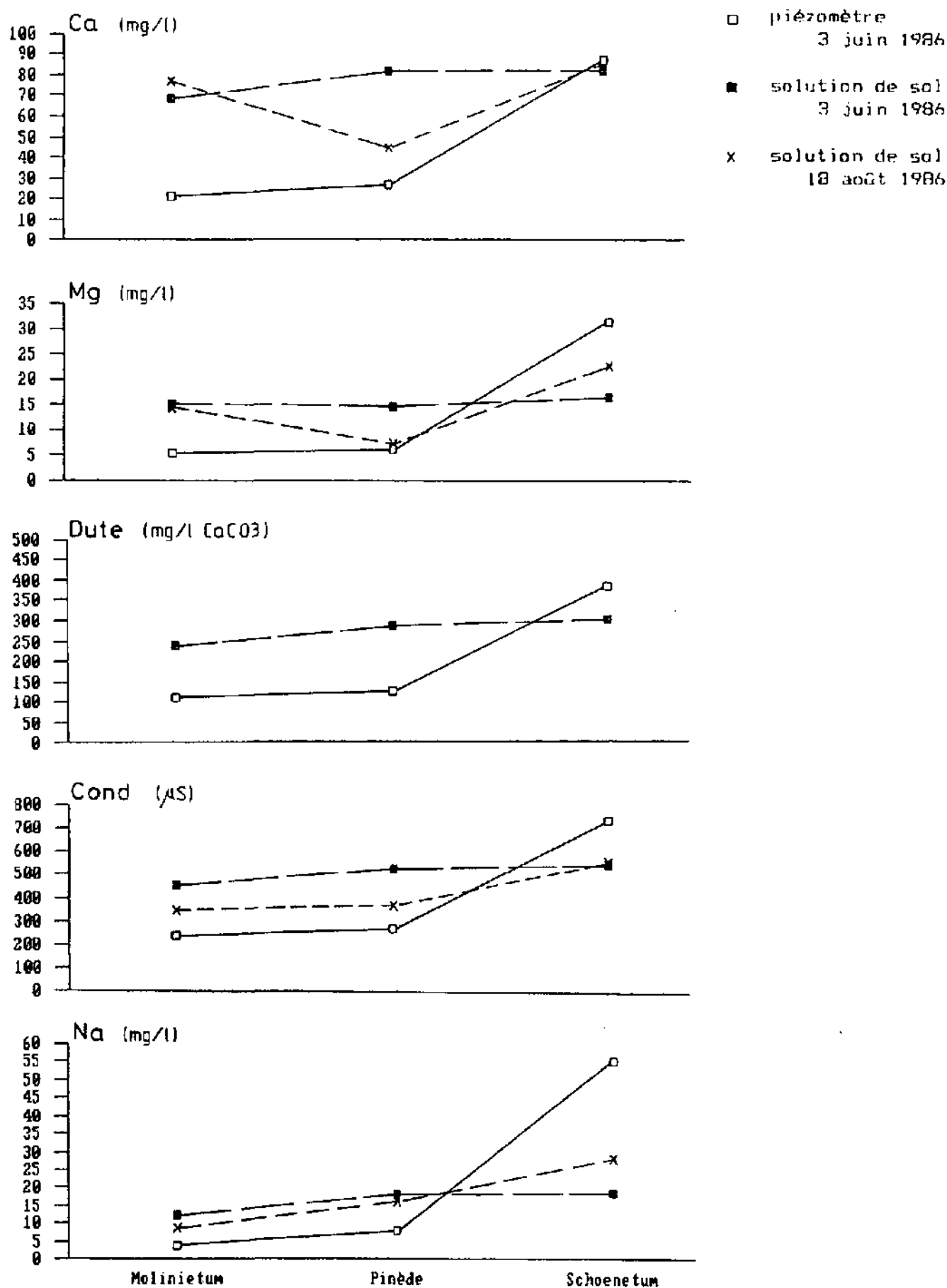


FIGURE 29a: variations spatiales de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes et les solutions de sol du transect de Champmartin

Abréviations des descripteurs: voir légende tab. 14.

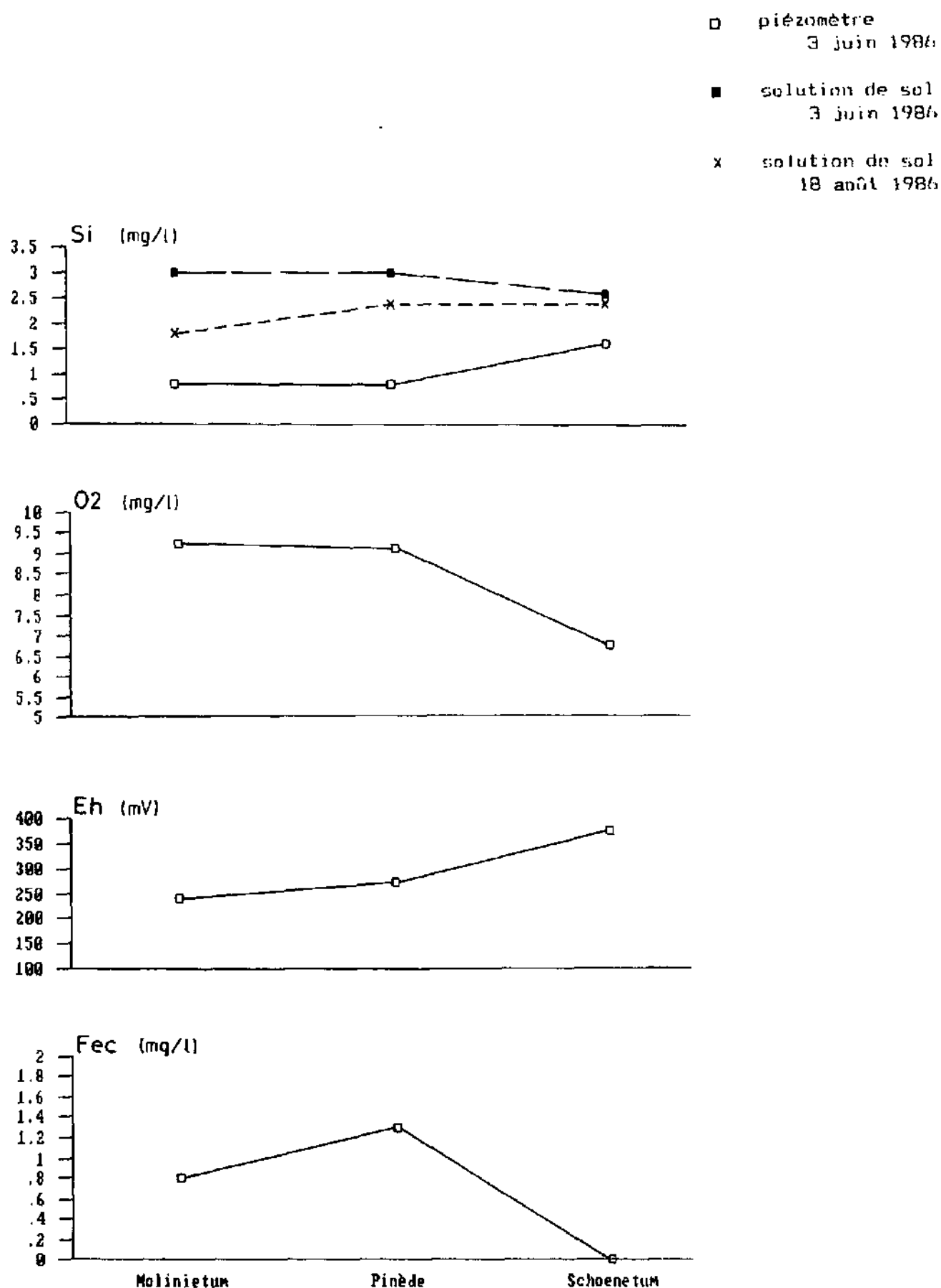


FIGURE 29b: variations spatiales de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes et les solutions de sol du transect de Champmartin
 Abréviations des descripteurs: voir légende tab. 14.

- piézomètre
3 juin 1986
- solution de sol
3 juin 1986
- x solution de sol
18 août 1986

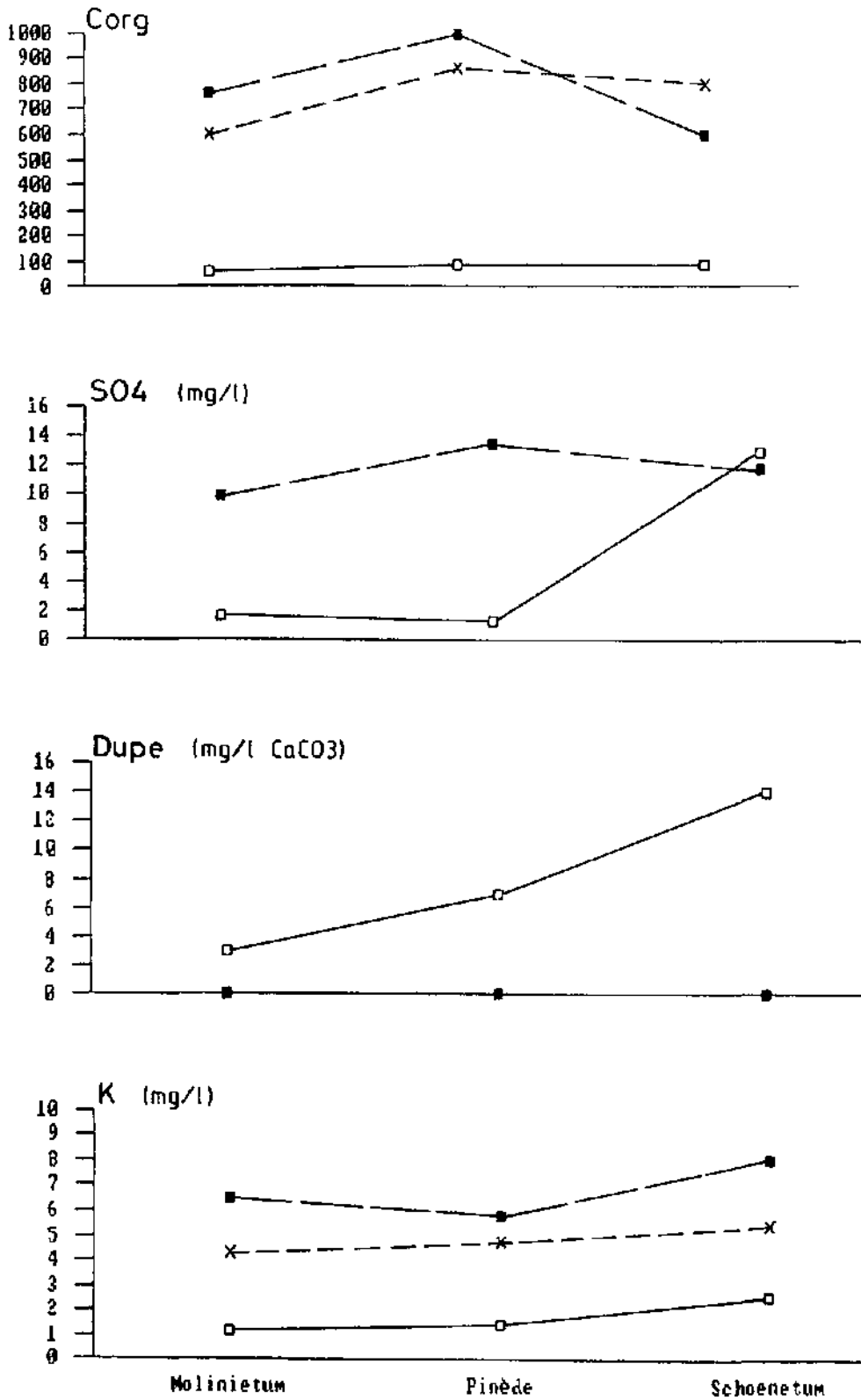


FIGURE 29c: variations spatiales de quelques descripteurs physico-chimiques dans l'eau des nappes et les solutions de sol du transect de Champmartin

Abréviations des descripteurs: voir légende tab. 14.

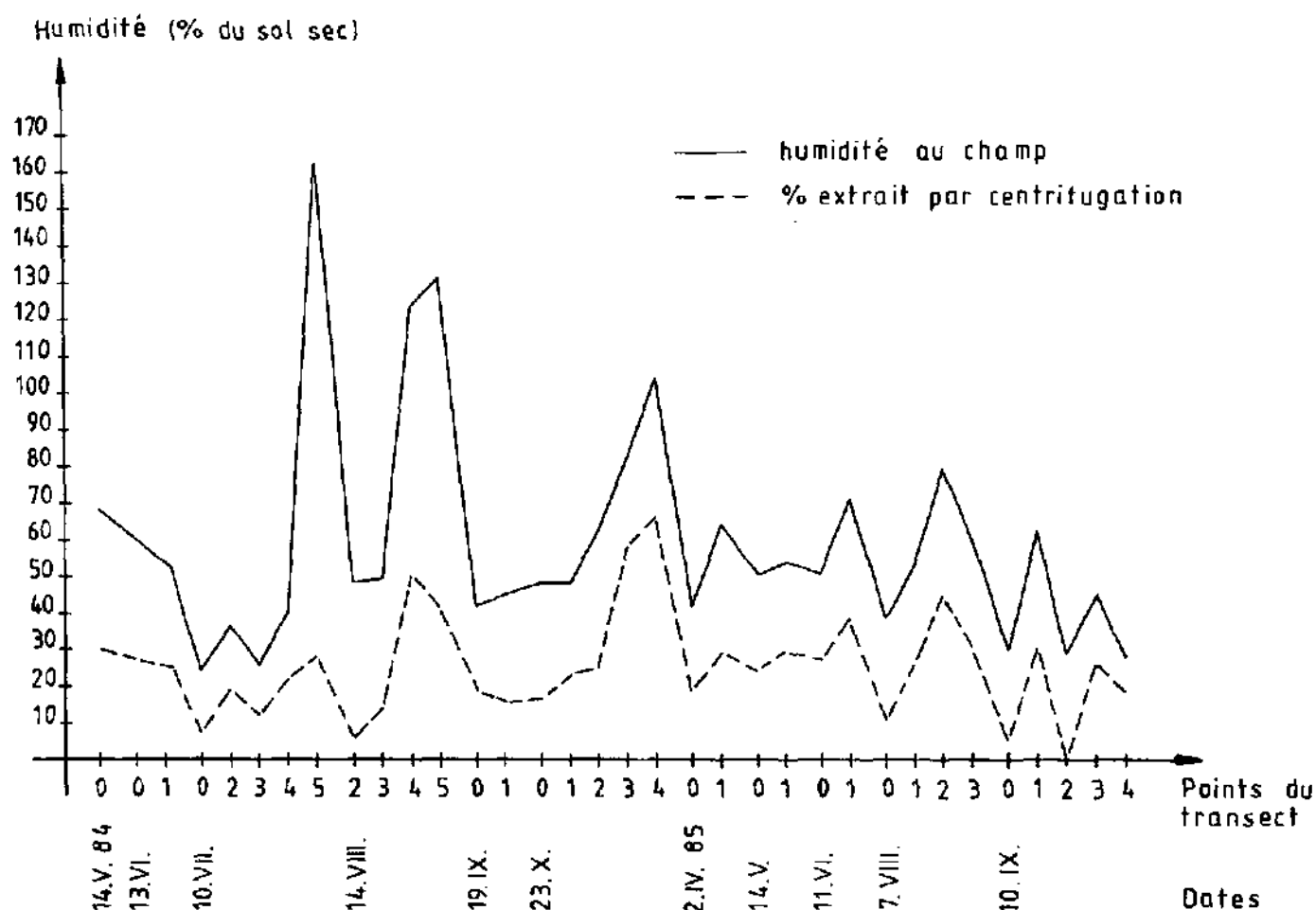


FIGURE 30: comparaison entre humidité au champ et % d'eau extrait par centrifugation pour divers points du transect de Portalban.

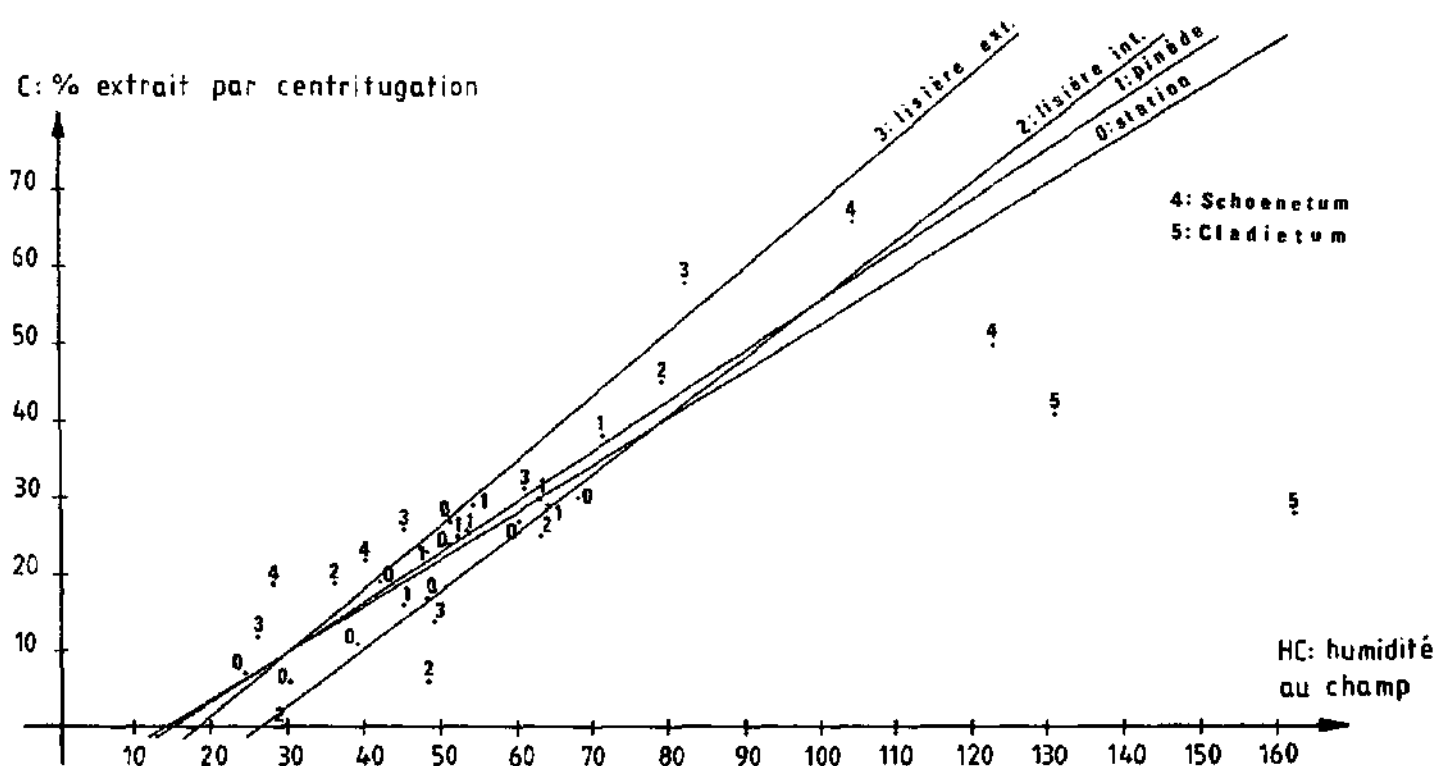


FIGURE 31: corrélations humidité au champ - % d'eau extrait par centrifugation pour les différents points du transect de Portalban.

9 PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITE

9.1 INTRODUCTION

Développée jusqu'ici en référence plus ou moins étroite à certains milieux précurseurs, notre approche des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel aborde avec la biomasse et la productivité un aspect plus spécifique. En effet la recherche d'une série dynamique par confrontation aux marais non boisés (BUTTLER 1987) a moins de raison d'être en ce qui concerne les descripteurs du type biomasse, productivité ou encore cycle biogéochimique. Ces derniers, véritables caractéristiques de base des écosystèmes (DUVIGNEAUD 1971), vont nous permettre de mieux cerner la dynamique propre d'un groupement boisé original, tant sur le plan floristique (cf. 5.3) que sur le plan microtopographique et pédologique (cf. 7.4). A ce titre, il s'agit d'une contribution à la possibilité de comparer de manière toujours plus précise les potentialités stationnelles en relation avec l'installation et le développement d'une unité végétale déterminée même si, comme le souligne DUVIGNEAUD (1984), les relations phytocénose - richesse du sol sont complexes et diversifiées.

Sur trois placettes d'étude couvrant au total 1100 m², nous avons mesuré par échantillonnage la phytomasse aérienne des strates arborescente, arbustive et herbacée. L'ordre de grandeur de la rhizomasse, non mesurée, a été évalué à partir des valeurs de la littérature. Nous avons réalisé une estimation de la productivité aérienne en mesurant l'accroissement d'un échantillon d'arbres sur carottes prélevées à la tarière PRESSLER, les chutes annuelles de litière ainsi que la productivité herbacée. La vitesse de décomposition d'échantillons choisis de litière, disposés dans des filets en nylon, a également été mesurée in situ dans le but d'évaluer la dynamique de la litière, en particulier comme source de restitution d'éléments biogènes dans le cadre des cycles biogéochimiques (cf. chapitre 10).

Dans le domaine de la productivité primaire en milieu forestier, l'abondante littérature présente deux grandes catégories de contributions correspondant soit aux besoins économiques des forestiers, soit aux besoins plus complexes des écologues. Dans la première catégorie, nous retiendrons essentiellement la très appréciable compilation bibliographique de PARDE (1979) ainsi que le manuel de dendrométrie du même auteur (PARDE 1961, réédité 1988). Les aspects théoriques et pratiques intéressant plus particulièrement les écologues sont traités notamment par NEWBOULD (1967), DUVIGNEAUD (1967, 1971, 1980, 1984), LOSSAINT et RAPP (1971), RAPP (1971), DECOURT (1973), LEMEE (1974).

En ce qui concerne les données relatives à *Pinus silvestris*, qui représente en moyenne 82 % de la biomasse ligneuse des pinèdes étudiées (cf. tab. 17), BURGER (1948) et OVINGTON (1957) fournissent des valeurs très détaillées. La comparaison avec les milieux naturels de la rive sud du lac de Neuchâtel reste toutefois délicate en raison des conditions culturelles ou de plantation respectivement évoquées par ces deux auteurs. Quelques valeurs moyennes sont encore proposées, souvent en référence à d'autres auteurs, par EHWALD (1957), OVINGTON et MADGWICK (1959), DECOURT (1965), DUVIGNEAUD (1971), LEMEE (1974), CABANETTES et RAPP (1978), PARDE (1979).

9.2 LA MESURE DE LA PRODUCTIVITE PRIMAIRE

La mesure de la productivité primaire en milieu forestier présente d'importantes difficultés (voir par exemple LEMEE 1974, DUVIGNEAUD 1984). De ce fait il nous paraît utile de compléter l'exposé des principaux aspects méthodologiques du paragraphe 3.4.2 en précisant le sens des termes utilisés (présentés en détail dans DUVIGNEAUD 1980):

- biomasse: masse de tous les organismes vivants au moment de l'observation, exprimée en masse de matière sèche par unité de surface, par ex. t/ha;
- phytomasse: biomasse végétale, qui seule nous intéresse ici, et dans laquelle il est plus simple d'inclure la minéralomasse, fraction minérale évaluable par l'analyse des cendres;
- litière: matériel végétal mort retournant au sol. Abstraction faite de l'humus, la totalité de la matière organique morte, particulièrement difficile à déterminer en forêt, comporte encore la nécromasse, ou bois mort sur pied (arbres entiers ou branches encore attachées);
- productivité primaire nette: vitesse de production de la phytomasse additionnée de l'ensemble des pertes, exprimée en masse de matière sèche par unité de surface et de temps, par ex. t/ha.an.
En forêt, elle correspond donc pour l'essentiel à l'incrément des tissus ligneux auquel il faut ajouter la totalité de la matière organique morte dans le courant de l'année. Cette dernière comprend la chute de litière ainsi que la fraction de bois mort pendant l'année, fraction indéterminable dans la mesure où la chute de cette nécromasse est différée de plusieurs années. Une appréciation peut toutefois en être faite en considérant que la mortalité annuelle du bois correspond à la fine litière de rameaux capturée dans les cages à litière. Enfin, de manière simplifiée, la productivité annuelle de la strate herbacée peut être assimilée à sa biomasse (mesurée à biomasse maximale).
Les pertes dues à la consommation (phytophages) et à l'exportation sont négligées.

Ces définitions sont également valables pour les parties souterraines, dont il faut rappeler qu'elles n'ont fait l'objet d'aucune mesure pour les pinèdes. Compte tenu de ces quelques remarques, nos propres estimations des différents compartiments ont été réalisées comme suit (cf. fig. 5):

- phytomasse aérienne:
 - arborescente: mesure intégrale des DBH, échantillonnage des hauteurs H et de l'infradensité, utilisation d'un tarif à double entrée (tables de cubage pour l'Allemagne du sud: HILFSTAFELN FÜR DIE FORSTEINRICHTUNG 1966);
 - arbustive: mesure intégrale des DBH, échantillonnage de la masse et de l'infradensité par classes de diamètres;
 - herbacée: échantillonnage au plus fort développement;
- rhizomasse: mention des valeurs de la littérature;

- productivité primaire aérienne: évaluation de l'accroissement courant par mesure des cernes d'un échantillon par classe de diamètres.

Nos disponibilités, limitées en temps surtout, ne nous ont pas permis d'aborder les difficultés liées à ce type de mesures avec toute la précision souhaitée. Il faut donc considérer l'ensemble des résultats présentés ici comme de bonnes estimations, certes perfectibles en valeurs absolues, mais en tous les cas suffisantes pour la comparaison des stations.

9.3 PHYTOMASSE AERIENNE

Les caractéristiques dendrométriques des stations sont présentées sur le tableau 16. L'inventaire intégral du nombre de tiges par diamètre et par espèce a été regroupé en classes dont les intervalles ont été réduits pour la catégorie arbustes. Cette présentation, complétée par la figure 32 ainsi que par la distinction de l'espèce dominante, est très révélatrice de la structure actuelle du peuplement. Cette structure confirme à elle seule une caractéristique dynamique importante, déjà manifeste à l'examen du tableau de végétation (cf. tab. 4), à savoir qu'en dehors des lisières la régénération de *Pinus silvestris* est quasi nulle: l'absence de semis est totale, et la présence d'arbustes tout-à-fait accidentelle. En revanche les autres espèces de faible diamètre, feuillus et *Juniperus communis* surtout, sont particulièrement abondantes par endroits, et ont créé depuis longtemps déjà des conditions d'ombrage défavorables au développement initial du pin (BADOUX 1946 note à propos de l'éclaircie que "...le jeune pin a un tel besoin de lumière que le moindre couvert peut lui être fatal").

La densité totale a été convertie en unités à l'hectare. Il faut prendre garde au fait que cette opération fait courir le risque d'une estimation par excès pour diverses raisons telles qu'effets anormaux de bordure, placettes systématiquement dépourvues de vides, etc. (PARDE 1980, lequel mentionne des surestimations de 10 - 20 % pour les tables de production). Pour un âge du peuplement qui s'inscrit entre 45 et 50 ans (cf. tab. 22), le nombre d'arbres à l'hectare s'échelonne, en ordre de grandeur, entre 600-1200 pour le pin, et entre 1200-1500 au total.

Les hauteurs des arbres ont été mesurées à raison d'une par classe de diamètre de 2 cm. Elles ont ensuite été complétées par régression sur DBH, en testant 4 modèles relationnels:

- polynômial: $H = a + b.DBH + c.DBH^2 + d.DBH^3 + \dots$
- logarithmique: $H = a + b.\ln DBH$
- exponentiel: $H = a.e^{b.DBH}$
- puissance: $H = a.DBH^b$

Les régressions ont été effectuées par espèce, sur les données concernant l'ensemble des stations y compris les forêts feuillues. Le meilleur modèle, souvent logarithmique, a été retenu pour chaque espèce. Pour toutes les espèces dominantes les coefficients de corrélation sont compris entre $r = 0,76$ (à $P = 0$) pour *Pinus silvestris* et $r = 0,98$ (à $P = 0,003$) pour *Quercus robur*, à l'exception de *Populus nigra* ($r = 0,53$).

Les phytomasses aériennes sont regroupées dans le tableau 17, selon les mêmes catégories (espèces et stations) que celles du tableau 16. Comme nous l'avons déjà mentionné, les volumes frais nécessaires à l'obtention des biomasses ont été extraits de tarifs de cubage à double entrée, H et DBH. Pour les petits diamètres compris entre 5 et 8 cm, généralement non inclus dans les tables, les volumes ont été calculés par régression sur DBH selon la même procédure que celle utilisée pour les hauteurs (voir plus haut). Les quelques espèces feuillues pour lesquelles aucun tarif de cubage n'était disponible ont été assimilées à *Fraxinus*, simplification largement justifiée par le fait qu'il s'agit toujours de faibles volumes par rapport à l'ensemble du bois fort.

Les volumes des houppiers ont également été fournis par les tarifs de cubage, alors que les aiguilles ont été estimées directement en biomasse sèche sur la base des proportions moyennes, par rapport aux ramilles totales (houppier), indiquées par BURGER (1948). PARDE (1979) mentionne à ce propos que "...le suisse BURGER dont la très remarquable suite de recherches chiffrées minutieuses... mérite toujours qu'on s'y réfère abondamment". Notons encore que la biomasse foliaire des espèces caducifoliées a été mesurée par les chutes annuelles recueillies dans les paniers à litière (cf. 9.4.1). Nous n'avons pas tenu compte dans ce cas d'un éventuel coefficient de transformation biomasse feuilles vertes - "biomasse" feuilles mortes dont la valeur peut être importante (jusqu'à 28% pour le Querceto Pinetum étudié par WHITTAKER et WOODWELL 1969, in DUVIGNEAUD 1971).

Pour chaque diamètre jusqu'à 4 cm, les biomasses moyennes ont été déterminées par pesée directe d'un échantillon représentatif. Pour les diamètres supérieurs (arbres), le passage des volumes aux biomasses sèches a été effectué par le biais de l'infradensité (masse sèche/volume frais), préalablement déterminée sur quelques échantillons par espèce. Pour les espèces principales, nos déterminations sont proches des valeurs moyennes citées par PARDE (1988, 1ère éd. 1961):

	rive sud lac Neuchâtel (moyennes)		PARDE
<i>Alnus incana</i>	0,37 - 0,43	(0,40)	
<i>Betula pendula</i>	0,49 - 0,55	(0,52)	0,53
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,42 - 0,56	(0,51)	0,53
<i>Picea abies</i>	0,33 - 0,55	(0,40)	0,33 - 0,37
<i>Pinus silvestris</i>	0,41 - 0,54	(0,49)	0,34 - 0,45
" " d ≤ 5	0,40 - 0,51	(0,45)	
<i>Prunus padus</i>	0,44 - 0,48	(0,46)	0,45
<i>Quercus robur</i>	0,50 - 0,53	(0,51)	0,51 - 0,56

Les racines figurent à titre tout à fait indicatif sur le tableau 17. Il s'agit simplement d'une évaluation, en pourcent de la phytomasse aérienne, basée sur les proportions fournies par différents auteurs pour des peuplements dont l'âge est comparable à celui des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel (OVINGTON et MADGWICK 1959, OVINGTON 1957, RODIN et BAZILEVICH in RAPP 1971).

Enfin, une fraction de la nécromasse constituée par les arbres manifestement morts sur pied a été mesurée en diamètre et hauteur. Le passage aux masses sèches a été effectué en utilisant les équations de régression et les infradensités des espèces vivantes.

Les ordres de grandeur fournis par le tableau 17 permettent une évaluation de l'homogénéité des stations ainsi que la comparaison des valeurs moyennes à celles proposées par quelques auteurs. Interpréter les différences entre stations reste bien évidemment délicat en raison des faibles surfaces inventoriées. Plus qu'une comparaison au sens strict, ces différences traduisent l'amplitude de variation autour de la moyenne: sur la phytomasse aérienne totale de 191 t/ha, le coefficient de variation s'établit aux environs de 10 %.

Il n'est guère aisé, quoique tentant, d'établir pour les 3 stations considérées un lien entre l'importance de la phytomasse et d'autres facteurs évoluant de manière conforme. En termes de tendances, on peut toutefois remarquer qu'au gradient de phytomasse aérienne croissante correspondent:

- une légère augmentation de l'âge moyen du peuplement, mesurée sur un échantillon de *Pinus silvestris* (cf. tab. 22);
- une proportion croissante de *Pinus silvestris* qui représente respectivement 64 %, 87 % et 93 % du total de la phytomasse arborescente;
- des caractéristiques granulométriques de plus en plus grossières, avec une augmentation des sables doublée d'une diminution des limons (cf. tab. 11);
- corrélairement un taux de sécheresse (nombre de jours d'assèchement en pourcent, cf. tab. 9) qui est le plus élevé à Portalban, même si ce paramètre ne présente pas une évolution conforme au gradient pour les 2 autres stations.

Au niveau de la phytomasse aérienne totale, les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel peuvent donc être créditées d'un ordre de grandeur de 191 t/ha, dont l'espèce dominante *Pinus silvestris* représente actuellement les 82 %. Parmi les principales autres espèces mentionnons *Picea abies* (5,4 %), *Populus nigra* (4,3 %), *Alnus glutinosa* (1,9 %), *Prunus avium* (1,3 %), *Alnus incana* (1 %). Quant au bois mort sur pied, qui sera reconsidéré lors de l'évaluation de la productivité (cf. 9.5), les espèces autres que *Pinus silvestris* (66 %) sont principalement *Juniperus communis* (15 %), *Fraxinus excelsior* (8 %), *Alnus incana* (7 %).

Il nous paraît intéressant de situer nos propres estimations de la phytomasse aérienne par rapport à quelques données de la littérature, même si les conditions évoquées par les auteurs diffèrent parfois notablement de celles de la rive sud du lac de Neuchâtel, en particulier lorsqu'il s'agit de peuplements purs et équiennes, quelquefois partagés en classes de productivité. Ces éléments de comparaison figurent au tableau 18, qui réunit des valeurs dont l'hétérogénéité est conditionnée pour une bonne part par l'âge et la classe de fertilité. Pour un âge réduit de moitié, notre groupement occupe une position qui se rapproche de la classe de fertilité III fournie par EHWALD (1957), ce qui correspond à une phytomasse aérienne "moyenne". A âge comparable, le matériel sur pied du peuplement étudié par OVERTON (1957) est bien moins fourni, principalement en raison de la compétition et des éclaircies (l'exploitation dès l'âge de 20 ans se manifeste par la diminution de densité) caractéristiques du développement en plantation.

9.4 CHUTE, ACCUMULATION ET DECOMPOSITION DE LA LITIÈRE

9.4.1 Chutes de litière

Les retombées de litière ont été récoltées d'octobre 1982 à novembre 1987 à l'aide d'un dispositif de paniers collecteurs qui a déjà été décrit sous 3.4.2. Le rythme de récolte, en partie dicté par nos propres disponibilités, n'a pu être établi sur un intervalle de temps mensuel. Après une année d'observations, nous avons opté pour une collecte saisonnière correspondant aux périodes les plus significatives du phénomène considéré à l'échelle annuelle.

Seuls 4 paniers par station ont été mis en place lors de la première année de mesures. Ce nombre a été porté à 6 dès la deuxième année dans le but d'améliorer les tests comparatifs entre stations. La détermination d'une valeur globale aussi précise que possible implique d'ailleurs, pour un risque choisi, un compromis entre erreur acceptable (par exemple un % donné de l'intervalle de confiance par rapport à la moyenne) et nombre de répétitions. Pour un taux d'erreur ainsi défini, et volontiers fixé à 10 % (AUSSENAC 1969, DELECOUR et al. 1967), le nombre de paniers dépend naturellement de la variabilité stationnelle et ne peut donc être totalement fixé a priori. L'expérience montre cependant qu'un nombre très important de collecteurs est souvent requis pour les résineux où les conditions de chute de litière sont beaucoup plus irrégulières, par exemple une trentaine au moins pour le peuplement à *Pinus silvestris* étudié par AUSSENAC (1969). En ce qui concerne nos propres données, nous verrons à l'examen des résultats quelles sont les implications d'un nombre relativement restreint de paniers sur la précision, et ce pour un intervalle de temps faible lui aussi puisque l'ordre de grandeur nécessaire à maintenir une variabilité inférieure à 10 % peut atteindre 25 ans dans un exemple évoqué par RAPP (1971).

Quelque 6 % de valeurs manquantes (paniers défectueux, catégories occasionnellement non triées selon l'opérateur) ont dû être complétées par régression multiple afin de faciliter l'emploi de certains tests statistiques. La suppression totale des données incluant ces valeurs manquantes ne modifie pourtant pas les conclusions de ces derniers (corrélations entre paniers, comparaisons des moyennes et des variances).

Le tableau 19 et les figures 33 et 34, complétées par les tests précités, fournissent deux catégories d'indications:

A) Variabilité spatiale

L'ensemble des valeurs de litière totale récoltée dans les paniers (toutes les dates et toutes les stations) a été soumis à un test de corrélation multiple dont les résultats, tous très hautement significatifs ($P < 0,001$), figurent dans le tableau suivant:

coefficients de corrélation	r < 0,5	r 0,5-0,7	r > 0,7
	tests intra stations		
Portalban	1	4	10
Chammartin est	3		12
Chammartin ouest	11	4	

	r < 0,5	r 0,5-0,7	r > 0,7
	tests inter stations		
Portalban - Ch. ouest	21	15	
Portalban - Ch. est	5	4	27
Ch. ouest - Ch. est	15	19	2

Pour les stations considérées séparément on peut constater que:

- Portalban et Champmartin Est présentent une bonne homogénéité avec, pour 15 comparaisons respectives, 10 et 12 coefficients de corrélation $\geq 0,74$ (un seul panier mal corrélé dans chaque cas);
- à l'inverse, Champmartin Ouest présente une très grande hétérogénéité avec 11 coefficients de corrélation inférieurs à 0,5;
- cette situation induit dans une large mesure les corrélations entre stations (36 comparaisons chaque fois) pour lesquelles on constate un nombre élevé de corrélations supérieures à 0,7 entre Portalban et Champmartin Est, mais un lien médiocre de chacune de ces 2 stations avec Champmartin Ouest. Paradoxalement, la variabilité des retombées de litière sur ce dernier site, confirmée par les intervalles de confiance en % de la moyenne du tableau 19, peut être mise en rapport avec une proportion de feuillus beaucoup plus élevée (cf. tab. 16 et 17).

Dans l'ensemble, pour la période considérée, le dispositif de récolte apparaît donc entièrement satisfaisant pour 2 stations sur 3.

Pour préciser l'importance de cette hétérogénéité entre stations, les retombées totales des années à 6 paniers (1984-1986) ont été comparées en ce qui concerne les sommes annuelles par panier (voir également le tableau 19). Pour chacune de ces 3 années, aucune différence significative entre les moyennes des stations ne peut être mise en évidence par le test de Student. En revanche les mêmes données, partagées en différentes catégories de litière (cf. tab. 19), et soumises à une analyse de variance (correspondant au modèle utilisé par BUTTLER 1987) montrent davantage de variabilité selon la fraction considérée. En dehors du cas particulier de l'épicéa localisé à Champmartin Ouest uniquement, cette analyse révèle un effet station ($P < 0,01$) pour le pin et les feuillus, mais pas pour les retombées totales. Ce résultat, attendu, corrobore celui des biomasses du tableau 17. En définitive, et notamment pour le calcul des valeurs globales de retombées de litière, il apparaît légitime de considérer les stations comme homogènes.

Enfin, à titre indicatif, un effet année ($P < 0,01$) pour le pin et le total a également été mis en relief par cette même analyse de variance. En incluant les données de 1983, donc sur une année supplémentaire, cet effet ne subsiste que pour le pin ($P < 0,05$). Il s'agit d'une confirmation indirecte de l'intérêt qu'il y a à élargir le facteur temps pour de telles observations.

B) Valeurs globales et précision

Le détail et la moyenne générale des chutes de litière pour les années 1983-1986 sont reportés dans le tableau 19. Calculées sur 4 ans, en considérant les stations comme homogènes et par conséquent représentant un seul échantillonnage, ces chutes présentent une moyenne de 549 g/m² ou 5,5 t/ha.an. Par catégories, le pin y représente 40 %, l'épicéa 3 %, les feuillus 14 %, les fruits du pin 10 %. Les divers restants, à savoir 33 %, se partagent en 3 principales sous-catégories qui ne figurent pas au tableau: rameaux et écorces 25 %, inflorescences et fruits des espèces feuillues 4 %, et enfin débris non identifiables 4 %.

Nous avons également mentionné sur le tableau 19 les valeurs pour 1987, obtenues lors d'une seule récolte en fin d'année. Cette moyenne est naturellement sous-évaluée en raison d'un début de décomposition dans les paniers. BUTTLER (1987) a quantifié, en marais, la différence entre le taux de décomposition au sol et en position suspendue, pour des échantillons de litière placés en sachets. Cette différence atteint 20 % pour respectivement le type de litière et le taux de décomposition annuel au sol les plus proches de nos conditions forestières (CM-HOST). Pour la litière au sol des pinèdes le taux restant après une année, à savoir 66 %, doit donc approcher les 85 % en conditions suspendues (action moins efficace de la microflore et de la pédofaune de taille inférieure au maillage du filet), ce qui permet d'estimer à environ 570 g/m² ou 5,7 t/ha la litière totale tombée durant l'année 1987.

Sans qu'il y ait toujours matière à comparaison rigoureuse, nous pouvons mentionner chez quelques auteurs des totaux annuels très semblables aux 5,5 t/ha mesurés dans nos stations: 5,5 t/ha pour OVINGTON (1959b), 3-4 t/ha en pinède pure et 5-6 t/ha en peuplements mélangés (1/3 de hêtre en biomasse) pour GRÜNERT (1964), 6 t/ha pour AUSSÉNAC (1969). GLOAGUEN et TOUFFET (1980) indiquent 8,2 t/ha en faisant remarquer que le peuplement étudié est très jeune (20 ans) et très dense (2190 arbres/ha) ce qui se traduit par une forte production de litière.

Le tableau 19 comporte encore les intervalles de confiance ($t = 0,05$) exprimés en % de la moyenne, non seulement par station mais aussi pour toutes les stations confondues, dans la mesure où l'ensemble peut être considéré comme un seul échantillon (cf. 9.4.1 A). Rappelons en outre que cet intervalle de confiance est calculé sur la base de 6 paniers par station (4 en 1983). Alors que le détail par catégorie révèle en général une forte variabilité, les totaux par année et par station sont bien sûr davantage stabilisés. Cette tendance est encore plus marquée pour les moyennes portant sur 4 ans, où l'on peut néanmoins constater que Champmartin Ouest se distingue par un médiocre 25 %, en accord avec les résultats des autres tests exposés précédemment. En considérant l'ensemble comme homogène, la passage à 18 paniers améliore en conséquence la précision, si bien que l'intervalle de confiance pour le total général descend en-dessous de 10 %, ce qui peut être considéré comme tout-à-fait satisfaisant. Inversement, en fixant à 10 % le seuil à ne pas dépasser pour l'intervalle de confiance par rapport à la moyenne, il est possible de calculer le nombre de paniers nécessaires pour chaque situation (stations séparées ou non). Le calcul s'effectue comme suit:

$$m \pm \frac{i.m}{100} = m \pm t_{0.05} \cdot \frac{S}{\sqrt{n}}$$

avec:
m: moyenne
i: erreur admissible, en % de la moyenne
 $t_{0.05}$: t de Student (n-1 degrés de liberté)
S: écart-type estimé
n: taille de l'échantillon

$$\text{donc } \frac{i.m}{100} = t_{0.05} \cdot \frac{S}{\sqrt{n}} \quad \text{et finalement } n = \left[\frac{100 \cdot t_{0.05} \cdot S}{i.m} \right]^2$$

Il faut remarquer qu'en toute rigueur $t_{0.05}$ décroît lorsque n croît, du moins jusqu'aux environs de $n = 30$ (au-delà, $t_{0.05}$ peut être arrondi à la valeur 2). Ainsi en conservant pour le calcul de n ci-dessus la valeur $t_{0.05}$ utilisée pour la détermination de l'intervalle de confiance initial, le résultat obtenu sera légèrement excédentaire. Autrement dit, pour le nombre de paniers trouvé, l'intervalle de confiance effectif sera inférieur au seuil arbitrairement choisi, ce qui constitue dans tous les cas une sécurité.

Nous obtenons pour la durée 1983-1986 ($P = 0,05$) un nombre minimum de 10 paniers à Portalban, 36 à Champmartin Ouest, 19 à Champmartin Est mais 13 toutes stations confondues. Pour une amélioration somme toute modeste de la précision, l'investissement, en temps surtout, apparaît considérable pour 2 des 3 stations.

Pour évaluer plus concrètement les effets d'une augmentation du nombre de collecteurs, nous avons comparé les moyennes des années 1984-1986 calculées sur les 4 paniers primitivement installés, aux moyennes établies à l'aide de 6 paniers. Sur les 3 ans, la différence est de 2,4 % à Portalban, 2,7 % à Champmartin Ouest et à Champmartin Est, et 0,8 % pour la moyenne totale. A une importante amélioration de la sécurité statistique (pour un même écart-type, l'intervalle de confiance diminue de 34 %) correspond donc une faible amélioration réelle de la précision.

C) Evolution saisonnière

L'évolution saisonnière des retombées par catégorie et par station, tracée aux figures 33 et 34, mérite un bref commentaire:

- le pin est caractérisé par une chute automnale amorcée dès l'été (de façon exceptionnelle en 1983);
- les feuillus bien entendu présentent une chute strictement automnale;
- la chute des aiguilles d'épicéa est plutôt hivernale. Nous n'avons pas d'observations permettant de généraliser le pic de 1984 (fin de cycle) à d'autres individus que ceux directement concernés par la récolte;
- la catégorie divers montre logiquement des fluctuations assez aléatoires. Toutefois les pics printaniers incluent systématiquement les inflorescences des espèces feuillues, qui représentent environ 20 g/m² récoltés en mai et surtout juin;

- l'évolution saisonnière par station (fig. 34) permet à nouveau de distinguer Champmartin Ouest, par des chutes moins importantes mais aussi par des variations de plus faible amplitude;
- enfin les 2 figures indiquent pour les années 1983 à 1985 une baisse régulière de la productivité annuelle de litière, qui reste d'ailleurs marquée en 1986 (cf. tab. 19) mais augmente à nouveau en 1987. En première approximation, cette tendance coïncide avec une évolution similaire de la pluviosité annuelle. Sur 5 ans, on peut même calculer une corrélation de 0,83 ($P = 0,07$) entre pluviosité à Neuchâtel et chute de litière (valeur 1987 corrigée de + 15 % pour compenser la décomposition en panier). Cette tendance, absente dans le cas des feuillus (cf. BUECHE, à paraître) paraît confirmer la précarité des conditions stationnelles des pinèdes du point de vue de l'alimentation en eau. Il est bien entendu que la vérification d'une telle hypothèse nécessiterait un suivi de beaucoup plus longue durée. De plus, la température saisonnière devrait également être prise en considération en tant que facteur susceptible d'influencer conjointement la productivité (cf. 9.5. B).

En dépit d'une investigation quelque peu grossière consécutive au découpage saisonnier et non pas mensuel, le cycle annuel fait apparaître un maximum principal en automne, essentiellement déterminé par la chute des feuilles (toutes les espèces). AUSSENAC (1969) mentionne également pour ce type de groupement plusieurs recherches faisant état d'un maximum secondaire en mai - juin, lui aussi fortement influencé par la chute des aiguilles de pin. Nous n'avons pas constaté un tel phénomène pour la rive sud du lac de Neuchâtel.

9.4.2 Stock de matière organique au sol

Au début du mois d'octobre 1984, nous avons récolté 12 échantillons de litière au sol selon une méthodologie résumée à la figure 6. Seules 2 placettes ont été échantillonnées, et les valeurs absolues ainsi que les proportions des différentes catégories distinguées sont réunies dans le tableau 20. En raison des faibles masses considérées, mais aussi des difficultés à établir la différence entre mort et vivant, particulièrement en ce qui concerne les mousses, la strate herbacée a été entièrement assimilée à la matière organique morte. Pour chacune de ces catégories, la teneur en terre fine, impossible à séparer lors du tri, a été déterminée à l'aide de tests de lavage (cf. 9.4.3). Le tableau 20 présente des valeurs nettes, c'est-à-dire des valeurs brutes auxquelles ont été soustraits les pourcents moyens de terre fine suivants, assez constants: mousses 24 %, herbes 8 %, aiguilles 2 %, litière non identifiée 35 %, lignifié et fruits 3 % (moyenne pondérée 8,5 %).

En dépit d'une variabilité beaucoup plus conséquente que celle des chutes de litière, ces 2 stations ne peuvent à nouveau pas être distinguées aux plans de la moyenne (test t) et de la variance (test F), aussi bien pour le total que pour chaque catégorie. Bien entendu le fait que cette conclusion permette d'exclure, à un risque donné (ici $P = 0,01$), l'hypothèse d'hétérogénéité n'implique nullement, en soi, la validation de l'hypothèse d'homogénéité. Cette dernière reste malgré tout plausible en regard des observations faites jusqu'ici, tant en ce qui concerne les biomasses que les chutes de litière.

Du côté de l'intervalle de confiance exprimé en % de la moyenne, le tableau 20 montre une sécurité bien inférieure à celle des chutes de litière pour l'année 1984 (cf. tab. 19), du moins lorsque l'on examine chaque station séparément. L'intervalle de confiance calculé en considérant un seul échantillonnage (stations statistiquement homogènes) est également plus défavorable dans le cas de la litière au sol, notamment dans la mesure où l'investigation porte sur 2 stations seulement (12 échantillons au lieu de 18).

Comme pour les chutes de litière, nous avons calculé le nombre d'échantillons nécessaires pour maintenir un intervalle de confiance à 10 % de la moyenne: il faudrait 81 échantillons à Portalban, 38 à Champmartin Est et 52 sur les 2 stations admises comme homogènes. Ici aussi l'amélioration de la sécurité statistique est fort coûteuse si l'on se réfère par exemple aux résultats obtenus par DELECOUR et al. (1967) qui mentionnent, sous hêtraie comme sous pessière, un ordre de grandeur de 8 échantillons pour une précision de 10 %. Probablement plus proches de nos conditions, GLOAGUEN et TOUFFET (1980) prélèvent 70 échantillons, sans toutefois préciser l'intervalle de confiance obtenu. Parmi les facteurs susceptibles d'influencer cette variabilité, variations spatiales réelles (irrégularités du couvert, nature des espèces,...) et qualité de l'échantillonnage (difficultés de distinguer la limite de l'horizon A₀ surtout) jouent un rôle déterminant. Dans notre cas, rappelons que les imprécisions liées à la teneur en terre fine indésirable ont été neutralisées par correction des valeurs brutes sur la base des tests de lavage. En première approximation, nos stations présentent donc d'importantes variations spatiales.

Pour ce qui est de la masse totale de matière organique au sol, l'ordre de grandeur de 12,3 t/ha peut être comparé aux 12,7 t/ha proposés par OVINGTON (1954) ou aux 14,1 t/ha de GLOAGUEN et TOUFFET (1980). En revanche, la littérature révèle aussi, s'agissant des pinèdes, une dispersion considérable et assez surprenante qui peut varier de 25-85,5 t/ha chez EHWALD (1957), de 22-70 t/ha chez GRÜNERT (1964), en passant par 45 t/ha pour OVINGTON (1959b) ou DUVIGNEAUD (1980), et allant jusqu'à 110,6 t/ha pour OVINGTON et MAGDWICK (1959). Si cette comparaison sommaire n'apporte guère d'explications en dehors des indications classiques telles que contexte stationnel ou type d'exploitation, elle permet néanmoins de situer la rive sud du lac de Neuchâtel au bas de l'échelle pour ce qui est de l'accumulation au sein des horizons holorganiques en pinède. A chute de litière plus ou moins équivalente, il s'ensuit, comparativement, une vitesse de décomposition nettement plus rapide (voir 9.4.3). Sur le plan fonctionnel, ces conditions se rapprochent de celles des forêts caducifoliées (7-10 t/ha pour la rive sud du lac de Neuchâtel, cf. BUECHE, à paraître; cf. également annexe I) et sont à mettre en relation avec la composition du groupement enrichie en espèces feuillues améliorantes. En termes d'évolution, ce constat renforce l'hypothèse d'un remplacement possible, à moyen terme, de la pinède par la forêt feuillue (cf. 5.4.2).

9.4.3 Vitesse de décomposition et d'accumulation de la matière organique

Deux méthodes (voir 3.4.2 F) ont été utilisées pour évaluer la vitesse de décomposition de la matière organique: le simple calcul du coefficient de JENNY à partir des données déjà recueillies (chutes de litière et poids des horizons holorganiques), ainsi que la mise en décomposition d'échantillons disposés à l'intérieur de sachets en filet nylon. Pour les milieux forestiers, ces méthodes ont été appliquées par divers auteurs dont RAPP (1971), LEMEB et

BICHAUT (1973), GLOAGUEN et TOUFFET (1980), toujours en référence aux développements théoriques proposés par deux précurseurs en la matière, JENNY et al. (1949) et OLSON (1963).

Ce dernier décrit un modèle général de type exponentiel pour l'évolution de la matière organique au sol, lequel intègre aussi bien l'accumulation avec chute annuelle de litière en fin de saison de croissance, que la décomposition en l'absence de production (cas des filets). Les deux cas de figure obéissent aux équations suivantes:

$$\text{décomposition en filet: } X/X_0 = e^{-kt}$$

$$\text{accumulation au sol: } X = (L/k')(1 - e^{-k't})$$

avec:

X : quantité de matière organique accumulée au temps t (années);

X₀ : quantité de matière organique initiale;

X/X₀: fraction restante au temps t;

L : chute annuelle de litière, théoriquement automnale;

t : temps

k : taux de décomposition instantané, considéré constant, correspondant à la fraction du stock perdue par unité de temps (année ou autre);

k' : taux de décomposition annuel avec chute automnale, initialement défini par JENNY:

$$k' = 1 - X/X_0 = 1 - e^{-kt} \quad \text{ce qui implique: } k = -\ln(1 - k')$$

A l'équilibre, l'apport compense la perte par décomposition:

$$L = k'(L + X_{\min}) \quad \text{d'où il découle: } k' = L/(L + X_{\min})$$

expression qui correspond à la définition du coefficient de JENNY, avec X_{min} = matière organique minimale, avant la chute annuelle de litière.

Nous avons opté pour le modèle exponentiel après avoir vérifié qu'il présentait les meilleures corrélations entre courbe théorique et données expérimentales (exprimées en fraction restante au temps t), notamment par rapport aux fonctions logarithmique et puissance.

Comme le souligne OLSON (1963) l'intérêt du modèle exponentiel réside également dans le fait que, en évoluant vers la condition limite d'équilibre, le temps de demi-accumulation est le même que celui de demi-décomposition. Pour les équations ci-dessus, ce temps est donné par:

$$t_{0.5} = -\ln(X/X_0)/k = -\ln(0,5)/k = 0,693/k.$$

Le paramètre t_{0.5}, de manière analogue au concept de demi-vie dans le cas de la période radioactive, permet de comparer différents écosystèmes en ce qui concerne la dynamique de la matière organique.

Sur la plan pratique, la contamination par la terre fine du contenu des sachets en filet nylon, déjà constaté dans les horizons holorganiques, a nécessité un lavage à l'eau distillée. Ce traitement a été appliqué rétroactivement à l'ensemble des échantillons, afin d'en permettre une comparaison pondérale cohérente. Les modalités précises de l'opération (voir BUECHE, à paraître) ont été élaborées à partir d'un certain nombre de tests au cours desquels il s'est avéré que 2 trempages d'une heure, suivis de rinçages, permettaient d'optimiser

le lavage tout en minimisant les pertes de minéralomasse. En masse, l'évolution de cette contamination au cours du temps représente 5 % du total après une année, 23 % à 96 semaines et 55 % après 148 semaines.

Nous avons résumé les principaux résultats obtenus pour les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel dans le tableau 21 et sur la figure 35. Un examen de ces documents fait ressortir les éléments suivants:

- comparées 2 à 2, toutes les valeurs de k sont significativement différentes, sauf entre les mélanges de Portalban et Champmartin Est. Les taux de décomposition expérimentaux obtenus dans ces 2 stations sont remarquablement homogènes. Dans l'ensemble les intervalles de confiance sont tout-à-fait satisfaisants, et naturellement davantage resserrés avec l'augmentation du nombre d'échantillons;
- pour les "espèces" considérées séparément, la vitesse de décomposition des aiguilles de pin est logiquement plus lente. Les mélanges occupent une position intermédiaire qui se rapproche davantage des valeurs obtenues avec les espèces à feuilles caduques seules, malgré une proportion initiale enrichie en pin (70 %) à l'image du quota réel de chaque station;
- le taux de décomposition instantané k est lié au coefficient de JENNY k' par la relation (voir plus haut):

$$k' = 1 - e^{-kt}$$

dont l'application aux mélanges des 2 stations ($k = 0,414$) fournit, pour $t = 1$ année:

$$k' = 1 - e^{-0,414} = 0,339$$

Le coefficient de JENNY, nous l'avons déjà mentionné, s'obtient également d'une toute autre manière:

Année 1984	chute annuelle de litière L [t/ha]	stock de litière au sol: X_{min} [t/ha]	coefficient de JENNY $k' = L/L+X_{min}$
Station			
Portalban	5,60	11,56	0,326
Champmartin Est	5,45	8,97	0,378
Valeur moyenne			0,352

Ces valeurs s'entendent pour l'année 1984, et le stock au sol (récolté en octobre) a été diminué des chutes de litière du mois précédent.

Nous obtenons de la sorte une 2ème estimation du coefficient de JENNY proche de celle calculée à l'aide du taux de décomposition en filet. Il ne s'agit toutefois que d'un ordre de grandeur dont l'évaluation peut être entachée d'imprécisions d'origines diverses:

- les conditions de décomposition en filet sont éloignées des modalités naturelles (voir par exemple la discussion sur l'influence de la taille des mailles in GLOAGUEN et TOUFFET 1980);
- le modèle théorique d'OLSON (1963) postule une chute annuelle unique pour la litière, ce qui n'est pratiquement jamais le cas dans nos stations où la chute principale s'étale sur 2 - 3 mois;
- cette dernière remarque vaut également pour la détermination du niveau annuel minimum du stock au sol, nécessaire à la détermination du coefficient de JENNY.
- pour cette deuxième estimation, nous n'avons pas pris en considération la strate herbacée puisqu'elle ne figurait pas dans les échantillons en filet. Si l'on en tient compte, le coefficient de JENNY passe alors de 0,35 à 0,39.

Malgré ces réserves, le modèle exponentiel utilisé reste manifestement bien adapté. En termes d'accumulation, nous pouvons également l'utiliser dans le but d'évaluer la durée nécessaire pour atteindre l'équilibre annuel accumulation - décomposition. En utilisant la forme:

$$X = (L/k')(1 - e^{-k't}) \quad \text{on tire: } t = \ln(1 - X/(L/k'))/k$$

avec $L/k' = L + X_{\text{min}}$ = valeur maximale annuelle.

En fixant cette dernière à 99%, il vient:

$$t_{99\%} = -\ln(1 - 0,99)/k = 4,6/k$$

et finalement $t_{99\%} = 4,6/0,414 = 11$ ans.

Il s'agit là d'une durée très brève, comparée par exemple à la limite d'un siècle au minimum indiquée par JENNY et al. (1949) pour la stabilisation des horizons holorganiques en forêt de pin. Plus près de nous pourtant, GLOAGUEN et TOUFFET (1980) mentionnent un coefficient de JENNY de $k' = 0,318$ pour les aiguilles de pin sylvestre seules (d'où $k = 0,383$ et $t_{99\%} = 12$ ans) très semblable au nôtre. De même, en première estimation, GUITTET (1967) évalue à 10 ans le temps nécessaire pour la transformation en humus d'aiguilles de *Pinus sylvestris* à partir de leur chute, en milieu ouvert sur substrat calcaire. A titre indicatif signalons que toutes les valeurs de k calculées par BUTTLER (1987) pour les marais sont inférieures (conditions hydromorphes défavorables), à l'exception du *Cladietum* au sol ($k = 0,347$) pour lequel la décomposition est plus rapide en raison de l'absence de mousses qui améliore le contact litière - substrat. Il se confirme donc que le renouvellement de la matière organique des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel est relativement rapide. En dehors de conditions climatiques et édaphiques favorables, cette rapidité est notamment influencée par la composition hétérogène des pinèdes: même en quantités réduites (en moyenne 20 % de la biomasse), les espèces feuillues améliorent notablement les processus de décomposition (cf. tab. 21). Par ailleurs, le fait que le k' mesuré par la décomposition instantanée en filet soit sensiblement égal au k' annuel de JENNY permet de considérer l'état d'équilibre entre accumulation et décomposition comme pratiquement atteint.

9.5 CROISSANCE ET PRODUCTIVITE AERIENNES

Au niveau aérien, la productivité primaire nette correspond théoriquement à l'addition de plusieurs termes (DUVIGNEAUD 1980):

$$PNl = Tl + Mln + C2n + Exln$$

qui correspondent respectivement à:

Tl : incrément ligneux
Mln : mortalité non consommée
C2n : consommation de tissus nouvellement formés durant l'unité de temps
Exln: exportation " " " " " " " "

En négligeant les deux derniers termes, l'évaluation de PNl peut être simplifiée en:

$$PNl = Tl + Mln$$

L'évaluation de Mln présente encore de grosses difficultés puisqu'elle inclut le bois mort annuellement produit mais pas forcément tombé. Là encore nous avons dû simplifier en assimilant la mortalité non consommée à la chute de litière. De plus, en considérant cette dernière comme la somme du matériel récolté dans les paniers additionnée de la strate herbacée en fin d'année, nous avons négligé la chute des grosses branches. Cette sous-estimation a été très partiellement compensée par la prise en compte de la production moyenne du bois mort sur pied dès l'origine du peuplement. Nous avons finalement retenu pour le calcul de PNl:

$$PNl = \text{incrément ligneux} + \text{chute de litière (y.c. herbacée)} + \text{bois mort/pied}$$

Quelle que soit la manière d'envisager la productivité primaire en milieu forestier, il est donc nécessaire d'avoir recours à l'incrément radial par unité de temps, c'est-à-dire à l'examen des cerne de croissance. Passage obligé, l'approche dendrochronologique permet en outre de multiples applications, clairement exposées par MUNAUT (1978).

Nos propres mesures concernent une soixantaine d'échantillons représentant au total 32 % des pins et 45 % des individus feuillus de diamètre ≥ 5 cm rencontrés dans les 3 stations. Riche d'informations, la lecture des résultats peut être exploitée de 3 manières visant chacune à compléter l'évaluation de la dynamique du système.

A) Age des pinèdes

Les valeurs mesurées sont réunies sur le tableau 22. Par station, on observe chez les pins une moyenne arrondie de 49 ans (± 6 , à $P = 0,01$) à Champmartin Est, 47 ans (± 5) à Champmartin Ouest et 50 ans (± 3) à Portalban, soit environ 48 ans (± 3) pour l'ensemble. Il s'agit de populations sensiblement équiennes comme l'indiquent les intervalles de confiance, en particulier à Portalban. Ce constat est d'importance car dans cette station le caractère naturel du peuplement est manifeste. Or, bien que nous ayons toujours considéré les stations de Champmartin comme naturelles, la présence de quelques canaux de

drainage laissait planer un léger doute quant à l'influence d'une intervention humaine. Une dynamique d'installation des pins aussi uniforme entre Portalban et Champmartin permet raisonnablement d'exclure cette éventualité.

Alors que le calcul de la moyenne permet surtout de préciser la dispersion des données, l'examen du tableau fait ressortir le caractère pionnier du pin sylvestre, dont l'implantation progressive s'amorce entre 49 et 55 ans avant 1987, année des mesures, soit entre 1932 et 1938. Cette époque se situe ainsi entre 54 et 60 ans après l'abaissement des eaux dû à la première correction des eaux du Jura, effectif dès 1878 (MÜLLER 1973).

Toujours sur le plan dynamique, l'absence actuelle de jeunes pins est largement confirmée (cf. 9.3), quel que soit le diamètre considéré. En majorité plus récentes, mais aussi d'âges plus variés, les autres espèces ont peu à peu complété la colonisation de ces milieux ouverts sur sols très superficiels. A quelques exceptions près, la compétition initiale s'est donc révélée favorable au pin sylvestre, du moins jusqu'à ce que le développement progressif du couvert en élimine les semis, très exigeants en lumière.

B) Dynamique par espèce

L'examen des cernes de croissance fournit de plus amples informations en ce qui concerne l'autoécologie des espèces. En effet les variations climatiques, principalement la température et les précipitations durant la période de croissance annuelle, influencent l'épaisseur des cernes, lesquels constituent en outre un bon indice pour juger de la vitalité d'un arbre (LENZ et al., 1988). Cette réponse est spécifique, et l'absorption de la variabilité individuelle et microstationnelle nécessite la prise en compte d'un minimum empirique d'une dizaine d'individus par espèce (MUNAUF 1978). Pour faciliter la comparaison de valeurs absolues parfois très différentes les dendrochronologues ont introduit une représentation graphique sur laquelle les années figurent en abscisse, alors que l'épaisseur des cernes est portée en ordonnée suivant une échelle logarithmique.

Nous avons reproduit de la sorte, sur la figure 36, l'évolution des pins dans chaque station ainsi que la valeur moyenne pour l'ensemble des 32 échantillons. A titre indicatif, nous y avons adjoint 2 exemples de comportement extrême, *Picea* et *Juniperus*, valeurs moyennes de respectivement 6 et 5 mesures. Bien qu'en toute rigueur ces nombres d'échantillons ne soient pas significatifs, les valeurs individuelles pour chaque espèce sont suffisamment groupées pour que la tendance générale puisse être mentionnée. La pluviosité à Witzwil complète la figure, qui ne concerne ici que les 28 dernières années, de manière à éviter de prendre en compte de très jeunes échantillons. Les mois retenus, avril à juillet, correspondent à l'essentiel de la période de croissance annuelle. Ce graphe permet de constater que:

- la reproductibilité des rythmes de croissance du pin sylvestre est très satisfaisante d'une station à l'autre;
- pour cette essence, l'épaisseur moyenne des cernes est en diminution, marquant par là un tassement progressif de la productivité (voir ci-après);
- l'épicéa en revanche présente une évolution plutôt stable, alors que les genévriers échantillonnés, conformément à ce qui est observable en station, paraissent manifestement condamnés;

- non représentées, les autres espèces ne sont pas assez nombreuses pour autoriser une interprétation moyenne;
- la mise en parallèle de la pluviométrie permet de faire ressortir l'influence prépondérante de ce facteur. Les années sèches caractéristiques telles que 1962, 1964 ou 1976 sont parfaitement marquées au niveau des cernes de croissance. Ces années sont également repérées en tant qu'exceptionnelles dans l'étude sur le dépérissement du sapin blanc dans la région de Berne réalisée par LENZ et al. (1988). Mais, comme le notent ces auteurs, la causalité est souvent plus complexe et fait bien sûr intervenir la température, voire la saison, de telle sorte que l'action conjuguée de plusieurs facteurs est souvent nécessaire pour caractériser une année exceptionnelle. Ainsi par exemple la relative sécheresse de 1967 ne s'est guère traduite par une diminution de l'épaisseur des cernes.

Dans le but de confirmer l'existence de conditions originelles impropres à l'installation de la pinède, nous avons également analysé des cernes de quelques échantillons le long du transect de Champmartin (cf. 5.4.3 B et fig. 15). Les mesures, reportées dans le tableau 23, sont éloquentes: à âge comparable, l'épaisseur des cernes, et par conséquent le diamètre, reste très inférieure en milieu non boisé. On peut en déduire une colonisation contemporaine pour l'ensemble du site, mais un échec total de la progression ligneuse en marais, en raison notamment d'un contexte pédologique (granulométrie, porosité, aération) déjà discuté sous 7.3.2. Cette situation n'est pas sans rappeler les peuplements d'épicéas nains, au pied de l'éboulis du Creux du Van, dont la croissance peut être limitée à 10 cm de diamètre pour un âge de 200 ans! (RICHARD 1961). Dans ce cas les facteurs limitants sont d'ordre climatique (climat local très froid et persistance de la neige au printemps) et pédologique (sous-sol gelé toute l'année en profondeur).

C) Productivité

Mesurer l'épaisseur des cernes, c'est aussi mesurer les diamètres successifs de l'arbre au cours de sa croissance. Par ailleurs, évaluer PN1 revient à déterminer l'incrément annuel en biomasse. Pour l'obtenir de manière simplifiée, nous avons admis une infradensité constante, ce qui permet d'assimiler, en termes d'accroissement relatif, le volume à la biomasse. De même, nous avons considéré que les 81 % de bois fort étaient représentatifs de l'ensemble de la biomasse. Sur la base d'une valeur 100 attribuée au volume total lors de l'année de mesure (1987), les équations de régression V-DBH établies précédemment (cf. 9.3) ont permis de calculer les volumes annuels relatifs dès l'origine du peuplement ainsi que, par différence, l'accroissement annuel courant en %. Compte tenu de l'importance de l'échantillonnage, la courbe de croissance obtenue, illustrée en figure 37, peut être considérée comme représentative du groupement tout entier. Cette représentation graphique laisse entrevoir quelques tendances:

- la dynamique comparée des 2 catégories distinguées montre, pour le pin sylvestre, un démarrage plus rapide, une sensibilité précoce aux épisodes climatiques importants ainsi qu'un tassement manifeste pour la période récente. En revanche la catégorie "autres" évolue moins

rapidement mais avec davantage de régularité jusqu'au milieu des années septante, pour aujourd'hui supplanter le pin en termes de croissance annuelle (4,3 % contre 2,4 % en moyenne pour les années 1983-1986);

- l'évolution moyenne du groupement, pondérée en tenant compte du rapport actuel des biomasses (82 % de pin) indique une relative stabilisation de la productivité. Il s'agit probablement ici du seuil précédant la diminution classique de PNI lorsque le système s'achemine vers le stade climax (cf. DUVIGNEAUD 1980, fig. 4.36). Les peuplements de pin sylvestre en effet sont susceptibles d'atteindre rapidement ce maximum, avant 30 ans même dans les plantations étudiées par OVINGTON (1957).

Les réponses climatiques déjà visibles avec l'évolution de l'épaisseur des cernes (cf. fig. 36) sont naturellement maintenues.

Nous pouvons maintenant déterminer l'incrément ligneux nécessaire au calcul de PNI en appliquant à la biomasse sur pied, soit 183 t/ha sans les feuilles (cf. tab. 17), le taux d'accroissement courant des années 1983-1986, en moyenne 2,72 %:

$$183 \text{ t/ha} \times 2,72 \%/\text{an} = 5,0 \text{ t/ha.an}$$

A titre indicatif, en considérant un âge moyen de 48 ans, l'accroissement moyen correspondant est de 4 t/ha.an, auquel on peut ajouter 0,13 t/ha.an de bois mort/pied (3,3 % de cet accroissement moyen).

Nous obtenons finalement pour PNI:

$$\begin{aligned} \text{PNI} &= \text{incrément ligneux} + \text{chute de litière} + \text{lit. herbacée} + \text{bois mort/pied} \\ &= 5,0 + 5,5 + 1,1 + 0,2 = 11,8 \text{ donc environ } 12 \text{ t/ha.an.} \end{aligned}$$

Cette évaluation est minimale dans la mesure où la chute des grosses branches est pratiquement négligée. Nous pouvons à nouveau situer cet ordre de grandeur par rapport aux données des quelques auteurs déjà évoqués à propos de la phytomasse, toujours avec les mêmes réserves quant au problème de la comparabilité. Sans les racines, ces données sont les suivantes: 10,5 t/ha.an à 55 ans chez OVINGTON (1957); 2,2-7,5 t/ha.an à 100 ans selon la classe de fertilité pour EHWALD (1957); 6 m³/ha.an d'accroissement moyen en bois fort pour AUSSÉNAC (1969), ou 6-13 m³/ha.an d'accroissement à 50 ans chez DECOURT (1965) qui mentionne plusieurs tables de production d'Allemagne et de Grande-Bretagne. En tenant compte de nos propres valeurs de l'infradensité et de proportion de bois fort (cf. tab. 17), nous obtenons pour nos stations respectivement 6,8 et 8,8 m³/ha.an d'accroissements moyen et courant. Dans l'ensemble, les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel présentent donc une productivité plutôt élevée pour ce type de groupement.

9.6 CONCLUSIONS

Par nature approximative, l'évaluation des compartiments biomasse et productivité permet néanmoins d'affiner considérablement la compréhension du fonctionnement de l'écosystème, sans toutefois éclairer davantage les milieux

précurseurs. De fait, les différentes approches utilisées ont permis de préciser certains aspects quantitatifs mais aussi qualitatifs de la dynamique colonisatrice du groupement.

Il résulte de nos observations que le pin s'est installé en pionnier, parfois dans des taillis comme le suggère BERSSET (1949/50), en un laps de temps assez restreint d'une quinzaine d'années. C'était il y a 50 ans, c'est-à-dire environ 60 ans après l'exondation consécutive à la première correction des eaux du Jura. Il a colonisé avec succès les zones légèrement surélevées (placages morainiques) du substrat molassique, mais a échoué dans les dépressions marécageuses beaucoup plus inondées. D'autres espèces, en particulier feuillues, ont progressivement complété le couvert forestier, empêchant bientôt la régénération des semis de pin.

La phytomasse aérienne totale actuelle atteint environ 190 t/ha, dont 82 % de pins âgés de 48 (± 3) ans. La reconstitution de l'évolution du peuplement grâce à l'examen des cernes de croissance révèle aujourd'hui une productivité primaire nette PNI stabilisée à 12 t/ha.an, dont approximativement 1 tonne de litière herbacée, le solde se partageant pour moitié entre incrément ligneux et chute de litière. Sur le plan fonctionnel, cette stabilisation de PNI précède le stade climax, dont il y a tout lieu de penser qu'il est sur le point d'être atteint en raison d'un quasi équilibre entre accumulation et décomposition de la litière.

Plus difficile reste la prévision concernant l'évolution future du peuplement. Les âges respectifs aussi bien que la densité en individus à l'hectare (rapport de 1:500 en faveur des autres espèces que le pin pour les diamètres ≤ 6 cm), ou encore les tendances moyennes manifestées par les cernes de croissance, tout semble indiquer une dynamique individuelle divergente des espèces. Alors que les pins sont en légère régression, la majorité des autres espèces est plutôt stable ou en progression. En tout état de cause, rien n'indique l'indispensable diminution du couvert nécessaire à la régénération du pin (cf. 5.4.2), même si quelques espèces semblent aujourd'hui mal supporter leur situation (par exemple *Juniperus*). Dans cette perspective on peut envisager, hypothèse à long terme, le remplacement progressif de la pinède par la forêt feuillue en raison non seulement des difficultés de régénération évoquées, mais aussi grâce aux modifications des conditions pédologiques permettant de plus en plus aux concurrents de cette essence d'être compétitifs, ce qui n'était pas le cas à l'origine du peuplement. De ce fait, le terme climax qui vient d'être évoqué doit être compris davantage dans un sens écologique (climax "fonctionnel") que dans une acception purement phytosociologique.

Afin de mieux situer globalement l'écosystème pinède de la rive sud du lac de Neuchâtel, nous avons confronté ses principales caractéristiques quantitatives, du moins pour la matière organique, à la classification de RODIN et BAZILEVICH (cf. annexe I, mentionnée en annexe par RAPP 1971). Il ressort de cette comparaison que nos stations peuvent être attribuées à la catégorie moyennement productive (6-15 t/ha.an) en ce qui concerne PNI. A l'intérieur de cette catégorie, 190 t/ha de biomasse, 12 t/ha.an pour PNI et 5 t/ha.an d'accroissement annuel sont plutôt élevés. Le facteur de décomposition de 34-41 % est quant à lui moyen, alors que 5,5 t/ha.an de retombées de litière (6,6 avec la strate herbacée), mais surtout 12 t/ha pour l'horizon holorganique peuvent être considérés comme faibles. Cette comparaison sera reconsidérée à propos des éléments minéraux (cf. chapitre 10).

Signalons enfin que pour DUVIGNEAUD (1980) une PNI de 12 t/ha.an représente l'ordre de grandeur de la plupart des écosystèmes naturels ou artificiels de nos régions se développant dans de bonnes conditions d'alimentation. La rive sud du lac de Neuchâtel ne correspond pas vraiment à ce modèle moyen puisqu'on

trouve chez BUTTLER (1987) des valeurs s'échelonnant approximativement entre 1,2 (Schoenetum) et 5,2 t/ha.an (Cladietum), alors que les pinèdes produisent 12 t/ha.an, du moins dans le compartiment aérien. Cette différenciation entre marais et forêt apparaît également en matière de relations sol - productivité. En marais, BUTTLER (1987) a montré l'influence du gradient d'hydromorphie, par ailleurs très prononcé, sur la productivité des différentes unités. Au sein des pinèdes, la situation est trop homogène (aucune des mesures quantitatives ne permet de séparer véritablement nos stations sur le plan statistique) pour qu'une telle relation puisse être mise en évidence de manière aussi nette. En revanche, la comparaison avec d'autres unités forestières pourrait fort bien se révéler probante (cf. BUECHE, à paraître).

TABLEAU 16: caractéristiques dendrométriques des pinèdes

Station	Champmartin E				Champmartin W				Portalban				Moyenne par ha	
Surface étudiée [m²]	400				400				300					
Nombre d'arbres (Nb) et hauteur moyenne (Hm) [m]	Pinus		Autres		Pinus		Autres		Pinus		Autres		Pinus	Autres
	Nb	Hm	Nb	Hm	Nb	Hm	Nb	Hm	Nb	Hm	Nb	Hm		
par classes de diamètre [cm]														
≤ 1			420				317				162			8173
1			37				50				28			1045
2			29				27				7			573
3	1		6				12				7		9	227
4			8				6		1		8		9	200
5			3				6				1			91
6			1				2				2			45
7-10	7	12	6	9	2	13	6	12	5	12	5	9	127	155
11-15	6	15	2	16	5	15	5	17	1	10	2	16	109	82
16-20	17	16	2	19	6	17	6	18	6	17	1	16	264	82
21-25	14	18	1	22	6	18	4	19	4	17			218	45
26-30	2	18	1	20	4	19	1	22	5	18			100	18
31-35	1	22			2	20			6	19			82	
36-40							1	21						9
Densité [nb/ha]														
arbustes: diamètre ≤ 6cm	25		12600		0		10500		33		7167		18	10355
arbres: diamètre ≥ 7cm	1175		300		625		575		900		267		900	391
Surface terrière [m²/ha] totale	33,9	85%	6,0	15%	22,6	59%	15,7	41%	30,2	92%	2,5	8%	28,8	8,1

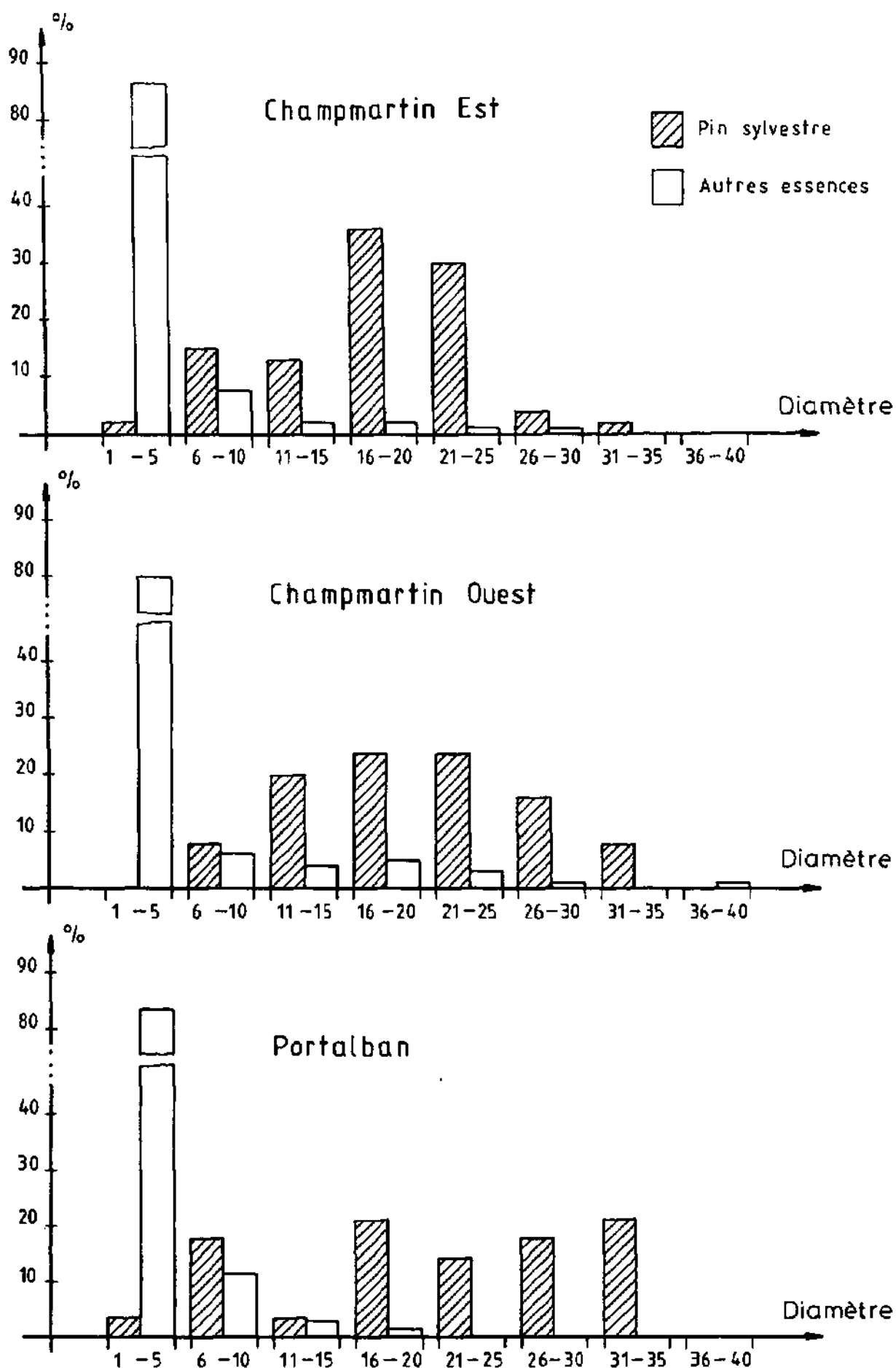


FIGURE 32: proportions, en %, du nombre de tiges par catégorie (pin sylvestre et autres essences), par classes de diamètre.

TABLERAU 17: phytomasse aérienne des pinèdes (matière sèche en t/ha)

Station Surface échantillonnée	Champmartin E 400m ²		Champmartin W 400m ²		Portalban 300m ²		Moyenne			
Espèce	Pinus		Pinus		Pinus		Pinus		Autres	
		Autres		Autres		Autres	t/ha	%	t/ha	%
Bois fort: ≥ 7cm	131,9	16,7	91,6	47,5	165,6	8,0	129,7	68%	24,0	13%
Houppier (DBH ≥ 9 cm)	22,7	3,6	14,8	10,1	25,1	2,5	20,9	11%	5,4	3%
Arbustes: ≤ 6cm	,1	2,9		3,3	,1	2,9	,1	,0%	3,0	2%
Feuilles	6,3	1,0	4	2,4	6,7	,5	5,7	3%	1,3	1%
Total arbres	161,0	24,2	110,4	63,3	197,5	13,8	156,3	82%	33,8	18%
Strate herbacée	,9				1,2		1,1			
Total phytom. aérienne	186		174		213		191			
Racines	40	6	28	18	49	3	39		9	
Arbres morts sur pied	7	2	3	1	1	3	4		2	
%	81%	19%	72%	28%	14%	86%	65%		35%	

- 1) % extraits de BURGER (1948) pour les résineux (Pinus, Picea);
biomasses mesurées par la chute annuelle pour les feuillus (années 1983 - 1986).
- 2) En moyenne 24 % de mousses. Strate herbacée non mesurée à Champmartin W.
- 3) Estimation en % de la phytomasse aérienne:
- Pinus: 25 % (entre 21-25 % à 35 ans in OVINGTON et MADGWICK 1959, et 29 % à 55 ans in OVINGTON 1957);
 - Feuillus: 30 % selon graphe RODIN et BAZILEVICH in RAPP 1971.

TABLERAU 18: comparaison de la phytomasse aérienne de quelques types de pinèdes (matière sèche en t/ha)

Caractéristiques	Age	Densité arbres	Bois fort (troncs)	Houppier (branches)		Feuil- les	Phyto- masse aérienne totale	Racines
	[an]	[nb/ha]		bio- masse	nécro- masse			
Rive sud du lac de Neuchâtel	48	1280	154	26		7 (pin: 5,7)	191	(48)
OVINGTON et MAGDWICK (1959)	33	4260	119	14	9,7	7,3	140	36,1
OVINGTON (1957)	35	1890	99	9,6	15,3	9,8	118	44,4
	55	760	97	12,3	10	7,2	116	34,1
PARDE (1979)	85	460	202	30,8		5,2	238	62,3
EHWALD (1957) I *	100		336	61			397	67
	III	100	191	39			230	43
	V	100	93	25			118	23

* : les chiffres romains correspondent aux classes de productivité;
dans les 3 cas, le compartiment racines comprend également les souches
(): estimation en fonction de la littérature (cf. tab. 17).

TABLEAU 19: chutes de litière (matière sèche en g/m²) interceptées par un dispositif constitué de 6 paniers de 0,25 m² par station

	Portalban 300 m ²		Champmartin W 400 m ²		Champmartin E 400 m ²		TOTAL	
	Moyenne	Ic	Moyenne	Ic	Moyenne	Ic	Moyenne	Ic
1983								
Pinus	373	41%	196	63%	327	22%	299	22%
Picea	0		36	231%	0		12	171%
Feuilllus	40	41%	91	99%	86	112%	72	43%
Fruits	142	66%	43	109%	77	148%	87	48%
Divers	249	97%	202	32%	383	147%	278	49%
TOTAL	804	19%	568	25%	872	72%	748	22%
1984								
Pinus	261	28%	154	34%	245	16%	220	16%
Picea	0		80	138%	0		27	128%
Feuilllus	46	22%	91	36%	83	39%	73	22%
Fruits	78	39%	41	165%	45	65%	54	40%
Divers	175	52%	217	58%	172	24%	188	23%
TOTAL	559	14%	583	27%	545	10%	562	9%
1985								
Pinus	202	32%	115	24%	169	32%	162	18%
Picea	0		27	145%	0		9	133%
Feuilllus	71	38%	104	51%	98	51%	91	23%
Fruits	38	66%	70	132%	47	56%	52	51%
Divers	109	46%	160	62%	124	27%	131	24%
TOTAL	420	22%	476	39%	438	11%	441	13%
1986								
Pinus	244	24%	124	20%	204	18%	191	17%
Picea	0		43	187%	0		14	161%
Feuilllus	58	28%	93	57%	89	52%	80	25%
Fruits	45	50%	34	100%	18	85%	32	39%
Divers	126	55%	122	44%	122	23%	123	19%
TOTAL	474	25%	415	28%	433	12%	441	10%
Moyenne 1983, 1984, 1985, 1986								
Pinus	270	27%	147	29%	236	13%	218	16%
Picea	0		47	149%	0		16	136%
Feuilllus	54	24%	95	48%	89	50%	79	24%
Fruits	76	27%	47	111%	47	45%	56	30%
Divers	165	35%	175	39%	200	43%	180	18%
TOTAL	564	13%	511	25%	572	18%	549	9%
						t/ha	5,5	
1987 (une seule récolte en fin d'année)								
TOT	497	21%	437	20%	526	21%	485	10%

Ic: intervalle de confiance en % de la moyenne

Pinus, Picea, Feuilllus: feuilles

Fruits: espèce dominante Pinus silvestris seulement

Divers: rameaux, écorces, inflorescences et fruits feuilllus, débris non identifiables.

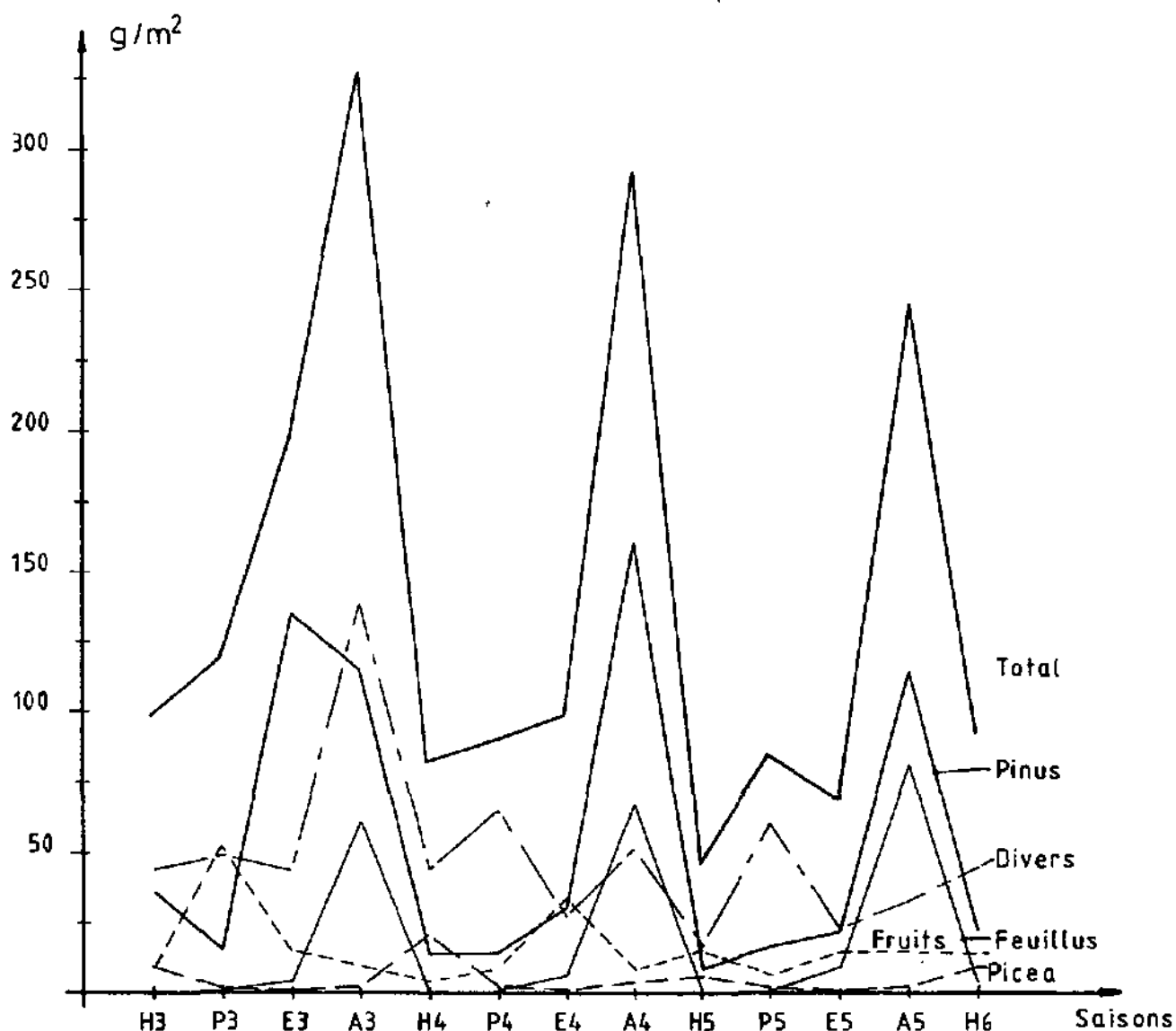


FIGURE 33: évolution saisonnière des chutes de litière par espèce, moyenne des trois stations (1983-1985).

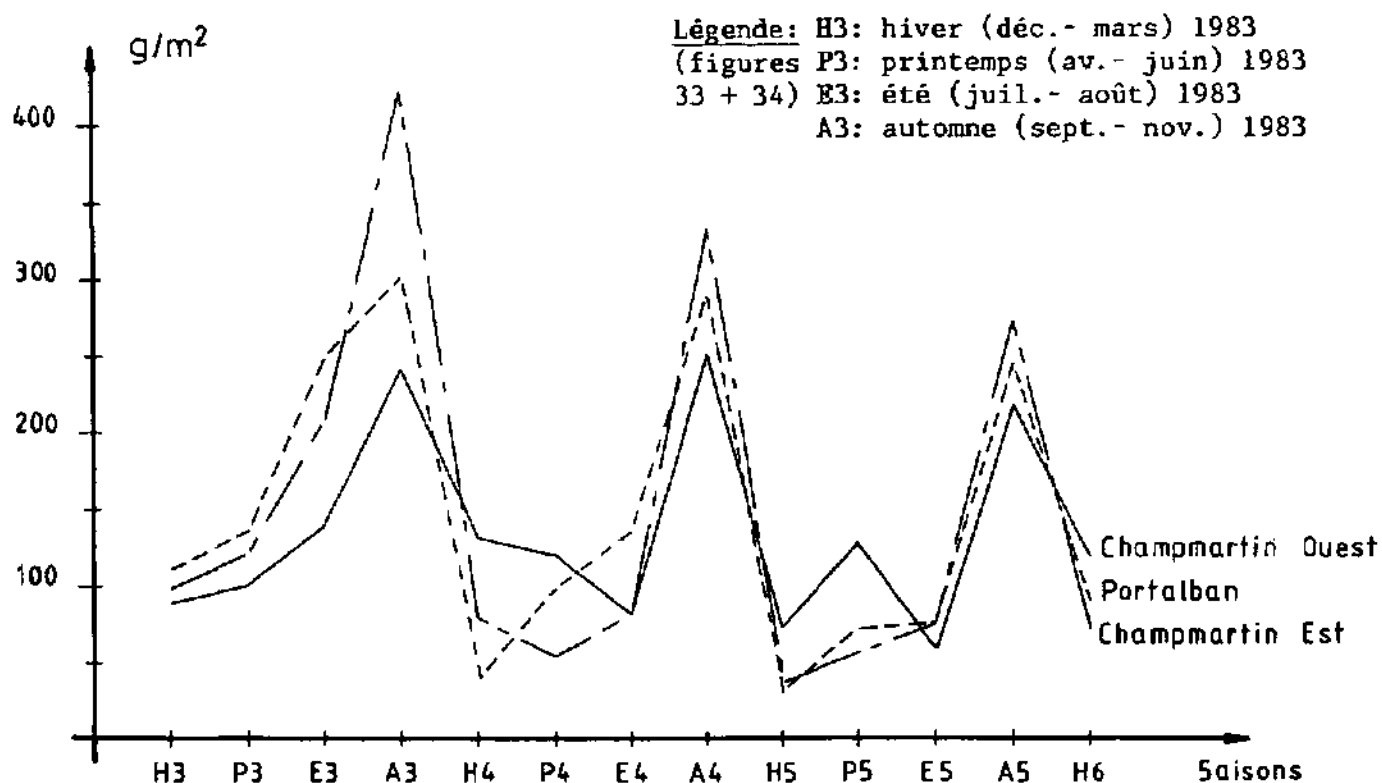


FIGURE 34: évolution saisonnière des chutes de litière par station, toutes espèces confondues.

TABLEAU 20: stock de matière organique (matière sèche en g/m²)
au sol, 6 échantillons de 1 m² par station

	Portalban 300 m ²		Champmartin E 400 m ²		TOTAL	
	Moyenne	Ic	Moyenne	Ic	Moyenne	Ic
Mousses	28	110%	23	136%	25	71%
Herbes	95	31%	66	77%	80	32%
Aiguilles	95	29%	75	37%	85	21%
Lit. non id.	219	49%	155	25%	187	27%
Lignifié	725	57%	657	39%	691	29%
Fruits	223	54%	109	67%	166	41%
TOTAL	1385	37%	1083	25%	1234	21%
					12,3 t/ha	

Légende:

Ic: intervalle de confiance en % de la moyenne

Lit. non id.: litière non identifiée

Lignifié: écorces, rameaux, débris divers,
à l'exclusion des fruits

Fruits: essentiellement l'espèce dominante Pinus silvestris

TABLEAU 23: cernes de croissance de quelques échantillons
du transect de Champmartin (cf. fig. 15)

Milieux	Moli- nietum	lisière	Pinède		lisière	Schoenetum			Moyenne	
Echantil.	PS05	PS29	PE29	PS16	PS11	PS05	PS12	PS59	marais	lisière +Pinède
Age	50	48	53	58 (61)	54	46	60	49	51	53
DBH [cm]	5	29	29	16	11	5	12	9	8	21
Gerne [mm] moyen	0,38	2,17	2,18	0,99 (1,14)	1,13	0,77	0,77	0,68	0,65	1,62

Légende:

Ps: Pinus silvestris

Pe: Picea excelsa

(): mesure à la base du tronc

TABLEAU 21: taux (modèle exponentiel) de décomposition des litières en filets.

Type de litière	N	r	-K/an	Ic %	% après 1 année	t _{50%} (jours)	différences significatives		
							FEU	PO	CE
PIN	6	0,98	-0,358	10,0%	69,9%	707	PIN	**	** ** *
FEU	6	0,98	-0,453	9,4%	63,5%	558	FEU	*	*
PO	18	0,95	-0,414	4,0%	66,1%	611	PO		-
CE	18	0,96	-0,413	3,6%	66,2%	613			

Légende:

PIN: aiguilles de pin, station de Portalban

FEU: feuilles des espèces caducifoliées, station de Portalban

PO: mélange proportionnel, toutes espèces, station de Portalban

CE: mélange proportionnel, toutes espèces, station de Champmartin Est

N: nombre d'échantillons (filets)

r: coefficient de corrélation de la régression linéaire

-K/an: taux de décomposition annuel calculé selon un modèle exponentiel linéarisé et passant par l'origine: $\ln X/X_0 \approx -kt$

Ic: intervalle de confiance, en % de la moyenne

% après 1 année: % de la litière non décomposée après 1 année (365 jours)

t_{50%}: temps de demi-décomposition, en jours

** : différence hautement significative pour K (P < 0,01)

* : différence significative pour K (P < 0,05)

- : différence non significative

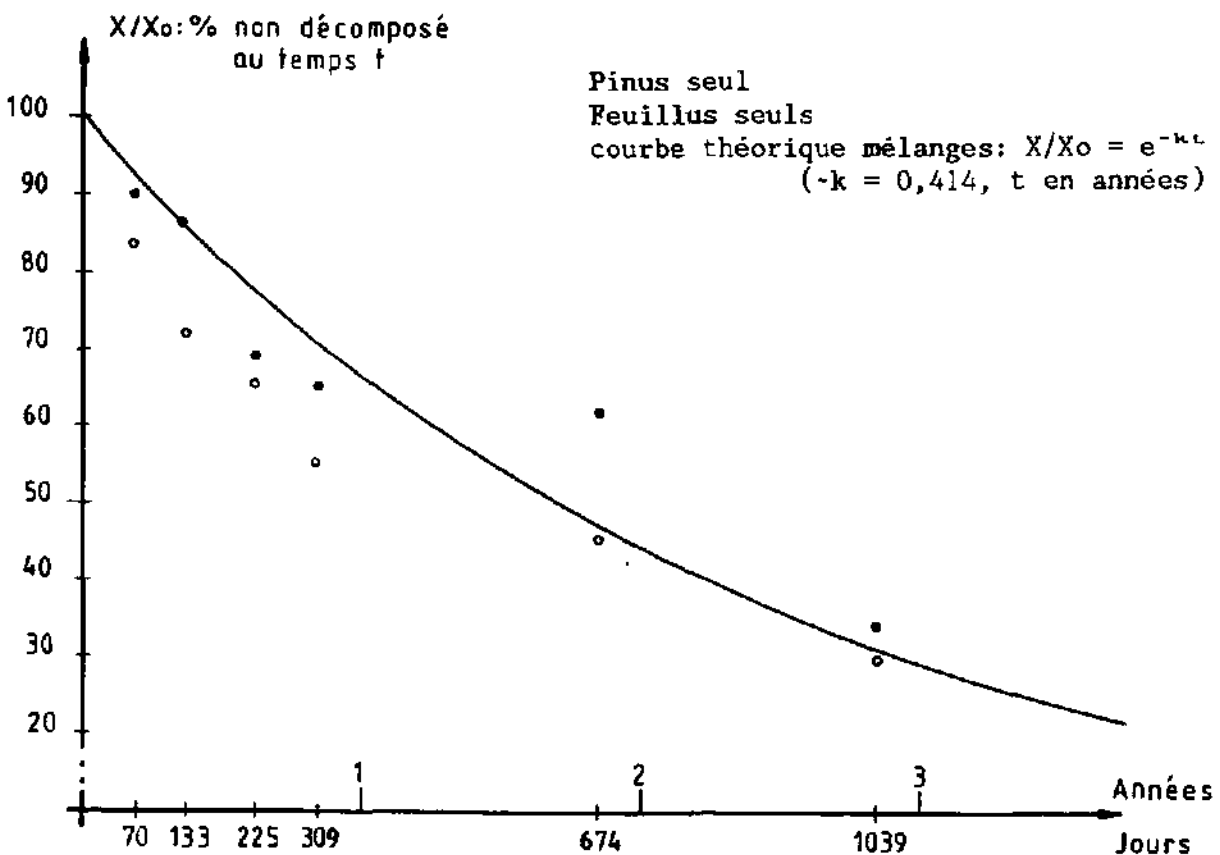


FIGURE 35: vitesse de décomposition de la litière disposée dans des sachets en filet nylon.

TABLEAU 22: âge des pinèdes échantillonné
à la tarrière PRESSLER

P I N U S			A U T R E S		
Code	DBH [cm]	Age	Code	DBH [cm]	Age
Ps 7PiCE	7	37	Fe 5PiCE	5	17
Ps20PiCW	20	39	Pp 6PiPo	6	19
Ps23PiCW	23	39	Pa 7PiCE	7	20
Ps10PiCW	10	40	Ai 6PiPo	6	21
Ps11PiCE	11	42	Pa 8PiPo	8	25
Ps25PiCW	25	42	Jc 7PiCE	7	26
Ps27PiCW	27	43	Cm 8PiCW	8	28
Ps21PiCW	21	45	Jc 7PiPo	7	29
Ps19PiPo	19	46	Cm 5PiCW	5	30
Ps16PiCE	16	48	Jc 9PiPo	9	30
Ps23PiCE	23	48	Pe19PiCW	19	33
Ps13PiPo	13	49	Vl 5PiCW	5	34
Ps16PiCW	16	49	Jc 5PiCW	5	37
Ps18PiPo	18	49	Jc 5PiPo	5	37
Ps21PiCE	21	49	Cm 5PiCE	5	38
Ps25PiCE	25	49	Pn17PiCW	17	38
Ps33PiCE	33	49	Pe29PiCW	29	41
Ps10PiPo	10	50	Pa13PiCE	13	42
Ps13PiCE	13	50	Pe13PiCE	13	42
Ps21PiPo	21	50	Pe17PiCW	17	46
Ps33PiCW	33	50	Pe22PiCW	22	47
Ps20PiCE	20	51	Pe36PiCW	36	48
Ps27PiPo	27	51	Fe16PiPo	16	52
Ps30PiCW	30	51	Fe13PiPo	13	56
Ps30PiPo	30	51	Qr14PiPo	14	56
Ps11PiCW	11	53	Pa18PiCE	18	56
Ps13PiCW	13	53			
Ps17PiCE	17	53			
Ps25PiPo	25	53			
Ps32PiPo	32	54			
Ps18PiCW	18	55			
Ps 9PiCE	9	60			
Fréquences			Moyenne par station		
âge	Pins	Autres	Pins	±	
15-19		2			
20-24		2	Ch E	49	6
25-29		4	Ch W	47	5
30-34		4	Port	50	3
35-39	3	4	Total	48	3
40-44	4	3			
45-49	10	3			
50-54	13	1			
55-60	2	3			

Légende:

Ai: Alnus incana
Cm: Crataegus monogyna
Pe: Praxinus excelsior
Jc: Juniperus communis
Pa: Prunus avium
Pe: Picea excelsa
Pn: Populus nigra
Pp: Prunus padus
Ps: Pinus silvestris
Qr: Quercus robur
Vl: Viburnum lantana

PiCE: pinède Champmartin Est
PiCW: pinède Champmartin Ouest
PiPo: pinède Portalban

±: intervalle de confiance
à P = 0,01

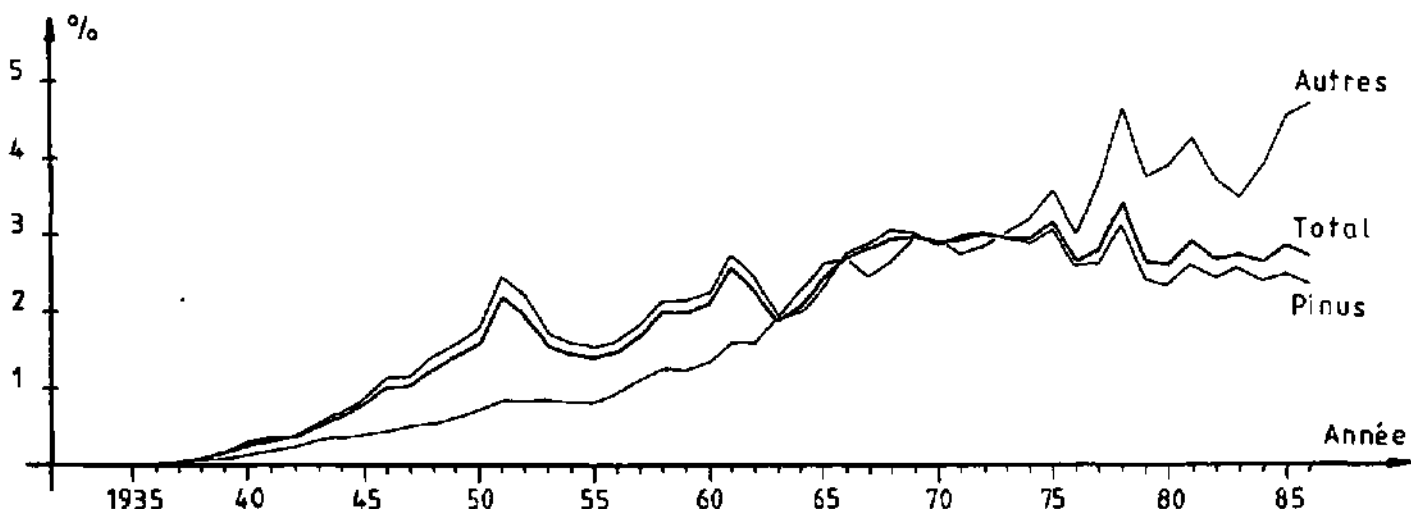
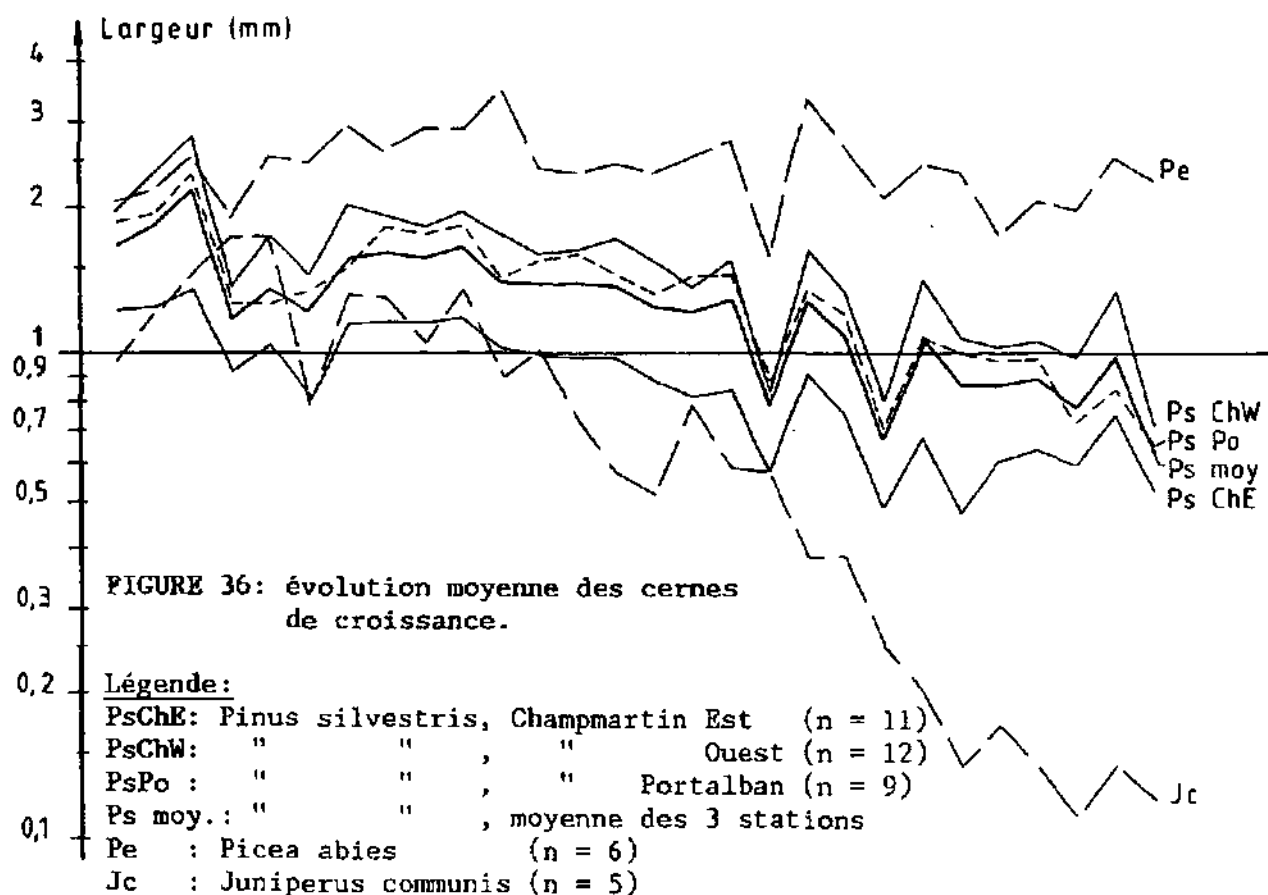
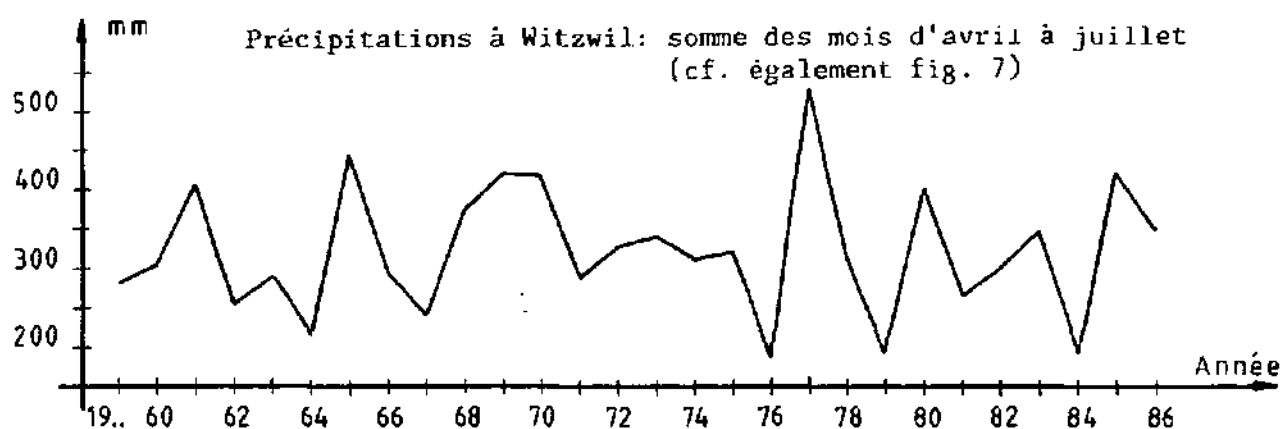


FIGURE 37: accroissement annuel relatif (1987 = 100 %) en volume, estimé par l'évolution des cernes de croissance. Valeurs moyennes, pondérées (moyenne arithmétique des années courante et précédente). Total pondéré selon les proportions actuelles de biomasse (Pinus 82 %, autres 18 %).

10 MINERALOMASSE VEGETALE ET CYCLES BIOGEOCHIMIQUES

10.1 INTRODUCTION

En relation avec la mesure de la productivité, l'étude de la minéralomasse et des cycles biogéochimiques permet d'évaluer l'efficacité avec laquelle l'écosystème assure la circulation des éléments indispensables à l'élaboration de la biomasse. En précisant la distribution des principaux éléments biogènes dans les différents compartiments de l'écosystème, il devient possible d'en cerner les principales caractéristiques dynamiques: absorption, rétention, restitution annuelles, rapports avec les réserves disponibles du sol (DUVIGNEAUD 1984).

Par manque de disponibilités, nous n'avons pas pu réaliser une investigation détaillée de tous les compartiments nécessaires à l'établissement d'un bilan rigoureux. Ainsi, au niveau du sol, les échanges par ruissellements (lysimétrie), la réserve en éléments totaux et naturellement la composition de la rhizomasse ont été négligés. Dans le domaine aérien, les apports par égouttement ont été mesurés à l'aide de 5 pluviomètres seulement. Les résultats de l'écoulement le long des troncs, testé sur un seul arbre, ne constituent qu'une approximation dont la généralisation a nécessité le recours à la littérature. De même nous n'avons pas pu effectuer un grand nombre de répétitions pour chaque catégorie ayant fait l'objet d'une analyse. Toutefois la variabilité de la composition minérale des chutes de litière a été davantage détaillée grâce à une analyse séparée de chaque panier lors d'une période de forte chute (automne 1984).

Les mesures de minéralomasse présentées dans ce chapitre découlent en premier lieu de l'échantillonnage réalisé pour la phytomasse aérienne. La composition minérale et la minéralomasse de la végétation sur pied sont indiquées aux tableaux 24 et 25, la restitution des éléments à partir des chutes annuelles de litière aux tableaux 26a et 26b, tandis que les tableaux 27a et 27b accompagnés des figures 38a et 38b présentent l'évolution de la minéralomasse lors de la décomposition de feuilles en filet. Le tableau 28 contient les teneurs minérales et la minéralomasse du stock de matière organique au sol, et sur le tableau 29, une évaluation des apports par les pluies et le pluvioléssivage complète ce panorama. Les cycles biogéochimiques, du moins l'ensemble des composants inventoriés, sont représentés dans les figures 39, 40 et 41, et sur le tableau 30.

La littérature consacrée aux cycles biogéochimiques ou à certains de leurs compartiments est très abondante. BUTTLER (1987), s'inspirant de HELLER (1984), résume brièvement quelques principes physiologiques fondamentaux liés à la nutrition minérale. Il rappelle également la notion de cycle en insistant sur les concepts d'efficacité, liée à l'offre du milieu, et de redistribution interne en fonction des contingences de production. D'une manière générale, les auteurs auxquels nous nous sommes référé pour la phytomasse et la productivité en milieu forestier (cf. 9.1) se sont également préoccupés de la minéralomasse et des cycles biogéochimiques. Il importe de mentionner DUVIGNEAUD (1980, 1984) pour l'approche théorique, RAPP (1971) à titre d'exemple d'une étude pratique complète. Pour ce qui concerne plus particulièrement les pinèdes, et tous compartiments confondus, nous pouvons comparer nos données à plusieurs auteurs dont EHWARD (1957), OVINGTON (1959a, 1959b), RUTTER (1963), GRÜNERT (1964), GUITTET (1967), AUSSÉNAC et al. (1972), GLOAGUEN et TOUFFET (1980), STAAF et

BERG (1982), ALCOCK et MORTON (1985). Cette liste n'est bien sûr pas exhaustive, et concerne souvent des conditions stationnelles ou culturales assez éloignées de celles de la rive sud du lac de Neuchâtel. Elle n'en constitue pas moins un référentiel digne d'intérêt pour situer notre propre groupement.

10.2 COMPOSITION MINERALE DE LA VEGETATION

Avant d'examiner le contenu de la phytomasse aérienne en éléments minéraux majeurs, il y a lieu d'apporter quelques précisions de portée générale quant à l'obtention de nos résultats. Compte tenu de la relative homogénéité des sols des pinèdes, du moins en termes de réserve minérale (cf. 7.4 et tab. 10), nous avons renoncé à établir une différenciation stationnelle pour l'ensemble des teneurs minérales exprimées en % du poids sec. Les résultats présentés caractérisent donc l'ensemble du groupement et à ce titre, ils peuvent être comparés à d'autres unités végétales dans une perspective typologique. Il n'entrait pas non plus dans nos objectifs de décrire de manière très détaillée les diverses composantes de la biomasse ligneuse. En revanche toutes nos analyses confirment que les catégories retenues, déjà utilisées pour la description de la phytomasse (cf. tab. 17), sont parfaitement justifiées lorsqu'on considère leur teneur minérale moyenne. En particulier la distinction du bois fort, systématiquement appauvri par rapport aux autres parties, est toujours nécessaire. La catégorie "feuilles autres" n'a pas été analysée à l'état frais et les valeurs mentionnées sont celles des chutes de litière en paniers. AUSSENAC et al. (1972), qui citent une étude de LEROY (1968) sur le chêne, remarquent à ce propos que "les teneurs en azote, phosphore et potassium semblent toujours plus faibles dans les feuilles qui tombent que dans les feuilles en place sur l'arbre, alors que ce serait l'inverse pour le calcium". Les moyennes % poids sec sont calculées à partir d'un échantillonnage des principales espèces en principe issues des stations où elles sont bien représentées, y compris dans les groupements feuillus (cf. BUECHE, à paraître). En général un échantillon est prélevé sur une seule espèce, parfois sur plusieurs individus ou parties d'individu. Exceptionnellement quelques espèces très faiblement développées (en masse) dans une station peuvent être regroupées au sein d'un même échantillon dont la teneur moyenne est alors pondérée par les biomasses respectives. Enfin, aux valeurs manquantes de quelques échantillons ainsi qu'aux espèces non analysées parce qu'insuffisamment représentées, sont attribuées les valeurs moyennes de la catégorie correspondante.

Le tableau 24 présente les teneurs (% poids sec) et les minéralomasses (kg/ha) moyennes des éléments majeurs de la phytomasse aérienne, en fonction des compartiments déjà distingués lors de l'inventaire de la phytomasse proprement dite. Ces données permettent de constater que:

- en teneur relative (% poids sec), le bois fort possède les valeurs les plus faibles, les feuilles les valeurs les plus élevées. Ces 2 extrêmes correspondent parfaitement à la séquence décroissante proposée par OVINGTON (1959a): feuilles, branches, racines, cônes, troncs;

- également en % du poids sec, *Pinus silvestris* accumule toujours moins d'éléments majeurs que les espèces feuillues, en particulier pour les catégories feuilles et houppier + arbustes. Les éléments principalement concernés sont le calcium, l'azote, le potassium pour le matériel ligneux, et le magnésium au niveau des feuilles;
- par ordre décroissant, calcium et azote occupent toujours le premier rang, à l'exception du potassium dans les feuilles de *Pinus silvestris*. A l'opposé, la teneur relative en phosphore est toujours très faible, de même que, dans une moindre mesure, celle du fer;
- à l'échelle du peuplement (minéralomasse en kg/ha), les éléments minéraux peuvent être classés comme suit:

N > Ca > Na > K > Mg > Fe > P

En proportion de l'ensemble dosé (100%), les éléments se répartissent en 4 groupes qui recouvrent assez bien leur abondance relative:

N (31%) et Ca (29%) / Na (14%) et K (13%) / Mg (6%) et Fe (5%) / P (2%);

- entre les compartiments, on observe la répartition suivante (valeurs arrondies): bois fort 65%, houppier + arbustes 19%, feuilles 14%, strate herbacée 2%. Ainsi, en dépit de la faible teneur du bois fort (0,56% en moyenne pondérée), ce dernier accumule 65% des éléments minéraux majeurs de la phytomasse aérienne. Les feuilles en revanche ne représentent qu'environ 4% de cette phytomasse (cf. tab. 17), mais contiennent 14% de la minéralomasse, ce qui favorise d'autant le recyclage des éléments biogènes (cf. 10.3.1).

Nous avons confronté les valeurs obtenues pour les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel à celles d'OVINGTON (1957 et 1959a), travail fort détaillé sur le pin sylvestre en plantation, ainsi qu'à celles de GRÜNERT (1964), lequel mentionne des moyennes évaluées d'après les données de EHWALD (1957). Pour conserver un sens à la comparaison de peuplements aux caractéristiques dendrométriques hétérogènes (cf. tab. 18), nous avons exprimé la minéralomasse en % de la phytomasse par unité de surface. A l'exclusion des racines et de la strate herbacée, ces valeurs relatives sont reportées sur le tableau 25. Tant pour la fraction *Pinus* considérée seule que pour la formation réelle mélangée, les teneurs en minéralomasse y sont parfaitement comparables. En dehors d'un taux de phosphore inférieur pour la rive sud du lac de Neuchâtel (mais les valeurs absolues restent faibles!) il faut cependant remarquer l'écart considérable, difficilement explicable compte tenu de la cohérence de l'ensemble, des valeurs du sodium. Enfin, il ressort de cette comparaison que le passage de la pinède pure à un peuplement mélangé se traduit par une augmentation sensible (calcium et potassium surtout) de la minéralomasse, en accord avec la réputation de frugalité de *Pinus silvestris* (DUVIGNEAUD 1980).

10.3 RESTITUTION MINÉRALE A PARTIR DE LA LITIÈRE

10.3.1 Composition minérale des chutes annuelles

Les chutes annuelles de litière ont été analysées à 4 reprises, en automne 1984, 1985, 1986, ainsi qu'au printemps 1986 et en hiver 1986. Les mois concernés par les récoltes sont indiqués sur la figure 33. Les répétitions automnales, périodes à fortes retombées, englobent davantage de matériel et améliorent de ce fait la représentativité de l'échantillonnage. Les teneurs minérales des chutes de litière estivales n'ont pas été déterminées. Pour le calcul du bilan annuel (tab. 26b) nous avons assimilé ces dernières à la moyenne des valeurs au printemps et à l'automne. Parmi les autres feuilles que celles de *Pinus silvestris*, les aiguilles de *Picea abies* ont été distinguées afin de préciser la contribution des espèces feuillues proprement dites au recyclage des éléments biogènes.

Le tableau 26a présente, en % poids sec, l'évolution saisonnière de la teneur minérale des chutes de litière ainsi que la moyenne annuelle indicative, résultat d'une pondération par les biomasses. Relevons quelques tendances intéressantes:

- en accord avec les observations de AUSSENAC et al. (1972) pour les feuilles de *Pinus silvestris*, les valeurs de l'azote et du potassium, auxquelles nous pouvons ajouter le sodium, sont minimales en automne et maximales au printemps, tandis que le calcium se comporte de manière inverse. En revanche, contrairement à ces auteurs, nous constatons que les valeurs du phosphore diffèrent peu et que, pour les feuillus, l'azote est curieusement plus élevé en automne. Pour les feuillus également, il faut noter que les valeurs "hivernales" correspondent en réalité aux chutes tardives d'arrière-automne, récoltées à la fin de l'hiver. Insignifiantes en kg/ha, elles expriment néanmoins une tendance saisonnière parfaitement cohérente;
- de même que chez les auteurs précités, la comparaison des feuilles fonctionnelles de pin (tous âges confondus, cf. tab. 24) avec celles des chutes de litière montre un appauvrissement net de ces dernières en azote et potassium, mais un enrichissement en calcium;
- finalement les totaux de toutes les catégories présentent un maximum printanier suivi d'une légère diminution jusqu'à l'automne. Cette diminution se poursuit en hiver, de manière particulièrement marquée pour les feuillus et les fruits du pin. L'épicéa fait exception, dont la teneur (calcium surtout) remonte assez nettement en phase hivernale.

Dans l'ensemble ces variations indiquent une redistribution interne en accord avec les principales étapes phénologiques. Elles correspondent à une activité physiologique maximale au printemps, mais ralentie pour les résineux, et interrompue chez les espèces feuillues, lors de la mauvaise saison.

Pour les aiguilles de pin, les résultats d'analyse en % poids sec de GRÜNERT (1964) sont en assez bon accord avec nos valeurs, à l'exception du fer. Cet auteur mentionne, selon les conditions stationnelles: calcium: 0,60-0,77; magnésium: 0,09-0,11; potassium: 0,16-0,21; fer: 0,05; azote: 0,65-0,83; phosphore: 0,06-0,07.

La litière de 1987 a été récoltée en une seule fois en fin d'année. Nous pouvons mesurer les effets du lessivage mais aussi l'ampleur des pertes minérales consécutives aux processus de décomposition amorcés dans les paniers déjà, en comparant cette analyse unique avec la moyenne pondérée des années 1983-1986. L'ordre de grandeur des pertes s'élève à 11 %. En réalité cette proportion est trompeuse puisqu'elle inclut une augmentation d'azote de 61 %! Sans cet élément, la perte minérale moyenne est de 48 %. Considérés séparément, les autres éléments présentent tous de fortes pertes, phosphore et potassium en tête, à l'exception du fer dont la faible teneur persiste. Si la réputation de mobilité du potassium y trouve son compte, le cas de l'azote est plus problématique. Peut-être faut-il y voir, comme STAAF et BERG (1982), une accumulation initiale liée au caractère limitant de cet élément pour les décomposeurs (voir aussi 10.3.2).

Le tableau 26b présente l'évolution saisonnière de la minéralomasse des chutes de litière en kg/ha. A l'échelle du peuplement, quelques observations méritent d'être relevées:

- certaines catégories sont naturellement liées aux saisons: inflorescences au printemps, feuilles à l'automne surtout, sauf celles de l'épicéa plus abondantes en hiver;
- en admettant une chute de la strate herbacée à l'automne ("compression" un peu excessive, sans compter le problème posé par les mousses), on peut considérer que cette saison reçoit les 2/3 des chutes annuelles de minéralomasse. Les autres saisons se partagent les restes de manière sensiblement équivalente, avec une légère baisse en hiver;
- au niveau des "espèces", les feuilles représentent environ la moitié du total annuellement récolté en paniers. Il est intéressant de constater que les aiguilles du pin, avec 40 % de la biomasse, ne restituent que 26 % de minéralomasse, alors que les feuilles des espèces feuillues, environ 3 fois moins abondantes en biomasse (14 %) restituent une minéralomasse presque équivalente (23 %);
- au total, la minéralomasse qui retourne au sol par les chutes de litière, sans et avec strate herbacée, représente les 9,5 %, respectivement les 11,5 % de la minéralomasse aérienne (cf. tab. 24). Ainsi, avec 20 % de la restitution annuelle totale de minéralomasse, la strate herbacée joue un rôle qui est loin d'être négligeable en matière de renouvellement des éléments biogènes, comme le remarquait déjà EHWALD (1957) pour les pinèdes;
- les éléments considérés individuellement révèlent la part prépondérante du calcium et de l'azote, qui constituent à eux deux les 3/4 de la minéralomasse restituée, quelle que soit la saison.

En valeurs absolues, nos résultats peuvent être confrontés à ceux de plusieurs auteurs déjà cités, à savoir OVERTON (1959b), AUSSENAC et al. (1972) et GRÜNERT (1964). Nous retiendrons ce dernier en raison d'une chute de litière globale très semblable, respectivement 5,1 et 6 t/ha pour 2 pinèdes mélangées (1/3 de hêtre) en conditions stationnelles différentes. Cet auteur mentionne les valeurs suivantes, en kg/ha (les 2 valeurs correspondent dans l'ordre à la

plus faible et à la plus forte productivité, y compris celle de la strate herbacée lorsqu'elle est significative): calcium: 30-40; magnésium: 6-8; potassium: 10-14; fer: 4; azote: 40-50; phosphore: 4. Ces ordres de grandeur sont donc parfaitement comparables à ceux des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel, dont les valeurs sont dans l'ensemble légèrement plus élevées à l'exception du fer.

10.3.2 Evolution de la fraction minérale lors de la décomposition

Nous avons traité la décomposition de la matière organique par la méthode des sachets en filet nylon (cf. 9.4.3). Les mêmes échantillons, composés d'aiguilles de pins seules ou en mélange avec 30 % d'espèces feuillues, ont été analysés afin d'y suivre l'évolution de la fraction minérale. Dans le même chapitre, nous avons évoqué la nécessité d'un lavage préalable afin d'éliminer la contamination par la terre fine (cf. BUECHE, à paraître). L'effet d'un tel traitement, 2 trempages d'une heure suivis chacun d'un rinçage, peut néanmoins être partiellement évalué en référence à STAAF et BERG (1982) qui soumettent des aiguilles de pin sylvestre à une agitation dans l'eau distillée pendant 2 heures en tambour rotatif. L'importance du lessivage, en % des concentrations initiales dans le matériel frais, s'est montée à: calcium 1,9%, magnésium 2,1%, potassium 4,1%, azote 1,1%, phosphore 3,2%. Ces pertes restent donc faibles et bien entendu comparables au sein d'une même série d'échantillons. L'évolution des teneurs minérales et de la minéralomasse lors de la décomposition en filet est présentée dans les tableaux 27a et 27b ainsi que sur les figures 38a et 38b. En termes de % poids sec, l'examen du tableau 27a est déjà très significatif:

- les teneurs initiales sont naturellement très différentes entre pin et feuillus. Cette analyse supplémentaire confirme parfaitement les valeurs du tableau 26a;
- toutes les catégories commencent par perdre une certaine quantité d'éléments minéraux avant d'amorcer une accumulation dépassant largement les teneurs initiales. Le phénomène est beaucoup plus marqué chez le pin, pour lequel l'inversion du processus entre 32 et 44 semaines concerne tous les éléments;
- en marge de cette tendance générale, quelques éléments manifestent certaines particularités:
 - * chez les feuillus: calcium et magnésium finissent par diminuer;
 - * pour toutes les fractions: le potassium se caractérise par une chute initiale, classique, presque totale en moins de 10 semaines, et son accumulation en fin de période est beaucoup plus modérée chez les feuillus; tandis que le sodium reste relativement constant, le fer évolue de manière spectaculaire jusqu'à une teneur relative considérablement plus élevée qu'à l'origine; excepté chez le pin, où elle reste modeste, l'azote ne présente pas de baisse initiale; cette dernière est en revanche bien marquée pour le phosphore, et suivie d'une relative stabilité.

Le tableau 27b contient les mêmes données, exprimées en valeurs absolues (mg) et en pertes relatives (pourcents) par rapport à la quantité initiale. Ces valeurs ont été reportées sur les figures 38a et 38b, qui retracent également

l'évolution théorique de la matière organique dans le cas des mélanges, ainsi que l'évolution réelle des fractions séparées représentée par des points (cf. fig. 35). Cette comparaison est très instructive quant à la dynamique des divers éléments :

- calcium: après une légère accumulation, l'évolution des mélanges est parallèle à celle des feuillus et de la matière organique. Pour les aiguilles seules, la brusque diminution à 32 semaines coïncide avec celle de la matière organique de cette fraction. Puis au net ralentissement de la décomposition correspond une forte accumulation (jusqu'à 122 %) à 96 semaines, suivie d'une libération qui marque la reprise de la décomposition;
- magnésium: la chute initiale, importante, jusqu'aux environs de 40 % à 32 semaines, est très semblable pour les 3 fractions. Au-delà, l'évolution du magnésium rappelle celle du calcium mais maintenue à des valeurs inférieures;
- potassium: il s'agit ici de la chute initiale la plus spectaculaire de tous les éléments et fractions confondus. Dès 44 semaines pour les aiguilles seules et dès 96 semaines pour les mélanges, l'accumulation progressive intervient de manière inversement proportionnelle à la perte de matière organique;
- sodium: durant les 19 premières semaines les fractions pin et mélanges évoluent en opposition, puis de manière convergente au-delà grâce à l'accumulation d'un taux largement supérieur à celui de la matière organique. Cette convergence se resserre encore dès la 96ème semaine pour évoluer parallèlement à la matière organique;
- fer: cet élément présente après 148 semaines la plus forte augmentation relative, qui atteint 989% ! pour les mélanges. Les fractions se comportent de manière assez homogène en dépit d'une dynamique erratique peut-être liée aux faibles valeurs absolues;
- azote: l'image d'ensemble rappelle celle du calcium, mais sans l'accumulation initiale dans les aiguilles de pin. Après 32 semaines, l'accumulation dans ces dernières ainsi que la stabilisation pour les mélanges s'effectuent à un taux bien supérieur à celui de la matière organique restante. Au-delà de 96 semaines l'évolution de ces 2 fractions se rapproche de celle de la matière organique;
- phosphore: la chute initiale est presque aussi groupée et spectaculaire que celle du potassium, et atteint même 13 % à 32 semaines pour les aiguilles de pin. Ensuite la progression des 3 fractions reste très homogène, d'abord stable puis en légère diminution à partir de 96 semaines;
- total: l'importance relative du calcium et de l'azote détermine dans une large mesure l'évolution du total, qui souligne aussi bien la tandance globale que les divergences entre espèces. Comme pour les % poids sec, on remarque une diminution initiale généralisée suivie d'une relative stabilisation. Après une année, l'évolution devient comparable à celle de la matière organique. Par rapport à cette

dernière, les 3 catégories présentent alors un taux restant supérieur qui peut aller jusqu'à une accumulation temporaire, en valeur absolue, pour les aiguilles de pin.

Pour conclure il est intéressant de confronter les tendances qui viennent d'être décrites à celles rapportées par GLOAGUEN et TOUFFET (1980) ainsi que STAAF et BERG (1982) qui ont réalisé de semblables expériences sur la décomposition d'aiguilles de pin en filet. Il faut remarquer d'emblée que, sur une durée de 5 ans, ces 2 sources laissent apparaître d'importantes divergences dans le comportement d'éléments tels que l'azote, le phosphore ou encore le manganèse. Les conditions stationnelles mentionnées, et notamment un sol brun acide à moder dans le premier cas, un podzol humo-ferrugineux à mor dans le second, n'y sont probablement pas étrangères. En ce qui concerne la comparaison avec nos propres données, seuls le potassium, le fer et le phosphore présentent de réelles similitudes avec les résultats de GLOAGUEN et TOUFFET (1980). Les convergences sont encore plus limitées avec les tendances mises en évidence par STAAF et BERG (1982), puisque seul l'azote évolue de manière analogue, excepté l'accumulation absolue au-delà de 100 %.

En revanche ces derniers auteurs admettent l'intéressante hypothèse que la dynamique des nutriments lors de la décomposition de la litière est explicable en simples termes de substances limitantes ou non pour les décomposeurs. Ainsi les éléments limitants pour la croissance microbienne peuvent être accumulés dans la litière jusqu'à une certaine concentration, puis libérés au même taux que celui de la perte de poids de la matière organique. Les éléments en concentration non limitante sont quant à eux libérés durant la totalité de la période de décomposition. Un tel modèle n'est que partiellement applicable, les auteurs le soulignent d'ailleurs eux-mêmes, en raison de la complexité des processus mis en jeu. Cependant, considérés dans cette optique, nos résultats semblent assez significatifs. Au niveau des éléments dans les mélanges, contexte le plus proche de la situation réelle, magnésium, potassium et phosphore diminuent plus rapidement que la matière organique et de ce fait ne seraient pas à considérer comme limitants. D'autre part, l'important lessivage initial caractérise une très faible incorporation dans les structures de la litière (STAAF et BERG 1982), ce qui semble ici un peu paradoxal pour le phosphore. A l'inverse, sodium, azote et surtout fer disparaissent plus lentement que la matière organique en raison d'une accumulation parfois conséquente. Ils seraient donc limitants. Le calcium enfin est l'élément dont l'évolution est la plus proche de celle de la matière organique, avec toutefois une légère accumulation.

Au plan des "espèces", la divergence de comportement entre aiguilles de pin et feuillus coïncide avec leurs teneurs initiales respectives. Plus difficilement dégradables, en raison notamment d'une plus faible teneur en azote organique (GUITTET 1967), les aiguilles libèrent moins rapidement les éléments nécessaires aux microorganismes, favorisant ainsi une accumulation qui pourrait être consécutive au statut de facteur limitant. Par rapport à ces 2 extrêmes, l'évolution des mélanges est également remarquable. Malgré une plus faible proportion (30%), la présence des feuillus suffit à modifier profondément la dynamique de décomposition du mélange, et le résultat est en général beaucoup plus proche des feuillus purs que des aiguilles de pin seules. Déjà constaté lors de la description de l'évolution quantitative de la matière organique (cf. 9.4.3), l'effet améliorant du mélange sur la vitesse de décomposition se trouve confirmé au niveau de la dynamique de la minéralomasse.

Finalement, en dépit du caractère artificiel et de la durée limitée d'une telle expérience, l'excellente cohérence des résultats autorise à considérer ces derniers comme une bonne indication de la dynamique générale de remise à disposition des éléments biogènes par les litières.

10.3.3 Estimation de la réserve échangeable au sol

Le stock de matière organique au sol a été traité sur le plan quantitatif au paragraphe 9.4.2 et tableau 20. Nous avons également déterminé les teneurs minérales et la minéralomasse de ce matériel afin d'évaluer d'une part la réserve des horizons holorganiques, d'autre part la vitesse avec laquelle ces éléments biogènes sont remis à disposition des végétaux. Ainsi que nous l'avons déjà mentionné, les importantes teneurs en terre fine des échantillons récoltés ont imposé un lavage préalable.

Les résultats en % poids sec et kg/ha sont consignés dans le tableau 28. Bien que leurs parties mortes ou vivantes soient souvent difficiles à distinguer, strate herbacée et mousses ont été entièrement traitées avec la biomasse et de ce fait ne figurent pas au tableau. Les valeurs présentées sont des moyennes établies à partir de 12 échantillons, récoltés pour moitié à Portalban et à Champmartin Est. Comme pour les autres compartiments étudiés, la différenciation de ces 2 stations en termes de teneurs minérales n'entre donc pas en ligne de compte.

Sur le tableau 28, quelques caractéristiques fondamentales du groupement peuvent être mises en évidence:

- les proportions des différents éléments dosés rappellent dans les grandes lignes celles des chutes de litière dont ce matériel est issu. Calcium et azote dominent largement et constituent à eux seuls les 4/5 de la minéralomasse. En % "relatifs", on constate encore une diminution du potassium et du phosphore, mais une augmentation des proportions de calcium, sodium et fer;
- en % poids sec, cette comparaison indique un lessivage important du potassium et du phosphore, et non négligeable pour le magnésium, l'azote et le calcium. En revanche, le sodium et le fer présentent toujours une accumulation;
- en kg/ha, le stock de magnésium est comparable à celui des chutes de litière, ceux de potassium et phosphore inférieurs, et ceux de calcium, fer, sodium et azote supérieurs.
- au total, l'apport de minéralomasse par les litières représente un ordre de grandeur de 80% (65% sans la strate herbacée) par rapport au stockage dans la matière organique au sol. Cette proportion, très importante, est bien entendu à mettre en relation avec des horizons holorganiques peu développés en raison des conditions superficielles, et qui atteignent environ 11 t/ha sans strate herbacée ni mousses. Comme noté lors d'une consultation bibliographique précédente (cf. 9.4.2), cette valeur est comparativement faible, ce qui implique une vitesse de décomposition d'autant plus élevée pour ce réservoir d'éléments biogènes.

Les différences conséquentes au niveau de la masse holorganique rendent évidemment toute comparaison du contenu minéral problématique, du moins en kg/ha. Les % poids secs en revanche, calculés d'après les données des auteurs, fournissent quelques ordres de grandeur repères. Ainsi par rapport à notre groupement les teneurs minérales des horizons holorganiques chez OVINGTON (1959b) et GRÜNERT (1964) par exemple se positionnent de 3 manières:

- dans une fourchette comparable, on trouve potassium et magnésium (0,07-0,14%) et calcium (0,31-1,0%), ce dernier paraissant être fort dépendant du substrat sous-jacent;
- le phosphore est toujours plus élevé (0,06-0,15%), fer (0,52-0,73%) et azote (0,91-1,91%) toujours beaucoup plus abondants pour les références choisies;
- au total, les 1,67% poids sec de la rive sud du lac de Neuchâtel se retrouvent approximativement à 55 ans dans les plantations d'OVINGTON (1959b), mais sont en moyenne 2 fois plus faibles que ceux de toutes les situations décrites par GRÜNERT (1964).

Peu développés, les horizons holorganiques de nos pinèdes sont en outre faiblement pourvus en réserve minérale. D'ailleurs les 188 kg/ha qui y sont bloqués, peut-être 200 si l'on tient compte d'une partie du matériel herbacé mort à l'époque de la récolte, placent le système à un niveau faible à moyen dans l'échelle de RODIN et BAZILEVICH (in RAPP 1971).

Sur le tableau 28, et comme le propose par exemple RAPP (op. cit.), nous avons encore calculé quelques paramètres permettant de caractériser l'évolution de la minéralomasse lors de la décomposition. Par analogie, il y est défini un "coefficient de JENNY" déterminé selon les mêmes modalités que celles qui ont servi pour la matière organique (cf. 9.4.3). Rappelons que le pourcent indiqué correspond au taux de libération annuelle de l'élément considéré, dans notre système proche de l'équilibre. Nous avons également fait figurer les durées nécessaires pour libérer la moitié ou le 95 % de la quantité initiale. Toujours par analogie avec la matière organique, ce calcul postule une dynamique de décomposition de type exponentiel (modèle d'OLSON 1963). La réalité est parfois différente, comme en témoignent les figures 38a et 38b pour le processus expérimenté en filets. Encore que ces derniers ne soient pas strictement comparables dans la mesure où ils rendent compte de l'évolution de la litière seulement, en situation plus ou moins artificielle, alors que le calcul du coefficient de JENNY s'adresse à l'ensemble litière fraîche + horizons holorganiques en place. On remarque d'ailleurs les divergences au niveau des % libérés en une année: les valeurs en filets sont plus élevées pour potassium et phosphore, mais 2 fois plus faibles pour le calcium et 3 fois plus faibles pour l'azote, alors que sodium et surtout fer s'accumulent en valeur absolue. En raison des difficultés liées à la distinction des parties mortes dans la strate herbacée, celle-ci n'a pas été intégrée dans le calcul du coefficient de JENNY. En revanche les quantités libérées portent sur l'ensemble des chutes annuelles, strate herbacée comprise. De même nous n'avons pas tenu compte des apports par pluviollessivage, au moins pour le mois qui précède la récolte. Mais l'effet du lavage initial des échantillons, non chiffré lui aussi, est susceptible d'influencer le résultat de manière inverse.

D'une manière générale, à la lecture des divers descripteurs, les phénomènes apparaissent très rapides! Le calcium possède un coefficient de JENNY proche de celui de la matière organique (35% si l'on ne tient pas compte de la strate herbacée, cf. 9.4.3), alors que le sodium et le fer confirment leur accumulation relative. A l'inverse les autres éléments présentent des valeurs nettement supérieures à celle de la matière organique, en particulier potassium et phosphore. Ces tendances sont confirmées par les vitesses de libération. A ce propos, pour le total, on peut remarquer que le coefficient de JENNY indique une décomposition de 43% par an, et que la libération de 50% d'éléments prend 1,2 an. En dépit d'une brève durée, cette assez bonne correspondance tend à confirmer le modèle exponentiel. Enfin, par ordre de vitesse décroissante, les éléments minéraux sont restitués au sol selon la séquence suivante:

$$K > P > Mg > N > Ca > Na > Fe$$

Ainsi, malgré les imprécisions éventuelles, la dynamique comparée est parfaitement conforme aux comportements des éléments biogènes mis en évidence jusqu'ici. De ce point de vue, le temps de résidence en horizons holorganiques est très court, jusqu'à 5,4 ans pour la majorité des éléments dosés, sodium et fer exceptés. Globalement, il en résulte une vitesse de renouvellement inhabituellement élevée pour une pinède (cf. RODIN et BAZILEVICH, op. cit.).

10.4 APPORTS PAR LES PLUIES ET PLUVIOLESSIVAGE

Dans la perspective d'établir un bilan du retour au sol des éléments minéraux majeurs, il reste à examiner les effets du pluviolessivage. En traversant le couvert forestier, les eaux de pluie entraînent diverses substances tant organiques que minérales, poussières déposées ou sécrétions végétales, dans des proportions parfois plus importantes que celles des litières (GRÜNERT 1964, in RAPP 1971). En dehors du contenu des pluies elles-mêmes, on peut distinguer les apports par égouttement et ceux résultant d'un écoulement le long des branches et des troncs.

En complément à la méthode présentée sous 3.3.2, il convient de préciser que la percolation au travers des paniers à litière, faute de résultats significativement différents, peut être négligée. Les mesures ont été effectuées à partir de 6 pluviomètres (4 pour analyses chimiques) pour la pluie incidente, disposés entre Cudrefin et Portalban, et 5 pluviomètres d'égouttement installés sous des espèces différentes dans la pinède de Portalban. Le calcul des moyennes annuelles globales tient compte d'une pondération par les surfaces terrières respectives de *Pinus silvestris* et des autres espèces réunies. L'azote et le phosphore résultent du dosage des nitrates et phosphates.

Les résultats sont réunis dans le tableau 29. Au niveau du pluviolessivage apparent, qui inclut les apports par les pluies, la minéralomasse totale issue de l'égouttement différencie les espèces en 3 groupes:

- pin sylvestre et genévrier présentent les valeurs les plus faibles;
- en relation avec les teneurs en % poids sec élevées observées dans les chutes de litières, les espèces feuillues libèrent annuellement davantage d'éléments, en dépit de leur statut d'espèces caducifoliées;

- l'épicéa présente de très loin les valeurs les plus élevées. AUSSENAC et al. (1972) rapportent pour cette espèce un pluviollessivage apparent assez comparable, exception faite pour le potassium, deux fois moins abondant, et l'azote total, plus de trois fois plus abondant chez ces auteurs.

Toujours en ce qui concerne le pluviollessivage apparent, sans tenir compte de l'écoulement, on peut encore remarquer que:

- au total, l'importance des apports atteint le 1/4 des restitutions par les chutes de litière. Par élément, ces valeurs sont en très bon accord avec celles mentionnées par ALCOCK et MORTON (1985);
- en quantité élevée dans les pluies, le calcium est nettement absorbé lors du passage à travers le couvert végétal. Les deux auteurs précités confirment cette observation en invoquant, autres références à l'appui mais sans préciser les mécanismes impliqués, soit une faible teneur en calcium du sol (un podzol dans leur cas), soit un pH bas dans les eaux de pluie. Cette dernière condition devrait être parfaitement remplie pour la rive sud du lac de Neuchâtel, où nous avons mesuré des pH compris entre 4,0 et 4,6 sur plus d'une année. En paysage calcaire, RAPP (1969) attribue la forte teneur des eaux de pluie en calcium aux particules calcaires en suspension dans l'atmosphère, phénomène pouvant être renforcé par l'exploitation de proches carrières ou par des amendements d'origine agricole. Cette dernière hypothèse n'est peut-être pas à exclure pour notre région d'étude, dominée au sud par un plateau essentiellement exploité de manière intensive;
- à nouveau le plus mobile des éléments dosés, le potassium représente l'essentiel de l'apport aux côtés du calcium. Beaucoup plus faibles sont les mouvements d'azote, de sodium et magnésium, alors que fer et phosphore restent négligeables dans ce compartiment. Par ordre décroissant, la restitution liée au lessivage est la suivante:

K > Ca > N > Na > Mg > Fe > P

Nous avons mentionné à titre tout à fait indicatif une évaluation de l'écoulement mesurée sur un pin sylvestre de DBH 33 cm. Dans l'impossibilité de généraliser à l'hectare à partir d'une seule mesure, nous avons admis, par analogie à RUTTER (1963) et ALCOCK et MORTON (1985) un volume écoulé équivalent aux 15 % du volume égoutté. Bien que la transposition de cette proportion ne puisse fournir qu'une estimation très approximative, il faut relever la très bonne correspondance entre ces deux sources, en dépit d'un nombre de tiges à l'hectare et d'un taux d'interception des précipitations qui varient pratiquement du simple au double:

Source	Inter- ception	tiges /ha	écoulement en % de l'égouttement
Rive sud du lac Neuchâtel	35 %	1300	
ALCOCK et MORTON (1985)	61 %	2500	16 %
RUTTER (1963)	32 %	4600	15-30 % selon la saison

En regard du nombre de tiges à l'hectare, la proportion choisie de 15 % pourrait être légèrement surévaluée. Toutefois nous avons observé, lors de 4 récoltes sur 10, un débordement du bidon collecteur de 10 litres, ce qui permet inversement de considérer nos quantités comme minimales.

En termes relatifs, seuls le calcium, le potassium et l'azote se retrouvent de manière importante dans les eaux d'écoulement. Par ailleurs ces valeurs sont à nouveau très comparables à celles d'ALCOCK et MORTON (1985).

Compte tenu de cette dernière contribution, les apports totaux dus aux pluies et au pluviolessivage pourraient avoisiner 45 kg/ha, ce qui représente le 30 % de la minéralomasse des chutes de litière. Cette proportion n'est donc pas négligeable.

10.5 CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES ET CONCLUSIONS

Les nombreux résultats acquis jusqu'ici nous ont permis de détailler la distribution et les teneurs de la matière organique et des éléments minéraux majeurs, au sein de la phytomasse aérienne et dans les horizons hétérogènes. Il convient maintenant de rassembler ces données dans le cadre conventionnel des cycles biogéochimiques, afin de pouvoir évaluer aussi précisément que possible les échanges organiques et minéraux de l'écosystème. En guise de rappel, nous empruntons à RAPP (1974) le résumé des principales étapes du cycle: absorption, inclusion dans les assimilats et stockage dans la biomasse, retour au sol avec les litières ou par pluviolessivage, accumulation et décomposition à la surface du sol, minéralisation et remise à la disposition de la végétation au sein du milieu édaphique.

Dans la mesure où nos investigations présentent certaines lacunes (cf. 10.1), l'image globale qui en résulte, partielle, doit être considérée comme une première évaluation dont le degré de précision peut varier selon le compartiment considéré. Le tableau 30 ainsi que les figures 39, 40 et 41, en partie inspirées de RAPP (1971 et 1974), constituent la synthèse des résultats obtenus. En dehors des approximations déjà mentionnées, il faut encore préciser que l'absorption, valeur calculée, correspond à la somme $\text{incrément} + \text{restitutions}$ (chutes de litière et pluviolessivage). Enfin, au niveau des premiers 25 cm de sol, l'évaluation des réserves disponibles a été effectuée à partir des teneurs du tableau 10 transposées en masses à l'hectare grâce à des mesures complémentaires de la densité apparente (poids sec/volume frais).

10.5.1 Répartition et évolution de la matière organique

Comme le précise RAPP (op. cit.), la matière organique n'évolue pas de manière cyclique, du moins pas dans le sens où cette expression est utilisée pour les éléments minéraux. La biomasse aérienne représente au total 191 t/ha de matière organique répartie en 3 compartiments principaux dans lesquels le pin domine largement (82 % du total). Rappelons que la diminution relative du pin dans le compartiment houppier + arbustes est due à la quasi absence de strate arbustive pour cette espèce. La strate herbacée, pourtant abondante, dépasse à peine 1 t/ha, soit 0,6 % de l'ensemble. L'incrément annuel ligneux de 5 t/ha a été calculé sur la base de l'accroissement courant des 4 dernières années, à savoir 2,72 % (cf. 9.5.C). La valeur moyenne sur 48 ans, âge du peuplement, est de 3,8 t/ha.an. La biomasse racinaire n'a été représentée qu'à titre indicatif (cf.

tab. 17). Les 6,6 t/ha de chute annuelle de litière, strate herbacée comprise, viennent enrichir les horizons holorganiques en place forts de 11,3 t/ha. Les 17,9 t/ha théoriquement accumulées à l'arrière-automne vont perdre 6,3 t/ha lors de la décomposition annuelle. Cette dernière valeur est déterminée en appliquant un coefficient de JENNY de 35 % calculé sans la strate herbacée, taux proche de celui obtenu par la décomposition en filet (34 %, cf. 9.4.3). Le faible écart entre chute et décomposition, à savoir 0,3-0,5 t/ha selon la valeur du coefficient choisie, représente une accumulation annuelle théoriquement proche d'un équilibre dynamique entre les 2 processus. En regard des quantités mises en jeu, nous pouvons également déduire que l'apport de matière organique par égouttement et surtout par écoulement le long des troncs, non dosé mais révélé par la coloration foncée des échantillons récoltés, est négligeable. Nous constatons pour terminer que, sur 25 cm, la matière organique de la terre fine équivaut à environ 95 % de la biomasse épigée.

10.5.2 Cycles biogéochimiques des éléments minéraux

Les cycles biogéochimiques annuels des éléments majeurs sont illustrés sur les figures 40 et 41. Au total, le pin sylvestre ne représente plus que le 70 % des 1314 kg/ha immobilisés dans la biomasse aérienne, contre 82 % pour la matière organique (voir plus haut). Les propriétés améliorantes des autres espèces, mises en évidence lors de la décomposition en filet (cf. 9.4.3 et 10.3.2), se manifestent ainsi de manière tangible à l'échelle de l'écosystème. 30 kg/ha, soit environ 16 % de l'absorption, sont fixés dans l'incrément annuel courant, ce qui correspond à une immobilisation moyenne de 23 kg/ha pendant 48 ans. Les chutes de litière restituent annuellement 151 kg/ha, dont 29 de strate herbacée, soit l'équivalent des 80 % du stock dans l'horizon holorganique en place. Calculé séparément pour chaque élément (cf. tab. 28), le coefficient de JENNY permet d'évaluer qu'au total une minéralomasse sensiblement égale de 148 kg/ha est restituée au sol par décomposition. Là encore, l'accumulation résiduelle de 3 kg/ha (chutes de litière moins décomposition) représente une valeur faible synonyme d'équilibre dynamique. Pour la matière organique, qui s'accumule à raison de 0,3 t/ha, cela implique une teneur moyenne de 1,7 % (188 kg/ha pour 11,3 t/ha). Le même rapport moyen calculé sur la biomasse aérienne (1314 kg/ha pour 191 t/ha) fournit une teneur de 0,7 %. Il y a donc tendance à un enrichissement minéral relatif lors de la décomposition, comme relevé lors de la décomposition en filet (cf. 10.3.2).

En complément à l'aspect visuel de la figure 41, la dynamique des éléments peut être quantifiée à l'aide d'un indice de mobilité (ULRICH 1968, in RAPP 1971), fraction absorbée qui est annuellement remise en circulation à partir de la végétation. Les quotients calculés permettent d'établir la classification suivante:

élément:	K	>	Mg-N	>	Ca-P	>	Na	>	Fe
indice de mobilité:	0,90		0,87		0,86		0,52		0,41

Bien qu'il ne soit qu'indicatif, cet indice permet néanmoins de confirmer l'extrême mobilité du potassium et, inversement, la relative inertie du sodium et du fer.

Nous pouvons encore noter sur les figures 40 et 41 la prépondérance de la réserve échangeable par rapport à tous les autres compartiments, même si elle est constituée à 80 % de calcium. Ces valeurs s'entendent sur 25 cm de sol, à l'exception de l'azote assimilable dosé dans l'horizon Ah seulement (13cm), ce

qui signifie que les 95 kg/ha de cette fraction sont sous-évalués. Le stock important de phosphore assimilable en revanche ne peut pas être considéré comme immédiatement échangeable. Dans l'ensemble, les quantités en présence, et a fortiori les éléments totaux (non dosés en dehors du calcium et de l'azote), constituent un stock considérable en regard des besoins des végétaux chiffrés par l'absorption. L'absence de valeur pour le fer ne signifie pas que le fer soit absent! En termes de % oxydes, sans préjuger de son "échangeabilité" (raison pour laquelle il n'est pas représenté), le fer Mehra-Jackson (cf. tab. 10) se monte à 173 t/ha.

10.5.3 Tentative de bilan et conclusions

A l'instar de RAPP (1971), nous avons tenté d'établir un bilan des échanges minéraux au sein de l'écosystème et avec l'extérieur (cf. tab. 30). Au niveau du sol, la somme restituée par décomposition, pluie incidente et pluviollessivage, au total 193 kg/ha, balance l'absorption de 192 kg/ha par la végétation. Rappelons que cette estimation est établie sans tenir compte des mouvements par drainage, essentiellement des pertes en raison de l'implantation toujours surélevée des pinèdes. En conséquence, et toujours sous réserve des imprécisions inhérentes à une évaluation aussi globale, on peut formuler l'hypothèse d'une assez bonne compensation entre apports par les pluies et pertes par drainage. Une hypothèse qui devrait naturellement être testée, notamment par des mesures microlévisimétriques complémentaires.

En réalité cette compensation globale mérite d'être nuancée au niveau de chaque élément (cf. également fig. 41). Pour magnésium, potassium, fer et phosphore, les faibles quantités en jeu permettent de conclure à un état pratiquement équilibré. Le sodium et surtout l'azote présentent un déficit que la réserve du sol est toutefois largement à même de combler, du moins en termes d'éléments totaux. Cependant l'intervention des processus bactériens dans le métabolisme de l'azote rend délicate l'interprétation des résultats pour cet élément. Quant au calcium, il laisse apparaître un net excédent en partie imputable aux précipitations. Par rapport aux réserves disponibles sous forme échangeable, le fait que ce surplus soit ou non éliminé par drainage semble insignifiant.

En conclusion, l'écosystème pinède envisagé dans sa globalité paraît fonctionner de manière équilibrée, c'est-à-dire en sollicitant très modérément ses réserves. Ces dernières, éléments échangeables mais surtout totaux du sol, sont largement excédentaires par rapport aux besoins à long terme. Comparée à une chute de litière assez importante (6,6 t/ha), la faible accumulation au sein des horizons holorganiques de type mull (11,3 t/ha) traduit une vitesse de décomposition élevée de la matière organique, du moins pour une pinède. Ce processus, favorisé par la présence d'espèces feuillues améliorantes, restitue en conséquences une part importante (77 %) de l'absorption minérale annuelle, la solde étant convert par le pluviollessivage et la pluie incidente.

RODIN et BAZILEVICH (in RAPP 1971) proposent une quantification des principaux paramètres des cycles biogéochimiques selon une échelle à 10 classes (classe 1: valeurs faibles, classe 10: valeurs très élevées). Par rapport à cette classification (cf. annexe I), la synthèse quantitative du tableau 30 prend place dans les classes suivantes:

- tous les paramètres concernant la matière organique coïncident avec les classes 5-7 caractérisant des groupements moyennement productifs: biomasse, production primaire nette et accroissement annuel: classe 7; facteur de décomposition: classe 6; retombée de litière et importance de l'horizon holorganique: classe 5;
- pour les éléments minéraux, la minéralomasse est qualifiée d'importante: classe 6; absorption et fixation annuelle sont moyennes: classe 4; enfin les teneurs bloquées dans l'horizon holorganique et dans la litière sont faibles: classe 3.

Nos propres observations sont donc en assez bon accord avec les appréciations de ce référentiel des cycles biogéochimiques établi à l'échelle des biocénoses de l'hémisphère nord.

TABLEAU 24: teneurs minérales (% poids sec) et minéralomasse (kg/ha) moyennes de la phytomasse aérienne

Espèce	Nombre échant.	Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total %ps	
Teneurs minérales										
Bois fort										
Pinus silvestris	7	,13	,03	,04	,10	,03	,16	,01	,51	
Autres	24	,20	,04	,17	,12	,06	,19	,01	,81	
Bouppier + arbustes										
Pinus silvestris	4	,29	,03	,07	,05	,02	,16	,01	,64	
Autres	44	,44	,06	,26	,09	,05	,32	,03	1,24	
Feuilles										
Pinus silvestris	4	,47	,11	,57	,05	,01	1,06	,06	2,31	
Autres	20	1,92	,33	,46	,04	,02	1,31	,06	4,14	
Strate herbacée	4	,87	,18	,39	,11	,06	1,12	,05	2,79	
Bois mort sur pied										
		,25	,03	,10	,09	,04	,20	,01	,72	
Minéralomasse									Total Kg/ha	%
Bois fort										
Pinus silvestris		174,9	37,3	48,1	131,5	44,0	209,4	14,9	660,1	50%
Autres		47,0	9,7	39,7	28,9	14,7	44,8	3,1	187,9	14%
Bouppier + arbustes										
Pinus silvestris		60,6	6,7	15,0	10,9	5,0	33,9	2,3	134,4	10%
Autres		40,9	5,7	23,8	8,5	4,7	29,9	2,4	115,9	9%
Feuilles										
Pinus silvestris		26,5	6,3	32,1	2,6	,4	60,4	3,2	131,5	10%
Autres		25,4	4,4	6,1	,6	,2	17,3	,8	55,0	4%
Strate herbacée		8,9	1,8	4,3	1,2	,7	11,9	,6	29,4	2%
Total		384,2	72,0	169,1	184,2	69,7	407,7	27,2	1314	100%
%		29%	5%	13%	14%	5%	31%	2%	100%	
Bois mort sur pied		14,8	2,0	5,8	5,4	2,2	11,8	,8	43	

Remarques:

- la catégorie "feuilles autres" n'a pas été analysée à l'état frais, et les valeurs mentionnées sont celles des chutes de litière en paniers;
- le bois mort sur pied, non analysé, figure à titre indicatif avec les % poids sec pondérés des espèces vivantes correspondantes.

TABLEAU 25: comparaison de la minéralomasse moyenne exprimée en % de la phytomasse aérienne de quelques types de pinèdes

Source	phyto- masse t/ha	Ca %	Mg %	K %	Na %	Fe %	N %	P %	Total %
Rive sud du lac Neuchâtel									
Pinus seul	156	,17	,03	,06	,09	,03	,19	,01	,59
peupl. mél. (18% feuillus)	190	,20	,04	,09	,10	,04	,21	,01	,68
OVINGTON (1959a)									
plantation 55 ans	116	,15	,04	,09	,01		,23	,02	,54
GRÜNERT (1964)									
pinède pure	200	,16	,02	,05			,23	,02	,48
peupl. mél. (1/3 Fagus)	400	,23	,03	,08			,23	,02	,57

Remarque: il s'agit d'ordres de grandeur calculés d'après les données des auteurs. Les indications de GRÜNERT (1964) résultent elles-mêmes d'une évaluation à partir de valeurs fournies par EHWALD (1957). La strate herbacée et les racines ne sont pas prises en considération.

TABLEAU 26a: teneurs minérales saisonnières des chutes de litière (% poids sec)

Saison	Ca	Mg	K	Na	Fe	N	F	Total
Printemps								
Feuilles: Pinus	,64	,13	,22	,09	,01	,77	,05	1,90
: Picea	1,00	,11	,21	,13	,00	,78	,05	2,30
: autres	1,66	,45	1,29	,06	,00	1,11	,07	4,65
Rameaux + écorces	1,01	,11	,15	,08	,02	,72	,03	2,13
Fruits: Pinus	,35	,10	,40	,12	,00	,71	,06	1,73
Inflorescences: autres	,57	,10	,13	,11	,01	1,00	,06	1,99
Divers non identifiés								
Automne								
Feuilles: Pinus	,87	,13	,18	,03	,01	,50	,07	1,79
: Picea	1,15	,16	,26	,03	,01	,58	,06	2,25
: autres	2,26	,37	,45	,04	,02	1,27	,06	4,47
Rameaux + écorces	,79	,08	,25	,04	,02	,65	,07	1,91
Fruits: Pinus	,20	,06	,26	,05	,00	,46	,06	1,08
Inflorescences: autres								
Divers non identifiés	,80	,16	,22	,06	,03	1,15	,04	2,45
Hiver								
Feuilles: Pinus	,73	,05	,12	--	,02	,77	,06	1,76
: Picea	1,44	,11	,15	--	,01	,68	,06	2,45
: autres	1,47	,08	,13	,03	,04	1,90	,09	3,74
Rameaux + écorces	,72	,05	,12	,04	,01	,74	,06	1,74
Fruits: Pinus	,10	,03	,05	,02	,01	,25	,04	,50
Inflorescences: autres								
Divers non identifiés								
Moyenne annuelle (1983-86)								
Feuilles: Pinus	,83	,12	,18	,03	,01	,55	,06	1,80
: Picea	1,34	,12	,18	,02	,01	,67	,06	2,40
: autres	2,25	,37	,45	,04	,02	1,27	,06	4,46
Rameaux + écorces	,84	,08	,19	,05	,02	,69	,06	1,93
Fruits: Pinus	,24	,07	,27	,07	,00	,51	,05	1,21
Inflorescences: autres	,57	,10	,13	,11	,01	1,00	,06	1,99
Divers non identifiés	,80	,16	,22	,06	,03	1,15	,04	2,46
Total pondéré	,98	,14	,23	,05	,02	,74	,06	2,21
Total 1987 (1 mesure)	,53	,07	,09	,04	,02	1,19	,02	1,96
par rapport à 1983-86 %	-46%	-50%	-59%	-18%	0%	61%	-68%	-11%

TABLEAU 26b: minéralomasse saisonnière des chutes de litière (kg/ha)

Saison	Poids g/m ²	Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total	%
Printemps										
Feuilles: Pinus	15,6	1,0	,2	,3	,1	,0	1,2	,1	3,0	
: Picea	1,5	,2	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,4	
: autres	,3	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,1	
Rameaux + écorces	32,3	3,3	,4	,5	,3	,1	2,3	,1	6,9	
Fruits: Pinus	17,5	,6	,2	,7	,2	,0	1,2	,1	3,0	
Inflorescences: autres	21,8	1,2	,2	,3	,2	,0	2,2	,1	4,3	
Divers non identifiés										
Total	88,9	6,3	1,0	1,9	,9	,1	7,1	,4	17,7	12%
Été										
Feuilles: Pinus	47,1	3,6	,6	,9	,3	,0	3,0	,3	8,7	
: Picea	,2	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	
: autres	5,0	1,1	,2	,3	,0	,0	,6	,0	2,2	
Rameaux + écorces	17,7	1,6	,2	,4	,1	,0	1,2	,1	3,6	
Fruits: Pinus	15,9	,4	,1	,5	,1	,0	,9	,1	2,2	
Inflorescences: autres										
Divers non identifiés	5,7	,5	,1	,1	,0	,0	,6	,0	1,4	
Total	91,4	7,1	1,2	2,2	,6	,1	6,4	,5	18,2	12%
Automne										
Feuilles: Pinus	135,9	11,8	1,8	2,4	,4	,2	6,8	,9	24,3	
: Picea	2,9	,3	,0	,1	,0	,0	,2	,0	,7	
: autres	71,9	16,2	2,6	3,2	,3	,1	9,1	,5	32,1	
Rameaux + écorces	49,1	3,9	,4	1,2	,2	,1	3,2	,4	9,4	
Fruits: Pinus	12,0	,2	,1	,3	,1	,0	,5	,1	1,3	
Inflorescences: autres										
Divers non identifiés	15,7	1,3	,2	,3	,1	,1	1,8	,1	3,9	
Total	287,5	33,8	5,2	7,6	1,1	,5	21,5	1,9	71,6	47%
Hiver										
Feuilles: Pinus	20,0	1,5	,1	,2	--	,0	1,5	,1	3,5	
: Picea	10,8	1,6	,1	,2	--	,0	,7	,1	2,6	
: autres	,7	,1	,0	,0	,0	,0	,1	,0	,3	
Rameaux + écorces	28,5	2,1	,1	,3	,1	,0	2,1	,2	5,0	
Fruits: Pinus	10,5	,1	,0	,1	,0	,0	,3	,0	,5	
Inflorescences: autres										
Divers non identifiés	9,1	,7	,1	,2	,1	,0	1,0	,0	2,3	
Total	79,7	6,0	,5	1,0	,2	,1	5,8	,5	14,2	9%
Moyenne annuelle (1983-1986)										
Feuilles: Pinus	218,6	17,8	2,7	4,0	,9	,3	12,5	1,4	39,5	26%
: Picea	15,4	2,1	,2	,3	,0	,0	1,0	,1	3,7	2%
: autres	77,9	17,4	2,8	3,6	,3	,2	9,9	,5	34,8	23%
Rameaux + écorces	127,6	10,8	1,1	2,4	,7	,2	8,8	,8	24,8	16%
Fruits: Pinus	55,8	1,4	,4	1,6	,4	,0	3,0	,3	7,1	5%
Inflorescences: autres	21,8	1,2	,2	,3	,2	,0	2,2	,1	4,3	3%
Divers non identifiés	30,5	2,5	,5	,7	,2	,1	3,5	,1	7,6	5%
Total paniers	547,6	53,3	7,9	12,8	2,8	,8	40,8	3,3	122	80%
Strate herbacée	105,6	8,9	1,8	4,3	1,2	,7	11,9	,6	29,4	20%
Total annuel	653,2	62,2	9,8	17,2	4,0	1,5	52,8	3,9	151	100%
%		41%	6%	11%	3%	1%	35%	3%	100%	
Total paniers 1987 (1 mesure)	486,8	25,7	3,5	4,5	1,9	,8	57,9	0,9	95,2	

TABLÉAU 27a: évolution des teneurs minérales lors de la décomposition de feuilles en filets (% poids sec)

Type de feuilles	semai- nes		Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total
<u>Pin sylvestre</u>										
23 janvier	1985	0	,90	,11	,15	,07	,01	,50	,07	1,80
2 avril	"	10	1,09	,09	,02	,06	,01	,45	,02	1,73
5 juin	"	19	1,10	,07	,03	,05	,02	,50	,02	1,77
3 septembre	"	32	,89	,06	,03	,06	,04	,47	,01	1,57
26 novembre	"	44	1,47	,10	,06	,10	,08	,71	,02	2,53
25 "	1986	96	1,67	,17	,09	,10	,09	,77	,02	2,91
26 "	1987	148	1,81	,20	,29	,08	,17	1,27	,03	3,85
<u>Feuillus</u>										
		0	2,43	,38	,64	,05	,02	1,49	,08	5,09
		10	2,51	,26	,04	,07	,02	1,62	,03	4,56
		19	2,72	,24	,05	,05	,06	1,87	,03	5,03
dates idem		32	3,18	,24	,07	,09	,10	1,93	,03	5,64
		44	3,20	,23	,04	,12	,08	2,03	,03	5,73
		96	3,06	,26	,14	,10	,11	1,93	,04	5,64
		148	2,64	,22	,24	,09	,24	2,27	,04	5,74
<u>Mélanges</u>										
		0	1,36	,20	,32	,05	,01	,72	,07	2,73
		10	1,49	,16	,03	,06	,01	,73	,02	2,51
		19	1,75	,15	,04	,07	,06	,83	,02	2,93
dates idem		32	1,92	,14	,05	,10	,05	,98	,03	3,26
		44	1,91	,17	,07	,11	,09	1,02	,03	3,39
		96	1,57	,18	,10	,10	,07	1,24	,03	3,28
		148	1,86	,31	,26	,09	,41	1,32	,03	4,28

Remarque: la catégorie mélanges représente une moyenne de 6 échantillons contenant initialement 70% d'aiguilles de pin.

TABLEAU 27b: évolution de la minéralomasse lors de la décomposition de feuilles en filets (mg)

semai- nes	Poids total		Taux		Ca %	Mg %	K %	Na %	Fe %	N %	P %	Total %								
	ini- tial [g]	final [g]	réel %	théo- rique %																
Pin sylvestre																				
0	10,00	10,00	100	100	90	100	11	100	15	100	7	100	1	100	50	100	7	100	180	100
10	9,45	8,51	90	93	93	104	8	71	2	12	5	70	1	49	38	77	1	20	147	82
19	9,69	8,40	87	88	92	103	6	53	2	14	4	57	2	110	42	84	2	23	149	83
32	10,26	7,11	69	80	63	71	4	37	2	14	5	64	3	228	33	67	1	13	111	62
44	10,25	6,70	65	74	98	110	7	63	4	27	7	97	5	371	48	95	1	18	170	94
96	10,49	6,52	62	52	109	122	11	104	6	40	7	94	6	418	50	100	1	18	190	105
148	10,31	3,55	34	36	64	72	7	67	10	68	3	40	6	435	45	90	1	16	137	76
Feuillus																				
0	10,00	10,00	100	100	243	100	38	100	64	100	5	100	2	100	149	100	8	100	509	100
10	9,94	8,33	84	92	209	86	22	58	4	6	6	115	1	74	135	91	2	29	380	75
19	9,82	7,11	72	85	193	80	17	46	4	6	4	67	4	204	133	89	2	28	358	70
32	10,33	6,79	66	76	216	89	16	43	5	7	6	117	7	336	131	88	2	27	383	75
44	9,92	5,49	55	68	176	72	13	34	2	3	6	121	5	222	111	75	2	23	315	62
96	9,97	4,54	46	43	139	57	12	31	7	10	4	82	5	238	88	59	2	22	256	50
148	10,08	3,02	30	28	80	33	7	18	7	12	3	51	7	355	69	46	1	13	173	34
Mélanges																				
0	10,00	10,00	100	100	136	100	20	100	32	100	5	100	1	100	72	100	7	100	273	100
10	9,98	8,87	89	93	132	97	14	68	3	9	6	121	1	89	65	91	2	25	222	82
19	10,22	8,20	80	86	144	106	12	60	3	9	6	130	5	341	68	96	2	26	240	88
32	9,90	6,29	64	78	121	89	8	42	3	10	6	134	3	231	62	86	2	22	205	75
44	9,95	6,10	61	71	116	86	10	49	4	13	7	144	5	375	62	87	2	22	206	76
96	10,13	5,09	50	48	79	58	9	45	5	16	5	111	3	237	63	88	2	23	167	61
148	10,02	3,45	34	32	64	47	11	52	9	28	3	66	14	989	45	63	1	17	148	54

Remarques: - la catégorie mélanges représente une moyenne de 6 échantillons contenant initialement 70% d'aiguilles de pin;
- le taux théorique restant après n semaines de décomposition est calculé selon la relation d'OLSON (1963): $X/X_0 = e^{-kt}$ (cf. fig. 35 et tab. 21).

TABLERAU 28: teneurs minérales (% poids sec) et minéralomasse (kg/ha) du stock de matière organique au sol, et dynamique de libération des éléments (kg/ha, années)

Catégorie		Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total
Teneurs minérales									
Aiguilles		1,07	,12	,09	,12	,05	,50	,02	1,96
Divers (débris non identifiés)		1,37	,18	,15	,12	,14	,98	,03	2,97
Lignifié (écorces, rameaux, divers)		,77	,06	,05	,11	,06	,40	,01	1,45
Fruits (pin sylvestre)		,36	,06	,04	,11	,04	,31	,01	,94
Minéralomasse									
	g/m ²								
Aiguilles	84,9	9,3	1,0	,7	1,0	,4	4,2	,2	16,9
Divers (débris non identifiés)	187,0	25,9	3,2	2,7	2,1	2,4	18,3	,6	55,2
Lignifié (écorces, rameaux, divers)	690,7	53,3	4,4	3,3	7,5	3,8	27,4	1,0	100,6
Fruits (pin silv.)	165,7	6,1	1,0	,7	1,8	,7	5,2	,2	15,7
Total (1984)	1128,4	94,6	9,6	7,4	12,4	7,3	55,1	2,1	188,4
	% poids sec	,84%	,08%	,07%	,11%	,06%	,49%	,02%	1,67%
	%	50%	5%	4%	7%	4%	29%	1%	100%
Stock au sol (1984 moins septembre)	A	82,6	7,7	4,7	12,0	7,1	47,4	1,4	163
Chute annuelle de litière (1984), sans strate herbacée	L	53,9	8,0	12,7	2,7	,8	40,7	3,4	122
Coefficient de Jenny: $K' = L / (L + A)$	Z	39%	51%	73%	18%	11%	46%	71%	43%
Période de libération pour une fraction de x%: $t(x\%) = -\ln(1-x) / (-\ln(1-K'))$									
années pour x=50%		1,4	1,0	,5	3,5	6,2	1,1	,6	1,2
" " x=95%		6,0	4,2	2,3	14,9	26,8	4,8	2,4	5,4
Quantité libérée par an (y.c. strate herbacée)		62,2	9,8	17,8	3,0	,9	49,7	4,3	148

Remarque: l'ensemble des mesures, qui porte sur l'année 1984, représente des moyennes entre les stations de Champmartin Est et Portalba

TABLEAU 29: apports au sol par les pluies et pluviollessivage (kg/ha.an)

Station de Portalban	ml/an	mm/an	Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total
<u>Pluie incidente:</u> (Cudrefin-Portalban)	12568	675 100%	24,3	1,2	3,1	2,4	,6	1,9	,4	33,9
<u>Pluviollessivage:</u>										
Egouttement, y compris pluie incidente										
Quercus robur	7673	412	13,5	2,2	25,7	2,5	,3	2,7	,4	47,3
Prunus padus	9647	518	15,5	2,5	19,9	2,5	,6	4,5	,4	45,8
Pinus silvestris	8403	451	10,9	1,9	11,2	3,4	,4	3,5	,2	31,6
Picea abies	4741	255	15,9	2,7	42,2	1,4	,7	7,4	,7	70,9
Juniperus communis	7920	425	11,1	1,9	10,9	2,4	,4	3,2	,3	30,2
Moyenne pondérée par surface terrière	8204	440 65%	11,5	2,0	14,2	3,2	,4	3,7	,3	35,3
Egouttement seul			-12,7	,8	11,1	,7	-,2	1,9	-,1	1,4
Evaluation écoulement Pinus silvestris (pondération par surface terrière)	47930	66 10%	5,2	,6	2,0	,6	,0	1,1	,0	9,6
Apports au sol totaux			16,8	2,6	16,2	3,8	,5	4,9	,3	44,9

TABLEAU 30: répartition et évolution de la matière organique et cycles biogéochimiques des éléments majeurs (kg/ha.an)

Compartiment	Mat. organique t/ha	Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total
Phytomasse aérienne									
bois fort	153,7	221,9	47,0	87,8	160,4	58,7	254,2	18,0	847,9
houppier + arbustes	29,4	101,5	12,4	38,8	19,4	9,7	63,8	4,6	250,3
feuilles	7,0	51,9	10,7	38,2	3,2	,6	77,8	4,0	186,5
strate herbacée	1,1	8,9	1,8	4,3	1,2	,7	11,9	,6	29,4
Total	191,2	384,2	72,0	169,1	184,2	69,7	407,7	27,2	1314
Incrément annuel (2,72%)									
bois fort	4,2	6,0	1,3	2,4	4,4	1,6	6,9	,5	23,1
houppier + arbustes	,8	2,8	,3	1,1	,5	,3	1,7	,1	6,8
Total	5,0	8,8	1,6	3,4	4,9	1,9	8,6	,6	30
Chutes de litière									
feuilles	3,1	37,4	5,7	7,8	1,2	,4	23,4	2,0	78,0
rameaux + écorces		10,8	1,1	2,4	,7	,2	8,8	,8	24,8
inflorescences + fruits	,6	2,6	,6	1,9	,7	,0	5,2	,4	11,4
divers	1,8	2,5	,5	,7	,2	,1	3,5	,1	7,5
strate herbacée	1,1	8,9	1,8	4,3	1,2	,7	11,9	,6	29,4
Total	6,6	62,2	9,8	17,1	4,0	1,5	52,8	3,9	151
Pluies, pluviollessivage									
pluie incidente		24,3	1,2	3,1	2,4	,6	1,9	,4	34
égouttement		-12,7	,8	11,1	,7	-,2	1,9	-,1	1,4
écoulement (estimé)		5,2	,6	2,0	,6	,0	1,1	,0	9,6
Total pluviollessivage		-7,5	1,3	13,1	1,4	-,2	3,0	-,1	11
Restitution annuelle par décomposition de litière (MO: coef. Jenny = 35%)	6,3	62,2	9,8	17,8	3,0	,9	49,7	4,3	148
Absorption (calculée)									
incrément + restitutions (litière + pluviolless.)		63,5	12,7	33,7	10,2	3,2	64,4	4,4	192
Bilan au sol: apports moins absorption		15,4	-,3	,3	-3,5	-1,8	-9,8	,2	,5
Indice de mobilité		,86	,87	,90	,52	,41	,87	,86	
Horizons holorganiques	11,3	94,6	9,6	7,4	12,4	7,3	55,1	2,1	188
Réserve échangeable sol (prof. 25 cm) échang. totaux	180,6	9621 251410	939	190	69		95 5685	909	11824

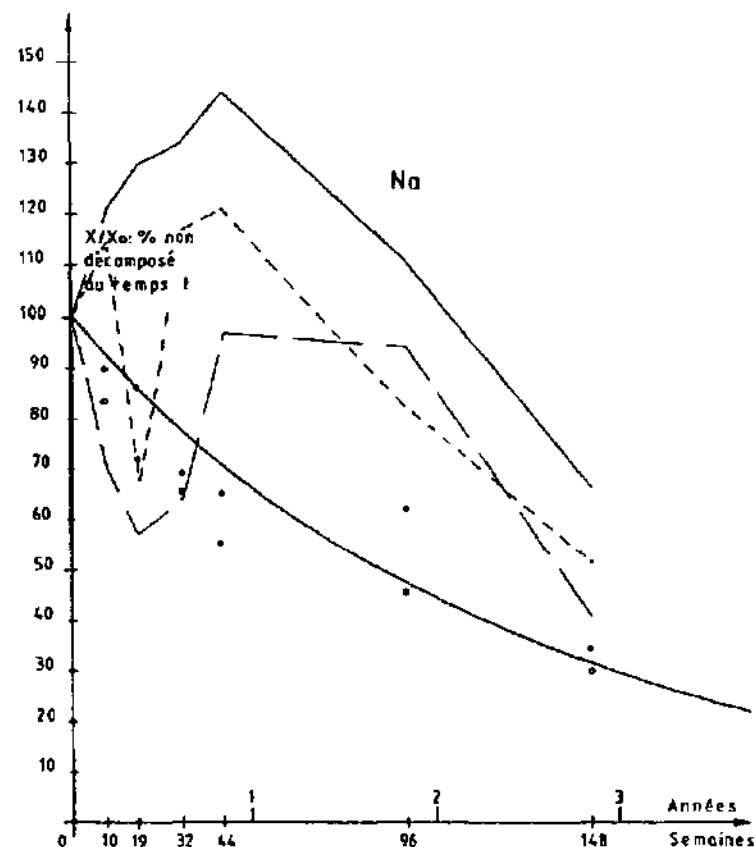
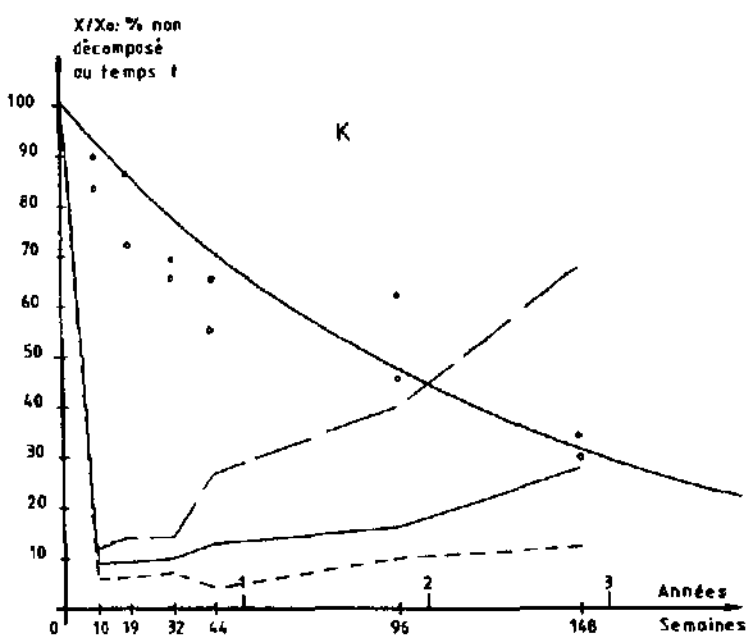
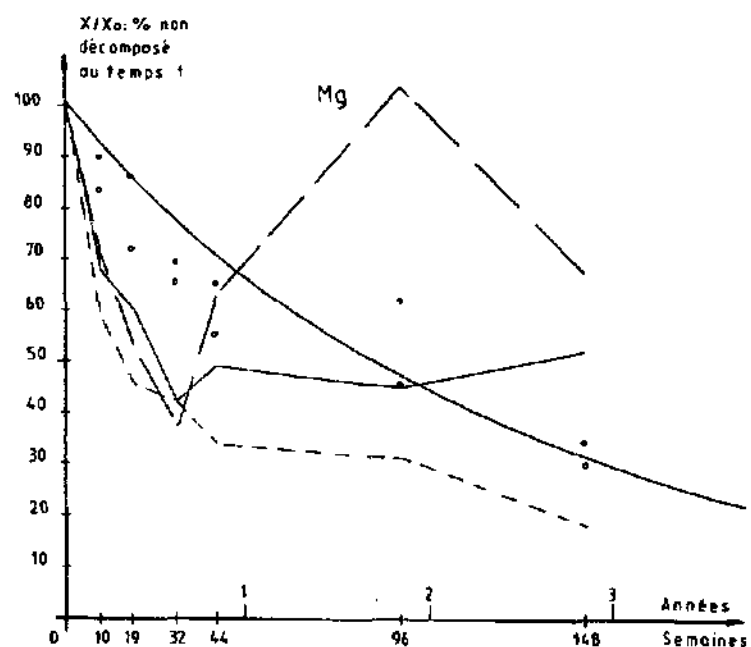
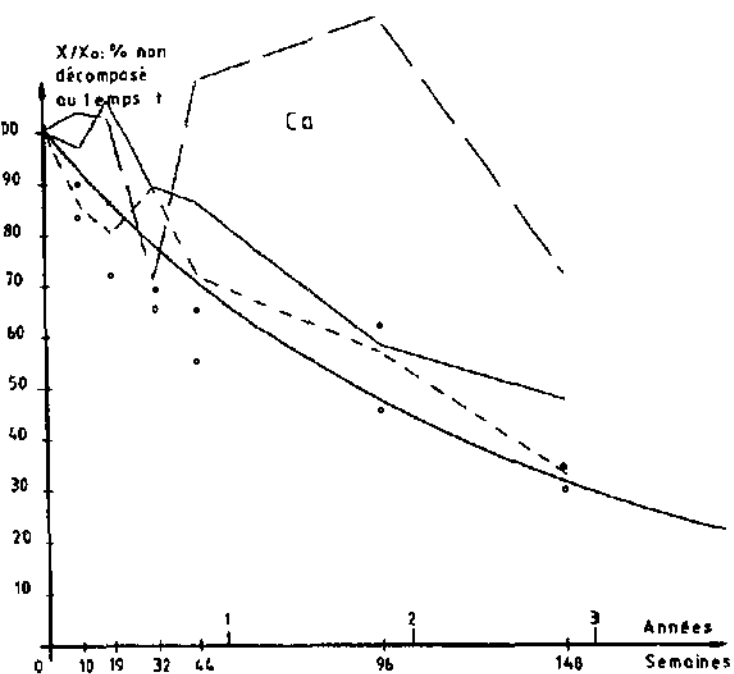


FIGURE 38a: évolution de la minéralomasse en filets (cf. également fig. 35)

— — —: pin sylvestre
 - - - -: feuillus
: mélange

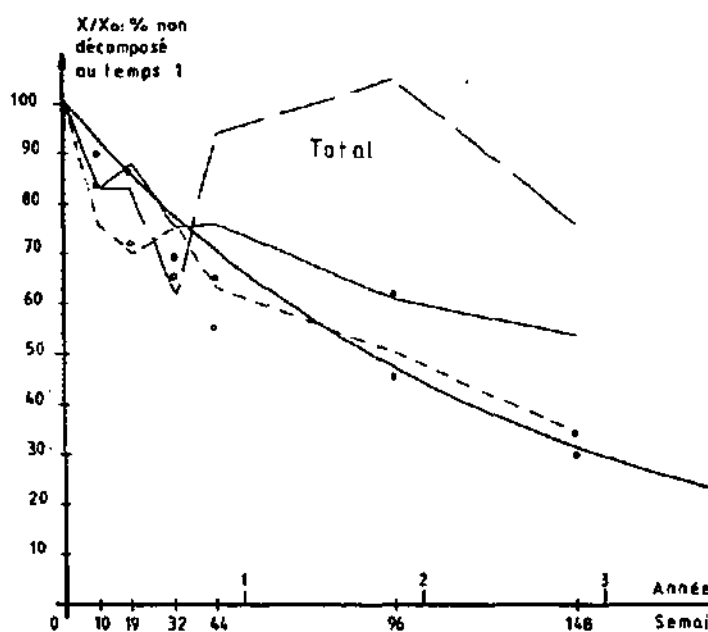
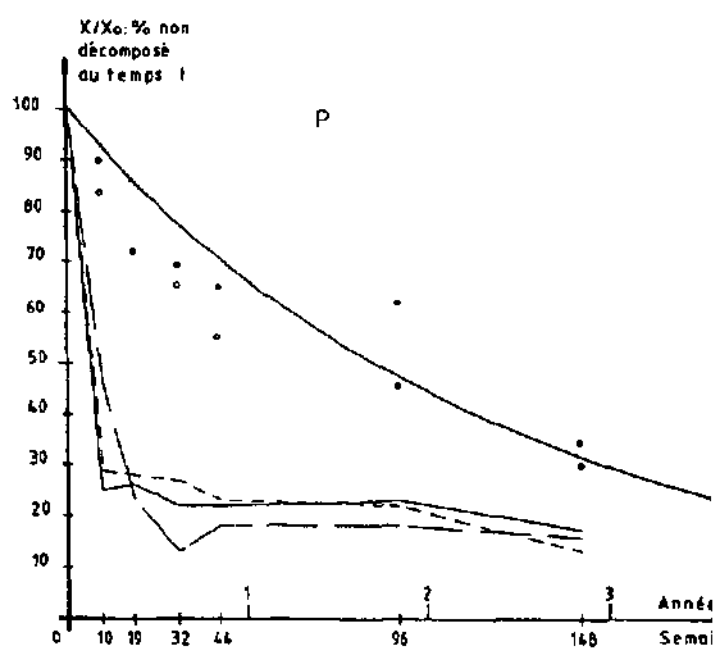
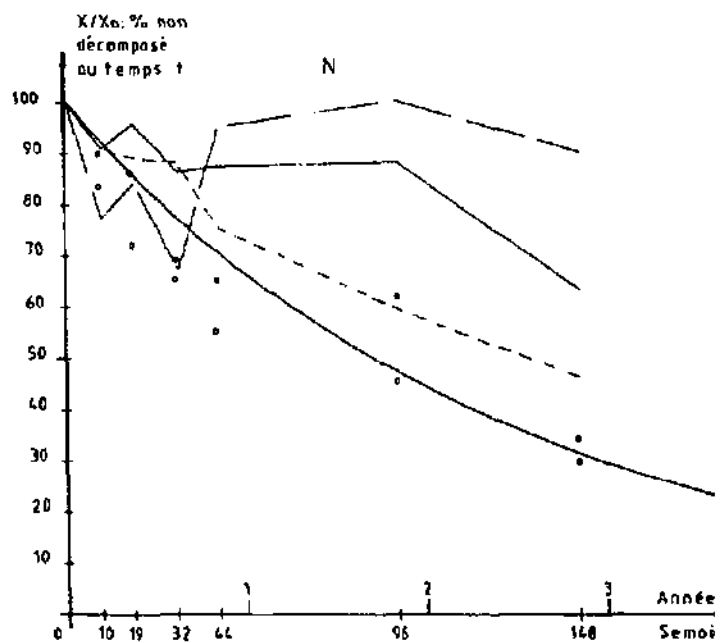
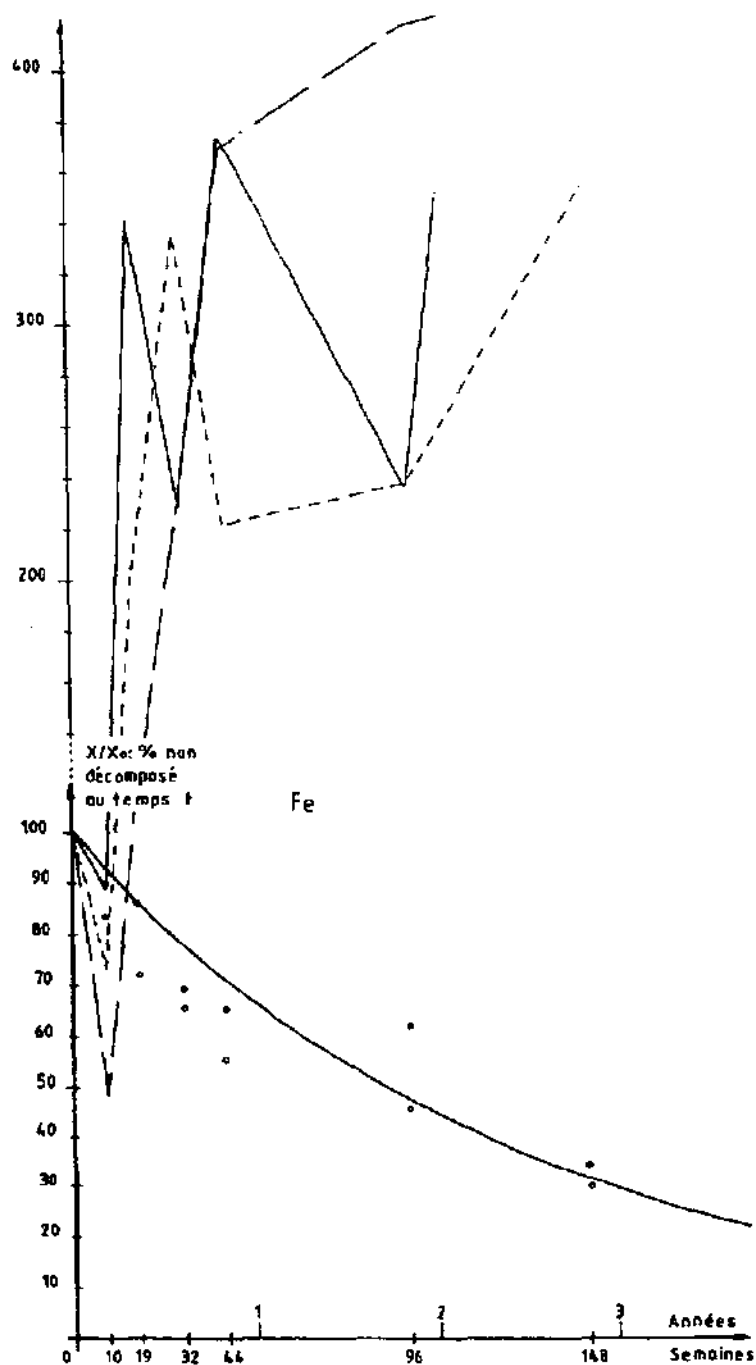


FIGURE 38b: évolution de la minéralomasse en filets (cf. également fig. 35)

— — —: pin sylvestre
 - - - -: feuillus
 — · — ·: mélange

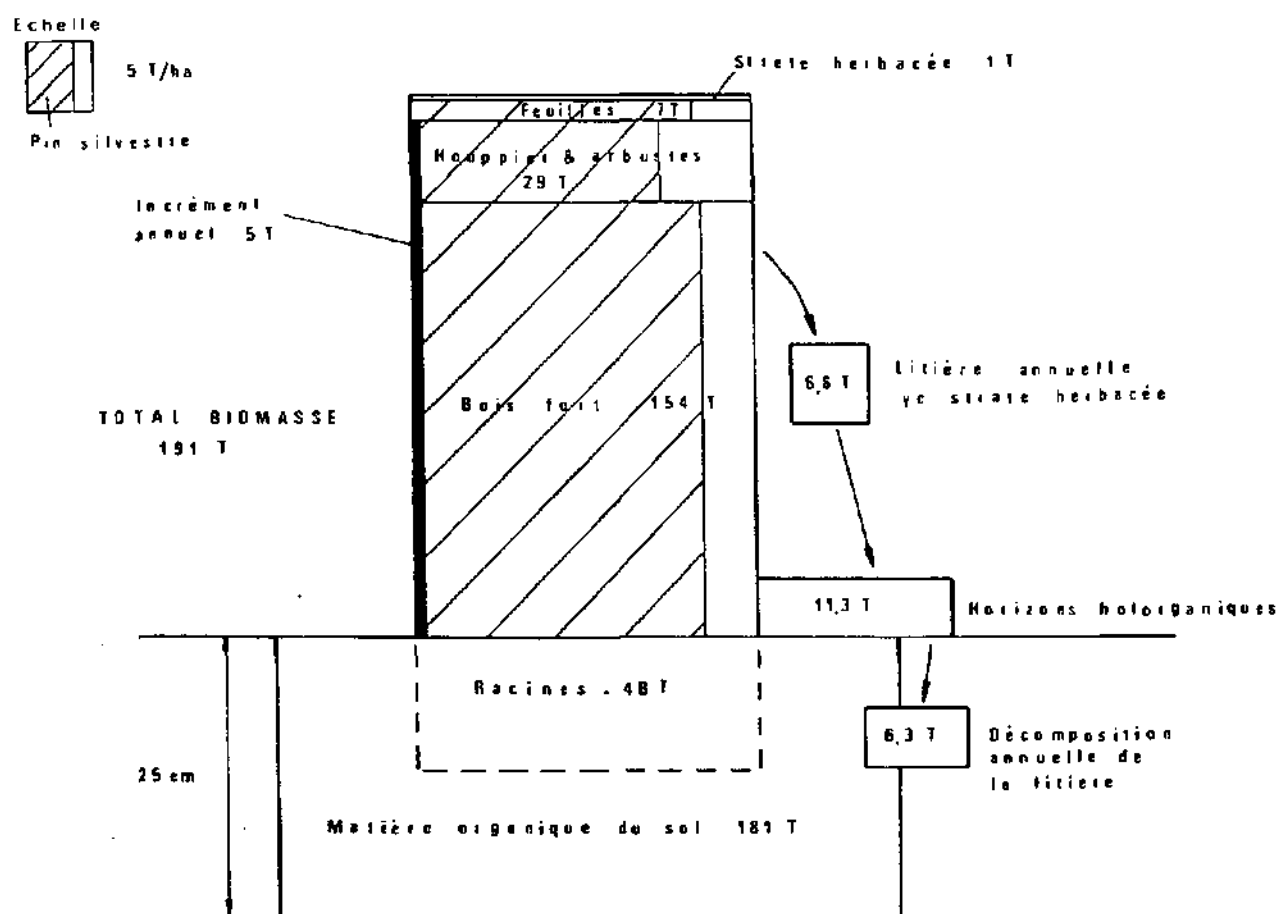


FIGURE 39: répartition et évolution de la matière organique (t/ha)

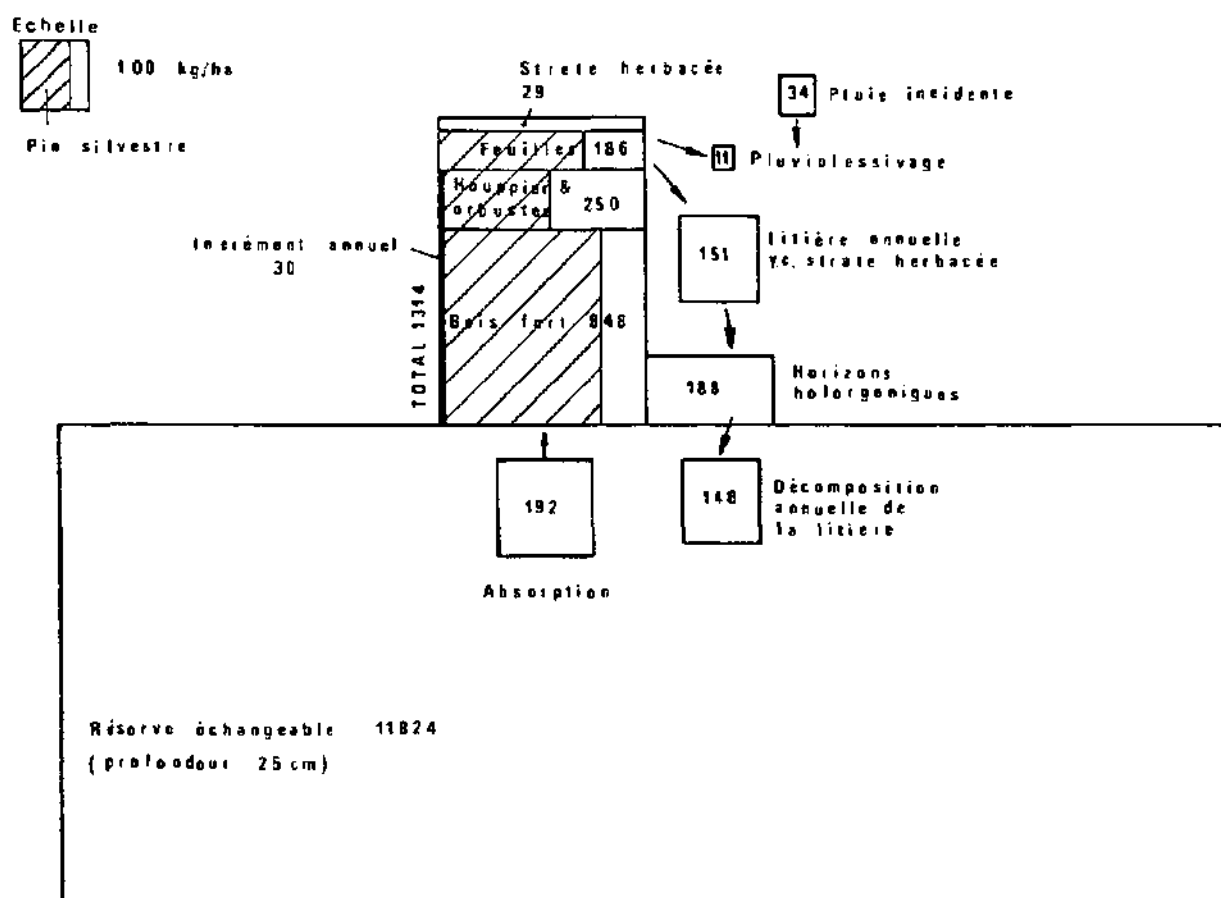


FIGURE 40: cycle biogéochimique annuel des éléments majeurs totaux (kg/ha)

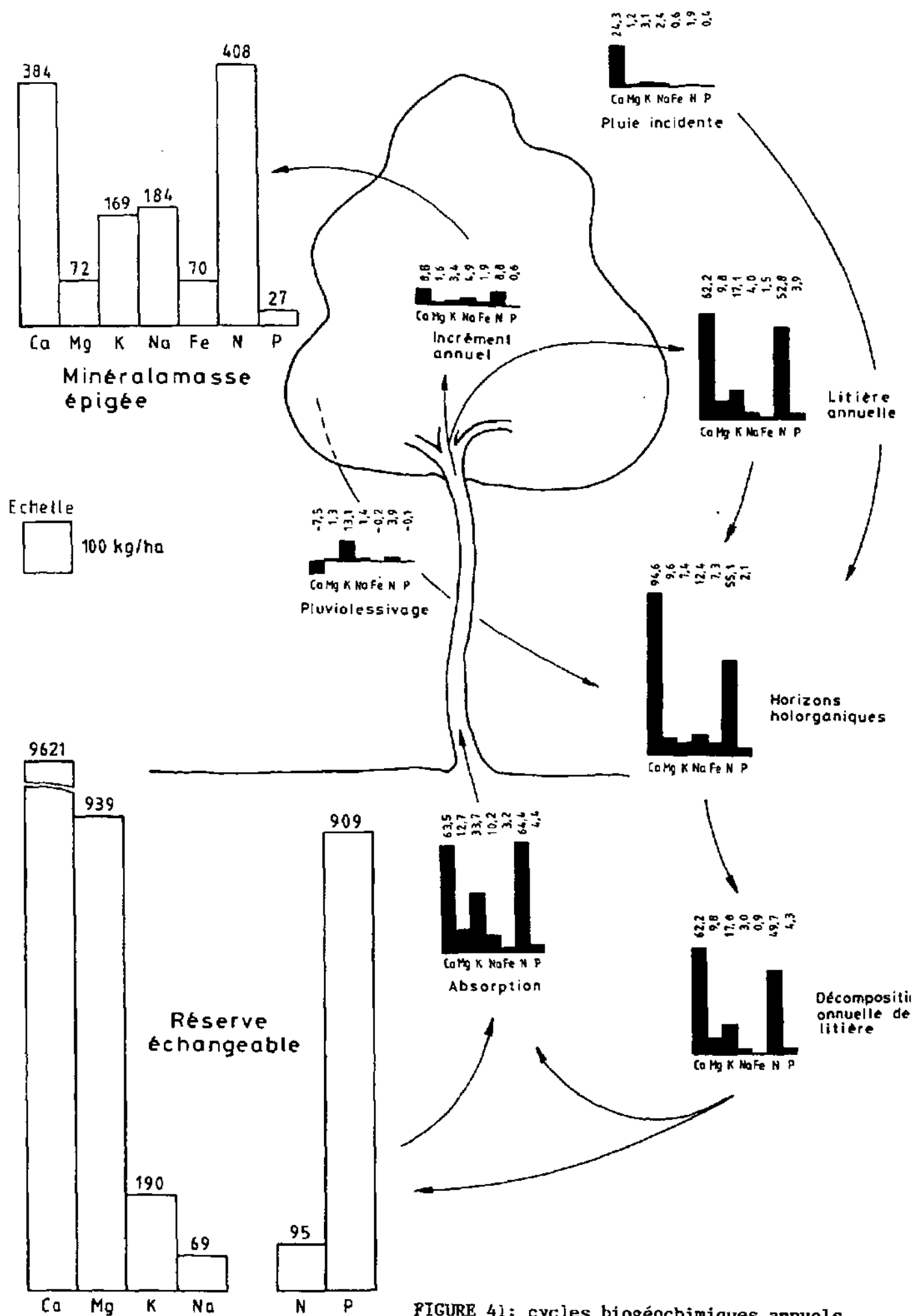


FIGURE 41: cycles biogéochimiques annuels des éléments majeurs (kg/ha)

11 CONCLUSION GENERALE

11.1 PRINCIPAUX RESULTATS

La présente étude fait partie intégrante d'un projet de recherche global sur l'écologie de la zone riveraine, au sud du lac de Neuchâtel, exondée lors de la première correction des eaux du Jura. L'intérêt de ce laboratoire naturel de très haute valeur, plus grande zone humide suisse d'un seul tenant faut-il le rappeler, réside en particulier dans son état non encore stabilisé et dont l'origine peut être datée avec précision (fin de la première correction des eaux du Jura: 1888).

A cette échelle, l'approche descriptive et fonctionnelle devait être nécessairement multidisciplinaire de manière à pouvoir préciser:

- la typologie détaillée des milieux: végétation, sols, chimie de l'eau, hydrodynamique, le tout devant permettre la mise en évidence des facteurs écologiques principaux déterminant la présence des groupements;
- les principales caractéristiques écologiques végétales: phytomasse, productivité, dynamique de renouvellement de la matière organique, minéralomasse et cycles biogéochimiques des éléments majeurs.

Pour les pinèdes, il s'agissait d'examiner plus particulièrement:

- un statut phytosociologique manifestement problématique;
- l'influence de la microtopographie, éventuellement liée aux placages morainiques;
- les contacts (unités précurseurs et limites potentielles) en relation avec la dynamique naturelle du groupement: âge, origine, croissance, stade évolutif et proximité climacique.

En laissant de côté l'investigation climatique présentée au chapitre 4, les principaux résultats de cette étude peuvent être regroupés en plusieurs domaines étroitement interdépendants.

A) Composition floristique et statut phytosociologique

En raison du caractère essentiellement écologique de la recherche, l'approche phytosociologique a été réduite aux seules forêts de pin, modestement représentées (1/10 des 780 ha de forêts riveraines) sur le territoire géographiquement peu étendu de la rive sud du lac de Neuchâtel (ci-après RSLN). La physionomie des pinèdes est caractérisée par une strate arborescente relativement ouverte, aux houppiers plutôt clairsemés, où la hauteur des pins ne dépasse pas 20 mètres. En revanche, la pénétration de lumière en sous-étage permet un développement arbustif ou herbacé souvent exhubérant, par endroits presque infranchissable. Sur le plan floristique, lorsqu'elle est comparée à un ensemble comprenant toutes les forêts alluviales de Suisse ainsi qu'une série représentative des pinèdes du plateau (cf. tab. 6), la pinède RSLN présente

davantage de similitude avec les frênaies RSLN (Alno-Ulmion) qu'avec tout autre groupement! Cette remarquable proximité traduit pour la pinède une composition floristique diversément influencée, difficile à classer, et ce en dépit d'un déterminisme édaphique apparemment sélectif et défavorable pour les concurrents du pin, conditionné par un sol très superficiel à humidité fortement contrastée et durablement asséché pendant l'été. Ce carrefour d'influences variées est révélé par de nombreuses espèces de la classe des Quercu-Fagetea, avec une forte empreinte du manteau (Berberidion, Prunetalia), mais aussi par des espèces traduisant une humidité variable appartenant à des classes diverses (cf. tab. 4). Par rapport à cet ensemble, la pinède RSLN est définie sans équivoque par la combinaison caractéristique de 5 espèces: *Pinus silvestris* Y, *Juniperus communis* v, *Calamagrostis varia* (caractéristique de l'Erico-Pinion), *Molinia litoralis*, *Carex flacca*. Provisoirement, c'est-à-dire en l'absence de synthèse sur les pinèdes suisses, ce groupement est attribué, en tant qu'une sous-unité influencée par la nappe, au Molinio-Pinetum E. Schmid 1936 em., au sens où il est défini par OBERDORFER (1987): associations riches en *Molinia* ou *Calamagrostis varia*, sans *Erica herbacea*.

B) Typologie et principales propriétés des sols

L'histoire de l'évolution des niveaux du lac telle qu'elle est retracée par MÜLLER (1973) sur la base des travaux de LÜDI (1935) fait ressortir d'importantes variations du plan d'eau durant les quelques siècles précédant la lère CEJ (voir fig. 2). De ce fait les emplacements des pinèdes actuelles, compris entre les cotes 431,14 m et 431.61 m (cf. fig. 3 et BUTTLER 1987, fig. 23), impliquent leur exondation, et avec eux l'essentiel du système sur molasse, durant la majeure partie de la période considérée. Par érosion et sédimentation, ces variations ont favorisé la redistribution d'une partie du mélange molasse-moraine constituant le substrat pour aboutir à l'hétérogénéité actuelle où les surfaces légèrement surélevées du microrelief sont généralement enrichies en éléments glaciaires. Cet enrichissement pourrait aussi correspondre aux portions des placages morainiques qui auraient le mieux résisté à l'action de l'eau. Ainsi, si le développement des sols actuels a bien débuté il y a environ cent ans, après la première correction des eaux du Jura, c'est probablement à partir de substrats déjà modifiés par des processus pédogénétiques antérieurs, du moins pour le système molassique.

L'absence de pente exceptée, les caractéristiques stationnelles permettant le développement du Molinio - Pinetum sont comparables à celles définies dans la littérature. A l'exception d'un cas (sol brun calcique pseudogléifié à moder), les sols des pinèdes de la RSLN appartiennent au type pararendzine à pseudogley (sols calcimagnésiques humifères à profil AC), formation très superficielle (30-40 cm) à horizon organo-minéral de type mull carbonaté ou calcique, et dont l'aspect pseudogley est toujours très faiblement marqué. La nature physico-chimique variable de la roche-mère (molasse + moraine) détermine toutefois une diversité pédologique assez inattendue si l'on admet une pédogenèse récente. Les principales caractéristiques des sols rencontrés sont les suivantes (cf. tab. 10 et 11):

- microtopographie surélevée par des placages morainiques ± mélangés à la molasse altérée, et profils généralement filtrants dont les textures généralement limono-argileuses à argilo-limoneuses, relativement hétérogènes, sont parmi les plus fines de la RSLN (fig. 22).

- rapports C/N de 28 pour le moder, et compris entre 18 et 21 dans les mulls, valeurs légèrement supérieures à celles des forêts feuillues (15-17) dont la litière est davantage améliorante;
- à l'exception du sol brun calcique d'Autavaux E, le calcaire total est toujours présent en proportions variables, alors que le taux de calcaire actif oscille entre 11 et 50 %. Le complexe absorbant est ainsi toujours saturé, et la somme des bases échangeables est comprise entre 22 et 39 méq/100 g pour les horizons organo-minéraux de surface (Ah), entre 15 et 35 méq/100 g pour les horizons minéraux. Alors que le calcium représente 78-92 % des bases échangeables, les rapports Ca/Mg et Ca/K se situent autour de respectivement 10 et 80, valeurs faibles pour la RSLN et caractéristiques d'un milieu molassique enrichi en Mg et K;
- le système molassique est de même caractérisé par de faibles valeurs du rapport fer Tamm/MJ, comprises pour les pinèdes entre 3 et 16 quel que soit l'horizon considéré (surface du moder excepté, en raison de l'abondance de fer Tamm lié à la matière organique peu évoluée). Cette particularité est due principalement à une augmentation du fer oxydé (MJ) dont une partie est héritée de la roche-mère;
- enfin les quantités moyennes d'azote minéral des pararendzines, 5,1 méq/100 g pour $\text{NH}_4\text{-N}$ et 4,2 méq/100 g pour $\text{NO}_3\text{-N}$, sont également les plus faibles pour la RSLN (ces moyennes atteignent respectivement 6 et 6,1 pour les forêts feuillues, 10,1 et 7,9 pour les marais).

Les modifications microtopographiques et granulométriques liées aux apports morainiques et/ou au jeu de l'érosion semblent avoir largement favorisé, lors de périodes d'exondation, la formation de véritables sols colonisables par la forêt (feuillue en sols profonds, pinède sur sols superficiels). Cette influence concerne notamment l'apport d'argile et le régime hydrique.

La présence déjà signalée d'un sol brun calcique pseudogleyifié à moder, profil totalement décarbonaté, en partie désaturé et à pH acide, semble a priori inconciliable avec une pédogenèse datant d'un siècle. En l'absence d'analyses complémentaires, cette curiosité peut être interprétée en faisant l'hypothèse d'une décarbonatation initiale aussi bien de la moraine que de la molasse sous-jacente, comme l'indiquent les valeurs de l'horizon altéré et l'abondance de matériel alpin dans le profil.

L'étude générale des sols a été complétée par la mesure de quelques descripteurs physiques de l'horizon de surface le long du transect de Champmartin (cf. fig. 24 et tab. 12). Comparée aux marais adjacents, la pinède se distingue par une diminution de la texture, de la porosité totale et de la macroporosité ($> 25\mu$), mais par une augmentation de la microporosité.

C) L'eau dans le sol

Les caractéristiques hydrodynamiques des pinèdes et groupements adjacents ont été déterminées à l'aide de mesures piézométriques et tensiométriques (fig. 17 à 21 et tab. 9). Dans la classification établie par BUTTLER (1987) pour les marais non boisés, les pinèdes se rattachent à la catégorie "nappe temporaire

d'origine pluviale et de ruissellement de pied de falaise sur socle molassique imperméable". Hors de toute influence du lac, le régime hydrique se caractérise par une nappe presque affleurante durant l'hiver mais rapidement voire durablement asséchée en été, avec des réponses relativement rapides aux précipitations. Les niveaux moyens et médians y oscillent entre respectivement -22 et -26 cm et -22 et -28 cm. Contrairement aux autres unités sur molasse, il n'y a jamais d'inondation et la durée d'assèchement est comprise entre 27% et 51% (pour la période fin mars à fin novembre). Cette disparition de la nappe ne signifie pas pour autant absence d'eau facilement disponible, en particulier pour la partie inférieure du profil. Dans la partie supérieure en revanche, les pinèdes sont les seules à atteindre temporairement une tension de succion pour laquelle l'eau devient difficilement disponible. De ce fait, le développement de racines principales est limité à l'horizon de transition (voir profils pédologiques).

Les caractéristiques physico-chimiques de la nappe (tab. 14) ont été mesurées le long des transects dans le but de mettre en évidence les descripteurs les plus discriminants des unités de végétation rencontrées. Une analyse préalable plus globale incluant 4 types de marais non boisés n'appartenant pas au système molassique a été effectuée par BUTTLER (1987, fig. 27 à 29). Elle montre que la séquence sur molasse (matériau "signé" par une élévation des teneurs en magnésium, potassium et sodium), du Molinio-Pinetum au Cladietum marisci, occupe logiquement le pôle aérobie principalement déterminé par les descripteurs O₂, pH, Eh (voir également fig. 25). Les détails concernant les corrélations entre descripteurs et les variations saisonnières peuvent également être consultés chez cet auteur. Pour les transects seuls, l'analyse en composantes principales de deux situations printanières révèle dans un cas (fig. 26) une assez bonne concordance aux relations théoriques en milieu calcaire résumées sur la figure 25, et dans l'autre (fig. 27) une proximité manifeste entre Molinietum et pinède. Ceci corrobore, partiellement dans la mesure où il s'agit d'une seule série d'analyses, l'hypothèse déjà discutée qui fait du Molinietum le stade précurseur privilégié de la pinède par rapport aux autres unités de marais. Les variations moyennes de quelques descripteurs le long des transects (fig. 28 et 29) indiquent que le pôle forestier, mais aussi le Molinietum, présentent des valeurs du système carbonates (Ca, Mg, Dureté, Cond., Na) systématiquement moins élevées que Schoenetum et Cladietum. En ce qui concerne les éléments les plus discriminants des unités traversées, le système des carbonates est toujours concerné, et principalement Mg et Na dont la bonne corrélation pourrait contribuer à préciser les limites molasse - moraine. De ce point de vue, Fenf, ou d'autres formes du fer, entrent également en considération. Eh, important (avec O₂) par sa contribution aux plans factoriels, doit être considéré avec prudence en raison d'un coefficient de variabilité assez élevé. Il faut encore noter le comportement intéressant de K dont la variabilité augmente brusquement en marais.

En raison de l'absence systématique de nappe estivale dans les pinèdes, il a également été procédé à une extraction de la solution de sol par centrifugation. Le chimisme comparé des eaux occupant les pores grossiers (piézométrie) et une partie des pores moyens (centrifugation) montre que les possibilités d'évaluer les caractéristiques physico-chimiques de la nappe en analysant la solution de sol extraite par centrifugation restent très limitées. De plus il n'existe aucune relation entre volumes extraits et valeurs des descripteurs physico-chimiques. Toutefois, pour une même date, et moyennant peut-être un étalonnage par milieu, la teneur disponible en certains éléments,

à choisir en fonction de la précision souhaitée, devrait pouvoir être estimée même en l'absence de nappe (par exemple NO₃ et P₀₄, cf. tab. 15). En ce qui concerne l'efficacité de l'extraction compte tenu du potentiel matriciel réellement atteint, la relation entre l'eau disponible au pF 3,6 et l'humidité au champ est excellente. Il s'ensuit que la méthode d'extraction par centrifugation pourrait être utilisée pour cerner davantage la limite écologique que représente l'eau disponible à différents pF.

D) Répartition et évolution de la matière organique

Les caractéristiques dendrométriques des stations (tab. 16 et fig. 32) confirment l'absence de régénération du pin. Pour un âge qui s'inscrit entre 45 et 50 ans, le peuplement compte en moyenne 1280 arbres $\geq$ 7cm à l'hectare, dont 890 pins.

Au niveau de la phytomasse aérienne totale (tab. 17), les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel peuvent être créditées d'un ordre de grandeur de 191 t/ha, dont l'espèce dominante *Pinus silvestris* représente actuellement les 82 %. La strate herbacée, pourtant abondante, dépasse à peine 1 t/ha, soit 0,6 % de l'ensemble. La mesure des cernes de croissance a permis d'évaluer une productivité primaire nette PNI stabilisée à 12 t/ha.an, strate herbacée comprise, ainsi qu'un incrément ligneux courant de 2,7 % pour les 4 dernières années, soit 5 t/ha.an. Sans la strate herbacée, les chutes de litière représentent en moyenne 5,5 t/ha.an, avec un maximum principal en automne essentiellement déterminé par la chute des feuilles (cf. tab. 19 et fig. 33 et 34). Sur 4 ans de mesures, l'augmentation de 4 à 6 collecteurs modifie cette valeur de 0,8 % seulement.

Bien qu'ils présentent d'importantes variations spatiales, les horizons holorganiques en place (tab. 20), sans la strate herbacée, contiennent 11,3 t/ha de matière organique. En profondeur, sur 25 cm, la matière organique de la terre fine représente 181 t/ha, soit environ 95 % de la biomasse épigée.

La vitesse de décomposition de la litière a fait l'objet d'une évaluation expérimentale à l'aide de sachets en filet nylon déposés à la surface du sol (cf. tab. 21 et fig. 35). La dynamique de décomposition mise en évidence est exponentielle (modèle d'OLSON 1963) et libère annuellement 34 % de la quantité initiale pour une litière de feuilles mélangées, 30 % pour les aiguilles de pin seules et 36% pour les espèces feuillues seules. Les mélanges occupent donc une position intermédiaire nettement influencée par les espèces caducifoliées, en dépit d'une proportion initiale enrichie en pin (70 %) à l'image du quota réel de la litière en station. Calculé indépendamment par la méthode de JENNY (voir 9.4.3), ce même taux de décomposition annuel est de 35%. Le fait qu'il soit proche du taux instantané d'OLSON suggère que l'état d'équilibre entre accumulation et décomposition est pratiquement atteint. L'application du taux de décomposition de 35 % aux 17,9 t/ha théoriquement accumulées à l'arrière-automne (stock au sol + chutes de litière) implique une perte annuelle de 6,3 t/ha, soit 0,3 de moins que les chutes de litière strate herbacée comprise. Ici encore le faible écart entre chute et décomposition représente une accumulation annuelle théoriquement proche d'un équilibre dynamique entre les 2 processus. Toujours sur la base du modèle d'OLSON, la durée nécessaire pour atteindre cet équilibre est évaluable à 11 ans, ce qui implique un renouvellement très rapide de la matière organique, du moins pour une pinède. Cette rapidité est notamment influencée par la composition

hétérogène du groupement: même en quantités réduites (en moyenne 20 % de la biomasse), les espèces feuillues améliorent notablement les processus de décomposition.

E) Minéralomasse et cycles des éléments minéraux majeurs

L'examen des valeurs moyennes, présentées au tableau 24, des éléments majeurs dans la phytomasse montre qu'en % poids sec, le bois fort possède la teneur minérale la plus faible. Les feuilles en revanche, qui ne représentent que 4% de la phytomasse, contiennent 14% de la minéralomasse. Quant au pin sylvestre, il ne contient plus que le 70 % des 1314 kg/ha immobilisés dans la biomasse aérienne, contre 82 % pour la matière organique. Les propriétés améliorantes des autres espèces, mises en évidence lors de la décomposition en filet (cf. 9.4.3 et 10.3.2), se manifestent ainsi de manière tangible à l'échelle de l'écosystème.

La composition minérale des chutes annuelles de litière (tab. 26) permet de constater que les aiguilles du pin, avec 40 % de la biomasse, ne restituent que 26 % de minéralomasse, alors que les feuilles des espèces feuillues, environ 3 fois moins abondantes en biomasse (14 %) restituent une minéralomasse presque équivalente (23 %). Au total, la minéralomasse qui retourne au sol par les chutes de litière, sans et avec strate herbacée, représente les 9,5 %, respectivement les 11,5 % de la minéralomasse aérienne. Avec 20 % de la restitution annuelle totale de minéralomasse, la strate herbacée joue un rôle qui est loin d'être négligeable en matière de renouvellement des éléments biogènes. Dans l'ensemble, les variations saisonnières indiquent une redistribution interne en accord avec les principales étapes phénologiques, à savoir une activité physiologique maximale au printemps, mais ralentie pour les résineux, et interrompue chez les espèces feuillues, lors de la mauvaise saison.

L'évolution de la fraction minérale lors de la décomposition en filet (tab. 27 et fig. 38) indique que toutes les catégories commencent par perdre une certaine quantité d'éléments minéraux avant d'amorcer une accumulation dépassant largement les teneurs initiales. L'importance relative du calcium et de l'azote détermine dans une large mesure l'évolution du total, évolution qui devient comparable à celle de la matière organique après une année. Par rapport à cette dernière, les 3 catégories (aiguilles de pin, feuilles d'espèces feuillues, mélange) présentent alors un taux restant supérieur qui peut aller jusqu'à une accumulation temporaire, en valeur absolue, pour les aiguilles de pin. Cette divergence de comportement entre aiguilles de pin et feuillus coïncide avec leurs teneurs initiales respectives. Plus difficilement dégradables, les aiguilles libèrent moins rapidement les éléments nécessaires aux microorganismes, favorisant ainsi l'accumulation. Malgré une plus faible proportion (30%), la présence des feuillus suffit à modifier profondément la dynamique de décomposition du mélange, et le résultat est en général beaucoup plus proche des feuillus purs que des aiguilles de pin seules. L'effet améliorant du mélange sur la vitesse de décomposition se trouve ainsi confirmé. La minéralomasse du stock de matière organique au sol avoisine 188 kg/ha (tab. 28), peut-être 200 si l'on tient compte d'une partie du matériel herbacé mort à l'époque de la récolte. Les taux de libération annuelle des éléments minéraux ont également été déterminés à l'aide d'un "coefficient de JENNY" analogue à celui utilisé pour la matière organique. Ce calcul montre un temps de résidence

très court en horizons holorganiques, jusqu'à 5,4 ans pour la majorité des éléments dosés, sodium et fer exceptés. Globalement, il en résulte une vitesse de renouvellement inhabituellement élevée pour une pinède.

La mesure des apports au sol par les pluies et le pluviollessivage (tab. 29) permet de constater que les espèces feuillues libèrent annuellement davantage d'éléments que le pin sylvestre, en dépit de leur statut d'espèces caducifoliées. En teneur élevée dans les pluies, le calcium est nettement absorbé lors du passage à travers le couvert végétal, observation confirmée par ALCOCK et MORTON (1985). Dans l'ensemble, les apports totaux dus aux pluies et au pluviollessivage pourraient avoisiner 45 kg/ha, ce qui représente, proportion non négligeable, le 30 % de la minéralomasse des chutes de litière. Les cycles biogéochimiques annuels des éléments majeurs sont illustrés sur les figures 40 et 41. Environ 16 % de l'absorption, c'est-à-dire 30 kg/ha, sont fixés dans l'incrément annuel courant, ce qui correspond à une immobilisation moyenne de 23 kg/ha.an sur 48 ans. Les chutes de litière restituent annuellement 151 kg/ha, dont 29 de strate herbacée, soit l'équivalent des 80 % du stock dans l'horizon holorganique en place. Calculé séparément pour chaque élément (cf. tab. 28), le coefficient de JENNY permet d'évaluer qu'au total une minéralomasse sensiblement égale de 148 kg/ha est restituée au sol par décomposition. Là encore, l'accumulation résiduelle de 3 kg/ha (chutes de litière moins décomposition) représente une valeur faible synonyme d'équilibre dynamique. La matière organique, qui s'accumule à raison de 0,3 t/ha, est dotée d'une teneur minérale moyenne de 1,7 %. Le même rapport moyen calculé sur la biomasse aérienne (1314 kg/ha pour 191 t/ha) fournit une teneur de 0,7 %. Il y a donc tendance à un enrichissement minéral relatif lors de la décomposition, comme relevé lors de la décomposition en filet (cf. 10.3.2). Le calcul d'un indice de mobilité des éléments, fraction absorbée qui est annuellement remise en circulation à partir de la végétation, permet de confirmer l'extrême mobilité du potassium et, inversement, la relative inertie du sodium et du fer. Sur les figures 40 et 41, les valeurs de la réserve échangeable s'entendent sur 25 cm de sol, à l'exception de l'azote assimilable dosé dans l'horizon Ah seulement (13cm), ce qui signifie que les 95 kg/ha de cette fraction sont sous-évalués. Dans l'ensemble, les quantités en présence, et a fortiori les éléments totaux (non dosés en dehors du calcium et de l'azote), constituent un stock considérable et non limitant en regard des besoins des végétaux chiffrés par l'absorption.

Au niveau du sol, le bilan des échanges minéraux au sein de l'écosystème et avec l'extérieur (cf. tab. 30) montre que la somme restituée par décomposition, pluie incidente et pluviollessivage, au total 193 kg/ha, balance l'absorption de 192 kg/ha par la végétation. Sous réserve des imprécisions inhérentes à une évaluation aussi globale, on peut formuler l'hypothèse d'une assez bonne compensation entre apports par les pluies et pertes par drainage.

F) Origine et évolution du groupement

Au plan dynamique, la zonation et les possibilités de succession aboutissant à la pinède sont représentées à la figure 14. En référence à la littérature, un examen détaillé du contexte phytosociologique (tab. 8), pédologique et hydrodynamique permet de conclure à un modèle de succession préférentiel: rives sablonneuses-caillouteuses - associations pionnières - *Molinietum coerulae* (facultatif) - stade arbustif ± xérophile à *Pinus sylvestris* - *Molinio-Pinetum*. Avec ou sans *Molinietum*, cette séquence caractérise les sols superficiels sur molasse dont la microtopographie surélevée rend l'ensemble toujours indépendant

de la nappe lacustre. Une étude fine des transitions le long de deux situations très caractéristiques de zonation a été réalisée par la méthode des relevés linéaires de végétation. Cette analyse s'est révélée efficace pour déterminer précisément les limites entre groupements ainsi que l'influence des espèces principalement impliquées. Elle a également indiqué certaines ruptures, peu ou pas apparentes sur le terrain, limites probables d'un effet de lisière consécutif aux modifications graduelles de la structure, de la taille et de la composition floristique. Enfin cette analyse met en évidence le comportement pionnier de *Molinia litoralis-coerulea* et *Calamagrostis epigeios*.

La zonation actuellement observable pour l'ensemble du système molassique montre à l'évidence que le modèle de succession précité ne permet pas à lui seul d'interpréter la totalité du couvert végétal (voir également les modèles de succession et les fig. 18 et 48b chez BUTTLER 1987). En effet les nombreux sites où la pinède jouxte encore aujourd'hui l'une ou l'autre unité précurseur potentielle, sans jamais y avoir pris pied, trahissent des conditions originelles impropres à l'installation du pin. Il en va ainsi dans les dépressions marécageuses, où certaines modifications pédologiques telles que diminution de la finesse texturale et augmentation de la macroporosité (> 25 μ), ainsi que l'engorgement provoqué par la présence d'une nappe affleurante durant toute la période de végétation, ralentit fortement voire bloque la succession aux stades herbacés (*Molinietum*, *Orchio-Schoenetum*, *Cladietum*). L'examen des cernes de croissance de rares spécimens ayant réussi à germer dans les dépressions humides a confirmé de manière éloquent l'échec de la progression ligneuse dans les marais concernés (cf. tab. 23).

Cette même mesure des cernes appliquée à une soixantaine d'arbres en station a également permis de préciser la dynamique de croissance de la pinède à partir des stades précurseurs. Il résulte de ces observations (tab. 22) que le pin s'est installé en pionnier, parfois dans des taillis comme le suggère BERSSET (1949/50), en un laps de temps assez restreint d'une quinzaine d'années. C'était il y a 50 ans, c'est-à-dire environ 60 ans après l'exondation consécutive à la première correction des eaux du Jura. D'autres espèces, en particulier feuillues, ont progressivement complété le couvert forestier. A quelques exceptions près, la compétition initiale s'est donc révélée favorable au pin sylvestre, du moins jusqu'à ce que le développement progressif du couvert en élimine les semis, très exigeants en lumière. Par espèce, la croissance durant les 28 dernières années révèle des rythmes homogènes d'une station à l'autre, fortement mais non exclusivement déterminés par la pluviométrie (cf. fig. 36). Autre indicateur évolutif, la productivité dès l'origine du peuplement a également été évaluée grâce à l'épaisseur des cernes, séparément pour le pin et les autres essences ligneuses (cf. fig. 37). La dynamique comparée de ces 2 catégories montre, pour le pin sylvestre, un démarrage plus rapide, une sensibilité précoce aux épisodes climatiques importants ainsi qu'un tassement manifeste pour la période récente. En revanche la catégorie "autres" évolue moins rapidement mais avec davantage de régularité jusqu'au milieu des années septante, pour aujourd'hui supplanter le pin en termes de croissance annuelle (4,3 % contre 2,4 % en moyenne pour les années 1983-1986). L'évolution moyenne du groupement, pondérée en tenant compte du rapport actuel des biomasses, indique une relative stabilisation de la productivité. Il s'agit probablement ici du seuil précédant la diminution classique de PNI lorsque le système s'achemine vers le stade climax.

C) Potentialités fonctionnelles

RODIN et BAZILEVICH (annexe I), proposent une quantification des principaux paramètres des cycles biogéochimiques selon une échelle à 10 classes (classe 1: valeurs faibles, classe 10: valeurs très élevées). Par rapport à cette classification, l'écosystème pinède de la rive sud du lac de Neuchâtel prend place dans les classes suivantes:

- tous les paramètres concernant la matière organique coïncident avec les classes 5-7 caractérisant des groupements moyennement productifs. Dans cette catégorie, 190 t/ha de biomasse, 12 t/ha.an pour PNI et 5,5 t/ha.an d'accroissement annuel sont plutôt élevés (classe 7). Le facteur de décomposition de 34-41 % est quant à lui moyen (classe 6), alors que 5,5 t/ha.an de retombées de litière, mais surtout 12 t/ha pour l'horizon holorganique peuvent être considérés comme faibles (classe 5);
- pour les éléments minéraux, les paramètres sont davantage dispersés. La minéralomasse de 1314 kg/ha est qualifiée d'importante (classe 6) alors qu'une absorption de 192 kg/ha et une fixation annuelle de 30 kg/ha sont moyennes (classe 4). Enfin 188 kg/ha bloqués dans l'horizon holorganique et 122 kg/ha dans la litière (sans la strate herbacée), ainsi qu'une teneur minérale moyenne de 2,21 % pour cette même litière, sont faibles (classe 3).

Pour une chute de litière assez importante (6,6 t/ha y compris la strate herbacée), la faible accumulation au sein des horizons holorganiques (11,3 t/ha) traduit une vitesse de décomposition élevée de la matière organique, du moins pour une pinède. En effet dans la classification de RODIN et BAZILEVICH (op. cit.) les valeurs ci-dessus correspondent effectivement au type pinède pour biomasse et retombées de litière, mais traduisent nettement les forêts caducifoliées pour ce qui est de la teneur moyenne en éléments minéraux de la litière et surtout la vitesse de décomposition de la matière organique. Il s'ensuit une sorte de décalage fonctionnel dans la dynamique productive du groupement (analogue au décalage morpho-fonctionnel de certains sols RSLN, BUTTLER et GOBAT 1991), favorisé notamment par la présence d'espèces feuillues améliorantes, et préfigurant peut-être, hypothèse à moyen terme, le remplacement progressif de la pinède par les espèces ligneuses actuellement compagnes. Cette hypothèse peut également être envisagée non seulement en raison des difficultés de régénération du pin, mais aussi grâce aux modifications des conditions pédologiques permettant de plus en plus aux concurrents de cette essence d'être compétitifs, ce qui n'était pas le cas à l'origine du peuplement. A titre indicatif, le schéma évolutif figuré en annexe 2 (extrait de WOODWELL et WHITTAKER 1968) illustre cette hypothèse, qui plus est de manière parfaitement concordante à la dynamique observée sur la RSLN pour les 60 premières années.

11.2 PERSPECTIVES

Avant d'aborder les prolongements possibles de notre travail, il nous paraît nécessaire de livrer une première réflexion en guise de bilan d'activité. Le projet FNRS dans lequel s'inscrit cette étude a été d'emblée conçu pour être partagé entre 4 chercheurs dont 3 doctorants. A posteriori nous pouvons constater que la conception générale du projet était excellente puisqu'elle a permis d'atteindre une grande partie des objectifs fixés. En revanche la répartition des sujets entre les chercheurs nous suggère un bilan plus nuancé. Ainsi le partage par milieu, et non par domaine d'étude, impose à chacun d'aborder dans toute sa complexité chaque domaine important de l'écologie générale. Il nous semble aujourd'hui que cette façon de procéder, intéressante dans la mesure où elle élargit l'horizon du chercheur, comporte néanmoins certains risques au plan de l'efficacité. Il est effectivement bien difficile d'aborder en spécialiste des matières aussi variées que celles qui sont traitées dans un tel travail, tout en conservant l'indispensable capacité de synthèse, autrement dit la perception systémique. Sans compter que dans certaines disciplines, telle la chimie de l'eau par exemple, l'établissement de relations causales reste fragile en l'absence d'investigations très approfondies.

En conséquence, un partage des tâches davantage orienté en fonction des domaines et non plus seulement des milieux, tout en maintenant la part belle à la collaboration pluridisciplinaire, nous semble susceptible d'améliorer l'efficacité de chacun, donc de l'ensemble. Bien évidemment, par nécessité, la synthèse devient alors une coproduction. Cette autre clé de répartition, certes plus exigeante au niveau de la cohésion du groupe, présente en outre une simplification d'ordre rédactionnel, la présentation d'une partie des résultats communs (historique, climatologie, topographie, géologie, etc.) pouvant être effectuée qu'une seule fois, en coproduction ou non.

Aussi bien conçu soit-il, un travail de cette envergure ménage toujours quelques mauvaises surprises. Il en va ainsi des lacunes dont on s'aperçoit un peu tard qu'elles ne sauraient être comblées, faute de temps ou de moyens. Lacunes ou questions suggérées par l'analyse des résultats, les réponses à apporter ont trait aux quelques thèmes de recherche suivants (liste non exhaustive et complémentaire de celle fournie par BUTTLER 1987):

- a) approfondissement de l'étude des transitions limitant l'implantation ligneuse sur molasse (approche par transects de très courtes distances, sur un grand nombre de sites):

- propriétés des sols: * typologie détaillée des zones de contacts
* signature morainique liée à la minéralogie
* matière organique
* tensiométrie
- microlysimétrie et établissement du bilan hydrique dans les pinèdes
- relevés linéaires en relation avec les limites et effets de lisière
- autoécologie de quelques espèces importantes, notamment de *Pinus silvestris*, incluant un programme de germination expérimentale

- b) bilan de l'azote dans le cadre des cycles biogéochimiques en pinède

- c) fertilité potentielle des sols en relation avec la végétation
- d) développement de la méthode d'extraction par centrifugation dans le but d'évaluer les teneurs quantitatives et qualitatives de l'eau disponible à différents pF. Evaluation comparative avec la méthode de la presse à membrane.

11.3 RESUME

La sociologie et l'écologie générale des forêts de pin de la rive sud du lac de Neuchâtel font l'objet d'une investigation approfondie, dans le cadre d'un projet d'étude de l'ensemble de l'écosystème riverain exondé il y a environ 100 ans. Sur la base d'une composition floristique résultant d'influences diverses, difficile à classer, les pinèdes sont attribuées provisoirement au *Molinio-Pinetum* K. Schmid 1936 em., en tant que sous-unité influencée par une nappe phréatique temporaire.

A l'exception d'un cas (sol brun calcique pseudogléifié à moder), les sols du groupement étudié appartiennent au type pararendzine à pseudogley (sols calcimagnésiques humifères à profil AC), formation très superficielle (30-40 cm) à horizon organo-minéral de type mull carbonaté, et dont l'aspect pseudogley est toujours très faiblement marqué. Les caractéristiques hydrodynamiques sont déterminées par des profils généralement filtrants, en situation microtopographique surélevée par des placages morainiques ± mélangés à la molasse altérée. La nappe est d'origine pluviale, presque affleurante durant l'hiver (jamais d'inondations) mais rapidement voire durablement asséchée en été, avec des réponses relativement rapides aux précipitations. Dans la partie supérieure des profils seulement, les tensions de succion peuvent atteindre temporairement des valeurs élevées pour lesquelles l'eau devient difficilement disponible. L'hydrochimie de la nappe distingue généralement la pinède des unités adjacentes par des valeurs moins élevées pour les descripteurs du système carbonates (Ca, Mg, Dure, Cond, Na).

La phytomasse aérienne totale des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel avoisine 191 t/ha, dont l'espèce dominante *Pinus silvestris* représente actuellement les 82 %. La mesure des cernes de croissance a permis d'évaluer une productivité primaire nette PNI stabilisée à 12 t/ha.an, compte tenu de l'apport de 1,1 t/ha par la strate herbacée, ainsi qu'un incrément ligneux courant de 5 t/ha.an. Sans la strate herbacée, les chutes de litière représentent en moyenne 5,5 t/ha.an. Bien qu'ils présentent d'importantes variations spatiales, les horizons holorganiques en place contiennent 11,3 t/ha de matière organique. Evaluée par 2 méthodes, la vitesse de décomposition de la litière implique une libération annuelle d'environ 35% de la quantité initiale, c'est-à-dire 6,3 t/ha, ou encore 0,3 t/ha de moins que les chutes de litière, strate herbacée comprise. Le faible écart entre chute et décomposition représente une accumulation annuelle théoriquement proche d'un équilibre dynamique entre les 2 processus. Le renouvellement très rapide de la matière organique, du moins pour une pinède, est dû aux espèces feuillues dont la présence améliore notablement les processus de décomposition.

La phytomasse aérienne immobilise 1314 kg/ha d'éléments minéraux majeurs, dont 70 % à l'intérieur du pin sylvestre. La part qui retourne au sol par les chutes de litière représente les 9,5 % de cette minéralomasse aérienne. La minéralomasse du stock de matière organique au sol, soit 188 kg/ha, est

caractérisée par un temps de résidence très court en horizons holorganiques, jusqu'à 5,4 ans pour la majorité des éléments dosés, sodium et fer exceptés. Les cycles biogéochimiques annuels des éléments majeurs révèlent un bilan relativement équilibré puisqu'au niveau du sol, la somme restituée par décomposition, pluie incidente et pluviolessivage, au total 193 kg/ha, balance très bien l'absorption de 192 kg/ha par la végétation. L'écosystème pinède envisagé dans sa globalité paraît fonctionner en sollicitant très modérément des réserves (éléments échangeables mais surtout totaux du sol) par ailleurs largement excédentaires en regard des besoins à long terme.

Sur le plan dynamique, l'origine et l'évolution du groupement peut être envisagée dans le cadre du modèle de succession préférentiel: rives sablonneuses-caillouteuses - associations pionnières - *Molinietum coerulae* (facultatif) - stade arbustif + xérophile à *Pinus sylvestris* - *Molinio-Pinetum*. Certaines dépressions marécageuses présentent toutefois des conditions originelles impropres à l'installation du pin, bloquant la succession aux stades herbacés (*Molinietum*, *Orchio-Schoenetum*, *Cladietum*). La dynamique de croissance de la pinède indique aujourd'hui une stabilisation de la productivité. A moyen terme, plusieurs facteurs, parmi lesquels un décalage fonctionnel dans la dynamique productive du groupement, permettent d'envisager l'hypothèse d'un remplacement progressif de la pinède par les espèces ligneuses actuellement compagnes.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit behandelt die Phytosoziologie und allgemeine Ökologie der Föhrenwälder des südlichen Neuenburger Seeufers im Rahmen einer Gesamtstudie des Ökosystems, das vor ungefähr hundert Jahren durch Trockenlegung dem Neuenburger See abgewonnen wurde. Nach der floristischen Zusammensetzung, die durch verschiedene, schwierig einzuordnende Einflüsse gegeben ist, sind die Föhrenwälder vorläufig als Untereinheit (beeinflusst durch einen temporären Grundwasserspiegel) dem *Molinio-Pinetum* E. Schmid 1936 em. zu zuordnen.

Die zur untersuchten Pflanzengemeinschaft gehörenden Böden werden, von einer Ausnahme abgesehen (Calciumhaltiger Braunerdeboden pseudovergleyt mit Moder), zu den Typen der pseudogley Pararendzina (humose, mit Calcium und Magnesium versetzte und ein AC Profil aufweisende Böden) gestellt. Der nur sehr oberflächlich (30-40cm) ausgebildete organo-mineralische Horizont vom Typus Kalkmull trägt immer nur schwach eine Pseudogley Komponente mit. Die hydrodynamischen Merkmale sind durch normalerweise filtrierende Profile, die mikrotopographisch überhöht liegen und mit mehr oder weniger degradiert Molasse vermengte Moränenablagerungen darstellen, geprägt. Das Regenwasser bestimmt den Grundwasserspiegel, der im Winter einen Höchststand erreicht, ohne jemals die Pflanzengemeinschaft zu überfluten, aber schnell und für längere Zeit im Sommer austrocknen kann und sich je nach den Niederschlägen wieder ausbildet. Nur in den oberen Abschnitten der Profile kann die Saugspannung kurzfristig Werte annehmen, bei welchen das Wasser für die Pflanzen kaum mehr verfügbar ist. Die Hydrochemie des Grundwassers lässt den Föhrenwald von den angrenzenden Einheiten durch weniger hohe Werte des für das Carbonatsystem beschreibenden Parameters (Ca, Mg, temporäre Härte, Leitfähigkeit, Na) unterscheiden.

Die globale oberirdische Phytomasse erreicht 191 t/ha, wovon die dominierende *Pinus sylvestris* 82% darstellt. Mittels Messung der Jahrringe wird eine jährliche primäre PNI Nettoproduktion von 12 t/ha errechnet. 1,1 t/ha pro Jahr

wird von der Krautschicht und 5 t/ha von der Stammholzverdickung beigesteuert. Der jährliche Fallmasse beträgt ohne Krautschicht 5,5 t/ha. Obschon die holoorganischen Horizonte räumlich grosse Unterschiede aufweisen, enthalten diese eine organische Masse von 11,3 t/ha. Auf Grund zweier Methoden wurde errechnet, dass jährlich ungefähr 35% der globalen Initialmasse freigesetzt werden durch die Streuschichtzersetzung. Das sind rund 6,3 t/ha, das heisst 0,3 t/ha weniger als die jährliche Fallmasse (die Krautschicht ist darin miteinbezogen). Die jährlich errechnete Streuzuwachsrates ist sehr klein und kommt einem dynamischen Gleichgewicht zwischen Anhäufung und Zersetzung sehr nahe. Die sehr schnelle Rückführung der organischen Masse, zumindest was den Föhrenwald betrifft, ist den vergesellschafteten Laubarten, die den Zersetzungsprozess fördern, zuzuschreiben.

Die oberirdische Phytomasse bindet 1314 kg/ha der hauptsächlich Mineralen, wovon die Föhre allein 70% ausmacht. Der durch Strohfall zurückfliessende Teil dieser Mineralmasse stellt 9,5% dar. Die Umsetzung der Mineralien der organischen Bodenmasse von 188 kg/ha beträgt für die meisten Elemente (ausgenommen Natrium und Eisen) 5,4 Jahre. Der jährliche biogeochemische Kreislauf der wichtigsten Elemente zeigt eine relativ ausgeglichene Bilanz, wenn man die Gesamtsumme der Zersetzung, die Niederschläge und Regenauswaschung von total 193 kg/ha mitberücksichtigt und die 192 kg/ha von der Vegetation absorbierten Masse gegenüberstellt. Das Ökosystem Föhrenwald in seiner Gesamtbetrachtung scheint von nur ganz schwachen Reserven (wie den austauschbaren und insbesondere totalen Elementen) sich aufrechtzuerhalten. Diese sind auch für langfristige Bedürfnisse vollkommen genügend.

In Betracht des Ursprungs, der Dynamik und Fortentwicklung der Pflanzengesellschaft können folgende gerichtete Abfolge Modelle dargestellt werden: Sand- und Steinufer - Pioniergesellschaften - Molienetum coerulae (fakultativ) - mehr oder weniger trockenes Vor-Föhrenwaldstadium - Molinio-Pinetum. Feuchte Vertiefungen stellen besondere Zustände dar, wodurch die Abfolge zum Föhrenwald aufgehalten wird und sich Grassgesellschaften (Molinietum, Orchio-Schoenetum, Cladietum) lokal ausbilden. Die Dynamik des Föhrenwachstums stellt heute einen Stabilisierungszustand der Produktivität dar. Verschiedene Faktoren wie der funktionale Unterschied der dynamischen Produktivität der Pflanzengesellschaft erlauben uns, die Hypothese aufzustellen, dass mittelfristig mit einer fortschreitenden Verdrängung des Föhrenbestandes durch bereits vergesellschaftete Holzarten zu rechnen ist.

Übersetzung: M. Krähenbühl

SUMMARY

A detailed study of the general phytosociology and ecology of the pine forests of the south shores of Lake Neuchâtel was undertaken in the framework of a research project concerning the whole of the shore ecosystem, which emerged about 100 years ago. On the basis of a floristic composition resulting from diverse influences, and which is difficult to classify, the pine forests are provisionally attributed to Molinio-Pinetum E. Schmid 1936 em., as a sub-unit influenced by temporary groundwater.

With the exception of one case (brown calcareous soil with pseudogley characteristics and moder) the soils studied are pararendzine with pseudogley characteristics (calcic-magnesium humic soils with AC horizons), a very superficial formation (30 to 40 cm.) with a mull-carbonate organo-mineral

horizon with discreet pseudogley signatures. The hydrodynamic characteristics result from generally porous profiles, in a microtopographical raised site with morainic deposits partly combined with weathered sandstone. The pluvial groundwater rises practically to the surface in winter (no flooding) but dries rapidly and durably in summer, with a relatively rapid response to rainfall. In the upper part of the profiles suction tensions can temporarily attain high values at which the water supply for plants diminishes. The hydrochemical properties of the pine forest groundwater generally differ from those of the adjacent units in that they show lower values for the properties of the carbonate system (Ca, Mg, Dure, Cond, Na).

The total aerial phytomass of the pine forests of the south shores of Lake Neuchâtel is around 191 t/ha, of which the dominant species is *Pinus silvestris*, at present 82 %. By measuring growth rings it was possible to assess a net primary productivity PNI stabilized at 12 t/ha per year, taking account of the herbaceous layer which yields 1,1 t/ha and a present ligneous increment of 5 t/ha per year. Without the herbaceous layer, litter downfall represents on an average 5,5 t/ha per year. Although they present considerable spatial variations, the existing holorganic horizons contain 11,3 t/ha of organic matter. Assessed by two methods, the litter decay rate releases about 35 % of the initial quantity, i.e. 6,3 t/ha, or 0,3 t/ha less than litter downfall, herbaceous layer included. The small difference between downfall and decay represents an annual accumulation which theoretically approaches a dynamic balance between the two processes. The extremely rapid renewal of organic matter, at least as far as a pine forest is concerned, is due to the deciduous species whose presence improves the decay process.

Surface phytomass immobilizes 1314 kg/ha of major mineral elements, of which 70 % in *Pinus silvestris*. 9,5 % of this aerial mineralomass returns to the soil through litter downfall. The mineralomass of the organic matter pool, i.e. 188 kg/ha has a very short residence time in the holorganic horizons, up to 5,4 years for the majority of the elements, sodium and iron excepted. The annual biogeochemical cycles of the main elements are relatively well-balanced, since the amount which returns to the soil through decay, incidental rainfall and rain leaching, i.e. 193 kg/ha compensates the absorption of 192 kg/ha by the vegetation. Taken globally, the pine forest ecosystem seems to function with very low demands on reserves (exchangeable but mainly total elements) which are furthermore largely in excess of long-term needs.

From a dynamic point of view, the origin and evolution of this vegetation system can be envisaged as an optimum succession model: sandy-gravel shores - pioneer associations - *Molinietum coerulae* (optional) - more or less xerophilous shrubby stage of *Pinus silvestris* - *Molinio-Pinetum*. The primary conditions of certain low-lying swampy sites are however not propitious to the implanting of pine, and block succession at the herbaceous stage (*Molinietum*, *Orchio-Schoenetum*, *Cladietum*). At present the growth dynamics of the pine forest indicate a stabilizing of productive capacity. At middle term several factors, among which a functional displacement in production dynamics, lead to the hypothesis of a gradual replacement of the pine forests by the present neighbouring deciduous species.

Translated by Mrs E. Boss

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOCK, M.R. et MORTON, A.J., 1985: Nutrient content of throughfall and stem-flow in woodland recently established on heathland. *Journal of Ecology*, 73: 625-632.
- ALLEN, S.E., GRIMSHAW, H.M., PARKINSON, J.A. et QUARMBY, C., 1974: Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 566 p.
- ANNALEN DER SCHWEIZERISCHEN METEOROLOGISCHEN ZENTRALANSTALT, Zürich.
- ANTONIAZZA, M., 1979: Les oiseaux nicheurs des marais non boisés de la rive SE du lac de Neuchâtel. Travail de licence, Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel.
- ANTONIAZZA, M., BEGUIN, G., HEGG, O., MUELLER, H.-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, H.-U. et ZOLLER, H., 1980 b: Indices biocénotiques pour l'évaluation de la valeur des écosystèmes dans la région des trois lacs subjurassiens. *Sémin. phytosociologie appliquée*, Metz.
- ARREGUIT, M., 1990: Etude de la fixation d'azote dans la rhizosphère du roseau (*Phragmites communis*). Trav. lic. Univ. Neuchâtel.
- 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.
- AUSSENAC, G., 1969: Production de litière dans divers peuplements forestiers de l'est de la France. *Oecol. Plant.*, 4: 225-236
- AUSSENAC, G., BONNEAU, M. et LE TACON, F., 1972: Restitution des éléments minéraux au sol par l'intermédiaire de la litière et des précipitations dans quatre peuplements forestiers de l'Est de la France. *Oecol. Plant.*, 7: 1-22.
- BADOUX, B., 1946: Relations entre le développement de la cime et l'accroissement chez le pin sylvestre. *Mitteilungen der schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen*. XXIV. Band, 2. Heft: 404-516.
- BAIZE, D., 1988: Guide des analyses courantes en pédologie. INRA, Paris, 172 p.
- BÄR, O., 1976: Géographie de la Suisse. Editions Delta, Vevey, 246 p.
- BECKER, F., 1973: Atlas géologique de la Suisse, carte 1165 "Morat" et notice explicative. Commission Géol. Suisse.
- 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.
- BONNEAU, M. et SOUCHIER, B., 1979: Pédologie. II. Constituants et propriétés du sol. Ed. Masson, Paris, 459 p.
- BOUYER, Y. et al., 1978: Inventaire Géochimique et bilan du fer dans le sol et les eaux du Karst jurassien: état, importance, déplacement. Laboratoire de pédologie, EPF Lausanne, 94 p.
- BUECHE, M.: "Ecologie des forêts feuillues RSLN." Thèse Université de Neuchâtel, à paraître.
- BURGER, B., 1937: Holz, Blattmenge und Zuwachs. 3. Mitteilung: Nadelmenge und Zuwachs bei Föhren und Fichten verschiedener Herkunft. *Mitteilungen der schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen*, 20, 101-114.
- BURGER, H., 1948: Holz, Blattmenge und Zuwachs. 9. Mitteilung: die Föhre. *Mitteilungen der schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen*, 25, 435-493.

- BUTTLER, A., 1983: La rive sud du lac de Neuchâtel. Bull. Groupe Travail pour l'Enseignement de l'Ecologie - ECO-Informations 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: 18-19.
- BUTTLER, A., 1987: Ecologie des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). Thèse Université de Neuchâtel.
- BUTTLER, A., 1992 a: Hydrochimie des nappes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel. Bull.Ecol., t.23 (1-2): 35-47
- BUTTLER, A., 1992 b: Permanent plot research in wet meadows and cutting experiments. Vegetatio 103: 113-124.
- 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.
- BUTTLER, A., et GALLANDAT, J.-D., 1990: Phytosociologie des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse) et modèle de succession autogène. Phytocoenologia 18 (1): 129-158.
- BUTTLER, A. et GOBAT, J.-M., 1991: Les sols hydromorphes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). Bull. Ecol., t.22 (3-4): 405-418.
- CABANETTES, A. et RAPP, M., 1978: Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à Pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen. I. Biomasse. Oecol. Plant., 13 (3): 271-286.
- CARLISLE, A. et BROWN, A.H.F., 1968: Biological Flora of the British Isles. *Pinus sylvestris* L. J. Ecol., 56: 269-307.
- CSEE/WWF 1980: La rive Sud-Est du lac de Neuchâtel - Un vrai paradis. Dossier pédagogique, Centre Suisse Education-Environnement romand, Yverdon.
- DAFIS, S.A., 1962: Struktur- und Zuwachsanalysen von natürlichen Föhrenwäldern. Beitr. geobot. Landesauf. Schweiz 41, B6 p.
- DAJOZ, R. 1975: Précis d'écologie. Ed. Gauthier-Villars, Paris, 549 p.
- DAUDET, P.-A., 1970: Méthodes et techniques d'étude de l'état de liaison et de la teneur en eau dans le sol et la plante. Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère, I.N.R.A., Paris, 283-313.
- DECOURT, N., 1965: Les tables de production pour le pin sylvestre et le pin laricio de Corse en Sologne. Rev. for. franç., 12: 818-831.
- DECOURT, N., 1973: Production primaire, production utile: méthodes d'évaluation, indices de productivité. Ann. Sci. forest., 30 (3): 219-238.
- DELECOUR, F., WEISSEN, F. et NANSON, A., 1967: Aspects techniques de l'échantillonnage des retombées annuelles et des horizons holorganiques des sols de forêts. Bull. Rech. agron. Gembloux, tome 2, 3: 429-449.
- DELPECH, R., DUME, G. et GALMICHE, P., 1985: Typologie des stations forestières. Vocabulaire. Institut pour le développement forestier, 243 p.
- DUCHAUFOR, Ph., 1977: Pédologie. I. Pédogenèse et classification. Ed. Masson, Paris, 477 p.
- DUCHAUFOR, Ph., 1984: Pédologie. Ed. Masson, Coll. ABREGES, Paris, 220 p.
- DUVIGNEAUD, P., 1971: Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers. In "Productivité des écosystèmes forestiers", Paris, UNESCO, Ecol. et Cons., 4: 110-140.
- DUVIGNEAUD, P., 1984: L'écosystème forêt. Ecole nationale du génie rural, des eaux et forêts, Nancy, 160 p.
- DUVIGNEAUD, P. (édit.), 1971: Productivité des écosystèmes forestiers. Actes du colloque de Bruxelles. Paris, UNESCO, Ecol. et Cons., 4, 684 p.

- DUVIGNEAUD, P. avec la coll. de AMBROES, P. et TAHON, J., 1967: La productivité primaire des écosystèmes terrestres. In "Problèmes de productivité biologique", LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F., Paris, Masson: 37-92.
- DUVIGNEAUD, P., 1980: La synthèse écologique. Ed. Doin, Paris, 380 p.
- EHWALD, E., 1957: Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. S.B. dtsh. Akad. Wiss., Berlin, vol. 6, No 1, 3-56.
- ELLENBERG, H., 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 989 p.
- ELLENBERG, H. et KLOETZLI, F., 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mémoires Institut suisse de recherches forestières, vol. 48, fasc. 4: 589-930.
- EPFZ, 1990: Erosion de la rive sud du lac de Neuchâtel. Laboratoire de Recherches Hydrauliques, Hydrologiques et Glaciologiques de l'EPFZ, VAW 956/1 F, Zürich.
- ETTER, H., 1947: Ueber die Waldvegetation am Südostrand des schweizerischen Mittellandes. Mitteilungen der schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen. XXV. Band, 1. Heft: 176-210.
- FOUCAULT, B. DE, 1987: Séminaire de phytosociologie: systémique et structuralisme (Institut de botanique de l'université de Neuchâtel, 9-11 novembre 1987). Non publié.
- GAILLARD, F., 1982: L'aménagement de la rive sud du lac de Neuchâtel dans le 8ème arrondissement. Schweiz. Z. Forstwes., 133, 1: 59-64.
- GALLANDAT, J.-D., 1982: Prairies marécageuses du Haut-Jura. Mat. Levé géobot. Suisse 58, 180 p.
- GALLANDAT, J.-D., GOBAT, J.-M. et ROULIER, C., 1990: Cartographie des zones alluviales d'importance nationale. OFEFP, Berne, 116 p. + annexes.
- GAUTHIER, B. et GODRON, M., 1976: La recherche de limites ou de coupures optimales; application à un relevé phytosociologique. Naturaliste can., 103, 203-214.
- GILLET, F., FOUCAULT, B. DE et JULVE, P., 1991: La phytosociologie synusiale intégrée: objets et concepts. Candollea 46: 315-340.
- GIRARDET, A., 1926: La végétation du lac de Neuchâtel. Publ. int. Université de Lausanne.
- GLOAGUEN, J.-C. et TOUFFET, J., 1980: Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. I. Le Hêtre et quelques Conifères. Acta Oecologica, Oecol. Plant., 1 (15), No 1: 3-26.
- GOBAT, 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., : Utilisation progressive et complémentaire de quelques méthodes d'étude de la structure horizontale de la végétation. Application aux tourbières du Jura suisse. A paraître.
- GOBAT, J.-M., : Evolution de la matière organique des sols hydromorphes de la rive sud du lac de Neuchâtel. A paraître.
- GOBAT, J.-M., ROULIER, CH. et SCHULER, B., 1980: Valeur naturelle des rives du lac de Neuchâtel (Suisse). Colloques phytosociol. IX, "Les forêts alluviales", Strasbourg, 627-632.
- GODRON, M., 1966: Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. Oecol. Plant., 1: 187-197.
- GODRON, M., 1972: Echantillonnage linéaire et cartographie. Investigacion pesquera, 36 (1): 171-174.
- GODRON, M. et BACOU, A.-M., 1975: Sur les limites optimales séparant deux parties d'une biocénose hétérogène. Ann. Univ. Abidjan, série E, tome VIII, fasc. 1.

- GRATIER, N. et BARDET, L., 1980: Les sols du plateau vaudois. Mém. Soc. vaudoise Sc. nat. 16(3), 188 p.
- GRÜNERT, F., 1964: Der biologische Stoffkreislauf in Kiefern-Buchen-Mischbeständen und Kiefernbeständen. Albrecht-Thaer-Archiv, Band 8, Heft 6/7: 435-452.
- GUILLERM, J.L., GAUTHIER, B. et ROMANE, F., 1976: Deux applications en phyto-écologie de la notion de limite "optimale". Vegetatio, Vol. 33, 1: 1-11.
- GUINOCHET, M., 1973: Phytosociologie. Ed. Masson, Paris, 227 p.
- GUITTET, J., 1967: Composition et évolution de la litière de pins sylvestres en peuplements ouverts sur pelouse xérophile. Oecol. Plant., 2: 43-62.
- HELLER, R., 1984: Physiologie végétale. I. Nutrition. Ed. Masson, Paris, 244 p.
- HESS, B.B., LANDOLT, E. et HIRZEL, R., 1976/77/80: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser Verlag, Basel, 3 vol.
- EILFSTAFELN FÜR DIE FORSTEINRICHTUNG. 1966: Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten Ministerialforstabteilung. 384 p.
- HOWARD, P.J.A., 1965: The carbon-organic matter factor in various soil types. Oikos 15(2): 229-236.
- JENNY, H., GESSEL, S.P. et BINGHAM, F.T., 1949: Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil. Sc., 2: 419-432.
- JORNOD, G., 1973-1986: Observations météorologiques faites en 1973 (...86) à l'observatoire cantonal de Neuchâtel. Bull. de la soc. neuch. des sc. nat., tomes 97 - 110.
- KELLER, L., 1969/70: Etude des groupements végétaux de la réserve de Cheyres. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 59: 47-59.
- KLOETZLI, F., 1972 b: Zur Definition des Begriffs "Ufervegetation". Eidg. Natur- und Heimatschutz Kommission (722.6/sw), Bern, 8 p.
- KLOETZLI, F., 1975: Ökologische Besonderheiten Pinus-reicher Waldgesellschaften. Journal forestier suisse, No 126: 672-710.
- KOCH, W., 1946: Die pflanzengeographische und soziologische Stellung der Föhre (Pinus silvestris L.) in der Schweiz. Journal forestier suisse, No 3: 77-94.
- KUBIENA, W.L., 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 385 p.
- KUHN, N., 1967: Natürliche Waldgesellschaften und Waldstandorte der Umgebung von Zürich. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 40, 84 p.
- KUNTZE, B., 1965: Physikalische Untersuchungsmethoden für Moor- und Anmoorboden. Landwirtsch. Forsch. 18, 178-191.
- LANDOLT, E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 64, 208 p.
- LEGENDRE, L., et LEGENDRE, P., 1984: Ecologie numérique I et II. Ed. Masson, Paris, 197 p. (I) et 254 p. (II).
- LEMEE, G., 1974: La productivité primaire de la forêt. In "Ecologie forestière", PESSON, P., Gauthier-Villars, Paris: 135-153.
- 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.
- LENZ, O., NOGLER, P. et BRÄKER, O. U., 1988: L'évolution du temps et le dépérissement du Sapin blanc dans la région de Berne. Institut fédéral de recherches forestières, Birmensdorf, rapport 303, 44 p.
- LEPART, J. et ESCARRE, J., 1983: La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. Bull. Ecol., 14, 3: 133-178.

- LOSSAINT, P. et RAPP, M., 1967: Un exemple d'installation d'une station expérimentale en milieu naturel pour une étude intégrée d'écologie du sol. In "Symposium on Methods of Study in Soil Ecology", Paris, UNESCO, Ecol. et Cons., 2, 81-89.
- LOSSAINT, P. et RAPP, M., 1971: 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 6: Concept d'aménagement routier. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: Mayor, N.).
- LSPN, 1979 e: 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, H.-U. et Antoniazza, M.), 42 p.
- LSPN, 1979 f: 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 g: 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 a: Etude no 9: Impact de la navigation sur les zones naturelles. Propositions de réglementation. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: M. Antoniazza).
- LSPN, 1980 b: 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 a: Etude no 4: Plans directeurs de la rive sud-est. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: M. Roulier).
- LSPN, 1981 b: Etude no 13: Evaluation de l'impact du collecteur Cheyres-STEP sur la zone naturelle. Alternatives possibles. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: A. Gonlat).
- LSPN, 1981 c: Etude no 14: Inventaire d'étangs à vocations différentes. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: B. Renevey).
- LSPN, 1981 d: Etude no 15: Raut-Lac. Valeur naturelle et propositions d'aménagement. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: A. Piguet).
- LSPN, 1981 e: Etude no 16: Réaménagement de l'embouchure de l'Arnon - propositions. Groupe de travail Rives du lac de Neuchâtel (auteur: A. Piguet), 4 p.
- LSPN/WWF, 1981: 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 Morret, J.-L.).

- LÜDI, W., 1935: Das grosse Moos im westschweizerischen Seelande und die Geschichte seiner Entstehung. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 11, 344 p.
- MANUEL, P. et ANTONIAZZA, M., 1991: La Grande Caricaie. Editions 24 heures, Lausanne.
- MARTHALER, H.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.
- M'BARGA, S., 1974: Etude préliminaire sur la matière organique et les cations des solutions de sols acides en milieu drainé. D.E.A., Université de Nancy I.
- MELA, J. et BECKER, F., 1976: Atlas géologique de la Suisse, carte 1164 "Neuchâtel" et notice explicative. Commission Géol. Suisse.
- MEYER, D., ANTONIAZZA, V., BOURDIK, J.-C. et ROULIER, CH., 1982: Les incendies dans la Grande Caricaie - étude d'impact sur la flore et la faune. Institut de Zoologie, Université de Fribourg, 30 p.
- MISEREZ, J.-J., 1973: Géochimie des eaux du karst jurassien. Thèse Univ. Neuchâtel, 313 p.
- MOOR, M., 1958: Pflanzengesellschaften schweizerischer Flusssauen. Mitteilungen schweizerische Anstalt für das forstliche Versuchswesen, 34. Band, 1. Heft: 221-360.
- MOOR, M., 1969: Zonation und Sukzession am Ufer stehender und fliessender Gewässer. Vegetatio 17: 26-32.
- MOOR, M., 1976: Gedanken zur Systematik mitteleuropäischer Laubwälder. Journal forestier suisse, No 5: 327-340.
- MUECKENHAUSEN, E., 1985: Die Bodenkunde (3ème éd.). DLG Verlag, Frankfurt am Main, 579 p.
- MUELLER, B.-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'Éthologie et de recherche sur la faune sauvage de l'Institut de zoologie de l'Université de Zürich, 52 p.
- MÜLLER, R., 1973: Les niveaux des lacs du Jura. in: SCHWAB, H., (1973): Die Vergangenheit des Seelandes in neuem Licht. Ed. Universitaires, Fribourg: 155-176.
- MUNAUT, A.V., 1978: La dendrochronologie. Une synthèse de ses méthodes et applications. Lejeunia No 91, Liège, 47 p.
- NEWBOULD, P.J., 1967: Methods for estimating the Primary Production of Forests. IBP Handbook 2, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 62 p.
- NUSSEBAUMER, H., 1973: Pflanzensoziologische und waldbauliche Untersuchungen im Uewachs bei Kloten. Schweiz. Z. Forstwes., 124: 45-56.
- OBERDORFER, E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziol. 10, G. Fischer, Jena, 564 p.
- OBERDORFER, E., 1983: Pflanzensoziologische Exkursionsflora (5ème éd.). Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 997 p.
- OBERDORFER, B., 1987: Süddeutsche Wald- und Gebüschgesellschaften im europäischen Rahmen. Tuexenia 7, Göttingen: 459-468.
- OBERDORFER, E., 1992: Süddeutsche Pflanzen-gesellschaften IV: Wälder und Gebüsche, 2. Aufl. G. Fischer, Jena, A. Text 282 p., B. Tabellen 580 p.
- OFEFF, 1990: Inventaire des bas-marais d'importance nationale. Mandat du Département fédéral de l'Intérieur, OFEFP, Berne.
- OFEFF, 1992: Inventaire des sites marécageux d'une beauté particulière et d'importance nationale. Cahiers de l'environnement No 168, Berne.

- OPEFP, projet en cours: Etude des effets de la régulation des lacs subjurassiens sur la végétation et le milieu. Mandat du Département fédéral de l'Intérieur, OPEFP, Berne.
- OFFICE FEDERAL DE L'AMENAGEMENT DU TERRITOIRE + OFFICE FEDERAL DES FORETS, 1984: Paysages et éléments naturels indispensables à la vie. Suggestions pour l'aménagement du territoire dans les communes. 81 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 Universités de Neuchâtel, de Lausanne et l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich).
- OLIVIER, Th., 1979: Extraction des eaux capillaires: méthodologie d'extraction et analyse des solutions obtenues. D.E.A., Centre Pédol. Biol. CNRS, Vandoeuve-Les-Nancy, 35 p.
- OLSON, J.S., 1963: Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- OVINGTON, J.D., 1954: Studies of the development of woodland conditions under different trees. II. The forest floor. *J. Ecol.* 42: 71-80.
- OVINGTON, J.D., 1957: Dry matter production of *Pinus silvestris* L. *Annals of Botany*, 21: 287-314.
- OVINGTON, J.D., 1959a: Mineral Content of Plantations of *Pinus silvestris* L. *Annals of Botany*, N.S. 23: 75-88.
- OVINGTON, J.D., 1959b: The Circulation of Minerals in Plantations of *Pinus silvestris* L. *Annals of Botany*, N.S. 23, No 90: 229-239.
- OVINGTON, J.D. et MADGWICK, H.A.I., 1959: Distribution of Organic Matter and Plant Nutrients in a Plantation of Scots Pine. *Forest Science*, vol. 5, 4: 344-355.
- OZENDA, P., 1985: La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Ed. Masson, Paris, 344 p.
- PARDE, J., 1961 (1988, 2è éd.): Dendrométrie. Ed. de l' E.N.E.F., Nancy, 350 p.
- PARDE, J., 1968: Bases et méthodes d'évaluation de la productivité ligneuse stationnelle n'impliquant pas la coupe des arbres. Congrès de Copenhague, UNESCO: 203-209.
- PARDE, J., 1979: Les biomasses forestières. I.N.R.A., Station de Sylviculture et de Production du C.N.R.F. Champenoux, 54280 Seichamps, 54 p.
- PARDE, J., 1980: Problèmes de biomasses forestières énergétiques. Comm. au colloque international "Agriculture et énergie", CENECA, Paris, 7 p.
- PNH 1983-87: Journal des grèves, nos 1-11. Bulletins d'information de Pro Natura Helvetica.
- PLUMETIAZ CLOT, A.-C., 1988: Phyto-écologie des pinèdes valaisannes et contribution à la taxonomie du genre *Pinus*. Thèse, Université de Lausanne, 369 p.
- POCHON, M., 1978: Origine et évolution des sols du Haut-Jura suisse. *Mém. Soc. Helvétique Sc. Nat.* vol XC, 190 p.
- PORTMANN, J.-P., 1956: Pétrographie des moraines du glacier würmien du Rhône dans la région des lacs subjurassiens (Suisse). *Bull. Soc. neuchât. Géogr.* 51/5 (1954/55): 13-55.
- PRADERVAND, G., 1981: Cartographie de la réserve naturelle de Champ-Pittet. Travail de certificat, Institut de Botanique de l'Université de Lausanne, 38 p.
- QUARTIER, A.-A., 1948: Le lac de Neuchâtel. Ed. de la Baconnière, Neuchâtel, 164 p.
- RAMADE, F., 1981: Ecologie des ressources naturelles. Collection Ecologie appliquée et sciences de l'environnement, Masson.

- RAPP, M., 1969: Apport d'éléments minéraux au sol par les eaux de pluviollessivage sous des peuplements de *Quercus ilex* L., *Quercus lanuginosa* Lamk. et *Pinus halepensis* Mill. *Oecol. Plant.*, vol. 4, No 1: 71-92.
- 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., 1974: Le cycle biogéochimique dans un bois de pins d'Alep. In "Ecologia forestière", PESSON, P. et coll., Gauthier-Villars, Paris: 75-97.
- RAZOUNOWSKY, G. DE, 1789: Histoire naturelle du Jorat et de ses environs, et celle des trois lacs de Neuchâtel, Morat et Bienne. Jean Mourer Librairie, Lausanne, tome II.
- REHDER, B., 1962: Der Girstel - ein natürlicher Pfeifengras-Föhrenwaldkomplex am Albis bei Zürich. *Berichte des Geobot. Inst. der eid. techn. Hochschule, Stiftung Rübel*, 33. Heft: 17-64.
- REHFUESS, K.E., 1981: Waldböden: Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung. Pareys Studentexte 29, Verlag P. Parey, Hamburg u. Berlin, 193 p.
- REYNOLDS et al., 1986: Groundwater Monitoring Review 6, No 1: 84-95.
- RICHARD, F., LUESCHER, P. et STROBEL, T., 1978/81/83: Physikalische Eigenschaften von Böden der Schweiz I, II, III. Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf (Schweiz).
- RICHARD, J.-L., 1961: Les forêts acidophiles du Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse* 38, 164 p.
- RICHARD, J.-L., 1982: La conservation des marais. *Intervalles* 4:5-16.
- RICHARD, J.-L., ROLLIER, M., ANTONIAZZA, M. et ROULLIER, Ch., 1982: Plan de protection des rives naturelles du lac de Neuchâtel. *Schweiz. Z. Forstwes.* 133 (1): 65-72.
- RIEDACKER, A., 1968 a: Méthodes d'estimation de la biomasse d'un arbre. D.E.A. Biol. vég., Faculté d'Orsay, 31 p.
- RIEDACKER, A., 1968 b: Méthodes indirectes d'estimation de la biomasse des arbres et des peuplements forestiers. *Doc. int. Stn. sylvic. prod. C.N.R.F.*
- ROTH, C., 1979: Soziologisch-ökologische Untersuchungen im Grenzbereich *Fagus silvatica* L./*Pinus silvestris* L. in der nördlichen Schweiz. *Veröff. des Geobot. Inst. der ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 66. Heft, 79 p.
- ROUILLER, J., 1981: Analyses des sols - techniques de laboratoire. Centre de Pédol. Biol. C.N.R.S., Note techn. 32 p.
- ROULLIER, Ch., 1980: Etude phytosociologique et dynamique des groupements végétaux de la rive sud du lac de Neuchâtel. Travail de licence, Université de Neuchâtel.
- ROULLIER, 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.
- RUTTER, A.J., 1963: Studies in the water relations of *Pinus silvestris* in plantations conditions. I. Measurements of rainfall and interception. *J. ecol.* 51: 191-203.
- SCHAEFER, 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.
- SCHMID, E., 1936: Die Reliktföhrenwälder der Alpen. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 21, 190 p.
- SEIBERT, P., 1958: Die Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet "Püpflinger Au". Bayerischen Landesstelle für Gewässerkunde, Referat für Landschaftspflege und Vegetationskunde. München.

- SERV. AMENAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE VAUD ET OFFICE DES CONSTRUCTIONS ET DE L'AMENAGEMENT 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, 3
- SMITH, A.J.E., 1980: The Moss Flora of Britain & Ireland. Cambridge University Press, 706 p.
- SOLLBERGER, H., 1974: Le lac de Neuchâtel (Suisse). Thèse, Université de Neuchâtel, 434 p.
- SOLTNER, D., 1978: Les bases de la production végétale, t. I: Le sol, 7ème édition. Coll. Sciences et Techniques agricoles, Angers, 452 p.
- SOMMERHALDER, R.: Natürliche Wälder der Waldföhre (*Pinus silvestris*) in der Schweiz, à paraître.
- STAAR, H. et BERG, B., 1982: Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. II. Journal canadien de botanique, Vol. 60, No 8: 1561-1568.
- TOPP, G.C. et ZEBCHUCK, W., 1978: The determination of soil-water desorption curves for soil cores. Can. J. Soil Sci. 59: 19-26.
- TÜXEN, R., (herausgeben von), 1983: Vaccinio-Piceetea, Erico-Pinetea. Bibliographia Phytosociologica Syntaxonomica, Lieferung 37.
- VAN DER MAAREL, E., 1979: Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. Vegetatio 39-2: 97-114.
- VOGELSANGER, W., 1986: Der Wasserhaushalt eines zweischichtigen Bodenprofils unter Waldbestockung, dargestellt an einer sandigen Parabraunerde über Schotter. Mitt. Eidg. Anstalt forst. Versuchswesen 62(2): 101-327.
- WEDRAGO-DUMAZET, H., 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.
- WILDI, O., 1986: Analyse vegetationskundlicher Daten. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 90, 226 p.
- WILDI, O., 1989: Analysis of the disintegrating group and gradient structure in Swiss riparian forests. Vegetatio 83: 179-186.
- WILDI, O. et ORLOCI, L., 1983: Management and multivariate analysis of vegetation data. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes. Birmensdorf, Ber. 215, 139 p.
- WILDI, O. et ORLOCI, L., 1990: Numerical exploration of community patterns. SSP Academic Publishing bv, The Hague, 124 p.
- WOODWELL, G.M., et WHITTAKER, R.E., 1968: Primary production in terrestrial communities. Amer. Zool., vol. 8, 19-30.
- ZOLLER, H., 1951: Das Pflanzenkleid der Mergelsteilhänge im Weissensteingebiet. Beitrag zur Kenntnis natürlicher Reliktvegetation in der montanen bis subalpinen Stufe des Schweizer Juras. Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich: 67-95 (10 A.).

A N N E X E I.1

Quantification des différents paramètres des cycles biogéochimiques d'après RODIN et BAZILEVICH (1967) in RAPP (1971).

(les valeurs encadrées concernent les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel)

SUBSTANCES ORGANIQUES							ELEMENTS MINERAUX					
Classes	Biomasse t/ha	Production primaire nette (PPN) t/ha	Retombée de litière t/ha	Accroissement annuel t/ha	Horizon hologanique t/ha	Facteur de décomposition %	Minéralomasse kg/ha	Absorption ppn kg/ha	Dans la litière kg/ha	Fixés par l'accroissement annuel kg/ha	Bloqués dans l'horizon hologanique kg/ha	Teneur moyen- ne en éléments minéraux de la litière %
	B	P	L	I	F	D	b	u	r	a	r	A
1	<2,5	<1,0	<1,0	<0,05	<0,1	≈ 2	<50	<50	<50	<1	<50	<1,5
2	2,5-5	1,1-2,5	1,1-2,5	0,06-0,1	0,1-0,5	2-5	51-100	51-100	51-100	1,1-5	50-100	1,6-2,0
3	5,1-12,5	2,6-4,0	2,6-3,5	0,2-1,0	0,6-2,5	5,1-7	101-200	101-150	101-150	6-25	101-200	2,1-2,3
4	12,6-25	4,1-6,0	3,6-4,5	1,1-1,5	2,6-2,5	2,1-10	201-500	151-250	151-225	26-45	201-300	2,6-3,5
5	25,1-50	6,1-8,0	4,6-7,5	1,6-2,5	7,6-12,5	10,1-17,5	501-1000	251-350	226-300	46-80	301-250	3,6-5,0
6	50,1-150	8,1-10,0	7,6-10,0	2,6-3,5	12,6-25,0	17,6-60,0	1001-2000	351-500	301-500	81-125	751-2000	5,1-6,5
7	150,1-300	10,1-15,0	10,1-12,5	3,6-5,0	25,1-40,0	60,1-125,0	3001-3000	501-800	501-700	126-200	2001-5000	6,6-8,0
8	300,1-400	15,1-30,0	12,6-22,5	5,1-6,5	40,1-60,0	125,1-300,0	5001-5000	801-1500	201-1300	201-300	5001-10000	8,1-9,5
9	400,1-500	30,1-50,0	22,6-40,0	6,6-8,0	60,1-100,0	>300,0	5001-10000	1501-5000	1301-1600	301-600	10001-25000	9,6-12,0
10	>500	>50,0	>40,0	>8,0	>100		>10000	>5000	>3600	>600	>25000	>12,0

Classification des cycles biogéochimiques des groupements végétaux de l'hémisphère nord d'après RODIN et BAZILEVICH (1967) in RAPP (1971).

Classes ou types de cycle	Caractéristiques	Type de végétation	Formule
Nitro-boréal	- Nitrique, faible teneur en éléments minéraux, très peu productif.	Toundra	$B_{2-5} L_{1-2} D_{1-4} A_{3-3}$
	- Calco-nitrique, faible teneur en éléments minéraux, peu ou moyennement productif, décomposition lente $N > Ca$	Taïga pinédes sapinières	$B_7 L_5 D_3 A_1$ $B_{6-8} L_{3-5} D_{1-9} A_{1-2}$
	- Calco-nitrique, teneur moyenne en éléments minéraux, moyennement productif, décomposition lente $N > Ca$ (Si, Mg)	Taïga forêts de bouleau	$B_7 L_3 D_3 A_4$
Nitro-désertique	- Calco-nitrique, teneur moyenne en éléments minéraux, très peu productif, décomposition très rapide, $N > Ca$ (Na, Cl)	Désert à ligneux bas	$B_2 L_2 D_{10} A_6$
Nitro-subtropical	- Calco-nitrique, teneur moyenne en éléments minéraux, hautement productif, décomposition rapide $N > Ca$ (Si, Al, Fe)	Forêts subtropicales caducifoliées	$B_9 L_8 D_6 A_4$
Calco-subboréal	- Nitro-calcaïque, teneur moyenne en éléments minéraux, moyennement productif, décomposition retardée $Ca > N$	Chênales Hêtraies	$D_8 L_1 D_6 A_4$ $B_8 L_5 D_6 A_4$
Calco-subtropical	- Silico-calcaïque, teneur moyenne en éléments minéraux, très peu à peu productif, décomposition très rapide, $Ca > Si$ (Al, Fe)	Déserts sub- tropicaux	$B_3 L_{3-3} D_{10} A_2$
Silico-steppique	- Nitro-calcaïque, teneur moyenne en éléments minéraux, peu ou moyennement productif, décomposition très rapide, $Si > N$	Steppes	$B_{3-4} L_{4-7} D_1 A_{3-9}$
Silico-désertique	- Nitro-silicique, teneur moyenne en éléments minéraux, moyennement productif, décomposition très rapide $Si > N$ (Cl, Na)	Désert à ligneux bas et annuelles	$B_3 L_5 D_{10} A_3$
Silico-tropical	- Nitro-silicique, teneur moyenne en éléments minéraux, moyennement productif, décomposition très rapide, $Si > N$ (Fe, Al)	Savanes	$B_{3-4} L_{3-7} D_9 A_9$
	- Nitro-silicique, teneur moyenne en éléments minéraux, très hautement productif, décomposition très rapide, $Si > N$ (Al, Fe, Mn, S)	Forêts équatoriales hygrophiles	$B_{10} L_9 D_9 A_9$
Chlorique	- Chloro-sodique, teneur en éléments minéraux très élevée, très peu productif, décomposition très rapide $Cl > Na$	Solonchak	$B_1 L_1 D_{10} A_{10}$

ANNEXE II

Exemple de succession champ - forêt climacique dans l'est des Etats-Unis
in WOODWELL et WHITTAKER (1968).

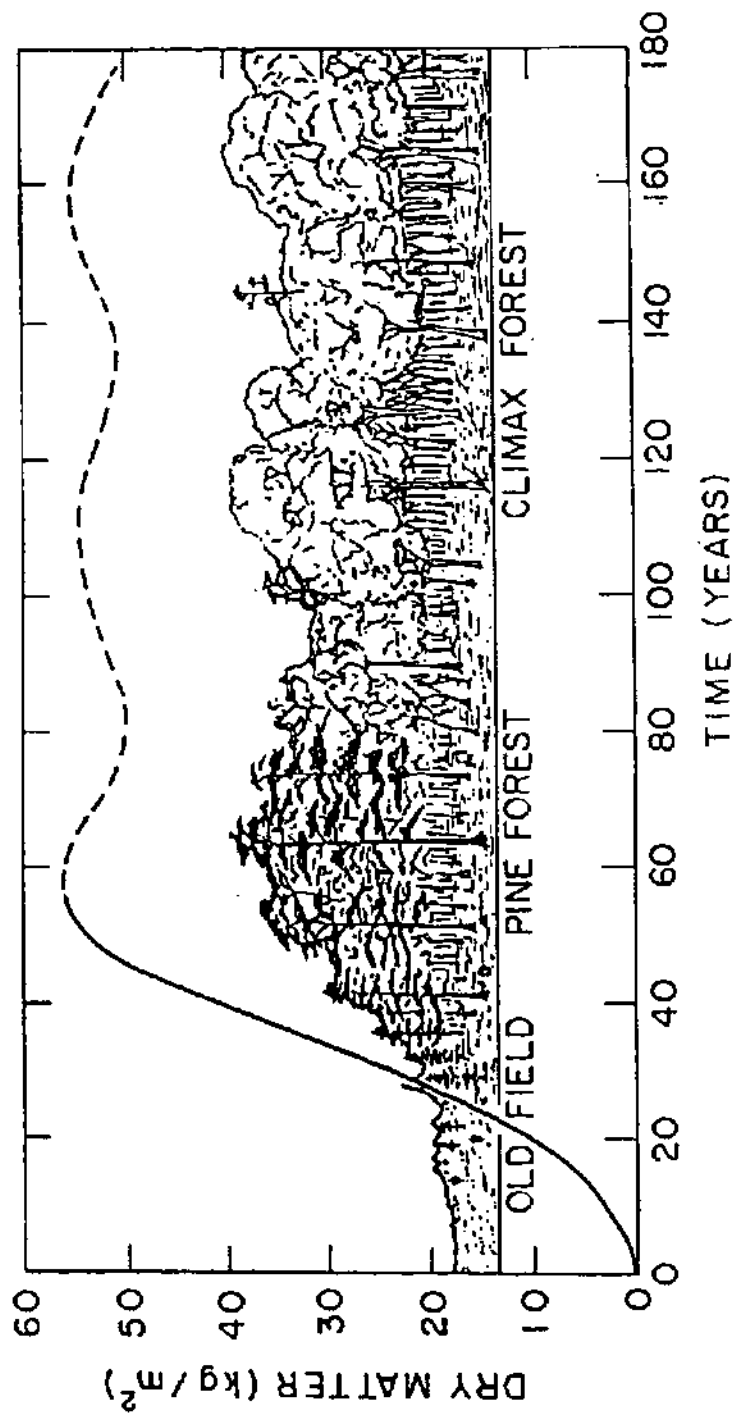


FIGURE 1

FIG. 1. Field-to-forest succession in the eastern United States (Woodwell 1967). Some oscillations in the climax are assumed.

