

**ETUDE DE LA VEGETATION DES PELOUSES ALPINES
AU PARC NATIONAL SUISSE**

THESE

*présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences*

par

PIERRE GALLAND

*Projet soutenu par le Fonds National de la Recherche Scientifique
(Requête No. 3.628-0.75)*

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Etude de la végétation des pelouses alpines

au Parc National Suisse

de Monsieur Pierre Galland

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

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

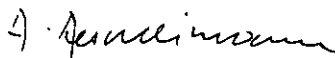
Messieurs J.-L. Richard, C. Favarger,

A. Gigon (Zurich) et H. Zoller (Bâle)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 1er novembre 1982

Le doyen:


A. Aeschlimann

RESUME

Dans le cadre d'un projet de recherches multidisciplinaires sur la biocénose des pelouses alpines, la végétation du Munt la Schera (Parc national suisse) a été étudié du point de vue qualitatif et quantitatif. Parallèlement, des recherches ont été menées pour connaître le rôle des facteurs géologiques, climatiques, pédologiques sur le déterminisme de la végétation.

Le groupe de recherche comprenait un botaniste, quatre zoologues et un pédologue, chargés d'étudier le fonctionnement de l'écosystème et les cycles nutritifs. L'étude de la végétation répondait à deux objectifs principaux:

- Description détaillée des pelouses alpines, définition et hiérarchisation des unités de travail pour le groupe; description des facteurs abiotiques principaux et comparaisons des différents milieux.
- Etude quantitative et qualitative de la production primaire des principaux groupements et comparaisons avec les résultats obtenus à l'étranger dans d'autres écosystèmes de l'étage alpin.

Les résultats permettent de tirer des enseignements sur l'évolution d'un milieu protégé de toute influence humaine (Parc national, sous protection intégrale depuis plus de 50 ans). La mise en commun de toutes les données permettra de mieux connaître le fonctionnement des écosystèmes d'altitude et leur potentiel de développement; elles serviront de base pour des comparaisons lors d'études menées dans d'autres régions des Alpes, dans des milieux plus ou moins fortement influencés par les activités humaines.

1ère partie: Description du milieu et de la végétation

Le Parc national suisse est situé au coeur des Alpes, en Basse-Engadine; il jouit d'un climat continental, à gros écarts de température et à précipitations faibles.

Le Munt la Schera, où s'est déroulée la plus grande partie des recherches, est au centre du Parc et culmine à 2586 m. Ses caractéristiques sont les suivantes:

- forme: cône tronqué avec un plateau sommital accidenté, karstique.
- géologie: couches peu inclinées, essentiellement dolomitiques, coupées de failles déterminant la formation de dolines.
- climat: d'altitude, caractérisé par une période de végétation de 60-80 jours en moyenne. La température connaît des écarts journaliers très importants; des gels se produisent en toute saison.

Végétation

L'étude de la végétation a été faite avant tout à l'aide de la méthode phytosociologique classique; les relevés étaient de surface très restreinte (1 m² au minimum). Vu le peu d'homogénéité de la végétation, des données sur la structure et la physionomie de la végétation ont été ajoutées.

Un traitement des relevés par l'analyse factorielle des correspondances a permis de prendre en considération tous les relevés, sans choix arbitraire et de comprendre l'organisation des différents groupements. Cette analyse a permis de voir la limite inférieure de définition d'un groupement par les relevés de végétation et la nécessité d'autres critères pour les études biocénétiques.

Le Caricetum firmæ a été étudié en détail en raison de son grand développement à l'étage alpin sur roche carbonatée; il a été divisé en deux sous-associations, trois variantes et cinq faciès. Le mode de croissance, la phénologie de principales espèces y ont été étudiées.

A titre de comparaison, des unités voisines ont fait l'objet de recherches: Seslerio- Caricetum sempervirentis, groupement à Nardus stricta et Sieversia montana, groupement à Festuca violacea et Elyna myosuroides, groupements de combes à neige et Nardetum. Des données climatiques et pédologiques ont permis de comparer les stations respectives.

2e partie: Aspect quantitatif de la végétation et analyses chimiques

La végétation et les sols des milieux définis ont été étudiés en détail d'un point de vue quantitatif (phytomasse, biomasse) et qualitatif (analyses chimiques). La végétation et la couche superficielle du sol sur des surfaces réduites (1/4 m²) ont été prélevées; la végétation a été triée, pesée et analysée en laboratoire.

Phytomasse et biomasse

De façon générale les biomasses mesurées sont faibles, à la limite inférieure des valeurs données pour les écosystèmes terrestres. Les rapports phytomasse/biomasse sont élevés, en particulier dans les milieux à sol brut, fortement basique (Caricetum firmæ, Seslerio-Caricetum sempervirentis). Le matériel mort reste longtemps attaché aux plantes (parfois plus de 10 ans). Les comparaisons avec les résultats provenant d'Allemagne et d'Autriche montrent des correspondances étroites malgré des différences de méthode ou de climats.

Ces résultats ont été mis en relation avec des données climatiques et pédologiques; on constate dans plusieurs cas des corrélations remarquables (par ex. Phytomasse/température du sol ou rapport Phytomasse-biomasse/pH du sol).

Analyses chimiques de la végétation

La végétation triée pour les mesures de phytomasse a été minéralisée et analysée. Les résultats concernant la teneur en neuf éléments principaux ont été traités par un programme d'analyse mathématique en composantes principales. On peut en tirer les constatations générales suivantes:

- Les analyses de végétation permettent de distinguer nettement trois groupes principaux: parties vivantes (biomasse), parties mortes (nécromasse) et racines (rhizomasse).
- Les résultats d'une même espèce sont en général bien groupés, ce qui traduit le peu d'influence du milieu (sol) sur la composition chimique.

- Dans les organes jeunes il n'y a pas d'accumulation d'éléments; par contre, on en trouve dans certains organes âgés (troncs de Dryas octopelata par ex.) ou dans les parties mortes (nécromasse).
- Si les variations en fonction du milieu sont faibles dans la biomasse aérienne, elles sont par contre importantes dans la rhizomasse. On constate des rapports spécifiques entre certains éléments dans les racines selon leur provenance (par ex: Ca/N ou Mg/P).
- Les éléments forment 2 groupes distincts: N, P et K s'opposent nettement à tous les autres.

Pédologie

Les sols rencontrés sont de deux types:

- sols AC, bruts, à couche organique très foncée en surface, en contact avec l'horizon C très riche en squelette grossier; pH élevé (sols lithocalciques).
- sols plus évolués, épais, qui se développent dans les combes où sur les replats où s'accumulent les particules fines décarbonatées; ils sont neutres ou faiblement acides (sols bruns).

Eléments échangeables

Dans tous les cas Ca et Mg sont abondants tandis que K et Na sont en concentrations faibles. Il est difficile de mettre en évidence des variations saisonnières pour ces cations. La teneur en cations échangeables dépend peu des ressources du sol; elle est plutôt liée à la qualité de matière organique présente. Le phosphore échangeable varie fortement en cours de saison: il est assez abondant juste après la fonte des neiges, puis diminue très nettement par la suite. L'azote échangeable et présent surtout sous forme NH_4^+ ; la forme NO_3^- est très peu abondante.

Les comparaisons avec les moyennes des sols ne montrent aucune carence nette. Les facteurs limitants sont plutôt l'excès de Ca et surtout de Mg, qui peut se révéler toxique à des concentrations élevées.

Conclusions

De cette étude de la végétation et des sols, ainsi que des premiers résultats faunistiques, nous pouvons tirer les constatations suivantes:

- Le milieu qui paraissait simple au départ, vu ses conditions extrêmes et son isolement, s'est révélé beaucoup plus riche et complexe que prévu.
- La lenteur de croissance et les valeurs faibles de productivité observées ont montré que ce milieu évoluait extrêmement lentement; la végétation actuelle est le résultat d'une croissance de plusieurs siècles. On doit admettre que la colonisation a eu lieu à des périodes climatiquement plus favorables.
- La végétation étudiée n'a pas une production suffisante pour permettre la formation de sols épais, décarbonatés. Dans aucun cas sur roche carbonatée nous n'assistons à la formation d'un sol permettant le développement d'une végétation typiquement acidophile sans une situation géomorphologique particulière.

Le Caricetum firmag a souvent été qualifié d'association pionnière. Or, nous avons pu constater sa remarquable stabilité. Il faudrait plutôt la considérer comme une association vieillissante, éventuellement en régression actuellement.

Les résultats de faunistique ont mis en évidence le caractère âgé de la faune et surtout un déséquilibre des chaînes alimentaires (peu de consommateurs primaires, beaucoup de carnassiers). Cela signifie que le milieu vit en partie grâce à des apports externes de nourriture.

Par conséquent, un milieu ayant subi une dégradation ne peut, dans les conditions actuelles, revenir à son état précédent. La conservation intacte des sols et de la végétation à l'étage alpin est donc capitale.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen einer multidisziplinären Studie über die Biozönose alpiner Rasen wurde die Vegetation des Munt la Schera (Schweizerischer Nationalpark) sowohl qualitativ als auch quantitativ untersucht. Gleichzeitig wurde der Einfluss der klimatischen, geologischen und pedologischen Faktoren auf die Vegetation analysiert.

Die Forschungsgruppe (1 Botaniker, 4 Zoologe und 1 Pedologe) war beauftragt den Stoffkreislauf des Oekosystems zu erfassen.

Mit der Vegetationsuntersuchung wurden hauptsächlich zwei Ziele erreicht:

- Ausführliche Beschreibung der alpinen Rasen; genaue Darstellung und Unterteilung der für die Forschungsgruppe bestimmten Vegetationseinheiten; Beschreibung der wichtigsten abiotischen Faktoren.

- Quantitative und qualitative Untersuchung der Primärproduktion und Vergleich mit ausländischen Resultaten aus anderen alpinen Oekosystemen.

Die Resultate erlauben ein besseres Verständnis der Entwicklung eines von menschlichen Einflüssen unberührten Gebietes (der Nationalpark ist seit mehr als 50 Jahren ein Naturschutzgebiet). Ein Gesamtüberblick aller Arbeiten der Forschungsgruppe wird die alpinen Oekosysteme und deren Entwicklung besser erklären können; die Resultate werden als Modell für weitere Arbeiten in mehr oder weniger von Menschen beeinflussten alpinen Gebieten benützt werden können.

1. Teil: Beschreibung der Vegetation und der Standorte.

Der Nationalpark liegt in den Zentralalpen, im Unterengadin. Das Klima ist kontinental, d.h. grosse Temperaturschwankungen und wenig Niederschläge.

Der Munt la Schera, wo der grösste Teil der Arbeiten durchgeführt wurden liegt mitten im Park und ist 2586 m hoch. Seine Merkmale:

Form: Kegeltumpf mit karstischem Gipfelplateau.

Geologie : wenig geneigte Dolomitschichten.

Klima: alpin, mit einer durchschnittlichen Vegetationsdauer von 60 - 80 Tagen. Die Temperaturschwankungen sind oft sehr stark; Frost ist zu jeder Jahreszeit möglich.

Vegetation

Die Vegetation wurde mit Hilfe der klassischen phytosoziologischen Methoden untersucht; die Fläche der Vegetationsaufnahmen waren klein (mindestens 1 m²).

Dank der Korrespondanz- und Faktorenanalysen konnten alle Aufnahmen in Betracht gezogen werden und somit Vegetationseinheiten beschrieben werden.

Da das Caricetum firmae in der alpinen Zone auf kalkreichen Böden äusserst häufig ist, wurde diese Assoziation genau untersucht und in 2. Unter-Assoziationen, 3 Varianten und 5 Fazies unterteilt. Das Wachstum und die Phenologie der wichtigsten Arten wurde untersucht.

Die benachbarten Rasengesellschaften wurden vergleichend untersucht: Seslerio-Caricetum sempervirentis, Nardus stricta und Sieversia montana Gesellschaft, Festuca violacea und Elyna myosuroides Gesellschaft, Schneetälchen Gesellschaften und Nardetum. Die Standorte jeder Gesellschaft konnten nach klimatischen und pedologischen Daten verglichen werden.

2. Teil: Quantitativer Aspekt der Vegetation und chemische Analysen.

Die Vegetation und die Böden der definierten Einheiten wurden quantitativ (Phytomasse, Biomasse) sowie qualitativ (chemische Analysen) erfasst. Vegetations- und Bodenproben (1/4 m²) wurden entnommen; die Vegetation wurde im Labor sortiert, gewogen und analysiert.

Phytomasse und Biomasse

Im allgemeinen sind die gefundenen Biomassen niedrig

Die Verhältnisse Phytomasse/Biomasse sind hoch, insbesondere für Gesellschaften auf Rohböden mit hohen pH Werten. Abgestorbenes Material bleibt lange an der Pflanze haften (manchmal mehr als 10 Jahre). Vergleiche mit Untersuchungen aus Deutschland und Osterreich zeigen ähnliche Resultate, obschon Klima und Methoden verschieden sind.

Die Resultate wurden mit klimatischen und pedologischen Angaben in Beziehung gebracht; in mehreren Fällen bemerkt man signifikante Korrelationen (z.B. Phytomasse/Bodentemperatur oder Verhältnis Phytomasse-Biomasse/Boden pH).

Chemische Analysen der Vegetation

Die für das Messen der Phytomasse sortierte Vegetation wurde mineralisiert und analysiert. Die Resultate über den Gehalt von 9 Hauptelementen wurden mit Hilfe eines mathematischen Programms verarbeitet. Folgende Feststellungen können gemacht werden:

- Die Vegetation wird in 3 Gruppen unterteilt: lebende Teile (Biomasse), abgestorbene Teile (Nektromasse) und Wurzeln (Rhizomasse).

- Die Resultate innerhalb der gleichen Pflanzenart sind im allgemeinen gruppiert, was auf einen geringen Einfluss des Bodens auf den Chemismus der Pflanze schliessen lässt.
- In den jungen Pflanzenorganen sammeln sich die Grundstoffe nicht an; hingegen in gewissen älteren Teilen, wie z.B. in den Stämmen von Dryas octopetala oder in der Nekromasse, wo man eine Akkumulation der Grundstoffe feststellt.
- Es lassen sich in der oberirdischen Biomasse kaum Unterschiede in der Zusammensetzung der Grundstoffe finden; hingegen sind diese in der Rhizomasse stark. In den Wurzeln werden je nach ihrer Herkunft Spezifische Unterschiede im Verhältnis zwischen gewissen Grundstoffen wie z.B. Ca/N oder Mg/P festgestellt.
- Die Grundstoffe werden in zwei Gruppen geteilt: N, P und K sind allen anderen Grundstoffen gegenübergestellt.

Pedologie

Die untersuchten Böden lassen sich in zwei Gruppen aufteilen:

- Rohböden mit typischem AC Profil. Ein Humusstoffhorizont liegt auf einem Skelettreichen C-Horizont; die pH Werte sind hoch.
- Besser entwickelte und tiefere Böden liegen in Mulden wo sich die entkalkte Feinerde ansammelt; die pH Werte sind neutral bis schwach sauer.

Austauschbare Elemente

In allen Böden ist der Gehalt an Ca und Mg gross, hingegen schwach an K und Na. Jahreszeitliche Variationen dieser Kationengehalte sind schwierig festzustellen. Der Gehalt der austauschbaren Kationen ist mehr oder weniger unabhängig vom Chemismus des Bodens; die Menge an organischer Substanz ist der Hauptfaktor. Mit den Jahreszeiten verändert sich nur der Phosphatgehalt. Anschliessend an die Schneeschmelze ist er am grössten, nachher verringert er sich stark. Der austauschbare Stickstoff ist hauptsächlich als NH_4^+ vorzufinden; NO_3^- ist kaum vorhanden. Vergleiche mit Werten anderer Böden zeigen keinen Kationenmangel; als Grenzfaktoren sind eher der zu hohe Gehalt an Ca und besonders an Mg zu nennen; diese können in zu grosser Menge toxische Auswirkungen haben.

Schlussfolgerung

Aus diesen Vegetations- und Bodenuntersuchungen wie aus den ersten faunistischen Resultaten lässt sich Folgendes schliessen:

- Das Oekosystem, das man zu Beginn als einfach zu definieren glaubte, da es isoliert und extremen Verhältnissen ausgesetzt ist, erwies sich viel komplizierter und reichhaltiger als vorgesehen.
- Das schwache Wachstum so wie die geringe Produktivität lassen auf eine sich extrem langsam entwickelnde Vegetation schliessen. Die heutige Vegetation ist das Resultat einer mehrere Jahrhunderte langen Entwicklung. Die grösste Entwicklungsphase muss während klimatisch günstigeren Zeiten stattgefunden haben.

- Mit der aktuellen Produktion der untersuchten Vegetation kann sich kein tiefer entkalkter Boden formen. Es konnte ausser in besonderen geomorphologischen Situationen auf Karbonatgestein nirgends eine Bodenbildung mit einer typischen azidophilen Vegetation nachgewiesen werden.

Caricetum firmae wurde oft als Pioniergesellschaft erwähnt; wir konnten jedoch eine bemerkenswerte Stabilität dieser Assoziation feststellen. Sie müsste eher als alte, eventuell heute sich rückbildende Gesellschaft betrachtet werden. Die faunistischen Resultate weisen auf eine alte Fauna, sowie auf einen unausgeglichene Charakter der Nahrungskette hin (wenige primär Konsumenten, viele Räuber). Daraus kann man schliessen dass die Biozönose teilweise dank eingeschleppter Nahrung überlebt.

Infolgedessen kann sich unter den heutigen Verhältnissen ein beschädigtes Oekosystem dieser Art nicht mehr erholen. Die Erhaltung des Bodens und der Vegetation in der alpinen Zone ist somit von grundlegender Bedeutung.

SUMMARY

In the frame of a multidisciplinary research project on alpine meadow biocenotics, the vegetation of the Munt la Schera (Swiss National Park) was studied in detail. The determinism of the vegetation was interpreted through geological, climatical and pedological investigations.

The research team composed of one botanist, four zoologists and one pedologist, was aimed to study nutrient relations within the ecosystem.

Study of vegetation was intended to :

- Produce a detailed description of the alpine meadow and recognize work-units for the team, completed with measurements of the main abiotic factors in various habitats.
- Measure of the primary production (biomass, phytomass and chemical analysis) of the main formations in order to compare the results with those of similar studies.

The results will help to draw the outlines of the evolution of an ecosystem held apart from any human influence since more than fifty years.

Part 1 : Locality and vegetation types

The Swiss National Park is situated in the heart of the Central Alps, in Low-Engadin; the climate is distinctly continental. Munt la Schera (2586 m), where most of the research was held, is in the center of the Park; it is characterized by:

- a rounded summit showing strong karstic erosion
- dolomitic layers close to horizontality cut by faults linked to formation of dolines.
- high altitude climate with a short vegetation period (60 - 80 days) and temperature with strong day-night variations; frost can occur all year long.

Vegetation :

Classical phytosociological methods were used; generally very small surfaces being analysed (however never smaller than 1 m²). As the vegetation is strongly heterogeneous, structural and physiognomical data were introduced.

Computer analysis was applied to all vegetational surveys in order to understand the relationships between the various formations.

Being the most widespread association at the alpine level on dolomitic ground, Caricetum firmae was studied in detail. 2 subassociations, 3 variants and 5 facies were described. Growth and phenology of the main species were closely observed. Various meadow types also found in the neighbourhood, were compared according to climatical and pedological factors.

Part 2: Phytomass, production and chemical analysis

Samples containing soil and vegetation were collected from small surfaces (1/4m²); vegetation was sorted out, weighed and analysed.

Phytomass and biomass

Measured biomasses are generally low, being at the lower known limit for terrestrial ecosystems. The phytomass / biomass rate is high, particularly in the Caricetum firmae and Seslerio-Caricetum sempervirentis. Dead standing parts remain very long, sometimes over ten years. All results proved to be very similar to those of earlier studies in Germany and Austria, in spite of differences in methods used and climatical conditions.

Strongly significant correlations with climatical and pedological factors were established, particularly between phytomass and soil temperature or phytomass/ biomass rate and soil acidity.

Chemical analysis of the vegetation

The vegetation collected was mineralized and analysed. Data concerning 9 principal chemical elements were computed, showing that:

- Living part (biomass), dead standing parts (necromass) and roots (rhizomass) must be considered separately.
- For a single species, the chemical composition is fairly constant, which proves an independence towards soil conditions.
- No element accumulation was detected in young parts of plants; on the contrary such accumulation can occur in old parts like the stems of *Dryas octopetala* or in dead structures.
- Strong variations were noted in the rhizomass. Distinctive rates were found in roots of plants growing in various localities (Ca/N or Mg/P rates).
- Elements form two distinct groups, N, P and K being opposed to all others.

Pedology

Two types of soil were encountered:

- superficial soil with typical AC profiles, showing very dark organic matter on the surface covering the very stony C layer; strongly basic reactivity.
- deeper soils which occur in depression or on flat parts where decarbonated particules depose. Such soils are neutral or weakly acid.

Exchangeable elements

In all soils Ca and Mg are abundant, whilst K and N are found at low concentrations. Seasonal variations were not observed. The rate of exchangeable cations does not depend on soil resources, being rather linked to the amount of organic matter. Phosphat varies strongly during summer: it is rather abundant after the snow melts and then diminishes rapidly. Exchangeable nitrogen appears mostly in the form of NH_4^+ the amount of NO_3^- being very little.

No element was shown to miss, limiting factors being rather the excess of Ca and Mg; the latter can be toxic at high concentration level.

Conclusion

In a general way, the following conclusions can be drawn from this study:

- The ecosystem seemed at first simple, owing to extrem abiotic conditions and isolation, but proved to be far more rich and of higher complexity than supposed.
- The low growth-rate and the little productivity observed showed that the ecosystem evolves extremely slowly. The present vegetation being obtained after many centuries, one must admit that the setting of the vegetation took place in more favorable climatical periods.

Vegetation has not sufficient productivity to enable the formation of deep and acid soils. We never observed the formation of a soil permitting the development of a typical acid vegetation without very special geomorphological conditions.

Caricetum firmae was often thought to be a colonizing association. On the contrary we have only been able to prove its remarkable stability. It should then be better to consider it as an old association, possibly in regression.

Faunistical results have shown a well settled fauna and especially unbalanced food chains with few primary consumers and many predators. Consequently the biocenose is supposed to live partly from imports from the outside.

All former results show clearly that within the present conditions a damaged habitat will not be able to recover. For this reason it is of great importance not to destroy any of such alpine vegetation.

TABLE DES MATIERES

Première partie

Description du milieu et de la végétation

<u>Chapitre 1:</u>	INTRODUCTION	1
1.1	La recherche au Parc national suisse	2
1.2	Les recherches en botanique dans les Alpes	3
<u>Chapitre 2:</u>	ETUDE ECOLOGIQUE ET BIOCENOTIQUE D'UNE PRAIRIE ALPINE	4
2.1	Chaîne trophique de la pelouse alpine	5
2.2	Organisation du groupe de travail	9
2.3	Partie botanique du projet	10
<u>Chapitre 3:</u>	DESCRIPTION DU MILIEU	13
3.1	Le Parc national suisse	13
3.2	Le Munt la Schera	17
3.3	Climat régional et local	21
3.4	Végétation du Munt la Schera	36
<u>Chapitre 4:</u>	DESCRIPTION DE LA VEGETATION DES PELOUSES	40
4.1	Etude phytosociologique	42
<u>Chapitre 5:</u>	ECOLOGIE GENERALE DES PELOUSES	61
5.1	Le Caricetum firmæ	61
5.2	Comparaison des pelouses	76

* * * *

Deuxième partie

Aspect quantitatif de la végétation et analyses chimiques

	INTRODUCTION	103
<u>Chapitre 6:</u>	ETUDE QUANTITATIVE DE LA PRODUCTION VEGETALE	105
6.1	Méthode	106
6.2	Phytomasse et biomasse	108
6.3	Phytomasse souterraine	122
6.4	Production végétale	123
6.5	Comparaison avec les résultats d'autres auteurs	125
<u>Chapitre 7:</u>	COMPOSITION CHIMIQUE DES SOLS	127
7.1	Méthodes	128
7.2	Eléments échangeables des sols	130
7.3	Eléments totaux et réserves des sols	135
<u>Chapitre 8:</u>	ANALYSE CHIMIQUE DE LA VEGETATION	138
8.1	Méthodes	138
8.2	<i>Analyse en composantes principales</i>	139
8.3	Composition chimique de la phytomasse	146
8.4	Résumé des principaux résultats	161
8.5	Répartition des éléments majeurs dans l'écosystème	162
<u>Chapitre 9:</u>	CONCLUSION	164

I. INTRODUCTION

Les montagnes et leurs écosystèmes ont, malgré leur éloignement et leur isolement, attiré depuis plusieurs siècles déjà l'attention des hommes de science; et si les ressources naturelles des régions d'altitude n'offrent à ceux qui les exploitent que des rendements restreints, leur surface, tant en Europe que dans les autres continents, est suffisante pour avoir motivé plusieurs générations de chercheurs. Très tôt une exploitation agricole ou sylvicole intensive n'a pas tardé à mettre en évidence la fragilité de tout écosystème face à une intervention humaine. Or si avec l'altitude, les possibilités d'exploitation décroissent rapidement et deviennent d'autant plus difficiles, les atteintes au milieu augmentent en gravité principalement en raison du temps exigé pour leur guérison. Quelques esprits clairvoyants ont, à la fin du siècle passé déjà, pressenti les risques encourus par les milieux même les plus reculés des Alpes; les avertissements qu'ils ont alors lancés ont conduit à des interventions dont on ne peut aujourd'hui que se féliciter. La création du Parc national suisse, au coeur des montagnes de la Basse-Engadine, est certainement une des mesures les plus spectaculaires, mais aussi les plus efficaces, prises dans ce contexte.

Jusqu'au début du XX^e siècle, l'exploitation des Alpes s'est essentiellement manifestée par la coupe rase de très vastes surfaces forestières pour alimenter en énergie les nouvelles industries et afin d'augmenter les surfaces agricoles et pastorales. Or, au cours des dernières décennies, l'introduction de la mécanisation dans des endroits jusqu'alors inaccessibles a modifié fondamentalement les caractères des destructions; dans toutes les régions, aussi reculées soient-elles, les interventions humaines ont rapidement franchi le point de non-retour: les vallées noyées par les lacs de barrage, les imposantes masses de béton implantées sur les alpages seront transmises aux générations futures sans possibilité d'envisager un quelconque retour à la situation primitive. Quant aux conséquences profondes, modification du régime hydrographique, changement du climat, effets de l'érosion, quelles vont-elles être ?

Ces questions ne peuvent rester sans réponse et de nombreuses personnes l'ont compris: de vastes projets de recherches sont lancés par les organismes internationaux (UNESCO, UICN). Le projet MaB (Man and Biosphere) est centré sur l'étude des relations de l'homme avec son environnement naturel; c'est dans ce contexte, pour tenter de répondre à quelques unes de ces questions, qu'a débuté, en 1976, un projet de recherche synécologique sur les pelouses alpines au Parc national suisse.

Il peut parfois paraître dérisoire de consacrer des efforts et des moyens importants à la recherche en zone alpine. Cependant si les ressources de ces régions, rapportées à leur surface, sont relativement faibles, l'étendue des reliefs montagneux est suffisamment importante pour justifier les recherches entreprises. DUVIGNEAUD (1974) estime en effet, que les sols de montagnes constituent le 16,3 % des sols du monde. D'autre part on a estimé qu'environ quatre cent millions d'hommes dépendaient plus ou moins directement des écosystèmes de montagne pour vivre (IVES, 1981); toute dégradation des sols et de la couverture végétale peut avoir des conséquences graves qui sont répercutées parfois à des distances considérables. RIEBEN (1981) a montré quels effets entraînait la déforestation des chaînes himalayennes, cause de graves inondations dans les plaines indiennes distantes de centaines de kilomètres.

1.1. La recherche au Parc national suisse

" Le Parc national est une réserve naturelle dans laquelle la nature est entièrement soustraite à toute action ou influence humaine qui s'exercerait en dehors des buts visés par sa création et dans laquelle l'ensemble des animaux et des plantes est abondamment entièrement à son développement naturel. - Le Parc national est l'objet de recherches scientifiques. "

Art. 2 Arrêté fédéral du 7. 10. 1959

Dès sa création en 1914, le Parc national suisse (PNS) a été l'objet de nombreuses et fructueuses recherches scientifiques dans des domaines variés. Les résultats ont pour la plupart été publiés dans la série "Résultats des recherches scientifiques au PNS"; à l'heure actuelle (1980) elle compte 15 volumes rassemblant 78 travaux. Jusqu'à une époque récente, la plupart des recherches ont été le fait de personnes isolées qui ne leur consacraient que des périodes restreintes, laissées libres par leurs occupations. Le but général de ces travaux consistait à établir un inventaire des mondes animaux, végétaux et minéraux au Parc; ils revêtaient donc avant tout un aspect systématique avec le développement de quelques aspects autécologiques.

Un premier projet de recherches coordonnées en Basse-Engadine et abordant les aspects synécologiques a vu le jour en 1965 et se poursuit encore actuellement (BAER et al., 1968). Il est cependant le fait de chercheurs travaillant chacun dans leur domaine, avec une région précise comme dénominateur commun. C'est sur la base de toutes les expériences précédentes que le Prof. J.-G. BAER, alors président de la commission scientifique du Parc, a entrepris la mise sur pied de projets synécologiques rassemblant des groupes de chercheurs travaillant en étroite collaboration et consacrant tout leur temps à leur travail. Cette dernière condition s'est révélée d'emblée essentielle à assurer une collaboration et une avance rapide de plusieurs travaux menés en parallèle par des chercheurs rattachés à des instituts éloignés et de formation différente.

La conception de ce type de recherche a connu un accueil favorable au sein de la commission scientifique du Parc, dont divers membres ont entrepris l'élaboration de trois projets détaillés. Ceux-ci ont été soumis au Fonds national de la Recherche scientifique qui a accordé les moyens nécessaires à leur réalisation. Ces projets sont les suivants:

Oekologische Waldforschung im Gebiete des Schweizerischen Nationalparkes.
(Prof. LEIBUNDGUT, ETH Zürich)

Angewandte Oekologie und Naturschutz im Unterengadin, Nationalpark und Umgebung. (BLANKENHORN et al., 1979)

Etude écologique et biocénotique d'une prairie alpine. (MATTHEY et al., 1981)

La partie botanique de ce projet fait l'objet du présent travail.

1.2. Les recherches en botanique dans les Alpes

Il est évident qu'il ne s'agit pas ici de passer en revue les centaines de travaux publiés à propos de la flore et de la végétation des chaînes alpiennes. Nous ne présenterons brièvement que les recherches dont l'orientation est semblable à celle de notre projet et qui ont souvent été utilisées lors de la définition des objectifs ou comme points de comparaison. On peut les diviser en deux groupes principaux: les recherches de base sur la flore et la végétation du Parc et des Alpes rhétiques, et les recherches plus récentes portant sur l'écologie des pelouses alpines et des toundras arctiques qui leur sont fréquemment associées.

1.2.1. Recherches au Parc national suisse

La création d'un Parc national en Basse-Engadine n'était pas le fruit d'un hasard; elle répondait avant tout aux critères de l'intérêt scientifique qu'offrait cette splendide région et de la nécessité de conserver une zone témoin, soustraite à toute influence humaine. Le Parc a constitué un point de cristallisation pour les efforts de nombreux scientifiques. Les travaux de synthèse suivants ont permis de définir le cadre de notre programme et ses orientations de base, puis ont guidé les recherches dans le terrain:

En floristique les importantes récoltes et déterminations faites par plusieurs générations de botanistes ont été revues et complétées par ZOLLER dans sa "Flore du Parc national et des régions avoisinantes" (1964).

Les travaux phytosociologiques de BRAUN-BLANQUET au Parc (1926, 1954) et dans toutes les Alpes rhétiques (1948-50) présentent le recensement complet des communautés végétales; l'intérêt de ces travaux n'est de loin pas limité aux montagnes de Suisse orientale mais permet de situer les groupements dans un contexte beaucoup plus vaste. Cet auteur a pu en outre s'assurer la collaboration de spécialistes, notamment des pédologues, lui permettant d'envisager l'étude de la végétation et des sols dans un cadre dynamique (BRAUN-BLANQUET et al., 1954).

CAMPELL et TREPP (1968) ont dressé la Carte de la végétation du Parc à l'échelle 1: 10'000.

Enfin deux auteurs se sont attaqués à des problèmes précis d'évolution de la végétation et des sols. ZUBER (1968) s'est intéressé aux phénomènes de solifluxion par l'étude détaillée des pelouses en guirlandes de l'étage alpin. STUSSI (1970) a pour sa part suivi l'évolution des pâturages abandonnés à la suite de la création du Parc, à l'étage sub-alpin.

1.2.2. Recherches en écologie alpine

Les recherches intensives sur la végétation des Alpes ont conduit à l'établissement d'une systématique phytosociologique complète. Bien que souvent remise en question sur des points de détail, elle est suffisamment précise pour permettre le départ d'études écologiques approfondies sur le déterminisme de la végétation et sur le fonctionnement des écosystèmes qu'elle définit.

En Suisse, les travaux de GIGON (1971) et de son équipe au-dessus de Davos ont porté sur la comparaison des conditions de croissance de divers types de pelouses. Les chercheurs de Birmensdorf (Institut fédéral de recherches forestières) ont entrepris des recherches de longue haleine sur la croissance des arbres à la limite supérieure de la forêt (SCHOENENBERGER 1975, TURNER 1975). A l'étranger, nous nous sommes intéressé avant tout aux travaux des équipes autrichiennes et allemandes. La proximité géographique, la similitude de la végétation et l'utilisation de méthodes semblables nous ont conduit à ce choix.

REHDER (1970, 1976 a et b) et ses collaborateurs (REHDER et SCHAFER, 1978, GOKCEOGLU et REHDER, 1977) ont déterminé la phytomasse et la productivité de pelouses à différentes altitudes et ont fourni de nombreux renseignements sur le turnover des éléments nutritifs. En Autriche l'équipe groupée autour de CERNUSCA a publié de nombreux articles et deux ouvrages rassemblant les données très vastes issues des études au Gross Glockner (1977) et à Bad Gastein (1978). Les articles les plus intéressants pour nous sont ceux de KLUG- PUMPEL (1977, 1978); ils traitent de la biomasse et de la structure de la végétation à haute altitude. Enfin GRABHERR et al. (1978) ont comparé leurs mesures effectuées dans le Tyrol avec ceux d'autres auteurs, en Europe et aux USA.

En Europe, il faut encore citer les travaux de l'école de Grenoble dans le Parc de la Vanoise (GENSAC 1977), la cartographie écologique de nombreuses régions des Alpes (OZENDA 1963 et suiv., 1972; PITSCHMANN et al 1970 - 1980; WAGNER 1965), les recherches effectuées dans les Pyrénées (LABROUE 1976) et finalement le très vaste projet sur les écosystèmes de la toundra en Fennoscandie (WIELGOLASKI 1975).

C'est dans le cadre de cet effort international de recherches que notre projet devait prendre place. Les contacts noués avec d'autres groupes ont permis une fructueuse collaboration, notamment par l'utilisation de méthodes identiques, condition indispensable à une comparaison valable des résultats.

2. ETUDE ECOLOGIQUE ET BIOCENOTIQUE D'UNE PRAIRIE ALPINE

Les organisations internationales ayant fixé le cadre général dans lequel devaient s'inscrire les recherches, des projets ont vu le jour dans tous les pays alpins. Les chercheurs suisses ont entrepris la réalisation de projets qui, tout en cherchant à compléter ceux de l'étranger, gardaient leur originalité, répondant aux conditions et aux besoins offerts par notre pays. On ne peut ignorer, même pour la recherche, quelques siècles de tradition fédéraliste.

Le choix du Parc national comme cadre pour ce projet ne s'est pas fait par hasard, loin de là. Au fur et à mesure de l'avance des études sur l'impact de l'homme face à la nature, les responsables de la recherche au Parc ont réalisé qu'ils disposaient là d'un capital précieux à exploiter: une surface intacte, livrée à elle-même depuis plus de 50 ans. Lorsqu'on désire connaître les atteintes subies par un écosystème à la suite d'un accident, naturel ou artificiel, et mesurer leur ampleur, il est en général nécessaire de procéder à des comparaisons. Avec l'altitude, la lenteur de l'évolution naturelle, et par

conséquent la cicatrization des plaies est démultipliée. Une étude sur place, même portant sur plusieurs années, n'offre que des résultats partiels. Une comparaison avec un milieu semblable qui n'a, lui, pas été touché, permet de combler bien des lacunes. C'est également là que des recherches de base sur le fonctionnement d'une biocénose en état d'équilibre ont le plus de chance d'offrir des résultats significatifs.

Le Parc national suisse n'est pas seulement une zone favorable, elle est la seule zone en Europe occidentale qui soit sous protection totale; on est cependant obligé de constater que 50 ans de protection ne suffisent pas, hélas, à effacer toute trace d'activité humaine. Les prairies de l'étage alpin, plus communément nommées pelouses ou gazons alpins, constituent les milieux les moins touchés par les activités humaines, en raison de leur faible productivité, des rigueurs du climat et de leur éloignement. Une équipe se penchant vers les problèmes des forêts subalpines, il était naturel d'orienter une partie des recherches vers l'étude de la pelouse typique sur roche dolomitique, le *Caricetum firmæ* (KERNER) Br.-Bl. Ce type de pelouse se développe le mieux entre 2300 et 2600 m d'altitude; elle est ainsi nettement isolée de la forêt et paraît constituer, à première vue tout au moins, un écosystème relativement fermé et peu sujet à des échanges. L'étude des chaînes trophiques à l'intérieur d'un tel écosystème et la dynamique des peuplements animaux et végétaux offrent un intérêt évident pour une comparaison ultérieure avec des milieux non protégés et soumis à l'activité humaine. C'est autour de ces points essentiels, en vue de connaître le fonctionnement d'un écosystème livré à lui-même et en conditions extrêmes, que se sont concentrés les efforts du groupe de recherche.

2.1 Chaîne trophique de la pelouse alpine

L'écosystème formé par l'ensemble de la pelouse de l'étage alpin correspond, avec peut-être quelques simplifications, à ceux décrits pour les prairies de basse altitude; il peut être schématisé de la façon suivante (Fig. 1):

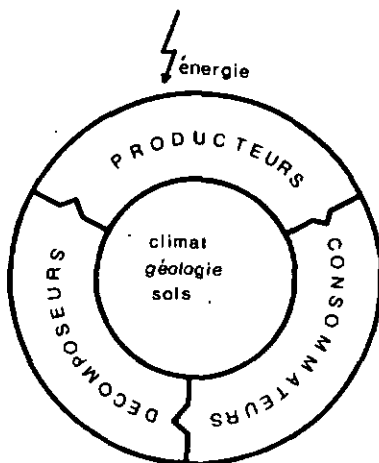


Fig. 1 : Schéma général du fonctionnement d'un écosystème

TABLEAU 1

Classification des organismes présents dans l'écosystème en fonction de leur taille (d'après DETHIER et al., 1979).

<u>Catégorie</u>	<u>Taille</u>	<u>Groupes d'organismes</u>
A { Microflore Microfaune	0,2 mm	Bactéries, Champignons Protozoaires, Nématodes
B Mésafaune	0,2 - 4 mm	Microarthropodes: Acariens, Collemboles; Quelques groupes d'Insectes supérieurs
C Macrofaune	4 - 80 mm	Macroarthropodes: Insectes supérieurs; Myriapodes, Isopodes, Vers.
D Mégafaune	80 mm - 1.6 m	Rongeurs, Insectivores; Oiseaux, Ruminants: de passage seulement.

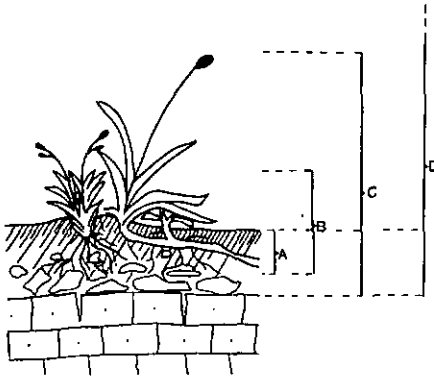
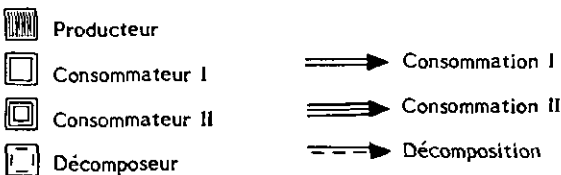
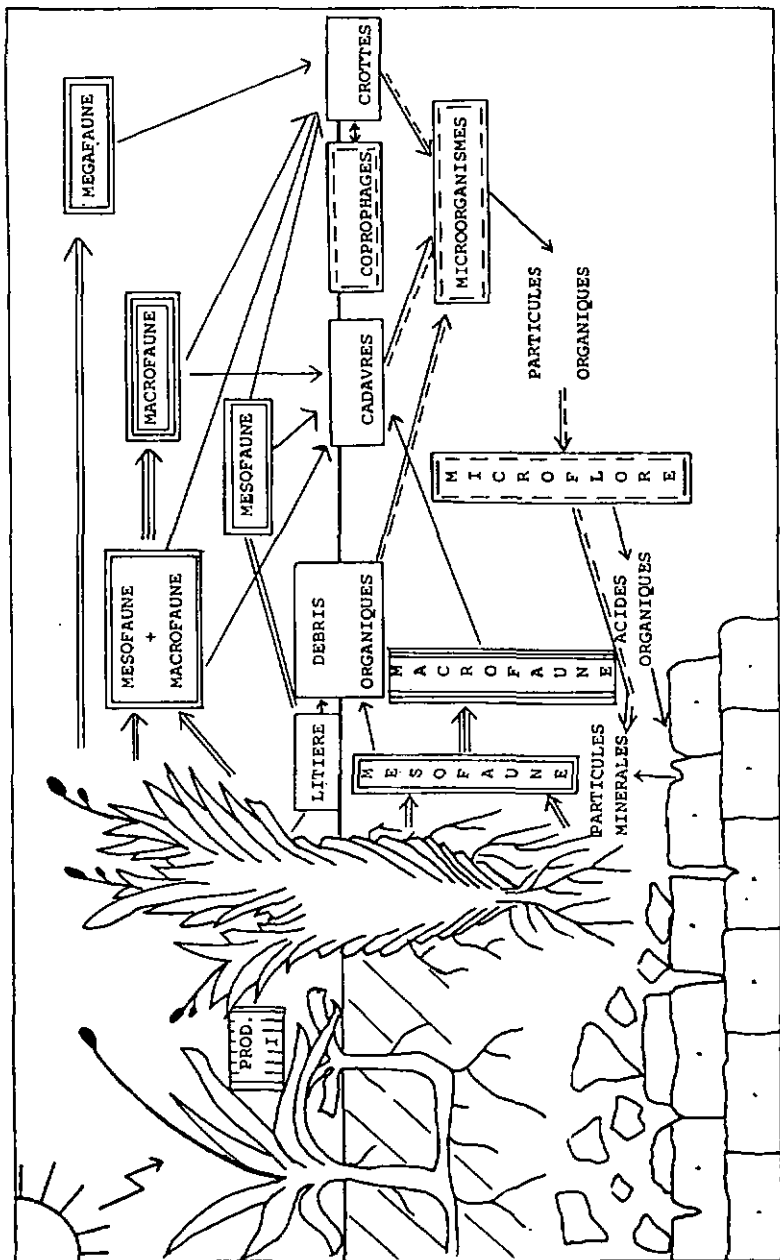


Fig. 2 : Localisation des organismes. (Catégories : voir tableau 1)

Fig. 3 : Schéma simplifié du réseau trophique de la pelouse alpine. >>>





Classiquement les constituants de la biocénose d'un tel écosystème sont classés selon le niveau qu'ils occupent dans la chaîne trophique: production primaire, consommation primaire et secondaire, décomposition. Le flux d'énergie fourni par le soleil sous forme de chaleur et de lumière est utilisé le long de la chaîne par les différents groupes d'organismes, avec des pertes dues principalement à la respiration et aux exports vers d'autres écosystèmes.

En milieu terrestre la production primaire est le fait surtout des végétaux supérieurs (cormophytes); les algues peuvent cependant jouer un rôle réduit, soit dans le sol, soit sous forme symbiotique (lichens). Le nombre d'espèces rencontrées à ce niveau dans un écosystème de prairie au sens large ne dépasse pas une centaine; à l'étage alpin il se réduit notablement. Lorsqu'on atteint le niveau des consommateurs, la diversité des organismes augmente considérablement. De plus le rôle joué par des espèces différentes n'est que rarement relié à l'appartenance à un groupe systématique; les espèces d'une même famille peuvent avoir un régime alimentaire complètement différent. Il en va de même pour les prédateurs et les parasites. La décomposition est assurée essentiellement par les microorganismes, bactéries et champignons; cependant ces microorganismes ne peuvent travailler efficacement que grâce à un découpage préalable par les consommateurs et surtout par les détritivores.

Le Tab. 1 présente une classification des organismes rencontrés à tous les niveaux trophiques d'une pelouse alpine en fonction de leur taille; une coupe schématique (Fig. 2) permet de situer l'habitat et le lieu d'activité principale de chaque groupe.

Les conditions climatiques présentes à l'étage alpin limitent fortement le nombre des espèces capables d'y vivre, et ce à tous les niveaux de la chaîne trophique. On pouvait donc s'attendre à rencontrer un écosystème relativement simple au sein duquel les échanges étaient réduits et simplifiés au maximum. Or ce milieu, malgré l'absence d'espèces de grandes tailles, s'est révélé d'une richesse considérable: le nombre d'espèces de microarthropodes, par exemple, est de l'ordre de celui d'une prairie de plaine ou d'une forêt. Par conséquent les relations nutritionnelles entre les organismes constituant la biocénose sont extrêmement complexes. Nous avons essayé de représenter schématiquement, aussi bien que le permettent nos connaissances actuelles de ce milieu, les principales chaînes constituant le réseau trophique et leur localisation (Fig. 3). Les travaux en cours cherchent à préciser les espèces ou groupes d'organismes responsables de chaque étape et à quantifier les relations énergétiques à tous les niveaux.

On sait que le rôle de la pédofaune, de la macro et de la mésofaune est d'une importance capitale pour permettre le bouclage des cycles nutritifs et par là même, la survie d'une biocénose. La chaîne de décomposition, responsable du recyclage des éléments nutritifs, ne peut en effet fonctionner efficacement que grâce à une préparation adéquate des déchets par un découpage et un broyage systématique des débris végétaux et des restes d'animaux; alors seulement les bactéries et les champignons pourront minéraliser efficacement les particules organiques, assurant ainsi la nutrition des végétaux. L'étude systématique et écologique des arthropodes, et surtout des microarthropodes, dans une pelouse alpine constituait une approche originale du fonctionnement de cet écosystème. La complexité du problème est telle qu'elle nécessitait la mise en place d'une équipe de chercheurs; ceux-ci devaient au départ se partager l'étude des arthropodes en fonction de leur rôle et de leur position systématique.

Cependant l'étude complète des cycles nutritifs impliquait la connaissance des autres niveaux, de la production primaire surtout, ainsi que l'étude des facteurs abiotiques qui permettent de définir les conditions dans lesquelles se déroulent les activités de chacun des groupes. Il est évident que de nombreux domaines importants sont complètement négligés; on ne peut que souhaiter que des problèmes comme la microbiologie des sols, qui n'a pu être envisagée faute de moyens dans la première phase du projet, puissent être étudiés par la suite.

2.2. Organisation du groupe de travail

Le projet de recherche initial mis au point par les professeurs W. MATTHEY et H. ZOLLER rassemblait 5 chercheurs travaillant à plein temps pour une durée de 3 à 4 ans. Au fur et à mesure des travaux des études de détail sont venues se greffer sur cette base; les résultats obtenus ont en outre permis la mise en route d'une seconde phase des recherches, les connaissances acquises permettant de dégager quelques points importants et de les traiter avec un maximum d'efficacité. L'équipe de départ est composée de 4 spécialistes des arthropodes (deux entomologistes et deux acarologues) et d'un botaniste. Les tâches ont été réparties de la façon suivante:

La faune de microarthropodes du sol est importante non seulement par le rôle qu'elle joue mais aussi par la quantité d'organismes dont elle est composée; à titre d'exemple quelques résultats obtenus lors des premières extractions figurent au Tab. 2. Trois chercheurs se sont attaqués aux groupes systématiques les plus importants.

TABLEAU 2

Nombre d'individus présents par m² dans divers types de végétation.
Moyennes de 12 échantillons prélevés le 14 juillet 1977 (A) et le 14 décembre 1977 (B).
(D'après DETHIER et al., 1979).

*Végétation	Collemboles	Acaréens	Biomasse Coll. + Acar.	Araignées	Autres insectes (larves + imagos)	Vers
Sesl. coerul.	33'000	64'000	61.0 g	100	610	180
Carex firma	43'000	34'000	48.4	100	335	300
Dryas octop.	25'000	30'000	34.6	35	300	300
Humus	33'000	10'000	27.0	-	100	250
Sol nu	2'000	9'500	7.2	-	100	180
Sesl. coerul.	274'000	112'000	242.8 g	70	575	100
Carex firma	178'000	98'000	173.6	140	70	-
Dryas octop.	17'000	38'000	34.6	-	180	-

*Prélèvements effectués dans une touffe de chaque espèce.

- Les collemboles ont été étudiés par le Dr. Ch. LIENHARD (Zürich)
- Les acariens oribates ont été traités par N. ROHRER (Bâle)
- Les acariens prostigmatés ont été étudiés par Th. SCHIESS (Bâle)

Les macroarthropodes présents dans le sol, à sa surface et dans la strate herbacée, sont moins abondants mais beaucoup plus diversifiés; leur répartition et leur biologie ont été traités en détail par M. DETHIER (Lausanne).

Enfin, le botaniste s'est attaqué à l'étude de la production primaire, tant d'un point de vue qualitatif que quantitatif, et à celle de quelques facteurs abiotiques importants; cette partie des chaînes alimentaires est le sujet du présent travail.

Les études complémentaires, entreprises ultérieurement, portent essentiellement sur l'écologie de groupes d'organismes particulièrement intéressants: larves d'insectes supérieurs, acariens oribates, coléoptères coprophages, araignées, vers de terre.

Pour terminer il faut encore citer l'étude des caractères physiques des sols et de leur teneur en eau, entreprise par M. FRIES (Zürich); ce travail est particulièrement important pour toutes les recherches sur l'autécologie des divers organismes.

2.3. Partie botanique du projet

2.3.1. Buts du travail

Un travail d'équipe tel qu'il a vu le jour au Parc national était, au départ, particulièrement enthousiasmant. Cependant l'ampleur des problèmes à traiter est rapidement apparue et a imposé certains choix pas toujours faciles, les données utiles aux autres membres de l'équipe prenant la priorité au dépens de problèmes plus spécifiques, souvent fort intéressants, mais secondaires dans le cadre général du projet.

L'ordre chronologique des travaux a particulièrement été bouleversé par rapport aux études classiques de végétation; il a fallu en effet définir dès le départ des unités de travail sur la base des données existantes et d'observations sommaires sur le terrain; ce n'est qu'ultérieurement qu'une étude approfondie a pu être entreprise. D'autre part, la brièveté de la période de végétation a parfois contraint à des choix prématurés, pas toujours très heureux, sans possibilité de corrections par la suite.

Le travail du botaniste a porté dans deux directions principales assez nettement distinctes au départ:

- a) Définition et description des milieux de pelouses alpines, sur la base de l'étude des communautés végétales, des sols et des facteurs de l'environnement. Ceci devait permettre à chacun de savoir le plus exactement possible dans quel milieu il travaillait, de coordonner les résultats et de disposer d'une base solide pour comparer les résultats avec ceux d'autres personnes.
- b) Etude de la production primaire du point de vue qualitatif et quantitatif, par des mesures sur le terrain, des prélèvements et des analyses chimiques.

Les résultats obtenus par ces deux voies, une fois mis en commun et complétés par ceux des autres chercheurs du groupe, permettent d'approcher le déroulement des principaux cycles et de nous renseigner sur l'évolution d'un milieu de l'étage alpin à l'abri des influences humaines.

2.3.2 Déroulement du travail

La durée limitée du projet, ajoutée à la brièveté de la période de végétation, ont contraint à mener plusieurs opérations de front, en essayant d'utiliser aussi efficacement que possible le matériel prélevé; le travail était divisé en trois phases successives:

a) Travail de terrain

Le travail au Parc national offre, nous l'avons vu, un certain nombre d'avantages; par contre, du point de vue purement pratique, il présente plusieurs inconvénients importants: éloignement, difficultés d'accès, absence de tout équipement sur place. Le Munt la Schera aux alentours duquel se sont concentrés presque tous les travaux, culmine à plus de 2500 m d'altitude et son accès nécessite près de deux heures de marche (carte, Fig. 8, p. 19). Par conséquent le travail de terrain s'est limité strictement aux manipulations essentielles, observations, mesures ponctuelles et surtout prélèvement d'échantillons de sol et de végétation.

b) Examen et traitement des échantillons sur place

Certaines mesures et opérations préparatoires en vue des analyses doivent être faites sans délai; il s'agit essentiellement de bloquer les phénomènes biologiques susceptibles de transformer le matériel prélevé et de rendre possible le transport et la conservation des échantillons. Le laboratoire d'Il Fuorn nous offrait l'équipement nécessaire, tel que balance, loupes, armoire frigorifique, congélateur et étuve. Les éléments labiles y étaient extraits, les sols séchés et la végétation congelée; les mesures telle que le pH ou le contenu en eau des sols étaient effectuées immédiatement.

c) Travail de laboratoire

Le matériel stocké était transporté ensuite au Laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel où étaient faites les nombreuses mesures et analyses chimiques. Certaines analyses nécessitant un appareillage particulier ont été effectuées dans les laboratoires de l'Institut de géologie de Neuchâtel et de l'EPFL à Ecublens. Les résultats ont ensuite été traités, partiellement, à l'aide de l'ordinateur du Centre de calcul de l'Université de Neuchâtel.

2.3.3. Méthodes

Les techniques détaillées et l'appareillage utilisé seront décrits au début de chaque chapitre. Nous présentons ici la démarche générale suivie en vue de répondre aux buts définis précédemment. La plupart des techniques utilisées sont des techniques classiques; elles ont souvent subi quelques modifications et adaptations pour répondre aux conditions de travail particulières.

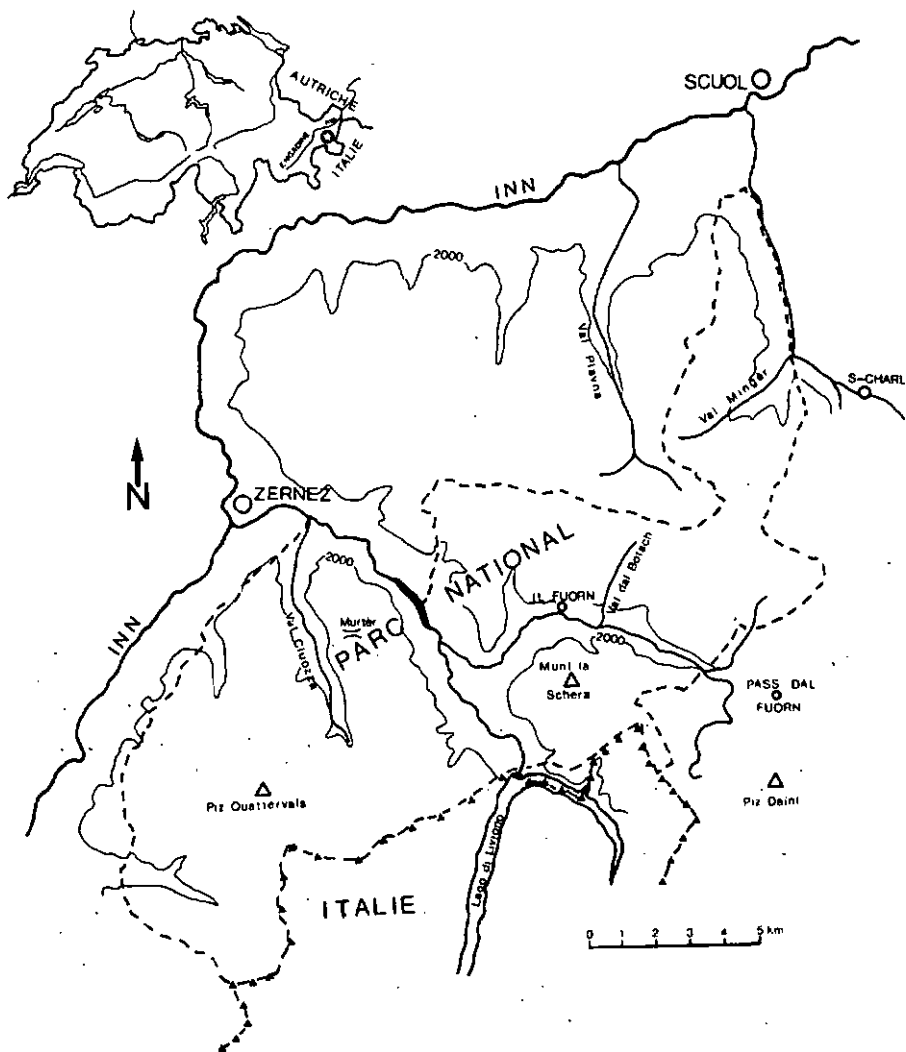


Fig. 4 : Carte du Parc national et des régions avoisinantes.

3. DESCRIPTION DU MILIEU

3.1 Le Parc national suisse

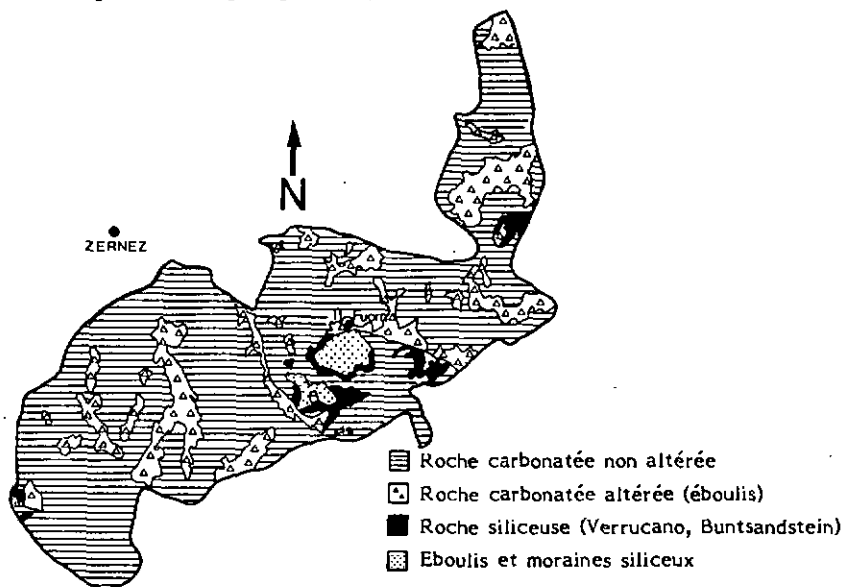
Situé à l'extrémité E du pays, il couvre une surface de 17'000 ha, à cheval entre la Basse-Engadine et le val Mustair, non loin de l'Autriche; il est bordé par l'Italie au Sud et à l'Est. (Fig. 4) Les vallées les plus basses atteignent l'altitude de 1500 m, tandis que le sommet le plus haut, le Piz Quattervals, culmine à 3164 m. Le Parc s'étend donc sur les étages subalpin et alpin, la limite supérieure de la forêt dépassant l'altitude de 2300 m. La zone alpine occupe un peu plus de la moitié de la surface, soit environ 10'000 ha, tandis que la forêt recouvre quelque 5'000 ha.

Une description très complète du Parc national suisse a été publiée en 1966 par la "Commission d'étude scientifique au Parc national suisse" (abrégé ci-dessous par le sigle C.S.P.N.). Nous avons noté quelques éléments importants pour la suite du travail, qui seront repris et développés par la suite en relation avec nos propres observations.

3.1.1 Géologie - hydrologie

Le Parc ne constitue pas une unité géologique distincte; il fait partie des Dolomites de l'Engadine, groupe de montagnes sises entre la vallée de l'Inn et le massif de l'Ortler. Ces montagnes sont constituées essentiellement par l'unité de la Silvretta, comprenant une épaisse couche de sédiments carbonatée reposant sur un socle cristallin avec, entre deux, des intercalations de grès plus ou moins riches en carbonates. Comme le montre la carte simplifiée (Fig. 5), les affleurements de roches cristallines sont extrêmement limités dans le Parc lui-même.

Fig. 5 : Carte géologique simplifiée du Parc national (C.S.P.N., 1966)



L'Engadine occupe une position centrale par rapport à la chaîne alpine (HESS et al., 1976); les précipitations sont réduites et l'absence de hauts sommets interdit la formation de glaciers à l'heure actuelle. Les cours d'eau permanents sont limités aux fonds de vallées, et presque toujours au-dessous de la limite de la forêt. La pauvreté du Parc en cours d'eau et zones humides lui imprime un caractère de sécheresse relative qui se traduit par une végétation particulière et la présence générale de sols superficiels; l'extension remarquable des forêts de pins et la présence de vastes surfaces dénudées à l'étage alpin en sont les témoins.

3.1.2. Climat

Le climat général est de type continental, tel qu'il apparaît dans la plupart des grandes vallées internes des Alpes: précipitations modestes et écarts de température importants. Dans le système de WALTER et LIETH (1960) le climat de la Basse-Engadine et du Val Müstair appartient au type VI (X); il est comparable à celui du Queyras, de Briançon, du Valais, du Tyrol, etc; lorsqu'on s'élève en altitude, on passe au type VIII (X): stations de St. Moritz (1820 m) et de S-carl (1810 m), puis au type IX (X): Buffalora (1968 m) et Berninapass (2240 m).

WALTER et LIETH (1960) définissent les catégories de la façon suivante:

VI	climat humide avec saison froide
VIII	climat boréal
IX	climat arctique
(X)	région montagneuse dans les précédentes.

Les précipitations moyennes calculées pour l'ensemble du Parc sont de 1142 mm par an (C.S.P.N., 1966). La durée moyenne de la couverture neigeuse à Bever (1712 m) est de 161 jours; étant donné l'altitude de cette station on peut considérer cette valeur comme un minimum pour le Parc.

Des stations météorologiques du réseau suisse fonctionnent dans la région depuis de nombreuses années. Malheureusement aucune d'entre elles n'est située à haute altitude à l'intérieur du Parc.

Les 3 stations les plus significatives pour nous sont celles de Scuol (1253 m, Basse-Engadine), Sta. Maria (1411 m, Val Müstair) et Buffalora (1968 m, Ofenpass); c'est cette dernière qui nous a fourni, du fait de sa situation et de son altitude, les résultats les plus directement intéressants (cf. cartes, Fig. 5 et 8).

Les relevés complets des observations effectuées à ces stations sont publiés chaque année par la Centrale météorologique suisse (Zürich) dans ses Annales. De 1959 à 1980 ont paru des volumes spéciaux résumant 50 années d'observations en Suisse. De ces volumes nous avons tiré les moyennes de températures et de précipitations permettant de construire le diagramme ombrothermique de Buffalora, ainsi que quelques valeurs caractéristiques importantes (Fig. 6).

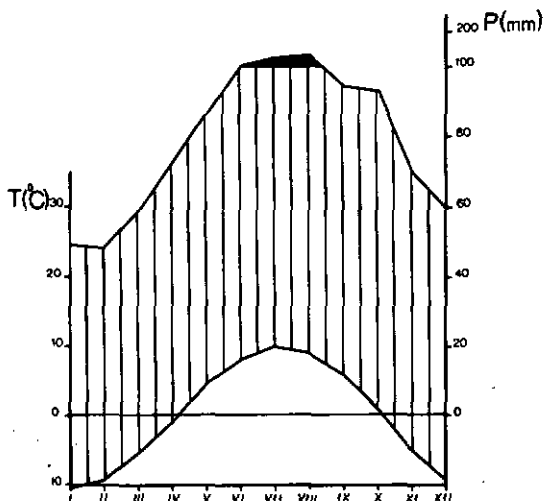


Fig. 6 : Diagramme ombrothermique de Buffalora (1968 m) et valeurs climatiques importantes calculées sur la période 1901-1940 (Ann. Centr. Suisse de Météorologie).

Température moyenne annuelle:	-0,2°C
Précipitations moyennes annuelles:	974 mm
Nombre de jours à T min. < 0°C :	234 j.
Nombre de jours à T max. > 0°C :	70 j.
Température minimale absolue :	-31,5°C

3.1.3. Végétation du Parc

La végétation du Parc est fortement influencée par la nature du sous-sol et le climat continental. A l'étage subalpin le Pin de montagne est largement dominant; les feuillus sont pratiquement absents et les autres conifères, Epicéa et Arole, ne réussissent à prospérer que sur les versants nord-est à nord-ouest où une humidité suffisante peut se maintenir. L'étage subalpin est généralement divisé en subalpin inférieur (1500-1900 m env.) et subalpin supérieur (1900 - 2200 m env.):

L'étage alpin inférieur commence à la limite de la forêt, soit vers 2200 à 2300 m, et se termine vers 2500 m; il est colonisé avant tout par les pelouses de l'alliance du Seslerion qui, bien que généralement ouvertes, présentent un taux de recouvrement moyen supérieur à 50 %. Au-dessus les gazons diminuent rapidement pour faire place à des associations spécialisées, en général à faible recouvrement et à étendue limitée.

La limite supérieure de l'étage alpin est difficile à estimer au Parc, l'absence de hauts sommets interdisant la formation de névés ou de glaciers. Selon BRAUN-BLANQUET (1958) elle est comprise entre 2800 et 3000 m, ce qui n'empêche pas la végétation phanérogamique de grimper encore nettement plus haut (ZOLLER 1966). Le Tab. 3 résume les principales associations de l'étage alpin présentes au Parc. Bon nombre d'entre elles sont des associations spécialisées, qui peuvent avoir une amplitude altitudinale considérable. Nous les avons classées selon l'ordre adopté pour la carte de la végétation du Parc (CAMPELL et TREPP, 1968).

TABLEAU 3

Associations de l'étage alpin inférieur du Parc
d'après CAMPELL et TREPP (1968)

Caricetum firmae Seslerio-Caricetum sempervirentis	} Seslerion	Pelouses alpines sur sol carbonaté
Elynetum	Oxytropo-Elynion	Pelouses neutrophiles, ventées
Nardetum alpigenum	Nardion strictae	Pelouses piétinées sur sol acide
Festucetum Halleri Caricetum curvulae	} Caricion curvulae	Pelouses alpines sur sol acide
Arabidetum coeruleae Salicetum retuso-reticulatae	} Arabidion coeruleae	Combes à neige sur sol carbonaté
Salicetum herbaceae	Salicion herbaceae	Combes à neige sur sol neutre ou acide
Thlaspietum rotundifolii Leontodontetum montani	} Thlaspion rotundifolii	Eboulis sur calcaire et dolomie

Il est possible de résumer les conditions générales du Parc de la façon suivante: substrat essentiellement dolomitique, sols superficiels et filtrants; climat continental, sec et à forts écarts de température; absence presque totale de milieux humides permanents. Pour la végétation, ces conditions se traduisent par l'abondance relative d'espèces du Sud des Alpes (ZOLLER 1966) et par des limites altitudinales particulièrement élevées pour les étages de végétation; les groupements préférant les milieux acides sont fort mal développés ou tout au moins très peu abondants.

3.1.4. Activités humaines

Bien que mis à l'abri de toute activité humaine dès sa fondation, le Parc national garde malgré tout les marques de plusieurs siècles d'exploitation sylvicole et pastorale. Au Moyen-âge les forêts ont servi à alimenter les fours qui jalonnaient la route de l'Ofenpass et qui lui ont donné ce nom. Les troupeaux utilisaient des pâturages gagnés sur la forêt qui sont encore bien visibles actuellement (Il Fuorn, Alp la Schera, Grimmels, etc.). A l'heure actuelle seul l'hôtel d'Il Fuorn et la Drossa (douane) sont habités; Il Fuorn constitue une enclave à l'intérieur du Parc. La grande route Zernez-Mustair est l'unique accès ouvert aux automobiles; les très nombreux visiteurs du Parc se déplacent à pied et sont tenus de suivre rigoureusement les parcours balisés autorisés.

La langue parlée par les indigènes est le romanche, qui est encore, heureusement, largement utilisé dans ces vallées. Nous donnons ici la traduction de quelques termes apparaissant sur les cartes topographiques et dont la signification est importante pour en connaître l'origine:

TABLEAU 4

Romanche	Français	Allemand
Il Fuorn Pass dal Fuorn Ova Lavinar Val Müstair God Tschierv	Le four Col du Fuorn (four) Rivière Couloir d'avalanche Forêt Cerf	Der Ofen Ofenpass Bach Münstertal Wald Hirsch

3.2. Le Munt la Schera (carte Fig. 7)

3.2.1. Situation générale

Situé en plein coeur du Parc, dominant la route de l'Ofenpass de ses 2586 m, ce sommet a fait l'objet de nombreuses descriptions détaillées, soulignant l'intérêt qu'il offre pour les naturalistes; il rassemble notamment d'importantes surfaces de Caricetum firmæ dans sa zone sommitale.

Les reconnaissances sur le terrain ont confirmé pleinement la justesse du choix de ce site qui répondait au mieux aux critères imposés par le type d'étude envisagée:

- Surfaces homogènes permettant un travail intensif et des prélèvements répétés
- Etendue assez importante pour n'entraîner qu'une dégradation insignifiante malgré une étude prolongée
- Accès direct du laboratoire d'Il Fuorn possible également en hiver
- Situation à l'écart des chemins ouverts aux visiteurs du Parc, et hors de leur vue.

La partie nord du plateau a été retenue en dernière analyse pour l'implantation des quelques bien modestes installations nécessaires aux mesures météorologiques surtout. Les cartes (Fig. 4 et 7) permettent de situer ce terrain central, ainsi que les surfaces retenues au cours du travail pour des comparaisons.

3.2.2. Géologie

La géologie du Munt la Schera a fait l'objet d'une étude détaillée de KARAGOUNIS (1962); nous avons extrait de ce travail les profils les plus caractéristiques (Fig. 8); nous avons par la suite agrandi le secteur du plateau sommital (Fig. 71) pour préciser les relations géologie-végétation (Chapitre 5.2). L'examen des profils et de la colonne stratigraphique montre que toute la partie supérieure du Munt, au-dessus de la forêt en tout cas, est constituée d'épais bancs de dolomie. Ce n'est que plus bas que les grès

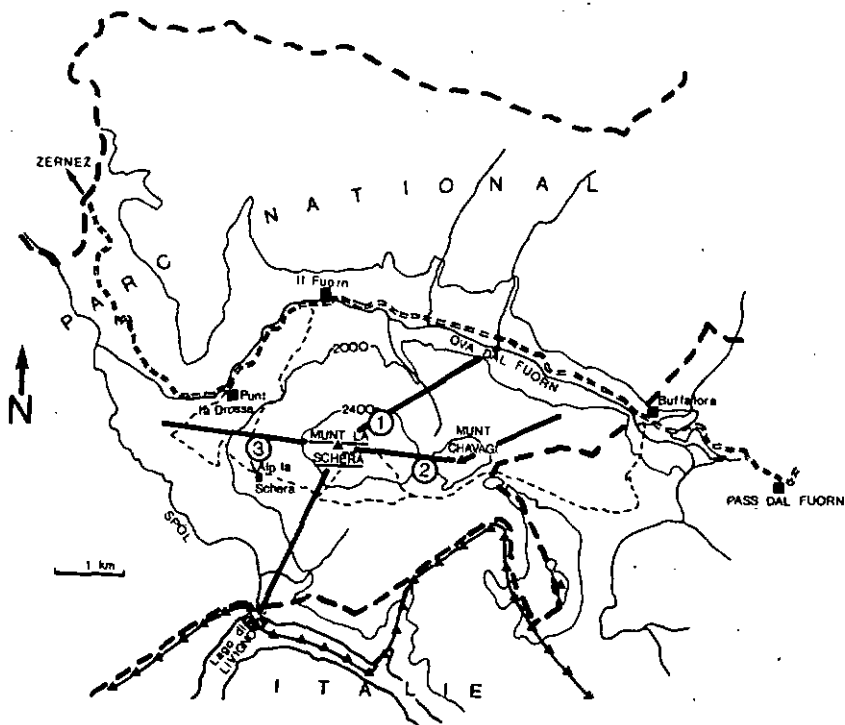
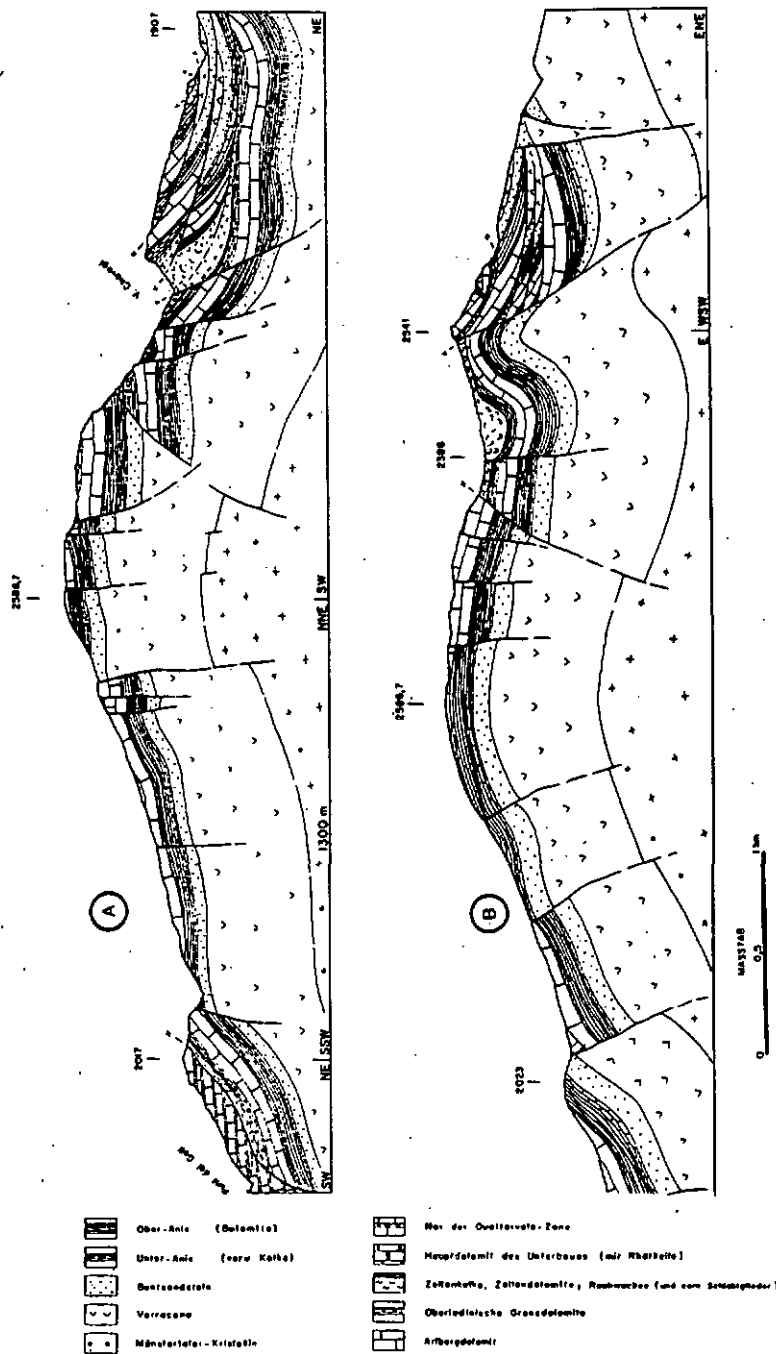


Fig. 7 : Carte du Munt la Schera. A et B : profils géologiques (Fig. 9)

- 1 Plateau sommital (*Caricetum firmæ*, combe à neige)
- 2 Vallon entre le Munt la Schera et le Munt Chavagl
(*Seslerio-Caricetum sempervirentis*, grpt. a *Nardus* et *Sieversia*)
- 3 Alp la Schera (*Nardetum*)

Les terrains prospectés ont été nommés sur la base de la carte de la végétation, au début de l'étude. Nous verrons par la suite que ces noms ne donnent pas toujours satisfaction du point de vue phytosociologique, mais ils ont été conservés afin d'éviter toute confusion lors des discussions et confrontations des résultats des différents travaux.



- Ober-Äolis (Ötztal)
- Unter-Äolis (süd Kalk)
- Buntsandstein
- Variszien
- Mäntelfels-Kristalle

- Neu der Quaternäre-Zone
- Hauptdolomit des Unterbaus (mit Rhothelle)
- Zerkofen, Zehndolomite, Rauhmoos (mit dem Schieferungs)
- Oberäolische Grauwacken
- Alpbendolomit

Fig. 8 : Géologie du Munt la Schera (KARAGOUNIS, 1962)
 Situation des profils : Fig. 8.

affleurent, en particulier au niveau de l'Alp la Schera (1).

Les géomorphologues ont, depuis longtemps déjà, signalé la présence, dans les combes au nord du sommet principal, de matériel silicieux relativement abondant. Deux hypothèses principales ont été émises: érosion d'une couche située au-dessus de celle affleurant actuellement et de nature siliceuse, ou alors transport par les glaciers et le vent de débris arrachés à des massifs éloignés. La première hypothèse est peu vraisemblable lorsque l'on regarde la colonne stratigraphique établie pour l'unité structurale du Munt la Schera. Un transport par le vent, les combes fonctionnant comme récepteurs pour les particules, a certainement joué un rôle; cependant seule l'hypothèse d'un transport par un glacier explique la présence de fragments rocheux de belle taille.

La présence d'un glacier ancien permet également de mieux comprendre le modelé de la partie supérieure de la montagne. La forme arrondie du Munt la Schera a frappé de nombreux observateurs, surtout par comparaison avec les formes beaucoup plus abruptes et déchiquetées de tous les sommets alentours; la structure des couches a favorisé la formation d'un plateau à relief arrondi et à pentes modérées. Cette morphologie de type karstique, particulière pour la région, permet l'accumulation de débris et résidus non seulement allochtones mais aussi autochtones dans les dolines jalonnant les lignes de failles (Fig. 8); elle prend une grande importance pour la pédogénèse et par là même lors de l'étude de la végétation.

3.2.3. Pédologie

Dépendant directement de la nature du substrat, les sols rencontrés au Munt la Schera peuvent être divisés en deux groupes principaux:

A) Sols se développant directement au-dessus des bancs rocheux dolomitiques: sols lithoclacliques humifères.

Il s'agit de sols très superficiels, peu évolués; ils présentent un profil AC typique et leur épaisseur ne dépasse jamais 20 à 30 cm. Sous un horizon fortement organique, totalement dépourvu de squelette et décarbonaté, se développe un horizon Ah, d'épaisseur variable en fonction des conditions géomorphologiques et du type de végétation. La matière organique est ici bien décomposée et mélangée aux particules minérales fines décarbonatées. Au-dessous, l'horizon C est constitué d'éléments carbonatés, plus ou moins grossiers, reposant sur les dalles souvent compactes ou légèrement fissurées. On rencontre ce type de sol partout où affleure la dolomie ou sur les éboulis stabilisés.

B) Sols se développant dans les combes où se sont accumulés les résidus de décarbonatation et les apports glaciaires: sols bruns peu évolués.

(1.) La carte générale du Parc (Fig.6) est trompeuse; l'extension donnée aux secteurs à éboulis silicatés ne correspond pas vraiment à la réalité; ces éboulis ont une répartition en taches à l'intérieur de la zone dessinée, laissant affleurer la dolomie sur de vastes surfaces.

Ces sols sont nettement plus épais et plus développés que ceux de la première catégorie. Sous un mince horizon très organique se développe un horizon pauvre en éléments squelettiques, constitué de particules moyennes et fines contenant une faible incorporation de matière organique. Au-dessous on rencontre parfois un horizon B mal développé et une épaisse couche de matériel de granulométrie variable, partiellement carbonaté, et sans matière organique. La partie supérieure du profil est presque totalement décarbonatée, tandis que les horizons à squelette contiennent toujours, mais en proportion variable, des fragments dolomitiques.

Une description détaillée des profils rencontrés, en relation avec les groupements végétaux étudiés, figure au Chapitre 4.3.1.

3.3. Climat régional et local

3.3.1. Matériel et méthodes

A partir des observations continues de Buffalora (1961 m, Fig. 8), et à l'aide de nos propres mesures de durées limitées, il a été possible de caractériser le climat régional pour les années du travail de terrain et de calculer le facteur de correction à appliquer pour connaître le climat local du Munt la Schera tout au long de l'année.

Les mesures sur place ont été faites de la façon suivante: durant toute la saison, en 1978 et 1979, des thermomètres ont enregistré les maxima et minima de température par périodes de 10 à 15 jours, en plusieurs endroits différents correspondant aux unités de végétation. En 1977 un thermo-hygrographe (HAENNI) ayant une autonomie d'une semaine a fonctionné de juillet à mi-septembre.

Une station météo automatique à enregistrements multiples (SCHENK) installée en 1978 n'a pas donné les résultats attendus; cependant des enregistrements d'un mois en été et surtout en hiver ont pu être réalisés. L'alimentation en électricité était fournie par une éolienne (SCHMOCKER, mod. W 8) chargeant des batteries par l'intermédiaire d'un régulateur. Le système (Fig. 9) a fonctionné de façon parfaite soit en 12 V, soit en 24 V selon le type d'appareils utilisés. Nous n'avons en particulier jamais constaté la formation de givre entravant sa bonne marche. La hauteur du mât a été réduite au maximum (2 m) afin de ne pas rendre le tout trop visible. Etant donné l'exposition du site cette hauteur était largement suffisante pour assurer une charge constante des batteries, essentielle en hiver.

Des enregistrements de longue durée se sont révélés impossibles à réaliser sans l'installation d'une infrastructure importante et sans la présence d'un technicien à proximité. En plus l'accès en hiver n'est possible que lors de périodes de temps stable (danger d'avalanches !) parfois éloignées de plus de 2 mois. Les appareils ont permis de réaliser des mesures de durée limitée, très intéressantes pour comparer entre eux les différents terrains et suffisantes pour esquisser les grandes lignes du climat. En hiver et au printemps, des observations directes (état du sol) et des relevés du déneigement ont été effectués avec profit.

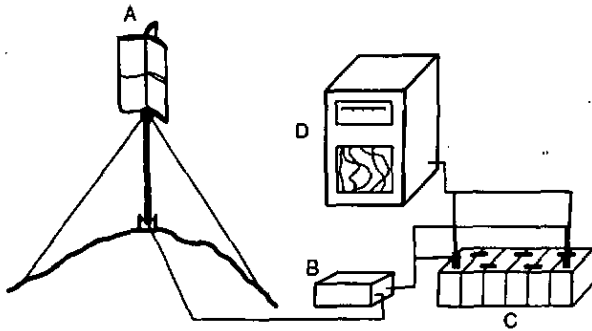


Fig. 9 : Schéma de l'appareillage météo :

A: Eolienne avec alternateur
 C: Batteries 12V / 24V

B: Régulateur - redresseur
 D: Enregistreur météo

3.3.2. Mésoclimat - Température de l'air et précipitations

Le climat régional, sur la base des données de Buffalora, a déjà été défini dans ses grandes lignes à partir du diagramme ombrothermique (Fig. 6, p. 15). Nous avons repris les courbes de température moyenne mensuelle des années de travail (1977, 1978 et 1979) pour les comparer aux valeurs moyennes sur une longue période (Fig. 10 A). Il est ainsi possible de caractériser les années d'étude; la même opération est effectuée pour les précipitations mensuelles (Fig. 10 B).

Nous constatons que d'une année à l'autre les températures moyennes mensuelles ne subissent que fort peu de variations. 1978 a connu un été (juin et juillet) plus froid que la moyenne; ceci aura des conséquences lors du déneigement. Les précipitations sont beaucoup plus variables selon les années; les plus grandes variations ont lieu en automne et au printemps. Les chutes de neige automnales influencent directement la température des sols, la couche de neige en place assurant une isolation et une protection contre les gels excessifs. Au printemps, l'abondance de la neige et la rapidité de la fonte interviennent directement sur le départ de la croissance végétale et de l'activité des organismes du sol. A cet égard les années étudiées sont nettement au-dessus de la moyenne; les températures étant pour leur part un peu inférieures à la moyenne, on pourra prévoir une période de végétation raccourcie. Il faudra en tenir compte pour les études phénologiques, et en particulier pour la reproduction des organismes.

Les résultats des mesures effectuées au Munt la Schera étant incomplets, nous avons tenté de relier les mesures faites à celles fournies par la station de Buffalora afin

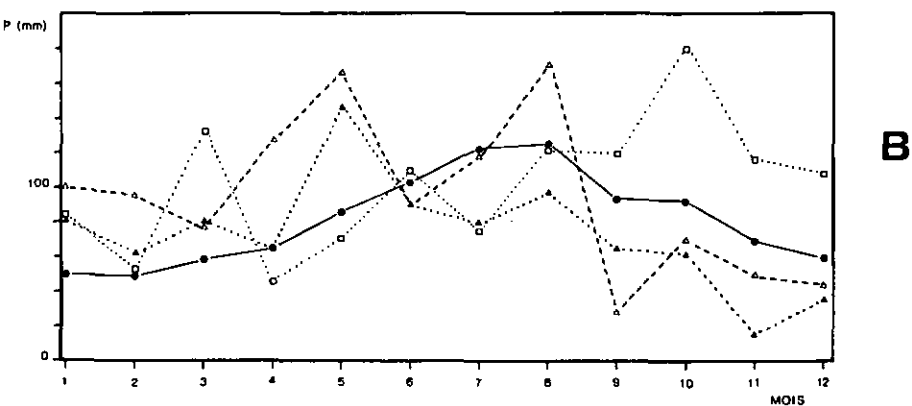
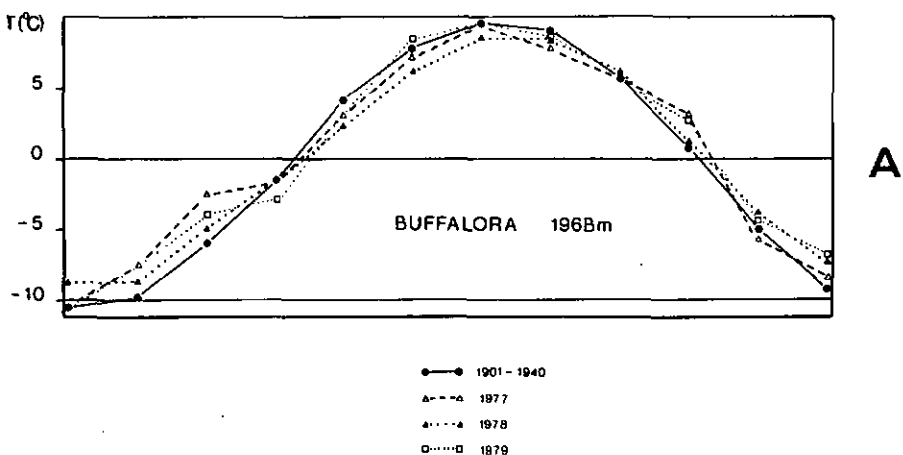


Fig. 10 : Observations météorologiques de Buffalo (Ofenpass).
 Moyennes 1901 - 1940 et courbes des années 1977, 1978 et 1979.
 A : Températures moyennes mensuelles
 B : Précipitations mensuelles

d'obtenir un facteur de correction. Une bonne corrélation à toutes les périodes de l'année permet d'utiliser avec profit les mesures complètes de cette station.

Comparaison Buffalora-Munt la Schera

La station de Buffalora est située à 1668 m d'altitude, donc 550 m plus bas que le sommet du Munt la Schera; la distance horizontale étant inférieure à 4 km, elle n'aura qu'une influence négligeable. Les mesures de températures moyennes journalières et les extrêmes enregistrés à la Schera en été 1977 sont présentées à la Fig. 12. Ces mesures, confrontées à celles de Buffalora, présentent des variations d'une similitude remarquable: la Fig. 11 permet de comparer les températures moyennes; les extrêmes, non représentés ici, ont montré également des variations tout à fait parallèles. On peut donc estimer que la différence d'altitude des deux stations se traduit, tout au moins pour les mois d'été, par une différence de température d'environ 3°C. Nous avons confronté cette valeur aux données climatiques de GENSLER (1946); cette différence de 3°C correspond tout à fait aux données de cet auteur, tout au moins en ce qui concerne les moyennes.

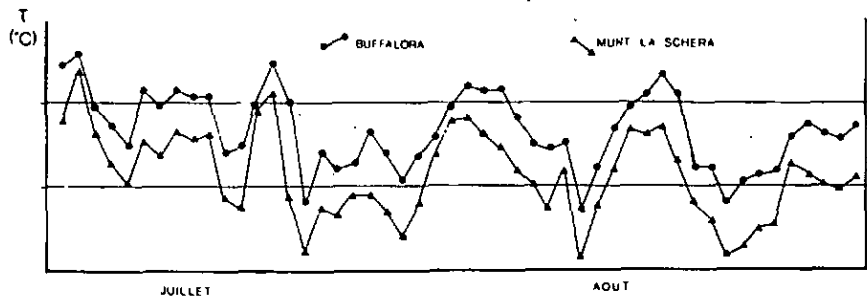


Fig. 11 : Température moyenne journalière comparée de Buffalora (1668 m) et du Munt la Schera (2500 m) durant l'été 1977.

Lors des mesures de températures extrêmes (maximum et minimum), nous avons constaté que la situation locale, le relief et l'exposition prennent une importance prépondérante. Pour la période sans couverture neigeuse il est nécessaire d'envisager chaque station séparément en fonction de sa situation. Nous avons remarqué que pour une station des maxima élevés correspondent toujours à des minima très bas (Fig. 43, p. 91). Par conséquent, les stations auront souvent des moyennes assez semblables mais une amplitude thermique et des valeurs extrêmes caractéristiques. La capacité d'absorption et de rétention de la chaleur reçue par les différents sols va également intervenir et influencer la biocénose.

Les précipitations sont plus difficiles à mesurer avec exactitude sans installation fixe et relevés suivis. Les mesures faites en 1977 n'ont pas permis de mettre en évidence une différence significative entre Buffalora et le Munt la Schera; par conséquent, nous avons directement pris en considération les valeurs de Buffalora, sans corrections.

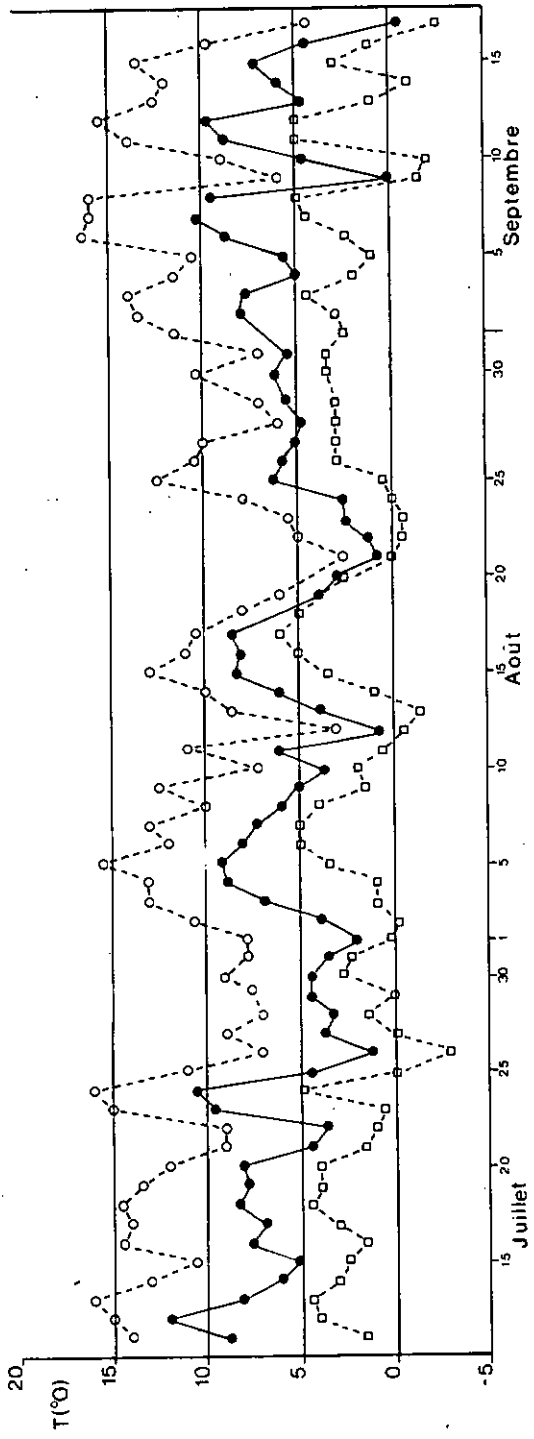


Fig. 12 : Température moyenne journalière et extrême mesurée au Munt la Schera, sous abri à 30 cm au-dessus de la surface du sol.

Les facteurs climatiques caractéristiques des stations, à variations significatives, sont liés avant tout à la géomorphologie locale, au sol et à la végétation; ils seront traités en détail au Chapitre 4.3.

3.3.3. Climat local

Les mesures climatiques suivies au Munt la Schera ont été concentrées sur le plateau situé au NE du sommet, à 2500 m d'altitude dans un Caricetum firmae typicum (station 1, Fig. 7, p. 18). Quelques mesures simples ont été faites dans plusieurs endroits simultanément afin de comparer les stations entre elles.

Température de l'air

Avec l'altitude nous avons constaté une diminution générale de la température, aussi bien des moyennes journalières que des extrêmes; les enregistrements effectués au Munt la Schera en juillet, août et septembre 1977 permettent de suivre les variations de températures au cours d'une saison de végétation. Les mesures ont été faites sous abri, à 30 cm au-dessus du sol (Fig. 12).

Durant les deux mois les plus chauds, en juillet et août, la température est descendue durant 6 nuits nettement au-dessous de 0° C. Les mesures de Buffalora ont par ailleurs montré que cette année-là n'était à aucun point de vue exceptionnelle. Chaque mois a en outre été marqué par deux ou trois chutes de neige; il en est tombé plus de 30 cm en septembre. Les températures maximales montrent cependant que la température dépasse 5° C pratiquement tous les jours. La neige peut ainsi rapidement disparaître et le sol ne gèle pas.

On pourrait s'attendre à ce que les jours de beau temps soient marqués par des températures à la fois très élevées le jour et très basses la nuit; or, on constate que ce n'est pas le cas: les extrêmes présentent des courbes parallèles avec, cependant, un léger retard pour la remontée des minima après une période froide.

L'utilisation des thermomètres à maxima et minima durant trois saisons a permis de constater qu'une seule période de deux semaines au début de juillet ne connaissait pas de gel (Fig. p. 25). Par conséquent on voit que tous les êtres vivants qui suivent leur développement complet à ces altitudes doivent résister, à n'importe quel stade de leur vie, à une période de gel, soit en se mettant à l'abri dans le sol, soit en s'adaptant physiologiquement aux basses températures.

Humidité de l'air

Les montagnes de la Basse-Engadine sont réputées pour leur climat sec (C.S.P.N., 1966). Nous avons vu que les précipitations, par ailleurs relativement modestes, étaient les

plus abondantes durant l'été. Les sols à haute altitude, fortement organiques, retiennent une bonne partie des eaux de pluie et assurent malgré tout aux organismes vivants le maintien d'une humidité suffisante.

Les mesures d'humidité relative de l'air, faite tant à Buffalora qu'au Munt la Schera, montrent de fortes variations journalières. Un extrait d'enregistrement effectué lors d'une période de beau temps (Fig. 13) indique une rapide descente le matin jusqu'à des valeurs en-dessous de 40 %. La remontée le soir est encore plus brutale et les valeurs nocturnes se stabilisent aux alentours de 90 %. Par rapport à la température de l'air on constate une bonne corrélation inverse, avec cependant un retard pour l'humidité le matin; alors que les températures maximales sont souvent observées tôt dans la matinée, les basses valeurs d'humidité ne sont atteintes qu'à partir de midi.

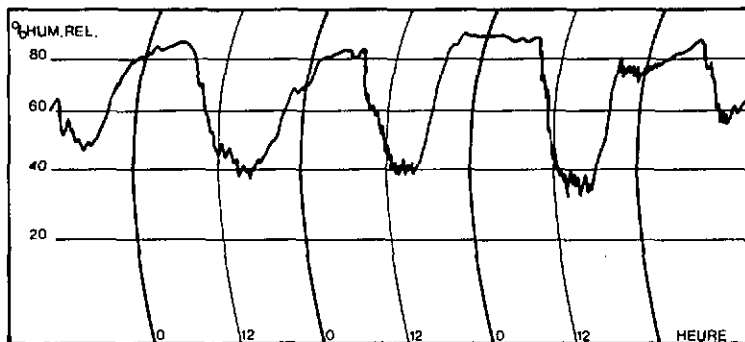


Fig. 13 : Variations journalières de l'humidité relative de l'air au Munt la Schera durant une période de beau temps.

Température du sol

Parallèlement aux mesures faites pour l'air, les températures ont été mesurées dans le sol à plusieurs profondeurs. Trois types de mesures ont été effectuées:

- a) profil de températures à différentes hauteurs dans plusieurs faciès de végétation sur des périodes limitées (24 h)
- b) mesures continues à deux profondeurs durant la saison d'été
- c) mesures comparatives dans les diverses stations avec des méthodes intégrant les valeurs moyennes d'une longue période.

Les deux premières séries permettent de caractériser de façon très générale les relations température de l'air - température du sol. Le troisième type de mesure permet avant tout de différencier les stations étudiées; les résultats seront traités en détail au Chapitre 4.3.

Les profils de température sur 24 h ne présentent aucune surprise. Les profils sont classiques, mais on est chaque fois étonné des valeurs de température élevées atteintes

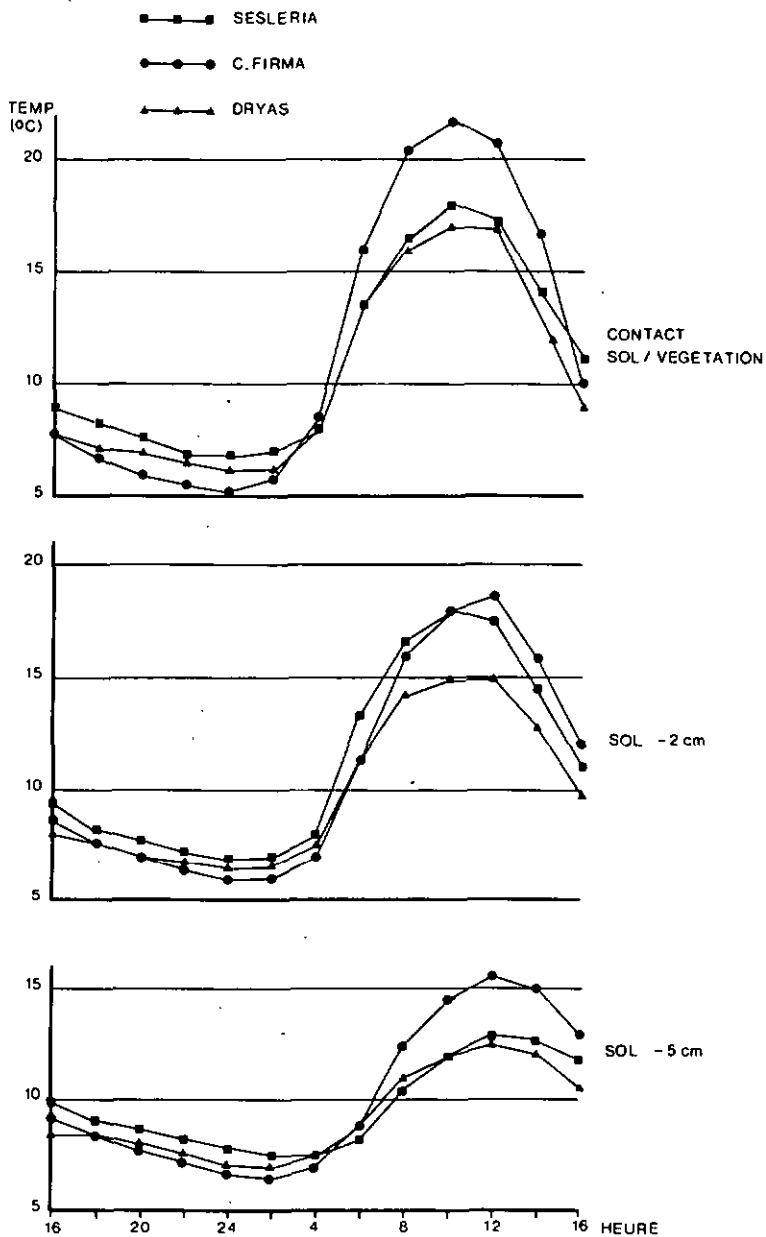


Fig. 14 : Température horaire de 3 faciès de végétation à des hauteurs différentes (4 - 5 août 1977).

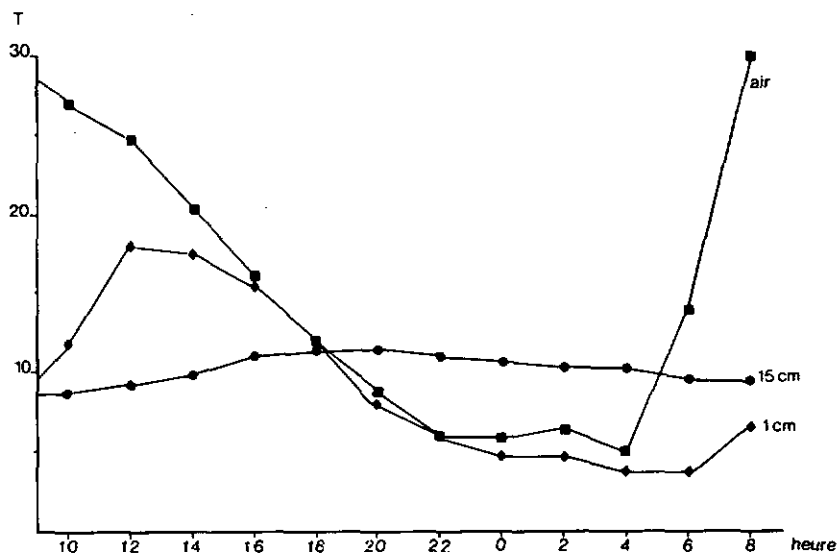


Fig. 15 : Température comparée de l'air et du sol dans le Caricetum firmae facies à Sesleria.

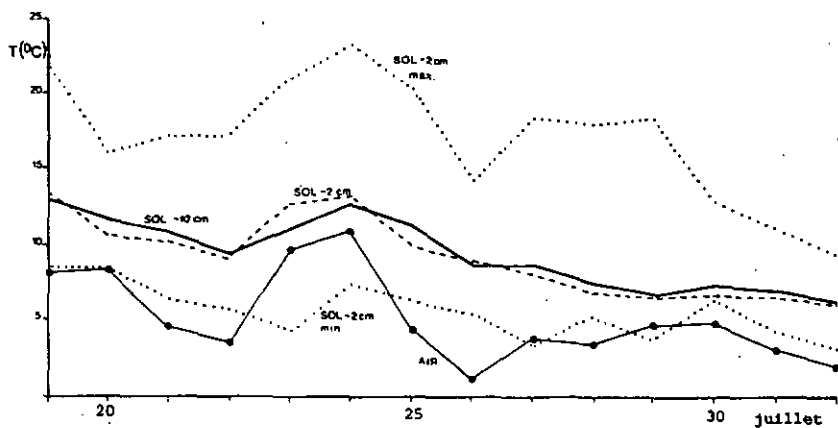


Fig. 16 : Températures moyennes et extrêmes du sol en été, moyennes de l'air.

par les horizons de surface (Fig. 14). On voit que les types de végétation recouvrant le sol influencent les variations: plus la végétation est dense et touffue (Carex firma), plus le sol peut emmagasiner de chaleur. Une végétation plus haute mais plus lâche (Sesleria) favorise une évaporation plus grande entraînant des températures moins élevées le jour et surtout un refroidissement nocturne plus important à tous les niveaux. L'amplitude thermique est partout forte en surface, et nous constatons sans surprise qu'elle diminue rapidement en profondeur (Fig. 15). A 15 cm la variation journalière n'est déjà plus qu'à peine perceptible. Dans les sols très minces et très riches en squelette du Caricetum firmæ typicum, la couche organique ne dépasse jamais quelques centimètres; elle est par conséquent dans sa totalité située dans la zone à fortes variations. D'autre part on voit (Fig. 15) que le retard de réaction en profondeur est pratiquement nul, ce qui traduit une très faible inertie thermique de ce sol.

La comparaison des moyennes journalières air-sol nous permet de tirer quelques constatations intéressantes. Nous voyons que la température de l'air est toujours inférieure à celle du sol; par contre les températures moyennes dans le sol ne varient pratiquement pas entre 2 cm et 10 cm (Fig. 16). Nous verrons ci-dessous (Fig. 17) que ces phénomènes se retrouvent en toute saison. Les sols sont en général fortement organiques, de couleur foncée; ils peuvent capter le rayonnement intense qui leur parvient tandis que la végétation souvent serrée les protège du vent et de l'évaporation. Les sols accumulent toujours une certaine quantité de chaleur; ils offrent aux organismes qui y vivent des conditions nettement plus favorables que celles du milieu aérien.

Température du sol en hiver

Des mesures portant sur des périodes d'un mois ont pu être réalisées sur le lieu d'étude principal, en un site à enneigement moyen. Les résultats obtenus permettent de dessiner la courbe annuelle des températures du sol et de l'air, et de fournir une indication sur les variations journalières maximales de température du sol (Fig. 17).

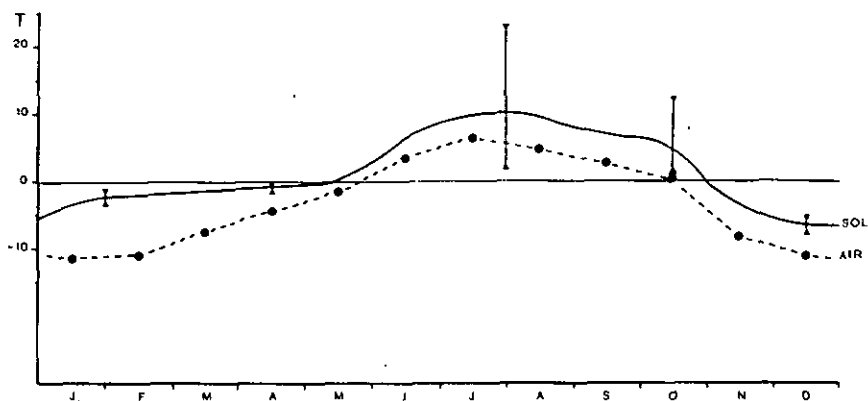


Fig. 17 : Température de l'air et du sol durant l'année et écarts journaliers (Σ) enregistrés dans le sol (Caricetum firmæ pionnier).

Durant toute l'année, la température du sol est nettement supérieure à celle de l'air; la différence est particulièrement bien marquée durant la période à fort enneigement et à basses températures (janvier à mars). Le sol peut, à l'abri de la couverture neigeuse isolante, commencer de se réchauffer par la profondeur jusqu'à une température de moins 2° à moins 3° C. Dès le début du printemps le réchauffement se fait par contre de haut en bas, à travers la neige.

L'effet isolant de la neige se marque encore mieux par les variations de température extrême journalière. En été l'amplitude maximale est de l'ordre de 20° C, tandis qu'en mars ou avril elle ne dépasse pas 1° C. La différence entre l'air et les premiers centimètres du sol est de 4 à 5° C. On trouve dans la littérature quelques chiffres qui montrent que cette différence se retrouve de façon très générale et augmente avec l'altitude (GENSLER, 1946). Cet auteur indique à 2400 m une différence de 2,5° entre l'air et le sol à 1,2 mètre de profondeur; il cite en outre KERNER (1896) qui a mesuré à 2200 m dans le Tyrol une différence de 3,6° C (profondeur inconnue).

Durée d'enneigement

La durée d'enneigement est difficile à délimiter exactement. En effet si la fonte de l'épaisse couche de neige au début de l'été peut être suivie avec précision, le début de la période hivernale enneigée n'est pas aussi évident. Vers la fin de l'été, lorsque la température descend assez bas pour permettre le maintien du manteau neigeux, les précipitations diminuent (Fig. 6, p. 15). Les premières neiges tombées en septembre ou octobre peuvent en général disparaître à la faveur de quelques beaux jours; novembre et décembre ne voient souvent tomber qu'une faible couche de neige, qui reste peu-dreuse et isole mal un sol déjà fortement gelé; en outre elle est répartie très inégalement sous l'action des vents. Ce n'est qu'avec le début de l'hiver "officiel" (fin décembre) que la présence d'une couverture neigeuse continue est assurée. La couche augmente régulièrement jusqu'en avril-mai et, surtout par tassement et transformation structurale, elle acquiert un bon pouvoir isolant.

Durant le gros de l'hiver les observations ont montré que seuls quelques rochers dépourvus de végétation phanérogamique apparaissent; toutes les surfaces colonisées à plus de 20 % par la végétation étaient, en avril, sous au moins 50 cm de neige. Les replats et légères dépressions étaient recouverts par 1 à 2 m, tandis que les combes plus prononcées permettaient l'accumulation de parfois 5 m et plus de neige. Le relief tourmenté et la situation exposée au vent du sommet du Munt la Schera ne permettent pas de parler d'une épaisseur de neige moyenne qui soit significative. La meilleure mesure consiste à observer la fonte de la neige et à en déduire l'importance relative de la couche recouvrant les différents milieux. La carte de déneigement (Fig. 18) permet de suivre la fonte telle qu'elle s'est faite en 1978 sur tout le plateau sommital; des marquages fixes dans le terrain ont permis de constater que les deux années suivantes la neige avait disparu de façon très semblable, à quelques jours d'intervalle. Par contre en 1976, année exceptionnelle, il était déjà possible de se rendre au Munt la Schera à pied au début du mois de mai! En 1978 nous avons eu besoin des skis encore au début de juin.

Dès la fin du mois d'avril, alors que le sol est encore gelé (Fig. 17, p. 30) la neige absorbe le rayonnement intense et devient mouillée. Son épaisseur diminue alors rapidement, permettant au rayonnement solaire d'atteindre la surface du sol qui dégele progressivement. L'eau de fonte ne peut s'écouler en profondeur car le sol gelé est

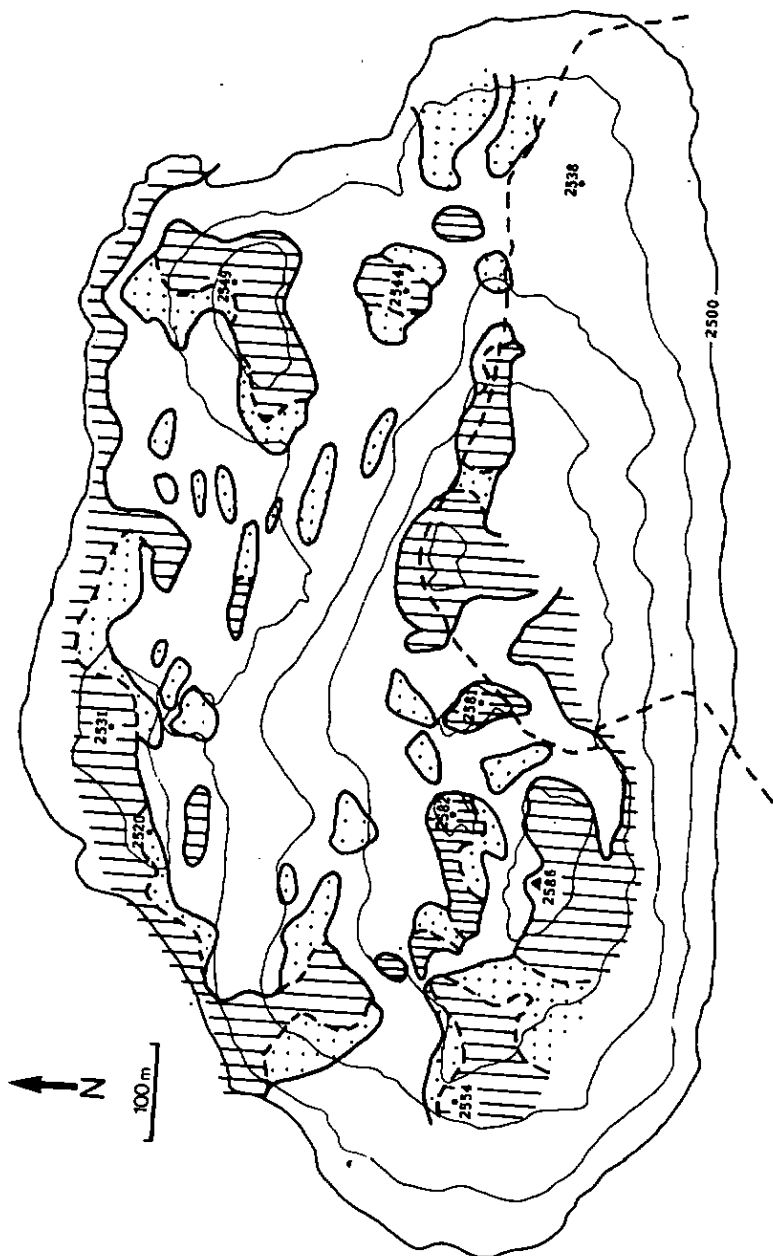


Fig. 18 : Carte du déneigement du Munt la Schera en 1977.

▨ déneigé le 20.6.

◻ déneigé le 30.6.

imperméables; elle imbibé la couche d'humus superficielle et forme des ruisseaux ou des flaques en bordure des taches de neige. Lors des prélèvements de sol aux mois de mai et juin, les trous creusés dans la neige se remplissaient en quelques minutes de plusieurs centimètres d'eau dans laquelle il fallait donner de grands coups de pic pour détacher des fragments de sol et de végétation encore fortement gelés.

Période de végétation

La définition précise de la période de végétation a préoccupé de nombreux auteurs; GENSLER (1946) a eu le mérite de réunir les propositions émises et d'en tirer une définition assez simple et facile à mettre en pratique. Il considère que le début et la fin de la période à une altitude donnée correspondent au passage d'un certain seuil de température moyenne journalière. Il propose les limites suivantes: au-dessous de la limite de la forêt, période comprise entre les passages à 7,5° C au printemps et 5° C en automne; au-dessus de la forêt, il considère les deux fois 5° C comme significatif.

A l'aide des données qu'il fournit nous avons dessiné les courbes de quelques températures en fonction de l'altitude durant l'année (Fig. 19). Bien qu'il s'agisse de moyennes pour la Suisse, nous constatons que les localités de notre région où ont été faites des mesures suivies ne s'écartent pas trop des courbes générales. La Fig. 20 nous permet, à partir des mêmes données de retrouver facilement la durée des périodes de végétation telle qu'elle a été définie.

Le même auteur fournit également des données sur les durées d'enneigement en fonction de l'altitude. Nous constatons (Fig. 21) qu'à partir d'une certaine altitude la neige subsiste alors que la température moyenne dépasse 5° C, et ce aussi bien au nord qu'au sud des Alpes. Dans la tranche d'altitude qui nous concerne, nous pouvons donc considérer que la période de végétation débute à la fonte des neiges. Nous avons pu observer la bonne correspondance entre ces données théoriques et nos observations sur le terrain. Par contre la fin de la période est plus difficile à estimer. Les pelouses jaunissent dès le début du mois de septembre, et nos observations permettent de dire que la croissance s'arrête approximativement entre le 15 et le 20 septembre. La chute des températures minimales observées dès la mi-septembre est d'ailleurs significative (Fig. 43, p. 91). A partir de cette date le sol ne dégèle plus que pour de brèves périodes au-dessus de 2400 m d'altitude.

Il faut encore mettre en évidence quelques observations faites sur le terrain au cours de l'année. En fin de saison (automne), les variations de températures importantes sont largement répercutées dans les sols; il en résulte d'importants phénomènes de gélification avec en particulier la formation d'aiguilles de glace. Au printemps et au début de l'été, il semble que le facteur hydrique soit prépondérant. Nous avons rencontré un sol complètement gorgé d'eau durant une période relativement longue, entraînant des conditions anaérobies dans le sol.

Un sol gelé durant plusieurs semaines et réchauffé progressivement au laboratoire a permis l'extraction d'une pédofaune extrêmement abondante (cf Tab. 2, p. 9, extraction de décembre). Les populations se maintiennent donc en vie dans la couche superficielle du sol, dure comme de la pierre. Par contre, des chutes brutales de populations ont été constatées entre avril-mai et juillet; les données actuelles (LIENHARD 1980) permettent de considérer l'excès d'eau à la fonte des neiges comme l'une des plus graves entraves à l'activité biologique du sol.

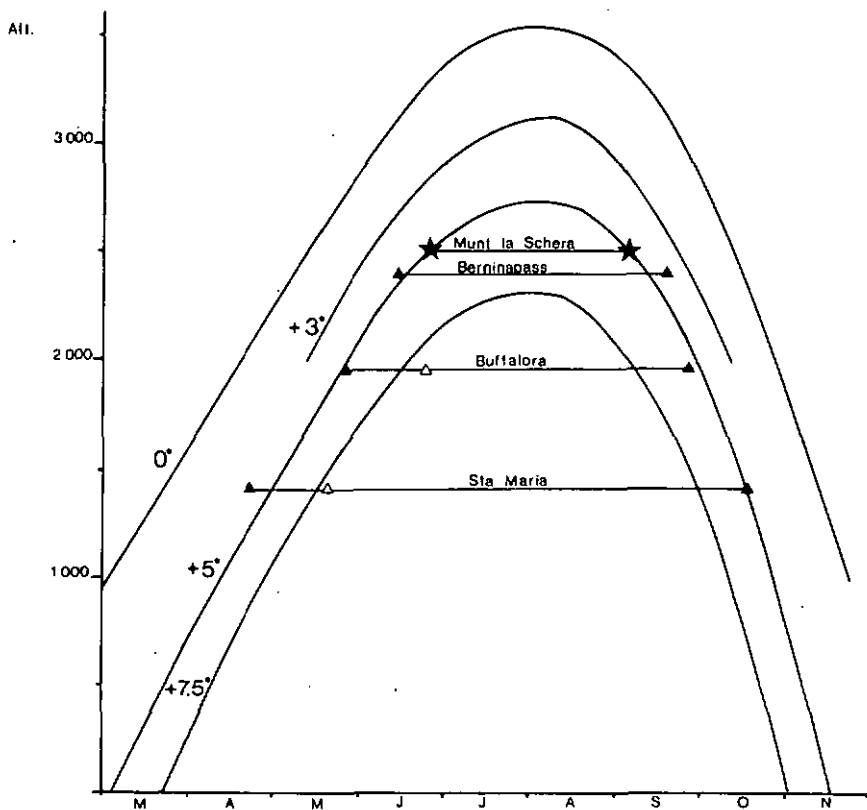


Fig. 19 : Courbes de températures moyennes importantes pour la végétation en fonction de l'altitude (d'après les données de GENSLER, 1946); mêmes températures mesurées dans quelques stations de l'Engadine.

- ▲ — ▲ Période durant laquelle la température moyenne est sup. à 5° C
- △ — ▲ Période durant laquelle la température moyenne est supérieure à 7,5° C (printemps) et 5° C (automne).

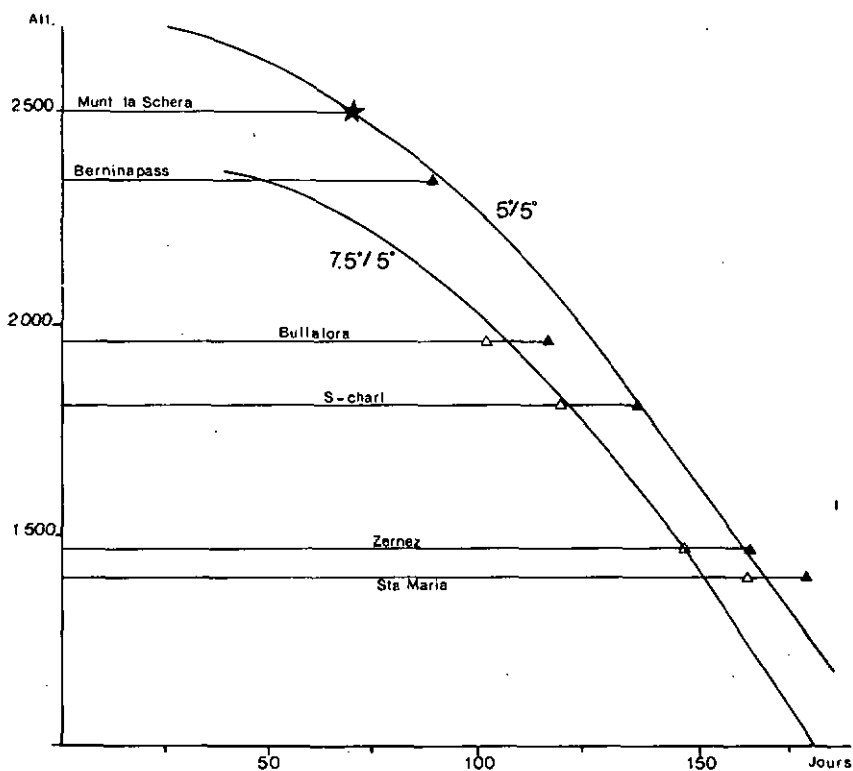


Fig. 20 : Nombre de jours où la température est supérieure à 5° C, respectivement à 7,5° C au printemps et 5° C en automne. Courbes moyennes d'après les données de GENSLER (1946) et valeurs mesurées pour quelques stations.

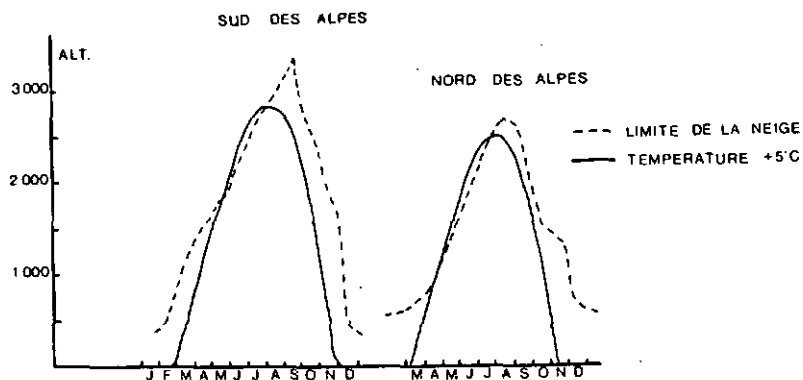


Fig. 21 : Fonte de la neige et courbes de température de 5° C en fonction de l'altitude au nord et au sud des Alpes.

3.4. Végétation du Munt la Schera

Avant d'entreprendre l'étude détaillée des pelouses, il est nécessaire de mettre en place les grandes unités, rencontrées en relation avec l'altitude, l'exposition et la géologie locale. Nous avons représenté le Munt la Schera sous la forme d'un transect semi-schématique sur lequel sont situées les principales associations végétales et les trois emplacements d'étude fixes (Fig. 22, Tab. 5).

3.4.1. Transect semi-schématique du Munt la Schera (Fig. 22)

Grossièrement ce transect va du sud-ouest au nord-est, partant des pentes dominant le Lago di Livigno pour aboutir dans la vallée du Fuorn après avoir traversé le Munt la Schera. Les trois stations d'étude sont situées à proximité de l'Alp la Schera, dans la combe entre le Munt la Schera et le Munt Chavagl et sur la bordure nord du plateau sommital (cf. carte Fig. 7, p. 18).

Les grandes unités de végétations sont localisées comme suit:

- Les forêts (Erico-Pinion sur sol riche en carbonates et Vaccinio-Piceion sur sol acide) atteignent 2300 m en versant sud et 2250 m en versant N.
- Les surfaces déboisées à sol acide, jusqu'à la limite de la forêt, portent les marques du pâturage et sont favorables au développement de la végétation à Nardus stricta (Nardetum), légèrement nitrophile.
- Les pentes modérément à fortement inclinées des versants est, sud et ouest sur calcaire et dolomie sont colonisées par le groupement à Sesleria coerulea et Carex sempervirens (Seslerio-Caricetum sempervirentis ou Seslerietum).
- Les combes importantes, pas trop inclinées pour permettre l'accumulation d'argiles et de débris rocheux décarbonatés, sont favorables au développement d'une végétation acidophile à Carex curvula (Caricetum curvulae ou Curvuletum).
- Les zones exposées au vent, à sol superficiel, au-dessus de 2400 m sont le domaine de l'association dominée par Carex firma (Caricetum firmae ou Firmetum). Les éperons et les pentes les plus exposées des versants sud-est à sud-ouest, très sèches et presque dépourvues de sol, favorisent l'établissement de la sous-association à Carex mucronata (Caricetosum mucronatae).
- Les plateaux au-dessus de 2500 m, exposés au vent mais propices à l'accumulation de matériel décarbonaté et à l'établissement d'un sol neutre ou faiblement acide sont favorables au groupement à Elyna myosuroides (Elynetum).
- Les combes à longue durée d'enneigement, à sol plus ou moins décarbonaté, sont caractérisées par la présence des saules rampants (combes à neige, Salicion herbaceae et un peu d'Arabidion coeruleae).
- Les espèces d'éboulis, à très faible recouvrement, occupent les pentes trop raides et trop mobiles pour les autres groupements; il s'agit des associations à Thlaspi rotundifolium et Leontodon montanus (Thlaspietum rotundifolii et Leontodontetum montani).

TABLEAU 5

Caractéristiques des principaux groupements végétaux rencontrés au Munt la Schera

Groupement	Sol	pH	Altitude	Orientation	Description de la végétation	Période de végétation
Vacc.-Piceion	épais, frais (podzol)	Ac	1700 - 2000	N *	Forêt dense avec sous-bois; beaucoup de mousse et d'Ericacées	110 - 120 j.
Erico-Pinion	mince, sec	Ba	1700 - 2300		Forêt claire ou moyenne; sous-bois clair	60 - 120 j.
Nardion	épais, frais	Ac	1700 - 2200	S, W	Strate herbacée dense	70 - 120 j.
Seslerietum	mince, sec, en guirlandes	Ba	2200 - 2400	E, S, W	Végétation ouverte, touffes denses	70 - 100 j.
Firmetum type	brut, frais	Ba	2400 - 2600		Végétation très ouverte, touffes serrées	50 - 80 j.
Firmetum ss.-ass. caricetosum muclr.	minéral, sec	Ba	2350 - 2500	SE, S, SW	Végétation clairsemée, faible recouvrement	70 - 90 j.
Curvuletum	épais, frais	N-Ac	2300 - 2400	Combe (S)	Strate herbacée rase, à fort recouvrement	80 - 100 j.
Elynetum	épais, frais	N	2400 - 2500	Replats (N)	Grosses buttes avec espaces nus	60 - 80 j.
Salicion herb.	épais, frais	N-Ac	2500 - 2600	Combe (N)	Végétation rase presque continue	30 - 60 j.
Arabidion coer.	superficiel frais	Ba	2500 - 2600	N	Espèces isolées, parfois en tapis (Salix)	40 - 60 j.
Thlaspiion rot.	éboulis	Ba	1800 - 2600		Espèces isolées	50 - 120 j.

Période de végétation: pour les trois premiers groupements $T \geq 7,5\%$ / $50^\circ C$; pour les autres $T \geq 5^\circ C$. (voir Fig. 22)

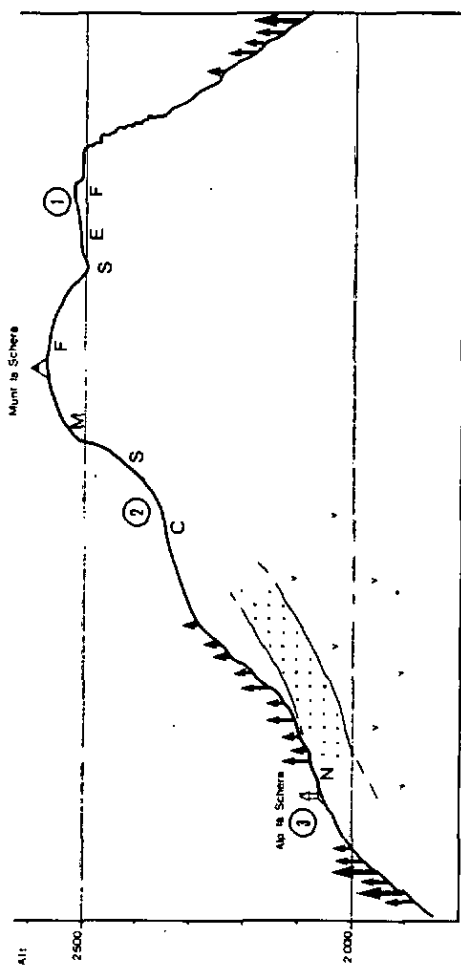


Fig. 22 : Transect semi-schématique du Munt la Schera :

- 1 : Plateau sommital 2 : Combe versant S 3 : Alp la Schera
 F : Caricetum firmae M : C. firmae, caricetosum mucronatae
 S : Seslerio-Caricetum sempervirentis
 SA: Combes à neige (Salicetum)
 E : Grpt. à Elyna et Festuco violacea
 C : Grpt à Nardus et Sieversio (Curvuletum)
 N : Nardetum

TABLEAU 6

Classification de toutes les pelouses étudiées; abréviations utilisées dans la deuxième partie du travail et équivalence avec les unités choisies pour les études de pédofaune.

ASSOCIATION SOUS-ASSOC.	VARIANTE	FACIES	ABREVIATIONS	UNITES POUR LA PEDOFAUNE
CARICETUM FIRMAE	SALIX RETICULATA et RANUNCULUS ALPESTER TYPICUM HOMOGYNE ALPINA et CAREX SEMPERVIRENS ELYNA CARICETOSUM MUCRONATAE	SOL NU		N
		HUMUS	DRYAS PIONNIER TYPICUM SESLERIA	Do Ck Cg Sc
SESLERIO-CARICETUM SEMPERVIRENTIS			S- SEMP	
Grpt à NARDUS STRICTA et SIEVERIA MONTANA	(CURVULETUM)		CURV	
Grpt à ELYNA MYOSUROIDES et FESTUCA VIOLACEA	(ELYNETUM)		ELY	
Grpt de COMBE A NEIGE	(SALICETUM)		SALIC	
NARDETUM			NARD	

4. DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION DES PELOUSES

L'étude de quelques facteurs abiotiques nous a permis de délimiter le cadre dans lequel ont pu s'établir et se développer les écosystèmes de pelouses alpines. Leur composition végétale nous permettra de connaître leurs relations entre eux et avec le milieu; l'observation sur place de phénomènes importants des cycles biologiques nous fera approcher d'un peu plus près les biocénoses et leur fonctionnement.

La description des groupements végétaux et l'étude de leur répartition se heurte, à l'étage alpin, à de nombreuses difficultés. La dureté des conditions de croissance sélectionne sévèrement les espèces capables de prospérer ou simplement de survivre; des variations infimes des facteurs climatiques ou géomorphologiques entraînent l'apparition ou la disparition de plusieurs espèces. Sur le terrain ceci se traduit par l'absence de grandes surfaces à végétation homogène, bien délimitées; on rencontre presque toujours les groupements sous forme de mosaïque ou de succession avec tous les stades intermédiaires. La lenteur des phénomènes d'évolution à l'étage alpin assure à ces stades des durées de vie importantes; leur étude, lorsque l'on envisage le développement possible de ces écosystèmes, devient d'importance primordiale.


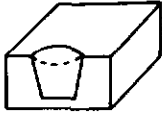
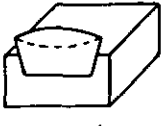
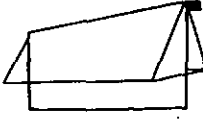
La réduction du nombre d'espèces, liée à l'altitude, entraîne également une forte diminution de la concurrence interspécifique. Des espaces importants restent nus, et mêmes les stations les plus favorables ne sont pas occupées à 100 % par la végétation. Pour une analyse fine, la description basée uniquement sur la combinaison des espèces n'est plus suffisante; il faudra alors prendre en considération le mode de croissance, la répartition des espèces, la structure de la végétation qui reflètent fidèlement les conditions de la station. On ne peut pas, en outre, envisager la végétation et le sol pris isolément. La structure de l'une est étroitement liée à celle de l'autre; nous verrons d'ailleurs par la suite que la plus grande partie des phénomènes biologiques se déroule à la surface du sol et dans ses premiers centimètres.

Les plus grands problèmes qui se sont posés au cours de cette étude sont dus aux différences de taille des unités de travail choisies par chaque chercheur et par la nécessité de trouver un système cohérent pour décrire des écosystèmes emboîtés les uns dans les autres, tout en permettant à chacun de pouvoir les identifier facilement. Pour illustrer la complexité du problème nous donnons pour chaque groupe d'organismes la taille des prélèvements, la surface considérée ou le rayon d'action des pièges (Tab. 7).

La méthode d'étude de la végétation la plus utilisée, et par conséquent la plus valable pour des comparaisons, reste la méthode phytosociologique proposée par BRAUN-BLANQUET et détaillée par lui (1964). Elle a été largement utilisée pour décrire tous les milieux dans lesquels nous nous proposons de travailler. Elle est cependant soumise au principe de l'aire minimale (GUINOCHET 1973) qui dicte la surface la plus petite pouvant être prise en considération pour un type de végétation. Les auteurs qui ont travaillé à l'étage alpin ont toujours considéré des surfaces relativement grandes, comme le montrent les données extraites de quelques travaux; nous voyons immédiatement la difficulté que présente l'étude simultanée de communautés végétales et animales diverses juxtaposées.

TABLEAU 7

Méthodes utilisées pour la capture des arthropodes; grandeur des pièges, rayon d'action, rendement et types d'organismes capturés.

	Rayon d'action	Rendement	Arthropodes capturés
 <p>5 cm</p> <p>carotte de sol</p>	5 cm	90 % (max. 500 ind.)	Microarthropodes (collemboles, acarions)
 <p>10 cm</p> <p>piège barber</p>	1 à 5 m	5 à 20 ind./j	Arthropodes de la strate herbacée.
 <p>25 cm</p> <p>plateau coloré</p>	10 à 100 m	10 à 50 ind./j	Insectes ailés autochtones, erratiques et migrants.
 <p>2 m</p> <p>tente malaise</p>	plusieurs km.	env. 100 ind./j.	Insectes ailés

	<u>Seslerio-Caricetum sempervirentis</u>	<u>Caricetum firmae</u>	<u>Elynetum</u>
AICHINGER (1933)	(50) 100 m ²	(2) 4 (8) m ²	
BRAUN-BLANQUET (1926)	50 - 200	(3) 20 - 100	1-4 (50)
BRAUN-BLANQUET (1969)	50 - 100	4 - 50 (100)	5 - 50
GIGON (1971)	20 - 50		
POLDINI et FEOLI (1976)		20 - 100	
GALLAND	4 - 10	(1) 2 - 6 (50)	

Nous avons largement utilisé la méthode phytosociologique classique, en réduisant au maximum la surface des relevés. Nous avons eu ainsi la possibilité de tester les limites d'utilisation de cette méthode pour des études de pédofaune, ce qui constitue un aspect également intéressant de ce travail. Lorsque cette méthode n'était vraiment plus adéquate, dans les groupements avec très peu d'espèces et pour des unités plus petites que 2 m², une description de la végétation et des sols basée sur l'aspect physiognomique a pris le relais. Enfin il faut signaler que les mesures et analyses ont permis dans quelques cas de distinguer des milieux là où l'étude de la végétation seule ne permettait pas de détailler.

4.1. Etude phytosociologique

Cette partie du travail a été effectuée selon la méthode classique, dite de BRAUN-BLANQUET ou de Zürich-Montpellier (GUINOCHET 1973). Les relevés faits dans le terrain ont dans un premier temps été partiellement traités à la main pour reconnaître rapidement les principaux sous-groupes du Caricetum firmae (GALLAND, 1979). Par la suite la totalité des relevés a été traitée à l'aide de programmes d'analyse factorielle des correspondances, afin de distinguer plus finement les unités et de dresser des tableaux de végétation "classiques".

4.1.1. Méthode de travail dans le terrain

Au cours des trois saisons d'été 1977, 1978 et 1979 nous avons pu rassembler environ 200 relevés de végétation provenant du Munt la Schera et de quelques sommets voisins. L'étude de la végétation alpine exclut pratiquement un quadrillage et la détermination des emplacements de relevés au hasard; le nombre de relevés à faire pour obtenir le résultat souhaité, c'est-à-dire un bon échantillonnage de tous les types de végétation rencontrés, dépasserait largement les possibilités offertes par la courte période de végétation et les autres travaux à faire.

Nous nous sommes cependant efforcé de ne pas nous limiter aux milieux les plus purs, ce qui est bien tentant, mais de tenir compte de tous les groupements susceptibles d'être rassemblés sous l'appellation de pelouse (jusqu'à un recouvrement minimum d'environ 15 %); une part importante des relevés provient de groupements de transition. Leur étude n'est pas très aisée ni satisfaisante du point de vue de la phytosociologie descriptive, mais offre les renseignements indispensables pour l'étude de la succession et de l'évolution des groupements, pour l'articulation des biocénoses.

La brièveté de la période de végétation et la floraison relativement tardive de beaucoup d'espèces (Fig. 36, p.79) nous ont obligé à supprimer les relevés faits trop tôt dans la saison, et par conséquent incomplets. D'autre part une première étude rapide nous a montré que les relevés de trop grandes surfaces ne pouvaient répondre aux buts recherchés. Nous les avons également supprimés. Il faut cependant souligner que, dans cette première phase, aucune élimination n'a été opérée en regard de la composition floristique, de la provenance ou du milieu.

Nous avons réuni de cette façon 122 relevés complets que nous avons entrés sur ordinateur avec toutes les espèces, sans exception. Pour permettre les manipulations à l'aide des programmes P-stat (BUHLER 1979), nous avons renoncé à utiliser le chiffre de sociabilité; les signes + et r ont été remplacés par des chiffres, en l'occurrence 8 et 9 (choix totalement arbitraire et sans aucune signification) (Tab. 8).

TABLEAU 8

Codes utilisés pour les relevés de végétation

Echelle de BRAUN-BLANQUET	Entrée sur ordinateur	Prés/Abs.	Abon-Dom (1.)
Absent		0	0
Rare (1 pied)	r	8	2
Simplement présent (recouvrement et abondance faible)	+	9	4
Abondant mais faible recouvrement ou peu abondant avec un plus grand rec.	1	1	6
Très abondant ou recouvrement 5 %	2	2	7
Recouvrement de 25 - 50 %	3	3	8
Recouvrement de 50 - 75 %	4	4	9
Recouvrement 75 %	5	5	9

(1.) d'après KUHN (1970)

4.1.2. Analyse factorielle des correspondances

Cette méthode répandue pour traiter des données de toute nature est utilisée en phytosociologie depuis une vingtaine d'années. A partir des premières analyses faites par les chercheurs d'Orsay (BENZECRI 1970) de nombreuses améliorations ont été apportées à la méthode, notamment en vue d'augmenter le nombre de relevés traités (méthode d'analyse en données groupées [ADG], GALLANDAT 1980). Il est ainsi possible de travailler avec plus de 1'000 relevés et un nombre théoriquement infini d'espèces.

Nous avons utilisé un programme existant déjà, mis au point par le Groupe de recherche en méthodes quantitatives de la Faculté de Droit et des Sciences économiques de l'Université de Neuchâtel. Ce programme permet de traiter en une fois 70 variables avec projection possible de 30 variables supplémentaires. La méthode générale a été décrite en détail par GUINOCHET (1973). Le programme utilisé présente l'avantage de projeter sur le même plan factoriel simultanément les observations (espèces) et les variables (relevés). La distance utilisée est celle du χ^2 .

Dans la pratique la limitation à 70 du nombre de variables n'a pas posé de problèmes pour le traitement de la matrice de 122 relevés. Le traitement en analyses partielles (Fig. 23) est nettement plus rapide que la mise au point d'un programme pour une ADG. Dans notre cas, nous avons travaillé avec des sous-matrices de 70 relevés et d'environ 110 espèces.

Mode opératoire (Schéma Fig. 23)

1ère étape

La matrice de départ (0), comprenant 122 relevés et 118 espèces est divisée en 2 parties rassemblant chacune 70 relevés; une quinzaine d'entre-eux sont communs aux deux groupes, ce qui permet une interprétation plus aisée des résultats. La division se fait au hasard. Les deux sous-matrices (I et I') sont traitées de façon identique par le programme d'analyse factorielle des correspondances. Le plan le plus significatif issu de chaque analyse est représenté par la combinaison des axes 1 et 2 (Fig. 24 et 25); il permet de reconnaître des groupes de relevés principaux et de les isoler grossièrement. La position des relevés communs aux deux analyses, et surtout la position des espèces (non figurées ici pour simplifier le dessin) permettent d'établir l'équivalence entre les groupes rencontrés dans les deux cas. On remarque que la position sur les deux axes est inversée d'un dessin à l'autre; ceci n'a aucune signification, seules les positions et distances relatives des variables ou des observations les unes par rapport aux autres ont une importance.

Cette première analyse sur des groupes triés au hasard est assez délicate à interpréter; les pourcentages d'information fournis par les axes sont très faibles, moins de 10 % dans le meilleur cas. Elle permet cependant de séparer 2 groupes de relevés sur la base de critères objectifs en vue d'autres analyses. Nous avons dans ce cas précis pu séparer d'une part tous les relevés du *Caricetum firmae* et du *Seslerio-Caricetum sempervirentis*, c'est-à-dire les relevés des milieux riches en carbonates, de tous les autres milieux, plus dispersés mais toujours caractérisés par un sol neutre à légèrement acide. Un faible pourcentage d'information doit rendre particulièrement prudent pour l'interprétation d'un plan factoriel et pour la mise en relation de la tendance représentée par un axe avec un facteur écologique.

Les axes semblent, dans notre cas, traduire une combinaison de facteurs écologiques difficilement mesurable. Par exemple, une combinaison entre les facteurs vent, température, durée d'enneigement, etc., peut être représentée par le concept d'exposition de la station, impossible à quantifier mais cependant assez parlant.

2ème étape

Sur la base de ces premiers renseignements, nous avons poursuivi le traitement selon deux voies différentes. La méthode mathématique restant toujours la même, il s'agissait de sélectionner des groupes de relevés susceptibles de laisser apparaître, par leur position dans l'espace, une hiérarchisation et une organisation des communautés végétales étudiées.

- A) Les tendances mises en évidence (Fig. 24 et 25) ont permis de rassembler en deux groupes les relevés les plus proches, avec élimination des points extrêmes; cette façon de procéder favorise une bonne dispersion des observations et variables dans l'espace. Le premier groupe est constitué des relevés du Caricetum firmae (matrice 2, Fig. 23); son homogénéité est très bonne et les résultats obtenus permettent de situer la limite inférieure à laquelle des groupes peuvent être distingués objectivement, sur la base de la combinaison des espèces. (Fig. 26).
- B) Un choix de 70 relevés, représentatifs de toutes les tendances à l'exclusion des cas trop extrêmes, est à la base de la matrice 4; ce choix correspond approximativement aux 3/5 des relevés pris en considération. Les représentations graphiques obtenues après analyse (Fig. 27) permettent de situer tous les groupements et toutes les espèces rencontrés dans un même espace afin d'étudier leurs relations et les intermédiaires par lesquels se font les passages de l'un à l'autre.

3ème étape

Les "listings" des différentes analyses nous fournissent, entre autre, les pourcentages d'information absorbés par les 5 axes principaux, c'est-à-dire ceux contenant le plus d'information. Les résultats (Tab. 9, analyses des matrices 2 et 3) nous montrent que ces pourcentages sont toujours très faibles. Nous avons vu les difficultés pour l'interprétation qu'entraînent de tels résultats; par conséquent nous avons cherché à améliorer ces pourcentages.

La plupart des auteurs ayant appliqué l'analyse factorielle des correspondances à des relevés de végétation ont travaillé uniquement sur des tableaux de présence/ absence. Ils ont montré que les résultats n'étaient pas améliorés sensiblement par l'utilisation de l'abondance-dominance. Dans notre cas, le nombre relativement bas d'espèces et la forte dominance de quelques unes d'entre-elles nous permettaient de penser que la même analyse effectuée avec ou sans l'abondance-dominance présenterait des résultats différents. Nous avons donc soumis la matrice 4 (choix de 70 relevés) aux deux méthodes.

Pour utiliser le chiffre d'abondance-dominance il était nécessaire de recoder la matrice, afin d'une part d'intégrer dans une échelle chiffrée le r et le +, et d'autre part de mieux répartir les chiffres de l'échelle BRAUN-BLANQUET en fonction de leur

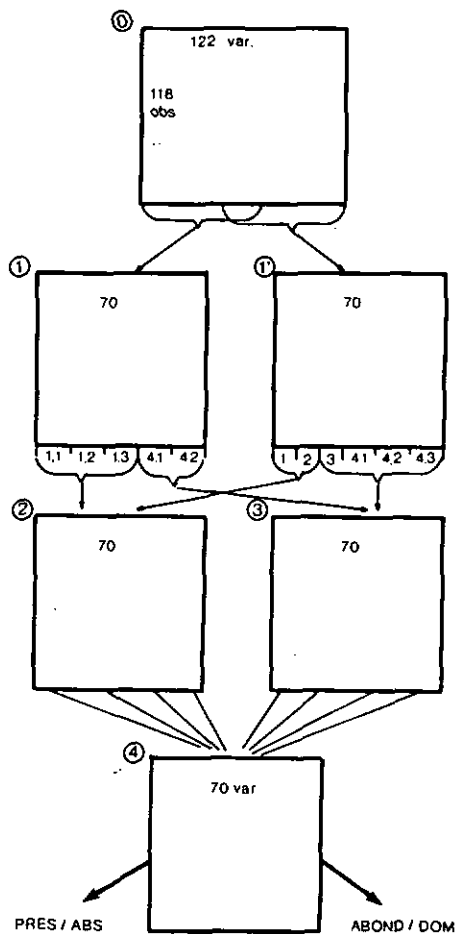
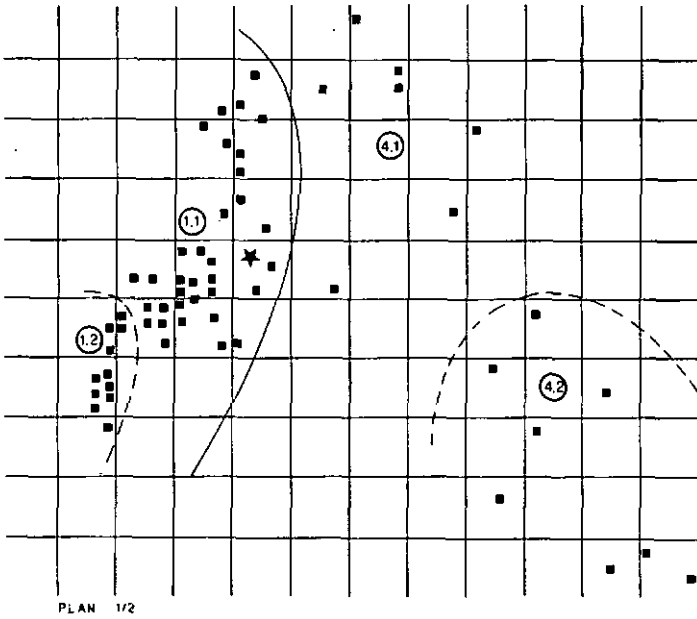


Fig. 23 : Schéma des analyses factorielles; explications dans le texte.

Fig. 24 et 25: Analyses partielles

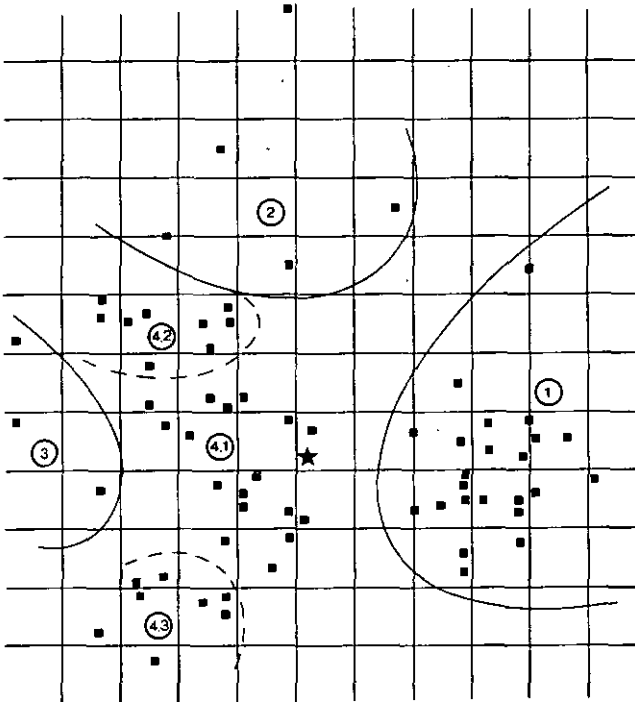
- 1.1 Caricetum firmae
- 1.2 C. firmae caricetosum mucronatae } Sesslerion
- 1.3. Seslerio-Caricetum sempervirentis }
- 2. Groupements d'éboulis
- 3. Caricetum curvulae (Umbraii)
- 4.1 Grpt. à Elyna et Festuco violaceo (Elynetum)
- 4.2 Combes à neige (Salicetum)
- 4.3 Grpt à Nardus et Sieversio (Curvuletum)

★ origine



PLAN 1/2

Fig. 24 : Première analyse partielle



PLAN 1/2

Fig. 25 : Deuxième analyse partielle

signification réelle. Il est en effet clair que la différence est nettement plus grande pour une espèce entre absent (0) et rare (r), (1 ou 2 exemplaires), qu'entre 4 (50 - 75 % de recouvrement) et 5 (75 - 100 %). Nous avons utilisé l'échelle proposée par KUHN (1970) qui semblait correspondre à ces exigences. Le Tableau 8 (p. 43) permet de comparer les différentes échelles utilisées au cours des phases successives du travail.

Les pourcentages d'information obtenus pour la matrice 4 selon les deux méthodes figurent au Tableau 9. On constate que l'amélioration obtenue par l'utilisation de l'abondance-dominance est insignifiante. Les modifications de position dans les plans factoriels sont en général de l'ordre de grandeur de la précision permise par la représentation graphique pour les variables (relevés); dans le cas des observations les déplacements sont un peu plus marqués, mais ils affectent surtout les espèces les plus éloignées de l'origine, à position bien tranchée; par conséquent l'apport d'informations supplémentaires est tout à fait négligeable.

TABLEAU 9

Pourcentages d'information des analyses factorielles

Groupe de relevés	Matrice (Fig. 26)	Facteurs (axes)				
		1	2	3	4	5
Milieux neutres et acides	3	0.114	0.093	0.063	0.051	0.047
Milieux basiques	②	0.102	0.074	0.066	0.055	0.049
Choix de 70 relevés Présence/Absence	④	0.110	0.080	0.066	0.057	0.046
Choix de 70 relevés Abondance-dominance	④	0.115	0.081	0.069	0.063	0.046

Tableaux de végétation

Sur la base des résultats des analyses factorielles des tableaux de végétation "classiques" ont été construits par ordinateur directement en partant de la matrice 0. Nous donnons ici les principes qui ont amené aux tableaux définitifs; toutes les opérations ont été effectuées en utilisant les programmes du package P-stat (BUHLER 1979) à disposition au Centre de calcul.

Les relevés sont grossièrement ordonnés et sélectionnés en fonction de leur position sur les différentes images des plans factoriels. Les espèces forment également des groupes d'après leur fidélité à un groupe de relevés; chacun de ces groupes est représenté par un chiffre, dans l'ordre inverse de celui où on désire les voir figurer dans le tableau. Un classement automatique permet de rassembler les espèces d'un même groupe et de les ordonner directement par fréquence au sein du groupe.

Le tableau, à l'exception des colonnes de fréquence et du classement par groupe, est recodé pour faire figurer à nouveau les valeurs de l'échelle de BRAUN-BLANQUET et imprimé. A ce stade l'opérateur examine le résultat et regarde les modifications à faire, soit dans l'ordre des relevés, soit dans la répartition des espèces. Les modifications sont faites et un nouveau tableau est imprimé; on répète l'opération jusqu'à l'obtention d'un résultat satisfaisant.

Dans la pratique des tableaux de 50 relevés ont pu, de cette façon, être présentés sous leur forme définitive après un classement général et deux modifications subséquentes. Le gain de temps, une fois la méthode au point, est considérable. Les deux tableaux présentés ici sont une sélection de toutes les tendances.

4.1.3. Description des groupements

Dans une première phase nous décrivons une série de groupements, tels qu'ils apparaissent à la suite de l'analyse phytosociologique. Nous tenterons ensuite de leur attribuer un rang, de les intégrer dans un système hiérarchisé afin de situer très exactement les milieux choisis pour les recherches écologiques et faunistiques.

L'analyse factorielle des correspondances appliquée à un nombre suffisant de relevés nous fournit une base solide pour la description des groupements; elle permet de situer rapidement des centres autour desquels se groupent les observations et les variables et aide à tracer les limites entre les principaux nuages. Il ne faut cependant pas oublier qu'un plan factoriel n'est jamais que la projection de points répartis dans l'espace sur un plan constitué par deux des meilleurs axes.

La confection d'un tableau de végétation conduit à représenter les relevés non plus dans l'espace ou dans un plan, mais sur un axe; on passe donc d'un espace à n dimensions (n = nombre d'observations) à un espace à une seule dimension. Des méthodes de classification automatique existent pour aider à résoudre ce type de problèmes; nous en avons essayé quelques-unes mais elles ne nous ont pas été d'un grand secours. Ces méthodes ont été utilisées avec succès pour la définition d'unités d'un rang systématique supérieur (alliance, ordre); les différences sont bien marquées et les niveaux d'agrégation suffisamment hauts pour permettre des distinctions nettes (KOMARKOVA, 1980). Pour des unités inférieures (associations, variantes) à caractère local, les connaissances de terrain permettent, malgré une certaine subjectivité, une interprétation satisfaisante des données de l'analyse factorielle.

Les relevés du Caricetum firmæ ont été isolés et analysés séparément; ils constituent une association bien homogène et bien développée qui rencontre au Munt la Schera ses conditions optimales. 65 relevés sur les 122 considérés appartiennent à cette association. Nous avons dressé un tableau de végétation en réunissant 34; ce nombre

est suffisant pour illustrer toutes les tendances rencontrées dans ce groupement et constitue une limite pour la lisibilité du tableau. La sous-association à Carex mucronata, bien qu'isolée, fait partie intégrante de l'association.

4.3.4.1. Caricetum firmae (KERNER) Br.-Bl. 26 (Tab. 10 hors texte)

Les relevés constituant cette association sont bien groupés au sein d'un nuage compact; le nombre d'espèces moyen par relevés est faible (moins de 15). L'association se développe toujours sur des sols peu évolués, minces: une couche d'humus brut recouvre un horizon minéral en contact avec la dalle dolomitique plus ou moins fissurée mais peu désagrégée en surface. La composition floristique est très constante, un tiers environ des espèces sont des caractéristiques de l'alliance du Seslerion. Ceci traduit les conditions extrêmes édaphiques et climatiques dans lesquelles se développe cette association; les espèces sont presque toutes des basiphiles strictes adaptées à l'altitude.

Les caractéristiques d'association sont:

- Caréx firma: Toujours très abondant, il trouve ici son optimum écologique; il peut déborder assez largement dans d'autres groupements d'altitude inférieure, mais n'occupe plus alors que les endroits laissés libres par les espèces à forte concurrence telles Sesleria caerulea et surtout Carex sempervirens. Il forme toujours des touffes d'où son nom allemand: "Polstersegge". Il affectionne les endroits rocheux, exposés, mais fuit les sols mobiles.

- Saxifraga caesia: Cette espèce déborde elle aussi dans les milieux voisins, mais elle affectionne les sols caillouteux ou rocheux, là où elle peut s'accrocher et où elle n'est pas concurrencée.

- Crepis jacquini: Espèce des endroits ouverts, pierreux, elle est une bonne caractéristique; elle ne déborde que faiblement hors du Caricetum firmae. Elle semble parfois préférer les versants ensoleillés, mais cela est dû au fait qu'elle n'apparaît et ne fleurit que tardivement aux endroits mal orientés.

- Chamorchis alpina: C'est la seule espèce trouvée exclusivement dans le Caricetum firmae. Elle est cependant peu fréquente au Munt la Schera, ce qui nous a été confirmé par ZOLLER (comm. orale); elle aussi ne fleurit que très tard.

Gentiana clusii est souvent considérée comme caractéristique du Caricetum firmae (BRAUN-BLANQUET 1926, etc.) Cependant sur la base de nos observations personnelles nous préférons la considérer comme caractéristique d'alliance (Seslerion); bien qu'abondante dans le Caricetum firmae elle ne semble pas y avoir véritablement son optimum écologique; elle est tout aussi fréquente dans le Seslerio-Caricetum sempervirentis. OBERDORFER (1978) en fait une caractéristique de l'ordre.

Les espèces caractéristiques de l'alliance (Seslerion) et de l'ordre (Seslerietalia) sont réparties également dans les secteurs occupés par les relevés du Caricetum firmae et du Seslerio-Caricetum sempervirentis; beaucoup d'espèces sont communes aux deux associations et on observe souvent un passage très progressif de l'une à l'autre.

Subdivisions du Caricetum firmae (Tab. 10 hors texte)

L'examen de la Fig. 26 (hors texte), obtenue à partir d'une analyse de tous les relevés du Caricetum firmae, nous permet de séparer des variantes définies par leur composition floristique. Bien que ces variantes puissent partiellement être retrouvées dans les études phytosociologiques provenant de massifs étrangers, il faut insister sur le caractère local des variantes définies ici. Les groupements sont traités en allant des localisations les plus abritées ou chaudes aux endroits les plus frais et exposés. Cette gradation correspond assez grossièrement à l'axe 1 de la Fig. 26.

A) Groupement à Carex mucronata (= sous-ass. caricetum mucronatae)

La situation isolée de ce groupement justifie pleinement son rang de sous-association comme l'a décrite BRAUN-BLANQUET. Il est caractérisé avant tout par Carex mucronata, qui trouve ici visiblement son optimum écologique. Il croît sur les versants sud, chauds, ensoleillés et très pierreux; ces conditions sont en général réunies sur de petites zones à relief convexe, très vite déneigées. Le sol est essentiellement minéral et très filtrant, donc très sec. Par conséquent la température moyenne est élevée en été et connaît de très grands écarts en début et fin de saison.

Aux côtés de Carex mucronata on trouve toutes les caractéristiques du Caricetum firmae et des espèces plus thermophiles qui atteignent ici leur altitude extrême: Leontopodium alpinum, Globularia cordifolia, Kernera saxatilis, Erica carnea, Polygala alpestris, Pedicularis verticillata, etc.; le nombre d'espèces est nettement réduit. Carex mucronata se distingue de la plupart des autres espèces par sa répartition; il se trouve pour ainsi dire exclusivement dans ce groupement spécialisé dont il est l'espèce dominante. Ce comportement se traduit par une position marginale dans les plans factoriels; c'est une des rares espèces qui subit un net déplacement selon le type de données considérées, c'est-à-dire analyse avec présence / absence ou abondance-dominance.

B) Groupement des versants sud et sur sol évolué (= variante à Homogyne alpina et Carex sempervirens)

Un groupe d'espèces permet de caractériser une variante du Caricetum firmae relativement bien développée qui trouve des conditions favorables là où se forme un sol épais pour l'association, c'est-à-dire soit en versants sud, soit dans les combes et sur les replats légèrement abrités. L'épaisseur du sol favorise une décalcification des horizons supérieurs, et par conséquent la présence de quelques espèces moins strictes que les caractéristiques d'alliances et d'ordre qui sont malgré tout dominantes. Les espèces différentielles locales de ce groupe sont relativement bien isolées par l'analyse factorielle (Fig. 27 hors texte); il s'agit de Homogyne alpina, Soldanella alpina, Carex sempervirens, Carex ericetorum, Campanula Scheuchzeri, Antennaria carpatica, Leontodon hispidus, n'est présent que dans deux relevés, son appartenance à ce groupe n'est pas nette.

Le groupement sur sol évolué, appelé d'abord faciès à Sesleria coerulea, (GALLAND 1979) car cette espèce y est en général abondante et bien visible, profite des replats à durée d'enneigement moyenne et où viennent se déposer les particules minérales

entraînées par les eaux de fonte et de ruissellement. Les relevés faits en versants sud se distinguent par un groupe d'espèces thermophiles, fréquentes également dans la sous-association à Carex mucronata.

La variante à Homogyne et Carex sempervirens profite des moindres surfaces bien exposées, comme par exemple des faibles contre-pentes du plateau sommital orienté au Nord (Fig. 22). Sur le versant sud de la montagne elle ne descend pas très bas, elle est rapidement remplacée par le Caricetosum mucronatae aux endroits secs et exposés, et par le Seslerio-Caricetum sempervirentis dans les pentes moins raides à conditions moins extrêmes. Elle fait souvent une transition entre le Caricetum firmae et ce dernier groupement.

C) Groupement sur sol frais (= variante à Ranunculus alpester et Salix reticulata)

Au pied des versants à orientation générale nord s'accroissent en de nombreux endroits des particules fines entraînées par l'eau; sur ce matériel meuble, contenant une quantité non négligeable de matière organique, poussent plusieurs espèces de combe à neige (Salix reticulata, Ranunculus alpester, Sedum atratum, Salix retusa), parmi une majorité d'espèces du Caricetum firmae. Ces bas de versants sont très longtemps enneigés et le ruissellement des eaux de fonte favorise une constante mobilité du sol. Les espèces qui préfèrent les sols plus stables et plus riches en squelette, Carex firma par ex., sont nettement moins représentées ou se développent mal. Cependant, malgré les conditions particulières, le nombre d'espèces est assez élevé; la mobilité du milieu ne permet pas une grande extension des plantes en touffes, laissant ainsi toujours de la place libre pour des espèces croissant par pieds isolés.

Les dessins de ZUBER (1968) montrent comment Carex firma réagit aux phénomènes de solifluxion; son enracinement important mais concentré en surface lui permet mal de résister à l'arrachement lors des glissements ou aux perturbations du sol par le gel. La terre fine accumulée au bas des versants est presque constamment humide et favorable à la gélifraction.

Le regroupement des espèces d'après leur appartenance aux classes de végétation montre que nous trouvons ici ces espèces de combe à neige, d'éboulis et de pelouses côte à côte. Le groupement est maintenu en constant renouvellement par les conditions géomorphologiques particulières des bas de versants; il est probablement lié étroitement aux conditions locales et n'a que peu d'importance pour l'évolution générale des pelouses. La position sur l'axe I pourrait faire penser à une décarbonatation du sol; ce n'est pas le cas (pH sup. à 8) mais les conditions générales sont favorables à l'établissement d'un nombre d'espèces plus grand et plus varié que dans le Caricetum firmae "Moyen". Des espèces plus tolérantes sont présentes et modifient la position de ce groupement.

D) Groupement à Carex firma (= variante typicum)

Caractérisé avant tout par la forte dominance des caractéristiques d'ordre, d'alliance et d'association, ainsi que par l'absence de différentielles, ce groupement se présente sous la forme d'un nuage homogène proche de l'origine dans l'analyse détaillée du Caricetum firmae (Fig. 26). Ce rassemblement au centre traduit le peu d'originalité de cette variante, en même temps que sa grande homogénéité et son nombre moyen d'espèces bas.

Ce groupement est avant tout répandu sur les affleurements rocheux ou sur des amas de blocs stables; il ne s'agit en aucun cas d'un groupement d'éboulis. Le sol est peu épais, une faible couche d'humus brut est presque directement en contact avec la roche sous-jacente; elle n'est jamais assez épaisse pour être décalcifiée et offrir des conditions favorables aux espèces neutrophiles.

Carex firma est l'espèce dominante, et de loin; elle trouve ici son optimum écologique, en conditions sévères mais pratiquement sans concurrence. Elle se développe en touffes de grosseur variable, mais qui n'arrivent jamais à un développement suffisant pour former même le début d'un tapis continu. Les jeunes touffes favorisent l'accumulation de plusieurs centimètres d'humus brut, puis elles dépérissent au centre, formant des couronnes ou des festons lorsque la pente est supérieure à environ 20 %; la matière organique est retenue pendant plusieurs années après la mort de la plante, aussi longtemps que subsiste un réseau de racines susceptible de maintenir une certaine structure.

Faciès à Dryas - faciès Pionnier

Au sein de cette variante on rencontre un faciès nommé par BRAUN-BLANQUET (1926) "stade pionnier à Dryas". Dans les endroits très pierreux on voit se développer des tapis de Dryas octopetala de grandeur respectable, séparés par de vastes espaces nus. Au sein de ces tapis croissent quelques espèces parmi les plus courantes du Caricetum firmae, par pieds isolés ou en très petites touffes.

Les relevés de ce type de végétation ne sont pas séparés à l'analyse des correspondances; le faible nombre d'espèces et la très large représentation de celles-ci entraînent une "banalisation" manifestée par une position proche de l'origine aussi bien des relevés que de la majorité des espèces. Même l'utilisation de l'abondance-dominance, donc du pourcentage de recouvrement de chaque espèce, ne modifie pas les résultats. Seule l'abondance relative des différentes espèces permet une distinction qui est avant tout d'ordre physiologique. Il devient difficile de parler d'un groupement; il s'agit plutôt de considérer pour elle-même une espèce particulière, favorisée par des conditions édaphiques spéciales.

Si on parle de stade pionnier, on envisage immédiatement l'évolution vers une végétation plus développée. Or il apparaît que le faciès à Dryas n'est pas un stade pionnier (voir ci-dessous, Chapitre 5.1). Nous préférons réserver par la suite ce qualificatif au groupement à très petites touffes de Carex firma, en situation exposée et qui se reconnaît avant tout par sa pauvreté en espèces et à sa forte dominance de Carex firma. Ceci ne signifie pas forcément qu'il s'agisse d'un stade remplacé rapidement par une végétation plus complexe.

E) Variante à Elyna myosuroides

Un groupe de relevés provenant de milieux neutrophiles et exposés au vent constitue une unité un peu à part. Trois espèces permettent de le caractériser: Elyna myosuroides, Gentiana brachyphylla et Oxytropis campestris.

Ces relevés ne proviennent pas du Munt la Schera mais de la crête de Murtèr (cf. carte, Fig 4), à l'endroit où BRAUN-BLANQUET (1926) a effectué les observations de

base sur le passage Caricetum firmae-Elynetum-Curvuletum. Nous avons conservé ces relevés pour cette raison; leur statut sera discuté à propos des problèmes d'évolution et de succession dans le Caricetum firmae (Chapitre 9).

Soulignons d'emblée que la géologie de Murtèr n'est pas la même que celle des sommets proches de l'Ofenpass; comme l'a souligné ZOLLER (C.S.P.N., 1966) les bancs de calcaire rhétien sont nettement plus favorables que la dolomie à l'établissement d'un sol décarbonaté et d'une végétation neutrophile à légèrement acidophile. Il semble donc que la région de Murtèr connaisse des conditions assez particulières et que les observations sur la végétation de cet endroit ne puissent être généralisées sans autre à toutes les pelouses alpines.

Organisation systématique du Caricetum firmae (Tab. 6, p.39)

L'association Caricetum firmae, décrite sommairement par KERNER (1863) et reprise dans sa forme définitive par BRAUN-BLANQUET (1926) n'a jamais été remise en question. La sous-association à Carex mucronata est celle aussi admise sans autre par tous les auteurs. L'analyse factorielle des relevés de la Schera ne fait que confirmer l'homogénéité de l'association avec un seul sous-groupe méritant le rang de sous-association. Il est par contre possible de définir sur cette base des variantes locales traduisant les conditions particulières de la région étudiée. Ces variantes sont très proches les unes des autres à tout point de vue, et les passages se font de façon progressive. On rencontre donc tous les types intermédiaires au milieu desquels il est difficile de placer des limites.

Au niveau le plus bas, c'est-à-dire à celui du faciès, la distinction ne se fait plus sur une combinaison d'espèces, mais sur l'aspect physionomique et la dominance apparente de un à deux taxons. Cette distinction est assez subjective et se base sur d'autres critères que les relevés de végétation. Il est possible de distinguer de tels faciès sur un tableau de végétation à la suite d'une sélection soignée soit des endroits choisis pour les relevés, soit de relevés typiques parmi une grande série. Dans le but de différencier rapidement les milieux choisis au préalable pour les recherches écologiques nous avons établi un tel tableau (GALLAND, 1979). L'analyse de tous les relevés sans distinction, rendue possible grâce aux méthodes mathématiques, nous a permis d'affiner ces résultats, de rectifier le choix des unités et surtout de leur attribuer un rang sur des critères plus objectifs. Un tableau de végétation ne renseigne pas sur la distance (mathématique) entre les groupements; il permet par contre de mettre en évidence des groupements dont la seule caractéristique est, du point de vue floristique, précisément l'absence d'espèces caractéristiques et le petit nombre d'espèces (ex: faciès à Dryas, faciès pionnier ou appauvri).

La comparaison des résultats nous a montré que le choix des milieux fait très tôt était tout à fait satisfaisant. Une synthèse de deux systèmes permet de mieux définir les milieux étudiés et de les hiérarchiser (Tableau 6).

4.1.3.2 Autres associations (Tab. 11 hors texte)

Ce tableau rassemble 30 relevés provenant du Munt la Schera et n'appartenant pas au Caricetum firmae; ils représentent les groupements de pelouses que l'on rencontre à l'étage alpin entre 2300 et 2600 m.

Dans le cadre de ce projet, centré au départ sur le Caricetum firmae, l'étude des autres pelouses répond à deux buts précis:

- 1) Comparaisons pour mieux situer la position du Caricetum firmae et approcher l'évolution générale des pelouses.
- 2) Description de la végétation et des sols pour l'étude de la macrofaune (arthropodes de la strate herbacée).

Avant d'examiner en détail les groupements rencontrés, il convient de faire quelques remarques générales à propos de cette végétation:

Le substrat rocheux du Munt la Schera étant, nous l'avons vu, fait de bancs de dolomie, des groupements neutrophiles ou légèrement acidophiles ne vont pouvoir se développer que grâce à l'accumulation de résidus siliceux ou d'argiles. Cependant même dans les plus fortes accumulations de matériel décarbonaté, la dolomie est toujours présente dans une proportion variable. Il est par conséquent exclu de rencontrer des associations végétales typiquement acidophiles comparables à celles décrites dans la littérature. Dès que l'on sort du Seslerion (Caricetum firmae ou Seslerio-Caricetum sempervirentis), on ne rencontre plus que les groupements intermédiaires difficiles à classer; l'image offerte par la carte de la végétation avec ses limites nettes et ses grandes surfaces est schématique et souvent un peu "extrémiste", c'est-à-dire que l'apparition d'une espèce marquante comme Carex curvula ou Elyna myosuroides a poussé les auteurs à nommer le groupement Curvuletum ou Elynetum en négligeant un peu la présence de beaucoup d'espèces moins typiques, plus largement répandues dans le secteur étudié.

L'examen de l'analyse factorielle (Fig 27) nous montre bien les difficultés à former des groupes distincts et surtout à placer les limites entre eux. Nous constatons un certain nombre de pôles avec la présence de nombreux relevés intermédiaires. Dans le but de rendre compte au mieux des relations entre groupements et des passages de l'un à l'autre, nous avons rassemblé tous les relevés en un seul tableau. Les espèces forment des groupes de différentielles vis-à-vis des autres types de végétation du tableau; nous avons renoncé à classer séparément les groupes de caractéristiques, leur appartenance aux classes est simplement mentionnée.

L'analyse factorielle du choix de relevés typiques (Fig. 27), puis celle plus fine de tous les relevés étrangers au Caricetum firmae sont à la base du classement tant des espèces que des relevés. La principale difficulté consiste à répartir les espèces proches de l'origine; en effet elles peuvent être soit liées au groupe de relevés du centre, soit être communes à tous les groupements. Une première version du tableau permet de distinguer les deux possibilités et de faire la répartition juste dans les versions suivantes.

Nomenclature

Bien que sujette à discussion sur de nombreux points, la nomenclature de la carte de la végétation du Parc (CAMPELL et TREPP, 1968) est utilisée ici, avant tout pour éviter des confusions et permettre de situer rapidement les associations principales. Nous discuterons par la suite de l'appartenance exacte des groupements étudiés aux associations décrites dans la littérature, respectivement de leur position intermédiaire.

Seslerio-Caricetum sempervirentis Br.-Bl. 26

Ce groupement se développe le mieux sur les versants SE à SW, de la limite de la forêt à 2450 m environ (Fig. 22, p. 38); il affectionne les terrains secs, bien ensoleillés et à durée d'enneigement modérée.

Floristiquement il est caractérisé par la présence d'un important groupe d'espèces strictement calcicoles combinées à quelques espèces neutrophiles ou indifférentes. Le sol est toujours riche en calcium et magnésium, mais peut être légèrement décarbonaté en surface si l'horizon A est bien développé. Une bonne part des espèces ne sont pas caractéristiques des altitudes extrêmes, mais plutôt des milieux secs et chauds. La végétation ne couvre jamais la totalité de la surface; dès que la pente est suffisante, la solifluxion conduit à la formation de guirlandes qui s'étagent régulièrement sur de grands versants.

La Fig. 22 montre la parenté de ce groupement avec le Caricetum firmæ. Seule la combinaison des axes 1 (acidité et épaisseur du sol) et 2 (exposition de la station) permet de les séparer. Les autres axes, dont l'interprétation est beaucoup plus hypothétique vu le faible pourcentage d'information absorbé, montrent surtout la proximité des deux groupes. On retrouve dans les espèces différentielles toutes les caractéristiques de l'alliance (Seslerion) ainsi que quelques espèces aimant un sol plus épais et un peu plus frais; en effet les grosses touffes ou guirlandes permettent, avec les années, l'accumulation d'une bonne couche humifère susceptible de conserver longtemps l'humidité, alors que les espaces entre les touffes sont très vite asséchés. Ces espèces, plus mésophiles, sont également présentes dans d'autres groupements, toujours là où le sol est assez épais (ex: Homogyne alpina, Campanula scheuchzeri, Poa alpina, etc.).

Groupement à Elyna myosuroides et Festuca violacea (Elynetum)

Sur les replats formés par les dos des bancs dolomitiques horizontaux des alentours du sommet du Munt la Schera les effets conjugués de l'eau et de vent ont permis l'accumulation de matériel fin, partiellement décarbonaté. Le sol épais forme des grosses buttes, séparées par des zones où affleure la dolomie, couvertes d'une végétation dominée par Elyna myosuroides et Festuca violacea. Les relevés faits parmi la végétation de ces buttes montrent des caractères peu tranchés, intermédiaires entre plusieurs groupements, traduits par la position centrale sur les plans factoriels et le peu de cohésion (Fig. 27). Toutes les espèces sont présentes dans les associations voisines, à l'exception de Gentiana brachyphylla; ce mélange d'espèces de tendances variées indique des conditions moyennes d'acidité du sol.

Cette végétation forme une sorte de transition entre le Caricetum firmæ, en contact direct avec la dolomie, et les creux à forte accumulation de matériel décarbonaté, combes à neige (Salicetum) ou Curvuletum. Les espèces du Caricetum firmæ sont d'ailleurs présentes dans les espaces entre les buttes, où elles jouent le rôle de colonisatrices. Les espèces du Salicetum se rencontrent dans les endroits abrités, où la neige s'accumule. Le recouvrement végétal sur les buttes est très fort; par contre les bords de celles-ci sont nus et fortement soumis à l'érosion latérale. Le sol, lorsqu'il est nu, est très sensible au gel.

Ce milieu est difficile à classer; il semble d'une part évoluer vers une pelouse acide, et d'autre part subir un constant rajeunissement par érosion. Les transformations sont cependant si lentes qu'il est presque impossible de dire quelle tendance l'emporte.

Groupement à Nardus stricta et Sieversia montana (Curvuletum)

Ce groupement, comme le montre la carte de la végétation du Parc, n'occupe qu'une surface restreinte et bien délimitée. Il est localisé sur des replats et combes du versant sud (Fig. 22, p. 38). Bien qu'il constitue le stade le plus acide des pelouses rencontrées au Munt la Schera, il nous est apparu d'emblée qu'il ne s'agit en aucun cas d'un véritable Caricetum curvulae tel qu'on le rencontre sur un substrat siliceux.

La composition floristique nous montre l'absence de nombreuses espèces typiques du Caricetum curvulae et la présence de plusieurs espèces neutrophiles ou légèrement calciphiles. Les conditions particulières de la combe entre le Munt la Schera et le Munt Chavagl (Fig. 8 et 9) ont permis l'accumulation d'une épaisse couche décarbonatée au-dessus du substrat dolomitique. Toutes les conditions sont donc réunies pour favoriser la croissance de végétaux acidophiles; cependant une proportion importante de matériel carbonaté entraîné par le ruissellement vient s'accumuler sans pouvoir être éliminé au fur et à mesure. On aura donc un mélange d'espèces neutrophiles et légèrement acidophiles; les calciphiles strictes sont éliminées, vraisemblablement surtout en raison de la concurrence, comme l'ont montrées les expériences de GIGON (1971).

La présence d'un petit ruisseau à la fonte des neiges et durant une partie de l'été assure le maintien d'un sol constamment humide. La productivité relativement forte de ce milieu attire le gibier (chamois et cerfs). Il en résulte un fort piétinement et un apport azoté favorisant la présence d'espèces du Nardion (Nardus stricta, Gentiana kochiana, Alchemilla vulgaris, etc.).

Combes à neige (Salicetum)

Les associations de combes à neige à proximité du sommet du Munt la Schera sont de deux types, qui profitent chacun d'une géomorphologie particulière. Les caractères communs sont la longue période d'enneigement, l'orientation vers le nord et le relief concave ne présentant jamais une forte inclinaison.

Les combes prononcées, conséquences de l'érosion karstiques, sont souvent des dolines comblées par d'importantes accumulations d'argiles et de sable siliceux. Malgré l'épaisseur parfois considérable de ces dépôts, des fragments de roche dolomitique sont toujours présents; le milieu est donc hétérogène comme le montre la dispersion des mesures de pH: 5,5 à 7,5. Pour la flore le facteur limitant est principalement la durée de la période de végétation qui n'excède pas 1 1/2 - 2 mois. On trouve dans ces combes des espèces basiphiles et neutrophiles mêlées à des espèces acidophiles. Les figures de l'analyse factorielle nous montrent que ce groupement est relié d'une part aux associations de pelouses à sol décarbonaté (sols à caractéristiques semblables) et d'autre part à la variante à Ranunculus alpester et Salix reticulata du Caricetum firmac (Fig. 27). Dans ce cas les facteurs communs sont surtout la situation géomorphologique et le microclimat. Il faut encore noter dans les combes la présence d'espèces nitrophiles comme Poa alpina, Cirsium spinosissimum ou Taraxacum palustre; malgré une végétation rase, ces milieux sont fréquentés par les chamois qui y déposent de nombreuses crottes fournissant de l'azote au sol.

Un autre type de végétation occupe les légères combes des versants faiblement à moyennement inclinés vers le nord, à sol constitué d'un peu de matériel fin dispersé

entre les cailloux et les blocs dolomitiques. La végétation, composée d'espèces calcicoles avec une proportion variable d'espèces d'éboulis, appartient à l'Arabidion coeruleae. En raison de l'accumulation de matériel décarbonaté dans tous les creux prononcés, ce type de groupement à l'état pur n'est que très mal représenté au Munt la Schera et se trouve presque toujours télescopé par les groupements voisins. Son recouvrement étant très faible, il n'a pas été pris en considération pour les études écologiques et ne figure pas dans les tableaux.

Nardetum alpigenum Br.-Bl. 49

Comme complément à l'étude des pelouses alpines nous avons effectué des observations et des mesures à l'étage subalpin dans le pâturage abandonné de l'Alp la Schera, à 2100 m (Fig. 22, p. 38).

Cette surface, primitivement à vocation forestière, a évolué vers une prairie à Nardus stricta sous l'action conjuguée de l'homme et du bétail. Elle a été étudiée du point de vue floristique durant une quarantaine d'années par STUSSI (1970) qui a tenté d'en suivre l'évolution à l'aide de relevés successifs.

Le sol acide de type podzolique induit la présence d'une série d'espèces nettement acidophiles; la différence de végétation avec les autres pelouses étudiées est telle que les relevés de l'Alp la Schera n'ont pas été introduits dans les analyses. Nous nous contentons de donner ici un relevé typique, renvoyant pour plus de détail à l'ouvrage de STUSSI (1970).

Alp la Schera

2100 m

Recouvr.: 100 %
Surface : 10 m²
Pente : 5 %
Exposition: W

4,4	<i>Nardus stricta</i>
3,2	<i>Anthoxanthum alpinum</i>
2,2	<i>Phleum alpinum</i>
2,2	<i>Agrostis tenuis</i>
+2	<i>Avena versicolor</i>
+2	<i>Festuca rubra</i>
+	<i>Luzula campestris</i>
+	<i>Carex ericetorum</i>
r	<i>Carex ornithopoda</i>
1,2	<i>Senecio abrotanifolius</i>
2,2	<i>Potentilla aurea</i>
1,1	<i>Galium pumilum</i>
1,1	<i>Achillea millefolium</i>
+	<i>Lotus corniculatus</i>
+2	<i>Trifolium repens</i>
+	<i>Gentiana verna</i>
+	<i>Botrychium lunaria</i>
+	<i>Thymus serpyllum</i>
+2	<i>Hieracium pilosella</i>
+	<i>Carduus defloratus</i>
+	<i>Gentiana campestris</i>
+	<i>Veronica fruticans</i>
+	<i>Erigeron</i> sp.
+	<i>Polygala alpestris</i>
+	<i>Selaginella selaginoides</i>
+3	<i>Daphne striata</i>
+	<i>Campanula scheuchzeri</i>
+	<i>Hypochoeris uniflora</i>
r	<i>Coelogyne viride</i>
(+)	<i>Nigritella nigra</i>
(+)	<i>Thesium alpinum</i>

4.1.4. Synsystème phytosociologique

Après avoir isolé un certain nombre de groupements, après avoir considéré leur composition floristique et les caractéristiques de leurs stations respectives, nous avons tenté de leur donner un rang et une place au sein de la synsystème phytosociologique. Parmi les nombreux travaux sur la végétation alpine en Europe nous avons retenu ceux de deux auteurs présentant une synthèse des groupements végétaux de domaines proches géographiquement des montagnes de la Basse-Engadine.

Le Tableau 12 présente les associations rencontrées au Parc national d'après ZOLLER (1964). Cette synsystème est celle proposée par BRAUN-BLANQUET pour les Alpes rhétiques (1948, 1949 et 1950); elle est également à la base de la carte du Parc (CAMPELL et TREPP, 1968). Un travail plus récent est celui d'OBERDORFER (1977, 1978) qui traite des associations végétales du sud de l'Allemagne. La synsystème proposée par cet auteur (Tab. 13) montre quelques divergences avec celle de BRAUN-BLANQUET.

Au niveau des unités supérieures on constate chez OBERDORFER une tendance à la multiplication des ordres et des classes en créant des unités plus restreintes. La distinction d'un ordre et d'une classe pour les associations du Nardion (Nardetalia, Nardo-Callunetea) est déjà relativement ancienne et elle est très généralement reprise par les auteurs.

Par contre la création de la classe Carici rupestris-Kobresietea bellardii *) est récente; elle a été introduite par OHBA (1974) sur la base de travaux provenant des montagnes du Japon. OBERDORFER l'a reprise pour l'Europe et donne une liste des caractéristiques de classe.

Lorsque nous considérons l'appartenance des espèces aux classes de végétation, nous constatons que les caractéristiques de la nouvelle classe sont en partie mêlées à celles des Seslerietea variaie (Dryas octopetala, Carex rupestris, Arenaria ciliata, Minuartia verna). Ces espèces sont, dans le secteur étudié, liées aux groupements à Sesleria et non aux groupements à Elyna.

La position des groupements où pousse Elyna myosuroides n'est, à notre avis, pas résolue de façon satisfaisante pour les Alpes en général. La très grande amplitude écologique d'Elyna (pH, teneur en magnésium par ex.) en fait une très mauvaise espèce caractéristique. Une tentative de synthèse faite par ALBRECHT (1969) n'a pas apporté les résultats escomptés; il est permis de penser que l'ordinateur permettrait, à l'heure actuelle, de traiter ensemble un vaste choix de relevés provenant de toute la chaîne alpine et rendrait possible une telle synthèse. Pour terminer, nous constatons que OBERDORFER (1978) ne mentionne pas le Festucetum Halleri; il semble que cette association n'existe pas au Sud de l'Allemagne. L'existence de ce groupement est d'ailleurs mis en doute par J-L. RICHARD (comm. orale)

Position synsystème des groupements étudiés

Dans la plupart des cas, la végétation des milieux est intermédiaire et difficile à classer; nous avons conservé le système adopté pour le Parc (ZOLLER 1964, CAMPELL

*) Kobresia bellardii = Elyna myosuroides

TABLEAU 12

Systématique des associations végétales d'après ZOLLER, (1964)

Ordre	Alliance	Association
Salicetalia herbaceae	Salicion herbaceae	Salicetum herbaceae
Arabidetalia	Arabidion coeruleae	Salicetum retuso-reticulatae Arabidetum coeruleae
Seslerietalia coeruleae	Seslerion coeruleae	Caricetum firmae Seslerieto-Semperviretum
	Oxytropo-Elyinion	Elynetum myosuroidis
Caricetalia curvulae	Caricion curvulae	Festucetum halleri Caricetum curvulae
	Nardion strictae	Nardetum alpigenum

TABLEAU 13

Systématique des associations végétales d'après OBERDORFER, (1977-1978)

Classe	Ordre	Alliance	Association	Sous-association
Salicetea herbaceae	Arabidetalia coeruleae	Arabidion coeruleae	Salicetum retuso-retic. Arabidetum coeruleae	
	Salicetalia herbaceae	Salicion herbaceae		Salicetum herbaceae
Carici rup. - Kobresietea bellardii	Elynetalia	Elyinion	Elynetum	
Seslerietea varia	Seslerietalia varia	Seslerion varia	Caricetum firmae	typicum caricetosum mucron.
			Seslerio-Car. sempervirentis	
Nardo-Callunetea	Nardetalia	Nardion	Nardetum	
Juncetea trifidi	Caricetalia curvulae	Caricion curvulae	Curvuletum	

et TREPP, 1968) et nommé les groupements pour la suite du travail (étude écologique) en les rattachant à l'association la plus proche et telle qu'elle figure sur la carte.

Les deux associations du Seslerion ne posent aucun problème, si ce n'est pour des détails (faciès et variantes) du Caricetum firmae.

Le groupement à Elyna myosuroides et Festuca violacea est rattaché à un Elynetum; cette solution, même si elle est peu satisfaisante, permet d'éviter de créer une nomenclature compliquée lourde à traîner pour la suite du travail.

Le groupement nommé Caricetum curvulae d'après la Carte de la végétation est un intermédiaire entre plusieurs associations; nous conservons le nom de Curvuletum pour les mêmes raisons.

Les relevés de combes à neige sont tout à fait semblables à ceux de SÖRINKY que OBERDORFER (1978) utilise pour décrire une sous-association à Potentilla brauneana du Salicetum herbaceae. Cependant la composition floristique, la description des sols, le pH notamment, rendent difficilement acceptable l'intégration de ce groupement au Salicetum herbaceae. Pour cette raison nous nommons le groupement étudié Salicetum, sans précision en attendant une redéfinition sur une base plus large.

5. ECOLOGIE GENERALE DES PELOUSES

5.1 Le Caricetum firmae

Cette association a frappé l'attention des botanistes dès le début des études de végétation alpine; sa pauvreté en espèces, son caractère de robustesse, l'aspect de Carex firma qui atteint son plus beau développement sous la forme de petites touffes isolées aux endroits exposés, à l'abri de la concurrence, ainsi que la découverte d'un monde bien vivant avec une faune discrète mais abondante et d'une résistance à toute épreuve ont fourni un cadre attachant pour une étude synécologique approfondie. Même si au cours du travail il est devenu nécessaire de s'intéresser aux groupements voisins, même si de nombreuses comparaisons avec des études faites à l'étranger nous ont permis d'élargir nos vues, c'est autour de Carex firma que nous avons concentré nos efforts.

De la description originale de KERNER (1863), faite à partir d'observations des Alpes autrichiennes, nous retiendrons le passage suivant:

" Die steife Segge, welche jetzt den Ton angibt und welche das Grundgewebe der zusammenhängenden Grasnarbe auf den höchsten Kalkalpenjöchern bildet, ist eine polsterförmig wachsende Pflanze mit glänzenden, starren, sparrig und gekrümmt abstehenden spitzen Blättern, welche nur mehr die Höhe weniger Zolle erreicht und die selbst von den weidenden Schafen und Gamsen vermieden und verschmäht wird. Bald sind ihre starren Rasen vereinzelt gleich Maulwurfshügeln über den steinigen Boden aufgewölbt, bald wieder fließen mehrere dieser Polster in einander und bilden grössere mehrere Quadratfuss grosse Flecken, bald überziehen sie endlich in einer ununterbrochenen Flucht weite Strecken der sonnigen Flächen und Gehänge."

On ne peut mieux résumer la place occupée par cette association dans les Alpes. Par la suite, des auteurs sont allés plus loin, en lui attribuant le rôle d'association pionnière extrême. Il faut ici faire quelques nuances en tenant compte de près d'un siècle d'observations.

La simple observation répétée sur quelques années a montré la remarquable stabilité des écosystèmes. L'évolution en direction d'une pelouse fermée, à sol épais et décarbonaté est pratiquement inexistante. ELLENBERG (1978) insiste sur le fait qu'il ne faut pas considérer le Caricetum firmae comme une association pionnière, mais comme un groupement stable; dans les conditions actuelles on peut presque parler de végétation climacique.

Les mesures faites au cours de ce travail (croissance des espèces, productivité, etc.) permettront de confirmer ces observations et d'esquisser l'évolution future de cet écosystème.

5.1.1. Répartition géographique

La carte de distribution de Carex firma établie par MEUSEL (1965) nous permet de connaître la répartition de l'association de façon grossière (Fig. 28). Cette espèce est en effet toujours présente dans l'association en forte proportion, et elle ne déborde que faiblement dans les groupements voisins. L'espèce est répandue dans les Tatras, toutes les Alpes orientales et centrales jusqu'en Savoie et se retrouve dans les Alpes maritimes avec une ou deux stations isolées. La carte manque de précision pour la partie sud-ouest des Alpes; la répartition exacte pour ce secteur est donnée par BARBERO et CHARPIN (1970).



Fig. 28: Aire de distribution de Carex firma (MEUSEL 1965)

Les Alpes orientales, principalement calcaires, offrent les conditions favorables à un très large épanouissement de cette association. L'Engadine, située au centre du massif alpin, constitue une des dernières grandes régions favorables vers l'ouest; plusieurs espèces à distribution orientale, très abondantes dans les relevés des Dolomites par exemple, sont absentes de Suisse (*Sesleria sphaerocephala*, *Potentilla nidita*, etc.). L'importance économique de groupement est dans tous les cas très faible; on comprend que des études poussées sur l'écologie de ce groupement aient vu le jour essentiellement dans les Alpes orientales, là où il recouvre de très grandes surfaces, alors qu'il est plutôt considéré comme une curiosité dans les Alpes occidentales.

L'amplitude altitudinale de cette association est grande; aux altitudes inférieures (1600-2300 m) la concurrence d'autres espèces relègue *Carex firma* dans les endroits les plus inaccessibles, comme les fentes de rocher, les petites terrasses, les versants exposés au nord, etc.; en certains endroits où la végétation, détruite par un accident (éboulement, changement de lit d'une rivière), est en pleine phase de renouvellement, *Carex firma* et quelques espèces qui lui sont liées peuvent se développer temporairement et jouer le rôle de pionnier, laissant ensuite la place à d'autres groupements. Par contre au-dessus de 2300 m, les conditions deviennent beaucoup plus dures; la concurrence ne joue presque plus de rôle et le *Caricetum firmae* se développe très lentement pour atteindre un état d'équilibre. Des endroits comme le plateau du Munt la Schera constituent, sous le climat actuel, les sites les plus favorables pour son maintien. Cependant à 2500 m, ce ne sont plus les endroits à conditions extrêmes qui sont colonisés; l'association se développe en conditions moyennes, les espaces les plus favorables évoluant vers l'association à Sesslerie, les combes à longue durée d'enneigement vers les associations de combes à neige et les surfaces les plus exposés et vite déneigées restant pratiquement dépourvues de végétation.

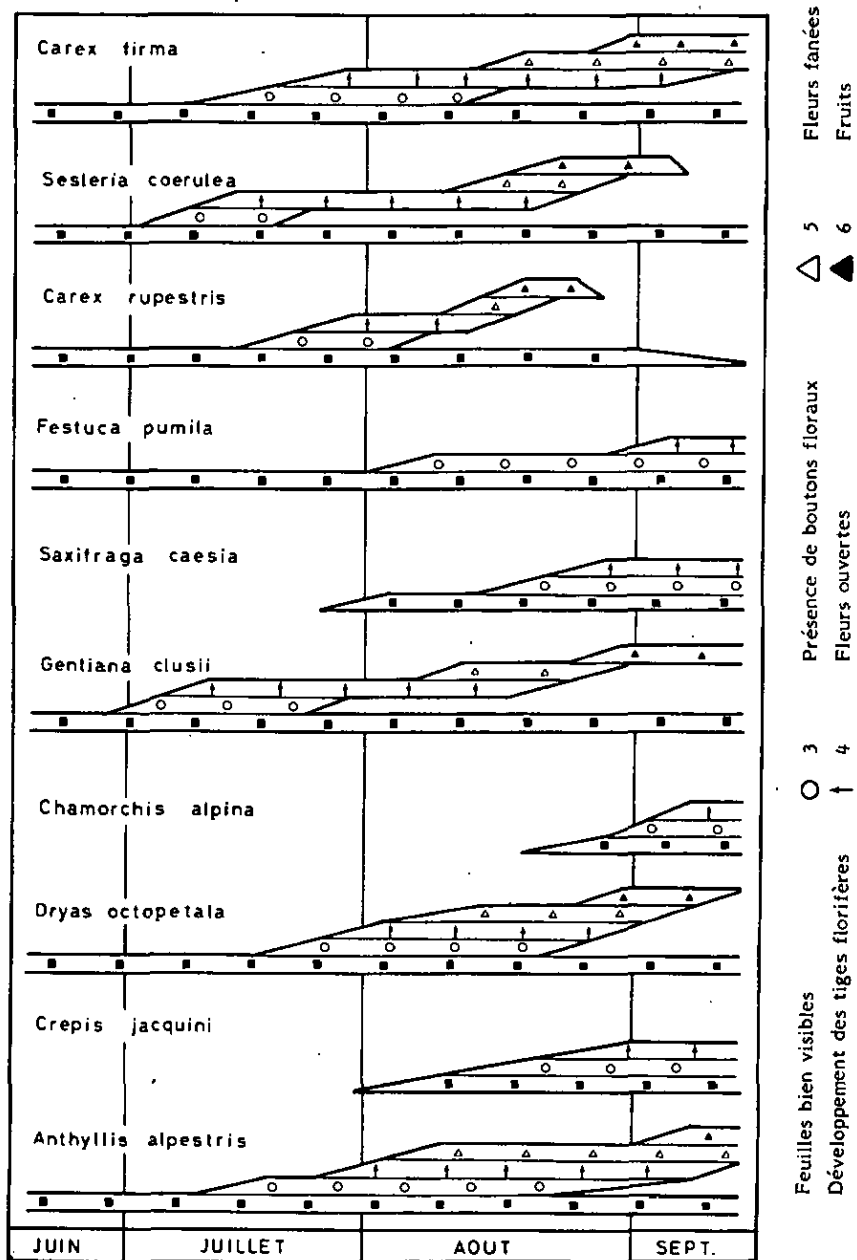
Les observations hivernales et printanières de l'enneigement ont montré que les parties émergeant en plein hiver sont dépourvues de toute végétation phanérogame; les premières zones qui apparaissent au printemps sont les dos balayés par le vent où ne subsistent que des pieds isolés, essentiellement de *Carex firma* et *C. rupestris*, qui végètent dans les anfractuosités rocheuses ou entre les blocs de pierre. Les alentours du sommet au mois de juin montrent un paysage désertique constamment balayé par le vent, la pluie et la neige, qui interdisent la formation d'un sol digne de ce nom.

5.1.2. Phénologie

L'étude de la phénologie des végétaux supérieurs est une mesure relativement simple, faite par observations directes répétées. Elle permet de situer le niveau d'adaptation des plantes au climat d'altitude et de préciser par comparaison le climat local des stations; le développement des végétaux peut ensuite être mis en relation avec la phénologie des espèces animales.

Méthode

Les observations ont été effectuées durant trois saisons (1977, 1978, 1979) dans trois surfaces fixes d'environ 25 m²; elles ont été complétées par des observations plus ponctuelles de toute la surface étudiée. L'intervalle entre les observations n'excédait pas 10 jours dans la mesure du possible. Nous avons noté pour chaque espèce le stade



Symboles

Stade:

Critère d'observation:

1

2

■

Flours fanées
Fruits

5
6

Présence de boutons floraux
Flours ouvertes

3
4

Feuilles bien visibles
Développement des tiges florifères

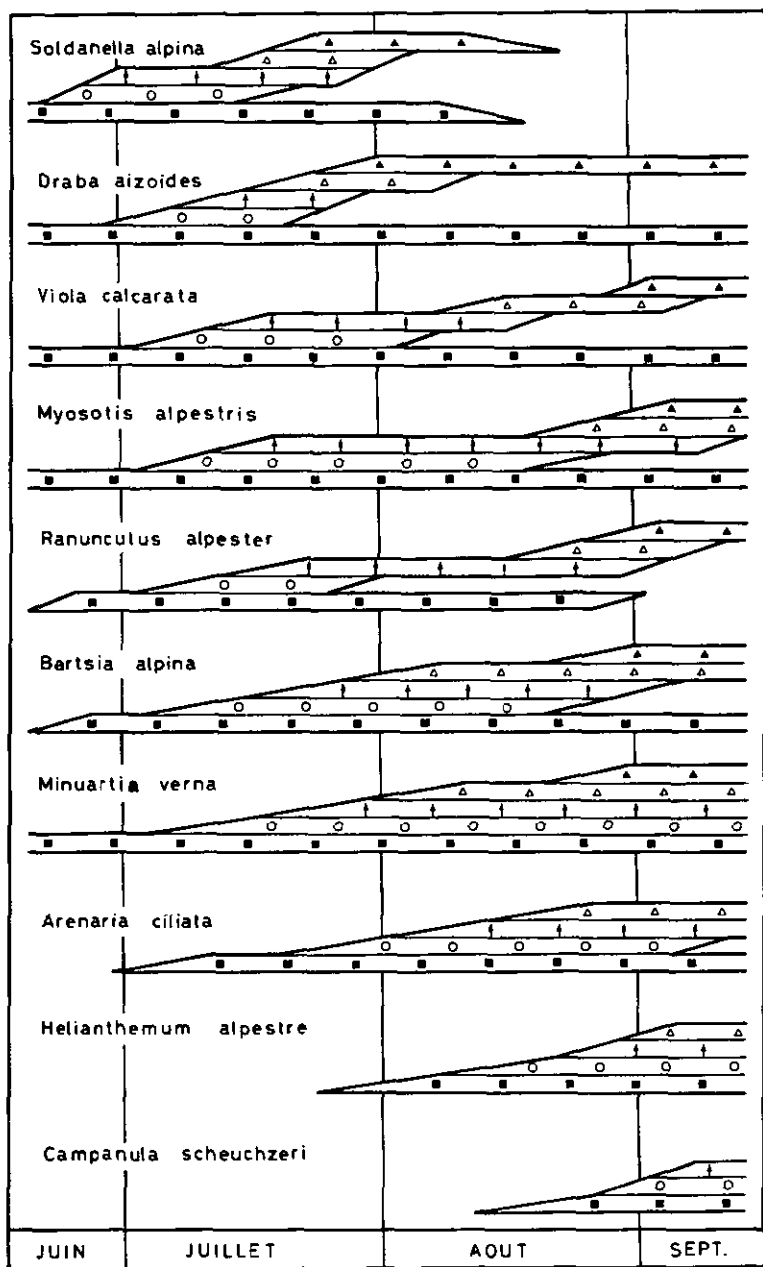


Figure 29 suite

phénologique observé selon l'échelle de la fig. 29, avec un complément indiquant la proportion de pieds de l'espèce à chaque stade.

Les stades 0 et 2 ne sont utilisés que dans certains cas, en fonction du type de croissance de l'espèce considérée comme indication du début du stade suivant. La méthode utilisée est inspirée des travaux d'ELLENBERG (1954) et de KREEB (1977).

Résultats

Les spectres phénologiques des principales espèces du Caricetum firmae en général, au cours des 3 saisons, sont représentées à la Fig. 29. On peut faire les quelques remarques suivantes:

- 1) Beaucoup d'espèces n'ont qu'un faible pourcentage d'individus fleurissant chaque année; la partie végétative (feuilles, stade 1) est visible toute la saison et reste souvent verte même en plein hiver, sous la neige (ex: Carex firma).
- 2) Beaucoup d'espèces commencent à fleurir à un moment donné, puis produisent continuellement de nouvelles fleurs jusqu'à la fin de la saison, ce qui explique un long chevauchement des stades (ex: Anthyllis alpestris).
- 3) La maturation des fruits est en général difficile à constater, la dispersion intervenant souvent très rapidement; parfois les fruits mûrissent alors que les restes de fleurs fanées sont encore présents (ex: Anthyllis alpestris).
- 4) Même sur une surface limitée, le microclimat peut varier fortement; les conditions sont différentes au sein des grosses touffes, entre les touffes, sur un sol riche en humus ou non; plus la surface considérée est grande, plus l'étalement des stades sera grand et les limites difficiles à placer.
- 5) Un intervalle régulier dans les observations ne correspond souvent pas à une avance régulière; une période de froid (il neige au moins deux ou trois fois en juillet et août) peut bloquer toute croissance durant plus d'une semaine; par contre un ou deux jours de temps beau et chaud permettent une forte avance.

L'examen des relevés phénologiques des trois saisons a montré que, malgré des conditions climatiques différentes d'une année à l'autre, le développement phénologique n'était pas modifié significativement (il faut également tenir compte des remarques 4 et 5). Nous avons donc présenté une moyenne des trois saisons. KREEB (1977) définit les caractéristiques principales des espèces favorables à une étude phénologique; aucune des espèces typiques du Munt la Schera ne répond à ses critères, ce qui rend d'autant plus délicates les observations et leur interprétation:

Seules deux espèces très précoces, Draba aizoides et Soldanella alpina, qui fleurissent quelques jours à peine après la fonte des neiges, ont une période de floraison dont la date a varié significativement, en relation directe avec le déneigement. Pour les autres espèces qui ne fleurissent en général qu'un mois plus tard, la variation de quelques jours de la fonte n'a plus d'influence.

Cependant nous avons vu que durant les trois saisons d'étude les conditions de déneigement ont été très semblables (Chapitre 3.3.3). Il est probable qu'à la suite d'un hiver très peu enneigé et d'un beau printemps, comme cela s'est produit en 1976 où le Munt la Schera était accessible à pied dès le début du mois de mai, la phénologie subisse un décalage considérable. Nous avons observé cette année-là la floraison de quelques espèces, Avena versicolor par ex., que nous n'avons pas revues en fleur les années suivantes.

Nous constatons encore que beaucoup d'espèces ont une très longue période de floraison qui n'est arrêtée que par la neige et le gel de l'automne. Les possibilités de floraison à une période favorable à la fécondation par les insectes sont ainsi fortement augmentées.

5.1.3. Reproduction

L'importance de la reproduction pour le développement ou la simple survie de la végétation est évidente. Lorsque les conditions deviennent plus dures, avec l'altitude notamment, la concurrence diminue et la fonction reproductrice va influencer de façon primordiale les possibilités d'expansion de chaque espèce. Une étude exhaustive de HARTMANN (1957) sur la reproduction végétative des espèces de la ceinture à Elyna et Carex curvula a démontré l'importance de ce type de reproduction; d'autre part de nombreuses recherches ont été menées sur la germination des graines de plantes alpines.

L'examen des spectres biologiques de RAUNKIAER (LANDOLT 1977) des groupements du Munt la Schera frappe immédiatement par l'absence d'espèces annuelles (Fig. 45, p. 96). La seule qui pourrait être comprise dans cette catégorie, Sedum atratum, est presque toujours au moins bisannuelle à haute altitude. Toutes les autres espèces survivent plusieurs années et ont la faculté de se reproduire végétativement. Il est probable que plusieurs espèces atteignant à 2500 m leur limite altitudinale n'arrivent à produire des graines fertiles que lors des années particulièrement favorables, se maintenant végétativement les autres années.

Production de graines et germination

Bien que la reproduction végétative soit prédominante à l'étage alpin, la reproduction par voie sexuée reste indispensable. La rudesse du climat entraîne des problèmes pour la fécondation, la maturation des graines, leur germination et la survie des plantules. Il est dès lors intéressant de connaître les possibilités de reproduction sexuée des espèces principales et les stratégies qu'elles ont développées pour s'adapter au climat.

La fécondation en altitude dépend pour une bonne part de l'activité des insectes (MANI 1962, 1978). Une longue période de floraison permet de garantir presque toujours quelques jours favorables à l'activité des insectes pendant la floraison. Les relations insectes-plantes sont à ce niveau encore mal connues; la mise en relation des observations phénologiques devrait permettre une approche de ce problème, mais l'observation directe, excessivement difficile à haute altitude, reste primordiale.

TABLEAU 14

Résultats des essais de germination des principales espèces en %

Espèces	Eau + lumière	Eau + obscurité	Ac. gibbèrellique lumière	(GA 3) 0,2 % obscurité	Froid sec eau + lum.	Froid humide eau + lum.
<i>Pinguicula alpina</i>	0	0	96	84	0	30
<i>Elyna myosuroides</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Carex rupestris</i>	0	0	-	-	0	0
<i>Silene acaulis</i>	56	2	88	94	54	95
<i>Polygonum viviparum</i> (bulbilles)	15	-	42	58	36	35
<i>Saxifraga caesia</i>	66	0	70	66	-	20
<i>Bartsia alpina</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Dryas octopetala</i>	10	6	18	10	16	5
<i>Soldanella alpina</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Sesleria coerulea</i>	2	0	4	0	4	0
<i>Carex firma</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sempervirens</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Draba aizoides</i>	14	0	-	-	4	0
<i>Gentiana cultsii</i>	0	-	90	-	-	-
<i>Homogyne alpina</i>	0	0	10	5	-	-

Un important travail consacré à la germination des plantes alpines a paru récemment (FOSSATI, 1980); les résultats globaux de cet auteur montrent une très grande variabilité en fonction de la provenance de la récolte, de l'année, etc. D'autres auteurs ont étudié les mécanismes particuliers de plusieurs espèces répondant à des conditions définies (KINZEL 1913, FAVARGER 1953, BIANCO 1972).

Nous avons récolté au Munt la Schera des graines en automne 1978 (début du mois de septembre). Durant l'hiver nous les avons fait germer en boîtes de pétri, sur du papier filtre humide et sous diverses conditions. Les résultats sont loin d'être exhaustifs, ils donnent cependant une idée des chances de réussite et de l'importance de ce type de reproduction. Les résultats, exprimés en % de graines ayant germé à la fin de l'expérience pour chaque espèce, figurent au tableau 14. Les conclusions qu'on peut en tirer, sont de portée limitée, en raison de la variabilité rencontrée. Dans plusieurs cas, les résultats peuvent cependant être confrontés à ceux d'autres auteurs, ce qui permet d'en tirer des conclusions plus générales.

Les deux premiers essais ont été faits dans des conditions standard, à 20° C en laboratoire, une série étant mise à la lumière et l'autre étant maintenue à l'obscurité. La lumière est nécessaire à presque toutes les espèces, ou en tout cas augmente le pouvoir germinatif. On sait que pour certaines espèces la longueur d'onde de la lumière a une grande importance et que parfois une exposition très brève suffit (BIANCO 1972). Les graines traitées à l'acide gibbérélique l'ont été durant une nuit, et ont été toutes brièvement exposées à la lumière pendant ce traitement. Une série a ensuite été placée à la lumière, l'autre à l'obscurité. Il est possible que le passage à la lumière des graines en cours d'hydratation pendant le pré-traitement ait été suffisant pour stimuler la germination; on constate en effet des différences beaucoup moins marquées dans ce cas que dans les expériences 1 et 2.

Quelques espèces présentent des phénomènes de dormance marquée qui peut être levée par l'action de l'acide gibbérélique. Ceci a été particulièrement mis en évidence dans le genre Gentiana (FAVARGER 1953, MULLER 1977). Deux de nos espèces qui n'avaient pas germé du tout lors des premiers essais ont germé de façon remarquable après un traitement tel que le préconise MULLER (1977). Il s'agit de Gentiana clusii et de Pinguicula alpina. Dans d'autres cas (Silene acaulis, Polygonum viviparum) on constate une augmentation du pourcentage.

Pour Pinguicula alpina, un passage de deux mois et demi à 4° C en milieu humide peut remplacer le traitement à l'acide gibbérélique, mais avec une réussite moins bonne. Dans le cas de Silene acaulis, le même traitement se traduit par une augmentation du pourcentage de germination. Pour les graines qui germent à 20° C sans traitement, un passage au froid, qu'il soit sec ou humide ne provoque que des modifications peu importantes.

Un des aspects les plus importants est la faible réussite de germination des Graminées et Cypéracées. En particulier nous n'avons obtenu aucune réussite avec Carex firma. Pour ces espèces de grandes variations avec les années sont observées (FOSSATI 1980) et l'acide gibbérélique ne semble pas avoir d'effet net. Souvent malgré une faible réussite de la germination, les espèces observées ont la possibilité d'assurer une reproduction sexuée limitée. Une production massive de graines permet souvent de compenser les pertes.

La multiplication végétative est très importante, ce qui permet à pratiquement toutes les espèces de supporter une ou plusieurs années sans production de nouvelles

plantules. Pour beaucoup d'espèces les graines n'arrivent probablement à maturité que lors des années à conditions favorables. BLISS (1971) considère que la limite supérieure pour la croissance d'une espèce à l'étage alpin est déterminée par une production de graine minimale. Ce seuil de production minimum est difficile à déterminer, et personne à notre connaissance n'a pu dire combien d'années une espèce pouvait subsister uniquement par reproduction végétative.

5.1.4. Croissance de la végétation

Les jeunes pieds issus des graines germées sont soumis, durant le début de leur croissance, à des conditions extrêmement sévères. ZUBER (1968) a bien montré les atteintes directes du gel sur les organes jeunes, peu protégés, tandis que GIGON (1971) a été confronté, lors de ses essais de transplantations, au problème causé par l'action mécanique du gel sur les horizons superficiels des sols. Dans ce cas les jeunes plantules qui ne disposaient que d'un enracinement réduit et superficiel, étaient littéralement soulevées et arrachées du sol sous l'action du gel.

Au Munt la Schera nous avons, à de nombreuses reprises, observé la formation d'aiguilles de glace de plusieurs centimètres juste sous la surface du sol. La glace est capable de soulever des particules de sol et même de petites pierres provoquant une désagrégation mécanique de la couche supérieure, dont les particules isolées sont beaucoup plus facilement emportées par la suite. Ces phénomènes se produisent le plus fréquemment en automne, dans tous les espaces nus; les précipitations ont lieu sous forme de neige qui fond petit à petit sous l'action du soleil quelques heures par jour. Le sol s'imbibe d'eau puis regèle, permettant la formation des aiguilles.

Les endroits privilégiés pour le déroulement de tels phénomènes sont les bordures des grosses touffes, du côté nord-ouest. Le soleil rasant n'atteint ces endroits que quelques heures dans l'après-midi, ce qui permet la fonte de la neige restante mais pas celle des premières aiguilles dans le sol; la nouvelle eau ne peut s'écouler et regèle presque immédiatement. Le schéma de cette formation observée sur quelques jours est illustrée par la Fig. 30.

Les sols riches en humus, comme à l'intérieur des touffes, ne sont pas sensibles au gel; par conséquent le phénomène attaque avant tout les plantes isolées et la bordure des touffes. Les propriétés physico-chimiques des sols respectifs vont permettre ou non l'implantation et le maintien des plantules; chaque espèce exige, pour son développement, des conditions précises qui limitent sévèrement son extension.

Le schéma de succession des associations végétales au travers du Munt la Schera (Fig. 24) se retrouve à une échelle réduite avec la succession des espèces sur quelques mètres comme le montre la Fig. 31. Le sol et la végétation sont étroitement liés pour leur survie; le sol fournit le support nécessaire aux premières espèces qui assurent son maintien et son épaissement; les espèces suivantes s'installent, repoussant les premières vers l'extérieur. L'exemple illustré a été observé en terrain plat, sur une terrasse au nord du sommet du Munt la Schera; il s'agit d'une végétation intermédiaire entre le Caricetum firmæ et l'Elynetum, qui est sujette à un constant rajeunissement.

Nous avons vu que les endroits plats sont propices à l'accumulation de particules minérales fines; or ce type de sol, par sa structure, est particulièrement favorable à la

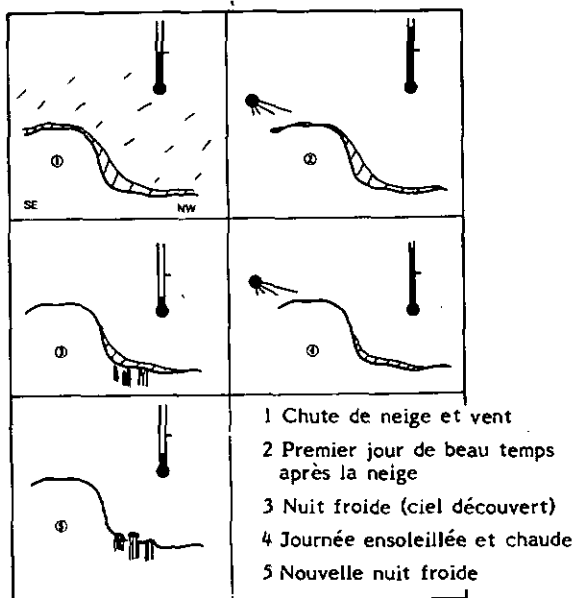


Fig. 30: Formation des aiguilles de glace dans le sol.

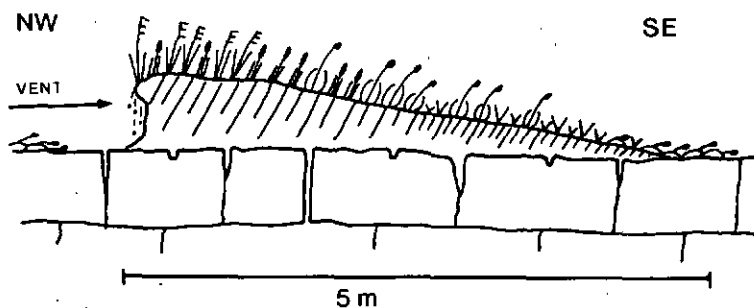







Fig. 31 : Succession de la végétation sur une courte distance :

- | | | | | | |
|---|--------------------------|---|-------------------------|---|--------------------------|
|  | <i>Dryas octopetala</i> |  | <i>Carex firma</i> |  | <i>Sesleria coerulea</i> |
|  | <i>Elyna myosuroides</i> |  | <i>Festuca violacea</i> | | |

formation d'aiguilles de glace. Aux endroits dénudés, sous l'action du vent, le matériel fin n'est que peu abondant; la première végétation qui s'installe est constituée d'espèces calcicoles ne nécessitant qu'un sol très pauvre, essentiellement pierreux; il s'agit avant tout de Dryas octopetala et Carex rupestris.

A partir d'une souche unique, ces deux espèces s'avancent peu à peu par accroissement en surface (Dryas) ou par l'établissement entre les cailloux d'un vaste réseau de stolons (Carex rupestris). Cette première végétation établie permet une modeste accumulation de particules organiques et minérales, maintenues en place par un fort réseau de racines. D'autres espèces s'installent alors, telles Carex firma. Les touffes se développent et le sol s'épaissit, permettant à leur tour à des espèces moins bonnes colonisatrices mais plus concurrentielles de s'établir. Le sol est de plus en plus épais et décarbonaté en surface; Sesleria coerulea, puis Festuca violeacea et parfois Elyna myosuroides dominant. C'est à ce stade qu'intervient la gélification qui provoque la formation d'un talus exposé aux vents d'ouest chargés de pluie ou de neige et à grand pouvoir d'érosion. Il va sans dire que cette succession est extrêmement lente et son avance n'a pas pu être suivie au cours de ce travail. Il est par conséquent impossible d'en donner la vitesse ou de pouvoir dire si la formation de nouvelles touffes l'emporte sur la destruction des anciennes.

Croissance de Carex firma

Au cours du décortilage des touffes pour les mesures de biomasse et de phytomasse (cf. Chapitre 6.1 et Fig. 49, p. 106), nous avons pu constater plusieurs particularités de la croissance de cette espèce. Tout d'abord les feuilles mortes restent attachées à la plante durant de nombreuses années, jusqu'à leur attaque par les organismes du sol, arthropodes, champignons et bactéries. Des marquages ont montré que la croissance en une saison se manifestait par l'apparition de (3)-4-(5) nouvelles feuilles. Des pieds relativement âgés permettent de reconnaître des feuilles en bon état en nombre élevé, dépassant parfois la vingtaine. Les restes de feuilles, d'au moins un demi-centimètre, sont eux visibles jusqu'à la 15^{ème} année; il est clair que les très vieux pieds dépassent nettement l'âge de 20 ans, les feuilles des premières années ayant complètement disparu.

Au fur et à mesure de la formation de nouvelles feuilles, le niveau apparent du sol s'élève (Fig. 32) et des racines apparaissent latéralement sur la tige, bien au-dessus des points d'attache des premières feuilles. Le réseau de racines ainsi créé permet la conservation des débris organiques provenant du découpage par les organismes effectué à l'intérieur même de la touffe. Les pieds proches du centre ont une croissance plus rapide et forment une structure nettement plus lâche qu'en bordure des touffes.

Régulièrement apparaissent des pousses secondaires, latéralement sur la tige principale (Fig. 32). Or nous avons constaté que l'apparition de ces pousses secondaires correspondait pratiquement toujours à la formation d'une inflorescence sur la tige primaire. Les observations faites n'ont cependant pas permis de dire si c'est la formation d'une inflorescence qui induit la création d'une pousse secondaire ou si c'est l'inverse. Les inflorescences n'apparaissent que rarement isolément; c'est en général toute une touffe, ou encore plus fréquemment tout un secteur de touffes qui les porte en même temps. Les parties externes des touffes en forment le plus grand nombre, produisant simultanément de nombreuses jeunes pousses à petites feuilles, très serrées.

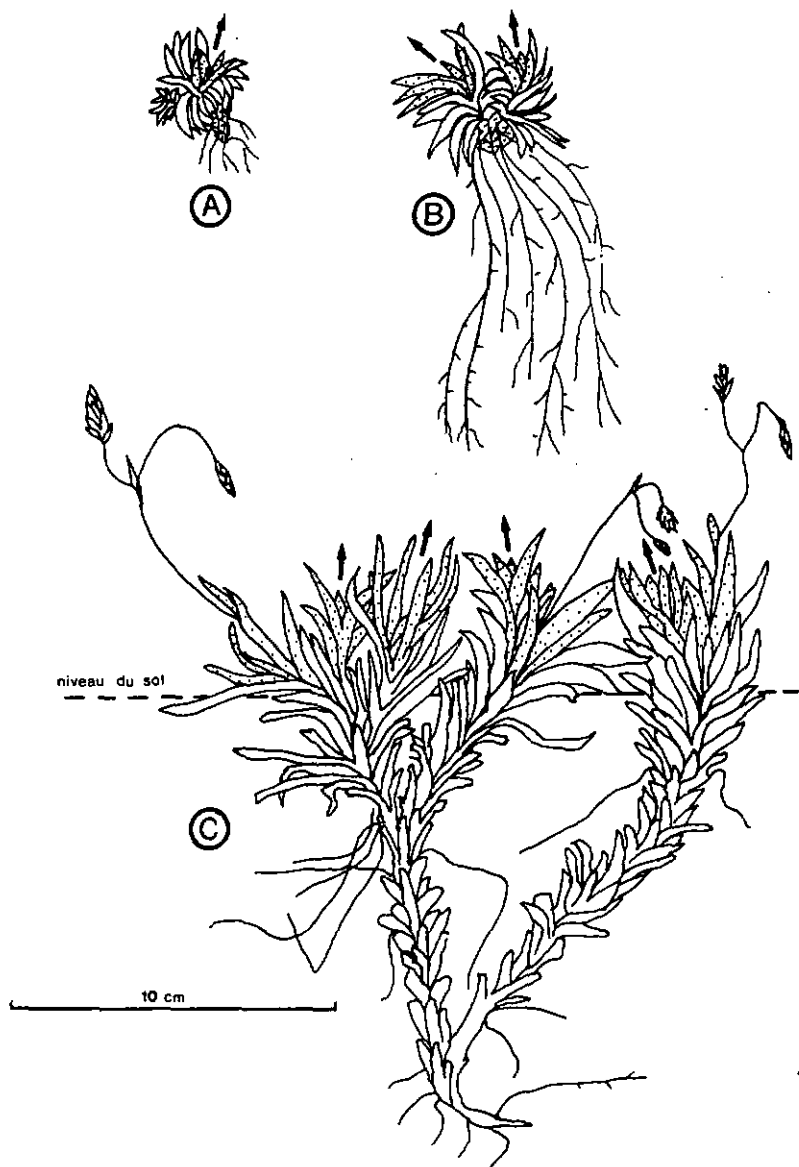


Fig. 32 : Développement d'une touffe de *Carex firma*. En pointillé les feuilles vertes; les flèches indiquent les axes de croissance.

Lorsque les conditions climatiques et surtout l'exposition au vent ne sont pas trop sévères, le centre des touffes permet l'établissement d'espèces comme Sesleria coerulea, Carex sempervirens et bien d'autres. Ce cas, poussé à l'extrême, aboutit à la destruction de la touffe et à la disparition progressive de Carex firma, remplacé par d'autres espèces. Nous nous trouvons alors en présence d'autres associations dans lesquelles le Carex firma ne joue plus qu'un rôle accessoire (par ex. le Seslerio-Caricetum sempervirentis). En conditions moins favorables, les touffes évoluent de la façon suivante: les facteurs climatiques, le vent surtout, attaquent fortement la partie centrale des touffes, plus exposée en raison de sa hauteur, et moins résistante parce que moins touffue; il se produit une nécrose au centre de la touffe puis un morcellement de celle-ci. Si la pente est nulle ou faible, la couronne formée est assez régulière dans toutes les directions; par contre, dans les pentes moyennes à fortes, les couronnes sont déformées et les fragments de touffes ont tendance à former de petites guirlandes. En tout état de cause, les touffes sont beaucoup plus vieilles qu'on ne l'imagine, les plus grosses d'entre elles ont certainement plus de 100 ans.

Les centres des touffes nécrosées et les espaces libérés par leur morcellement sont occupés par un réseau de racines denses qui subsistent longtemps et maintiennent durant des années l'humus brut formé par la décomposition de la végétation. Ce sont ces endroits qui forment le "faciès" Humus (H) étudié par les zoologues (Tab. 6, p. 39) et qui s'est révélé assez riche en faune, surtout comparé au sol nu (N), pas encore colonisé ou débarrassé de la couche d'humus avec les années (Tab. 2, p. 9).

Croissance de *Dryas octopetala*

Les grands tapis de Dryas presque purs que l'on rencontre en quelques endroits du Munt la Schera mais surtout du Piz Daint (carte Fig. 5) ont frappé les botanistes (C.S.P.N., 1966). Les analyses ont montré qu'il ne s'agit pas d'un groupement bien individualisé mais plutôt d'un stade de développement stable, favorisé par des conditions particulières. Nous nous sommes intéressé de plus près à ces tapis pour connaître leur vitesse de croissance. Leur aspect donne l'impression à première vue d'une végétation colonisatrice, mais l'observation suivie et détaillée révèle en fait une croissance minime.

Méthode

Nous avons, dans plusieurs plaques provenant du Caricetum firmae, prélevé des échantillons de tiges ligneuses à des distances régulières du bord de la touffe, comme le montre la Fig. 33. Des coupes transversales ont été colorées au vert d'iode pour mettre en évidence les cellules du bois et compter les cernes annuels.

Le matériel est relativement peu favorable, car il croît de façon fortement excentrique; la croissance moyenne s'est révélée tout de suite extrêmement faible, rendant la distinction entre les bois des différentes saisons fort délicate. Cependant un certain nombre de bons comptages, allant jusqu'à l'âge de 60 ans environ, ont permis d'établir la relation entre le nombre d'années et l'augmentation de la surface colonisée. Il est impossible de travailler sur du matériel très âgé, des nécroses apparaissant fréquemment et les nombreuses ramifications compliquant la tâche.

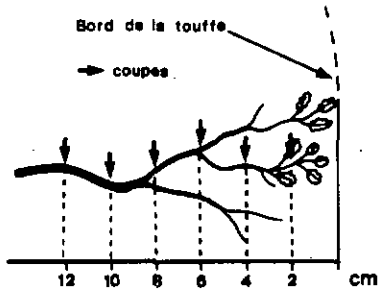


Figure 33 : Coupes effectuées dans une touffe de Dryas octopetala pour en déterminer l'âge.

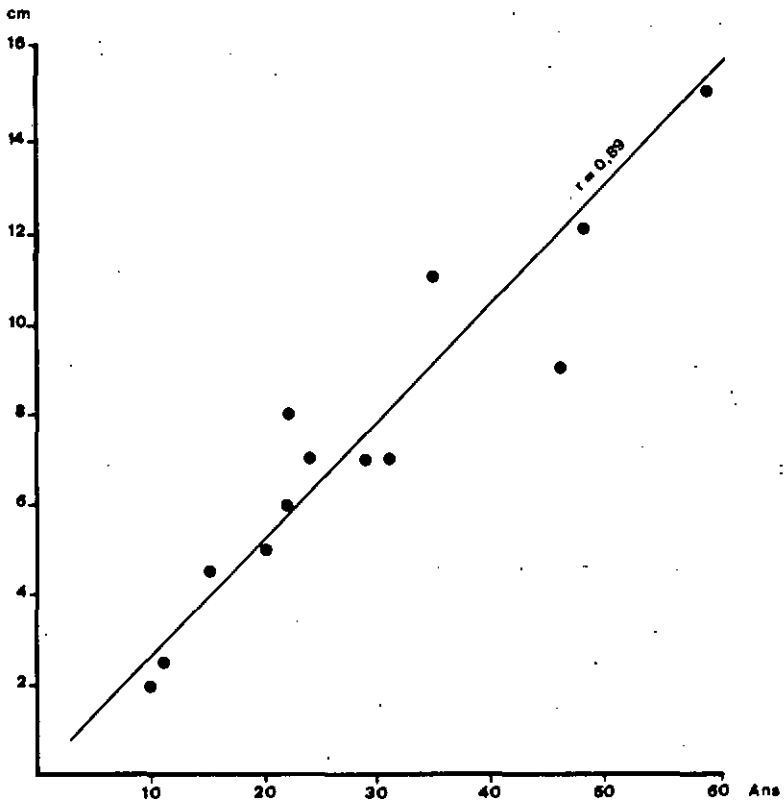


Fig. 34 : Corrélation entre l'âge et la grandeur des tapis de Dryas octopetala.

En outre la destruction d'un tapis de dimension respectable irait à l'encontre des principes du travail dans le Parc! Des marquages sur 2 ans ont permis de confirmer les résultats.

Résultats

La Fig. 34 présente les résultats obtenus lors des mesures et l'accroissement théorique des tapis tel qu'on peut le calculer. La lenteur de la croissance frappe immédiatement, et montre quel âge respectable peut atteindre une végétation souvent qualifiée de pionnière. Des tapis de plusieurs mètres ont eu besoin de centaines d'années au bas mot, pour atteindre leur taille actuelle. On est dès lors contraint d'aborder les théories d'évolution avec beaucoup de circonspection. Les mesures parallèles effectuées avec Carex firma montrent exactement la même tendance.

Dans les deux cas on s'aperçoit que l'établissement d'une végétation climacique nécessite un nombre d'années nettement plus grand qu'il n'y paraît à première vue, et surtout ce laps de temps recouvre une période au cours de laquelle des changements de climat importants peuvent se produire. On connaît maintenant relativement bien la succession de périodes chaudes et froides que les Alpes ont connue depuis la dernière glaciation (ROETHLISBERGER et SCHNEEBELI, 1976). On peut donc supposer que la végétation actuelle s'est développée en période nettement plus favorable, puis que la croissance a stoppé ou tout au moins fortement ralenti. Il n'est pas exclu même que la végétation actuelle ne soit que le reste d'un tapis continu en cours de destruction.

5.2. Comparaison des pelouses

Après avoir envisagé certains aspects caractéristiques du Caricetum firmae, nous nous sommes attachés à situer le rôle joué par cette association et ses relations avec les autres pelouses. La liste des groupements considérés, issue de l'étude de la végétation et établie pour répondre le mieux possible aux demandes de tous les chercheurs, figure au Tab. 6.

5.2.1. Pédologie

Nous avons vu dans les considérations générales sur le Munt la Schera que les sols des pelouses appartiennent à deux types principaux: sols lithocalciques humifère et sols bruns peu évolués (Chapitre 3.2.3., p. 20).

Le sol du Nardetum de l'Alp la Schera traduit des conditions géologiques particulières, à savoir l'affleurement de couches de grès (Fig. 22).

Bien que nous ayons rencontré de nombreux intermédiaires entre les deux types de sol, le passage de l'un à l'autre sous la forme d'une succession dans le temps est loin d'être aussi évident que ne l'avaient laissé supposer BRAUN-BLANQUET et JENNY (1926).

Les observations d'ELLENBERG (1953) montrent qu'il faut, dans chaque cas étudié, tenir compte des conditions locales particulières tant présentes que passées (impuretés contenues dans les carbonates, apports glaciaires, etc.).

A cet égard l'étude approfondie effectuée dans le cadre du projet par FRIES (en préparation) nous renseignera plus à fond sur l'évolution des sols dans le temps. Nous nous contenterons de décrire un profil type des sols des principaux groupements végétaux étudiés et d'en situer quelques caractéristiques importantes. Les profils de sols sont dessinés et décrits d'après les méthodes de la station fédérale de recherches forestières de Birmensdorf (RICHARD et al., 1978).

Les valeurs de pH ont été mesurées dans une solution sol/ eau et le carbone organique a été déterminé par oxydation au dichromate (ALLEN 1974). Les fractions granulométriques ont été séparées par tamisage sous courant d'eau (fractions de 2 mm à 60 μm) et par la méthode de la pipette de Robinson pour les fractions fines (méthodes de l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel). La classification des sols en fonction de leur granulométrie est basée sur les propositions du Groupe de travail de la Société Suisse de Pédologie (1979) et l'ouvrage de SCHLICHTLING et BLUME (1966). Les valeurs données sont celles mesurées sur le profil décrit qui est un exemple type pris en situation moyenne dans chacun des groupements végétaux étudiés.

Nous nous limitons à une simple description des profils, la discussion des phénomènes qui se déroulent dans les sols intervenant avec l'étude de la production végétale et des paramètres chimiques.

Caricetum firmæ (Fig. 35 et 36)

Aux variantes et faciès décrits au sein du Caricetum firmæ correspondent des sols qui diffèrent par leur développement et par quelques caractéristiques chimico-physiques. Cependant ils appartiennent tous au même groupe et présentent tous les intermédiaires entre les 2 profils décrits.

Ils présentent un profil typique AC avec des horizons d'épaisseur très variable mais toujours tranchés. En surface on rencontre tout d'abord une couche de litière (l.) immédiatement en contact avec un horizon très fortement organique, bien décomposé et contenant toujours une certaine proportion de matériel minéral fin, mais dépourvu de squelette. Au-dessous on passe brusquement à un horizon C, très riche en squelette et en éléments grossiers. Il faut encore remarquer que cet horizon C repose souvent sur une dalle dolomitique compacte ou légèrement fissurée, mais jamais disloquée ou attaquée.

Le pH est partout basique, avec une tendance à la neutralité ou même à une très légère acidité pour les horizons superficiels lorsque l'horizon Ah devient suffisamment épais. Dans ce cas l'épaisse couche organique isole les parties supérieures des éléments dolomitiques. Dans les cas les plus favorables, c'est-à-dire, dans les dépressions où s'accumulent les particules fines et où la production végétale est plus importante, on peut constater la présence d'un embryon d'horizon Bv, de couleur plus claire (Fig. 36). La teneur en matière organique tombe très brusquement avec le passage à l'horizon C.

Les racines sont en très grande majorité concentrées dans les couches superficielles, même si quelques-unes d'entre elles descendent entre les éléments du squelette presque jusqu'à la roche sous-jacente.

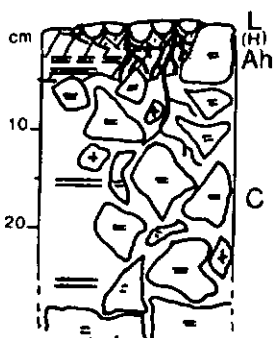
(l.) Le problème de la définition de la litière est discuté au Chapitre 6.

Munt la Schera

Altitude 2'500 m

Pente(%) 30

Orientation N



COULEUR	pH	C (%)	TEXTURE
BRUN-NOIR	7,5	13	SABLE LIMON.
GRIS		4	SILTEUX
GRIS	8,1		SILTEUX

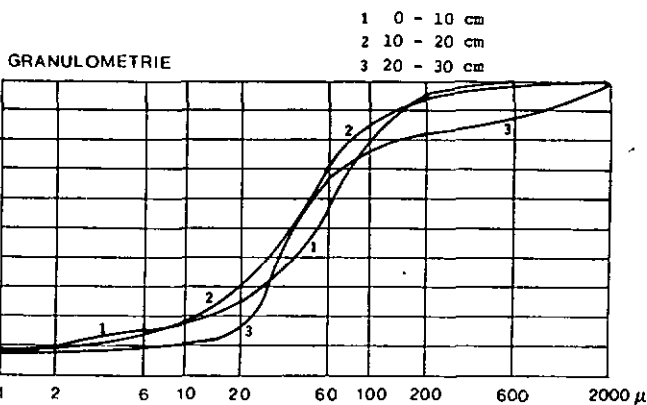
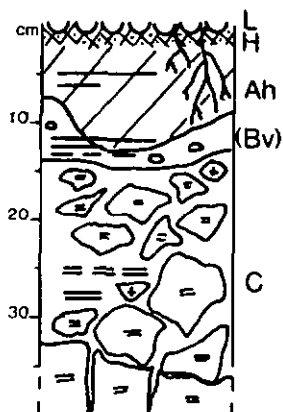


Fig. 35 : Sol du Caricetum firmæ typicum.

Munt la Schera

Altitude 2'500 m
 Pente(%) 10
 Orientation ESE



COULEUR	pH	C (%)	TEXTURE
BRUN-MOIR	6.7	12	ARGILE LIMON.
NOIR	7.2	5-6	LIMON ARGIL.
GRIS		3	LIMONEUX
	8		
GRIS			SABLE LIMON.

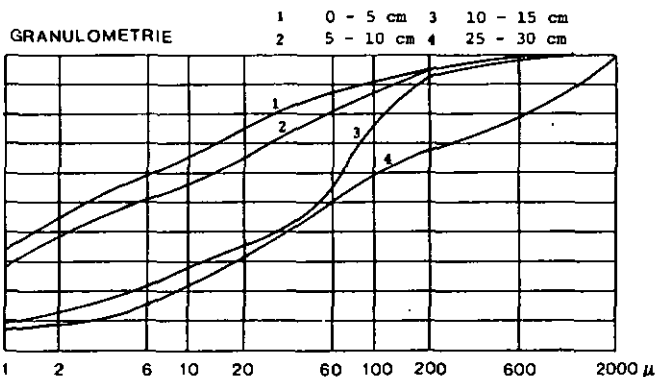


Fig. 36 : Sol du Caricetum firmae var. a Homogyne alpina et Carex sempervirens.
 = var. a Sesleria

Les horizons supérieurs contiennent beaucoup de sable; cette granulométrie est courante sur roche dolomitique.

Un type de sol sous une pelouse à *Carex firma* est décrit par DUCHAUFOR (1976) sur la base des travaux de SOLAR (1964). Ce type de sol est nommé Sol lithocalcique humifère à hydromoder. Par rapport à l'exemple décrit nous devons mettre en évidence deux différences importantes: le sous-sol du Munt la Schera est constitué de dolomie et non de calcaire, ce qui entraîne une forte présence de magnésium; d'autre part le climat est beaucoup plus sec que celui du Raxplateau, entraînant la présence en surface d'un mull-moder plutôt que d'un hydromoder. Selon DUCHAUFOR (1977) la décomposition est accélérée en altitude par le rayonnement intense, tandis que les basses températures la ralentissent. BOTTNER (1972), dans son étude sur l'évolution des sols carbonatés en France, propose de nommer ce type de sol "Sol litho-calcique humifère".

Sans entrer dans des discussions de nomenclature, nous pouvons dire que le sol du Caricetum firmæ est un sol clacimagnésien humifère tendant avec le temps vers un sol humo-calcique à terre fine entièrement décarbonatée (DUCHAUFOR, 1977).

Seslerio-Caricetum sempervirentis (Fig. 37)

Le profil provient du versant sud, en pente modérée et à faible solifluxion. Il constitue en quelque sorte un développement possible des sols du Caricetum firmæ, avec en plus la présence d'éléments de squelette gréseux.

Sous une faible couche de litière on trouve un mince horizon organique très noir, bien décomposé. Au-dessous, très nettement séparé, se trouve un horizon Ah bien développé, passant progressivement à l'horizon C qui provient d'un mélange de débris libérés par l'érosion des couches dolomitiques sur place et de résidus emmenés par l'eau ou par les glaciers.

Le pH en surface est très légèrement acide et augmente en profondeur pour devenir fortement basique. Les racines sont concentrées en surface mais descendent en partie jusqu'aux couches riches en squelettes et nettement basiques. La teneur en argiles est moyenne en surface et diminue progressivement vers la profondeur. La matière organique diminue également rapidement tandis que les carbonates ont un comportement inverse. Il s'agit toujours d'un sol lithocalcique humifère, mais plus évolué que le précédent.

Curvuletum (Fig. 38)

Se développant dans une vaste combe entre le Munt la Schera et le Munt Chavagl, ce groupement profite de conditions géomorphologiques particulières permettant l'accumulation d'une quantité importante de matériel fin, résidus décarbonatés pour la plupart. C'est ici que se développe le sol le plus épais et le plus acide rencontré dans la région sur un sous-sol dolomitique.

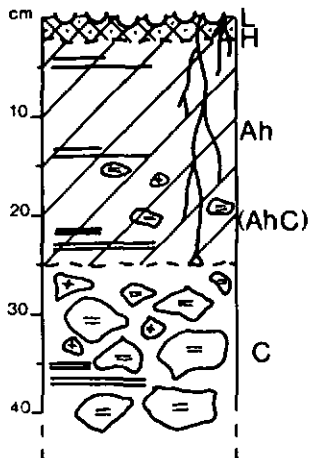
Une faible quantité de litière recouvre une couche très humifère de couleur brun foncé. Au-dessous se développe un horizon Ah brun, décarbonaté et contenant relativement peu de matière organique. Un horizon B peu développé et à limites diffuses fait

Munt la Schera

Altitude 2'380 m

Pente(%) 25

Orientation W



COULEUR	pH	C (%)	TEXTURE
BRUN-NOIR	6.1	9-10	LIMON ARGIL.
BRUN FONCE	6.8	6	LIMON ARGIL.
BRUN FONCE	7.8		LIMONEUX
GRIS	6.1		LIMON SABLEUX

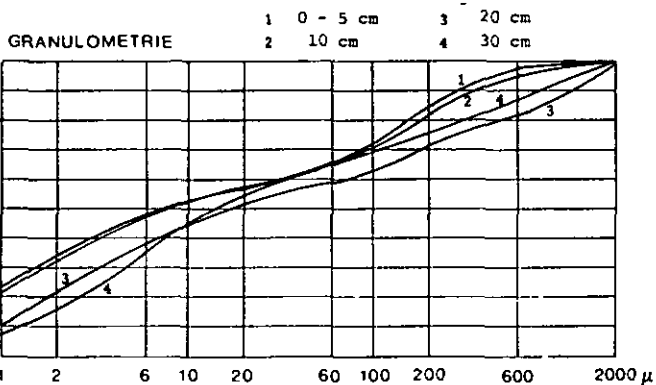


Fig. 37 : Sol du Seslerio-Caricetum sempervirentis

Munt la Schera

Altitude 2'360 m

Pente(%) 5

Orientation S

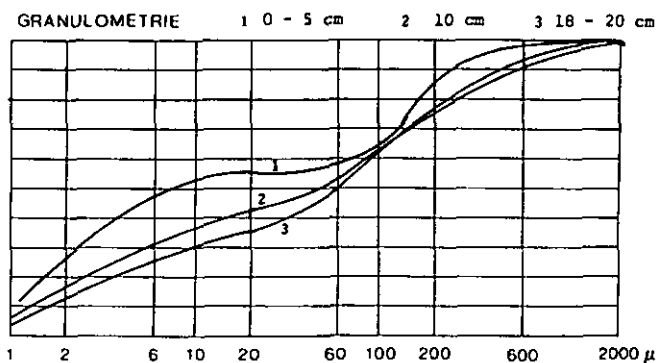
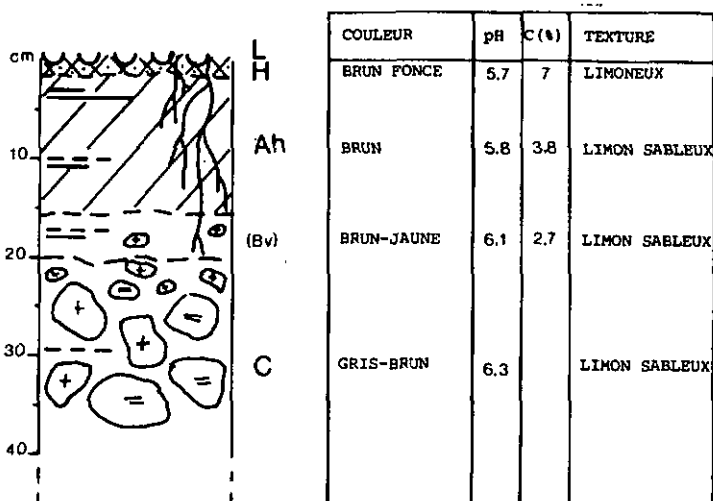


Fig. 38 : Sol du groupement à *Nardus-stricta* et *Sieversia montana* (Curvuletum).

la transition avec l'horizon C très épais, constitué par les accumulations de matériel fin des versants proches. Un ruisseau coule à cet endroit durant environ 1 mois à la fonte des neiges, favorisant le renouvellement en particules minérales.

Le squelette est constitué essentiellement de cailloux siliceux provenant soit de l'érosion d'anciennes couches gréseuses du Munt Chavagl (cf. profil géologique, Fig. 8) ou d'apports glaciaires anciens; cependant des fragments de roches carbonatés sont présents à tous les niveaux, provenant de l'érosion des versants du vallon. Le pH est nettement acide en surface et remonte légèrement en profondeur pour tendre vers la neutralité. La teneur en matière organique décroît rapidement; l'apport colluvial de matériel fin et la forte activité des organismes du sol (nombreux lombrics) assurent un mélange organo-minéral assez régulier et des limites diffuses entre les horizons.

La granulométrie est bien différente de celle des sols en contact avec la dolomie; tous les horizons sont caractérisés par une dominance des limons et des argiles.

L'horizon B est relativement mal développé en raison du rajeunissement constant, de la température basse et des faibles précipitations. On constate cependant une différence de couleurs, la présence de quelques éléments de squelette et une forte diminution des racines. On peut classer ce sol dans la catégorie des sols bruns.

Combe à neige (Fig. 39) Salicetum

Les combes à neige et dolines karstiques du sommet du Munt la Schera sont en général plus ou moins comblées par les matériaux provenant des versants proches. Le matériel fin domine, mais des apports réguliers assurent le renouvellement des carbonates et empêchent l'établissement d'un profil bien différencié.

Le sol est constitué d'un horizon très humifère cédant le pas graduellement à un horizon C épais avec une zone de transition au sein de laquelle la matière organique décroît rapidement en même temps que disparaissent les racines.

Aux résidus siliceux apportés par les glaciers se mêlent partout des fragments de dolomie entraînant une assez grande dispersion des mesures de pH. La couleur passe du brun au brun clair avec la diminution de la matière organique. Ce sol est un début de sol brun mal développé en raison du climat.

Nardetum

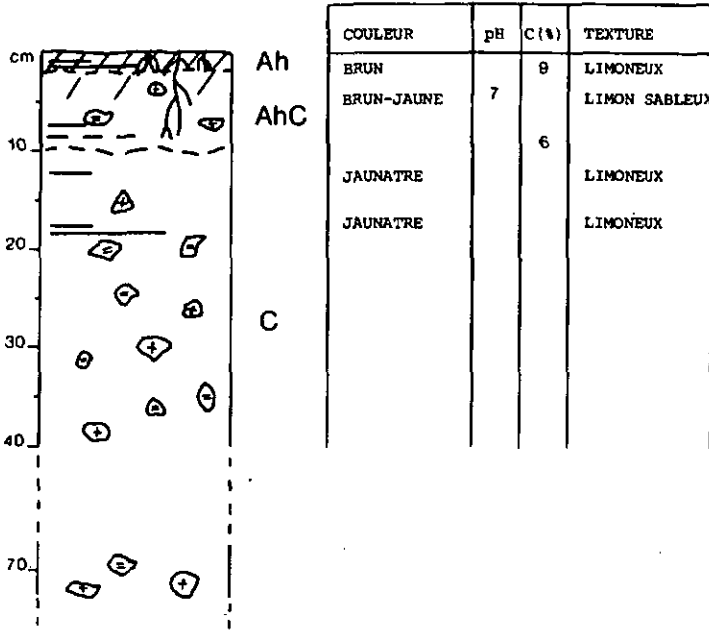
Favorisé par l'affleurement de couches siliceuses, le sol de l'Alp la Schera a permis le développement d'un podzol sur un mélange d'éboulis carbonatés anciens, provenant de l'érosion des couches du haut du Munt la Schera, et de grès. Une couche assez importante de litière recouvre un horizon Ah à faible squelette et à matière organique relativement abondante. Sous celui-ci, une couche gris-clair constitue l'horizon E fait de sable presque dépourvu de matière organique. Au-dessous un horizon B épais contenant beaucoup de squelette recouvre l'horizon C constitué surtout de dolomie comme

Munt la Schera

Altitude 2'520 m

Pente(%) 0 (creux)

Orientation (versant nord)



GRANULOMETRIE

1 0 - 5 cm
2 5 - 10 cm

3 10 - 15 cm
4 15 - 20 cm

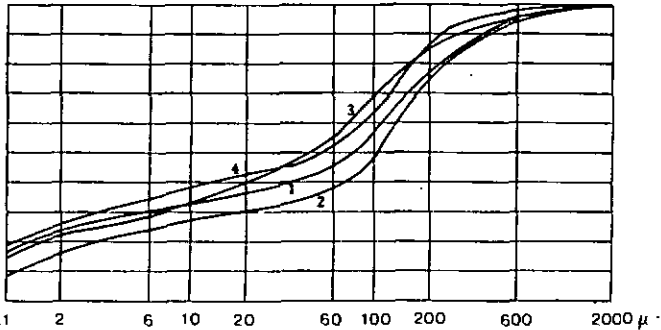


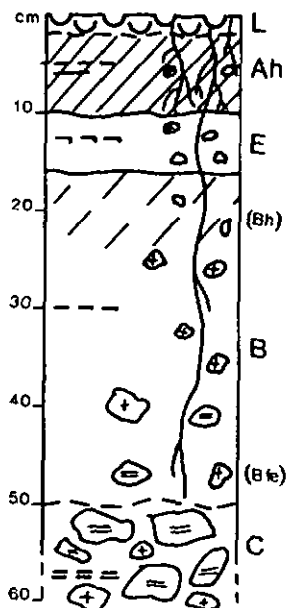
Fig. 39 : Sol de Combe à neige (Salicetum)

Munt la Schera

Altitude 2'100 m

Pente(%) 30

Orientation W



COULEUR	pB	C(%)	TEXTURE
BRUN FONCE	5,7	8,5	SABLE LIMON.
GRIS	5,6	4	SABLE LIMON.
BRUN-ROUGE	4,7		LIMON SABLEUX
		8,1	

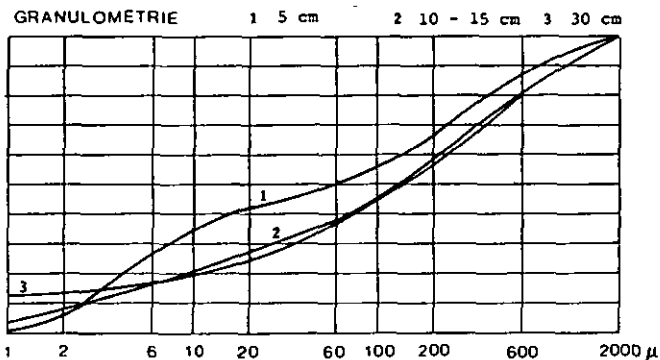


Fig. 40 : Sol du Nardetum

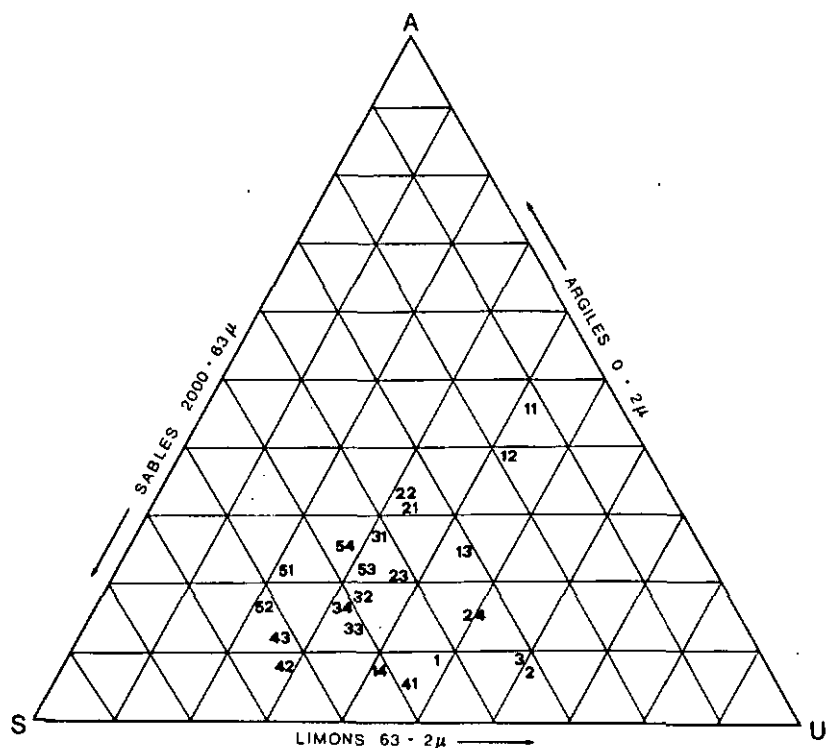


Fig. 41 : Texture des différents sols :

1 :	Caricetum firmæ typicum	0-10 cm	11 :	Caricetum firmæ a Seslerio	0-5 cm
2 :		10-20 cm	12 :		5-10 cm
3 :		20-30 cm	13 :		10-15 cm
			14 :		25-30 cm
21 :	Seslerio-Car. semp.	0-5 cm	31 :	Curvuletum	0-5 cm
22 :		10 cm	32 :		10 cm
23 :		20 cm	33 :		18-20 cm
24 :		30 cm	34 :		30 cm
41 :	Nardetum	5 cm	51 :	Salicetum	0-5 cm
42 :		10-15 cm	52 :		5-10 cm
43 :		30 cm	53 :		10-15 cm
			54 :		15-20 cm

l'attestent les mesures de pH. L'horizon B est divisé de façon peu nette en une partie supérieure (Bh) enrichie en matières humiques et une partie inférieure caractérisée par l'accumulation d'oxydes de Fe et Al.

Le pH passe de nettement acide en surface à un caractère nettement alcalin en profondeur, avec un maximum d'acidité à 30 cm où les carbonates ont disparu. L'établissement d'un tel profil a certainement nécessité plusieurs centaines d'années; la forêt occupait alors toute la surface de l'Alpe et le pâturage n'a probablement modifié que la partie superficielle du profil, le tassement et l'apport d'azote favorisant le maintien de la végétation actuelle et empêchant le rétablissement de la forêt. L'action du gibier encore actuellement n'est pas négligeable et contribue au maintien de l'état présent.

A tous les niveaux la granulométrie montre une grande pauvreté en argiles et la présence avant tout de matériel grossier. Les couches gréseuses imperméables du sous-sol assurent cependant le maintien d'une humidité assez élevée en profondeur; des sources à proximité soulignent ces affleurements.

Capacité de saturation en eau des sols

A côté de la teneur en eau des sols, qui varie constamment et ne fournit que des valeurs relatives, nous avons déterminé la capacité de saturation des sols, c'est-à-dire la quantité d'eau qu'ils peuvent absorber et retenir. Ces mesures donnent un résultat grossier permettant de situer l'importance du lessivage par les eaux traversant le sol et disparaissant en profondeur, et la capacité des sols à conserver une humidité suffisante entre les périodes de pluie. Les travaux beaucoup plus systématiques de FRIES (en préparation) apporteront des explications détaillées sur les problèmes des relations hydriques dans les sols du Caricetum firmæ, grâce à l'étude des courbes de désorption et aux nombreuses mesures tensiométriques.

Nous avons utilisé la méthode préconisée par ALLEN (1974) qui consiste à imbiber par immersion un creuset filtrant contenant quelques grammes de sol et à le peser après évacuation de l'eau en excès. Le creuset est ensuite séché à l'étuve et pesé à nouveau; la formule suivante permet de calculer la capacité de saturation d'un sol en % du poids sec:

$$S (\%) = \frac{(A-B+C-D)}{D-A}$$

A: Creuset vide, sec

B: Creuset vide, imprégné d'eau

C: Creuset et sol imprégnés d'eau

D: Creuset et sol séchés à l'étuve

Les mesures ont été faites pour les sols superficiels du Caricetum firmæ en surface uniquement, tandis que pour les autres sols elles ont été faites à plusieurs profondeurs. En effet, une trop grande proportion de squelette, comme c'est le cas dès 10 cm dans le Caricetum firmæ, donne des résultats n'ayant plus aucune signification pour l'ensemble du sol.

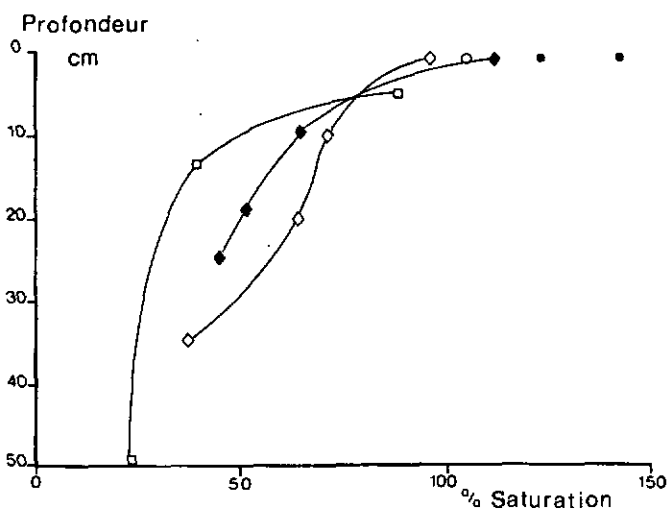
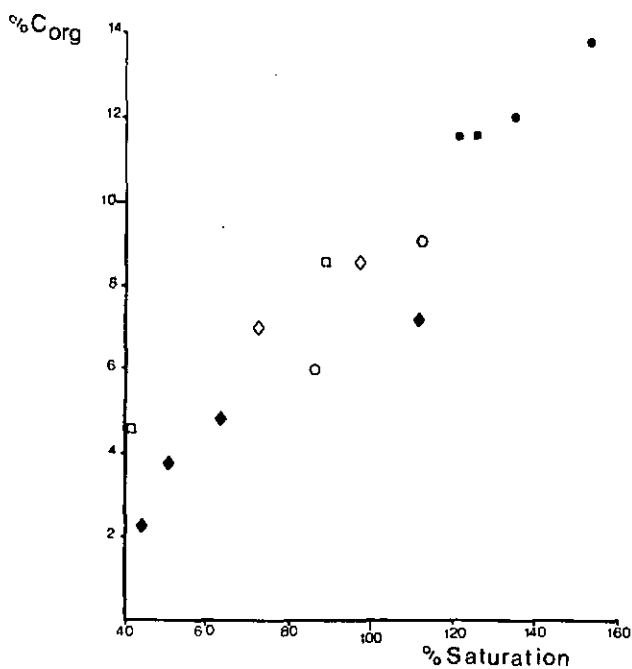


Fig. 42 : Capacité de saturation en eau des sols en fonction du carbone organique et de la profondeur :

- Salicetum
- Nardetum
- ◆ Curvuletum
- ◇ Sesi.-Semp.
- C. firmae a Sesleria
- C. firmae pionnier

Résultats

On est surpris par les importantes quantités d'eau que peuvent absorber les horizons très organiques des sols étudiés: jusqu'à 150 % du poids sec. On constate cependant dans les sols épais où les mesures ont été possibles à différentes profondeurs, une diminution rapide de la capacité d'absorption avec l'éloignement de la surface. Les valeurs mesurées ont été mise en relation avec la teneur en carbone organique des sols considérés. La corrélation est particulièrement bonne (Fig. 42).

Afin d'estimer l'importance du lessivage, nous avons calculé la capacité d'absorption en eau par unité de surface, du sol du *Caricetum firmæ*. Parallèlement, nous avons déterminé l'évapotranspiration potentielle à l'aide de la formule de TURC. Les résultats pour les mois d'été sont les suivants:

Calcul de l'évapotranspiration potentielle d'après la formule de TURC
(LEMEE 1978)

$$ETp = (Rg + 50) 0,4 \frac{t}{t + 15} \quad \text{en mm H}_2\text{O/mois}$$

Rg: rayonnement global (cal/cm²/jour)

t: température moyenne

Mois	Rg	t(° C)	ETp (mm)	Précipitations (mm)	Capacité d'absorption du sol (<i>C. firmæ</i> 0-10 cm)
Juin	322	5	37	100	
Juillet	265	6	36	120	≈ 0,85 l/dm ²
Août	233	6	32	130	≈ 85 mm
Septembre	235	4	24	90	

Le sol est théoriquement capable de retenir en une seule fois plus des 2/3 des précipitations mensuelles; il joue donc le rôle d'éponge. L'évapotranspiration, quant à elle, est égale au 1/3 de ces mêmes précipitations; or, nous estimons que la formule de TURC, qui ne tient pas compte du vent, donne des valeurs nettement trop basses. Nous constatons donc qu'une grande partie des précipitations est retenue par le sol et évapotranspirée; nous pouvons donc dire que le lessivage est limité durant les mois d'été dans tous les sols riches en matière organique.

5.2.2. Températures

La dispersion des terrains d'étude et les problèmes de fonctionnement d'appareils enregistreurs nous ont conduit à choisir des méthodes de mesures simples pour les comparaisons. La température moyenne mensuelle des stations peut être estimée avec une bonne approximation en fonction de l'altitude; l'influence des conditions locales est dans ce cas très réduite (cf. Chapitre 3.3.3.).

Les extrêmes observés sont nettement plus significatifs; l'emploi de thermomètres à maxima-minima, posés à la surface du sol et relevés toutes les 2 semaines, est simple et fournit des renseignements précieux. Pour la végétation et la pédofaune la température du sol est tout aussi importante, sinon plus, que celle de l'air. Pour la connaître nous avons utilisé la méthode de l'inversion du saccharose qui mesure en fait la quantité de chaleur reçue par le sol; des formules permettent de traduire approximativement ces chiffres en température moyenne.

Température de l'air - maxima et minima

Des thermomètres ont été posés durant 3 saisons dans le Caricetum firmæ et les combes à neige près du sommet. Les valeurs relevées ont permis de calculer la moyenne des extrêmes observés par période de deux semaines (Fig. 43).

Entre les deux faciès du Caricetum firmæ les variations sont irrégulières et peu importantes; l'exposition et la pente des stations sont à peu près les mêmes, le faciès à Sesslerie est peut-être légèrement protégé du vent et garde la neige un peu plus longtemps au printemps et après les chutes de neiges estivales. Par contre la combe à neige se distingue nettement; les extrêmes sont nettement plus marqués, aussi bien vers le haut que vers le bas. Une position abritée détermine donc de grands écarts de température.

Au début de saison on voit nettement que la température n'est pas le facteur limitant, comme nous avons déjà pu le déduire des données de GENSLER (1946); les chutes de température à mi-septembre sont par contre déterminantes pour l'arrêt de la croissance.

Les moyennes de trois années montrent qu'une seule période de 15 jours en juillet ne connaît pas de gel. Cependant les enregistrements de 1977 ont montré que même à cette période la température peut descendre au-dessous de 0° C. (Fig. 12, p. 62). En 1979 les mesures ont été faites dans 7 milieux différents. Les résultats sont donnés sous forme de tableau, les différences étant trop faibles pour pouvoir les représenter graphiquement. (Tab. 16).

Nous constatons que les minima ne varient que très peu d'un milieu à l'autre, malgré des différences d'altitude et d'orientation importantes. Les groupements du versant sud, en position abritée connaissent même des températures minimales plus basses que celles du sommet. Par contre les maxima décroissent assez régulièrement avec l'altitude, avec une correction pour la combe à neige à laquelle la géomorphologie assure des températures maximales particulièrement élevées. De façon générale une position abritée favorise une augmentation des écarts; en toute saison les gels nocturnes sont courants mais suffisamment brefs pour ne pas atteindre le sol. Les températures maximales paraissent être plus déterminantes que les minimales pour caractériser le climat d'une station.

Température du sol - Méthode de l'inversion du saccharose

Cette méthode, mise au point par PALLMANN et al. (1940) a été utilisée pour la première fois au Parc national; elle a par la suite été reprise et améliorée par

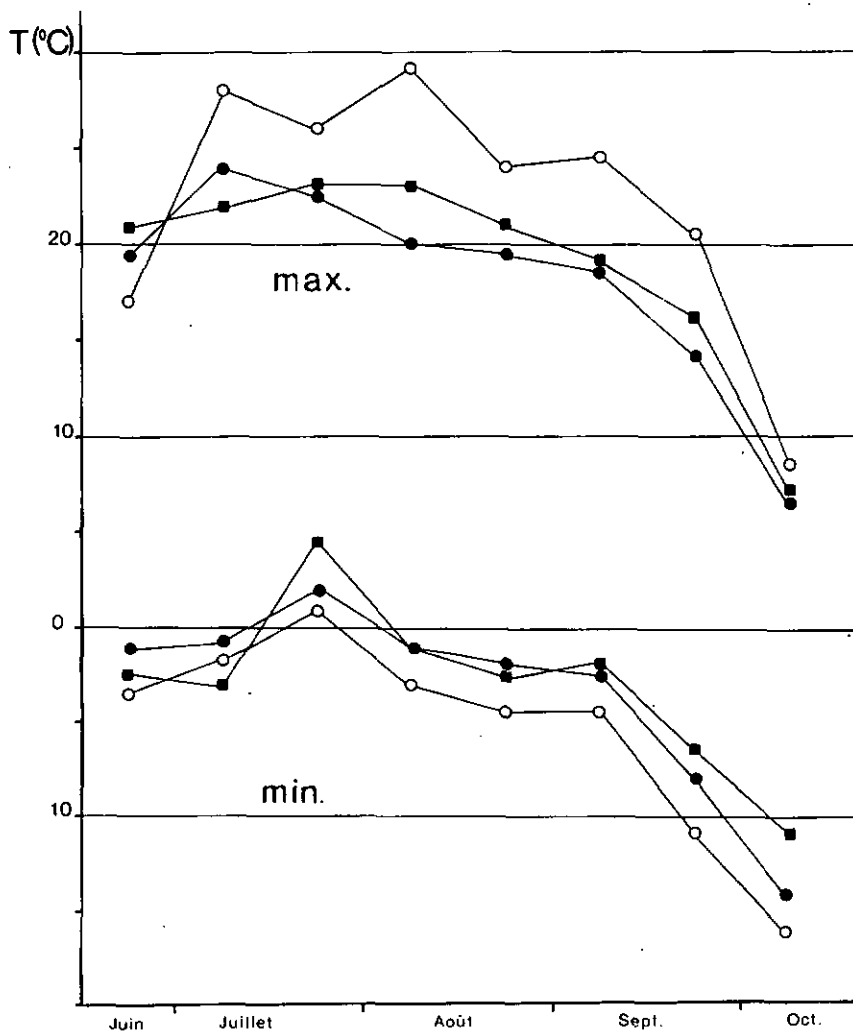


Fig. 43 : Température maximum et minimum mesurée par périodes de deux semaines dans trois grands végétaux :

- Caricetum firmae pionnier
- Caricetum firmae à Sesleria
- Salicetum

TABLEAU 16

Températures extrêmes mesurées en 1979. M: maximum m: minimum

Période début fin	25,6 4,7		4,7 27,7		27,7 2,8		2,8 23,8		1,9 9,9		9,9 19,9		19,9 19,10	
	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m
Dryas	22	-3	21,5	-3	24	4,5	24	-1	22	-4,5	23,5	-3,5	21	-4
Pionnier	21	-0,5	20	-2	22,5	5,5	22	1	20	1	20,5	-1,5	19,5	-2,5
Sesleria	21	-2,5	21	-3	23	4,5	22	-0,5	20	-3,5	21,5	-2,5	20	-4
Salicetum					26	5	25	-1,5	21	-4	24	-3,5	24	21
Sesli-Semp.	24,5	-1,5	23	-4	24	2	22	-3	18,5	-6,5	23	1	22	-6
Curvuletum	27	-1	21	-4	23	1	24	-2,5	20	-7	24	0	18	-4
Nardetum	28	-1,5	27	-2,5	28	4	31	-1,5	28	-6	28	0	23,5	-4
													21	-7
													24,5	-4

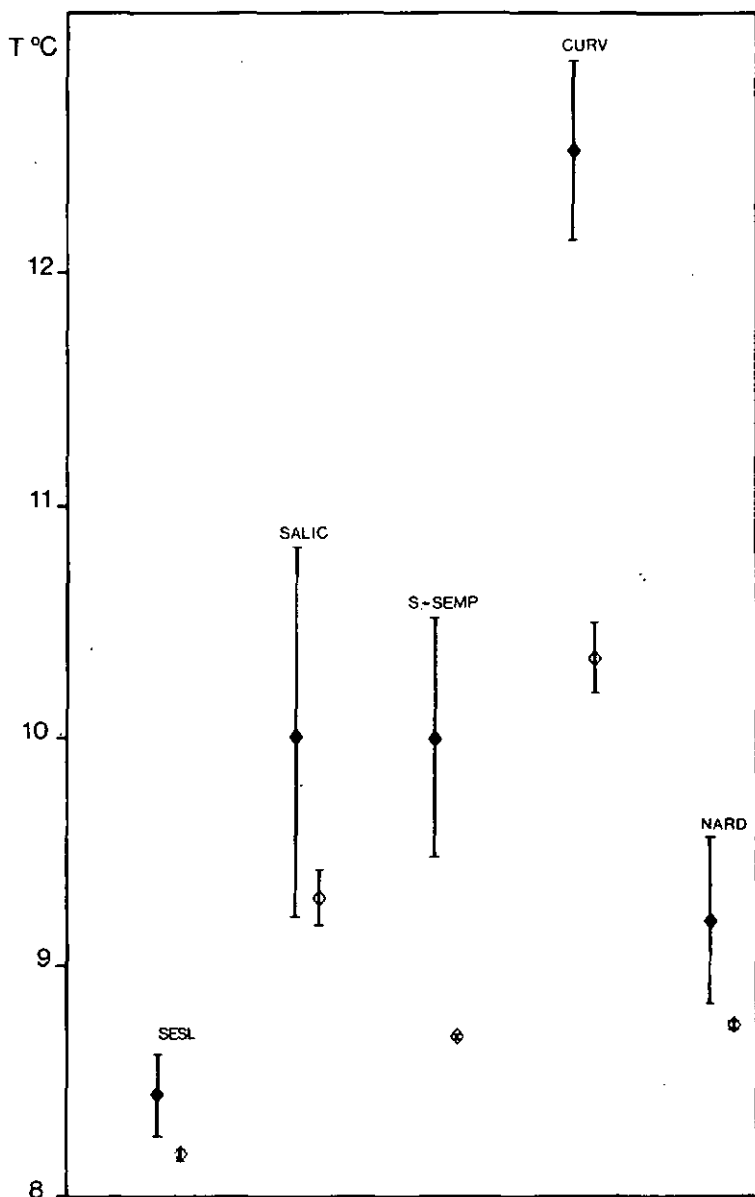


Fig. 44 : Moyennes et écarts-types des températures de sol mesurées par la méthode de l'inversion du saccharose durant le mois de septembre :

Profondeur : \blacklozenge - 2 cm \diamond - 10 cm

plusieurs auteurs: SCHMITZ (1964) a proposé une formule nouvelle pour le calcul de la température moyenne et BERTHET (1959) a apporté des simplifications considérables à la préparation des ampoules. Dans notre cas il était prévu de faire 3 séries de mesures d'un mois avec une température moyenne de l'ordre de 10° C; par conséquent nous avons choisi d'utiliser une solution à pH 1.21.

Cette solution présente l'inconvénient d'être sensible à un passage, même bref, à une température élevée (20° C et plus) car la vitesse de réaction est exponentielle.

Les mesures du pouvoir rotatoire de la solution ont été mesurées à l'aide d'un polarimètre Perkin-Elmer sur une longueur de 1 cm. De chaque station 3 ampoules étaient mesurées; un jeu était placé immédiatement sous la surface du sol (env. 2 cm) et un autre à 10 cm de profondeur.

Les résultats sont en général bien groupés et permettent de calculer des moyennes nettement significatives malgré le petit nombre de résultats (Fig. 44). Il n'est pas surprenant de rencontrer des variations plus grandes en surface et dans les sols riches en squelette qu'en profondeur et dans les horizons à texture fine.

Les valeurs mesurées dans 7 stations durant trois périodes d'un mois sont présentées au Tab. 17. Il faut signaler que la méthode donne en général des résultats un peu plus élevés que les moyennes mesurées avec des appareils enregistreurs (réaction exponentielle). (1.)

Tableau 17 :

Températures moyennes des sols.
Méthode de l'inversion du saccharose

Groupement	Profondeur (cm)	Juillet	Août	Septembre	
Caricetum firmæ	var. Typicum	-2	11,6	10,0	7,2
		-10	10,5	7,4	7,0
	var. à Homogyne et Carex sempervirens	-2	12,2	11,7	8,5
		-10	10,1	10,2	8,2
	Caricetosum mucronatae	-2	-	18,0	14,9
		-10	-	15,9	12,3
Seslerio-Caricetum sempervirentis	-2	14,1	12,9	9,9	
	-10	10,5	10,9	8,7	
Grpt à Nardus et Sieversia	-2	20	16,4	12,5	
	-10	13,9	13,1	10,3	
Combe à neige	-2	17,5	14,2	9,9	
	-10	12,4	11,4	9,3	
Nardetum	-2	13,1	13,5	9,1	
	-10	11,9	12,6	8,8	

(1.) La température mesurée par cette méthode est appelée "température écologique" par BERTHET (1959).

On est surpris des valeurs moyennes élevées de tous les sols. Les différences entre les stations semblent confirmer que les températures élevées sont déterminantes pour le climat de la station; les écarts entre les moyennes des stations sont assez semblables à ceux des maxima.

La plus grande surprise est la température particulièrement élevée de la combe à neige. On considère généralement celle-ci comme une association de station à climat froid; or on constate que ce n'est pas du tout le cas. Durant l'été les températures sont nettement plus élevées que dans les groupements voisins, et en hiver la couverture neigeuse assure une bonne protection. Seuls les minima en été et en automne sont inférieurs à ceux des autres stations. Le facteur limitant n'est donc pas la température mais uniquement la très longue durée d'enneigement.

Le sol des stations plus exposées accumule en général moins de chaleur; cependant le *caricetosum mucronatae* fait exception; le sol très pauvre en matière organique, très vite sec, et la combinaison pente-exposition assurent à cette association des températures élevées; c'est probablement l'eau qui constitue ici le facteur limitant.

5.2.3. Spectres biologiques

Les espèces de toutes les associations étudiées étant, à une exception près, toutes pluriannuelles, nous nous sommes intéressés à la façon dont elles passent la mauvaise saison, sous la neige. Le classement des espèces selon les formes biologiques décrites par RAUNKIAER permet de les grouper de la façon suivante:

TABLEAU 18
Formes biologiques d'après LANDOLT (1977)

Chamaéphyte ligneux:	arbrisseau nain, hivernant avec ses bourgeons au-dessus de la surface du sol, mais dont les parties ligneuses ont moins de 0,4 m de hauteur.
Chamaéphyte herbacé:	plante herbacée sans parties ligneuses, hivernant avec ses bourgeons au-dessus de la surface du sol.
Hémicryptophytes:	plante hivernant avec ses bourgeons à la surface du sol ou directement au-dessous.
Géophyte:	plante hivernant avec ses bourgeons au-dessous de la surface du sol.
Thérophyte:	plante qui vit au maximum pendant une période de végétation et qui hiverne sous forme de semence.

On constate une augmentation régulière d'hémicryptophytes au détriment surtout des chamaéphytes (c et z) au fur et à mesure que le sol est plus épais et plus chaud en été. (Fig. 45).

Dans les sites exposés, les chamaéphytes, qui ont leurs bourgeons au-dessus du sol, sont rapidement hors de la neige et peuvent profiter très tôt de brèves périodes à climat favorable pour leur croissance. Il faut évidemment que les jeunes pousses supportent des baisses de températures brusques sans être endommagées.

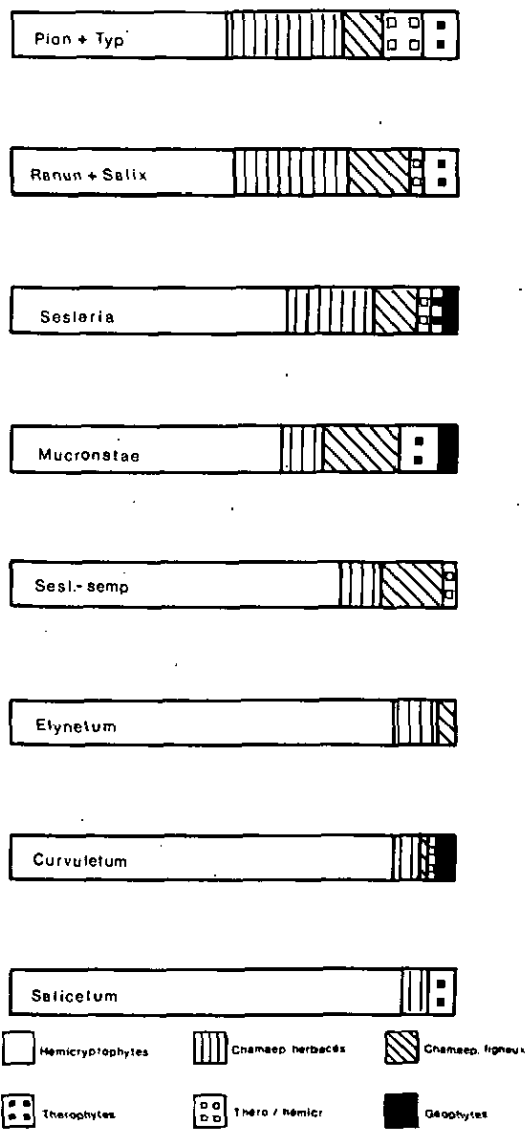


Fig. 45 : Répartition des formes biologiques dans huit groupements végétaux.

Les hémicryptophytes ont en général une force de concurrence plus grande (graminées, cypéracées) mais, s'ils supportent une longue durée d'enneigement, ils croissent sur des sols qui résistent mal aux gels et aux vents violents.

5.2.4. Origine et distribution des espèces

Dans sa synthèse des associations végétales des Alpes rhétiques BRAUN-BLANQUET (1969) compare les spectres de distribution des taxons présents dans le Caricetum firmae et l'Elynetum. OHBA (1974) utilise l'origine des espèces respectives pour appuyer sa proposition de séparer les classes Carici rupestris - Kobresietea bellardii et Seslerietea variae.

BRAUN-BLANQUET n'a pour sa part considéré que les caractéristiques et montre que celles du Caricetum firmae sont essentiellement des montagnardes médio-européennes tandis que celles de l'Elynetum sont d'origine nordiques.

Contrairement à BRAUN-BLANQUET (1969), nous avons considéré toutes les espèces. Nous avons estimé que choisir uniquement les caractéristiques était trop restrictif et ne renseignait pas vraiment sur les caractères d'un groupement; la distinction des espèces caractéristiques est souvent basée précisément sur leur origine, impliquant alors un choix susceptible de fausser les résultats.

Le caricetosum mucronatae se distingue par la très faible présence d'espèces nordiques, circumpolaires ou arctico-alpines. On trouve dans cette sous-association, ainsi d'ailleurs que dans le Seslerio-Caricetum sempervirentis, des espèces du sud des Alpes, absentes dans tous les autres groupements.

Le nombre d'espèces alpines médio-européennes est presque partout constant, aux environs de 50 %. Lorsqu'on considère les pourcentages d'espèces nordiques, la différence entre les groupements du Caricetum firmae et de l'Elynetum n'est plus du tout aussi évidente que ne le montrait le choix des caractéristiques seulement (BRAUN-BLANQUET 1969).

En définitive, seuls deux groupements se distinguent assez nettement par la distribution de leurs espèces: le groupement très différent à Carex mucronata ne possède que très peu d'espèces nordiques tandis que le Salicetum en recèle un grand nombre.

5.2.5. Valeurs indicatrices écologiques

Dans deux ouvrages récents, ELLENBERG (1974) et LANDOLT (1977) donnent, respectivement pour les espèces d'Europe centrale et de Suisse, des indications chiffrées sur les stations dans lesquelles on rencontre ces espèces.

Si ces indications peuvent paraître assez grossières lorsque l'on considère les espèces isolément, les valeurs moyennes obtenues en tenant compte de toutes les espèces d'une station sont beaucoup plus intéressantes. Il est clair que ces valeurs moyennes permettent de séparer des milieux très différents de façon indiscutable; il nous intéressait de voir si des distinctions fines, dans un domaine tant géographique que géologique ou altitudinal restreint, étaient possibles.

TABLEAU 19

Valeurs indicatrices écologiques; moyennes des espèces de chaque milieu et moyenne générale.

	Humidité	Acidité	Substances nutritives	Humus	Type de sol (dispersité)	Lumière	Température	Continentalité
<i>caricosum mucronatae</i>	2,22	4,13	1,87	3,22	2,91	4,22	1,70	3,61
var. à <i>Salix</i> et <i>Ranunculus</i>	2,82	3,86	2,04	2,93	2,86	4,39	1,57	3,07
<i>Sesleria typicum</i>	2,41	3,86	1,95	3,16	3,05	4,16	1,78	3,41
<i>Elynetum</i>	2,59	4,14	1,77	3,14	2,91	4,41	1,55	3,41
<i>Sesl.-semp.</i>	2,75	3,29	2,25	3,21	3,43	4,18	1,61	3,18
<i>Curvuletum</i>	2,50	3,44	2,09	3,26	3,35	4,03	1,71	3,32
	2,68	2,94	2,23	3,26	3,50	4,19	1,38	2,56
Moyenne des espèces	2,69	3,34	2,15	3,18	3,22	4,25	1,69	3,18

Humidité

- 1 très sec
2 sec
3 sec à humide
4 humide à très humide

Substances nutritives

- 1 très pauvre
2 pauvre
3 modérément riche
4 riche

Humus

- 1 sans humus
2 peu d'humus
3 teneur moyenne en humus
4 riche en humus

Type de sol (dispersité)

- 1 rochers
2 pierris
3 riche en squelette
4 pauvre en squelette
5 argileux ou tourbeux

Température

- 1 zone alpine
2 zone subalpine
3 zone montagnarde

Acidité

- 1 pH 3 - 4,5
2 3,5 - 5
3 4,5 - 7,5
4 5,5 - 8
5 < 6,5

Continentalité

- 2 sub-océanique
3 peu continental
4 relativement continental
5 exclusivement continental

Le cas échéant une simple liste des espèces rencontrées dans une station devrait permettre de connaître tout ou une partie des conditions écologiques du milieu en évitant de longues et fastidieuses mesures. Nous avons donc testé les valeurs calculées pour nos milieux vis-à-vis des mesures faites durant nos recherches.

La liste des valeurs indicatrices relevées dans l'ouvrage de LANDOLT (1977) pour chaque espèce rencontrée au Munt la Schera ne figure pas ici; nous ne donnons que les moyennes par groupement, ainsi que la moyenne générale, calculée sur la totalité des espèces, et une échelle sommaire des valeurs (Tab. 19). Les moyennes générales correspondent assurément bien aux mesures et observations faites sur place. Cependant les échelles utilisées sont valables surtout par comparaison et ne donnent que peu d'indications en valeur absolue.

Les moyennes par milieu ont été comparées à des données chiffrées quand cela était possible; dans les autres cas nous nous contentons de faire quelques remarques découlant des observations sur place.

Humidité

Les chiffres sont comparés au pour-cent d'eau contenue dans les sols lors des prélèvements, valeurs qui sont bien sûr toujours relatives.

La corrélation calculée pour les échantillons des 5 premiers centimètres du sol lors de trois séries de prélèvement est relativement mauvaise; elle montre que la valeur indicatrice traduit non pas une teneur en eau en %, mais plutôt une combinaison de la capacité d'absorption et de l'épaisseur du sol, inchiffable. Peut-être que les résultats des mesures tensiométriques (FRIES, en préparation) permettront d'obtenir une meilleure corrélation avec la valeur indicatrice calculée.

Acidité

Avec un coefficient de 0.87 la corrélation entre les valeurs calculées et mesurées est excellente. A l'aide des valeurs indicatrices on peut estimer le pH d'une station à plus ou moins 1/2 unité près sans grand risque d'erreur. (Fig. 46).

Nutrition

Les valeurs ont été comparées aux teneurs en azote des sols. Cette comparaison ne permet pas de corréler les deux données; la valeur indicatrice correspond plus directement à l'épaisseur des sols, ou alors à une combinaison de plusieurs facteurs qui reste à préciser.

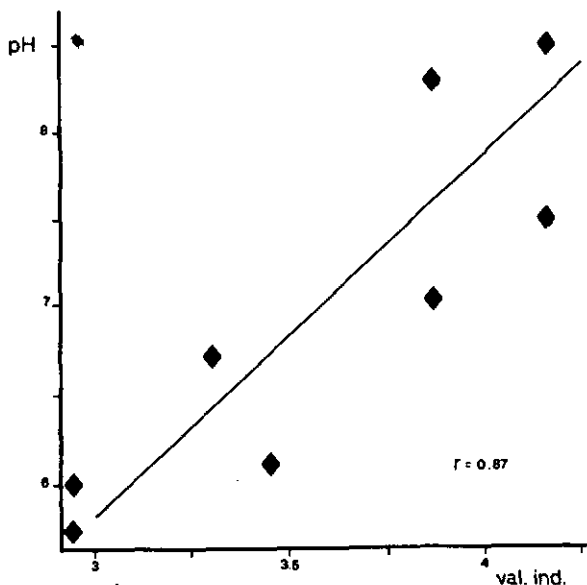


Fig. 46 : Corrélation entre le pH mesuré et la valeur indicatrice calculée d'après les données de LANDOLT (1977).

Humus

Les valeurs sont toutes assez hautes dans l'échelle, ce qui ne permet pas de détailler. Le caricetosum mucronatae, cependant, est beaucoup plus pauvre que ne laisse supposer la valeur calculée. Le climat froid d'altitude favorise dans tous les milieux l'accumulation d'humus, mais celui-ci est plus ou moins bien incorporé à la matière minérale; par conséquent la teneur en carbone organique ne correspond pas directement aux valeurs citées. La quantité d'humus, plus significative, n'est de toute manière pas facilement mesurable mais peut être valablement estimée directement sur le terrain.

Type de sol (valeur de dispersité)

Cette valeur est très délicate à chiffrer; on ne peut que se rapporter aux profils de sol (Fig. 35 à 40) la valeur indicatrice correspond approximativement à l'épaisseur des horizons sans squelette et riches en matière organique. Les valeurs pour le Caricetum firmæ sont un peu élevées comparées à d'autres milieux.

Lumière

Il est évident que des groupements de pelouse vont tous avoir une valeur très élevée. Les faibles différences correspondent à la densité de la végétation, les groupements à grosses touffes ayant des valeurs un peu inférieures; à l'intérieur de celles-ci croissent des espèces ayant besoin d'un peu moins de lumière ou supportant une légère ombre.

Par contre cette valeur ne rend pas compte de l'intensité du rayonnement qui dépend, lui, uniquement de l'exposition et de l'altitude de la station.

Température

Les valeurs de températures calculées sont corrélées à celles mesurées dans le sol au mois d'août 1979. La corrélation est en général assez bonne, mais il faut faire deux remarques.

Le caricetosum mucronatae est très chaud durant l'été; par contre il est plus exposé au froid en hiver. La valeur correspond peut-être à une moyenne annuelle.

La combe à neige est en réalité à l'opposé de la valeur calculée. On considère en général ce milieu comme particulièrement froid, mais ce n'est pas le cas (voir ci-dessus).

Continentalité

Nous avons déjà souligné le caractère continental du climat de l'Engadine, aussi les moyennes ne sont pas une surprise. La continentalité est bien corrélée avec l'humidité, de façon inverse.

partie 2

Introduction

La description systématique de la végétation et des sols correspondants a permis de définir les milieux. Après l'indispensable recensement de tous les organismes, il s'agit de connaître leur rôle respectif dans les cycles biogéochimiques, de quantifier les populations et de mesurer leur activité.

La chaîne trophique type d'une pelouse alpine a été brièvement décrite; la production primaire, qui nous intéresse au premier chef, est le fait des végétaux dits supérieurs. Nous nous sommes rapidement rendu compte que, quantitativement, le rôle des mousses et des lichens était faible ou négligeable; ils ne constituent dans le meilleur des cas que le 4,5 % de la phytomasse.

Les consommateurs primaires sont les mammifères, dont l'action est réduite dans l'étage alpin supérieur, et les arthropodes de toute nature dont le recensement systématique est en cours (LIENHARD, 1981, ROHRER, SCHIESS, DETHIER, en préparation). Les prédateurs sont essentiellement des macroarthropodes appartenant à des groupes systématiques spécialisés et reconnus pour ce type d'activité; ils sont abondants au Munt la Schera (DETHIER, en préparation). Les microorganismes sont responsables de la décomposition des déchets et des cadavres sur place; leur rôle est très important en fin de cycle pour la minéralisation des déchets organiques.

Cette présentation de cycles biologiques complexes est excessivement schématisée; un groupe d'organismes peut, par exemple, intervenir à plusieurs endroits du cycle; la nutrition de certains acariens Oribates illustre cette complexité (Fig. 47).

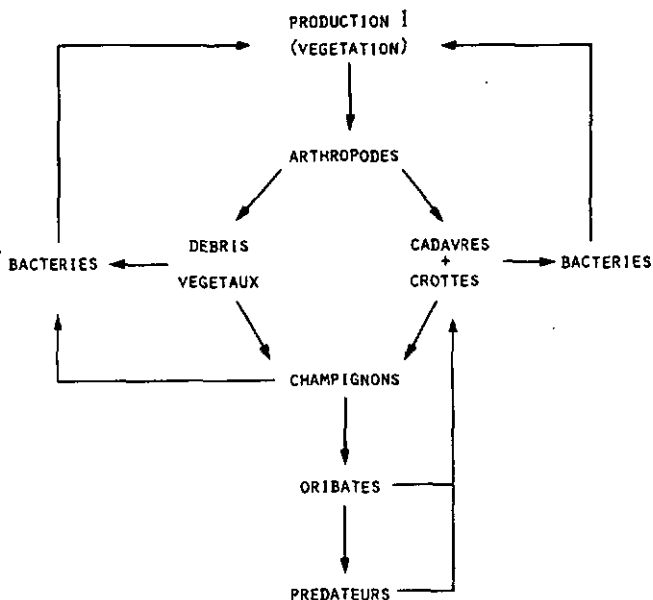


Fig. 47 : Exemple de cycle nutritif complexe de la pelouse alpine.

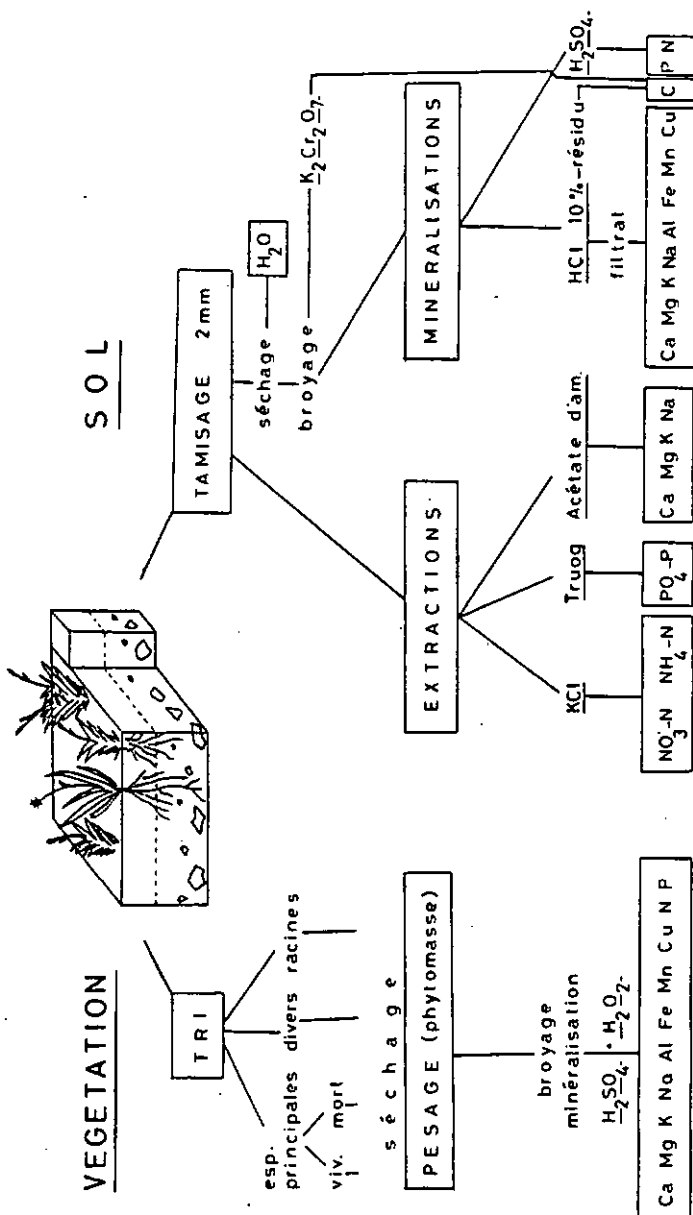


Fig. 48 : Schéma général des mesures et analyses chimiques effectuées.

Mesures effectuées

- Quantité et composition du matériel végétal en place au-dessus du sol (phytomasse aérienne), dans le sol (phytomasse souterraine) et déposé à la surface (litière).
- Production végétale et consommation par les mammifères.
- Composition chimique du matériel végétal sous ses différents états.
- Ressources élémentaires du sol directement utilisables par les plantes (éléments échangeables) et réserves à disposition.
- Fourniture d'éléments minéraux (azote, phosphore), à partir des particules organiques par les microorganismes du sol.

A l'aide de ces données, nous avons établi un bilan partiel des éléments chimiques majeurs présents, ce qui laisse apparaître les caractéristiques de leur cycle. Les facteurs physiques de l'environnement interviennent en réglant l'activité des organismes, la vitesse des réactions chimiques et les transports tant à l'intérieur que vers l'extérieur des écosystèmes; leur rôle comme facteur limitant sera précisé lorsque cela est possible. Le schéma (Fig. 48) montre le traitement appliqué en vue des différentes mesures. Il s'agit d'un schéma d'analyses maximal, rarement appliqué intégralement au même échantillon pour des raisons pratiques.

6. ETUDE QUANTITATIVE DE LA PRODUCTION VEGETALE

Il est indispensable en premier lieu de préciser le sens de plusieurs termes utilisés pour quantifier la végétation d'une station. Nous avons adopté la nomenclature des auteurs autrichiens (GRABHERR et al., 1978, SCHMIDT, 1977).

Phytomasse : matériel végétal mort et vivant; on distingue la phytomasse souterraine (racines) et aérienne.

Biomasse : partie vivante de la phytomasse (parties vertes des plantes). La biomasse souterraine (racines vivantes) n'a pas été séparée.

Nécromasse : matériel végétal mort restant attaché à la plante (= dead standing part (REHDER 1976 a)).

Litière : matériel végétal mort, détaché de la plante et reposant sur le sol.

Chez les espèces graminoides (Graminées et Cypéracées), les feuilles mortes restent attachées de nombreuses années à la plante et sont petit à petit intégrées au sol. Au cours des opérations de tri il se produit en général des perturbations qui rendent difficile la séparation en nécromasse et litière; la quantité de cette dernière étant de toute façon très faible, nécromasse et litière ont été regroupées en une seule catégorie. La Fig. 49 montre le tri d'un pied de Carex firma.

Les résultats obtenus sont toujours exprimés en poids de matière sèche par unité de surface; on utilise généralement l'unité de grammes par mètre ² (g/m²).

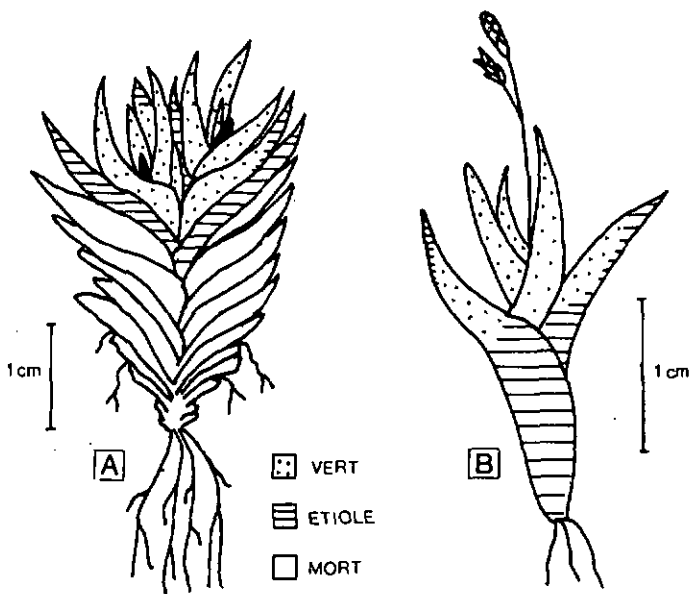


Fig. 49 : Séparation de la biomasse et de la nécromasse d'un pied de Carex firma.

A. plante entière

B. biomasse

6.1. Méthode

- Echantillonnage

Les études entreprises à l'étage alpin se heurtent aux problèmes engendrés par la faible homogénéité de la couverture végétale. La taille des échantillons à prélever va par conséquent devenir importante et influencer les résultats. A la suite de plusieurs essais, il est apparu que la surface minimale à prendre était de l'ordre de $1/4 \text{ m}^2$ pour la plupart des unités définies, surtout lorsque le taux de recouvrement est moyen ou faible. Dans quelques cas des échantillons réduits ($1/16 \text{ m}^2$), mais en nombre plus élevé, ont été prélevés (végétation homogène et à fort recouvrement). Les problèmes matériels, le transport à dos d'hommes surtout, ainsi que la nécessité de ne pas détruire les stations étudiées (nous sommes dans un Parc national) nous ont poussé à limiter au minimum le nombre de prélèvements.

Il est généralement admis par les auteurs traitant statistiquement leurs résultats qu'un grand nombre de petits échantillons est préférable à un petit nombre de grands échantillons. Des études faites dans la région du Gross Glockner (KLUG, in litt.) ont montré que dans une végétation alpine relativement homogène, en l'occurrence un Caricetum curvulae à fort recouvrement, l'obtention d'une moyenne satisfaisante du

point de vue statistique nécessitait le traitement de près d'une vingtaine d'échantillons de $1/4 \text{ m}^2$. Lorsqu'on sait qu'un tel carré de $50 \times 50 \text{ cm}$ pris avec une hauteur de sol de 10 cm pèse au minimum 15 kg et que le transport à dos d'homme est de plus d'une heure, on a un petit aperçu des problèmes à résoudre !

En 1978, deux carrés ont été prélevés à trois reprises dans quatre faciès du Caricetum firmae; les résultats ont montré que, dans ce type de végétation à faible rapport biomasse / phytomasse tout au moins, la variation saisonnière n'était que très difficilement interprétable, même en doublant ou triplant le nombre d'échantillons. C'est pourquoi en 1979 les prélèvements n'ont été faits qu'une fois, au début du mois de septembre, dans 5 milieux différents.

- Tri des échantillons

En raison de la valeur élevée de la nécromasse, la récolte de la phytomasse par une coupe au ras du sol telle que l'a utilisée REHDER (1976 a) ne permet pas d'obtenir, dans le Caricetum firmae, des résultats satisfaisants. Nous avons préféré utiliser la méthode plus longue, mais donnant des résultats plus précis et plus détaillés, qui consiste à transporter entier le carré de sol et de végétation prélevé et à le démonter ensuite en triant les différentes espèces pied par pied (KLUG, 1977 et 1978, MILNER et HUGHES, 1968).

Généralement deux à trois espèces forment plus de 90 % de la phytomasse; ces espèces sont isolées et divisées en biomasse, nécromasse etc.; les autres espèces sont rassemblées selon leur importance et les possibilités d'identification.

Les racines sont séparées par tamisage, précédé éventuellement d'un léger séchage lorsque le sol contient beaucoup d'eau. Par la suite, la méthode des sachets en nylon, utilisée pour mesurer la productivité souterraine (voir ci-dessous) a été appliquée. La répartition des racines étant très différente de celle des parties aériennes, les résultats de nombreux petits échantillons sont meilleurs que ceux de deux ou trois grands.

Le matériel végétal est séché à l'étuve, refroidi en dessiccateur et pesé. Les calculs nécessaires permettent alors d'obtenir les résultats en g/m^2 . Il est ensuite broyé et homogénéisé en vue des analyses chimiques.

- Production

Le mode de croissance des principales espèces du Caricetum firmae étant calqué sur celui de Carex firma (croissance continue), il apparaissait d'embellée délicat de calculer la production saisonnière en faisant la différence des biomasses en début et en fin de saison. Les premiers résultats n'ayant fait que confirmer ce point de vue, nous avons dû utiliser une autre méthode.

Pour la production de Carex firma, nous avons procédé au marquage à la peinture de plusieurs touffes; en fin de saison nous avons récolté ces touffes et séparé les feuilles nouvellement formées. Après comptage du nombre de pieds de Carex par m^2 , et connaissant le poids moyen des nouvelles feuilles, nous avons pu calculer la production saisonnière.

Dans les milieux plus productifs et plus homogènes d'altitude inférieure (Caricetum curvulae et Nardetum), nous avons déterminé la production par fauchage de surfaces de 1 m² en début et fin de saison. En parallèle, nous avons procédé à la même opération sur des surfaces analogues, protégées par un grillage, afin de connaître la part consommée par les mammifères.

Pour la production souterraine, c'est-à-dire celle des racines, nous avons essayé la méthode des sachets de nylon décrite par les auteurs russes (TITLYANOVA 1971) et tchèques (FIALA 1979). Les différences de phytomasse souterraine obtenues entre les prélèvements effectués régulièrement en cours de saison sont extrêmement variables dans tous les milieux. Les nombreux débris organiques peu décomposés, mêlés aux racines, et la présence de squelette en sont responsables. Par conséquent, nous n'avons pu estimer la productivité souterraine, par cette méthode; en revanche, les nombreux prélèvements ont permis de calculer la phytomasse souterraine moyenne (de chaque milieu). Des carottes de sol de volume connu ont été prélevées à quatre reprises au cours de la saison à l'aide de la sonde décrite par BIERI et al. (1978). Les carottes ont été placées dans des sachets de toile nylon à petite maille (0,7 mm). Plusieurs méthodes ont été proposées pour détruire les agrégats de sol et éliminer la terre fine (BOHM 1979). Nous avons retenu celle consistant à plonger le sachet durant 6 heures dans de l'eau oxygénée. Les sachets sont ensuite secoués mécaniquement dans un bassin sous courant d'eau jusqu'à élimination de la terre fine. Après ouverture des sachets, les graviers sont éliminés tandis que les racines sont séchées et pesées.

6.2. Phytomasse et biomasse

6.2.1. Le Caricetum firmae

Les mesures de phytomasses faites en 1978 dans 4 faciès du Caricetum firmae sont présentées à la Fig. 50. Les résultats sont les moyennes de deux prélèvements effectués dans des endroits aussi proches que possible l'un de l'autre par leur végétation et leur sol. Le premier prélèvement a été fait à la fin du mois de juin alors que la neige recouvrait encore le sol; celui-ci, saturé en eau, a rendu impossible le tri des racines en profondeur, commencé en principe sur place pour éviter de trop gros transports.

Etant donné le nombre maximum d'échantillons possible à traiter, un choix au hasard des sites de prélèvement n'entrait pas en ligne de compte. De plus, comme nous ne disposions pas encore de données phytosociologiques complètes, nous avons fixé notre choix sur 4 faciès de végétation caractérisés par une ou deux espèces et par la structure du complexe sol-végétation. Ce sont pratiquement les mêmes faciès que ceux choisis par les zoologues (Tab. 6, p. 39). L'examen des résultats nous montre des différences importantes de phytomasse qui justifient la distinction de ces faciès.

Pour rendre les résultats comparables nous avons séparé la ou les espèces dominantes, qui ont été divisées en biomasse et nécromasse; le reste est groupé sous "divers" et non séparé. Le cas du faciès à Dryas sera traité un peu à part en raison du caractère particulier de l'espèce dominante, essentiellement ligneuse.

Faciès pionnier (Fig. 50 a)

La végétation est formée à plus de 80 % par Carex firma qui pousse en petites touffes très compactes. La phytomasse est élevée pour un milieu à faible recouvrement (un peu plus de 50 % en moyenne) mais la biomasse est extrêmement réduite. L'abondance de la nécromasse et la croissance continue de Carex firma entraînent une variation très faible. L'augmentation des "divers" en fin de saison est bien plus nette; il s'agit en effet d'espèces dont la croissance est bien marquée durant la période de végétation et qui disparaissent en grande partie durant l'hiver.

La phytomasse souterraine est réduite, mais l'occupation par les racines des espaces remplis de terre fine entre les éléments du squelette est importante. Le développement des racines et des stolons de Carex rupestris entre les éclats de roche permet également une activité importante de la pédofaune dans les espaces dénudés entre les touffes, qu'il subsiste encore une couche d'humus ou que la surface du sol soit essentiellement pierreuse (LIENHARD 1980, Faciès H et N).

Faciès typicum (Fig. 50 b)

Dans ce faciès le nombre d'espèces augmente quelque peu, mais la dominance de Carex firma reste écrasante. Ce faciès, situé en quelque sorte au centre de gravité de l'association, est moins bien défini par une structure ou une situation particulière dans le terrain. Les surfaces à disposition pour les prélèvements sont plus hétérogènes; la variabilité des résultats obtenus en est la conséquence directe. Comparé au faciès précédent, le rapport phytomasse/biomasse diminue légèrement, traduisant un renouvellement plus rapide de la végétation. Les extractions ont montré (Tab. 2, p. 9) que ce type de végétation, en particulier les grosses touffes de Carex firma, offre les conditions nécessaires à la vie d'une faune très abondante.

L'augmentation de la phytomasse souterraine est, elle aussi, particulièrement sensible. Les horizons supérieurs du sol sont presque dépourvus de squelette, une épaisse couche de matière organique peu décomposée s'accumule en surface; elle est maintenue en place par les nombreuses racines.

Faciès à Sesleria (Fig. 50 c)

Bien que toujours marqué par la présence en abondance de Carex firma, ce faciès se distingue sur le terrain par la présence de plusieurs espèces à fort recouvrement: Sesleria coerulea, Carex sempervirens et Carex ericetorum. Elles ont une croissance très semblable, ce qui a permis de les rassembler en une seule catégorie.

Par rapport aux faciès précédents, le recouvrement du tapis végétal augmente (moyenne: 80 - 90 %), tandis que la phytomasse aérienne diminue. La biomasse est sensiblement égale à celle du faciès typicum et un peu plus élevée que celle du faciès pionnier; ceci entraîne une nette diminution du rapport phytomasse/biomasse, les espèces dominantes gardant beaucoup moins longtemps leurs feuilles mortes attachées à la tige. Le cycle est ici encore plus rapide comme le montre l'épaisseur du sol formé et l'abondance des racines. La forte activité biologique du sol se traduit par une limite moins tranchée entre l'horizon très organique de surface, de couleur sombre, et les horizons enrichis en particules minérales.

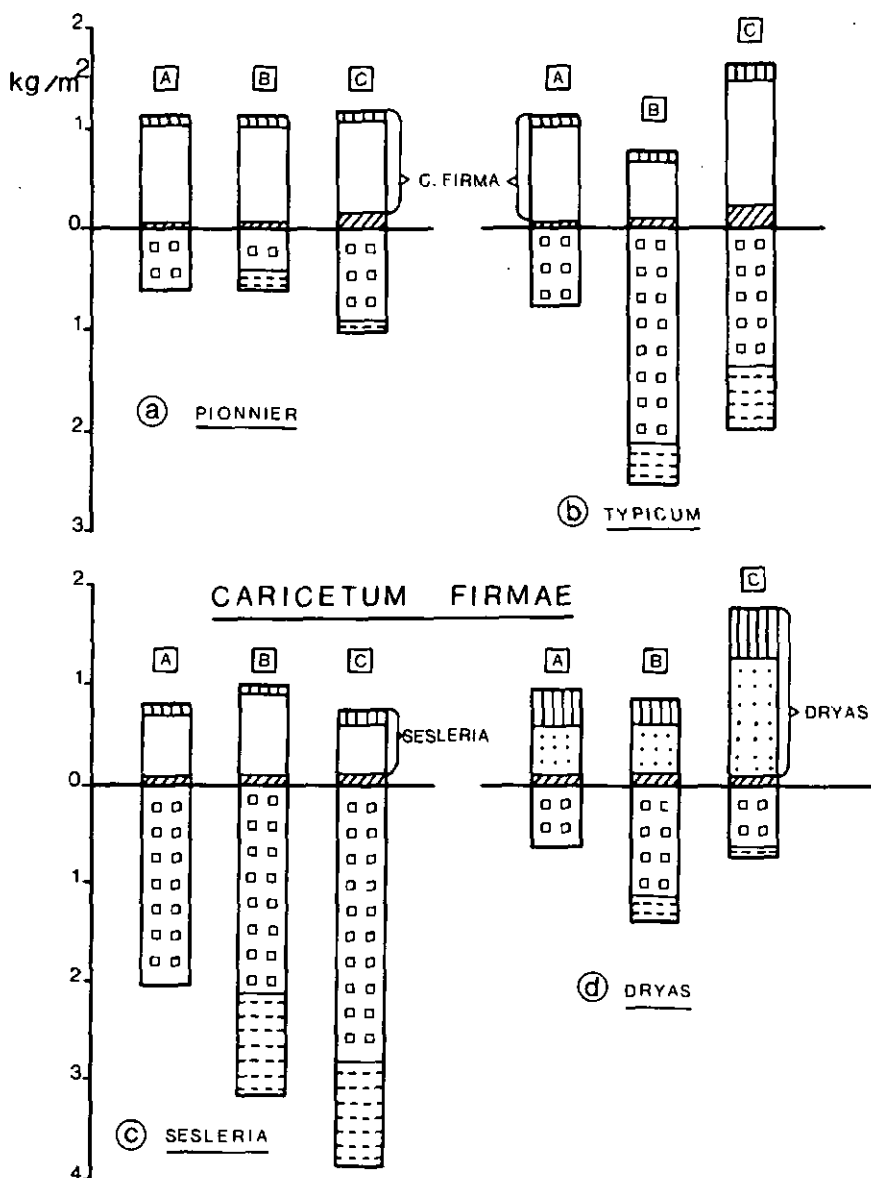


Fig. 50 : Phytomasse mesurée dans quatre faciès du *Caricetum firmae* durant la saison d'été 1978. A : 30.6 B : 30.7 C : 5.9

▨ Biomasse de l'espèce dominante

□ Nécomasse de l'espèce dominante

▤ Phytomasse des autres espèces

▣ Racines 0-5 cm

▥ Racines 5-10 cm

▧ Troncs (*Dryas octopetalo*)

Faciès à *Dryas* (Fig. 50 d)

Dryas octopetala croît souvent en peuplements presque purs sur des surfaces atteignant quelques mètres². Ces surfaces peuvent être soit imbriquées dans les autres faciès, soit se développer au milieu de surfaces de blocaille nues. Les relevés de végétation ont montré que ces tapis de *Dryas* font partie intégrante du *Caricetum firmæ*. L'importance de *Dryas* est suffisante pour que cette espèce soit traitée séparément et qu'on fasse un faciès.

Le tri des tapis de *Dryas* est délicat à faire. Les troncs, qui peuvent atteindre quelques centimètres de diamètre, ne peuvent être considérés sans autre comme biomasse et comparés aux espèces herbacées. Ils feront l'objet d'une catégorie à part, d'autant plus que leur appartenance à la phytomasse, soit aérienne, soit souterraine, n'est pas nettement tranchée. Leur anatomie les fait assimiler aux organes aériens, mais leur position et l'apparition de racines adventives poussent à les rattacher, du point de vue fonctionnel, à la phytomasse souterraine.

Pour la biomasse nous avons considéré les pousses de l'année, encore très peu lignifiées et portant les feuilles vertes. Les feuilles formées au cours d'une saison restent vertes sous la neige et assurent l'assimilation au début de la saison suivante jusqu'à la formation des nouvelles pousses. Le prélèvement du milieu de saison correspond à la disparition des feuilles de l'année précédente alors que les nouvelles ne sont pas encore bien développées. Cela peut expliquer le fléchissement de la biomasse, mais le nombre d'échantillons est nettement trop faible et les résultats sont trop variables pour permettre de l'affirmer.

Pour les comparaisons entre groupements (Fig. 51 et 52) les troncs sont considérés avec la phytomasse aérienne. Cela explique les hautes valeurs obtenues et la grande variabilité des résultats.

Discussion

Sur la base d'un échantillonnage limité, les variations saisonnières ne sont pratiquement pas interprétables, tout au moins pour les espèces importantes quantitativement. Les écarts observés dans les résultats montrent cependant que, même sur un nombre de données réduit, il est possible de différencier les milieux étudiés. Les moyennes obtenues seront utilisées pour une comparaison générale de tous les types de pelouse. Il faut noter que le travail nécessaire pour obtenir des moyennes statistiquement significatives serait disproportionné avec l'intérêt pratique des résultats; le prélèvement d'un nombre suffisant d'échantillons entraînerait surtout une destruction considérable du milieu.

Un fauchage répété n'est pas applicable aux mesures de phytomasse et de productivité: des essais à échelle réduite, dans le *Caricetum firmæ* pionnier, ont montré que cette opération entraîne, à plus ou moins longue échéance, la disparition de la végétation. La production doit être estimée par une méthode autre que le calcul de la différence de biomasse entre le début et la fin de la saison en raison de la croissance continue des espèces principales.

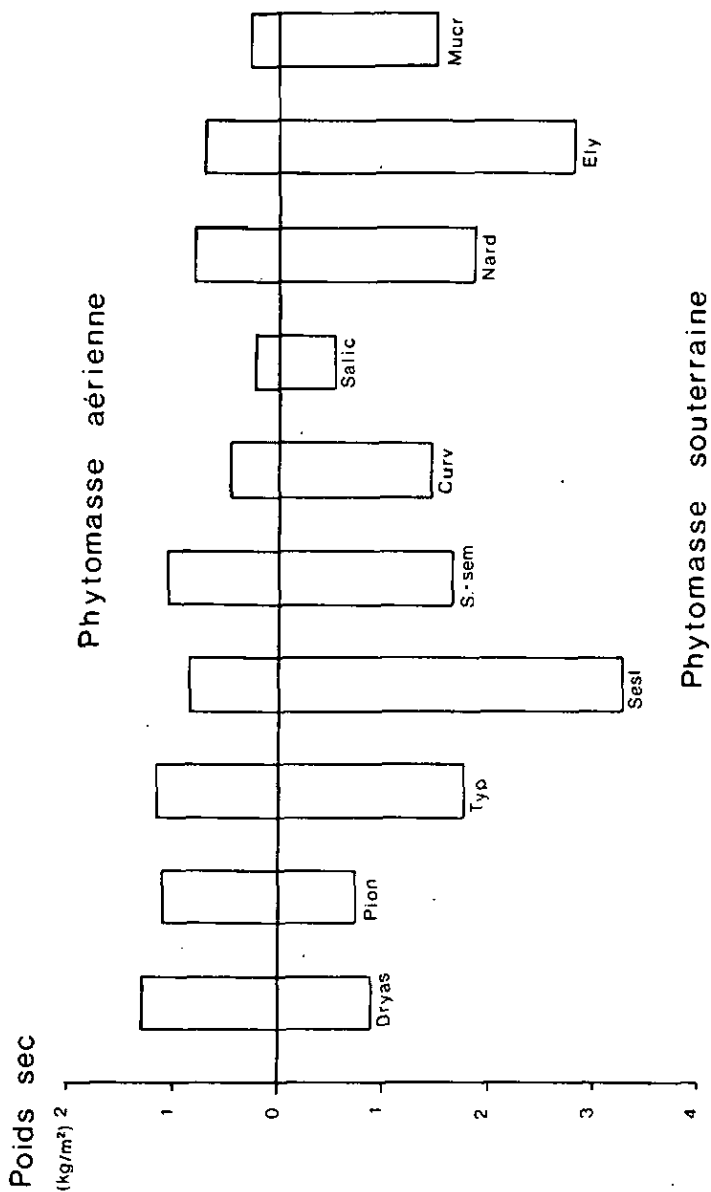


Fig. 51 : Phytomasse aérienne et souterraine moyenne de 10 groupements végétaux.

Kg/m²

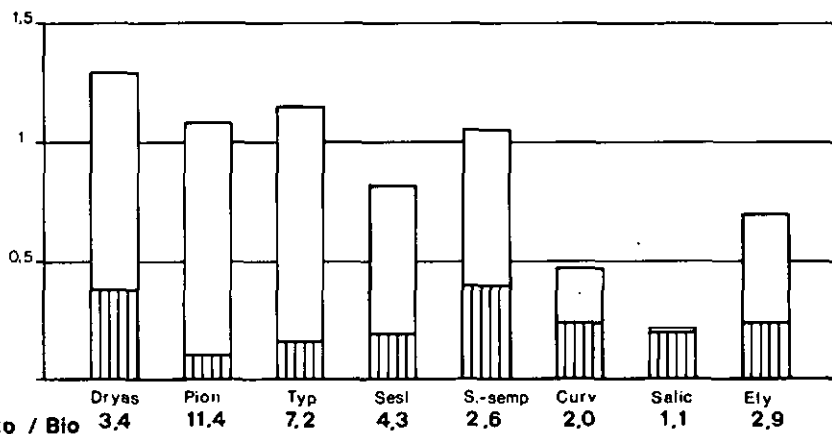


Fig. 52 : Phytomasse aérienne et biomasse de 8 groupements végétaux:

□ Phytomasse ▨ Biomasse

Kg/m²

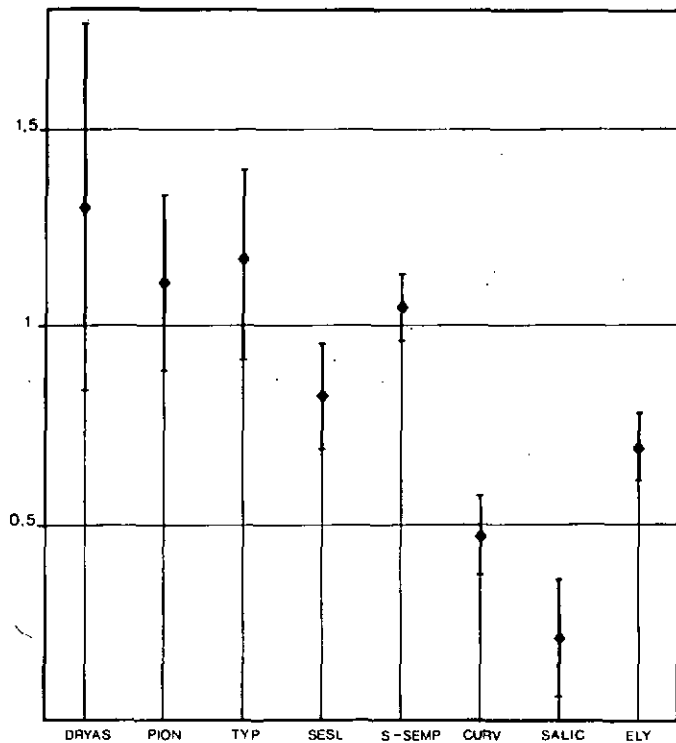


Fig. 53 : Phytomasse aérienne de 8 groupements;

◆ Moyenne et écart-type I

6.2.2. Comparaison de la phytomasse de tous les groupements (1.)

Sur la base des résultats précédents, nous avons décidé de ne faire qu'une seule série de prélèvements en 1979. Le début du mois de septembre a été choisi; cette période correspond au développement maximal de la végétation, juste avant l'arrêt hivernal. Les moyennes calculées pour la biomasse aérienne et souterraine de 10 groupements végétaux sont réunies pour permettre leur comparaison (Fig. 51). Pour 8 d'entre eux le tri complet des parties vivantes a été fait; les résultats des biomasses et les rapports phytomasse/biomasse sont présentés à la Fig. 52. Pour ces mêmes groupements, les moyennes et les écarts-types de la phytomasse sont comparés, afin de connaître la constance des résultats (Fig. 53).

Nous avons vu les caractéristiques principales de 4 faciès représentatifs du Caricetum firmæ; nous allons passer brièvement en revue celles des autres groupements et tirer quelques lignes générales de la comparaison de ces données.

Composition de la végétation

L'étude de la végétation par la méthode phytosociologique donne en général beaucoup d'importance à des espèces rares ou peu fréquentes qui sont des indicatrices fines du milieu. Dans le cadre d'une étude quantitative, la répartition des espèces selon leur phytomasse et leur biomasse respective ne leur attribue plus qu'un rôle accessoire. Un très petit nombre d'espèces, ce nombre diminuant d'ailleurs avec l'altitude et l'exposition, forme la quasi totalité de la phytomasse; beaucoup d'espèces qui paraissent importantes à première vue n'atteignent pas la valeur limite de la représentation graphique.

La Fig. 54 présente les pourcentages de phytomasse constitués par chaque espèce ou groupe d'espèces principaux dans les unités de végétation étudiées; le diamètre des cercles est proportionnel à la phytomasse totale au milieu. Les résultats en g/m² et les pourcentages de deux exemples (Caricetum firmæ pionnier, Seslerio-Caricetum sempervirentis) permettent de voir l'importance relative des espèces telle qu'elle apparaît au tri (Tab. 20).

Seslerio-Caricetum sempervirentis

La phytomasse de ce groupement est importante, surtout en comparaison de celle du Curvuletum, situé pratiquement à même altitude et distant seulement d'une centaine de mètres. Nous sommes ici à l'altitude maximale du groupement; la composition de la végétation montre déjà une transition marquée en direction du Caricetum firmæ.

Les espèces dominantes sont les mêmes que dans l'association précédente, mais avec une tendance plus marquée à la disparition rapide des feuilles mortes. La valeur de la biomasse témoigne des conditions de croissance plus favorables, du climat plus chaud et de l'exposition moindre. Les prélèvements proviennent de grosses touffes homogènes, à recouvrement proche de 100 %.

- (1.) La variante à Salix reticulata et Ranunculus alpester du Caricetum firmæ n'a pas fait l'objet de mesures; elle n'occupe que des surfaces restreintes et sa végétation est répartie très inégalement.

TABLEAU 20

Répartition de la biomasse par espèces dans deux prélèvements
 v: vivant (biomasse) m: mort (nécromasse)

Seslerio-Caricetum sempervirentis		
Espèces	Phytomasse (g/m ²)	%
Carex v	92,8	8,9
sempervirens m	488	46,9
Festuca pum. v	7,6	0,7
Agrostis alp. m	26,4	2,5
Sesleria v	9,6	0,9
coerulea m	28,4	2,7
Loiseleuria	146	14,0
Daphne str.	106,8	10,3
Soldanella	3,2	0,3
Globularia	38,0	3,7
Polygala	11,2	1,1
Helianthemum	6,4	0,6
Dryas oct.	14,8	1,4
Lichens + mousses + Setaginella	23,2	2,2
Divers	37,6	3,6
Total	1040	100

Caricetum firmae pionnier		
Espèces	Phytomasse (g/m ²)	%
Carex firma m	707,2	84,2
v	56,0	6,7
Sesleria coerulea	43,6	5,2
Dryas octopetala	7,2	0,9
Carex rupestris	2,8	0,3
Festuca + Agrostis	1,6	0,2
Lichens + mousse + Setaginella	9,6	1,1
Divers	12,4	1,5
Total	840,4	100

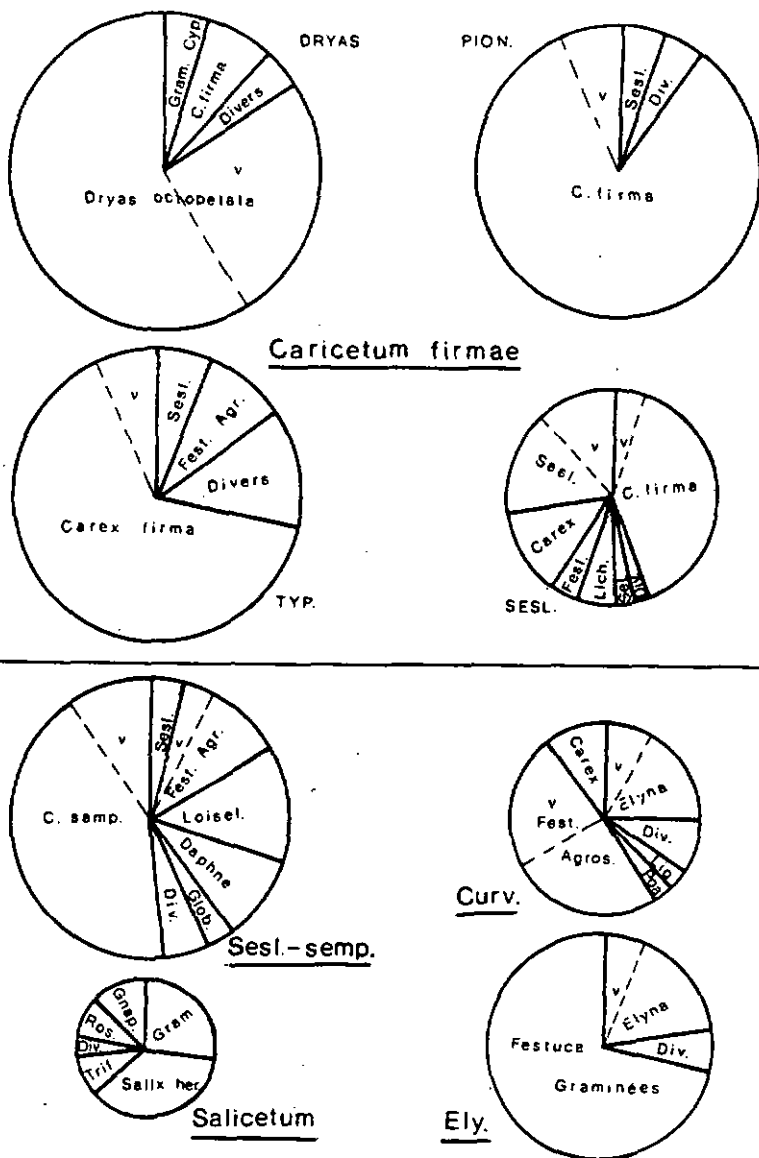


Fig. 54 : Répartition des espèces ou groupes d'espèces dans la phytomasse aérienne de huit groupements. Le diamètre des cercles est proportionnel à la phytomasse totale. v : fraction vivante (biomasse)

La phytomasse souterraine est importante mais répartie sur une plus grande profondeur (profil de sol, Fig. 37, p. 81). Les mesures faites uniquement dans les premiers cm sont valables, pour des comparaisons, dans les sols superficiels du Caricetum firmæ, mais un peu moins dans les groupements à sol plus profond.

Curvuletum (groupement à Nordus stricta et Sieversia mentana)

Avec le passage à un sol de type totalement différent (Fig. 38, p. 82) on constate une diminution très importante de la phytomasse; la structure des espèces principales change, en même temps que la dominance de ces espèces diminue. La végétation est, à l'exception des gaines d'Elyna myosuroides, beaucoup moins coriace et se renouvelle beaucoup plus rapidement; l'importance relative de la biomasse est tout à fait significative à cet égard.

En valeur absolue la biomasse est assez importante, surtout si l'on tient compte de son renouvellement rapide. Il n'est donc pas étonnant de trouver une colonie de marmottes à cet endroit et d'y constater la présence fréquente de troupeaux de chamois et de cerfs. Les nombreuses crottes laissées sur places par ces animaux permettent d'assurer un renouvellement des ressources azotées. La pédofaune n'a pas été étudiée en cet endroit mais les populations d'arthropodes de surface sont considérables et très actives (DETHIER, en préparation).

La continuité du tapis végétal et le fort enracinement stabilisent fortement le sol, ainsi qu'en témoigne l'absence de toute forme de solifluxion par opposition au Seslerio-Caricetum sempervirentis voisin.

Salicetum

La végétation des combes à neige se distingue par une très faible phytomasse et un très bas rapport phytomasse/biomasse. Simultanément la biomasse en valeur absolue est remarquablement importante, compte tenu de la courte période de végétation.

La croissance ne dépasse pas deux mois, mais jouit alors d'un climat "chaud et humide". Les espèces à croissance rapide, à organes aériens tendres, sont favorisées; on remarque la très petite part constituée par les Graminées et les Cypéracées. Le renouvellement de la phytomasse aérienne est presque total chaque saison, ce qui traduit une production forte pour l'altitude et la situation.

L'activité biologique est intense, comme le montrent les recensements des arthropodes de surfaces, la rapide décomposition de la phytomasse et le mélange organo-minéral du sol; ce milieu est bien fréquenté par les chamois qui assurent un apport d'azote régulier.

Elynetum (groupement à Festuca violacea et Elyna myosuroides)

Le groupement étudié au Munt la Schera n'est pas représentatif de l'association classique à Elyna et n'a pas fait l'objet de mesures détaillées.

Une valeur globale de phytomasse, à partir de 4 petits échantillons, résume bien l'essentiel de ce groupement. Les résultats sont très groupés (Fig. 53), pour autant que les échantillons soient pris dans les endroits homogènes. Ceux-ci sont rares et toujours de surface réduite, sous forme de grosses touffes entrecoupées de zones nues.

Le rapport phytomasse/biomasse traduit une position moyenne, ni trop exposée, ni trop abritée. Une part importante de la phytomasse est constituée par les souches et les gaines serrées qui assurent le maintien du sol et protègent les espèces plus délicates. L'enracinement est également important.

Nardetum

Seules les mesures de phytomasse globales de ce milieu figurent ici. La biomasse a été mesurée uniquement par fauchage, la différence de méthode ne permet pas la comparaison directe. Ce milieu a subi de profonds bouleversements dont l'effet est encore sensible actuellement; il est d'autre part très activement brouté par les cerfs, si bien que la phytomasse ne peut que difficilement être comparée à celle des pelouses alpines naturelles.

Caricetosum mucronatae

Limitée à de très petites surfaces, pentues et très sensibles à l'érosion, cette sous-association ne se prête pas à des mesures répétées destructrices; d'autre part son rôle est limité, quantitativement au moins.

Un échantillonnage réduit a cependant permis de donner une valeur approximative pour la phytomasse aérienne; celle-ci est composée essentiellement de Carex mucronata et d'un peu de Dryas octopetala.

Rapport phytomasse/biomasse

L'évolution du rapport phytomasse/biomasse d'un milieu à l'autre est intéressant à suivre (Fig. 52, p. 113). Il traduit un certain nombre de caractères de la végétation et fournit des indications sur sa vitesse de décomposition; ces données doivent être mises en relation avec les données faunistiques et pédologiques. Les plus hautes valeurs se rencontrent dans les milieux froids et exposés au vent; la végétation y est coriace, touffue, peu productive et n'intéresse que médiocrement les consommateurs.

Le rayonnement intense favorise la décomposition rapide de la végétation, pour autant que la température ne soit pas trop basse (DUCHAUFOR, 1977). Les faciès du Caricetum firmæ à rapport phytomasse/biomasse supérieur à 5 sont les moins exposés au rayonnement solaire et également les plus froids; la croissance très lente observée est accompagnée en ces endroits par une résistance marquée des végétaux à la décomposition. La lenteur du cycle des espèces principales (Carex firmæ, Dryas octopetala surtout) est une garantie pour la survie; aux étages inférieurs elle est par contre un handicap vis-à-vis des espèces fortement concurrentielles.

Lorsque le rapport se rapproche de 1, les groupements sont en général plus productifs en raison du climat plus chaud et du sol épais. L'activité biologique dans les sols est aussi plus importante, ce qui assure un rapide recyclage des débris végétatifs et un mélange organo-minéral dans les sols. Les faibles quantités de litière et de nécromasse du Curvuletum et du Salicetum sont significatives (Fig. 52, p.113).

6.2.3. Discussion des résultats

Ces résultats, bien que relevant d'un nombre réduit d'échantillons, fournissent des données importantes sur les ressources du milieu. Cependant l'intérêt majeur qu'ils offrent est de pouvoir être mis en relation avec d'autres facteurs écologiques, biotiques ou abiotiques.

A partir du Tableau 21, résumé de quelques valeurs moyennes concernant la phytomasse aérienne, le tableau des corrélations (Tab. 22) a été établi; il réserve des surprises et son analyse doit être faite avec prudence vu le faible échantillonnage. Les graphes de quelques-unes des meilleures corrélations (coefficients supérieurs à 0.6) ont été dessinés (Fig. 55).

TABLEAU 21

Végétation et facteurs écologiques

	Phyto-masse	Ecart type	Bio-masse	Phyto/Biomasse	Nombre d'esp.	Température	pH
Cf. Dryas	1290	450	380	3.39	7	9.8	6.3
Cf. Pionnier	1080	225	95	11.37	10	9.8	8.3
Cf. Typicum	1150	233	160	7.19	15	10.4	7.8
Cf. Sesleria	822	92	190	4.33	18	11.7	7.2
Sesl.-semp.	1050	75	400	2.63	22	12.9	6.5
Curvuletum	471	102	240	1.96	29	16.0	5.8
Salicetum	227	140	200	1.14	12	13.8	7.0
Elynetum	695	66	240	2.90	17	12.5	6.7

TABLEAU 22

Corrélation des mesures et facteurs écologiques

	Phyto-masse	Ecart type	Bio-masse	Phyto/Biomasse	Nombre d'esp.	Température	pH
Phytomasse	1.00	0.60	0.23	0.56	-0.40	-0.81	0.30
Ecart-type	0.60	1.00	0.17	0.29	-0.71	-0.66	0.10
Biomasse	0.23	0.17	1.00	-0.62	0.14	0.14	-0.74
Phyto/Biomasse	0.56	0.29	-0.62	1.00	-0.40	-0.70	0.85
Nb. d'espèces	-0.40	-0.71	0.14	-0.40	1.00	0.80	-0.52
Température	-0.81	-0.66	0.14	-0.70	0.80	1.00	-0.65
pH	0.30	0.10	-0.74	0.85	0.52	-0.65	1.00

Phytomasse/écart-type

L'augmentation simultanée de l'écart-type de la phytomasse et de la phytomasse elle-même est logique, une forte valeur de phytomasse correspondant en général également à un haut rapport phytomasse/biomasse; cela signifie que la végétation est vieille de plusieurs années. Une décomposition lente correspond aux stations exposées, froides; dans ces endroits la végétation est discontinue et sa répartition dépend de la nature du terrain. Le sol est réparti très inégalement même sur de toutes petites surfaces, ce qui entraîne de grosses difficultés dans le choix des prélèvements et une grande variabilité des résultats.

Les échantillons pris dans le faciès pionnier du Caricetum firmæ en 1978 (Fig. 50a, p.110) ont été soigneusement choisis; ils proviennent du même endroit, d'une surface exceptionnellement homogène, ce qui explique la constance des résultats. C'est un cas particulier comme le montre la dispersion des résultats d'échantillons provenant de plusieurs endroits différents du même faciès (Fig. 53, p. 113).

Ces résultats confirment les options de départ qui excluaient un échantillonnage au hasard dans le Caricetum firmæ; le nombre d'échantillons nécessaire pour obtenir des moyennes de phytomasses permettant statistiquement de séparer les faciès serait énorme et disproportionné par rapport à l'intérêt des résultats.

Phytomasse/température du sol en été (Fig. 55 C)

La très bonne corrélation obtenue a de quoi surprendre. On constate que plus la température estivale est élevée, plus la phytomasse est faible; par contre, les valeurs de température sont indépendantes de celles de biomasse. Cela signifie que la température influence la décomposition de la végétation, soit en sélectionnant les espèces à forte nécromasse, soit en favorisant l'activité des organismes responsables de sa dégradation. Il est probable d'ailleurs que ces deux facteurs se combinent.

Seul le Salicetum réagit différemment vis-à-vis de la température. Le rôle secondaire de la température comme facteur limitant, déjà entrevu précédemment, est ainsi confirmé.

Ecart-type de la phytomasse/nombre d'espèces/température (Fig. 55 B)

Les milieux en situation très exposée et à température moyenne basse sont très sélectifs pour les espèces végétales. Les quelques plantes qui y croissent ont, nous l'avons vu, des organes très durs, ligneux ou pourvus d'épaisses cuticules; la décomposition sera difficile et une forte nécromasse pourra s'accumuler.

Plus le nombre d'espèces est grand, plus la variabilité des mesures de phytomasse est petite. La sélectivité des milieux exposés, où le nombre d'espèces est limité, entraîne une répartition hétérogène de la végétation et, par conséquent, une forte variabilité. La végétation des endroits à température relativement élevée comprend un nombre d'espèces plus grand; la compétition y est plus marquée et favorise la formation d'un tapis végétal continu, plus homogène.

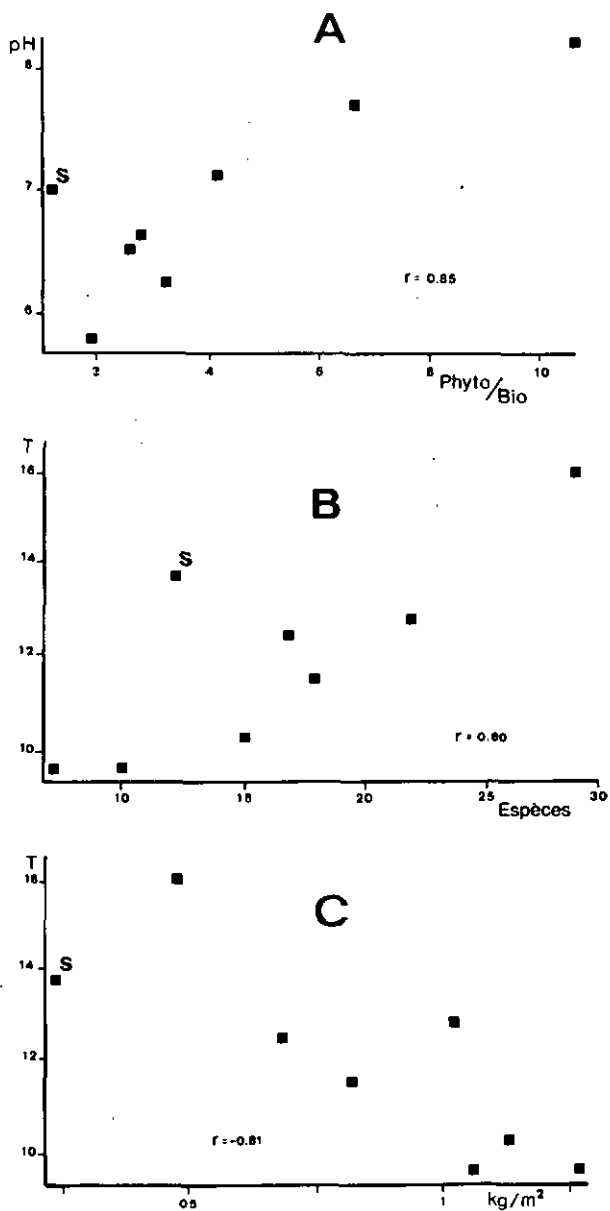


Fig. 55 : Corrélations significatives entre les mesures. S : position du Salicetum
 A : Rapport Phytomasse/biomasse - pH du sol
 B : Nombre d'espèces - Température du sol
 C : Phytomasse aérienne - température du sol

Relations avec le pH du sol (Fig. 55 A)

La valeur de pH représente une moyenne des caractéristiques des sols rencontrés. Les sols bruts, peu développés et à forte proportion d'humus brut en surface, ont un pH élevé. A l'opposé, les sols épais, mieux mélangés, ont un pH moyen ou faiblement acide. Les sols neutres ou acides se développent, sur substrat carbonaté, uniquement dans les combes grâce à l'accumulation de matériel fin. Ces mêmes endroits jouissent d'un climat favorable durant l'été, comme le montre la relation du pH et de la température. Les sols y sont plus productifs et la biomasse y est plus grande. Le lien entre le rapport phytomasse/biomasse et le pH est particulièrement net; à un pH bas correspondent, dans les sols étudiés, une activité plus grande et un développement plus rapide de tous les cycles biologiques.

Conclusions

Il n'est pas étonnant de constater que des valeurs caractéristiques telles que la phytomasse, la biomasse ou leur rapport soient caractéristiques d'une station et soient liées au climat et aux conditions édaphiques. Cependant on est surpris de constater les remarquables corrélations obtenues entre des données concernant la végétation du point de vue quantitatif et les facteurs abiotiques.

Les mesures de biomasse et de phytomasse sont longues et fastidieuses, sans compter qu'elles conduisent à la destruction de surfaces de valeur. On peut par conséquent se poser la question de savoir s'il ne serait pas possible, à l'aide des données facilement mesurables comme le pH, la température de la station ou le nombre d'espèces, voir à l'aide d'une combinaison de plusieurs d'entre elles, de prévoir, avec une probabilité suffisante, la biomasse ou la phytomasse qu'il faut s'attendre à rencontrer dans une station.

Le nombre de milieux étudiés est beaucoup trop faible pour proposer une méthode générale. Cependant on peut penser que, si l'on reste dans le même cadre géographique et dans la même tranche altitudinale, des corrélations supérieures à 0.7 ou 0.8 devraient permettre des approximations intéressantes.

6.3. Phytomasse souterraine

Les résultats de phytomasse souterraine sont beaucoup plus difficiles à interpréter que ceux des organes aériens. Il n'est pas possible de trier par espèces ni de distinguer la biomasse; enfin les sols rencontrés permettent la récolte des racines de façon correcte dans les premiers 10 à 20 centimètres, mais guère plus bas.

La variabilité très grande observée lors des mesures faites sur des surfaces de 1/4 m² en 1978 (Fig. 50, p.110) nous ont fait opter pour des échantillons de taille réduite mais plus nombreux. Les valeurs obtenues et illustrées à la Fig. 51, p.112) sont les moyennes de 15 à 20 échantillons de 5,5 cm de diamètre pour les 10 premiers centimètres du sol, et de quelques tamisages en profondeur. Comme le montre la Fig. 56, les racines sont presque toutes concentrées à la surface; par conséquent le faible échantillonnage en profondeur et la différence de méthode n'ont que peu d'importance.

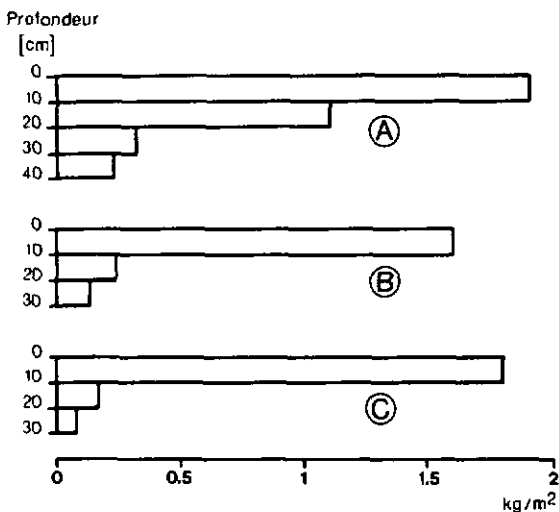


Fig. 56 : Répartition des racines en fonction de la profondeur :

- A : Seslerio-Caricetum sempervirentis
- B : Curvuletum
- C : Nardetum

On pouvait s'attendre à des différences beaucoup plus marquées entre les groupements sur sol brut et les autres. Il est probable que le rapport phytomasse/biomasse des organes souterrains montrerait la même tendance qu'en surface, c'est-à-dire une forte différence due à l'accumulation de matériel végétal résistant longtemps à la décomposition dans le Caricetum firmæ; nous avons mentionné l'importance des racines qui y maintiennent le sol plusieurs années après la mort des plantes.

Il est impossible de tirer des corrélations évidentes des valeurs de phytomasse souterraine avec l'un ou l'autre facteur étudié précédemment. La seule chose qui ressort est une augmentation des racines depuis les groupements pionniers jusqu'au stade à Sesslerie du Caricetum firmæ; ensuite on constate une diminution vers les milieux à sol plus épais, plus riches et plus chauds. Dans un premier temps un enracinement fort et dense est nécessaire pour le développement de la végétation et du sol. Lorsque celui-ci devient assez épais et riche, le renouvellement des racines est plus rapide et le mélange organo-minéral homogène met à disposition tous les aliments en suffisance. Les racines sont alors moins denses, moins résistantes et plus rapidement renouvelées.

6.4. Production végétale

Bien plus encore que les valeurs statiques de phytomasse et de biomasse, les données dynamiques sur la productivité d'un écosystème permettent de le caractériser dans un cadre très général. Les simples observations, les études de phytomasse et les données de la littérature laissaient prévoir dès le début des taux de productions très bas dans le Caricetum firmæ.

Le fauchage et l'utilisation de grillage de protection dans le Caricetum firmae n'a pas donné de bons résultats. Les écarts entre les échantillons étaient beaucoup trop grands vis-à-vis de la faible productivité. La consommation au cours de la saison est de toute façon minime, au moins pour les espèces importantes (Graminées et Cypéracées). Nous avons quand même pu constater une augmentation de la floraison de quelques espèces à l'intérieur des surfaces protégées (surtout Anthyllis alpestris). La cause de cette augmentation est cependant difficile à contrôler; les mammifères sont bien sûr retenus à l'extérieur par un grillage à maille d'environ 2 centimètres, mais les gros arthropodes, qui volent en général très près du sol en altitude, le sont également partiellement. Enfin l'effet du grillage lui-même comme protection contre le vent doit être pris en considération. On peut cependant dire que l'essentiel de la consommation primaire se fait au détriment des feuilles mortes (nécromasse) après quelques années, et surtout par les arthropodes vivant directement à la surface du sol, voir même dans la litière.

Dans les milieux plus homogènes, Curvuletum et Nardetum, le fauchage donne déjà des résultats meilleurs. Le Tableau 23 montre la production brute, la production nette et le pourcentage consommé par les mammifères durant 70 jours. Les valeurs de production brute sont rétablies pour la durée estimée de la période de végétation.

TABLEAU 23

Production brute et production nette mesurée durant une période de 70 jours dans le Curvuletum et le Nardetum et valeurs calculées pour la saison.

Groupement	Prod. brute	Prod. nette	Consommé par la faune	Période de végétation	production brute sais.
Nardetum (2100 m)	99 g	65 g	33, %	115 j.	160 g
Curvuletum (2360 m)	75 g	52 g	31 %	95 j.	100 g

La consommation peut paraître assez faible, mais il est évident qu'elle n'est pas limitée, et de loin, à la période de croissance des végétaux. Durant l'automne, l'abroustissement par les cerfs se prolonge de façon intensive jusqu'à la neige. Dans le Nardetum, les fauchages de début de saison ont montré qu'il reste sur pied une part importante de la végétation morte; il faut remarquer cependant qu'il s'agit presque exclusivement des feuilles très coriaces de Nardus stricta, peu prisées des consommateurs.

Dans le Caricetum firmae, nous avons procédé à des marquages de touffes entières en début de saison. Nous avons vu ainsi que le nombre de feuilles vertes présentes en fin de saison correspondait à la production de l'année. Par conséquent les valeurs de biomasse mesurées correspondent directement à la production annuelle. Cependant, lors du tri de la biomasse, on garde toute la pousse comme illustré à la Fig. 57. La partie inférieure, qu'on pourrait appeler "tige", ne fait pas partie de la production de la

saison. Nous avons mesuré sur un échantillonnage la part qu'elle représentait; sur cette base nous avons soustrait environ 10 % à la biomasse pour obtenir la productivité saisonnière. En calculant le poids des nouvelles feuilles, multiplié par le nombre de pieds au m², nous avons obtenu pratiquement les mêmes résultats.

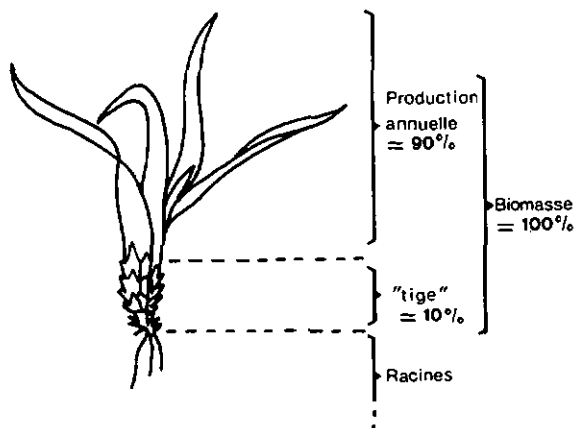


Fig. 57 : Découpage de la partie vivante (biomasse) d'un pied de Carex firma.

Les valeurs approximatives moyennes calculées par ces différentes méthodes permettent de les comparer à celles trouvées dans la littérature pour des milieux semblables (Tab. 24).

Les mesures de productivité souterraines ne sont pas interprétables car la méthode utilisée s'applique très mal à ce type de sol (cf. Chapitre 6.1.); cependant les résultats très bas observés semblent indiquer eux aussi un renouvellement lent des organes souterrains, sans cycles bien marqués.

6.5. Comparaison avec les résultats d'autres auteurs

Des nombreux projets de recherche en écologie alpine sont issus des publications contenant des données de biomasse, phytomasse et de productivité des écosystèmes alpins. Les plus intéressants pour nous, parce que les plus comparables, proviennent des Alpes bavaroises et autrichiennes. Le Tableau 24 offre le résumé des données recueillies à la Schera et dans les localités géographiques les plus proches. Plusieurs remarques s'imposent:

- Les méthodes ne sont pas toujours exactement comparables dans tous les cas; elles sont généralement adaptées aux conditions rencontrées.
- Les unités phytosociologiques ne correspondent pas toujours exactement; elles permettent de situer le groupement. Une analyse détaillée à partir des relevés de végétation peut mettre en évidence certaines différences.
- L'altitude est importante, mais d'autres facteurs climatiques peuvent intervenir. Au Parc national, par exemple, nous n'avons pas trouvé de véritables Caricetum firmæ à 2000 m comme c'est le cas dans les Alpes bavaroises.

Nous constatons pour le Caricetum firmæ en général des résultats comparables à ceux de REHDER (1976 b), malgré l'utilisation d'une autre méthode. L'altitude est nettement

TABLEAU 24

Comparaison des mesures de phytomasse et de biomasse avec celle de REHDER (1976 a et b), KLUG-PUMPEL (1977) et GRABHERR et al. (1978).

Localité	Altitude	Groupement	Phytomasse aérienne (g/m ²)	Biomasse aérienne (g/m ²)	Rapport Phyto/Bio	Phytomasse souterr. (g/m ²)	Rapport Phyto. aér./sout.	Prod. aérien. (g/m ²)	Productivité (g/j/m ²)	
Munt la Schera	2500 m	Dryas	1290	380	3,4	890	1,4	350	5	
		Pionnier	1080	95	11,4	750	1,4	85	1,2	
	2380 m	Caric. Typicum	1150	160	7,2	1720	0,7	140	2	
		C. curvulae	822	190	4,3	3020	0,3	170	2,4	
	2360 m	Mucron.	250	-	-	-	-	-	-	
		Elynetum	695	240	2,9	3150	0,2	-	-	
	2100 m	Salicetum	227	200	1,1	1070	0,2	-	-	
		Sesl.-semp.	1050	400	2,6	1630	0,6	-	-	
	Schachen (BRD) 1 (Wettersteigebirge)	2010 m	C. curvulae	471	240	2,0	1450	0,3	100	1,1
		2150 m	Nardetum	800	330	2,3	1580	0,5	160	1,4
Hohe Tauern (A) 2	2300 m	C. firmae	1260	250/260	5,0	750	1,7	160/100	1,3/0,8	
	1930 m	Sesl.-semp.	370	320	1,2	1300	0,3	-	-	
Obergl (Tirol, A) ³	2550 m	Nardetum	1130	280	4,0	1050	1,1	-	-	
	2280 m	C. curvulae	780	520	1,5	-	-	374	2,45	
Hohe Tauern (A) 2	2550 m	C. curvulae	750-800	300-470	2,0	1100-1450	0,6	69-85	1,4	
	2280 m	Salicetum	200	177	1,1	-	-	20,5	0,35	

différente (plus de 500 m), de même que le climat; les Wettersteingebirge sont beaucoup plus fortement arrosées (REHDER 1970). Il est probable que ces précipitations modifient l'enneigement et par conséquent la durée de la période de végétation.

Pour le Seslerio-Caricetum sempervirentis, l'altitude joue également un rôle. Nous constatons dans les relevés de végétation de REHDER (1976 a) l'absence de Carex firma et d'autres espèces à haut rapport phytomasse/biomasse. L'orientation de la station et le type de sol (épaisseur) peuvent également avoir une forte influence.

Dans tous les cas, les estimations de phytomasse souterraine nous semblent relativement basses chez REHDER. Il est possible que le niveau pris en considération pour la limite entre les phytomasses aérienne et souterraine ne soit pas le même. D'autre part la profondeur du sol trié peut intervenir, bien que dans tous les cas la très grande majorité des racines soit concentrée près de la surface.

La comparaison des autres résultats est plus aléatoire, les groupements que nous avons étudiés étant souvent moins typiques que ceux choisis ailleurs. Ceci est surtout le cas pour le Curvuletum; nous avons montré en effet que l'unité au Munt la Schera était un intermédiaire entre plusieurs groupements. Nous pouvons cependant constater dans tous les milieux sur sol acide (Caricetum curvulae s.l.) un rapport phytomasse/biomasse beaucoup plus bas que dans les groupements calcicoles.

Les résultats de combes à neige sont toujours très bas, avec une biomasse très proche de la phytomasse. Pour la valeur absolue la présence d'espèces ligneuses (Salix) peut modifier sensiblement les résultats. Les caractéristiques du sol et du climat peuvent aussi intervenir.

Nous constatons dans tous les cas que la productivité des écosystèmes alpins est très basse, à la limite inférieure des valeurs admises pour les écosystèmes de prairie au niveau mondial. On rapproche souvent ces milieux des toundras, et la comparaison avec les chiffres de WIELGOLASKI (1975) montre la justesse de ce point de vue.

7. COMPOSITION CHIMIQUE DES SOLS

Les espèces végétales, qui colonisent les surfaces dénudées et permettent la formation d'un sol, vont être directement influencées par le chimisme de la roche-mère. Par la suite, avec l'épaississement du sol, les conditions physico-chimiques se modifient au sein des horizons différenciés et l'activité biologique augmente. Le sol devient un système de moins en moins dépendant de la roche-mère.

Les éléments chimiques sont présents dans les sols sous deux formes principales: la forme libre, ou échangeable, adsorbée sur les particules organo-minérales, et la forme fixée, constituée par les composés insolubles. Les éléments échangeables directement à disposition des plantes peuvent être extraits par des solutions "douces"; ils sont déterminants au premier chef pour la végétation.

La teneur totale du sol en éléments tels que Ca, Mg, K, Na, Al, Fe, etc. n'a pas une grande importance par elle-même, pour autant qu'elle ne descende pas au-dessous d'un certain seuil. Il est cependant évident qu'elle influence directement la quantité présente sous forme échangeable.

Dans le cas des éléments comme C, N et P, il n'y a pas de réserve sous forme minérale fixée dans les sols. Ils sont libérés avant tout par des phénomènes biologiques; leur concentration totale est un paramètre important pour la description d'un sol.

7.1. Méthodes

Traitement des sols

L'étude des échantillons de sol prélevés est conduite de façon différente s'il s'agit d'éléments stables ou non. L'azote et le phosphore échangeables du sol doivent être extraits le plus rapidement possible, car ils sont sujets à des transformations rapides sous l'action des microorganismes. Pour les autres éléments, le sol peut être conservé après séchage avant d'être soumis aux traitements spécifiques. Les premières opérations sont dans tous les cas, un tamisage à 2 mm pour éliminer le squelette grossier et la détermination de la teneur en eau.

Extraction des éléments échangeables

Une quantité de sol frais de 20 à 50 grammes selon l'élément à extraire est mélangé à 100 ml de solution extractive dans un flacon de polyéthylène et secoué mécaniquement durant une demi-heure. Après décantation, le liquide est filtré pour éliminer les racines et les débris organiques surgissant; les flacons sont fermés et conservés au réfrigérateur jusqu'à l'analyse, quelques gouttes d'une solution de $HgCl_2$ sont ajoutées pour prévenir le développement de microorganismes. Avant les analyses spectrophotométriques, la solution est encore centrifugée pour assurer une limpidité totale.

Les solutions extractives utilisées sont les suivantes (ALLEN, 1974):

<u>Solution:</u> KCl 15 %	<u>Éléments:</u> Azote ammoniacal et nitrates
Truog (H_2SO_4 à pH 3)	Phosphates
Acétate d'ammonium à pH 9	Ca, Mg, K, Na échangeables.

Les extractions se faisant sur le sol frais, il est indispensable de connaître la teneur en eau au moment de l'extraction. Une partie du sol est pesée et séchée à l'étuve ($105^\circ C$) jusqu'à poids constant. La différence de poids permet de connaître le pourcentage d'eau retenu par le sol. Les résultats des extractions sont exprimés en mg/100 g de sol sec.

Pour les autres analyses les sols sont séchés à l'air; ils sont ensuite broyés mécaniquement jusqu'à l'obtention d'une poudre très fine, homogène.

Le carbone organique présent dans les sols est déterminé de deux façons différentes; les résultats de deux méthodes ne concordent pas toujours en valeur absolue, mais les valeurs comparatives entre les différents sols sont identiques. La méthode ANNE (oxydation de la matière organique par une solution $K_2Cr_2O_7$) est appliquée directement

sur le sol broyé; par contre la détermination par combustion et dosage du CO_2 dégagé se fait sur le résidu insoluble restant après une attaque à HCl . Le taux de matière organique est obtenu en multipliant la valeur du C organique par 1.75.

L'azote et le phosphore total sont dosés après minéralisation dans H_2SO_4 concentré avec un catalyseur au sélénium (KJELDAHL); la solution est centrifugée et passée au colorimètre automatique (Technicon).

Une attaque à HCl 10 % à chaud durant 1/2 heure permet, par la dissolution des carbonates, de connaître les réserves minérales des sols. La solution est filtrée, le résidu est séché et pesé puis passé au Carmomat pour la détermination du carbone organique par combustion; le filtrat est dilué ou utilisé directement pour le dosage par absorption atomique des cations solubilisés. Les résultats des éléments totaux ou des réserves du sol sont exprimés en % du poids de sol sec.

Le dosage des différentes formes d'azote pose un certain nombre de problèmes délicats; différentes méthodes ont été essayées avec plus ou moins de succès. Les quantités obtenues lors des extractions (NO_3^- et NH_4^+) sont trop faibles pour donner des résultats satisfaisants par distillation à la vapeur; cette méthode est par contre utilisable pour l'azote total mais elle est longue et astreignante. L'utilisation de colorimétrie manuelle impose l'observation de conditions strictes, de température et de temps de développement surtout; son application pour un grand nombre d'échantillons est peu recommandable. L'utilisation d'électrodes spécifiques est impossible en raison de la force ionique élevée des solutions extractives (KCl 15 %).

L'utilisation d'un colorimètre automatique (Technicon) a permis, après de nombreuses mises au point, d'effectuer ces analyses dans de bonnes conditions. Pour les extractions, la matrice KCl ne provoque qu'une légère diminution des pics. La seule condition à observer est un rinçage très soigneux entre chaque échantillon. Pour les minéralisations l'utilisation d'un appareil Technicon à deux voies a permis d'effectuer simultanément le dosage de l'azote et du phosphore total; dans ce cas l'acidité de la matrice a posé quelques problèmes qui ont pu être rapidement résolus.

La détermination des phosphates a été faite par colorimétrie manuelle selon la méthode du molybdate d'ammonium.

Les méthodes sont celles de ALLEN (1974); les dosages ont été faits avec les appareils du laboratoire de Géochimie de l'Université de Neuchâtel et du laboratoire de Pédologie de l'EPFL.

Dans le *Caricetum firmagae* nous avons pris 4 échantillons au cours de la période de végétation; les éléments échangeables ont été dosés chaque fois, mais les variations ne sont significatives que pour l'azote, le phosphore et éventuellement pour le sodium (beaucoup moins important).

Sur cette base, nous avons choisi de considérer des moyennes annuelles pour les éléments totaux et pour les cations échangeables; seule l'évolution des nitrates, de l'ammonium et des phosphates a été suivie durant toute une saison systématiquement.

7.2. Éléments échangeables des sols

De nombreuses techniques d'extractions des éléments échangeables du sol ont été décrites dans la littérature. Nous avons utilisé, malgré les critiques souvent émises, la méthode de l'extraction à l'acétate d'ammonium pour les 4 principaux cations: Ca, Mg, K et Na.

Les résultats de 4 extractions au cours d'une saison ont montré des variations importantes, mais sans qu'il soit possible de mettre en évidence des fluctuations saisonnières. Dans le *Caricetum firmæ*, seul le Na diminue au cours de la saison (Fig. 58). Pour les milieux hors du *Caricetum firmæ* nous n'avons donné que les valeurs moyennes obtenues (Tab. 25).

TABLEAU 25
Éléments échangeables dans les 10 premiers centimètres des sols.
Valeurs en mg/100 g de sol sec.

Milieux	Ca	Mg	Ca/Mg	K	Na	PO ₄ -P	NH ₄ -N	NO ₃ -N
C. Firmæ	Dryas	96	3,3	26	1,5	0,17	2,17	0,18
	Pionnier	360	110	3,3	15	0,28	2,33	0,45
	Typicum	420	115	3,7	16	0,39	4,13	0,13
	Sesleria	340	84	4,0	19	0,25	6,50	0,28
Seslerio- Car. Semp.	260	54	4,8	32	3,1	0,11	1,74	0,11
Curvuletum	230	66	3,5	51	4,4	0,39	1,58	0,09
Nardetum	120	18	6,7	31	6,1	0,48	2,89	0,02
Elynetum	130	42	3,1	42	1,0	0,08	2,17	0,04
Salicetum	90	35	2,6	14	1,4	0,07	1,55	0,08
Caricetosum mucr.	160	46	3,5	4	0,5	0,08	1,61	0,14

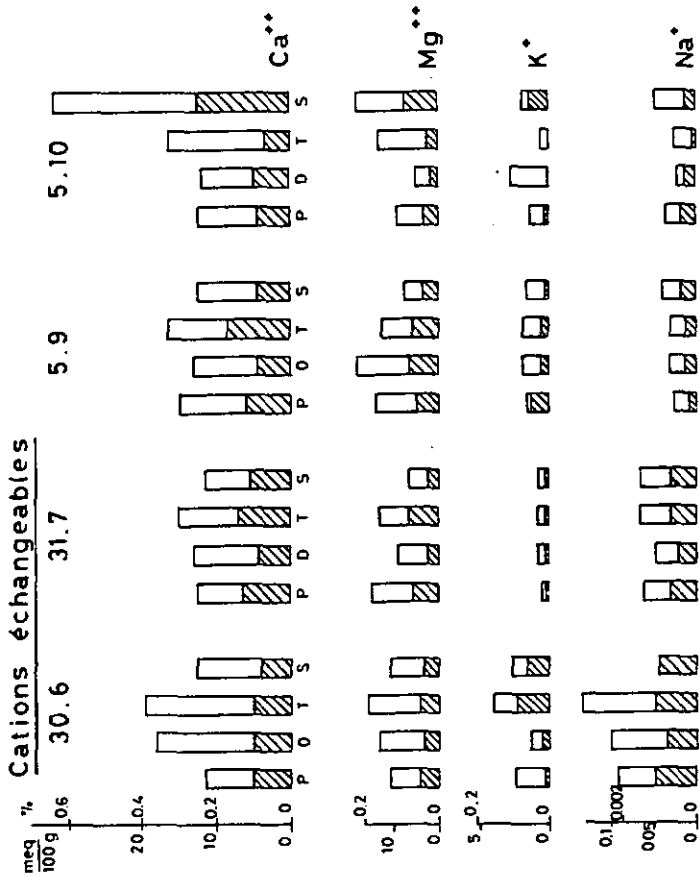


Fig. 58 : Cations échangeables dans le sol. Blanc : 0-5 cm Hachuré : 5-10 cm

P : *Caricetum firmæ* pionnier
 D : " " à Dryas
 T : " " typicum
 S : " " à *Sesleria*

A l'aide des données de la littérature (Tab. 26), il est possible de situer la position de chaque type de sol en fonction de sa richesse en éléments nutritifs.

TABLEAU 26

Classification des sols selon leur teneur en éléments échangeables
(selon ALLEN, 1974)

Elément	faible	moyen	haut	Caricetum firmae	Munt la Schera (général)
Calcium	10	10-200	200	320-420	90-420
Magnesium	5	5-30	30	84-115	18-115
Potassium	10	10-30	30	15-26	4-51
NH ₄ -N	0,5	0,5-2	2	2,2-6,5	1,5-6,5
NO ₃ -N	0,2	0,2-1	1	0,18-0,45	0,02-0,45
PO ₄ -P	0,2	0,2-2	2	0,17-0,31	0,07-0,48

Cations principaux

Le calcium et le magnésium échangeables sont toujours en relation étroite et, cela ne surprend pas, toujours abondants. Le potassium l'est nettement moins, surtout dans les faciès très riches en carbonates. Une forte présence de Ca dans le sol a tendance à augmenter la quantité de K fixé sur les argiles, tandis que la fraction échangeable diminue (LEMEE 1978). Ceci est un avantage pour éviter des pertes par lessivage, pour autant qu'il reste cependant une quantité suffisante de K échangeable à disposition, ce qui semble être le cas ici. Les basses valeurs de sodium étaient prévisibles, vu l'absence de sources sous forme de roche.

D'un milieu à l'autre les variations sont importantes. Il faut surtout tenir compte de la richesse en matière organique des sols qui augmente fortement la capacité de fixation des minéraux échangeables. Les argiles, qui peuvent également jouer ce rôle, sont peu abondantes surtout dans le Caricetum firmae (Fig. 35, p. 78).

Les sols très riches en matière organique peuvent absorber une quantité importante d'eau (Fig. 42, p. 88); seule une faible partie des précipitations s'écoule à travers le sol en le lessivant; on explique ainsi mieux la relative richesse en éléments échangeables de certains milieux dont les réserves sont réduites.

7.2.1. Phosphore

Le phosphore forme souvent des complexes peu solubles et, par conséquent, difficilement assimilables par les plantes. L'étude des formes échangeables présente donc un intérêt certain. Les premiers résultats (1978) ont montré (Fig. 59) une diminution nette du phosphore échangeable au cours de la saison. Des extractions répétées ont été exécutées à nouveau l'année suivante, ce qui a permis de confirmer en gros ce résultat dans tous les milieux; la diminution était cependant plus tardive.

mg/100g

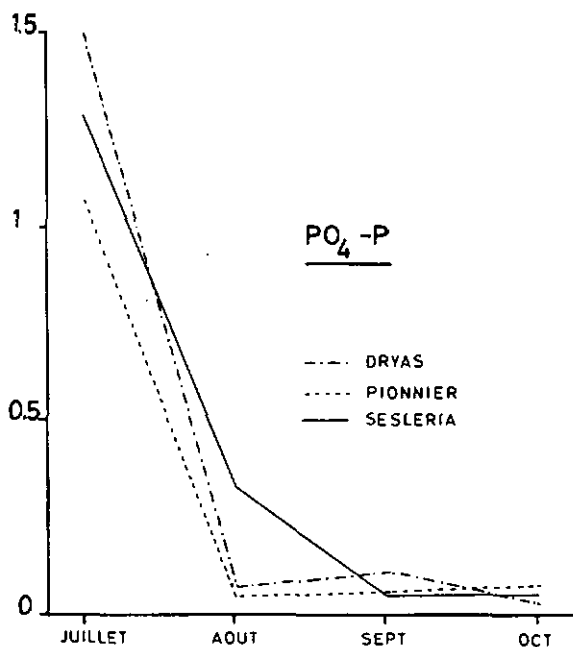


Fig. 59 : Variation du phosphore échangeable dans le Caricetum firmae (été 1978).

Le milieu est pauvre en réserves de P (Tab. 28); les roches en place n'en contiennent pratiquement pas. Par conséquent, la seule réserve est la matière végétale morte, les débris d'animaux et microbiens.

Les études de microfaune ont montré une baisse très forte des populations de microarthropodes au moment de la fonte des neiges; de nombreux organismes meurent à cette période. Il serait donc possible d'envisager une relation entre la baisse des populations animales et la présence, à la même époque, de plusieurs éléments échangeables en abondance, celle du phosphore étant la plus significative de toutes. Il est bien sûr possible que la libération de phosphore assimilable ne soit pas due à ces phénomènes, et qu'elle ne dépende que de conditions climatiques ou édaphiques favorables aux bactéries responsables de la minéralisation.

Les essais de minéralisation par incubation des sols sur le terrain et en labo ont dans presque tous les cas montré une diminution des phosphates en cours de saison; les seules augmentations observées l'ont été dans le Seslerio-Caricetum sempervirentis. Il semble donc que la minéralisation ne se fasse pratiquement pas en été; il faudrait suivre de plus près les transformations durant l'hiver et au printemps.

7.2.2. Azote

Dans un premier temps, nous considérerons les sols en fonction de leur teneur en azote minéral pendant la saison d'été (Tab. 25, p.130). On constate dans tous les sols une relative pauvreté en nitrates et, par contre, une abondance d'ammonium.

La solubilité des nitrates est forte, ce qui contribue à leur diminution par lessivage. En moyenne, on constate une baisse des nitrates en cours de saison, baisse d'ailleurs d'autant plus rapide que la température du sol est élevée.

Pour l'ammonium, on aurait plutôt une augmentation au mois de juillet, puis une assez forte baisse en août. Les valeurs les plus basses en septembre sont trouvées dans les milieux chauds. Dans le Nardetum, qui est déneigé bien avant les autres la baisse commence déjà au mois de juillet.

L'oxygénation du sol et un pH basique favorisent l'absorption par les plantes des ions NH_4^+ ; par conséquent les pelouses étudiées pourront profiter de l'offre assez abondante en NH_4^+ . D'autre part la nitrification est favorisée dans les sols à pH élevé, mais ce processus est fortement réduit lorsque la température descend au-dessous de 50°C (ALEXANDER, 1977).

La période favorable à la nitrification correspond aux mois les plus arrosés; on peut donc supposer que la transformation NH_4^+ en NO_3^- a bien lieu, mais que les nitrates formés sont soit immédiatement absorbés par les plantes, soit lessivés. L'absorption préférentielle d'une ou l'autre des formes d'azote minéral dépend des facteurs abiotiques mais est aussi liée aux espèces (LEMEE 1978). Il serait très intéressant de connaître le type de nutrition azotée des plantes de pelouses alpines pour éclairer certains problèmes de concurrence.

Minéralisation de l'azote

Afin de connaître de façon plus précise la fourniture réelle et potentielle d'azote minéral par les microorganismes des sols, nous avons fait durant l'été des essais d'incubation selon les méthodes classiques utilisées notamment par GIGON (1971) et REHDER (1970) dans les Alpes. Des essais sur place en hiver n'ont pas abouti, la récupération et la mise en place d'échantillons de sols à incuber dans le sol gelé s'étant révélée impossible dans des conditions satisfaisantes.

Vu le grand nombre de stations, l'échantillonnage était réduit; par conséquent il n'est pas possible d'articuler des chiffres de production d'azote minéral, mais les tendances des principales voies de minéralisation réelle et potentielle ont pu être approchées. Les résultats moyens pour les laciés sont donnés au Tableau 27. Les résultats des incubations de terrain ne sont pas interprétables en détail; par contre ceux des incubations en labo à 30°C sont beaucoup plus réguliers et significatifs.

On peut grossièrement distinguer deux types de sol en fonction de leur potentialité de minéralisation: les sols dont les nitrates augmentent nettement et ceux dont l'ammonium s'accroît. Nous voyons que tous les sols des pelouses alpines étudiés sont marqués par une très nette augmentation des nitrates en conditions optimales (labo). Les microorganismes et leur source d'alimentation sont donc présents, et seuls les facteurs climatiques constituent un obstacle; les incubations dans le terrain ne montrent que des augmentations très faibles ou des diminutions. Le sol podzolique du Nardetum est par contre complètement différent; l'augmentation des nitrates est presque nulle, par contre l'ion NH_4^+ augmente en labo de façon assez nette. Ce sol est moins bien aéré, et nettement acide en surface, là où ont lieu les transformations. Dans le terrain les transformations sont très variables mais semblent indiquer une légère production d'azote ammoniacal, en fin de saison surtout.

TABLEAU 27

Minéralisation de l'azote. Valeurs moyennes des extractions au début des essais, après incubation en laboratoire à 30° C et sur le terrain. Durée des essais: 1 mois. Valeurs en mg/100 g de terre fine.

$\text{NO}_3^- - \text{N}$

Milieux	Valeur moyenne	Incubation en labo.	Inc. sur le terrain
Dryas	0,18	9,0	0,2
Typicum	0,37	9,5	1,9
Sesleria	0,28	13,3	2,5
Salicetum	0,08	13,0	1,2
Nardetum	0,05	1,5	0,1
S.-semp.	0,11	3,0	0,05
Curvuletum	0,09	6,9	0,5
Mucronatae	0,14	10,3	0,8

$\text{NH}_4^+ - \text{N}$

Milieux	Valeur moyenne	Incubation en labo.	Inc. sur le terrain
Dryas	2,25	3,6	0,8
Typicum	4,15	1,6	2,6
Sesleria	6,50	4,5	4,7
Salicetum	1,55	0,5	0,6
Nardetum	2,89	13,0	1,7
S.-semp.	1,74	1,2	3,5
Curvuletum	1,58	3,2	2,2
Mucronatae	1,61	0,6	1,6

7.3. Éléments totaux et réserves des sols

A côté des éléments présents sous forme directement assimilable, il est nécessaire de connaître les réserves sous forme peu ou pas solubles, susceptibles d'être petit à petit libérées et rendues utilisables par les plantes. Les chercheurs autrichiens ont utilisé une série de réactifs de plus en plus fort pour doser les éléments sous leur forme soluble (extraction à l'eau), échangeables (LiCl 0.2 n) et de réserve (H_2SO_4 0.5 n) (POSCH 1977); on parle également de part mobilisable (BONNEAU et SOUCHIER, 1979).

Pour connaître les réserves des sols du Munt la Schera, qui sont représentées essentiellement par la phase carbonatée, nous avons utilisé la méthode de l'attaque à HCl; elle nous donne en outre une idée de la quantité de minéraux insolubles restant après la dissolution des carbonates. Pour les éléments d'origine organique, tels que le carbone, l'azote et le phosphore, les résultats proviennent de la minéralisation type Kjeldahl; les résultats obtenus sont présentés au Tableau 28.

Les éléments d'origine minérale se répartissent en deux groupes: d'une part le calcium et le magnésium, qui sont très abondants dans les sols superficiels riches en squelette et qui diminuent dès qu'apparaît un horizon humifère suffisamment épais; d'autre part les éléments comme le potassium, le fer, l'aluminium et le manganèse qui augmentent dans les sols épais. Les éléments du second groupe sont très peu abondants dans la roche en place (dolomie presque pure); ils proviennent essentiellement des argiles et des particules transportées par le vent. Le potassium est lui essentiellement présent dans la matière organique, de même que l'azote et le phosphore; il n'existe pas de roches susceptibles de libérer des quantités notables de ces éléments.

Les analyses de sols pris en différents endroits sous des tapis de Dryas octopetala nous ont permis de distinguer deux types de sols différents correspondant à une position distincte dans la succession des sols et de la végétation. Un premier type est un sol très riche en squelette, ne contenant presque pas de matériel fin. Sous les tapis de Dryas, qui atteignent plusieurs mètres de diamètre, on trouve une petite couche de matière organique presque pure, puis on passe brusquement à un horizon minéral caillouteux. On peut parler de stade de pionnier, comme l'a nommé BRAUN-BLANQUET, bien qu'il soit d'une très grande stabilité comme nous l'avons vu. D'autres auteurs parlent parfois d'un Dryadetum (LUEDI 1948). On rencontre ce type de sol essentiellement sur les pentes moyennes à fortes, faites de blocaille assez bien stabilisée; le peu de matériel fin qui arrive en ces endroits ne peut se maintenir et disparaît entre les cailloux, entraîné par l'eau.

Un autre type est rencontré sur les replats, entre les grosses buttes d'autre végétation, soit du Caricetum firmæ, soit de l'Elynetum. Il s'agit d'une végétation secondaire qui se réinstalle à la suite de la destruction du sol précédent sous l'action du gel et de l'eau comme illustré à la Fig. 31, p. 71. Le sol est également formé d'une couche très humifère en surface mais celle-ci repose sur un horizon d'épaisseur très variable constitué essentiellement de matériel fin (limons et argiles). On rencontre en général la roche compacte directement au-dessous, sans horizon intermédiaire à squelette. On peut ici parler de stade à Dryas secondaire.

Dans les deux cas le sol contient énormément de carbonates; la composition de la végétation est exactement la même, seule la granulométrie permet de différencier les deux types. Du point de vue chimique on note cependant une nette augmentation du fer et de l'aluminium dans le faciès secondaire, due à la présence d'argiles.

Dans tous les types de sol on constate la présence de calcium et de magnésium en quantité importante. L'augmentation générale avec la profondeur traduit bien la tendance à la décarbonatation en surface, mais les quantités présentes sont toujours suffisantes pour assurer la mise à disposition de ces éléments sous forme échangeable. La diminution du calcium et du magnésium dans les sols plus épais est parallèle; on constate cependant que le rapport Ca/Mg qui est d'environ 3 dans les sols très superficiels s'abaisse et peut même descendre en-dessous de 1 dans certains cas. La solubilité différente de ces deux éléments permet d'expliquer la plus forte présence du magnésium dans les sols âgés.

TABLEAU 28

Propriétés chimiques des horizons supérieurs des sols du Munt la Schera; fraction mobilisable (attaque HCl) et totale.
Résultats en % du poids sec.

Milieux	Profondeur (cm)	Ca	Mg	K	Fe	Al	Mn	C org.	N tot.	P tot.	C/N	Résidu insoluble (%)
Dryas pionnier	0-5	21	6,3	0,06	0,7	0,2	0,04	15	0,94	0,06	16	15
	5-10	30	10	0,02	0,5	0,2	0,02	3,1	0,34	0,05		
Dryas secondaire	0-5	9	3,7	0,10	1,3	0,6	0,07	13				
	5-10	10	4,1	0,07	2,1	0,6	0,04	4				
C. firmac pionnier	0-5	12	8,9	0,09	1,9	0,7	0,14	13	0,84	0,06	15	21
	5-10	19	6,5	0,05	1,3	0,4	0,04	6	0,63	0,05		
C. firmac typicum	0-5	1,6	0,8	0,12	3,0	0,9	0,18	13	0,86	0,08	15	39
	5-10	5,5	2,5	0,09	3,8	0,9	0,08	4	0,56	0,05		
C. firmac Sesleria	0-5	0,6	0,4	0,12	3,3	0,8	0,15	12	0,80	0,07	15	78
	5-10	0,1	0,2	0,10	2,8	1,5	0,23	6	0,63	0,06		
Elynetum	0-5	0,1	0,3	0,13	2,3	0,9	0,09	7	0,49	0,07	14	90
	5-10	0,1	0,4	0,13	4,7	1,1	0,18	6	0,33	0,06		
Salicetum	0-5	0,4	0,3	0,15	3,7	1,3	0,20	7	0,44	0,09	16	89
	5-10	0,3	0,2	0,10	4,9	1,2	0,20	3	0,32	0,09		
Caricetosum mucronatae	0-5	30	9	0,03	0,3	0,2	0,06	2	0,19	traces	11	
	5-10	30	9,5	0,03	0,1	0,3	0,05		0,14	traces		
Seslerio-car. semp.	0-10	0,5	0,2	0,16		0,5	0,10	11	0,35	0,04	31	87
	10-20	3,1	4,1	0,12		0,4	0,06	7	0,10	0,03		
Curvuletum	0-10	0,5	0,2	0,10		0,4	0,12	9	0,42	0,05	21	86
	10-20	0,3	0,2	0,10		0,5	0,10	5	0,12	0,04		
Nardetum	0-10	0,4	0,04	0,06		0,1	0,21	8	0,29	0,03	28	97
	10-20	0,2	0,02	0,04		0,1	0,05	5	0,1	0,02		

La composition chimique des sols du Curvuletum et du Salicetum montre bien que, malgré une épaisseur importante de résidus de décarbonatation entre la roche en place et la surface, il subsiste toujours une quantité non négligeable de calcium et de magnésium qui permet à des plantes calcicoles de se maintenir. Dans tous les cas on rencontre des racines en profondeur, dans les horizons où le squelette carbonaté est présent.

Le rapport C/N est toujours d'environ 15 en surface dans le Caricetum firmæ; cette valeur correspond à la limite entre un mull et un moder (DUCHAUFOUR 1977). Dans le Seslerio-Caricetum sempervirentis ce rapport s'élève considérablement; le climat plus sec et plus contrasté est certainement responsable de la mauvaise décomposition. Dans ce cas aucune mesure de microfaune n'a été faite jusqu'à présent; par contre dans le Caricetum firmæ l'abondance de la microfaune est à relier au rapport C/N relativement bas.

8. ANALYSE CHIMIQUE DE LA VEGETATION

En plus de la recherche de données de base, pratiquement inexistantes, la composition chimique de la végétation a été étudiée dès le début dans deux optiques différentes.

La connaissance des relations entre le sol d'une station, ses ressources et la teneur en éléments des végétaux qui y croissent permettent de tirer des conclusions sur l'adaptation des espèces au milieu, tout en précisant le rôle de la concurrence interspécifique comme facteur limitant. D'autre part l'accumulation ou la carence de tel ou tel élément vont influencer la qualité de la nourriture offerte aux consommateurs. Si la quantité de nourriture à disposition limite le nombre d'individus présents, la qualité de celle-ci sera à coup sûr déterminante pour la composition spécifique des populations.

Comme il n'existe que fort peu de données sur la composition chimique de la végétation alpine, toutes les analyses pouvaient à priori être intéressantes. Nous avons essayé avant tout de caractériser globalement chaque groupement, tout en mettant en évidence un certain nombre de problèmes spécifiques.

Malgré le nombre d'analyses faites, la dispersion des mesures est très grande et peu de résultats peuvent être traités statistiquement. Nous nous sommes donc limité aux constatations générales, confirmées par plusieurs résultats, en laissant de côté de nombreuses questions auxquelles il est impossible de répondre sans une étude détaillée.

8.1 Méthodes

Les méthodes utilisées sont celles proposées par ALLEN (1974) partout où cela n'est pas précisé spécialement. Les marches à suivre sont presque toutes réalisables avec un équipement de laboratoire standard et permettent d'effectuer un maximum d'analyses sur le même échantillon avec un minimum de préparation. Le schéma général des analyses est donné à la Fig. 48, p.104.

Traitement de la végétation

Le matériel végétal séché pour les mesures de phytomasse est broyé finement puis minéralisé totalement par chauffage dans une solution de H_2SO_4 concentré et H_2O_2 (ALLEN 1974). La solution est filtrée ou centrifugée, diluée si nécessaire, et utilisée directement pour le dosage de Ca, Mg, K, Na, Al, Fe, Mn, Cu, N et P.

Dosage des éléments

L'azote et le phosphore sont dosés par colorimétrie automatique (Technicon); tous les autres éléments sont dosés par spectrophotométrie de flamme et absorption atomique à l'aide d'un appareil Perkin-Elmer. (1.) Les résultats obtenus en ppm sont ensuite traduits en % du poids de matière sèche; à l'aide des données de phytomasse, il est possible de connaître les valeurs en grammes par unité de surface.

Le taux de protéines est obtenu en multipliant la valeur de N total par 6.25, facteur généralement utilisé par les auteurs.

8.2. Analyse en composantes principales (2.)

Les nombreuses données obtenues pour les analyses chimiques se prêtent difficilement à une interprétation directe sur la base du tableau des résultats (Tab. 29). Pour traiter la totalité des données et visualiser les résultats, nous avons eu recours aux méthodes d'analyses multi-variées rendues possibles grâce à l'utilisation de l'ordinateur. L'analyse en composantes principales, ne supposant pas de distribution particulière pour les données, a été utilisée avec profit.

Les n observations (échantillons de végétation) peuvent être considérés comme n points d'un espace à p dimensions (RP). Les p variables (éléments chimiques) peuvent être considérés comme p points d'un espace à n dimensions. La distance utilisée est la distance euclidienne. Deux observations seront proches l'une de l'autre si elles ont des valeurs voisines pour l'ensemble des variables; de même deux variables seront proches si elles ont des valeurs voisines pour l'ensemble des observations.

Cependant, afin de donner la même influence à tous les éléments et à leurs variations, et ceci quelle que soit leur valeur absolue, nous avons également appliqué l'analyse en composantes principales aux données centrées réduites. Dans ce cas chaque variable aura une moyenne nulle et une variance égale à 1. Nous verrons en détail la conséquence de l'application de l'analyse à des données réduites ou non. Dans le premier cas, des éléments comme le phosphore et le manganèse, régulièrement 10 à 100 fois moins abondants que les autres, auront la même importance que des éléments à forte concentration; dans le second cas, leur influence dans le classement sera négligeable et la position de ces variables sera très proche de l'origine.

(1.) Analyses effectuées aux Laboratoires de Géochimie de l'Université de Neuchâtel et de Pédologie de l'EPFL.

(2.) Références: LEBART et al., (1977) ; MORET J. (non pub.)

Les programmes utilisés sont ceux du groupe de recherches en méthodes quantitatives de l'Université de Neuchâtel.

COMPOSITION CHIMIQUE DE LA VEGETATION (% DU POIDS SEC)

	CA	HG	K	NA	AL	FE	MN	N	P
SALICETUM HERBACEAE									
T CAREX SP.	0.49	0.24	0.72	0.011	0.47	0.28	0.034	1.30	0.128
T DIVERS	1.24	0.75	1.50	0.036	2.23	0.47	0.070	1.48	0.142
T GNAPHALIUM	1.58	0.80	1.47	0.033	2.24	0.46	0.084	1.44	0.148
T PHLEUM+PDA	0.59	0.30	0.71	0.016	0.75	0.37	0.031	1.12	0.128
T ROSACEES	1.54	0.77	1.12	0.035	1.73	0.45	0.066	1.40	0.156
T SALIX HERB.	0.84	0.35	0.75	0.020	1.02	0.42	0.037	1.24	0.166
I TRIFOLIUM	1.06	0.61	1.15	0.022	1.32	0.42	0.030	2.60	0.180
CARICETUM FIRMAE PIONNIER + TYPICUM									
M CAREX FIRMA	2.38	1.22	0.19	0.015	0.25	0.14	0.049	0.74	0.050
M CAREX FIRMA	1.70	0.75	0.19	0.026	0.39	0.23	0.053	0.80	0.052
T CAREX FIRMA	0.70	0.30	0.37	0.009	0.04	0.03	0.021	1.10	0.066
T CAREX FIRMA	2.18	1.12	0.28	0.017	0.52	0.28	0.062	0.90	0.058
V CAREX FIRMA	0.50	0.26	0.89	0.008	0.	0.02	0.001	1.92	0.132
V CAREX FIRMA	0.40	0.19	0.87	0.011	0.02	0.01	0.015	2.02	0.134
T CX. RUPESTR.	0.69	0.38	0.28	0.012	0.08	0.05	0.018	1.16	0.064
T DIVERS	3.06	1.25	0.36	0.014	0.38	0.20	0.038	1.90	0.102
T DIVERS	2.56	0.95	0.31	0.015	0.24	0.14	0.016	1.18	0.064
J DRYAS OCTO.	2.44	0.74	0.25	0.023	0.34	0.16	0.039	1.20	0.072
T SESLERIA	1.36	0.61	0.35	0.100	0.15	0.08	0.029	1.28	0.058
CARICETUM FIRMAE A SESLERIA									
M CAREX SP.	0.61	0.26	0.31	0.014	0.51	0.29	0.036	1.08	0.068
M CAREX SP.	0.97	0.37	0.43	0.015	0.65	0.33	0.038	1.16	0.068
T CAREX SP.	0.42	0.17	0.90	0.009	0.06	0.04	0.015	1.94	0.132
V CAREX SP.	0.34	0.16	0.78	0.007	0.01	0.01	0.017	1.78	0.136
M CAREX FIRMA	0.91	0.40	0.49	0.021	1.29	0.44	0.055	0.90	0.062
M CAREX FIRMA	1.26	0.50	0.43	0.019	0.90	0.50	0.062	1.00	0.068
V CAREX FIRMA	0.36	0.22	0.88	0.008	0.07	0.04	0.012	2.20	0.164
V CAREX FIRMA	0.40	0.20	0.89	0.009	0.02	0.01	0.011	2.32	0.160
T DIVERS	1.90	0.82	0.62	0.024	1.20	0.43	0.043	2.20	0.150
M ELYNA MYD.	2.02	0.29	0.27	0.015	0.58	0.28	0.031	1.04	0.062
T ELYNA MYD.	0.82	0.22	0.21	0.011	0.33	0.21	0.028	1.06	0.062
V ELYNA MYD.	0.46	0.23	0.54	0.008	0.02	0.01	0.002	1.70	0.120
M FEST.+AGRO.	1.24	0.28	0.31	0.014	0.45	0.23	0.021	1.08	0.062
T FEST.+AGRO.	0.49	0.19	0.37	0.013	0.40	0.22	0.022	1.10	0.064
V FEST.+AGRO.	0.42	0.17	0.53	0.017	0.02	0.01	0.004	1.36	0.150
T LICHENS	1.84	0.08	0.18	0.011	0.12	0.09	0.003	0.62	0.048
T LITIERE	0.76	0.31	0.43	0.021	1.17	0.42	0.043	1.12	0.066
T LITIERE	1.46	0.60	0.86	0.037	2.05	0.46	0.098	1.46	0.090
M SESLERIA	0.74	0.26	0.35	0.017	0.71	0.32	0.037	1.06	0.062
M SESLERIA	2.10	0.35	0.35	0.014	0.59	0.29	0.032	1.08	0.064
V SESLERIA	0.73	0.25	0.66	0.011	0.03	0.01	0.012	1.64	0.098
V SESLERIA	0.42	0.20	0.89	0.008	0.02	0.01	0.009	1.58	0.090
T SELAGINELLA	0.58	0.45	0.91	0.024	1.32	0.44	0.043	2.20	0.110
I SELAGINELLA	1.28	1.00	1.13	0.032	1.90	0.45	0.073	1.80	0.122

TABLEAU 29

COMPOSITION CHIMIQUE DE LA VEGETATION (% OU POIDS SEC)

	CA	HG	K	NA	AL	FC	MN	N	P	
SESLERIO-CARICEIUM SEMPERVIRENTIS										
M	CAREX SP.	0.70	0.20	0.35	0.020	0.39	0.19	0.058	0.66	0.064
V	CAREX SP.	0.35	0.17	0.96	0.012	0.01	0.01	0.020	1.16	0.124
M	CX. SEMPER.	0.56	0.20	0.38	0.015	0.53	0.22	0.045	0.62	0.062
M	CX. SEMPER.	0.56	0.18	0.35	0.015	0.42	0.17	0.046	0.60	0.062
V	CX. SEMPER.	0.35	0.15	1.01	0.010	0.01	0.01	0.017	1.22	0.130
T	DIVERS	0.96	0.31	1.00	0.013	0.26	0.13	0.011	1.34	0.088
T	DIVERS	0.94	0.32	0.95	0.013	0.37	0.16	0.011	1.16	0.080
T	DRYAS OCTO.	1.22	0.47	0.75	0.026	1.32	0.39	0.030	1.12	0.072
M	FEST.+AGRO.	0.49	0.11	0.24	0.017	0.22	0.09	0.026	0.86	0.058
M	FEST.+AGRO.	0.54	0.14	0.27	0.013	0.36	0.16	0.020	0.82	0.062
V	FEST.+AGRO.	0.24	0.10	0.86	0.012	0.02	0.	0.020	1.26	0.090
V	FEST.+AGRO.	0.25	0.11	0.76	0.009	0.01	0.	0.008	1.22	0.096
T	FESTUCA SP.	0.45	0.12	0.42	0.010	0.20	0.09	0.016	1.00	0.070
T	GLOBULARIA	0.88	0.24	0.64	0.010	0.36	0.15	0.007	0.82	0.062
T	MELANTHEM.	0.81	0.20	0.46	0.012	0.20	0.08	0.012	1.32	0.110
T	LITIERE	0.99	0.46	0.77	0.029	1.47	0.41	0.048	1.12	0.076
T	LITIERE	0.90	0.44	0.79	0.026	1.54	0.39	0.038	1.10	0.068
T	LOISELEURIA	0.48	0.20	0.55	0.015	0.39	0.18	0.009	0.94	0.082
T	LOISELEURIA	0.44	0.16	0.42	0.009	0.24	0.10	0.008	0.80	0.068
T	PLANTAGO	0.28	0.15	0.37	0.013	0.18	0.07	0.004	1.10	0.092
M	SESLERIA	0.72	0.17	0.30	0.017	0.30	0.15	0.021	0.86	0.056
M	SESLERIA	0.53	0.13	0.26	0.012	0.24	0.11	0.024	0.70	0.052
V	SESLERIA	0.45	0.17	0.29	0.009	0.01	0.03	0.011	1.40	0.092
V	SESLERIA	0.30	0.13	0.86	0.008	0.	0.01	0.017	1.08	0.076
T	MOUSSE+LICH	0.84	0.41	0.91	0.022	1.33	0.38	0.020	0.96	0.072
CARICETUM CORVULAI										
M	CAREX SP.	0.54	0.16	0.31	0.009	0.11	0.05	0.016	0.96	0.098
V	CAREX SP.	0.46	0.20	0.99	0.008	0.01	0.01	0.019	1.65	0.154
T	DIVERS	1.70	0.56	1.06	0.013	0.29	0.16	0.023	1.96	0.144
M	ELYNA MYO.	0.89	0.23	0.24	0.011	0.36	0.16	0.017	1.22	0.072
M	ELYNA MYO.	0.98	0.20	0.25	0.010	0.27	0.14	0.027	0.84	0.076
T	ELYNA MYO.	0.64	0.15	0.31	0.009	0.11	0.06	0.009	0.86	0.078
V	ELYNA MYO.	0.42	0.18	0.79	0.010	0.01	0.	0.005	1.36	0.096
V	ELYNA MYO.	0.43	0.19	0.79	0.008	0.03	0.01	0.005	1.36	0.122
T	FEST.+AGRO.	0.46	0.21	0.45	0.011	0.39	0.18	0.023	1.52	0.094
J	FEST.+AGRO.	0.54	0.12	0.53	0.008	0.08	0.04	0.022	0.98	0.090
M	GRAMINEES	0.69	0.13	0.30	0.016	0.10	0.05	0.028	0.94	0.092
V	GRAMINEES	0.32	0.13	0.78	0.010	0.01	0.	0.014	0.98	0.094
T	DIVERS	1.36	0.50	0.94	0.012	0.47	0.22	0.016	1.84	0.130
T	LIGNEUSES	1.28	0.32	0.49	0.009	0.26	0.13	0.020	1.94	0.120
T	MOUSSE+LICH	0.97	0.74	1.24	0.038	1.95	0.41	0.051	1.54	0.144
T	POA ALPINA	0.42	0.15	0.30	0.010	0.24	0.12	0.016	1.30	0.074
T	ROSACEES	1.72	0.52	0.90	0.010	0.26	0.13	0.032	1.54	0.134
T	SELAGINELLA	0.46	0.50	1.23	0.022	1.20	0.36	0.030	2.56	0.163
T	SELAGINELLA	0.52	0.44	1.13	0.016	0.67	0.29	0.030	2.48	0.196

V = vivant (biomasse) T = total (phytomasse) M = mort (necromasse)

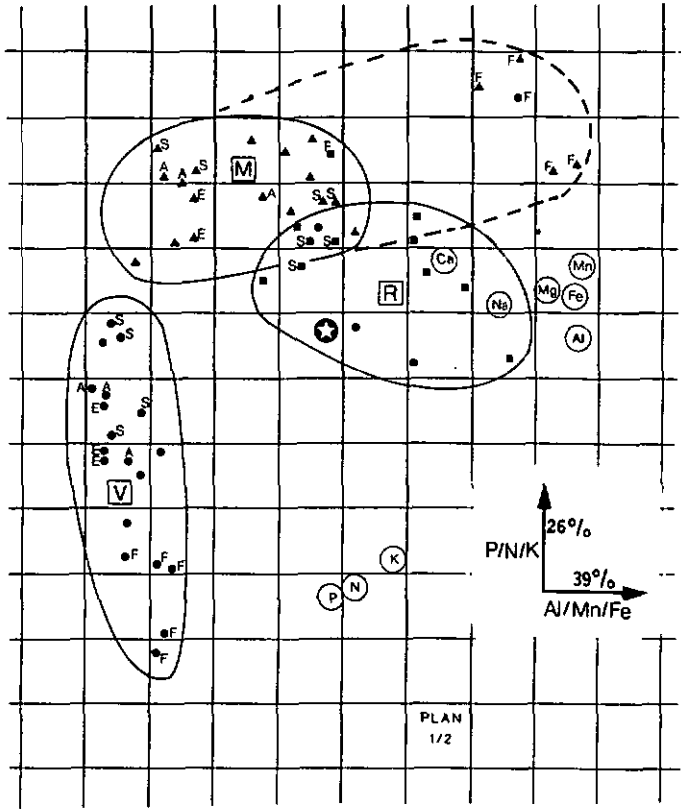


Fig. 60a : Analyse en composantes principales des résultats d'analyses chimiques de la végétation. Plan 1/2, données centrées réduites.

- V • Matériel vivant (biomasse)
- M ▲ Matériel mort (nécromasse)
- R ■ Racines (phytomasse souterraine)

F : *Carex firma*
 S : *Sesleria coeruleo*
 E : *Elyno myosuroides*
 A : *Agrostis alpina* + *Festuca pumila*

Les flèches indiquent les axes et les éléments qui les influencent le plus, ainsi que le pourcentage d'information respectif.

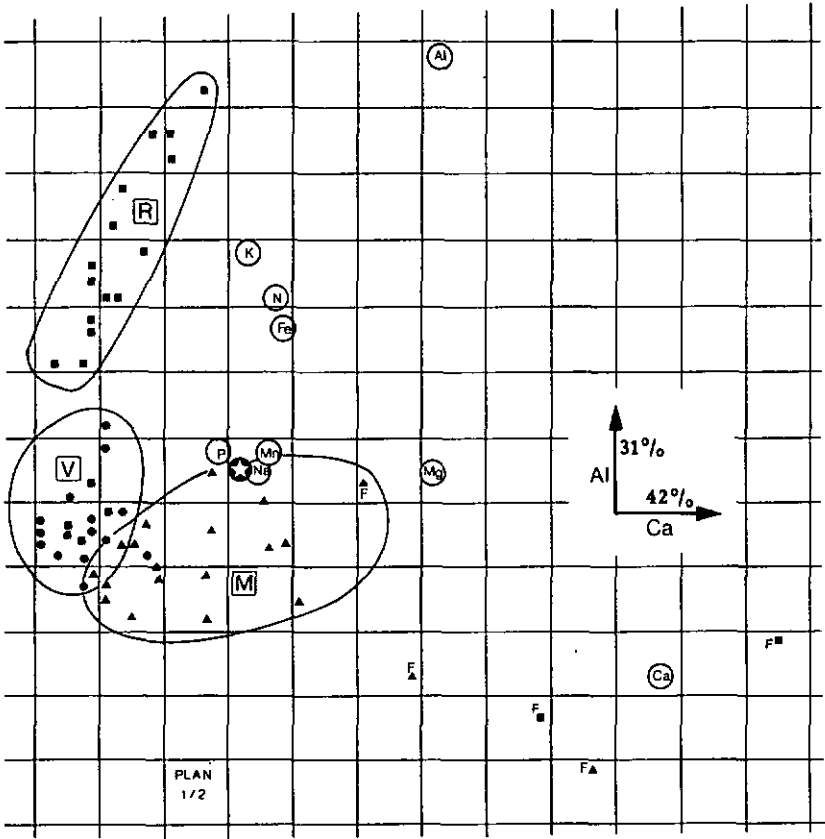


Fig. 60b : Analyse en composantes principales. Plan 1/2, données non réduites

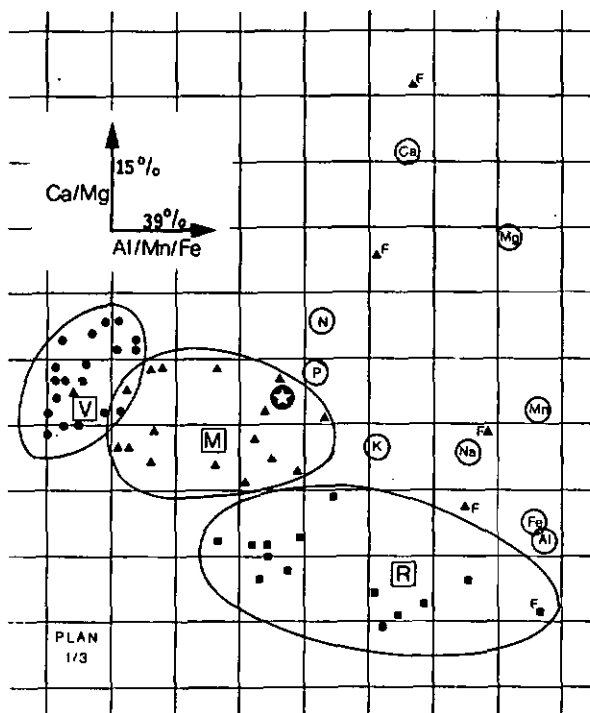


Fig. 61a : Analyse en composantes principales. Plan 1/3, données centrées réduites.

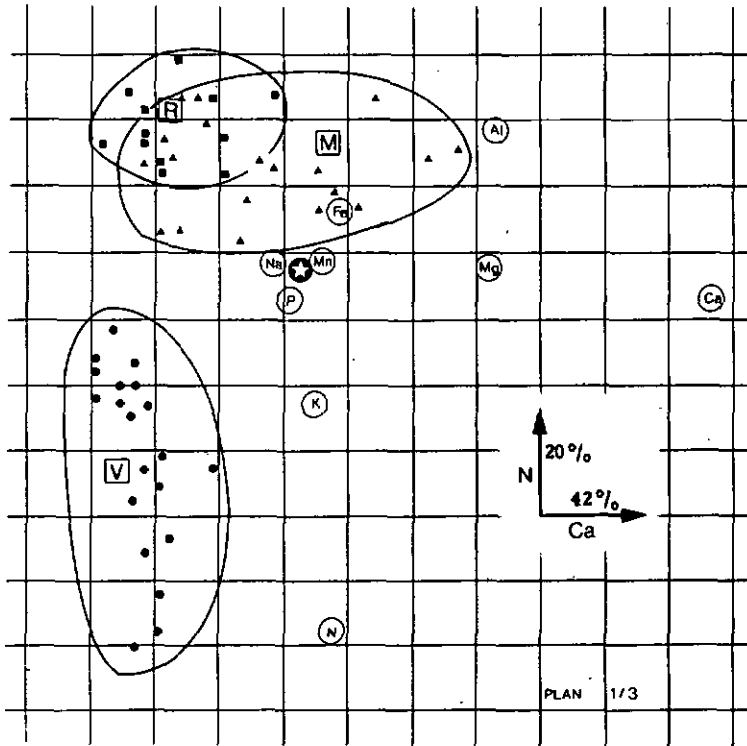


Fig. 61b : Analyse en composantes principales. Plan 1/3, données non réduites.

Les variables et les observations forment deux ensembles qui appartiennent à des nuages différents; par conséquent la distance entre une observation et une variable ne peut être interprétée directement. Par contre, si une observation se trouve éloignée de l'origine dans la direction d'une variable, cela signifie qu'elle aura une grande valeur pour cette variable. Si une observation se trouve loin de l'origine dans la direction opposée à une variable, elle aura une valeur très petite pour cette variable.

Lors de chaque représentation d'un plan factoriel, nous avons indiqué les pourcentages d'information absorbés par les axes; le pourcentage représenté par le plan est obtenu par l'addition des valeurs des axes respectifs. Nous avons également mentionné la ou les variables (éléments) qui fournissent la plus grande contribution au facteur.

8.3. Composition chimique de la phytomasse

Les résultats par espèces et par catégories (mort, vivant, racines) figurent au Tableau 29; dans une première phase, nous allons examiner l'ensemble de ces résultats. Nous verrons par la suite la composition moyenne de la biomasse par milieu, les corrélations entre éléments chimiques et, enfin, les caractéristiques chimiques de la phytomasse souterraine (racines).

8.3.1. Résultats par espèces

Les résultats globaux (Tab. 29) sont très difficiles à interpréter sous la forme d'un tableau de chiffres. Les plans factoriels les plus significatifs obtenus à partir des données centrées réduites (Fig. 60 a et 61 a) et non réduites (Fig. 60 b et 61 b) ainsi que pour la biomasse seule (Fig. 62) sont représentés ici.

En ce qui concerne les observations (espèces), la position n'est que peu modifiée par la réduction des données; nous verrons qu'il en va tout autrement pour les variables (éléments chimiques).

Il ressort des Fig. 60 et 61 que les mesures des paramètres chimiques de la phytomasse permettent de reconnaître nettement trois groupes principaux: la biomasse aérienne, la nécromasse et la phytomasse souterraine. Les espèces non séparées en biomasse et nécromasse et celles qui ont été groupées vu leur faible phytomasse n'ont pas été représentées; elles sont réparties dans tout l'espace sans qu'on puisse en tirer beaucoup de renseignements. Les cas les plus intéressants sont cependant situés sur l'analyse détaillée de la phytomasse aérienne (Fig. 62).

Les organes vivants (biomasse aérienne) sont caractérisés par une abondance relative en N, K et P, ainsi surtout qu'une pauvreté marquée en Ca, Mg, Al et Fe. Les faibles valeurs de Ca, très bien marquées par l'axe I de la Fig. 60, ont de quoi étonner quand on connaît la richesse en calcium du milieu. Nous verrons par la suite que cette pauvreté se marque essentiellement chez les Graminées et les Cypéracées, les autres espèces pouvant se révéler beaucoup plus variables.

Les parties aériennes mortes (nécromasse) se caractérisent avant tout par leur pauvreté en N, quelle que soit leur origine. Selon le plan factoriel considéré, c'est-à-dire selon les variables (éléments) prépondérantes, la nécromasse peut être proche de

la biomasse ou des racines. On constate également une relative pauvreté en Ca, sauf pour Carex firma qui a un comportement spécifique.

Les racines, elles, sont marquées par une pauvreté en N, P et K, mais également par les faibles teneurs en Ca et Mg, ce qui est beaucoup plus surprenant. Par contre, on note un enrichissement en Al et dans une moindre mesure en Fe. Dans ce cas également les racines de Carex firma ont une position spécifique, très proche de celle de la nécromasse. Les racines considérées ici sont celles issues du tri des carrés de végétation; il s'agit toujours des racines des 5 premiers centimètres du sol coupées sur chaque individu séparément. Nous verrons par la suite les caractéristiques des racines de chaque milieu prises globalement.

A la Fig. 60a nous avons signalé les différentes espèces importantes pour lesquelles nous disposons de plusieurs résultats. Nous avons pu constater que les points représentant une même espèce sont en général bien groupés. Cette constance des résultats et les pourcentages élevés d'information absorbés par les plans factoriels nous permettent d'interpréter les résultats avec confiance.

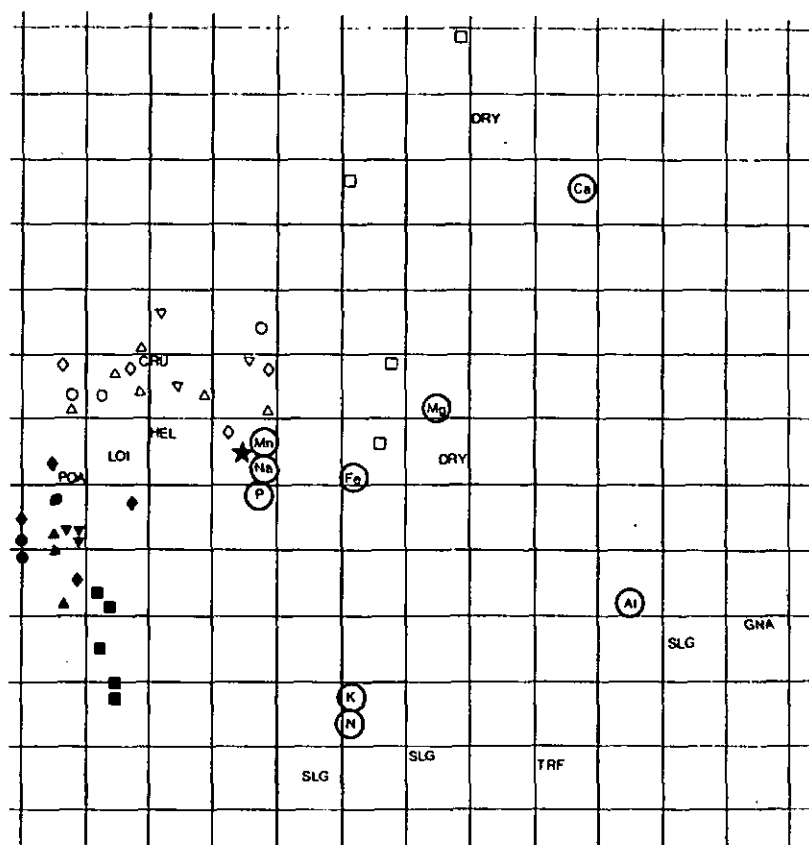
Lorsque l'on examine le comportement des variables (éléments chimiques), il faut nettement distinguer l'analyse des données centrées réduites de celle sur des données brutes ou non réduites. Quand on tient compte de la valeur absolue des éléments, on constate que chaque axe est influencé très fortement par un seul élément qui peut être Ca, N ou Al selon l'axe (Fig 60 b et 61 b). Lorsque les données sont réduites, ce sont des groupes de variables à répartition similaire qui déterminent la position des axes (Fig. 60 a, 61 a).

Les positions de Na, P et Mn ne sont pas interprétables avec les données non réduites; leur concentration est beaucoup trop faible par rapport aux autres. Par contre avec les moyennes égales à 0 on obtient une nette partition des variables en groupes. Nous avons d'un côté Al, Fe et Mn (axe 1) d'un autre N, P et K (axe 2) et enfin Ca et Mg (axe 3). Les pourcentages des contributions des variables aux facteurs montrent très nettement ces groupes. Les axes 4 et 5 sont caractérisés respectivement par Na et K; le pourcentage d'information est inférieur à 10 % et par conséquent leur signification est secondaire.

S'il n'est pas étonnant de trouver dans la même direction les variables N, P, K et les organes vivants, on est par contre étonné par le rôle secondaire de Ca et Mg et des faibles valeurs trouvées pour ces éléments dans la biomasse et dans les racines, à l'exception de celles de Carex firma. Ce n'est que dans la nécromasse qu'on va rencontrer une augmentation de ces deux cations.

L'analyse en composantes principales de la phytomasse aérienne uniquement est présentée à la Fig. 62. Les espèces triées en parties vivantes et mortes sont représentées par des symboles, quelques autres espèces étant figurées par leur abréviation; dans ce dernier cas, il s'agit de la totalité de l'espèce (phytomasse aérienne). On constate que des espèces peu abondantes ont souvent un comportement très typé. Sur les plans factoriels, nous avons tenté de distinguer des groupes d'espèces en fonction de leur provenance, mais en vain; une même espèce présente en général une composition chimique constante, où qu'elle croisse. On peut cependant faire deux remarques:

- Les espèces du Caricetum firmae pionnier sont en général plus riches en Ca et Mg.
- Les espèces du Salicetum sont dans plusieurs cas marqués par une haute teneur en Al.



8.3.2. Composition chimique moyenne de la biomasse par milieu

Nous avons rassemblé les résultats des espèces dont la biomasse a été séparée et avons ainsi pu calculer une valeur moyenne pour chaque milieu (Tab. 30). Les valeurs données au bas de ce tableau sont tirées de la littérature et permettent de situer les grandeurs mesurées par rapport à ce qui est généralement admis pour les végétaux terrestres.

TABLEAU 30
Composition chimique de la végétation (% du poids sec).
Moyennes de la biomasse des principales espèces et moyennes de la biomasse par milieu.

Espèces	Ca	Mg	K	Na	Al	Fe	Mn	N	P
<i>Carex firma</i>	0,3-0,5	0,25	0,9	0,02	0,05	0,02	0,01	2,1	0,15
<i>Sesleria coerulea</i>	0,4	0,2	0,7	0,01	0,02	0,01	0,01	1,5	0,09
<i>Dryas octopetala</i>	1,1-1,4	0,5	0,5	0,01	0,7	0,41	0,03	1,5	0,17
<i>Elyna myosuroides</i>	0,4	0,25	0,7	0,01	0,02	0,01	0,01	1,5	0,25
Milieu									
<i>C. firmæ typicum</i>	0,45	0,22	0,88	0,01			0,01	1,97	0,13
<i>C. firmæ sesleria</i>	0,45	0,20	0,74	0,01			0,01	1,80	0,13
<i>Sesl.-semp.</i>	0,32	0,14	0,79	0,10	traces	traces	0,015	1,22	0,10
<i>Curvuletum</i>	0,41	0,18	0,84	0,009			0,011	1,34	0,12
<i>Nardetum</i>	0,36	0,09	1,35	0,009			0,049	1,93	0,17
Valeurs limites (1) pour la végétation terrestre	0,3-5	0,1-1	0,5-10	0,02-0,3	0,01-1	0,1	0,1	1-3(5)	0,1-0,8

(1) ALLEN 1974; LARCHER 1976.

Le calcium est, malgré sa profusion dans les sols, relativement peu abondant dans tous les types de végétation.

Sur roche dolomitique il est très difficile de séparer le rôle joué par le calcium de celui joué par le magnésium; quelle que soit la partie des plantes prise en considération ou le type de végétation, la corrélation entre ces deux éléments est toujours hautement significative (Tab. 31, p. 151). Le magnésium est également rencontré en quantité relativement faible; le rôle toxique de cet élément en cas d'accumulation est bien connu (LEMEE 1978). Ici également l'offre est abondante, voir même énorme comparé à la moyenne des sols (Tab. 26, p. 132). Dans la biomasse du Nardetum, où l'offre est la plus faible, la baisse est par contre significative.

Les extrêmes montrent que, jamais, au moins dans la biomasse des espèces considérées, nous ne pouvons constater d'accumulation de cet élément. Cependant les parties vivantes de ces espèces ne subsistent que 2 ou 3 ans au maximum, dans le Curvuletum et le Nardetum le renouvellement étant en majorité annuel. Par contre chez les espèces survivant plus longtemps (Dryas) ou dans les parties mortes, les concentrations en Ca et Mg sont beaucoup plus importantes.

Le potassium est également relativement bas, mais dans ce cas l'offre est également modeste. On note souvent une corrélation inverse entre le calcium et le potassium; le rôle de compensation entre ces deux éléments a souvent été mis en évidence, mais il est évidemment beaucoup mieux visible dans des milieux où l'offre en calcium est très faible. L'augmentation du potassium dans la végétation du Nardetum correspond précisément à une diminution du calcium.

Les teneurs en sodium sont très basses comme il était facile de le prévoir; l'absence en réservoir de cet élément se manifeste par une pauvreté générale du milieu. Il ne semble par jouer de rôle direct dans les écosystèmes étudiés.

Les teneurs en Al et Fe sont à la limite inférieure de la sensibilité des méthodes de dosage. Dans ces deux cas nous rencontrons la même répartition que pour le calcium, c'est-à-dire des concentrations beaucoup plus élevées dans les parties mortes et les végétaux à vie prolongée. Les corrélations entre les 4 éléments Al, Fe, Ca et Mg sont toujours nettement significatives, rendant par conséquent difficile l'isolement du rôle de l'un ou de l'autre.

Le manganèse est toujours présent dans des proportions décelables, sans qu'il soit possible d'en tirer des conclusions. Les valeurs comparatives sont rares dans la littérature. On doit cependant noter l'abondance toute relative de cet élément dans la végétation du Nardetum. Le cuivre est présent sous forme de traces, sans qu'un dosage précis soit possible.

La teneur en azote des végétaux a une beaucoup plus grande importance. Le taux de protéines, significatif pour la valeur nutritionnelle de la végétation, est calculé en multipliant le taux d'azote par 6,25. On constate une valeur moyenne relativement favorable, compte tenu de la pauvreté générale du milieu.

Il faut cependant noter ici une rapide et nette diminution de cette concentration dans les parties mortes, en proportion de la durée de maintien en place de ces organes et peut-être aussi en fonction des conditions climatiques. Ce seront donc les feuilles

mortes des graminées et des cyperacées qui auront les valeurs les plus faibles en protéines et K, alors que les concentrations en Ca, Mg, Al et Fe surtout y seront les plus élevées. Il faut tenir compte de ceci lorsqu'on considère la teneur moyenne d'un élément dans la phytomasse d'un milieu. Ainsi le *Caricetum firmæ* pris globalement se distingue par des valeurs basses en deux éléments importants pour tous les phénomènes vivants, l'azote et le potassium, alors que leur concentration dans la biomasse est normale.

Le comportement du phosphore dans la végétation est tout à fait parallèle à celui de l'azote. Les valeurs pour la biomasse sont à la limite de celles admises pour la végétation, tandis que celles de la nécromasse sont très nettement au-dessous. Les variations pour les biomasses d'un milieu à l'autre sont relativement faibles. Pour l'azote et le phosphore, les transformations et les échanges sont rapides, aussi l'étude des relations entre les concentrations dans les sols et la végétation a été poussée plus à fond.

8.3.3. Corrélations entre les éléments chimiques

A partir du Tableau 29, les coefficients de corrélation entre les 9 éléments principaux ont été calculés. Les résultats, pour l'ensemble des analyses, sont données au Tableau 31. Tous les résultats sont pris en considération, qu'il s'agisse de biomasse, de parties mortes ou du tout pour les espèces peu abondantes; il n'a pas été tenu compte dans les calculs de l'abondance respective de telle catégorie ou de telle espèce, ni de la provenance (faciès).

TABLEAU 31

LABEL	CA	MG	K	NA	AL	FE	MN	N	P
CA	1.00	0.84	-0.12	0.28	0.30	0.38	0.47	-0.00	-0.13
MG	0.84	1.00	0.19	0.43	0.53	0.54	0.64	0.22	0.11
K	-0.12	0.19	1.00	0.19	0.46	0.25	0.19	0.63	0.76
NA	0.28	0.43	0.19	1.00	0.54	0.46	0.50	0.05	0.00
AL	0.30	0.53	0.46	0.54	1.00	0.91	0.79	0.15	0.19
FE	0.38	0.54	0.25	0.46	0.91	1.00	0.79	0.07	0.06
MN	0.47	0.64	0.19	0.50	0.79	0.79	1.00	-0.01	0.03
N	-0.00	0.22	0.63	0.05	0.15	0.07	-0.01	1.00	0.81
P	-0.13	0.11	0.76	0.00	0.19	0.06	0.03	0.81	1.00

Il n'est pas surprenant que, pour des calculs faits à partir des pourcentages d'éléments minéraux par rapport au poids sec total, la grande majorité des corrélations soit positive; en effet, une augmentation de la teneur en cendre dans la végétation correspond plus ou moins à une augmentation générale de tous les éléments. Deux cas font exception: le potassium par rapport au calcium et au phosphore, mais les valeurs ne sont cependant pas significatives sur l'ensemble des résultats.

Le rôle de balance joué par le potassium vis-à-vis du calcium est connu; nous y reviendrons avec l'analyse des racines. Nous avons vu également que pour les espèces triées (mort et vivant séparés), le comportement du Ca et de la plupart des autres éléments qui lui sont liés (Fig. 60a, p. 142), est inverse de celui de l'azote et du phosphore. Il faut signaler que, calculées pour les échantillons de chaque milieu, les corrélations vont toujours dans le même sens mais sont souvent encore nettement plus marquées. Cependant, le petit nombre d'échantillons de chaque milieu et surtout le peu d'espèces isolées ne permettent pas d'interpréter sérieusement ce type de résultats et de comparer les différents milieux sur cette base.

Au niveau global, les corrélations les plus significatives sont les suivantes: Ca/Mg, K/P, Al/Fe et N/P. Les graphes des rapports permettent de mieux visualiser les résultats et surtout de situer rapidement d'éventuelles concentrations surprenantes.

Le rapport Ca/Mg (Fig. 63) nous montre, avec un coefficient très élevé, le lien manifeste existant entre ces deux éléments, quelle que soit l'espèce ou la partie prise en considération. Un seul point est complètement en dehors de la droite de régression: il s'agit des Lichens (essentiellement Cetraria islandica) qui, malgré une valeur moyenne en Ca, présentent le taux le plus bas en Mg. Les valeurs les plus hautes proviennent du Caricetum firmæ; il s'agit surtout des espèces peu abondantes, et jamais des espèces dominantes, sauf pour Dryas octopetala et la litière de Carex firma; par contre toutes les valeurs les plus faibles proviennent de la biomasse des Graminées et des Cypéracées.

Pour le rapport K/P, un résultat sortait complètement du dessin; il s'agit de Soldanella alpina et Homogyne alpina qui se sont révélés exceptionnellement riches en potassium, alors que la teneur en tous les autres éléments est dans la moyenne. Les deux autres valeurs les plus élevées en potassium proviennent de la combe à neige; la valeur la plus haute en phosphore est celle de Selaginella selaginoides.

La corrélation entre N et P est tout à fait remarquable (Fig. 64). Ces deux éléments sont étroitement liés, relativement abondants dans les parties vivantes, mais diminuent très fortement dans les parties mortes. Ceci est important car, vu le nombre d'années où la végétation peut rester en place, elle ne contient, au moment de sa consommation, que des taux très bas en azote et phosphore. De plus, si la diminution de ces deux éléments est le fait du lessivage, ce qui est très probable, il signifie un appauvrissement du milieu en éléments indispensables et peu facilement renouvelables. Il faut encore mentionner les taux élevés en N de la Sétaginelle et surtout du Trifolium thalii; cette espèce, comme la plupart des légumineuses, est une fixatrice d'azote.

Le rapport Fe/Al, peut-être le plus marqué de tous (Tab. 31), n'appelle pas de commentaires particuliers; les valeurs sont assez faibles pour la biomasse mais peuvent s'élever considérablement dans les parties mortes.

8.3.4. Répartition des éléments dans la phytomasse des groupements

Nous avons vu qu'il existe de grosses différences de composition chimique entre les espèces et entre leurs différentes parties. Les comparaisons entre les groupements végétaux établies sur la moyenne de tous les résultats ne peuvent que donner des indications trompeuses.

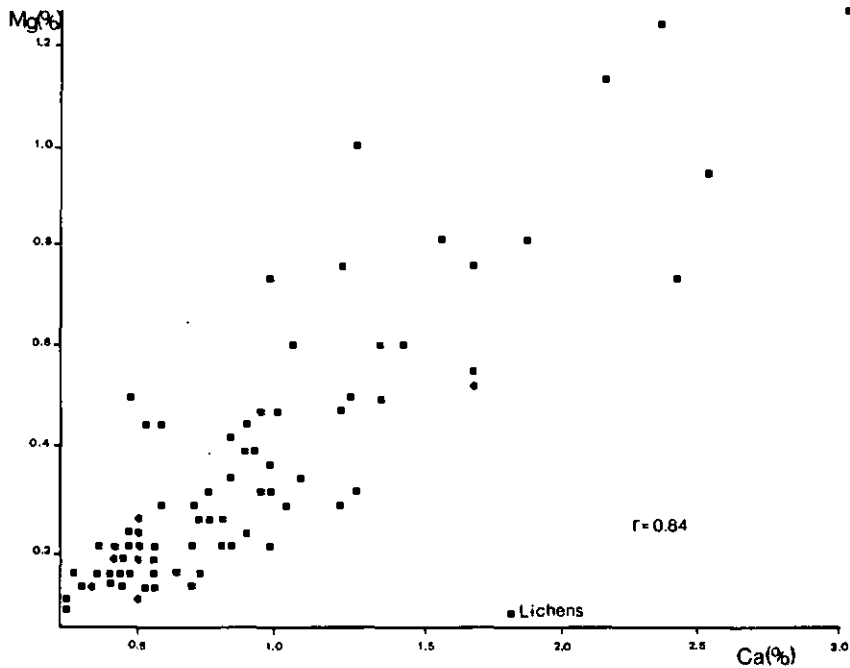


Fig. 63 : Rapport Ca/Mg dans la végétation

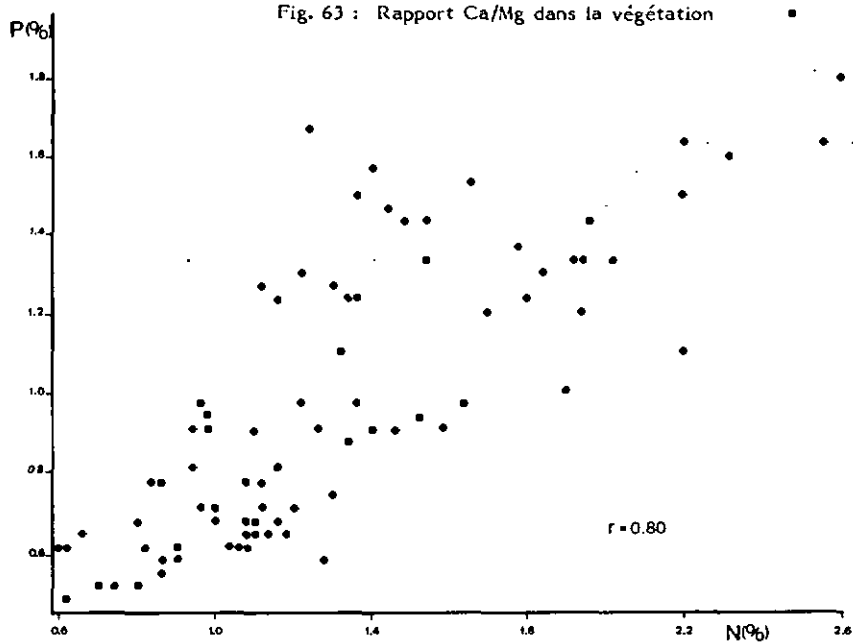


Fig. 64 : Rapport N/P dans la végétation

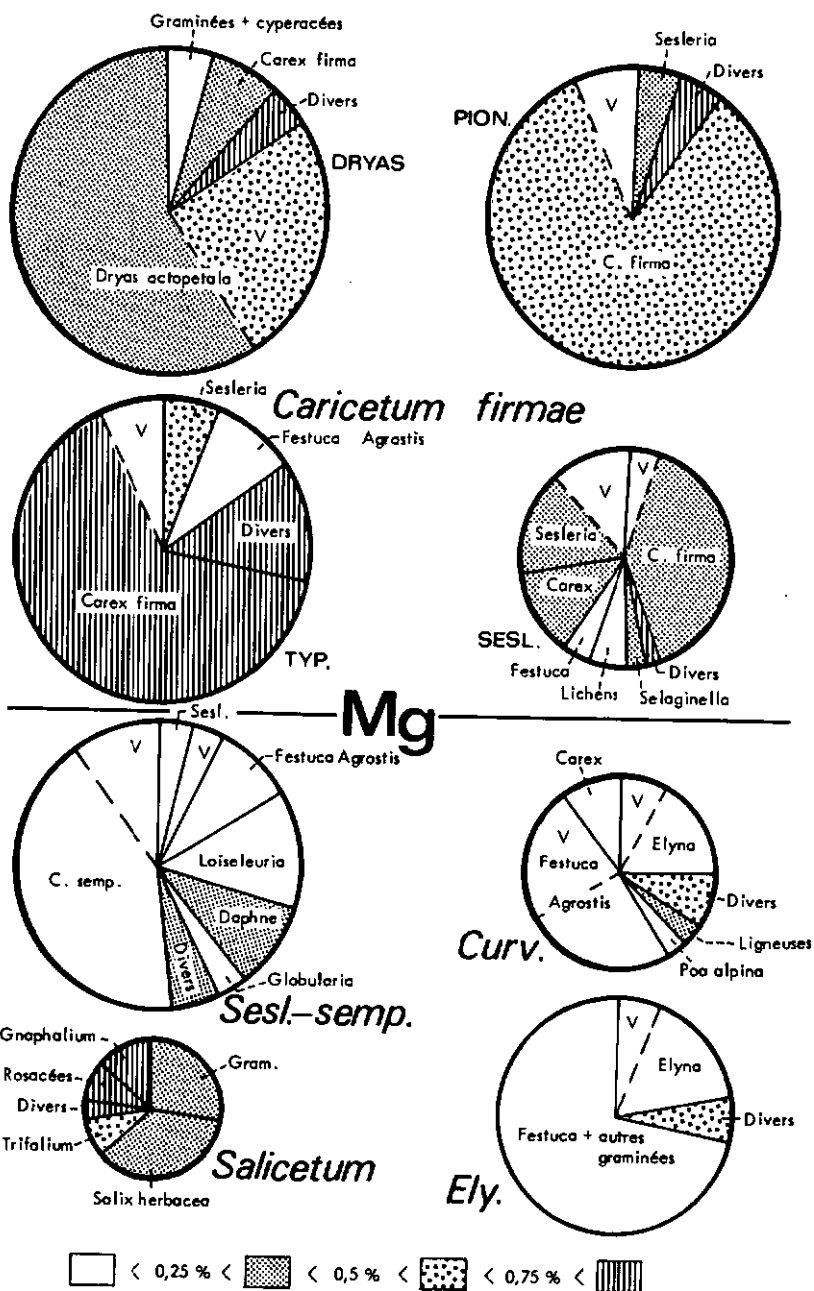


Fig. 65 : Teneur en Mg de la phytomasse

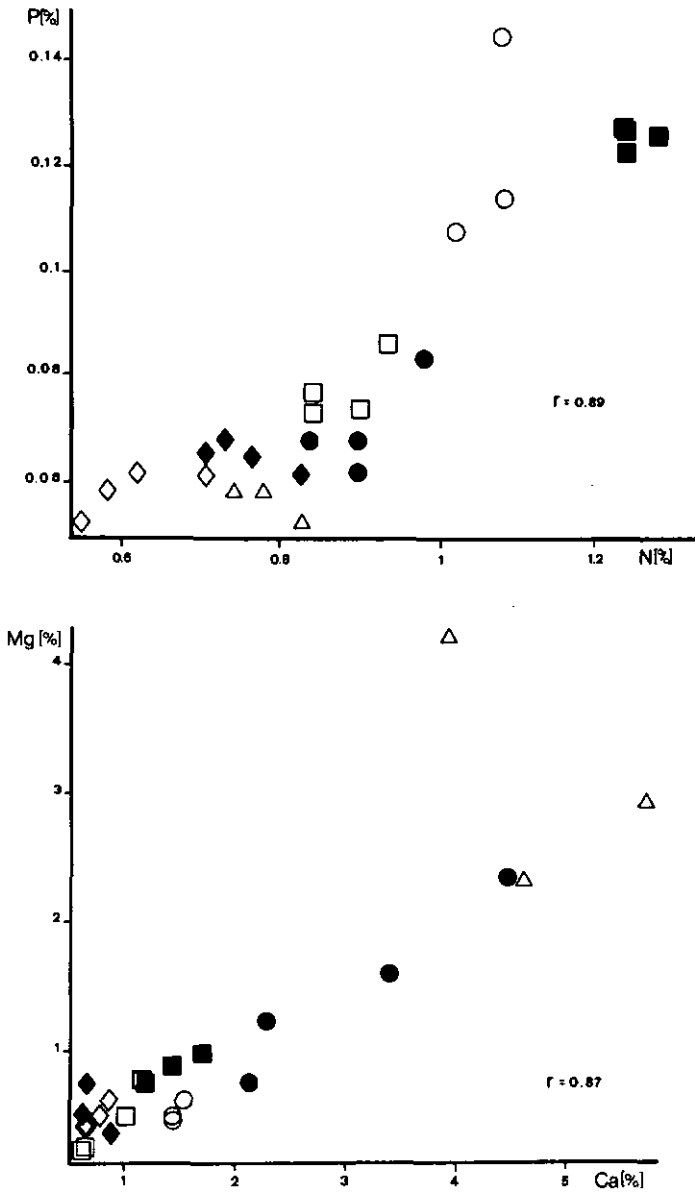


Fig. 66 : Corrélations significatives entre éléments chimiques dans les racines.
 Rapports Ca/Mg et N/P. Symboles voir Fig. 69.

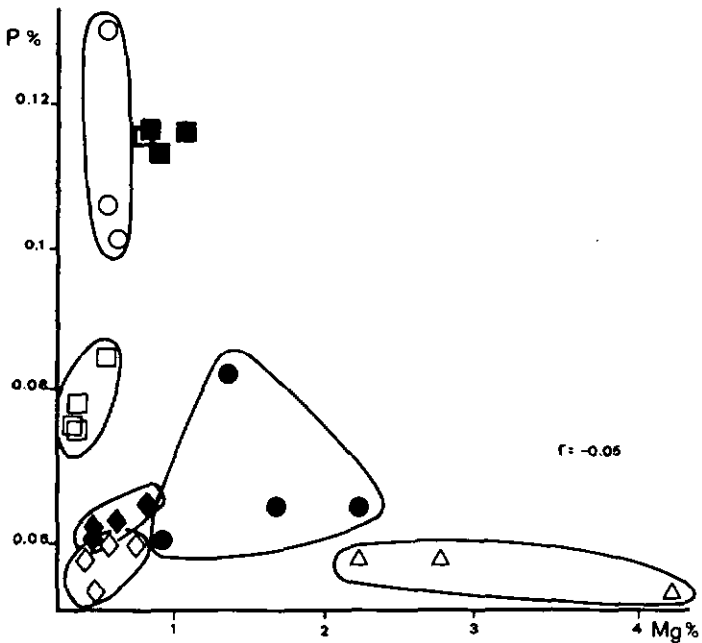
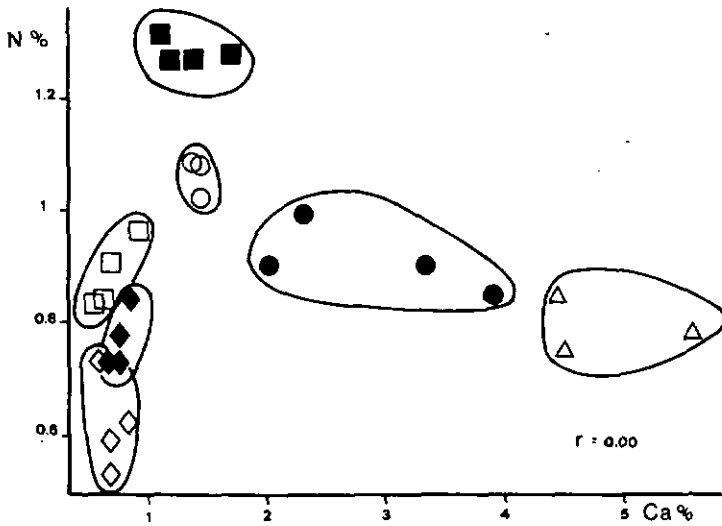


Fig. 67 : Corrélations non significatives entre éléments chimiques dans les racines.
Rapport Ca/N et Mg/P. Symboles : voir Fig. 69

C'est pourquoi, sur les cercles représentant la composition spécifique de la phytomasse, nous avons fait figurer la concentration des éléments. La répartition du magnésium est illustrée à la Fig. 65, à titre d'exemple. Cette figure donne une idée assez précise de la quantité de l'élément présent dans la phytomasse; on constate d'autant mieux les différences marquées entre la biomasse et la nécromasse ainsi que l'importance que prend celle-ci dans le calcul de la moyenne pour toute la phytomasse aérienne d'un groupement.

Le calcium et le magnésium sont répartis de manière semblable; ils sont abondants dans le Caricetum firmæ en général avec une nette diminution dans la variante à Sesleria où le sol est partiellement décarbonaté. Une seule espèce peut, dans les faciès pionniers surtout, donner le caractère à toute la phytomasse.

On remarque la valeur relativement faible en magnésium du faciès à Dryas; cependant il faut tenir compte de la grande variabilité observée chez Dryas octopetala.

La combe à neige comprend plusieurs espèces assez riches en calcium et magnésium; les sols sont toujours assez bien réalimentés en carbonates pour permettre ces valeurs élevées.

Le potassium est réparti assez inégalement; les groupements pionniers sont assez pauvres, tandis que ceux des stations à sol plus épais, Elynetum et Salicetum, en contiennent sensiblement davantage.

8.3.5. Analyses chimiques des racines (phytomasse souterraine)

La méthode d'étude de la production souterraine (1.), si elle n'a pas donné toujours les résultats attendus, a eu l'avantage de fournir des échantillons de racines prélevés en grand nombre de façon constante et triés de manière standard. Lors de chaque prélèvement, 5 carottes ont été extraites de chaque milieu; après tri et pesage, elles ont été mélangées pour obtenir un échantillon moyen. Nous avons ainsi obtenu pour chaque milieu 4 valeurs bien représentatives pour la saison 1979.

Les résultats obtenus sont présentés au Tableau 32; les analyses de l'échantillon A de la combe à neige ont été supprimées, les résultats étant aberrants dans la plupart des cas. Pour le Caricetosum mucronatae il n'y avait, au départ, que deux échantillons.

Une remarque s'impose d'entrée: si les variations de la phytomasse aérienne sont peu importantes entre les faciès, il en va tout autrement pour la phytomasse souterraine. Les racines ont toujours été traitées et notamment lavées dans les mêmes conditions, ce qui rend très peu sensible l'influence directe du sol.

Pour les éléments principaux, les corrélations significatives sont les mêmes que pour la végétation (Ca/Mg, N/P par exemple, Fig. 66). Pour les cations métalliques, les corrélations sont également proches de celles obtenues pour les éléments dans les sols (Al/Fe, etc.)

La corrélation inverse K/Ca est à mettre particulièrement en évidence; des expériences sur l'absorption racinaire (WACQUANT 1969) ont montré la complémentarité de ces deux cations.

(1.) Méthode des sachets, cf. Chapitre 6.1.

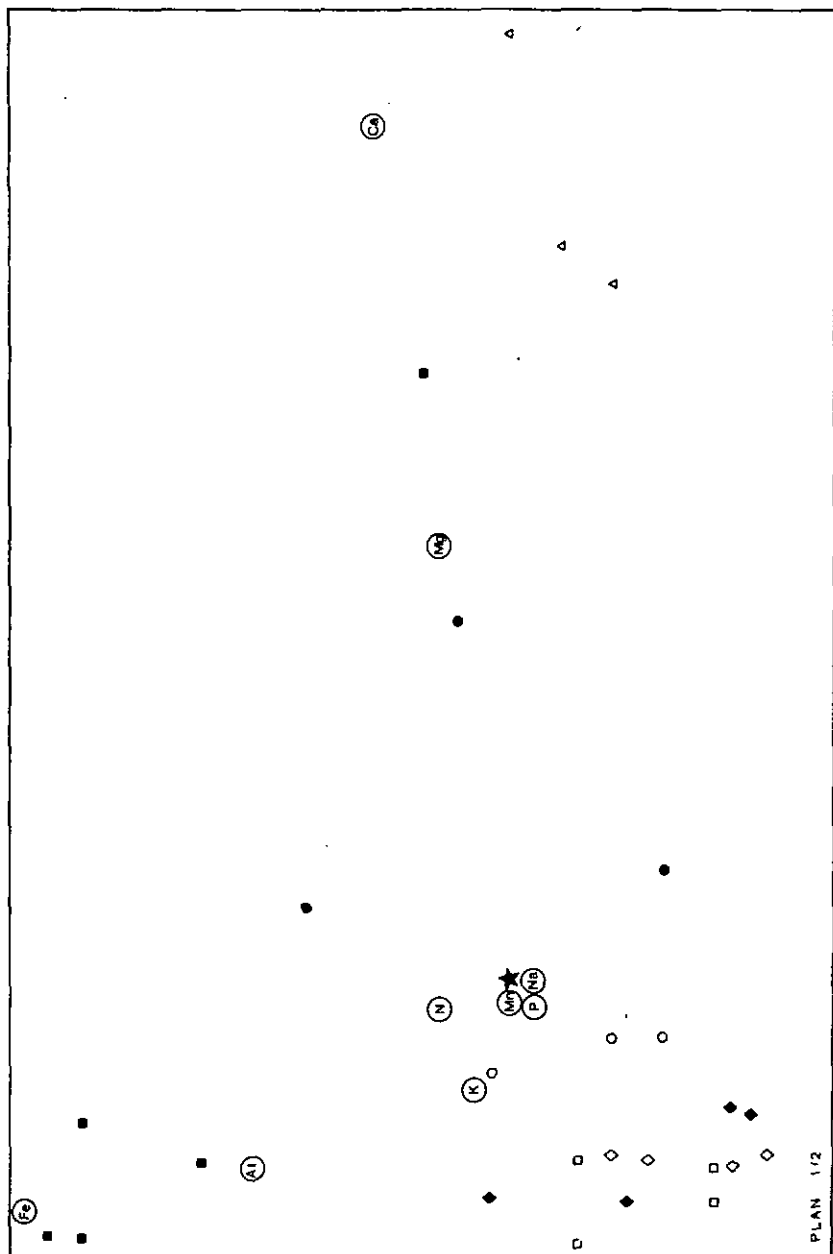


Fig. 68 : Analyse en composantes principales de la composition chimique des racines.
Plan 1/2.

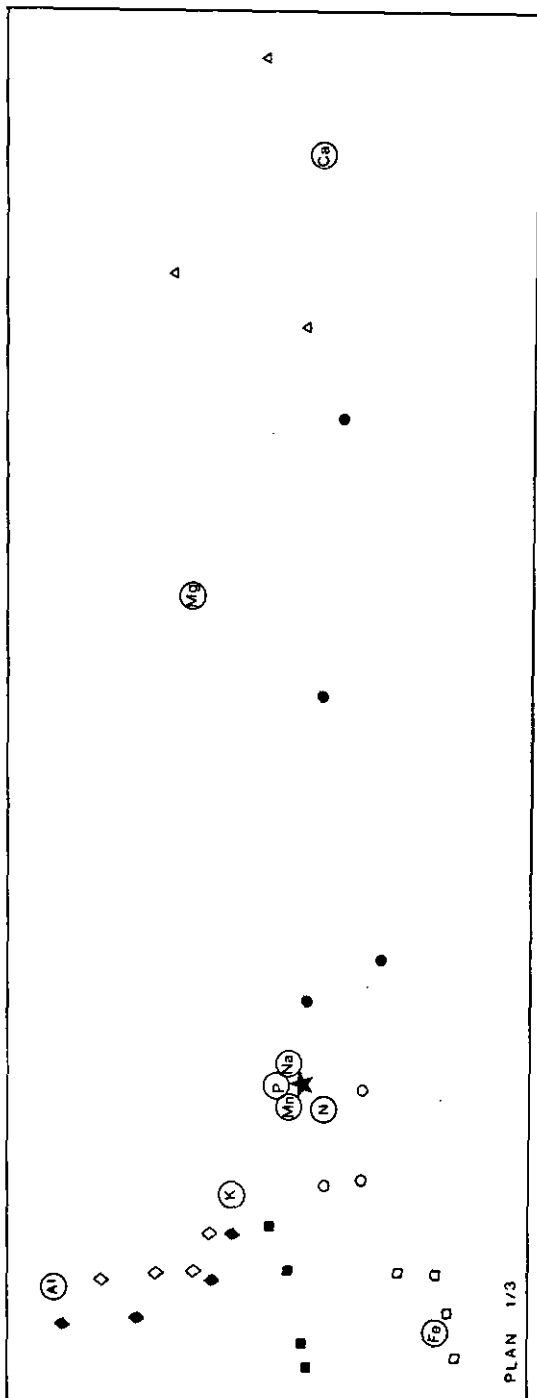


Fig- 69 : Analyse en composantes principales de la composition chimique des racines.
Plan 1/3.

- *Caricetum firmiae typicum*
- *Caricetum firmiae à Sesleria*
- *Salicetum*
- *Nardetum*
- ◇ *Seslerio-Caricetum sempervirentis*
- ◆ *Curvuletum*
- △ *Caricetosum mucronatae*

TABLEAU 32

Composition chimique des racines (% du poids sec)

	CA	HC	K	NA	AL	FC	MN	N	P
CARICETUM FIRMAE TYPICUM									
A	3.90	1.72	0.60	0.009	1.14	1.60	0.078	0.90	0.068
B	5.28	2.24	0.46	0.008	0.90	1.44	0.053	0.84	0.068
C	2.58	1.36	0.76	0.000	1.84	2.74	0.067	0.98	0.082
D	2.30	0.84	0.36	0.007	0.62	1.06	0.053	0.90	0.060
CARICETUM FIRMAE A SESLERIA									
A	1.44	0.88	0.96	0.010	2.44	3.60	0.145	1.24	0.124
U	1.80	1.06	1.08	0.010	2.80	4.04	0.191	1.24	0.128
C	1.08	0.72	1.08	0.010	2.02	4.40	0.164	1.28	0.126
D	1.18	0.78	1.12	0.011	2.88	4.56	0.168	1.24	0.128
SALICETUM HERBACEAE									
U	1.54	0.60	0.80	0.008	1.50	2.04	0.066	1.02	0.108
C	1.50	0.50	0.54	0.007	0.88	1.12	0.092	1.00	0.116
D	1.42	0.40	0.58	0.008	1.06	1.48	0.088	1.08	0.146
NARDIETUM									
A	0.58	0.30	0.66	0.008	0.38	1.42	0.066	0.90	0.074
B	0.46	0.22	0.68	0.009	0.40	1.50	0.066	0.84	0.074
C	0.40	0.28	0.88	0.009	0.64	2.30	0.104	0.84	0.078
D	0.90	0.48	0.72	0.009	0.94	1.96	0.056	0.94	0.086
SESLERIO-CARICETUM SEMIPERVIRENTIS									
A	0.74	0.70	0.94	0.008	2.26	1.10	0.034	0.62	0.060
U	0.51	0.40	0.72	0.008	1.52	0.68	0.034	0.54	0.052
C	0.60	0.50	0.92	0.008	1.96	1.02	0.044	0.70	0.062
D	0.56	0.38	0.68	0.008	1.36	0.58	0.028	0.58	0.058
CURVULETUM									
A	0.72	0.42	0.58	0.008	1.32	0.62	0.040	0.82	0.062
B	0.56	0.76	1.48	0.010	2.72	1.60	0.106	0.72	0.068
C	0.60	0.42	0.72	0.008	1.46	0.72	0.048	0.76	0.066
D	0.54	0.54	0.90	0.008	2.02	1.08	0.061	0.70	0.066
CARICETUSUM MUCRONATAE									
A	6.82	2.82	0.30	0.007	0.74	0.38	0.057	0.78	0.058
B	5.42	2.24	0.34	0.008	0.56	0.24	0.047	0.74	0.058
C	4.62	4.43	0.21	0.008	0.62	0.48	0.058	0.82	0.052

Dans les cas où la corrélation est très peu significative, nous avons été surpris, en examinant les graphes, de trouver pour plusieurs éléments des points groupés, correspondant aux valeurs provenant des différents milieux. Nous avons alors établi les graphes de corrélation avec, pour chaque point, le symbole du faciès. Des valeurs paraissent totalement indépendantes comme N et Ca ont des rapports constants selon le milieu de provenance (Fig. 67). Le cas est exactement semblable pour Mg et P, et ces résultats peuvent être multipliés sans pour autant en faciliter l'interprétation. C'est pourquoi nous avons soumis les données complètes à une analyse en composantes principales permettant de situer les positions relatives de tous les éléments. Les projections les plus significatives (axes 1/2 et 1/3) sont représentés (Fig. 68 et 69). Les pourcentages d'information obtenus pour les trois premiers axes sont élevés et permettent d'interpréter les résultats avec confiance.

L'axe 1, qui représente la teneur en Ca et Mg, permet de différencier les deux groupements à sol très superficiel, Caricetum firmae pionnier et caricetosum mucronatae. Les axes 2 et 3 permettent eux de séparer tous les autres groupements en fonction de leur teneur en Fe et Al surtout. On constate que le groupe N, P et K a beaucoup moins d'importance pour la phytomasse souterraine que pour la phytomasse aérienne. On voit par ces résultats que les racines ont des comportements qui varient nettement d'un milieu à l'autre vis-à-vis des facteurs chimiques et que les résultats sont constants au sein d'un groupement.

Les groupements pionniers sur dolomie semblent tolérer des concentrations élevées en Ca et Mg. Par contre, dans les autres groupements, il est très difficile de mettre en relation la composition chimique des racines globales avec les paramètres du sol.

8.4. Résumé des principaux résultats

Les espèces présentent généralement des résultats constants, quel que soit le milieu où elles croissent. Le nombre d'espèces présentes dans plusieurs milieux différents est cependant limité.

Malgré le déséquilibre entre les éléments chimiques dans le milieu, les parties vivantes (organes jeunes) n'ont jamais montré de carences nettes ni de fortes accumulations. Par contre, les tissus âgés (par exemple les troncs de Dryas octopetala) et morts présentent parfois des concentrations élevées, en Ca et Mg avant tout. Ces mêmes organes sont marquées par une forte baisse en N, P et K.

LEMEE (1978) signale qu'une forte présence de Mg dans les sols peut conduire à des accumulations toxiques pour la végétation. Malgré le rapport Ca/Mg échangeables particulièrement bas dans les sols considérés (cf. 7.2.), nous n'avons jamais constaté de telles accumulations. Il est clair que les plantes de ces milieux sont bien adaptées aux conditions chimiques et climatiques; celles qui pourraient souffrir d'un excès de Mg n'ont jamais pu s'y développer. Les fortes concentrations fréquemment observées dans la nécromasse et les organes âgés permettent de penser qu'il y a malgré tout une lente accumulation au cours des ans.

Les racines, quant à elles, présentent des compositions chimiques beaucoup plus variables selon leur provenance; on y observe des teneurs souvent plus élevées que dans les parties aériennes. Il est probable qu'elles jouent un rôle de filtre et retiennent les éléments en excès.

La composition chimique moyenne des racines par milieu est très constante; il y a par contre de grandes variations d'un milieu à l'autre. Les rapports entre ions dans les racines sont souvent caractéristiques des milieux.

8.5. Répartition des éléments majeurs dans l'écosystème

Dans le but de mieux visualiser la répartition des éléments nutritifs dans l'écosystème, nous avons calculé les quantités présentes à chaque niveau par rapport à la surface. Pour la végétation, les valeurs sont calculées à partir des mesures de phytomasse et des analyses chimiques (Tab. 33). Pour les sols, nous avons considéré une épaisseur de 10 cm, ce qui correspond à la zone d'enracinement principale; les densités apparentes mesurées nous ont permis de rétablir les valeurs en rapport poids/volume et poids/surface, à partir des données obtenues précédemment en % du poids sec.

Les calculs ont été faits pour deux faciès du Caricetum firmæ, là où nous possédions le plus de mesures et où les résultats étaient suffisamment constants : faciès pionnier, à petites touffes de Carex, et faciès à Sesleria. Les résultats sont présentés à la Fig. 70.

Pour le faciès pionnier, une épaisseur de 10 cm correspond à la couche très organique de surface et partiellement à l'horizon très riche en squelette; la densité apparente est d'environ 0,85. Pour le faciès à Sesslerie, la même épaisseur correspond à des horizons sans squelette, presque complètement décarbonatés. La densité est d'environ 0,5.

TABLEAU 33

Composition chimique de la végétation. Valeur moyenne pour la phytomasse en pour-cent et en poids par unité de surface dans le Caricetum firmæ.

Élément	Pionnier		Sesleria	
	%	g/m ²	%	g/m ²
Calcium	1,0	11,21	0,75	6,37
Magnesium	0,81	8,94	0,31	2,67
Potassium	0,31	3,43	0,53	4,48
Azote	1,0	11,2	1,13	9,6
Phosphore	0,18	2,0	0,12	1,04

On constate immédiatement, que dans les deux cas, les quantités de Ca et de Mg échangeables sont très différentes; les quantités totales de ces deux éléments sont de toute façon très largement suffisantes pour couvrir les besoins; les organismes vivants souffriront donc plutôt d'un excès que d'un manque. Il est intéressant de constater dans le faciès à Sesleria la différence de répartition du Ca et du Mg dans la phytomasse; le Ca est peu représenté dans les racines, mais abondant dans les organes morts. Le Mg est lui très abondant dans les racines; celles-ci semblent donc jouer un rôle de filtre en accumulant le Mg retenu.

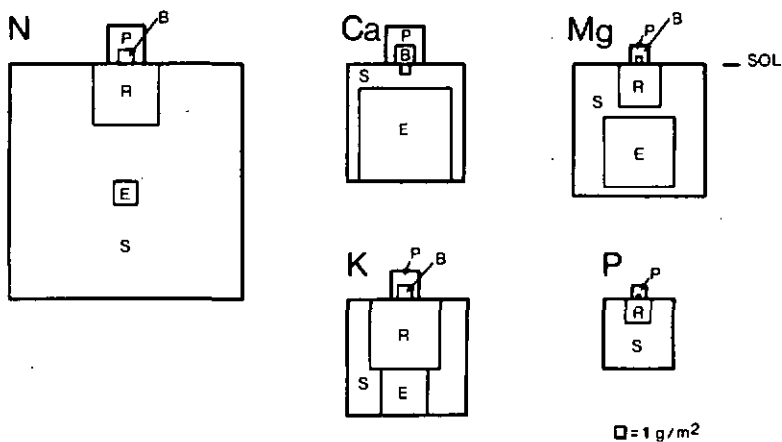
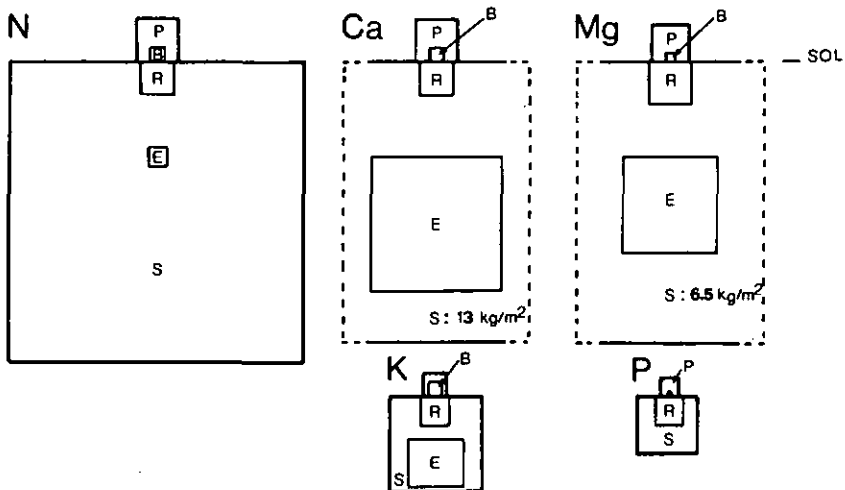


Fig. 70 : Répartition de 5 éléments chimiques dans 2 faciès du *Caricetum firmae*. La surface des carrés est proportionnelle aux quantités en g/m², sauf pour deux valeurs trop élevées (en pointillé).

P : Phytomasse aérienne B : Biomasse aérienne
S : Total dans le sol F : Fraction échangeable

Pour les trois autres éléments, N, K, et P, les quantités présentes sous la forme échangeable sont faibles; elles sont toujours inférieures à celles de la phytomasse. Pour N et P il existe dans le sol des ressources suffisantes; le facteur limitant est la mise à disposition sous forme assimilable et la conservation de cette forme, facilement lessivable. Nous avons montré que la minéralisation se faisait mais était entravée par les conditions climatiques; nous avons vu également que le lessivage était relativement faible, une grande partie des précipitations étant retenue dans le sol. On peut donc penser que les plantes utilisent très rapidement les nitrates, ammonium et phosphates résultants de la minéralisation.

Pour le potassium nous voyons que les réserves sont réduites; la part contenue dans la phytomasse est proche de la moitié du total. La part échangeable est moyenne à faible; on peut donc penser que le potassium peut jouer un rôle comme facteur limitant pour la végétation. Cependant nous n'avons pas constaté de carence notable dans les espèces présentes.

Il ressort que les espèces susceptibles de croître dans ces milieux doivent être adaptées non seulement aux conditions climatiques sévères, mais également aux caractéristiques chimiques du sol; le déséquilibre entre les cations est particulièrement grand dans les sols très superficiels; les plantes pionnières devront s'en accommoder, ce qui explique leur nombre limité malgré l'ouverture du milieu. Par contre, lorsque le sol se développe, les conditions deviennent plus "normales", en particulier près de la surface; les espèces qui ne supportent pas l'exès de Ca ou de Mg par exemple peuvent s'installer; un enracinement plus ou moins profond permet en quelque sorte une adaptation au milieu.

9. CONCLUSIONS

Au fur et à mesure de l'avancement du travail nous avons été frappé par deux aspects essentiels du développement des pelouses alpines. D'une part le milieu qui paraît relativement simple de loin, du fait de son isolement et des influences étrangères limitées, s'est avéré beaucoup plus riche et complexe que prévu. D'autre part les pelouses, qui semblent souvent être en pleine phase d'expansion, se sont montrées d'une stabilité très grande. A partir de ces deux constatations très générales, la question de l'évolution d'un tel milieu est devenue le centre de nos préoccupations.

En 1926 déjà BRAUN-BLANQUET et JENNY ont étudié attentivement la juxtaposition de plusieurs types de pelouses sur l'arête de Murtèr (cf. Fig. 4, p. 12). De ces travaux est issue la description devenue classique, du passage dans le temps: Caricetum firmæ - Elynetum - Caricetum curvulae, avec, en parallèle, une baisse du pH du sol suite à sa décarbonatation et à l'accumulation d'humus acide.

Cette théorie est bien séduisante et elle a été reprise par de nombreux auteurs à titre d'exemples; dans certains cas, des travaux de terrain sont venus confirmer cette optique des choses (p. ex. AUBERT et al., 1965). Mais plus nombreux sans doute sont les auteurs qui ont apporté des restrictions quant à la portée d'une telle succession. En 1931 déjà, WLODECK et al., sur la base d'observations faites dans les Tatras, ont limité la portée de ce schéma. En 1953 ELLENBERG a, lui, posé directement la question: "Führt die alpine Vegetations - und Bodenentwicklung auch auf reinen Karbonatgesteinen zum Krummseggenrase (Caricetum curvulae) ? "

CARICETUM FIRMAE

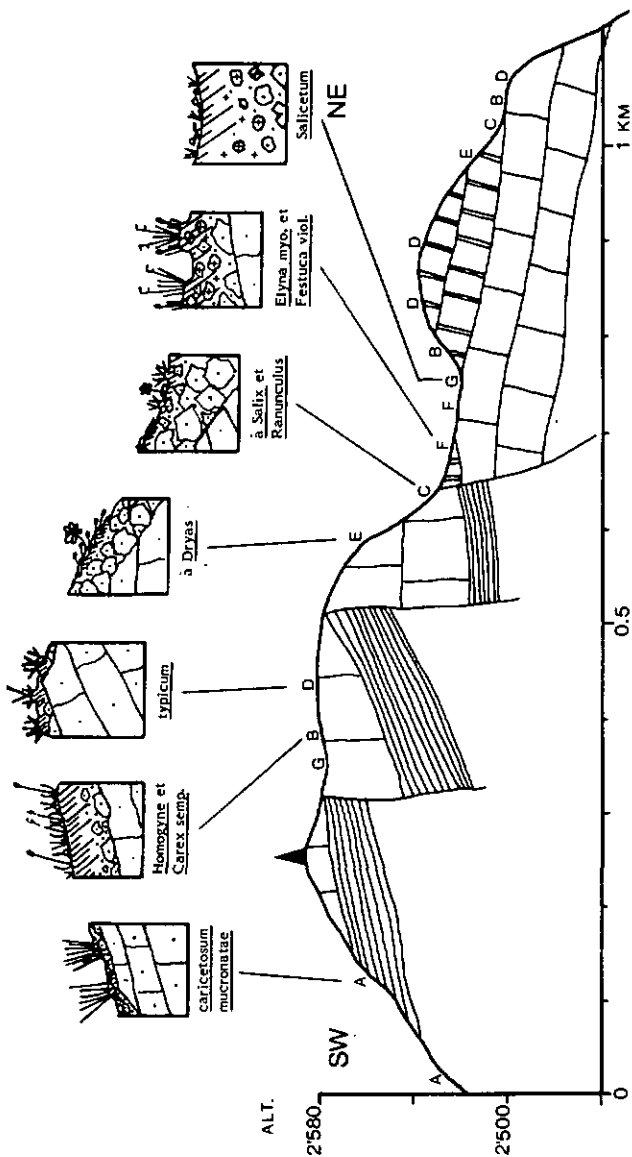


Fig. 71 : Profil de la partie culminale du Munt la Schera et localisation des groupements végétaux étudiés.

 Ober-Anis (Dolomite)
  Arlbergdolomit
  Oberladinische Grenz dolomit

Il démontre dans cette communication que les associations à Carex curvula rencontrées sur substrat carbonaté avaient toujours pu se développer grâce à un apport de matériel siliceux provenant soit des impuretés de la roche, soit des régions avoisinantes. En conclusion il suggérait de retourner examiner de plus près le site de Murter.

Les études phytosociologiques, et plus particulièrement l'utilisation de l'analyse factorielle des correspondances, ont montré la complexité des interactions entre les facteurs écologiques. Les milieux étudiés ne peuvent que très difficilement être représentés le long d'un axe; ils s'organisent entre eux dans un plan, ou même dans l'espace. Dès lors il devient difficile de schématiser le passage d'un groupement pionnier sur roche carbonatée à une association acidophile avec tous les autres types de pelouses comme intermédiaires sous la seule influence du facteur temps. Nous avons montré par exemple que les relevés faits dans le Caricetum firmae de Murter ne s'intégraient pas à ceux du Munt la Schera. C'est la géologie qui nous a fourni l'explication de cette différence; le type d'érosion, et par conséquent la géomorphologie de la zone calcaire réthien de Murter, ne sont pas les mêmes que ceux de la dolomie; en particulier l'accumulation de matériel fin est favorisée aux dépens des formations de blocailles. ZOLLER (C.S.P.N., 1966) avait déjà signalé cette particularité et le développement exceptionnel pour le Parc de l'association à Festuca violacea et Trifolium Thalii (cf. CAMPBELL et TREPP, 1968). Il apparaît donc que le cas de Murter est le résultat d'une combinaison de facteurs qu'on ne retrouve guère ailleurs. Des auteurs comme WAGNER (1965) ont par ailleurs montré qu'il fallait se méfier lors de l'interprétation de groupements différents mais très proches géographiquement.

Au cours de nos visites du Parc national, nous avons trouvé à l'occasion côte à côte, les groupements végétaux tels qu'ils sont décrits par BRAUN-BLANQUET. Cependant il faut faire quelques remarques: avec l'avancement des recherches on s'est rendu compte de l'extrême lenteur des phénomènes d'évolution en altitude. Nous n'avons d'autre part jamais observé, et de loin, la série complète en un même lieu géographique. Enfin il n'est pas absolument certain que les phénomènes de succession soient à l'heure actuelle les mêmes que ceux qui ont, au cours de plusieurs millénaires, engendré la végétation que nous connaissons. Lorsque l'on s'intéresse à l'évolution des pelouses alpines, il devient ainsi nécessaire de traiter la question sous trois aspects: l'évolution passée, présente et à venir.

Evolution passée

Au cours de ce travail nous avons à plusieurs reprises insisté sur les observations démontrant la lenteur de toute modification naturelle du milieu; par conséquent il faut envisager une évolution portant sur des centaines ou même des milliers d'années pour expliquer l'état actuel. Il n'est donc pas question de pouvoir travailler à l'aide de documents anciens, les premiers qui soient vraiment utilisables n'ayant guère plus de 50 ans.

Sur la base des observations faites au cours des quatre années d'étude, nous pouvons poser les quelques points suivants: il est clair que l'évolution des sols dans le secteur étudié va dans le sens d'une décarbonatation des horizons superficiels par dissolution des carbonates et accumulation d'humus acide. Cependant, dans la zone acide du Munt la Schera, tous les sols observés contenaient une part importante de carbonates, aussi en surface. Même dans les combes les plus prononcées, nous avons rencontré des sols neutres ou faiblement acides, malgré la présence d'une épaisse couche d'argiles de

décarbonatation et de fragments de roche siliceux. La végétation, mélange d'espèces calciphiles et acidophiles, traduit bien l'hétérogénéité du sol.

L'analyse des relevés de végétation a montré que le complexe Elynetum - Caricetum curvulae - Salicetum herbaceae du Munt la Schera était nettement distinct des groupements Caricetum curvulae et Salicetum herbaceae de la région de l'Umbrail, éloignée pourtant de quelques kilomètres seulement. À l'Umbrail la roche en place est totalement siliceuse et permet le développement de podzols alpins très acides.

L'établissement d'un sol entièrement décarbonaté sur la dolomie n'aurait été possible que sous un climat plus humide et plus chaud, permettant un lessivage plus fort et une productivité plus importante. Or, un tel climat correspond à une végétation de type forestier qui peut, en situation favorable, permettre le développement d'un début de podzol; la température régnant à l'étage alpin et le climat général de la Basse-Engadine ne permettent pas une telle évolution, même théoriquement. Le sol le plus acide que nous avons étudié est celui du Nardetum de l'Alp la Schera; il fait partie du domaine forestier et profite en outre de l'affleurement d'une couche de Verrucano imperméable et de la présence d'un important matériel siliceux.

Le complexe sol-végétation, même dans les faciès les plus ouverts, s'est révélé d'un âge respectable. Il faut donc tenir compte de l'action du vent qui au cours des siècles a pu transporter des quantités importantes de particules fines susceptibles d'intervenir dans la pédogénèse. Les mesures sont très difficiles à faire mais les dépôts sur la neige ou dans les pièges permettent de se faire une idée de l'importance de tels phénomènes. Cependant, les sols faits de matériel fin sont assez sensibles au gel et à l'érosion; ils semblent être renouvelés périodiquement avant que des horizons nettement acides ne puissent se développer.

Des observations parallèles dans d'autres régions ont permis d'affirmer que l'évolution naturelle sur roche carbonatée n'arrivait jamais à l'établissement d'un Caricetum curvulae, que ce soit dans les Alpes françaises (GENSAC, 1977) ou dans les Alpes centrales (ELLENBERG, 1953), pour ne citer que 2 exemples. Ce dernier auteur propose donc, en suivant WAGNER (1958), de considérer séparément la végétation des sols sur roches carbonatées de celle des substrats non carbonatés (ELLENBERG, 1978).

Evolution actuelle

Au premier coup d'oeil, la végétation d'une région comme le Munt la Schera paraît être typique d'un milieu dynamique, en pleine évolution. Or, de plus en plus, le caractère âgé, tant de la végétation que des sols ou de la faune s'est révélé être une des caractéristiques importantes. Les mesures de croissance d'espèces isolées (Dryas octopetala, Carex firma), de productivité ou de vitesse de dégradation de la litière ont montré que ce type d'écosystème était à la limite inférieure de ce que l'on peut trouver dans le monde (REHDER 1976 b); or nos valeurs sont encore légèrement inférieures à celles de cet auteur.

Dès lors peut-on qualifier le Caricetum firmae d'association pionnière, comme cela a été souvent le cas ? Si l'on donne à ce terme le sens d'un groupement qui s'installe le premier en un endroit, suite à sa libération par les glaciers ou au renouvellement de la couverture végétale après un accident, le Caricetum firmae est une association pionnière jusqu'à des altitudes supérieures à 2600 m.

Par contre, si l'on sous-entend que cette végétation doit ouvrir la voie à l'établissement d'un tapis continu, d'un sol développé, bref d'une pelouse fermée, on ne peut plus considérer le Caricetum firmæ à 2500 m comme pionnier.

La notion de climax à l'étage alpin est fort délicate à cerner avec précision et son utilisation a déjà fait couler beaucoup d'encre. Si l'on considère un laps de temps d'une centaine d'années comme ordre de grandeur pour l'établissement d'une végétation climacique, on est forcé d'admettre que le Caricetum firmæ constitue le climax d'une frange altitudinale de l'étage alpin, entre 2300 et 2600 m environ, sur roche carbonatée. Les nombreux auteurs qui, à la suite de BRAUN-BLANQUET et JENNY (1926), ont considéré que le climax de l'étage alpin était le Caricetum curvulæ, quel que soit le substrat, sont contraints de considérer une durée de plusieurs milliers d'années pour y arriver. Or, il est maintenant démontré, tant par des botanistes (WELTEN, 1958, ZOLLER, 1967) que par les géomorphologues et glaciologues (par ex. ROETHLISBERGER et SCHNEEBELL, 1976), que d'importants changements de climats ont eu lieu à de nombreuses reprises depuis les dernières glaciations. Du tableau comparatif dressé par AUBERT (1980), il ressort qu'au cours du dernier millénaire seulement, le climat des Alpes a connu 2 à 3 alternances de périodes chaudes et froides, ayant entraîné des variations importantes de l'état des glaciers et ayant fortement influencé la végétation.

Sur la base de nos mesures et observations, nous pouvons dire que la végétation étudiée est d'une part très vieille, et d'autre part extrêmement stable. Sous les conditions climatiques actuelles, il n'est pas possible d'observer, même en 50 ans, des changements significatifs. Nous préférons donc éviter au maximum l'utilisation du terme pionnier qui sous-entend en général une tendance à l'augmentation de la couverture végétale.

Les mesures de composition chimique des végétaux ont montré une bonne adaptation aux conditions locales. L'examen des formes biologiques et des modes de reproduction ont mis en évidence l'importance de la reproduction végétative. Malgré une concurrence réduite, aucune espèce ne montre un développement rapide et une forte extension; un tel type de croissance ne permet pas la formation simultanée d'une couverture végétale complète d'un sol épais.

Les résultats des mesures portant sur la production primaire ont pu être confrontés aux premières conclusions des études faunistiques. Deux points essentiels sont à mettre en évidence: malgré une faible productivité primaire, le milieu est remarquablement riche en faune, en arthropodes surtout; l'analyse des spectres faunistiques révèle, elle, une abondance étonnante de prédateurs par opposition à une relative pauvreté en consommateurs primaires. On doit donc constater que ces résultats confirment les nôtres, tant sur la vieillesse du milieu que sur l'état d'équilibre précaire qui y règne. Les insectes carnassiers qui vivent là-haut ne trouvent pas toute leur nourriture sur place; ils vivent aux dépens des insectes venus d'ailleurs, emportés par le vent ou venant s'échouer près des sommets. Le parallèle avec la nécessité d'apports éoliens pour le développement des sols est frappant. Les études pédologiques détaillées permettent également de confirmer la vieillesse des sols (FRIES, en préparation).

Tous ces résultats nous ont poussé à envisager l'hypothèse d'une diminution actuelle de la couverture végétale et du sol. Des études faites dans les Pyrénées (SERVE 1972) ont

démontré que les pelouses écorchées des hauts étages ne constituaient pas le début d'une couverture végétale complète mais les restes d'une végétation plus étendue. Au Maroc, des observations sur les forêts d'altitude ont montré l'absence de régénération, sans que les chèvres et les moutons n'en soient les seuls responsables. Dans les deux cas, l'assèchement général de la région méditerranéenne en est la cause.

Dans les Alpes, aucune étude n'a encore démontré à l'heure actuelle une diminution nette de la couverture végétale en conditions naturelles. Nous ne pouvons pour notre part qu'émettre cette hypothèse; en tout état de cause, le milieu que nous avons étudié est dans un état d'équilibre précaire, et une très faible modification des conditions climatiques pourrait suffire à le faire évoluer vers une augmentation ou une diminution de la végétation. PACHERNEGG (1973) parle d'un "dynamischen Gleichgewicht zwischen Neubildung und Zerstörung des Rasendecke".

Evolution future

Il faut ici distinguer l'évolution naturelle à long terme et le retour à des conditions normales d'un milieu dégradé naturellement ou artificiellement. L'évolution naturelle est impossible à prévoir, car elle dépend avant tout du climat; on peut cependant estimer que, sans changement du climat, l'état actuel ne devrait subir que très peu de modifications sous réserve d'influences extérieures.

Il est plus intéressant, à l'aide des données rassemblées, d'envisager quelles peuvent être les facultés de régénération des pelouses alpines laissées à elles-mêmes soit à la suite de destruction, soit de modifications profondes.

Nous avons vu que l'équilibre actuel est précaire et que le milieu vit, du moins partiellement, aux dépens d'apports extérieurs. Par conséquent ses facultés de régénérations sont très réduites. Une végétation qui s'est formée en quelques siècles ne pourra se refaire que très difficilement, d'autant plus si l'on admet que la situation actuelle est le résultat de croissance en conditions plus favorables que celles que nous connaissons actuellement.

Les surfaces détruites il y a une trentaine d'années au-dessus d'I Fuorn, et actuellement totalement dépourvues de végétation, sont là pour montrer les difficultés de régénération. De même le travail de STUSSI (1970) à l'Alp la Schera a montré combien les modifications de la végétation et du sol à la suite du pâturage étaient encore visibles après une cinquantaine d'années. Les phénomènes biologiques qui permettent le rétablissement du sol sont très ralentis à l'étage subalpin; par conséquent les difficultés rencontrées par la végétation à l'étage alpin vont encore être multipliées.

Un autre aspect à considérer est le déséquilibre mis en évidence dans les chaînes alimentaires et le peu de ressources offertes par le *Caricetum firmæ*. Une partie de la nourriture vient de l'extérieur, c'est-à-dire de milieux plus favorables au développement des insectes, à une altitude inférieure. Si ces milieux subissent des modifications perturbant les cycles biologiques, une partie de la source de nourriture pourrait tarir; dans un milieu très sensible, en équilibre précaire, les conséquences pourraient en être graves à moyen termes. On considère que les répercussions de modifications d'un milieu se font en général sentir du haut vers le bas (érosion par ex.); or nous voyons dans ce cas que l'inverse est aussi possible et que les écosystèmes culmineaux pourraient souffrir d'une modification subie par les vallées avoisinantes.

REMERCIEMENTS

C'est pour nous un très agréable devoir d'exprimer ici notre gratitude aux personnes et institutions qui nous ont prodigué aide et conseils tout au long de ce travail.

M. le professeur J.-L. Richard a bien voulu accepter la fonction de directeur de thèse; les professeurs C. Favarger (Neuchâtel), H. Zoller (Bâle) et A. Gigon (Zürich) nous ont fait l'honneur de juger cette thèse. Nous leur exprimons notre profonde reconnaissance.

Le projet de recherche multidisciplinaire au Parc national suisse a été rendu possible grâce aux efforts soutenus de nombreuses personnes:

- M. le professeur W. Matthey, président de la Commission scientifique du Parc national, directeur du projet; il a su assurer les liens entre les membres du groupe et a suivi notre travail avec beaucoup d'attention.
- M. le professeur A. Aeschlimann, ancien président de la Commission du Parc.
- M. M. de Coulon, directeur de l'Inspectorat fédéral des forêts et président de la Commission fédérale du Parc.
- Le Dr. R. Schoelth, directeur du Parc national.

Tous les membres de l'équipe ont permis, par leur collaboration efficace et amicale, le bon déroulement du travail dans une ambiance très chaleureuse. Ce sont MM. M. Dethier, M. Fries, Ch. Lienhard, N. Rohrer et T. Schiess.

Les surveillants du Parc nous ont aidé et conseillé, en particulier M. G. Hummel lors de nos visites en hiver.

Nous tenons à remercier très sincèrement plusieurs spécialistes qui nous ont donné de précieux conseils et ont mis à notre disposition leurs appareils: Mme J. Moret, de l'Institut de Mathématique de Neuchâtel et M. le professeur A. Strohmeier, du Groupe de recherche en méthodes quantitatives, pour le travail d'analyse à l'ordinateur; M. le professeur B. Kübler et M. P. Fauquel, de l'Institut de Géologie de Neuchâtel, pour les analyses chimiques et granulométriques; M. le professeur M. Pochon et M. J.-P. Dubois, du Laboratoire de Pédologie de l'EPFL à Ecublens, pour quelques analyses particulièrement délicates. Mme Dr. B. Klug-Pümpel, de Vienne, pour les techniques de mesure de la production végétale. M. le professeur A. Cernusca, d'Innsbruck, nous a invité à suivre le travail de son équipe sur le terrain à Bad Gastein et nous a donné de judicieux conseils.

Nous voudrions mentionner avec reconnaissance les chercheurs et amis qui nous ont aidé ou initié à certaines techniques. Ce sont Mmes P. Geissler et N. Doneux, MM. C. Auroi, E. Beuret, J.-D. Gallandat, J. Schlegel, P.-A. Fürst et P. Vermot, ainsi que les collaborateurs de l'Institut de Botanique.

Nous aimerions remercier tout particulièrement notre ami J.-M. Gobat, assistant au Laboratoire d'écologie végétale; en de nombreuses occasions, nos recherches ont nécessité un travail en commun et son excellente collaboration nous fut des plus précieuses.

Une mention spéciale va à mon épouse qui a accepté de vivre un "mariage à mi-temps" durant les 4 années de ce travail et qui a permis de le terminer dans les meilleures conditions.

BIBLIOGRAPHIE

- AICHINGER E. (1933) - Vegetationskunde der Karawanken.- Pflanzensoziologie 2, Gustav Fischer, Jena.
- ALBRECHT J. (1969) - Soziologische und Oekologische Untersuchungen alpiner Rasengesellschaften, insbesondere an Standorten auf Kalk-Silikat-Gesteinen. - Diss. Bot. 5, J. Cramer, Lehre.
- ALEXANDER M. (1977) - Introduction to soil microbiology. - John Wiley and Sons, New York.
- ALLEN S. E. (1974) - Chemical analysis of ecological material. - Blackwell scientific publications, Oxford.
- ANNALEN der Schweizerischen Meteorologischen Anstalt.
- AUBERT D. (1980) - Les stades de retrait des glaciers du Haut-Valais. - Bull. Murithienne 97: 101-169.
- AUBERT G., BOREL L., LAVAGNE A. & MOUTTE P. (1965) - Elaboration d'une carte à moyenne échelle à partir de relevés exécutés à grande échelle. - Doc. Carte Vég. Alpes, Grenoble, 3: 61-86.
- BAER J.G., NADIG A., BRUNNER H., UTTINGER H. & WALSER E. (1968) - Oekologische Untersuchungen in Unterengadin. - Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks 12.
- BARBERO M. & CHARPIN A. (1970) - Sur la présence dans les Alpes ligures de groupements relictuels à Carex firma et Carex mucronata. - Fragm. Florist. Geobot., Ann XVI, pars I.
- BENZECRI J.P. (1970) - L'analyse des données. - Dunod, Paris.
- BERTHET P. (1959) - La mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose. - Végétatio 9: 197-207.
- BIANCO J. (1972) - Contribution à l'étude de la germination des semences de plantes de montagnes. Etude de quelques cas particuliers: Loiseleuria procumbens (L.) Devs., Rhododendron ferrugineum L., Rumex alpinus L. et Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb. - Thèse, Nice.
- BIERI M., DELUCCHI V. & LIENHARD C. (1978) - Beschreibung von zwei Sonden zur standardisierten Entnahme von Bodenproben für Untersuchungen an Mikroarthropoden. - Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 51: 327-330.
- BLANKENHORN H.J., BUCHLI C., VOSER P. & BERGER C. (1979) - Bericht zum Hirschproblem im Engadin und im Müstertal. - Proget d'ecologia.
- BLISS L.C. (1971) - Arctic and alpine plant life cycle. - Ann. Rec. Ecol. Syst. 2: 405-438.
- BOEHM W. ed. (1979) - Methods of Studying Root Systems. - Ecological Studies 33, Springer Verlag.
- BONNEAU M. & SOUCHIER B. (1979) - Pédologie 2. Constituants et propriétés du sol, Masson, Paris.

- BOTTNER P. (1972) - Evolution des sols en milieu carbonaté. - Mémoires Sciences géologiques 37, Strasbourg.
- BRAUN-BLANQUET J. (1948-1950) - Uebersicht der Pflanzengesellschaften Rhätens. *Végétatio* 1 et 2.
- BRAUN-BLANQUET J. (1958) - Ueber die obersten Grenzen pflanzlichen Lebens im Gipfelbereich des Schweizerischen Nationalparks. - *Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks* 39.
- BRAUN-BLANQUET J. (1964) - Pflanzensoziologie. - Springer Verlag, Vienne, 3ème éd.
- BRAUN-BLANQUET J. (1969) - Die Pflanzengesellschaften der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung, 1. Teil, Chur.
- BRAUN-BLANQUET J. & JENNY H. (1926) - Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). - *Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges.* 63: 183-349.
- BRAUN-BLANQUET J., PALLMANN H. & BACH R. (1954) - Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio-Piceetalia*). - *Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks* 4.
- BUHLER S. & R. (1979) - P-stat 78, User's Manuel. - Princeton.
- CAMPELL E. & TREPP W. (1968) - Vegetationskarte des Schweizerischen Nationalparks. - *Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks* 58.
- CERNUSCA A. ed. (1977) - Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Oekosystemstudie 1976. - Veröff. Oesterr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern 1, Innsbruck.
- CERNUSCA A. ed. (1978) - Oekologische Analysen von Almfächen im Gasteiner Tal. - Veröff. Oesterr. MaB-Hochgebirgsprogrammes Hohe Tauern 2, Innsbruck.
- COMMISSION SCIENTIFIQUE DU PARC NATIONAL SUISSE ed. (1966) - A travers le Parc national suisse. - Neuchâtel.
- DETHIER M., GALLAND P., LIENHARD C., MATTHEY W., ROHRER N. & SCHIESS T. (1979) - Note préliminaire sur l'étude de la pédofaune dans une pelouse alpine au Parc national suisse. - *Bulletin BGS* 3: 27-37.
- DETHIER M., en préparation - Structure de la biocénose épigée des pelouses alpines au Parc national suisse. - Thèse, Université de Neuchâtel.
- DUCHAUFOR P. (1976) - Atlas écologique des sols du monde. - Masson, Paris.
- DUCHAUFOR P. (1977) - Pédologie 1. Pédogénèse et Classification. - Masson, Paris.
- DUVIGNEAUD P. (1974) - La synthèse écologique. - Doin éd.
- ELLENBERG H. (1953) - Führt die alpine Vegetations- und Bodenentwicklung auch auf reinen Karbonatgesteinen zum Krummseggenrasen ? - *Ber. Deutsch. Bot. ges.* 66: 241-246.
- ELLENBERG H. (1954) - Naturgemässe Anbauplanung, Melioration und Landespflege. - *Landw. Pflanzensociologie* 3, Stuttgart.

- ELLENBERG H. (1974) - Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - Scripta Geobot. 9.
- ELLENBERG H. (1978) - Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, 2. Aufl. - Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FAVARGER C. (1953) - Sur la germination des Gentianes. - Phytosoc. 4: 275-289.
- FIALA K. (1979) - Estimation of Annual Increment of Underground Plant Biomass in a Grassland Community (Polygalo-Nardetum). - Folia Geobot. Phytotax. 14: 1-10.
- FOSSATI A. (1980) - Keimverhalten und frühe Entwicklungsphase einiger Alpenpflanzen. - Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 73.
- FIRES M., en préparation - Etude des sols du Caricetum firmae au Parc national suisse. - Thèse, Université de Zürich.
- GALLAND P. (1979) - Note sur le Caricetum firmae du Parc national suisse. - Doc. Phytosociol. NS 4: 279-287.
- GALLANDAT J.D. (1980) - Phytosociologie et écologie des prairies humides du Haut-Jura suisse et français. - Thèse, Université de Neuchâtel.
- GENSAC P. (1977) - Sols et séries de végétation dans les Alpes Nord-Occidentales (partie française). - Doc. Cartographie Ecol. 19: 21-44.
- GENSLER G.A. (1946) - Der Begriff der Vegetationszeit. - Samedan und St.Moritz.
- GIGON A. (1971) - Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. - Veröff. Geobot. Inst. Rübel. Zürich 48.
- GOKCEOGLU M. & REHDER H. (1977) - Nutrient Turnover Studies in Alpine Ecosystems. III: Communities of lower altitude dominated by Carex sempervirens and C. ferruginea. - Oecologia (Berl.) 28: 317-331.
- GRABHERR G., MAHR E. & REISIGL H. (1978) - Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (Caricetum curvulae) der Oetztaler Alpen Tirol. - Oecol. Plant. 13: 227-251.
- GUINOCHET M. (1973) - Phytosociologie. - Masson, Paris.
- HARTMANN H. (1957) - Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. - Jahresber. Natur. Ges. Graubündens 86 (N.F.).
- HESS H., LANDOLT E. & HIRZEL R. (1967-1972) - Flora der Schweiz, 3 Bde. - Birkhäuser Verlag, Basel.
- IVES J.D. (1981) - Editorial. - Mountain Research and Development 1.
- KARAGOUNIS K. (1962) - Zur Geologie zwischen Ofenpass, Spöltal und Val del Gallo im Schweizerischen Nationalpark. - Ergeb. wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks 48.
- KERNER A. von (1863) - Das Pflanzenleben der Donauländer. - Innsbruck.
- KERNER A. von (1896) - Pflanzenleben. Gestalt und Leben der Pflanzen, 2ème éd. - Leipzig und Wien.

- KINZEL W. (1913) - Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung.
- Eugen Ulmer, Stuttgart, 2 Bde.
- KLUG-PUMPUEL B. (1977) - Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion
verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet. - In CERNUSCA A. ed.
- KLUG-PUEMPEL B. (1978) - Phytomasse und Primärproduktion von unterschiedlich
bewirtschafteten Almflächen im Gasteiner Tal. - In CERNUSCA A. ed.
- KOMARKOVA V. (1980) - Classification and ordination in the Indian Peak area,
Colorado Rocky Mountains. - *Vegetatio* 42: 149-163.
- KREEB K. (1977) - Methoden der Pflanzenökologie. - Gustav Fischer, Jena.
- KUHN N. (1970) - Automatische Ordination von Vegetationsaufnahmen in pflanzenso-
ziologischen Tabellen. - *Die Naturwissenschaften* 9 (57): 462.
- LABROUE L. (1976) - Etude écologique des sols alpins du Pic du Midi de Bigorre.
- Thèse Doc. Etat, U.P.S. Toulouse.
- LANDOLT E. (1977) - Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. - Veröff.
Geobot. Inst. Rübel Zürich 64.
- LARCHER W. (1976) - Oekologie der Pflanzen, 2. verb. Aufl. - Stuttgart.
- LEBART L., MOLINEAU A. & TABARD N. (1977) - Technique de la description
statistique. - Dunod, Paris.
- LEMEE G. (1978) - Précis d'écologie végétale. - Masson, Paris.
- LIENHARD C. (1980) - Zur Kenntnis der Collembolen eines alpinen Caricetum
firmæ im Schweizerischen Nationalpark. - *Pedobiologia* 20: 369-386.
- LUEDI W. (1948) - Die Pflanzengesellschaften der Schynige Platte bei Interlaken
und ihre Beziehungen zur Umwelt. - Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 23.
- MANI M.S. (1962) - Introduction to high altitude entomology. Insect life above
the timberline in the northwest Himalaya. - Methuen, London.
- MANI M.S. (1978) - Ecology and Phytogeography of High-altitude Plants in the
Northwest Himalaya. - Chapman and Hall, London.
- MATTHEY W., DETHIER M., GALLAND P., LIENHARD C., ROHRER N. & SCHIESS T.,
(1982) - Etude écologique et biocénotique d'une pelouse alpine au Parc
national suisse. - *Bull. Ecol.*
- MEUSEL H. (1965) - Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.
- Gustav Fischer, Jena.
- MILNER C. & HUGHES R. (1968) - Methods for the measurement of the primary
production of grassland. IBP Handbook No 6, London.
- MORET J., non publié - Note technique. - Institut de Mathématique, Neuchâtel.
- MUELLER G. (1977) - Action de l'acide gibbéréllique sur la germination des gentianes
de la section Cyclostigma. - *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.* 100: 121-126.
- OBEDORFER E. (1978) - Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil 2. - Gustav
Fischer, Stuttgart.

- OHBA T. (1974) - Vergleichende Studien über die alpine Vegetation Japans, I: Carici rupestris-Kobresietea bellardii. - Phytocoenol. 1: 339-401.
- OZENDA P. (1963 et suiv.) - Doc. Carte Vég. Alpes, Grenoble.
- OZENDA P. (1972) - La cartographie de la végétation. Exposé analytique. - Doc. Carte Vég. Alpes, Grenoble. Tables et résumés des vol. 1 à 10.
- PACHERNEGG G. (1973) - Struktur und Dynamik der alpinen Vegetation auf dem Hochschwab (NO-Kalkalpen). - Diss. Bot. 22, J. Cramer, Lehre.
- PALLMANN H., EICHENBERGER E. & HASLER A. (1940) - Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 50: 337-362.
- POLDINI L. & FEOLI E. (1976) - Phytogeography and syntaxonomy of the Caricetum firmae s.l. in the Carnic Alps. - Vegetatio 32: 1-9.
- PITSCHMANN H., REISIGL H., SCHIECHTL H.M. & STERN R. (1970-1980) - Karte der aktuellen Vegetation von Tirol 1:1000'000. - Doc. Carte Vég. Alpes. Grenoble.
- POSCH A. (1977) - Bodenkundliche Untersuchungen im Bereich der Glocknerstrasse in den hohen Tauern in 2300 bis 2600 Meereshöhe. - In CERNUSCA A. ed.
- REHDER H. (1970) - Zur Oekologie insbesondere Stickstoffversorgung subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingeb.). - Diss. Bot. 6, J. Cramer, Lehre.
- REHDER H. (1976 a) - Nutrient Turnover Studies in Alpine Ecosystems. I: Phytomass and Nutrient Relations in Four Mat Communities of the Northern Calcareous Alps. - Oecol. (Berl.) 22: 411-423.
- REHDER H. (1976 b) - Nutrient Turnover Studies in Alpine Ecosystems. II: Phytomass and Nutrient Relations in the Caricetum Firmae. - Oecol. (Berl.) 23: 49-62.
- REHDER H. & SCHAFFER A. (1978) - Nutrient Turnover Studies in Alpine Ecosystems. IV: Communities of the Central Alps and Comparative Survey. - Oecol. (Berl.) 34: 309-327.
- RICHARD F. (1978) - Symbolen und Signaturen, Bodenphysik. - ETH, Zürich.
- RIEBEN E. (1981) - La restauration de la montagne au Népal. - Le Sillon romand, 20 mars 1981.
- ROHRER N., en préparation - Recherches sur les Oribates du Caricetum firmae au Parc national suisse. - Thèse, Université de Neuchâtel.
- ROETHLISBERGER F. & SCHNEEBELI W. (1976) - 8000 Jahre Walliser Gletschergeschichte. Ein Beitrag zur Erforschung des Klimaverlaufs in der Nacheiszeit. - Die Alpen, 3-4 Quartal, 52, Jahrgang.
- SCHLICHTLING E. & BLUME H.P. (1966) - Bodenkundliche Praktikum. - Paul Parey, Hamburg et Berlin.
- SCHIESS T., en préparation - Recherches sur les Prostigmatas du Caricetum firmae au Parc national suisse. - Thèse, Université de Neuchâtel.

- SCHMIDT L. (1977) - Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. - *Oecol. Plant.* 12: 195-213.
- SCHMITZ W. (1964) - Messprobleme bei reaktionskinetischen Untersuchungen mit dem Kreispolarmeter, dargestellt am Beispiel der reaktionskinetischen Temperaturmessung. - *Zeiss-Mitt. Fortschr. Techn. Optik.* 3: 227-249.
- SCHOENENBERGER W. (1975) - Standorteinflüsse auf Versuchsaufforstungen an der alpinen Waldgrenze (Stillberg, Davos). - *Mitt. Schweiz. Zentralanstalt Forstl. Versuchswesen* 51: 361-428.
- SERVE L. (1972) - Recherches comparatives sur quelques groupements végétaux orophiles et leurs relations avec la dynamique périglaciaire dans les Pyrénées orientales et la Sierra Nevada. - Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- SOCIETE SUISSE DE PEDOLOGIE (1979) - Texture du sol. Rapport du groupe de travail. - *Bulletin BGS* 3: 89-91.
- SOLAR F. (1964) - *Mitt. Oesterr. Bodenkundl. Ges. Vienne* 8: 1-70.
- STUESSI B. (1970) - Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp la Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatperiode 1939-1965. - *Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks* 13.
- TITLYANOVA A. A. (1971) - Izucenije biologiceskogo krugovorota v biogeocenoze. (Metodiceskoje rukodstvo). - Novosibirsk.
- TURNER H., ROCHAT P. & STREULE A. (1975) - Thermische Charakteristik von Hauptstandortstypen im Bereich der oberen Waldgrenze (Stillberg, Davos). - *Mitt. Schweiz. Zentralanstalt Forstl. Versuchswesen* 51: 95-119.
- WACQUANT J.P. (1969) - Adsorption, absorption cationique préférentielle et écologie végétale. - *Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét.* 15: 237-251.
- WAGNER H. (1958) - Regionale Einheiten der Waldgesellschaften im Niederösterreich 1: 500'000. - *Atlas von Niederösterreich*, Wien.
- WAGNER H. (1965) - Die Pflanzendecke der Komperdellalm im Tirol. - *Doc. Carte Végét. Alpes*. Grenoble 3: 7-59.
- WALTER H. & LIETH H. (1960-1967) - Klimadiagramm Weltatlas. - Gustav Fischer, Jena.
- WELTEN M. (1958) - Die spätglaziale und postglaziale Vegetationsentwicklung der Berner Alpen und -Voralpen und des Walliser Haupttales. - *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 34: 150-158.
- WIELGOLASKI F.E. éd. (1975) - Fennoscandian Tundra Ecosystems. Part I: Plant and Microorganisms. - *Ecological Studies* 16.
- WLODECK J., STREZEMIENSKI K. & RALSKI E. (1931) - Untersuchungen über die Böden der Mischassoziationen im Gebiete der Czerwone Wierchy und Bielskie Zstry (Tatra-Gebirge). - *Bull. Akad. Pol. Sci. et Lettr. Sér. B: Sci. nat.*
- ZOLLER H. (1964) - Flora des schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. - *Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks* 51.

- ZOLLER H. (1966) - In: A travers le Parc national suisse. - Commission scientifique du Parc national suisse (CSPN) éd.
- ZOLLER H. (1967) - Postglaziale Klimaschwankungen und ihr Einfluss auf die Waldentwicklung Mitteleuropas einschliesslich der Alpen. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 80 (10): 690-696.
- ZUBER E. (1968) - Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen an Strukturrasen (besonders Girlandrasen) im Schweizerischen Nationalpark. Ergeb. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks 60.

TABLEAU 1: CARIETUM FINNAE

REL.	PROVENANCE	ALT.	COORDONNEES	ESPECES ACCIDENTIELLES
1	MLS	2450	813°1/169°5	
2	BOI	2500	814°2/174°2	HIERACIUM SP.
3	BOI	2440	814°2/174°1	
4	MLS	2460	813°0/170°0	
5	MLS	2400	813°1/169°4	
6	MLS	2450	814°4/169°2	
7	BOI	2350	814°2/173°9	HIERACIUM SP., COELOGLOSSUM VIRIDE
8	HLS	2500	812°9/170°1	
9	BOI	2450	814°2/174°1	EARNUUS DEFLORATUS
10	UUF	2500	815°1/168°6	
11	BUF	2510	814°5/169°3	
12	MIN	2500	815°5/176°9	PRIMULA FARINOSA, CARDUUS DEFLORATUS
13	BOI	2250	814°2/173°7	
14	MLS	2510	812°7/170°2	
15	MLS	2490	812°9/170°0	
16	MLS	2500	812°9/170°1	
17	MLS	2490	812°7/170°2	
18	MLS	2510	812°4/170°2	
19	MLS	2450	813°0/169°9	RHODODENDRON HIRSUTUM
20	MLS	2500	812°8/170°1	
21	OAI	2520	817°1/167°7	
22	BLA	2450	799°0/166°4	
23	OAI	2450	817°0/167°9	
24	MLS	2540	812°7/170°1	
25	OAI	2510	817°1/167°7	
26	PLA	2300	815°4/175°1	
27	MLS	2520	812°4/170°1	
28	MLS	2500	812°7/170°2	
29	BOI	2620	814°5/174°5	MUISEMINIA ALPINA
30	OAI	2450	817°0/167°8	
31	BLA	2430	798°8/166°4	
32	BLA	2430	798°9/166°4	
33	MUR	2520	806°5/171°2	
34	MUH	2560	806°4/171°1	

PROVENANCES

BLA: MUNT BLAIS
BOI: VAL OAL BOISCH
BUF: MUNT BUFFALORA
CHA: MUNT CHAYACL
OAI: PIZ OALNI
MIN: VAL MINGER
MLS: MUNT LA SCHERA
MUR: HUNTER
PLA: VAL PLAYNA

TABLEAU 2: AUTRES MILIEUX DE PELOUSES

REL.	PROVENANCE	ALT.	COORDONNEES	ESPECES ACCIDENTIELLES
1	MIN	2280	815°5/177°0	PRIMULA FARINOSA, VERONICA FRUTICANS
2	CHA	2400	814°5/169°3	
3	MLS	2380	813°5/169°5	ASTER ALPINUS
4	MLS	2380	813°5/169°5	
5	MLS	2380	813°5/169°5	CIRSIUM ACAULON
6	MLS	2370	813°4/169°5	
7	MLS	2360	813°3/169°5	THESIUM ALPINUM, PEDICULARIS VERTICILLATA, VERONICA BELLIDIOIDES
8	MUR	2460	806°5/171°2	
9	MLS	2360	813°4/169°7	IRIFOLIUM BADIUM, CARLINA ACAULIS
10	MLS	2360	813°5/169°5	UESEHAMPSIA CAESPIIOSA, ARNICA MONTANA
11	MLS	2380	813°4/169°7	
12	MUR	2490	806°4/171°2	
13	MLS	2360	813°3/169°5	PLANTAGO ATRATA
14	MLS	2500	812°9/170°2	
15	MLS	2510	812°7/170°2	
16	MLS	2510	812°6/170°1	
17	MUR	2560	806°4/171°1	AVENA VERSICOLOR
18	MLS	2530	812°7/169°9	
19	MLS	2520	812°6/170°2	
20	MLS	2510	812°7/170°2	
21	CHA	2540	814°0/169°7	SENECIO ODORONICUM
22	MLS	2510	812°8/170°2	
23	MLS	2510	812°6/170°2	
24	MLS	2520	812°6/169°9	
25	MLS	2510	812°5/170°1	
26	MLS	2510	812°4/170°1	
27	MLS	2510	812°5/170°0	
28	MLS	2520	812°7/169°9	
29	MLS	2520	812°6/169°9	
30	MLS	2570	812°5/169°8	CERATIIUM CERASTIIOIDES

Relevé No	Seslerio-Caricetum seep.						Grpt. à Nardus et Sieversia						Grpt. à Elyna et Festuca violacea						Combes à neige (Salicetum)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Surface (m ²)	10	10	4	4	4	5	6	4	10	10	10	4	10	1	1	10	4	2	2	4	5	10	10	1	1	1	1	1	2	2
Recouvrement (%)	80	95	80	80	100	90	95	85	95	95	80	95	100	100	95	90	95	100	80	95	95	40	80	90	70	70	80	70	75	95
Pente (%)	40	10	5	5	5	20	5	25	10	10	0	30	10	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Exposition	S	S	N	N	N	N	S	NE	SE	S	NE	SE	E	R							N	N				N				N
<i>Carex ericetorum</i>	.	.	.	1	1	1	7	
<i>Dryas octopetala</i>	.	2	1	1	1	1	7	
<i>Hellianthemum alpestre</i>	1	6	
<i>Antennaria carpathica</i>	2	5	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4	
<i>Carex rupestris</i>	.	.	1	1	1	1	4	
<i>Globularia nudicaulis</i>	.	1	.	.	.	1	4	
<i>Carex firma</i>	.	.	1	1	1	1	3	
<i>Daphne striata</i>	2	1	.	1	3	
<i>Aster alpinus</i>	2	
<i>Carex sempervirens</i>	4	3	3	3	4	4	1	12	
<i>Gentiana campestris</i>	8	
<i>Bellidiodium michelii</i>	1	7	
<i>Thalictrum alpinum</i>	.	.	1	1	2	1	1	7	
<i>Carex ornithopodioides</i>	1	1	6	
<i>Loiseleuria procumbens</i>	.	.	.	1	2	1	1	5	
<i>Antennaria dioeca</i>	1	1	5	
<i>Thymus serpyllum</i>	4	
<i>Galium pusillum</i>	2	
<i>Sieversia montana</i>	1	1	1	11	
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	1	1	.	1	2	7	
<i>Euphrasia minima</i>	1	.	.	.	2	7	
<i>Nardus stricta</i>	2	.	2	1	2	1	7	
<i>Potentilla aurea</i>	1	5	
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	1	.	.	.	1	5	
<i>Luzula caespitris</i>	5	
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	1	4	
<i>Carlina acaulis</i>	4	
<i>Festuca halleri</i>	1	.	.	.	1	4	
<i>Gentiana kochiana</i>	1	4	
<i>Crepis aurea</i>	3	
<i>Luzula spicata</i>	3	
<i>Lotus corniculatus</i>	2	3	
<i>Hieracium pilosella</i>	1	3	
<i>Agrostis rupestris</i>	3	.	.	2	3	3	
<i>Alchemilla vulgaris</i>	2	
<i>Homogyne alpina</i>	.	.	1	1	.	.	1	1	1	.	.	2	1	19	
<i>Soldanella alpina</i>	.	1	1	.	.	.	1	2	1	2	.	1	2	.	1	2	1	2	18	
<i>Agrostis alpina</i>	2	2	1	1	.	2	3	.	1	1	.	4	.	.	2	3	12	
<i>Anthyllis alpestris</i>	.	1	12	
<i>Sesleria coerulea</i>	3	2	2	2	3	3	4	2	.	2	10	
<i>Pulsatilla vernalis</i>	8	
<i>Festuca violacea</i>	1	.	.	1	2	1	2	.	1	3	2	.	3	3	4	3	2	3	3	4	.	.	18	
<i>Elyna myosuroides</i>	2	3	1	3	.	.	1	3	4	4	4	3	2	16	
<i>Leontodon hispidus</i>	1	.	.	1	2	2	.	1	.	2	1	11	
<i>Carex curvula</i>	2	1	2	2	9	
<i>Ligusticum mutellina</i>	1	.	.	1	.	1	.	1	1	1	3	1	3	3	3	19	
<i>Gnaphalium hoppenum</i>	1	2	.	1	2	.	1	13	
<i>Carex parviflora</i>	1	1	11	
<i>Sibbaldia procumbens</i>	1	3	10	
<i>Potentilla brauceana</i>	2	1	6	
<i>Gentiana brachyphylla</i>	6	
<i>Taraxacum palustre</i>	7	
<i>Veronica alpina</i>	2	1	7	
<i>Salix herbacea</i>	1	2	1	7	
<i>Cirsium spinosissimum</i>	5	
<i>Sagina saginoides</i>	2	.	5	
<i>Cardamine alpina</i>	4	
<i>Campanula scheuchzeri</i>	25	
<i>Polygonum viviparum</i>	1	1	24	
<i>Poa alpina</i>	2	.	.	1	2	2	1	2	.	2	1	22	
<i>Viola calcarata</i>	.	.	1	1	.	1	2	2	1	20	
<i>Festuca puella</i>	1	2	2	2	2	1	2	.	1	2	.	1	1	.	.	2	.	1	18	
<i>Ranunculus montanus</i>	2	.	1	18	
<i>Selaginella selaginoides</i>	14	
<i>Erigeron alpinus</i>	13	
<i>Gentiana verna</i>	1	.	12	
<i>Silene acaulis</i>	2	6	
<i>Gentiana nivalis</i>	3	
<i>Salix serpyllifolia</i>	1	.	3	
<i>Draba aizoides</i>	2	

Tableau 11

	CARICETOSUM NUCRONATAE						Sous-association TYPICUM																																
							Var. à Homogyne et Carex sempervirens												Variante typicus						Facies pionnier						Var. à Ranunculus et Salix reticulata						Var. à Elyna		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34					
Relève No	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34					
Surface (a ²)	10	10	10	4	4	10	4	4	4	4	2	10	10	6	2	2	4	2	4	4	50	10	4	25	50	20	5	10	4	6	10	4	4	2					
Recouvrement (%)	80	80	70	80	70	80	60	65	80	95	90	90	70	80	95	95	90	80	80	80	15	50	60	20	15	20	60	40	40	60	90	80	90	30					
Pente (%)	25	100	60	60	20	20	60	50	60	10	10	50	70	30	20	10	30	20	70	5	30	50	25	50	70	40	40	50	60	50	50	60	10	30					
Exposition	S	S	S	SE	SE	S	SE	SE	SE	N	N	N	SE	N	NE	E	NW	NE	NE	SW	SW	N	N	W	W	N	E	NW	SE	W	N	NE	NW	N					
Caractéristiques d'association																																							
Carex firma	+	+	+	+	+	+	2	3	1	3	3	2	1	1	1	3	3	3	4	3	.	2	3	r	+	2	3	.	+	3	.	.	2	.	26				
Saxifraga caesia	+	+	+	r	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	.	1	+	+	+	+	1	1	.	+	+	18				
Crepis jacquini	.	.	.	+	+	+	10				
Caractéristique de sous-association																																							
Carex mucronata	4	3	3	4	4	4	6				
Caractéristiques d'alliance et d'ordre																																							
Festuca ovina	+	+	+	1	.	.	1	1	+	1	2	1	1	1	3	2	.	+	1	2	+	+	1	+	+	+	1	1	2	2	3	2	1	+	31				
Sesleria coerulescens	.	2	1	+	.	.	3	2	2	2	3	2	3	3	3	3	1	1	3	2	+	1	1	+	.	2	2	1	+	2	2	.	3	.	29				
Oryza octopetala	1	1	1	4	+	1	1	+	3	.	2	+	+	2	.	2	2	2	2	2	3	2	2	2	r	2	2	.	+	3	4	.	2	29					
Anthyllis alpestris	+	+	1	1	+	+	1	+	1	+	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	.	.	1	+	1	1	25				
Helianthus alpestris	+	1	1	+	+	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	23				
Carex rupestris	+	1	+	.	.	1	2	2	1	1	3	1	1	2	.	2	2	+	.	2	.	2	20					
Bartsia alpina	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	15				
Gentiana clusii	+	+	1	+	+	+	+	1	1	14				
Draba aizoides	+	+	+	1	+	+	+	+	11				
Minuartia verna	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	8				
Arenaria ciliata	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5				
Différentielles des versants sud																																							
Daphne striata	r	.	.	.	+	+	1	r	+	+	8				
Erica carnea	2	2	r	+	6				
Bellidiastrum michelii	4				
Leontopodium alpinum	4				
Euphrasia salisburg.	4				
Globularia cordifolia	4				
Biacutella laevigata	3				
Polygala alpestris	1	.	1	3				
Globularia nudicaulis	2	2				
Kernera saxatilis	2				
Différentielles des sols évolués																																							
Homogyne alpina	1	1	+	+	+	1	+	9					
Soldanella alpina	1	+	+	+	1	+	9						
Carex sempervirens	1	2	1	2	2	3	.	.	3	9					
Campanula scheuchzeri	6				
Carex ericetorum	1	5				
Antennaria carpathica	3				
Leontodon hispidus	2				
Différentielles des sols frais																																							
Salix reticulata	13				
Ranunculus alpester	8				
Sedum atratum	6				
Viola calcarata	5				
Salix retusa	4				
Achillea atrata	4				
Arabis pusilla	3				
Poa alpina	3				
Saxifraga oppositifol.	2				
Trisetum disticho.	2				
Différentielles de la variante à Elyna																																							
Elyna ayosuroides	5				
Gentiana brachyphylla	3				
Oxytropis jacquini	3				
Compagnes																																							
Polygonum viviparum	20				
Silene acaulis	15				
Selaginella selagin.	14				
Gentiana verna	8				
Vaccinium vitis-idaea	5				
Agrostis alpina	2	4				
Saxifraga aizoides	3				
Myosotis alpestris	1	2				
Pinguicula alpina	2				
Salix herbacea	2				
Thesium alpinum	2				

Tableau 10

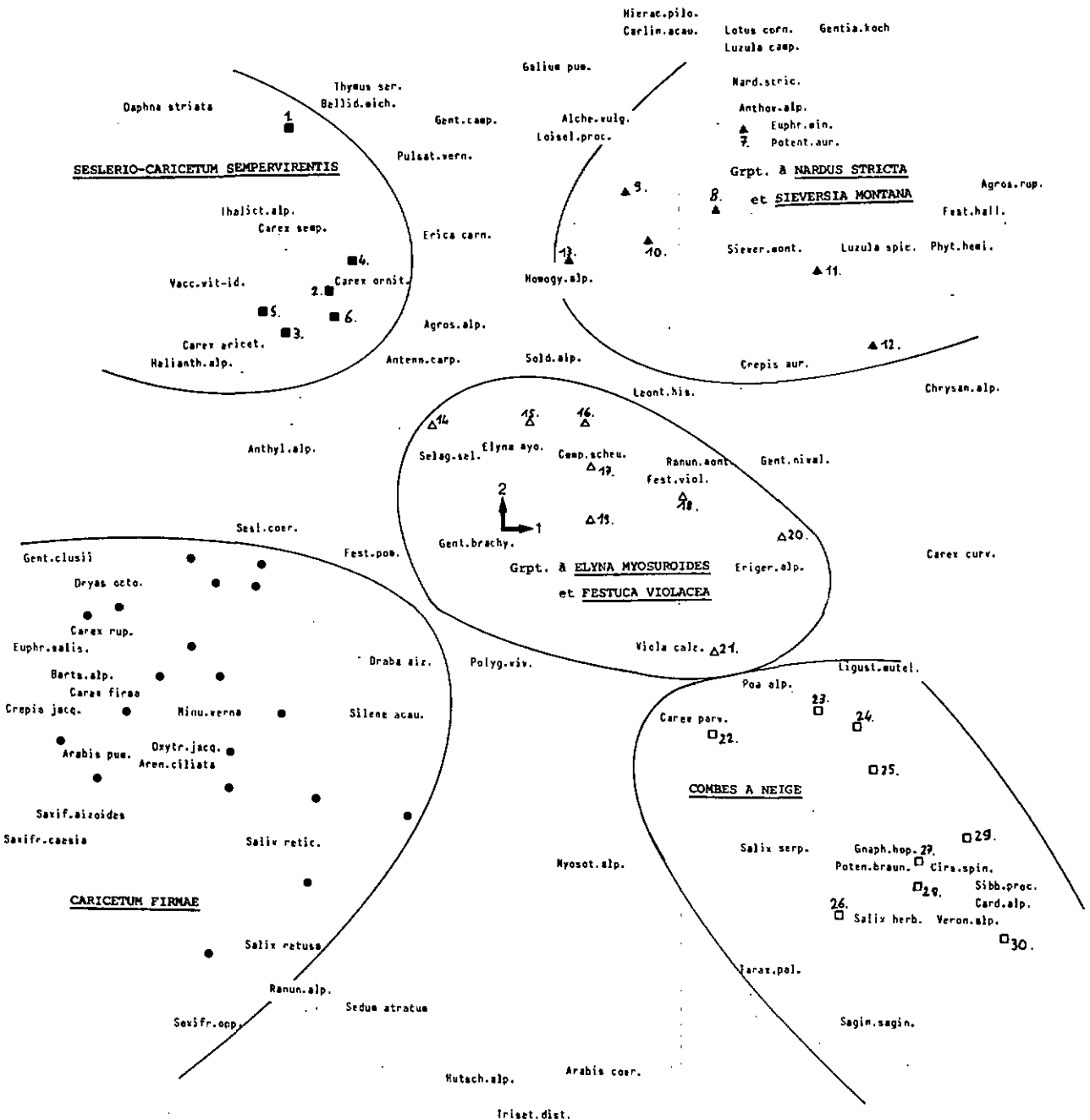


Figure 27 : Autres associations de pelouses . Analyse factorielle des correspondances

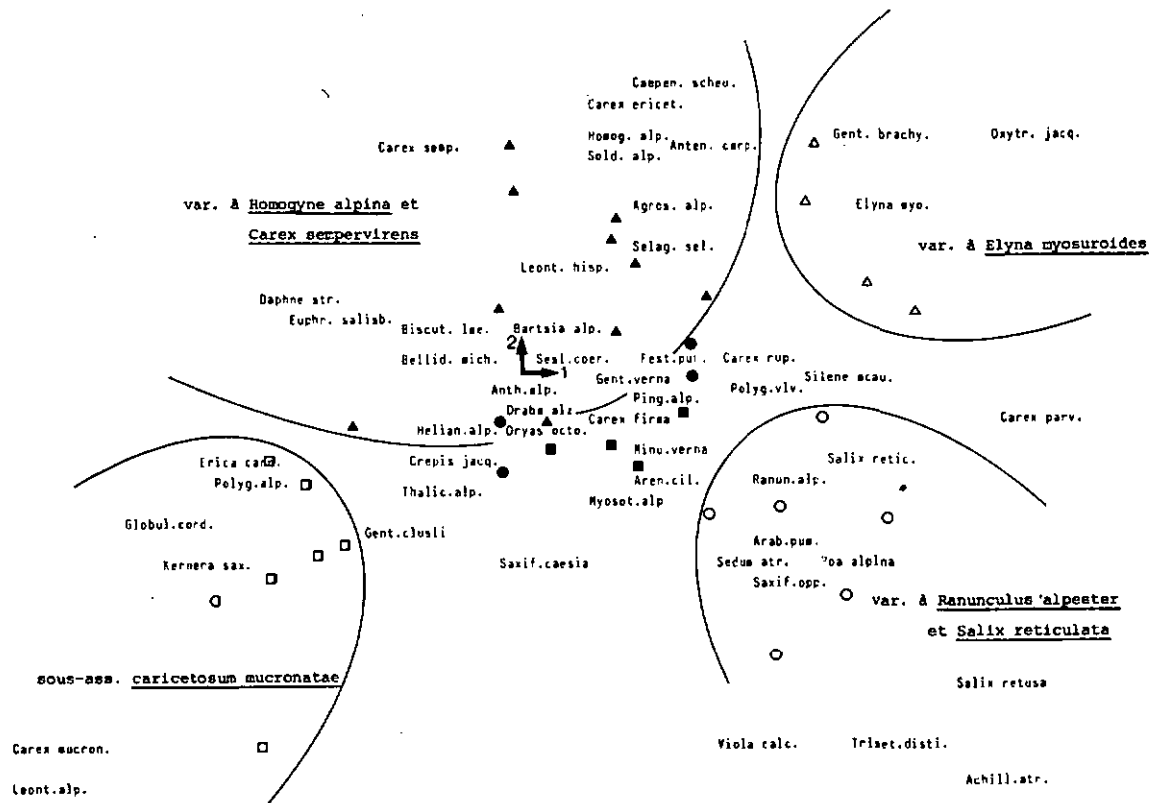


Figure 26 : Caricetum firma. Analyse factorielle des correspondances