

|                     |   |
|---------------------|---|
| <b>Zeitschrift:</b> | Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles  |
| <b>Herausgeber:</b> | Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles   |
| <b>Band:</b>        | 120 (1997)  |
| <br>                |   |
| <b>Artikel:</b>     | Ecologie des pinèdes ( <i>Pinus sylvestris</i> ) de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). I, Phytosociologie, pédologie, hydrodynamique |
| <b>Autor:</b>       | Cornali, Philippe   |
| <b>DOI:</b>         | <a href="https://doi.org/10.5169/seals-89458">https://doi.org/10.5169/seals-89458</a>   |

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 04.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# ÉCOLOGIE DES PINÈDES (*PINUS SYLVESTRIS*) DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHÂTEL (SUISSE)

## I. PHYTOSOCIOLOGIE, PÉDOLOGIE, HYDRODYNAMIQUE<sup>1</sup>

PHILIPPE CORNALI

Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel. Ch. de Chantemerle 18, 2000 Neuchâtel, Suisse

*Mots-clés:* écosystème riverain, phytosociologie, *Pinus sylvestris*, pararendzine.

*Key-words:* Lakeshore ecosystem, phytosociology, *Pinus sylvestris*, pararendzine.

### Résumé

La sociologie et l'écologie générale des forêts de pin de la rive sud du lac de Neuchâtel font l'objet d'une investigation approfondie, dans le cadre d'un projet d'étude de l'ensemble de l'écosystème riverain exondé il y a environ 100 ans.

Après avoir précisé le contexte général à l'origine de la planification de la recherche, ce premier article aborde la typologie détaillée de la pinède à *Pinus sylvestris*, sa position synsystématique ainsi que la dynamique la plus probable ayant permis son installation. Les caractéristiques stationnelles (pédologiques et hydrodynamiques) permettant le développement du *Molinio-Pinetum* sont présentées succinctement.

### Summary

A detailed study of the general phytosociology and ecology of the pine forests of the south shores of Lake Neuchâtel was undertaken in the framework of a research project concerning the whole of the shore ecosystem, which emerged about 100 years ago.

After defining the general context on which the research is based, this first paper give the detailed typology of the *Pinus sylvestris* forest, its syntaxonomical status as well as the probable dynamic which led to this tree community. The soil and hydrodynamic characteristics of the site which allow the development of the *Molinio-Pinetum* are presented.

<sup>1</sup> Cet article constitue un condensé de chapitres choisis de la thèse de l'auteur, effectuée au Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel.

Les caractéristiques écologiques végétales telles que phytomasse, productivité, dynamique de renouvellement de la matière organique, minéralomasse et cycles biogéochimiques des éléments majeurs du groupement seront abordées dans un deuxième article.

## 1. INTRODUCTION

Entreprise entre 1868 et 1888, la première correction des eaux du Jura, entre autres effets, abaissait dès 1877 les eaux du lac de Neuchâtel de 2,73 m. Cette gigantesque réalisation permettait de récupérer 400 km<sup>2</sup> de terres cultivables sur les milieux humides du Grand Marais et de la Plaine de l'Orbe. Heureuse mais bien modeste compensation à la disparition de cet écosystème palustre, l'opération exonérait les sédiments accumulés par l'érosion des falaises de la rive sud du lac de Neuchâtel, jusqu'alors immergés. Les vingt km<sup>2</sup> de grèves ainsi libérées des eaux favorisèrent la réinstallation d'une partie des espèces chassées du Grand Marais. Evoluant rapidement, les milieux pionniers se diversifièrent pour constituer un ensemble dont la valeur est aujourd'hui considérée comme exceptionnelle. Pourtant, victimes aussi bien de leur propre dynamique que de certaines interventions humaines, ces mêmes milieux subissent actuellement des transformations incompatibles avec les intérêts à long terme de la protection de la nature. Progressifs depuis le début du siècle, les changements se sont amplifiés depuis une vingtaine d'années sous les influences conjuguées de l'eutrophisation des eaux, du développement touristique et de la deuxième correction des eaux du Jura (1962-73) qui a stabilisé à l'excès le niveau du lac. L'urgence et la gravité de la situation ont déterminé la LSPN et le WWF, par l'intermédiaire de leur association commune Pro Natura Helvetica, à élaborer un plan de protection de la rive sud-est du lac de Neuchâtel (LSPN/WWF, 1981). Une convention a ensuite été signée entre les Etats de Vaud et Fribourg et la LSPN dans le but de maîtriser cette évolution désastreuse et d'assurer la gestion des espaces naturels concernés (SERV. AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE VAUD & OFFICE DES CONSTRUCTIONS ET DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE FRIBOURG, 1982).

C'est dans ce contexte qu'un projet global d'étude de l'écologie des zones riveraines du lac de Neuchâtel a été développé par le Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique (FNRS 3.213.0-82). Le projet avait pour objectif la réalisation d'une étude écologique fondamentale (dynamique de la végétation, productivité primaire, régime de l'eau, cycles nutritifs) de la zone rive-raine libérée par la première correction des eaux du Jura. La recherche devait également déboucher sur la mise en évidence d'arguments susceptibles d'orienter l'activité des organismes chargés de la gestion des zones humides de Suisse. Il faut préciser que du point de vue scientifique, l'ensemble de la rive constitue un laboratoire naturel à bien des égards idéal, non seulement à cause de la richesse et de la diversité des milieux qui le composent, mais encore par le fait de sa création récente, datée avec précision, et de son état, loin d'être stabilisé. Cette étude écologique d'ensemble, réalisée en partie grâce à un efficace travail d'équipe, a permis d'élaborer trois travaux d'envergure consacrés chacun à une catégorie de groupements végétaux: marais non boisés (BUTTLER, 1987), forêts feuillues (BUECHE, à paraître), pinèdes (CORNALI, 1992, qui fait l'objet du présent article). Conjointement, une recherche détaillée consacrée à la matière organique de tous les types de sols a été menée par J.-M. GOBAT (à paraître).

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

- pôle forestier le plus xérophile de la rive sud du lac de Neuchâtel, dont le statut phy-

tosociologique, probablement original, n'a encore jamais été véritablement précisé;

- situation pédologique apparemment bien déterminée, à savoir sols superficiels dont la microtopographie souvent surélevée coïncide peut-être avec les moraines alpines déposées le long du lac. Dans ce contexte, le régime hydrique doit y être exclusivement pluvial, c'est-à-dire indépendant de la nappe lacustre;

- nombreux contacts permettant d'envisager les pinèdes dans leurs relations génétiques et topographiques avec les associations environnantes: en ce qui concerne les pinèdes naturelles, quand y a-t-il zonation?, quand y a-t-il succession?, et quelle succession? Corrolairement, la pinède constitue-t-elle un stade évolutif plus ou moins stabilisé, c'est-à-dire plus proche du climax que les autres unités forestières?

Sur le plan bibliographique, un nombre important de publications a déjà été consacré à la région du lac de Neuchâtel, et l'essentiel se rapportant au thème de la rive sud du lac dans les domaines botanique, zoologique, pédologique et aménagement s.l. figure dans CORNALI (1992).

## 2. MÉTHODES ET PLANIFICATION DE LA RECHERCHE

Le détail des méthodes utilisées ne peut être envisagé dans le contexte limité d'un tel article, et le lecteur se reportera si nécessaire au travail original (CORNALI, 1992).

Afin de préciser la dynamique des principaux milieux naturels dans le cadre des relations sol-eau-végétation, la planification de la recherche a été articulée comme suit:

- typologie des milieux sur l'ensemble de la rive (associations et zones de contact): définition des unités de végétation aux

sens floristique et physionomique, sondages et descriptions pédologiques

- après analyse des résultats, mise en évidence des stations types (carrés permanents) sur lesquelles doivent être concentrées les recherches écologiques

- investigations détaillées dans les carrés permanents: pédologie (description et caractérisation physico-chimique des sols), hydrodynamique (variation du niveau de la nappe), hydrochimie (caractérisation chimique saisonnière de la nappe) et écologie végétale quantitative (phytomasse, productivité, minéralomasse, dégradation des litières, cycles biogéochimiques des éléments majeurs).

## 3. CONTEXTE GÉNÉRAL DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHÂTEL

Les trois lacs subjurassiens de Neuchâtel, Biel et Morat sont rattachés au bassin du Rhin par l'intermédiaire de l'Aar.

Le lac de Neuchâtel proprement dit se situe à une altitude moyenne de 429,31 m, niveau qui détermine une superficie de 214,6 km<sup>2</sup> (dont 58,9 km<sup>2</sup> de berge littorale). Sa rive sud s'étend entre les coordonnées 539.880/181.950 (embouchure du Buron à Yverdon, CN 1203: Yverdon) et 568.100/205.550 (embouchure du canal de la Thielle, côté Neuchâtel, CN 1165: Murten). La surface ainsi délimitée, environ 20 km<sup>2</sup>, est occupée par des marais non boisés (780 ha), des forêts riveraines (780 ha, dont 78 ha de pinèdes), des zones aménagées (460 ha), soit au total 2020 ha. Quant aux forêts de pente, elles représentent 300 ha.

Au **plan géologique**, le lac de Neuchâtel est en grande partie creusé dans la molasse et les dépôts morainiques du "Plateau suisse" (SOLLBERGER, 1974). MEIA & BECKER (1976) nous permettent de préciser les conditions géologiques de la zone entre

Portalban et Cudrefin, laquelle correspond au centre de gravité choisi pour l'étude des pinèdes. Du lac à la falaise, la carte mentionne principalement:

- des dépôts lacustres faits de sables, limons et argiles à Unios, présents soit au-dessus de dépôts limno-palustres, soit en épaisseur généralement très faible sur des couches marneuses de la molasse d'eau douce;
- la molasse d'eau douce inférieure (Stampien-Aquitainien) sous faible couverture de dépôts lacustres, constituée de grès et marnes bigarrées;
- la moraine würmienne indifférenciée (groupant moraine de fond s.l. et couverture morainique) à matrice fine sableuse et limoneuse englobant des galets arrondis et striés ainsi que des blocs. Elle recouvre presque entièrement le plateau molassique, mais généralement sur une très faible épaisseur. Au pied de la falaise, elle est mélangée aux dépôts lacustres à la suite de remaniements divers (mouvements glaciaires, ruissellements, alluvionnements, etc.), comme l'atteste la présence de galets alpins dans les profils pédologiques (cf. chap. 5). Autre marque glaciaire, les grèves sont parsemées de nombreux blocs erratiques de toutes tailles, isolés ou en amas.

Au **plan hydrologique**, la hauteur et les fluctuations de niveau du lac de Neuchâtel sont aujourd'hui largement déterminées par une régulation artificielle. L'ensemble du dispositif nécessaire a été progressivement mis en place grâce à deux travaux d'envergure, à savoir les deux corrections des eaux du Jura. En abaissant considérablement le niveau moyen des trois lacs (2,73 m pour celui de Neuchâtel), la première correction, terminée en 1888, a également augmenté l'amplitude des variations jusqu'à un maximum de 3 m (moyenne 1,5 m). En améliorant les capacités d'écoulement des canaux de jonction

et de l'émissaire des lacs, la deuxième correction, terminée en 1973, a permis une stabilisation des fluctuations à 1,8 m (moyenne inférieure à 1 m). Une étude d'impact de cette deuxième correction sur la végétation et le milieu a été réalisée par le Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel (BUTTLER, A. *et al.*, 1995).

Les travaux de LÜDI (1935) et MÜLLER (1973) exposent l'évolution des niveaux du lac de Neuchâtel depuis la fin de la dernière glaciation, et les principales caractéristiques morphométriques et hydrodynamiques du lac de Neuchâtel peuvent être consultées chez QUARTIER (1948) et SOLL-BERGER (1974).

## 4. VÉGÉTATION

### 4.1 *Introduction*

Les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel ne représentent que le 10% de l'ensemble des forêts riveraines, à savoir environ 80 ha sur 780. Cette modeste surface a été largement échantillonnée dans le but de préciser le statut phytosociologique du groupement, et bien sûr pour déterminer les sites destinés à l'investigation écologique.

D'un point de vue phytosociologique, les nombreux auteurs consultés, y compris les plus récents, nous ont permis de confirmer le caractère original d'un groupement dont l'attribution systématique reste délicate. Nous nous sommes référé, en dehors des ouvrages classiques de systématique, à deux sources principales. D'une part au travail de synthèse sur les pinèdes naturelles de Suisse réalisé à l'Institut fédéral de recherches forestières de Birmensdorf (SOMMERHALDER, 1992). D'autre part aux analyses effectuées dans le cadre du projet *Cartographie des zones alluviales d'importance nationale* (GALLANDAT *et al.*, 1993) réalisé au Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel.

En ce qui concerne l'évolution des groupements forestiers depuis leur implantation, les traces écrites (consultables auprès des responsables actuels de la gestion forestière) relatives aux plantations de pinèdes restent bien modestes, difficilement utilisables par manque de précisions. Dans ces conditions, nous nous en sommes tenus, pour ce qui est du degré d'artificialisation du milieu, à certaines hypothèses découlant directement d'observations de terrain (anciens canaux de drainage, alignement des arbres, structure du peuplement). En l'absence de tels indicateurs, nous avons considéré ces milieux comme naturels (voir également le chapitre 7 consacré à la productivité).

Les caractéristiques stationnelles permettant le développement du *Molinio-Pinetum* sont présentées succinctement au chapitre 5. Précisons déjà que les sols, très superficiels puisque leur profondeur maximale n'excède pas 30-40 cm, appartiennent à la catégorie des pararendzines à pseudogley. La roche-mère, constituée de molasse d'eau douce sous faible couverture de dépôts lacustres souvent mélangés à des restes morainiques, y détermine des conditions fortement contrastées défavorables pour les concurrents du pin.

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

#### 4.2 Composition floristique du *Molinio-Pinetum*

Les 25 relevés de végétation effectués sur l'ensemble des situations évaluées a priori comme naturelles sont regroupés

manuellement dans le tableau 1, auquel nous avons ajouté les valeurs indicatrices des espèces selon LANDOLT (1977). Quatre relevés caractérisent les lisières afin de mettre en évidence les transitions aux groupements limitrophes. Les espèces sont réunies par affinité synsystématique dont les références sont extraites d'OBERDORFER (1957 et 1983), et de GALLANDAT (1982) pour les prairies humides.

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

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

De l'association à la classe, les espèces caractéristiques ne sont pas légion sur la rive sud puisque seul *Calamagrostis varia* peut être considéré comme représentant l'*Erico-Pinion*. Un bref examen des autres catégories du tableau permet d'apprécier à quel point ce groupement, malgré un déterminisme écologique apparemment clair, reste difficile à classer, notamment parce qu'il représente un carrefour d'influences diverses:

- celle des forêts caducifoliées, révélée par l'abondance relative des espèces appartenant à titres divers à la classe des *Querco-Fagetea*. L'empreinte du manteau (*Berberidion*, *Prunetalia*), groupements thermophiles

| RELEVE N°                              | 1<br>5 9 3 3                | 1<br>6 6 5 7 4 4 6 2 2 8 4 7 9 3 1 0 1 0 5 2 1  |
|--|-----------------------------|---|
| Recouvrement % ARBRES                  | 4 2 3<br>0 0 0              | 8 6 8 6 6 8 8 7 7 6 7 9 9 6 6 8 7 6 6 8 6<br>0    |
| Recouvrement % ARBUSTES                | 1<br>4 0 5 8<br>0 0 0 0     | 7 8 4 4 5 7 8 5 6 6 7 6 8 5 6 7 7 5 5 7 7<br>0    |
| Recouvrement % HERBES                  | 1 1 1<br>0 6 0 0<br>0 0 0 0 | 1 1<br>6 4 8 8 0 6 2 0 8 8 8 8 5 5 6 4 4 9 8 6 7<br>0 0 0 0 0 0 5 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0                                       |
| Recouvrement % MOUSSES                 | 1<br>2 7 1<br>0 0 + 0       | 1 1<br>7 0 4 3 8 8 0 5 8 3 8 7 8 9 9 9 8 9 6 5 8<br>0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 5 0 0 0 0 0 0 0 0                                       |
| Surface m2                             | 5 3 5 5<br>0 0 0 0          | 4 2 4 4 2 1 1 4 1 4 3 1 2 1 1 2 4 2 1 1<br>0 5 0 0 0 0 0 0 5 0 0 5 0 5 5 0 0 5 0 6 0 0<br>0 |
| Nombre d'espèces<br>(sans les mousses) | 1 2 2 2<br>9 1 0 2          | 2 2 2 2 2 1 2 1 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2<br>5 7 3 2 3 9 1 9 8 1 4 0 8 7 6 5 2 6 1 4 2  |
|  | Lisières                    | F o r è t s   |
| <b>ARBRES</b>                          |                             |   |
| <i>Pinus sylvestris</i>                | Y 2 . 2 3                   | 4 4 4 4 3 4 4 4 4 4 3 4 5 4 4 4 4 4 4 4 3   |
|  | v . 2 + .                   | . . . . . + .   |
| <i>Picea excelsa</i>                   | Y . . . .                   | 1 . . . . 2 . . 1 . 1 1 . . . 1 . + + . . .   |
|  | v . . . .                   | . . . + . . . . 1 . + . . + . + + + . . . +   |
|  | s . . . .                   | .   |
| <b>a) Querco-Fagetea</b>               |                             |   |
| <i>Quercus robur</i>                   | Y . . . .                   | . . 1 . + . . . + + 2 1 1 1 2 + . . . .   |
|  | v . . . .                   | 1 . 1 + . . . + + + . + 1 2 . + + . . .   |
|  | s . . . .                   | . . + . . + . . + . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Fraxinus excelsior</i>              | Y . . . + .                 | . . 2 1 2 1 1 1 1 + 2 . . . . . . . . . . .   |
|  | v . . + 1                   | + . . 1 + 1 . . . + + . + + + . + 1 + +   |
|  | s . . . .                   | . . + . . + + + + . . + . . . + . . +   |
| <i>Alnus incana</i>                    | Y 1 . . .                   | 1 . . . . . . . . . . . . 1 . . . . . . . .   |
|  | v 1 3 + 2                   | 1 + 1 + 1 1 1 2 1 2 1 1 . . . 2 1 1 1 1 2   |
|  | s . . . .                   | .   |
| <i>Prunus padus</i>                    | Y . . . .                   | . . 1 . . 1 . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | v . . . .                   | .   |
|  | s . . . .                   | .   |
| <i>Prunus avium</i>                    | Y . . . .                   | . . 1 . . . . . . . . . . . . 1 . . . . . .   |
|  | v . . . .                   | . . + . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | s . . . .                   | .   |
| <i>Betula pendula</i>                  | Y . . . .                   | . . 2 . 1 . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | v . . . .                   | .   |
|  | s . . . .                   | .   |
| <i>Pirus piraster</i>                  | Y . . . .                   | .   |
|  | v . . . .                   | .   |
|  | s . . . .                   | .   |
| <b>b) Divers</b>                       |                             |   |
| <i>Alnus glutinosa</i>                 | Y 1 . . .                   | 2 1 1 . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | v . . . .                   | . 1 + . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Populus nigra</i>                   | Y . . . .                   | 2 1 . 1 1 . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Salix alba</i>                      | Y . . . .                   | .   |
| <i>Populus tremula</i>                 | Y . . . .                   | .   |
|  | v . . . .                   | .   |
| <b>ARBUSTES</b>                        |                             |   |
| (Y: forme arborescente)                |                             |   |
| <b>a) Berberidion, Prunetalia</b>      |                             |   |
| <i>Viburnum lantana</i>                | v + 3 1 3                   | 2 . 1 2 1 1 2 2 2 2 3 2 3 1 2 2 3 2 2 3 3   |
|  | s . . . .                   | + . + . . + 1 . + + . . . + + + + +   |
| <i>Juniperus communis</i>              | Y . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | v . . + 2                   | + 2 1 + 1 . 4 2 1 2 2 1 . 2 2 1 + + + 1   |
|  | s . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Ligustrum vulgare</i>               | v . 1 + 1                   | 2 1 1 2 1 1 1 1 2 1 2 1 3 1 2 + 2 1 1 + 2   |
|  | s . . . .                   | + . + + . . . 1 . . . . + . + + + . .   |
| <i>Lonicera xylosteum</i>              | v . + + 1                   | 2 2 1 1 1 2 + 1 2 1 2 + 1 1 + 1 1 + + 2 1   |
| (dB)                                   |                             | . . + . . . + . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Cornus sanguinea</i>                | Y . . . .                   | . 1 . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | v . + . +                   | + 2 + . . 2 1 1 + + + . 1 1 1 1 3 + 1 +   |
|  | s . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Crataegus monogyna</i>              | Y . . . .                   | . . . . . 1 . . . . . . . . . . .   |
|  | v . . + .                   | 1 + + 1 + 3 + . + 2 1 . 3 2 2 1 1 1 + 1 r   |
|  | s . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Viburnum opulus</i>                 | v . + . +                   | r + . + . . + . + . + + + . . . +   |
|  | s . . . .                   | . + . . . + . + . + . + . + . +   |
| <i>Berberis vulgaris</i>               | v + . +                     | . + . . . + + . . . . . . . . . . .   |
| <i>Evonymus europaeus</i>              | v + . +                     | + . + + . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Tamus communis</i>                  | v . . +                     | . + . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | s . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Rubus fruticosus</i>                | v . . . .                   | . 1 . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
|  | s . . . .                   | . + . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Prunus spinosa</i>                  | v . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Coronilla emerus</i>                | v . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Hippophae rhamnoides</i>            | v . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |
| <i>Rhamnus cathartica</i>              | v . . . .                   | . . . . . . . . . . . . . . . . . .   |

Tableau 1 (pages 60 et 61): *Molinio-Pinetum* E. Schmid 1936 em.

## ÉCOLOGIE DES PINÈDES (*PINUS SYLVESTRIS*) DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHÂTEL

| RELEVE N°  |                                    | 1<br>5 9 3 3 | 1<br>6 6 5 7 4 4 6 2 2 8 4 7 9 3 1 0 1 0 5 2 1 | 1<br>1 1 1 2 2 1 2 1<br>1 2 1 1 2 2 2     | F<br>4w 3 4 3 3 2 4 5 |
|--|------------------------------------|--------------|--|---|-----------------------|
|  | b) Divers                          |              |  |   | 3w 4 3 3 3 3 2 3      |
| A g  | <i>Frangula alnus</i>              | Y            | .. . .   | .. . . . 1 .. . . . . . . . . .           | 3w 4 3 3 3 3 2 3      |
|  |                                    | V            | 2 2 3 2  | 1 + 2 . 2 . . + 1 2 + + 1 + + . 2 + 2 + 2 | 3 2 3 3 4 3 3         |
|  |                                    | S            | .. . .   | .. . . . . . . . . . . . . . . .          | 5w 4 3 3 3 2 4 5      |
| S p  | <i>Salix purpurea</i>              | V            | 2 + + +  | + . . . 1 . . . + 1 . + + . + . + . +     | 4w 3 3 3 3 3 2 4      |
| F s  | <i>Daphne mezereum</i>             | V            | + . . . +                                      | + + + + + + r + . . + . + . + . + +       | 3 2 3 3 4 3 3         |
| A g  | <i>Salix cinerea</i>               | Y            | .. . .   | .. . . . . . . . . . . . . . . .          | 3w 4 3 3 3 2 4 5      |
|  |                                    | V            | .. + + .                                       | + . . . 1 . . 2 + + . . . + . . .         | 4w 3 3 3 3 3 2 4      |
|  | <i>Rosa sp</i>                     | Y            | .. . . .                                       | .. . . . . . . . . . . . . . .            | 3 2 3 3 3 3 3 3       |
|  |                                    | V            | .. . . .                                       | .. . . . + + . . + + + + + 1 + + . + . +  | 4w 2 4 3 3 4 3 4      |
| Q-F  | <i>Corylus avellana</i>            | V            | .. . . .                                       | 1 . 1 1 . 1 . . + + . . + + . . . + .     | 3 3 3 3 3 3 3 3       |
|  |                                    | S            | .. + . .                                       | .. . . . . . . . . . . . . . . .          | 3w 4 3 3 3 4 3 3      |
|  | <i>Rubus caesius</i>               | V            | .. + . .                                       | . + + . . 1 . . . + . . . 1 . + + .       | 4w 3 3 3 3 4 3 4      |
|  |                                    | S            | .. . . .                                       | .. . . . . . . . . . . . . . .            | 3 2 3 3 3 3 3 3       |
| S e  | <i>Salix nigricans</i>             | Y            | .. . . .                                       | .. . . . . . . . . . . . . . .            | 4w 4 3 3 3 4 3 3      |
|  |                                    | V            | .. . . +                                       | .. . . . + + . . + . . . 1 . .            | 3w 2 3 2 3 3 3 3 4    |
|  | <i>Acer pseudoplatanus</i>         | V            | .. . . .                                       | .. . . . r . . . . . . . .                | 4w 3 3 3 3 3 3 3 4    |
| <b>CARACTERISTIQUE D'ALLIANCE (Erico-Pinion)</b> |                                    |              |  |   |                       |
|  | <i>Calamagrostis varia</i>         | +            | .. +   | 3 1 3 4 4 . 2 3 2 4 1 3 1 2 2 . 1 3 3 . 2 | 2w 3 3 3 4 2 3 3      |
| <b>COMPAGNES</b>                                 |                                    |              |  |   |                       |
| <b>a) Molinio-Arrhenatheretea</b>                |                                    |              |  |   |                       |
| M  | <i>Molinia litoralis</i>           | ..           | 3 1  | 1 + + + 1 1 + 3 2 1 1 1 3 1 + + 1 2 2 1 1 | 3w 3 4 3 4 3 3 5      |
|  | <i>Molinia coerulea</i>            | 5 2          | 2 . .  | .. . . . . 1 . . . . + . . . . +          | 4w 4 3 3 2 5 5        |
| A  | <i>Galium mollugo</i>              | ..           | + .  | + . . . . . . . . . . . . . .             | 3w 3 4 2 3 4 3 4      |
| M-A  | <i>Vicia cracca</i>                | +            | .. .   | + . . . . . . . . . . . . . .             | 3 4 3 3 3 3 3 4       |
| Fi   | <i>Lythrum salicaria</i>           | +            | .. +   | .. . . . . . . . . . . . . .              | 4w 3 4 3 3 3 4 5      |
| <b>b) Festuco-Brometea</b>                       |                                    |              |  |   |                       |
| F-B  | <i>Brachypodium pinnatum</i>       | .. . .       | .. . . .                                       | 2 . . . . 2 1 . . 3 1 . . .               | 2 3 3 3 4 3 3 4       |
| <b>c) Querco-Fagetea</b>                         |                                    |              |  |   |                       |
| Q-F  | <i>Brachypodium silvaticum</i>     | .. . .       | 1 3 1 1 . 1 + . 3 . 3 3 1 2 . 1 . 1 + + 1      | 4 3 4 3 3 3 4 4                           |                       |
| F s  | <i>Paris quadrifolia</i>           | .. . .       | r . . . .                                      | + . . . . . . . .                         | 3 2 3 3 3 3 4 4       |
| Q-F  | <i>Convallaria majalis</i>         | .. . .       | .. . . . .                                     | + . . . . . . . .                         | 2 3 3 3 4 2 3 4       |
| <b>d) Phragmitetea</b>                           |                                    |              |  |   |                       |
| P a  | <i>Phragmites communis</i>         | ++ + +       | .. . . .                                       | + . . . . . . . . . .                     | 5w 3 3 3 3 3 3 4      |
|  | <i>Carex acutiformis</i>           | 2 . 1 .      | .. . . + . .                                   | .. . . . 1 + . . . .                      | 5w 3 4 3 4 4 4 5      |
| P a  | <i>Lysimachia vulgaris</i>         | .. . +       | .. . . +                                       | + . . . . . . . .                         | 4w 3 4 3 3 3 4 5      |
| Ma   | <i>Cladium mariscus</i>            | .. . 3       | .. . .   | .. . . . . . . .                          | 5w 4 4 3 4 2 4 5      |
|  | <i>Galium palustre</i>             | .. . 1       | .. . .   | .. . . . . . . .                          | 4w 3 3 3 3 2 5        |
| <b>e) Scheuchzerio-Caricetea fuscae</b>          |                                    |              |  |   |                       |
| C d  | <i>Schoenus nigricans</i>          | 1 . 4 .      | .. . . .                                       | .. . . . . . . . . .                      | 4w 4 4 3 4 2 4 5      |
| C d  | <i>Schoenus ferrugineus</i>        | . 2 . .      | .. . . .                                       | .. . . . . . . . . .                      | 4w 4 3 3 3 3 2 4 5    |
| <b>f) Diverses</b>                               |                                    |              |  |   |                       |
|  | <i>Carex flacca</i>                | .. . +       | 1 1 1 2 + 3 2 2 2 1 3 + 1 1 2 2 1 + 2 3 2      | 3w 3 3 3 3 4 2 2 5                        |                       |
|  | <i>Calamagrostis epigeios</i>      | 2 + .        | .. + 1 . . . 1 . . . . 1 1 . 2 . 3 +           | 3 3 3 3 3 3 2 2                           |                       |
|  | <i>Agrostis stolonifera</i>        | .. + .       | .. . . . . + . . . .                           | 4w 4 3 3 3 3 3 3                          |                       |
|  | <i>Solanum dulcamara</i>           | 1 . . .      | .. . . . . . . . . .                           | 3 3 4 3 3 4 3 5                           |                       |
|  | <i>Orchis maculata</i>             | .. . .       | .. + . . . + r . +                             | 4w 4 3 2 2 2 4 5                          |                       |
| <b>MOUSSES</b>                                   |                                    |              |  |   |                       |
|  | <i>Campylium stellatum</i>         | x . + x      | .. . . .                                       | .. . . . . . . . . .                      | 4 1 4 2 3 4 4 4       |
|  | <i>Plagiomnium undulatum</i>       | x . . x      | x . . x . . + x . . .                          | 2 3 4 4 2 2 2                             |                       |
|  | <i>Ctenidium molluscum</i>         | x . . x      | x . x . x . . + . x . . .                      | 3w 2 2 3 2 1 5                            |                       |
|  | <i>Dicranum rugosum</i>            | . 1 .        | x . . x . . . . x . . .                        | 3 1 3 3 2 2 2 4                           |                       |
|  | <i>Hylocomium splendens</i>        | . 2 . .      | x . . x . . . 2 2 . . .                        | 3 2 4 2 3 3 3                             |                       |
|  | <i>Eurhynchium striatum</i>        | . 4 . .      | x . x x . x 3 1 4 x . x . . x 4 . . x 3 x      | 3 2 3 3 3 2 4                             |                       |
|  | <i>Rhytidiodelphus triquetrus</i>  | .. . .       | x . x x . x 2 3 1 1 . x . . x 2 1 2 x + x      | 3 2 3 3 3 2 4                             |                       |
|  | <i>Pseudoscleropodium purum</i>    | .. . .       | .. x . x . 3 2 x x . x 5 4 x 2 5 5 . 2 .       | 3 2 3 3 3 2 4                             |                       |
|  | <i>Hypnum cupressi. (souches)</i>  | .. . .       | x . . x . . + 2 . . x . . x 2 1 . x .          | 4 1 3 3 4 3 3 3                           |                       |
|  | <i>Fissidens adianthoides</i>      | .. . .       | x . . x . . . . x . . .                        | 4 1 4 2 3 4 4 4                           |                       |
|  | <i>Calliergon cuspidatum</i>       | .. . .       | x . . x . . . . x . . .                        | 3w 1 3 3 2 2 4                            |                       |
|  | <i>Fissidens taxifolius</i>        | .. . .       | x . x x x . . . . x . . .                      | 4 3 4 3 3 2 4                             |                       |
|  | <i>Isothecium myosuroides</i>      | .. . .       | x . . x . . . . . . .                          | 4 1 4 2 3 4 4 4                           |                       |
|  | <i>Plagiomnium affine</i>          | .. . .       | x . . x . . . . x . . .                        | 3w 1 3 3 2 2 4                            |                       |
|  | <i>Thuidium tamariscinum</i>       | .. . .       | x . . x . . . . x . . .                        | 4 3 4 3 3 2 4                             |                       |
|  | <i>Rhiztidiodelphus squarrosus</i> | .. . .       | x . . x . . . . x . . .                        | 4 3 4 3 3 2 4                             |                       |

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

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

**listes:** 5: *Cirsium palustre* (M), *Carex panicea*. 9: *Convolvulus sepium* v, *Eupatorium cannabinum*.  
**Forés:** 1: *Populus alba* v. 2: *Angelica sylvestris* (M). 4: *Juglans regia* v. 6: *Solanum dulcamara* v, *Hedera helix* (Q-F),  
*Lamium galeobdolon* (r) (F s), *Melampyrum silvaticum*. 7: *Crataegus oxyacantha* v (P), *Carex digitata* (Q-F), *Lophocolea*  
*bidentata*. 10: *Orchis latifolia* (M) (r), *Sanguisorba officinalis*. 11: *Asparagus officinalis*. 14: *Melica nutans* (r). 19:  
*Deschampsia caespitosa*. 23: *Listera ovata* (r), *Solidago virgaurea*, *Fagus sylvatica* s. 24: *Convolvulus sepium* s.

#### Espèces caractéristiques:

Q-F: Querco-Fagetea; F-s: Fagetalia sylvaticae; A-U: Alno-Ulmion; C: Carpinion. F: Fagion.  
 P: Prunetalia; B (dB: différent.): Berberidion.

**A g:** *Alnetea glutinosae*.

**S p:** *Salicetea purpurea*;

**M-A:** Mol.-Arrhenatheretea; **A:** Arrhenatherion; **M:**

**F-B:** Festuco-Brometea.

**Ma** : Macrocariocarpus; **P a**: Phragmites australis.

C d: *Caricina davalliana*.

• *Callicion davalliana*.

des milieux secs, est particulièrement marquée;

- l'humidité variable favorise toute une série d'espèces (valeur d'humidité avec indice w) appartenant non seulement à la classe des *Molinio-Arrhenatheretea*, mais encore aux *Phragmitetea*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, *Alnetea glutinosae*.

Quelques espèces à fréquence élevée confirment cette alternance d'humidité fortement contrastée: ce sont *Viburnum lantana*, *Juniperus communis*, *Calamagrostis varia* indicatrices de sols secs, *Fraxinus excelsior*, *Alnus incana*, *Frangula alnus*, *Brachypodium sylvaticum* indicatrices de sols humides à très humides.

### Valeurs indicatrices

Le tableau 2 présente les valeurs écologiques moyennes selon LANDOLT (1977), calculées par groupe de relevés pour les lisières, les pinèdes proprement dites, ainsi que pour les groupes les plus proches des zones alluviales d'importance nationale.

Mêmes modérés, les écarts expriment certaines tendances ou estimations intéressantes du point de vue écologique:

- les valeurs d'humidité, de lumière, celle de dispersité (aération du sol) et dans une moindre mesure celle de l'humus sont plus élevées en lisière;
- les différences par rapport aux frênaies RSLN sont naturellement faibles mais bien

| Groupements                   | F   | L   | T   | K   | R   | N   | H   | D   |
|-------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| <b>Pinèdes RSLN: lisières</b> | 3,5 | 3,3 | 3,5 | 3,0 | 3,5 | 2,8 | 3,3 | 4,2 |
| <b>Pinèdes RSLN: autres</b>   | 3,1 | 3,1 | 3,5 | 3,0 | 3,6 | 2,7 | 3,2 | 4,1 |
| <b>Pinèdes RSLN: total</b>    | 3,2 | 3,1 | 3,5 | 3,0 | 3,6 | 2,7 | 3,2 | 4,1 |
|                               |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <b>ZONAL groupe N° 7</b>      | 3,4 | 2,8 | 3,4 | 2,9 | 3,3 | 3,2 | 3,3 | 4,1 |
| <b>ZONAL groupe N° 9pp</b>    | 3,1 | 2,7 | 3,4 | 2,9 | 3,3 | 3,0 | 3,4 | 4,0 |
| <b>ZONAL total</b>            | 3,1 | 3,0 | 3,3 | 2,9 | 3,4 | 2,9 | 3,2 | 4,0 |

**Tableau 2:** valeurs écologiques moyennes selon LANDOLT (1977)

RSLN: rive sud du lac de Neuchâtel

ZONAL: zones alluviales d'importance nationale (GALLANDAT *et al.*, 1993):

- groupe No 7 (unité de cartographie 13): frênaies RSLN, semi-naturelles, proches de l'*Ulmo-Fraxinetum* (BUECHE, à paraître)
- groupe No 9pp (unité de cartographie 15.1): pinèdes de transition à caractère alluvial peu marqué, sur substrats sableux filtrants.

Pour mémoire, ces valeurs s'échelonnent toutes de 1 à 5 selon les modalités suivantes:

|                                    |                            |                                   |
|------------------------------------|----------------------------|-----------------------------------|
| F: humidité                        | 1: sols très secs          | 5: sols mouillés et détrempés     |
| R: pH (ions H <sup>+</sup> libres) | 1: sols très acides        | 5: sols riches en bases           |
| N: subst. nutritives               | 1: sols très pauvres       | 5: teneurs excessives (N surtout) |
| H: humus                           | 1: sols bruts              | 5: horizons riches en humus       |
| D: dispersité (aération du sol)    | 1: rochers, rocallles      | 5: sols argileux ou tourbeux      |
| L: lumière                         | 1: stations très ombragées | 5: pleine lumière                 |
| T: température                     | 1: zone alpine             | 5: stations les plus chaudes      |
| K: continentalité                  | 1: climat océanique        | 5: climat continental             |

réelles pour l'humidité et les substances nutritives, plus élevées sous feuillus, contrairement au pH et à la lumière supérieurs en pinède.

D'autre part, SOMMERHALDER (1992) a également effectué des ordinations basées sur ces valeurs écologiques indicatrices dans le cadre de son étude portant sur les forêts naturelles de pin sylvestre en Suisse. Intégrées dans cette analyse, celles de la RSLN s'y distinguent par des valeurs qui sont parmi les plus élevées en ce qui concerne la richesse en bases, l'humidité, la teneur en azote et la température.

Ainsi, bien qu'elles ne soient qu'indicatives, ces valeurs confirment une pinède RSLN originale et distincte des autres pinèdes suisses par l'influence plus marquée des groupements feuillus limitrophes. Les conséquences de cette influence seront reconsidérées au chapitre minéralomasse et cycles.

#### 4.3 Position syntaxonomique

La position systématique controversée du *Molinio-Pinetum* est largement évoquée dans la littérature. La majorité des auteurs qui se sont intéressés à cette unité la considèrent en effet comme difficile à caractériser en raison d'une situation souvent limite fortement influencée par un étroit contact avec la classe des *Querco-Fagetea* notamment (voir par exemple ELLENBERG & KLÖTZLI 1972, MOOR 1976, ELLENBERG 1982, OBERDORFER 1987 et 1992).

L'analyse de notre groupement présente les mêmes difficultés, accentuées par une surface modeste et très découpée qui détermine une large interface avec le reste des unités boisées caducifoliées. En tant que relevés de forêt riveraine lacustre, les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel ont été confrontées à plus de 600 relevés couvrant l'ensemble des zones alluviales de Suisse (GALLANDAT *et al.*, 1993). A l'aide du programme MULVA-4 (WILDI &

ORLOCI, 1990), l'analyse comparative a porté sur l'ensemble des groupes des zones alluviales d'importance nationale (ci-après ZONAL) ordonnés selon un gradient permettant la mise en évidence des combinaisons caractéristiques des 200 espèces les plus discriminantes (sur un total d'environ 950). Cette juxtaposition d'unités a priori fort diverses a permis de mieux caractériser notre groupement tout en confirmant son originalité:

- par rapport à ZONAL, la pinède de la rive sud du lac de Neuchâtel est définie sans équivoque grâce à la combinaison caractéristique des espèces *Carex flacca*, *Molinia litoralis*, *Juniperus communis* v., *Calamagrostis varia*, *Pinus sylvestris* Y.
- la similarité avec les groupes les plus proches a également été calculée, et le résultat fournit, dans l'ordre:

- 1: groupe ZONAL N° 7 (unité de cartographie 13): frênaies RSLN, peuplements semi-naturels proches de l'*Ulmo-Fraxinetum* ou tout au moins inclus dans l'*Alno-Ulmion* (BUECHE, à paraître);
- 2: groupe ZONAL N° 9 pp (unité de cartographie 15.1 pro parte): pinèdes de transition à caractère alluvial peu marqué, sur substrats sableux filtrants.

Du point de vue floristique, l'influence conjointe, déjà notée, de plusieurs espèces de la classe des *Querco-Fagetea* (*Fagellalia sylvatica*, *Prunetalia*, *Berberidion*) est à l'origine de cette remarquable similité entre les types forestiers résineux et feuillus de la rive sud (voir CORNALI 1992, tab. 6). Ecologiquement, ces deux types sont les seuls à être non pas alluviaux mais riverains. Dans la mesure où ils sont implantés dans des sols très différents, ce sont donc les facteurs "absence d'alluvionnement" et "hydrodynamique" qui déterminent prioritairement cette ressemblance.

Le groupe 9, 2ème meilleure similarité à la pinède, exprime également cette tendance.

Nos relevés ont également été intégrés dans le travail synthétique réalisé au niveau suisse par SOMMERHALDER (1992). Contrairement à l'analyse précédente, cet auteur est en mesure de faire des propositions précises sur le plan syntaxonomique. Sans aller jusqu'au niveau de l'association, il inclut les pinèdes RSLN dans l'alliance du *Molinio-Pinion* prov. Ellenb. et Klötzli 72, alliance dépourvue de bonnes espèces caractéristiques qu'il maintient toutefois dans la classe des *Erico-Pinetea*. En revanche, l'extrême originalité du groupement impose la création d'une sous-alliance provisoire, le *Brachypodio-Pineion suball. nov. prov.*, avec *Brachypodium sylvaticum* (caractéristique des *Querco-Fagetea*) comme espèce différentielle.

En définitive, la confrontation avec diverses données représentatives au niveau national a confirmé pour les pinèdes RSLN une position syntaxonomique difficile à déterminer. S'agissant de l'association, la concordance floristique avec les références précitées impose clairement le rattachement de notre groupement au *Molinio-Pinetum* E. Schmid 1936 em., au sens où il est défini par OBERDORFER (1987 et 1992): associations riches en *Molinia* ou *Calamagrostis varia*, sans *Erica herbacea*. Cette diagnose a également été proposée par E. OBERDORFER (communication personnelle), en tant que sous-unité influencée par la nappe. C'est la solution qui a été retenue pour la présentation du tableau de végétation (tab. 1). Pour ce qui est de l'alliance, la synthèse de SOMMERHALDER (1992) rend sa proposition particulièrement robuste, du moins au niveau suisse. En revanche l'auteur constate lui-même que la problématique de l'attribution de cette alliance à la classe des *Erico-*

*Pinetea* (pinèdes basophiles mésophiles) ou à celle des *Querco-Fagetea* (forêts feuillues mésophiles) ne peut s'envisager que dans le cadre d'un travail encore plus global.

Dans le contexte limité qui est le nôtre, il ne nous appartient naturellement pas d'opter pour l'une ou l'autre des solutions présentées. Tout au plus peut-on remarquer que les termes de cette alternative privilégient respectivement la strate arborescente (aspect "climax") ou la strate arbustive (aspect dynamique). Or dans tous les cas, le caractère atypique des pinèdes RSLN traduit une phase transitoire, ou stade de succession (voir chap. 4.4 et 9), qu'il est difficile de ranger dans le système éprouvé des types purs.

#### 4.4 Dynamique de la végétation

L'évaluation de la dynamique générale des pinèdes exige la formulation d'une hypothèse quant au modèle de succession sol nu - climax forestier. Dans le même temps, cette hypothèse fournit un cadre pour l'investigation écologique comparée (sol, eau) destinée à tester le modèle envisagé.

Le modèle élaboré pour les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel est présenté dans la figure 1, laquelle englobe également l'ensemble des propositions de la littérature connues à ce jour (BERSET 1949/50, KELLER 1969/70, OFFICE FÉDÉRAL DES FORêTS 1976, BUTTLER & GALLANDAT 1989). A la totalité de la zonation effectivement observée (partiellement ou complètement) par les auteurs, nous avons superposé le seul modèle de succession que nous pouvons envisager à la suite de nos propres observations:

- un examen attentif de l'ensemble des situations de long de la rive nous amène à ne retenir, pour tout modèle de succession englobant la pinède, que les situations liées aux sols superficiels sur molasse (voir fig. 4, modèle 4, BUTTLER & GALLANDAT

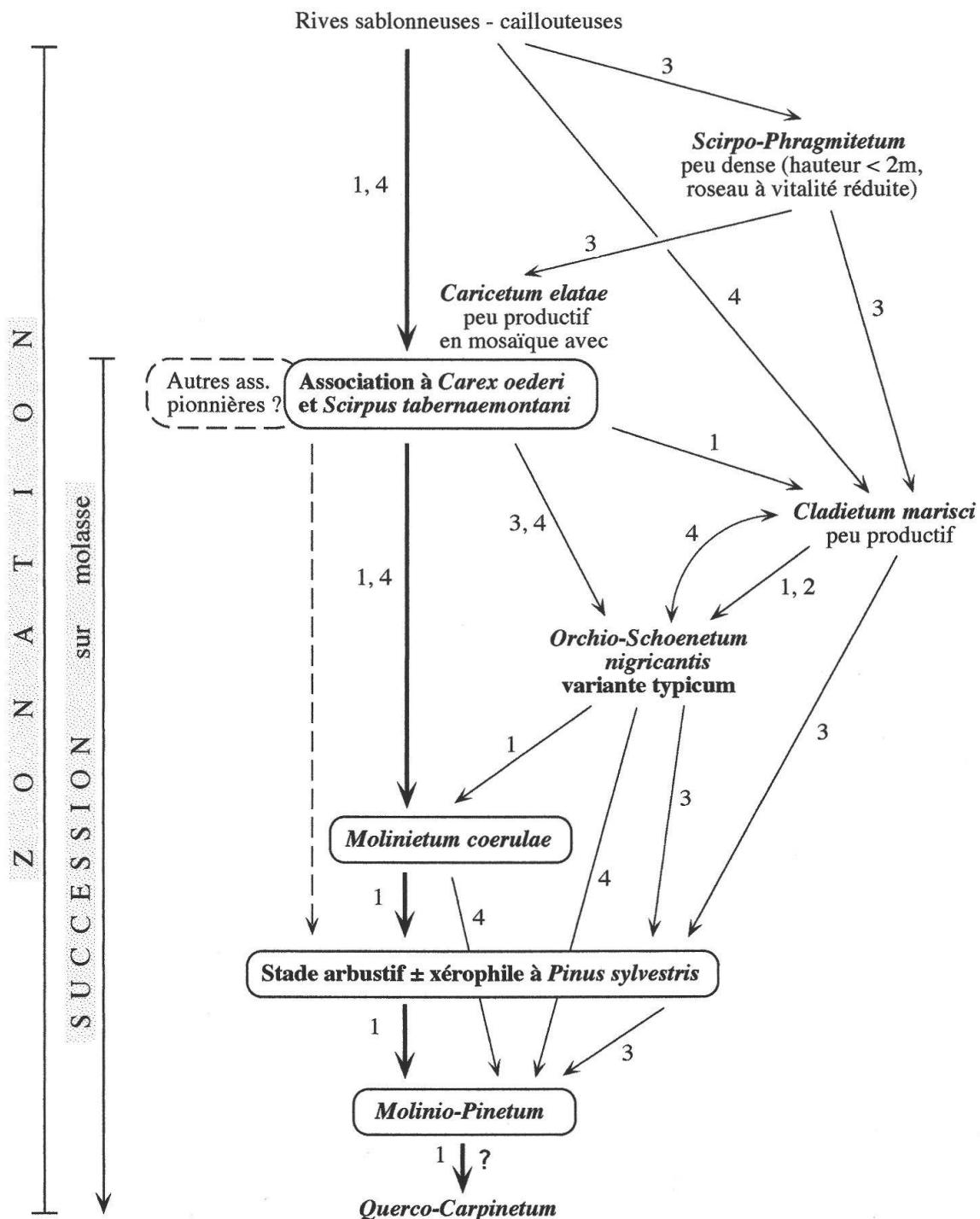


Figure 1: Zonation et modèle de succession autogène pour la série de la pinède sur la rive sud du lac de Neuchâtel

- 1: BERSET (1949/50)
- 2: KELLER (1969/70)
- 3: OFFICE FEDERAL DES FORETS (1976)
- 4: BUTTLER (1987)

**—** : hypothèse la plus probable  
**- - -** : non mentionné par les auteurs

1989). Dans ce contexte, une bonne partie des pinèdes proprement dites se caractérise par une microtopographie nettement surélevée en raison de fréquents placages morainiques conjugués aux irrégularités de la molasse;

- liés aux sédiments plus ou moins profonds, les deux premiers groupements proposés par certains auteurs doivent naturellement être exclus de la succession en raison des conditions édaphiques (cf. BUTTLER & GOBAT, 1991). En effet, aucune pinède "proclimacique" actuelle n'est installée sur des sols plus ou moins profonds enrichis par la forte productivité de matière organique qui caractérise le *Scirpo-Phragmitetum* et le *Caricetum elatae*, associations de comblement même au cas où elles sont peu productives (BERSET 1959/50 précise d'ailleurs que ces deux unités sont remplacées par l'association à *Carex oederi* et *Scirpus tabernaemontani* lorsque le rivage est très peu profond). De même BUTTLER & GALLANDAT (1989) excluent un passage évolutif entre *Caricetum elatae* et *Orchio-Schoenetum nigricantis* ou *Molinietum coeruleae*;

- la présence des espèces reliques de l'association à *Carex oederi* dans les différents éléments de la succession permet de considérer cette unité comme pionnière plausible, mais rien n'indique qu'elle soit la seule possible (pour les groupements pionniers d'origine anthropique, voir ROULIER, 1983);

- le passage direct des groupements pionniers à l'embuissonnement, non mentionné pour la rive sud, peut être considéré comme tout à fait probable. En conditions alluviales en effet (voir par ex. MOOR, 1958 et SEIBERT, 1958), l'étape bas-marais ou prairie n'est jamais décrite en tant qu'association mais seulement comme stade transitoire plus ou moins développé;

- par rapport à l'épaisseur et au type de sol, les passages par l'*Orchio-Schoenetum* et le *Molinietum*, tous deux sur molasse, paraissent

être les seuls envisageables. Ainsi que nous l'avons constaté à plusieurs endroits, l'étape *Orchio-Schoenetum* n'est pourtant pas obligatoire. Lorsqu'elle existe, la dynamique doit y être fortement ralentie à cause d'un milieu plus fréquemment et longuement inondé (nappe pluviale et de ruissellement de pied de falaise), ce qui n'est guère favorable à l'implantation des thermophiles du *Berberidion* ou au développement du pin. Dans le même ordre d'idées, la meilleure représentation d'une partie des espèces qui caractérisent la pinède (*Calamagrostis varia*, *Molinia litoralis*, *Carex flacca*) dans le *Molinion* confirme cette étape comme préférentielle par rapport à l'*Orchio-Schoenetum*;

- en contexte comparable, autant sinon davantage inondé que l'*Orchio-Schoenetum*, le cas du *Cladietum marisci* reste difficile à évaluer en raison de la large amplitude écologique de la marisque (BUTTLER & GALLANDAT, 1989). En effet, l'assèchement des sols lié à la 2ème correction des eaux du Jura a dû permettre l'évolution du groupement en direction de l'*Orchio-Schoenetum*, ce dernier abritant encore une importante population de *Cladium mariscus* (population relique) dans sa variante humide. Mais, inversement, la vitalité exceptionnelle de la marisque oblige également à considérer la dynamique par laquelle cette espèce peut envahir la même variante humide de l'*Orchio-Schoenetum*. Ce double sens est indiqué par deux flèches opposées sur la figure 1. Quoi qu'il en soit, seules les situations sur molasse sont à prendre en considération, ce qui minimise très fortement les possibilités de participation des cladietées à la série dynamique de la pinède (les autres implantations du *Cladietum marisci* sont assimilables à celles du *Scirpo-Phragmitetum* et du *Caricetum elatae* dont il vient d'être question);

- l'hypothèse émise par BERSET (1949/50) d'un remplacement progressif de la pinède

par la forêt feuillue semble parfaitement plausible, en raison notamment de l'évolution de la dynamique productive du groupement (cf. chap. 7).

Dans ce cas la pinède naturelle actuelle ne constituerait évidemment plus qu'une étape, déjà proche de l'équilibre sur le plan fonctionnel, avant le stade climax. Il nous paraît vain de tenter aujourd'hui de préciser davantage la direction syntaxonomique de cette évolution, et le *Querco-Carpinetum* suggéré par BERSET (1949/50) ne figure ici qu'à titre indicatif. SOMMERHALDER (1992) évoque également cette possibilité d'évolution de certaines pinèdes du *Molinio-Pinion*, de manière plus ou moins rapide selon les conditions édaphiques.

Sur la rive sud du lac de Neuchâtel, cette transformation devrait cependant être relativement lente en raison des conditions initiales du substrat très défavorables pour les feuillus. La vitesse du phénomène ainsi que l'évolution probable du groupement, en particulier du point de vue des ligneux, seront reconsidérées dans la synthèse du chapitre 9, en tenant compte de l'examen des cernes de croissance d'une soixantaine de pins présenté au chapitre 7.

## 5. SOL ET EAU

### 5.1 Typologie et principales propriétés des sols

L'histoire de l'évolution des niveaux du lac telle qu'elle est retracée par MÜLLER (1973) sur la base des travaux de LÜDI (1935) fait ressortir d'importantes variations du plan d'eau durant les quelques siècles précédant la 1ère correction des eaux du Jura. De ce fait les emplacements des pinèdes actuelles, compris entre les cotes 431,14 m et 431,61 m (cf. BUTTLER, 1987, fig. 23), impliquent leur exondation, et avec eux l'essentiel du système sur molasse, durant la majeure partie de la période considérée. Par érosion et sédimentation, ces variations ont favorisé la redistribution d'une partie du mélange molasse-moraine constituant le substrat pour aboutir à l'hétérogénéité actuelle où les surfaces légèrement surélevées du microrelief sont généralement enrichies en éléments glaciaires. Cet enrichissement pourrait aussi correspondre aux portions des placages morainiques qui auraient le mieux résisté à l'action de l'eau. Ainsi, si le développement des sols actuels a bien débuté il y a environ cent ans, après la première correction des eaux du Jura, c'est probablement à partir de substrats déjà modifiés par des processus pédogénétiques antérieurs, du moins pour le système molassique.

L'absence de pente exceptée, les caractéristiques stationnelles permettant le développement du *Molinio-Pinetum* sont comparables à celles définies dans la littérature. A l'exception d'un cas (sol brun calcique pseudoglénifié à moder), les sols des pinèdes de la RSLN appartiennent au type pararendzine à pseudogley (sols calcimagnésiques humifères à profil AC), formation très superficielle (30-40 cm) à horizon organo-minéral de type mull carbonaté ou calcique, et dont l'aspect pseudogley est toujours très faiblement marqué. La nature physico-chimique variable de la roche-mère (molasse + moraine) détermine toutefois une diversité pédologique assez inattendue si l'on admet une pédogenèse récente.

Les principales caractéristiques des sols rencontrés, dont un profil type est présenté dans la figure 2, sont les suivantes:

- microtopographie surélevée par des placages morainiques plus ou moins mélangés à la molasse altérée, et profils généralement filtrants dont les textures limonoargileuses à argilo-limoneuses, relativement hétérogènes, sont parmi les plus fines de la RSLN;
- rapports C/N compris entre 18 et 21 dans les mulls, valeurs légèrement supérieures à

celles des forêts feuillues (15-17) dont la litière est davantage améliorante;

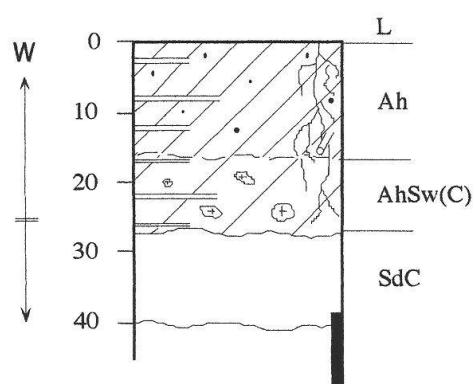
- à l'exception du sol brun calcique d'Autavaux E, le calcaire total est toujours présent en proportions variables, alors que le taux de calcaire actif oscille entre 11 et 50%. Le complexe absorbant est ainsi toujours saturé, et la somme des bases échangeables est comprise entre 22 et 39 méq/100 g pour les horizons organo-minéraux de surface (Ah), entre 15 et 35 méq/100 g pour les horizons minéraux.

Alors que le calcium représente 78-92% des bases échangeables, les rapports Ca/Mg et Ca/K se situent autour de respectivement 10 et 80, valeurs faibles pour la RSLN et caractéristiques d'un milieu molassique enrichi en Mg et K;

- enfin les quantités moyennes d'azote minéral des pararendzines, 5,1 méq/100 g pour  $\text{NH}_4\text{-N}$  et 4,2 méq/100 g pour  $\text{NO}_3\text{-N}$ , sont également les plus faibles pour la RSLN (ces moyennes atteignent respectivement 6 et 6,1 pour les forêts feuillues, 10,1 et 7,9 pour les marais).

Les modifications microtopographiques et granulométriques liées aux apports morainiques et/ou au jeu de l'érosion semblent avoir largement favorisé, lors de périodes d'exondation, la formation de véritables sols colonisables par la forêt (feuillue en sols profonds, pinède sur sols superficiels). Cette influence concerne notamment l'apport d'argile et le régime hydrique.

La présence déjà signalée d'un sol brun calcique pseudoglénifié à moder, profil totalement décarbonaté, en partie désaturé et à pH acide, semble a priori inconciliable avec une pédogenèse datant d'un siècle. En l'absence d'analyses complémentaires, cette curiosité peut être interprétée en invoquant plusieurs hypothèses (processus pédogénétiques antérieurs, apports de matériel déjà évolué par éboulements de la falaise, décarbonatation localisée liée aux teneurs en carbonates très variables des différents substrats) dont la plus probable est celle d'une décarbonatation initiale aussi bien de la moraine que de la molasse



|                                   |  |
|-----------------------------------|--|
| Litière: environ inexiste (1 cm). |  |
| 0 - 16                            | Horizon organo-minéral de type mull carbonaté, brun foncé. Texture limono-argileuse, présentant des grains de quartz bien visibles. Structure grumeleuse; bonne activité biologique. Racines de toutes tailles bien représentées. Effervescence à HCl moyenne à forte. Transition diffuse. |
| 16 - 27                           | Horizon de transition organo-minéral, de texture limono-argileuse. Structure peu nette. Présence de gros galets alpins limitant la pénétration des racines principales. Forte effervescence à HCl. Limite nette.   |
| 27 - 40                           | Molasse bariolée altérée, friable, de structure lamellaire. Limite nette.  |
| > 40                              | Molasse dure en place, imperméable.  |

Figure 2: Profil pédologique sous pinède, grèves de Champmartin Est

Sol: Pararendzine à pseudogley, à mull carbonaté (MUECKENHAUSEN, 1985)  
Végétation: *Molinio-Pinetum*

W: amplitude de variation et niveau moyen de la nappe  
(nomenclature des horizons: RICHARD *et al.*, 1978/81/83)

sous-jacente, comme l'indiquent les valeurs de l'horizon altéré et l'abondance de matériel alpin dans le profil.

L'étude générale des sols a été complétée par la mesure de quelques descripteurs physiques de l'horizon de surface le long d'un transect traversant la pinède et les marais adjacents. Comparée à ces derniers, la pinède se distingue par une diminution de la texture, de la porosité totale et de la macroporosité ( $> 25 \mu\text{m}$ ), mais par une augmentation de la microporosité.

### 5.2 L'eau dans le sol

Les caractéristiques hydrodynamiques des pinèdes et groupements adjacents ont été déterminées à l'aide de mesures piézométriques et tensiométriques. Dans la classification établie par BUTTLER (1987) pour les marais non boisés, les pinèdes se rattachent à la catégorie "nappe temporaire d'origine pluviale et de ruissellement de pied de falaise sur socle molassique imperméable". Hors de toute influence du lac, le régime hydrique se caractérise par une nappe presque affleurante durant l'hiver mais rapidement voire durablement asséchée en été, avec des réponses relativement rapides aux précipitations. Les niveaux moyens y oscillent entre -22 et -26 cm, et les fluctuations maximales entre 23 et 35 cm. Contrairement aux autres unités sur molasse (*Cladetum marisci* et *Orchio-Schoenetum*), il n'y a jamais d'inondation et la durée d'assèchement est comprise entre 27% et 51% (pour la période fin mars à fin novembre). Cette disparition de la nappe ne signifie pas pour autant absence d'eau facilement disponible, en particulier pour la partie inférieure du profil. Dans la partie supérieure en revanche, les pinèdes sont les seules à atteindre temporairement une tension de succion pour laquelle l'eau devient difficilement disponible ( $\text{pF} > 2.8$ ). De ce fait, le

développement de racines principales est limité à l'horizon de transition.

## 6. RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

Cette première partie est consacrée à l'établissement d'une typologie détaillée de la pinède à *Pinus sylvestris* de la rive sud du lac de Neuchâtel, unité fonctionnellement intégrée à l'écosystème riverain exondé il y a environ 110 ans. L'intérêt de ce laboratoire naturel de très haute valeur, plus grande zone humide suisse d'un seul tenant, réside en particulier dans son état non encore stabilisé et dont l'origine peut être datée avec précision (fin de la première correction des eaux du Jura: 1888).

Sur la base d'une composition floristique résultant d'influences diverses, difficile à classer, les pinèdes sont attribuées provisoirement au ***Molinio-Pinetum* E. Schmid 1936 em.**, en tant que sous-unité influencée par une nappe phréatique temporaire.

A l'exception d'un cas (sol brun calcaire pseudoglénifié à moder), les sols du groupement étudié appartiennent au type **pararendzine à pseudogley** (sols calcimagnésiques humifères à profil AC, selon MUECKENHAUSEN, 1985), formation très superficielle (30-40 cm) à horizon organominéral de type **mull carbonaté**, et dont l'aspect pseudogley est toujours très faiblement marqué. Les **caractéristiques hydrodynamiques** sont déterminées par des profils généralement filtrants, en situation microtopographique surélevée par des placages morainiques plus ou moins mélangés à la molasse altérée. La nappe est d'origine pluviale, presque affleurante durant l'hiver (jamais d'inondations) mais rapidement voire durablement asséchée en été, avec des réponses relativement rapides aux précipitations. Dans la partie supérieure des profils seulement, les tensions de succion peuvent atteindre temporaire-

ment des valeurs élevées pour lesquelles l'eau devient difficilement disponible.

Au plan dynamique, la zonation et les possibilités de succession aboutissant à la pinède sont représentées dans la figure 1. En référence à la littérature, un examen détaillé du contexte phytosociologique, pédologique et hydrodynamique permet de conclure à un **modèle de succession préférentiel: associations pionnières - *Molinietum coerulae* ( facultatif ) - stade arbustif ± xérophile à *Pinus sylvestris* - *Molinio-Pinetum***. Avec ou sans *Molinietum*, cette séquence caractérise un ensemble toujours indépendant de la nappe lacustre.

Un deuxième article traitera des caractéristiques écologiques végétales: **phytomasse, productivité, dynamique de**

**renouvellement de la matière organique, minéralomasse et cycles biogéochimiques des éléments majeurs.** Cette étude détaillée permettra de comprendre le fonctionnement actuel mais aussi la dynamique évolutive du groupement, et par suite de formuler l'hypothèse la plus probable quant à son évolution future.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer mes remerciements et toute ma gratitude aux personnes sans lesquelles le travail de thèse qui est à l'origine de cette présentation n'aurait jamais pu être mené à bien. Il s'agit en particulier de J.-L. Richard, J.-M. Gobat, J.-D. Gallandat, J.-C. Védy, J.-P. Dubois, A. Buttler et M. Bueche.

#### BIBLIOGRAPHIE

BERSET, J. 1949/50. La végétation de la réserve de Cheyres et des rives avoisinantes du lac de Neuchâtel. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 40: 65-94.

BUECHE, M. "Ecologie des forêts feuillues RSLN." *Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel.* A paraître.

BUTTLER, A. 1987. Etude écosystémique des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse): phytosociologie, pédologie, hydrodynamique et hydrochimie, production végétale, cycles biogéochimiques et influence du fauchage sur la végétation. *Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel.*

BUTTLER, A., & GALLANDAT, J.-D. 1989. Phytosociologie des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse) et modèle de succession autogène. *Phytocoenologia* 18 (1): 129-158.

BUTTLER, A. & GOBAT, J.-M. 1991. Les sols hydromorphes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). *Bull. Ecol.* t.22 (3-4): 405-418.

BUTTLER, A., CORNALI, P. & BUECHE, M. 1995. Etude des effets de la régulation des lacs subjurassiens sur la végétation et le milieu. *Rapport final, Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, sur mandat de l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage.*

CORNALI, P. 1992. Ecologie des pinèdes (*Pinus sylvestris*) de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse): phytosociologie, pédologie, hydrodynamique, hydrochimie, phytomasse et productivité, minéralomasse et cycles biogéochimiques. *Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel.*

ELLENBERG, H. 1982. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. *Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.*

ELLENBERG, H. & KLOETZLI, F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mémoires Institut suisse de recherches forestières* vol. 48 fasc. 4: 589-930.

GALLANDAT, J.-D. 1982. Prairies marécageuses du Haut-Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse 58. Teufen.*

GALLANDAT, J.-D., GOBAT, J.-M. & ROULIER, C. 1993. Cartographie des zones alluviales d'importance nationale. *OFEFP, Cahier de l'environnement 199. Berne.*

GOBAT, J.-M. Evolution de la matière organique des sols hydromorphes de la rive sud du lac de Neuchâtel. *A paraître.*

KELLER, L. 1969/70. Etude des groupements végétaux de la réserve de Cheyres. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 59: 47-59.*

LANDOLT, E. 1977. Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Heft 64. *Versff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel. Zürich.*

LSPN/WWF, 1981. Plan de protection de la rive sud-est du lac de Neuchâtel.

LÜDI, W. 1935. Das grosse Moos im westschweizerischen Seelande und die Geschichte seiner Entstehung. *Versff. Geobot. Inst. ETH. Stiftung Rübel. Zürich 11.*

MEIA, J. & BECKER, F. 1976. Atlas géologique de la Suisse, carte 1164 "Neuchâtel" et notice explicative. *Commission Géol. Suisse. Bâle.*

MOOR, M. 1958. Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. *Mitteilungen schweizerische Anstalt für das forstliche Versuchswesen. Band 34, Heft 1: 221-360.*

MOOR, M. 1976. Gedanken zur Systematik mitteleuropäischer Laubwälder. *Journal forestier suisse 5: 327-340.*

MUECKENHAUSEN, E. 1985. Die Bodenkunde (3ème éd.). *DLG Verlag. Frankfurt am Mein.*

MÜLLER, R. 1973. Les niveaux des lacs du Jura. in: SCHWAB, H., (1973): Die Vergangenheit des Seelandes in neuem Licht. *Ed. Universitaires, Fribourg: 155-176.*

OBERDORFER, E. 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziol. 10. G. Fischer. Jena.*

OBERDORFER, E. 1983. Pflanzensoziologische Exkursionsflora (5ème éd.). *Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart.*

OBERDORFER, E. 1987. Süddeutsche Wald- und Gebüschesgesellschaften im europäischen Rahmen. *Tuexenia 7. Göttingen: 459-468.*

OBERDORFER, E. 1992. Süddeutsche Pflanzen-gesellschaften IV: Wälder und Gebüsche. *2. Aufl. G. Fischer. Jena.*

OFFICE FEDERAL DES FORETS, 1976. Carte de la végétation et de l'impact de l'homme de la rive sud du lac de Neuchâtel, avec rapport adjoint. *Etude réalisée par les Universités de Neuchâtel, de Lausanne et l'Ecole polytechnique fédérale de Zürich.* (non publié).

QUARTIER, A.-A. 1948. Le lac de Neuchâtel. *Ed. de la Baconnière. Neuchâtel.*

RICHARD, F., LUESCHER, P. & STROBEL, T. 1978/81/83. Physikalische Eigenschaften von Böden des Schweiz I, II, III. *Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen. Birmensdorf.*

ROULIER, C. 1983. Contribution à l'étude phytosociologique des groupements végétaux non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 72 (1/2): 75-125.

SEIBERT, P. 1958. Die Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet "Püpplinger Au". *Bayerischen Landesstelle für Gewässerkunde, Referat für Landschaftspflege und Vegetationskunde. München.*

SERVICE DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE VAUD & OFFICE DES CONSTRUCTIONS ET DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE DU CANTON DE FRIBOURG, 1982. Plan directeur de la rive sud du lac de Neuchâtel et des rives du lac de Morat. *Doc. aménagement régional 16, 3*

SOLBERGER, H. 1974. Le lac de Neuchâtel (Suisse). *Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel.*

SOMMERHALDER, R. 1992. Natürliche Wälder der Waldföhre (*Pinus sylvestris*) in der Schweiz - eine pflanzensociologische Analyse mit Hilfe eines vegetationskundlichen Informationssystems. *Mitt. Eidgenoss. Forsch. anst. Wald, Schnee Landsch.* 67/1. *Birmensdorf.*

WILDI, O. & ORLOCI, L. 1990. Numerical exploration of community patterns. *SSP Academic Publishing bv. The Hague.*