



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

## II. PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITÉ AÉRIENNES, DYNAMIQUE DU GROUPEMENT<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, *Pinus sylvestris*, phytomasse, productivité primaire, dynamique.

*Key-words:* lakeshore ecosystem, *Pinus sylvestris*, biomass of plant community, primary production, dynamic.

### 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.

Ce deuxième article consacré à la pinède à *Pinus sylvestris* expose les principaux résultats obtenus en matière de phytomasse, productivité et dynamique de renouvellement de la matière organique. La dynamique de croissance de la pinède indique aujourd'hui une stabilisation de la productivité. A moyen terme, plusieurs facteurs, parmi lesquels un décalage fonctionnel dans la dynamique productive du groupement, permettent d'envisager l'hypothèse d'un remplacement progressif de la pinède par les espèces ligneuses actuellement compagnes.

### 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.

This second paper give the principal results concerning the biomass, primary production and dynamic of organic matter of the *Pinus sylvestris* forest. At present the growth dynamics of the pine forest indicate a stabilizing of productive capacity. At middle term several factors, among which a functional displacement in production dynamics, lead to the hypothesis of a gradual replacement of the pine forests by the present neighbouring deciduous species.

<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 générales du milieu et la phytosociologie du groupement ont été abordées dans un précédent article (CORNALI, 1997, chapitres 1-6). La minéralomasse et les cycles biogéochimiques des éléments majeurs du groupement seront abordés dans un troisième article (chapitres 11-12).

## 7<sup>1</sup>. PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITÉ AÉRIENNE

### 7.1 Introduction

Les conditions générales du milieu et la phytosociologie 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, ont été décrites dans un premier article (CORNALI, 1997). Après avoir établi cette typologie détaillée, nous pouvons maintenant aborder les descripteurs phytomasse, productivité et cycles biogéochimiques, véritables caractéristiques de base des écosystèmes (DUVIGNEAUD, 1971), pour tenter de préciser la dynamique fonctionnelle de ce groupement végétal.

Par rapport à l'étude originale (CORNALI, 1992), seuls les résultats synthétiques sont présentés et discutés ici, à l'exclusion du nombre important d'analyses comparatives consacrées aux trois placettes d'étude, voire à la dynamique saisonnière de certains phénomènes.

Dans un domaine où la littérature est abondante, il importe de préciser le sens de quelques termes utilisés (présentés en détail dans DUVIGNEAUD, 1980):

- **biomasse**: masse de tous les organismes vivants au moment de l'observation, exprimée en masse de matière sèche par unité de surface, par ex. t/ha;

- **phytomasse**: biomasse végétale dans laquelle on inclut ici la **minéralomasse**, fraction minérale évaluable par l'analyse des cendres;

- **litière**: matériel végétal mort retournant au sol. Abstraction faite de l'humus, la totalité de la matière organique morte, particulièrement difficile à déterminer en forêt, comporte encore la **nécromasse** (bois mort sur pied et feuilles mortes attachées à la plante);

- **productivité primaire nette**: vitesse de production de la phytomasse additionnée de l'ensemble des pertes annuelles, exprimée en masse de matière sèche par unité de surface et de temps, par ex. t/ha.an. En forêt, elle correspond donc pour l'essentiel à l'incrément des tissus ligneux auquel il faut ajouter la totalité de la **matière organique morte** dans le courant de l'année. Cette dernière comprend la chute de litière ainsi que la fraction de bois mort pendant l'année, fraction indéterminable dans la mesure où la chute de cette nécromasse est différée de plusieurs années. Une appréciation peut toutefois en être faite en considérant que la mortalité annuelle du bois correspond à la fine litière de rameaux capturée dans les cages à litière. Enfin, de manière simplifiée, la productivité annuelle de la strate herbacée peut être assimilée à sa biomasse (mesurée à biomasse maximale).

Les pertes dues à la consommation (phytophages) et à l'exportation sont négligées.

Ces définitions sont également valables pour les parties souterraines, non inventoriées dans notre étude.

La mesure de la productivité primaire en milieu forestier présente d'importantes difficultés (voir par ex. RIEDACKER, 1968a et 1968b; LEMEE, 1974; PARDE, 1979; DUVIGNEAUD, 1984). Il s'ensuit que nos résultats doivent être considérés comme des estimations (une amélioration notable de la précision implique en effet l'établissement de tarifs de cubage locaux, donc l'abattage exhaustif des surfaces échantillons, tâche qui dépasse de loin les disponibilités d'un modeste laboratoire, et qui n'est pas envisageable dans un milieu naturel aussi exceptionnel que celui de la rive sud du lac de Neuchâtel...!).

Sans entrer dans le détail des méthodes, il convient néanmoins de préciser les principales étapes de la démarche effectuée sur les trois placettes d'étude couvrant au total 1100 m<sup>2</sup>:

<sup>1</sup> La numérotation des chapitres, tableaux et figures continue celle de CORNALI (1997), les deux publications formant une suite.

a) *Phytomasse aérienne*:

- arborescente (diamètre > 8 cm): mesure intégrale des **DBH** (diamètre à hauteur de poitrine), échantillonnage des hauteurs **H** par classes de diamètres de 2 cm, qui sont ensuite complétées par régression sur DBH, puis extraction des **volumes frais** en utilisant un tarif à double entrée (tables de cubage pour l'Allemagne du sud: HILFSTAFELN FÜR DIE FORSTEINRICHTUNG, 1966). Pour les petits diamètres compris entre 5 et 8 cm, non inclus dans les tables, les volumes ont également été calculés par régression sur DBH. Le passage des volumes frais aux **biomasses sèches** est effectué par le biais de l'**infradensité** (masse sèche/volume frais), préalablement déterminée sur quelques échantillons par espèce. Les volumes des **houppiers** sont également fournis par les tarifs de cubage, alors que les **aiguilles** sont estimées directement en biomasse sèche sur la base des proportions moyennes par rapport aux rameaux totales (houppier) indiquées par BURGER (1948). La **biomasse foliaire** des espèces caducifoliées est mesurée par les chutes annuelles recueillies dans des paniers à litière (cf. 7.3.1);

- arbustive: même démarche, mais pesées directes pour les échantillons dont le diamètre ne dépasse pas 4 cm;

- la fraction de la nécromasse constituée par les arbres manifestement morts sur pied est mesurée en diamètre et hauteur. Le passage aux masses sèches s'effectue en utilisant les équations de régression et les infradensités des espèces vivantes.

- herbacée: échantillonnage au plus fort développement;

b) *Rhizomasse*: à titre indicatif, mention des valeurs de la littérature;

c) *Productivité primaire aérienne*: évaluation de l'accroissement courant par mesure des **cernes de croissance** (carottes prélevées à la tarière PRESSLER) d'un échantillon par classe de diamètres.

7.2 *Phytomasse aérienne*

Les **caractéristiques dendrométriques** moyennes, converties en unités à l'hectare, sont présentées sur le tableau 3. L'inventaire intégral du nombre de tiges par diamètre et par espèce a été regroupé en classes dont les intervalles ont été réduits pour la catégorie arbustes. En distinguant l'espèce dominante *Pinus sylvestris*, cette présentation est très révélatrice de la structure actuelle du peuplement. Cette structure confirme à elle seule une caractéristique dynamique importante, déjà manifeste à l'examen du tableau de végétation (CORNALI, 1997, tab. 1), à savoir qu'en dehors des lisières la régénération de *Pinus sylvestris* est quasi nulle: l'absence de semis est totale, et la présence d'arbustes tout à fait accidentelle. En revanche les autres espèces de faible diamètre, feuillues et *Juniperus communis* surtout, sont particulièrement abondantes par endroits, et ont créé depuis longtemps déjà des conditions d'ombrage défavorables au développement initial du pin.

Au niveau de la **phytomasse aérienne totale** indiquée sur la tableau 4, les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel peuvent être créditées d'un ordre de grandeur de 191 t/ha, dont l'espèce dominante *Pinus sylvestris* représente actuellement les 82%. Parmi les principales autres espèces il y a lieu de mentionner *Picea abies* (5,4%), *Populus nigra* (4,3%), *Alnus glutinosa* (1,9%), *Prunus avium* (1,3%), *Alnus incana* (1%). Quant au bois mort sur pied, les espèces autres que *Pinus sylvestris* (66%) sont principalement *Juniperus communis* (15%), *Fraxinus excelsior* (8%), *Alnus incana* (7%).

7.3 *Chute, accumulation et décomposition de la litière*7.3.1 *Chute de litière*

Les retombées de litière ont été récoltées d'octobre 1982 à novembre 1987 à l'aide

Classes de diamètre [cm]	<i>Pinus</i>		Autres	
	Nombre	Hm	Nombre	Hm
≤1			8173	
1			1045	
2			573	
3	9		227	
4	9		200	
5			91	
6			45	
7-10	127	12	155	10
11-15	109	15	82	17
16-20	264	16	82	18
21-25	218	18	45	20
26-30	100	18	18	21
31-35	82	20		
36-40			9	21
Densité [nb/ha]				
arbustes: diamètre ≤ 6cm		18		10355
arbres: diamètre ≥ 7cm		900		391
Surface terrière totale [m <sup>2</sup> /ha]		28.8		8.1
%		78%		22%

**Tableau 3:** caractéristiques dendrométriques des pinèdes (total des surfaces étudiées: 1100 m<sup>2</sup>). Hm: hauteur moyenne par classes de diamètre [m].

	<i>Pinus</i>		Autres	
	t/ha	%	t/ha	%
Bois fort: ≥ 7cm	129,7	68%	24,0	13%
Houppier (DBH ≥ 9 cm)	20,9	11%	5,4	3%
Arbustes: ≤ 6cm	0,1		3,0	2%
Feuilles 1)	5,7	3%	1,3	1%
Total arbres	156,3	82%	33,8	18%
Strate herbacée 2)			1.1	
Total phytom. aérienne			191.2	
Racines 3)	39		9	
Arbres morts sur pied	4		2	
%	65%		35%	

**Tableau 4:** phytomasse aérienne des pinèdes (matière sèche en t/ha)

- 1) % extraits de BURGER (1948) pour les résineux (*Pinus, Picea*)
- 2) En moyenne 24 % de mousses.
- 3) Estimation en % de la phytomasse aérienne selon divers auteurs

Moyenne 1983 - 1986 (18 paniers de 0.25 m <sup>2</sup> )	g/m <sup>2</sup>	%
Feuilles <i>Pinus</i>	218	40%
Feuilles <i>Picea</i>	16	3%
Feuilles feuillus	78	14%
Fruits (espèce dominante <i>P. sylvestris</i> seulement)	56	10%
Divers (rameaux, écorces, inflorescences et fruits feuillus, débris non identifiables)	180	33%
<b>TOTAL</b>	<b>548</b>	<b>100%</b>
	t/ha	
	5.5	

**Tableau 5:** chutes de litière (matière sèche)

d'un dispositif de paniers collecteurs. Les récoltes ont été effectuées en relation avec le rythme saisonnier de la production végétale, tous les 2 à 3 mois pendant l'hiver et au printemps, tous les mois lors de la chute maximale, dès la fin de l'été jusqu'à l'arrière automne.

Le détail et la moyenne générale des chutes de litière pour les années 1983-1986 sont reportés dans le tableau 5. Calculées sur 4 ans, en considérant les stations comme homogènes et par conséquent représentant un seul échantillonnage, ces chutes présentent une moyenne de 549 g/m<sup>2</sup> ou 5,5 t/ha.an. Les divers, à savoir 33%, se partagent en trois principales sous-catégories qui ne figurent pas au tableau: rameaux et écorces 25%, inflorescences et fruits des espèces feuillues 4%, et enfin débris non identifiables 4%.

Sans qu'il y ait toujours matière à comparaison rigoureuse, nous pouvons mentionner chez quelques auteurs des totaux annuels très semblables aux 5,5 t/ha mesurés dans nos stations: 5,5 t/ha pour OVINGTON (1959), 3-4 t/ha en pinède pure et 5-6 t/ha en peuplements mélangés (1/3 de hêtre en biomasse) pour GRÜNERT (1964), 6 t/ha pour AUSSENAC (1969).

### 7.3.2 Stock de matière organique au sol

Au début du mois d'octobre 1984, nous avons récolté 12 échantillons de litière au sol. Seules deux placettes ont été échantillonnées, et les valeurs absolues ainsi que

les proportions des différentes catégories distinguées sont réunies dans le tableau 6. En raison des faibles masses considérées, mais aussi des difficultés à établir la différence entre mort et vivant, particulièrement en ce qui concerne les mousses, la strate herbacée a été entièrement assimilée à la matière organique morte. Pour chacune de ces catégories, la teneur en terre fine, impossible à séparer lors du tri, a été déterminée à l'aide de tests de lavage. Le tableau 6 présente des valeurs nettes, c'est-à-dire des valeurs brutes desquelles ont été soustraits les pourcentages moyens de terre fine suivants, assez constants: mousses 24%, herbes 8%, aiguilles 2%, litière non identifiée 35%, lignifié et fruits 3% (moyenne pondérée 8,5%).

Pour ce qui est de la masse totale de matière organique au sol, l'ordre de grandeur de 12,3 t/ha peut être comparé aux 12,7 t/ha proposés par OVINGTON (1954) ou aux 14,1 t/ha de GLOAGUEN & TOUFFET (1980). En revanche, la littérature révèle aussi, s'agissant des pinèdes, une dispersion considérable et assez surprenante qui peut varier de 25 à 85,5 t/ha chez EHWALD (1957), de 22 à 70 t/ha chez GRÜNERT (1964), en passant par 45 t/ha pour OVINGTON (1959) ou DUVIGNEAUD (1980), et allant jusqu'à 110,6 t/ha pour OVINGTON & MAGDWICK (1959). Si cette comparaison sommaire n'apporte guère d'explications en dehors des indications classiques telles que contexte stationnel ou type d'exploitation, elle permet néanmoins de situer la

Moyennes portant sur 12 échantillons de 1m <sup>2</sup>	g/m <sup>2</sup>	%
Mousses	25	2%
Herbes	80	6%
Aiguilles	85	7%
Litière non identifiée	187	15%
Lignifié (écorces, rameaux, débris divers, sauf fruits)	691	56%
Fruits	166	13%
<b>TOTAL</b>	<b>1234</b>	<b>100%</b>
	t/ha	12.3

**Tableau 6:** stock de matière organique au sol (matière sèche)

rive sud du lac de Neuchâtel au bas de l'échelle pour ce qui est de l'accumulation au sein des horizons holorganiques en pinède. A chute de litière plus ou moins équivalente, il s'ensuit, comparativement, une vitesse de décomposition nettement plus rapide (voir 7.3.3). Sur le plan fonctionnel, ces conditions se rapprochent de celles des forêts caducifoliées (7-10 t/ha pour la rive sud du lac de Neuchâtel, cf. BUECHE, à paraître, et chap. 9) et sont à mettre en relation avec la composition du groupement enrichie en espèces feuillues améliorantes. En termes d'évolution, ce constat renforce l'hypothèse d'un remplacement possible, à moyen terme, de la pinède par la forêt feuillue (cf. CORNALI, 1997, chap. 4.4).

### 7.3.3 Vitesse de décomposition et d'accumulation de la matière organique

Deux méthodes complémentaires ont été utilisées pour évaluer la vitesse de décomposition de la matière organique.

La première, proposée par JENNY *et al.* (1949), fait intervenir une constante annuelle de perte de poids (coefficient de JENNY) selon  $k' = L / (L + X_{min})$ , où  $L$  représente la chute annuelle de litière et  $X_{min}$  le poids des horizons holorganiques avant la chute, pour la même unité de surface.

La deuxième consiste en la mise en décomposition d'échantillons disposés à l'intérieur de sachets en filet nylon eux-mêmes placés sous la couche de litière OL. Les sachets ont été remplis soit avec un mélange feuilles-aiguilles (pin sylvestre) récolté dans les paniers en station, et en proportions comparables à la moyenne des mois à forte chute, soit avec les mêmes essences, mais feuillus et résineux séparés.

L'intérêt d'une mise en oeuvre simultanée de ces deux méthodes est double. D'une part chacune permet d'évaluer de manière indépendante le taux de décomposition annuel de la matière organique. D'autre part, la méthode expérimentale de

décomposition en filets permet de déterminer un taux de décomposition instantané dont la comparaison au taux annuel fournit une indication quant à l'état d'équilibre du système.

Pour les milieux forestiers, ces méthodes ont été appliquées par divers auteurs dont RAPP (1971), LEMEE & BICHAUT (1973), GLOAGUEN & TOUFFET (1980), toujours en référence aux développements théoriques proposés par deux précurseurs en la matière, JENNY *et al.* (1949) et OLSON (1963).

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

décomposition en filet:  $X/X_0 = e^{-kt}$   
accumulation au sol:  $X = (L/k')(1 - e^{-kt})$   
avec:

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

**X<sub>0</sub>:** quantité de matière organique initiale;

**X/X<sub>0</sub>:** fraction restante au temps  $t$ ;

**L:** chute annuelle de litière, théoriquement automnale;

**t:** temps

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

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

$$k' = 1 - X/X_0 = 1 - e^{-kt}$$

ce qui implique:

$$k = -\ln(1 - k')$$

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

$$L = k'(L + X_{\min})$$

d'où il découle:

$$k' = L/L + X_{\min}$$

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

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

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

Le paramètre  $t_{0,5}$ , de manière analogue au concept de demi-vie dans le cas de la période radioactive, permet de comparer différents écosystèmes en ce qui concerne la dynamique de la matière organique.

Les principaux résultats obtenus pour les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel figurent dans le tableau 7, dont l'examen fait ressortir les éléments suivants:

- comparées deux à deux, toutes les valeurs de  $k$  sont significativement différentes, sauf entre les mélanges de Portalban et Champmartin Est. Les taux de décomposition expérimentaux obtenus dans ces deux stations sont remarquablement homogènes;

- pour les "espèces" considérées séparément, la vitesse de décomposition des aiguilles de pin est logiquement plus lente. Les mélanges occupent une position intermédiaire qui se rapproche davantage des valeurs obtenues avec les espèces à feuilles caduques seules, malgré une proportion initiale enrichie en pin (70%) à l'image du quota réel de chaque station;

Type de litière	N	r	-k/an	Ic %	% après 1 année	$t_{0,5}$ (jours)	différences significatives		
							FEU	PO	CE
PIN	6	0,98	-0,358	10,0%	69,9%	707	PIN	**	**
FEU	6	0,98	-0,453	9,4%	63,5%	558	FEU	*	*
PO	18	0,95	-0,414	4,0%	66,1%	611	PO	-	
CE	18	0,96	-0,413	3,6%	66,2%	613			

Tableau 7: taux de décomposition des litières en filets (modèle exponentiel)

Légende:

PIN : aiguilles de pin, station de Portalban

FEU : feuilles des espèces caducifoliées, station de Portalban

PO : mélange proportionnel, toutes espèces, station de Portalban

CE : mélange proportionnel, toutes espèces, station de Champmartin Est

N : nombre d'échantillons (filets)

r : coefficient de corrélation de la régression linéaire

-k/an : taux de décomposition annuel calculé selon un modèle exponentiel linéarisé et passant par l'origine:  $\ln X/X_0 = -kt$

Ic : intervalle de confiance, en % de la moyenne

% après

1 année : % de la litière non décomposée après 1 année (365 jours)

$t_{0,5}$  : temps de demi-décomposition, en jours

\*\* : différence hautement significative pour K ( $P < 0,01$ )

\* : différence significative pour K ( $P < 0,05$ )

- : différence non significative

- le taux de décomposition instantané  $k$  est lié au coefficient de JENNY  $k'$  par la relation (voir plus haut):

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

dont l'application aux mélanges des 2 stations ( $k = 0,414$ ) fournit, pour  $t = 1$  année:

$$k' = 1 - e^{-0,414} = 0,339$$

Le coefficient de JENNY, nous l'avons déjà mentionné, s'obtient également d'une tout autre manière:  $k' = L / (L + X_{min})$ , où  $L$  représente la chute annuelle de litière et  $X_{min}$  le poids des horizons holorganiques avant la chute. Pour l'année 1984, avec un stock au sol (récolté en octobre) diminué des chutes de litière du mois précédent, nous obtenons, sans tenir compte de la strate herbacée, une valeur moyenne de  $k' = 0,352$ , proche de celle calculée à l'aide du taux de décomposition en filet. Il ne s'agit toutefois que d'un ordre de grandeur dont l'évaluation peut être entachée d'imprécisions d'origines diverses (conditions de décomposition en filet éloignées des modalités naturelles, chute annuelle de litière théoriquement unique, ici étalée sur 2 à 3 mois). Malgré ces réserves, le modèle exponentiel utilisé reste manifestement bien adapté.

En termes d'accumulation, nous pouvons également l'utiliser dans le but d'évaluer la durée nécessaire pour atteindre l'équilibre annuel accumulation = décomposition. En utilisant la forme:

$$X = (L/k')(1 - e^{-kt})$$

$$\text{on tire: } t = \ln(1 - X/(L/k'))/k$$

avec  $L/k' = L + X_{min}$  = valeur maximale annuelle.

En fixant cette dernière à 99% de la valeur à l'équilibre, il vient:

$$t_{99\%} = -\ln(1 - 0,99)/k = 4,6/k$$

et finalement

$$t_{99\%} = 4,6/0,414 = 11 \text{ ans.}$$

Il s'agit là d'une durée très brève, comparée par exemple à la limite d'un siècle au minimum indiquée par JENNY *et al.*

(1949) pour la stabilisation des horizons holorganiques en forêt de pin. Plus près de nous pourtant, GLOAGUEN & TOUFFET (1980) mentionnent un coefficient de JENNY de  $k' = 0,318$  pour les aiguilles de pin sylvestre seules (d'où  $k = 0,383$  et  $t_{99\%} = 12$  ans) très semblable au nôtre. De même, en première estimation, GUITTET (1967) évalue à 10 ans le temps nécessaire pour la transformation en humus d'aiguilles de *Pinus sylvestris* à partir de leur chute, en milieu ouvert sur substrat calcaire.

Il se confirme donc que le renouvellement de la matière organique des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel est relativement rapide. En dehors de conditions climatiques et édaphiques favorables, cette rapidité est notamment influencée par la composition hétérogène des pinèdes: même en quantités réduites (en moyenne 20% de la biomasse), les espèces feuillues améliorent notablement les processus de décomposition (tab. 7).

Par ailleurs, le fait que le  $k'$  obtenu à partir de la mesure de  $k$  (décomposition instantanée en filet) soit sensiblement égal au  $k'$  annuel de JENNY permet de considérer l'état d'équilibre entre accumulation et décomposition comme pratiquement atteint.

#### 7.4 Croissance et productivité aériennes

Au niveau aérien, la productivité primaire nette correspond théoriquement à l'addition de plusieurs termes (DUVIGNEAUD, 1980):

$$PN1 = T1 + M1n + C2n + Ex1n$$

soit  $T1$ : incrément ligneux

$M1n$ : tissus morts non consommés

$C2n$ ,  $Ex1n$ : consommation respectivement exportation de tissus nouvellement formés durant l'unité de temps.

En négligeant les deux derniers termes, l'évaluation de  $PN1$  peut être simplifiée en:

Age [années]	Fréquences	
	Pins	Autres
15-19		2
20-24		2
25-29		4
30-34		4
35-39	3	4
40-44	4	3
45-49	10	3
50-54	13	1
55-60	2	3

	Moyenne par station (pins)	Ic
Champmartin E	49	± 6
Champmartin W	47	± 5
Portalban	50	± 3
Total	48	± 3

Ic: intervalle de confiance à  $P = 0,01$

Tableau 8: âge des pinèdes échantillonné à la tarière PRESSLER

$$PN1 = T1 + M1n$$

L'évaluation de  $M1n$  présente encore de grosses difficultés puisqu'elle inclut le bois mort annuellement produit mais pas forcément tombé. Là encore nous avons dû simplifier en assimilant les tissus morts non consommés à la chute de litière. De plus, en considérant cette dernière comme la somme du matériel récolté dans les paniers additionnée de la strate herbacée en fin d'année, nous avons négligé la chute des grosses branches. Cette sous-estimation a été très partiellement compensée par la prise en compte de la production moyenne du bois mort sur pied dès l'origine du peuplement. Nous avons finalement retenu pour le calcul de  $PN1$ :

$$PN1 = \text{incrément ligneux} + \text{chute de litière (y.c. herbacée)} + \text{bois mort sur pied}$$

Quelle que soit la manière d'envisager la productivité primaire en milieu forestier, il est donc nécessaire d'avoir recours à l'incrément radial par unité de temps, c'est-à-dire à l'examen des cernes de croissance. Passage obligé, l'approche dendrochronologique permet en outre de multiples applications, clairement exposées par MUNAUT (1978).

Nos propres mesures concernent une soixantaine d'échantillons représentant au total 32% des pins et 45% des individus feuillus de diamètre  $\geq 5$  cm rencontrés dans les trois stations. Riche d'informa-

tions, la lecture des résultats peut être exploitée de trois manières visant chacune à compléter l'évaluation de la dynamique du système.

#### A) Age des pinèdes

Les valeurs mesurées, réunies sur le tableau 8, permettent d'évaluer l'âge moyen des pinèdes à environ 48 ans ( $\pm 3$ , à  $P = 0,01$ ) pour l'ensemble échantillonné. Il s'agit de populations sensiblement équivalentes comme l'indiquent les intervalles de confiance.

Alors que le calcul de la moyenne permet surtout de préciser la dispersion des données, l'examen du tableau fait ressortir le caractère pionnier du pin sylvestre, dont l'implantation progressive s'amorce entre 42 et 55 ans avant 1987, année des mesures, soit entre 1932 et 1945. Cette époque se situe environ 60 ans (entre 54 et 67 ans) après l'abaissement des eaux dû à la première correction des eaux du Jura, effectif dès 1878 (MÜLLER, 1973).

Toujours sur le plan dynamique, l'absence actuelle de jeunes pins est largement confirmée (cf. 7.2), quel que soit le diamètre considéré. En majorité plus récentes, mais aussi d'âges plus variés, les autres espèces ont peu à peu complété la colonisation de ces milieux ouverts sur sols très superficiels. A quelques exceptions près, la

compétition initiale s'est donc révélée favorable au pin sylvestre, du moins jusqu'à ce que le développement progressif du couvert en élimine les semis, très exigeants en lumière.

### B) Dynamique par espèce

L'examen des cernes de croissance fournit de plus amples informations en ce qui concerne l'autoécologie des espèces. En effet les variations climatiques, principalement la température et les précipitations durant la période de croissance annuelle, influencent l'épaisseur et la densité des cernes, lesquels constituent en outre un bon indice pour juger de la vitalité d'un arbre (LENZ *et al.*, 1988). Cette réponse est spécifique, et l'absorption de la variabilité individuelle et microstationnelle nécessite la prise en compte d'un minimum empirique d'une dizaine d'individus par espèce (MUNAUT, 1978). Pour faciliter la comparaison de valeurs absolues parfois très différentes, les dendrochronologues ont introduit une représentation graphique sur laquelle les années figurent en abscisse, alors que l'épaisseur des cernes est portée en ordonnée suivant une échelle logarithmique.

Nous avons reproduit de la sorte, sur la figure 3, l'évolution moyenne de l'épaisseur des cernes mesurée sur un échantillon de pins dans chaque station (32 mesures au total). A titre indicatif, nous y avons adjoint deux exemples de comportement extrême, *Picea* et *Juniperus*, valeurs moyennes de respectivement 6 et 5 mesures. Bien qu'en toute rigueur ces deux nombres de mesures soient trop faibles, les valeurs individuelles pour chaque espèce sont suffisamment groupées pour que la tendance générale puisse être mentionnée. La pluviosité à Witzwil complète la figure, qui ne concerne ici que les 28 dernières années, de manière à éviter de prendre en compte les échantillons au début de leur période de croissance. Les mois retenus, avril à juillet, correspondent à l'essentiel

de la période de croissance annuelle. Ce graphe permet de constater que:

- la reproductibilité des rythmes de croissance du pin sylvestre est très satisfaisante d'une station à l'autre;
  - pour cette essence, l'épaisseur moyenne des cernes est en diminution, marquant par là un tassement progressif de la productivité (voir ci-après);
  - l'épicéa en revanche présente une évolution plutôt stable, alors que les genévriers échantillonnés, conformément à ce qui est observable en station, paraissent manifestement condamnés;
  - la mise en parallèle de la pluviométrie permet de faire ressortir l'influence prépondérante de ce facteur. Les années sèches caractéristiques telles que 1962, 1964, 1976 ou 1979 sont parfaitement marquées au niveau des cernes de croissance. Ces années sont également repérées en tant qu'exceptionnelles dans l'étude sur le dépérissement du sapin blanc dans la région de Berne réalisée par LENZ *et al.* (1988). Mais, comme le notent ces auteurs, la causalité est souvent plus complexe et fait bien sûr intervenir la température, voire la saison, de telle sorte que l'action conjuguée de plusieurs facteurs est souvent nécessaire pour caractériser une année exceptionnelle. Ainsi par exemple la relative sécheresse de 1967 ne s'est guère traduite par une diminution de l'épaisseur des cernes.
- Dans le but de confirmer l'existence de conditions originelles impropre à l'installation de la pinède, nous avons également analysé des cernes de quelques échantillons de *Pinus sylvestris* le long d'un transect incluant une portion de pinède en microtopographie surélevée et les marais adjacents (site de Champmartin). Les mesures moyennes divergent de manière éloquente entre marais et pinède (y compris lisières), soit respectivement 8 cm et

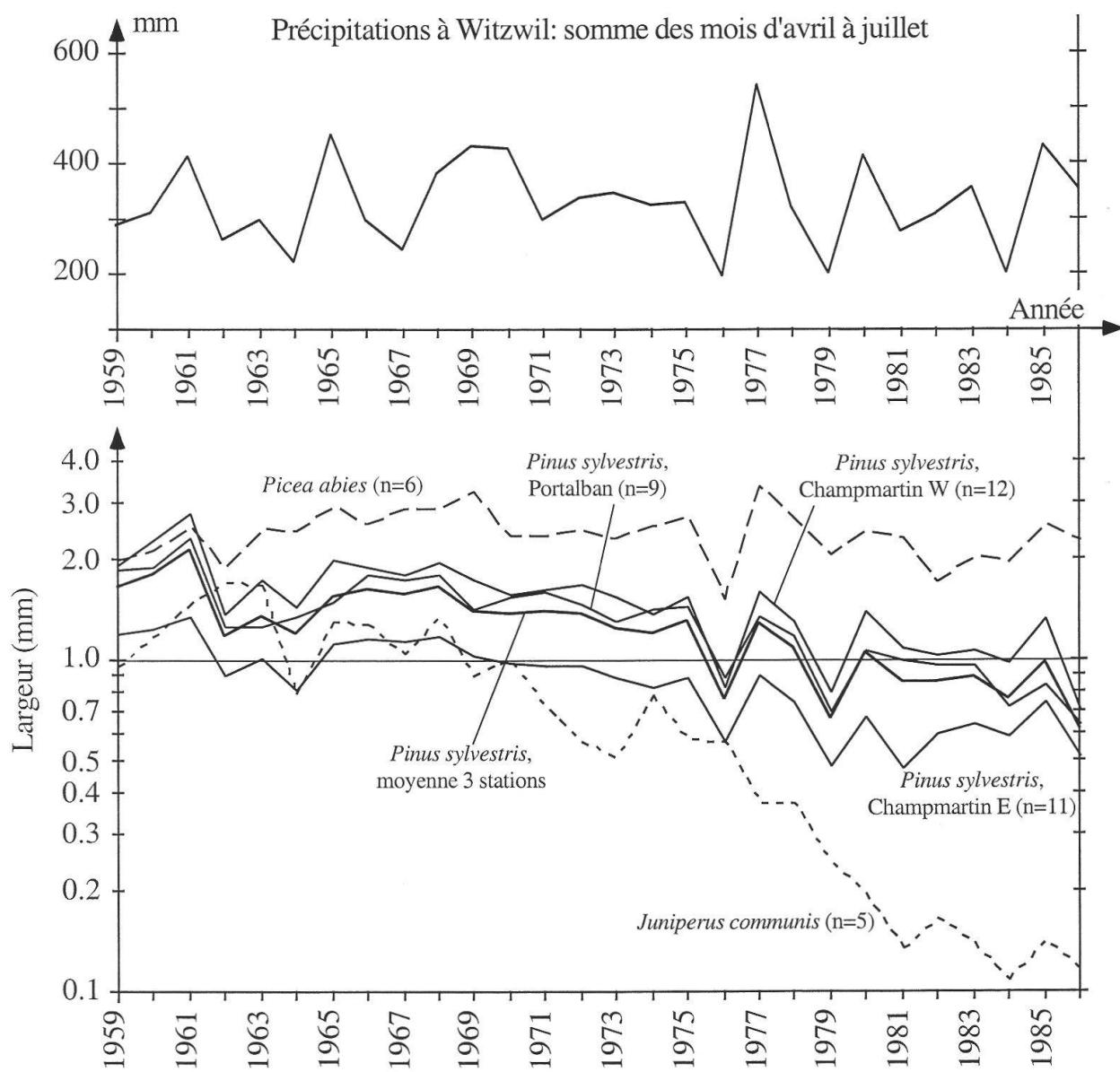
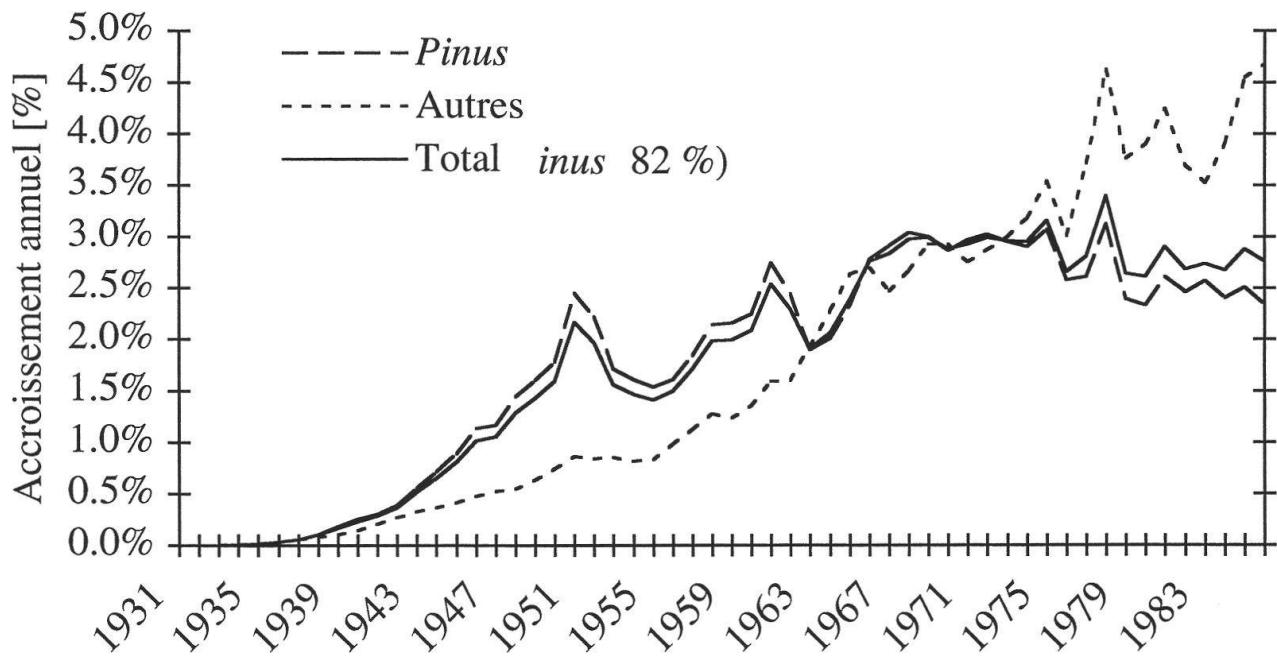


Figure 3: Evolution moyenne des cernes de croissance (n: nombre de mesures)

21 cm pour la DBH, 0,65 mm et 1,62 mm pour l'épaisseur des cernes. Ainsi, à âge comparable (51 à 53 ans), l'épaisseur moyenne des cernes, et par conséquent le diamètre, reste très inférieure en milieu marécageux. On peut en déduire une colonisation contemporaine pour l'ensemble du site, mais un échec quasi total de la progression ligneuse en marais, en rapport notamment avec un contexte pédologique

(granulométrie, porosité, aération) et hydrologique (nappe élevée durant la période de végétation) défavorables. Semblable situation n'est pas sans rappeler le cas des hauts-marais, où certains exemplaires de *Pinus rotundata* Link atteignent laborieusement un diamètre de 3,5 cm pour un âge de 140 à 170 ans, en raison du stress hydrique lié à la nappe également



**Figure 4:** Accroissement annuel relatif (1987 = 100%) en volume, estimé par l'évolution des cernes de croissance. Moyennes mobiles sur 2 périodes (année courante et précédente). Total pondéré selon les proportions actuelles de biomasse (Pinus 82%)

élevée auquel peut s'ajouter un effet d'ombrage (FRELÉCHOUX, 1998).

### C) Productivité

Mesurer l'épaisseur des cernes, c'est aussi mesurer les diamètres successifs de l'arbre au cours de sa croissance. Par ailleurs, évaluer PN1 revient à déterminer l'incrément annuel en biomasse. Pour l'obtenir de manière simplifiée, nous avons admis une infradensité constante, ce qui permet d'assimiler, en termes d'accroissement relatif, le volume à la biomasse. De même, nous avons considéré que 81% de bois fort étaient représentatifs de l'ensemble de la biomasse. Sur la base d'une valeur 100 attribuée au volume total lors de l'année de mesure (1987), les équations de régression V-DBH établies précédemment (cf. 7.1) ont permis de calculer les volumes annuels relatifs dès l'origine du peuplement ainsi que, par différence, l'accroissement annuel courant en pourcen-

tage. Compte tenu de l'importance de l'échantillonnage, la courbe de croissance obtenue, illustrée en figure 4, peut être considérée comme représentative du groupement tout entier. Cette représentation graphique laisse entrevoir quelques tendances:

- la dynamique comparée des deux catégories distinguées montre, pour le pin sylvestre, un démarrage plus rapide, une sensibilité précoce aux épisodes climatiques importants ainsi qu'un tassement manifeste pour la période récente. En revanche la catégorie "autres" évolue moins rapidement mais avec davantage de régularité jusqu'au milieu des années septante, pour aujourd'hui (1987) supplanter le pin en termes de croissance annuelle (4,3% contre 2,4% en moyenne pour les années 1983-1986);

- l'évolution moyenne du groupement, pondérée en tenant compte du rapport

actuel des biomasses (82% de pin) indique une relative stabilisation de la productivité. Il s'agit probablement ici du seuil précédent la diminution classique de PN1 lorsque le système s'achemine vers le stade climax (cf. DUVIGNEAUD, 1980, fig. 4.36). Les peuplements de pin sylvestre sont en effet susceptibles d'atteindre rapidement ce maximum, avant 30 ans même dans les plantations étudiées par OVINGTON (1957).

Les réponses climatiques déjà visibles avec l'évolution de l'épaisseur des cernes (cf. fig. 3) sont naturellement maintenues.

Nous pouvons maintenant déterminer l'incrément ligneux nécessaire au calcul de PN1 en appliquant à la biomasse sur pied, soit 183 t/ha sans les feuilles (cf. tab. 4), le taux d'accroissement courant des années 1983-1986, en moyenne 2,72%:

$$183 \text{ t/ha} \times 2,72\%/\text{an} = 5,0 \text{ t/ha.an}$$

A titre indicatif, en considérant un âge moyen de 48 ans, l'accroissement moyen correspondant est de 3,8 t/ha.an, auquel on peut ajouter 0,13 t/ha.an de bois mort sur pied (3,3% de cet accroissement moyen), soit environ 4 t/ha.an.

Nous obtenons finalement pour PN1:

$$\begin{aligned} \text{PN1} &= \text{incrément ligneux} + \text{chute de} \\ &\text{litière} + \text{lit. herbacée} + \text{bois mort sur pied} \\ &= 5,0 + 5,5 + 1,1 + 0,2 = 11,8 \text{ t/ha.an} \end{aligned}$$

Cette évaluation de PN1 à environ 12 t/ha.an est minimale dans la mesure où la chute des grosses branches est pratiquement négligée.

## 8. ORIGINE ET ÉVOLUTION DU GROUPEMENT

Déjà évoquée en considérant le contexte phytosociologique, pédologique et hydro-dynamique (CORNALI, 1997), la dynamique évolutive du groupement peut être reconstruite à la lumière des précisions apportées par l'étude de la phytomasse et productivité aériennes.

Il résulte de nos observations que le pin s'est installé en pionnier, parfois dans des taillis comme le suggère BERSET (1949/50), en un laps de temps assez restreint d'une quinzaine d'années. C'était il y a 50 ans, c'est-à-dire environ 60 ans après l'exondation consécutive à la première correction des eaux du Jura. Il a colonisé avec succès les zones légèrement surélevées (placages morainiques) du substrat molassique, mais a échoué dans les dépressions marécageuses beaucoup plus inondées. D'autres espèces, en particulier feuillues, ont progressivement complété le couvert forestier, empêchant bientôt la régénération des semis de pin.

La phytomasse aérienne totale actuelle atteint environ 190 t/ha, dont 82% de pins âgés de 48 ( $\pm 3$ ) ans. La reconstitution de l'évolution du peuplement grâce à l'examen des cernes de croissance révèle aujourd'hui une productivité primaire nette PN1 stabilisée à 12 t/ha.an, dont approximativement 1 tonne de litière herbacée, le solde se partageant pour moitié entre incrément ligneux et chute de litière. Sur le plan fonctionnel, cette stabilisation de PN1 précède le stade climax, dont il y a tout lieu de penser qu'il est sur le point d'être atteint en raison d'un quasi équilibre entre accumulation et décomposition de la litière.

Plus difficile reste la prévision concernant l'évolution future du peuplement. Les âges respectifs aussi bien que la densité en individus à l'hectare (rapport de 1:500 en faveur des autres espèces que le pin pour les diamètres  $\leq 6$  cm), ou encore les tendances moyennes manifestées par les cernes de croissance, tout semble indiquer une dynamique individuelle divergente des espèces. Alors que les pins sont en légère régression, la majorité des autres espèces est plutôt stable ou en progression. En tout état de cause, rien n'indique l'indispensable diminution du couvert nécessaire à la régénération du pin, même si quelques espèces semblent aujourd'hui mal sup-

porter leur situation (par exemple *Juniperus*). **Dans cette perspective on peut envisager, hypothèse à moyen terme, le remplacement progressif de la pinède par la forêt feuillue en raison non seulement des difficultés de régénération évoquées, mais aussi grâce aux modifications des conditions pédologiques** permettant de plus en plus aux concurrents de cette essence d'être compétitifs, ce qui n'était pas le cas à l'origine du peuplement. De ce fait, le terme climax qui vient d'être évoqué doit être compris davantage dans un sens écologique (climax "fonctionnel") que dans une acception purement phytosociologique.

## 9. POTENTIALITÉS FONCTIONNELLES ET CONCLUSION

Afin de situer l'écosystème pinède de la rive sud du lac de Neuchâtel dans le cadre plus large de l'hémisphère nord, nous avons confronté ses principales caractéristiques quantitatives à la classification de RODIN & BAZILEVITCH (1967) (cf. annexe 1) mentionnée en annexe par RAPP (1971). Ces auteurs proposent une quantification des principaux paramètres des cycles biogéochimiques selon une échelle à 10 classes (classe 1: valeurs faibles, classe 10: valeurs très élevées). Par rapport à cette classification, l'écosystème pinède de la rive sud du lac de Neuchâtel prend place dans les classes suivantes:

- tous les paramètres concernant la **matière organique** coïncident avec les classes 5-7 caractérisant des groupements moyennement productifs. Dans cette catégorie, 190 t/ha de biomasse, 12 t/ha.an pour PN1 et 5,5 t/ha.an d'accroissement annuel sont plutôt élevés (classe 7). Le facteur de décomposition de 34-41% est quant à lui moyen (classe 6), alors que 5,5 t/ha.an de retombées de litière, mais surtout 12 t/ha pour l'horizon holorganique peuvent être considérés comme faibles (classe 5);

- pour les **éléments minéraux**, dont l'étude détaillée fera l'objet d'un troisième article, les paramètres sont davantage dispersés. La minéralomasse de 1314 kg/ha est qualifiée d'importante (classe 6) alors qu'une absorption de 192 kg/ha et une fixation annuelle de 30 kg/ha sont moyennes (classe 4). Enfin 188 kg/ha bloqués dans l'horizon holorganique et 122 kg/ha dans la litière (sans la strate herbacée), ainsi qu'une teneur minérale moyenne de 2,21% pour cette même litière, sont faibles (classe 3).

Pour une chute de litière assez importante (6,6 t/ha y compris la strate herbacée), la faible accumulation au sein des horizons holorganiques (11,3 t/ha) traduit une vitesse de décomposition élevée de la matière organique, du moins pour une pinède. En effet dans la classification de RODIN & BAZILEVITCH (op. cit.) les valeurs ci-dessus correspondent effectivement au type pinède pour biomasse et retombées de litière, mais traduisent nettement les forêts caducifoliées pour ce qui est de la teneur moyenne en éléments minéraux de la litière et surtout la vitesse de décomposition de la matière organique. Il s'ensuit une sorte de décalage fonctionnel dans la dynamique productive du groupement (analogie au décalage morpho-fonctionnel de certains sols de la rive sud du lac de Neuchâtel, BUTTLER & GOBAT, 1991), favorisé notamment par la présence d'espèces feuillues améliorantes. En d'autres termes, ce décalage montre que le fonctionnement actuel, déjà orienté du côté de la forêt feuillue, anticipe sur les structures phisionomique et phytosociologique, qui restent encore celles d'une pinède. Cette situation renforce l'hypothèse d'un remplacement progressif de la pinède par les espèces ligneuses actuellement compagnes. A titre d'exemple, WOODWELL & WHITTAKER (1968) rendent compte d'un tel scénario (succession champ - pinède - forêt climacique feuillue) de manière parfaitement concordante à la dynamique

observée sur la rive sud du lac de Neuchâtel pour les 60 premières années.

## 10. RÉSUMÉ DE LA DEUXIÈME PARTIE

La **phytomasse aérienne totale** des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel avoisine 191 t/ha, dont l'espèce dominante *Pinus sylvestris* représente actuellement les 82%. La mesure des cernes de croissance a permis d'évaluer une **productivité primaire nette PN1** stabilisée à 12 t/ha.an, compte tenu de l'apport de 1,1 t/ha par la strate herbacée, ainsi qu'un **incrément ligneux courant** de 5 t/ha.an. Sans la strate herbacée, les **chutes de litière** correspondent en moyenne à 5,5 t/ha.an. Bien qu'ils présentent d'importantes variations spatiales, les **horizons holorganiques** en place contiennent 11,3 t/ha de matière organique. Évaluée par deux méthodes, la **vitesse de décomposition de la litière** implique une libération annuelle d'environ 35% de la quantité initiale, c'est-à-dire 6,3 t/ha, ou encore 0,3 t/ha de moins que les chutes de litière, strate herbacée comprise. Le faible écart entre chute et décomposition signifie une accumulation annuelle

théoriquement proche d'un équilibre dynamique entre les deux processus. Le renouvellement très rapide de la matière organique, du moins pour une pinède, est dû aux espèces feuillues dont la présence améliore notablement les processus de décomposition.

La dynamique de croissance de la pinède indique aujourd'hui une stabilisation de la productivité. A moyen terme, plusieurs facteurs, parmi lesquels un **décalage fonctionnel dans la dynamique productive** du groupement, permettent d'envisager l'hypothèse d'un remplacement progressif de la pinède par les espèces ligneuses actuellement compagnes.

## 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, M. Gratier, J.-P. Dubois, A. Buttler et M. Bueche.

## BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC, G. 1969. Production de litière dans divers peuplements forestiers de l'est de la France. *Oecol. Plant.* 4: 225-236.
- 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. (A paraître). Ecologie des forêts feuillues RSLN. *Thèse de doctorat. Institut de Botanique, Université de Neuchâtel.*
- BURGER, H. 1948. Holz, Blattmenge und Zuwachs. 9. Mitteilung: die Föhre. *Mitteilungen der schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen* 25: 435-493.
- BUTTLER, A. & GOBAT, J.-M. 1991. Les sols hydromorphes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). *Bull. Ecol.* 22 (3-4): 405-418.

ANNEXE 1 (d'après RODIN et BAZILEVICH 1967)  
 Quantification des différents paramètres des cycles biogéochimiques  
 (les valeurs encadrées concernent les pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel)

Classes	Biomasse t/ha B	SUBSTANCES ORGANIQUES						ELEMENTS MINERAUX					
		Production primaire nette t/ha P	Accroisse- ment annuel t/ha L	Retombée de litière t/ha I	Horizon holorga- nique t/ha F	Facteur de décomposition % D	Minéralo- masse kg/ha b	Absorption PPN kg/ha u	Dans la litière kg/ha r	Fixés par l'accrois- sement annuel kg/ha a	Bloqués dans l'horizon holorganique kg/ha f	Teneur moyenne en éléments minéraux de la litière %	A
1 < 2,5	≤ 1	≤ 1	≤ 0,05	< 0,1	< 2	très lente	≤ 50	≤ 50	≤ 1	≤ 50	≤ 1,5	≤ 1,5	
2 2,5 - 5	1,1 - 2,5	1,1 - 2,5	0,06 - 0,1	0,1 - 0,5	2 - 5	très lente	51 - 100	51 - 100	1,1 - 5	51 - 100	1,6 - 2	1,6 - 2	
3 5,1 - 12,5	2,6 - 4	2,6 - 3,5	0,2 - 1	0,6 - 2,5	5,1 - 7	très lente	101 - 200	101 - 150	101 - 150	101 - 200	2,1 - 2,5	2,1 - 2,5	
4 12,6 - 25	4,1 - 6	3,6 - 4,5	1,1 - 1,5	2,6 - 7,5	7,1 - 10	lente	201 - 500	151 - 250	151 - 225	26 - 45	201 - 300	2,6 - 3,5	
5 25,1 - 50	6,1 - 8	4,6 - 7,5	1,6 - 2,5	7,6 - 12,5	10,1 - 17,5	lente	501 - 1000	251 - 350	226 - 300	46 - 80	301 - 750	3,6 - 5	
6 50,1 - 150	8,1 - 10	7,6 - 10	2,6 - 3,5	12,6 - 25	17,6 - 60	très lente	1001 - 2000	351 - 500	301 - 500	81 - 125	751 - 2000	5,1 - 6,5	
7 150,1 - 300	10,1 - 15	10,1 - 12,5	3,6 - 5	25,1 - 40	60,1 - 125	très lente	2001 - 3000	501 - 800	501 - 700	126 - 200	2001 - 5000	6,6 - 8	
8 300,1 - 400	15,1 - 30	12,6 - 22,5	5,1 - 6,5	40,1 - 60	125,1 - 300	rapide	3001 - 5000	801 - 1500	701 - 1300	201 - 300	5001 - 10000	8,1 - 9,5	
9 400,1 - 500	30,1 - 50	22,6 - 40	6,6 - 8	60,1 - 100	> 300	très rapide	5001 - 10000	1501 - 5000	1301 - 3600	301 - 600	10001 - 25000	9,6 - 12	
10 > 500	> 50	> 40	> 8	> 100	> 3000	très rapide	> 10000	> 5000	> 3600	> 600	> 25000	> 12	
													élèvée
													très élèvée

- CORNALI, P. 1992. Ecologie des pinèdes (*Pinus sylvestris*) de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse): phytosociologie, pédologie, hydrodynamique. *Thèse de doctorat. Institut de Botanique, Université de Neuchâtel*.
- CORNALI, P. 1997. Ecologie des pinèdes (*Pinus sylvestris*) de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). I Phytosociologie, pédologie, hydrodynamique. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 120: 55-72.
- DUVIGNEAUD, P. 1971. Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers. In “Productivité des écosystèmes forestiers”. *Paris, UNESCO, Ecol. et Cons.* 4: 110-140.
- DUVIGNEAUD, P. 1980. La synthèse écologique.. *Doin, Paris*.
- DUVIGNEAUD, P. 1984. L’écosystème forêt. *Ecole nationale du génie rural, des eaux et forêts, Nancy*.
- EHWALD, E. 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. *S.B. dtsch. Akad. Wiss., Berlin*, vol. 6 (1): 3-56.
- FRELÉCHOUX, F. 1998. Étude du boisement des tourbières hautes de la chaîne jurassienne: typologie et dynamique de la végétation - approche dendroécologique et dendrodynamique des peuplements arborescents. *Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel*.
- GLOAGUEN, J.-C. & TOUFFET, J. 1980. Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. I. Le Hêtre et quelques Conifères. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 1 (15), N° 1: 3-26.
- GRÜNERT, F. 1964. Der biologische Stoffkreislauf in Kiefern-Buchen-Mischbeständen und Kiefernbeständen. *Albrecht-Thaer-Archiv, archiv* 8 (6/7): 435-452.
- GUITTET, J. 1967. Composition et évolution de la litière de pins sylvestres en peuplements ouverts sur pelouse xérophile. *Oecol. Plant.* 2: 43-62.
- HILFSTAFELN FÜR DIE FORSTEINRICHTUNG 1966. *Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten Ministerialforstabteilung*.
- JENNY, H., GESSEL, S.P. & BINGHAM, F.T. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil. Sc.* 2: 419-432.
- LEMEE, G. 1974. La productivité primaire de la forêt. In “Ecologie forestière” PESSON, P., *Gauthier-Villars, Paris*: 135-153.
- LEMEE, G. & BICHAUT, N. 1973. Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. II. Décomposition de la litière de feuilles des arbres et libération des bioéléments. *Oecol. Plant.* 8 (2): 153-174.
- LENZ, O., NOGLER, P. & BRÄKER, O. U. 1988. L’évolution du temps et le dépérissement du Sapin blanc dans la région de Berne. *Institut fédéral de recherches forestières, Birmensdorf*, rapport 303.
- MÜLLER, R. 1973. Les niveaux des lacs du Jura. In: SCHWAB, H., (1973): Die Vergangenheit des Seelandes in neuem Licht. *Ed. Universitaires, Fribourg*: 155-176.
- MUNAUT, A.V. 1978. La dendrochronologie. Une synthèse de ses méthodes et applications. *Lejeunia* No 91, *Liège*.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- OVINGTON, J.D. 1954. Studies of the developement of woodland conditions under different trees. II. The forest floor. *J. Ecol.* 42: 71-80.

- OVINGTON, J.D. 1957. Dry matter production of *Pinus sylvestris* L. *Annals of Botany* 21: 287-314.
- OVINGTON, J.D. 1959. The Circulation of Minerals in Plantations of *Pinus sylvestris* L. *Annals of Botany*, N.S. 23, No 90: 229-239.
- OVINGTON, J.D. & MADGWICK, H.A.I. 1959. Distribution of Organic Matter and Plant Nutrients in a Plantation of Scots Pine. *Forest Science* 5 (4): 344-355.
- PARDE, J. 1979. Les biomasses forestières. I.N.R.A., *Station de Sylviculture et de Production du C.N.R.F. Champenoux, 54280 Seichamps*.
- RAPP, M. 1971. Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *Ed. Centre National de la Rech. Scient., Paris*.
- RIEDACKER, A. 1968 a. Méthodes d'estimation de la biomasse d'un arbre. D.E.A. *Biol. vég., Faculté d'Orsay*.
- RIEDACKER, A. 1968 b. Méthodes indirectes d'estimation de la biomasse des arbres et des peuplements forestiers. *Doc. int. Stn. sylvic. prod. C.N.R.F.*
- RODIN, L.E. & BAZILEVICH N.I. 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. *Olivier and Boyd, Edinburgh*.
- WOODWELL, G.M. & WHITTAKER, R.H. 1968. Primary production in terrestrial communities. *Amer. Zool.* 8: 19-30.