

Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 122 (1999)

Artikel: Ecologie des pinèdes (*Pinus sylvestris*) de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). III, Minéralomasse et cycles biogéochimiques des éléments majeurs du groupement

Autor: Cornali, Philippe
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-89526>

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: 14.04.2026

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

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

III. MINÉRALOMASSE ET CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DES ÉLÉMENTS MAJEURS DU GROUPEMENT

PHILIPPE CORNALI

Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel. Rue Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Suisse.

Mots-clés: écosystème riverain, *Pinus sylvestris*, minéralomasse, cycles biogéochimiques, dynamique.

Key-words: lakeshore ecosystem, *Pinus sylvestris*, mass of minerals, mineral cycling, 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 troisième article consacré à la pinède à *Pinus sylvestris* expose les principaux résultats obtenus en matière de minéralomasse et cycles biogéochimiques des éléments majeurs du groupement. La phytomasse aérienne immobilise 1314 kg/ha d'éléments minéraux majeurs, dont 70% pour le seul pin sylvestre. La part qui retourne annuellement au sol par les chutes de litière représente les 9,5% de cette minéralomasse aérienne. La minéralomasse du stock de matière organique au sol, soit 188 kg/ha, est caractérisée par un temps de résidence court dans les horizons holorganiques, jusqu'à 5,4 ans pour la majorité des éléments dosés. Les cycles biogéochimiques annuels des éléments majeurs révèlent un bilan relativement équilibré puisqu'au niveau du sol, la somme restituée par décomposition, pluie incidente et pluviolessivage, au total 193 kg/ha, balance très bien l'absorption de 192 kg/ha par la végétation. L'écosystème pinède envisagé dans sa globalité paraît fonctionner en sollicitant très modérément des réserves (éléments échangeables, mais surtout totaux du sol) par ailleurs largement excédentaires en regard des besoins à long terme.

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 third paper give the principal results concerning mass of minerals and mineral cycling of the *Pinus sylvestris* forest. Surface phytomass immobilizes 1314 kg/ha of major mineral elements, of which 70% in *Pinus sylvestris*. 9,5% of this aerial mineralomass returns to the soil through litter downfall. The mineralomass of the organic matter pool, i.e. 188 kg/ha, has a short residence time in the holorganic horizons, up to 5,4 years for the majority of the elements. The annual biogeochemical cycles of the main elements are relatively well-balanced, since the amount which returns to the soil through decay, incidental rainfall and rain leaching, i.e. 193 kg/ha, compensates the absorption of 192 kg/ha by the vegetation. Taken globally, the pine forest ecosystem seems to function with very low demands on reserves (exchangeable but mainly total elements) which are furthermore largely in excess of long-term needs.

11.¹ MINÉRALOMASSE VÉGÉTALE ET CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES

11.1 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). La phytomasse, la productivité aérienne ainsi que la dynamique et l'évolution potentielle du groupement ont fait l'objet d'un deuxième article (CORNALI, 1998).

En relation avec la mesure de la productivité, l'étude de la minéralomasse et des cycles biogéochimiques permet d'évaluer l'efficacité avec laquelle l'écosystème assure la circulation des éléments indispensables à l'élaboration de la biomasse. En précisant la distribution des principaux éléments biogènes dans les différents compartiments de l'écosystème, il devient possible d'en cerner les caractéristiques dynamiques essentielles: absorption, rétention, restitution annuelles, relations avec les réserves disponibles du sol (DUVIGNEAUD, 1984).

Par rapport à l'étude originale (CORNALI, 1992), seuls les résultats synthétiques sont présentés et discutés ici, à l'exclusion de nombreuses analyses comparatives consacrées aux 3 placettes d'étude, voire à la dynamique saisonnière de certains phénomènes.

11.2 Composition minérale de la végétation

Les analyses ont été effectuées à partir d'un échantillonnage des principales espèces en principe issues des stations où elles sont bien représentées, y compris dans les groupements feuillus (BUECHE, à paraître). Les teneurs totales (% poids sec) et les minéralomasses moyennes (kg/ha) des éléments majeurs de la phytomasse aérienne sont présentées dans le tableau 11, en fonction des compartiments déjà distingués lors de l'inventaire de la phytomasse proprement dite. Ces données permettent de constater que:

- en teneur relative (% poids sec), le bois fort possède les valeurs les plus faibles, les feuilles les valeurs les plus élevées. Ces teneurs correspondent parfaitement à la séquence décroissante proposée par OVERTON (1959): feuilles, branches, racines, cônes, troncs;

- à l'échelle du peuplement (minéralomasse en kg/ha), les éléments minéraux peuvent être classés en proportion de l'ensemble dosé (100%):

N (31%) > Ca (29%) > Na (14%) > K (13%) > Mg (6%) > Fe (5%) > P (2%)

- entre les compartiments, on observe la répartition suivante (valeurs arrondies): bois fort 65%, houppier + arbustes 19%, feuilles 14%, strate herbacée 2%. Ainsi, en dépit de la faible teneur du bois fort

¹ La numérotation des chapitres, tableaux et figures continue celle de CORNALI, 1997 & 1998, les trois publications formant un tout.

(0,56% poids sec en moyenne), ce dernier accumule 65% (50% pour le pin seul) des éléments minéraux majeurs de la phytomasse aérienne. Les feuilles en revanche ne représentent qu'environ 4% de cette phytomasse, mais contiennent 14% de la minéralomasse, ce qui favorise d'autant le recyclage des éléments biogènes (CORNALI, 1998, tab. 4 et chap. 8.).

11.3 Restitution minérale à partir de la litière

11.3.1 Composition minérale des chutes annuelles

Les chutes annuelles de litière ont été analysées à cinq reprises, en automne 1984, 1985, 1986, ainsi qu'au printemps et en hiver 1986. Parmi les autres feuilles que celles de *Pinus sylvestris*, les aiguilles de *Picea abies* ont été distinguées afin de préciser la contribution des espèces feuillues proprement dites au recyclage des éléments biogènes.

Le tableau 9 présente la moyenne annuelle de la minéralomasse des chutes

de litière en kg/ha. Relevons quelques tendances importantes:

- au niveau des "espèces", les feuilles toutes catégories confondues représentent environ la moitié du total annuellement récolté en paniers. Il est intéressant de constater que les aiguilles du pin, avec 40% de la biomasse (CORNALI, 1998, tab. 5), ne restituent que 26% de la minéralomasse, alors que les feuilles des espèces feuillues, environ 3 fois moins abondantes en biomasse (14%), restituent une minéralomasse presque équivalente (23%);

- au total, la minéralomasse qui retourne au sol par les chutes de litière, sans et avec strate herbacée, représente respectivement les 9,5% et 11,5% de la minéralomasse aérienne (cf. également tab. 11);

- avec 19% de la restitution annuelle totale de minéralomasse, la strate herbacée joue un rôle qui est loin d'être négligeable en matière de renouvellement des éléments biogènes, comme le remarquait déjà EHWALD (1957) pour les pinèdes.

Compartiments	Poids g/m ²									Total	%
		Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P			
Feuilles: <i>Pinus</i>	219	17.8	2.7	4.0	0.9	0.3	12.5	1.4	39.5	26%	
: <i>Picea</i>	15	2.1	0.2	0.3	0	0	1.0	0.1	3.7	2%	
: autres	78	17.5	2.8	3.6	0.3	0.1	9.9	0.5	34.8	23%	
Rameaux + écorces	128	10.8	1.1	2.4	0.7	0.2	8.8	0.8	24.8	16%	
Fruits: <i>Pinus</i>	56	1.4	0.4	1.6	0.4	0	3.0	0.3	7.1	5%	
Inflorescences: autres	22	1.2	0.2	0.3	0.2	0	2.2	0.1	4.3	3%	
Divers non identifiés	30	2.5	0.5	0.7	0.2	0.1	3.5	0.1	7.5	5%	
Total paniers	548	53.3	7.9	12.8	2.8	0.8	40.8	3.3	121.7	81%	
Strate herbacée (1984)	106	8.9	1.8	4.3	1.2	0.7	11.9	0.6	29.4	19%	
Total annuel moyen	654	62.2	9.8	17.1	4.0	1.5	52.8	3.9	151.1	100%	
%		41%	6%	11%	3%	1%	35%	3%	100%		

Tableau 9: Moyennes annuelles (1983-1986) de la minéralomasse des chutes de litière (kg/ha)

Bien qu'elle ne figure pas au tableau, l'évolution saisonnière de la teneur minérale des chutes de litière a également été examinée. Les totaux de toutes les catégories présentent un maximum printanier suivi d'une légère diminution jusqu'à l'automne. Cette diminution se poursuit en hiver, de manière particulièrement marquée pour les feuillus et les fruits du pin. L'épicéa fait exception, dont la teneur (calcium surtout) remonte assez nettement en phase hivernale. Dans l'ensemble ces variations indiquent une redistribution interne en accord avec les principales étapes phénologiques. Elles correspondent à une activité physiologique maximale au printemps, mais ralentie pour les résineux, et interrompue chez les espèces feuillues lors de la mauvaise saison.

11.3.2 Evolution de la fraction minérale lors de la décomposition

Nous avons traité la décomposition de la matière organique par la méthode des sachets en filet nylon (CORNALI, 1998, chap. 7.3.3). Les mêmes échantillons, composés d'aiguilles de pins seules ou en mélange avec 30% d'espèces feuillues, ont été analysés afin d'y suivre l'évolution de la fraction minérale.

Sans aborder le détail des résultats, nous pouvons retenir la diminution suivante pour la minéralomasse totale de chaque catégorie, après 148 semaines: *Pinus sylvestris* 24%, feuillus 66%, mélanges 46%. Cette divergence de comportement entre aiguilles de pin et feuillus coïncide avec leurs teneurs initiales respectives. Plus difficilement dégradables, en raison notamment d'une plus faible teneur en azote organique (GUITTET, 1967), les aiguilles libèrent moins rapidement les éléments nécessaires aux micro-organismes. Ainsi, malgré une plus faible proportion (30%), les feuillus suffisent à modifier profondément la dynamique de décomposition du mélange, et le résultat est en général beau-

coup plus proche de celui de feuillus purs que d'aiguilles de pin seules. Déjà constaté lors de la description de l'évolution quantitative de la matière organique, l'effet améliorant du mélange sur la vitesse de décomposition se trouve confirmé au niveau de la dynamique de la minéralomasse.

Enfin, en dépit du caractère artificiel et de la durée limitée d'une telle expérience, l'excellente cohérence des résultats autorise à considérer ces derniers comme une bonne indication de la dynamique générale de remise à disposition des éléments biogènes par les litières.

11.3.3 Evaluation de la réserve échangeable au sol

Nous avons déterminé les teneurs minérales et la minéralomasse du stock de matière organique au sol afin d'évaluer d'une part la réserve des horizons holorganiques, d'autre part la vitesse avec laquelle ces éléments biogènes sont remis à disposition des végétaux.

Les résultats en kg/ha sont consignés dans le tableau 10. Bien que leurs parties mortes ou vivantes soient souvent difficiles à distinguer, strate herbacée et mousses ont été entièrement traitées avec la biomasse et de ce fait ne figurent pas au tableau. Ce dernier révèle quelques caractéristiques fondamentales du groupement:

- les proportions des différents éléments dosés rappellent dans les grandes lignes celles des chutes de litière dont ce matériel est issu. Calcium et azote dominent largement et constituent à eux seuls les 4/5 de la minéralomasse;
- au total, l'apport de minéralomasse par les litières représente un ordre de grandeur de 80% (65% sans la strate herbacée) par rapport au stock dans la matière organique au sol. Cette proportion, très importante, est bien entendu à mettre en relation avec des horizons holorganiques peu déve-

loppés car appartenant à une formation pédologique très superficielle (CORNALI, 1998), et qui atteignent environ 11 t/ha sans strate herbacée ni mousses. Comme noté lors d'une consultation bibliographique précédente (cf. CORNALI, 1998, chap. 7.3.2), cette valeur est comparative-ment faible, ce qui implique une vitesse de décomposition d'autant plus élevée pour ce réservoir d'éléments biogènes.

Peu développés, les horizons holorganiques de nos pinèdes sont en outre faiblement pourvus en réserve minérale. D'ailleurs, les 188 kg/ha qui y sont bloqués, peut-être 200 si l'on tient compte d'une partie du matériel herbacé mort à l'époque de la récolte, placent le système à un niveau faible à moyen dans l'échelle de RODIN & BAZILEVITCH (1967), ainsi que nous l'avons déjà relevé (CORNALI, 1998, chap. 9).

Dans le tableau 10, nous avons encore précisé l'évolution de la minéralomasse lors de la décomposition. Par analogie, il y

est défini un "coefficient de JENNY" (moyenne calculée pour l'année 1984 à partir des valeurs de deux stations) déterminé selon les mêmes modalités que celles qui ont servi pour la matière organique (CORNALI, 1998, chap. 7.3.3). Rappelons que le pour cent indiqué correspond au taux de libération annuelle de l'élément considéré, dans notre système proche de l'équilibre. Nous avons également fait figurer les durées nécessaires pour libérer la moitié ou le 95% de la quantité initiale. Toujours par analogie avec la matière organique, ce calcul postule une dynamique de décomposition de type exponentiel (modèle d'OLSON, 1963).

En raison des difficultés liées à la distinction des parties mortes dans la strate herbacée, celle-ci n'a pas été intégrée dans le calcul du coefficient de JENNY, ce qui fournit des résultats sous-estimés d'au maximum 10%. En revanche les quantités libérées portent sur l'ensemble des chutes annuelles, strate herbacée comprise.

		Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total
Stock au sol total (1128 g/m ² sans strate herbacée)	T	94.6	9.6	7.4	12.4	7.3	55.1	2.1	188.4
	%	50%	5%	4%	7%	4%	29%	1%	100%
Stock au sol avant chute principale de litière (septembre)	A	82.6	7.7	4.7	12.0	7.1	47.4	1.4	162.9
Chute annuelle de litière (sans strate herbacée)	L	53.9	8.0	12.7	2.7	0.8	40.7	3.4	122.1
Strate herbacée	H	8.9	1.8	4.3	1.2	0.7	11.9	0.6	29.4
Coefficient de JENNY: k'=L/L+A	%	39%	51%	73%	18%	11%	46%	71%	43%
Période de libération pour une fraction de f % (modèle exponentiel): t(f%)=-ln(1-f)/-ln(1-k')									
<i>années pour</i>		<i>f=50%</i>							
" "		<i>f=95%</i>							
		1.4	1.0	0.5	3.5	6.2	1.1	0.6	1.2
		6.0	4.2	2.3	14.9	26.8	4.8	2.4	5.4
Quantité libérée par an: k'·(T+L+H) (y.c. strate herbacée)		62.2	9.8	17.8	3.0	0.9	49.7	4.3	147.7

Tableau 10: Minéralomasse du stock de matière organique au sol (kg/ha) et dynamique de libération des éléments (Portalban + Champmartin est, année 1984)

Compartiment	Matière organique t/ha	Ca	Mg	K	Na	Fe	N	P	Total	%	
Phytomasse aérienne (tm : teneurs minérales en % poids sec)											
	tm										
bois fort	0.56%	153.7	221.9	47.0	87.8	160.4	58.7	254.2	18.0	847.9	65%
% <i>Pinus</i>		84%								78%	
houppier + arbustes	0.81%	29.4	101.5	12.4	38.8	19.4	9.7	63.8	4.6	250.3	19%
% <i>Pinus</i>		71%								54%	
feuilles	2.66%	7.0	51.9	10.7	38.2	3.2	0.6	77.8	4.0	186.5	14%
% <i>Pinus</i>		81%								71%	
strate herbacée	2.79%	1.1	8.9	1.8	4.3	1.2	0.7	11.9	0.6	29.4	2%
Total		191.2	384.2	72.0	169.1	184.2	69.7	407.7	27.2	1314.1	100%
% <i>Pinus</i>		82%								70%	
Incrément annuel (2,72% pour les années 1983 - 1986)											
bois fort		4.2	6.0	1.3	2.4	4.4	1.6	6.9	0.5	23.1	
houppier + arbustes		0.8	2.8	0.3	1.1	0.5	0.3	1.7	0.1	6.8	
Total		5.0	8.8	1.6	3.4	4.9	1.9	8.6	0.6	29.9	
Chutes de litière (cf. tab. 9)											
Total paniers		5.5	53.3	7.9	12.8	2.8	0.8	40.8	3.3	121.7	
strate herbacée		1.1	8.9	1.8	4.3	1.2	0.7	11.9	0.6	29.4	
Total		6.6	62.2	9.8	17.1	4.0	1.5	52.8	3.9	151.1	
Pluie incidente (Pi)											
			24.3	1.2	3.1	2.4	0.6	1.9	0.4	33.9	
Pluiolessivage (Pl)											
égouttement			-12.7	0.8	11.1	0.7	-0.2	1.9	-0.1	1.4	
écoulement (estimé)			5.2	0.6	2.0	0.6	0.0	1.1	0.0	9.6	
Total pluiolessivage			-7.5	1.3	13.1	1.4	-0.2	3.0	-0.1	11.0	
Restitution annuelle par décomposition de litière (Ld) (cf. tab. 10) (coef. de JENNY MO: 35%)											
		6.3	62.2	9.8	17.8	3.0	0.9	49.7	4.3	147.7	
Absorption (calculée): incrément + restitutions (litière + pluiolessivage)											
			63.5	12.7	33.7	10.2	3.2	64.4	4.4	192.0	
Bilan au sol: apports (Pi + Pl + Ld) moins absorption											
			15.4	-0.3	0.3	-3.5	-1.8	-9.8	0.2	0.5	
Horizons holorganiques (cf. tab. 10)											
Total, sans strate herbacée		11.3	94.6	9.6	7.4	12.4	7.3	55.1	2.1	188.4	
Réserve échangeable sol (profondeur moyenne 25cm)											
échangeables		180.6	9621	939	190	69		95	909	11824	
totaux			251410					5685			

Tableau 11: Répartition et évolution de la matière organique et cycles biogéochimiques annuels des éléments majeurs (kg/ha.an)

En appliquant le coefficient de JENNY ainsi défini, on peut constater que les quantités d'éléments libérées par an (147,7 kg/ha) correspondent remarquablement aux valeurs moyennes réellement observées sur quatre ans (151,1 kg/ha). Ce type de coefficient, qui peut être déterminé sans trop de difficultés, constitue donc un moyen fiable pour caractériser l'évolution quantitative de la minéralomasse du stock de matière organique au sol.

D'une manière générale, à la lecture des divers résultats, les phénomènes apparaissent très rapides. Le calcium possède un coefficient de JENNY proche de celui de la matière organique (35% si l'on ne tient pas compte de la strate herbacée), alors que le sodium et le fer confirment leur accumulation relative par rapport à la dynamique de libération observée en filets (dont le détail n'est pas abordé ici). A l'inverse les autres éléments présentent des valeurs nettement supérieures à celle de la matière organique, en particulier potassium et phosphore. Ces tendances sont confirmées par les vitesses de libération. A ce propos, pour le total, on peut remarquer que le coefficient de JENNY indique une décomposition de 43% par an, et que la libération de 50% d'éléments prend 1,2 an, en considérant une dynamique de type exponentielle. En dépit d'une brève durée, cette bonne cohérence tend à confirmer le modèle exponentiel. Enfin, par ordre de vitesse décroissante, les éléments minéraux sont restitués au sol selon la séquence suivante:

$$K > P > Mg > N > Ca > Na > Fe$$

Ainsi, malgré les imprécisions inhérentes à ce type d'évaluation, la dynamique comparée est parfaitement conforme aux comportements des éléments biogènes mis en évidence jusqu'ici. De ce point de vue, le temps de résidence en horizons holorganiques est très court, jusqu'à 5,4 ans pour la majorité des éléments dosés, sodium et fer exceptés. Globalement, il en résulte une vitesse de

renouvellement inhabituellement élevée pour une pinède (RODIN & BAZILEVITCH, 1967).

11.4 Apports par les pluies et pluviollessivage

Dans la perspective d'établir un bilan du retour au sol des éléments minéraux majeurs, il reste à examiner les effets du pluviollessivage. En traversant le couvert forestier, les eaux de pluie entraînent diverses substances tant organiques que minérales, poussières déposées ou sécrétions végétales, dans des proportions parfois plus importantes que celles des litières (GRÜNERT, 1964, *in* RAPP, 1971). En dehors du contenu des pluies elles-mêmes, on peut distinguer les apports par égouttement et ceux résultant d'un écoulement le long des branches et des troncs.

Les mesures ont été effectuées à partir de 6 pluviomètres (4 pour analyses chimiques) pour la pluie incidente, disposés entre Cudrefin et Portalban, et 5 pluviomètres d'égouttement installés sous des espèces différentes dans la pinède de Portalban. Le calcul des moyennes annuelles globales tient compte d'une pondération par les surfaces terrières respectives de *Pinus sylvestris* et des autres espèces réunies. L'azote et le phosphore résultent du dosage des nitrates et phosphates.

En ce qui concerne le pluviollessivage apparent, qui inclut les apports par les pluies, et sans tenir compte de l'écoulement, les valeurs portées dans le tableau 11 permettent de remarquer que:

- au total, les apports atteignent le quart des restitutions par les chutes de litière. Par élément, ces valeurs sont en très bon accord avec celles mentionnées par ALCOCK & MORTON (1985);
- en quantité élevée dans les pluies, le calcium est nettement "absorbé" lors du passage à travers le couvert végétal. Les deux auteurs précités confirment cette observa-

tion en invoquant, autres références à l'appui mais sans préciser les mécanismes impliqués, soit une faible teneur en calcium du sol (un podzol dans leur cas), soit un pH bas dans les eaux de pluie. Cette dernière condition devrait être parfaitement remplie pour la rive sud du lac de Neuchâtel, où nous avons mesuré des pH compris entre 4,0 et 4,6 sur plus d'une année. En paysage calcaire, RAPP (1969) attribue la forte teneur des eaux de pluie en calcium aux particules calcaires en suspension dans l'atmosphère, phénomène pouvant être renforcé par l'exploitation de proches carrières ou par des amendements d'origine agricole. Cette dernière hypothèse n'est peut-être pas à exclure pour notre région d'étude, dominée au sud par un plateau essentiellement exploité de manière intensive.

Nous avons mentionné à titre tout à fait indicatif une évaluation de l'écoulement mesurée sur un pin sylvestre de DBH 33 cm. Dans l'impossibilité de généraliser à l'hectare à partir d'une seule mesure, nous avons admis, par analogie à RUTTER (1963) et ALCOCK & MORTON (1985) un volume écoulé équivalent aux 15% du volume égoutté. Bien que la transposition de cette proportion ne puisse fournir qu'une estimation très approximative, il faut relever la très bonne correspondance entre ces deux sources, en dépit d'un nombre de tiges à l'hectare et d'un taux d'interception des précipitations qui varient pratiquement du simple au double.

En termes relatifs, seuls le calcium, le potassium et l'azote se retrouvent de manière importante dans les eaux d'écoulement. Par ailleurs ces valeurs sont à nouveau très comparables à celles d'ALCOCK & MORTON (1985).

Compte tenu de cette dernière contribution, les apports totaux dus aux pluies et au pluviolessivage pourraient avoisiner 45 kg/ha, ce qui représente le 30% de la miné-

ralomasse des chutes de litière. Cette proportion n'est donc pas négligeable.

11.5 Cycles biogéochimiques

Les nombreux résultats acquis jusqu'ici nous ont permis de détailler la distribution et les teneurs de la matière organique et des éléments minéraux majeurs, au sein de la phytomasse aérienne et dans les horizons hologaniques. Il convient maintenant de rassembler ces données dans le cadre conventionnel des cycles biogéochimiques, afin de pouvoir évaluer aussi précisément que possible les échanges organiques et minéraux de l'écosystème. Pour mémoire, les principales étapes du cycle sont les suivantes (RAPP, 1974): absorption, inclusion dans les assimilats et stockage dans la biomasse, retour au sol avec les litières ou par pluviolessivage, accumulation et décomposition à la surface du sol, minéralisation et remise à la disposition de la végétation au sein du milieu édaphique.

Dans la mesure où nos investigations présentent certaines lacunes (par exemple ruissellements au sol, valeurs de la littérature pour l'écoulement le long des troncs, rhizomasse négligée), l'image globale qui en résulte, partielle, doit être considérée comme une première évaluation dont le degré de précision peut varier selon le compartiment considéré. Le tableau 11 ainsi que les figures 5 et 6, en partie inspirées de RAPP (1971 et 1974), constituent la synthèse des résultats obtenus. En dehors des approximations déjà mentionnées, il faut encore préciser que l'absorption, valeur calculée, correspond à la somme incrément + restitutions (chutes de litière et pluviolessivage). Enfin, au niveau des premiers 25 cm de sol, l'évaluation des réserves disponibles a été effectuée à partir des teneurs en éléments chimiques des sols transposées en masses à l'hectare grâce à des mesures complémentaires de la densité apparente (poids sec/volume frais).

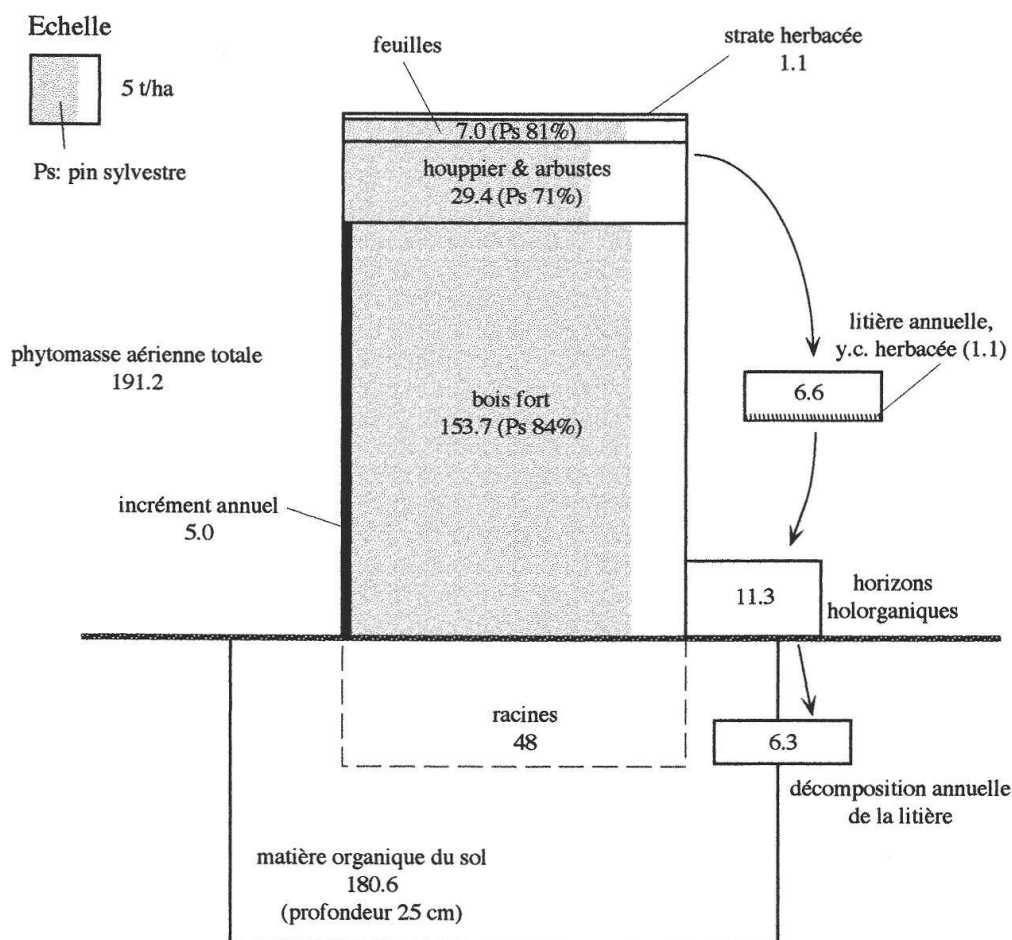


Figure 5: Répartition et évolution de la matière organique (t/ha). Ps=*Pinus sylvestris*

11.5.1 Répartition et évolution de la matière organique

Comme le précise RAPP (1971), la matière organique n'évolue pas de manière cyclique, du moins pas dans le sens où cette expression est utilisée pour les éléments minéraux. La biomasse aérienne représente au total 191 t/ha de matière organique répartie en 3 compartiments principaux dans lesquels le pin domine largement (82% du total). Rappelons que la diminution relative du pin dans le compartiment houppier + arbustes est due à la quasi-absence de strate arbustive pour cette espèce. La strate herbacée, pourtant abondante, dépasse à peine 1 t/ha, soit 0,6% de l'ensemble. L'incrément annuel

ligneux de 5 t/ha a été calculé sur la base de l'accroissement courant des 4 dernières années, à savoir 2,72% (CORNALI, 1998, chap. 7.4.C). La valeur moyenne sur 48 ans, âge du peuplement, est de 3,8 t/ha.an. La biomasse racinaire n'a été représentée qu'à titre indicatif. Les 6,6 t/ha de chute annuelle de litière, strate herbacée comprise, viennent enrichir les horizons holorganiques en place forts de 11,3 t/ha. Les 17,9 t/ha théoriquement accumulées à l'arrière-automne vont perdre 6,3 t/ha lors de la décomposition annuelle. Cette dernière valeur est déterminée en appliquant un coefficient de JENNY de 35% calculé sans la strate herbacée, taux proche des 34% obtenus par la décomposition en filet (CORNALI, 1998, chap. 7.3.3). Le faible

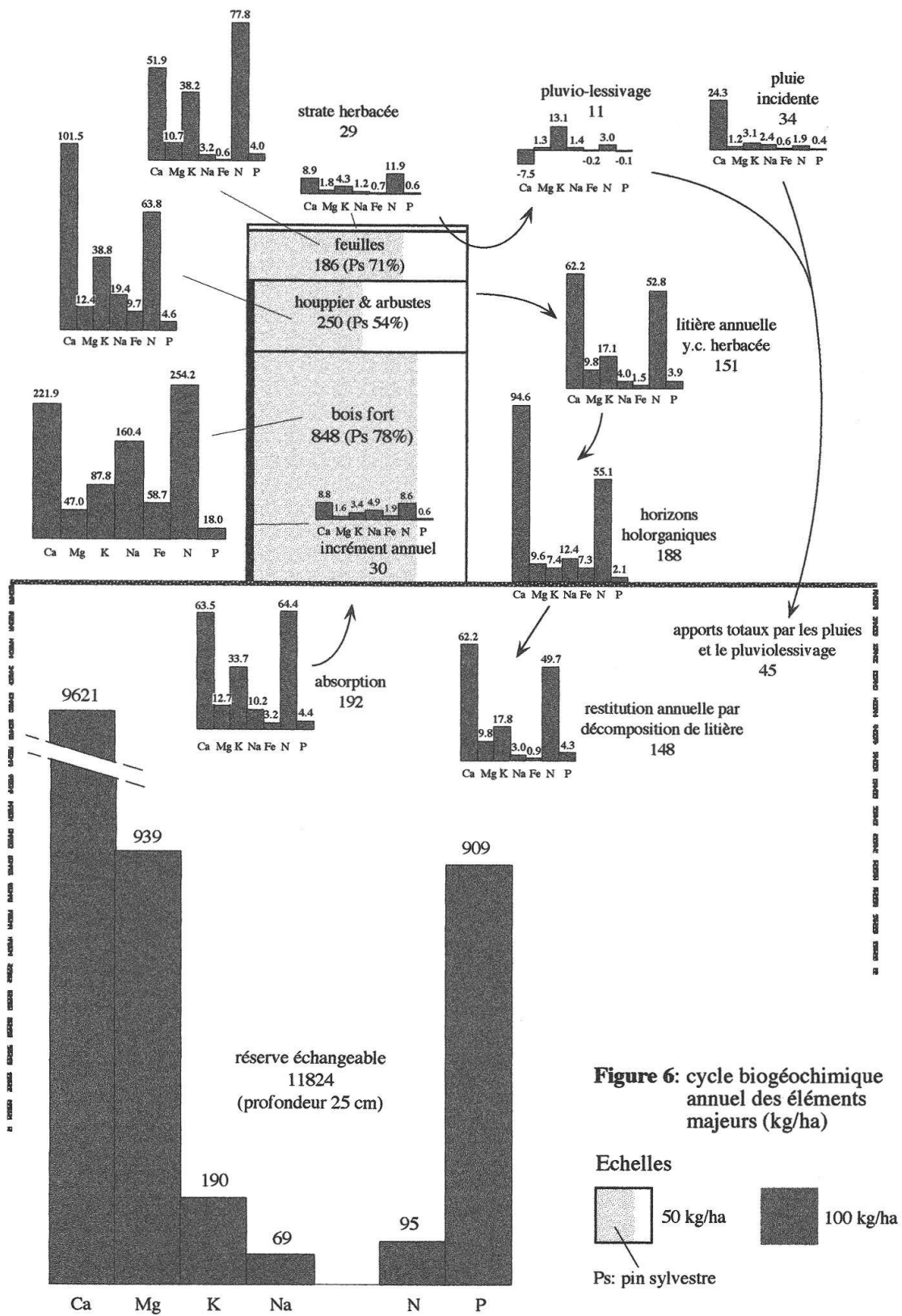


Figure 6: Cycle biogéochimique annuel des éléments majeurs (kg/ha). Ps=*Pinus sylvestris*

écart entre chute et décomposition, à savoir 0,3-0,5 t/ha selon la valeur du coefficient choisie, représente une accumulation annuelle théoriquement proche d'un équilibre dynamique entre les deux processus. En regard des quantités mises en jeu, nous pouvons également déduire que l'apport de matière organique par égouttement et surtout par écoulement le long des troncs, non dosé mais révélé par la coloration foncée des échantillons récoltés, est négligeable. Nous constatons pour terminer que, sur 25 cm, la matière organique de la terre fine équivaut à environ 95% de la biomasse épigée.

11.5.2 Cycles biogéochimiques des éléments minéraux

Les cycles biogéochimiques annuels des éléments majeurs sont illustrés sur la figure 6. Au total, le pin sylvestre ne représente plus que le 70% des 1314 kg/ha immobilisés dans la biomasse aérienne, contre 82% pour la matière organique (voir plus haut). Les propriétés améliorantes des autres espèces, mises en évidence lors de la décomposition en filet (CORNALI, 1998, chap. 7.3.3 et 8), se manifestent ainsi de manière tangible à l'échelle de l'écosystème. 30 kg/ha, soit environ 16% de l'absorption, sont fixés dans l'incrément annuel courant, ce qui correspond à une immobilisation moyenne de 23 kg/ha pendant 48 ans. Les chutes de litière restituent annuellement 151 kg/ha, dont 29 de strate herbacée, soit l'équivalent des 80% du stock dans l'horizon holorganique en place. Calculé séparément pour chaque élément (cf. tab. 10), le coefficient de JENNY permet d'évaluer qu'au total une minéralomasse sensiblement égale de 148 kg/ha est restituée au sol par décomposition. Là encore, l'accumulation résiduelle de 3 kg/ha (chutes de litière moins décomposition) représente une valeur faible synonyme d'équilibre dynamique. Pour la matière organique, qui s'accumule à raison

de 0,3 t/ha, cela implique une teneur moyenne de 1,7% (188 kg/ha pour 11,3 t/ha). Le même rapport moyen calculé sur la biomasse aérienne (1314 kg/ha pour 191 t/ha) fournit une teneur de 0,7%. Il y a donc tendance à un enrichissement minéral relatif lors de la décomposition, comme relevé lors de la décomposition en filet (CORNALI, 1998, chap. 8).

Nous pouvons encore noter sur la figure 6 la prépondérance de la réserve échangeable par rapport à tous les autres compartiments, même si elle est constituée à 80% de calcium. Ces valeurs s'entendent sur 25 cm de sol, à l'exception de l'azote assimilable dosé dans l'horizon Ah seulement (13 cm), ce qui signifie que les 95 kg/ha de cette fraction sont sous-évalués. Le stock important de phosphore assimilable en revanche ne peut pas être considéré comme immédiatement échangeable. Dans l'ensemble, les quantités en présence, et a fortiori les éléments totaux (non dosés en dehors du calcium et de l'azote), constituent un stock considérable en regard des besoins des végétaux chiffrés par l'absorption. L'absence de valeur pour le fer ne signifie pas que le fer soit absent! En termes de % oxydes, sans préjuger de son "échangeabilité" (raison pour laquelle il n'est pas représenté), le fer Mehra-Jackson (formes cristallisées et en partie amorphes) se monte à 173 t/ha.

12. BILAN DES ÉCHANGES MINÉRAUX ET CONCLUSION

A l'instar de RAPP (1971), nous avons tenté d'établir un bilan des échanges minéraux au sein de l'écosystème et avec l'extérieur (cf. tab. 11). Au niveau du sol, la somme restituée par décomposition, pluie incidente et pluviolessivage, au total 193 kg/ha, balance l'absorption de 192 kg/ha par la végétation. Rappelons que cette estimation est établie sans tenir compte des mouvements par drainage, essentiellement des pertes en raison de l'implantation légè-

rement surélevée des pinèdes. En conséquence, et toujours sous réserve des imprécisions inhérentes à une évaluation aussi globale, on peut formuler l'hypothèse d'une assez bonne compensation entre apports par les pluies et pertes par drainage. Une hypothèse qui devrait naturellement être testée, notamment par des mesures microlysimétriques complémentaires.

En réalité, cette compensation globale mérite d'être nuancée au niveau de chaque élément (cf. également fig. 6). Pour magnésium, potassium, fer et phosphore, les faibles quantités en jeu permettent de conclure à un état pratiquement équilibré. Le sodium et surtout l'azote présentent un déficit que la réserve du sol est toutefois largement à même de combler, du moins en termes d'éléments totaux. Cependant, l'intervention des processus bactériens dans le métabolisme de l'azote rend délicate l'interprétation des résultats pour cet élément. Quant au calcium, il laisse apparaître un net excédent en partie imputable aux précipitations. Par rapport aux réserves disponibles sous forme échangeable, le fait que ce surplus soit ou non éliminé par drainage semble insignifiant.

En conclusion, l'écosystème pinède envisagé dans sa globalité paraît fonctionner de manière équilibrée, c'est-à-dire en sollicitant très modérément ses réserves. Ces dernières, éléments échangeables mais surtout totaux du sol, sont largement excédentaires par rapport aux besoins à long terme. Comparée à une chute de litière assez importante (6,6 t/ha), la faible accumulation au sein des horizons holorganiques de type mull (11,3 t/ha) traduit une vitesse de décomposition élevée de la matière organique, du moins pour une pinède. Ce processus, favorisé par la présence d'espèces feuillues améliorantes, restitue en conséquence une part importante (77%) de l'absorption minérale annuelle, le solde étant couvert par le pluviollessivage et la pluie incidente.

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

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOCK, M.R. & MORTON, A.J. 1985. Nutrient content of throughfall and stem-flow in woodland recently established on heathland. *Journal of Ecology*, 73: 625-632.
- BUECHE, M. (à paraître). Ecologie des forêts feuillues RSLN. *Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel*.
- 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*.
- 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.

- CORNALI, P. 1998. Ecologie des pinèdes (*Pinus sylvestris*) de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). II. Phytomasse et productivité aériennes, dynamique du groupement. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 121 : 93-110.
- 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. dtsh. Akad. Wiss., Berlin*, vol. 6, N°1: 3-56.
- GRÜNERT, F. 1964. Der biologische Stoffkreislauf in Kiefern-Buchen-Mischbeständen und Kiefernbeständen. *Albrecht-Thaer-Archiv*, Band 8, Heft 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.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- OVINGTON, J.D. 1959. Mineral Content of Plantations of *Pinus sylvestris* L. *Annals of Botany*, N.S. 23: 75-88.
- RAPP, M. 1969. Apport d'éléments minéraux au sol par les eaux de pluviolessivage sous des peuplements de *Quercus ilex* L., *Quercus lanuginosa* Lamk. et *Pinus halepensis* Mill. *Oecol. Plant.*, vol. 4, No 1: 71-92.
- RAPP, M. 1971. Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *Ed. Centre National de la Rech. Scient., Paris.*
- RAPP, M. 1974. Le cycle biogéochimique dans un bois de pins d'Alep. In "Ecologie forestière", PESSON, P. et coll., *Gauthier-Villars, Paris*: 75-97.
- RODIN, L.E., & BAZILEVITCH N.I. 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. *Olivier and Boyd, Edinburgh.*
- RUTTER, A.J. 1963. Studies in the water relations of *Pinus sylvestris* inplantation conditions. I. Measurements of rainfall and interception. *J. ecol.* 51: 191-203.