



**Typologie et systématique
phyto-écologiques des
PÂTURAGES BOISÉS
du Jura suisse**

J.-D. GALLANDAT, F. GILLET, E. HAVLICEK, A. PERRENOUD

Travail réalisé par

François GILLET, chercheur et coordinateur scientifique
Elena HAVLICEK, chercheuse
Alain PERRENOUD, chercheur
Jean-Daniel GALLANDAT, chef du projet

avec l'appui scientifique de

Romain DOUARD (système d'information géographique)
Olivier SCHNEIDER (inventaires forestiers, dendrochronologie)
Jean-Bruno WETTSTEIN (agronomie)
Jacques TROXLER (agronomie)

sur mandats

des cantons de Berne, Jura, Neuchâtel et Vaud
et de l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage (OFEFP)

avec le soutien financier

du Fonds national de la recherche scientifique
(subside 31-30853.91)

Juillet 1995

Version révisée le 6 juin 1996

Sans vous, PATUBOIS n'aurait pas vu le jour. Soyez-en chaleureusement remerciés !

L. Farron, F. Gauchat, D. Roches, D. Zimmermann, J.-D. Stebler, B. Beuret, N. Buchwalder, J. Troxler, G. Montandon, B. Jacquat, M. Chaignat, J. G. Béguin, R.-P. Lebeau, V. Barbezat, J.-B. Wettstein, D. Wyder, I. Tripet, J.-L. Berney, P.-A. Odiet, V. Salamin, B. de Foucault, Ph. Julve, I. Amez-Droz, I. Orsi, M. Fierz, P.-E. Jan, Ch. Stauffer, J.-F. Ponge, O. Schneider, H. Neuhaus, P. Brassel, U.-B. Brändli, R. Lässig, D. Horisberger, P. Gassmann, E. Coleman, P. Rossier, A. Besson, M. Jeanrenaud, J. Troxler, M. Meisser, Ch. Bütz, H.-P. Gautschy, J. Rieder, B. Kübler, M. Burkhard, Th. Adatte, A. Babey.

Sans oublier le personnel des arrondissements forestiers qui a collaboré aux inventaires, ni les agriculteurs, bergers et propriétaires qui ont bien voulu répondre aux questions des enquêteurs.

Merci également à la maison Audemars Piguet, au Brassus, qui nous a offert le survol en montgolfière des pâturages boisés.

Avant-propos

Au cours des trois décennies qui ont suivi la présentation de la thèse de doctorat du regretté Edouard RIEBEN en 1957, «La forêt et l'économie pastorale dans le Jura», on pensa que tout avait été dit en matière de pâturage boisé et que le passage à l'acte reposait désormais sur des fondements intangibles. Certains, imprégnés de cette conviction carrée et confortable, se sont émus à l'idée de voir soudain débarquer dans nos pâturages boisés une équipe de biologistes. C'est en 1991 que fut lancée l'étude scientifique PATUBOIS, elle le fut à l'instigation des cantons de Vaud, Neuchâtel, Berne et Jura avec l'appui de la Confédération. A quelle besogne allaient donc se livrer ces chercheurs issus de l'Université de Neuchâtel ?

Edouard RIEBEN avait conclu son remarquable ouvrage en écrivant que de nombreuses questions étaient encore à élucider et qu'une étude phytosociologique approfondie s'imposait. Avec PATUBOIS c'est désormais chose faite, mais PATUBOIS, c'est encore beaucoup plus que cela. Le champ des investigations et des connaissances humaines n'est jamais définitivement fermé, il faut voir PATUBOIS dans le prolongement logique du travail de nos prédécesseurs et déjà comme point de départ de recherches futures. Le Laboratoire d'écologie végétale a réalisé une oeuvre magistrale.

En 1957, on raisonnait dans le contexte généreux et pragmatique de l'agroforesterie qui demeure d'ailleurs à l'échelle de notre planète une forme d'aménagement judicieux des espaces ruraux en difficulté et une contribution notable à la résolution du problème de la malnutrition et du sous-développement. Aujourd'hui, la faculté de combiner arbres et agriculture dans le même espace et dans le temps est vue aussi dans une perspective de conservation de la nature. Le labeur réalisé par nos agriculteurs et nos collectivités locales a été générateur de biotopes de substitution (donc non prévus par Dame Nature) qui

se caractérisent par leur biodiversité et la touche d'harmonie bien réelle qu'ils apportent au paysage haut jurassien. Il valait donc la peine de porter ce regard nouveau sur les pâturages boisés de l'Arc jurassien et de préparer des «outils de gestion» modernes. La phytosociologie synusiale intégrée a trouvé dans nos pâturages boisés un champ d'application remarquable.

Il convient ici de remercier les responsables et les chercheurs du Laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel de leur précieux travail d'investigation et de synthèse: Messieurs Jean-Michel GOBAT et Jean-Daniel GALLANDAT, Madame Elena HAVLICEK et Messieurs François GILLET et Alain PERRENOUD.

Cela ne fait aucun doute, PATUBOIS contribuera à une meilleure compréhension des pâturages boisés et à une pratique sylvo-pastorale plus équilibrée et mieux maîtrisée.

Cela ne fait aucun doute non plus, PATUBOIS constituera pour ses lecteurs (les décideurs, les exécutants et les contemplatifs) source d'intérêt et d'inspiration.

Léonard FARRON

Président de la Commission de gestion
du projet PATUBOIS

Sommaire

Volume I

Avant-propos

Sommaire

Première Partie : Introduction

1.

	Contexte général et problématique	
1.1.	Problématique et but de la recherche	1-3
1.1.1.	Introduction	1-3
1.1.2.	Le multi-usage du pâturage boisé	1-3
1.1.3.	Les aménagements sylvo-pastoraux	1-3
1.1.4.	Les problèmes actuels	1-4
1.1.5.	But de la recherche	1-4
1.2.	Organisation et structure de la recherche	1-4
1.2.1.	Les termes du mandat	1-4
1.2.2.	Les commissions	1-5
1.2.3.	L'équipe de recherche du Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie	1-6
1.2.4.	Intervenants extérieurs	1-6
1.2.5.	Participation au 3ème programme-cadre de la Commission européenne	1-7
1.2.6.	Etudes complémentaires développées dans le cadre de PATUBOIS	1-8
1.2.7.	Contacts extérieurs	1-9
1.3.	Le contexte historique	1-9
1.3.1.	La colonisation du Jura	1-10
1.3.2.	L'action des établissements religieux et des institutions féodales	1-12
1.3.3.	L'influence des industries	1-15
1.3.4.	L'évolution dans l'utilisation des terres et origine du libre parcours	1-16
1.4.	Le contexte légal	1-17

1.4.1.	Les premières mesures de réglementation.....	1-17
1.4.2.	La première loi fédérale sur les forêts.....	1-21
1.4.3.	La nouvelle loi fédérale sur les forêts.....	1-22
1.4.4.	Autres dispositions légales au plan fédéral.....	1-24
1.4.5.	Législations cantonales.....	1-25
1.5.	Qu'est-ce qu'un pâturage boisé ?.....	1-26
1.5.1.	Le pâturage boisé est une formation végétale.....	1-26
1.5.2.	Le pâturage boisé est un système complexe.....	1-26
1.5.3.	Quel statut légal ?.....	1-26
2.	Contexte géographique	
2.1.	La situation géographique.....	2-3
2.2.	La géologie et la géomorphologie.....	2-5
2.2.1.	La tectonique et la géomorphologie.....	2-5
2.2.2.	La stratigraphie.....	2-6
2.2.3.	L'hydrographie.....	2-9
2.3.	Le climat.....	2-9
2.3.1.	Les précipitations.....	2-10
2.3.2.	La température.....	2-11
2.3.3.	Les vents.....	2-12
2.4.	Les étages bioclimatiques.....	2-12
2.4.1.	Introduction.....	2-12
2.4.2.	L'étage collinéen.....	2-13
2.4.3.	L'étage montagnard.....	2-13
2.4.4.	L'étage subalpin.....	2-13
2.5.	Bilan statistique des pâturages boisés dans l'économie pastorale.....	2-13
2.5.1.	Introduction.....	2-13
2.5.2.	Ouvrages de référence.....	2-14
2.5.3.	Bilan.....	2-15
3.	État actuel des connaissances	
3.1.	Les écosystèmes sylvo-pastoraux.....	3-3
3.2.	La végétation des pâturages boisés.....	3-4
3.3.	Les sols des pâturages boisés.....	3-5
3.4.	La régénération du boisé dans les pâturages.....	3-6
3.4.1.	Vitesse de fermeture des pâturages en déprise.....	3-6
3.4.2.	Stratégies des essences.....	3-7
3.4.3.	Localisation de la régénération.....	3-7
3.4.4.	Les phases de la régénération.....	3-8
3.4.5.	Le rôle des buissons.....	3-8
3.4.6.	Le bétail.....	3-8
	Deuxième Partie :	
	Objectifs et méthodes	
4.	Objectifs et fondements de la démarche	
4.1.	Un objet d'étude centré sur la végétation.....	4-3

4.1.1.	Les conditions du maintien de l'écosystème sylvo-pastoral	4-3
4.1.2.	Le pâturage boisé: un système phyto-écologique	4-3
4.1.3.	Différentes échelles d'investigation	4-3
4.2.	Diversité et fonctionnement: deux aspects indissociables	4-5
4.2.1.	L'approche typologique	4-5
4.2.2.	L'approche systémique.....	4-6
4.3.	L'étude des herbages et du peuplement boisé	4-7
4.3.1.	Intégration des données agronomiques et forestières	4-7
4.3.2.	Objectifs de l'étude du peuplement boisé	4-7
4.4.	L'étude des sols et des humus	4-8
4.4.1.	Objectifs de l'étude des sols	4-8
4.4.2.	Objectifs de l'étude des humus	4-8
4.5.	Développement de bases de données et d'outils de diagnostic	4-8
4.5.1.	Patubase, outil de gestion des données	4-8
4.5.2.	Utilisation d'un Système d'Information Géographique	4-9
4.5.3.	Outils de diagnostic	4-9
5.	Méthodes d'analyse de la végétation	
5.1.	La phytosociologie synusiale intégrée.....	5-3
5.1.1.	Le choix d'une méthode d'analyse de la végétation des écosystèmes sylvo-pastoraux	5-3
5.1.2.	Les fondements de la phytosociologie synusiale intégrée	5-6
5.1.3.	Les niveaux d'organisation de la végétation	5-8
5.1.4.	Les deux étapes fondamentales de la typologie	5-10
5.2.	Le relevé de la végétation	5-11
5.2.1.	La stratégie d'échantillonnage	5-11
5.2.2.	L'échantillonnage des synusies	5-12
5.2.3.	L'échantillonnage des phytocénoses	5-23
5.3.	Le traitement des relevés	5-29
5.3.1.	La typologie des synusies	5-29
5.3.2.	La typologie des phytocénoses	5-42
6.	Méthodes d'étude du peuplement boisé	
6.1.	Inventaires: régénération et structure des peuplements	6-3
6.1.1.	Objectifs	6-3
6.1.2.	L'inventaire de la régénération	6-3
6.1.3.	L'inventaire intégral	6-5
6.2.	Analyse de cernes (dendrochronologie)	6-7
6.2.1.	Objectifs	6-7
6.2.2.	Origine du matériel étudié.....	6-7
6.2.3.	Méthodes	6-8
6.3.	Études diachroniques	6-9
6.3.1.	Objectifs	6-9
6.3.2.	Choix des sites.....	6-10
6.3.3.	Méthodes	6-10
6.4.	Renseignements tirés de l'approche synusiale intégrée	6-11
6.4.1.	Originalité de la démarche	6-11
6.4.2.	Le coefficient de régénération d'un syntaxon élémentaire	6-12
6.4.3.	L'indice de régénération d'une phytocénose	6-12
6.4.4.	Le calcul prévisionnel de la densité des essences.....	6-13

6.4.5.	Corrélations avec les résultats des inventaires.....	6-15
6.5.	Dynamique des pâturages boisés abandonnés.....	6-15
6.6.	Modélisation de la dynamique du boisé.....	6-15
7.	Méthodes d'étude des sols et des humus	
7.1.	Étude des sols.....	7-3
7.1.1.	Description des sols et prélèvement des échantillons.....	7-3
7.1.2.	Analyses physico-chimiques.....	7-3
7.1.3.	Analyses minéralogiques.....	7-8
7.1.4.	Nomenclature des sols.....	7-8
7.2.	Étude des humus.....	7-10
7.2.1.	Description et prélèvements des humus sur le terrain.....	7-10
7.2.2.	Méthode d'étude au laboratoire.....	7-12
7.2.3.	Choix d'une nomenclature.....	7-13
7.3.	Traitement statistique des données.....	7-13
7.3.1.	Analyse des corrélations écologiques.....	7-13
7.3.2.	Test de Mantel.....	7-14
8.	Méthodes de cartographie	
8.1.	Cartographie générale de la distribution des pâturages boisés.....	8-3
8.1.1.	Objectifs.....	8-3
8.1.2.	Matériel et procédure.....	8-3
8.2.	Cartographie des sites.....	8-3
8.2.1.	Objectifs.....	8-3
8.2.2.	Localisation des sites.....	8-4
8.2.3.	Cartographie agronomique.....	8-5
8.2.4.	Cartographie des phytocénoses.....	8-5
8.2.5.	Traitement des données.....	8-7
8.3.	Cartographie des placettes.....	8-11
8.3.1.	Objectifs.....	8-11
8.3.2.	Localisation des placettes.....	8-11
8.3.3.	Matériel et procédure de cartographie.....	8-12
8.3.4.	Traitement des données.....	8-14
9.	Méthodes de modélisation des systèmes phyto-écologiques	
9.1.	L'approche systémique en phytosociologie.....	9-3
9.1.1.	Principes généraux de l'approche systémique.....	9-3
9.1.2.	Composants et frontières des systèmes phytosociologiques.....	9-4
9.1.3.	Nature des relations entre les composants des systèmes phytosociologiques.....	9-4
9.2.	Modélisation qualitative des systèmes phytocénologiques.....	9-7
9.2.2.	Le réseau systémique d'une phytocénose.....	9-7
9.2.3.	Les structures formelles.....	9-7
9.3.	Modélisation dynamique quantitative.....	9-8
9.3.1.	Principes généraux de la démarche prédictive.....	9-8
9.3.2.	Construction du modèle.....	9-9
9.3.3.	Simulation du comportement dynamique du modèle.....	9-11
9.3.4.	Validation du modèle.....	9-13

Troisième Partie : Typologie de la végétation

10.

10.1.	Introduction	10-3
10.2.	Synusies arborescentes	10-4
10.3.	Synusies arbustives	10-12
10.4.	Synusies herbacées	10-21
10.5.	Synusies muscinales	10-34

11.

	Typologie des phytocénoses	
11.1.	Introduction	11-3
11.1.1.	Critères de classification des phytocénoses	11-3
11.1.2.	Codification des types de phytocénose	11-5
11.2.	Caractères généraux des grands types de phytocénose	11-11
11.2.1.	Les pâturages non boisés (1000)	11-11
11.2.2.	Les pâturages peu boisés (2000)	11-11
11.2.3.	Les pâturages très boisés (3000)	11-12
11.2.4.	Les bois pâturés et non pâturés (4000)	11-12
11.3.	Définition des types de phytocénose	11-13
11.3.1.	Ordination phytosociologique	11-13
11.3.3.	Biodiversité des types de phytocénoses	11-15
11.3.4.	Ordination phyto-écologique	11-16

Quatrième Partie : Les sols des pâturages boisés

12.

	Sols et humus	
12.1.	Typologie des sols	12-3
12.1.1.	Types et diversité des sols des pâturages boisés	12-3
12.1.2.	Description des sols	12-3
12.1.3.	Résultats des analyses	12-11
12.2.	Origine et évolution des sols du Jura	12-15
12.2.1.	Problème de nomenclature	12-15
12.2.2.	Rappel de la découverte des limons éoliens dans les sols du Jura	12-15
12.2.3.	Conséquences sur le statut nomenclatural des sols « bruns calciques »	12-16
12.2.4.	Evolution des sols jurassiens	12-16
12.2.5.	Influences anthropozoogènes	12-17
12.2.6.	Organisation de la couverture pédologique	12-18
12.3.	Description des humus	12-20
12.3.1.	Station 21 (Cormoret)	12-20
12.3.2.	Station 24 (Les Breuleux)	12-23
12.3.3.	Station 74 (La Sagne)	12-26
12.4.	Fonctionnement et évolution des humus	12-28
12.4.1.	Station 21 (Cormoret)	12-28
12.4.2.	Station 24 (Les Breuleux)	12-29

12.4.3.	Station 74 (La Sagne).....	12-29
12.4.4.	L'apport de l'étude des humus	12-30
12.4.5.	Relations entre les formes d'humus, les sols et la végétation	12-31
12.5.	Relations entre sol et végétation herbacée	12-32
12.5.1.	Résultats de l'analyse canonique des correspondances	12-32
12.5.2.	Déterminisme édaphique des syntaxons herbacés	12-34
12.5.3.	Conclusions	12-38
12.6.	Vocations forestières et agronomiques des sols des pâturages boisés	12-38
12.6.1.	La fertilité du sol.....	12-38
12.6.2.	Les sols forestiers	12-39
12.6.3.	Les sols agricoles	12-40

Cinquième Partie : **Régénération et dynamique du boisé**

13.

Structure et dynamique du peuplement boisé

13.1.	Régénération et structure du peuplement: résultats des inventaires	13-3
13.1.1.	Répartition du nombre de tiges.....	13-3
13.1.2.	Application des modèles forestiers de répartition équilibrée du nombre de tiges	13-7
13.1.3.	Volume sur pied	13-9
13.1.4.	Pâturages en situation d'équilibre: comparaison entre la densité et le volume sur pied ..	13-11
13.1.5.	Le pâturage boisé, un cas particulier de forêt jardinée.....	13-12
13.1.6.	Comparaison des densités échantillonnées et des densités prévues par l'approche synusiale intégrée	13-13
13.2.	Analyse de cernes (dendrochronologie)	13-16
13.2.1.	Relations entre les variables mesurées	13-16
13.2.2.	Accroissements radiaux annuels moyens	13-19
13.2.3.	Évolution de l'accroissement radial	13-20
13.2.4.	L'influence du bétail sur l'accroissement en hauteur	13-25
13.3.	Études diachroniques	13-26
13.3.1.	L'évolution du peuplement boisé du Communal de La Sagne entre 1959 et 1987	13-27
13.3.2.	L'évolution du peuplement boisé du Pâturage du Droit de Cormoret entre 1959 et 1987 ..	13-32
13.3.3.	Bilan des tendances évolutives des deux pâturages étudiés	13-34
13.4.	Dynamique des pâturages boisés désaffectés.....	13-35
13.4.1.	Quelques cas des Franches-Montagnes, du Jura bernois et du Jura vaudois	13-35
13.4.2.	Synthèse des observations	13-36
13.5.	Modélisation de la dynamique du boisé	13-37
13.5.1.	Structure du modèle	13-37
13.5.2.	Le choix des stations et les constantes utilisées	13-39
13.5.3.	Simulation à partir des conditions actuelles	13-40
13.5.4.	Recherche des conditions d'équilibre	13-42
13.5.5.	Influence des interventions sylvicoles	13-43
13.5.6.	Intérêt et limites du modèle	13-43

Sixième Partie : Modélisation phyto-écologique des systèmes sylvo- pastoraux

14.	Structure spatiale des phytocénoses
14.1.	Description des six placettes cartographiées 14-3
14.1.1.	Caractères stationnels des placettes cartographiées 14-3
14.1.2.	Structuration écologique des phytocénoses 14-4
14.2.	Structure spatiale de la végétation 14-12
14.2.1.	Statistiques spatiales 14-12
14.2.2.	Analyse des relations spatiales entre les synusies 14-15
14.3.	Corrélations spatiales entre les synusies, les sols et la régénération 14-18
14.3.1.	Placette 21 (Cormoret) 14-19
14.3.2.	Placette 24 (Les Breuleux) 14-20
14.3.3.	Placette 26 (Muriaux) 14-21
14.3.4.	Placette 39 (Marchairuz) 14-23
14.3.5.	Placette 74 (La Sagne) 14-24
14.3.6.	Placette 79 (Chasseral) 14-25
14.4.	Hypothèses sur le déterminisme des structures et interprétation dynamique 14-26
14.4.1.	Station 21 (Cormoret) 14-26
14.4.2.	Station 24 (Les Breuleux) 14-27
14.4.3.	Station 26 (Muriaux) 14-27
14.4.4.	Station 39 (Marchairuz) 14-28
14.4.5.	Station 74 (La Sagne) 14-28
14.4.6.	Station 79 (Chasseral) 14-28
15.	Modèles d'organisation des systèmes phytocénotiques
15.1.	Modélisation qualitative des systèmes phytocénotiques 15-3
15.1.1.	Élaboration des réseaux systémiques 15-3
15.1.2.	Comparaison de six systèmes phytocénotiques 15-3
15.1.3.	Définition des homécies 15-10
15.1.4.	Élaboration d'un modèle qualitatif généralisé 15-11
15.2.	Modélisation quantitative et simulation dynamique 15-12
15.2.1.	Élaboration d'un modèle quantitatif généralisé 15-12
15.2.2.	Comportement dynamique du modèle 15-19
15.2.3.	Stabilité et tendance évolutive des pâturages boisés 15-23
15.2.4.	Les limites du modèle 15-32
16.	Structure et organisation des estivages
16.1.	Caractères généraux des estivages 16-3
16.1.1.	Définition des unités d'exploitation pastorale 16-3
16.1.2.	Utilisation et gestion des pâturages boisés 16-3
16.2.	Organisation comparée de dix estivages 16-5
16.2.1.	Structure des exploitations 16-5
16.2.2.	Cartographie agronomique 16-6
16.2.3.	Cartographie des phytocénoses 16-7
16.2.4.	Ordination des estivages 16-11
16.3.	Critères pour une typologie des estivages 16-19

Septième Partie : Conclusions

17.

17.1.	Synthèse	17-3
17.1.1.	Les méthodes développées	17-3
17.1.2.	Les résultats	17-7
17.1.3.	Évaluation des résultats obtenus en regard de ceux escomptés	17-13
17.2.	Proposition de définition du pâturage boisé et critères de délimitation	17-17
17.2.1.	Proposition de définition de la Commission scientifique	17-17
17.3.	Perspectives	17-19
17.3.1.	Typologie de la végétation	17-20
17.3.2.	Pédologie	17-20
17.3.3.	Sylviculture	17-20
17.3.4.	Études diachroniques	17-21
17.3.5.	Étude du comportement du bétail	17-21
17.3.6.	Qualité des produits et paysage	17-21
17.3.7.	Modélisation	17-22

Le mot de la fin

... du président de la Commission scientifique

Bibliographie

Glossaire des termes scientifiques

Volume II

- Fiches descriptives des types de synusies (incl. tableaux détaillés)
- Clé de détermination des synusies (incl. tableaux synthétiques)

Volume III

- Fiches descriptives des types de phytocénoses (incl. tableaux détaillés)
- Clé de détermination des phytocénoses (incl. tableau synthétique)

Annexe I

- Cartes des placettes
- Cartes des sites
- Photographies aériennes

Annexe II

- Fiches des stations
- Inventaires forestiers

Annexe III

- Fiches descriptives des sols
- Courbes dendrochronologiques

Annexe IV

- Rapports d'expertise
- Guide d'utilisation de *Patubase*

1. *Contexte général et problématique*

Résumé

*La politique productiviste qui a prévalu dans les années 50 à 70 a conduit à promouvoir la séparation de la forêt et du pâturage, surtout après les travaux de RIEBEN (1957). Le but des **aménagements sylvo-pastoraux** visait alors à dégager la vocation, soit forestière soit agricole, des terrains, afin de faciliter leur gestion et d'accroître la productivité économique de l'agriculture et de la sylviculture. Cette sectorisation a déjà abouti, dans certains secteurs, à l'intensification et à la concentration de l'activité pastorale, en parallèle avec l'extensification des surfaces boisées et l'embroussaillage de vastes surfaces de pâturages.*

*Le souci de préserver un **paysage** typique, la force des traditions et la lenteur des procédures d'aménagement ont permis d'éviter une telle situation. Aujourd'hui, les préoccupations paysagères et écologiques étant remises au goût du jour, on s'interroge sur les moyens d'arriver à concilier dans le pâturage boisé les intérêts agricoles, forestiers, touristiques et écologiques. Plus précisément, on cherche à maintenir la **qualité des herbages** sans compromettre la **régénération du boisé**. La conservation des pâturages boisés nécessite de nouveaux outils de gestion, basés sur une connaissance approfondie de leur organisation.*

*Le projet de recherche pluridisciplinaire PATUBOIS se fonde sur une typologie phytocologique et une approche systémique. Il vise à fournir les **bases scientifiques d'une gestion orientée vers l'équilibre dynamique** du pâturage boisé, permettant de satisfaire à la fois les aspects sylvicoles (bonne régénération naturelle), pastoraux (maintien des herbages à bonne valeur pastorale et des abris arborés), écologiques et paysagers (maintien de la diversité biologique et physiologique).*

1.1. *Problématique et but de la recherche*

1.1.1. *Introduction*

Les écosystèmes sylvo-pastoraux (à la fois pâturés et boisés) sont très répandus dans le monde, principalement dans les régions méditerranéennes et tropicales (prés-bois, savanes arborées, etc.). Il s'agit le plus souvent d'immenses terres de parcours liées à une agriculture extensive (pâturage itinérant) pratiquée par des populations nomades. La coexistence des arbres, des buissons et des herbages est autant due à la dynamique spontanée de la végétation (tendance au boisement, contrecarrée par les effets du pâturage et des incendies) qu'à la volonté des habitants de diversifier la végétation à leur profit. Les arbres, en particulier, sont largement et très diversement utilisés, pour leur effet protecteur (lutte contre l'érosion, fertilisation du sol, ombrage) et pour les produits dérivés (bois, feuillage, fruits, écorces).

En Europe tempérée, la densité de la population, la spécialisation des activités et l'intensification de l'agriculture ont fait disparaître depuis longtemps les formations sylvo-pastorales, sauf dans certaines régions de montagne, comme le Jura suisse, domaine du pâturage boisé. Largement imprégné de la dominance de l'épicéa, le pâturage boisé jurassien occupe de larges surfaces entre 900 et 1'400 m d'altitude. Il présente des aspects très diversifiés selon la région, l'altitude et le taux de boisement.

1.1.2. *Le multi-usage du pâturage boisé*

D'un point de vue économique, les principaux utilisateurs en sont les exploitants agricoles, même si, dans certaines régions, le revenu tiré de l'exploitation des arbres est loin d'être négligeable. A ces utilisateurs permanents et obligatoires du pâturage boisé que sont les agriculteurs et les forestiers viennent s'ajouter un grand nombre d'utilisateurs occasionnels, qui prennent aujourd'hui une importance grandissante: marcheurs, skieurs, cavaliers, cyclistes, pique-niqueurs, chasseurs, cueilleurs, etc. L'attrait touristique des pâturages boisés est considérable, bien que difficilement mesurable.

Les intérêts parfois divergents de ces différents types d'utilisateurs du pâturage boisé sont la source de conflits difficiles à concilier.

1.1.3. *Les aménagements sylvo-pastoraux*

La politique productiviste qui a prévalu dans les années 50 à 70 a conduit à promouvoir la séparation de la forêt et du pâturage, surtout après les travaux de RIEBEN (1957). Le but des *aménagements sylvo-pastoraux* visait alors à dégager la vocation, soit forestière soit agricole, des terrains, afin de faciliter leur gestion et d'accroître la productivité économique de l'agriculture et de la sylviculture. Cette sectorisation a déjà abouti, dans certains secteurs, à l'intensification et à la concentration de l'activité pastorale, en

parallèle avec l'extensification des surfaces boisées et l'embroussaillage de vastes surfaces de pâturages. Une telle politique, si elle s'était généralisée, aurait pu provoquer la disparition des pâturages boisés.

1.1.4. *Les problèmes actuels*

Le souci de préserver un paysage typique, la force des traditions et la lenteur des procédures d'aménagement ont permis d'éviter une telle situation. Aujourd'hui, les préoccupations paysagères et écologiques étant mises au goût du jour et l'agriculture de montagne incitée à produire moins, on s'interroge sur les moyens d'arriver à concilier dans le pâturage boisé les intérêts agricoles, forestiers, touristiques et écologiques. Plus précisément, on cherche à maintenir la qualité des herbages sans compromettre la régénération du boisé.

1.1.5. *But de la recherche*

La conservation des pâturages boisés nécessite de nouveaux outils de gestion, basés sur une connaissance approfondie de leur organisation. Le projet de recherche pluridisciplinaire PATUBOIS se fonde sur une typologie phytoécologique et une approche systémique. Il vise à fournir les *bases scientifiques d'une gestion orientée vers l'équilibre dynamique* du pâturage boisé, permettant de satisfaire à la fois les aspects sylvicoles (bonne régénération naturelle, production de bois de qualité), pastoraux (maintien des herbages à bonne valeur pastorale et des abris arborés), écologiques et paysagers (maintien de la diversité biologique et physiologique).

1.2. *Organisation et structure de la recherche*

La recherche PATUBOIS s'est déroulée de janvier 1991 à juin 1995. Elle a été financée par les cantons de Vaud, de Neuchâtel, de Berne, du Jura, et la Confédération (OFEFP). Le mandat en a été confié au Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel.

1.2.1. *Les termes du mandat*

«Les mandants exigent la fourniture des résultats suivants :

- *établissement d'une typologie des pâturages boisés basée sur des critères stationnels (géographie, géologie, pédologie et phytosociologie) et socio-économique (structure de la propriété, pratiques sylvo-pastorales);*
- *établissement de cartes à l'échelle 1:25 000 des pâturages boisés de la chaîne jurassienne selon la typologie mentionnée ci-dessus;*
- *élaboration d'une clé de détermination permettant au prati-*

ciens d'établir des cartes phytosociologiques à grande échelle (1: 5000). Cette clé servira également à la détermination des potentialités forestières et agricoles des associations végétales définies;

- *étude de la dynamique de la végétation et de la régénération forestière en fonction de l'intensité d'utilisation pastorale (UGB/ha);*
- *création de modèles permettant de prévoir l'évolution des groupements végétaux et le taux de régénération forestière en fonction de différents modes de gestion pastorales.”.*

1.2.2. Les commissions

Deux commissions ont dirigé et accompagné l'équipe de recherche. Ce sont respectivement la Commission de gestion chargée de l'administration et du contrôle et la Commission scientifique, plus spécifiquement chargée de suivre le travail des chercheurs. Celle-ci a constitué des groupes de travail en fonction des tâches et problèmes qui se sont présentés.

1.2.2.1. Commission de gestion (état 1995)

- **L. Farron**, inspecteur cantonal des forêts du canton de Neuchâtel, président
- **F. Gauchat**, conservateur des forêts du Jura bernois
- **D. Roches**, inspecteur cantonal des forêts du Canton du Jura
- **D. Zimmermann**, inspecteur cantonal adjoint du Canton de Vaud
- **J.-D. Stebler**, inspecteur fédéral des forêts, OFEFP
- **B. Beuret**, chef de l'Économie rurale du canton du Jura

1.2.2.2. Commission scientifique (état 1995)

- **N. Buchwalder**, inspecteur forestier, Saignelégier, président
- **J. Troxler**, Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, vice-président
- **G. Montandon**, inspecteur forestier, Tavannes, secrétaire
- **B. Jacquat**, Office des eaux et de la protection de la nature du Canton du Jura, St-Ursanne
- **M. Chaignat**, Loisirs et santé, Les Genevez
- **J. G. Béguin**, agriculteur, La Sagne
- **R.-P. Lebeau**, Division principale Protection de la Nature et du paysage, OFEFP, Berne
- **V. Barbezat**, Antenne romande FNP
- **J.-B. Wettstein**, ingénieur agronome, St-Croix
- **D. Wyder**, inspecteur forestier, La Chaux-de-Fonds
- **I. Tripet**, déléguée du Service de l'aménagement du territoire du canton de Neuchâtel
- **J.-L. Berney**, inspecteur forestier, Le Pont
- **P.-A. Odiet**, Institut agricole du Jura, Courtemelon

La Commission scientifique s'est réunie plus de 12 fois soit en salle soit en session de terrain pour tester les méthodes au fur et à mesure de leur développement.

1.2.2.3. *Les groupes de travail*

La commission scientifique a mis sur pied deux groupes de travail pour traiter de problèmes spécifiques avec les chercheurs, tels que la mise au point des fiches de protocoles d'enquêtes agronomiques et sylvicoles, l'organisation et la coordination des inventaires forestiers intégraux, etc. Un troisième groupe a été spécialement chargé de l'information auprès des médias spécialisés. A cet effet, il a été fait appel à une journaliste spécialisée, en la personne de Mme Véronique Salamin, rédactrice du journal *La Forêt*. Ce groupe de travail «Information» a mis au point un concept de diffusion et de vulgarisation des résultats PATUBOIS.

1.2.3 *L'équipe de recherche du Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie*

Prof. Dr **J.-M. Gobat**, directeur du Laboratoire
Prof. Dr **J.-D. Gallandat**, chef de projet
F. Gillet, Dr ès sciences, coordinateur scientifique et chercheur
E. Havlicek, chercheuse, doctorante
A. Perrenoud, chercheur, doctorant
R. Douard, chercheur

Ch. Stauffer, apprenti laborant
P.-E. Jan, ing. horticole
I. Amez-Droz, dessinatrice-architecte
I. Orsi, secrétaire
M. Fierz, lecture et correction du manuscrit

En étroite collaboration avec:

B. de Foucault, Dr ès sciences, Université de Lille II (F)
Ph. Julve, Dr ès sciences, Bailleul (F)
J.-F. Ponge, Dr ès sciences, Muséum d'Histoire naturelle, Paris (F)

1.2.4 *Intervenants extérieurs*

Sur mandat d'expertise (m)

• Méthodologie forestière :
O. Schneider, Dr ès sciences forestières, Lausanne (m)
H. Neuhaus, ing. forestier
P. Brassel, Dr ès sciences forestières, Institut fédéral FNP, Birmensdorf
U.-B. Brändli, Dr. ès sciences forestières, Institut fédéral FNP, Birmensdorf

- Enquêtes agronomiques :

J.-B. Wettstein, ing. agronome Prométerre, Yverdon (m)

A. Besson, ing. agronome, Prométerre, Yverdon (m)

M. Jeanrenaud, ing. agronome (m)

J. Troxler, ing. agronome, Station fédérale de recherches agronomiques de Changins (m)

M. Meisser, ing. agronome stagiaire, EPFZ, Station fédérale fédérale de recherches agronomiques de Changins (m)

- Inventaires forestiers intégraux :

D. Horisberger, ing. forestier, Villars-Burquin

E. Coleman, ingénieure forestière stagiaire, EPFZ

- Prélèvements et analyses dendrochronologiques:

P. Rossier, ing. forestier stagiaire, EPFZ

Ch. Bütz, ing. forestier stagiaire, EPFZ

P. Gassmann, Laboratoire de Dendrochronologie, Neuchâtel

- Conseil en matière de photographie aérienne :

H.-P. Gautschy, Eidgenössische Vermessungsdirektion, Koordinationstelle für Luftaufnahmen, Dübendorf

- Géologie et minéralogie :

Prof. Dr **B. Kübler**, Institut de Géologie, Université de Neuchâtel

Prof. Dr **M. Burkhard**, Institut de Géologie, Université de Neuchâtel

T. Adatte, Dr ès sciences, Institut de Géologie, Université de Neuchâtel

1.2.5. *Participation au 3ème programme-cadre de la Commission européenne*

Le subside No 31. 30853.91 accordé par le Fonds en octobre 1991, était destiné à assurer la participation de PATUBOIS au projet européen INTEGRALP I (1. 1991-12. 1992) développé et coordonné par le Centre international pour l'environnement alpin (ICALPE) à Chambéry (F). Il a été consacré à la recherche sur les humus et à la nécessaire coordination qu'impliquait une telle collaboration internationale. Cette recherche fera l'objet d'un rapport final prévu pour fin 1995.

Il faut malheureusement déplorer l'abandon du projet après deux ans déjà, suite au refus de la CE de financer la deuxième étape (INTEGRALP II). En conséquence, seuls quelques résultats d'ordre essentiellement méthodologique figurent au rapport final du projet INTEGRALP I.

Relevons toutefois que de nombreux échanges ont vu le jour dans le cadre de cette coopération entre les chercheurs de l'Institut agronomique de l'Université de Padova (I), du CEMAGREF de Grenoble, de l'Université de Jaca (E), du Parc régional du Vercors. Un chercheur en agronomie de Padova

a séjourné une année au Laboratoire d'écologie végétale de l'Uni-Ne pour s'initier aux méthodes développées dans PATUBOIS. Parmi les retombées positives, signalons la récente mise en place d'un réseau international (France, Italie, Suisse) de sylvo-pastoralisme qui a déposé un projet coordonné dont l'acronyme est MONTAVENIR entrant dans le 4^{ème} programme-cadre de la CE.

1.2.6.

Etudes complémentaires développées dans le cadre de PATUBOIS

La problématique abordée par notre recherche a suscité un grand intérêt qui se traduit par plusieurs travaux dans le domaine du sylvo-pastoralisme ou sur des sites étudiés par PATUBOIS.

Géographie

- DEVENOGES, A., (1995). Evaluation paysagère et connaissance des pâturages boisés. Travail de diplôme, Institut de géographie, UNIL.
- GEHRIG, T., 1995. Les pâturages boisés, étude des enjeux divers et exemples. *Travail personnel de recherche, Institut de Géographie UNI-NE*

Géologie

- RIEDER, J., 1994. Relations entre les couvertures géologique et pédologique au Marchairuz. *Travail de diplôme, Institut de Géologie, UNI-NE.*

Ecologie et pédologie

- DOUARD, R., 1994. Litières et lessivats d'érable (*Acer pseudoplatanus*) et d'épicéa (*Picea abies*): leur influence sur le sol et la végétation du pâturage boisé jurassien. *Trav. licence, Labo. d'écologie végétale, Univ. Neuchâtel.*
- BENZ, R., (en cours). Cartographie en 3D de la couverture pédologique de trois milieux de la région du Marchairuz (VD),—Titre provisoire—. *Travail de diplôme, LEV, UNI-NE*
- RODARO, P., STANISLAVEK, T., 1995. La végétation des pâturages boisés du Col du Lein (VS). Approche synusiale intégrée. *Travail de stage. LEV, UNI-NE.*

Sylviculture

- BODMER, H.-C, BARBEZAT, V., (1993). CLAPA, Classification automatisée des photos aériennes. *Avant-projet. AR-FNP, Lausanne.*
- LÄSSIG, R., BRÄKER, O.-U., BARBEZAT, V., (en cours). Untersuchungen zum Wachstum freistehend und im Bestand erwachsener Fichten in Schweizer Jura. WSL- Arbeitsprogramm (1991-1994).

Comportement du bétail

- HAGNAUER, M., 1993. Ethologische Studie über die räumliche Nutzung einer Waldweide durch Rinder.
- SIMANTKE, C., 1993. Fressverhalten von Jungvieh auf einer Walweide im Schweizer Jura. Ökologische Aspekte eines ursprünglichen Weidesystems. *Diplomarbeit Gesamthochschule Kassel Universität.*

Agronomie

- TROXLER, J., (en cours). Influence du recouvrement des arbres sur la qualité des herbages en pâturage boisé. *Station fédéral de recherches agronomiques, Changins*

1.2.7.***Contacts extérieurs***

La démarche PATUBOIS et ses résultats préliminaires ont été présentés dans divers séminaires et colloques, sous formes de communications, de conférences, de cours ou de posters.

- Institut fédéral FNP, Birmensdorf
- Journées thématiques de l'AR-FNP, Lausanne
- Université de Berne
- Université de Lausanne
- Institut de sylviculture de l'EPFZ
- ADCF-Changins
- Association suisse de phytosociologie, AG, Lausanne
- Association des naturalistes francs-montagnards, Saignelégier
- 4ème Congrès international sur les terres de parcours, Montpellier (F) 1991
- 2ème Meeting INTEGRALP I, Innsbruck (A), 1992
- Colloque transfrontalier d'Arc-et-Senans (F), 1993
- Symposium of Community Ecology and Conservation Biology, Berne (CH), 1994
- 8ème Meeting FAO, Working Group for Mountain Pasture, Beitostølen, (N), 1994
- Colloque FAO, Systèmes sylvo-pastoraux, Avignon (F), 1995
- Séminaire du Laboratoire Dynamique des systèmes d'altitude, Université de Savoie, Chambéry (F) 1995

1.3.***Le contexte historique****Avertissement*

- *A l'exception des titres, le texte — en petits caractères — est tiré de RIEBEN (1957). Certains passages ont été écourtés. Les références bibliographiques numérotées renvoient à l'ouvrage consulté et n'ont*

donc pas été insérées dans la bibliographie de ce rapport.

- *Le Jura bernois* muni d'un astérisque désigne l'ensemble du territoire formé du Canton du Jura et du Jura bernois actuel.*

1.3.1.

La colonisation du Jura

Les premiers occupants

L'action des premiers occupants a consisté à gagner sur la forêt, par le feu et la hache, les terrains nécessaires à l'installation de leurs foyers et à la production de leur nourriture.

Sur le territoire qui nous intéresse, il existe relativement peu d'indices sur les premiers hommes qui y ont pris demeure. Il convient toutefois de mentionner les stations préhistoriques de la Cave à Barbareau dans les rochers qui dominent Baulmes de la Caverne de la Grande Poule dans les gorges de Covatannaz, de Cotencher dans les gorges de l'Areuse, du Col-des-Roches près du Locle et de Saint-Brais dans les Franches-Montagnes. Les matériaux les plus anciens trouvés dans la grotte de Cotencher, située à une altitude de 659 m, datent du paléolithique, de la période de crue glaciaire wurmienne; parmi les documents ostéologiques, on y a découvert en particulier les os de l'ours des cavernes, puis ceux d'une faune caractéristique aussi bien pour la toundra (renne, hamster, etc.) que pour la forêt vierge; ce fait laisse supposer qu'à ce moment un climat plus humide et plus froid succédait à une période relativement chaude; selon VOUGA (202), on peut imaginer qu'alors une forêt relativement dense de conifères et de feuillus couvrait les premiers contreforts du Jura; ces boisés s'éclaircissaient vers le haut, laissant graduellement la place à une steppe ou à une toundra. Le niveau inférieur de la station sise dans l'abri sous roche du Col-des-Roches, à une altitude de 950 m, date du mésolithique. La caverne de Saint-Brais, à 960 m, a été habitée dès le début jusqu'à la fin de la glaciation wurmienne; KOPY (106) y a découvert quatre foyers datant du paléolithique, du mésolithique, du néolithique et de l'âge du bronze. Les hommes qui habitaient ces refuges jurassiens à un moment où de vastes régions de notre pays étaient encore recouvertes de glace, étaient essentiellement des chasseurs et n'ont certainement guère eu d'influence sur la végétation de la chaîne.

Il convient toutefois d'être conscient du fait que les premières populations néolithiques venues s'installer chez nous connaissaient déjà l'agriculture et quelques céréales, en particulier l'orge et le froment. C'est aussi au néolithique lacustre ancien qu'ont apparu — fait important parmi les événements que la présente esquisse doit évoquer — les animaux domestiques; ainsi, on a retrouvé dans les stations lacustres de Suisse les os du bœuf, d'une race de petite stature. C'est aussi le cas pour le porc, le mouton, la chèvre (VOUGA: 202). Relevons ici qu'un riche matériel ostéologique de ces espèces a été découvert dans les stations de Port-Conty (près de Saint-Aubin), de Cortailod, d'Auvernier, donc à proximité du Jura. Les analyses polliniques du limon lacustre sous-jacent prélevé à Auvernier ont révélé pour cette période et à cet endroit 51 % de sapin, 32 % de noisetier, 18 % d'aulne, autant pour les éléments de la chênaie mixte, dont 17 % pour le chêne, puis, en plus faible proportion, le hêtre, L'épicea, le pin, le bouleau.

Les néolithiques terrestres ont également connu la domestication des animaux; ainsi, à part son niveau mésolithique, l'abri du Col-des-Roches déjà cité comprenait deux assises néolithiques, dont la supérieure contenait des documents ostéologiques révélant la présence du bœuf et de la chèvre; de même, dans la grotte de Trois-Rods (gorges de l'Areuse), on a retrouvé des ossements d'animaux domestiques. Ce sont là probablement les premiers indices d'un élevage du bétail et d'une économie pastorale dans le Jura proprement dit; ils datent d'environ 3000 ans avant Jésus-Christ, de la période où régnait la chênaie mélangée.

L'âge du bronze débuta aux environs de 2500 avant notre ère pour s'achever avec le commencement de l'âge du fer au 7^e siècle avant Jésus-Christ. Ses restes sont rares dans le Jura; on a découvert des haches à Tête plumée au-dessus de Neuchâtel et au Creux-du-Van. Mais le cuivre étant particulièrement abondant dans les stations des lacs bordant la chaîne alors qu'il était rare dans celles retrouvées sur les rives des lacs de la Suisse

orientale. On peut supposer que le métal provenait de l'ouest, importé à travers le Jura. Aux plantes que cultivaient déjà les néolithiques vint s'ajouter entre autres l'avoine; le cheval, d'une race petite et fine, était domestiqué.

Le premier âge du fer ou époque de Hallstatt constitua une nouvelle étape importante dans la colonisation du Jura; en effet, les rives des lacs, qui avaient été habitées pendant des siècles, furent désertées et la population se fixa sur les premières pentes de la chaîne et même dans certaines vallées telles que le Val-de-Ruz; c'est là probablement que commencèrent des déboisements importants. Cette migration coïncida avec une altération du climat. La dominance du hêtre qui avait fait reculer le chêne, prit fin et le sapin s'installa en société avec l'épicéa. Les indices de la colonisation hallstattienne sont constitués essentiellement par la présence de tumulus; on en a retrouvé entre autres à Bussy sur Valangin, aux Favargettes près de Coffrane. Ces sépultures sont en général situées sur les hauteurs et à l'orée des bois, à proximité des clairières que les populations avaient ouvertes dans les forêts.

Le second âge du fer ou époque de la Tène constitua le développement du premier et débuta en 450 pour s'achever vers 80 avant notre ère; les représentants de la nouvelle civilisation devinrent les Helvètes. Le climat était resté à peu près le même que durant la période précédente et il y avait lutte pour la place entre le hêtre, le sapin et l'épicéa. Il est pour nous intéressant de relever que dans les restes de l'importante agglomération militaire helvète de la Tène (sise sur le lac de Neuchâtel, à la sortie de la Thièle), les os retrouvés appartiennent tous à des animaux domestiques.

Le développement de l'agriculture

Mais il semble que ce soit les Romains qui aient commencé à occuper réellement le Jura proprement dit dans ses régions nord d'altitude moyenne, en particulier dans les vallées du Jura bernois et dans le Val-de-Ruz. Ce dernier, constitué par une cuvette fertile sise à une altitude de 680 à 950 m, déjà défriché dans une certaine mesure par les populations précédentes (son nom est d'origine celtique), hébergea de nombreuses villas romaines avec leurs dépendances. Dans le Jura bernois également il existait quelques bourgs tels que celui de Vicques, des villas dans la région de Delémont, à Develier, à Courfaiivre, en Ajoie; des camps fortifiés comme celui de Montferri étaient destinés à défendre ce pays. Le Jura vaudois, en revanche, vu son altitude élevée et sa conformation topographique, ne semble pas avoir été apprécié des Romains, qui n'y ont créé guère que les routes importantes conduisant en Franche-Comté par les Clées-Ballaigues-Jougne et par Vuitebœuf-Sainte-Croix-Pontarlier; mentionnons toutefois les vestiges d'installations romaines découverts à Romainmôtier, Vallorbe (en novembre 1955), à Longirod, puis surtout au Chasseron.

La domination romaine apporta à notre pays les bienfaits d'une civilisation évoluée et favorisa le développement de l'agriculture; au début du Ve siècle de notre ère, elle dut céder le pas aux invasions, qui firent régresser la culture du sol. Maîtres de la Suisse romande à la fin du ve siècle, les Burgondes la protégèrent de la culture alémane et, bien qu'ils aient succombé devant les Francs mérovingiens, l'aire d'occupation burgonde et franque est restée nettement marquée, entre autres par la langue et dans l'art de construire. Si, lors de la décadence de l'empire romain, il est probable que la forêt ait repris du terrain sur l'aire affectée à l'agriculture, sous l'époque carolingienne en revanche les défrichements s'intensifièrent parallèlement à l'essor du commerce, à la création de nouvelles voies de communication et à l'augmentation de la population.

C'est alors que commença l'occupation réelle des étages moyen et supérieur du Jura, de la zone affectée aujourd'hui à l'économie sylvo-pastorale, par la fondation d'établissements religieux dans les vallées reculées de la chaîne et même au centre de grandes forêts. En considération du rôle essentiel qu'ils ont joué dans les défrichements et la création des terres pastorales dans le Jura, il convient d'évoquer l'histoire et les effets de l'action colonisatrice des plus importants d'entre eux; nous les énumérons par cantons selon l'ordre chronologique de leur fondation et décrivons ici également l'influence du régime féodal, qui a continué dans une large mesure leur travail.

1.3.2.

L'action des établissements religieux et des institutions féodales

L'Abbaye de Romainmôtier fut créée vers le milieu du Ve siècle, à l'entrée du vallon du Nozon, à 670 m d'altitude, par saint Romain, fondateur de l'abbaye de Condat (qui devint plus tard Saint-Claude). Détruite vraisemblablement par les Alamans vers 610, elle fut réédifiée sous l'égide du duc de Chramnelène vers 630 par des moines de Luxeuil. Durant l'anarchie du IXe siècle, le monastère devint la propriété des princes de la région; au milieu du Xe siècle, il fut soumis à l'abbaye de Cluny; ce fut pour lui une période de grande prospérité et son pouvoir s'étendait alors sur les prieurés de Vallorbe, Bursins, Mollens, Vufflens, Corcelles, Bevaix, sur vingt églises paroissiales, de nombreux villages et fiefs situés des deux côtés du Jura; ainsi, sous la pression des institutions du moyen âge, le couvent devint une véritable seigneurie ecclésiastique et temporelle, avec les obligations légales de l'époque (REYMOND:161); le 30 octobre 1178, L'empereur Frédéric Ier confirma les privilèges accordés jusqu'à ce moment à Romainmôtier et le prit sous sa protection.

Les moines étaient de bons maîtres et ils accordèrent déjà le 14 septembre 1266 à leurs sujets des franchises étendues. Ils favorisèrent ainsi la colonisation et le développement de leurs terres; c'est là un phénomène que l'on peut constater dans tout le Jura: les domaines soumis à la juridiction et à l'autorité des religieux furent, grâce à la douceur du régime et aux franchises accordées, occupés plus volontiers et plus complètement que les terres administrées par les seigneurs laïcs. C'est d'ailleurs à l'action colonisatrice des moines de Romainmôtier que l'on doit le défrichement des hauts de la région et le développement des agglomérations voisines telles que Vaulion, fondé à une altitude de 933 m par des serfs venus de Bourgogne qui se placèrent sous la protection du prieur; celui-ci mit les habitants de ce village au bénéfice de franchises plus larges que celles octroyées à d'autres terres, si bien que cette contrée, pourtant élevée et soumise à un climat fort rude, se peupla plus rapidement que d'autres possessions du couvent. Le développement de Vallorbe (sis à une altitude de 770 m, dans une vallée reculée), de son industrie du fer comme de l'élevage est dû dans une large mesure au rattachement de son prieuré à l'abbaye de Romainmôtier en 1321 et à l'octroi en 1403 de l'affranchissement de la « taille à miséricorde »; les habitants y disposaient du droit de défrichement dans tout le vallon (REYMOND: 161).

Après avoir passé aux comtes de Bourgogne, le couvent fut placé sous l'autorité des comtes de Savoie dès le XIVe siècle Ses biens furent confisqués par les Bernois en 1536, lors de la conquête du Pays de Vaud, et sécularisés. Il ne reste plus du monastère que la belle église de Romainmôtier.

Le Prieuré de Baulmes, construit en 652 par le duc de Chramnelène — le même qui avait restauré le couvent de Romainmôtier —, n'a pas joué dans la colonisation de la région un rôle très important; notons toutefois que, grâce aux libertés importantes octroyées à la population dès le XIIIe siècle, Baulmes devint un gros bourg, ce qui explique l'ampleur des défrichements exécutés dans le vallon de la Baulmine.

L'Abbaye cistercienne de Bonmont fut fondée à l'altitude de 600 m vers 1120 par la maison des sires de Divonne, qui lui donna toute la région comprise entre l'établissement et les sources de la Valserine. L'abbaye de Saint-Claude lui céda ses droits sur les propriétés sises entre les possessions du couvent d'Oujon et celles de l'abbaye de Joux, ce qui contribua certainement dans une grande mesure au déboisement relativement poussé de cette aire; dès le XIVe siècle, par diverses donations, l'abbaye de Bonmont était devenue l'un des plus riches monastères du pays Ses biens furent gérés par les Bernois dès 1542 (DHCV: 44); des bâtiments il ne reste plus que l'église.

Notons ici avant de quitter cette partie du Jura que l'abbaye de Saint-Oyens (Saint-Claude dans le Jura français) a joué un grand rôle dans le défrichement et la colonisation de la région de Saint-Cergue et que sa souveraineté s'y maintint jusqu'à la réforme.

Des franchises pour attirer les colons

La Chartreuse d'Oujon fut fondée dans un lieu solitaire, sis à une altitude de 1045 m, au centre de grandes forêts, par le sire Louis de Mont-le-Grand vers 1146; il s'agit probablement de l'établissement monastique le plus élevé de toute la chaîne. Assez richement doté, il fut en butte aux convoitises de ses voisins, en particulier des abbayes de Bonmont et de Saint-Claude. La diminution du nombre des frères et d'autres raisons obligèrent le couvent à confier dès le début du XIII^e siècle l'exploitation forestière et pastorale de la région à des colons; c'est pourquoi, dans le but d'attirer des habitants sur leurs domaines, les moines accordèrent en 1304 de nombreuses franchises aux immigrants, qui créèrent ainsi le village d'Arzier; les terres leur étaient cédées gratuitement, de même que l'usage des forêts et des pâturages dans la vaste région s'étendant d'Arzier jusqu'au lac des Rousses; il faut voir là l'origine des grands pâturages qui caractérisent les hauts de cette partie de la chaîne..

L'Abbaye du Lac de Joux, créée en 1126 sous l'égide d'Ebal de La Sarra par le moine Gosbert, disciple de saint Norbert de Prémontré, devint avec le temps propriétaire de vastes domaines sis également au-delà de l'aire jurassienne. Ce monastère joua de même un rôle important dans la colonisation et le défrichement de la Vallée; en 1307 lui fut accordé le droit de recevoir librement des habitants sur la rive orientale du lac contre une modeste cense; c'est à ces avantages que cette région dut l'immigration de ses premiers habitants; en 1480, un Rochat, de Villedieu en Franche-Comté, reçut de l'abbaye le droit de construire sur le cours de la Lionne hauts fourneaux et forges, de même que la possibilité de couper dans les forêts du monastère le bois nécessaire à leur exploitation. Relevons que l'abbaye du lac de Joux fut la souche d'autres établissements religieux jurassiens, en particulier de Fontaine-Saint-André (Neuchâtel) et de Bellelay (Jura bernois), dont nous mentionnons le rôle plus loin. Les biens de l'abbaye furent démembrés par les Bernois en 1542 et de ses bâtiments ne subsistent plus que la tour de l'église actuelle et quelques vestiges de voûtes.

Dans le *Pays de Neuchâtel* les premiers défrichements du Jura moyen et supérieur ont été réalisés entre autres par les religieux des couvents de Bevaix et de Saint-Martin, créés en 998, du prieuré de bénédictins de Môtiers fondé à peu près à la même époque, de l'abbaye de Fontaine-Saint-André créée vers 1143.

Mais la colonisation proprement dite s'est réalisée essentiellement sous l'égide des seigneurs de Neuchâtel qui englobèrent avec le temps dans leurs domaines une grande partie du Jura neuchâtelois. Pour attirer des habitants dans les hautes vallées, au climat rude et inclément, ils leur accordèrent de larges privilèges; ainsi, en plus de la propriété des terres défrichées par les colons, ceux-ci disposaient du droit de parcours pour le bétail et de s'approvisionner librement de bois sur tous les terrains qui n'avaient pas déjà été accensés ou concédés. D'ailleurs, l'immigration s'est réalisée non seulement depuis les rives du lac de Neuchâtel, mais bien également depuis les terres sises à l'ouest; ainsi, des familles de Morteau défrichèrent dès 1310 La Chaux-de-Coubleu (Chaux-du-Milieu). Des colons venant de Corcelles occupèrent vers la même époque la vallée du Locle, propriété des moines de Fontaine-Saint-André; un peu plus tard, des habitants de Fontaine s'établirent à La Chaux-de-Fonds. D'autre part, il semble qu'après l'incendie de Genève en 1291, des familles venues de cette ville aient créé les agglomérations des Geneveys-sur-Coffrane, Les Hauts-Geneveys et Les Geneveys-sur-Saint-Martin; cette dernière disparut par la suite.

En 1372, une charte de franchises fut accordée au Locle et à La Sagne et confirmée en 1480. La multiplicité des concessions accordées aux particuliers, même aux étrangers, est à l'origine des nombreuses propriétés particulières qui caractérisent la région des Montagnes et du Val-de-Travers.

Vu leur altitude moyenne relativement faible et leur situation à proximité de passages importants. Utilisées de façon très intense déjà par les Romains et leurs prédécesseurs, les vallées du Jura furent colonisées très tôt, mais les vallons reculés et les hauts plateaux au climat très rude et d'un accès relativement difficile ne le furent que tard et comme ailleurs essentiellement grâce au travail des moines et à l'action du clergé. Ainsi, à la fin du VI^e siècle, saint Imier s'établissait dans la vallée de la Suze et vers la même époque Ursinus,

disciple de saint Colomban, vint vivre en ermite là où se créa le couvent de Saint-Ursanne (ROSSEL: 170). L'abbaye de Moutier-Grandval, qui devait jouer un rôle important dans l'histoire du Jura bernois*, fut fondée en 630 par Fridoald et développée par saint Germain; à la fin du Xe siècle, elle possédait entre autres Saint-Ursanne, Orvin, Tavannes, Sombeval, Saint-Imier, Péry, Reconvilier, Bellelay.

Comme nous l'avons déjà vu pour le couvent de Romainmôtier, une institution religieuse, l'évêché de Bâle acquit sur le Jura bernois* une véritable autorité seigneuriale. L'origine de ce processus doit être recherchée dans la donation que fit en 999 Rodolphe III de l'abbaye de Moutier-Grandval à l'évêque de Bâle, Adalbert III; celui-ci augmenta avec le temps considérablement l'étendue des terres soumises à sa domination; de ce fait, l'évêché fut érigé en une principauté qui, comprenant une grande partie du Jura bernois* devait durer jusqu'à la Révolution française.

En 1123 s'éleva l'abbaye de Lucelle en 1136 celle de Bellelay, où accoururent des Prémontrés du couvent du val de Joux, que nous avons déjà mentionné. La peste de 1349, qui décima la population de l'Europe, sévit gravement dans l'évêché et marqua un recul dans la colonisation des hautes régions. Pour favoriser la venue des colons dans la région de Montfaucon, l'évêque Imier de Ramstein accorda aux habitants de ces lieux de larges franchises par l'acte mémorable du 17 novembre 1384.

Les premières communautés façonnent le paysage

La constitution des « communautés » s'imposa peu à peu, provoquant l'introduction graduelle d'une certaine autonomie en face de l'autorité épiscopale; au début du XVIe siècle, celle-ci fut ébranlée en outre par la Réforme et par l'influence des Bernois; il fallut l'énergie de Christophe de Blarer, élu évêque en 1575, pour ressaisir les rênes; c'est sous son égide que s'intensifièrent l'exploitation des mines de fer et la fabrication de ce métal, entreprise facilitée par le fait qu'en 1588, le prévôt de Moutier-Grandval lui avait assuré libre disposition du bois nécessaire à l'alimentation des hauts fourneaux et des forges; c'est ainsi que furent créés, en 1596 le haut fourneau de Undervelier et en 1604 celui de Courrendlin, qui devaient par la suite provoquer le déboisement de vastes surfaces affectées dès lors à l'utilisation pastorale.

La guerre de Trente ans eut ses répercussions également dans le Jura bernois; en particulier les années 1634 à 1637 furent marquées par de graves épreuves; les invasions, la peste provoquèrent un recul marqué de la population, qui diminua entre autres d'un tiers dans les Franches-Montagnes, ce qui réduisit temporairement la pression sur la forêt. Citons ici l'influence de l'immigration — importante du point de vue anthropogéographique — des anabaptistes dans le Jura, qui culmina vers 1730; persécutés pour leur croyance par l'église et de nombreux gouvernements, entre autres ceux de Berne, Zurich et Bâle, ces protestants, venus surtout de l'Emmenthal, s'installèrent dans des régions occupées de façon incomplète ou temporaire seulement, ainsi sur la chaîne du Chasseral, sur le Montoz, le Mont-Soleil, puis sur le plateau des Franches-Montagnes, en particulier dans la région de la Ferrière et de la Chauv d'Abel. Agriculteurs évolués et travailleurs, fermiers fort appréciés des propriétaires (ce qui explique dans une large mesure qu'ils aient pu s'installer dans un pays en grande partie catholique), ils convertirent de vastes surfaces de pâturages en champs et en prairies, exploités de façon fort rationnelle par trains isolés — et non pas groupés en agglomération comme c'est le cas en général dans les Franches-Montagnes —; ainsi, l'aire occupée par les anabaptistes ne comprend pas de « communs », mais chaque domaine dispose en général de son propre pâturage, ce qui a conféré au paysage de cette région un aspect d'ensemble sensiblement différent de celui qui caractérise par exemple le plateau sis au nord des Breuleux.

Le régime épiscopal favorise la création des terres pastorales

L'autorité de l'évêque de Bâle sur le Jura bernois* actuel prit fin en 1792 avec l'occupation française et la création du département du Jura. Il faut relever ici l'influence très nette qu'a exercée sur la création des terres pastorales le régime épiscopal qui, plus

doux que celui des seigneurs laïques, a provoqué la colonisation assez complète de régions ingrates au point de vue du climat et de la production du sol.

Les couvents sur l'ensemble de la chaîne, puis les Bernois dans le Jura vaudois, les comtes de Neuchâtel et le roi de Prusse dans le canton de Neuchâtel, les évêques de Bâle sur l'aire du Jura bernois* furent donc les promoteurs et les réalisateurs essentiels de l'occupation du Jura par une population relativement dense compte tenu des conditions physiques du milieu. Ils furent aussi à l'origine de l'ouverture de larges brèches dans la couverture arborescente du pays et à la création des pâturages et des alpages qui occupent aujourd'hui une grande partie de l'aire des étages moyen et supérieur. Mais ce processus fut favorisé dans une large mesure par les facteurs économiques et par le développement de l'industrie, élément que nous voulons évoquer maintenant de façon très brève.

1.3.3.

L'influence des industries

Un facteur qui fut déterminant dans le déboisement de la chaîne et la constitution de nouvelles terres pastorales a été la nécessité de pourvoir en matière première et en combustibles les industries du verre et du fer qui jouèrent dans le Jura, durant plusieurs siècles, un grand rôle; la déforestation très marquée qui en est résultée — passagère si la nature avait pu reprendre ses droits — a été en fait consacrée par le parcours du bétail et elle a facilité certainement dans une mesure considérable le développement de l'économie pastorale et la création des vastes pâturages qui caractérisent les hauts jurassiens.

Les verriers et les hauts fourneaux

L'activité des producteurs de potasse et des verriers commença dans les boisés de la chaîne probablement au cours du XIII^e siècle; les plus importants centres y furent les vallées du Doubs et de la Birse; il semble qu'à la fin du XVII^e siècle, les bâtiments de l'ancien couvent d'Oujon abritaient un atelier (DHCV: 44); à la fin du suivant quatre verreries fonctionnaient sur les bords du lac de Joux (GROSSMANN 76). Le bois y était employé comme combustible et comme matière première pour la production de cendres, puis de potasse; à cet effet, on employait de préférence les vieux hêtres à cause de leur forte teneur en cendres blanches. Certains attribuent à ce fait la disparition de cette essence sur quelques stations. Pour livrer 100 kg de potasse pure, 180 m³ de bois devaient être brûlés; à la fin du siècle passé, il fallait encore 1 m³ de bois pour produire 1 kg de verre ! C'est au moment où il fut possible d'importer charbon et matières premières de l'étranger que l'industrie du verre abandonna l'utilisation des produits ligneux.

Relativement riche en gisements de minerai de fer, le Jura a été occupé dès le XIII^e siècle par un grand nombre de hauts fourneaux et de forges. Le procédé primitif de réduction du fer par les fours dits « catalans » exigeait également un volume extrêmement important de bois; ainsi, la fabrication d'une tonne de fer nécessitait en 1634 115 stères de bois; en 1852, il en fallait encore 37 stères; l'affinage consommait aussi une grande quantité de matière ligneuse. Cela explique le fait que les fours et hauts fourneaux étaient construits non pas à proximité des mines, mais bien au centre d'importantes forêts et sur les berges d'un cours d'eau, destiné en particulier à mouvoir un soufflet.

Ce fut la construction de nouvelles voies de communication, routes et chemins de fer, qui, en facilitant l'importation de charbon minéral et des matières premières, provoquèrent une conversion des industries du verre et du fer et, par là, une diminution de la pression exercée jusqu'alors sur les forêts de la chaîne. Mais de la période des exploitations abusives subsistent des traces indélébiles: le déboisement des hauts jurassiens et l'abaissement sensible de la limite supérieure des forêts, phénomènes consacrés par le parcours du bétail. En effet, laissées à elles-mêmes, les terres libérées de leur couverture forestière par les coupes se seraient progressivement reboisées par la voie naturelle, mais la hache du bûcheron était immédiatement suivie de la dent et du sabot du bétail qui a empêché la reforestation et créé de ces terrains les vastes pâturages actuels. Il faut relever que ces exploitations exagérées provoquées par les besoins de l'industrie et d'une population toujours plus nombreuse ont coïncidé avec le développement de l'économie rurale et

pastorale, s'intégrant en quelque sorte dans ce dernier au détriment de la forêt.

1.3.4.

L'évolution dans l'utilisation des terres et origine du libre parcours

Après avoir décrit les facteurs essentiels de la colonisation du Jura, de son déboisement et de la constitution de son aire pastorale, nous voulons maintenant évoquer brièvement l'évolution de l'utilisation des terres qui sont affectées sur la chaîne à l'économie sylvo-pastorale.

La colonisation de la zone sylvo-pastorale jurassienne s'étant réalisée relativement tard, l'organisation des communautés n'y a pas subi le même développement original que dans les basses régions de notre pays; en effet, la plupart des agglomérations du Jura moyen se sont créées dès le XI^e ou le XII^e siècle, soit à un moment où, sur le Plateau, la constitution et l'organisation des communautés avaient déjà bénéficié d'un perfectionnement certain.

Nos institutions communales et le mode d'utilisation et de répartition des terres dérivent à l'origine probablement des mœurs germaniques. Lors de l'occupation de notre pays par les Alémanes et par les Burgondes, puis par les Francs, ses territoires devinrent propriété commune; chaque tribu prenait possession d'une région constituant un ensemble orographique facile à défendre; puis cette région était répartie entre les unités d'armées (centenies) qui constituèrent chacune une « marche » délimitée par des obstacles naturels, en quelque sorte un district militaire, d'où sortit avec le temps l'unité politique et administrative que forma le village.

Peu à peu, les terres nécessaires à la construction des bâtiments et aux cultures destinées à l'entretien de chaque famille furent détachées de la propriété commune pour devenir domaine privé; toutefois elles restèrent en partie soumises, au profit de la collectivité, à des servitudes très étendues telle que la pratique obligatoire du système triennal et le libre parcours du bétail; ce sont là deux éléments qui ont joué dans le développement de l'économie rurale, depuis le VIII^e siècle jusqu'au début du XIX^e siècle, un rôle déterminant. C'est essentiellement l'obligation—résultant des difficultés des communications—d'assurer par une sorte d'autarcie familiale le ravitaillement de chacun en denrées alimentaires qui est à l'origine de l'introduction du système triennal; celle-ci fut imposée par la nécessité de procéder à une rotation des cultures pour éviter l'épuisement du sol et par la division très poussée des fonds. Dans le système triennal, les terres ouvertes, sises au-delà des vergers et des jardins enclos, étaient divisées en trois parts de surface égale et dénommées « soles » ou « fins de pies » (CHEVALLAZ: 38); la première était affectée durant l'année en cours à la production de froment, de seigle ou de méteil, la seconde à celle d'avoine, d'orge ou de légumineuses; la dernière sole enfin était laissée au repos; c'était la jachère qui était pâturée avant de recevoir des céréales et d'être ainsi réintégrée l'année suivante dans le cycle de production.

Les prairies permanentes, elles, revêtaient les terrains déclives ou éloignés de l'agglomération; dès la Sainte-Madeleine, soit le 22 juillet, après la récolte du foin, elles étaient soumises au libre parcours par le troupeau du village; seules les terres passées « à clos et à record »—c'est-à-dire clôturées après que le propriétaire eut acquis contre indemnité le droit d'en faucher le regain ou « record »—en étaient épargnées. C'était donc là une servitude grevant de façon très marquée la propriété particulière et qui fut l'obstacle majeur au développement et à la progression de la culture du sol durant plusieurs siècles, car le propriétaire n'était pas entièrement maître de ses terres et il n'avait pas intérêt à les faire fructifier au maximum tant qu'il n'était pas le principal bénéficiaire de ses efforts.

Chacun disposait également du droit de faire paître son bétail sur l'ensemble des biens restés collectifs, les communs (Allmend), constitués par les forêts et par les pâturages. *Ainsi, pendant plusieurs siècles et sur une grande partie de notre pays, le libre parcours devait s'exercer sur toutes les terres non passées à clos et influencer par là dans une mesure considérable l'étendue, la répartition, la forme et la composition des forêts. C'est d'ailleurs essentiellement la nécessité de régler l'utilisation de ces droits, celui du pacage comme celui de coupe du bois dans les propriétés collectives, qui imposa avec le temps la création et l'organisation des communes.*

Un certain 29 septembre 1959

Suite à un litige dans les Franches-Montagnes, survenu au sujet d'un accident de la route, le Tribunal fédéral obligea les propriétaires à poser des clôtures le long des routes pour en empêcher l'accès au bétail ce qui eut pour effet de limiter voire de **supprimer le libre parcours** traditionnel dans cette région.

1.4. Le contexte légal

1.4.1. Les premières mesures de réglementation

Avertissement

- *A l'exception des titres, le texte — en petits caractères — jusqu'au § 1.4.2. est tiré de RIEBEN (1957). Certains passages ont été écourtés. Les références bibliographiques numérotées renvoient à l'ouvrage consulté et n'ont donc pas été insérées dans la bibliographie de ce rapport.*
- *Le Jura bernois* muni d'un astérisque désigne l'ensemble du territoire formé du Canton du Jura et du Jura bernois actuel.*

Très tôt déjà, des hommes et des communautés aux conceptions évoluées reconnurent les dangers résultant des défrichements abusifs, puis les conséquences néfastes du parcours du bétail sur la régénération, la santé et la pérennité de la forêt, par là sur l'approvisionnement en bois et sur le régime des eaux; ils entreprirent d'en limiter les effets et de mettre un frein au déboisement inconsidéré.

Relatons de façon succincte, chronologiquement et — afin d'en mieux comparer l'évolution — parallèlement pour le Jura vaudois, neuchâtelois et bernois*, les mesures prises dans ce domaine et les opérations qui régirent au cours des siècles l'influence réciproque de la forêt et du pâturage.

Chèvres et vaines pâtures

RENNFAHRT mentionne le fait qu'en 1244 déjà les moines du Jura bernois* faisaient « banaliser » des bois pour les soustraire aux abus. Notons ici entre parenthèses que le 27 août 1304 la ville de Berne interdisait le parcours du bétail dans la forêt du Bremgarten, en 1417 la ville de Zurich le supprima dans le Sihlwald et en 1435 Fribourg prit la même mesure pour les chèvres (Grossmann: 73). Dès 1580 déjà, la commune de Neuchâtel interdit l'accès des moutons et des chèvres sur les pâquiers sans autorisation spéciale. En 1595, celle du Petit-Bayard se plaignait de sa voisine « qui vient pâturer sur son territoire bien qu'il soit à ban et y laisse aller des troupeaux de chèvres et de moutons qui endommagent les jeunes bois »; or, le Petit-Bayard « n'en garde point, n'y n'en souffre point, crainte qu'on endommage les jeunes bois ». En 1598, Grandson prit des mesures pour protéger les recrûs jusqu'à leur huitième année.

Le « Règlement des ports et joux » édicté par l'Advoyer et le Conseil de la ville de Berne pour supprimer les abus résultant du droit de bocherage et de pâturage prescrivait entre autres, déjà le 4 mars 1675, certaines restrictions quant au libre parcours des animaux; annexée à ce document, une « ordonnance du Conseil général des onze communes de la terre de Romainmôtier » contient plusieurs dispositions fort strictes sur la réglementation du parcours. En 1713, un arrêté du Gouvernement neuchâtelois interdit aux particuliers de faire pâturer les chèvres dans les bois bannaux « vu le grand dommage qu'elles causent

dans les bois ». En 1717, Leurs Excellences de Berne édictaient une ordonnance sur « la passation à clos et à record des prés du Pays de Vaud », c'est-à-dire sur la possibilité pour les particuliers de soustraire à la vaine pâture leurs propriétés soumises jusqu'alors aux servitudes collectives.

Par sa « Hochfürstlich-Baslische Wald- und Forst-Polizei-Ordnung » édictée le 4 mars 1755, le Prince-évêque de Bâle Rinck von Baldenstein introduisit entre autres pour le Jura bernois* des dispositions très strictes sur le parcours du bétail en forêt; ainsi, l'assiette des coupes devait être clôturée jusqu'au moment où le recru était hors de la portée de la dent des animaux; le parcours des chèvres était complètement interdit en forêt, celui du mouton dans les vieux peuplements de chêne.

En 1750, les deux directeurs des forêts du roi de Prusse, prince de Neuchâtel, lui proposèrent de mettre en défends certains quartiers de ses forêts, où ils avaient l'intention de semer du chêne pour les « préserver du broût du bétail des communautés qui y exercent pacage, par l'effet duquel broût, les têtes des jeunes plantes étaient coupées il ne peut s'élever aucun arbre de belle venue et tout devient en mauvais bois»; ces mesures furent prises dès 1753 (BIOLLEY: 179).

Une grande influence dans l'évolution des idées fut exercée par la célèbre ordonnance bernoise «Forst-Ordnung fur der Stadt Bern deutsche Lande», édictée en 1786; elle interdisait le pâturage dans toutes les forêts qui n'étaient pas grevées d'un droit de parcours; dans les boisés soumis à une telle servitude, l'assiette des coupes devait être soustraite au pâturage jusqu'au moment où le bétail ne pouvait plus endommager les bois; le pacage des chèvres et des moutons n'était autorisé que dans les peuplements adultes; celui qui faisait estiver une vache ne le pouvait point pour une chèvre et celui qui ne possédait pas de vache n'avait pas le droit de tenir plus de chèvres qu'il n'était strictement nécessaire au ménage (Bibliothèque du Service cantonal des forêts à Lausanne).

C'était le moment où des hommes éclairés et les sociétés économiques créées dans plusieurs villes recherchaient les moyens aptes à améliorer l'agriculture et à augmenter la productivité des terres en général; par des publications, l'organisation de concours, ils contribuaient dans une large mesure à donner une forte impulsion à l'introduction de nouvelles méthodes culturales, à l'utilisation de nouvelles plantes, à l'intensification et la rationalisation de l'exploitation agricole et sylvicole. En 1763, GRAFFENRIED VON BURGISTEIN publia à Berne «Von dem Nutzen und Nachteile des Weidgangs», la même année, le Vaudois GABR. DE SEIGNEUX traitait de la suppression de la vaine pâture.

Agriculture contre vaine pâture

L'emploi toujours plus poussé des plantes fourragères, en particulier de la pomme de terre et des légumineuses, la stabulation du bétail et l'utilisation plus complète des engrais naturels qui en est résultée ont rendu dans une large mesure superflus le système triennal et, par conséquent, également la vaine pâture et le parcours en forêt exercé jusqu'ici depuis les trains agricoles. C'est pourquoi, malgré une augmentation sensible du nombre de têtes de bétail rendue possible par l'application de ces procédés évolués, au début du siècle dernier le parcours disparut assez rapidement et sans grandes difficultés —parce que ce processus s'intégrait de façon organique dans l'évolution économique générale— des forêts du Plateau, du Jura oriental et du Pied du Jura, soit de la plus grande partie des boisés atteints jusque là par le bétail qui utilisait autrefois les terrains nouvellement affectés à la culture.

Il peut être intéressant de décrire sommairement les étapes de ce phénomène pour une commune du Jura vaudois où il se déroula de façon caractéristique: Vallorbe, essentiellement sur la base des renseignements contenus dans l'ouvrage consacré par P.-F. VALLOTTON à l'histoire de ce village (199). Ainsi il y avait là au XVIII^e siècle encore trois sortes de pâturages: les « montagnes » où le bétail estivait à partir des chalets d'alpage, les « communs », propriété commune où pâturait le bétail resté au village, puis les « dévens », c'est-à-dire tous les terrains particuliers non passés « à clos et record » et non affranchis du droit de parcours. Les communs s'ouvraient aux troupeaux—bovins, chevaux, chèvres, moutons et porcs—vers la mi-mai; les bestiaux estivant sur les alpages y montaient au

commencement de juin pour en revenir à la Saint-Michel (29 septembre), puis dès 1797, à la Saint-Denis (9 octobre); les troupeaux restant au village brouaient l'herbe des communs jusqu'au moment où la seconde herbe des dévens était mise à la libre disposition de toutes les bêtes (vaine pâture). Peu à peu, l'usage des communs et des dévens fut limité; ainsi, dès 1750, le paysan ne pouvait aller mettre aux dévens « que les bêtes de son propre accroît et qu'il pourra hyverner »; dès 1763, les vieux chevaux en furent exclus; à partir de 1782, les chèvres ne furent plus tolérées dans les « fins », en 1792 on limita à deux le nombre des vaches que chacun pouvait « enchauffer sur les communs. L'année 1804 est caractérisée par l'abolition du parcours dans les dévens, «chaque particulier étant libre de faucher son record quand bon lui semblera ou de le laisser»; c'était là une des conquêtes du nouveau régime; en 1814, il fut question de rétablir la vaine pâture, mais cette proposition fut repoussée par 74 voix contre 53; cette suppression permit dès lors à chaque agriculteur de disposer seul de la seconde herbe croissant sur ses propriétés et de cultiver celles-ci de façon plus rationnelle.

Le bétail de plaine occupe les estivages

Le pâturage sur les communs perdit peu à peu de son importance par suite de l'extension de la culture des plantes fourragères et à la fin du XIXe siècle, il était complètement supprimé, l'utilisation pastorale des sols étant alors confinée sur les estivages qui occupaient la croupe des deux chaînes dominant le vallon; mais là encore le parcours exercé depuis les chalets d'alpages aussi dans les forêts environnantes recula toujours plus pour se limiter aujourd'hui aux meilleurs sols, aux stations à vocation véritablement pastorale; d'ailleurs, l'évolution économique, la construction des voies de communications, le recul de l'agriculture locale autarcique devant l'industrie et les échanges provoquèrent une sélection même parmi les estivages puisque sur dix chalets d'alpages qui existaient encore sur la propriété de la commune de Vallorbe au milieu du siècle dernier, il n'en subsiste depuis le début du présent que cinq.

Dans les communes où l'industrie s'est installée et développée, l'évolution générale fut analogue. Le recul de l'agriculture dans le Jura libéra d'ailleurs un grand nombre d'alpages qui furent dès lors montés par du bétail provenant du Plateau.

L'utilisation des communs, une tradition préservée

Mais il convient de préciser que dans plusieurs régions restées essentiellement agricoles, l'organisation originale s'est maintenue avec quelques modifications.

Ainsi, le régime de l'utilisation commune de certains pâturages s'est prolongé jusqu'à ce jour entre autres à la vallée de Joux (Le Lieu), dans quelques agglomérations neuchâteloises (La Sagne), dans les Franches-Montagnes et plusieurs vallées du Jura bernois*. Dans les Franches-Montagnes, par exemple, les ayants-droits peuvent faire estiver sur les pâturages communaux exploités en qualité de «communs» un nombre de têtes de bétail fixé selon divers procédés; c'est en général la surface dont ils sont propriétaires qui est déterminante ou le nombre d'animaux qu'ils peuvent hiverner avec leur propre fourrage.

L'utilisation des terres fut d'ailleurs considérablement influencée par la promulgation de lois déjà fort évoluées comme aussi par les exigences de l'économie générale. La législation centralisatrice de la République helvétique — qui contribua dans une large mesure à l'abolition des droits féodaux — prévoyait que le droit de parcours pouvait être racheté; l'Acte de médiation de 1803 rendit aux cantons une large part de leur autonomie et ce fut le gouvernement vaudois de la Médiation qui amorça une réelle libération des terres de cette servitude grevant la propriété particulière. Le 12 juin 1805, le Grand Conseil vaudois, constatant «qu'une longue expérience a démontré que l'exercice du parcours est nuisible aux progrès de l'agriculture et par conséquent à l'augmentation du produit du sol», abolit le pâturage sur les fonds d'autrui et sur les soles (Chevallaz: 38) tel qu'il était pratiqué en vertu des servitudes collectives et du système d'assolement triennal; toutefois, les terrains communaux, les alpages n'étaient pas touchés par ces dispositions. Si cette évolution fut dans une certaine mesure contraire aux intérêts des petits paysans, elle

provoqua en revanche une augmentation considérable de la production du sol.

Le bétail, interdit de forêt !

A Neuchâtel, la souveraineté ayant passé par le traité du 15 février 1806 (échange de la principauté de Neuchâtel-Valangin contre le Hanovre) du roi de Prusse au représentant de Napoléon, le prince Berthier, celui-ci édicta en 1807 un arrêté abolissant le parcours des chèvres et des moutons dans les forêts et ne tolérant celui du gros bétail que là où il ne pouvait point causer de dommages et avec une autorisation seulement. Si ces dispositions provoquèrent nombre de protestations—parce que touchant trop d'intérêts et ne s'intégrant pas encore dans l'évolution économique—et ne furent appliquées que très partiellement dans les forêts communales, en revanche elles eurent pour conséquence la suppression pure et simple du parcours dans les forêts de l'Etat (179).

Les premières lois

Le 9 juin 1810 fut promulguée la première loi forestière vaudoise qui, déjà fort évoluée, prescrivait à son article 47: « Il est défendu de faire pâturer les chèvres et les moutons dans les forêts, excepté les portions qui auront été désignées à cet usage. Dans tous les cas, le bétail ne pourra être introduit dans les coupes et les bois fermés ou en défends ». Les articles 103 à 114 contiennent des dispositions très précises sur les droits d'usage et leur rachat.

En 1815, grâce aux décisions prises lors du Congrès de Vienne, Neuchâtel entra dans la Confédération—tout en restant attaché par une union personnelle au roi de Prusse—et l'ancien évêché de Bâle fut rattaché au canton de Berne à part neuf communes du Birseck; dès lors, l'ensemble du territoire faisant l'objet du présent travail appartient à la Confédération suisse et fut soumis à sa législation.

Venant après le canton de Vaud, Berne commença tôt à légiférer dans le domaine forestier; par son ordonnance de 1823 valable pour le Jura, il plaça sous la surveillance de l'Etat les bois sis sur les pâturages.

Le 12 juin 1835, le canton de Vaud édictait une nouvelle loi forestière prévoyant l'application de mesures fort restrictives quant au parcours dans les boisés. Des dispositions semblables furent prises en 1836 par le canton de Berne pour le Jura.

Mais toutes ces prescriptions n'empêchaient pas le parcours du bétail de s'exercer dans toutes les hautes forêts de la chaîne depuis les alpages et les communs des agglomérations sises dans la zone pastorale. C'est essentiellement grâce à la clairvoyance d'hommes compétents qu'une évolution nouvelle allait s'amorcer au milieu du XIXe siècle. Dans de nombreux écrits, KASTHOFER avait déjà décrit de façon fort suggestive les conséquences néfastes du libre parcours des bestiaux en forêt et il avait reconnu très tôt l'importance que pouvait représenter l'amélioration des alpages dans la réduction de la pression exercée sur les boisés. De même, les rapports de LARDY (1840) et de MARCHAND (1849) relevèrent l'état déplorable des forêts de montagne et attribuaient cette situation dans une large mesure au pâturage abusif; parmi les remèdes qu'ils proposèrent figure aussi l'augmentation du rendement des terres pastorales.

Société forestière suisse et Société suisse d'économie alpestre

Puis le 27 mai 1843 se créait à Langenthal la Société forestière suisse qui, par son action efficiente et ses publications, devait exercer dès lors une grande influence sur la législation et sur la création des bases nécessaires à une amélioration fondamentale de l'économie forestière en général, mais aussi de l'économie sylvo-pastorale en particulier; à plusieurs reprises il devait être question au cours de ses assemblées et de ses excursions de la suppression du parcours du bétail en forêt par la ségrégation des deux modes d'utilisation des sols, de l'augmentation de la productivité des alpages, ainsi que de l'amélioration des conditions de vie de la population montagnarde.

La réalisation de ces derniers postulats allait être également le but de l'activité de la Société suisse d'économie alpestre fondée à Olten le 25 janvier 1863, surtout grâce au travail de pionnier accompli dans ce domaine par le pasteur bernois Schatzmann; cette

société et ses publications devaient par la suite exercer une heureuse influence sur le développement de l'économie pastorale et contribuer à améliorer ses conditions d'exploitation.

L'article 24 de la Constitution fédérale, un droit de surveillance

En 1869, le canton de Neuchâtel reçut sa première loi forestière, qui limitait le parcours en forêt et qui fut remplacée par celle de 1883, elle-même cédant la place à la loi de 1897. De son côté, le canton de Vaud édicta en 1873 une nouvelle loi sur les forêts, qui fut modifiée en 1893.

Le rapport de l'expertise dont Landolt avait été chargé par les autorités fédérales et qui fut publié dans son ensemble en 1862, avait prouvé qu'une restauration des forêts de montagne ne pouvait être réalisée efficacement que par une intervention des pouvoirs publics basée sur la législation fédérale; les inondations catastrophiques de 1868 allaient conférer encore plus de poids aux avis des forestiers. Ainsi l'année 1874 vit l'introduction dans la Constitution fédérale de l'article 24 qui donnait à la Confédération le droit de haute surveillance sur la police des eaux et des forêts en haute montagne, et qui servit de base à la première loi forestière fédérale, entrée en vigueur le 10 juin 1876. Mais ses dispositions n'étaient pas valables pour le Jura c'est pourquoi, à la suite d'une crue de la Birse, les gouvernements de Berne, Bâle-Campagne et Soleure intervinrent le 8 novembre 1883 auprès du Conseil fédéral pour le faire soumettre à la loi fédérale; le 11 juillet 1898, le peuple suisse accepta une révision de l'article 24 de la Constitution, qui supprima le terme « en haute montagne » et dès le 1er août de la même année le domaine d'application de la loi s'étendait à toute la Suisse, donc également au Jura.

1.4.2.

La première loi fédérale sur les forêts

C'est donc la Loi fédérale concernant la haute surveillance de la Confédération sur la police des forêts, du 11 octobre 1902, modifiée à plusieurs reprises, qui—en application de l'article 24 de la Constitution fédérale—régit les relations entre les forêts et les pâturages. Le souci constant du législateur a été de favoriser l'action protectrice de la forêt en maintenant son aire et en la soustrayant aux servitudes nuisibles à sa santé et à sa pérennité; c'est pourquoi les pâturages boisés sont également soumis aux dispositions de cette loi. Ainsi il y est prévu entre autres:

ARTICLE PREMIER. La Confédération exerce la haute surveillance sur la police des forêts dans toute l'étendue du territoire suisse.

ARTICLE 2. Sont soumises à cette haute surveillance toutes les forêts sises sur le territoire suisse.

Dans le sens de la présente loi, on entend par forêt, y compris les pâturages boisés:

- a) les forêts publiques, savoir: les forêts de l'Etat, des communes et des corporations, ainsi que celles qui sont gérées par une autorité publique;
- b) les forêts privées, ainsi que celles des associations forestières (art. 26 et 28).

Ce classement est fait par les cantons, sous réserve de l'approbation du Conseil fédéral.

ARTICLE 3. Les forêts sont classées en forêts protectrices et forêts non protectrices. Sont forêts protectrices celles qui se trouvent dans le bassin de réception des torrents et celles qui, par leur situation, assurent protection contre les influences climatologiques nuisibles, les avalanches, les chutes de pierres et de glace, les éboulements, les affouillements, ou contre les écarts considérables dans le régime des eaux.

En application de cet article, l'ensemble des territoires qui nous intéressent ici a été

attribué à la zone des forêts protectrices.

Parmi les dispositions concernant les forêts publiques, protectrices et non protectrices, citons:

ARTICLE 20. Les mesures nécessaires seront prises à l'effet de maintenir la superficie forestière actuelle des pâturages boisés publics.

ARTICLE 21. Les servitudes et tous autres droits sur des produits accessoires, grevant des forêts publiques et en empêchant l'aménagement rationnel, seront rachetés, au besoin par voie d'expropriation. Il sera tenu compte, à cet égard, des conditions économiques de la région.

L'autorité cantonale statue, sous réserve de recours au Conseil fédéral, sur la question de savoir s'il y a lieu de procéder au rachat des dits droits et servitudes.

Le Conseil fédéral fixera les délais dans lesquels ces servitudes et droits devront être rachetés.

ARTICLE 22. Le paiement de l'indemnité en argent est la règle dans toutes les expropriations. Si des motifs d'ordre majeur s'opposent à ce que l'indemnité soit payée en argent, ce mode de paiement peut être remplacé, avec l'approbation du gouvernement cantonal, par la cession à l'ayant-droit d'une partie de forêt de valeur équivalente à celle de la servitude ou du droit exproprié.

ARTICLE 23. Les forêts publiques ne peuvent être grevées de nouveaux droits ou servitudes contraires à un aménagement rationnel qu'avec l'autorisation du Conseil fédéral et du gouvernement cantonal.

Tous actes contraires à ces dispositions sont frappés de nullité.

ARTICLE 24. Les exploitations de produits accessoires, telles que notamment le parcours et la récolte de la fane, seront interdites ou tout au moins limitées, dans les forêts protectrices publiques, si elles sont contraires à un traitement rationnel des forêts.

Ces cinq articles sont également valables pour les forêts protectrices particulières.

L'ordonnance d'exécution de cette loi, du 13 mars 1903, prescrit à son article 11 entre autres ce qui suit:

« Les plans d'aménagement renfermeront les dispositions nécessaires concernant le traitement des pâturages boisés publics. Les pâturages boisés particuliers seront mentionnés par la liste de classement des forêts privées sous une rubrique spéciale, avec indication de la surface totale des boisements actuels.

La surface totale occupée par des massifs forestiers sur les pâturages boisés publics et particuliers ne peut être réduite sans l'autorisation du canton et, pour les pâturages boisés protecteurs, sans l'autorisation du Conseil fédéral; en revanche, il pourra être procédé, à l'intérieur du pâturage, à un déplacement des surfaces boisées.

Les cantons soumettront au Conseil fédéral les mesures qu'ils prendront à l'effet de maintenir la superficie forestière actuelle des pâturages boisés. »

1.4.3.

La nouvelle loi fédérale sur les forêts

La nouvelle loi fédérale sur les forêts (LFo) du 4 octobre 1991 et l'Ordonnance sur les forêts (OFo) du 30 novembre 1992 fixent de nouvelles définitions et dispositions concernant les pâturages boisés dont quelques extraits sont présentés ci-dessous. Pour les pâturages boisés, les dispositions de 1902 sont demeurées.

Loi sur les forêts

ARTICLE 1: *But*

La présente loi a pour but:

- a. d'assurer la conservation des forêts dans leur étendue et leur répartition géographique;
- b. de protéger les forêts en tant que milieu naturel;
- c. de garantir que les forêts puissent remplir leurs fonctions, notamment leurs fonctions protectrices, sociale et économique (fonctions de la forêt);
- d. de maintenir et promouvoir l'économie forestière.

Elle a en outre pour but de contribuer à protéger la population et les biens d'une valeur notable contre les avalanches, les glissements de terrain, l'érosion et les chutes de pierres (catastrophes naturelles).

ARTICLE 2: *Définition de la forêt*

Par forêt on entend toutes les surfaces couvertes d'arbres ou d'arbustes forestiers à même d'exercer des fonctions forestières. Leur origine, leur mode d'exploitation et la mention au registre foncier ne sont pas pertinents.

Sont assimilés aux forêts:

- a. les *forêts pâturées*, les *pâturages boisés*, les peuplements de noyers et de châtaigniers.

ARTICLE 3: *Conservation des forêts*

L'aire forestière ne doit pas être diminuée.

Ordonnance sur les forêts

ARTICLE 1

Les cantons précisent les valeurs requises pour qu'une surface boisée soit reconnue comme forêt, dans les limites suivantes:

- a. surface comprenant une lisière appropriée : 200 à 800 m²;
- b. largeur comprenant une lisière appropriée : 10 à 12 m;
- c. âge du peuplement sur une surface conquise par la forêt : 10 à 20 ans.

Si le peuplement exerce une fonction sociale ou protectrice particulièrement importante, il doit être considéré comme forêt, indépendamment de sa surface, de sa largeur ou de son âge.

ARTICLE 2: *Pâturages boisés*

Les pâturages boisés sont des surfaces sur lesquelles alternent, en forme de mosaïque, des peuplements boisés et des pâturages sans couvert et qui servent aussi bien à la production animale qu'à l'économie forestière.

ARTICLE 27: *Engrais*

L'utilisation en forêt d'engrais et de produit qui leur sont assimilés, selon annexe 4.5 de l'ordonnance du 9 juin 1986 sur les substances, est interdite.

Sont autorisés:

- b. l'épandage d'engrais de ferme, de compost et d'engrais minéraux qui ne contiennent pas d'azote sur les pâturages boisés.

Commentaires

ART. 2 OFo.

Sont aussi considérés comme forêts les forêts pâturées, les pâturages boisés et les peuplements de noyers et de châtaigniers. Seul le terme de pâturage boisé fait l'objet d'une définition plus détaillée. Dans le texte

français, le terme de «Weidwälder» a été traduit de manière imprécise et contraire aux explications contenues dans le message — FF 1988 III 174 (18) —, par l'expression nouvellement introduite de «forêts pâturées». Quant à celui de «bestockte Weiden» (Wytweiden), il a été traduit par «pâturages boisés», terme qu'il faudrait également employer pour «Weidwälder».

Forêts pâturées et pâturages boisés sont des termes qui ne diffèrent toutefois que par des nuances; ils désignent un même type de forêt qui contrairement aux châtaigneraies et aux peuplements de noyers, n'apparaît pas de façon claire comme tel, mais dont l'exploitation est à la fois agricole et forestière. Ni les peuplements clairiérés, éventuellement plus ou moins denses (forêts pâturées - pâturages boisés), et dont les éléments sont librement répartis, ni l'exploitation agricole qui leur est liée ne doivent être supprimés. Il n'y a pas lieu de régler un litige au sens de l'article 16 al.1 ou art. 35 al.2 let.e LFo. Il y a au contraire un intérêt à maintenir cette forme d'exploitation, en particulier pour des raisons de *protection du paysage*. C'est ainsi que l'apport d'engrais de ferme peut être autorisé sur les parties de ces pâturages où les peuplements sont moins denses (art. 25 al.1 et 27 al.2 l et. b. OFo).

Sous l'emprise de la loi sur les forêts, le sens de la protection, c'est le maintien de la surface en ce sens que toute séparation d'une partie même non boisés, et son affectation à un autre usage que comme pâturage, nécessitent un défrichement (affectation du sol forestier à d'autres fins, art4.LFo). Par contre une modification locale de la répartition des peuplements est licite, pour autant qu'elle ne modifie de façon significative ni la part de la forêt à la surface totale, ni l'allure générale du pâturage boisé. Comme le dit le message : «Les groupes d'arbres dans les pâturages boisés ou les forêts pâturées peuvent en effet se déplacer ou subir des modifications au fil des ans, ce qui ne permet pas de distinguer une fois pour toutes entre surfaces boisées et non boisées. *Ce qui devra rester constant, c'est le rapport entre surface boisée et surface non boisée.*»

ART. 27 OFo.

En principe, l'utilisation d'engrais en forêt est elle aussi interdite... Pour ce qui concerne les engrais de ferme, les composts et les engrais minéraux non azotés, les *pâturages boisés* (art.2 al.2 LFo) dont l'exploitation fourragère est par définition indissociable, constituent *un cas à part* (lettre b). C'est sciemment qu'on n'a pas associé les forêts pâturées aux pâturages boisés, puisque l'apport d'engrais ne doit être autorisé que dans la zone de transition en bordure du pâturage découvert, alors que la notion de forêt pâturée sous-entend une plus forte densité du peuplement.

1.4.4.

Autres dispositions légales au plan fédéral

Outre la LFo et l'OFo et selon les objectifs visés de protection et de gestion, d'autres dispositions légales sont applicables.

ART. 18 de la loi fédérale LPN: *protection d'espèces animales et végétales.*

La disparition d'espèces animales et végétales indigènes doit être prévenue par le maintien d'un espace vital suffisamment étendu (biotopes), ainsi que par d'autres mesures appropriées. Lors de l'application de ces mesures, il sera tenu compte des intérêts dignes de protection de l'agriculture et de la sylviculture. Il y a lieu de protéger tout particulièrement les rives, les roselières et les marais, les associations végétales forestières rares, les haies, les bosquets, les pelouses sèches et autres milieux qui jouent un rôle dans l'équilibre naturel ou présentent des conditions particulièrement favorables pour les biocénoses.

ART. 18B: *compensation écologique.*

Dans les régions où l'exploitation du sol est intensive à l'intérieur et à l'extérieur des localités, les cantons veillent à une compensation écologique sous forme de bosquets champêtres, de haies, de rives boisées ou de tout autre type de végétation naturelles adaptée à la station. Ce faisant, ils tiennent compte des besoins de l'agriculture.

ART. 13 OPN (16.1.91): *protection de la flore et de la faune indigènes.*

La protection de la flore et de la faune indigènes doit si possible être assurée par une exploitation agricole et sylvicole appropriée de leur espace vital (biotope). Cette tâche exige une collaboration entre les organes de l'agriculture et de l'économie forestière et ceux de la protection de la nature et du paysage.

ART. 15 OPN (16.1.91): *compensation écologique*

La compensation écologique (art 18b, 2e al., LPN) a notamment pour but de relier des biotopes isolés entre eux, ce au besoin en créant de nouveaux biotopes, de favoriser la diversité des espèces, de parvenir à une utilisation du sol aussi naturelle et modérée que possible, d'intégrer des éléments naturels dans les zones urbanisées et d'animer le paysage.

1.4.5.

Législations cantonales

En application des nouvelles lois et ordonnances fédérales, les cantons de VD, NE, JU et BE vont adapter leurs lois et directives cantonales en révisant notamment un certain nombre de points relatifs aux pâturages boisés et aux forêts pâturées (=forêts parcourues?). Le canton de Neuchâtel a mis récemment en consultation un projet de loi sur les forêts et le canton du Jura ses nouvelles directives. Sans entrer dans le détail on peut relever que ces dernières reprennent la définition de l'ordonnance fédérale du pâturage boisé dont la valeur paysagère est expressément soulignée ainsi que la très grande diversité botanique mise en évidence par PATUBOIS.

Ajoutons que dans la définition du périmètre soumis à la loi forestière, il est dit :

«En principe, le périmètre du pâturage boisé soumis à la législation forestière est délimité en fonction de l'unité de gestion agro-forestière et de l'unité du paysage (périmètre normal).

Pour l'appréciation de la nature légale (forêt - non-forêt) du pâturage boisé, la qualité des fonctions remplies par le complexe boisement-pelouse et la qualité de l'unité paysagère de l'unité sont à analyser en premier lieu.

(...) La structure de mosaïque (OFo art.2) est réalisée lorsque les arbres sont écartés entre eux de moins de deux longueurs d'arbres (longueur maximale compte tenu de la station) et que le taux de boisement ne dépasse pas 80% (forêts parcourues). Lorsque les arbres sont éloignés entre eux de plus de deux longueurs d'arbres, le pâturage a la caractéristique de pâturage ouvert. Les souches des arbres abattus durant les 20 dernières années sont assimilées aux arbres debout.»

1.5. *Qu'est-ce qu'un pâturage boisé ?*

En l'absence de définition précise, il était nécessaire en débutant l'étude d'élaborer un concept provisoire pour désigner le plus clairement possible les caractéristiques et les limites du pâturage boisé. La conception adoptée se voulait la plus large possible permettant ainsi d'aborder le sujet dans toute sa globalité.

La Commission scientifique de son côté propose une définition a posteriori basée sur les résultats de la recherche (cf. § 17.2).

Le *pâturage boisé* est une formation végétale intimement liée à l'activité humaine. Il se définit avant tout de manière fonctionnelle par une *gestion productive mixte, pastorale et sylvicole*. Selon la part respective de ces deux activités, il présente un aspect très variable, situé entre deux extrêmes : d'un côté le *pâturage intensif* parsemé de quelques arbres (voire quelques souches !) et, de l'autre, la *forêt fermée* sporadiquement parcourue.

1.5.1. *Le pâturage boisé est une formation végétale*

Le pâturage boisé se définit structurellement par l'assemblage complexe de communautés végétales élémentaires muscinales, herbacées (prés pâturés, pelouses, ourlets...), arbustives (fourrés, manteaux, buissons) et arborescentes (arbres isolés ou en bosquets plus ou moins denses et étendus).

La nature et l'importance relative de ces composants, qui déterminent son aspect, sa composition et son dynamisme, peuvent varier considérablement d'un pâturage boisé à l'autre, selon le sol, le climat et les activités humaines. Il n'y a donc pas *un* pâturage boisé mais *plusieurs types* de pâturages boisés.

1.5.2. *Le pâturage boisé est un système complexe*

Au-delà de leur diversité physionomique et biologique, les pâturages boisés présentent des invariants dans leur mode d'organisation, qui permettent d'en donner une définition écologique fonctionnelle. Pour la formuler, il est nécessaire de bien comprendre le fonctionnement des systèmes dans lesquels ils sont intégrés ainsi que les lois qui gouvernent leur évolution.

Le multi-usage et la complexité de la structure contribuent à assurer un maximum de diversité biologique aux pâturages boisés par rapport aux autres formations végétales (forêts ou prairies). L'intégration harmonieuse de multiples composants à différents niveaux d'organisation est une propriété remarquable de ces écosystèmes semi-naturels.

1.5.3. *Quel statut légal ?*

Aucune définition légale rigoureuse du pâturage boisé n'est unanimement reconnue. Des différences d'appréciation importantes opposent parfois gestionnaires et utilisateurs.

Selon la législation suisse, le pâturage boisé est soumis à la loi forestière. Du point de vue de l'administration forestière, il s'agit d'une forêt, même dans le cas où le taux de boisement est devenu nul. Une surface agricole

devient soumise au régime forestier si son taux de boisement atteint une valeur seuil (généralement 10 %). En revanche, une parcelle de pâturage boisé ne peut être soustraite au régime forestier qu'à la suite d'une procédure de défrichement, qui impose la création d'une surface boisée de compensation équivalente.

Du point de vue de l'agriculture, le pâturage boisé est considéré comme une unité d'exploitation pastorale (pâturage extensif ou semi-intensif) comportant une partie boisée.

Rappelons qu'au plan fédéral, l'Ofo du 30 novembre 1992 donne la définition légale suivante (cf. § 1.4) :

«Les pâturages boisés sont des surfaces sur lesquelles alternent, en forme de mosaïque, des peuplements boisés et des pâturages sans couvert et qui servent aussi bien à la production animale qu'à l'économie forestière.».

2. Contexte géographique

Résumé

La **zone sylvo-pastorale** recouvre une aire étendue; exception faite de quelques grands pâturages de basse altitude (Jura bernois), elle débute en général à une altitude d'environ 1'000 m — domaine comprenant de vastes territoires tels que la vallée de Joux, La Brévine-Le Locle, les Franches-Montagnes — pour monter jusqu'aux sommets les plus élevés. L'altitude de ceux-ci, comme d'ailleurs l'élévation moyenne de la chaîne, diminue du sud vers le nord-est; ainsi elle passe de 1'677 m à la Dôle à 1'679 m au Mont-Tendre, à 1'607 m au Chasseron, à 1'610 m au Chasseral et à 1'302 m au Raimeux.

L'analyse de la **répartition des pâturages boisés** dans la chaîne jurassienne montre que leur surface relative (par rapport aux autres formations) augmente régulièrement avec l'altitude, passant de moins de 5% en dessous de 800 m à plus de 30% au-dessus de 1'200 m; 37% des pâturages boisés se développent entre 1'000 et 1'200 m d'altitude, où ils occupent 17% du territoire.

Dans le **paysage** ils se développent dans la zone de transition (saltus) entre les zones cultivées aux abords des villages (ager) et les forêts (sylva), généralement au bas des versants des monts jurassiens, ainsi que sur les crêtes à proximité de la limite climatique des forêts. Ils montrent une prédilection pour les pentes moyennes à fortes et bien exposées.

2.1.

La situation géographique

« Le Jura — nom d'origine celtique se rattachant à la racine juris, qui désigne une hauteur boisée — est constitué par une vaste chaîne de forme incurvée dont la convexité est dirigée vers la France; si au sud il se rattache aux plis subalpins du Dauphiné, il s'éloigne rapidement des Alpes pour fermer au nord-ouest la cuvette molassique du Plateau suisse. Notre étude se limitant à la partie helvétique de la chaîne et plus particulièrement au Jura romand — compris dans les cantons de Vaud, de Neuchâtel, du Jura et de Berne — les considérations qui suivent s'appliquent à un faisceau de plis présentant une longueur approximative de 150 km et une largeur moyenne d'environ 15 km. Cette aire est située entre 46°37' et 47°44' de latitude nord, 6°7' et 7°50' de longitude est de Greenwich. Délimitée à l'ouest par la frontière franco-suisse — qui suit soit des crêts plus ou moins marqués, soit le cours du Doubs — son extension est abrégée au sud-est par la diminution rapide de l'élévation.

Le plissement s'étant effectué en général sous la forme de combes et de crêts aux lignes relativement douces et arrondies, à un niveau moyen d'environ 500 m supérieur à la plaine molassique, et l'érosion ne l'ayant pas affecté profondément, toute cette partie du Jura est située à une altitude moyenne élevée; ainsi, le niveau moyen du canton de Neuchâtel est d'environ 990 m et au moins la moitié de sa superficie se situe entre les courbes hypsographiques de 1'000 à 1'200 m. C'est la raison pour laquelle la zone sylvo-pastorale, qui nous intéresse plus particulièrement, recouvre une aire si étendue; elle débute en général à une altitude d'environ 1'000 m — étage comprenant de vastes territoires tels que la vallée de Joux, La Brévine-Le Locle, les Franches-Montagnes, etc., où elle s'interpénètre également avec l'aire agricole et même industrielle — pour monter jusqu'aux sommets les plus élevés; l'altitude de ceux-ci, comme d'ailleurs l'élévation moyenne de la chaîne, diminue du sud vers le nord-est; ainsi elle passe de 1'677 m à la Dôle à 1'679 m au Mont-Tendre, à 1'607 m au Chasseron, à 1'607 m au Chasseral et à 1'302 m au Raimeux; on peut admettre que l'altitude moyenne des alpages jurassiens est d'environ 1'100 à 1'200 m. Citons ici le fait que le Jura bernois comprend également de grands pâturages de basse altitude.

L'élévation rapide de la chaîne calcaire au-dessus de la plaine molassique, la rareté des passages transversaux et l'étroitesse des cluses rompant les plis ont longtemps constitué un obstacle important aux communications entre le Plateau suisse et la Franche-Comté; l'altitude élevée, l'accès difficile et le climat rude des vallées ont aussi retardé leur colonisation. » (RIEBEN

1957)

Dressée à partir des cartes au 1:25'000, la carte synthétique (Annexe I, cf. § 8.1.2) présente la répartition des surfaces de pâturages boisés recensées par secteur de 250x250 m. L'analyse de la répartition des pâturages boisés

Altitude	Surface totale (km ²)	Surface des pâturages boisés par tranche altitudinale		Répartition des pâturages boisés selon l'altitude
		km ²	% de la surface totale	
en dessous de 600 m	266	7	3%	2%
de 601 à 800 m	534	26	5%	7%
de 801 à 1000 m	558	53	10%	14%
de 1001 à 1200 m	820	139	17%	37%
de 1201 à 1400 m	379	116	30%	31%
au dessus de 1400 m	77	31	40%	8%
Total	2633	371	14%	100%

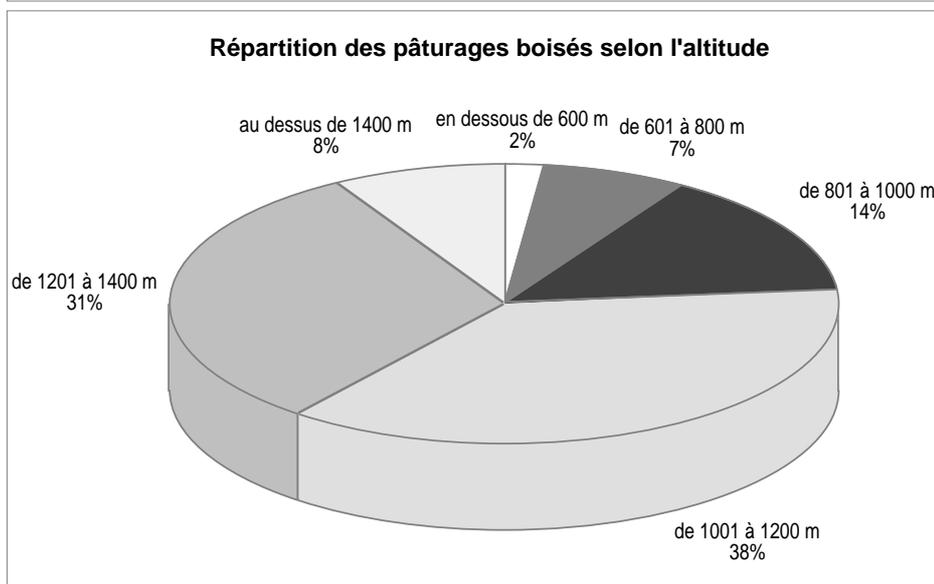
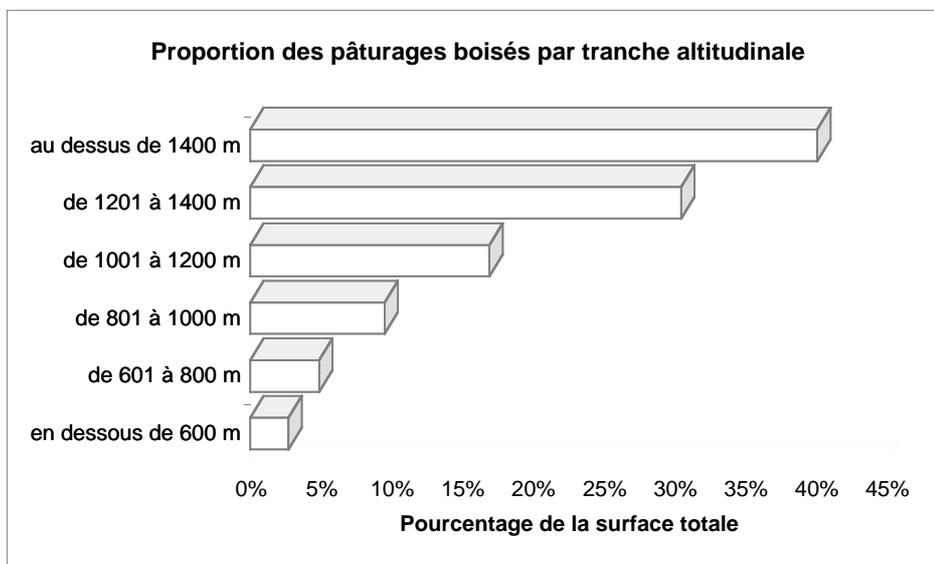


Fig. 2.1: Répartition des pâturages boisés selon l'altitude dans le Jura suisse (d'après l'analyse des cartes nationales au 1:25'000).

dans la chaîne jurassienne (fig. 2.1) montre que ceux-ci s'observent à toutes les altitudes, leur surface relative (par rapport aux autres formations) augmentant régulièrement avec l'altitude, passant de moins de 5% en dessous de 800 m à plus de 30% au-dessus de 1'200 m; 37% des pâturages boisés se développent entre 1'000 et 1'200 m d'altitude, où ils occupent 17% du territoire (139 km²).

Dans le paysage (cf. fig. 4.1, Chapitre 4), ils se développent dans la zone de transition (*saltus*) entre les zones cultivées aux abords des villages (*ager*) et les forêts (*sylva*), généralement au bas des versants des monts jurassiens, ainsi que sur les crêtes à proximité de la limite climatique des forêts. Ils montrent une prédilection pour les pentes moyennes à fortes et bien exposées.

2.2.

La géologie et la géomorphologie

Avertissement

- *A l'exception des titres, le texte est tiré de RIEBEN (1957). Certains passages ont été écourtés. Les références bibliographiques numérotées renvoient à l'ouvrage consulté et n'ont donc pas été insérées dans la bibliographie de ce rapport.*
- *Le Jura bernois* muni d'un astérisque désigne l'ensemble du territoire formé du Canton du Jura et du Jura bernois actuel.*

On distingue le Jura plissé, qui constitue la partie méridionale de la chaîne, et le Jura tabulaire, contre lequel les vagues orogéniques du premier sont venues déferler. L'altitude générale du second permettant la culture de la plupart des sols non boisés, l'économie pastorale n'y joue qu'un rôle secondaire; c'est pourquoi les présentes considérations se limitent au Jura plissé.

2.2.1.

La tectonique et la géomorphologie

Bien que géographiquement distinct des Alpes, le Jura appartient géologiquement au bâti alpin, duquel il naît en France par l'anticlinal de l'Echaillon et le pli du Grand Colombier et auquel il se rattache, par-dessous la couverture molassique du Plateau, par le Mésozoïque autochtone alpino-jurassien. Il est constitué par un vaste faisceau de plis, dont la forme incurvée est due à la poussée alpine du sud-est vers le nord-ouest, qui a fait buter son bord externe contre le massif vosgien, celui de la Serre (au nord de Dôle) et contre l'Ile Crémieu (au sud d'Ambérieu), placés sur un front convexe (FAVRE 65).

A l'intérieur de l'aire jurassienne, le plissement s'est réalisé de façon qui n'est point uniforme; c'est pourquoi on distingue quatre régions, parmi lesquelles le *faisceau helvétique ou faisceau des hautes chaînes* comprenant dans une large mesure les zones sylvo-pastorales; s'ils se sont concentrés à

l'occident contre les môles qui ont fait obstacle à leur déferlement, les plis tendent d'autre part à s'élever et à se serrer vers l'orient, en bordure du Plateau suisse. C'est pourquoi, vu de ce dernier, « *le Jura apparaît comme un rempart monotone et donne l'impression d'être limité par un seul pli du côté du bassin tertiaire helvétique. Il n'en est rien cependant...* » (FAVRE: 65). En effet, il ne s'agit pas là d'un anticlinal unique formant le faîte de la chaîne, mais bien d'une succession de plis se relayant et disparaissant sous la couverture tertiaire du Plateau. Vers l'ouest, les plis du faisceau des hautes chaînes s'abaissent et s'adoucissent pour s'éteindre graduellement vers les plateaux jurassiens; c'est le cas en particulier dans le Jura bernois. La transition se réalise souvent d'une part par de larges anticlinaux remplis de matériaux tertiaires, tels qu'ils se présentent entre autres dans la cuvette du Val-de-Ruz, dans la vallée des Ponts et du Locle, puis, d'autre part, par de hautes et vastes dalles peu plissées telles que celles qui constituent le substratum de grandes parties du Jura français. Il faut relever ici que certaines régions, telles que les Franches-Montagnes, dont la morphologie laisserait supposer qu'elles ont été peu affectées par les mouvements tectoniques, ont été en réalité plissées de façon assez intense, mais elles ont été réduites par l'érosion à l'état de pénéplaine, quelque peu modifiée postérieurement par des soulèvements locaux.

Notons encore que la belle ordonnance des plis du faisceau helvétique est dérangée par plusieurs décrochements transversaux importants, tels que ceux de Saint-Cergue, de Vallorbe-Pontarlier et de la Ferrière, ce dernier chevauchant la limite des cantons de Neuchâtel et de Berne. Ces accidents tectoniques ont souvent profondément bouleversé les régions qui en furent affectées et provoqué la constitution de terrains présentant des formes très tourmentées.

Le plissement très dense d'une part et les décrochements d'autre part ont créé plusieurs poljés, cuvettes sans écoulement superficiel et dans lesquelles s'accumule l'air froid; le plus important d'entre eux est la vallée de Joux. La plupart de ces bassins fermés sont des compartiments de synclinaux relevés à leur extrémité ou interrompus par des décrochements (vallée de Joux); certains sont constitués par des dépressions karstiques, dont le fond est occupé par des lapiez et des dolines.

De nombreux vallons ont été constitués par l'érosion qui a entamé le sommet de certains anticlinaux (vallée de la Baumine entre le Suchet et les Aiguilles de Baulmes, La Dénériaz au pied N du Chasseron, Creux-du-Van, etc.).

Enfin, des cluses profondes et encaissées ont rongé la chaîne transversalement et ouvert la voie à l'écoulement des eaux jurassiennes vers les bassins du Rhin et du Rhône .

2.2.2.

La stratigraphie

Les formations qui constituent les plis du Jura font partie essentiellement du Mésozoïque et comprennent parmi les terrains qui nous intéressent le Jurassique moyen, le Jurassique supérieur et le Crétacé; le Tertiaire et le

Quaternaire sont représentés dans les dépressions.

La répartition des terres entre les forêts et les pâturages dépend dans une large mesure du substratum géologique; c'est pourquoi il peut être utile de décrire brièvement les diverses formations qui sont à l'origine des sols jurassiens, en particulier en ce qui concerne les caractères déterminants pour la formation de ceux-ci.

2.2.2.1

Le Jura brun

La partie méridionale du Jura ayant été moins profondément affectée par l'érosion que la partie septentrionale, c'est dans cette dernière surtout qu'affleure le Jurassique moyen (Dogger, Jura brun), d'ailleurs en général grâce au décapement des sommets d'anticlinaux prononcés; c'est le cas en particulier, pour ce qui concerne les terrains sylvo-pastoraux, dans les Franches-Montagnes (région sise entre Peu-Péquignot et Peuchapatte, Les Craux) et dans les environs de La Chaux-de-Fonds (Pouillerel). Parmi les formations du Dogger, le *Bathonien* dont l'épaisseur va de 50 à 80 m, comprend dans sa partie inférieure des calcaires marneux et des marnes représentés dans le Pouillerel, puis surtout dans le haut la Grande Oolithe, d'une épaisseur de 40 à 50 m, composée de calcaires oolithiques fins, jaunés-roux ou gris; c'est là un niveau souvent fort résistant qui constitue des crêts boisés; dans les Franches-Montagnes et le Pouillerel, où les calcaires alternent avec des marnes, il forme aussi le substratum de terrains plus ou moins plats et même des combes par suite de la protection latérale que lui procure une formation plus dure, le Callovien supérieur ou Dalle nacrée.

2.2.2.2.

Le Jura blanc

C'est le Jurassique supérieur (Malm, Jura blanc) qui confère au Jura ses formes générales, qui constitue l'ossature de la plupart de ses plis et a livré la majorité des sols affectés à l'utilisation sylvo-pastorale; cela est dû au fait que, si sa base est formée par des niveaux marneux, la résistance de ses éléments augmente, avec la proportion des calcaires, considérablement vers son sommet. *L'Oxfordien*, composé de marnes et argiles gris-bleu, à fossiles pyriteux, provoque de ce fait—là où il est bien représenté—la formation de combes prononcées, ce qui permet de déterminer facilement la limite entre le Dogger et le Malm. Constitué dans certaines parties du Jura bernois* par une assise atteignant 40 m de hauteur, il disparaît presque complètement dans le Jura central et méridional; sa présence coïncide dans les Franches-Montagnes avec celle de nombreux émosieux dus au contact avec la Dalle nacrée; terrain imperméable, il y constitue aussi le substratum de la plupart des tourbières. *L'Argovien* est représenté par une importante couche (jusqu'à 150 m) de calcaire en général argileux, alternant avec des bancs de marnes, ce qui le rend presque toujours friable et producteur d'un sol souvent profond, aquifère et fertile; il est surmonté dans la partie septentrionale par le *Rauracien*, d'une épaisseur allant de 2 à 95 m, qui constitue dans le Jura bernois* le substratum de vastes terrains. *Le Séquanien*, de 90 à 130 m, est marneux à sa base, tandis que les calcaires et sa résistance augmentent vers

le haut; il affleure sur de vastes surfaces dans la zone sylvo-pastorale. *Le Kimeridgien* est avec ses 130 à 200 m le plus épais et le plus résistant de tous les niveaux jurassiques; il constitue la charpente de la plupart des anticlinaux et des sommets de la chaîne; dans la partie méridionale de celle-ci surtout, on distingue entre autres à sa base environ 70 m de calcaires compacts, suivis des marnes du Banné présentant la forme de bancs marno-calcaires qui affleurent en particulier sur les pâturages de la région de Vallorbe (Chalet des Plans); la partie intermédiaire se compose d'un complexe marno-calcaire de 80 à 100 m, auquel succèdent les calcaires supérieurs bien connus, compacts, durs et clairs, souvent boisés (Risoux); le niveau à *Exogyra virgula*, composé d'environ un mètre de marno-calcaires, forme le sommet de l'étage et fait limite avec le *Portlandien*; cette formation, d'une épaisseur de 0 m (Jura bernois*) à 130 m (Jura vaudois) est en général composée de calcaires plus ou moins dolomitiques, assez résistants; comme le Kimeridgien, le Portlandien constitue le substratum de vastes terrains dans le Jura plissé (Franches-Montagnes, Mont-Tendre, etc.). *Le Purbeckien*, d'une épaisseur allant de 10 m (Jura bernois*) à 25 m (Jura vaudois) forme le sommet du Jurassique et sépare celui-ci du Crétacé en général par une combe bien marquée et souvent défrichée, car cette formation se compose de marno-calcaires, de grès et de brèches très friables.

2.2.2.3.

Le Jura jaune

Le Crétacé (Jura jaune) a été profondément affecté par l'érosion et n'est de ce fait plus guère représenté que dans les synclinaux importants (Vallon de Saint-Imier, vallée de Joux, etc.); il est souvent recouvert par les terrains quaternaires et il ne joue par conséquent qu'un rôle secondaire dans la zone qui nous intéresse; c'est pourquoi il ne sera mentionné ici que le *Valanginien inférieur*, calcaires jaunâtres ou grisâtres, souvent oolithiques, interrompus par des niveaux marnocalcaires, puis le *Valanginien inférieur*, comprenant entre autres les calcaires roux, souvent chargés de granules de limonites exploitées autrefois de façon très intense dans plusieurs stations jurassiennes pour l'alimentation des hauts fourneaux. Les divers degrés de résistance du Crétacé déterminent de façon très nette la distribution des bois et des pelouses dans un synclinal secondaire sis sur la chaîne du Mont-Tendre.

2.2.2.4.

Le tertiaire et le quaternaire

Si le Tertiaire ne joue pas un rôle important dans la zone sylvo-pastorale (seuls les pâturages sis au fond de quelques vallées du Jura bernois*, par exemple dans les environs de Delémont, revêtent sur d'assez grandes surfaces des sols issus de ses formations), en revanche le Quaternaire y est représenté par le *lehm d'altération*, composé d'argiles résiduelles, plus ou moins marneuses, souvent d'origine alpine et provenant probablement de la glaciation rissienne; elles garnissent le fond de certaines dépressions dans les Franches-Montagnes (Cerneux-Veusil) et le canton de Neuchâtel. Le *glaciaire rhodanien* de la glaciation wurmienne, lui, n'a atteint que les contreforts est du Jura méridional, jusqu'à une altitude d'environ 1'200 m; il constitue le substratum de terrains agricoles et pastoraux très fertiles;

arrêté par les glaciers locaux, il n'a pas pu pénétrer jusqu'au fond des vallons latéraux (Vallorbe, Vaulion) ni à la vallée de Joux. Le *glaciaire jurassien* est représenté tout particulièrement sur l'aire du glacier de Joux, soit dans cette vallée et la dépression de Vallorbe; la moraine qui revêt le fond des vallons est en général glaiseuse, tandis qu'elle devient graveleuse sur les pentes.

POCHON (1978) a démontré, en outre, la présence de limons éoliens d'origine alpine, datant de cette période (cf. Chapitre 12)

2.2.3.

L'hydrographie

Malgré les fortes précipitations qui caractérisent le climat du Jura, les terrains de la chaîne doivent être en général considérés comme secs par suite de la grande perméabilité des calcaires disloqués constituant les étages supérieurs. Après avoir rongé les dalles et en avoir souvent façonné de vastes lapiez donnant à certains paysages (Mont-Tendre, etc.) un aspect véritablement karstique, les eaux atmosphériques s'engouffrent fréquemment en profondeur par des emposieux (dolines) et des fractures. La plupart des sols n'en bénéficient par conséquent que très partiellement et très brièvement; ils sont de ce fait fort sensibles aux longues périodes de sécheresse.

Les eaux ainsi prématurément disparues des croupes sont recueillies plus bas par les lits marneux imperméables et restituées sous la forme de sources vaclusiennes, jaillissant presque toujours à un niveau sis au-dessous de la zone utilisée par l'économie pastorale*; mentionnons toutefois que certaines couches telles que les marnes du Banné donnent lieu à la création de sources de faible mais constant débit presque au sommet des voûtes (Chalet des Plans à Vallorbe, par exemple); de même, les marnes de l'Argovien constituent un niveau aquifère bienvenu.

Le manque caractéristique de sources sur les hauts plateaux et les montagnes — résultant de la structure géologique particulière du Jura — a obligé les populations à utiliser l'eau de pluie recueillie sur les toits et accumulée dans des citernes; c'est là aujourd'hui encore la seule alimentation en eau de nombreux alpages⁽¹⁾. En revanche, la plupart des agglomérations et des pâturages des Franches-Montagnes sont alimentés depuis 1939 en eau potable sous pression grâce au captage dans le vallon de Saint-Imier d'eau refoulée dans un réservoir établi sur la Montagne du Droit.

Ouvrages récents :

AUBERT (1965, 1966, 1969, 1975), CHAUVE (1975), TRÜMPY (1980), MITTLER (1987), SCHAER (1990), TSCHANTZ (1990), RIEDER (1994).

(1) Cette situation explique les graves pollutions qui ont touché récemment la source du Brassus.

2.3.

Le climat

Avertissement

- *Le texte est tiré de RIEBEN (1957). Certains passages ont été écourtés ou complétés. Les références bibliographiques numérotées renvoient à l'ouvrage consulté et n'ont donc pas été insérées dans la bibliographie*

de ce rapport.

Le climat de la zone sylvo-pastorale du Jura est déterminé par la position de la chaîne à environ 650 km de l'Atlantique, par son altitude en général supérieure à 1'000 m, puis par sa conformation topographique et orographique, en particulier par la disposition des plis parallèlement à la direction des vents principaux. De ces facteurs et du relief assez marqué et divers résulte le fait que le climat est caractérisé aussi bien par des influences maritimes que continentales.

2.3.1.

Les précipitations

Chaîne limitant la Suisse à l'ouest, le Jura plissé constitue aussi un rempart arrêtant dans une certaine mesure les vents maritimes d'ouest qui apportent au nord des Alpes la majorité de ses précipitations; c'est pourquoi la partie occidentale tournée vers le versant français reçoit notablement plus de pluie que le versant orienté vers le Plateau suisse; ainsi la lame d'eau passe de 1'320 mm à la Brévine à 975 mm à Neuchâtel. D'autre part, les vents du sud-ouest, également riches en eau, se déchargeant essentiellement sur les hauts monts du Jura méridional, on constate aussi une dépression des précipitations de cette région vers le nord-est; ainsi la croupe du Risoux reçoit plus de 2'000 mm, la Chaux-de-Fonds 1'560 mm, Saignelégier 1'350 mm, Bellelay 1'330 mm et Delémont 940 mm seulement (effet de continentalité). Il convient d'ailleurs de relever que ces chiffres sont soumis à des fluctuations locales considérables résultant du relief.

Les précipitations les plus abondantes tombent durant l'été; ainsi, à Saignelégier, environ le 40% des pluies descend durant les quatre mois de la période de végétation; il convient d'ailleurs de préciser que, dans le Jura, l'abondance des précipitations joue pour la végétation et sa prospérité un rôle beaucoup moins important que la façon dont elles s'écoulent ou dont elles sont emmagasinées et redistribuées, qui est, elle, fonction du substratum et de sa constitution pétrographique.

Les orages sont assez fréquents et souvent d'une grande violence, mais il arrive que, formés sur la chaîne, à la Dôle ou sur le Val-de-Ruz par exemple, ils ne se déchargent que sur le Plateau. Les chutes de grêle sont relativement rares, mais il arrive que des dommages assez graves soient annoncés dans les Franches-Montagnes.

Une part importante des précipitations tombe sous la forme de neige; il n'est pas rare que, dans la zone sylvo-pastorale, la couche atteigne un mètre et plus. Les bris dus aux chutes de neige lourde parce que humide ont provoqué dans les forêts du Haut-Jura (chaîne du Mont-Tendre, Risoux, etc.), par sélection négative, la constitution d'une race d'épicéa adaptée à ces rudes conditions; en effet, ses branches pendantes laissent facilement la neige.

Le brouillard n'est pas fréquent, sauf dans les poljés occupés par un lac ou un étang; ainsi, en général durant les périodes de beau temps, la vallée de Joux se couvre chaque nuit d'une brume qui se dissipe durant le lendemain

matin. Il convient de relever que la zone sylvo-pastorale de la chaîne domine souvent une mer de brouillard épaisse alors qu'elle jouit d'un temps clair et ensoleillé.

Notons aussi que les fréquentes nuits froides provoquent une forte condensation et la formation d'une abondante rosée, bienvenue durant les périodes de sécheresse puisqu'elle arrive même à alimenter les citernes.

L'humidité relative de l'air est presque partout relativement importante (78.7% à Vallorbe); elle est de 80 à 82% à la plupart des stations; elle varie entre 70% comme moyenne journalière du mois de mai et 90% du mois de janvier; ce fait a influé dans une large mesure sur le choix du matériel de construction des bâtiments jurassiens, où le bois sujet aux attaques des champignons a dû généralement céder la place à la pierre.

2.3.2

La température

Le climat du Jura est rendu fort rude par la température moyenne annuelle qui, dans la zone sylvo-pastorale, atteint seulement de 5 à 6°; elle est de 4.8° au Sentier (1'030 m), 6.9° à Vallorbe (780 m), 4.5° à la Brévine (1'080 m), 5.6° à Chaumont (1'127 m), 5.3° à La Ferrière (1'005 m), 8.9° à Neuchâtel, 7.0° à Saint-Imier. Les hauts sont atteints par les gels et les chutes de neige quelquefois en plein été; les gels tardifs sont fréquents jusqu'en mai et il n'est pas rare que la frondaison du hêtre en soit gravement touchée sur de vastes surfaces; les premiers gels se manifestent déjà au début d'octobre.

Les bassins fermés dans lesquels s'accumule l'air froid, tels que ceux de la Sèche des Amburnex, de la vallée de Joux, des Ponts-de-Martel et de la Brévine, constituent des zones où par rayonnement nocturne en ciel clair la température peut descendre à un niveau extrêmement bas, marquant par là la composition et la structure de la végétation, souvent caractérisée par la présence d'éléments d'origine nordique.

Il faut relever ici l'ampleur des contrastes de température auxquels est exposée la végétation des hauts de la chaîne; comme l'expose fort bien FAVARGER (63):

« Ces contrastes sont la conséquence de la faible masse thermique qu'un air raréfié offre aux rayons du soleil; pendant le jour, la radiation solaire, beaucoup plus intense à la montagne qu'en plaine, détermine un échauffement notable du sol et des objets, même si la température de l'air ne s'élève pas dans la même proportion. La nuit, l'air des hauteurs n'oppose qu'un mince obstacle à l'exoradiation, ou rayonnement nocturne, et la température s'abaisse ».

Ces divers facteurs expliquent la brièveté de la période de végétation, qui est réduite dans la zone sylvo-pastorale à quatre ou cinq mois. De nombreuses plantes sujettes aux gelées n'y prospèrent plus. La limite supérieure des cultures est relativement basse et celles-ci sont soumises à toutes sortes de dangers et d'aléas.

Mentionnons également le contraste extrêmement marqué de la température résultant de l'exposition et déterminant dans une large mesure l'affec-

tation des terrains, les pentes exposées au sud (« adret ») étant—toutes autres conditions égales—de préférence consacrées à l'utilisation pastorale tandis que les versants nord (« ubac ») sont plutôt boisés. A l'adret, la limite de tous les étages de végétaux s'élève d'environ 200 m par rapport à l'ubac (cf. § 2.4).

2.3.3

Les vents

Les vents sont d'autant plus violents qu'ils soufflent en général parallèlement aux vallées principales et que nul obstacle important ne s'oppose à leur déferlement. C'est le cas en particulier pour le vent du sud-ouest porteur des influences maritimes, qui amène les pluies, et pour la bise, élément continental venant du nord-est, froide, desséchante, souvent impétueuse et provoquant d'importants dommages en forêt; le Joran, lui, déferle depuis les plateaux du Jura français vers le pied suisse de la chaîne après avoir battu les hauts.

La violence et la persistance des vents ont, avec l'humidité de l'air, déterminé dans une large mesure la forme de la maison jurassienne; en effet, à l'ouest le pan du toit est en général plus développé afin de réduire la hauteur de la paroi et, par conséquent, la prise des courants sur cette façade.

Le fait que les hauts sommets du Jura sont peu ou pas boisés—bien qu'ils se trouvent encore au-dessous de la limite possible de la végétation arborescente—est dû à l'influence arasante des vents qui s'ajoute à l'action du bétail, concourant ainsi à empêcher ou à limiter le reboisement. Il faut relever que, de façon générale, l'influence du climat sur la végétation augmente avec l'altitude, car un facteur est d'autant plus déterminant qu'il devient plus extrême; ainsi, si le climat du Jura peut être considéré dans l'ensemble comme rude, celui de la zone sylvo-pastorale est souvent nettement hostile à la prospérité de nombreuses plantes.

2.4.

Les étages bioclimatiques

2.4.1

Introduction

On sait que la température s'abaisse d'environ 0.5°C par tranche altitudinale de 100 m. L'étude de la variation de la flore et de la végétation en fonction de l'altitude a conduit ainsi à la définition d'*étages de végétation*. Il est aujourd'hui couramment admis trois étages de végétation dans le Jura (FAVARGER 1956, RICHARD J.-L. 1968, BÉGUIN 1970, MICHALET 1982, RICHARD L. et PAUTOU 1982, GILLET *et al.* 1984):

- étage collinéen (en-dessous de 650 m)
- étage montagnard (650 à 1'300 m)
- étage subalpin (au-dessus 1'300 m)

Selon l'exposition, les conditions méso- et microclimatiques, les limites altitudinales sont susceptibles de variations. La réalité de l'étage subalpin fut très discutée, mais il est actuellement unanimement reconnu, tant par les

phytosociologues RICHARD J.-L. (1968), BÉGUIN (1970) que les pédologues MICHALET (1982). Le centre de gravité de cet étage se situe à l'ouest de la chaîne, dans la région du Reculet-Crêt de la Neige (1'720 m).

2.4.2. *L'étage collinéen*

Il est caractérisé par la présence des taillis de chênes pubescents *Quercus pubescens* et des chênaies à charmes *Carpinus betulus*. On y rencontre quelques exemples de pâturages boisés comme celui de la garide d'Onnens (VD). Trop rares et s'éloignant par trop des autres types, ils n'ont toutefois pas été pris en compte dans l'étude.

2.4.3. *L'étage montagnard*

C'est dans la tranche d'altitude correspondant à cet étage que se rencontrent la plupart des pâturages boisés (cf. § 2.1). On y distingue trois sous-étages:

- Le **montagnard inférieur** (650-950 m): caractérisé par les hêtraies thermophiles et les hêtraies-chênaies thermophiles.
- Le **montagnard moyen** (900-1'150 m): défini par l'extension de la hêtraie-sapinière. Le sapin blanc *Abies alba* y atteint son optimum.
- Le **montagnard supérieur** (1'100-1'300 m): c'est encore le domaine de la hêtraie-sapinière, mais l'érable sycomore *Acer pseudoplatanus* et le hêtre *Fagus sylvatica* ont ici leur optimum alors que la présence de l'épicéa *Picea abies* s'accroît.

2.4.4. *L'étage subalpin*

On subdivise cet étage en deux sous-étages dont la distinction ne pourrait être due qu'à la pression humaine.

- Le **subalpin inférieur** (1'300-1'500 m): c'est la partie typiquement forestière de l'étage où se mêlent très étroitement la hêtraie à érable, la pessière subalpine et les mégaphorbiaies. Le sapin blanc est absent.
- Le **subalpin supérieur** (au-dessus de 1'500 m): il est caractérisé par la mosaïque constituée des pelouses subalpines à seslérie *Sesleria albicans* et de la «forêt» préalpine de pin à crochet *Pinus uncinata*.

2.5. *Bilan statistique des pâturages boisés dans l'économie pastorale*

Le texte de ce paragraphe est adapté d'un rapport d'expertise de M. JEANRENAUD et J.-B. WETTSTEIN (*Prométerre*, Yverdon).

2.5.1. *Introduction*

Le but de ce chapitre est de mettre en évidence l'importance des pâturages boisés dans l'économie pastorale des cantons de Vaud, Neuchâtel, Jura et de

Berne (Jura bernois).

Ce bilan est basé sur des ouvrages de référence (OFAG, 1957-1982) ainsi que sur des cartes au 1:10'000 utilisées pour la réalisation des cadastres de la production agricole, aimablement mis à disposition par M. PORCHET de l'OFAG.

Les premières données sur les alpages et les pâturages proviennent de statistiques datant de 1864 et de 1914 et publiées par la Société suisse d'économie alpestre.

Les premiers *cadastres de la production agricole*, parus en 1938, ne tenaient guère compte des alpages et des pâturages. Il avait pour objet de déterminer les possibilités d'extension des cultures en cas de conflit et celles d'une meilleure adaptation de la production agricole à l'état du marché.

En 1957, dans le cadre de décisions politiques visant à renforcer et étendre les mesures d'aide en faveur des régions de montagne, les aires d'alpages et de pâturages furent englobées dans le cadastre de la production agricole. Afin d'assurer une meilleure uniformité des levés, les enquêtes ont été confiées à des experts fédéraux.

2.5.2. *Ouvrages de référence*

Les données présentées sont tirés des cadastres OFAG (1958), OFAG (1967), OFAG (1972), OFAG (1980), OFAG (1982).

2.5.2.1. *Niveau communal*

Les *cadastres de la production agricole* renseignent sur le résultat des investigations et des relevés cartographiques effectués dans le terrain. Ils sont complétés par des statistiques et différents documents photographiques.

La première partie concerne l'agriculture (conditions naturelles et économiques, cultures végétales, etc.); la seconde traite de l'économie pacagère et alpestre.

Celle-ci commence par une introduction générale et une explication des systèmes de propriété et d'exploitation. Ensuite figure une description individuelle très détaillée de toutes les exploitations pacagères ou d'estivages. Dans cette description, outre le nom de l'exploitant, les surfaces et les chargements, une présentation du pâturage ainsi que des améliorations à effectuer y sont mentionnées. A la fin des rapports se trouve un tableau récapitulatif des surfaces et des chargements ainsi qu'une représentation sur une carte au 1:25'000 (voir exemples en Annexe IV).

Par rapport aux anciennes statistiques, ces cadastres ont été améliorés sous différents aspects. Ils font apparaître l'interdépendance et la complémentarité existant entre les pâturages ou alpages d'une part et la ferme d'autre part.

Finalement en ce qui concerne la détermination des surfaces agricoles, les plans d'ensemble ont été dressés à l'échelle du 1:10'000, voire selon les cantons au 1:5'000.

Au total, 1'184 rapports communaux, de 20 à 150 pages selon l'étendue de

la commune et l'importance de son économie alpestre, ont été publiés.

2.5.2.2.

Niveau cantonal ou régional

L'ensemble des cadastres décrits précédemment a permis, en parallèle avec les données de l'Office fédéral de la statistique, la réalisation des volumes cantonaux et régionaux du *cadastre alpestre suisse*.

Ils ont pour objet de déterminer l'état de l'agriculture de montagne, ainsi que celui de l'économie alpestre et pacagère en vue de la recherche de solutions visant à améliorer les conditions de production et d'existence dans les régions défavorisées.

Ces cadastres décrivent les conditions générales d'exploitation dans les différents districts et fournissent une série de tableaux contenant, par commune, des informations détaillées sur les surfaces et sur les charges. Ces données sont récapitulées, pour les cantons concernés, au § 2.5.3 de ce rapport.

Ces informations ne sont malheureusement pas analogues pour tous les cantons. Le cadastre du canton de Neuchâtel, par exemple, a différencié les exploitations pacagères des exploitations d'estivages. Lors de l'élaboration du cadastre du canton de Vaud, les surfaces boisées ont été signalées sur les plans d'ensemble. Les experts se sont bornés à en vérifier les limites afin de tenir compte d'éventuels reboisements. Leurs surfaces totales n'ont fait l'objet d'aucune estimation.

On dénombre 22 rapports cantonaux ou régionaux, parus entre 1962 (Glaris) et 1983 (Neuchâtel).

2.5.2.3.

Niveau suisse

C'est en 1868 que fut publié par le Bureau fédéral de la statistique le premier inventaire complet des alpages et animaux estivés. En 1914, suite à la publication de vingt volumes cantonaux ou régionaux, l'ouvrage récapitulatif final de la Statistique des alpages de la Suisse a été publié.

La dernière édition, intitulée *L'économie alpestre et pacagère en Suisse*, a vu le jour en 1982. Elle est la synthèse des enquêtes menées depuis 1954 pour les rapports communaux et cantonaux. Elle fournit dans son introduction plusieurs définitions qui sont résumées dans le glossaire. Elle décrit également les conditions naturelles, les conditions d'exploitation et de propriété, les formes d'exploitation ainsi que des données relatives au chargement.

2.5.3.

Bilan

Faisant suite à une brève description des situations cantonales, deux tableaux récapitulent les données concernant les surfaces et les charges par canton et ensuite par district. Les tableaux en annexe classent, par canton, les communes par ordre croissant de chargement. Le dernier tableau annexé fournit pour chaque commune, par district et canton, les surfaces et les charges respectives (cf. Annexe IV).

2.5.3.1.

Neuchâtel

Malgré une forte augmentation de la charge depuis le précédent recensement de 1955, de 16'247 à 22'715 pâquiers, on relève une diminution de la surface productive de 16'510 ha à 12'630 ha.

Cette diminution est due essentiellement au *reboisement* de certaines zones et à la *progression de la forêt*. On peut également mentionner l'abandon et la mise en défens de secteurs trop boisés.

La surface totale de pâturages des exploitations pacagères est sensiblement plus importante que celle des exploitations d'estivages, 54% (7'961 ha) contre 46% (6'742 ha).

Concernant le chargement, les proportions sont pratiquement identiques, avec respectivement 58% (14'715 pâquiers normaux) et 42% (10'502 pâquiers normaux).

Le taux moyen de boisement est de 17% pour les exploitations pacagères, avec des extrêmes allant jusqu'à 30% dans certaines communes du Haut Jura, et 13% pour les exploitations d'estivages.

La superficie moyenne des pâturages des exploitations d'estivages est beaucoup plus importante que celles des exploitations pacagères, 21 ha contre 13 ha.

C'est surtout au niveau de la composition de la charge totale qu'on observe les différences les plus importantes entre ces deux types d'exploitations. Sur 13'157 pâquiers des exploitations pacagères recensés, les vaches laitières représentent 60% tandis que sur les 9'558 pâquiers des exploitations d'estivages, elles ne représentent plus que 14%. Le solde provient presque

Canton	Nombre de pâturages	Surface (hectares)		
		Pâturages	Pâturages boisés	Surface pâturable épurée
BERNE	667	16'921.1	5'334.4	15'320.1
JURA	661	14'110.3	4'680.6	13'278.7
NEUCHÂTEL	898	14'702.9	2'286.6	12'627.8
VAUD	477	non estimé	non estimé	15'528.0
Total Arc Jurassien	2'703	non estimé	non estimé	56'754.6

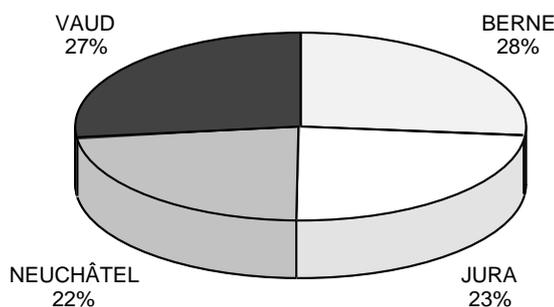


Fig. 2.2:
Répartition, par canton,
des surfaces de
pâturages de l'Arc
jurassien. Le graphe
représente les
proportions de surface
pâturable épurée.

2.5.3.2.

exclusivement du jeune bétail et des génisses.

Vaud

On dénombre dans le Jura vaudois 477 pâturages ou alpages totalisant une surface pâturable épurée de 15'528 ha. De ce nombre total de pâturages, 433 sont des estivages* ou alpages* proprement dit, 24 sont des pâturages communaux et 20 sont classés dans les exploitations pacagères.

Il est impossible d'évaluer l'importance et l'évolution des zones sylvo-pastorales étant donné qu'elles ont été déduites, simultanément avec d'autres surfaces improductives, lors du calcul de la surface pâturable épurée*.

Depuis le précédent recensement de 1908, la charge a augmenté, d'environ 70%, passant de 13'500 à 19'500 pâquiers.

Cette augmentation provient, malgré une importante diminution du nombre de vaches (-33%, de 8'300 à 5'500 têtes), d'un très fort accroissement du nombre de jeunes bovins de moins de 3 ans (+ 260%, de 8'200 à 21'400

Fig. 2.3:
Surfaces et charges moyennes pour les cantons concernés.

Canton	Surface pâturable épurée	Charge en pâquiers normaux	Charge en pâquiers normaux/ha	Charge en pâquiers (=UGB)	Années du relevé
BERNE	15'320.1	24'269.0	1.58	20'580.0	1957-1966
JURA	13'278.7	25'299.0	1.91	19'129.0	1957-1966
NEUCHÂTEL	12'627.8	25'217.3	2.00	22'715.4	1977-1983
VAUD	15'528.0	23'557.0	1.52	19'458.0	1968-1975
Total Arc Jurassien	56'754.6	98'342.3	1.73	81'882.4	

Fig. 2.4:
Chargements (par ordre croissant) et durée moyenne de pacage par district.

District	Charge 1 (pâquiers par hectare de surface pâturable épurée)	Charge 2 (pâquiers normaux par hectare de surface totale)	Durée moyenne de pacage (jours)
Nyon	1.03		123
La Vallée	1.09		123
Aubonne	1.19		122
La Neuveville	1.25	1.28	120
Cossonay	1.3		123
Courtelary	1.32	1.44	118
Delémont	1.37	1.7	133
Moutier	1.38	1.45	117
Porrentruy	1.47	1.92	134
Franches-Montagnes	1.48	1.81	131
Grandson	1.51		117
Val-de-Ruz	1.53	1.53	117
Orbe	1.56		124
Boudry	1.57	1.47	126
Bienne	1.7	1.77	105
Val-de-Travers	1.83	1.63	105
Le Locle	1.88	1.7	113
Neuchâtel	1.93	2.19	107
La Chaux-de-Fonds	2.03	2.05	115

têtes).

2.5.3.3.

Berne et Jura

L'absence de données sur les précédents recensements n'autorise aucun commentaire quant à l'évolution de l'exploitation pacagère.

Les données disponibles montrent une part importante de zones boisées dans cette partie de l'Arc jurassien.

La moyenne pour le Jura bernois s'élève à 32%, avec des maximums allant jusqu'à 55% pour le district de La Neuveville. Pour le Jura elle s'élève à 33%, atteignant 57% dans le district des Franches-Montagnes.

3. *État actuel des connaissances*

Résumé

La synthèse bibliographique fait apparaître que les pâturages boisés du Jura suisse ne sont connus que de façon très parcellisée. Les préoccupations esthétiques des forestiers du début du siècle faisaient pourtant une place importante au pâturage boisé, considéré comme un modèle d'harmonie. Par la suite, le multi-usage est apparu davantage comme une contrainte dans un contexte qui devenait de plus en plus productiviste. Ceci explique peut-être un certain cloisonnement entre les études agronomiques et forestières au détriment des études intégrées, qui auraient été utiles pour vérifier les intuitions holistiques des anciens. L'œuvre de RIEBEN constitue une exception remarquable, même si cet auteur prône en général une gestion différenciée selon la vocation pastorale ou sylvicole du sol.

Pour des raisons notamment méthodologiques, les phytosociologues eux-mêmes ont négligé dans leurs travaux consacrés aux pâturages et aux forêts les écosystèmes mixtes sylvo-pastoraux. Les rapports entre la végétation et les sols des pâturages boisés ne sont connus que par des études très locales. Les recherches forestières sur le peuplement boisé et sa régénération en pâturage sont peu nombreuses et abordent surtout les aspects techniques.

Le regain d'intérêt actuel pour l'étude, la conservation et la gestion intégrée du paysage fait apparaître des lacunes dans notre connaissance de ces écosystèmes secondaires complexes, à l'origine du projet PATUBOIS.

3.1.

Les écosystèmes sylvo-pastoraux

L'écosystème sylvo-pastoral est répandu dans le monde entier et représente historiquement le premier mode d'exploitation pastorale.

Les intérêts qui s'y attachent sont aussi divers que les modes d'exploitation. Actuellement, on assiste à une divergence fondamentale entre les pays du Sud et ceux du Nord. Alors que pour les uns les terres de parcours restent une nécessité vitale, pour les autres, le pré-bois ou pâturage boisé devient un élément paysager menacé par la déprise agricole. L'impact du boisé sur les herbages est également compris différemment selon le climat. Le couvert ligneux, par l'ombre qu'il dispense, favorise la production herbagère lorsque les conditions macroclimatiques sont sèches (OVALLE et AVENDANO 1987, GROUZIS *et al.* 1991). Il apporte également une stabilité au milieu en raison de sa sensibilité réduite aux perturbations de l'environnement (MENAUT 1983), peut servir de fourrage d'appoint et prolonger la saison de pâture dans les zones arides et semi-arides (COUTERON *et al.* 1991, YOSSEI et FLORET 1991). A l'inverse, dans les zones macroclimatiques humides, l'arbre et l'herbe située sous son couvert entrent en compétition, notamment en ce qui concerne leurs besoins en lumière.

Pendant les décennies passées, dans les pays de l'hémisphère Nord, particulièrement en Europe, les problèmes se sont posés en termes de déprise d'un côté et de sectorisation de l'autre côté. Un intérêt croissant se manifeste ces dernières années pour l'écosystème sylvo-pastoral, symbole d'une cohabitation réussie entre l'homme et la nature. Les objectifs qui se rattachent à son utilisation sont variés. Dans la zone méditerranéenne, la remise en valeur du sylvo-pastoralisme vise à l'entretien et à la protection des massifs forestiers en luttant contre l'embroussaillage. Elle valorise les espaces naturels et lutte contre la dégradation des sols (ARNAUD et THAVAUD 1991). Le débroussaillage consécutif à l'utilisation de ces massifs pour la transhumance est de plus une mesure efficace de lutte contre les incendies (THAVAUD *et al.* 1991). L'apport fourrager lié à une amélioration forestière est le but poursuivi par une équipe multidisciplinaire (agriculteurs, forestiers et agronomes) dans la Drôme (France). Suite à une déprise agricole, le pin sylvestre a envahi d'anciennes terres de parcours. Actuellement, une expérimentation sylvo-pastorale a été mise en place pour suivre les effets du couvert forestier sur la production herbagère (collectif 1989).

Dans le Jura, hormis leur intérêt économique, les pâturages boisés revêtent un intérêt patrimonial et paysager qui découle de l'image véritablement emblématique qu'ils suscitent (SALVADÉ 1991). Le pâturage boisé, comme élément paysager, revêt une importance prépondérante. Dans les premières décennies de ce siècle, de nombreux forestiers en font leur préoccupation comme le démontre une littérature variée. Ils s'attachent particulièrement au côté esthétique et s'inquiètent de la disparition des pâturages boisés (BACON 1957). PILLOCHODY (1912 1920) relève à plusieurs reprises la beauté et l'harmonie créée par la cohabitation de la sylviculture et de l'alpiculture et il insiste sur le côté productif, en ce début du siècle, des deux modes d'exploitation. VON GREYERZ (1918) utilise également des arguments

d'ordre productif et d'ordre esthétique:

« ... parce que le forestier est généralement un esthète et, qu'amateur d'art, ce mélange de bois et de pâture plaît à son oeil ».

De plus, il estime que la perte de production fourragère est largement compensée par l'assainissement de certains sols tourbeux. Généralement, le rôle de l'arbre dans le pâturage apparaît comme bénéfique car le bétail l'utilise pour s'abriter. Par contre l'influence du boisé sur la croissance des herbages est considérée comme défavorable (MOREILLON 1919). Il faut toutefois noter que ces publications ne revêtent que rarement un caractère scientifique, mais qu'elles ne sont que le fruit de constatations empiriques. La première étude qui présente un souci d'exhaustivité est sans conteste celle de RIEBEN (1957). Celui-ci s'attache à décrire les nombreux facteurs concourant à la définition du contexte historique, géographique, géologique, climatologique et écologique⁽¹⁾. Il préconise une répartition des terres selon leur vocation forestière ou pastorale. Dans les terrains découpés en combes et crêts, il est nécessaire, toujours selon RIEBEN, d'affecter les sols profonds, issus des marnes ou des moraines, à la production herbagère et de conserver pour les forêts les sols plus superficiels et rocaillieux, formés sur des calcaires résistants. Cet avis est partagé par MAULER (1951) qui préconise la séparation des boisés et des pâtures sur la Montagne de Cernier, dans le canton de Neuchâtel. Seules les Franches-Montagnes, situées sur de vastes plateaux homogènes, échappent aux suggestions séparatrices de RIEBEN (1957). Ces auteurs estiment qu'on y rencontre des conditions écologiques et économiques favorables au maintien des prés-bois.

Depuis les années 70, on assiste à un regain d'intérêt pour la problématique des pâturages boisés (GIGANDET 1988). Le colloque sur l'aménagement des pâturages boisés des Franches-Montagnes (FARRON *et al.* 1971) regroupe des contributions de personnes venant des milieux très variés et il fait le point sur une situation complexe. Il dénote en même temps un esprit d'ouverture des milieux forestiers et débouche sur la volonté d'intégrer les points de vue des agriculteurs, des agronomes, des forestiers et des représentants de la protection de la nature et du tourisme. Durant les dernières années, quelques études ont été entreprises dans le but de comprendre et de sauvegarder les pâturages boisés (GMÜR et WETTSTEIN (1986) dans les Franches-Montagnes et BUECHE *et al.* (1990) sur le flanc sud de Chasseral).

(1) De larges extraits sont intégrés aux Chapitres 1 et 2 du présent rapport.

3.2.

La végétation des pâturages boisés

Aucune étude phytosociologique n'a été à ce jour consacrée aux pâturages boisés du Jura, considérés globalement.

Pourtant, la végétation des prés pâturés et des pelouses est relativement bien connue dans cette région, notamment par les travaux de ZOLLER (1954), BÉGUIN (1970) THOMET (1981), ROYER (1987), GIRARD (1987), DUCKERT (1987) ET HALLER-ROHNER (1990). Les contraintes liées à la méthode employée font qu'aucun de ces travaux ne tient compte de la présence des

arbres dans les pâturages. Dans le cadre des études phytosociologiques classiques, le pâturage boisé *n'existe pas* en tant que tel; quand il est mentionné, il est interprété comme une juxtaposition de pâturages et de fragments de forêts dégradées, ces derniers n'étant jamais relevés.

Les nombreux travaux phytosociologiques consacrés aux forêts du Jura, qu'il serait trop long d'énumérer ici, ne tiennent jamais compte de l'influence du bétail et de la texture* du boisement sur la composition floristique. Leur objectif étant de décrire les associations forestières climaciques, ils ignorent totalement les pâturages boisés et les forêts parcourues. Plus surprenant encore, l'un des premiers travaux de phytosociologie paysagère (BÉGUIN & HEGG 1975), qui concerne précisément les anticlinaux jurassiens, ignore lui aussi complètement les pâturages boisés !

Pourtant, les agronomes sont confrontés à la difficulté d'apprécier les effets du boisé sur la valeur fourragère des herbages (WETTSTEIN 1983), tandis que les forestiers doivent gérer empiriquement la régénération forestière en pâturage boisé. L'approche synusiale intégrée (GILLET *et al.* 1991) pourrait dans ce contexte jouer un rôle central pour réconcilier les intérêts du phyto-écologue, de l'agronome, du forestier et de tous ceux qui ont besoin de considérer le pâturage boisé comme une entité structurelle et fonctionnelle.

3.3.

Les sols des pâturages boisés

Les études sur les sols dans le domaine sylvo-pastoral sont peu nombreuses. La plupart ont été menées sous climat aride ou semi-aride, où les problèmes de fertilité et d'érosion se posent avec acuité. Ainsi, SUISSI *et al.* (1991) ont évalué en Tunisie la sensibilité des écosystèmes à la désertification par une recherche sur la végétation et les sols. Au Nigéria, FUWAPE (1991) a étudié l'effet du feu sur les sols et, au Maroc, QARRO (1991) a défini les facteurs de variation des teneurs en azote dans les terres de parcours. Il estime que l'arbre améliore la structure du sol par une meilleure complexation de la matière organique alors que VACHER (1984) admet que dans les « dehesas » espagnoles les racines de l'arbre améliorent la perméabilité du sol en faveur des Graminées. Le rôle de l'arbre dans la remise en circulation d'éléments puisés en profondeur est signalé par quelques auteurs (MONTROYA 1980, CORNEJO et GANDARA 1980; PARKER et MULLER 1982; HUBERT *et al.* 1982). Ils formulent l'hypothèse que les éléments majeurs (N, P, K, Ca, Mg) sont puisés en profondeur par le système racinaire de l'arbre et restitués dans les horizons supérieurs du sol par la minéralisation de la litière arborescente. Le gain trophique concernerait surtout les espèces herbacées. L'effet du sol sur la production d'un arbuste fourragère a été étudié par LAILHACAR *et al.* (1991) au Chili dans le but d'une meilleure gestion des ressources fourragères en terre de parcours.

Dans le massif jurassien, les études pédologiques ont porté essentiellement sur la caractérisation, le fonctionnement et l'évolution des sols. Les études traitant des relations entre la végétation et les sols sont plus rares, en

particulier dans les milieux secondaires. Les pelouses du Haut-Jura ont pourtant suscité l'attention de plusieurs auteurs. BÉGUIN (1970) a décrit une quarantaine de groupements végétaux sur la chaîne du Haut-Jura et a montré le rôle de certains facteurs géomorphologiques dans leur déterminisme. De même, les pelouses subalpines ont été abordées par MICHALET (1982) dans le cadre d'une étude de l'influence du climat général sur l'évolution des sols. Plus récemment, trois travaux de diplôme de l'Université de Neuchâtel ont porté sur les relations entre les sols et les pâturages dans le Haut-Jura: à Chasseral (GIRARD 1987), au Chasseron (DUCKERT 1987) et au Creux-du-Van (HALLER-ROHNER 1990). On citera également le travail de BÉGUIN et POCHON (1971) qui démontre que les nardaies s'installent sur des sols acides d'origine allochtone et celui de GOBAT *et al.* (1989) qui décrit l'influence des facteurs anthropiques sur la relation sol-végétation dans un système peu perturbé (Chasseron) et très perturbé (Creux-du-Van) par l'homme. Un récent travail de diplôme, entrepris par DOUARD (1994) en relation avec la recherche PATUBOIS, s'intéresse à l'influence des litières et des lessivats de l'érable et de l'épicéa sur les sols des pâturages boisés. Outre la composition chimique des lessivats et des litières produits par ces deux espèces arborescentes, l'auteur dégage les modifications pédologiques induites par la présence de l'arbre.

Si le Haut-Jura a été le cadre de nombreuses études pédologiques dégageant des caractéristiques fonctionnelles et évolutives ainsi que les relations entre les sols et la végétation, aucune jusqu'alors n'a porté sur les deux domaines réunis. Une étude des cycles biogéochimiques du domaine sylvo-pastoral jurassien serait souhaitable. Elle permettrait, entre autres, une approche mieux ciblée de la fertilité actuelle des sols et de leur conservation à long terme.

3.4. *La régénération du boisé dans les pâturages*

De manière à guider au mieux le lecteur, la synthèse bibliographique concernant la régénération en pâturage boisé est regroupée par thèmes.

3.4.1. *Vitesse de fermeture des pâturages en déprise*

La plupart des indications sont peu précises: KOLLMANN (1992) parle d'un reboisement qui se fait *lentement*. JACQUAT (1984) indique la valeur de *quelques dizaines d'années* pour le cas des Franches-Montagnes. Pour le Valais et le Tessin, WALTHER ET JULEN (1986) avancent également la même valeur, en détaillant cependant le cas de quelques pâturages, en citant un exemple de passage du stade cultivé à la forêt clairsemée en 40 ans. En altitude et avec des conditions écologiques favorables, SURBER *et al.* (1975) citent un laps de 10 ans pour le passage de la friche à la forêt, dans les Alpes. Dans les étages montagnard et subalpin, cette valeur passe à 20-30 ans, pour le cas de pâturages ayant subi une lente et progressive déprise. Pour le Jura

(Côtes du Doubs), une *trentaine* d'années sont suffisants pour le retour à un stade boisé (BONI 1993) Pour des pelouses calcaricoles de basse altitude de la région parisienne, BOCK (1986) indique un laps de temps de *100 ans*.

La dynamique forestière est retardée par les faibles précipitations, comme le constatent WALTHER ET JULEN (1986) pour le cas du Tessin et du Valais. BOCK (1986) note que les conditions du substrat (nature et épaisseur) de l'exposition déterminent la vitesse d'évolution vers la forêt. La forte densité de la strate herbacée est également un frein à la germination des graines d'essences arborescentes.

La recolonisation est plus lente si les semenciers sont en lisière que si ceux-ci sont disséminés dans le pâturage (WALTHER et JULEN 1986).

KOLLMANN (1992) distingue 3 phases dans la recolonisation par les buissons: une phase *pionnière*, composée de buissons de 1 m de diamètre et de hauteur, généralement monospécifiques, suivie d'une phase *d'enrichissement*, avec des buissons de 1-5 m, avec au maximum 10 espèces, tandis que la phase *mature* a en moyenne plus de 10 espèces.

3.4.2.

Stratégies des essences

L'*épicéa* est une essence climacique ayant son centre de gravité à l'étage subalpin, mais qui peut être abondante dans d'autres situations: d'après KRÄHENBÜHL (1967), sa présence dominante dans de nombreux pâturages des Franches-Montagnes est due à sa faculté de résistance à la dent du bétail, à sa vigueur dans les coupes rases d'antan, mais aussi à l'exploitation importante du hêtre (utilisé pour le bois de feu, l'alimentation des fours à chaux, ...). Comme le fait remarquer DUCHAUFOR, l'*épicéa* se régénère en pâturage quand les conditions de sols lui sont favorables, mais seulement si la graine peut germer et percer le feutrage de racines des graminées. L'*épicéa* a également été observé comme espèce colonisatrice dans les Alpes grisonnes, dans les mayens d'altitude (WALTHER et JULEN 1986). RAMEAU (1987, 1993) considère l'*épicéa* comme une essence dryade* nomade* pouvant, selon les circonstances, se régénérer en sous-bois (caractère dryade) ou coloniser des espaces ouverts (caractère nomade).

Le *hêtre* peut s'implanter dans les pelouses calcaires à la faveur d'un microclimat forestier: faible éclaircissement et humidité atmosphérique élevée (BOCK 1986). En tant que dryade* (RAMEAU 1987, 1993), il se régénère en général sous l'arbre adulte qui a produit les graines.

3.4.3.

Localisation de la régénération

Les souches sont un des endroits privilégiés de la régénération de l'*épicéa*, comme le notent plusieurs auteurs, dont DUCHAUFOR (1953).

La régénération se fait notamment à proximité des lisières, où sont présents des arbres porte-graines (BONI 1993), mais où l'ambiance forestière facilite la régénération des essences forestières. Le même auteur remarque que les petites terrasses créées par le passage répété du bétail, les tas de pierres, les affleurements rocheux sont autant d'endroits où la régénération peut avoir

lieu.

3.4.4. *Les phases de la régénération*

4 phases sont distinguées par BOCK (1986): la *germination*, déterminée par l'environnement de la pelouse, l'*implantation*, déterminée par la concurrence pour l'eau et les sels minéraux, la *croissance* et le *maintien*.

Le semis profite de l'humidité constante, du milieu acide et du manque de concurrence d'autres essences arborescentes (DUCHAUFOR 1953). La notion d'essence d'ombre et de lumière est peut-être à nuancer, comme le note ROUSSEL (1978). Le facteur hydrique serait ainsi plus important que le facteur lumière pour les semis et plantules. L'enracinement des semis est un facteur important, notamment dans le cas de l'épicéa (WEISSEN et JACQMAIN 1978). SCHAEFER et COUDERCHET (1992) notent que la germination peut être retardée en présence d'un tapis dense d'herbes, par exemple *Brachypodium pinnatum*.

3.4.5. *Le rôle des buissons*

La plupart des auteurs soulignent l'importance des buissons dans la recolonisation des pâturages par la forêt: par exemple PILLICHODY (1902) pour le Jura, BONI (1993) pour les Franches-Montagnes, KOLLMANN (1992) pour l'Allemagne. SCHAEFER et COUDERCHET (1992), contrairement à d'autres auteurs, n'ont pas observé la régénération des essences forestières dans les buissons.

Les buissons peuvent être des endroits favorables, mais seulement une fois que ceux-ci sont grands et moins denses, permettant ainsi à des graines d'essences arborescentes de pénétrer au milieu des fourrés, d'y germer sans devoir affronter la concurrence de la strate herbacée (BONI 1993). Les buissons sont favorables à la régénération car ils créent de nouvelles conditions écologiques, marquées par la diminution de la lumière et de l'insolation, l'augmentation de l'humidité et une atténuation des variations climatiques (BOCK 1986).

La protection vis-à-vis du bétail est bien entendu le rôle principal des buissons, surtout les épineux, dans les pâturages (PILLICHODY 1902).

3.4.6. *Le bétail*

La pression du bétail s'exerce de trois manières sur la régénération: l'*abrouissement*, le *piétinement* et l'*embouement* (BROGGI et WILLI 1984, KRÄHENBÜHL 1967).

S'il est possible d'évaluer la pression du bétail actuel sur la végétation, tel n'est pas le cas pour l'estimation de la pression de celui-ci il y a quelques décennies: la zootechnie a modifié le type de bétail (poids, comportement) (LUICK et KAPFER 1993).

Le bétail peut aussi avoir une influence positive sur la régénération, par ameublissement du sol et mise à nu de ce dernier (BONI 1993).

4. Objectifs et fondements de la démarche

Résumé

La compréhension des mécanismes qui gouvernent l'organisation d'un pâturage boisé passe obligatoirement par l'étude fine de la **végétation**. Celle-ci est au cœur de l'écosystème sylvo-pastoral: élément essentiel du paysage, elle détermine directement le potentiel fourrager, ainsi que la structure, la texture et le potentiel de régénération du boisé. Notre démarche est donc résolument centrée sur la végétation, reflet des caractères stationnels et des conditions d'exploitation.

La complexité de la végétation d'un pâturage boisé s'exprime à différentes échelles d'espace et de temps. On peut définir trois **niveaux** intégrés d'organisation: (1) le niveau des communautés végétales élémentaires (**synusies**) arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales; (2) le niveau des **phytocénoses**, unités fonctionnelles formées d'un assemblage répétitif de synusies fortement liées entre elles (pâturages diversement boisés, bois pâturés); (3) le niveau des mosaïques de phytocénoses qui constituent les **estivages**.

À chacun de ces niveaux d'intégration, la démarche adoptée vise simultanément deux objectifs: (1) rendre compte de la **diversité** de la végétation et des conditions stationnelles sur l'ensemble du Jura suisse; (2) expliciter les **processus** mis en œuvre dans le déterminisme du maintien et de l'évolution de la végétation. Le souci d'intégrer ces deux aspects habituellement dissociés est un trait original de notre démarche: **typologie** et **modélisation systémique** y sont considérés comme des outils complémentaires.

Pour comprendre l'organisation de la végétation à chaque niveau, il est nécessaire de bien connaître les conditions du milieu naturel et humain, en particulier celles qui sont liées aux pratiques pastorales et sylvicoles. C'est pourquoi notre étude s'appuie sur des **expertises** confiées à des forestiers et à des agronomes. Le déterminisme édaphique des systèmes est abordé à partir d'une étude détaillée des **sols** et des **humus** en relation avec la végétation. L'étude des processus d'organisation du boisé se base sur des **inventaires des peuplements**, complétés par des investigations dendrochronologiques et diachroniques.

L'intégration de données très disparates (phytosociologiques, écologiques, cartographiques, dendrologiques, agronomiques...) est rendue possible par l'utilisation d'outils informatiques très performants (Système de Gestion de Bases de Données Relationnelles, Système d'Information Géographique). L'un des objectifs du projet est de fournir des outils de diagnostic informatiques (base de données **Patubase**, modèles prédictifs) et imprimés (clés de détermination, fiches descriptives). Les **outils informatiques** développés par PATUBOIS constituent la partie la plus évolutive des produits de la recherche.

4.1. *Un objet d'étude centré sur la végétation*

4.1.1. *Les conditions du maintien de l'écosystème sylvo-pastoral*

Les pâturages boisés étant définis comme des écosystèmes partiellement déterminés par les activités humaines (pastorales et sylvicoles essentiellement), toute étude qui vise à comprendre les conditions de leur maintien doit nécessairement en tenir compte.

Toutefois, les activités humaines ne sont que des agents déterminants du comportement du système qui nous intéresse, et ne font pas partie de sa structure même. Ils ne sont pas les seuls à influencer la composition et la dynamique de celui-ci: le climat, la situation topographique, les sols jouent un rôle tout aussi déterminant. La prépondérance des facteurs anthropiques se manifeste dans les cas extrêmes, quand ils deviennent limitants (systèmes d'exploitation intensive). D'autre part, leur action sur le paysage, la faune sauvage, le bétail se fait toujours par l'intermédiaire de la végétation, qui se trouve être le constituant fondamental de l'écosystème.

4.1.2. *Le pâturage boisé: un système phyto-écologique*

La végétation est la composante essentielle des pâturages boisés: sa composition, sa structure et son organisation déterminent en particulier la valeur pastorale* des herbages et le potentiel de régénération. Cette position centrale de la végétation, intégratrice des conditions écologiques (physiques et humaines) et agent principal de structuration de l'écosystème et de production de matière organique, justifie que l'on considère ici le pâturage boisé comme un système* phyto-écologique, dont les composants matériels sont les organismes végétaux ou les communautés végétales.

Les autres constituants biologiques de l'écosystème (faune sauvage, bétail, bactéries, champignons) n'appartiennent pas au système phyto-écologique, même s'ils jouent un rôle fondamental dans les flux de matière et d'énergie et s'ils conditionnent l'existence même de la végétation. Ils seront donc considérés comme des agents extérieurs au système, sources de contraintes et de sélection pour la flore (action du bétail).

4.1.3. *Différentes échelles d'investigation*

La structure complexe de la végétation des pâturages boisés nous impose de considérer différentes échelles d'investigation. Une approche multiscalaire est nécessaire pour bien comprendre l'organisation des systèmes phyto-écologiques et situer clairement les niveaux d'espace-temps dans lesquels s'exercent les contraintes écologiques et les processus dynamiques.

Cette approche différenciée des niveaux d'intégration est fondamentale; elle constitue le fondement de l'écologie moderne (théorie de la hiérarchie, écologie du paysage). On peut rappeler quelques lois générales s'appliquant aux niveaux intégrés (AUGER *et al.* 1992):

- A chaque niveau correspond une échelle d'espace et de temps.
- Le nombre des objets (structures observables) diminue quand on passe d'un niveau inférieur à un niveau supérieur.
- Les structures qui apparaissent complexes à un niveau inférieur ne sont que des parties fonctionnelles et structurelles d'un niveau supérieur.
- Chaque objet à un niveau donné conditionne l'existence des objets du niveau inférieur et présente des propriétés qui lui sont propres (qualités émergentes), non déductibles de celles des objets du niveau inférieur.
- Les facteurs déterminants de l'organisation sont différents à chaque niveau.

Dans le cadre de la présente étude, trois niveaux d'organisation de la végétation sont distingués, correspondant à trois échelles d'approche des pâturages boisés (fig. 4.1, voir aussi § 5.1.3):

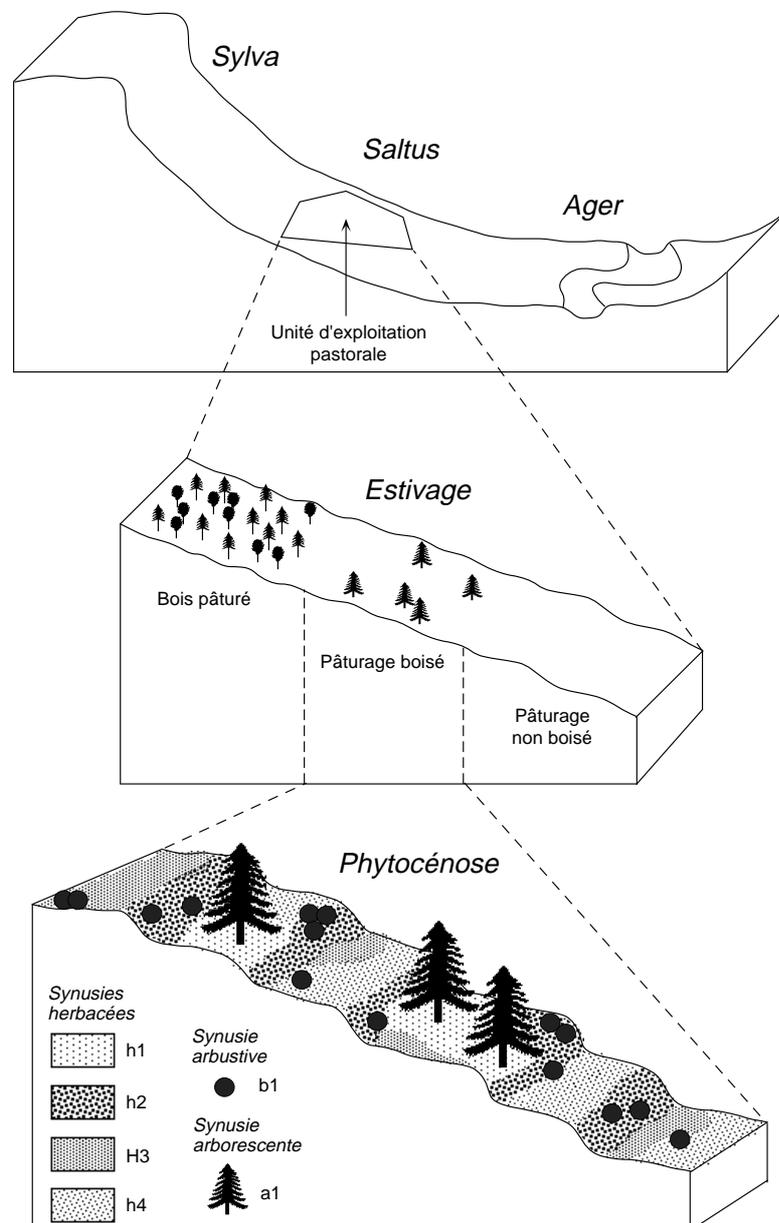


Fig. 4.1:
Les niveaux de perception du pâturage boisé: du paysage aux synusies.

- Le *niveau 1* des communautés végétales élémentaires (*synusies** d'arbres, d'arbustes, d'herbes et de mousses) qui constituent les pièces du «puzzle» pâturage boisé.
- Le *niveau 2* des complexes de végétation (*phytocénoses** de pâturages boisés et de bois pâturés), formés de l'assemblage régulier de communautés élémentaires.
- Le *niveau 3* des unités d'exploitation (*estivages**), représentant une mosaïque de différents complexes en interaction (du pâturage non boisé au bois non pâturé).

Dans le paysage, les estivages sont eux-mêmes intégrés dans le *saltus*, zone intermédiaire entre l'*ager* (champs cultivés aux alentours des villages) et la *sylva* (forêts).

Chaque niveau d'organisation possède ses propres lois mais est influencé par les niveaux inférieur et supérieur: telle phytocénose de pâturage boisé peut se maintenir tant que, d'une part, les conditions de vie d'une synusie arbustive jouant un rôle clé dans la régénération sont assurées, et tant que, d'autre part, la gestion globale de l'unité d'exploitation ne compromet pas son équilibre global.

4.2.

Diversité et fonctionnement: deux aspects indissociables

La compréhension de ces lois, qui ne s'appliquent pas de la même manière à tous les pâturages boisés, nécessite à la fois la connaissance de la diversité des situations et la compréhension des processus d'organisation. Le souci d'intégrer ces deux aspects habituellement dissociés est un trait original de notre démarche: typologie et modélisation systémique y sont considérés comme des outils complémentaires.

La démarche adoptée vise simultanément deux objectifs:

1. Rendre compte de la *diversité* de la végétation et des conditions stationnelles sur l'ensemble du Jura suisse, à chaque niveau d'intégration.
2. Expliciter les *processus* mis en œuvre dans le déterminisme du maintien et de l'évolution des communautés végétales aux différents niveaux d'intégration.

4.2.1.

L'approche typologique

La réponse au premier objectif passe par l'élaboration de *typologies* à chaque niveau d'organisation. La typologie des communautés végétales vise à définir des *types* qui sont des catégories abstraites déduites du traitement statistique d'un certain nombre de relevés. Chaque type est sensé représenter une catégorie homogène vis-à-vis des critères retenus pour les comparaisons. Le rattachement d'un objet observé (relevé d'une communauté végétale) à un type préalablement défini permet de lui attribuer un certain nombre de propriétés, issues de corrélations avec les variables

environnementales ou des indications de la flore, partagées statistiquement par l'ensemble des objets qui ont servi à le définir. Cette démarche *prévisionnelle* permet de faire des diagnostics rapides à partir d'observations ponctuelles sur la végétation d'un pâturage boisé, en profitant des connaissances acquises lors de l'élaboration de la typologie. Par exemple, l'identification d'une synusie herbacée à un type connu renseigne sur ses exigences écologiques (acidité, fertilité du sol), sa valeur fourragère (par l'intermédiaire de la valeur pastorale*), son rôle dans la régénération des arbres, etc.

Les types de synusie et de phytocénose sont eux-mêmes regroupés dans une classification hiérarchique, afin de mettre en évidence leurs affinités et la logique de leur diversité.

4.2.2.

L'approche systémique

Le deuxième objectif, qui touche au *fonctionnement* et à la *causalité* (déterminisme écologique, comportement dynamique), requiert l'utilisation d'autres outils conceptuels, empruntés à la démarche *systémique*. Tandis que la démarche *prévisionnelle* (statique), décrite dans le paragraphe précédent, s'intéresse surtout aux composants des systèmes en se fondant sur des corrélations entre les types de communautés végétales et les « descripteurs écologiques », la démarche *prédictive* (dynamique) privilégie les *relations spatio-temporelles* (déduites d'observations directes ou indirectes) entre les composants des systèmes phyto-écologiques; les variables environnementales sont ici considérées comme des facteurs de transformation des communautés végétales (variables de contrôle). Trop souvent présentées comme antagonistes et exclusives, ces deux démarches sont ici considérées comme complémentaires: la typologie fournit les catégories auxquelles seront appliqués et généralisés les modèles systémiques; les résultats comparés des corrélations statistiques servent à élaborer des hypothèses sur le déterminisme des transformations.

Chaque phytocénose de pâturage boisé peut être considérée comme un *système* (« *ensemble organisé de composants en interrelation* »), formé d'un complexe de synusies en interaction. A l'intérieur de chaque phytocénose, les relations spatiales et temporelles entre les synusies, déterminées par un complexe de facteurs d'origine naturelle (géomorphologie, sol, climat) et humaine (taux de boisement, pression de pâturage, fertilisation), sont déduites des observations de terrain (contacts, superpositions) et des connaissances acquises sur leur déterminisme (corrélations avec les données environnementales). On représente le système phytocénotique au moyen d'un *réseau systémique*, dans lequel les *composants* (synusies) sont réunis par des *flèches*, symbolisant la nature et le déterminisme des relations. Ce réseau systémique est un modèle qualitatif qui résume l'ensemble des connaissances et des hypothèses sur la structure et l'organisation du système.

En comparant et en réunissant les réseaux systémiques, on peut dégager des *similitudes dans les réseaux de relations*, qui définissent une *structure formelle*. Les synusies occupant une même fonction dans différents systè-

mes concrets sont dits *homologues* dans le cadre de cette structure formelle (indépendamment de leur type). La recherche des structures formelles permet d'élaborer un *modèle dynamique généralisé*, que l'on pourra appliquer à la *prédiction* et à l'*action*, après être passé par une étape supplémentaire d'abstraction (quantification et simplification).

4.3. L'étude des herbages et du peuplement boisé

4.3.1. Intégration des données agronomiques et forestières

Si l'étude de la végétation est au cœur de la démarche adoptée dans ce travail, les données sylvicoles et agronomiques ne sont pas négligées pour autant. Elles font l'objet d'enquêtes et d'expertises effectuées par des ingénieurs forestiers et agronomes, ainsi que de discussions régulières au sein de la Commission scientifique qui accompagne le projet. Elles sont progressivement intégrées à la connaissance des systèmes phyto-écologiques sylvo-pastoraux.

4.3.2. Objectifs de l'étude du peuplement boisé

Un volet important de la recherche est consacré à la structure et à la dynamique du peuplement boisé. La régénération forestière joue en effet un rôle déterminant dans l'organisation et le comportement dynamique des phytocénoses de pâturage boisé.

Le premier objectif de cette étude est de décrire la *structure des peuplements* (du semis à l'arbre adulte) selon une méthode d'*inventaire* adaptée à des taux de boisement variés. La comparaison des résultats vise à classer les peuplements selon la distribution des classes de hauteur et de diamètre, de manière à fournir une première évaluation de leur situation d'équilibre. L'articulation avec l'approche synusiale intégrée se fait par le biais d'un *indice de régénération* et d'une estimation de la densité des essences dans les stades herbacé, arbustif et arborescent, calculés pour chaque phytocénose en fonction de sa composition synusiale.

La compréhension de la *dynamique des peuplements* nécessite de connaître la vitesse d'évolution du boisé en pâturage. On s'appuiera sur deux approches complémentaires. La première approche, *dendrochronologique*, consiste à comparer les accroissements mesurés sur des arbres de différentes provenances: on espère ainsi estimer l'influence de l'altitude, de la position sociale* et de l'abroustissement sur la vitesse de croissance de l'arbre. La deuxième approche concerne la comparaison de photographies aériennes de peuplements à différentes époques (étude *diachronique* de l'évolution du taux de boisement, de sa structure* et de sa texture*); complétée par des observations sur quelques pâturages désaffectés, cette approche doit fournir des indications sur la vitesse et les modalités selon lesquelles le peuplement

boisé évolue, dans différentes conditions stationnelles (altitude, situation topographique, pression pastorale).

La synthèse des connaissances sur la structure et la dynamique des peuplements boisés passe par la conception d'un *modèle systématique simplifié*, qui permet de tester les hypothèses en simulant les tendances évolutives des peuplements inventoriés.

4.4. *L'étude des sols et des humus*

4.4.1. *Objectifs de l'étude des sols*

Dans le cadre de PATUBOIS, le sol n'est pas étudié pour lui-même mais en tant que composante explicative de l'organisation des systèmes phytocénoses. Les profils décrits dans les stations* sont échantillonnés en fonction des synusies herbacées et sont utilisés dans des analyses statistiques pour quantifier les relations sol-végétation.

4.4.2. *Objectifs de l'étude des humus*

L'étude micromorphologique des humus fait l'objet d'un subside spécial du FNRS. Orientée vers la compréhension fine des processus, elle vise à rechercher dans les humus les traces du fonctionnement passé et actuel du système sol-végétation.

4.5. *Développement de bases de données et d'outils de diagnostic*

Le programme de recherche PATUBOIS a l'ambition de fournir aux utilisateurs potentiels (experts, gestionnaires) le moyen d'accéder à l'ensemble des données et connaissances nécessaires pour dresser un inventaire des pâturages boisés et les gérer rationnellement. Un effort important est consenti pour mettre en valeur les résultats de la recherche, par le développement de bases de données et d'outils de diagnostic accessibles et performants. Dans cette perspective, les *outils informatiques* (base de données, cartes digitalisées, modèles dynamiques) développés par PATUBOIS constituent la partie la plus évolutive des produits de la recherche.

4.5.1. *Patubase, outil de gestion des données*

L'exploitation de la masse considérable de données de différente nature (relevés phytosociologiques, données agronomiques, inventaires forestiers, etc.) accumulées au cours des quatre années du programme PATUBOIS a grandement bénéficié de la mise au point d'une base de données relationnelle, appelée *Patubase*. Cet outil de gestion informatique des données, spécialement développé pour PATUBOIS, permet de les stocker, les visua-

liser, les actualiser et les mettre en valeur (calculs automatisés, graphiques, cartes) avec le maximum de facilité et d'efficacité.

L'aspect *évolutif* de *Patubase* est fondamental dans la phase d'application qui suivra PATUBOIS. Les résultats présentés dans le présent rapport se basent sur un constat, nécessairement figé, de plus de 4 années de recherche. Étant données l'ampleur géographique et l'ambition du projet, de nombreuses lacunes risquent d'apparaître, qui seront facilement comblées, au fur et à mesure des besoins, en utilisant cet outil informatique développé par PATUBOIS.

Un document en annexe (Annexe IV) présente en détail cette base de données, développée sous *4e Dimension* (Système de Gestion de Bases de Données Relationnelles*) et accessible sur micro-ordinateur Macintosh et bientôt sous Windows.

4.5.2.

Utilisation d'un Système d'Information Géographique

Les données cartographiques (cartes des placettes et des sites, cartes de l'évolution du boisement) sont stockées et traitées à l'aide d'un Système d'Information Géographique*, *Arc-Info*. Très étendu dans ses possibilités mais relativement difficile d'accès, cet outil permet de mettre en valeur les multiples informations spatialisées liées au projet. Il s'agit aussi d'un outil évolutif, capable de gérer les modifications et l'ajout de nouvelles données.

4.5.3.

Outils de diagnostic

Patubase intègre des outils de diagnostic automatique d'un relevé de synusie (rattachement à un type défini régionalement, rattachement à la classification phytosociologique hiérarchique, valeur pastorale*, valeurs écologiques indicatrices* de LANDOLT, spectre biologique*) ou d'un relevé de phytocénose (rattachement à un type défini régionalement, structure du peuplement ligneux).

D'autres outils de diagnostic sont disponibles sur papier: *clés de détermination* et *fiches descriptives* des types de synusie (Volume II) et de phytocénose (Volume III), accompagnées de *tableaux phytosociologiques* détaillés et synthétiques. Leur utilisation est plus souple, mais aussi plus délicate.

Des *modèles informatiques* de prédiction et de simulation du comportement dynamique d'un pâturage boisé et de son peuplement ligneux sont développés à l'aide du logiciel *STELLA II* (Macintosh ou Windows).

5. Méthodes d'analyse de la végétation

Résumé

L'étude fine de la végétation des pâturages boisés utilise les concepts méthodologiques de la **phytosociologie synusiale intégrée**. Elle vise à fournir une **typologie** de la végétation à deux niveaux d'organisation: (1) le niveau des communautés végétales élémentaires (synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales); (2) le niveau des complexes de végétation (phytocénoses de pâturages non, peu ou très boisés et de bois pâturés).

Pour chacun de ces deux niveaux, deux étapes sont nécessaires: (1) l'**échantillonnage** sur le terrain (relevés phytosociologiques); (2) le **traitement** des données à l'aide de techniques d'analyses multivariées pour la définition des types de synusies ou de phytocénoses.

Les relevés de **synusies** (listes quantifiées d'espèces) sont effectués à l'intérieur de stations de phytocénoses préalablement délimitées. La comparaison statistique des relevés préalablement regroupés en catégories (synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales) aboutit à la définition des types de synusies (syntaxons élémentaires).

Un relevé de **phytocénose** (liste quantifiée des types de synusies) est effectué dans chacune des stations. Le traitement statistique des relevés permet de définir des types de phytocénoses (cœnotaxons élémentaires).

Grâce à la base de données Patubase, les nombreux renseignements enregistrés avec les relevés ou déduits de leur composition botanique servent à caractériser la répartition géographique, l'écologie, la biodiversité, la valeur pastorale et le potentiel de régénération de chaque type de synusie ou de phytocénose. Les caractères différentiels les plus évidents, liés notamment à la physionomie, l'altitude et la situation topographique, sont utilisés pour élaborer les **clés de détermination** des synusies et des phytocénoses, accompagnées de tableaux synthétiques.

5.1. *La phytosociologie synusiale intégrée*

5.1.1. *Le choix d'une méthode d'analyse de la végétation des écosystèmes sylvo-pastoraux*

5.1.1.1. *Les objectifs de la typologie de la végétation*

L'analyse de la végétation des écosystèmes mixtes sylvo-pastoraux peut servir deux séries de préoccupations, souvent complémentaires:

- *Évaluer les ressources agronomiques* actuelles et potentielles de l'écosystème (valeur pastorale ou fourragère, charge potentielle...).
- *Évaluer les tendances dynamiques* de la phytocénose et les répercussions des activités humaines sur la régénération forestière et la valeur pastorale.

Même si l'analyse de la végétation, à elle seule, ne donne pas une réponse directe et complète à ces objectifs, elle devrait permettre de poser un diagnostic en un minimum de temps, à condition:

- de disposer de sources fiables concernant les *corrélations* entre les présences d'espèces, les conditions du milieu et la valeur agronomique (par ex.: valeurs écologiques d'ELLENBERG ou de LANDOLT, indices spécifiques de DAGET & POISSONET);
- de considérer la phytocénose sylvo-pastorale comme un *système*, dont il convient de distinguer les composants essentiels, les régulateurs déterminants et les boucles de rétroaction.

Le choix d'une méthode d'analyse de la végétation devra tenir compte de ces deux conditions et rechercher un bon compromis entre la précision et la fiabilité des résultats d'une part et la rapidité et l'efficacité du protocole d'autre part.

Les méthodes d'analyse de la végétation ont comme objectifs primaires l'*échantillonnage* et la *typologie* des communautés végétales, pouvant être au service d'objectifs secondaires adaptés à des problématiques variées (fig. 5.1).

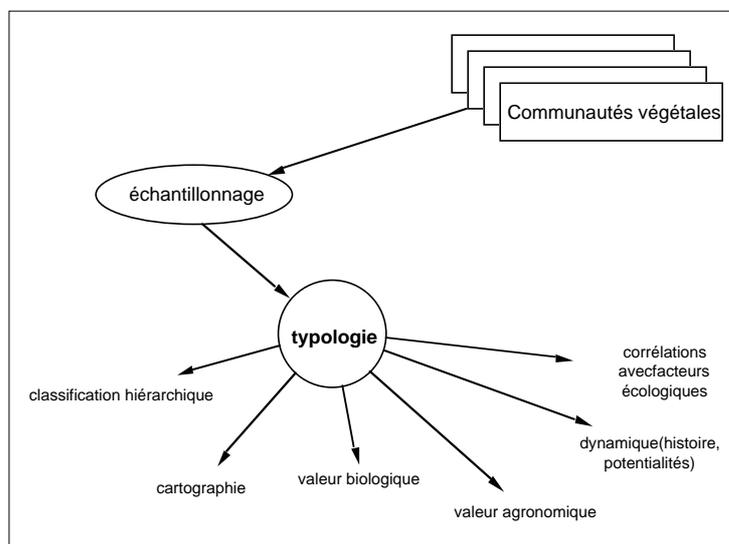


Fig. 5.1:
Objectifs de l'analyse
des communautés
végétales.

Ces différentes opérations reposent sur des présupposés théoriques communs, que l'on pourrait formuler ainsi:

- Toute surface de végétation peut être analysée comme l'assemblage de *communautés végétales*, séparées par des *discontinuités plus ou moins floues*.
- Le *relevé* d'une communauté doit être *représentatif* de celle-ci, c'est-à-dire contenir une part acceptable des espèces qui la constituent, en rendant compte de leur importance relative (recouvrement, etc.).
- Le *relevé* doit aussi être *homogène* et ne doit pas mélanger deux communautés contiguës.
- Les communautés regroupées dans un même *type* sont supposées partager un ensemble de *caractères structurels et fonctionnels communs* (composition floristique, physionomie, conditions du milieu, origine, potentialités, valeur pastorale), ce qui permet de généraliser des corrélations établies localement.

Parmi les *principales difficultés* auxquelles on est confronté, on peut citer:

- Sur quels critères se fait la *délimitation* et le choix de l'aire (ligne)-échantillon ?
- Comment prendre en compte la *macro- et la micro-hétérogénéité* (structure horizontale à différents niveaux de perception) de la végétation et du milieu ?
- Comment prendre en compte la structure verticale de la végétation (*stratification*) ?
- Comment prendre en compte les *variations temporelles périodiques* (saisonnnières) de la physionomie et de la composition floristique ?
- Comment apprécier la surface minimale du relevé ?
- Comment relever une communauté éclatée en petits fragments ?

Avant de présenter en détail la méthode synusiale intégrée que nous avons choisie dans ce travail, il n'est pas inutile de faire le point sur les deux méthodes de typologie de la végétation les plus couramment appliquées aux écosystèmes forestiers et prairiaux.

5.1.1.2.

Comparaison de deux méthodes classiques

Deux méthodes sont largement utilisées en Europe (voir tableau comparatif, fig. 5.2): la *méthode du relevé phytosociologique classique* (école sigmatiste de BRAUN-BLANQUET) et la *méthode du relevé linéaire* (DAGET & POISSONET).

La méthode phytosociologique classique, ou méthode *sigmatiste** de BRAUN-BLANQUET (1928, 1968), s'applique depuis longtemps aux forêts et aux herbages, mais il n'existe à notre connaissance aucune typologie sigmatiste des phytocénoses sylvo-pastorales, la méthode se heurtant au problème de la micro-hétérogénéité structurelle de la végétation et à celui des *communautés basales** fortement artificialisées (où les espèces dominantes jouent un rôle fondamental). Les relevés phytosociologiques sigmatistes ont parfois été utilisés pour évaluer la *valeur pastorale** (VP) des

La méthode du relevé sigmatiste classique

prairies et pelouses. On a pu montrer une excellente corrélation linéaire entre les VP calculées selon des relevés linéaires en points-quadrats et selon des relevés sigmatistes à partir des indices d'abondance-dominance (VERTÈS, 1989, ZILLOTTO 1993).

Parmi les principales critiques adressées à l'encontre de la méthode sigmatiste, on peut relever:

- Méthode *arbitraire et subjective*: les opérations et les choix ne sont pas clairement explicités.
- Trop d'importance accordée au “*synsystème*” (classification générale), érigé en dogme.
- Trop peu d'importance donnée aux *processus explicatifs fondamentaux* (déterminisme écologique, dynamique), le plus souvent abordés de façon peu rigoureuse.
- Manque de précision des unités décrites: les associations classiques sont souvent de conception beaucoup trop large pour les besoins de l'agronomie par exemple (problème des faciès...).

	Relevé sigmatiste	Relevé linéaire
Forme et limites du relevé	surface généralement rectangulaire, normalement connexe	une ou plusieurs lignes de points équidistants
Taille du relevé	appréciée selon critères d'homogénéité globale et de représentativité	fixée précisément à l'avance selon structure de la végétation (recouvrement...)
Critères d'homogénéité	homogénéité floristique globale (et macro-hétérogénéité écologique)	homogénéité physiologique (et macro-homogénéité écologique)
Prise en compte de la stratification	un seul relevé, mais espèces ligneuses quantifiées pour chaque strate	plusieurs relevés (un relevé par strate principale), en adaptant le dispositif de mesure
Catégories d'objets répertoriés	toutes les espèces présentes dans l'aire-échantillon (en pratique, on élimine les espèces liées de façon trop évidente à un microbiotope particulier)	toutes les espèces “touchées”, ainsi que certains éléments du milieu (sol nu, cailloux, litière, roche-mère...)
Quantification des objets	indices synthétiques: abondance (densité) - dominance (recouvrement), sociabilité (taux d'agrégation)	1. Fréquence de contact Fsi pour N points; 2. fréquence relative: $Fri=100 \cdot Fsi/N$; 3. contribution spécifique: $Csi=100 \cdot Fsi/\sum(Fsi)$; 4. fréquence et rang combinés
Critères de ressemblance des relevés	composition floristique globale	espèces dominantes, variables environnementales, valeur agronomique, etc.
Type défini	association végétale (ou syntaxon élémentaire)	écofaciès
Méthodes	tri manuel des tableaux floristiques; analyses multivariées des relevés de végétation	analyses multivariées (espèces et descripteurs écologiques)
Classification hiérarchique générale	oui, selon critères floristico-statistiques	non

Fig. 5.2: Tableau comparatif de deux méthodes classiques d'analyse de la végétation.

La méthode du relevé linéaire

- Critique de la notion de *fidélité* et de son rôle dans la typologie et la classification hiérarchique.
- L'indice d'*abondance-dominance* ne peut pas être considéré comme une véritable mesure quantitative rigoureuse et ne peut donc être utilisé comme tel.

Les différentes variantes du *relevé linéaire* (ou points-quadrats) ont été surtout développées par les agronomes pour s'appliquer de façon standard et fiable aux herbages naturels, semi-naturels ou artificiels (DAGET & POISSONET 1971). Elles permettent des mesures quantitatives relativement précises. Leur mise en oeuvre ne nécessite pas une longue durée d'apprentissage. Les typologies (s'appuyant notamment sur le concept d'*écofaciès*, qui privilégie les espèces dominantes) peuvent se révéler très pertinentes dans les limites d'un cadre géographique et d'une problématique précises (OSTERMAN 19xx).

Les inconvénients de cette méthode sont cependant nombreux:

- Incohérence théorique du mélange au même niveau des critères floristiques (espèces en nombre fini) et écologiques (descripteurs qualitatifs ou quantitatifs en nombre infini) dès la phase d'échantillonnage. La diversité des choix nécessités par ce mélange rend impossible la comparaison de types définis dans des contextes différents.
- En voulant être trop *objectif*, on devient aveugle... Réduire l'activité scientifique à une activité technique standardisée (où il n'est pas nécessaire de se poser des questions) constitue-t-elle un progrès ?
- Méthode assez lourde, contraignante et longue.
- Danger de privilégier les espèces dominantes: les faciès ont une signification écologique souvent beaucoup plus pauvre que les combinaisons globales d'espèces et sont souvent l'expression d'une simple convergence.
- Le relevé linéaire ne s'applique pas à toutes les végétations; il ignore les mosaïques fines car il nécessite des unités connexes de grande dimension.
- Le relevé linéaire introduit des distorsions dans la description de la structure de la végétation: les contributions spécifiques fondées sur la fréquence constituent une mesure objective mais arbitraire, sans grande signification biologique (par opposition à la densité, au recouvrement ou à la "sociabilité").

5.1.2.

Les fondements de la phytosociologie synusiale intégrée

La *méthode phytosociologique synusiale intégrée* (ou méthode des *relevés synusiaux et phytocénétiques*) combine un certain nombre d'avantage des deux approches précédentes. Elle constitue, comme la méthode sigmatiste, une méthode théoriquement applicable à tous les milieux, avec des critères universels d'échantillonnage et de classification. La précision dans la distinction des syntaxons élémentaires* est *a priori* comparable ou même supérieure à celle des *écofaciès**, si l'on tient compte de l'*abondance-dominance** dans les comparaisons floristiques, même si la végétation est pluristratifiée et en mosaïque. Mais le principal avantage de la méthode synusiale intégrée est sans doute de fournir les éléments d'une véritable *approche systématique* des phytocénoses*, en reconnaissant d'emblée deux niveaux d'organisation.

Elle est conçue par ses auteurs (DE FOUCAULT 1986, JULVE 1986, GILLET

1986a, 1986b, GILLET *et al.* 1991) comme un perfectionnement de la méthode *sigmatiste** classique de BRAUN-BLANQUET. Elle est née de la convergence de différents impératifs d'ordre théorique:

- établir un parallélisme étroit entre la typologie des communautés végétales et les niveaux d'organisation de la végétation;
- homogénéiser et clarifier les concepts de base par rapport à une théorie écologique;
- promouvoir une approche systémique de la végétation en relation avec la dynamique des écosystèmes et son déterminisme écologique.

L'approche phytosociologique classique ne reconnaît qu'un seul niveau de description, celui de l'association* végétale. Cependant, ce niveau n'est pas rigoureusement défini et peut varier considérablement selon les cas (entre une association forestière et une association muscinale épiphytique, il y a une énorme différence d'échelle !). Il apparaît souvent qu'un seul niveau d'analyse ne permet pas de rendre compte de la complexité d'organisation de la végétation. Beaucoup de problèmes posés par les applications de la phytosociologie (cartographie, phytoécologie, foresterie, pastoralisme, gestion conservatoire, etc.) confirment la nécessité de choisir un niveau d'analyse adapté et de comprendre l'articulation entre les niveaux.

La méthode *synusiale intégrée* prend sa source dans les développements récents de la phytosociologie (affinement de la perception de l'homogénéité du relevé, introduction des concepts de la "phytosociologie paysagère") et dans la redécouverte de concepts heuristiques (BARKMAN 1973) définis depuis longtemps (*synusie**, *phytocénose**), mais qui restaient à intégrer dans une théorie phytosociologique.

Deux principes fondamentaux la distinguent de la phytosociologie sigmatiste classique:

- les *communautés végétales élémentaires* sont situées au niveau d'organisation de la *synusie** (généralisation d'une conception synusiale de l'association* végétale, découlant d'un affinement historique progressif des méthodes d'analyse de la végétation);
- les *complexes de végétation* (*phytocénoses**, *teselas**, *catenas**) sont décrits par *intégration* à partir de ce niveau de base (généralisation des méthodes de la phytosociologie paysagère ou symphytosociologie).

Ces choix épistémologiques ont notamment pour conséquence de considérer toute communauté végétale pluristratifiée — forêt, pâturage boisé, etc. — comme une *phytocénose**, et donc de la décrire comme une *combinaison d'associations* synusiales, et non comme une simple *combinaison d'espèces*; la notion classique d'«association forestière» se trouve donc remise en question. La méthode de description des *relevés synusiaux et phytocénotiques* est théoriquement applicable à tous les milieux, avec des critères universels d'échantillonnage et de classification.

La phytosociologie synusiale intégrée fournit des outils pour explorer scientifiquement les relations entre structure* et comportement dynamique des communautés végétales à tous les niveaux d'organisation*. Son principal avantage est sans doute de fournir les éléments d'une véritable approche

systemique, de par la prise en compte des différents niveaux d'organisation spatio-temporelle des communautés végétales complexes, particulièrement importante dans le cas des écosystèmes forestiers et sylvo-pastoraux, où les différentes strates de végétation présentent un déterminisme et des comportements dynamiques spécifiques (réponses aux contraintes et aux perturbations, vitesse d'évolution, etc.). Il n'est pas rare que l'on constate une apparente contradiction entre la flore des strates inférieures et supérieures; ce phénomène de *décalage floristique* a été clairement mis en évidence dans les forêts alluviales perturbées (GALLANDAT *et al.* 1993) et s'explique par l'inertie différente des strates, la strate herbacée réagissant beaucoup plus vite aux changements que la strate arborescente. Dans d'autres cas, l'opposition entre le caractère calcicole de la strate arbustive et le caractère acidophile de la strate herbacée s'explique par des différences dans les niveaux d'enracinement (GILLET 1986b). Des différences importantes de profondeur du sol à quelques centimètres de distance sont fréquentes dans le Jura: elles se traduisent par une mosaïque de synusies herbacées alors qu'elles sont imperceptibles au niveau de la strate arborescente. De tels phénomènes ne peuvent être mis en évidence et expliqués qu'en analysant les strates séparément. La vitesse d'évolution et la grande variabilité des sols des pâturages boisés justifient de s'y intéresser.

5.1.3.

Les niveaux d'organisation de la végétation

Les communautés végétales ne sont que des composants des systèmes écologiques. Elles jouent un rôle essentiel dans la plupart des écosystèmes terrestres (production primaire, structuration spatiale...). Elles s'organisent en différents niveaux intégrés les uns dans les autres. Cette approche différenciée des niveaux d'intégration est fondamentale (cf. § 4.1.3); elle constitue le fondement de l'écologie moderne (théorie de la hiérarchie, écologie du paysage).

5.1.3.1.

Le premier niveau: la synusie

Le premier niveau d'intégration phyto-écologique est celui de la *communauté végétale élémentaire* ou *synusie**. Les synusies se distinguent les unes des autres par un ensemble de caractères: chacune d'elles est liée à un microhabitat particulier, est constituée de fragments de populations de différentes espèces (composition floristique homogène) mais de taille et de biologie comparables (même strate de végétation, convergence des formes biologiques et des stratégies adaptatives) et dont le développement végétatif est synchrone. Le concept écologique de synusie est très riche (BARKMAN 1973) et sa définition (GILLET *et al.* 1991) peut s'appliquer aux communautés biologiques végétales, animales, fongiques ou bactériennes:

☞ “Ensemble (...) d'(...)organismes (...) suffisamment proches par leur espace vital, leur comportement écologique (sensibilité/tolérance aux contraintes et dissymétries du milieu, mode d'exploitation des ressources) et leur périodicité pour partager à un moment donné un même milieu (...).”

- Exemples:
- pré pâturé inclus dans une phytocénose de pâturage boisé;
 - strate arborescente supérieure d'une phytocénose forestière.

5.1.3.2.

Le deuxième niveau: la phytocénose

Plusieurs synusies végétales peuvent s'associer en un système organisé, correspondant au deuxième niveau d'organisation fondamental, la **phytocénose**:

☞ “Communauté végétale formée d'un complexe de synusies végétales organisées spatialement, temporellement et fonctionnellement (...), et présentant de fortes relations de dépendance écologique, dynamique et génétique.”

- Exemples:
- phytocénose forestière pluristratifiée;
 - phytocénose de pâturage boisé ou de bois pâturé.

5.1.3.3.

Les trois niveaux retenus pour PATUBOIS

En ce qui concerne PATUBOIS, trois niveaux d'organisation de la végétation peuvent être distingués, correspondant à trois échelles d'approche des pâturages boisés (fig. 5.3):

- Le *niveau 1* des communautés végétales élémentaires (*synusies** d'arbres, d'arbustes, d'herbes et de mousses) qui constituent les pièces du «puzzle» pâturage boisé.
- Le *niveau 2* des complexes de végétation (*phytocénoses** de pâturages

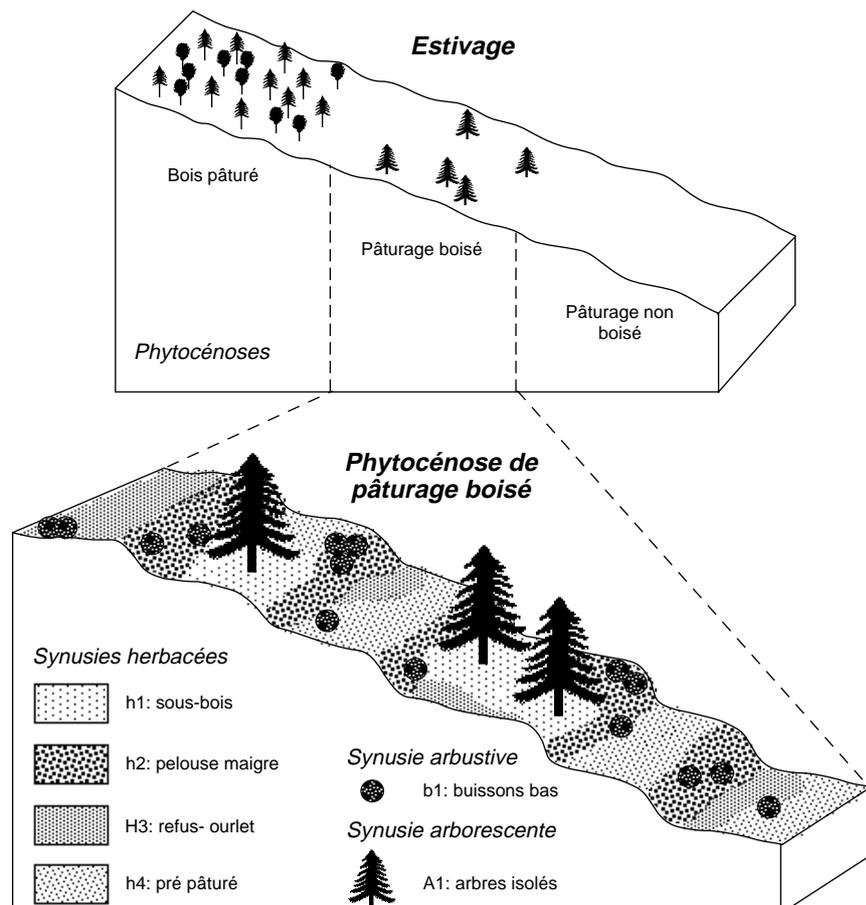


Fig. 5.3:
Les trois niveaux
d'organisation de la
végétation des
pâturages boisés, de la
synusie à l'estivage.

boisés et de bois pâturés), formés de l'assemblage régulier de communautés élémentaires.

- Le *niveau 3* des unités d'exploitation pastorale (*estivages**), représentant une mosaïque de différents complexes en interaction (du pâturage non boisé au bois non pâturé).

5.1.4.

Les deux étapes fondamentales de la typologie

Parmi les niveaux d'organisation de la végétation, deux sont privilégiés, la *synusie** et la *phytocénose**, car ils constituent la base de l'édifice. Il en découle une méthode de description de la végétation en deux étapes successives et analogues (fig. 5.4):

- la première étape, *synusiologique*, vise à décrire, classer et comprendre le déterminisme des *synusies** végétales; elle débouche sur la définition des *syntaxons** (types de *synusies*) dont l'unité nomenclaturale est l'*association**;
- la deuxième étape, *phytocénologique*, vise à décrire, classer et comprendre le déterminisme des *phytocénoses**, considérées comme des complexes de *synusies* en interaction; elle débouche sur la définition des *cænotaxons** (types de *phytocénoses*) dont l'unité nomenclaturale est la *cænaassociation**.

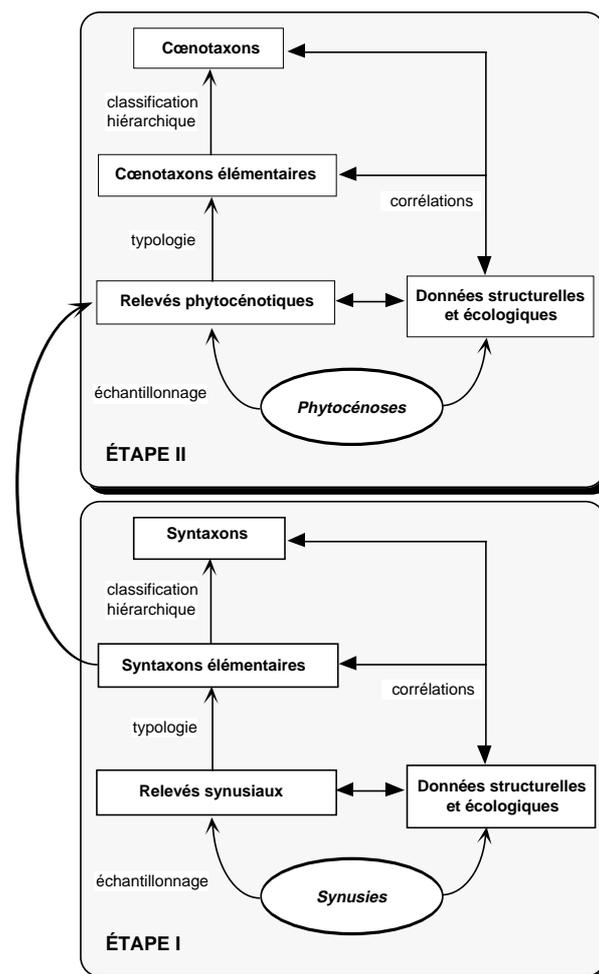


Fig. 5.4:
Les deux étapes de la
description des
communautés
végétales selon la
phytosociologie
synusiale intégrée.

Les résultats de la typologie des synusies et des phytocénoses sont présentés respectivement dans les Chapitres 10 et 11. La typologie des estivages, qui fait intervenir d'autres critères que la végétation, est abordée dans le Chapitre 16.

5.2. *Le relevé de la végétation*

L'étude des synusies* ou des phytocénoses* débute par leur *échantillonnage* à l'aide de *relevés phytosociologiques*.

5.2.1. *La stratégie d'échantillonnage*

5.2.1.1. *Le plan d'échantillonnage*

Dans le cadre d'une étude monographique régionale, il est souvent nécessaire de *stratifier* l'échantillonnage en sélectionnant à l'avance des sites représentant un échantillon aussi complet et équilibré que possible des différentes synusies et/ou phytocénoses de la dition, en fonction d'une série de critères liés à la problématique. Cette sélection est facilitée par l'élaboration préliminaire d'un *plan d'échantillonnage* dont le but est de préparer et d'orienter la campagne de terrain. Toutes les informations disponibles sur le sujet peuvent être mises à profit pour la sélection des sites les plus intéressants, notamment en ce qui concerne leur diversité, leur représentativité ou leur originalité (cartes topographiques, géologiques, travaux scientifiques, articles de presse, etc.).

Des secteurs riches en pâturages boisés sont sélectionnés sur les cartes topographiques et géologiques (quand elles existent !) de manière à recouper la plus grande diversité possible de conditions stationnelles (altitude, pente, exposition, substratum géologique) sur l'ensemble des cantons; cet échantillonnage ne peut cependant pas être stratifié équitablement entre les différentes catégories de situations, en raison de leur très inégale distribution dans la zone d'étude.

A l'intérieur de chaque secteur sélectionné, on prépare des itinéraires (transects) recoupant les différentes situations stationnelles ainsi que les différentes catégories physiologiques de pâturages boisés (selon la densité et la texture de la strate arborescente, les essences dominantes, la densité des buissons, l'aspect des herbages, etc.). Des *stations**, homogènes vis-à-vis des critères précédents, sont alors délimitées pour la description de chaque phytocénose.

5.2.1.2. *Les étapes de l'échantillonnage*

Le principe de l'approche synusiale intégrée suppose théoriquement *deux étapes successives* dans le relevé de la végétation:

1. une étape d'échantillonnage et de description des *synusies*, indépendamment de leur situation dans les phytocénoses, débouchant sur une typologie des synusies de la dition;

2. une étape d'échantillonnage et de description des *phytocénoses*, utilisant les résultats de la typologie préalable des synusies et débouchant elle-même sur une typologie régionale des phytocénoses.

Dans la pratique, on ne dissocie pas complètement ces deux étapes pour adopter une progression plutôt "spirale" que linéaire: on commence par appréhender la diversité des phytocénoses dans le complexe paysager, puis l'organisation synusiale de chacune d'elles (cf. § 5.2.2.1), avant de passer à leur description précise par les relevés phytosociologiques. En effet, la perception des synusies est facilitée par la prise en compte de leur situation au sein des phytocénoses.

Concrètement, chaque phytocénose est d'abord décrite sur le terrain par une liste provisoire des synusies, accompagnée d'une description précise de la station à l'aide d'une fiche de protocole. Dans ce *relevé phytocénologique provisoire*, chaque synusie est identifiée par un code (du type *A1, h4...*) ainsi que par quelques espèces-repère et est affectée d'indices d'abondance-dominance et d'agrégation. Ce relevé est si possible complété lors d'observations ultérieures et progressivement amélioré pour aboutir au relevé phytocénologique définitif dès que chaque synusie est identifiée à un type (à l'issue de la typologie des synusies).

A partir du moment où les synusies sont distinguées les unes des autres et où leur situation dans la phytocénose est clairement délimitée, c'est-à-dire immédiatement après ce premier relevé phytocénologique provisoire, il est possible de relever séparément un certain nombre d'entre elles. Dans les cas favorables, on s'efforce de relever toutes les synusies de chaque phytocénose décrite, ceci pour faciliter l'étape ultérieure phytocénologique. Il n'est cependant pas obligatoire ni souhaitable d'effectuer tous ces relevés synusiaux le même jour ! Il faut en effet tenir compte des décalages phénologiques dans le développement des synusies. Des campagnes de terrain spécialisées dans certaines catégories de synusies sont donc organisées (communautés bryophytiques en hiver, synusies herbacées vernaies au printemps, etc.). Cette stratégie présente l'avantage d'adapter le plan d'échantillonnage aux particularités locales ou saisonnières des stations étudiées.

Dès que l'on dispose d'une typologie bien établie des synusies (concrétisée par une clé de détermination à base floristico-écologique), on effectue directement des relevés phytocénologiques (sub-) définitifs, sans passer par de nouveaux relevés synusiaux. On optimise ainsi le temps de description, tout en testant la validité du catalogue des types de synusies. Dès le moindre doute concernant l'identification d'une synusie, un relevé synusial permet, après analyse, le rattachement à une unité connue, voire la création d'une nouvelle unité (affinement de la typologie).

5.2.2.

L'échantillonnage des synusies

Les *relevés synusiaux* sont effectués selon le modèle de la phytosociologie classique (relevés floristiques), mais:

- à l'intérieur d'une même strate* de végétation (repérée par les végétaux adultes de l'ensemble du présent*), pour que l'espace vital des organismes

- constitutifs soit comparable;
- à un instant donné, pendant l'optimum de développement de la synusie considérée;
- le plus souvent, il faut réunir plusieurs fragments pour atteindre l'aire minimale*, adaptée à la taille des organismes constitutifs.

5.2.2.1.

La différenciation et la délimitation des synusies

Le travail d'échantillonnage sur le terrain commence par un inventaire préliminaire des différentes synusies végétales observables dans la station* sélectionnée, celles-ci étant le plus souvent fragmentées à l'intérieur des phytocénoses.

La *discrimination des synusies* s'appuie essentiellement sur des *critères structurels biologiques* (types morphologiques végétatifs, types biologiques*, espace vital, stratification verticale, phénologie*) et *écologiques* (microtopographie, nature du substratum géologique et pédologique, microclimat) que l'on met empiriquement *en relation avec des variations répétitives de la composition floristique*.

5.2.2.1.1.

Les grandes catégories de synusies

La première discrimination, d'ordre biologique, concerne les *quatre grandes catégories fondamentales de synusies végétales: arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales*. Ces catégories de synusies sont considérées dans les traitements ultérieurs (analyses multivariées, réseaux systémiques) comme des ensembles nettement distincts.

Leur définition fait intervenir l'*espace vital* et donc la taille des végétaux, mais s'appuie aussi sur les *types biologiques* et les *groupes taxonomiques*: une *synusie arborescente* se définit par un peuplement exclusivement macrophanérophytique (végétaux ligneux de plus de 8 m de hauteur), une *synusie arbustive* par une composition exclusivement nanophanérophytique et microphanérophytique (végétaux ligneux de plus de 40 cm et de moins de 8 m de hauteur), une *synusie herbacée* par un peuplement d'hémicryptophytes*, de géophytes*, de thérophytes*, de chamæphytes* et/ou d'hydrophytes*, une *synusie muscinale* (ou *bryolichénique*) par un peuplement de Bryophytes et de Lichens. Chacune de ces catégories est composée d'idiotaxons élémentaires* particuliers; ainsi, les stades de développement macrophanérophytique (p.e. *Fagus sylvatica A*), nano- (et micro-) phanérophytique (p.e. *Fagus sylvatica B*) et chamæphytique (p.e. *Fagus sylvatica H*) d'une même essence* arborescente sont autant d'idiotaxons élémentaires distincts appartenant essentiellement à une catégorie donnée, respectivement arborescente, arbustive et herbacée. Le cas des nanophanérophytes est un peu particulier: les arbustes bas (souvent stades juvéniles d'espèces arbustives ou arborescentes) et les ronces peuvent participer aux synusies herbacées hautes (friches, ourlets hauts) dans la mesure où leur taille et leur phénologie* est comparable.

5.2.2.1.2.

Strates et ensembles structurels

Bien que la dénomination de ces catégories rappelle le découpage en *strates**, il convient de ne pas les confondre avec celles-ci. La *stratification* correspond à la structure verticale, *i.e.* à l'étagement des organes végétatifs aériens (feuilles) et souterrains (racines) des végétaux d'une phytocénose*. Les strates ne concernent pas seulement les végétaux enracinés dans le sol: en milieu terrestre, les communautés épiphytiques* (synusies muscinales, herbacées, arbustives ou même arborescentes dans les forêts intertropicales humides !) s'organisent en horizons superposés à déterminisme essentiellement microclimatique (LIPPMAA 1935). Dans le cas des communautés étudiées dans ce travail, il existe un lien évident entre les catégories de synusies et la stratification aérienne: les synusies arborescentes sont les constituants de la strate arborescente tout comme les synusies arbustives constituent la strate arbustive, les synusies herbacées la strate herbacée et les synusies muscinales la strate muscinale (nous n'avons pas considéré les synusies épiphytiques).

Une synusie regroupant des organismes d'espace vital comparable, elle ne peut se développer qu'à l'intérieur d'une même strate de végétation, repérée par un *ensemble structurel**⁽¹⁾ particulier. Dans les phytocénoses étudiées, il est possible de s'aider d'un découpage indicatif en fonction des niveaux de hauteur atteints par l'appareil aérien. On distingue ainsi quatre *strates* principales (arborescente [A], arbustive [B], herbacée [H] et muscinale [M]), chacune correspondant à une catégorie de synusies et pouvant être subdivisée en deux *sous-strates* haute et basse (fig. 5.5).

Il est parfois délicat de délimiter les strates, dont les discontinuités peuvent être masquées par les éléments de l'ensemble de l'avenir*; pour déterminer le nombre et la hauteur des strates et sous-strates, on s'appuie en priorité sur les espèces ayant atteint leur développement optimal, c'est-à-dire les éléments de l'ensemble du présent* (OLDEMAN 1974). Il peut toutefois se produire qu'une sous-strate donnée ne soit constituée que d'éléments de l'ensemble de l'avenir*; ce cas se présente fréquemment dans des sous-bois arbustifs clairsemés.

Les *strates* et *sous-strates* ne sont que des subdivisions structurelles et floristiques d'une phytocénose; leur délimitation est moins rigoureuse que celle des catégories de synusies; les sous-strates, en particulier, ne sont pas toujours nettement distinctes et dans ce cas on peut choisir de les réunir dans une même synusie.

Les valeurs numériques ne figurent dans le tableau de la fig. 5.5 qu'à titre indicatif; elles sont basées sur des hauteurs observées dans les forêts et pâturages boisés du Jura. Il ne s'agit pas de plaquer une échelle *a priori* sur la végétation à décrire mais de rendre compte de l'organisation architecturale verticale de la végétation observée. Dans cette optique, le nombre de strates dépend moins de la hauteur absolue de la végétation que du degré de différenciation synusiale de la phytocénose (développement de la structure verticale). Certaines strates peuvent manquer, être confondues ou atteindre une hauteur inhabituelle (plus réduite en altitude ou sur des sols superficiels

(1) La notion d'*ensemble structurel*, due à OLDEMAN (1974), désigne un compartiment architectural constitué d'un ensemble de végétaux vivants adultes de hauteur déterminée, formant un niveau privilégié d'occupation de l'espace dans une phytocénose pluristratifiée; les ensembles structurels sont *discontinus* et se superposent selon une échelle de hauteur logarithmique, à la différence des *strates* qui incluent les éléments de l'ensemble de l'avenir (jeunes arbres en croissance) et du passé (individus moribonds ou bloqués dans leur croissance), et qui pour cette raison peuvent présenter un aspect continu.

par exemple). Ces observations sont d'une importance capitale d'un point de vue écologique et leur prise en compte constitue l'un des points forts de l'approche synusiale intégrée.

Sous-strate (ensemble structurel)	Symbole	Hauteur optimale indicative	Hauteur minimale indicative	Hauteur maximale indicative
Arborescente haute	A	25 m	18 m	35 m
Arborescente basse	a	14 m	8 m	18 m
Arbustive haute	B	4 m	2 m	8 m
Arbustive basse	b	1 m	0.5 m	2 m
Herbacée haute	H	50 cm	30 cm	100 cm
Herbacée basse	h	10 cm	2 cm	30 cm
Muscinale haute	M	20 mm	10 mm	40 mm
Muscinale basse	m	5 mm	2 mm	10 mm

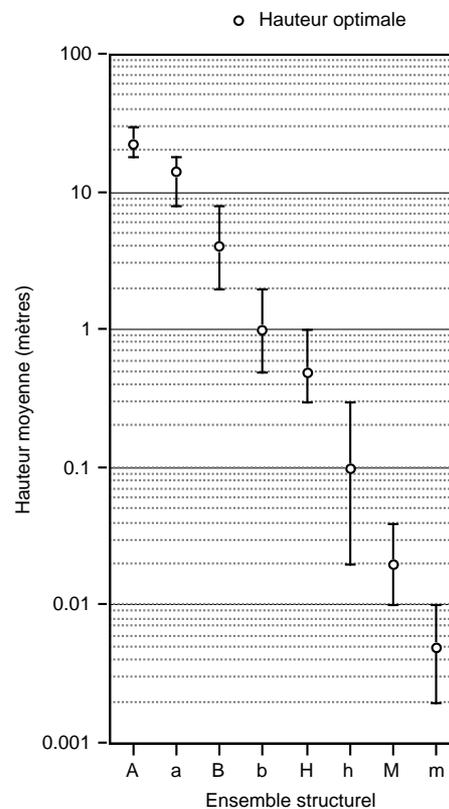


Fig. 5.5:
Echelles de hauteur
indicatives des
ensembles structurels.

5.2.2.1.3.

La structure horizontale

À l'intérieur de chaque strate ou sous-strate ainsi reconnue, on distingue les éléments de la *mosaïque* (structure horizontale) en sachant que la texture de celle-ci est habituellement d'autant plus fine et la diversité en synusies d'autant plus grande que la taille des végétaux est petite. À ce stade de l'analyse, on prête particulièrement attention à l'hétérogénéité des microbiotopes (buttes et dépressions, rochers affleurants, petites clairières, etc.) en fonction de l'échelle de perception écologique des catégories de synusies. Les différences de composition floristique recherchées se mani-

festent souvent aussi par des contrastes physiologiques mais ce n'est pas obligatoire: une même synusie peut présenter des faciès différents liés à la sociabilité des espèces constitutives tandis qu'une physiologie semblable peut masquer des différences significatives de composition floristique globale.

Dans les phytocénoses ayant atteint un haut degré de maturité, on remarque que les phénomènes de stratification et de mosaïque sont intimement liés pour aboutir à un optimum d'occupation de l'espace. On distingue ainsi, à l'intérieur d'un pâturage boisé, les synusies arborescentes et arbustives (hautes et basses), les synusies herbacées basses (pelouses*, prés* pâturés, sous-bois) et hautes (ourlets*, friches*, coupes, mégaphorbiaies*) et les synusies muscinales humicoles. Chacune d'elles fait l'objet d'un relevé synusial distinct (voir fig. 5.3).

5.2.2.2. *Le choix de la date et de l'emplacement du relevé*

5.2.2.2.1. *Les critères du choix de l'aire-échantillon*

Une fois les synusies clairement individualisées les unes par rapport aux autres sur le terrain, on sélectionne celles qui sont relevables à l'endroit et au moment où sont faites les observations. En effet, on évite le plus possible de relever des *communautés fragmentaires** pour des raisons spatiales (surfaces trop faibles) ou temporelles (période trop éloignée de leur optimum de développement saisonnier). Les relevés fragmentaires, qui ne contiennent chacun qu'une partie très limitée du cortège floristique habituel de la communauté considérée, contribueraient immanquablement à faire chuter l'homogénéité des tableaux phytosociologiques et à augmenter le nombre minimum nécessaire de relevés; d'autre part, la comparaison ultérieure de relevés "complets" et de relevés fragmentaires ne manquerait pas de poser de sérieux problèmes d'interprétation.

On choisit ensuite soigneusement les emplacements (aires-échantillons) où seront exécutés les relevés floristiques à l'intérieur de chacune d'elles. La surface de végétation inventoriée doit répondre à une double exigence *d'homogénéité* (floristique et écologique) et de *représentativité*: elle doit être assez grande pour satisfaire à la seconde exigence (une surface trop petite rendrait le relevé fragmentaire) mais suffisamment restreinte pour répondre à la première (une surface trop grande risque de contenir une proportion trop importante d'espèces des synusies avoisinantes).

On évite le plus possible les zones de contact et de transition en situant si possible chaque surface inventoriée dans la partie centrale du fragment de synusie. On recherche en priorité les situations extrêmes et bien tranchées.

5.2.2.2.2. *Le choix de la date du relevé*

Le relevé synusial est effectué à une date précise, pendant la période de l'année où la synusie est proche de l'optimum de son développement. Si la période optimale n'est pas connue ou si l'on suppose une alternance de *phénophases**, on effectue *plusieurs* relevés sur la même aire-échantillon à

5.2.2.2.3.

des dates différentes (par exemple au printemps et à la fin de l'été).

La surface du relevé

On distingue la surface totale du relevé (S_t) de la surface effectivement recouverte par la végétation (S_v); c'est cette dernière, et non la première, qui est directement liée à l'aire minimale* et à la biomasse pour un type de synusie donné. Un moyen simple d'évaluer la surface de végétation S_v est de la calculer à partir de la surface totale du relevé S_t et du pourcentage de recouvrement de la végétation sur cette surface C_v :

$$S_v = \frac{S_t \times C_v}{100}$$

La fig. 5.6 présente les valeurs statistiques de la surface de végétation S_v de 487 relevés synusiaux des pâturages boisés du Jura suisse.

Selon notre expérience (fig. 5.7), on peut estimer approximativement l'ordre de grandeur de la surface du relevé S_t (en m²) à partir de la hauteur optimale H_v (en m) et du recouvrement moyen de la végétation C_v (entre 0 et 1):

$$S_t = 100 \frac{H_v}{C_v}$$

Il faut cependant corriger la valeur obtenue pour tenir compte de la diversité spécifique de la synusie: dans le cas d'une communauté paucispécifique, on peut se contenter d'une surface inférieure tandis que pour une communauté très riche en espèces on devra au contraire l'augmenter.

Si chacune des surfaces connexes d'une même synusie ne renferme qu'une faible proportion des espèces de la communauté considérée, il est nécessaire de regrouper plusieurs fragments spatialement distincts dans un même relevé. Cette technique du *relevé fragmenté* (ou "en mosaïque") sera requise dans tous les cas — fort fréquents ! — où le "grain" de la mosaïque n'est que de peu supérieur à l'espace vital des organismes de la synusie.

Le découpage de la surface de végétation peut être effectué selon les cas à partir de trois méthodes (fig. 5.8):

- Une *première méthode* (fig. 5.8, en haut à droite) s'applique de préférence à des synusies très fortement fragmentées (indice d'agrégation* 1 ou 2), pour lesquelles chaque fragment isole un ou quelques individus seulement (synusie arborescente très clairsemée d'un pâturage boisé, par exemple). Dans ce cas, on effectue un *relevé non fragmenté* dans un vaste quadrilatère englobant une portion *hétérogène* de la phytocénose (qui peut être une mosaïque de plusieurs synusies); S_t est la surface du quadrilatère et C_v le recouvrement moyen des végétaux de la synusie considérée dans cette surface (en faisant abstraction des autres synusies⁽¹⁾ !).
- La *deuxième méthode* (fig. 5.8, en bas à gauche) s'applique à des synusies peu fragmentées (indice d'agrégation* 4 ou 5), à large développement spatial, pour lesquelles l'aire-échantillon peut se réduire à un unique quadrilatère. Dans ce cas (idéal mais plutôt rarement réalisé), on choisit

(1) Notons que dans le cas d'une synusie herbacée très fragmentée, la *surface du relevé* peut inclure non seulement des synusies muscinales, arbustives ou arborescentes superposées par stratification, mais aussi des fragments d'autres synusies herbacées en mosaïque; en toute logique, le relevé synusial fait totalement abstraction de ces éléments.

Synusies (catégorie)	Sv moyenne	Sv médiane	Sv minimale	Sv maximale
Arborescentes	1644	1000	100	6000
Arbustives	174	50	3	3000
Herbacées	42	25	0.4	1000
Muscinales épigéiques	5	2.8	0.4	36

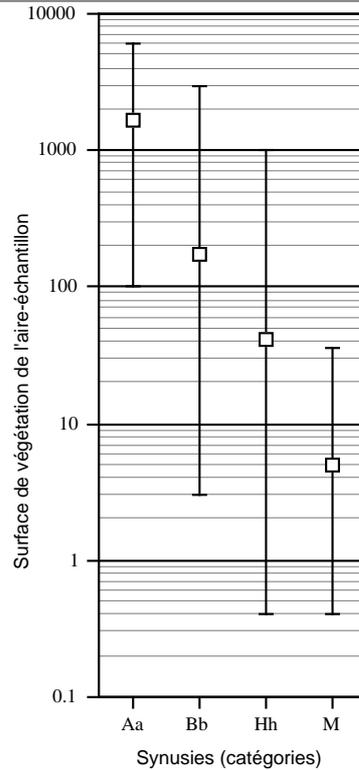


Fig. 5.6: Surfaces de végétation de 487 relevés synusiaux. Le graphique représente les valeurs moyennes, encadrées par les valeurs minimales et maximales.

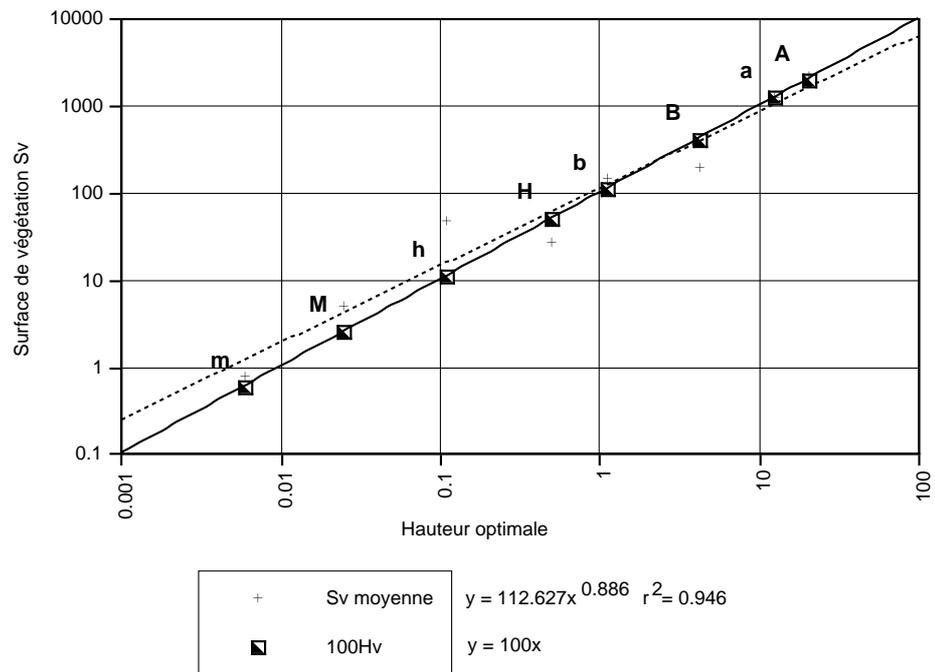
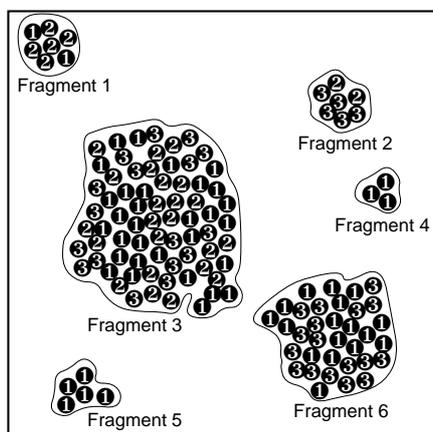


Fig. 5.7: Relation statistique entre la hauteur optimale et la surface de végétation de l'aire-échantillon. Les valeurs moyennes correspondent à un échantillon de 600 relevés synusiaux (droite de régression en pointillés).

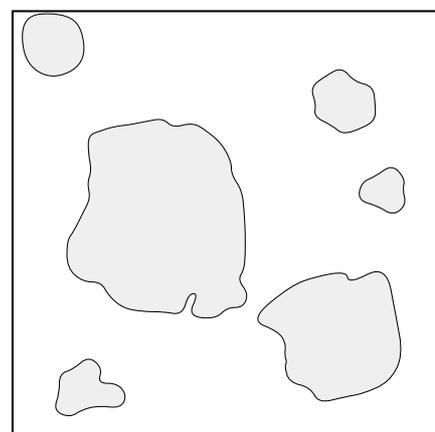
d'effectuer un *relevé non fragmenté* sur une portion homogène de la synusie, en évitant les zones de contact avec les synusies adjacentes; S_i est la surface du quadrilatère et C_v le recouvrement moyen des végétaux de la synusie dans cette surface.

- La *troisième méthode* (fig. 5.8, en bas à droite) concerne des synusies fragmentées en taches plus ou moins régulières et bien délimitées (indice d'agrégation 3 ou 4). Dans ce cas, où aucune tache ne possède une surface suffisante pour atteindre l'aire minimale, il est préférable de faire un *relevé fragmenté*, en additionnant les surfaces de plusieurs fragments homogènes de la synusie pour obtenir S_i et en évaluant le recouvrement moyen C_v de la synusie sur l'ensemble des fragments relevés.

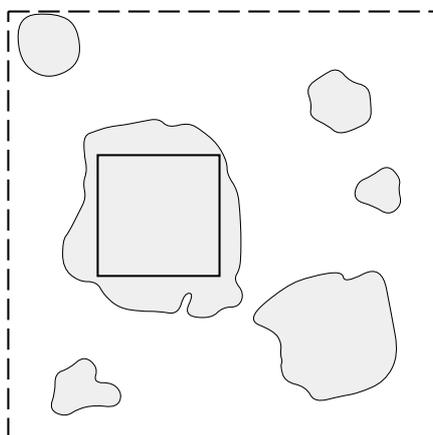
Rappelons que seule la deuxième méthode est admise dans le cadre d'une application rigoureuse du relevé phytosociologique de BRAUN-BLANQUET. Cependant, les deux autres méthodes sont pratiquées plus ou moins explicitement depuis longtemps par les phytosociologues habitués à une analyse fine du tapis végétal; elles se trouvent ici légitimées par le modèle d'une végétation en mosaïque.



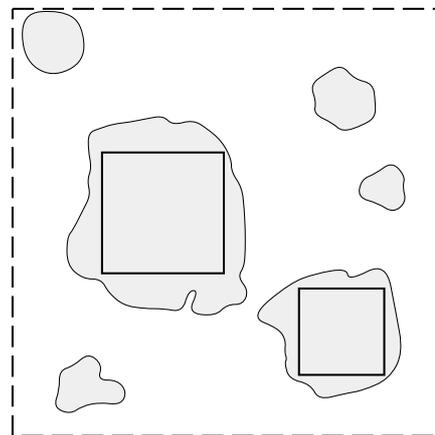
Distribution des trois espèces et fragmentation de la synusie



Relevé non fragmenté, à l'intérieur d'une portion hétérogène de la phytocénose
 $S_i = 50 \text{ m}^2$ $C_v = 25 \%$
 $S_v = 12.5 \text{ m}^2$



Relevé non fragmenté, à l'intérieur d'un fragment homogène de la synusie
 $S_i = 4 \text{ m}^2$ $C_v = 90 \%$
 $S_v = 3.6 \text{ m}^2$



Relevé fragmenté, à l'intérieur de plusieurs fragments homogènes de la synusie
 $S_i = 6 \text{ m}^2$ $C_v = 90 \%$
 $S_v = 5.4 \text{ m}^2$

Fig. 5.8:
 Délimitation de l'aire-échantillon pour le relevé d'une synusie fragmentée.

5.2.2.3.

Le relevé synusial

L'emplacement du relevé étant délimité, on procède à un échantillonnage floristique quantifié.

5.2.2.3.1.

La liste floristique

L'échantillonnage floristique consiste d'abord à dresser la liste la plus complète possible des *idiotaxons élémentaires** (espèces, sous-espèces, variétés pouvant correspondre à de simples écomorphoses ou accomodats, mais à l'exclusion des écotypes non différenciés morphologiquement) représentés dans l'aire-échantillon de la synusie considérée (Spermaphytes, Ptéridophytes, Bryophytes).

Chaque idiotaxon élémentaire est affecté d'un indice semi-quantitatif (ou "coefficient") d'*abondance-dominance* et d'un indice d'*agrégation* ou "coefficient de sociabilité". Dans le traitement ultérieur des données, les codes semi-quantitatifs d'*abondance-dominance* (*AD*) et d'*agrégation* (*AG*) sont synthétisés en un *indice quantitatif d'abondance-dominance-agrégation* (*ADA*), le code + correspondant à la valeur 0:

$$ADA = AD + \frac{AG}{10}$$

5.2.2.3.2.

L'indice d'abondance-dominance

L'indice d'*abondance-dominance* est une estimation globale de la densité (nombre d'individus ou *abondance*) et du taux de recouvrement (projection verticale des parties aériennes des végétaux ou *dominance*) des éléments de la synusie (organismes individuels représentant l'idiotaxon élémentaire) dans l'aire-échantillon.

Les taux de recouvrement sont estimés *en proportion de la surface effectivement recouverte par l'ensemble des végétaux* de la synusie relevée (S_v), et non en proportion de la surface totale du relevé (S_r), contrairement à l'usage classique.

On distingue les classes suivantes:

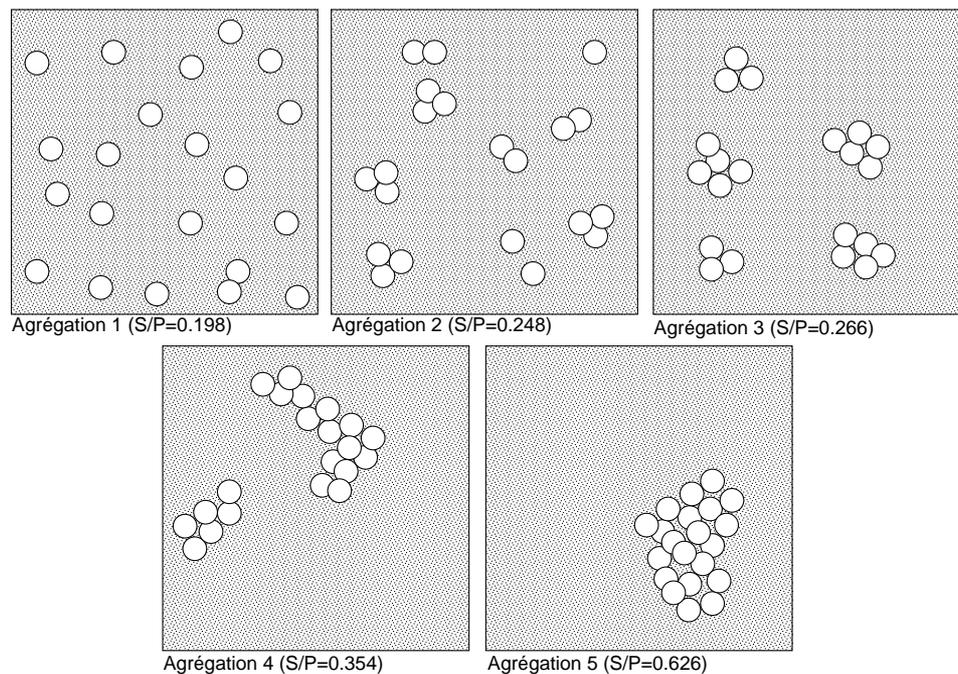
- + éléments peu ou très peu abondants, recouvrement inférieur à 5% de S_v
- 1 éléments assez abondants, recouvrement inférieur à 5% de S_v
- 2 éléments très abondants, recouvrement compris entre 5 et 25% de S_v
- 3 recouvrement compris entre 25 et 50% de S_v , abondance quelconque
- 4 recouvrement compris entre 50 et 75% de S_v , abondance quelconque
- 5 recouvrement supérieur à 75% de S_v , abondance quelconque.

5.2.2.3.3.

L'indice d'agrégation

L'*indice d'agrégation* (ou de *sociabilité*) est une estimation globale du mode de répartition spatiale et du degré de dispersion des éléments de la synusie (organismes individuels représentant l'idiotaxon élémentaire) dans l'aire-échantillon. Cet indice, qui améliore sensiblement la lisibilité d'un relevé ou d'un tableau, présente un intérêt informatif certain sur la physiologie et la structure horizontale de la synusie, même si ces indications sont

Fig. 5.9:
Représentation
schématique des
indices d'agrégation;
les cercles représen-
tent les individus de
l'espèce considérée.
Le rapport Surface/
Périmètre est calculé à
partir des fragments de
la population (groupes
d'individus contigus).



rarement exploitées et mises en valeur. La sociabilité d'une espèce dépend pour une part des caractéristiques biologiques de celle-ci mais elle varie aussi pour une même espèce selon les conditions du milieu et les processus écologiques (compétition, dynamique), comme l'ont démontré divers auteurs (BRAUN-BLANQUET 1964, SCAMONI & PASSARGE 1963). On ne peut que regretter l'abandon récent de cet indice par la plupart des phytosociologues. Si l'on analyse les raisons de cette disparition, on constate qu'il est souvent reproché à l'indice de sociabilité une certaine redondance avec l'abondance-dominance. Il convient, pour donner toute leur valeur à ces indices, de les considérer indépendamment les uns des autres, même si (et pour que...), *a posteriori*, on puisse parfois dégager une corrélation entre eux. Nous avons donc proposé (GILLET 1986b, GILLET *et al.* 1991) une conception de l'indice d'agrégation qui, contrairement à l'usage habituel, ne tient pas compte du recouvrement; elle se base sur l'échelle qualitative suivante⁽¹⁾:

- 1 éléments répartis de façon ponctuelle ou très diluée (pieds isolés)
- 2 éléments formant des peuplements ouverts, très fragmentés en petites taches à contours souvent diffus (touffes, bouquets)
- 3 éléments formant des peuplements fermés mais fragmentés en petits îlots (nappes, bosquets)
- 4 éléments formant plusieurs peuplements fermés, souvent anastomosés, à contours nets (réseaux)
- 5 éléments formant un seul peuplement dense

L'indice d'agrégation est fonction du rapport entre la surface et le périmètre des fragments (fig. 5.9).

(1) Cette échelle est générale et peut s'appliquer à n'importe quel niveau d'organisation; les «éléments» représentent ici les organismes végétaux (individus de l'espèce considérée).

5.2.2.3.4.

L'en-tête du relevé

Le relevé floristique est complété par des indications précises permettant son identification et sa localisation dans l'espace et dans le temps, consi-

male, hauteur maximale, croquis de situation dans la phytocénose, contacts...).

- *Informations écologiques* (substrat géologique, pédologique ou biologique, degrés d'ombrage*, de piétinement*, de broutage* et d'embouement*).

La *hauteur optimale* correspond à la taille modale* des individus bien développés (adultes de préférence) appartenant aux espèces dominantes de la synusie; elle donne une indication sur le niveau de hauteur privilégié qui caractérise l'organisation verticale de la végétation. La *hauteur minimale* et la *hauteur maximale* définissent respectivement les limites inférieure et supérieure des tailles atteintes par les différentes espèces de la synusie; elles permettent surtout de délimiter la synusie par rapport aux autres strates et d'apprécier son amplitude verticale. L'estimation de ces trois hauteurs se base uniquement sur l'appareil végétatif (feuilles, tiges feuillées), sans tenir compte des inflorescences qui tendent souvent à émerger du feuillage.

Les degrés de *piétinement**, de *broutage** et d'*embouement** concernent spécifiquement les relevés effectués en pâturage boisé. Comme le degré d'*ombrage**, ils sont appréciés selon une échelle empirique semi-quantitative entre 0 et 4, en fonction de leurs effets visibles sur la végétation. On mesure le degré de *piétinement* en se basant sur les traces de pas sur le sol et sur la végétation (herbes couchées, racines blessées...). L'appréciation du degré de *broutage* se fonde sur le taux de consommation du feuillage des herbes, des arbustes et des basses branches des arbres, les traces d'abroutissement et d'écorçage. Le degré d'*embouement* est une estimation de la densité relative des restitutions biologiques du bétail au sol (bouses, pissats).

5.2.3.

L'échantillonnage des phytocénoses

5.2.3.1.

La délimitation des aires-échantillons

La recherche sur le terrain des discontinuités entre phytocénoses s'appuie en priorité sur des critères biologiques (floristiques et structurels). A l'intérieur d'une phytocénose, la végétation présente une structure (horizontale et verticale) régulière et une composition synusiale (et floristique) homogène. Cette homogénéité globale de la végétation suppose une homogénéité géomorphologique et mésoclimatique à cette échelle (pente et orientation générales semblables, substratum géologique identique, mosaïque régulière de creux et de bosses, etc.). Fondamentalement, elle traduit l'existence de relations spatiales (contacts, superpositions) et temporelles (successions cycliques) très fortes entre les synusies qui composent le système phytocénotique.

D'un point de vue structurel, l'échelle de perception considérée pour l'homogénéité structurelle des phytocénoses ne diffère pas de celle que l'on applique habituellement aux formations végétales: les limites des phytocénoses suivent celles des formations végétales. On distingue donc des phytocénoses de forêts, de bois pâturés, de pâturages boisés (au sens strict) et de pâturages non boisés.

La structure très hétérogène des phytocénoses de pâturages boisés (au sens

Critères liés à la structure et à la dynamique

large) rend parfois difficile la perception des limites entre ces formations. La texture* (“grain”) d’un pâturage boisé influe sur la perception de son homogénéité: si les arbres sont isolés et régulièrement répartis dans le pâturage, ils sont intégrés avec les herbages dans une même phytocénose; à l’opposé, quand les arbres forment des bosquets denses et étendus séparés par de larges “chambres” prairiales, il convient de distinguer deux phytocénoses. Dans les cas intermédiaires, on utilise la hauteur des végétaux les plus élevés comme unité de mesure du grain de la mosaïque: une forêt parcourue formée de bosquets lâches et mal délimités séparés par d’étroits couloirs herbagers, par exemple, est considérée comme une unique phytocénose (bois pâturé) dans la mesure où la largeur des couloirs herbagers (et des bosquets) est inférieure à la hauteur des arbres qui les entourent et qui, en conséquence, les influencent fortement.

Critères liés à la composition synusiale

A l’intérieur d’une même formation végétale, on repère une coupure ou une transition entre deux phytocénoses contiguës par l’apparition ou/et la disparition concomitantes de plusieurs types de synusies. Comme pour la délimitation des synusies à un niveau d’intégration inférieur, l’appréciation empirique de ces discontinuités s’appuie le cas échéant sur des discontinuités dans les conditions stationnelles (géomorphologie, couverture pédologique). Une station* de pâturage boisé ne peut déborder des limites d’une unité d’exploitation pastorale (parc*).

5.2.3.2. Le relevé phytocénotique

5.2.3.2.1. Délimitation de l’aire-échantillon

À l’intérieur de chaque phytocénose reconnue sur le terrain, on recherche une surface de végétation *homogène* et *représentative* afin d’y effectuer un relevé phytocénotique. Une telle surface est choisie en fonction de critères analogues à ceux que l’on utilise classiquement pour les relevés floristiques. La phytocénose, conçue comme un assemblage régulier de synusies, est *ipso facto* floristiquement homogène, au sens de GUINOCHET (1973). En effet, bien que nous considérons à ce niveau la composition synusiale et non la composition floristique, il est facile de démontrer que si la mosaïque est répétitive, *i.e.* résulte d’un agencement régulier de ses éléments structurels (synusies) dans la surface considérée, cette “homogénéité synusiale” se traduit immanquablement par une homogénéité floristique (répartition régulière des espèces végétales), à l’échelle de la “macrohétérogénéité” définie par GODRON (1971).

Pour être représentative de la phytocénose, l’aire-échantillon doit être suffisamment étendue spatialement et temporellement pour inclure la quasi totalité des types de synusies constituant cette phytocénose. La détermination de l’aire minimale* s’appuie sur une évaluation empirique (stabilisation du nombre de types de synusies en augmentant la surface). Cette aire-échantillon correspond toujours à une surface continue.

5.2.3.2.2.

La liste quantifiée des syntaxons élémentaires

Dans chaque surface de végétation ainsi délimitée, on effectue une *liste des syntaxons élémentaires** (types de synusies), complétée le cas échéant pour tenir compte de la périodicité annuelle ou pluriannuelle. Il est en effet indispensable d'inclure dans le relevé la liste exhaustive des types de synusies reconnaissables dans l'aire-échantillon en tenant compte des variations saisonnières ou temporaires. Les syntaxons élémentaires représentés par des synusies fragmentaires sont intégrés à la liste du relevé phytocénotique même s'ils ne peuvent faire l'objet d'un relevé floristique.

Chaque syntaxon élémentaire (association*, sous-association, variante ou groupement provisoire) est affecté de deux indices permettant de quantifier l'importance spatiale et la distribution de la synusie dans la surface du relevé à la période correspondant au maximum de son développement végétatif.

Le premier est un indice d'*abondance-dominance** (de + à 5) selon l'échelle de BRAUN-BLANQUET directement transposée des espèces aux associations (comme TÜXEN 1973 l'a proposé pour les relevés de sigmassociations*). L'indice d'abondance-dominance s'applique ici en considérant surtout le recouvrement de la synusie relativement à la surface totale de la phytocénose.

Le deuxième, ou indice d'*agrégation** (baptisé provisoirement *coefficient de dispersion* par GILLET 1986b), s'inspire, comme pour les relevés synusiaux, du "coefficient de sociabilité" de BRAUN-BLANQUET; il consiste en une codification conventionnelle de la manière dont les synusies se répartissent spatialement à l'intérieur de la portion échantillonnée de la phytocénose. Appliquée aux relevés phytocénotiques, l'échelle peut se résumer qualitativement ainsi (voir aussi § 5.2.2.3.3):

- 1 synusie éclatée en fragments réduits à quelques individus;
- 2 synusie formée de fragments ouverts plus ou moins étendus, à contours flous, dans lesquels les végétaux sont répartis de façon clairsemée;
- 3 synusie morcelée en fragments fermés, bien individualisés mais peu étendus;
- 4 synusie peu morcelée, formée de fragments assez denses, souvent anastomosés;
- 5 synusie très peu morcelée, formée de fragments denses à contours circulaires ou ovoïdes.

L'indice d'agrégation permet d'appréhender le degré de fragmentation structurelle et écologique de la phytocénose, à mettre en rapport avec les problèmes synécologiques fondamentaux de diversité et de relations (biotiques et abiotiques secondaires) entre populations (JULVE 1986).

Dans les relevés phytocénotiques, les deux indices d'abondance-dominance et d'agrégation sont complétés par un symbole de *forme*: une puce (•) dans le cas d'une *forme spatiale* ou un slash (/) dans le cas d'une *forme linéaire* (codification inspirée des signes spatiaux introduits par GÉHU 1974 pour les sigmassociations*). Les syntaxons élémentaires représentés par des synusies ponctuelles, fragmentaires* ou atypiques sont signalés par un exposant (°).

Quelques exemples suffiront pour montrer comment la codification préconisée ici peut efficacement rendre compte de l'organisation spatiale des

synusies:

- 3 2 •
signifie que le syntaxon recouvre entre le quart et la moitié de la surface, mais de façon diffuse et diluée, sans former de segments bien différenciés;
- 2 4 /
signifie que le syntaxon recouvre entre le vingtième et le quart de la surface, sous forme d'une bande linéaire large en peuplement dense et bien individualisé;
- 2 3 °
indique que le syntaxon recouvre entre le vingtième et le quart de la surface, tout en étant morcelé en segments bien individualisés, mais fragmentaires.

La cartographie à grande échelle (1:250) fournit des outils qui peuvent être mis à profit pour une mesure quantitative des taux de recouvrement et d'agrégation des synusies (cf. § 8.3).

5.2.3.2.3.

L'en-tête du relevé

Le relevé phytocénotique est complété par des indications précises permettant son identification et sa localisation dans l'espace et dans le temps:

- *Identification* (numéro du relevé).
- *Situation géographique* (canton, commune, lieu-dit, coordonnées kilométriques, altitude moyenne, minimale et maximale).
- *Caractères de l'aire-échantillon* (surface totale, recouvrement des strates A, B, H et M, relevé fragmenté)
- *Dates* (année(s) des descriptions).
- *Localisation topographique* (exposition, pente).
- *Informations structurelles* (croquis de situation dans le paysage, contacts...).
- *Informations écologiques* (substrat géologique, mésoclimat, action de l'homme et du bétail...).

Des fiches de protocole (fig. 5.11a & 5.11b) sont utilisées pour la description standardisée de chaque station* de phytocénose, qui comprend des observations précises sur les activités pastorales (points d'eau, fertilisation, essartage...), sylvicoles (exploitation des arbres, plantations, dispositifs de protection), touristiques (activités touristiques estivales, hivernales), sur les infrastructures (loges, chemins, sentiers...) et sur le peuplement ligneux (liste des stades de développement observés pour chaque essence*). Tous ces renseignements qui accompagnent le relevé de phytocénose sont saisis dans la base de données *Patubase* (cf. fiches des stations, Annexe II).

Parmi ceux-ci, signalons le *degré de pression*, qui correspond à une évaluation empirique globale de l'intensité de l'action du bétail sur la végétation de la phytocénose; on considère l'échelle semi-quantitative suivante:

- 0** Pression nulle (pâturage abandonné ou parcelle mise en défens); seule la faune sauvage (chevreuil, chamois) peut le cas échéant exercer une certaine charge dont les effets sur la végétation sont d'ordinaire peu visibles.
- 1** Pression faible: les buissons et les friches sont généralement abondants et envahissants; les branches basses des arbres ne sont pas broutées.
- 2** Pression modérée, souvent irrégulière: les refus temporaires sont bien développés; les arbustes sont bien présents sans être envahissants; les branches basses des arbres sont peu consommées, certaines descendent jusqu'au sol.

- 3 Pression moyenne: les branches basses des arbres portent toutes des traces d'abrouissement, les reposoirs sont fréquents, les fleurs des gentianes sont consommées.
- 4 Pression forte: les branches basses des arbres ont été entièrement détruites jusqu'à une hauteur de 1.50 m environ; les buissons sont rares; la végétation herbacée est rase; les feuilles des gentianes sont partiellement consommées.
- 5 Pression très forte: les buissons et la régénération sont quasi absents; les arbres sont dépourvus de branches basses et leurs racines présentent de nombreuses traces de piétinement; les synusies herbacées de sous-bois sont remplacées partout sous les arbres par des synusies thérophytiques peu recouvrantes (repo-

STATION N°

SITUATION

Canton Commune Lieu-dit

Altitude min. m max. m moy. m Surface ha

Coordonnées

Géologie

Géomorphologie

Exposition Pente °

Croquis de situation topographique

ACTIVITES AGRO-PASTORALES

Pression de pâturage degré de pression /5

Type de bétail génisse vache cheval veau

Point d'eau abreuvoir réservoir mobile source, ruisseau aucun distance au point d'eau m

Fertilisation organique minérale aucune

Essartage manuel mécanique chimique total partiel nul

Autres activités fauchage élimination des plantes indésirables semis labour

ACTIVITES SYLVICOLES

Exploitation des arbres (essences)

Enlèvement des souches total partiel nul

Plantations (essences) isolés par bouquets

Protection des jeunes arbres de régénération naturelle de régénération artificielle aucune

Autres activités

ACTIVITES TOURISTIQUES

Tourisme estival marche équitation cyclisme motocyclisme pique-nique camping aucun

Tourisme hivernal ski de fond ski de descente aucun

INFRASTRUCTURES

Chemins carrossables goudronné empierré bétonné herbeux

Sentiers et pistes aménagés sentier pédestre piste équestre piste ski de fond piste ski de descente

Constructions loge abri ferme chalet pylone(s), poteau(x)

Parking goudronné empierré bétonné herbeux

Autres aucune

Fig. 11a:
Fiche de
protocole pour
l'en-tête d'un
relevé phytocé-
notique
(première
page).

soirs à *Stellaria media*); la diversité en synusies herbacées est faible (dominance des prairies pâturées grasses).

STATION N°

STRUCTURE DU PEUPEMENT

Recouvrements *strate arborescente* % *strate arbustive* %
 strate herbacée % *strate muscinale* %

Essences arborescentes																			
Semis																			
Plantules																			
Arbrisseaux																			
Arbres subadultes																			
Arbres adultes																			

CROQUIS STRUCTUREL

Fig. 11b: Fiche de protocole pour l'en-tête d'un relevé phytocénologique (deuxième page).

5.3.

Le traitement des relevés

5.3.1.

La typologie des synusies

5.3.1.1.

Les critères de définition du syntaxon élémentaire

La comparaison d'un lot quelconque de relevés synusiaux vise à établir une partition de celui-ci en un certain nombre d'ensembles homogènes — à l'intérieur desquels les relevés se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres —, correspondant à autant de *syntaxons élémentaires** (en abrégé *SyE*) ou types de synusies.

La comparaison des relevés se fait d'abord exclusivement en *présence-absence*, sans tenir compte de l'abondance-dominance* et de l'agrégation* des espèces. Ces dernières informations ne seront utilisées qu'ultérieurement, dans la définition des faciès* et/ou pour la caractérisation biologique et écologique des syntaxons élémentaires. Toutes les espèces possèdent *a priori* la même valeur dans la comparaison des relevés. Les données écologiques associées aux relevés sont totalement ignorées à ce stade afin de pouvoir être corrélées ultérieurement avec les données floristiques. Un seul critère universel de ressemblance sert donc à la classification des relevés synusiaux: la présence ou l'absence commune d'idiotaxons élémentaires* (espèces, sous-espèces, variétés, écomorphoses, stades ontogénétiques).

Pour définir un syntaxon élémentaire, un ensemble de relevés doit satisfaire à deux conditions complémentaires: il doit être *homogène* et posséder des espèces *différentielles*. Comme nous allons le voir, ces deux conditions sont intimement liées.

L'*homogénéité* intrinsèque (ou absolue) d'un SyE, qui ne fait référence qu'aux relevés d'un ensemble, se traduit par l'existence d'*espèces constantes*: une espèce constante est définie par un haut niveau de fréquence relative (présente dans plus de 60% des relevés de l'ensemble). Toutefois, l'homogénéité d'un SyE ne peut être appréciée que *relativement* à un échantillon plus ou moins grand et hétérogène de relevés. C'est cette homogénéité extrinsèque (ou relative) que traduit l'expression «*sous-ensemble à l'intérieur duquel les relevés se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres*». La difficulté est que l'homogénéité relative d'un ensemble de relevés varie selon le nombre et la variabilité *des autres* relevés avec lesquels ils sont comparés; elle est donc intimement liée à la deuxième condition.

Une *espèce différentielle* est une espèce qui, par sa présence (différentielle *positive*) ou son absence (différentielle *négative*), permet de différencier un ensemble de relevés d'un autre ensemble. La présence d'une seule espèce différentielle, même si elle est constante et dominante, ne peut être considérée comme significative. Un SyE doit posséder *plusieurs* espèces différentielles positives (dont au moins une constante) ou/et négatives par rapport à chacun des autres ensembles homogènes de relevés (à l'exception des groupements monospécifiques qui constituent un cas-limite de SyE).

Le problème posé peut donc se résumer ainsi:

Partager un ensemble de relevés en un nombre minimum de sous-ensembles homogènes (au moins relativement) et différenciés les uns des autres par plusieurs espèces.

5.3.1.2.

Les techniques de traitement des relevés

A la faveur du développement des moyens informatiques (et surtout micro-informatiques), les techniques traditionnelles de traitement manuel des tableaux phytosociologiques tendent aujourd'hui à être remplacées par des techniques sophistiquées d'analyses multivariées. Leur introduction en phytosociologie est déjà relativement ancienne et doit beaucoup à l'impulsion de M. GUINOCHET qui, très tôt, a perçu l'intérêt (et les limites !) de l'analyse factorielle des correspondances* pour le tri des relevés floristiques (GUINOCHET 1973).

Même si elles ne sont pas indispensables et s'il est bien établi qu'elles ne rendent pas les opérations de typologie plus objectives, les techniques numériques permettent de traiter efficacement une quantité très grande de relevés, archivables en bases de données. Contrairement à la méthode des tableaux, fondée sur la théorie mathématique des groupes (DE FOUCAULT 1986), les méthodes numériques habituellement utilisées sont fondées sur une représentation vectorielle des relevés et des espèces.

Les logiciels aujourd'hui disponibles⁽¹⁾ permettent de combiner différentes méthodes dont les plus utiles pour le traitement des relevés floristiques sont l'*analyse factorielle des correspondances** (technique d'ordination*, destinée à visualiser la structure générale des données et à mettre en évidence des gradients floristiques) et le *groupement* hiérarchique agglomératif* (technique de classification, destinée à former des groupes de relevés et d'espèces, selon différents niveaux de fusion).

Les comparaisons de relevés se font en présence-absence (codage 0 ou 1, données dites *binaires* ou *booléennes*), sans pondération des espèces en fonction de l'abondance-dominance*. Les principaux avantages de cette règle sont l'universalité et la simplicité (la pondération nécessitant des choix arbitraires et lourds de conséquences), alliées à un traitement égalitaire des espèces; l'inconvénient majeur tient au fait que l'on ne prend pas en compte l'importance synécologique des phénomènes de dominance dans la typologie (influence des espèces dominantes sur la structure* et la diversité du peuplement, le spectre biologique*, la valeur pastorale*, etc.). On a pu montrer que la prise en compte de l'abondance-dominance est particulièrement déterminante dans le cas des communautés pauvres en espèces (synusies arborescentes et muscinales par exemple); elle n'influence par contre que très peu l'ordination et le groupement des relevés riches en espèces.

Les contraintes liées à la nature des données (binaires avec nombreux 0) et aux critères de classification (recherche de sous-ensembles homogènes, hiérarchisation des espèces différentielles) limitent de façon appréciable les choix des techniques utilisables. L'organigramme de la fig. 5.12 décrit succinctement la procédure mise au point pour le traitement des relevés synusiaux. Elle est fondée sur la comparaison de quatre classifications

(1) Parmi les logiciels scientifiques utilisables sur Macintosh, citons, outre *MULVA-5* décrit plus loin: le progiciel "R" (LEGENDRE & VAUDOR 1991) qui inclut 17 programmes; la programmathèque *ADE* (CHESSEL & DOLÉDEC 1992) regroupant 225 modules pilotés par HyperCard™; le logiciel *CANOCO* (TER BRAAK 1987).

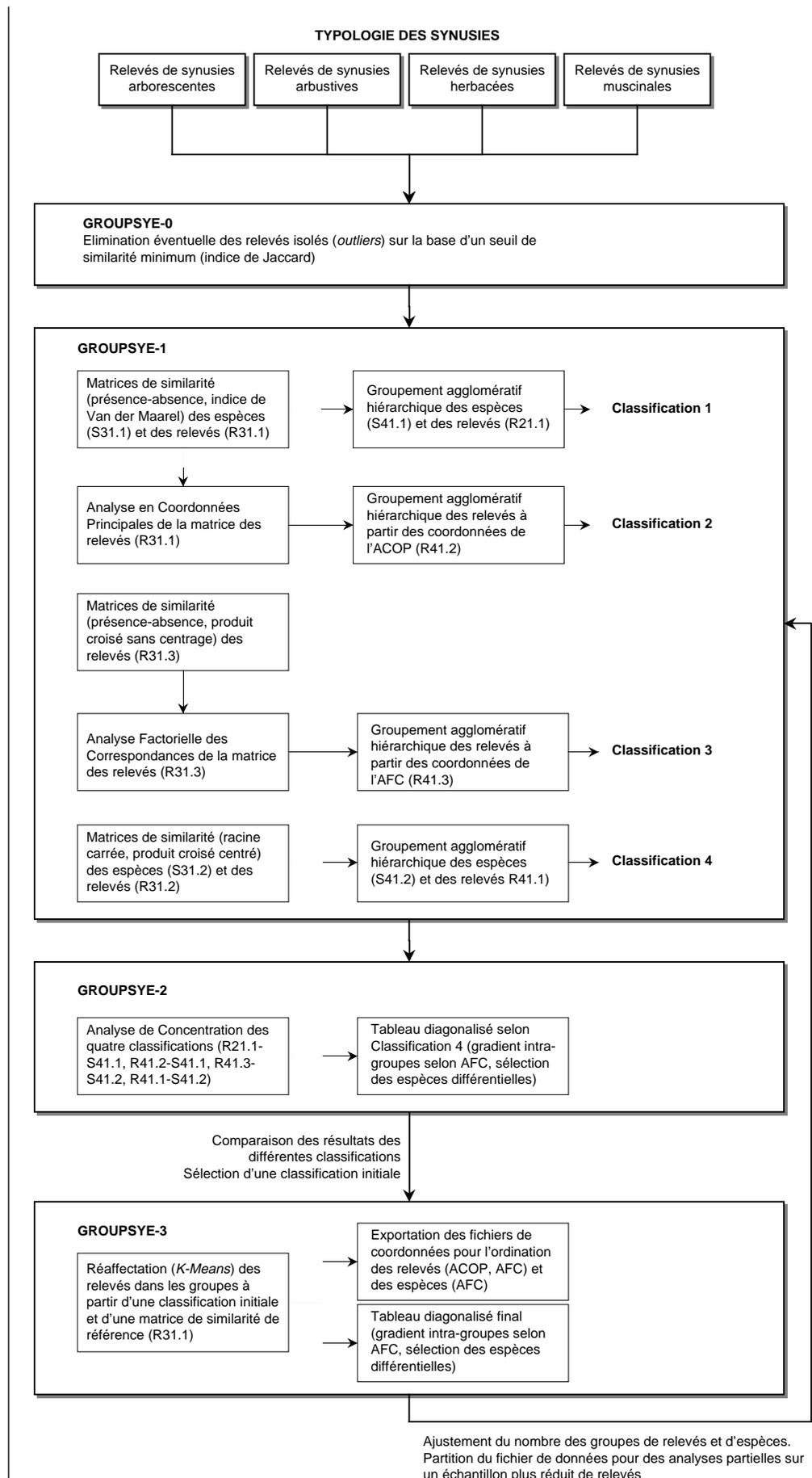


Fig. 5.12: Procédure standard de traitement des relevés synusiaux (macro-application Mulva-5).

basées sur une combinaison de techniques d'ordination et de groupement. Elle utilise le programme *Mulva-5*, spécialement conçu pour traiter les relevés de végétation, sur micro-ordinateur Apple Macintosh (WILDI & ORLOCI 1990). Les différents modules de *Mulva-5* (30 sous-programmes) sont pilotés par des macro-commandes qui optimisent l'enchaînement des traitements. La procédure est appliquée à des ensembles de relevés de même catégorie (synusies arborescentes, arbustives, herbacées ou muscinales).

Les groupes de relevés issus de cette procédure peuvent être assimilés à des *syntaxons élémentaires** et les espèces discriminantes de chaque groupe à des espèces *différentielles** (voire à des espèces *caractéristiques* régionales*). Dans la base de données *Patubase*, l'homogénéité des syntaxons élémentaires est testée à l'aide de l'indice de similarité (ou coefficient de communauté) de JACCARD IS_{ij} , qui mesure la proportion d'espèces communes à deux relevés i et j par rapport au total des espèces qu'ils contiennent ensemble:

$$SJ_{ij} = \frac{a}{a + b + c}$$

- a = nombre d'espèces communes au relevé i et au relevé j
 b = nombre d'espèces présentes seulement dans le relevé i
 c = nombre d'espèces présentes seulement dans le relevé j

On mesure IS_{ij} pour tous les couples de relevés du SyE; on relève la valeur minimum (qui ne doit normalement pas être inférieure à 0.10) et la valeur moyenne de ces indices. Le calcul de la moyenne des indices entre chaque relevé et tous les autres permet de trier les relevés afin de définir un «relevé-type» (moyenne la plus élevée) et d'écarter éventuellement les relevés les plus excentriques (moyennes les plus basses). Ces relevés excentriques, qui ne sont pas utilisés pour la définition des SyE, seront secondairement rattachés au SyE dont ils se rapprochent le plus.

Le traitement des données écologiques associées aux relevés se fait indépendamment de la typologie phytosociologique (se fondant, rappelons-le, uniquement sur les données floristiques) de manière à mettre en évidence *a posteriori* des corrélations entre les syntaxons élémentaires et les descripteurs écologiques (§ 5.3.1.6).

La présentation finale des syntaxons élémentaires dans le Chapitre 10 s'appuie sur une analyse multivariable des relevés centroïdes*, utilisant la procédure standard décrite dans le § 5.3.1.2, les espèces étant pondérées par le produit de leur fréquence relative et de leur abondance-dominance-agrégation moyenne. Une analyse est effectuée pour chacune des quatre catégories de synusie (arborescente, arbustive, herbacée et muscinale).

5.3.1.3

Les propriétés statistiques d'un tableau phytosociologique homogène

L'ensemble des relevés qui servent à définir un syntaxon élémentaire est réuni en un *tableau phytosociologique* homogène (voir fiches descriptives des SyE, Volume II) dans lequel les relevés sont en colonne et les espèces en ligne. Les espèces sont triées selon leur appartenance phytosociologique

(caractéristiques des différentes unités de la classification hiérarchique). L'abondance-dominance et l'agrégation de l'espèce dans le relevé sont consignés à l'intersection de la ligne et de la colonne correspondantes.

Le tableau phytosociologique de chaque SyE est synthétisé en un *relevé centroïde*, constitué de la liste de toutes les espèces du SyE, affectées de leur *fréquence relative* dans le tableau et de leur *abondance-dominance-agrégation* moyenne*.

La *fréquence relative* F_{sj} d'une espèce j dans un SyE s est le rapport (souvent exprimé en pourcentage) du nombre R_{sj} de relevés du SyE s dans lesquels l'espèce j est présente (quelle que soit son abondance-dominance) sur le nombre total de relevés du SyE (R):

$$F_{sj} = \frac{R_{sj}}{R}$$

Les fréquences relatives des espèces sont réparties en *classes de présence*:

- I fréquence relative $\leq 20\%$
- II $20\% < \text{fréquence relative} \leq 40\%$
- III $40\% < \text{fréquence relative} \leq 60\%$
- IV $60\% < \text{fréquence relative} \leq 80\%$
- V fréquence relative $> 80\%$

Les espèces dont la fréquence est inférieure à 10% sont appelées *accidentelles*. Elles ne figurent pas dans les tableaux des SyE. Ces accidentelles ainsi que toutes les espèces présentes dans un seul relevé⁽¹⁾ sont regroupées dans la classe r . Il a été démontré (BARKMAN 1958, WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1978, GILLET 1986b) que le nombre d'espèces accidentelles croît linéairement avec le nombre de relevés, tandis que le nombre des autres espèces tend à se stabiliser à partir d'un nombre fini de relevés. Les espèces accidentelles jouent donc un rôle négligeable dans la définition statistique du SyE, même si certaines d'entre elles peuvent lui être exclusivement liées.

L'*abondance-dominance-agrégation moyenne* ADA_{sj} de l'espèce j dans le SyE s est la moyenne arithmétique des indices d'abondance-dominance-agrégation ADA_{rj} de l'espèce j dans les différents relevés du SyE où cette espèce est présente:

$$ADA_{sj} = \frac{\sum_{r=1}^{R_{sj}} ADA_{rj}}{R_{sj}}$$

L'*abondance-dominance moyenne* de l'espèce j dans le SyE s est assimilée à la partie entière de l' ADA_{sj} (0 étant transformé en +).

Les relevés centroïdes des différents SyE sont présentés dans des *tableaux phytosociologiques synthétiques*, où chaque colonne représente un SyE et chaque ligne une espèce. À l'intersection de chaque ligne et colonne sont consignées la *classe de présence* et l'*abondance-dominance moyenne* de l'espèce dans le SyE.

Différentes variables sont utilisées pour la caractérisation statistique des tableaux phytosociologiques:

R le nombre de relevés du tableau;

(1) La présence de ces espèces ne peut pas être jugée statistiquement significative.

- N le nombre total d'espèces du tableau;
- n le nombre spécifique moyen, qui représente la moyenne du nombre d'espèces par relevé;
- Q le quotient de saturation (TÜXEN *et al.* 1977), qui est le rapport, exprimé en pourcentage, du nombre spécifique moyen n sur le nombre total d'espèces N (borne supérieure = 100%):

$$Q = 100 \frac{n}{N}$$

(il correspond également à la moyenne des indices de similarité de Jaccard de chaque relevé par rapport au relevé centroïde);

- IS_{moy} l'indice de Jaccard moyen, qui est la moyenne des indices de similarité de Jaccard de tous les couples de relevés (varie entre 0 et 1);
- IS_{min} L'indice de Jaccard minimum, qui est la valeur minimum des indices de similarité de Jaccard de tous les couples de relevés (varie entre 0 et 1).

L'estimation de l'homogénéité d'un tableau s'appuie classiquement sur l'interprétation de l'histogramme des classes de présence de RAUNKIAER (RAUNKIAER 1934, GUINOCHE 1973, DE FOUCAULT 1986, WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1978). Selon la «loi de fréquence» de RAUNKIAER, l'histogramme d'un tableau homogène présente une forme régulière en J ou en U, telle qu'il satisfasse à ces conditions:

$$N_I > N_{II} > N_{III} \quad \text{et} \quad N_{IV} < N_V$$

- N_I nombre d'espèces de la classe de présence I (fréquence relative $\leq 20\%$)
- N_{II} nombre d'espèces de la classe de présence II ($20\% < \text{fréquence relative} \leq 40\%$)
- N_{III} nombre d'espèces de la classe de présence III ($40\% < \text{fréquence relative} \leq 60\%$)
- N_{IV} nombre d'espèces de la classe de présence IV ($60\% < \text{fréquence relative} \leq 80\%$)
- N_V nombre d'espèces de la classe de présence V (fréquence relative $> 80\%$)

L'histogramme des classes de présence figure dans les fiches descriptives des syntaxons (Volume II). La classe r y est distinguée.

5.3.1.4.

L'achèvement de la typologie

Ainsi, la délimitation d'un syntaxon élémentaire fait référence à une *homogénéité relative*, estimée en considérant la fidélité et la constance des éléments d'une combinaison floristique originale pouvant s'exprimer selon une variabilité statistique déterminée. Chaque syntaxon élémentaire est donc défini floristiquement par un certain nombre d'espèces différentielles* et d'espèces constantes*. En outre, pour être pleinement défini, un syntaxon élémentaire doit pouvoir être caractérisé par un certain nombre de *propriétés constantes et différentielles*, de nature *structurelle* (physionomie, types biologiques dominants, phénologie), *écologique* (nature et caractéristiques du substratum, exposition, pente, conditions méso- et microclimatiques...), *chorologique* (aire de répartition) et *dynamique* (contacts, superpositions, liens dynamiques avec les autres syntaxons élémentaires).

À l'issue de cette phase de typologie, on dispose d'un *catalogue* des différents types de synusies, homogènes vis-à-vis de leur composition floristique et cohérentes vis-à-vis de leur déterminisme, qui pourront directement être intégrées dans la description des phytocénoses, et qu'il sera également utile de situer précisément les unes par rapport aux autres dans un

système de classification hiérarchique.

Certains des relevés écartés lors du classement préliminaire peuvent servir à décrire des *groupements provisoires* dont la définition statistique (floristique, écologique, structurelle) devra être ultérieurement complétée, ce qui permettra de confirmer leur statut de syntaxons élémentaires. De même, il n'est jamais exclu qu'un syntaxon élémentaire défini puisse ultérieurement être scindé en plusieurs unités, à la faveur d'un complément d'échantillonnage.

5.3.1.5. *Les renseignements déduits de la composition floristique*

Un grand nombre de renseignements peuvent être déduits de la composition floristique de l'ensemble des relevés qui définissent le syntaxon élémentaire. Un système de gestion de base de données relationnelle* permet d'optimiser les calculs (*Patubase*).

5.3.1.5.1. *Les valeurs écologiques indicatrices*

En particulier, on peut utiliser les *valeurs écologiques indicatrices** (ELLENBERG *et al.* 1991, LANDOLT 1977) des espèces constitutives du SyE pour préciser l'écologie de celui-ci. Chaque espèce étant considérée comme un bio-indicateur des conditions climatiques (continentalité, température, lumière) et édaphiques (pH, richesse trophique, humidité, humus, texture), on peut établir un *spectre écologique* en calculant des moyennes à partir de chaque relevé ou à partir du relevé centroïde*. On représente graphiquement la variabilité écologique du SyE à l'aide d'*écogrammes* (voir fiches descriptives des SyE, Volume II).

Dans la base de données *Patubase*, on considère les valeurs indicatrices de LANDOLT (1977) pour les Spermaphytes et les Ptéridophytes et celles de DÜLL (ELLENBERG *et al.* 1991) pour les Bryophytes.

Les valeurs indicatrices de LANDOLT attribuées à chaque espèce varient de 1 à 5 ; la valeur 0 signifie l'absence d'information, généralement due à une grande plasticité par rapport à un facteur donné. LANDOLT (1977) distingue 9 valeurs indicatrices, dont 8 sont considérées ici:

- F** **Valeur d'humidité:** elle indique l'humidité moyenne relative du sol pendant la période de végétation.
- R** **Valeur de réaction:** elle indique la teneur relative en ions H_3O^+ du sol; les valeurs basses indiquent des sols acides et pauvres, les valeurs élevées correspondent à une grande teneur en bases (sols neutres à alcalins).
- N** **Valeur de substances nutritives:** elle indique la teneur relative en substances nutritives (surtout l'azote) du sol.
- H** **Valeur d'humus:** elle indique la teneur relative en humus du sol.
- D** **Valeur de dispersité:** elle caractérise la texture, la structure, la porosité et l'aération du sol; les valeurs basses indiquent des sols à granulométrie grossière et bien aérés, les valeurs élevées des sols à texture très fine et/ou mal aérés.
- L** **Valeur de lumière:** elle indique les besoins relatifs en lumière de la plante pendant sa période de végétation.
- T** **Valeur de température:** elle indique la température moyenne relative à laquelle la plante est soumise pendant sa période de végétation; elle dépend essentielle-

ment de l'altitude.

K Valeur de continentalité: elle indique l'amplitude thermique annuelle et journalière ainsi que l'humidité de l'air; les valeurs basses indiquent des écarts de température minimales et une grande humidité de l'air, les valeurs élevées de grands écarts de température souvent associés à une faible hygrométrie.

Les indices de DÜLL (ELLENBERG *et al.* 1991) varient quant à eux de 1 à 9. Nous avons utilisé les 5 valeurs indicatrices retenues par DÜLL:

- L** Valeur de lumière.
- T** Valeur de température.
- K** Valeur de continentalité.
- F** Valeur d'humidité.
- R** Valeur de réaction

La *valeur écologique indicatrice* E_i du relevé synusial i est la moyenne des valeurs écologiques E_{ij} des espèces j du relevé i , pondérée par leurs indices d'abondance-dominance-agrégation* ADA_{ij} (n est le nombre d'espèces présentes dans le relevé et pour lesquelles la valeur écologique spécifique E_{sj} est non nulle):

$$E_i = \frac{\sum_{j=1}^n (E_{ij} \times ADA_{ij})}{\sum_{j=1}^n ADA_{ij}}$$

La *valeur écologique indicatrice* E_s du syntaxon élémentaire s est calculée à partir de son relevé centroïde* par la moyenne des valeurs écologiques E_{sj} des espèces j du SyE s , pondérée par le produit de leur fréquence relative F_{sj} et de leur abondance-dominance-agrégation moyenne ADA_{sj} (n est le nombre d'espèces présentes dans le SyE et pour lesquelles la valeur écologique spécifique E_{sj} est non nulle):

$$E_s = \frac{\sum_{j=1}^n (E_{sj} \times F_{sj} \times ADA_{sj})}{\sum_{j=1}^n (F_{sj} \times ADA_{sj})}$$

5.3.1.5.2.

Les types biologiques

Le *spectre biologique* du SyE (représentation relative des *types biologiques** de RAUNKIAER) donne de précieuses indications sur la structure, la physionomie et les stratégies adaptatives (JULVE 1989) de la communauté (voir fiches descriptives des SyE, Volume II).

En ce qui concerne les plantes vasculaires, nous avons utilisé les types biologiques selon LANDOLT (1977):

PhL Phanérophyte caducifolié: Plante ligneuse de plus de 4 m de hauteur, arborescente ou arbustive haute, perdant ses feuilles en hiver.

PhS Phanérophyte sempervirent: Plante ligneuse de plus de 4 m de hauteur, arborescente, gardant ses feuilles en hiver.

nPhC Nanophanérophyte caducifolié: Plante ligneuse de 0.4 à 4 m de hauteur,

buissonnante, perdant ses feuilles en hiver.

nPhS Nanophanérophyte sempervirent: Plante ligneuse de 0.4 à 4 m de hauteur, buissonnante, gardant ses feuilles en hiver.

ChL Chamæphyte ligneux: Arbrisseau nain, hivernant avec ses bourgeons au-dessus de la surface du sol, mais dont les tiges ligneuses ont moins de 0.4 m de hauteur.

ChH Chamæphyte herbacé: Plante herbacée sans tiges ligneuses, hivernant avec ses bourgeons au-dessus de la surface du sol.

Ep Épiphyte: Plante qui croît sur les arbres.

He Hémicryptophyte: Plante herbacée hivernant avec ses bourgeons au-dessus ou directement au-dessous de la surface du sol.

Ge Géophyte: Plante herbacée hivernant avec ses bourgeons au-dessous de la surface du sol.

Th Thérophyte: Plante herbacée qui vit au maximum pendant une saison de végétation et qui hiverne sous forme de semences.

ThHe Thérophyte-Hémicryptophyte: Plante herbacée capable de se comporter comme un thérophyte dans les régions chaudes et durant les années favorables, tandis qu'elle est plutôt bisannuelle et hiverne sous forme de rosette en montagne.

Hy Hydrophyte: Plante herbacée hivernant avec ses bourgeons dans l'eau.

Notons qu'à la différence de LANDOLT, nous considérons que les différents stades de développement des arbres et des arbustes appartiennent successivement à des types biologiques distincts; ainsi nous assimilons les stades herbacés aux chamæphytes ligneux et les stades arbustifs aux nanophanérophytes.

Dans *Patubase*, deux spectres biologiques sont calculés pour chaque relevé herbacé, d'après les indications de LANDOLT (1977): le premier est construit à partir du nombre d'espèces de chaque type biologique (spectre biologique simple); le deuxième utilise une pondération par l'abondance-dominance-agrégation (spectre biologique pondéré).

Au niveau du syntaxon élémentaire, le spectre biologique pondéré est calculé directement à partir du relevé centroïde en pondérant chaque espèce avec le produit de sa fréquence relative et de son abondance-dominance-agrégation moyenne.

Indice d'abondance-dominance	Recouvrement moyen
+	0.1 %
1	5.0 %
2	17.5 %
3	37.5 %
4	62.5 %
5	87.5 %

Fig. 5.13: Estimation du recouvrement relatif moyen de la végétation à partir de l'indice d'abondance-dominance (d'après VAN DER MAAREL 1979).

5.3.1.5.3.

La valeur pastorale des herbages

La *valeur pastorale* moyenne d'un syntaxon élémentaire herbacé (ou de chaque *faciès* de celui-ci si la variabilité est trop forte) peut directement être reliée à un potentiel fourrager pour des applications agronomiques. La notion de *valeur pastorale* (VP), que l'on doit à DAGET & POISSONET (1971), est utilisée depuis longtemps par les adeptes de la méthode du relevé linéaire (cf. § 5.1.1.2.). Différentes études, citées par VERTÈS (1989), ont montré une bonne correspondance entre les VP calculées à partir des relevés linéaires et celles déduites des relevés sigmatistes.

On calcule d'abord la *valeur pastorale* VP_i de chaque relevé synusial herbacé i , en utilisant le recouvrement moyen R_{ij} de l'espèce j dans le relevé i (déduit de son indice d'abondance-dominance selon le tableau de correspondance de la fig. 5.13), et l'*indice de qualité*⁽¹⁾ IQ_j de chaque espèce j :

$$VP_i = 20 \times \frac{\sum_{j=1}^n (R_{ij} \times IQ_j)}{\sum_{j=1}^n R_j}$$

La *valeur pastorale* VP_s d'un syntaxon élémentaire s est égale à la moyenne arithmétique des valeurs pastorales VP_i de l'ensemble des R relevés qui le définissent:

$$VP_s = \frac{\sum_{i=1}^R VP_i}{R}$$

(1) Les *indices de qualité* nous ont été aimablement fournis par J. TROXLER (Station fédérale de recherche agronomique de Changins). Ils se basent sur une estimation globale de la productivité, de l'appétibilité et de la digestibilité des espèces herbacées, selon une échelle d'entiers compris entre 0 et 5.

5.3.1.5.4.

Les indices de biodiversité

Différents indices de biodiversité sont déduits de la composition floristique des relevés et des syntaxons élémentaires.

Au niveau de chaque relevé i , on dispose du *nombre d'espèces* n_i , qui constitue la mesure la plus simple de la *richesse spécifique*. On calcule également la *diversité spécifique* H_i adaptée de la théorie de l'information (SHANNON & WEAVER 1949), qui tient compte du nombre d'espèces n_i et du recouvrement relatif R_{ij} des différentes espèces j dans le relevé i :

$$H_i = - \sum_{j=1}^{n_i} \left(\frac{R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} R_{ij}} \times \log_2 \left(\frac{R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} R_{ij}} \right) \right)$$

Le recouvrement relatif des espèces dans le relevé (R_{ij}) est déduit de leur abondance-dominance (fig. 5.13). H_i est d'autant plus petit (proche de 0) que le nombre d'espèces est faible et que les différences de recouvrement sont importantes (une ou quelques espèces largement dominantes).

Afin de distinguer la part de cette dernière composante, on calcule un

indice d'équitabilité Q_i (DAGET 1976), aussi appelé *régularité*, qui est la *diversité relative* du relevé par rapport à la diversité maximale d'un relevé de même richesse floristique mais dont toutes les espèces auraient le même recouvrement:

$$Q_i = \frac{H_i}{\log_2(n_i)}$$

L'indice d'agrégation A_{ij} des espèces j dans le relevé i peut servir au calcul d'une *agrégation moyenne* A_i , qui mesure la tendance générale des espèces de la synusie à former des agrégats monospécifiques en s'isolant les unes des autres:

$$A_i = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} A_{ij}}{n_i}$$

Au niveau du syntaxon élémentaire, outre le nombre total d'espèces du relevé centroïde, qui correspond en quelque sorte à une « richesse floristique potentielle », on calcule le *nombre spécifique moyen* n (nombre moyen d'espèces par relevé) des R relevés qui ont servi à le définir:

$$n = \frac{\sum_{i=1}^R n_i}{R}$$

On calcule également l'*équitabilité moyenne* Q_s du SyE s :

$$Q_s = \frac{\sum_{i=1}^R Q_i}{R}$$

L'agrégation moyenne A_s est calculée de la même manière:

$$A_s = \frac{\sum_{i=1}^R A_i}{R}$$

5.3.1.5.5.

Le potentiel de régénération

La représentation des éléments de l'*ensemble de l'avenir** (stades de développement des essences ligneuses) renseigne sur le rôle de la communauté herbacée ou arbustive dans la dynamique de la régénération forestière. Ces éléments permettent de calculer pour chaque SyE un *coefficient de régénération* et une estimation de la *densité* des principales essences arborescentes observées. Le détail de la procédure est présenté dans le Chapitre 6 (§ 6.4).

5.3.1.6.

Corrélations avec les variables écologiques

Les données écologiques et structurelles associées aux relevés (hauteur de la végétation, degré d'ombrage, de piétinement, de broutage, d'embouement, altitude, type de sol, etc.) font l'objet d'une analyse statistique afin d'appréhender leur variabilité et de dégager des caractères différentiels entre SyE.

Une technique d'ordination sous contrainte, l'*analyse canonique des correspondances** (ACC), est utilisée pour mesurer le pouvoir explicatif des variables écologiques dans la variation floristique des syntaxons élémentaires. Pour chaque catégorie de synusie (synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales), deux matrices de données sont nécessaires à cette analyse: la première (matrices «espèces») contient les relevés centroïdes* des SyE, la deuxième (matrice «environnement») 12 variables écologiques relevées indépendamment de la composition floristique. Ces variables sont les suivantes: altitude moyenne, exposition moyenne (dans ses deux composantes nord et est), inclinaison moyenne du substrat, degrés moyens d'ombrage, de piétinement, de broutage et d'embouement, pourcentages d'observation des catégories microtopographiques (pente, replat, butte, dépression). La technique de l'ACC s'apparente à une analyse factorielle des correspondances de la matrice «espèces», à la différence que les premiers axes factoriels sont contraints par les variables explicatives de la matrice «environnement». Cette analyse permet de quantifier la part d'explication des différentes variables, de rechercher les corrélations entre elles et de mettre en évidence leur rôle dans la structuration des données phytosociologiques.

Une analyse complémentaire, utilisant la même technique mais portant sur un échantillon limité de relevés de synusies herbacées, envisage les relations entre les variables pédologiques, climatiques et topographiques et la composition floristique de la végétation herbacée; la méthode de cette analyse est expliquée dans le § 7.3.1 et les résultats sont exposés dans le § 12.5.

5.3.1.7.

Nomenclature des syntaxons élémentaires et délimitation des associations

Pour pouvoir nommer les syntaxons élémentaires en accord avec le *Code de nomenclature phytosociologique* (BARKMAN *et al.* 1986), il est nécessaire au préalable de préciser leur rang hiérarchique par rapport à l'*association*. A ce stade du travail synthétique, on se réfère aux résultats publiés antérieurement pour rechercher si les syntaxons élémentaires induits par les opérations précédentes ont déjà été décrits et nommés. Dans ce cas et si les conceptions sont compatibles, il suffit de reprendre les noms préalablement définis, qui précisent s'il s'agit d'associations ou de subdivisions de celles-ci. Dans le cas contraire, on propose un nouveau nom de syntaxon de rang déterminé (association ou sous-association) pour chaque syntaxon élémentaire nouvellement créé.

Le nom scientifique d'une *association* est formé à partir de celui de deux espèces (exceptionnellement une) choisies parmi les caractéristiques ou les différentielles de l'association. Le radical générique du second nom porte le

*Les noms des
syntaxons
élémentaires*

Regroupement des SyE en associations

suffixe *-etum* qui définit son rang hiérarchique. Une *sous-association* est désignée par une épithète (suffixe *-etosum*) formée à partir du nom d'une espèce différentielle positive de celle-ci.

Durant la phase de délimitation des associations, on procède donc à un regroupement des syntaxons élémentaires en un certain nombre d'associations en tenant compte des données disponibles de la littérature. Les critères utilisés pour ce regroupement sont en priorité d'ordre floristique, au sens où les différents syntaxons élémentaires d'une même association doivent posséder un nombre significativement élevé d'espèces communes. Cependant, les affinités floristiques étant nécessaires mais non suffisantes, différentes combinaisons étant possibles, une association est aussi définie par une conjonction cohérente de caractères chorologiques, historiques, écologiques et structurels; ces critères se révèlent indispensables pour créer une unité autant naturelle que possible.

Une association peut se subdiviser en plusieurs *sous-associations*, chacune étant caractérisée floristiquement par un lot d'espèces différentielles d'importance variable; en tout état de cause, le nombre total des espèces différentielles constantes des diverses sous-associations et variantes ne saurait excéder le nombre des espèces constantes de l'association considérée globalement.

La structure de l'association

Deux modèles peuvent être distingués pour la structuration d'une association:

- Le plus souvent, une association s'organise floristiquement autour d'une sous-association centrale ou *typicum*, différenciée *négativement* par rapport aux autres sous-associations, les espèces différentielles (positives) de ces dernières se retrouvant fréquemment dans d'autres associations (dans lesquelles elles peuvent différencier des sous-associations homologues). Ce modèle de structuration *radiale* d'une association résulte de la nature multifactorielle des causes de variabilité.
- Il existe également des associations dans lesquelles les différentes sous-associations se différencient floristiquement de façon *linéaire* les unes des autres par enrichissement ou appauvrissement progressif à partir d'une sous-association *typicum* centrale. Ce type de structuration linéaire correspond généralement à une différenciation des variations floristiques selon un gradient écologique (intensité du piétinement) ou dynamique (degré de maturité ou de «saturation cénologique»). Les sous-associations les plus appauvries présentent les caractères d'une *communauté basale** (JULVE 1988).

Ces deux modèles théoriques d'organisation floristique des associations se combinent le plus souvent dans la réalité. Leur application à la délimitation des associations confère à ces unités hiérarchiques de base une structuration logique et une cohérence interne, chaque subdivision pouvant être considérée comme l'expression floristique de l'adaptation d'un archétype fondamental aux différents facteurs de différenciation (introgession dynamique ou structurelle, extension géographique ou écologique).

5.3.1.4.

Classification hiérarchique des synusies

La comparaison des relevés synusiaux (groupement* hiérarchique) a fait apparaître une structure hiérarchique dans les données floristiques. Il n'est toutefois pas souhaitable de construire un tel système syntaxonomique sur la seule base d'un échantillonnage régional. Il est par contre très utile de replacer ces résultats dans un contexte plus général en s'appuyant sur les travaux synthétiques de la littérature phytosociologique. A ce stade, l'utilisation d'un référentiel syntaxonomique récent est une nécessité pour éviter la création inutile d'unités provisoires. Concernant les syntaxons essentiellement phanérogamiques, le seul référentiel entièrement compatible avec l'approche synusiale est à l'heure actuelle le *Synopsis phytosociologique de la France* (JULVE 1993) que nous avons donc adopté et incorporé dans notre base de données.

Le rattachement des associations* décrites à des alliances, ordres et classes phytosociologiques connus se fait de façon semi-automatique dans *Patu-base*, qui permet également de dresser le *spectre phytosociologique* d'un syntaxon élémentaire (représentation relative des différentes classes). Le diagnostic automatique de l'alliance, de l'ordre et de la classe peut se faire relevé par relevé pour tester l'homogénéité syntaxonomique d'un syntaxon élémentaire ou SyE par SyE pour tester celle d'une association. L'information syntaxonomique consignée dans une telle base de données concerne l'appartenance phytosociologique des espèces du catalogue (caractéristiques de chaque unité phytosociologique).

5.3.2.

La typologie des phytocénoses

La typologie des phytocénoses reprend toutes les étapes de la typologie des synusies et obéit aux mêmes règles mais à un niveau d'intégration supérieur. Les paragraphes suivants insistent surtout sur les particularités liées à ce niveau.

5.3.2.1.

Définition des cœnotaxons élémentaires

Les relevés phytocénotiques sont comparés et triés à l'aide des mêmes analyses multivariées (ordination, groupement agglomératif hiérarchique...) que les relevés synusiaux (cf. § 5.3.1.2). Ce travail aboutit à l'isolement de *cœnotaxons élémentaires*, définis par une combinaison originale et répétitive de syntaxons élémentaires. Dans ces comparaisons, tous les syntaxons élémentaires sont supposés *a priori* posséder le même « poids » sociologique: les listes de syntaxons sont comparées globalement sans privilégier au départ une quelconque catégorie structurelle ou floristique. Néanmoins, les SyE sont *pondérés* par leur indice d'abondance-dominance-agrégation* (avec normalisation des données par la racine carrée ou le logarithme), de manière à rendre compte des différences de recouvrement des synusies, qui sont d'une importance considérable à ce niveau d'organisation. La confrontation des tableaux homogènes permet de caractériser chaque cœnotaxon élémentaire (type de phytocénose) par un certain nombre de syntaxons élémentaires (types de synusies) *différentiels* et *constants*.

Le choix d'une classification écologique déductive basée en priorité sur le taux de boisement (cf. § 11.1.1) nécessite dans un deuxième temps de vérifier l'homogénéité des cœnotaxons élémentaires vis-à-vis de ce critère. Même si la composition synusiale est très proche, on isole dans des types différents les relevés présentant de grandes dissemblances dans leur taux de boisement, en respectant les seuils définis dans la classification (1, 20 et 70%).

La présentation finale des cœnotaxons élémentaires (§ 11.3.1) s'appuie sur une analyse multivariable des relevés centroïdes*, utilisant la procédure standard décrite dans le § 5.3.1.2, les SyE étant pondérés par le produit de leur fréquence relative et de leur abondance-dominance-agrégation moyenne.

5.3.2.2.

Caractérisation écologique des cœnotaxons élémentaires

On complète la définition du cœnotaxon élémentaire par une *caractérisation écologique* (caractères stationnels tels que topographie, exposition, pente, roche-mère, types de sol et profondeur dominante, mésoclimat, pression de pâturage, traitement sylvicole...), *chorologique* (aire de répartition régionale observée, origine de la flore), *structurelle* (physionomie, agencement spatial et temporel des synusies, phénologie, contacts avec d'autres phytocénoses), *dynamique* (cycles dynamiques internes, situation dans les séries de végétation). Parmi ces nombreux caractères, on tente de mettre en évidence les plus discriminants, voire les plus déterminants, pour chaque type de phytocénose défini (recherche des caractères constants et différentiels).

Cette tâche peut s'appuyer sur l'*analyse canonique des correspondances* ou ACC (JONGMAN *et al.* 1987). Cette technique d'ordination sous contrainte permet de traiter simultanément deux matrices de relevés (la matrice «espèces» contenant les données floristiques et la matrice «environnement» les descripteurs écologiques) afin de déterminer la part de chaque facteur explicatif dans la variation phytosociologique (voir aussi § 8.3.4). La matrice «espèces» est ici constituée des relevés centroïdes* des cœnotaxons élémentaires (les espèces étant remplacées par les syntaxons élémentaires arborescents, arbustifs, herbacés et muscinaux), tandis que la matrice «environnement» contient les moyennes des variables écologiques associées à chaque station et relevées de manière indépendantes: altitude moyenne, recouvrements des strates arborescente et arbustive, pente, exposition (décomposée⁽¹⁾ en deux variables nord et est) et pression de pâturage globale.

(1) Les 16 catégories d'exposition (N, NNE, NE, etc.) sont remplacées par les coordonnées x (axe ouest→est) et y (axe sud→nord) des vecteurs normés représentant ces orientations dans la rose des vents; l'absence d'exposition (terrain plat et dégagé) est représentée par le vecteur nul ($x=y=0$).

5.3.2.3.

Caractères déduits de la composition synusiale

Le relevé phytocénotique intègre sous une forme condensée une quantité considérable d'informations concernant notamment les conditions stationnelles, la valeur pastorale, la biodiversité ou le potentiel de régénération. Ces données écologiques déduites de la composition synusiale ont été ajoutées à la matrice «environnement» des descripteurs écologiques afin d'être intégrées dans l'analyse canonique des correspondances présentée dans le

paragraphe précédent.

5.3.2.3.1.

Valeur pastorale, production fourragère et pression de pâturage

La *valeur pastorale globale* VP_p d'une phytocénose p est calculée à partir du relevé phytocénotique par la somme des valeurs pastorales VP_s des k syntaxons élémentaires herbacés s , pondérées par leur recouvrement R_s (dédduit de leur indice d'abondance-dominance, cf. fig. 5.13):

$$VP_p = \sum_{s=1}^k (VP_s \times R_s)$$

La *valeur pastorale globale* VP_c d'un cœnotaxon élémentaire c est la moyenne arithmétique des valeurs pastorales globales VP_p des R relevés phytocénotiques qui ont servi à le définir:

$$VP_c = \frac{\sum_{p=1}^R VP_p}{R}$$

À partir de la valeur pastorale VP_p et connaissant l'altitude A_p , on peut calculer pour chaque phytocénose une *production fourragère potentielle* PFP_p :

$$PFP_p = 115 \frac{VP_p}{A_p} \quad (\text{tMS/ha})$$

Cette estimation se base sur une régression (fig. 5.14) à partir de données de la littérature (THOMET 1981) et des résultats de mesures de rendement effectuées par J. TROXLER (RAC-Changins) dans le cadre de travaux d'expertise pour PATUBOIS (non publiés). Toutes ces données concernent les pâturages boisés du Jura suisse. Des études complémentaires devraient permettre à l'avenir de mieux établir la relation entre la valeur pastorale et la production fourragère.

La *production fourragère potentielle* PFP_c d'un cœnotaxon élémentaire c est la moyenne arithmétique des PFP_p des R relevés phytocénotiques qui ont servi à le définir:

$$PFP_c = \frac{\sum_{p=1}^R PFP_p}{R}$$

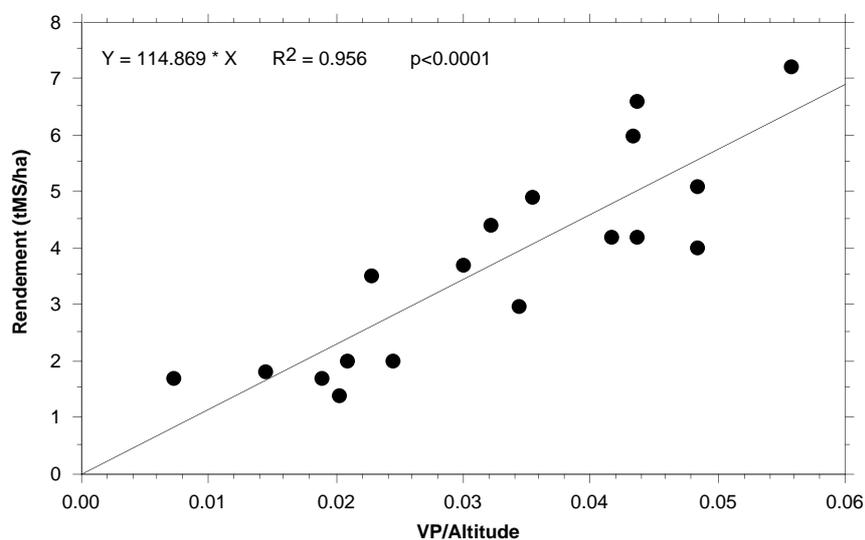
La *pression de pâturage* P_p d'une phytocénose p est estimée par la moyenne de la somme des degrés moyens de piétinement DP_s , de broutage DB_s et d'embouement DE_s des k syntaxons élémentaires s (musciniaux, herbacés, arbustifs et arborescents), pondérée par leur recouvrement R_s :

$$P_p = \frac{\sum_{s=1}^k (R_s \times (DP_s + DB_s + DE_s))}{\sum_{s=1}^k R_s}$$

La *pression de pâturage* P_c d'un cœnotaxon élémentaire c est la moyenne

Source	Lieu	SyE	Rendement (tMS/ha)	Valeur pastorale	Altitude (mètres)
Troxler	La Frétaz VD	207	4.4	39	1'210
Troxler	L'Abbaye VD	241	1.8	18	1'235
Troxler	L'Abbaye VD	203	1.7	9	1'235
Troxler	Les Amburnex VD	230	2.0	28	1'335
Troxler	Les Amburnex VD	205	3.0	46	1'335
Troxler	Les Amburnex VD	221	1.4	27	1'335
Troxler	Cerneux-Veusil JU	201	5.1	51	1'055
Troxler	Cerneux-Veusil JU	201	4.0	51	1'055
Troxler	Cerneux-Veusil JU	205	6.6	46	1'055
Troxler	Cerneux-Veusil JU	206	3.5	24	1'055
Troxler	Cerneux-Veusil JU	220	1.7	20	1'055
Troxler	Cerneux-Veusil JU	205	4.2	46	1'055
Troxler	Cerneux-Veusil JU	236	4.2	44	1'055
Thomet	non précisé	207	7.2	39	700
Thomet	non précisé	207	6.0	39	900
Thomet	non précisé	207	4.9	39	1'100
Thomet	non précisé	207	3.7	39	1'300
Thomet	Vorder Brandberg SO	224	2.0	23	940

Fig. 5.14: Tableau des données et droite de régression permettant d'établir la relation entre valeur pastorale, altitude et rendement des herbages (en tonnes de matière sèche par hectare). Les numéros des syntaxons renvoient à la typologie (cf. Chapitre 10).



arithmétique des pressions de pâturage P_p des R relevés phytocénologiques qui ont servi à le définir:

$$P_c = \frac{\sum_{p=1}^R P_p}{R}$$

5.3.2.3.2. Indices de biodiversité

Trois indices de biodiversité sont calculés pour chaque relevé de phytocénose.

La *diversité synusiale* H_p d'une phytocénose p est l'application de l'indice de SHANNON au relevé phytocénologique (R_s est le recouvrement du SyE s déduit de son abondance-dominance, k est le nombre total de SyE):

$$H_p = - \sum_{s=1}^k \left(\frac{R_s}{\sum_{s=1}^k R_s} \times \log_2 \left(\frac{R_s}{\sum_{s=1}^k R_s} \right) \right)$$

La *richesse floristique potentielle* RFP_p d'une phytocénose p est le nombre total d'espèces contenues dans l'ensemble des relevés centroïdes des SyE qui la constituent (à l'exception des synusies fragmentaires), sans tenir compte des espèces accidentelles de la classe r .

La *diversité phytosociologique* D_p d'une phytocénose p est le produit de la richesse floristique potentielle RFP_p et de l'équitabilité du relevé phytocénologique:

$$D_p = \frac{RFP_p}{10} \times \frac{H_p}{\log_2(S_p)}$$

Les valeurs moyennes de ces trois indices de diversité sont calculées pour chaque cœnotaxon élémentaire. Par exemple, la *diversité phytosociologique* D_c d'un cœnotaxon élémentaire c est la moyenne arithmétique des diversités phytosociologiques D_p des R relevés phytocénologiques p qui ont servi à le définir:

$$D_c = \frac{\sum_{p=1}^R D_p}{R}$$

5.3.2.3.3. Potentiel de régénération

Un *indice de régénération* est calculé pour chaque relevé de phytocénose. On estime également la *densité* des trois stades herbacé, arbustif et arborescent de chaque essence principale afin de donner une représentation simplifiée de la structure du peuplement ligneux telle que l'on peut la déduire de sa composition synusiale. Le détail de la procédure est décrit dans le Chapitre 6 (§ 6.4). La valeur moyenne de l'indice de régénération est calculée pour chaque cœnotaxon élémentaire.

Le *spectre dynamique des essences* est établi pour chaque type de phytocénose. Il représente les proportions des différentes essences, strates par strate, classées selon leur comportement dynamique et leur stratégie adaptative*. On distingue (RAMEAU 1987 & 1993):

- *Pionnières*: essences à croissance rapide, à faible longévité, de taille réduite, à bois tendre, héliophiles, à très grande fécondité, colonisatrices d'espaces ouverts (*Salix, Populus, ...*).
- *Post-pionnières*: essences à croissance plus lente, à longévité plus grande, à bois plus dur, héliophiles tolérantes, jouant un rôle prédominant dans la cicatrisation des chablis ou assurant la relève des essences pionnières (*Quercus, Carpinus, Acer*); elles ont souvent été favorisées par la gestion forestière.
- *Dryades*: essences à croissance lente, à grande longévité, de taille élevée, supportant l'ombrage dans leurs stades juvéniles, capables de se régénérer en sous-bois (*Fagus, Abies, ...*), caractérisant les phases matures des forêts climaciques.
- *Nomades*: essences opportunistes, post-pionnières (*Sorbus, Pinus, Fraxinus, ...*) ou dryades (*Picea*) pouvant jouer dans certaines circonstances un rôle de pionnier.

Le calcul des proportions se base sur la fréquence et l'abondance des essences dans les types de synusies qui composent les phytocénoses.

5.3.2.4.

Nomenclature des cœnotaxons élémentaires et délimitation des cœnassociations

La phase synthétique de hiérarchisation commence par le regroupement des cœnotaxons élémentaires en *cœnassociations*. Chaque cœnassociation doit, de préférence, posséder un ou plusieurs syntaxons élémentaires *caractéristiques* (statistiquement inféodés plus ou moins strictement à l'ensemble des cœnotaxons élémentaires qui la composent). Un cœnotaxon élémentaire défini possédant en propre de tels éléments caractéristiques constitue à lui seul une cœnassociation. Dans le cas contraire, il peut être considéré comme une subdivision (*sous-cœnassociation*) d'une cœnassociation. Les cœnotaxons élémentaires regroupés dans une même cœnassociation doivent posséder un certain nombre de caractères chorologiques et écologiques communs pour justifier leur rapprochement en une unité hiérarchique cohérente et naturelle.

Chaque cœnassociation ainsi définie se voit attribuer un nom en latin, construit à partir des noms de deux idiotaxons élémentaires: le premier est choisi de préférence parmi les espèces caractéristiques ou différentielles d'un syntaxon élémentaire caractéristique ou différentiel de la cœnassociation; le radical générique du deuxième, choisi de préférence parmi les espèces dominantes, constantes et différentielles de la strate supérieure, porte le suffixe *-coenetum* précisant son rang hiérarchique. Les noms sont choisis en fonction de leur pouvoir évocateur, notamment par rapport aux formations végétales correspondantes. Les sous-cœnassociations sont désignées soit par l'épithète *typicum* (variations différenciées négativement), soit par un

nom formé à partir de celui d'un idiotaxon caractéristique d'un syntaxon différentiel, affecté de la désinence de rang *-coenetosum*.

5.3.2.5.

Classification hiérarchique des phytocénoses

Bien que cette étape ne soit pas indispensable, il peut être utile d'envisager le regroupement hiérarchique des types de phytocénoses sur la base de leur composition synusiale (classification purement phytosociologique). Dans le cadre de PATUBOIS, nous avons plutôt opté pour une classification multicritères, à base écologique, physionomique et phytosociologique, pouvant servir de base à la clé de détermination (Volume III). Les principes de cette classification sont exposés dans le Chapitre 11 (§ 11.1.1).

6. Méthodes d'étude du peuplement boisé

Résumé

Un **inventaire forestier intégral** est effectué dans 51 stations selon la méthode utilisée en forêt. Il est complété dans ces mêmes stations par un **inventaire de la régénération**. deux méthodes différentes sont utilisées selon que le taux de boisement est inférieur ou supérieur à un seuil de 35%.

Un **indice de régénération** et une estimation de la **densité des essences** sont calculés dans la base de données Patubase pour chaque phytocénose à partir des données phytosociologiques.

Les **études dendrochronologiques** portent sur 51 arbres adultes (49 épicéas, 2 sapins) provenant de 4 stations distinctes. L'étude des cernes est effectuée sur une rondelle (prélevée à la base du tronc) et une carotte (prélevée à 1.30 m de hauteur environ) provenant de chaque arbre.

La portion Ouest du Communal de La Sagne et le Pâturage du Droit de Cormoret font l'objet d'**études diachroniques**. L'évolution du taux de boisement, de l'âge et de la texture du peuplement sont comparés à partir du traitement visuel et informatique des photographies aériennes de 1959 et de 1987.

La **dynamique de recolonisation des pâturages boisés abandonnés** est étudiée sur la base de quelques exemples de pâturages des Franches-Montagnes et du Jura bernois. La vitesse d'évolution est évaluée d'après la date de la fermeture des pâturages et le stade actuel de la recolonisation.

La **modélisation de l'évolution du boisement** des pâturages boisés passe par l'élaboration d'un modèle dynamique quantitatif simplifié, limité à trois stades de développement (herbacé, arbustif, arborescent). Les données issues des inventaires sont utilisées pour calibrer le modèle et apprécier les tendances évolutives à court terme des peuplements.

6.1. ***Inventaires: régénération et structure des peuplements***

6.1.1. ***Objectifs***

L'appréciation de la régénération des peuplements ligneux intéresse particulièrement les forestiers. Si de nombreuses données chiffrées et des modèles théoriques existent pour les forêts, les ouvrages traitant des pâturages boisés n'en parlent qu'en termes généraux, sans donner d'indications quantitatives précises quant aux densités nécessaires au renouvellement de la strate arborescente, ni de modèles de référence pour apprécier l'état et l'évolution du boisement par rapport à une situation théorique équilibrée (nombre de tiges, volume sur pied, et leur répartition). Ces ouvrages mentionnent en revanche régulièrement les conditions de la régénération de l'épicéa, du sapin blanc et du hêtre (JACQUAT 1984), en raison de leur valeur économique et de la place prépondérante qu'occupent ces essences dans la composition des peuplements. Les autres essences ne font que rarement l'objet de commentaires.

En l'absence de données chiffrées appropriées, une méthode originale d'inventaire de la régénération, adaptée aux conditions du pâturage boisé, est élaborée en collaboration avec M. Olivier SCHNEIDER, ingénieur forestier mandaté comme conseiller de PATUBOIS. Pour ce faire, l'approche choisie s'inspire de méthodes utilisées en forêt, notamment dans le cadre du premier inventaire forestier national (FNP 1988). L'idée principale est d'échantillonner la régénération au moyen de placettes circulaires dans lesquelles sont dénombrées toutes les tiges des essences arborescentes réparties selon leur développement en classes de hauteur (le *recrû**) et en classes de diamètre (le *fourré**). Quant aux stades plus âgés du peuplement, ils sont décrits par des inventaires intégraux tels qu'ils sont réalisés habituellement en forêt.

La mesure de la densité des essences arborescentes basée sur l'inventaire par échantillonnage de la régénération et sur l'inventaire intégral du peuplement arborescent permet ainsi de caractériser le boisement avec des outils familiers au forestier. Ces résultats sont confrontés avec l'image que livre l'approche synusiale intégrée, dont les relevés permettent de calculer un *indice de régénération* et de prévoir la *densité des essences* en fonction de la composition synusiale. Par ailleurs, les informations tirées des inventaires sont utilisées pour la modélisation de la dynamique du boisement.

6.1.2. ***L'inventaire de la régénération***

Pour tenir compte du fait que les caractéristiques générales de la régénération varient en fonction du taux de boisement, deux dispositifs d'inventaire par échantillonnage sont définis. L'un s'applique aux pâturages à taux de boisement inférieur à 35%, l'autre à ceux dont le taux est égal ou supérieur à 35% ⁽¹⁾.

(1) Cette délimitation ne correspond pas à celle qui a été retenue dans la typologie des phytocénoses présentée dans le Chapitre 11.

Dans le premier cas, la régénération est surtout localisée dans des fourrés arbustifs répartis de manière hétérogène sur le pâturage, alors que les pâturages très boisés présentent une régénération plus homogène.

6.1.2.1.

Dispositif d'inventaire pour un taux de boisement inférieur à 35%

Sur une grille d'échantillonnage à maille carrée de 10 m de côté, 13 intersections par hectare sont sélectionnées aléatoirement, qui correspondent à autant de centres de placettes circulaires de 75 m², soit un taux d'échantillonnage de 9.75% de la surface (cf. fig. 6.1).

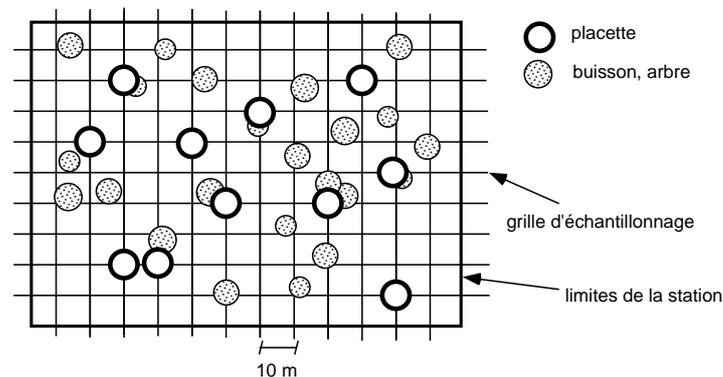


Fig. 6.1:
Dispositif d'échantillonnage dans les pâturages à taux de boisement inférieur à 35%.

6.1.2.2.

Dispositif d'inventaire pour un taux de boisement égal ou supérieur à 35%

Dans ce type de pâturage boisé, la surface de la placette varie en fonction du stade de développement, principe qu'a notamment retenu DUC (1991) pour son travail sur la régénération des forêts jardinées. Un transect d'une longueur de 100 m/ha est choisi, le long duquel se répartissent régulièrement 10 placettes circulaires de 10 m²/ha pour le relevé du recrû, soit un taux d'échantillonnage de 1%, et 5 placettes de 200 m²/ha pour le relevé du fourré, soit un taux d'échantillonnage de 10% de la surface totale (cf. fig. 6.2.).

Les caractéristiques de l'inventaire énumérées ci-dessus sont définies

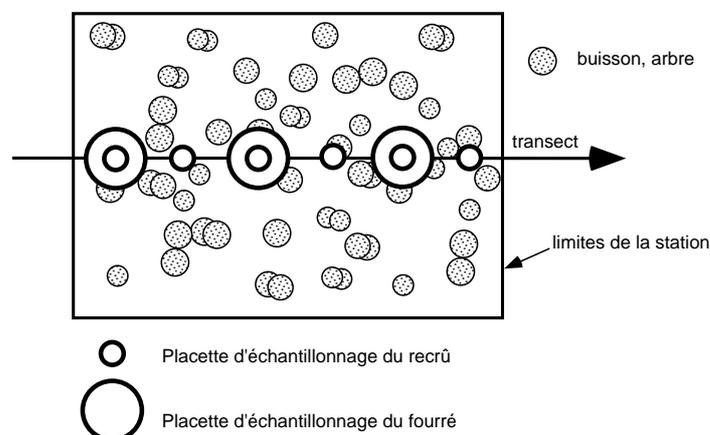


Fig. 6.2:
Dispositif d'échantillonnage dans les pâturages à taux de boisement égal ou supérieur à 35%.

Fig. 6.3:
Définition des classes
pour les inventaires.

critère	recrû							fourré			
	hauteur 0-130 cm							hauteur > 130 cm et diamètre 0-12 cm			
classe	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	F1	F2	F3	
intervalle (cm)	0-10	10-30	30-50	50-70	70-90	90-110	110-130	0-4	4-8	8-12	
								Neuchâtel			
								F1	F2	F3	F4
								0-2.5	2.5-7.5	7.5-12.5	12.5-17.5
critère	bois										
	diamètre > 12 cm										
classe	B0	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10
intervalle (cm)	12-16	16-20	20-24	24-28	28-32	32-36	36-40	40-44	44-48	48-52	52-56
Neuchâtel	17.5-22.5	22.5-27.5	27.5-32.5	32.5-37.5	37.5-42.5	42.5-47.5	47.5-52.5	52.5-57.5	57.5-62.5	62.5-67.5	67.5-72.5

6.1.3.

L'inventaire intégral

Rappelons que l'inventaire intégral consiste à dénombrer, sur l'ensemble de la surface étudiée, toutes les tiges de chaque essence forestière dont le diamètre à 1.30 m est supérieur à un seuil variant selon les pratiques cantonales.

A de rares exceptions près, les inventaires disponibles, provenant des données de l'aménagement forestier, ne se prêtent pas à une mise en valeur séparée pour la forêt fermée et le pâturage boisé. Il a été de ce fait décidé de procéder à l'inventaire intégral des stations n°13-66, à l'exception des n°36, 45 et 55. Le périmètre de chaque station est délimité sur le terrain avec des piquets ou des marques de couleur apposées sur des clôtures, des rochers ou des souches. L'exécution et la coordination de ces inventaires sont assurées par les inspecteurs forestiers représentant les cantons dans la Commission scientifique.

La population inventoriée est définie comme suit:

- Toutes les essences forestières sont dénombrées.
- L'intervalle des classes de diamètre est de 4 cm dans les cantons de BE, JU et VD, et de 5 cm dans le canton de NE (fig. 6.3).
- Le seuil d'inventaire est fixé à 12 cm de diamètre pour les cantons de BE, JU et VD, et 17.5 cm pour le canton de NE (fig. 6.3) ⁽¹⁾.

Lors de la mise en valeur des données d'inventaire, le modèle de la *forêt jardinée* offre un intéressant point de comparaison: constitué d'une futaie de structure *irrégulière*, présentant un *mélange* d'arbres de toutes dimensions et une *régénération permanente*, composé essentiellement de sapin blanc, d'épicéa et de hêtre, ce type de peuplement forestier est particulièrement bien adapté aux conditions de nos stations jurassiennes, et il présente des analogies manifestes avec les boisements sur pâturages (cf. § 13.1.7).

(1) Dans les cantons de BE, JU et VD, le seuil d'inventaire est traditionnellement fixé à 16 cm. Pour PATU-BOIS, c'est toutefois la valeur de 12 cm définie par l'inventaire forestier national (FNP 1988) qui a été retenue. Dans le canton de NE, le seuil d'inventaire habituel de 17.5 cm a été conservé dans le cadre de l'étude, afin de permettre une comparaison des résultats avec les autres inventaires du canton.

6.1.3.1.

Densité

L'analyse de la répartition du nombre de tiges par classes de diamètre fournit une indication sur l'état d'équilibre ou de déséquilibre de la structure du peuplement. La référence théorique idéale peut être définie par une courbe de forme exponentielle négative, par analogie avec la forêt jardinée (fig. 6.4).

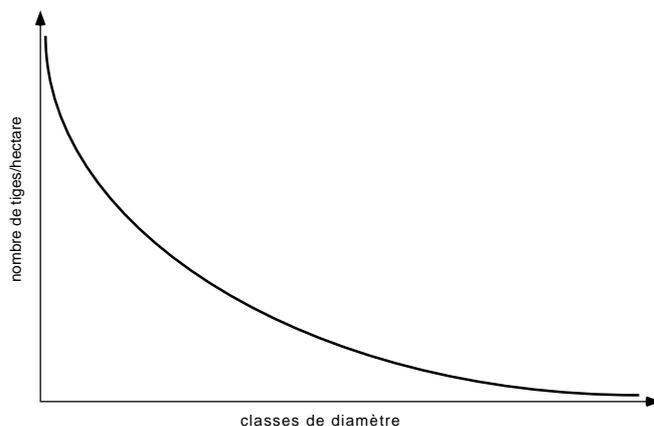


Fig. 6.4.:
Courbe de référence
théorique d'une forêt
jardinée en état
d'équilibre.

Pour assurer en permanence la présence d'un petit nombre de gros bois, il faut disposer d'un approvisionnement constant et numériquement important en jeunes tiges.

Pour l'analyse des résultats, les données des inventaires intégraux et des inventaires de la régénération sont représentés sur un graphe unique. Bien que les classes ne soient pas définies selon les mêmes critères depuis le semis jusqu'au gros bois (classes de *hauteur* jusqu'à 1.30 m; classes de *diamètre* à partir de cette limite), cette façon de procéder permet de donner une image globale de la structure du peuplement.

6.1.3.2.

Volume

Le volume sur pied et sa répartition en classes de grosseur constituent une autre indication de la structure du peuplement et de son état d'équilibre. La définition retenue des classes de grosseur est la suivante:

Selon la définition utilisée par SCHÜTZ (1989), adaptée pour la classe des petits bois en fonction des seuils d'inventaire fixé à 12 cm:

- *petits bois* (P): diamètre de 12 à 24 cm;
- *moyens bois* (M): diamètre de 26 à 38 cm;
- *gros bois* (G): diamètre de 40 à 50 cm;
- *très gros bois* (TG): diamètres égaux ou supérieurs à 52 cm.

Selon la définition traditionnelle:

- *petits bois* (P): diamètre de 17.5 cm à 32.5 cm;
- *moyens bois* (M): diamètre de 32.5 cm à 52.5 cm;

Cantons de Berne,
Jura et Vaud

Canton de
Neuchâtel

- *gros bois* (G): diamètres égaux ou supérieurs à 52.5 cm.

En forêt jardinée, les proportions considérées comme idéales, reflétant un état d'équilibre, varient notamment en fonction des caractéristiques de la station et du diamètre maximal d'exploitabilité. Les répartitions P/M/G observées en pâturages boisés sont comparées à celles qui servent de références au sylviculteur. Toutefois, plus le taux de boisement du pâturage est faible, plus les caractéristiques de structure du peuplement s'éloignent de celles d'une forêt. Cette évidence souligne la limite de l'utilisation du modèle de la forêt jardinée comme point de comparaison, et la mise en valeur des résultats (cf. § 13.1) ne fera que confirmer cette constatation.

6.2. *Analyse de cernes (dendrochronologie)*

6.2.1. *Objectifs*

En complément des inventaires de la régénération (§ 6.1.2), qui fournissent des informations générales sur la structure* et la composition actuelles des jeunes peuplements, il est souhaitable de disposer de renseignements plus précis sur la croissance des jeunes arbres. Le facteur influençant le plus l'évolution de la régénération est l'abrutissement répété du bétail, qui perturbe et ralentit fortement sa croissance durant les stades du semis et du recrû, ainsi que, dans une moindre mesure, celui du fourré (RIEBEN 1957; cf. § 3.4).

L'*analyse de cernes* permet d'étudier l'évolution passée du diamètre et de la hauteur des arbres, données intéressantes notamment pour la compréhension de la dynamique du pâturage boisé et pour sa modélisation (cf. § 6.6). Une comparaison du niveau d'accroissement (en diamètre et en hauteur) pourra être faite entre les différentes stations examinées, ce qui devrait permettre de calibrer l'échelle de temps du modèle dynamique quantitatif.

En outre, les relations entre l'âge, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP*), la hauteur totale de l'arbre et le diamètre de son houppier*, paramètres mesurés avec précision sur les arbres abattus dans le cadre de cette analyse, fourniront des indications sur leurs conditions de croissance.

6.2.2. *Origine du matériel étudié*

Pour des raisons pratiques, l'étude porte uniquement sur des arbres abattus dans le cadre des coupes normales et de chablis*. Étant donné le caractère destructif du prélèvement des échantillons de mesure (carottes* et rondelles*) et le temps que nécessite l'application de cette méthode, l'analyse de cernes porte sur un nombre d'arbre limité à 50, provenant de 4 coupes localisées dans 3 régions de la chaîne jurassienne, soit au Marchairuz VD, à La Sagne NE et aux Breuleux JU (fig. 6.5).

Les mesures et prélèvements ont été effectués en septembre 1993, sauf à La Sagne, où les arbres n'ont été abattus qu'en avril 1994.

Fig. 6.5:
Localisation du
prélèvement du
matériel destiné à
l'analyse des cernes.

Il n'a pas été possible, pour des questions de coordination avec les entreprises forestières de débardage, de procéder à toutes les mesures et prélèvements de matériel souhaités. De plus, deux arbres se sont révélés totalement pourris. Les données manquantes sont signalées, dans le tableau de synthèse (Annexe III), par un tiret.

Les commentaires et analyses se rapportent (sauf exception clairement mentionnée) aux 48 épicéas retenus (*Picea abies*). Le nombre de sapins blancs (*Abies alba*), est par contre insuffisant (2 individus) pour tirer des conclusions valables quant à la croissance de cette essence.

6.2.3. *Méthodes*

6.2.3.1. *Prélèvement des échantillons et mesures in situ*

Avant l'abattage et pour chaque arbre, une carotte a été prélevée et les données suivants ont été consignées:

- le diamètre du houppier* (moyenne de deux diamètres perpendiculaires de la projection verticale, mesurés selon les axes nord-sud et est-ouest);
- le DHP* (moyenne de deux diamètres croisés);
- la distance au concurrent le plus proche;
- la position sociale* (seuls les arbres de l'étage dominant ont été retenus: solitaires, dominants, codominants).

Après l'abattage, les mesures suivantes ont été effectuées:

- la longueur totale de l'arbre;
- la longueur de la cime verte*;
- la hauteur de la souche.

Après quoi une rondelle a été prélevée au pied du tronc.

Les mesures ont été consignées sur une fiche standard (voir spécimen en annexe). Quelques données générales concernant la station et le peuplement ont également été relevées, telles que la présence d'affleurements rocheux ou d'anciennes souches. Ces données sont utiles pour préciser les conditions de croissance de chaque arbre.

6.2.3.2.

Mesure des cernes

Les données principales de ce volet de l'étude sont les mesures de cernes à la base de l'arbre (rondelle) et à une hauteur de prélèvement variant entre 1 m et 1.50 m, généralement 1.30 m (carotte). Le matériel a été livré au Laboratoire de dendrochronologie du Musée d'Archéologie de Neuchâtel, qui a procédé à la mesure des cernes sur une chaîne de mesure électronique permettant l'élaboration des courbes dendrochronologiques (datation, synchronisation, moyenne). Deux rayons sont mesurés sur chaque rondelle.

6.2.3.3.

Traitement des données

Les données sont traitées en quatre phases:

- Dans la première, l'âge, la hauteur totale, le DHP et le diamètre du houppier sont mis en relation, ce qui permet d'apprécier la fertilité de la station et les effets de la concurrence éventuelle d'autres arbres.
- Dans une deuxième phase, les courbes de l'accroissement radial annuel moyen des 4 stations sont comparées.
- Dans une troisième phase, l'accroissement radial individuel est analysé, pour comparer les modes de croissance des arbres et tenter d'expliquer les causes des différences observées.
- Dans une dernière phase, on compare l'accroissement moyen en hauteur.

6.3.

Études diachroniques

6.3.1.

Objectifs

Abondantes en milieu forestier, les études diachroniques* en pâturage boisé sont rares. Les connaissances relatives à la vitesse d'évolution sont rares et fragmentaires. Les quelques données bibliographiques souvent imprécises concernent essentiellement des régions dont les conditions diffèrent radicalement de celles de la chaîne jurassienne, comme par exemple des pâturages en déprise au Tessin et en Valais.

En l'absence de toute autre donnée de référence précise, les études diachroniques ne peuvent s'appuyer, dans le contexte de PATUBOIS, que

sur la comparaison de photographies aériennes (GODI 1985). Celles-ci permettent de retracer l'évolution du taux de boisement entre 1959 et 1987.

6.3.2. *Choix des sites*

Nous avons retenu deux pâturages boisés différant par leur altitude, mais ayant tous deux une dynamique forestière conduisant depuis de nombreuses années à une augmentation générale du taux de boisement:

- Le Communal de **La Sagne** NE, situé à une altitude moyenne de 1'200 m, est caractérisé par le libre parcours du bétail qui dispose d'une surface d'un seul tenant de 400 ha environ. Nous avons choisi d'étudier la partie ouest de ce pâturage, la dynamique forestière étant plus prononcée que dans d'autres secteurs. La partie retenue correspond aux divisions forestières A7, A8, A9, A10, B8, B9, B10 et à la division B7 prise partiellement, soit 158.5 ha au total.
- Le Pâturage du Droit à **Cormoret** BE, situé à une altitude moyenne de 850 m, est scindé en deux parties distinctes par une clôture fixe: nous avons retenu la partie sud, qui totalise 105 ha.

6.3.3. *Méthodes*

6.3.3.1. *Recouvrement (taux de boisement)*

Nous avons choisi d'étudier le degré de recouvrement, défini par le rapport de la surface recouverte par la projection des couronnes des arbres à la surface unitaire (SCHÜTZ 1981 in GODI 1985). L'estimation se fait visuellement à l'aide d'une échelle de recouvrement (GODI 1985, repris de SPURR 1948) à 12 classes de taux de boisement: 0%, 5%, 10%, 20%, ..., 100%.

6.3.3.2. *Structure*

La structure* (âge) du peuplement est relevée selon trois catégories:

- b = structure buissonnante en très petites taches;
- a = jeunes arbres;
- A = grands arbres.

6.3.3.3. *Texture*

La texture* du peuplement est analysée selon 4 catégories:

- arbres isolés;
- petits agrégats de 2-4 arbres;
- bosquets de 10-20 arbres;
- grands agrégats ou peuplements denses de plus de 30 arbres.

6.3.3.4. *Saisie des données cartographiques*

Après délimitation sur les photographies numérisées noir-blanc des années 1959 et 1987, chaque secteur à boisement homogène fait l'objet d'une classification par catégorie selon respectivement son *taux de boisement*, sa *structure* et sa *texture*. Les résultats de ces classifications sont synthétisés

sous forme de cartes digitalisées à l'échelle 1:5'000 ou 1:6'000, en utilisant un Système d'Information Géographique (*Arc-Info*).

6.3.3.5. *Traitement des données*

Le traitement de ces données cartographiques dans *Arc-Info* s'effectue en deux temps:

- Pour chacune des cartes, l'aire totale de chaque classe représentée est calculée (taux de boisement, structure, texture). Ces résultats sont directement utilisables pour les comparaisons diachroniques.
- L'intersection des cartes de taux de boisement de 1959 et 1987 aboutit à une nouvelle carte représentant l'évolution du taux de boisement. Sur cette dernière, chaque surface est caractérisée par la différence entre le taux de boisement de 1959 et celui de 1987. L'aire totale de chaque classe est calculée.

Les résultats concernant le Communal de La Sagne sont confrontés aux inventaires forestiers intégraux (densité des résineux et des feuillus, volume sur pied) effectués entre 1956 et 1986 (données de l'arrondissement forestier V, Montagnes neuchâteloises).

6.4. *Renseignements tirés de l'approche synusiale intégrée*

6.4.1. *Originalité de la démarche*

En pâturage boisé comme en forêt, chaque essence forestière, au cours de son développement ontogénétique, passe par des synusies qui relèvent des différentes strates de la phytocénose. Presque invisible parmi les mousses, le semis d'épicéa, par exemple, va se développer sous forme de plantule se mêlant intimement aux espèces herbacées. S'il survit à la dent du bétail et aux autres contraintes du milieu, le jeune épicéa poursuivra son développement parmi les buissons de la strate arbustive d'où il émergera pour atteindre les cimes de la synusie arborescente, une fois que sa taille le mettra hors d'atteinte du bétail.

On comprend aisément l'intérêt de la démarche synusiale intégrée qui, rappelons-le, recense séparément les communautés végétales des différentes strates. L'apparition des stades ontogénétiques (semis, plantule, arbrisseau, arbre subadulte et adulte) des essences dans chaque relevé de synusie de la phytocénose permet d'en déduire, par calcul, des informations sur le potentiel de régénération.

Nous avons ainsi défini:

- pour chaque type de synusie (syntaxon élémentaire), un *coefficient de régénération* calculé à partir des tableaux phytosociologiques;
- pour chaque phytocénose, un *indice de régénération* calculé à partir du relevé de phytocénose;

- pour chaque type de synusie et pour chaque phytocénose une estimation de la *densité* des essences les plus fréquentes.

L'indice de régénération est mis en relation avec d'autres descripteurs des phytocénoses (biodiversité, altitude, pression de pâturage, etc.) dans le Chapitre 11. Un indice de régénération moyen est calculé pour chaque type de phytocénose, ce qui permet de cartographier le potentiel de régénération d'un estivage (voir Chapitre 14).

6.4.2.

Le coefficient de régénération d'un syntaxon élémentaire

À partir du tableau phytosociologique synusial, nous pouvons calculer le *coefficient de régénération CR* du **syntaxon élémentaire** (SyE), qui mesure la contribution relative des essences forestières dans la composition de celui-ci. La formule développée est la suivante:

$$CR = 100 \times \frac{\sum_{i=1}^n (ADAm_i \times F_i)}{\sum_{i=1}^t (ADAm_i \times F_i)}$$

- n = nombre d'essences forestières présentes dans le tableau du syntaxon élémentaire
- t = nombre total d'espèces présentes dans le tableau du syntaxon élémentaire
- F_i = fréquence relative de l'espèce i dans le tableau du syntaxon élémentaire
- $ADAm_i$ = abondance-dominance-agrégation moyenne de l'espèce i dans le tableau du syntaxon élémentaire

Espèce	rel. n°1	rel. n°2	rel. n°3	rel. n°4	Fi (%)	ADAmi	Fi x ADAmi
<i>Picea abies B</i>	2.3	4.4	2.4	3.4	100	3.13	313
<i>Fagus sylvatica B</i>	1.3	0.1	0.2	2.1	100	0.93	93
<i>Acer pseudoplatanus B</i>	0.3		0.3	1.2	75	0.60	45
<i>Sorbus aucuparia B</i>	1.1	1.2		0.1	75	0.80	60
<i>Rosa pendulina B</i>	1.1	0.1	2.1	0.2	100	0.88	88
<i>Sambucus nigra B</i>	2.4	1.3	0.1		75	1.27	95
<i>Crataegus laevigata B</i>	0.2		1.1		50	0.65	33

$$CR = (313+93+45+60) / (313+93+45+60+88+95+33) = \boxed{70.34\%}$$

Fig. 6.6:
Exemple de calcul du coefficient de régénération d'un type de synusie arbustive.

6.4.3.

L'indice de régénération d'une phytocénose

Par le biais du relevé de phytocénose, on calcule un *indice de régénération IR*, qui intègre les recouvrements des SyE herbacés et arbustifs impliqués dans la régénération. La formule de cet indice est la suivante:

$$IR = \sum_{i=1}^n (R_i \times CR_i)$$

(1) La conversion des indices d'abondance-dominance en pourcentages de recouvrement se fait selon la table de VAN DER MAAREL (1979): cf. fig. 5.13 dans le Chapitre 5.

- R_i = recouvrement du syntaxon élémentaire arbustif ou herbacé i (déduit de l'abondance-dominance) ⁽¹⁾
- CR_i = coefficient de régénération du syntaxon élémentaire arbustif ou herbacé i
- n = nombre de syntaxons élémentaires arbustifs et herbacés dans le relevé de phytocénose

SyE	AD	Ri (conversion AD)	CRi	Ri x CRi
A1	4	62.5%	-	-
a2	3	37.5%	-	-
B1	2	17.5%	21.52	3.77
b2	3	37.5%	8.73	3.27
h1	2	17.5%	0	0.00
h2	1	5.0%	6.87	0.34
h3	3	37.5%	0.05	0.02
H4	1	5.0%	10.61	0.53
H5	+	0.1%	1.55	0

$$IR = \text{somme } (R_i \times CR_i) = \boxed{7.93}$$

Fig. 6.7:
Exemple de calcul de l'indice de régénération d'un relevé de phytocénose.

6.4.4.

Le calcul prévisionnel de la densité des essences

Il peut être intéressant de pouvoir apprécier la densité des essences les plus fréquentes sans passer par un inventaire. Les informations contenues dans les relevés synusiaux et phytocénotiques permettent, à partir d'une simple liste de synusies, de prévoir la densité approximative des essences dans les différentes strates de la phytocénose. Tous les calculs sont automatisés dans la base de données *Patubase*.

On estime les densités moyennes de 6 essences importantes, à savoir: l'épicéa *Picea abies*, le sapin blanc *Abies alba*, le pin sylvestre *Pinus sylvestris*, le hêtre *Fagus sylvatica*, l'érable sycomore *Acer pseudoplatanus* et le sorbier des oiseleurs *Sorbus aucuparia*. Les densités moyennes totales des résineux et des feuillus sont également calculées; elles se rapportent à l'ensemble des essences présentes.

Pour calculer la densité des essences dans une phytocénose, on intègre successivement des données issues des relevés des synusies, des tableaux phytosociologiques des syntaxons élémentaires, puis du relevé de la phytocénose. Le texte qui suit est donc destiné à mieux faire comprendre le caractère déductif de la démarche.

Pour chaque relevé synusial j , on calcule la densité D_{ij} d'une essence i par la formule:

$$D_{ij} = \frac{R_i \times 10000}{\pi \times r^2}$$

- i = essence i
- j = relevé j
- R_i = recouvrement relatif de l'essence i dans le relevé j (déduit de l'abondance-dominance)
- r = rayon moyen de la projection verticale d'un individu (stade arborescent: $r = 2.37$ m; stade arbustif: $r = 0.43$ m; stade herbacé: $r = 0.11$ m)

1. Relevé de synusie

La densité D_{ij} est l'estimation du nombre de tiges par hectare de l'essence considérée i dans la syntaxie j .

Essence	AD	Ri (conversion AD)	rayon (m)	densité Dij
<i>Picea abies</i> A	+	0.1%	2.37	0.6
<i>Abies alba</i> A	+	0.1%	2.37	0.6
<i>Fagus sylvatica</i> A	3	37.5%	2.37	212.5
<i>Acer pseudoplatanus</i> A	2	17.5%	2.37	99.2
<i>Sorbus aucuparia</i> A	1	5.0%	2.37	28.3

Fig. 6.8:
Exemple de calcul de la densité de quelques essences dans une syntaxie arborescente.

2. Syntaxon élémentaire

À partir des densités D_{ij} , on calcule, pour chaque syntaxon élémentaire, la densité moyenne D_{is} d'une essence i dans le syntaxon élémentaire s par la formule suivante:

$$D_{is} = \frac{\sum_{j=1}^n D_{ij}}{n}$$

- i = essence i
 s = syntaxon élémentaire s
 n = nombre de relevés du syntaxon élémentaire s

La valeur calculée correspond au nombre moyen de tiges de l'essence considérée i que l'on pourrait s'attendre à trouver dans un syntaxon élémentaire s .

Relevé n°	AD	Ri (conversion AD)	rayon (m)	Dij épicéa
1434	1	5.0%	0.11	13'153
1204	2	17.5%	0.11	46'037
2309	.	0.0%	0.11	0
5603	+	0.1%	0.11	263
6405	1	5.0%	0.11	13'153
8909	+	0.1%	0.11	263

$$D_{is} = \text{moyenne des } D_{ij} = \boxed{12'145}$$

Fig. 6.9:
Exemple de calcul de la densité moyenne de l'épicéa dans un type de syntaxie herbacée.

3. Relevé de phytocénose

Enfin, on obtient, pour chaque phytocénose p , la densité moyenne D_{ip} d'une essence i à partir des densités moyennes D_{is} de cette essence dans les différents syntaxons élémentaires qui la composent, par la formule suivante:

$$D_{ip} = \sum_{s=1}^m (R_s \times D_{is})$$

- i = essence i
 p = phytocénose p
 R_s = recouvrement du syntaxon élémentaire s dans la phytocénose p (déduit de l'abondance-dominance)
 m = nombre de syntaxons élémentaires présents dans le relevé de phytocénose

La valeur obtenue correspond au nombre de tiges de l'essence i que l'on pourrait s'attendre à trouver dans le relevé de phytocénose p .

Fig. 6.10:
Exemple de calcul de
la densité prévisible de
l'épicéa dans une
phytocénose.

SyE	AD	Rs (conversion AD)	Dis	Rs x Dis
A1	3	37.5%	160	60
a2	1	5.0%	220	11
B1	1	5.0%	245	12
b2	2	17.5%	560	98
h1	4	62.5%	127	79
h2	2	17.5%	521	91
H3	+	0.1%	8763	9

Dip de l'épicéa au stade arborescent	71 (60 + 11)
Dip de l'épicéa au stade arbustif	110 (12 + 98)
Dip de l'épicéa au stade herbacé	179 (79 + 91 + 9)

6.4.5.

Corrélations avec les résultats des inventaires

Nous venons de présenter les indices (§ 6.4.2) permettant de calculer des valeurs de densités *prévisibles* à partir des données phytosociologiques. Les inventaires forestiers ont permis de récolter des informations sur la densité *réelle* des tiges aux différents stades d'évolution dans un certain nombre de stations (§ 6.1).

À des fins de comparaisons, nous effectuons des regroupements des résultats des inventaires forestiers de manière à les répartir en 3 classes selon les stades de développement arborescent, arbustif et herbacé. Nous procédons à des régressions linéaires entre ces densités échantillonnées et les densités prévues (D_{ip}).

Si la corrélation est significative, nous ajustons dans la base de données *Patubase* les valeurs des diamètres moyens dans la formule de la D_{ip} jusqu'à obtenir une droite de régression dont la pente est le plus proche possible de 1 pour chaque stade de développement, toutes essences confondues.

6.5.

Dynamique des pâturages boisés abandonnés

Hormis l'intérêt de mieux connaître les stades de recolonisation, les investigations menées ici doivent permettre de calibrer l'échelle de temps dans les modèles de fonctionnement dynamiques (§ 6.6).

Sur la base de connaissances personnelles et d'informations fournies par les inspecteurs forestiers d'arrondissement, quelques pâturages boisés abandonnés sont sélectionnés. Lors d'une visite sur le terrain, on relève le recouvrement respectif des strates herbacée, arbustive et arborescente, en notant quelles essences assurent la recolonisation et si les buissons précèdent leur installation.

(1) Le lecteur consultera les Chapitres 4 et 9 pour les développements se rapportant aux principes de la modélisation dynamique et à l'utilisation du logiciel *STELLA*.

6.6.

Modélisation de la dynamique du boisé

En s'attachant à la seule dynamique du boisement, on peut tenter, à partir d'un *modèle dynamique quantitatif*⁽¹⁾, de simuler l'évolution du peuplement en fonction de sa structure initiale et des conditions stationnelles (altitude,

charge en bétail). Ce modèle utilise les densités des essences issues des inventaires forestiers, contrairement au modèle phytocénotique global du Chapitre 15, qui utilise les taux de recouvrement des synusies. Il permet d'apprécier l'évolution à *court terme* des densités des essences dans leurs stades de développement herbacé, arbustif et arborescent, au contraire du modèle général, qui simule l'évolution à *long terme* du recouvrement des synusies herbacées, arbustives et arborescentes. Le modèle de la dynamique forestière permet de simuler des interventions de type *sylvicole*, par exemple l'abattage, à des intervalles donnés, d'un pourcentage donné d'arbres. Les interventions de type *agricole* peuvent également être simulées, par exemple l'essartage de buissons ou la modification de la charge en bétail. Le modèle développé pour la dynamique du couvert boisé est moins complexe que le modèle phytocénotique général: en particulier, il n'envisage pas les rétroactions (*feed-back*) entre la couverture boisée et la charge en bétail, celle-ci étant considérée comme une constante. Ces deux modèles sont donc complémentaires.

Le modèle élaboré grâce au logiciel *STELLA* est calibré en utilisant les résultats des études dendrochronologiques et diachroniques (estimation de la durée moyenne des stades de développement en fonction de l'altitude et de la pression de pâturage). Une première série de simulations est effectuée sur les stations inventoriées dans les sites, en introduisant les résultats des inventaires forestiers, la charge en bétail actuelle de la phytocénose et l'altitude. Une deuxième série de simulations est effectuée sur les stations non équilibrées pour déterminer les conditions de charge en bétail qui permettraient de stabiliser le taux de boisement. Finalement, l'influence des interventions sylvicoles (exploitation des arbres, éclaircissement du recru, plantations) est testée sur quelques stations, dans le but de déterminer dans quelle mesure elles peuvent être utilisées pour corriger un déséquilibre.

7. *Méthodes d'étude des sols et des humus*

Résumé

*La connaissance des sols est un passage obligé pour la compréhension de la répartition spatiale et de la dynamique des groupements végétaux. Les profils décrits sur le terrain ont été principalement échantillonnés en fonction des synusies et sont utilisés dans des analyses statistiques pour quantifier les **relations sol-végétation**.*

*Des échantillons de terre ont été prélevés en vue d'analyses physico-chimiques et minéralogiques. Les premières renseignent sur les **caractéristiques** des sols, les secondes sur l'**origine** de leur matériau constitutif.*

*L'observation micromorphologique des **humus** est une approche originale de la dynamique des systèmes sol-végétation. À ce niveau d'intégration, les processus anciens et actuels se marquent dans la succession des couches organiques. L'adaptation aux humus prairiaux d'une méthode développée par PONGE pour les humus forestiers aboutit à une nouvelle démarche qui permet des comparaisons intéressantes dans ce milieu mixte qu'est le système sylvo-pastoral.*



7.1. Étude des sols

7.1.1. Description des sols et prélèvement des échantillons

7.1.1.1. Stratification de l'échantillonnage

Cette étude a pour objectif la compréhension de la répartition des groupements végétaux et celle des relations qui les unissent; l'échantillonnage des sols est donc stratifié en fonction des synusies. Le travail se limite aux *synusies herbacées* car l'espace prospecté par leur appareil souterrain correspond à l'échelle d'un profil pédologique. Comme la rhizosphère des arbres et des arbustes est plus étendue, il est délicat, sur la base d'une fosse pédologique, d'interpréter l'espace du sol réellement utilisé par ces groupements.

A partir du catalogue des synusies (cf. Chapitre 10 et Volume II), seuls les groupements herbacés les plus fréquents sont sélectionnés. Pour chaque type, le nombre de profils est adapté aux nombre de relevés synusiaux.

7.1.1.2. Description des sols sur le terrain et prélèvements des échantillons

Une centaine de fosses sont ouvertes sur l'ensemble du territoire prospecté. Sur le terrain, on note la profondeur du sol, la couleur, la texture et la structure des horizons. On détermine aussi l'importance du squelette* calcaire, des racines et de l'activité biologique. Le pH de chaque horizon est mesuré à l'aide du pH-mètre Hellige et la présence des carbonates est vérifiée au moyen de l'acide chlorhydrique 6N.

La présence éventuelle de loess est notée lorsque des paillettes macroscopiques brillantes peuvent être observées dans la terre fine (KÜBLER, comm. pers.).

Pour la représentation graphique, le symbolisme recommandé par JABIOL et GÉGOUT (1992) a été utilisé, puis adapté aux logiciels graphiques disponibles.

Des échantillons de terre sont prélevés pour les analyses de laboratoire dans les quatre types de sol les plus fréquemment rencontrés sur l'ensemble des pâturages boisés jurassiens.

7.1.2. Analyses physico-chimiques

7.1.2.1. Objectifs

Les analyses physico-chimiques visent, d'une part, à confirmer le diagnostic posé sur le terrain et, d'autre part, à préciser les caractéristiques des sols par rapport à leurs potentialités sylvo-pastorales.

7.1.2.2.

Méthodes d'analyse

Les analyses sont effectuées sur la terre fine après séchage à l'air, tamisage à 2 mm et éventuellement broyage. L'organigramme des analyses est présenté dans la figure 7.1.

Couleur

La couleur est l'un des premiers caractères physiques que l'on utilise pour déterminer l'homogénéité d'un horizon. Elle reflète souvent les conditions de pédogenèse.

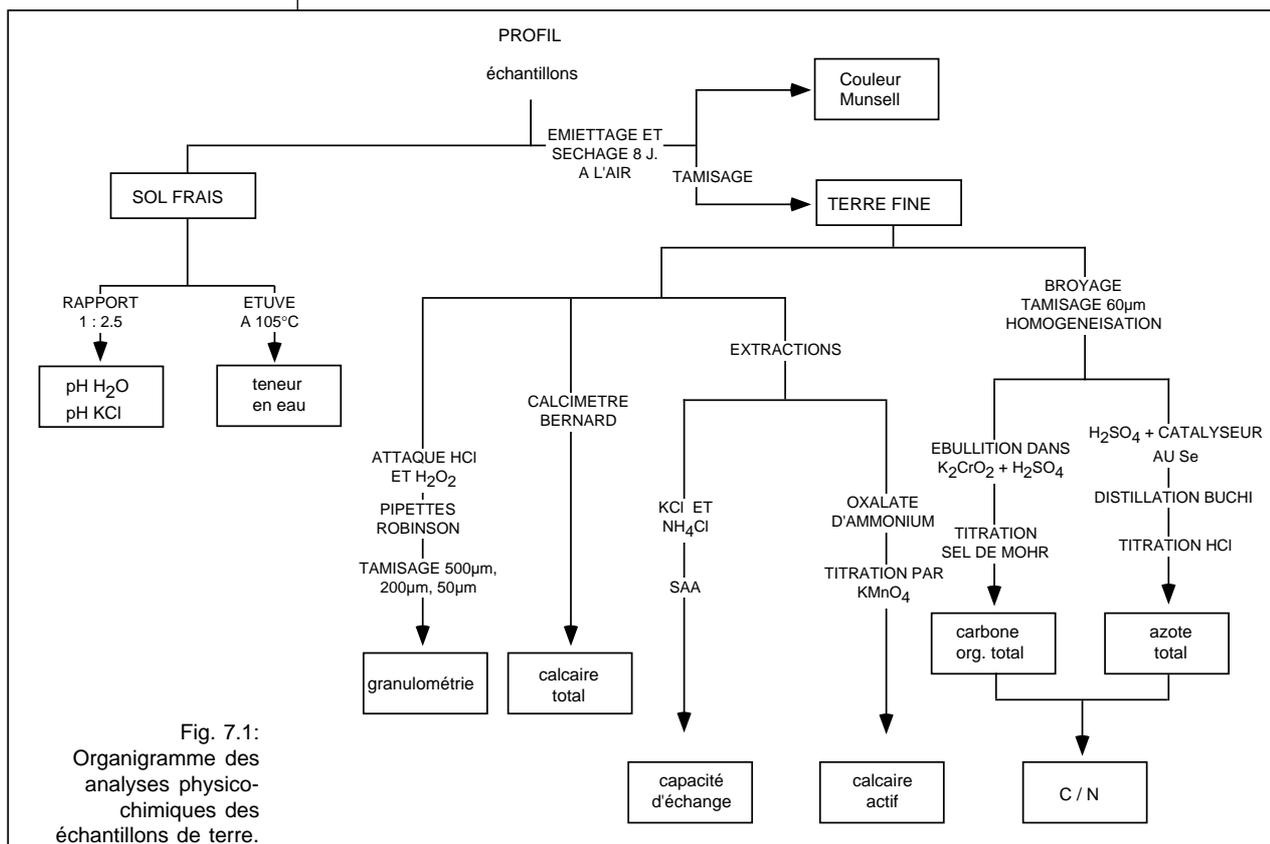
La couleur du sol varie notablement selon la teneur en eau et selon l'éclairage. Par conséquent, il est extrêmement important de traiter tous les échantillons selon un mode identique. La couleur a été observée sur la terre séchée, puis comparée avec le Code international Munsell dont les couleurs sont définies par la combinaison de trois variables: *hue*, *value* et *chroma*.

La *hue* correspond à la couleur spectrale dominante et son intensité est exprimée par un nombre compris entre 0 et 10 (exemple: 7.5 yR; y=yellow, R=red, 7.5=intensité, couleur obtenue=brun)

La *value*, notée en ordonnée, indique le passage de la couleur spectrale dominante depuis sa teinte la plus sombre (noir absolu=0) à la plus claire (blanc absolu=10).

L'abscisse représente le *chroma*, exprimé entre 0 et 20, qui traduit l'effacement de la composante grise au profit de la couleur spectrale.

La couleur brun clair, par exemple, peut être exprimée par le code 7.5 yR 6/4.



Mesure du pH

La mesure du pH s'effectue sur une suspension de terre fine avec un pH-mètre à électrode du type Metrohm. Le mélange terre-solution est réalisé selon un rapport pondéral 1:2.5. La première mesure s'effectue dans une solution d'eau bidistillée, la deuxième dans une solution normale de KCl. Le pH_{eau} représente l'acidité active ou réelle du sol. Le pH_{KCl} indique l'acidité d'échange, car les ions K^+ prennent la place d'ions H^+ sur le complexe argilo-humique*. Ils abaissent le pH et déterminent l'acidité d'échange. L'écart entre ces deux valeurs indique l'acidité potentielle du sol.

Calcaire actif

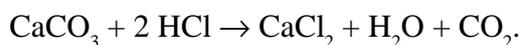
Le calcium joue un rôle majeur dans les sols. Il est l'aliment des micro-organismes, des plantes et de la pédofaune; il intervient dans les processus d'humification et la formation du complexe argilo-humique, ainsi que dans la régulation des phénomènes d'échange. Le carbonate de calcium à l'état de blocs ou de particules grossières (graviers ou sables calcaires) est considéré comme inactif car l'action dissolvante de l'eau s'exerce sur une surface restreinte et ne libère que peu de calcium. Le carbonate de calcium à l'état pulvérulent est dit « actif ». Ses particules, de la taille des limons ou des argiles, sont facilement dégradées par l'acide carbonique ou les acides organiques. Elles libèrent l'ion Ca^{2+} qui sature progressivement le complexe argilo-humique.

C'est la réactivité du calcaire qui est importante pour la végétation. C'est à cette évaluation que tend la méthode de Drouineau-Galet. On utilise la propriété que possède l'oxalate d'ammonium de se combiner au calcium du calcaire actif pour former l'oxalate de calcium insoluble. L'excès d'oxalate d'ammonium est ensuite dosé par une solution de permanganate de potassium en milieu sulfurique.

Cette méthode, qui se base sur la fixation du calcium pouvant également se trouver en solution à l'état d'ion, rend possible même la détection de faibles quantités de calcaire actif dans des échantillons où le calcaire total n'a pas été décelé.

Calcaire total

On dose par cette méthode la totalité du carbonate de calcium contenu dans un échantillon de terre broyée. On utilise la calcimétrie volumétrique au moyen du calcimètre Bernard: on mesure le volume de CO_2 dégagé suite à la réaction d'un excès d'acide chlorhydrique sur un poids d'échantillon connu. La réaction est la suivante:



Cette méthode, simple à mettre en oeuvre, présente l'inconvénient d'être imprécise lorsque les quantités de CaCO_3 sont faibles.

Carbone organique

Pour estimer le taux de matière organique totale, on multiplie généralement le pourcentage de carbone organique par le coefficient 1.72. Néanmoins, il vaut mieux raisonner sur le carbone directement dosé que sur la matière organique estimée de façon approximative. On utilise le taux de carbone organique dans le rapport C/N (carbone organique / azote total), un indicateur précieux de la richesse de l'humus en azote et de l'activité

biologique du milieu.

Le carbone organique est directement dosé par la méthode Anne. Il est oxydé en milieu sulfurique par du bichromate de potassium ajouté en excès. La quantité de bichromate réduit est proportionnelle à la teneur en carbone organique. L'excès est titré par une solution de sel de Mohr, en présence de l'indicateur diphénylamine dont la couleur passe de violet à vert.

Azote total

L'azote est présent dans le sol sous une forme organique et sous des formes minérales, nitrates et ammonium essentiellement. L'azote organique constitue plus de 95% de l'azote total.

La méthode Kjeldahl, utilisée pour cette analyse, dose la totalité de l'azote. La réaction se déroule en trois étapes. On minéralise d'abord les radicaux azotés des molécules organiques dans de l'acide sulfurique concentré, à haute température et en présence d'un catalyseur. Mis en milieu basique en présence de soude caustique (NaOH), les ions NH_4^+ résultant de la minéralisation sont libérés par distillation sous forme de NH_3 . Ce gaz ammoniac est ensuite piégé dans une solution d'acide borique dans laquelle il reprend la forme NH_4^+ en neutralisant une partie de l'acide. Finalement, l'acide borique neutralisé est titré par l'acide chlorhydrique 0.01N, en présence de l'indicateur de Tashiro. La quantité d'acide chlorhydrique utilisée est proportionnelle à la quantité d'ammoniaque piégé, donc de l'azote total.

Cations échangeables

Les cations échangeables couramment rencontrés sont Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ et Na^+ . Leur somme est appelée S. En général, dans les sols naturellement saturés ou resaturés par les amendements agricoles, Ca^{2+} domine largement tandis que K^+ et Na^+ demeurent relativement négligeables. Dans les sols acides, la quantité de Mg^{2+} peut égaler Ca^{2+} . Dans les horizons de surface des sols cultivés, K^+ peut présenter des valeurs relativement élevées.

Les cations échangeables sont déplacés du complexe argilo-humique par une solution de KCl 1N (ou de NH_4Cl 1N pour l'ion K^+). Les éléments sont ensuite dosés dans la solution filtrée par spectrophotométrie d'absorption atomique.

Taux de saturation

Le taux de saturation (S/T) est le rapport entre la somme des cations échangeables (S) et la capacité totale d'échange (T). Cette dernière représente la quantité maximale de cations, acides et basiques, qu'un sol est capable de retenir. Cette valeur T est une caractéristique relativement pérenne qui peut servir pour définir les horizons. Les bases échangeables, par contre, traduisent un état instantané au point de prélèvement et sont largement dépendantes de l'histoire de chaque parcelle. Le taux de saturation est donc une mesure du pouvoir adsorbant d'un sol. C'est un indicateur précieux de la « richesse » chimique du milieu, qui détermine l'activité biologique, la qualité de la structure et les réserves en éléments fertilisants.

La méthode employée est relativement rapide, et bien entendu, moins précise que le dosage par spectrophotométrie. Elle consiste en une évaluation de la somme des cations basiques (S) et de l'acidité d'échange (AE). La

somme des cations étant surestimée par cette méthode, on multiplie la valeur de l'acidité d'échange par un coefficient de 6.5. Le calcul de la capacité d'échange totale s'obtient donc ainsi:

$$T = S + 6.5 AE$$

Les cations basiques sont extraits par une solution de HCl 0.1N en excès. L'acide chlorhydrique excédentaire est titré, en présence de l'indicateur rouge de méthyle, par du NaOH de même normalité. La mesure de l'acidité d'échange est basée sur un échange des protons du sol avec le calcium provenant de la solution d'acétate de calcium. L'acide acétique formé lors de cette réaction est titré par du NaOH 0.1N en utilisant la phénolphthaléine comme indicateur du virage.

Granulométrie

L'analyse granulométrique permet de déterminer le pourcentage par classe (argiles, limons et sables) des particules minérales cristallines dont la taille est inférieure à 2 mm. C'est une mesure de la plus grande importance car non seulement elle est fortement corrélée avec les autres données analytiques mais elle conditionne le comportement d'un horizon pédologique. Parmi les différentes fractions, l'argile est la plus « active » car elle s'associe aux matières organiques humifiées pour créer le complexe argilo-humique, elle fixe les cations et les anions sur ses sites d'échange, elle retient l'eau et, finalement, elle est susceptible de migrer dans certaines conditions.

Pour isoler ces différentes fractions, la méthode des pipettes de Robinson a été utilisée. Elle est basée sur la loi de Stokes qui stipule que plus une particule est grosse, plus elle sédimente rapidement dans l'eau, sachant que la température de l'eau influe sur la vitesse de sédimentation. Différents traitements préliminaires sont nécessaires pour obtenir une bonne dispersion des particules agrégées au sein de l'échantillon étudié. Un premier traitement vise à détruire les ciments calcaires. La décarbonatation se fait au moyen de HCl 0.5N en contrôlant le pH, qui doit rester autour de 3. Un second traitement par l'eau de Javel (NaClO) assure la destruction de la matière organique qui lie les particules minérales. Après ces deux opérations, on ajoute un agent dispersant (hexamétaphosphate de sodium) pour stabiliser les particules en suspension.

Après une dernière agitation homogénéisante de l'échantillon d'un poids connu dans un cylindre gradué, la sédimentation des particules commence sous l'effet de la gravité. Au bout d'un temps t , les particules de grosseur x sont toutes passées au cours de leur chute à une profondeur p , y compris celles parties du point le plus haut de la suspension. Avec une pipette, on prélève une aliquote de la suspension, à ce moment et à cette profondeur. Après évaporation de l'eau de cette aliquote, on détermine le poids des particules inférieures au seuil de grosseur x . En répétant cette opération trois fois à des temps différents, on obtient les fractions suivantes: argiles et limons fins et grossiers, argiles et limons fins, argiles seules. Par calcul, on détermine les pourcentages respectifs de ces fractions. Le reste de la suspension est passée au travers de trois tamis de 500 μm , 200 μm et 50 μm sous jet d'eau courante. Après dessiccation, on obtient directement la proportion des trois fractions des sables.

7.1.3. *Analyses minéralogiques*

7.1.3.1. *Objectifs*

La présence de *limons éoliens* (= loess) dans les sols jurassiens a été abondamment discutée (POCHON 1973 et 1978, BÉGUIN et POCHON 1973; etc.).

Leur présence, à partir d'une certaine épaisseur de dépôt, peut largement orienter la pédogenèse dans une voie acide et conduire à l'installation d'une végétation acidophile — ou du moins acidocline —, malgré la présence de la roche calcaire sous-jacente. La présence des limons éoliens joue donc un rôle primordial pour les potentialités agro-forestières d'un sol.

Afin d'obtenir une preuve analytique de la présence du loess, 20 échantillons sont prélevés dans trois types de sols répartis le long de la chaîne jurassienne et analysés aux rayons X.

7.1.3.2. *Méthodes d'analyse*

Les échantillons sont traités au Laboratoire de Minéralogie, Pétrographie et Géochimie de l'Institut de Géologie de l'Université de Neuchâtel. Les minéraux majeurs des sols prélevés sont quantifiés au moyen des intensités des pics de diffraction des rayons X sur les poudres désorientées. Celles-ci sont obtenues par broyage et sont ensuite déposées sur des lentilles, sous une pression de 20 bars. Le dosage semi-quantitatif des éléments majeurs par étalons externes, qui tient compte des coefficients d'absorption massique, a été adapté à un nouveau diffractomètre *SCINTAGTM XDS 2000* (ROLLI 1992).

Une partie des minéraux ne peut être dosée. Elle correspond essentiellement à des minéraux argileux pour lesquels il n'existe pas, à l'heure actuelle, de bon standard défini sur *SCINTAGTM*.

7.1.4. *Nomenclature des sols*

7.1.4.1. *Choix d'une nomenclature*

Le choix d'une nomenclature pour les sols étudiés dans le cadre de PATUBOIS s'est porté sur le *Référentiel Pédologique, principaux sols d'Europe* (BAIZE et GIRARD 1992). Le système proposé par les auteurs n'est pas hiérarchisé et s'avère particulièrement bien adapté aux problèmes de typologie qui sont les nôtres. Basé sur la morphologie, les propriétés de fonctionnement et les processus pédogénétiques, il offre une souplesse appréciable dans la caractérisation et la définition des types de sols. Ceux-ci sont regroupés en *Grands Ensembles de Références* (GER) dont le concept central est défini et reconnu par nombre de classifications dans le monde. Un GER regroupe plusieurs références* ayant de nombreux caractères communs et présentant les mêmes horizons de référence, déterminés par l'existence d'un processus particulier (podzolisation, lessivage des argiles, etc.). Il n'a aucune signification sur le plan hiérarchique.

La démarche de rattachement d'un sol à une référence se déroule en trois phases. La *caractérisation* d'un solum* se base sur sa description et sur les analyses physico-chimiques, sur la description des transitions entre les horizons ainsi que sur une description succincte de l'environnement du lieu étudié. L'*interprétation* qui en découle suppose une conceptualisation en « horizon de référence » des couches décrites et analysées. Suit enfin le *rattachement* proprement dit à une ou plusieurs références.

7.1.4.2.

Définition des horizons

- OL** Horizon holorganique*, constitué de débris foliaires peu ou pas altérés et de débris ligneux. Il ne contient pas de matière organique fine. Il peut être subdivisé en trois sous-horizons (OLn, OLv, OLt) selon l'état et le mode de transformation des débris.
- OF** Horizon holorganique formé de résidus végétaux, plus ou moins fragmentés, reconnaissables à l'oeil nu, en mélange avec des proportions plus ou moins grandes (moins de 70% en recouvrement visuel) de matière organique fine. Le degré de fragmentation n'intervient pas dans la définition de cet horizon qui se distingue de l'horizon OL par la présence de matière organique fine. Deux sous-horizons (OFr, OFm) peuvent être distingués selon le mode de transformation des débris végétaux et un type particulier, dominé par le mycélium, peut être défini pour chacun d'eux (OFrc, OFmc).
- OH** Horizon holorganique contenant plus de 70% en volume de matière organique fine, sans structure reconnaissable à l'oeil nu. La présence de grains minéraux est possible. On distingue quatre sous-horizons définis respectivement par le pourcentage de débris végétaux reconnaissables à l'oeil nu (OHR, OHf), par une structure mycogène (OHc) ou par leur origine biogène (OHta).
- A** Le horizon A est organo-minéral c'est-à-dire qu'il contient en mélange de la matière organique et de la matière minérale. Le taux de carbone organique y est inférieur à 8%. La structuration de cet horizon est d'origine biologique. Lorsque qu'il présente une effervescence généralisée à HCl, on ajoute à la référence principale le suffixe -ca: Aca. S'il n'est pas carbonaté dans la terre fine mais présente un complexe adsorbant saturé ou sub-saturé, principalement par Ca²⁺, on adjoint le suffixe -ci (Aci). Lorsque l'horizon A présente un taux de carbone supérieur à la normale (entre 8 et 15%) on le qualifie d'humifère (Ah).
- S** L'horizon structural S, anciennement nommé (B), est un horizon d'altération. Différents processus comme l'altération des minéraux primaires, la décarbonatation ou la libération d'oxy-hydroxydes de fer se traduisent par une structuration pédologique généralisée, un changement de couleur et une libération (ou néoformation) de minéraux argileux. Il peut y avoir des redistributions internes de matières mais les phénomènes d'illuviation* sont absents. C'est en cela que l'horizon S diffère de l'horizon d'accumulation BT. Il se distingue de l'horizon A, d'une part, car il n'est pas le siège de l'humification primaire et il ne présente pas de structuration d'origine biologique, et de l'horizon E, d'autre part, car il n'a pas subi d'appauvrisse-

ment en minéraux argileux et en fer. Comme pour l'horizon A, on peut définir des horizons S calcaires (Sca) et calciques (Sci).

- E** L'horizon éluvial E est un horizon minéral ou organo-minéral appauvri en fer et/ou en minéraux argileux et/ou en aluminium. Ces matières, directement mobiles ou libérées par altération, quittent cet horizon sous forme de solutions ou de suspensions. Elles s'accumulent dans les horizons B ou quittent le solum.
- BT** Cet horizon d'accumulation contient des argiles illuviales. Sa formation dépend de l'horizon éluvial E qui se trouve au-dessus de lui ou en amont. Sa teneur en argile est supérieure à celle des horizons A, E, S ou C qui sont présents dans le même solum. L'horizon E doit présenter une épaisseur d'au moins 15 cm.
- C** L'horizon C est un horizon minéral de profondeur qui diffère de la roche-mère en ce que ses constituants ont subi une fragmentation importante et/ou une certaine altération géochimique. Il diffère des horizons qui le surmontent par le fait qu'il n'a pas acquis de structuration pédologique généralisée et conserve en grande partie ses caractéristiques lithologiques.
- R** Roches dures, massives ou peu fragmentées. Elles présentent généralement des diaclases qui peuvent piéger des matières provenant des horizons supérieurs. Cet horizon peut être partiellement exploité par les racines.
- M** Roches meubles ou tendres, peu ou pas du tout fragmentées. Elles peuvent être partiellement altérées. Ces couches sont cohérentes mais faciles à travailler avec les outils habituels de travail du sol. Comme l'horizon R, elles peuvent être partiellement exploitées par les racines.
- g** La lettre suffixe -g peut être ajoutée à la plupart des horizons susmentionnés. Elle indique des processus d'oxydoréduction du fer liés à la présence d'une nappe d'eau temporaire. La ségrégation du fer peut se surimposer aux traits pédologiques résultant d'autres processus tels que l'éluviation, l'illuviation, l'altération, etc. (Ag, Sg, Eg, BTg).

7.2. *Étude des humus*

7.2.1. *Description et prélèvements des humus sur le terrain*

7.2.1.1. *Description des humus*

Les différentes couches de l'humus sont décrites et nommées sur le terrain d'après le *Référentiel Pédologique*. La désignation et la description des horizons figurent au paragraphe précédent (§ 7.1.4.2). Pour les microcouches décrites à la loupe binoculaire, nous adoptons la nomenclature de GREEN *et al.* (1993) car elle correspond bien au fonctionnement biologique mis en évidence lors de l'observation. Les descriptions des horizons sont données

ci-dessous.

- Fm** (mycogène) Horizon F où les résidus végétaux sont agrégés avec une structure entremêlée et une consistance tenace. La structure feutrée, tenace, est la caractéristique typique du feutrage dû au mycélium abondant. Les boulettes fécales peuvent être présentes mais seulement avec une faible fréquence. Les racines peuvent être abondantes et renforcent la structure feutrée.
- Fz** (zoogène) Horizon F où les résidus végétaux sont faiblement agrégés, avec une consistance friable, lâche. La structure friable reflète la présence de populations actives de méso- ou de microfaune du sol. Les boulettes fécales sont nombreuses et facilement observables sous une loupe de terrain ou une loupe binoculaire. Le mycélium peut être présent mais rarement en grande quantité. Les résidus des racines représentent une proportion modérée des résidus végétaux et sont moins abondantes que dans l'horizon Fm.
- Fa** (amphi) Horizon F dans lequel les résidus des plantes sont agrégés en une structure entremêlée, non compacte, plus ou moins lâche. Cet horizon est un intergrade entre les horizons Fm et Fz et, comme tel, reflète les propriétés des deux. La structure du matériau n'est pas résistante et les agrégats cassent relativement facilement sous la pression. Souvent, la structure est variable, les amas de matériel agrégé alternent avec des poches de matériel lâche. Le mycélium et les boulettes fécales peuvent être présents; cependant aucun ne prédomine nettement.
- Hh** (humique) Horizon H dans lequel les substances fines dominent, avec peu ou pas d'éléments reconnaissables à l'œil nu. La matière organique possède une consistance grasse lorsqu'elle est humide. Sa structure est massive ou anguleuse. Sa couleur est noire et lorsque l'on frotte la matière organique entre les doigts, ils se tachent.
- Hz** (zoogène) Horizon H dans lequel les substances fines dominent, avec peu ou pas d'éléments reconnaissables à l'œil nu. Il est constitué en majorité de boulettes fécales. La matière organique est typiquement noire, avec une structure grumeleuse. L'abondance de boulettes fécales cylindriques ou sphériques, très petites, donne à cet horizon une apparence de « sciure » noire et fine.
- Hr** (résidus) Horizon H dominé par des substances fines, mais qui contient encore des fragments végétaux reconnaissables à l'œil, généralement des racines fines, des écorces ou du bois. La matière organique possède une consistance légèrement grasse, mais ne colore pas lorsqu'on la frotte entre les doigts. Ceci reflète une proportion moindre de substances humiques évoluées dans cet horizon par rapport aux horizons Hh et Hz. L'horizon Hr présente une couleur brun-roux foncé, de teinte plus rougeâtre que l'horizon Hh, lorsque celui-ci est également présent.

7.2.1.2.

Prélèvement (méthode de Ponge)

La méthode, décrite par PONGE (1984), consiste à isoler *in situ* les différentes couches de l'humus. On découpe, avec un couteau bien tranchant, une colonne de 5 cm de côté sur une profondeur de 10 cm. On prélève ensuite chaque microcouche en prenant en compte ses caractéristiques macromorphologiques et on la fixe immédiatement dans l'éthanol à 95°. L'épaisseur des microcouches n'est pas constante. Elle est directement mesurée au demi-centimètre près. Par la suite, chaque microcouche sera considérée comme un bloc homogène.

7.2.1.3.

Adaptation de la méthode aux humus prairiaux

La plupart des recherches en micromorphologie se rapportent aux milieux forestiers: les définitions des couches, les méthodes de prélèvement et d'analyse ont été décrites pour ces formes d'humus. Si, dans les milieux prairiaux, les processus sont analogues, on assiste à une complexification du phénomène par exportation (broutage, fauchage) et importation (engrais) anthropozoogènes de la matière organique. L'organisation de la litière de pâturage diffère de la litière forestière dans le temps et l'espace. Dans les forêts, la chute des feuilles constitue l'apport principal de matière organique fraîche et la chronologie du dépôt est respectée dans la succession des couches. Il en va autrement pour la litière prairiale: des plantes à croissance annuelle côtoient des pluriannuelles qui gardent une grande partie de leur nécromasse* sur pied. Les mousses sont des plantes qui présentent une croissance continue et il a donc fallu retenir les éléments vivants. Il a été nécessaire de mettre au point une méthode de prélèvement qui tienne compte de la nécromasse aérienne, intimement mêlée à la biomasse, du sous-système que forment les bryophytes vivantes, ainsi que du système racinaire très étendu, vivant et mort, des graminées prairiales. Les parties vivantes des végétaux ont donc été incluses dans la litière.

7.2.2.

Méthode d'étude au laboratoire

7.2.2.1.

Observation à la loupe

Chaque microcouche est étalée dans une boîte de Petri, remplie d'éthanol à 97°, en prenant soin de ne pas détruire la microstructure. Le tri s'effectue sous la loupe binoculaire et permet de séparer les divers éléments figurés. Une observation préliminaire de chaque microcouche est nécessaire pour identifier les composants, leur origine et leur degré d'altération. La grande variabilité des milieux prospectés conduit à dresser un catalogue de référence des éléments pour chaque humus récolté.

7.2.2.2.

Comptage des éléments

Le comptage par points, une méthode d'évaluation rapide des proportions volumétriques, consiste à compter les éléments situés aux intersections d'une grille posée sur la préparation observée. Le comptage par points a été

notamment utilisé dans de nombreux travaux pour estimer la part de surface qu'occupe un élément dans une image. Si l'on admet que la surface de la microcouche étalée dans une boîte de Petri correspond à une coupe réalisée au hasard dans le volume, il y a équivalence entre la surface relative et la proportion volumétrique. Cette théorie a été validée expérimentalement par BERNIER (1992) à l'aide de billes de verre de différentes tailles introduites en proportions connues dans une boîte de Petri. La différence moyenne entre les proportions obtenues par comptage et les proportions volumétriques réelles est de 1.6%, lorsque le comptage comprend environ 400 points d'observation.

7.2.3. *Choix d'une nomenclature*

Dans le présent travail, deux classifications ont été retenues, car chacune présente des avantages. Le *Référentiel Pédologique* (BAIZE et GIRARD 1992) propose une classification où les horizons sont définis sur des bases essentiellement morphologiques alors que les formes d'humus intègrent dans leurs définitions le fonctionnement de l'humus. *Towards a Taxonomic Classification of Humus Forms* (GREEN *et al.* 1993) présente la démarche inverse. La typologie des formes d'humus est descriptive alors que la définition des horizons repose sur les processus biologiques qui s'y déroulent. L'étude faite dans le cadre de PATUBOIS, se propose d'évaluer la place qu'occupent les différentes formes d'humus dans le système « pâturage boisé ». On privilégie donc la notion de dynamique telle qu'elle est exprimée dans chacune des classifications. Les horizons des figures ont été nommés d'après GREEN *et al.* et les formes d'humus portent des noms empruntés aux deux nomenclatures.

7.3. *Traitement statistique des données*

7.3.1. *Analyse des corrélations écologiques*

Le principe de l'*analyse canonique des correspondances*, qui a été utilisée pour cerner les relations entre les groupements végétaux et les différentes variables pédologiques, est expliqué par ailleurs dans les §§ 5.3.1.6 et 8.3.4. Deux matrices sont nécessaires pour cette analyse. La première (matrice « espèces ») contient 82 relevés de synusies herbacées et la seconde (matrice « environnement ») 32 variables pédologiques obtenues de manière indépendante sur le site de chaque relevé. Ces dernières sont soit de nature quantitative, semi-quantitative ou encore qualitative. Elles comprennent le type de sol, la forme d'humus, la profondeur du sol, le pH à différentes profondeurs, la présence du squelette calcaire, des traces d'hydromorphie et des carbonates ainsi que le taux de matière organique et l'activité biologique. L'analyse a été menée de telle façon que les variables les plus explicatives de la variance globale s'expriment en premier (option « *Forward selection* » du programme *CANOCO*).

7.3.2.

Test de Mantel

Pour obtenir une validation statistique des relations entre les humus avec le sol et la végétation, le test de Mantel a été appliqué à trois séries de données à l'aide du *Progiciel R*.

Utilisé depuis les années 80, il fait partie des tests non paramétriques* basés sur une distribution des données qui ne répondent pas aux conditions de normalité, d'indépendance des erreurs et d'homogénéité des variances. Le test de Mantel porte sur la corrélation linéaire entre deux matrices. Il signale, par exemple, si les similarités entre objets calculées sur la base des espèces sont corrélées significativement avec celles calculées sur la base des mesures environnementales. Pour cela, on confronte la distribution de référence à une distribution obtenue en permutant aléatoirement les lignes et les colonnes d'une des deux matrices et en recalculant chaque fois la statistique. Si la valeur de référence est si élevée qu'aucune ou presque aucune des valeurs obtenues par permutations aléatoires n'est aussi grande ou plus grande qu'elle, on rejettera l'hypothèse nulle de non-relation entre les deux matrices et on considérera celle-ci comme significative au seuil choisi en fonction du nombre de permutations. Avec 100 permutations, la précision maximale est de 1%, alors qu'avec 1'000 permutations, on peut obtenir une précision statistique de 1‰.

Ce test n'est licite que si les matrices ont été obtenues indépendamment, ce qui est le cas des trois matrices utilisées. Elles contiennent respectivement, pour 80 points d'échantillonnage, les synusies herbacées, les types de sol et les formes d'humus.

8. *Méthodes de cartographie*

Résumé

La cartographie n'est pas considérée dans ce travail comme une fin en soi. Appliquée ici à trois échelles différentes, elle constitue un outil d'exploration des structures spatiales, indispensable à la compréhension de l'organisation des systèmes phyto-écologiques. Chaque échelle d'investigation concerne des objets, des objectifs et des méthodes différents. Le stockage, la restitution et une partie du traitement des données cartographiques utilise Arc-Info (Système d'Information Géographique).

La cartographie générale à très petite échelle (1:1'000'000) de la distribution des pâturages boisés sur l'ensemble des quatre cantons du Jura suisse se base sur l'analyse des cartes nationales au 1:25'000. Elle permet d'apprécier leur contribution au paysage des différentes régions naturelles dans chaque tranche altitudinale.

*La cartographie à grande échelle (1:10'000 ou 1:5'000) s'applique à des **sites** de quelques dizaines d'hectares, répartis dans chaque canton et dont les limites suivent celles des estivages. Différentes informations sont analysées à ce niveau: types de phytocénoses, structures de l'exploitation pastorale, unités de végétation selon la typologie agronomique de DIETL. Des statistiques sont effectuées sur les cartes des phytocénoses pour comparer la structure spatiale des estivages.*

*La cartographie à très grande échelle (1:250) concerne des **placettes** d'environ 0.2 hectare localisées à l'intérieur de quelques phytocénoses représentatives de chaque site. Différentes informations sont analysées à ce niveau: types de synusies, sols, régénération. Des techniques sophistiquées de traitement statistique y sont appliquées dans le but d'explicitier l'organisation spatiale des synusies.*



8.1. Cartographie générale de la distribution des pâturages boisés

8.1.1. Objectifs

Le but de cette cartographie générale est de représenter sur une carte à très petite échelle (1:1'000'000, résolution 0.5 km) la distribution des pâturages boisés sur l'ensemble du Jura suisse, à partir des informations lisibles sur les cartes topographiques nationales au 1:25'000. Ce document peut servir de support pour la localisation ponctuelle des types de synusies, de phytocénoses ou d'estivages (points d'observation). Il fournit également des données quantitatives sur la répartition altitudinale des pâturages boisés (cf. Chapitre 2).

8.1.2. Matériel et procédure

Les pâturages boisés peuvent être repérés et grossièrement délimités sur les cartes nationales de la Suisse au 1:25'000 de l'Office fédéral de topographie. Les arbres isolés y sont représentés par des cercles verts sur fond blanc. Les bois pâturés peuvent être distingués des forêts par leur lisière diffuse, non soulignée d'un trait vert; la limite entre bois pâturés et forêts non parcourues n'apparaît cependant pas, hélas, sur ce type de document, sauf quand la clôture est matérialisée par un mur.

L'importance des pâturages boisés dans chaque quart de carré kilométrique est estimée selon une échelle de 0 à 5; on relève également l'altitude du point central. Ces données numériques sont enregistrées à l'aide d'un tableur dans deux matrices dont les lignes et les colonnes identifient les coordonnées kilométriques du point central de chaque surface de 0.25 km².

Ces matrices sont ensuite traitées par un logiciel graphique (*UNIMAP* sur VAX-VMS) pour permettre l'élaboration des cartes de type *Raster** des pâturages boisés et des altitudes: chaque surface de 0.25 km² y est représentée par un pixel*. Des cartes vectorielles en quatre dimensions peuvent être créées en utilisant une technique d'interpolation; on superpose ainsi les informations spatiales (modèle tridimensionnel du relief) et les classes d'importance des pâturages boisés (couleurs). Les cartes sont exportées en format CGM pour être éventuellement retouchées dans un logiciel de dessin.

Les statistiques liant la répartition des pâturages boisés à l'altitude sont tirées de l'analyse des matrices précédentes (voir résultats Chapitre 2) .

8.2. Cartographie des sites

8.2.1. Objectifs

La cartographie à moyenne échelle (1:5'000 ou 1:10'000) d'un certain nombre de sites sélectionnés vise à mieux comprendre les relations spatiales

entre les phytocénoses à l'intérieur de quelques unités d'exploitation pastorale. Elle tente d'intégrer le maximum d'informations sur la structure et l'organisation des exploitations, les activités pastorales et la végétation à l'échelle des phytocénoses.

Un des objectifs est de comparer la cartographie des phytocénoses (méthode synusiale intégrée) à la cartographie agronomique de la végétation (méthode DIETL), chacune aboutissant, par des voies différentes et indépendantes, à une estimation de la charge en bétail potentielle des unités d'exploitation.

8.2.2. Localisation des sites

Le terme de *site* s'attache à des secteurs de pâturages boisés dont la superficie est relativement importante (de 62 à 400 ha), répartis en surfaces comparables dans chacun des quatre cantons concernés. Le choix des sites s'est fait en concertation avec un groupe de travail de la Commission scientifique. Il a été dicté par:

- les impératifs de la recherche qui visent à acquérir un maximum d'infor-

Canton	Nom du site	Communes	Estivages	Superficie	Placettes
Vaud	Marchairuz	Le Chenit	Meylandes-Dessus	140 ha	39
			Petites Chaumilles	94 ha	-
Neuchâtel	Communal de la Sagne	La Sagne	Communal de la Sagne	400 ha	74
	Grand Sommartel	Les Ponts-de-Martel La Sagne Le Locle	Grand Sommartel	62 ha	-
Jura	Franches-Montagnes	Les Breuleux	Les Vacheries Nord	63 ha	-
			Les Vacheries Sud	128 ha	24
		Muriaux	Le Cerneux Veusil-Dessus	100 ha	26
Berne	Cormoret	Cormoret	Pâturage du Droit	105 ha	21
	Chasseral	St-Imier	Plan à l'Égasse	33 ha	79
		Villeret	Métairie des Planes	59 ha	-

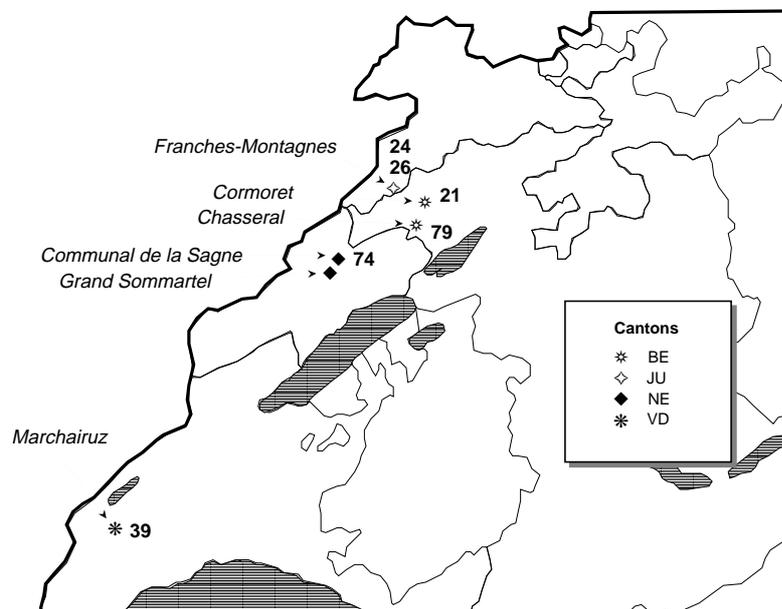


Fig. 8.1: Localisation des sites (symboles par canton) et des placettes (numéros) retenus pour la cartographie des phytocénoses et des synusies.

mations dans des secteurs représentatifs des divers types de pâturages boisés; ces secteurs doivent être suffisamment diversifiés pour offrir le plus grand nombre de situations tant au niveau des types d'exploitations que celui des conditions stationnelles;

- l'existence de divers projets, achevés ou en cours, touchant à l'aménagement sylvo-pastoral.

Les limites des sites coïncident avec celles des unités d'exploitation pastorale (estivages). Chaque site renferme une ou deux unités d'exploitation.

Six sites ont donc été retenus pour les études de détail, concernant quatre cantons, sept communes et neuf unités d'exploitation (fig. 8.1). Deux sites appartiennent à l'étage subalpin (Marchairuz, Chasseral), deux à l'étage montagnard supérieur (Communal de la Sagne, Grand Sommartel), un à l'étage montagnard moyen (Franches-Montagnes) et un à l'étage montagnard inférieur (Cormoret).

8.2.3.

Cartographie agronomique

La cartographie agronomique fait partie de l'expertise effectuée par A. BESSON et J.-B. WETTSTEIN (*Prometerre*, ex Service vaudois de vulgarisation agricole) pour le compte de PATUBOIS. On se réfèrera au rapport d'expertise (Annexe IV) pour plus de détails sur les méthodes employées.

Une carte des infrastructures est dressée pour chacune des neuf unités d'exploitation pastorale à l'intérieur des sites retenus pour les études de détail. Elle représente le périmètre de l'estivage et de ses subdivisions (parcs), l'emplacement des loges, des barrières et des points d'eau. Elle sert de fond de carte pour d'autres représentations.

Dans les sites des Franches-Montagnes, de Cormoret, du Communal de La Sagne, du Grand Sommartel et du Marchairuz, elle est complétée par une carte agronomique de la végétation au 1:5'000 inspirée de la méthode DIETL, qui permet de calculer une charge en bétail potentielle pour chaque parc.

Les informations cartographiques sont saisies dans *Géopoint* et importées dans *Arc-Info*.

8.2.4.

Cartographie des phytocénoses

8.2.4.1.

Le choix de l'échelle

Des essais préliminaires ont permis de déterminer l'échelle optimale pour la cartographie des phytocénoses de pâturages boisés. L'échelle du 1:5'000, couramment utilisée dans les études d'aménagement, s'est révélée trop précise: elle pose beaucoup de problèmes dans la délimitation des phytocénoses en fonction de la texture du boisement visible sur les photographies aériennes. L'échelle du 1:25'000, quant à elle, est trop grossière et ne permet pas de représenter les plus petits objets. Le choix s'est donc porté sur l'échelle 1:10'000, qui est apparue comme la mieux adaptée pour distinguer, délimiter et représenter les phytocénoses, dont la superficie est exception-

nellement inférieure à 1'000 m² (0.1 ha).

8.2.4.2.

Le prézonage

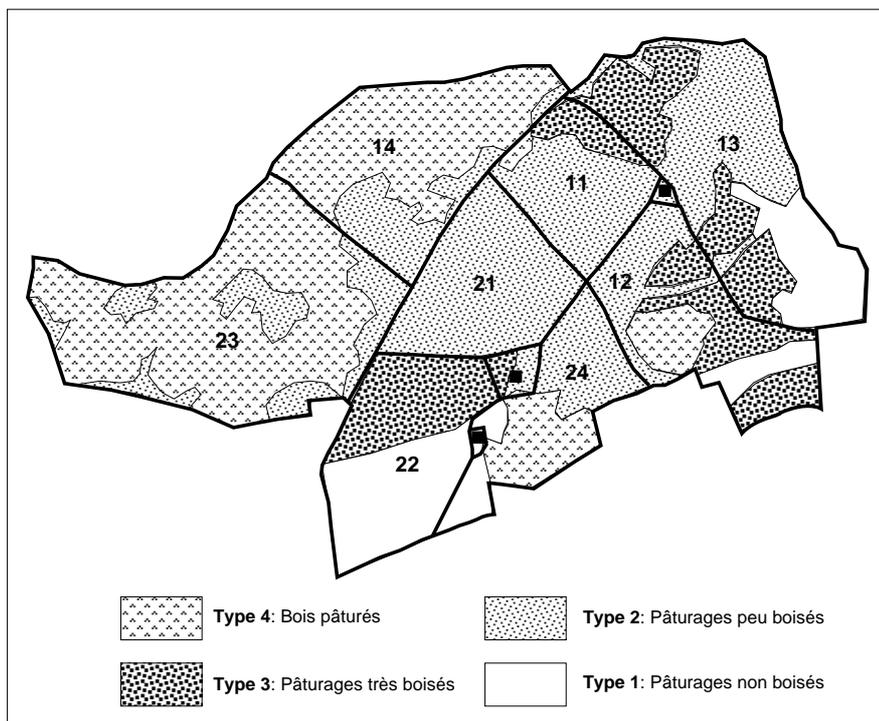
La première typologie provisoire des phytocénoses de 1992 a suggéré l'importance déterminante du *taux de boisement* (recouvrement des strates ligneuses) dans la composition synusiale. Parmi les autres facteurs importants de différenciation, l'altitude joue un rôle négligeable à l'intérieur d'un site (mais primordial entre les sites !), tandis que les autres facteurs stationnels (géomorphologie, géologie) semblent secondaires par rapport au taux de boisement.

La première phase de la cartographie des phytocénoses consiste donc en un *prézonage* des grands types de phytocénoses dans les différents sites à partir des taux de boisement et de la *texture* (grain du boisement), tels qu'ils peuvent être analysés sur une photographie aérienne ordinaire (en niveaux de gris, non planimétrée). Quatre grands types provisoires de phytocénoses sont considérés selon ces deux critères (cf. Chapitre 11 pour la typologie définitive):

- **Type 1** (pâturages non boisés): Taux de boisement nul ou inférieur à 1%; arbres isolés, pas ou très peu de buissons.
- **Type 2** (pâturages peu boisés): Taux de boisement compris entre 1 et 20%; texture fine (arbres pour la plupart isolés).
- **Type 3** (pâturages très boisés): Taux de boisement compris entre 20 et 70%; texture grossière (arbres pour la plupart regroupés en bosquets).
- **Type 4** (bois pâturés et bois non pâturés): Taux de boisement supérieur à 70%; texture quelconque.

Les tirages papier des photographies aériennes (échelle approximative 1:25'000 ou 1:10'000) sont numérisés au scanner de manière à pouvoir en

Fig. 8.2:
Un exemple de carte provisoire des grands types de phytocénoses, basée sur la densité et la texture du boisement: le pâturage communal des Cerneux-Veusil Dessus (commune de Muriaux, site des Franches-Montagnes). Les nombres représentent les numéros des parcs de cette unité d'exploitation utilisant un système de double rotation.



afficher une image en niveaux de gris sur l'écran de l'ordinateur à une échelle voisine du 1:10'000 (résolution finale 150 points par pouce). Les contours provisoires des phytocénoses sont dessinés à l'écran sous forme de polygones sur une couche superposée à l'image, en utilisant un logiciel de dessin. La figure 8.2 donne un exemple de carte provisoire issue de ce prézonage.

8.2.4.3. *La cartographie définitive*

Des relevés de phytocénoses complémentaires sont effectués dans les sites cartographiés afin d'affiner la typologie. Parallèlement, les cartes provisoires issues du prézonage servent de canevas pour dresser, sur le terrain, les limites des phytocénoses observées.

Les contours précis des objets sont tracés à l'ordinateur (courbes de Bézier), en s'aidant de l'observation stéréoscopique de photographies aériennes récentes. Nous avons pu en particulier bénéficier des films infrarouge fausses-couleurs au 1:9'000 issus des vols spéciaux effectuée pour PATUBOIS en août 1993 (sites du Marchairuz, du Communal de la Sagne et des Franches-Montagnes), ainsi que des films en couleurs naturelles au 1:9'000 du vol de juillet 1991 (site de Chasseral) mis à notre disposition par le KSL du FNP.

La typologie détaillée des phytocénoses étant achevée, chaque objet ainsi délimité est identifié à un cœnotaxon élémentaire.

Les cartes digitalisées des cœnotaxons élémentaires sont finalement exportées vers *Arc-Info*. Leurs contours peuvent alors être déformés pour être superposables aux fonds topographiques et aux cartes agronomiques. Les phytocénoses sont représentées sur une feuille *Arc-Info* par des polygones liés dynamiquement par leur signature aux types saisis dans la base de données.

La préparation des cartes définitives imprimables passe par l'élaboration d'une charte de couleurs et de motifs pour la légende, qui rend compte des critères essentiels de la typologie (taux de boisement, altitude, essences dominantes). Pour chaque unité d'exploitation, la *carte des phytocénoses* à l'échelle 1:10'000 est accompagnée de six séries de deux *cartes thématiques* à l'échelle 1:25'000 (une basée sur les contours des phytocénoses, l'autre sur ceux des parcs), qui concernent le taux de boisement, l'indice de régénération, la pression de pâturage, la diversité phytosociologique, la valeur pastorale (déduits de la typologie des phytocénoses) et le rendement (production fourragère, d'après les cartes agronomiques de BESSON et WETTSTEIN, quand elles sont disponibles).

8.2.5. *Traitement des données*

8.2.5.1. *Estimation de la charge en bétail potentielle*

Les surfaces respectives (S_c) des n cœnotaxons élémentaires c sont calculées pour chaque parc ou unité d'exploitation u . La valeur pastorale moyenne de chaque type de phytocénose (VP_c) permet de calculer à partir de

ces surfaces la *valeur pastorale globale* (VP_u) du parc ou de l'unité d'exploitation:

$$VP_u = \frac{\sum_{c=1}^n (VP_c \times S_c)}{\sum_{c=1}^n S_c}$$

On peut estimer pour chaque parc ou unité d'exploitation u la *charge en bétail potentielle* (CBP_u) en utilisant uniquement les critères agronomiques (le calcul ne prend pas en compte les effets de la pression de pâturage sur la régénération du boisé). La charge potentielle est déduite du nombre de jours d'estivage (JE) et de la *production fourragère potentielle* (PPF_u), qui dépend elle-même (cf. § 5.3.2.3.1) de la *valeur pastorale globale* VP_u du parc ou de l'unité d'exploitation u (VP_u) et de l'altitude (A):

$$PPF_u = 115 \frac{VP_u}{A} \quad (\text{tMS/ha})$$

$$CBP_u = \frac{1000 \times PPF_u}{18 \times JE} \quad (\text{UGB/ha})$$

La charge en bétail potentielle peut s'exprimer également en UGBjour/ha, grandeur indépendante de la durée de l'estivage:

$$CBjP_u = \frac{1000 \times PPF_u}{18} \quad (\text{UGBj/ha})$$

Le rapport entre la charge actuelle CBA_u et la charge potentielle (CBP_u) définit ce que l'on peut appeler le *taux d'utilisation* TU_u du parc ou de l'unité d'exploitation:

$$TU_u = \frac{CBA_u}{CBP_u}$$

Ce taux d'utilisation est normalement toujours inférieur à 1: quand la charge actuelle dépasse la charge potentielle, on peut diagnostiquer une sur-exploitation du pâturage.

La superposition des informations agronomiques et phytosociologiques permet de mettre en évidence les relations spatiales entre la végétation et la structure de l'exploitation pastorale (points d'eau, portails, loges, zones d'épandage d'engrais).

8.2.5.2.

Statistiques spatiales

Différents indices, provenant du traitement statistique de données cartographiques dans un Système d'Information Géographique*, sont utilisés fréquemment en écologie du paysage (O'NEILL *et al.* 1988, MLADENOFF *et al.* 1993). Il nous a semblé intéressant de tester leur utilité pour la comparaison de nos 9 cartes des phytocénoses.

Plusieurs indices de fragmentation, de dominance, de contagion et de géométrie fractale sont calculés, la plupart avec le logiciel *Fragstats* (MCGARIGAL & MARKS 1994) greffé sur *Arc-Info*. On cherche ensuite à

Indices de fragmentation

mettre en relation ces indices avec les caractères des différents sites, en particulier la charge en bétail et le taux de boisement moyen. Pour ce faire, on réalise une *Analyse en Composantes Principales* (technique classique d'ordination* sans contrainte appliquée aux données quantitatives) normée à partir de la matrice de corrélation des variables spatiales et écologiques.

Les indices de fragmentation se basent sur le nombre de fragments et la longueur des contours (lisières) de ceux-ci. Ils peuvent être calculés pour chaque type ou globalement pour l'ensemble des types représentés sur la carte.

N_i	Nombre de fragments (Number of Patches): nombre de fragments de chaque type i .
N	Nombre total de fragments (Number of Patches): nombre total de fragments, tous types confondus.
PD_i	Densité des fragments (Patch Density): nombre de fragments de chaque type i pour 100 hectares.
PD	Densité des fragments (Patch Density): nombre de fragments pour 100 hectares, tous types confondus.
E_i	Longueur des contours (Total Edge): longueur des contours (contacts, lisières) de chaque type i .
E	Longueur totale des contours (Total Edge): longueur totale des contours, tous types confondus.
ED_i	Densité des contours (Edge Density): longueur des contours de chaque type i en mètres pour 100 hectares.
ED	Densité des contours (Edge Density): longueur totale des contours, tous types confondus, en mètres pour 100 hectares.
LPI_i	Indice du plus grand fragment (Largest Patch Index): surface relative (en %) du plus grand fragment d'un type déterminé par rapport à la surface totale de la carte.
LPI	Indice du plus grand fragment (Largest Patch Index): surface relative (en %) du plus grand fragment de type quelconque par rapport à la surface totale de la carte.

Indices de dominance

Les indices de dominance ne s'appliquent qu'aux cartes analysées globalement. Ils permettent de savoir dans quelle mesure un ou quelques types dominent dans le paysage.

PRD **Densité des types** (Patch Richness Density): nombre de types par unité de surface (habituellement pour 100 ha).

$$PRD = \frac{m}{S}$$

S est la surface totale de l'unité d'exploitation.

m est le nombre de types rencontrés dans l'unité d'exploitation.

SHDI **Diversité** (SHANNON'S Diversity Index): varie de 0 (1 seul type) à l'infini (nombre infini de types occupant une surface équivalente); diminue avec le nombre de types et les différences de leurs surfaces relatives.

$$SHDI = - \sum_{i=1}^m \left(\frac{S_i}{S} \times \ln \left(\frac{S_i}{S} \right) \right)$$

S_i est la surface totale des fragments du type i .

Indices de contagion

SHEI **Équitabilité** (SHANNON's Evenness Index): varie de 0 (quand un seul type est représenté) à 1 (quand les différents types se partagent équitablement la surface).

$$SHEI = \frac{SHDI}{\ln(m)}$$

DN **Dominance** (Dominance Normalized, KIENAST 1993): varie de 0 (quand les différents types se partagent équitablement la surface) à 1 (quand un seul type est représenté).

$$DN = \frac{\ln(m) - SHDI}{\ln(m)} = 1 - SHEI$$

Les indices de contagion analysent les contacts entre les fragments de types différents et mettent ainsi en évidence les rapports d'affinité ou d'exclusion entre types.

IJI_i **Juxtaposition** (Interspersion and Juxtaposition Index): mesure le taux de juxtaposition (connexité) entre un type et l'ensemble des autres types; varie de 0 (juxtaposition exclusive avec un seul type parmi une infinité d'autres) à 100 (juxtaposition équivalente avec tous les autres types); appliquée à chaque type, la formule est:

$$IJI_i = \frac{-\sum_{k=1}^m \left[\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^m e_{ik}} \times \ln \left(\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^m e_{ik}} \right) \right]}{\ln(m-1)} \times 100$$

e_{ik} est la longueur des contours communs entre i et k .

IJI **Juxtaposition** (Interspersion and Juxtaposition Index): appliquée à la carte entière, la formule devient:

$$IJI = \frac{-\sum_{i=1}^m \sum_{k=i+1}^m \left[\frac{e_{ik}}{E} \times \ln \left(\frac{e_{ik}}{E} \right) \right]}{\ln \left(\frac{m \times (m-1)}{2} \right)} \times 100$$

EL_{ij} **Affinité** (Electivity Index of JACOBS and JENKINS, in MLADENOFF *et al.* 1993): indice s'appliquant à chaque couple de types (i, j), mesurant l'association positive (valeur très supérieure à 0) ou négative (valeur très inférieure à 0), une valeur proche de 0 pouvant être interprétée comme l'indépendance entre ces deux types.

$$r_{ij} = \frac{e_{ij}}{\sum_{k=1}^m e_{jk}} \quad p_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^m e_{ik} - e_{ij}}{E - \sum_{k=1}^m e_{jk}}$$

$$EL_{ij} = \ln \left[\frac{r_{ij} \times (1 - p_{ij})}{p_{ij} \times (1 - r_{ij})} \right]$$

r_{ij} est la proportion des contours des fragments du type j partagés avec le type

Indices de géométrie fractale

i.

p_{ij} est la proportion des contours de tous les fragments des autres types partagés avec le type *i*.

La géométrie fractale (MANDELBROT 1983) est une approche mathématique de la complexité des formes. Elle s'applique ici aux contours des fragments, en appliquant une régression linéaire entre les logarithmes de la surface et du périmètre de ceux-ci.

MPFD_i Dimension fractale (Mean Patch Fractal Dimension): mesure de la complexité des formes des fragments; varie de 1 (forme simple proche du cercle) à 2 (forme très complexe avec de très nombreuses circonvolutions la rapprochant de la dimension d'un plan); appliquée à chaque type, la formule est:

$$MPFD_i = \frac{\sum_{k=1}^{n_i} \left(2 \frac{\ln(P_{ik})}{\ln(S_{ik})} \right)}{n_i}$$

n_i est le nombre de fragments *k* du type *i*.

MPFD Dimension fractale (Mean Patch Fractal Dimension): appliquée à la carte entière, la formule devient:

$$MPFD = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{k=1}^{n_i} \left(2 \frac{\ln(P_{ik})}{\ln(S_{ik})} \right)}{N}$$

8.3. Cartographie des placettes

8.3.1. Objectifs

Les placettes de cartographie des synusies se situent chacune à l'intérieur d'une phytocénose particulière. Leur étude cartographique doit servir à établir et représenter les relations spatiales (contacts, superpositions) entre les synusies végétales arborescentes, arbustives et herbacées, ainsi que leurs relations avec la distribution de la régénération et avec les sols.

8.3.2. Localisation des placettes

Le choix s'est porté sur six placettes sises à l'intérieur de cinq sites retenus pour les études de détail (fig. 8.1). Les numéros des placettes correspondent à ceux des stations de phytocénoses dans lesquelles elles sont incluses. Deux d'entre elles se situent à l'étage subalpin (n°39 dans le Jura vaudois, n°79 dans le Jura bernois), une à l'étage montagnard supérieur (n°74 dans le Jura neuchâtelois), deux à l'étage montagnard moyen (n°24 et n°26 dans les Franches-Montagnes) et une à l'étage montagnard inférieur (n°21 dans le Jura bernois).

Leur emplacement est choisi en fonction des connaissances préalables sur la représentativité et l'intérêt des phytocénoses de pâturages boisés reconnus

dans les principaux sites, en privilégiant les systèmes paraissant *a priori* en équilibre avec les conditions actuelles d'exploitation.

Les placettes carrées de 2'025 m² (45 m de côté) sont délimitées et orientées de manière à englober une portion homogène et représentative de chaque phytocénose (sans gradient écologique transversal visible).

8.3.3.

Matériel et procédure de cartographie

La procédure de cartographie des placettes et de traitement des données est résumée dans l'organigramme de la fig. 8.3.

8.3.3.1.

Délimitation et matérialisation des placettes

Chaque placette (fig. 8.4) est matérialisée sur le terrain par 100 petits piquets espacés de 5 m et disposés selon une trame régulière (10 lignes parallèles de 10 piquets). Les piquets sont identifiés par leurs coordonnées (A1 à J10, les lettres représentant les lignes). La mise en place du dispositif d'observation se fait à l'aide d'une boussole et d'une chevillère de 50 m. Les lignes se succèdent selon une orientation sud-nord (sauf pour la placette n°79 où elles sont parallèles à la pente).

Fig. 8.3: Cartographie des placettes à l'échelle des synusies: organigramme méthodologique.

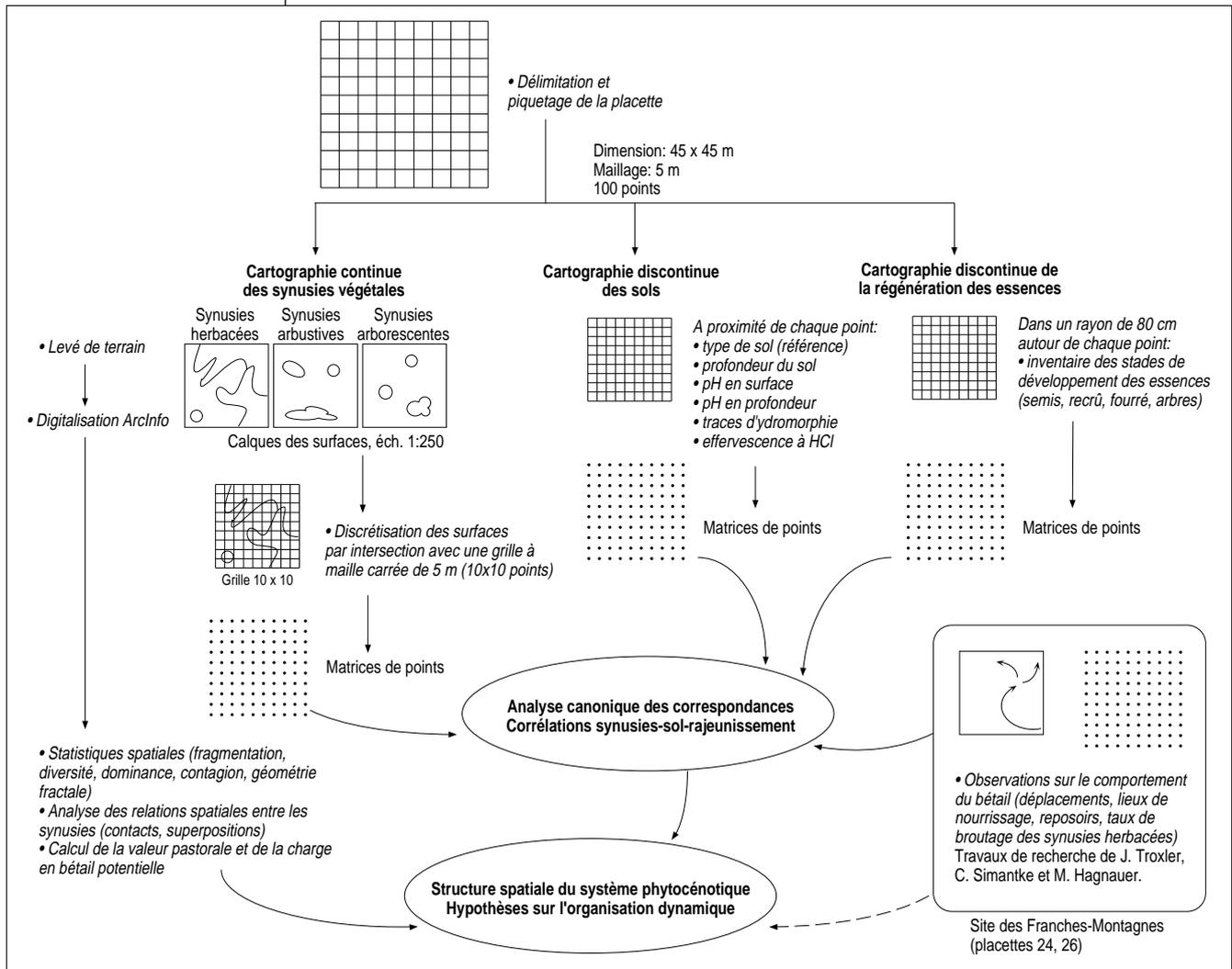
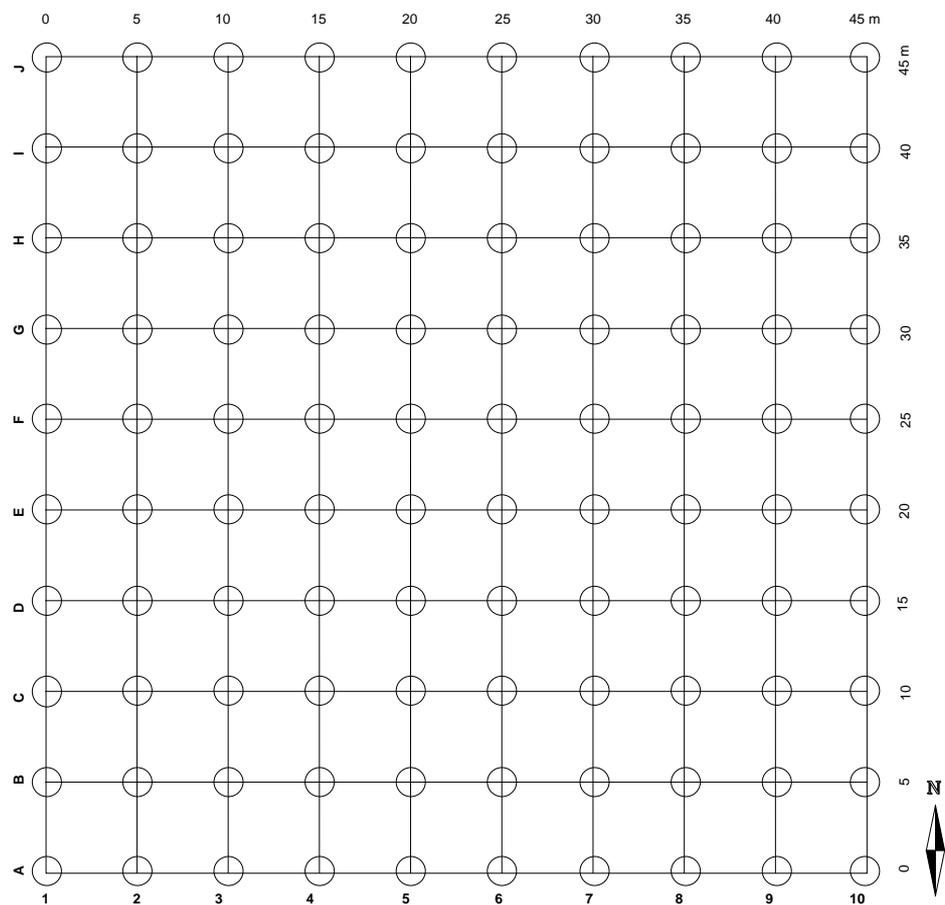


Fig. 8.4:
Schéma du dispositif
de cartographie des
placettes. Les cercles
représentent les
surfaces de 2 m²
autour de chaque
piquet.



8.3.3.2.

Cartographie continue des synusies

Dans une première étape, un levé de terrain à l'échelle 1:250 des contours des synusies arborescentes, arbustives et herbacées (3 calques) est effectué à l'aide des points de repère matérialisés par les piquets. Les transitions sont négligées de manière à pouvoir représenter les synusies par des surfaces aux contours précis. Le recouvrement moyen de la végétation à l'intérieur des surfaces est estimé globalement pour chaque type de synusie. On néglige également les superpositions éventuelles des sous-strates herbacées — si une synusie herbacée haute *H* recouvre une synusie basse *h*, seule la première est cartographiée —, mais pas celles des sous-strates arborescentes (*A,a*) et arbustives (*B,b*).

Dans une deuxième étape, les contours des synusies sont digitalisés à l'aide d'un scanner et transformés en polygones vectorielles dans *Arc-Info*. Chaque polygone ainsi délimité est identifié à un syntaxon élémentaire en relation avec une base de données phytoécologiques (version simplifiée de *Patubase* pour *Oracle*). Les cartes ainsi obtenues sont imprimées (carte des synusies herbacées en couleurs et calques des synusies arbustives et arborescentes en noir). Les surfaces respectives des syntaxons élémentaires sont calculées et exportées dans un tableur pour des traitements ultérieurs.

Dans une troisième étape, ces cartes sont superposées visuellement à une grille à maille carrée de 5 m (10x10 points). Les syntaxons élémentaires cartographiés dans un rayon de 80 cm autour de chaque point d'intersection

de cette grille (voir fig. 8.4) sont quantifiés approximativement selon leur surface relative (valeurs comprises entre 0 et 1). On obtient ainsi une matrice dont les lignes correspondent aux points et les colonnes aux syntaxons élémentaires observés. Cette opération de discrétisation des surfaces est destinée à permettre les traitements statistiques nécessaires à la mise en relation des données phytosociologiques avec les données concernant les sols et la régénération des arbres (cf. § 8.3.4.1).

8.3.3.3.

Cartographie discontinue de la régénération et des sols

Dans un rayon de 80 cm autour de chaque piquet (soit sur une surface circulaire d'environ 2 m², cf. fig. 8.4), on dénombre les différents stades de développement des arbres (du semis à l'arbre adulte), par classe de hauteur ou de diamètre du tronc (mesuré à 1.30 m au dessus de la surface du sol) et par essence. On a considéré les classes suivantes:

- **Semis**: hauteur inférieure à 10 cm.
- **Recrû**: hauteur supérieure à 10 cm et inférieure à 1.30 m.
- **Fourré**: hauteur supérieure à 1.30 m et diamètre inférieur à 12 cm.
- **Gros bois**: hauteur supérieure à 1.30 m et diamètre supérieur à 12 cm.

A proximité immédiate de chaque piquet, un diagnostic de la référence du sol (selon le *Référentiel pédologique*) est effectué à partir d'une observation à la tarière. On relève également la profondeur du sol, le pH en surface, le pH en profondeur, l'effervescence à HCl (en profondeur et à mi-hauteur) et la présence éventuelle de traces d'hydromorphie.

Des cartes, point par point ou interpolées, des données dendrologiques et pédologiques sont dessinées dans le but de visualiser leurs structures spatiales et de les comparer aux cartes de la végétation.

8.3.3.4.

Données sur l'action du bétail

Des données précises concernant le taux de broutage de la végétation herbacée ont été recueillies dans le site des Franches-Montagnes par C. SIMANTKE⁽²⁾ (placette n°24) et par J. TROXLER (placette n°26). On dispose également, grâce au travail de M. HAGNAUER, d'observations sur le comportement du bétail (fréquentation, mode d'utilisation, lieux de passage...) dans les environs de la placette n°24.

8.3.4.

Traitement des données

8.3.4.1.

Analyse des corrélations écologiques et spatiales

Véritable fleuron de la démarche prévisionnelle* (cf. §§ 4.2, 5.3.1.2 & 9.3.1), l'*Analyse Canonique des Correspondances* (ACC) est une technique récente d'analyse multivariable (ordination* sous contrainte) qui nous permet d'explorer les corrélations entre les données phytosociologiques, pédologiques, dendrologiques et spatiales (en utilisant les coordonnées des points).

Cette méthode d'analyse utilise conjointement deux matrices de données:

(1) Pour les semis, on a procédé au regroupement des valeurs en 4 classes: 0 (aucun semis), 1 (nombre de semis compris entre 1 et 9), 2 (entre 10 et 99) et 3 (supérieur ou égal à 100).

(2) Nous n'avons pu avoir accès aux données de base du travail de SIMANTKE pour nos analyses. Le lecteur se reportera donc au mémoire original (SIMANTKE 1993).

la première (B) contient les données biologiques que l'on veut expliquer, la deuxième (E) les variables écologiques (supposées) explicatives. Elle réalise alors une ordination proche de l'AFC* avec les données de la matrice B, tout en contraignant les premiers axes factoriels avec les variables de la matrice E: on peut ainsi repérer, tester et quantifier l'importance des différentes variables environnementales dans « l'explication » de la variation des données biologiques. L'ACC opère une régression linéaire multiple à partir des variables explicatives de la matrice E.

L'application à nos placettes passe par l'utilisation de paires de fichiers parmi les matrices disponibles. Chacune de ces matrices possède 100 lignes (100 relevés par placette) et autant de colonnes que de variables biologiques, écologiques ou spatiales:

- **VEG**: végétation (indices de recouvrement relatif des syntaxons élémentaires arborescents, arbustifs ou/et herbacés, variables biologiques).
- **REG**: régénération (nombre de tiges des différents stades de développement des différentes essences, variables biologiques).
- **SOL**: sols (variables écologiques, de nature abiotique).
- **BRO**: taux de broutage de la végétation (une variable écologique, de nature biotique).
- **XY3**: coordonnées spatiales X et Y et les termes d'une équation polynomiale du troisième degré (9 variables spatiales: X, Y, X², XY, Y², X³, X²Y, XY², Y³).

Les trois dernières matrices sont de type E (variables explicatives), tandis que les deux premières peuvent être de type B ou E, selon le but de l'analyse.

La matrice des synusies VEG peut être partagée en plusieurs matrices VEGH (synusies herbacées), VEGB (synusies arbustives), VEGA (synusies arborescentes), ou VEGAB (synusies arborescentes et arbustives), dans le but de rechercher des corrélations entre les strates. Si l'on veut exprimer, par exemple, la distribution des synusies herbacées en fonction de celle des synusies arborescentes, il suffit de considérer VEGH comme matrice B et VEGA comme matrice E.

La matrice des coordonnées spatiales XY3 permet de rechercher une structure spatiale dans les données, qui peut être plus ou moins liée aux variables explicatives disponibles. Différentes analyses partielles permettent de partitionner la variation des données biologiques « expliquée » respectivement par les variables écologiques seules, les variables spatiales seules et la combinaison des deux (BORCARD *et al.* 1992, BORCARD & LEGENDRE 1994).

Un test statistique par permutations aléatoires (*test de Monte-Carlo*) est effectué afin de mesurer la probabilité que la relation entre les matrices B et E soit aléatoire (hypothèse nulle). Ce test est appliqué à l'ensemble des axes contraints (test global), ainsi qu'au premier axe. On réalise généralement 99 permutations aléatoires des valeurs des variables explicatives. Le test retourne la probabilité p que l'hypothèse nulle soit vraie: si $p = 0.01$, on peut donc rejeter l'hypothèse nulle et considérer la relation « espèces-environnement » significative avec un risque inférieur à 1%.

8.3.4.2.***Analyse des relations spatiales entre les synusies***

Les taux de recouvrement des différentes synusies, la valeur pastorale globale, les taux de contact entre les synusies herbacées et les taux de superposition entre les différentes strates de chaque phytocénose cartographiée sont calculés dans *ArcInfo* à partir des cartes digitalisées. L'indice d'affinité (EL_{ij}) est calculé (cf. § 8.2.5.2) pour mettre en évidence les contacts privilégiés entre les syntaxons élémentaires.

Des *statistiques spatiales* sont par ailleurs appliquées aux cartes digitalisées des synusies herbacées sous *Arc-Info*. Les indices de juxtaposition, de dominance, de contagion et de géométrie fractale sont calculés pour chaque placette, selon la méthode présentée précédemment à propos des sites (cf. § 8.2.5.2). Une *Analyse en Composantes Principales** normée de la matrice de corrélation des variables spatiales et écologiques vise à mettre en évidence leurs interdépendances.

Toutes ces informations complètent les résultats de l'Analyse Canonique des Correspondances. Ils sont très utiles pour établir les relations spatiales privilégiées entre les synusies et faire des hypothèses sur leur interprétation dynamique, indispensables à l'élaboration des réseaux systémiques.

9. *Méthodes de modélisation des systèmes phyto-écologiques*

Résumé

L'approche systémique, appliquée à la végétation des pâturages boisés, consiste à modéliser ses processus d'organisation et à prédire son évolution. Elle synthétise et intègre les connaissances acquises et les hypothèses élaborées à partir de l'ensemble des données disponibles.

Un système phytocénotique de pâturage boisé est composé de communautés végétales (synusies) unies par un réseau d'interrelations spatiales et temporelles. La structure de ce réseau détermine le comportement dynamique du système (stabilité ou évolution vers une composition plus stable, résistance aux changements des conditions stationnelles).

La comparaison des réseaux systémiques des phytocénoses vise à l'élaboration de modèles qualitatifs généralisés. Ceux-ci servent de fondement à la construction de modèles dynamiques quantitatifs simplifiés. L'application de ces derniers modèles à des cas concrets permet de simuler et de prédire l'évolution de la composition d'un pâturage boisé sous l'influence des conditions d'utilisation, particulièrement de la charge en bétail.

9.1.

L'approche systémique en phytosociologie

L'approche systémique est utilisée depuis longtemps en écologie, essentiellement pour élaborer des *modèles quantitatifs* du fonctionnement des écosystèmes en termes de flux de matière et d'énergie, ou de la dynamique de populations prédateurs-proies (JØRGENSEN 1994). La phytosociologie est une science essentiellement qualitative, son but principal étant de décrire et d'expliciter la *diversité* des communautés végétales. Pour cette raison, elle s'est développée indépendamment de ce courant systémique. Mais aujourd'hui, la « révolution systémique » qui agite le monde des sciences naturelles et humaines nous ouvre de nouvelles perspectives.

L'approche systémique et structuraliste a été introduite en phytosociologie par B. DE FOUCAULT (1984, 1993). Elle est devenue une composante fondamentale de l'approche synusiale intégrée (GILLET *et al.* 1991).

9.1.1.

Principes généraux de l'approche systémique

9.1.1.1.

L'esprit de la démarche systémique

La systémique n'est pas une méthode, mais plutôt un état d'esprit, comme le résume très bien E. SCHWARZ (1988):

« L'approche systémique est un état d'esprit, une façon de voir le monde, (...), de rechercher les régularités (invariants, etc.), de dégager les structures, les fonctions, les processus, l'évolution, l'organisation. Cette nouvelle façon de penser, complémentaire de l'approche analytique cartésienne, se caractérise surtout par la prise en compte de la globalité des phénomènes, de leur structure, leurs interactions, leur organisation et leur dynamique propre. Nouvelle discipline, la systémique regroupe les démarches théoriques, pratiques et méthodologiques relatives à l'étude de ce qui est reconnu comme trop complexe pour pouvoir être abordé de façon réductionniste et qui pose des problèmes de frontières, de relations internes et externes, de structure, de lois ou de propriétés émergentes caractérisant le système comme tel ou des problèmes de mode d'observation, de représentation, de modélisation ou de simulation d'une totalité complexe. »

9.1.1.2.

Caractères généraux d'un système

Un système peut être défini sommairement comme un *ensemble organisé de composants unis par des relations*.

Les systèmes sont *hiérarchisés*: chaque système peut être considéré comme composant d'un système plus global et peut être décomposé en sous-systèmes à un niveau d'intégration inférieur.

Un système possède une *frontière*, qui est la conséquence d'un processus

d'*autonomisation* (bouclage du système sur lui-même).

Un système présente des *propriétés émergentes* non déductibles des propriétés de ses composants mais liées à des processus d'*organisation* (rétroactions positives et négatives, régulations).

9.1.2.

Composants et frontières des systèmes phytosociologiques

L'application du concept de système est particulièrement bien adaptée à l'approche synusiale intégrée, en raison de l'adéquation qui est recherchée entre les objets phytosociologiques et les *niveaux d'organisation* de la végétation. Il est possible de considérer chaque communauté végétale concrète, à partir du niveau d'organisation de la phytocénose⁽¹⁾, comme un système.

Un *système phytosociologique* est un système dont les *composants* sont des communautés végétales, identifiées chacune à une unité phytosociologique (syntaxon ou cœnotaxon), et unies par des *relations* spatiales et temporelles.

Selon la nature des composants et des frontières, on peut définir différents systèmes phytosociologiques emboîtés (GILLET *et al.* 1991). Les principaux sont les suivants:

- Un *système phytocénotique* est composé de *synusies** végétales et sa frontière correspond aux limites d'une *phytocénose**; il est caractérisé par des invariants mésoclimatiques, géologiques, topographiques et biotiques.
- Un *système tésélaire* est composé de *phytocénoses** ou de *synusies** et sa frontière correspond aux limites d'une *tesela**; il est caractérisé par des invariants mésoclimatiques, géologiques, et topographiques.
- Un *système caténaire* est composé de *teselas** ou de *phytocénoses** et sa frontière correspond aux limites d'une *tesela**; il est caractérisé par des invariants mésoclimatiques et géomorphologiques.

Chacun d'eux peut être décomposé selon les besoins en *systèmes unistrates*, dont les composants sont des *synusies* appartenant à une seule catégorie (arborescente, arbustive, herbacée ou muscinale). La plupart des premiers systèmes prairiaux définis par DE FOUCAULT (1984) correspondent à des systèmes tésélaire ou caténaire unistrates.

9.1.3.

Nature des relations entre les composants des systèmes phytosociologiques

Certaines relations entre les divers composants d'un système phytosociologique peuvent être assimilées (DE FOUCAULT 1993) à des *transformations* (relation orientée telle que l'on puisse définir un *initial* et un *final*). Ces transformations seront *réelles* ou *virtuelles* selon qu'elles provoquent ou non le remplacement effectif d'un composant initial par un composant final. Une transformation peut être concrétisée par l'action sur le composant initial d'un *opérateur de transformation*, qui peut être un ou, le plus souvent,

(1) Les *synusies* peuvent aussi être considérées comme des systèmes dont les composants sont les organismes végétaux; les relations pertinentes à ce niveau (compétition intra- et interspécifique, coopération...) sortent toutefois du cadre de la phytosociologie et requièrent des méthodes spécifiques.

plusieurs facteurs écologiques.

Certaines *interrelations* entre composants, qui ne sont pas des transformations, peuvent être intéressantes à considérer: influence déterminante d'un composant sur le maintien d'un autre composant (synusie épiphytique subordonnée à une synusie arborescente), ou sur le développement d'un autre composant (synusie herbacée favorable au développement d'une synusie arbustive).

Deux objets phytosociologiques unis par une relation présentent généra-

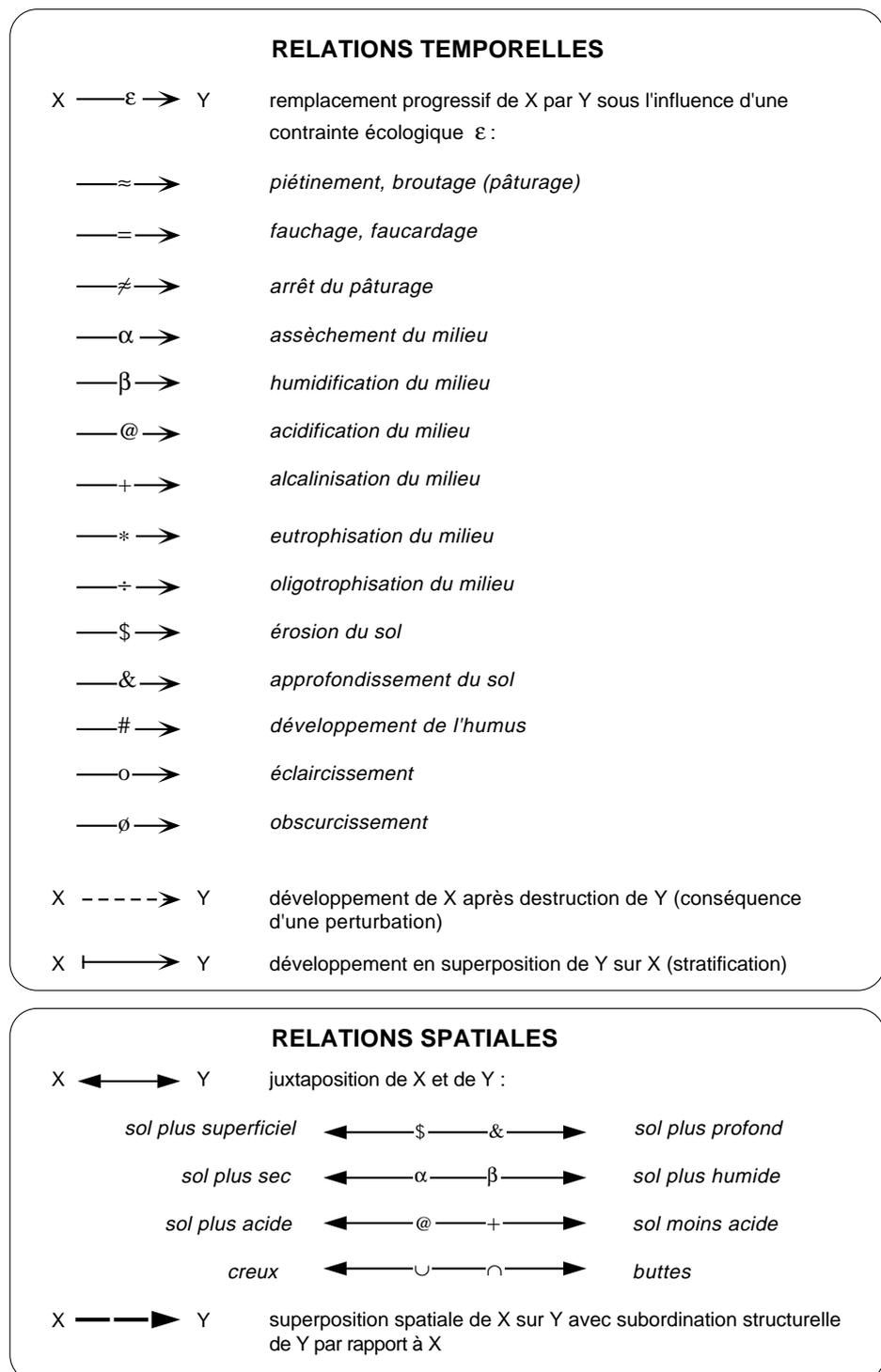


Fig. 9.1: Symboles conventionnels des principales relations étudiées dans les systèmes phytocénologiques.

lement des *invariants* floristiques ou synusiaux (espèces ou syntaxons communs) que l'on peut expliquer par une *introgession** structurelle (transitions entre ensembles structurels*), dynamique (espèces pionnières ou relictuelles) ou topographique (contamination par contact).

Selon qu'elles correspondent directement ou non à des processus dynamiques, on peut classer les relations (transformations ou interrelations) en deux grandes catégories, *temporelles* et *spatiales*, symbolisées par des flèches (fig. 9.1) dans les réseaux systémiques.

9.1.3.1.

Relations temporelles

Les relations temporelles désignent des changements au cours du temps. Elles sont symbolisées par une flèche, dont la pointe unique, creuse (\rightarrow), est dirigée vers l'état final. Si la relation est réversible, une deuxième flèche pointera dans la direction opposée.

Il s'agit essentiellement de la *transformation au cours du temps* d'un objet phytosociologique, provoquée par un changement local des conditions du milieu, d'origine endogène* ou exogène*. Cette transformation s'accompagne du remplacement progressif (effet d'une *contrainte**) ou brutal (effet d'une *perturbation**) d'un objet initial par un objet final. Si les composants sont des synusies, l'objet initial et l'objet final appartiennent à la même catégorie (relation intrastrate). Un symbole superposé à la flèche indique le déterminisme principal de la relation; au besoin, une même flèche peut supporter plusieurs symboles.

Il peut s'agir d'autre part d'une *interrelation entre ensembles structurels* (relation interstrate), symbolisée par une flèche à base plate, qui signifie que les espèces de la synusie vers laquelle pointe la flèche participent au cours de leur développement à la synusie désignée par la base de la flèche.

9.1.3.2.

Relations spatiales

Les relations spatiales sont des transformations ou des interrelations qui n'ont pas de signification dynamique. Elles sont symbolisées par des flèches à une (relation unilatérale) ou deux (relation bilatérale) pointes pleines (\rightarrow).

Il peut s'agir d'une relation bilatérale de *juxtaposition* (contact horizontal privilégié) entre deux objets phytosociologiques étroitement liés structurellement mais n'entretenant pas de liens dynamiques directs à l'échelle spatio-temporelle du système considéré. Le déterminisme de ces « transformations spatiales » est essentiellement (micro-)topographique (p. ex. alternance de creux et de buttes) et/ou édaphique (p. ex. profondeur du sol); il est précisé par deux symboles opposés superposés au filet de la flèche.

La relation de *superposition* concerne une relation unilatérale de dépendance écologique entre une synusie d'un ensemble structurel supérieur et une synusie conditionnée (subordination structurelle): il peut s'agir par exemple de la relation d'une synusie muscinale épiphyte ou d'une synusie herbacée de sous-bois subordonnée à une synusie arborescente, ou encore d'une synusie herbacée d'ourlet à une synusie arbustive de manteau. La flèche pointe vers la synusie subordonnée. Ce type de relation unit des objets

phytosociologiques très différents qui n'ont pas ou peu de points communs (invariants); la synusie qui détermine la relation de dépendance agit sur la synusie conditionnée par l'intermédiaire d'une modification du milieu endogène de la phytocénose.

9.2.

Modélisation qualitative des systèmes phytocénotiques

Des modèles descriptifs de la structure et de l'organisation des phytocénoses sont établis sur la base de la composition synusiale observée et des relations supposées entre les synusies. La comparaison des réseaux de relation des systèmes concrets permet de dégager des invariants de structure, indépendamment de la diversité de leurs composants.

9.2.2.

Le réseau systémique d'une phytocénose

Le graphe ou *réseau systémique* est un *modèle qualitatif* qui résume les connaissances et les hypothèses sur la structure et l'organisation d'un système phytocénotique concret. Sa construction se base sur l'ensemble des observations de terrain (contacts, superpositions entre synusies, relations avec les sols et la microtopographie) et des connaissances acquises sur le déterminisme des syntaxons élémentaires qui composent la phytocénose (corrélations avec les données environnementales, valeurs écologiques). Elle s'appuie également sur les invariants floristiques entre les synusies (groupes d'espèces communes), qui fournissent de précieux indices sur leurs liens dynamiques et spatiaux.

Dans un réseau systémique, les composants sont représentés par les noms des syntaxons élémentaires et les relations par les flèches systémiques. On appelle *orbite systémique* d'un syntaxon élémentaire l'ensemble des composants du système reliés directement à lui par une *transformation*, quel que soit son sens (DE FOUCAULT 1993). L'ensemble des syntaxons en relation les uns avec les autres par une *même transformation* constitue une *série*.

Seules les relations réelles et effectives dans le cadre spatio-temporel de la phytocénose étudiée (ou supposées telles) sont consignées dans un tel réseau, en privilégiant les relations à signification dynamique. La cartographie détaillée des synusies, des sols et de la régénération fournit des renseignements très utiles pour préciser ces relations (cf. § 8.3.4 et 14.4).

9.2.3.

Les structures formelles

En réunissant et en comparant les graphes systémiques, on cherche à dégager des similitudes dans les réseaux de relations, qui définissent une *structure formelle* (DE FOUCAULT 1984). Lors de cette étape structuraliste, on néglige la diversité de la composition synusiale des phytocénoses pour s'intéresser à leur homologie d'organisation (démarche opposée et complémentaire de la typologie des phytocénoses qui se base uniquement sur la

composition synusiale).

La structure formelle est un système abstrait qui résume l'ensemble des invariants biologiques, écologiques et relationnels des systèmes étudiés. Sa représentation est semblable à celle du réseau d'un système concret, à la différence près que les composants de la structure formelle sont des catégories abstraites de synusies (*homécies**) définies par leur fonction dans l'organisation des systèmes: une homécie représente les SyE *homologues*, qui jouent le même rôle et qui occupent la même place dans les réseaux (invariants biologiques et écologiques).

Les structures formelles peuvent être utilisées pour prévoir l'existence de nouveaux composants dans un système incomplètement connu et même pour acquérir des informations sur ceux-ci grâce aux orbites systémiques (DEFOUCAULT 1993). Par contre, leur nature purement qualitative ne permet pas de faire des prédictions sur le comportement dynamique global des systèmes; il faut pour cela passer à une modélisation quantitative.

9.3. *Modélisation dynamique quantitative*

L'étape ultime de la modélisation systémique nécessite l'abstraction mathématique, c'est-à-dire l'élaboration de modèles quantitatifs simplifiés (systèmes d'équations différentielles), à partir d'une structure formelle qualitative plus ou moins complexe. On peut alors avoir recours à des simulations numériques sur ordinateur, qui permettent de tester le comportement dynamique de ces modèles quantitatifs en les appliquant à des cas concrets. On espère ainsi déterminer les tendances de l'évolution spontanée de la végétation, en fonction des constantes de l'environnement physique (supposé stable), des variables de contrôle d'origine humaine (débroussaillage, exploitation des arbres, charge en bétail, fertilisation), et de l'état initial (types et taux de recouvrement des différentes synusies).

9.3.1. *Principes généraux de la démarche prédictive*

La démarche *prédictive* sous-jacente à toute modélisation d'un système dynamique fait explicitement référence à la *causalité* des phénomènes, aux processus qui génèrent les structures observées (*modèle causal*), contrairement à l'approche « observationnelle » (dite aussi *prévisionnelle*) basée sur les *corrélations* entre les données biologiques et environnementales (*modèle statistique*).

Ces deux approches quantitatives utilisent des outils mathématiques radicalement différents:

- L'approche prévisionnelle utilise les *corrélations linéaires multiples* pour aboutir à une *loi statistique*, du type:

$$X = a_1.E_1 + a_2.E_2 + \dots + a_n.E_n$$

où X représente l'état prévisible d'une variable biologique, E_i la valeur d'une variable environnementale mesurée i , a_i une constante de régression. Cette équation ne fait pas intervenir le temps.

- L'approche dynamique prédictive utilise quant à elle des systèmes d'équations différentielles. Ces équations, qui font intervenir le temps, sont par exemple de la forme:

$$\frac{dX}{dt} = b.X + c.Y$$

où X et Y sont des variables qui peuvent s'accumuler, b et c des variables instantanées ou des constantes. La connaissance d'un état initial permet, par résolution analytique ou numérique des équations différentielles, de prédire l'état ultérieur du système ainsi modélisé.

Notre intuition se prête mal à la compréhension des processus complexes, qui font intervenir des *boucles de rétroaction* positive et négative*. Les modèles statistiques prévisionnels sont fondés sur une vision *statique* des phénomènes et utilisent les principes de la *causalité linéaire*: les causes sont nettement distingués des effets, la cause d'un phénomène dynamique est une force extérieure (l'environnement), chaque facteur causal agit de manière indépendante et les effets de ces facteurs s'additionnent... Ces outils ne sont pas plus adaptés que notre intuition à l'étude des systèmes dynamiques, qui mettent en jeu des relations de *causalité circulaire* entre les phénomènes. C'est la structure interne d'un système — les relations non linéaires entre les facteurs de causalité — qui détermine sa dynamique, plus que les contraintes extérieures. Si l'approche statique est pertinente et utile quand elle s'applique à des systèmes équilibrés stables, seule l'approche dynamique peut aider à comprendre les systèmes instables ou en pleine évolution.

Les structures formelles des systèmes phytocénotiques ont l'avantage de mettre en évidence de nombreuses boucles de rétroaction (liées aux cycles de régénération par exemple). La représentation qualitative des réseaux systémiques présente cependant un certain nombre de limitations:

- Elle n'impose pas suffisamment de rigueur lors de son élaboration.
- Elle ne lie pas rigoureusement la structure au comportement dynamique.
- Elle ne se prête pas à la simulation.
- Elle ne fournit aucune indication quantitative.

Nous utilisons un outil de simulation numérique, *STELLA II* (PETERSON & RICHMOND 1994), sur ordinateur Apple Macintosh (la version 3.0 est également disponible pour l'environnement Windows), pour élaborer des modèles quantitatifs à partir des structures formelles.

9.3.2.

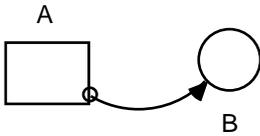
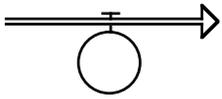
*Le langage
symbolique de
STELLA II*



Construction du modèle

STELLA II est un logiciel à interface graphique. Les équations différentielles sous-jacentes au modèle ne sont visibles que sur demande ! Un modèle se construit graphiquement à partir de quatre types d'objets, sous forme d'icônes:

- Le *réservoir (stock)* symbolise une variable qui peut s'accumuler, de manière continue ou discontinue.



- Le *flux* (*flow*) représente la dérivée temporelle du réservoir auquel il est associé:

$$flow = \frac{d(stock)}{dt}$$

Il peut correspondre à un *inflow* (flux entrant) ou à un *outflow* (flux sortant); il s'agit d'une variable instantanée, qui ne s'accumule pas.

- La *variable auxiliaire* (*converter*) est une variable instantanée ou une constante qui convertit des *inputs* en *outputs*.
- Le *lien* (*connector*) est une relation causale entre deux variables; un lien entre une variable A et une variable B signifie: « B dépend de A ».

La modélisation des systèmes phytocénotiques sous STELLA II permet une formalisation rigoureuse du réseau d'hypothèses concernant la dynamique interne du système, sa causalité, ses modalités et, par exemple, les conséquences de sa gestion sylvo-pastorale. Les composants de ces systèmes sont les *synusies végétales*, que l'on peut assimiler à des *réservoirs* reliés entre eux par des *flux* (*transformations temporelles*), eux-mêmes contrôlés par des *variables auxiliaires* (*contraintes*) biotiques (ombrage, pression de pâturage...) et abiotiques (altitude...).

Le premier travail consiste à construire un *diagramme* de la structure du modèle. Il faut pour cela d'abord disposer les réservoirs, les flux, les variables de contrôle auxiliaires et préciser les liens. Les « nuages » sur lesquels débouchent ou desquels partent certains flux représentent les frontières du système. Il faut ensuite *quantifier* les liens et les flux et attribuer des valeurs initiales aux variables.

Après avoir choisi une méthode d'intégration et spécifié l'intervalle de temps ainsi que le pas d'intégration *dt*, on peut effectuer une première simulation. On règle ensuite les paramètres quantitatifs de manière à obtenir un comportement réaliste du modèle, à l'aide de *tests de sensibilité*.

Si le modèle échoue malgré ces réglages, il convient de revoir sa structure, jusqu'à obtenir un résultat satisfaisant.

L'élaboration d'un modèle avec STELLA II se fait selon deux axes principaux:

- La *simplification* nécessite la *sélection* et l'*agrégation* des éléments et des relations essentielles, que l'on suppose être les agents déterminants de la dynamique du système, parmi la multitude d'objets et de facteurs identifiables dans le système réel; un bon modèle doit être le plus simple que possible, mais pas trop simple !
- La *symbolisation* est une opération d'*abstraction*, indispensable à la construction mathématique sous-jacente au modèle (équations différentielles !); plus un modèle est symbolique, plus il est manipulable et contrôlable.

Principes généraux de la construction d'un modèle

Plusieurs règles sont à respecter pour arriver à une modélisation efficace:

1. Commencer par établir les frontières du système en fonction de ses objectifs: quels sont les éléments qui interviennent effectivement dans le comportement dynamique qui nous intéresse ?
2. Eviter de collectionner des masses de données numériques avant de proposer un modèle.
3. Choisir d'abord le plus haut niveau d'agrégation, en sélectionnant et en agrégeant au maximum dans un premier temps, quitte à subdiviser et ajouter des éléments quand les limitations d'un premier modèle trop simple apparaissent.
4. Ne pas compliquer le modèle uniquement pour qu'il ressemble davantage au système réel: pratiquement, il faut éviter de faire d'abord une liste de tous les facteurs à inclure.
5. Ne pas mélanger plusieurs variables en une seule.
6. Commencer par un modèle « continu », quitte à le « discrétiser » par la suite si nécessaire.
7. Quand la « plomberie » du premier modèle est en place, ne pas oublier de mettre en place les boucles de rétroaction (liens circulaires).
8. Spécifier des valeurs quantitatives pour les variables, les flux et les conditions initiales; préciser la nature des liens (équations).
9. Faire tourner le modèle en utilisant des tests de sensibilité afin de régler les paramètres quantitatifs; choisir correctement l'intervalle de temps, le pas et la méthode d'intégration.
10. Améliorer le modèle en augmentant progressivement sa complexité (nombre de variables et de liens) et son degré de symbolisation.
11. Utiliser en priorité les processus génériques universels dans la construction symbolique.

Le principe général de cette démarche peut être illustré par le graphique de la figure 9.2.

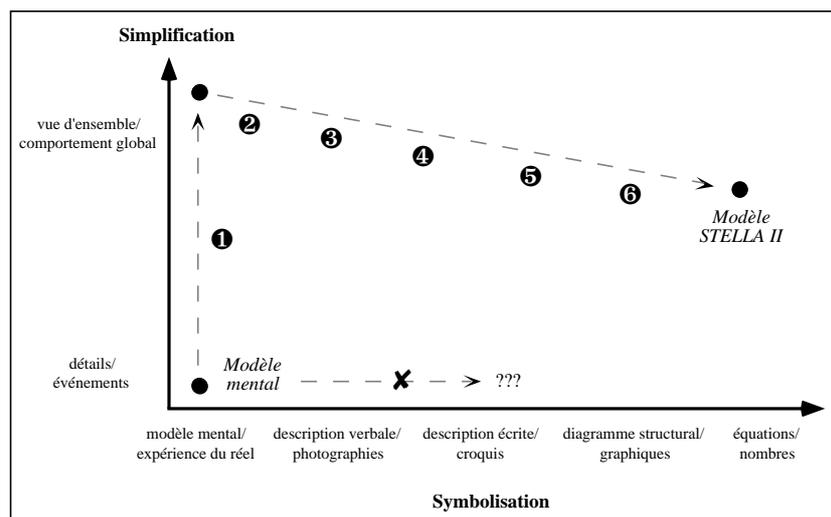


Fig. 9.2:
Les étapes de
l'élaboration d'un
modèle dynamique
quantitatif.

9.3.3.

Simulation du comportement dynamique du modèle

Considérons provisoirement le modèle très simplifié (voir diagramme fig. 9.3) d'un système phytocénotique de pâturage boisé réduit à 4 éléments: une synusie ligneuse A_1 , une synusie herbacée de pelouse maigre H_1 (valeur

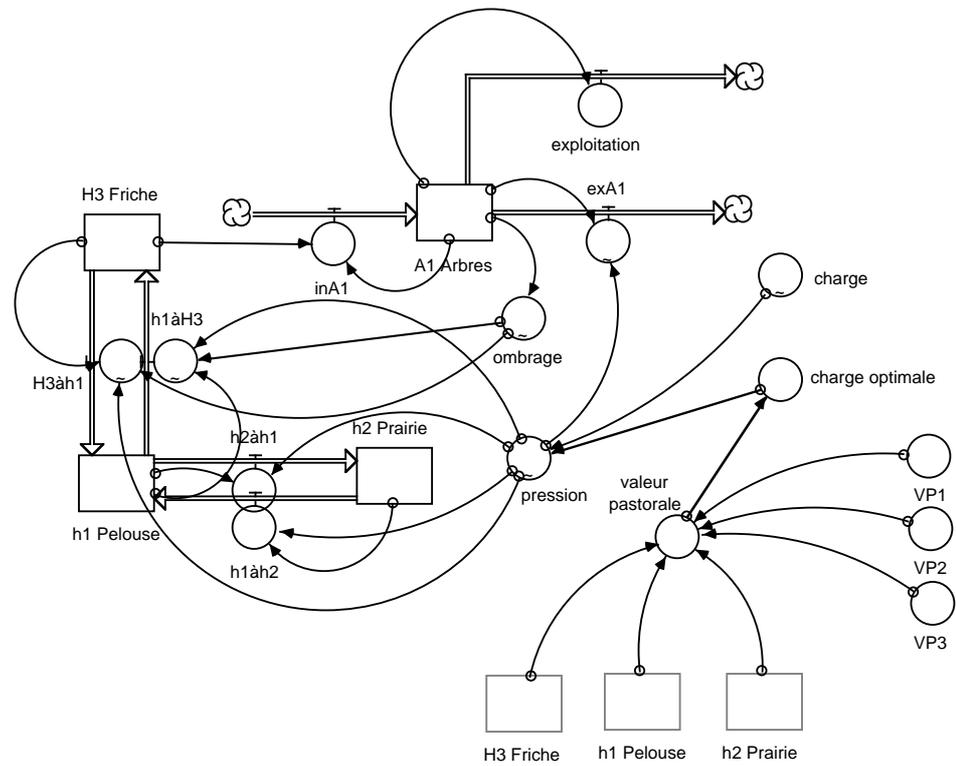


Fig. 9.3:
Modèle quantitatif
simplifié d'un système
de pâturage boisé
(diagramme STELLA II).

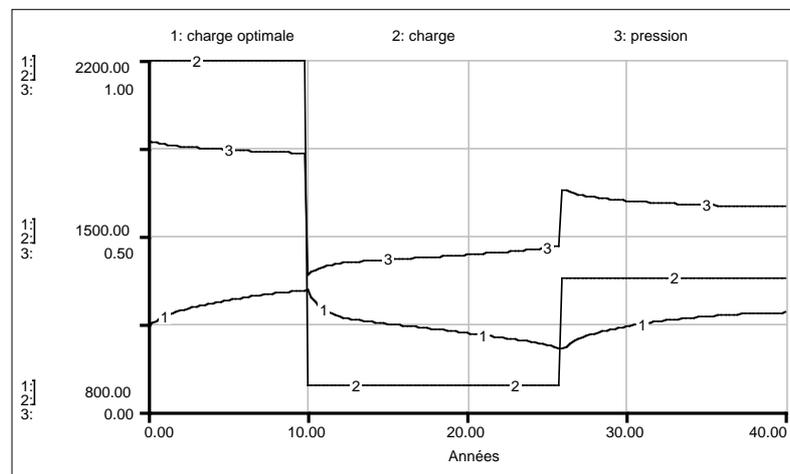
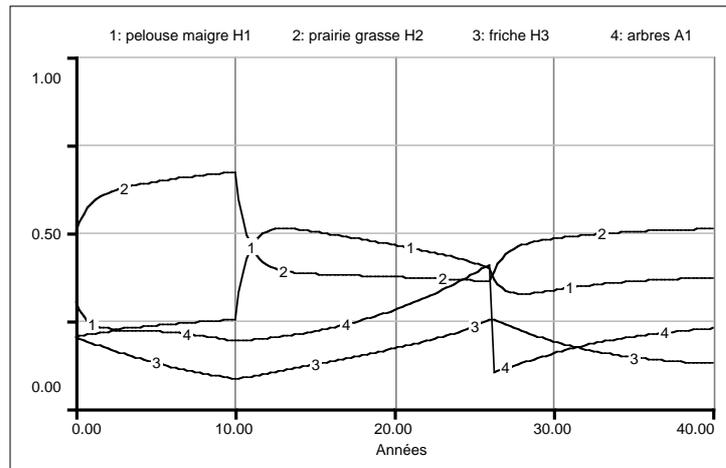


Fig. 9.4:
Résultats d'une
simulation du compor-
tement dynamique d'un
modèle provisoire de
pâturage boisé.

pastorale $VP_1=30$), une synusie herbacée de prairie grasse H_2 ($VP_2=40$), et une synusie herbacée de friche H_3 ($VP_3=10$). On suppose que les trois synusies herbacées recouvrent la totalité de la surface. Au temps 0, le recouvrement de H_1 est de 30% ($H_1=0.3$), celui de H_2 de 50%, et celui de H_3 comme de A_1 est de 20%.

La valeur pastorale globale initiale est alors égale à:

$$VP = VP_1 \times H_1 + VP_2 \times H_2 + VP_3 \times H_3 = 31$$

Si l'on admet le modèle de DAGET & POISSONET (adapté par LOISEAU, 1989), on peut calculer une charge théorique optimale CO au temps 0:

$$CO = 36.5 \times VP \\ = 1131.5 \text{ kgPV/ha/saison}$$

(kg de «poids vif», soit 0.62 UGB/ha/an)

La modélisation permet de tester les paramètres-clés de l'organisation du système, et de prévoir son évolution, à partir de scénarios de simulations. Le résultat de l'un de ces scénarios est illustré par les graphiques de la fig. 9.4.

Supposons que sur ce pâturage l'exploitant maintienne pendant les 10 premières années un cheptel bovin dont la charge est de 2200 kgPV/ha/saison. On constate que cette charge est trop élevée par rapport à la charge optimale et la régénération forestière est compromise.

Afin d'y remédier, l'exploitant diminue la charge et la maintient à 900 kgPV/ha/saison (valeur inférieure à la charge optimale), ce qui a pour conséquence de favoriser l'embroussaillage au détriment des herbages et de la valeur pastorale.

Pour finir, à partir de la 26ème année, l'exploitation de 75% des jeunes arbres et le maintien de la charge à une valeur légèrement supérieure à sa valeur optimale permettent de trouver en quelques années un équilibre dynamique (*steady state*), qui préserve à long terme et à moindres frais l'intégrité de l'écosystème mixte.

9.3.4.

Validation du modèle

Pour qu'un modèle quantitatif soit valable, il ne suffit pas que son comportement soit conforme aux situations observées qui ont servi à le construire. Il est nécessaire de *valider* le modèle par de nouvelles observations. La validation d'un modèle peut se faire à deux degrés:

- L'application du modèle à des cas qui n'ont pas été prévus pour son élaboration permet de tester sa *robustesse* et son adéquation à un large éventail de situations.
- La véritable validation du modèle passe par la *prédiction* d'un état final inconnu à partir d'un état initial connu, suivie dans une deuxième étape de la *vérification* de la prédiction sur le cas réel.

Seule la première étape de validation est appliquée dans le cadre de PATUBOIS, la deuxième étape nécessitant des observations en temps réel (soit plusieurs décennies !) que l'on espère pouvoir entreprendre ultérieurement (projet pilote de monitoring).

Malgré son grand intérêt, ce type de modélisation présente toutefois des

limites: il considère l'évolution globale d'un secteur de pâturage boisé et ne tient pas compte du type de système d'exploitation pastorale. Il conviendrait de développer des modèles dynamiques spatiaux, capables de tenir compte des effets de voisinage et de la compartimentation de l'espace. De tels modèles devraient prochainement voir le jour avec le développement des *Systèmes d'Information Géographiques**

10. Typologie des synusies

Résumé

Le traitement des 688 relevés synusiaux aboutit à la définition de 96 types de synusies, la majorité d'entre eux (plus de 80%) étant décrits par moins de 10 relevés. Ce résultat montre une **diversité importante** et inattendue, qui s'explique en partie par la grande variété des habitats à l'intérieur des phytocénoses de pâturages boisés, et en partie par les contrastes de climat liés à l'altitude. Nombreux sont les groupements décrits ici qui n'ont aucun équivalent dans la littérature, en raison de la conception synusiale de l'association appliquée pour la première fois à une végétation par ailleurs mal connue.

Les **synusies arborescentes** sont plus diversifiées à basse altitude. Dans la plupart des 16 types définis, l'épicéa joue un rôle important, qui augmente avec l'altitude, parallèlement avec la diminution de la diversité des essences. Les synusies arborescentes basses se distinguent généralement par une proportion de feuillus plus importante.

Les **synusies arbustives** sont également plus diversifiées et plus riches en espèces en basse altitude (étage montagnard inférieur). Souvent riches en épineux, elles jouent souvent un rôle essentiel dans la régénération des essences forestières en protégeant de l'abrutissement leurs stades de développement arbustifs. 15 types de synusies arbustives ont pu être distingués.

Les **synusies herbacées**, avec pas moins de 54 types définis, apparaissent comme les plus diversifiées, quelle que soit l'altitude. C'est en effet à leur niveau que la diversité des habitats est la plus apparente; elles sont particulièrement sensibles à l'ombrage et à l'action du bétail. Certaines synusies herbacées hautes (ronceraies) jouent parfois le rôle des synusies arbustives basses dans la régénération.

Parmi les **synusies muscinales**, seules celles se développant sur l'humus à la surface du sol sont étudiées ici. Les 11 types définis pourraient se révéler de bons indicateurs des conditions d'humification.

10.1.

Introduction

Ce chapitre se veut essentiellement synthétique. Il expose globalement les résultats de la typologie des synusies (caractères généraux, ordination phyto-écologique et classification des synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales). Les discussions sur la nomenclature et la classification phytosociologiques y sont volontairement réduites au plus strict minimum.

Les étapes de la procédure d'échantillonnage et de traitement des relevés synusiaux sont traitées dans le Chapitre 5. Le lecteur trouvera la description précise de chaque type de synusie dans les *fiches descriptives* des syntaxons élémentaires, regroupées dans le Volume II (3 ou 4 pages de description et un tableau phytosociologique pour chaque type). Les tableaux synthétiques figurent également dans le Volume II, à côté de la *clé de détermination* des synusies.

Les syntaxons élémentaires sont désignés par un code et un nom latin.

Le *code alphanumérique* est formé d'une lettre (majuscule ou minuscule selon la hauteur optimale moyenne: **A** ou **a** pour les synusies arborescentes, **B** ou **b** pour les synusies arbustives, **H** ou **h** pour les synusies herbacées et **M** pour les synusies muscinales) et de trois chiffres dont le premier désigne la catégorie de synusie (**0xx** pour les syntaxons arborescents, **1xx** pour les syntaxons arbustifs, **2xx** pour les syntaxons herbacés et **3xx** pour les syntaxons muscinaux).

Le *nom* latin obéit aux règles de nomenclature phytosociologique (nom de l'association, suivi éventuellement de celui de la sous-association). Dans un certain nombre de cas, le nom de l'association n'est pas précisé et est remplacé par la formulation «Groupement à...» (en abrégé «Gpt. à...»); il s'agit de groupements provisoires dont le statut phytosociologique reste à préciser, en raison du nombre trop réduit de relevés ou d'une trop grande hétérogénéité (indice de Jaccard minimum inférieur à 0.1).

Il est à noter que la plupart des syntaxons sont nouvellement créés⁽¹⁾; nombreux sont en effet les groupements décrits ici qui n'ont aucun équivalent dans la littérature, en raison de la conception synusiale de l'association appliquée pour la première fois à une végétation par ailleurs mal connue. La plupart des syntaxons définis ici sont classiquement considérés comme des éléments structuraux des associations. Il est impossible, notamment dans le cas des syntaxons arborescents, d'éviter de reprendre des noms parfois utilisés pour désigner des associations classiques. Pour éviter toute ambiguïté et lourdeur inutiles, nous désignons habituellement les SyE par leurs codes alphanumériques.

(1) Les syntaxons nouvellement créés sont définis statistiquement par leur tableau phytosociologique. Cependant, pour la validation des nouveaux syntaxons selon le *Code de nomenclature phytosociologique* (BARKMAN *et al.* 1986), le *relevé-type* dont le numéro est mentionné sur la dernière page de la fiche descriptive de chaque SyE doit être considéré comme l'*holotype* de celui-ci; ce relevé-type est ici défini objectivement comme le relevé qui présente le plus de ressemblance avec l'ensemble des autres (valeur maximale des indices de Jaccard moyens entre chaque relevé et les autres). L'*holotype* d'une association nouvelle est le relevé type de la sous-association *typicum*, dans le cas où plusieurs SyE y sont rattachés.

10.2.

Synusies arborescentes

10.2.1.

Caractères généraux des synusies arborescentes

Fig. 10.1:
Nombre d'espèces de
102 relevés de
synusies arborescentes
en fonction de
l'altitude et de la
hauteur optimale (en
mètres).

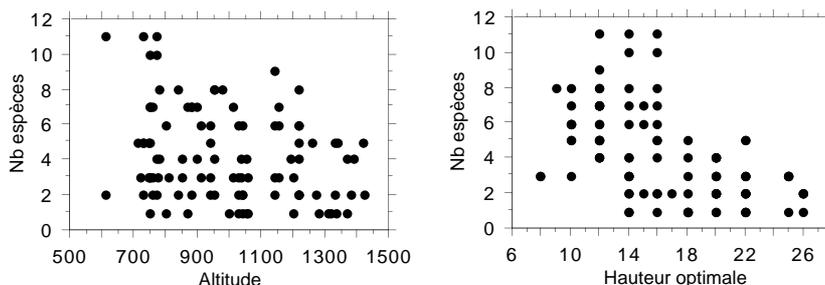


Fig. 10.2:
Distribution de la
diversité spécifique des
synusies arborescentes
(102 relevés
synusiaux). La courbe
représente le modèle
de distribution selon la
loi normale.

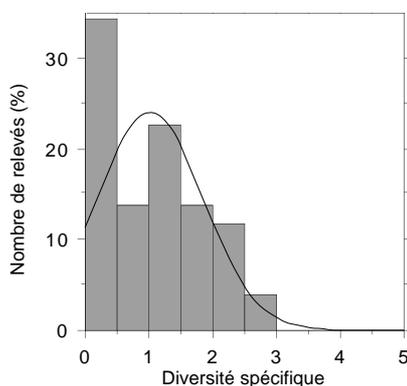


Fig. 10.3:
Distribution du taux
d'agrégation moyen
des synusies arborescentes
(102 relevés
synusiaux).

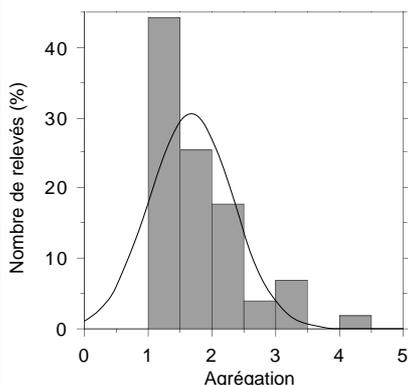
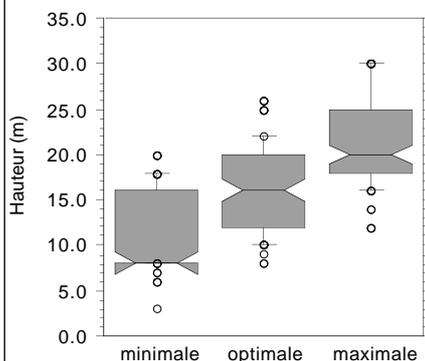


Fig. 10.4:
Box plots des hauteurs
minimales, optimales
et maximales des
synusies arborescentes
(102 relevés
synusiaux).



La végétation arborescente se distingue par un faible nombre d'espèces potentielles (une trentaine sont recensées dans l'ensemble de nos relevés). Les relevés synusiaux ne comportent généralement que quelques espèces, voire souvent une seule, et les combinaisons observées sont nombreuses. Le nombre maximum potentiel d'espèces par relevé diminue avec l'altitude et avec la hauteur de la végétation (fig. 10.1).

La diversité spécifique est généralement faible, en raison de la pauvreté floristique et de la dominance de certaines espèces (fig. 10.2). Le taux d'agrégation moyen est très souvent bas, surtout dans les pâturages peu boisés (fig. 10.3).

La hauteur des arbres varie habituellement entre 8 et 30 m, la hauteur optimale se situant entre 10 et 22 m dans 80% des relevés (fig. 10.4). La distinction entre les sous-strates basse (a) et haute (A) se base sur la hauteur optimale, la limite étant fixée à 18 m. Les synusies arborescentes basses sont généralement plus riches en espèces et surtout en feuillus. Beaucoup d'essences feuillues n'atteignent qu'exceptionnellement la hauteur de 18 m (sorbiers, charme, érable champêtre, merisier...):

elles caractérisent les synusies arborescentes basses.

L'épicéa (*Picea abies*) constitue l'essence la plus constante; elle domine souvent dans la composition des synusies arborescentes hautes. Le succès de cette espèce dans les pâturages boisés jurassiens peut s'expliquer par la conjonction de plusieurs conditions favorables: (i) sa stratégie particulière de *dryade*nomade**, qui la rend apte à coloniser des espaces ouverts autant que fermés; (ii) sa grande résistance à l'abrutissement (avantage sélectif pendant son développement dans les strates herbacée et arbustive); (iii) son adaptation aux conditions climatiques de l'étage montagnard et subalpin du Jura; (iv) son intérêt sylvicole et esthétique qui en fait une essence de choix

Fig. 10.5: Distribution de l'altitude des synusies arborescentes (102 relevés synusiaux).

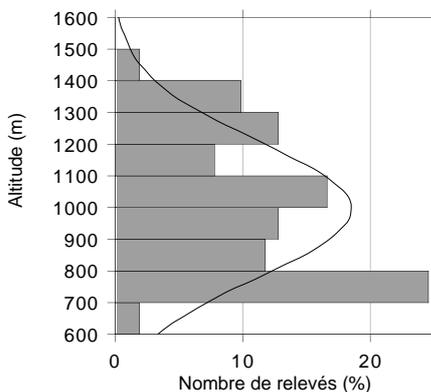


Fig. 10.6: Box-plots des degrés d'ombrage, de piétinement, de broutage et d'embousement des synusies arborescentes (102 relevés synusiaux).

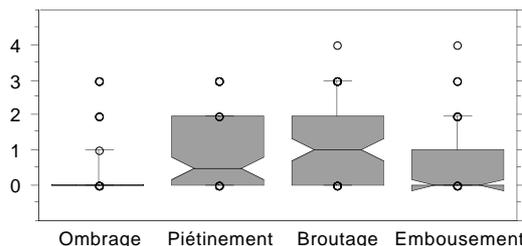
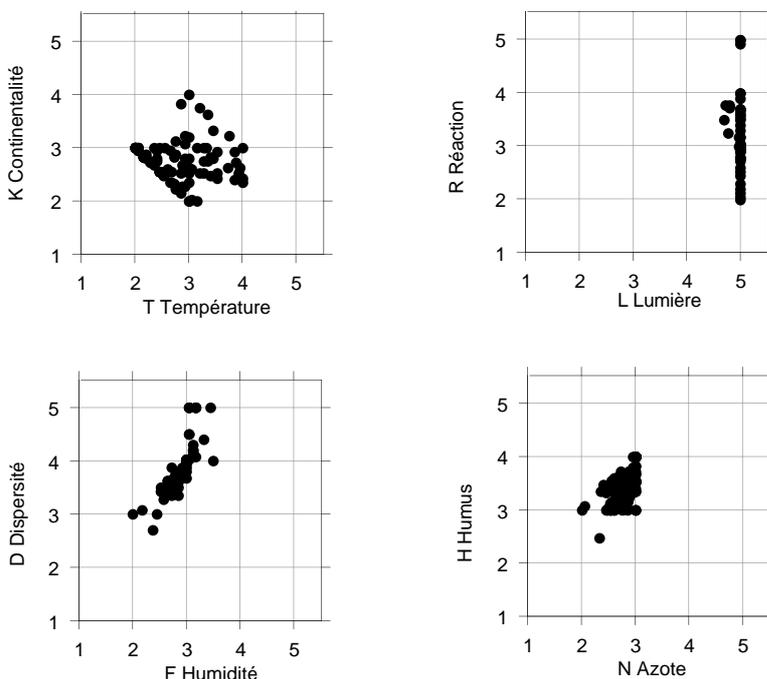


Fig. 10.7: Écogrammes montrant la distribution des valeurs écologiques indicatrices de LANDOLT des synusies arborescentes (102 relevés synusiaux).



pour le reboisement des pâturages.

Ce dernier point soulève le problème du rôle de l'homme, et particulièrement du forestier, dans le déterminisme de la composition de la strate arborescente. Contrairement à l'opinion largement répandue selon laquelle ce facteur serait déterminant, voire exclusif, nous avons de bonnes raisons de penser que, dans la plupart des cas, la sélection des essences par l'homme est assujettie aux conditions écologiques locales (climat, pression de pâturage, potentiel de régénération), qui limitent fortement les choix possibles. Deux exceptions méritent toutefois d'être signalées:

- À l'étage montagnard inférieur du Jura bernois, le pin sylvestre peut remplacer localement l'épicéa; malgré la proximité de semenciers autochtones (corniches), ces peuplements semblent tous dériver de plantations.
- À l'étage montagnard supérieur du Jura neuchâtelois, les pâturages à hêtre, parfois totalement dépourvus d'épicéa, semblent résulter d'un effort ancien de sélection et de traitement en bouquet, dans un but essentiellement paysager.

L'échantillon de relevés à notre disposition montre une assez bonne stratification selon les classes d'altitude (fig. 10.5), avec toutefois une sur-représentation de la classe 700-800 m, justifiée par la plus grande variété des synusies.

Les conditions d'éclaircissement sont normalement bonnes pour les synusies arborescentes, comme le montre la distribution du degré d'ombrage (fig. 10.6) et de la valeur indicatrice de lumière (fig. 10.7). Les degrés de piétinement (des racines), de broutage (des basses branches) et d'embousement sont généralement faibles (fig. 10.6). Les valeurs écologiques indicatrices des relevés qui présentent la plus grande variabilité (fig. 10.7) sont la température, la continentalité et la dispersité: ces trois facteurs apparaissent comme déterminants dans la différenciation des synusies arborescentes.

10.2.2.

Définition floristique des syntaxons élémentaires

Les résultats de la typologie des synusies arborescentes sont détaillés dans les fiches descriptives (Volume II). Les méthodes d'analyse sont décrites en détail dans le § 5.3.1.

Sur les 102 relevés synusiaux analysés, 93 sont retenus pour définir 16 syntaxons élémentaires (SyE). En raison du faible nombre d'espèces, l'abondance-dominance est prise en compte pour éviter de donner trop d'importance aux espèces très peu abondantes. Chacun des 9 relevés écartés à l'issue des analyses (qui ne figurent pas dans les tableaux phytosociologiques) est rattaché *a posteriori* au SyE le plus proche par la procédure du diagnostic automatique.

Les différents SyE sont très inégalement représentés dans l'échantillon de relevés à notre disposition: 13 d'entre eux sont définis par moins de 10 relevés, 7 par moins de 5 relevés. Ceci découle d'une grande diversité des combinaisons d'espèces (surtout à l'étage montagnard inférieur, particulièrement riche et diversifié), ainsi que de la grande fréquence de quelques

types. Le plus fréquent est le *Piceetum abietis typicum* (A005), dont la composition se réduit au seul épicéa !

Du strict point de vue de leur composition floristique, les synusies arborescentes se partagent en cinq grands groupes mal délimités⁽¹⁾:

- Le groupe 1 est différencié par la constance-dominance de *Picea abies* (A002, A005, a010).
- Le groupe 2 est différencié par la codominance de *Picea abies* et de *Fagus sylvatica* (a008, a001, A003, a012).
- Le groupe 3 est différencié par *Quercus robur* et *Carpinus betulus* (A004, a007).
- Le groupe 4 est différencié par la dominance de *Fagus sylvatica* et la fréquence de *Quercus petraea* (A009, a011, a014).
- Le groupe 5 est différencié par *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea* et *Populus tremula* (A018, a017, A013, a006).

Du point de vue de la biodiversité (fig. 10.8), les syntaxons arborescents se séparent en deux groupes selon leur équitabilité* moyenne (composante de la diversité*, liée négativement à la dominance* d'une ou de quelques espèces):

- Le premier (A018, A005, a011, A002, A004) se caractérise par une équitabilité très faible (inférieure à 0.4); il s'agit de groupements pauci-

(1) Ces résultats proviennent du traitement des relevés centroïdes des 16 SyE arborescents.

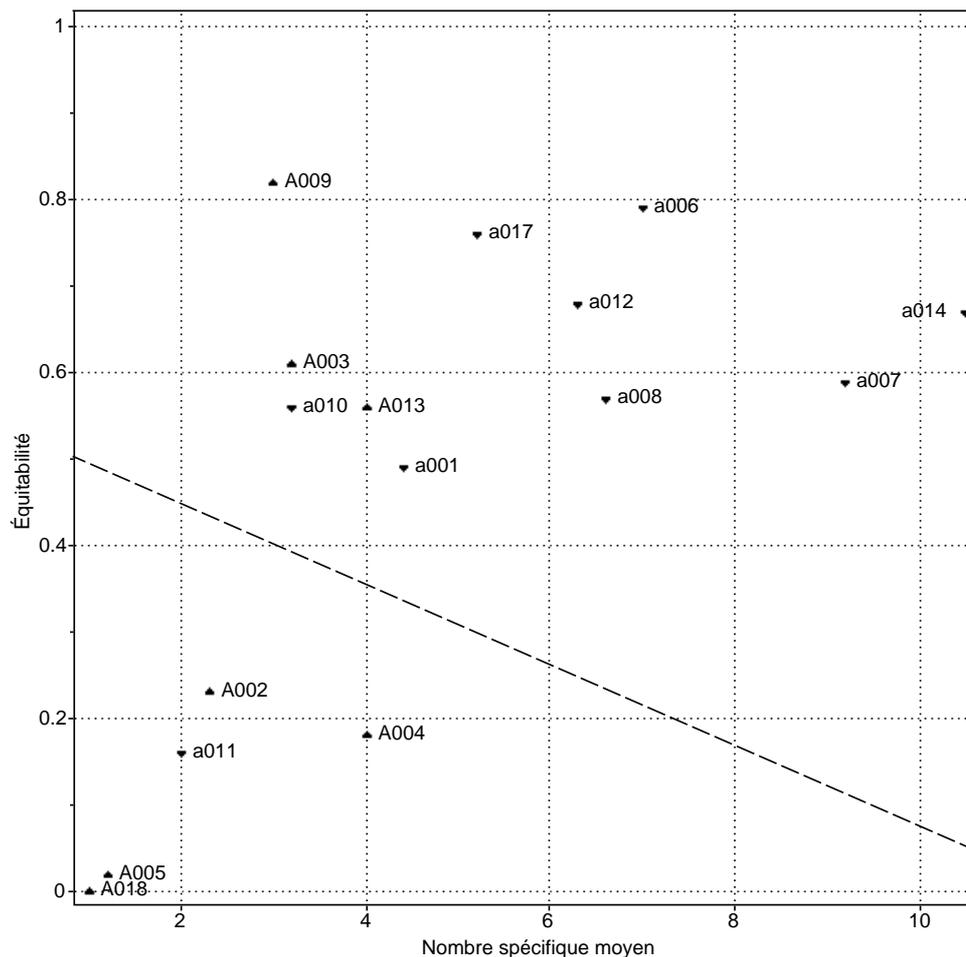


Fig. 10.8: Diagramme de biodiversité des 16 syntaxons élémentaires arborescents (la ligne tiretée sépare les deux ensembles décrits dans le texte).

spécifiques* (entre 1 et 4 espèces par relevé en moyenne), dominés fortement par une seule espèce (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* ou *Quercus robur*).

- Le deuxième regroupe tous les autres SyE, souvent plus riches en espèces (entre 3 et 11 espèces par relevé en moyenne), parmi lesquelles plusieurs peuvent codominer.

10.2.3. *Ordination écologique des syntaxons élémentaires*

Les résultats de l'Analyse Canonique des Correspondances* appliquée aux syntaxons élémentaires arborescents sont illustrés par la figure 10.9. L'analyse porte sur les 16 relevés centroïdes* (matrice «espèces» avec 30 espèces, matrice «environnement» avec 12 variables écologiques). Le graphe principal (bas de la page) montre la projection des SyE et des principales espèces selon les axes factoriels 1 et 2 de l'ACC. Pour des raisons de lisibilité, les variables explicatives (vecteurs centrés et normés à 1) sont isolées dans le graphe du haut de la page; le rayon du cercle est de 1.

Les 12 variables écologiques expliquent ensemble 85.9% de la variation des données floristiques. Les axes 1 (22.0%) et 2 (17.8%) représentent 39.8% de celle-ci.

Les 5 groupes de SyE entourés sont issus du traitement des seules données floristiques (cf. § précédent). Les hêtraies de basse altitude (groupe 4) occupent une position centrale, près de l'origine. Trois grands axes de différenciation structurent le plan factoriel, organisant les données selon une étoile à trois branches:

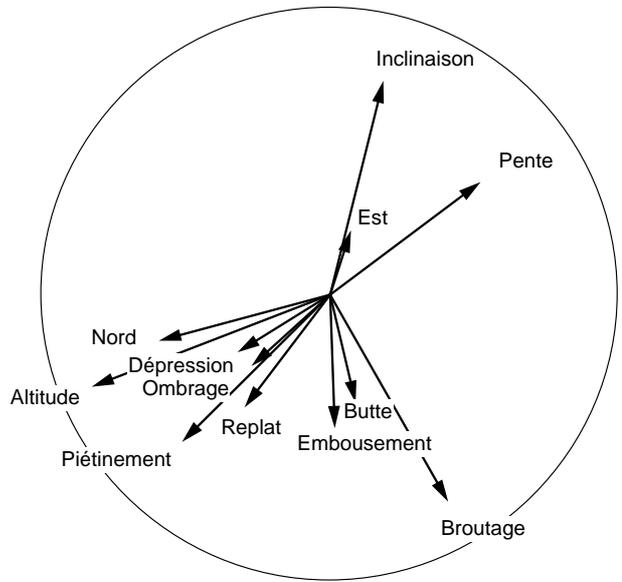
- La branche qui pointe vers le haut isole le groupe 5 des pineraies-chênaies thermophiles; cet axe de différenciation est corrélé positivement avec l'inclinaison du substrat (pente).
- La branche qui pointe vers la droite et vers le bas isole le groupe 3 des chênaies-charmaies; elle est liée au degré de broutage.
- La branche dirigée vers la gauche et vers le bas isole les groupes 1 (pessières) et 2 (hêtraies-pessières); elle est corrélée positivement avec l'altitude, l'exposition nord et le piétinement, et corrélée négativement avec la géomorphologie en pente.

Cette analyse montre l'importance des facteurs climatiques et géomorphologiques (altitude, pente, exposition) dans la différenciation des syntaxons arborescents. L'altitude explique à elle seule 17.4% de la variation des données floristiques, l'inclinaison 14.0%, l'axe d'exposition NS 12.0%. Parmi les facteurs biotiques, le degré de broutage explique 14.4% de la variation globale. La combinaison des trois variables altitude, inclinaison et broutage rend compte de 40.3% de la variation de la matrice «espèces».

La distribution des syntaxons arborescents selon l'altitude et la valeur indicatrice moyenne de température (ces deux variables étant fortement corrélées négativement) est illustrée par la fig. 10.10. Elle suggère de considérer 3 grands groupes de syntaxons selon ce gradient thermique:

- Le groupe de l'étage montagnard inférieur (**A004**, **a007**, **a014**, **A018**, **A013**, **a017**) correspond approximativement aux groupes 3 et 5 de

Fig. 10.9:
Projection selon le plan
1-2 des objets (relevés
centroïdes, quelques
espèces, en bas) et
des vecteurs (12
variables écologiques,
en haut) de l'Analyse
Canonique des
Correspondances des
16 syntaxons élémen-
taires arborescents.



l'ordination précédente.

- Le groupe de l'étage montagnard moyen (**a012**, **A009**, **a006**, **a011**, **a008**, **A003**) correspond approximativement aux groupes 2 et 4 de l'ordination.
- Le groupe de l'étage montagnard supérieur et de l'étage subalpin (**a010**, **A002**, **A005**, **a001**) correspond à peu près au groupe 1 de l'ordination.

L'exposition (surout dans sa composante NS) et la pente agissent comme des facteurs secondaires qui peuvent contrebalancer certains effets de l'altitude.

Les facteurs biotiques jouent à ce niveau un rôle secondaire: ils n'influent que très peu la végétation arborescente actuelle; en revanche, ils ont joué dans le passé un rôle déterminant dans la mise en place de celle-ci, en agissant au niveau des stades herbacés et arbustifs. Le pouvoir explicatif important du degré de broutage dans l'analyse précédente pourrait signifier que les conditions actuelles de broutage sont globalement corrélées avec les conditions passées.

Les facteurs édaphiques sont peu discriminants.

10.2.4.

Classification phytosociologique

Les 16 syntaxons élémentaires arborescents, rattachés à 11 associations synusiales, sont classés dans le système hiérarchique de JULVE (1993), selon

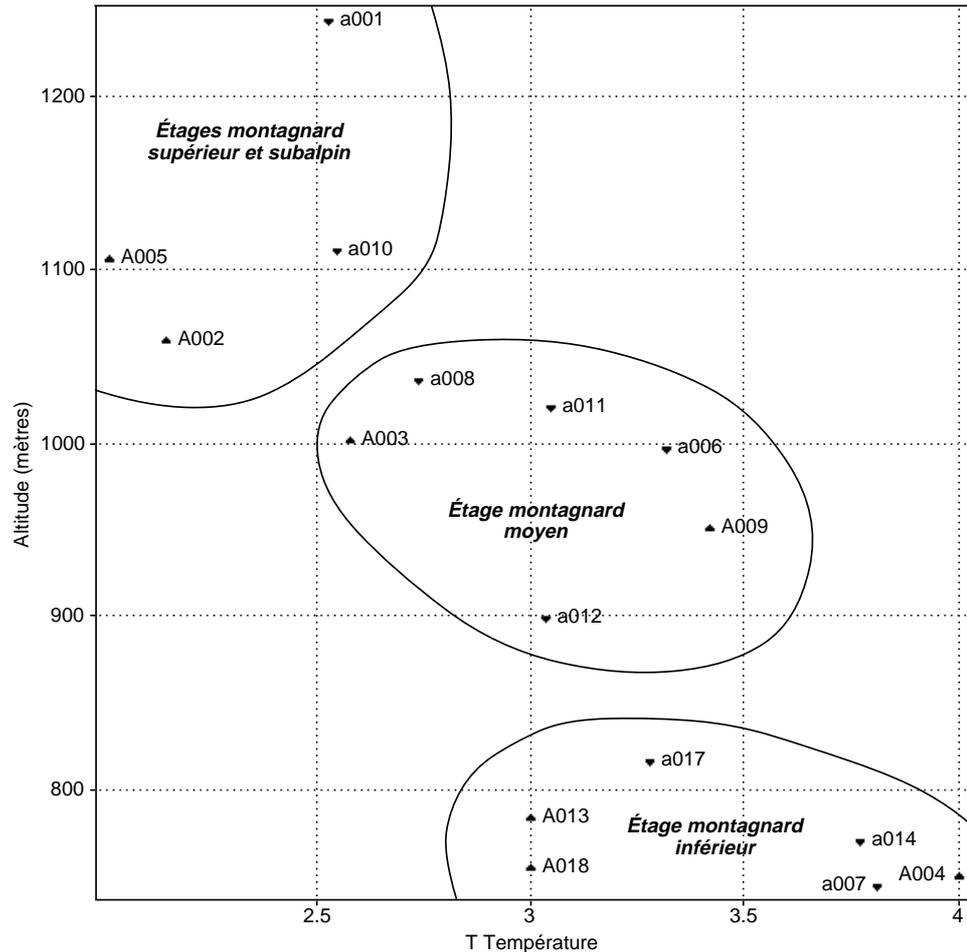


Fig. 10.10:
Distribution des 16
types de synusies
arborescentes selon le
gradient de tempéra-
ture induit par l'altitude.

la liste suivante (le nombre de relevés retenus pour les définir est indiqué entre parenthèses).

- ◇ **CL58** *Fraxino excelsioris - Quercetea roboris* Gillet 86
Groupements arborescents, essentiellement feuillus caducifoliés, planitiaires à montagnards.
- OR109 *Abieti albae - Fagetalia sylvaticae* Gillet 86 em. Julve 93
Hêtraies, hêtraies-sapinières et érablaies, de climat humide, essentiellement montagnardes.
- AL311 *Abieti albae - Fagion sylvaticae* Gillet 86 em. Julve 93
Hêtraies et hêtraies-sapinières.
 - a **001** *Aceri pseudoplatani - Piceetum abietis* ass. nov. (8 relevés)
 - a **011** *Fagetum sylvaticae* ass. nov. *typicum* (4 relevés)
 - A **003** *Fagetum sylvaticae* ass. nov. *piceetosum abietis* subass. nov. (12 relevés)
 - a **008** *Salici capreae - Aceretum pseudoplatani* ass. nov. (11 relevés)
 - a **012** *Sorbo ariae - Fagetum sylvaticae* (Gillet 86) Julve 93 prov. *piceetosum abietis* subass. nov. (6 relevés)
- OR110 *Pruno avii - Carpinetalia betuli* Gillet 86
Chênaies-charmaies, essentiellement collinéennes.
- AL312 *Aceri campestris - Carpinion betuli* Gillet 86 em. Julve 93
Chênaies-charmaies neutrophiles.
 - A **004** *Fraxino excelsioris - Quercetum roboris* ass. nov. (2 relevés)
 - a **007** *Quercu roboris - Carpinetum betuli* Gillet 86 *fraxinetosum excelsioris* Gillet 86 (5 relevés)
- OR111 *Betulo pendulae - Quercetalia petraeae* Gillet 86
Chênaies, pineraies oligotrophes, acidoclines.
- AL315 *Betulo pendulae - Quercion petraeae* Gillet 86
Chênaies sessiliflores, chênaies-hêtraies, pineraies acidoclines, planitiaires à montagnardes.
 - A **018** *Pinetum sylvestris* ass. nov. *typicum* (1 relevé)
 - A **013** *Pinetum sylvestris* ass. nov. *fagetosum sylvaticae* ass. nov. (3 relevés)
 - a **006** *Pruno avii - Pinetum sylvestris* ass. nov. (3 relevés)
 - A **009** *Quercu petraeae - Fagetum sylvaticae* (Tüxen 55) Julve 93 prov. (2 relevés)
 - a **017** *Quercu petraeae - Pinetum sylvestris* ass. nov. *typicum* (6 relevés)
 - a **014** *Quercu petraeae - Pinetum sylvestris* ass. nov. *fagetosum sylvaticae* subass. nov. (2 relevés)
- ◇ **CL59** *Pino sylvestris - Piceetea abietis* Julve 93
Groupements arborescents, essentiellement résineux, subarctico-subalpines.
- OR113 *Piceetalia abietis* Julve 93 prov.
- AL319 *Pino uncinatae - Piceion abietis* Gillet in Julve 93 prov.
Pessières, pineraies, essentiellement subalpines.
 - a **010** *Sorbo aucupariae - Piceetum abietis* ass. nov. (5 relevés)
 - A **005** *Piceetum abietis* ass. nov. *typicum* (15 relevés)
 - A **002** *Piceetum abietis* ass. nov. *abietosum albae* subass. nov. (8 relevés)

Les syntaxons du groupe 1 (pessières subalpines) sont regroupés dans une classe autonome de groupements de résineux (pin sylvestre exclu, contrairement à ce que le nom de cette classe suggère !). Les autres groupes se partagent entre trois alliances de la classe des *Fraxino-Quercetea*. Le groupe 2 (hêtraies et hêtraies-pessières montagnardes et subalpines) est entièrement inclus dans l'alliance de l'*Abieti-Fagion*. Le groupe 3 (chênaies-charmaies),

mal représenté dans notre dition car essentiellement collinéen, est intégré à l'alliance de l'*Aceri-Carpinion*. La dernière alliance, le *Betulo-Quercion*, apparaît plus hétérogène; définie à l'origine pour des chênaies et chênaies-hêtraies acidophiles collinéennes (GILLET 1986b), sa conception en a ensuite été élargie pour inclure les groupements de pin sylvestre (JULVE 1993). Ce choix devrait être reconsidéré dans une synthèse ultérieure.

10.3. *Synusies arbustives*

10.3.1. *Caractères généraux des synusies arbustives*

Les synusies arbustives sont constituées exclusivement de végétaux ligneux (nanophanérophyles et petits phanérophyles). Elles se distinguent des synusies arborescentes par leur hauteur optimale, toujours inférieure à 8 mètres. Elles entretiennent des relations écologiques et floristiques étroites avec certaines synusies herbacées hautes (présence commune d'arbustes de petite taille et de ronces).

La diversité spécifique moyenne (fig. 10.11) est plus élevée que pour les synusies arborescentes: le pool d'espèces est plus important (plus de 80 espèces recensées dans nos relevés, ronces incluses); la concurrence plus importante empêche généralement une seule espèce de dominer. Comme dans le cas des synusies arborescentes, on constate que le nombre d'espèces par relevé tend à diminuer avec l'altitude, ainsi qu'avec la hauteur de la végétation.

Le taux d'agrégation moyen (fig. 10.12) présente un mode autour de 2, ce qui traduit bien la répartition des buissons en petits fourrés isolés qui caractérise la plupart des pâturages boisés.

La hauteur des arbustes (fig. 10.13) varie d'ordinaire entre 20 cm et 8 m, la hauteur optimale se situant entre 80 cm et 6 m dans 80% des relevés. La distinction entre les sous-strates basse (b) et haute (B) se base sur la hauteur optimale, la limite étant fixée à 2 m. Les synusies arbustives hautes sont un

Fig. 10.11: Distribution de la diversité spécifique des synusies arbustives (126 relevés synusiaux).

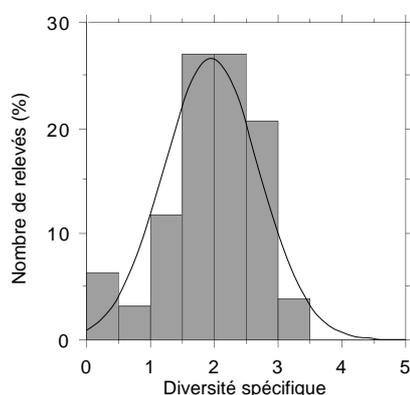


Fig. 10.12: Distribution du taux d'agrégation moyen des synusies arbustives (126 relevés synusiaux).

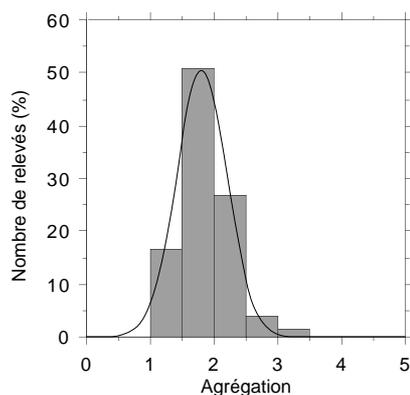
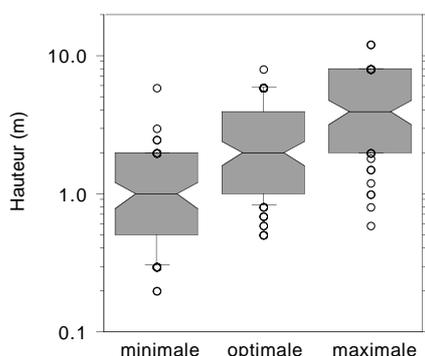


Fig. 10.13: Box plots des hauteurs minimales, optimales et maximales des synusies arbustives (126 relevés synusiaux).



peu plus pauvres en espèces, avec une proportion plus importante d'éléments de l'ensemble de l'avenir (stades arbustifs des essences arborescentes).

Les espèces dominantes sont variées; parmi elles, *Rosa* gr. *canina*, *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Corylus avellana*, *Picea abies* B, *Sorbus aucuparia* ssp. *aucuparia* sont les plus fréquentes. Le genre *Rosa* est représenté par de nombreuses espèces, rarement distinguées par les phytosociologues; la détermination des espèces du groupe *canina* (surtout *R. canina*, *R. vosagiaca*, *R. nitidula* et *R. squarrosa*) est très délicate, d'autant plus que la conception de *Flora europaea*, retenue ici, est contestée par les travaux biosystématiques les plus récents. Le genre *Rubus* est bien représenté dans certaines synusies arbustives basses (ainsi que dans quelques synusies herbacées hautes); la détermination des taxons du groupe *fruticosus* est difficile, en raison du grand nombre d'espèces considérées par *Flora europaea* (et ignorées par les flores suisses !).

Les buissons sont parfois envahissants dans certaines conditions d'exploitation, surtout en basse altitude. Leur progression est limitée dans les pâturages par des débroussaillages mécaniques ou chimiques plus ou moins réguliers (rôle des corvées).

La répartition des relevés par classe d'altitude (fig. 10.14) est voisine de celle des synusies arborescentes, avec un nombre plus élevé entre 700 et 800 m, où l'on observe le maximum de développement et de variété.

Le degré d'ombrage (fig. 10.15) est très varié et constitue un facteur important de diversification. Parmi les facteurs biotiques liés à l'action du bétail (fig. 10.15), on note l'importance du degré de broutage, très sélectif sur la flore des arbustes et favorisant les espèces résistantes (épineux, épicéa); les degrés de piétinement et d'embousement sont significativement beaucoup plus faibles.

Fig. 10.14:
Distribution de l'altitude
des synusies arbusti-
ves (126 relevés
synusiaux).

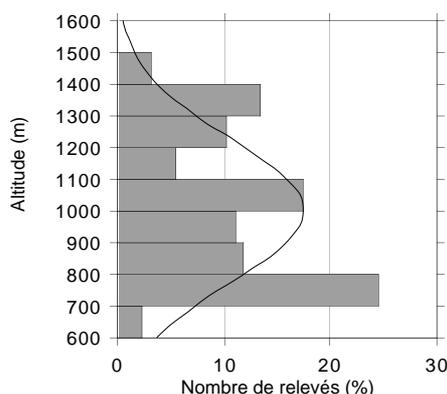


Fig. 10.15:
Box-plots des degrés
d'ombrage, de piétine-
ment, de broutage et
d'embousement des
synusies arbustives
(126 relevés synusiaux).

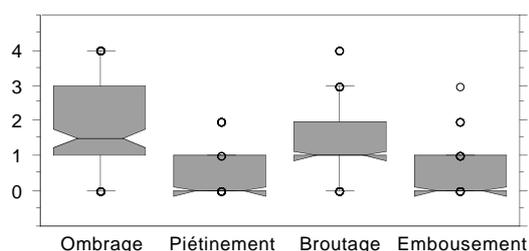
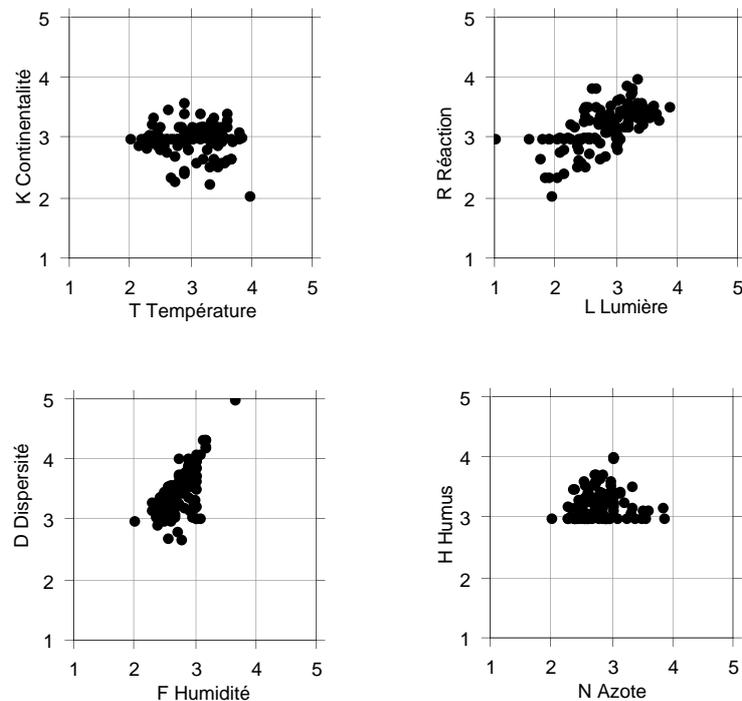


Fig. 10.16:
Écogrammes montrant
la distribution des
valeurs écologiques
indicatrices de
LANDOLT des synusies
arbustives (126 relevés
synusiaux).



Les valeurs indicatrices de LANDOLT (fig. 10.16) présentent une grande variabilité. Parmi les plus discriminantes, on peut soupçonner la lumière, la température, la continentalité, la réaction (pH), la dispersité et l'azote.

10.3.2. Définition floristique des syntaxons élémentaires

Sur les 126 relevés synusiaux analysés, 90 sont retenus pour définir 15 syntaxons élémentaires (SyE), dont 4 doivent être considérés comme des groupements provisoires. La proportion importante d'outliers (presque 30% de relevés hors-tableaux) s'explique par le grand nombre de relevés fragmentaires difficiles à classer.

L'échantillon de relevés servant à définir les SyE arbustifs est inégalement réparti. 13 SyE sont définis par moins de 10 relevés, 7 par moins de 5 relevés. Les types les mieux représentés sont le **B105** (en basse altitude) et le **B112** (à l'étage montagnard moyen et supérieur).

L'analyse multivariable des seules données floristiques (relevés centroïdes des 15 SyE) permet de distinguer 5 groupes:

- Le groupe 1 (**b104**, **b106**) est caractérisé par des arbustes alticoles (*Lonicera nigra*, *L. caerulea*, *L. alpigena*, *Rosa pendulina*).
- Le groupe 2 (**b108**, **b103**, **B105**, **B101**) est différencié par des arbustes de basse altitude (*Prunus spinosa*, *Rosa rubiginosa*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*).
- Le groupe 3 (**b109**, **B113**, **B111**, **B112**, **B107**) est différencié par des espèces des manteaux internes et des coupes forestières (*Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Rubus idaeus* B).
- Le groupe 4 ne contient qu'un seul SyE (**B102**), très pauvre en espèces,

dominé par *Ilex aquifolium*.

- Le groupe 5 rassemble des SyE (**b114**, **B115**, **B116**) essentiellement constitués d'éléments de l'ensemble de l'avenir (*Picea abies* B, *Fagus sylvatica* B, *Abies alba* B).

Le diagramme de biodiversité (fig. 10.17) suggère de distinguer trois ensembles:

- Les types **b114** et **B102** se distinguent par une équitabilité proche de 0 (une seule espèce dominante) et une grande pauvreté floristique; il s'agit de communautés basales tributaires d'une pression très sélective du milieu.
- Les types **b104**, **b103**, **b108** et **B105** se démarquent par leur grande richesse floristique (plus de 10 espèces par relevé en moyenne), associée à une équitabilité élevée (supérieure à 0.6); au contraire des précédentes, ces synusies se développent dans des conditions favorables à la compétition intraspécifique.
- Les autres types occupent une position intermédiaire, avec un nombre spécifique moyen entre 2 à 9 (assez faible richesse floristique) et une équitabilité comprise entre 0.5 et 0.8 (codominance de plusieurs espèces).

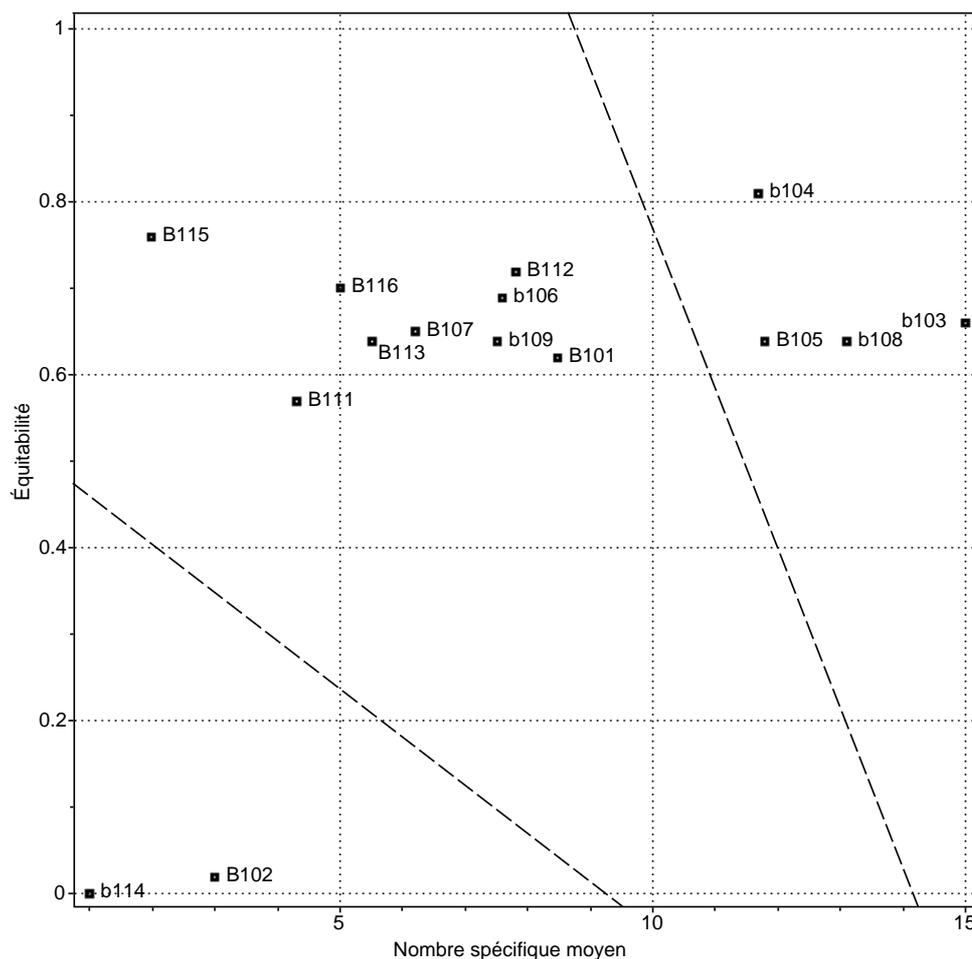


Fig. 10.17: Diagramme de biodiversité des 15 syntaxons élémentaires arbustifs (les lignes tiretées séparent les trois ensembles décrits dans le texte).

10.3.3.

Ordination écologique des syntaxons élémentaires

Les résultats de l'Analyse Canonique des Correspondances* appliquée aux syntaxons élémentaires arbustifs sont illustrés par la fig. 10.18. L'analyse porte sur les 15 relevés centrorides (matrice «espèces» avec 82 espèces, matrice «environnement» avec 12 variables écologiques). Le graphe principal (bas de la page) montre la projection des SyE et des principales espèces selon les axes factoriels 2 et 3 de l'ACC. Les variables explicatives (vecteurs centrés et normés à 1) sont isolées dans le graphe du haut de la page, à l'intérieur d'un cercle de rayon 1.

Les 12 variables écologiques expliquent ensemble 93.2% de la variation des données floristiques. Cette valeur très élevée n'est pas étonnante si l'on considère le nombre important de variables explicatives par rapport au nombre de relevés. Les axes 2 et 3 représentent ensemble 24.7% de la variation de la matrice «espèces». L'axe 1, étroitement corrélé au taux d'embousement, et qui absorbe 19.0% de la variation, n'est pas représenté: il isole fortement le type **B102** (l'unique relevé de ce type est effectué en sous-bois d'un bosquet de feuillus qui sert de reposoir et d'abreuvoir au bétail), les autres types étant agglutinés au pôle négatif de l'axe.

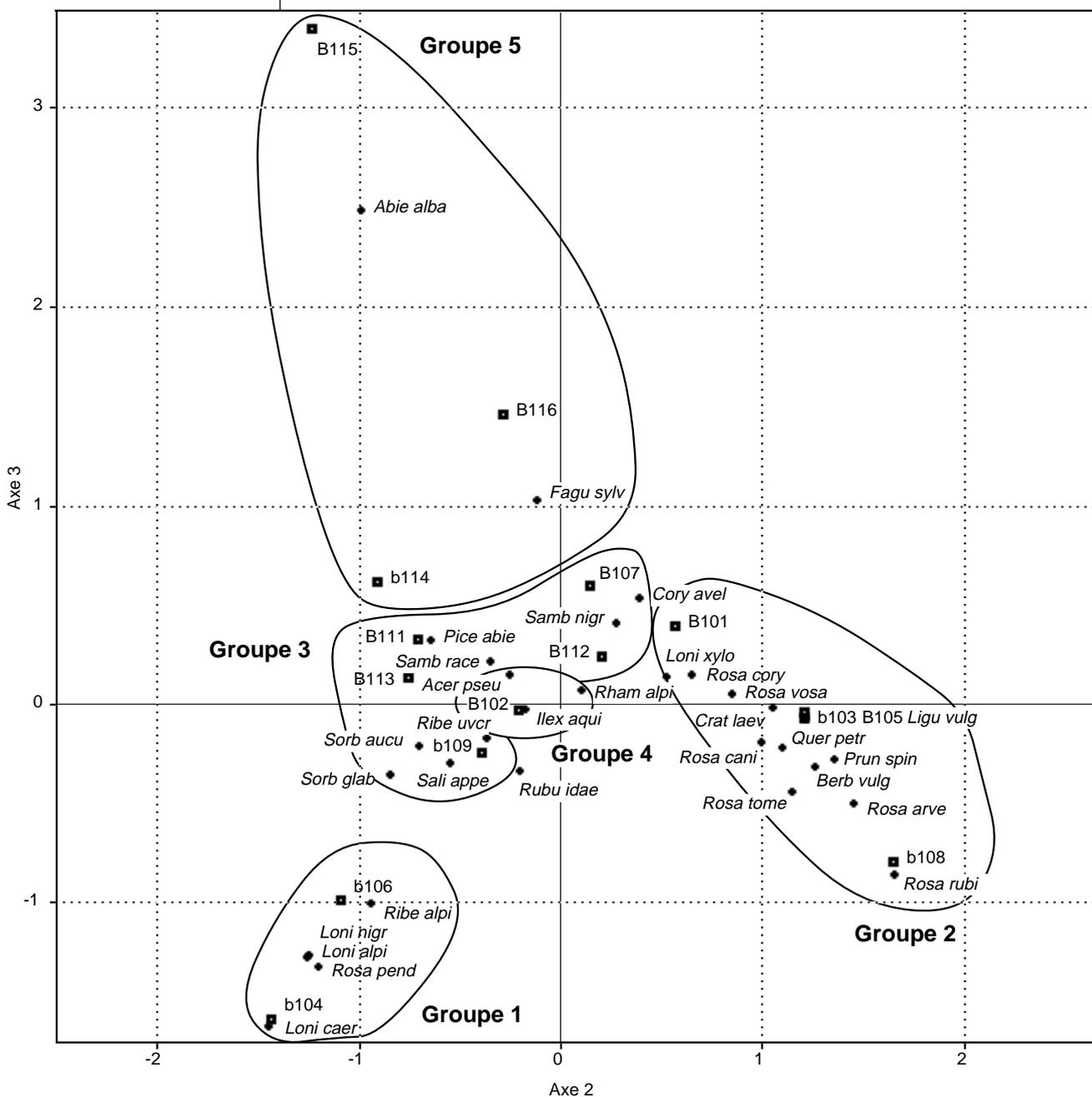
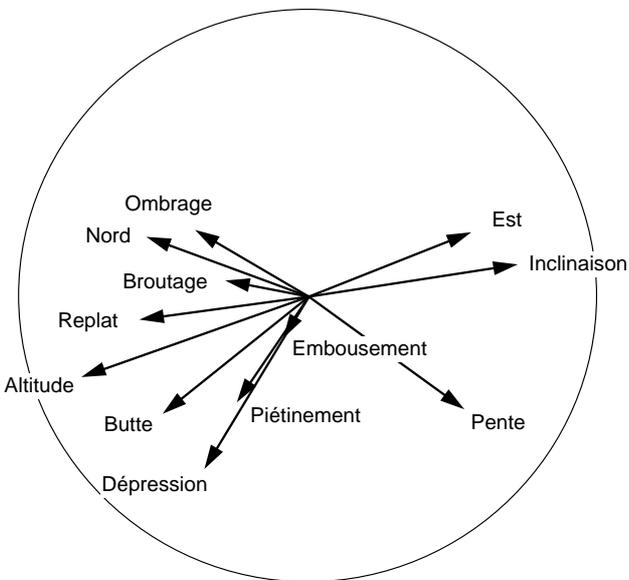
Les 5 groupes de SyE entourés sur le graphe sont issus du traitement des seules données floristiques (cf. § précédent). Le groupe 4 (qui provoque l'agglutination sur l'axe 1) et le groupe 3 occupent une position centrale, près de l'origine. Trois grands axes de différenciation structurent le plan factoriel, organisant les données selon une étoile à trois branches:

- La branche qui pointe vers le haut isole le groupe 5 (groupements presque dépourvus d'arbustes de l'ensemble du présent); cet axe de différenciation est faiblement corrélé positivement avec l'ombrage.
- La branche qui pointe vers la droite et vers le bas isole le groupe 2 des fourrés héliophiles et thermophiles; elle est liée positivement à la pente, à l'exposition sud et négativement à l'ombrage.
- La branche dirigée vers la gauche et vers le bas isole le groupe 1 (buissons bas d'altitude); elle est corrélée positivement avec l'altitude et la microtopographie en butte ou en dépression, mais indépendante de l'ombrage.

Cette analyse montre, comme dans le cas des synusies arborescentes, l'importance des facteurs climatiques et géomorphologiques (altitude, pente, exposition) dans la différenciation des syntaxons arbustifs. L'altitude explique à elle seule 12.4% de la variation des données floristiques (14.6% si l'on ne tient pas compte de **B102**), l'inclinaison 11.0% (13.4% si l'on ne tient pas compte de **B102**), le degré d'ombrage 9.8% (10.4% si l'on ne tient pas compte de **B102**). Parmi les facteurs biotiques, le degré de broutage explique 12.6% de la variation globale (7.4% si l'on ne tient pas compte de **B102**), le taux d'embousement 16.4% (mais seulement 5.9% si l'on ne tient pas compte de **B102**). Les quatre variables les plus explicatives (après l'élimination de **B102**), qui sont, par ordre décroissant, l'altitude, la microtopographie en dépression, l'ombrage et l'inclinaison, rendent compte, ensemble, de 45.3% de la variation de la matrice «espèces».

La distribution des syntaxons arbustifs selon l'altitude et la valeur indica-

Fig. 10.18: Projection selon le plan 2-3 des objets (relevés centroïdes, quelques espèces, en bas) et des vecteurs (12 variables écologiques, en haut) de l'Analyse Canonique des Correspondances des 15 syntaxons élémentaires arbustifs.



trice moyenne de température (ces deux variables étant fortement corrélées négativement) est illustrée par la fig. 10.19. Elle suggère de considérer 3 grands ensembles de syntaxons selon ce gradient thermique:

- L'ensemble de l'étage montagnard inférieur (**B102, b103, B105, b108, B107**).
- L'ensemble de l'étage montagnard moyen (**B101, B116, b109, B111, B115, B112**).
- L'ensemble de l'étage montagnard supérieur et de l'étage subalpin (**b106, b104, B113**).

On notera que le groupe 3 de l'analyse des données floristiques est réparti dans ces trois ensembles. L'altitude détermine par contre l'isolement des groupes 1 et 2. La position du type **b114** (défini par un seul relevé mais à large amplitude altitudinale) ne peut être déterminée à partir de nos données.

L'exposition (dans ses composantes NS et EW) et la pente agissent comme des facteurs secondaires qui peuvent contrebalancer certains effets de l'altitude.

Les facteurs biotiques jouent au niveau des synusies arbustives un rôle important. Le broutage opère une sélection sévère sur les buissons de taille inférieure à 2 m. L'ombrage des arbres est un facteur de différenciation important des synusies arbustives hautes et basses (fig. 10.20).

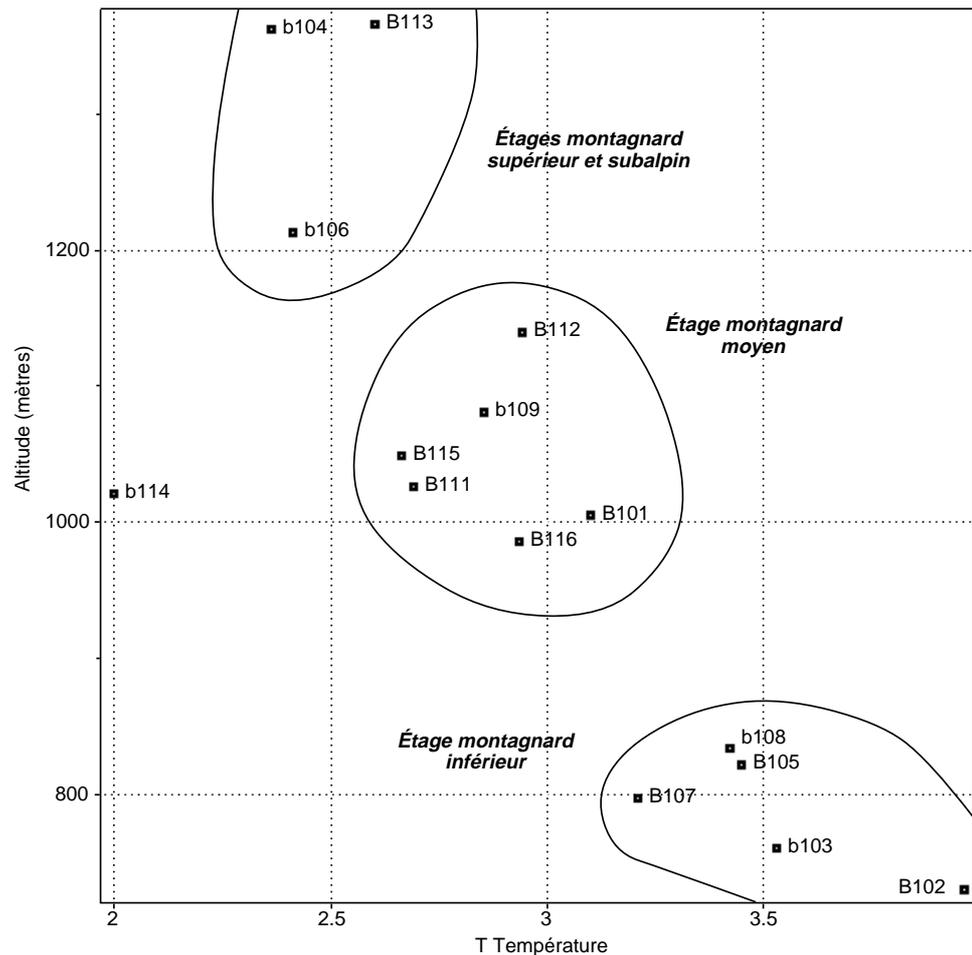


Fig. 10.19:
Distribution des 15
types de synusies
arbustives selon le
gradient de tempé-
rature induit par l'altitude.

Les facteurs édaphiques sont peu discriminants. Il faut signaler cependant que la plupart des espèces d'arbustes se raréfient sur des sols limoneux profonds, comme le suggère la corrélation négative entre la valeur indicatrice moyenne de dispersité et le nombre total d'espèces (fig. 10.21).

10.3.4.

Classification phytosociologique

Les 15 syntaxons élémentaires arbustifs, rattachés à 11 associations synusiales et 4 groupements provisoires (syntaxons élémentaires incomplètement définis), sont classés dans le système hiérarchique de JULVE (1993), modifié par DE FOUCAULT et JULVE (synthèse non publiée), selon la liste suivante (le nombre de relevés retenus pour les définir est indiqué entre parenthèses).

- ◇ **CL56** *Pino mugo - Alnetea alnobetulae* Egger 33
Groupements arbustifs subarctico-subalpins.
- OR104 *Pino mugo - Alnetalia alnobetulae* Braun-Blanquet 18
- AL293 *Betulo carpaticae - Alnion alnobetulae* Gams 36
- b 104** *Cotoneastro integerrimi - Sorbetum chamaemespili* ass. nov. (6 relevés)
- B 113** *Salici appendiculatae - Sorbetum glabratae* ass. nov. (8 relevés)

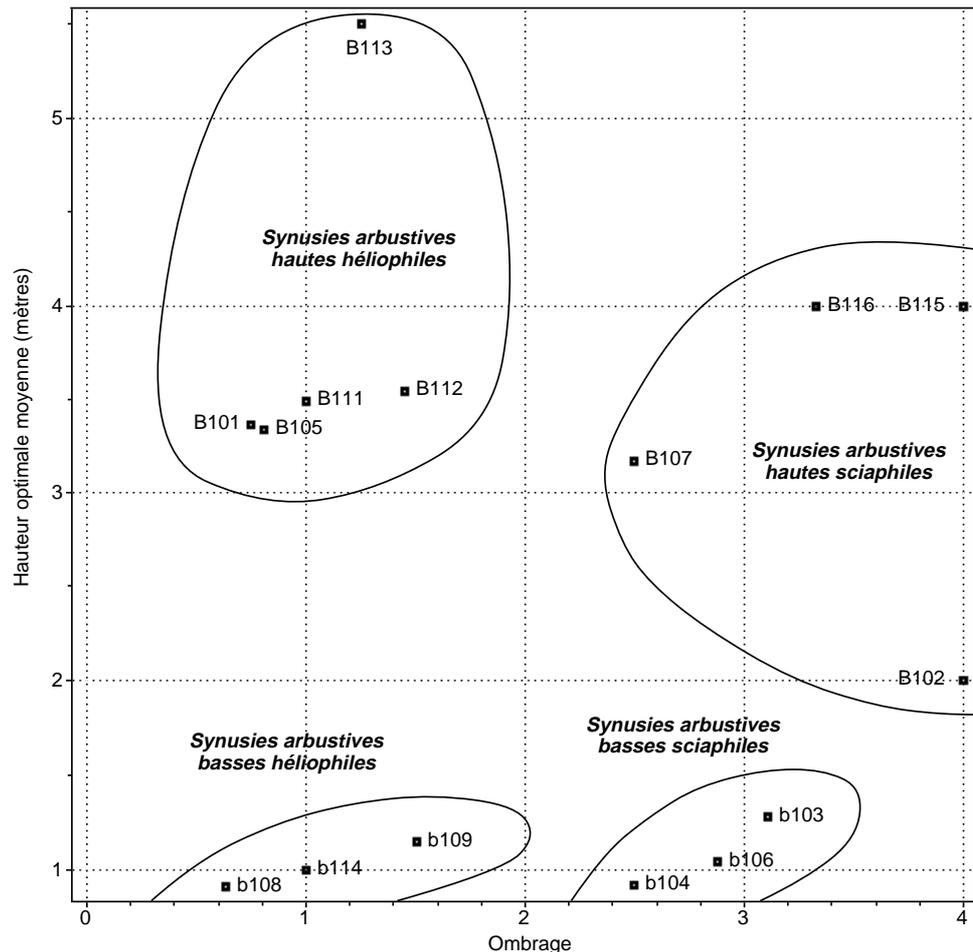


Fig. 10.20: Distribution des 15 types de synusies arbustives selon le gradient d'ombrage et la hauteur optimale moyenne.

- ◇ **CL57** *Rhamno cathartici - Prunetea spinosae* Rivas-Goday & Borja-Carbonell 61
Groupements arbustifs collinéens à montagnards des manteaux, fourrés, haies et sous-bois.
- OR105 *Berberidetalia vulgaris* de Foucault & Julve in Julve 93
Groupements calcicoles, oligotrophes, héliophiles, planitiaires à montagnards.
- AL297 *Ribeso alpini - Viburnion lantanae* de Foucault & Julve in press.
Groupements subcontinentaux-subatlantiques, collinéens et submontagnards.
- B 101** *Roso vosagiaceae - Coryletum avellanae* Oberdorfer 57 (4 relevés)
- b 103** *Daphno mezerei - Ligustretum vulgaris* Gillet 86 *prunetosum spinosae* subass. nov. (9 relevés)
- b 108** *Rubo canescentis - Rosetum rubiginosae* ass. nov. (8 relevés)
- OR106 *Crataego laevigatae - Sambucetalia nigrae* de Foucault & Julve in Julve 93
Groupements neutroclines, sciaclines, planitiaires à montagnards.
- AL299 *Sambuco nigrae - Salicion capreae* Tüxen & Neumann in Tüxen 50
Groupements mésotrophes à eutrophes, subcontinentaux, collinéens et montagnards.
- B 102** Gpt. à *Ilex aquifolium* prov. (1 relevé)
- B 105** *Ligustro vulgaris - Prunetum spinosae* Tüxen 52 (16 relevés)
- B 107** *Lonicero xylostei - Sambucetum nigrae* ass. nov. (6 relevés)
- b 109** *Ribeso uvae-crispae - Sambucetum racemosae* de Foucault 91 (4 relevés)
- B 111** *Sambucetum racemosae* (Noirfalise 49) Oberdorfer 73 (4 relevés)

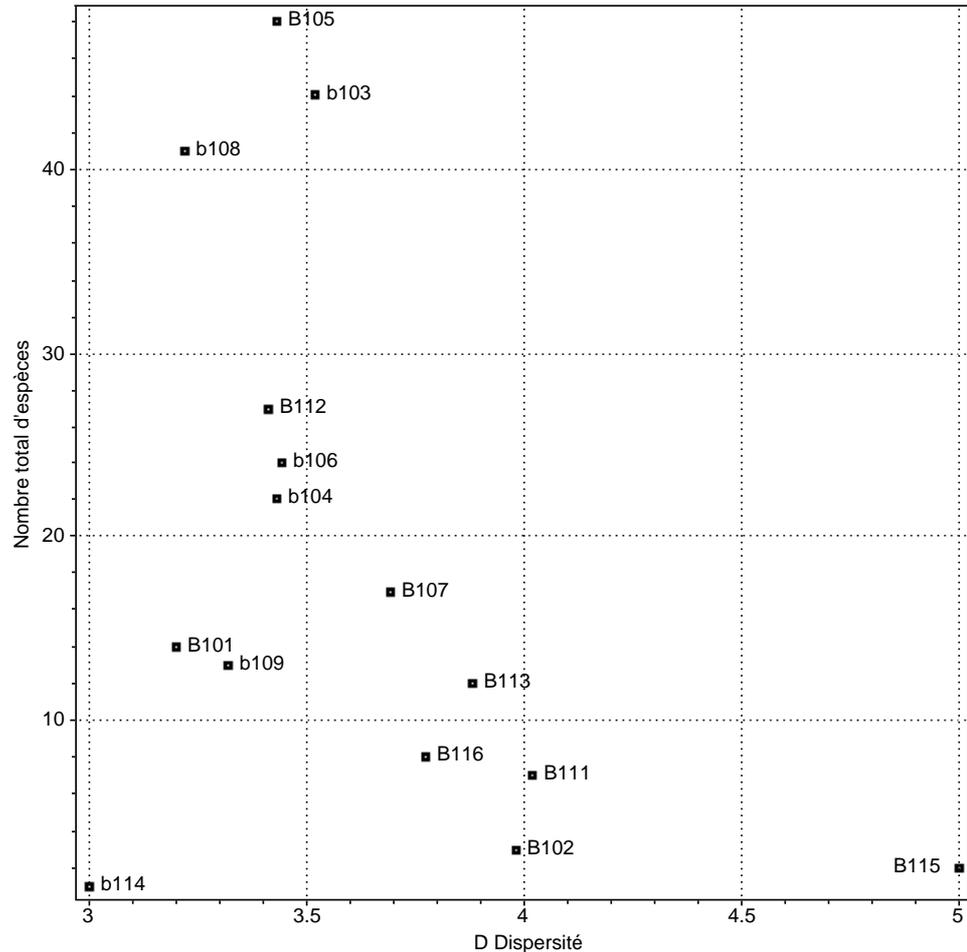


Fig. 10.21:
Distribution des 15
types de synusies
arbustives selon la
valeur indicatrice de
dispersion et le nombre
total d'espèces.

- B 112** *Sambuco racemosae* - *Rosetum corymbiferae* ass. nov. (11 relevés)
- AL303 *Lonicero nigrae* - *Corylion avellanae* (Braun-Blanquet 61) de Foucault & Julve in Julve 93
Groupements montagnards, sciaphiles.
- b 106** *Lonicero nigrae* - *Rosetum pendulinae* ass. nov. (8 relevés)
- B 116** Gpt. à *Corylus avellana* et *Fagus sylvatica* B prov. (3 relevés)
- b 114** Gpt. à *Picea abies* B prov. (1 relevé)
- B 115** Gpt. à *Abies alba* et *Picea abies* B prov. (1 relevé)

Les groupements étudiés se répartissent dans deux classes de synusies arbustives. Deux SyE, appartenant aux groupes 1 et 3 de l'ordination des relevés centroïdes, se rangent dans la classe subalpine des *Pino-Alnetea*. Les autres sont classés dans l'importante classe des *Rhamno-Prunetea*. Le type **b106**, qui fait la transition avec la classe précédente, appartient à l'alliance encore mal définie du *Lonicero-Corylion*, dans laquelle nous avons également placé les trois groupements provisoires du groupe 5, malgré l'absence d'espèces caractéristiques. L'alliance du *Ribeso-Viburnion* réunit 3 types de synusies calcicoles, oligotrophes, thermophiles et héliophiles du groupe 2. L'alliance du *Sambuco-Salicion*, plus mésotrophe et sciacline, rassemble les SyE des groupes 2 et 3, ainsi que le type **B105**.

10.4. *Synusies herbacées*

10.4.1. *Caractères généraux des synusies herbacées*

La végétation herbacée des pâturages boisés est très riche en espèces (plus de 560 espèces recensées dans nos relevés !). Cette richesse floristique se traduit dans les relevés par une diversité spécifique fréquemment élevée, dans la moitié des cas entre 3 et 4 (fig. 10.22).

Le taux d'agrégation moyen par relevé varie peu et se situe généralement aux environs de 2 (fig. 10.23).

La hauteur de la végétation herbacée (fig. 10.24) varie normalement entre 2 cm et 1 m, la hauteur optimale se situant entre 5 et 60 cm dans 80% des relevés. La distinction entre les sous-strates basse (h) et haute (H) se base sur la hauteur optimale, la limite étant fixée à 25 cm. Les synusies herbacées hautes peuvent héberger des arbustes (nanophanérophytes), sans que ceux-ci soient dominants (à l'exception des ronces, du genre *Rubus*, qui peuvent l'être).

Parmi les espèces dominantes, les graminées occupent une place privilégiée, surtout dans les prés pâturés. Les hémicryptophytes constituent le type biologique le mieux représenté.

Le nombre de relevés par classe de valeur pastorale décroît régulièrement, la moyenne se situant en dessous de 20 (fig.

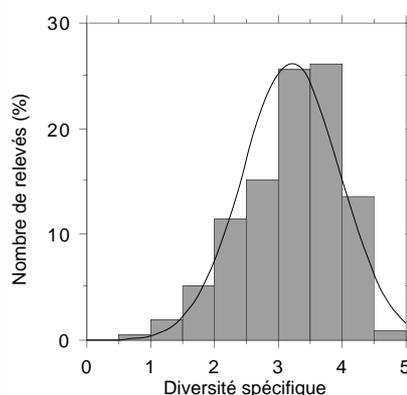


Fig. 10.22: Distribution de la diversité spécifique des synusies herbacées (376 relevés synusiaux).

Fig. 10.23: Distribution du taux d'agrégation moyen des synusies herbacées (376 relevés synusiaux).

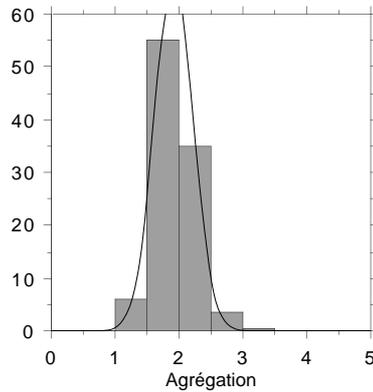


Fig. 10.24: Box plots des hauteurs minimales, optimales et maximales des synusies herbacées (376 relevés synusiaux).

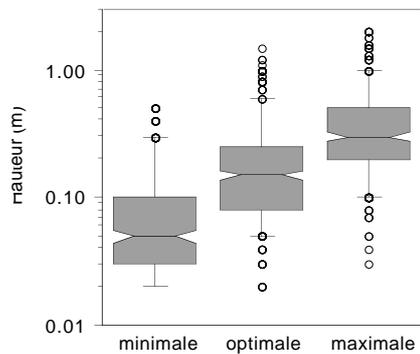


Fig. 10.25: Distribution de la valeur pastorale des synusies herbacées (376 relevés synusiaux).

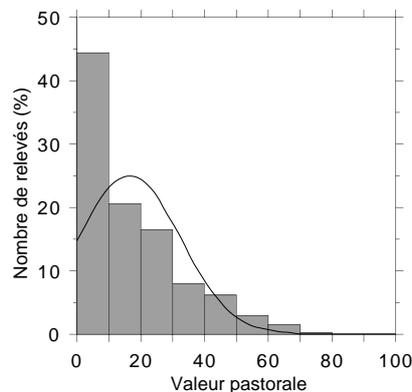


Fig. 10.26: Distribution de l'altitude des synusies herbacées (376 relevés synusiaux).

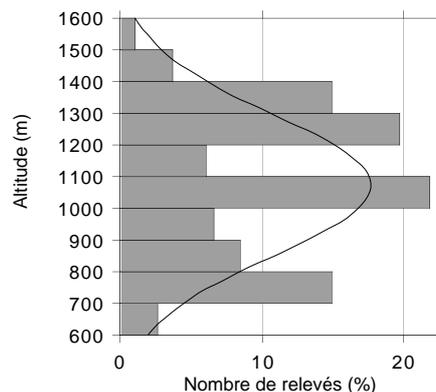
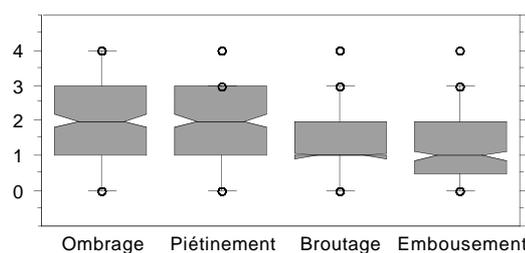


Fig. 10.27: Box-plots des degrés d'ombrage, de piétinement, de broutage et d'embouement des synusies herbacées (376 relevés synusiaux).



10.25).

La stratification de l'échantillonnage par classe d'altitude est satisfaisante (fig. 10.26).

Les facteurs biotiques liés à la stratification de la végétation (degré d'ombrage) et au bétail (degrés de piétinement, de broutage et d'embouement) exercent, de par leur grande variabilité (fig. 10.27), une sélection déterminante sur la composition floristique des synusies herbacées.

Les valeurs écologiques indicatrices de LANDOLT (fig. 10.28) expriment une grande variabilité. Les plus grands contrastes concernent les valeurs de lumière, d'azote et d'humidité.

Fig. 10.28: Écogrammes montrant la distribution des valeurs écologiques indicatrices de LANDOLT des synusies herbacées (376 relevés synusiaux).

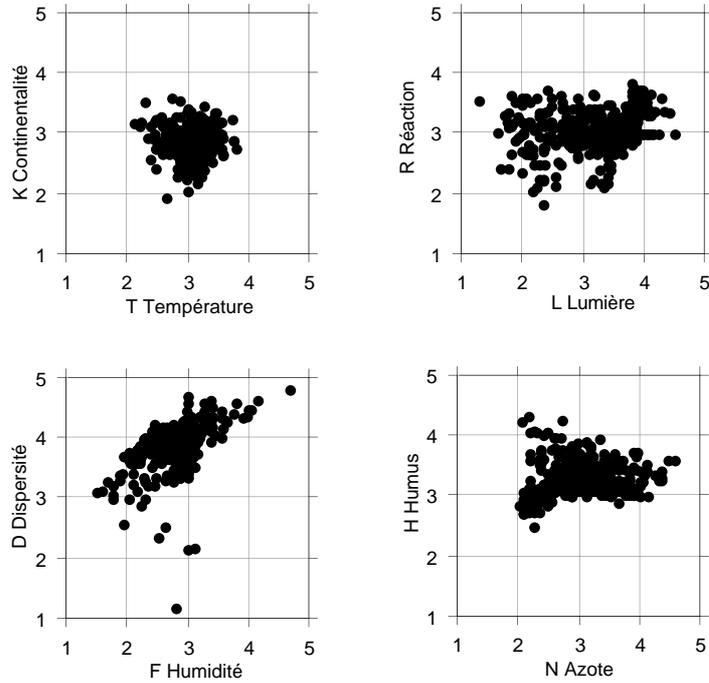
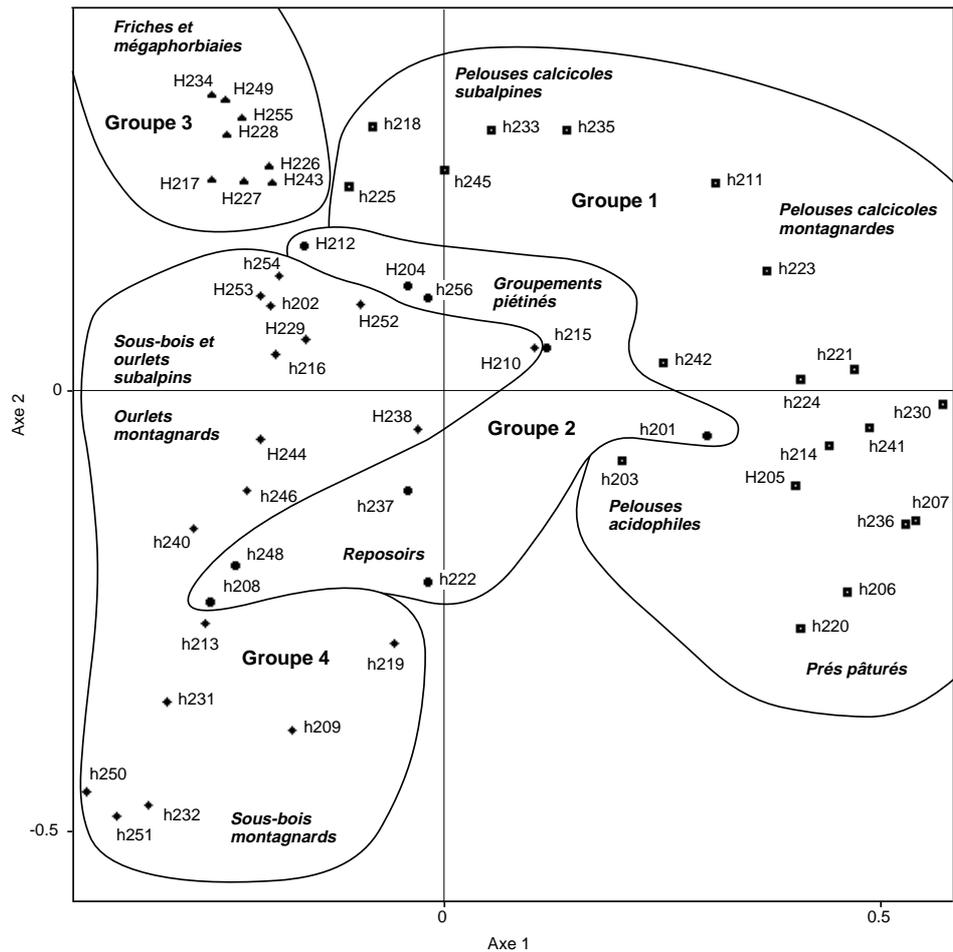


Fig. 10.29: Projection selon le plan 1-2 de l'Analyse en Coordonnées Principales des 54 relevés centroïdes des syntaxons élémentaires herbacés (indice de similarité: coefficient de van der Maarel).



10.4.2.

Définition floristique des syntaxons élémentaires

Sur les 376 relevés synusiaux analysés, 322 sont retenus pour définir 54 syntaxons élémentaires, dont 16 doivent être considérés comme des groupements provisoires. 44 SyE herbacés sont définis par moins de 10 relevés, 20 par moins de 5 (dont 8 par un seul); la plupart de ces 20 SyE sont rares ou jouent un rôle très marginal dans les pâturages boisés.

L'analyse multivariable des seules données floristiques (relevés centrés des 54 SyE) permet de distinguer quatre grands groupes de synusies herbacées (fig. 10.29):

- Le groupe 1 rassemble les prés pâturés (à *Cynosurus cristatus*), les pelouses acidophiles (à *Nardus stricta*) et les pelouses calcicoles (à *Sanguisorba minor*).
- Le groupe 2 réunit les groupements piétinés (à *Poa annua*), les reposoirs (à *Stellaria media*), les ourlets et les friches nitrophiles (à *Urtica dioica*).
- Le groupe 3 correspond aux synusies herbacées hautes de friches de coupe (à *Epilobium angustifolium*, divers *Rubus*) et de mégaphorbiaies (à

Fig. 10.30:
Diagramme de
biodiversité des 54
syntaxons élémentaires
herbacés.

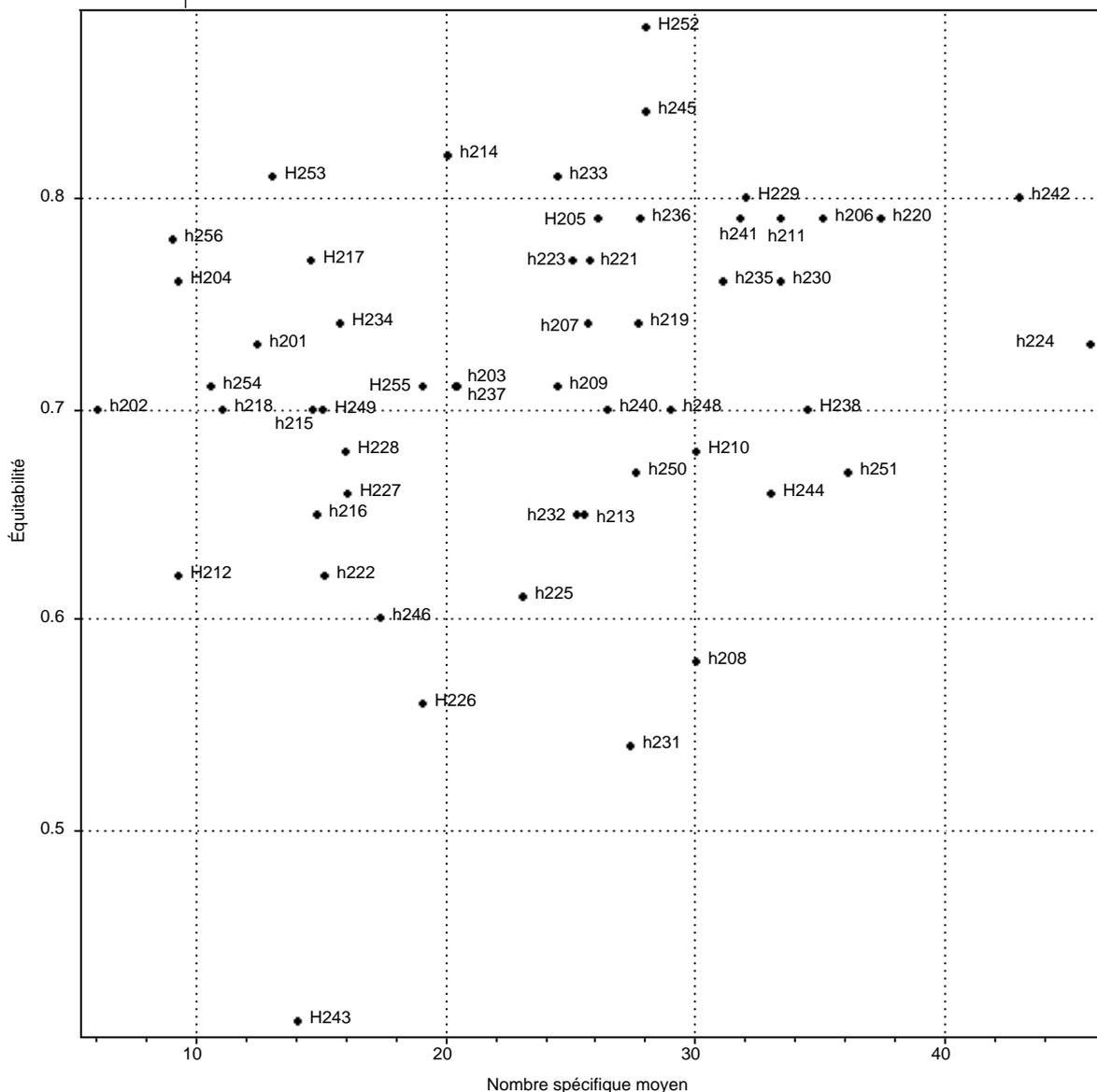
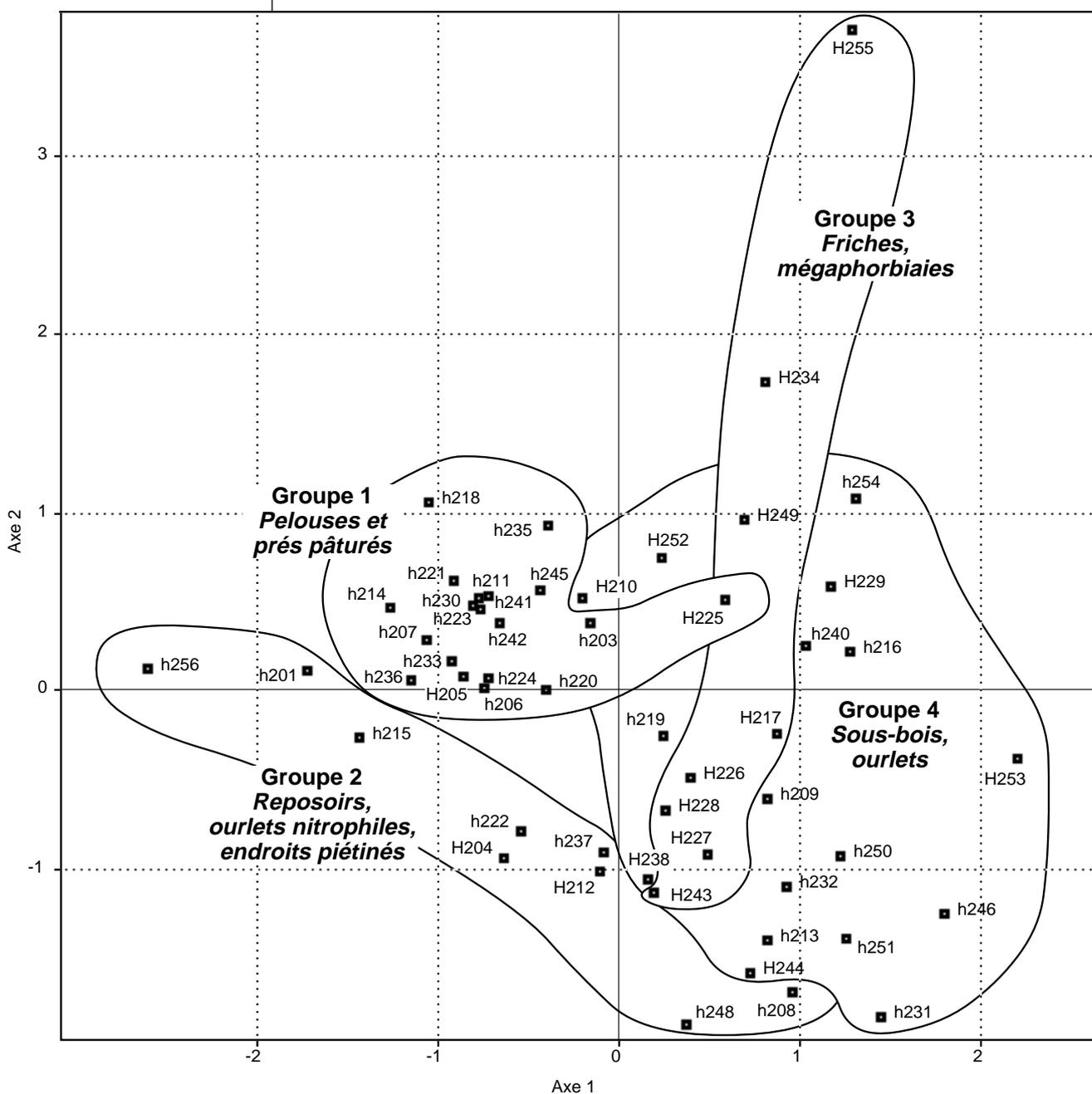
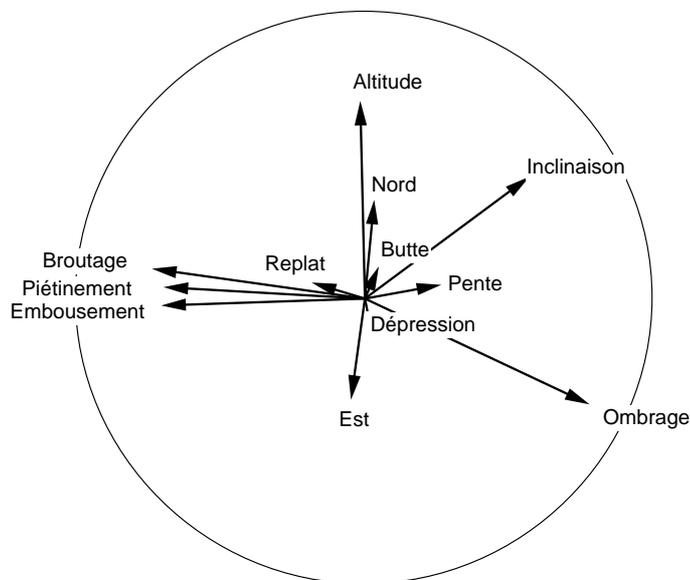


Fig. 10.31:
Projection selon le plan
1-2 des relevés
centroïdes (page de
gauche), de quelques
espèces (page de
droite) et des vecteurs
(12 variables écologi-
ques) de l'Analyse
Canonique des
Correspondances des
54 syntaxons élémen-
taires herbacés (le type
h202, très excentrique,
est exclu de la
projection).

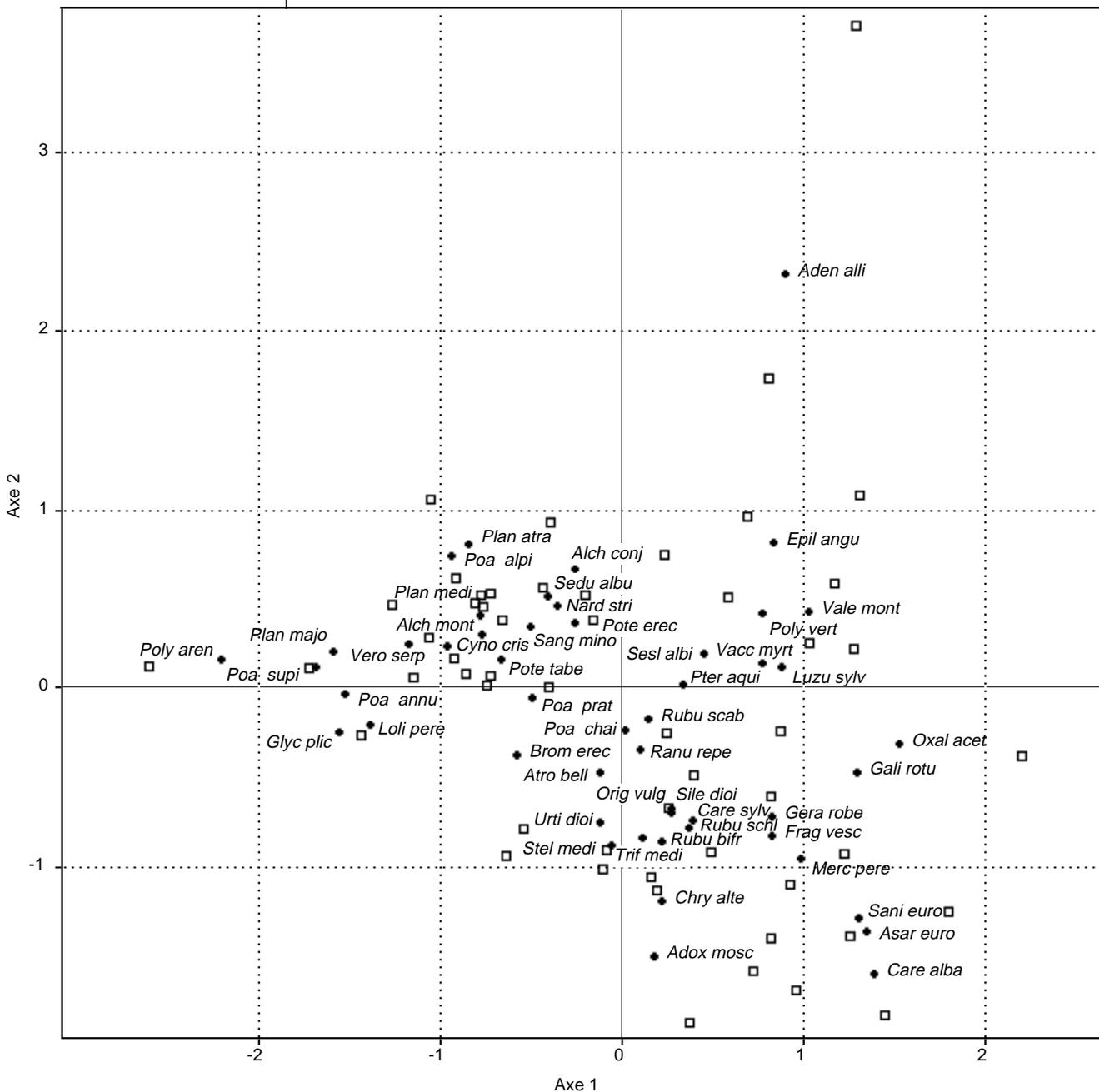


Adenostyles alliariae).

- Le groupe 4 est composé des synusies herbacées de sous-bois (à *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*) et d'ourlets préforestiers.

Chacun de ces grands groupes peut se subdiviser en sous-groupes, différenciés notamment par des espèces indicatrices d'altitude: le graphe d'ordination montre notamment l'individualisation du sous-groupe des pelouses calcicoles subalpines (dans le groupe 1 mais proche du groupe 3) et de celui des sous-bois herbacés de l'étage montagnard (groupe 4).

Le diagramme de biodiversité (fig. 10.30) présente une dispersion importante qui rend les coupures difficiles. Il permet néanmoins de situer les SyE selon leur richesse floristique et leur degré de dominance, ces deux variables étant indépendantes. L'axe d'équitabilité oppose des groupements de friches (**H243**, **H226**), de reposoirs (**h222**) ou de sous-bois (**h231**), largement



dominés par une espèce, à des ourlets (**H252, H229**) ou des prés pâturés (**h214, h236**), dans lesquels la plupart des espèces ont une abondance-dominance équivalente. L'axe de richesse floristique (nombre spécifique moyen) oppose quant à lui des friches nitrophiles (**H204, H212**), des groupements piétinés (**h256, h201**) ou saxicoles (**h202, h254**), très pauvres en espèces, à des pelouses (**h224, h242**), des ourlets (**H238**) ou des prés pâturés maigres (**h220, h206**), très riches en espèces.

10.4.3.

Ordination écologique des syntaxons élémentaires

Les résultats de l'Analyse Canonique des Correspondances* appliquée aux syntaxons élémentaires herbacés sont illustrés par la fig. 10.31. L'analyse porte sur les 54 relevés centroïdes (matrice «espèces» avec 563 espèces, matrice «environnement» avec 12 variables écologiques). Le graphe du bas de la page de gauche montre la projection des SyE selon les axes factoriels 1 et 2 de l'ACC. Les 4 groupes de SyE entourés sur le graphe sont issus du traitement des seules données floristiques (cf. § précédent). Pour améliorer la lisibilité, les principales espèces sont projetées sur le graphe de la page de droite (l'emplacement des SyE est repéré par des carrés). Les variables explicatives (vecteurs centrés et normés à 1) sont isolées dans le graphe du haut de la page, à l'intérieur d'un cercle de rayon 1.

Les 12 variables écologiques expliquent ensemble 31.8% de la variation des données floristiques (test de Monte-Carlo significatif à 1%). Les axes 1 et 2 en représentent ensemble 8.2%.

L'axe 1 résume les influences biotiques, qui se révèlent donc prépondérantes dans le déterminisme des types de synusies herbacées: il est corrélé positivement avec le degré d'ombrage et négativement avec les degrés de broutage, de piétinement et d'embouement. Il oppose les groupes 1 et 2 (SyE essentiellement héliophiles et conditionnés par le pâturage) et les groupes 3 et 4 (SyE essentiellement sciaphiles et conditionnés par les strates ligneuses).

L'axe 2 représente quant à lui certaines conditions stationnelles abiotiques: il est corrélé positivement avec l'altitude, l'exposition nord et ouest. Il introduit un gradient à l'intérieur des groupes définis précédemment (voir par exemple l'étirement vertical du groupe 3).

Le vecteur inclinaison est lié à la fois à l'axe 1 et à l'axe 2. Il isole nettement les SyE du groupe 2 (repositoires, ourlets nitrophiles, endroits piétinés), liés à une pente nulle ou très faible.

Contrairement aux synusies arborescentes et arbustives, les synusies herbacées de pâturages boisés sont essentiellement conditionnées par les facteurs biotiques. Le degré d'ombrage explique 3.9% de la variation de la matrice «espèces», le degré d'embouement 3.7%, le degré de piétinement 3.6% et le degré de broutage 2.9%, ces trois dernières variables étant fortement corrélées entre elles. L'association des variables ombrage, embouement, inclinaison, altitude, dépression et exposition nord totalise 18.9% d'explication.

La distribution des syntaxons herbacés selon l'altitude et la valeur indica-

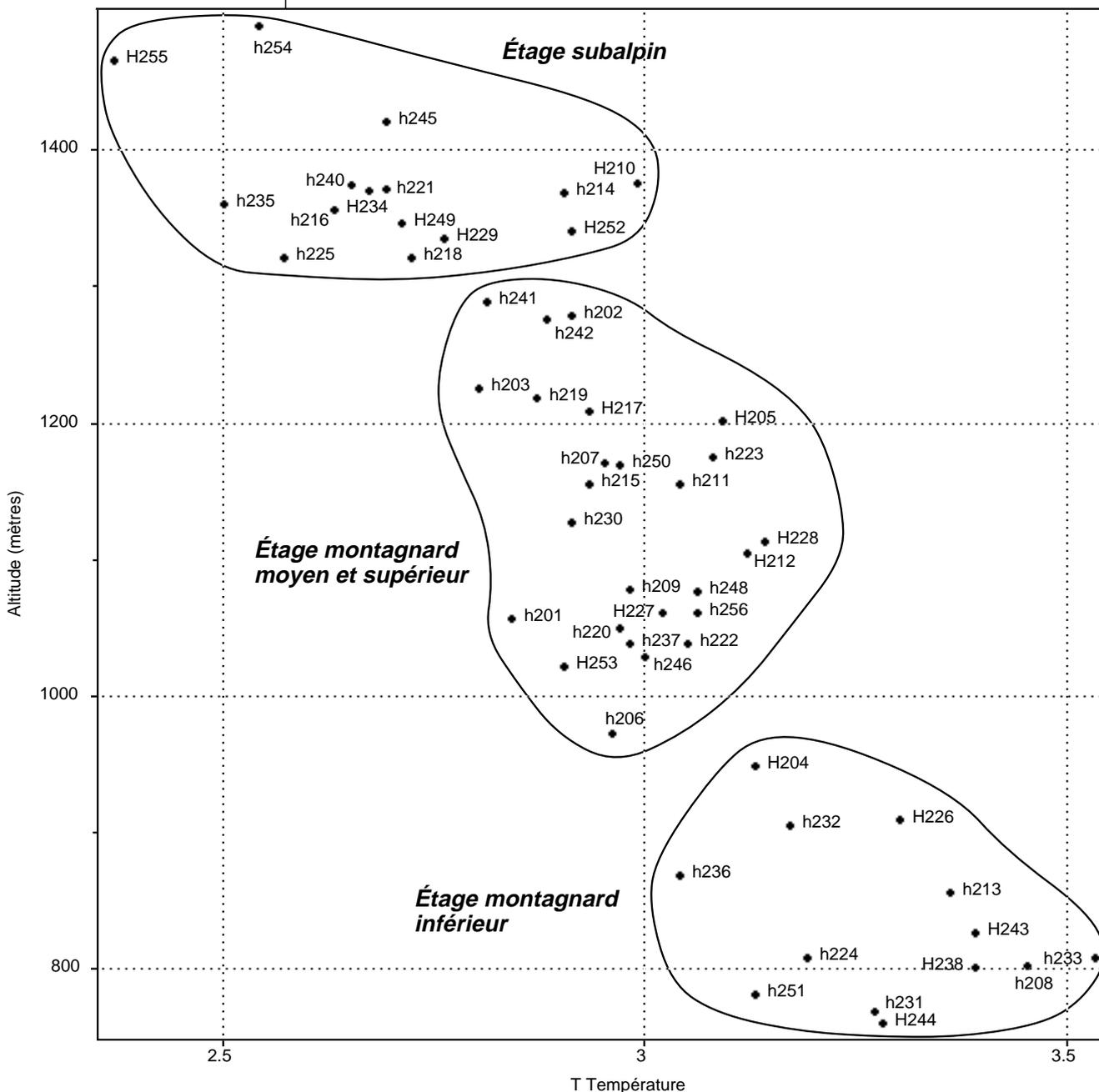
trice moyenne de température (ces deux variables étant fortement corrélées négativement) est illustrée par la fig. 10.32. Elle suggère de considérer 3 grands ensembles de syntaxons selon ce gradient thermique:

- L'ensemble de l'étage montagnard inférieur (15 SyE).
- L'ensemble de l'étage montagnard moyen et supérieur (26 SyE).
- L'ensemble de l'étage subalpin (13 SyE).

Il va sans dire que ces subdivisions, basées sur des valeurs moyennes, n'ont rien d'absolu et qu'il faut tenir compte de l'amplitude altitudinale de chaque SyE, qui est parfois considérable (voir fiches descriptives, Volume II).

La lumière étant un facteur discriminant, on peut être tenté de classer les SyE herbacés selon ce gradient (exprimé par la valeur indicatrice moyenne L de LANDOLT), en considérant également la hauteur optimale moyenne (fig.

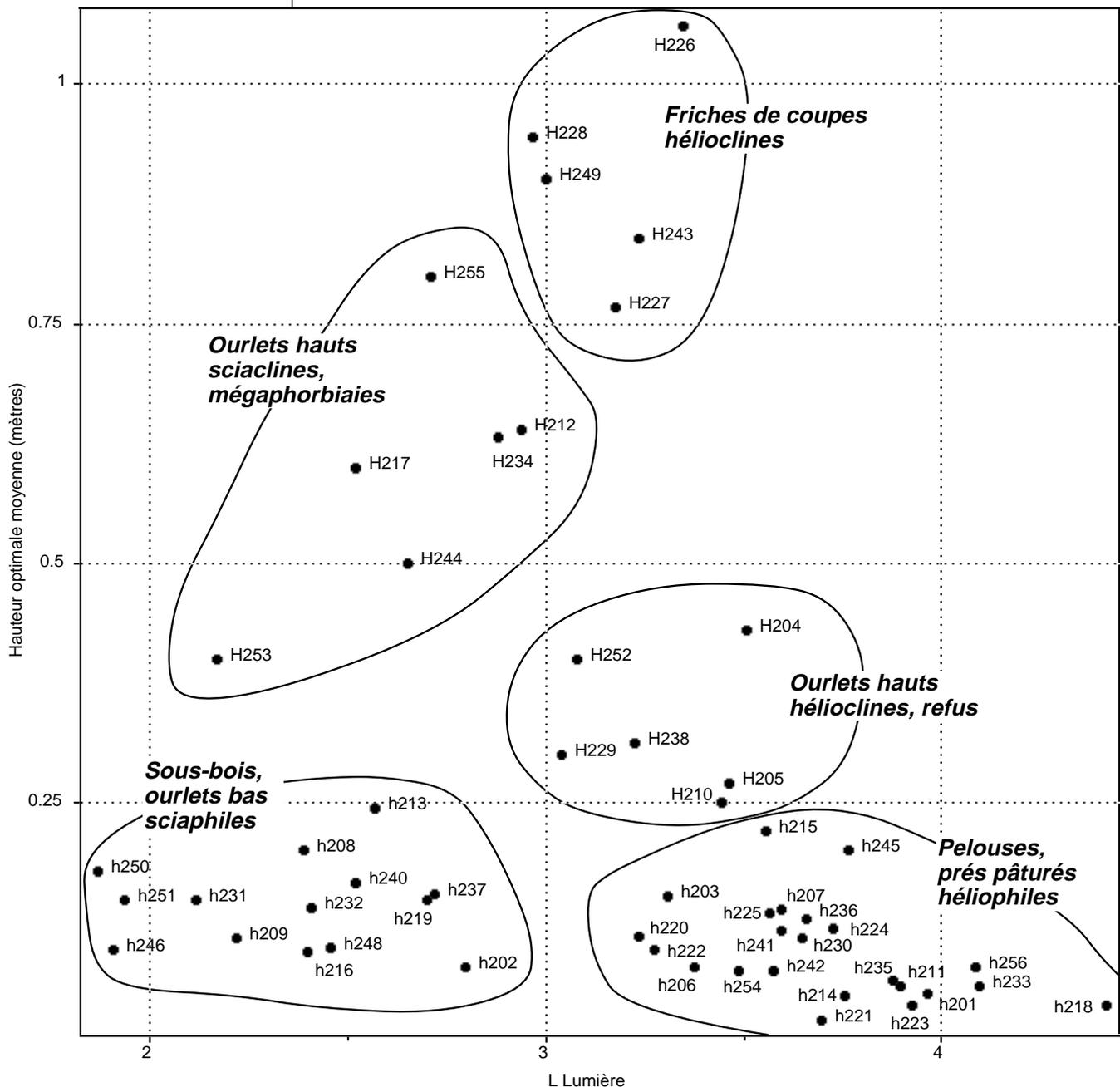
Fig. 10.32:
Distribution des 54
types de synusies
herbacées selon le
gradient de tempé-
rature induit par l'altitude.



10.33). Cinq ensembles peuvent alors être distingués. Les synusies herbacées basses se subdivisent en deux ensembles bien distincts, un sciaphile* (sous-bois et ourlets bas internes) et un héliophile* (pelouses et prés piétinés). Les synusies herbacées hautes se laissent partager en trois ensembles: le premier, proche des pelouses et prés pâturés, regroupe les refus temporaires et les ourlets* hauts hélioclines*; le deuxième rassemble les mégaphorbiaies* et les ourlets* hauts sciaclines*; le troisième, situé dans le prolongement du précédent, correspond aux friches hélioclines* hautes de coupe.

La classification écologique des SyE selon la richesse en azote du sol (exprimée par la valeur indicatrice moyenne N de LANDOLT, dépendante du degré d'embouement et de la fertilisation) et le degré de broutage moyen est illustré par la figure 10.34. Elle met particulièrement bien en évidence la

Fig. 10.33: Distribution des 54 types de synusies herbacées selon le gradient de lumière et la hauteur optimale moyenne.



ségrégation des niches écologiques des SyE par rapport à ces facteurs déterminants liés au pâturage.

10.4.4.

Classification phytosociologique

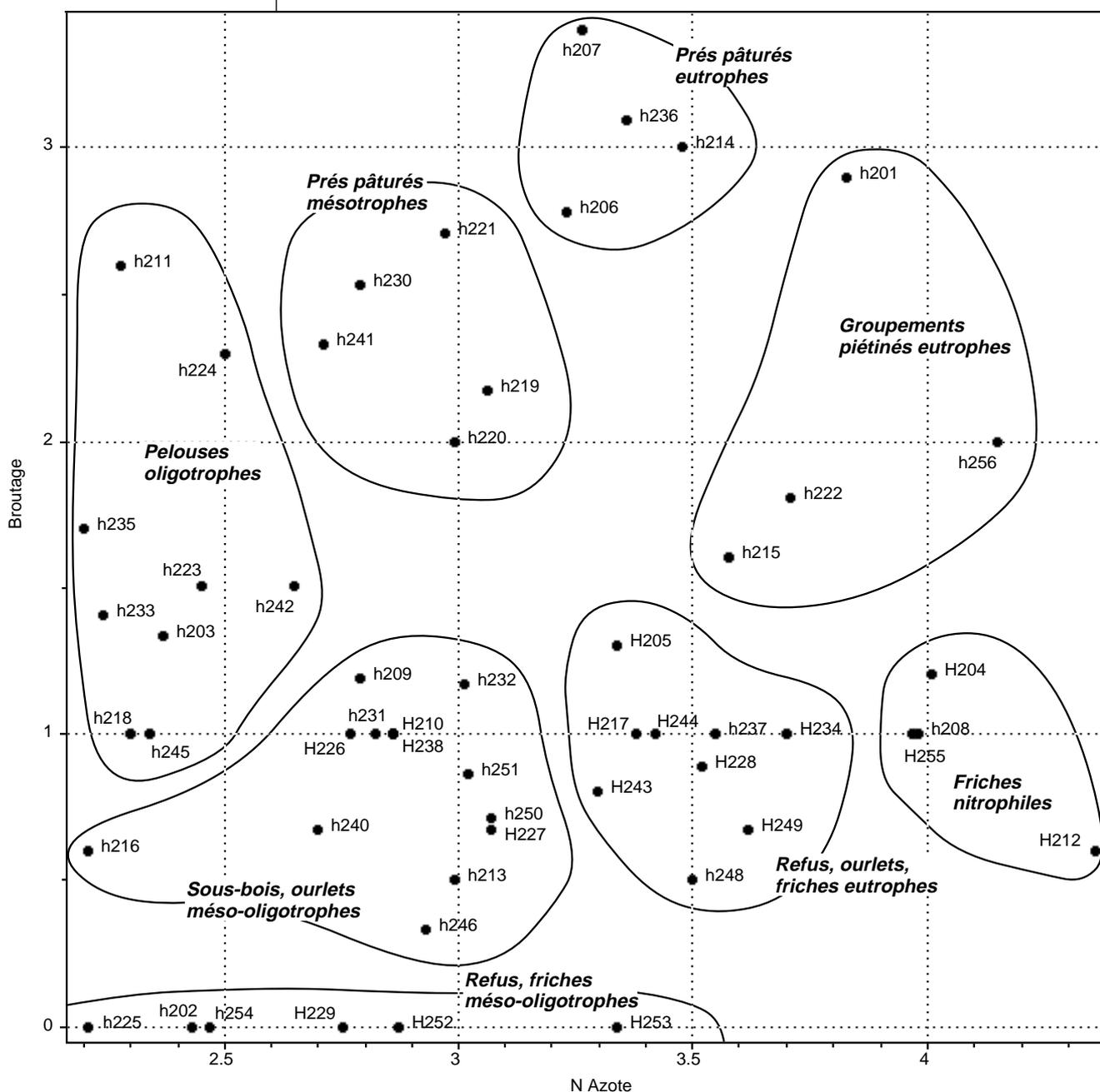
Les 54 syntaxons élémentaires herbacés, rattachés à 30 associations synusiales et 16 groupements provisoires, sont classés dans le système hiérarchique de JULVE (1993), selon la liste suivante (le nombre de relevés retenus pour les définir est indiqué entre parenthèses).

◇ **CL04** *Nasturtieta officinalis* Zohary 73

Groupements de petits hémicryptophytes hydrophiles et héliophiles (surtout eaux courantes).

OR005 *Nasturtio officinalis* - *Glycerietalia fluitantis* Pignatti 53 ap. 54

Fig. 10.34:
Distribution des 54 types de synusies herbacées selon le gradient de richesse trophique du sol (valeur indicatrice d'azote) et le degré de broutage.



- AL013 *Sparganio neglecti* - *Glycerion fluitantis* Braun-Blanquet & Sissingh in Boer 42
h 215 Gpt. à *Juncus articulatus* et *Glyceria plicata* prov. (5 relevés)
- ◇ **CL05** *Montio fontanae* - *Cardaminetea amarae* Braun-Blanquet & Tüxen 43
 Groupements de petits hémicryptophytes hydrophiles et hémisciaphiles des sources en montagne (microphorbiaies).
- OR006 *Montio fontanae* - *Cardaminetalia amarae* Pawlowski 28 em. Maas 59
 AL016 *Cardaminion amarae* Maas 59
h 237 *Stellario nemori* - *Chrysosplenietum alternifolii* ass. nov. (8 relevés)
- ◇ **CL09** *Stellarietea mediae* Tüxen, Lohmeier & Preising in Tüxen 50
 Groupements thérophytiques plus ou moins nitrophiles.
- OR017 *Geranio purpurei* - *Cardaminetalia hirsutae* Brullo in Brullo & Marceno 85
 AL051 *Drabo muralis* - *Cardaminion hirsutae* de Foucault 88
h 222 *Moehringio trinerviae* - *Stellarietum mediae* ass. nov. (16 relevés)
- OR018 *Polygono arenastri* - *Poetalia annuae* Tüxen 72
 AL055 *Matricario discoideae* - *Polygonion arenastri* (Braun-Blanquet 31) Rivas-Martinez 75
h 256 *Lolio perennis* - *Polygonetum arenastri* Braun-Blanquet 30 em. Lohmeier 75 (1 relevé)
- ◇ **CL15** *Asplenietea trichomanis* Braun-Blanquet in Meier & Braun-Blanquet 34
 Groupements de plantes vivaces des parois rocheuses très inclinées.
- OR027 *Potentilletalia caulescentis* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & Jenny 26
 AL072 *Cystopteridion fragilis* (Nordhagen 36) Richard 72
h 202 *Asplenio viridis* - *Cystopteridetum fragilis* Oberdorfer (36) 49 (3 relevés)
- ◇ **CL16** *Thlaspietea rotundifolii* Braun-Blanquet et al. 47
 Groupements de plantes vivaces des éboulis plus ou moins mobiles.
- OR033 *Thlaspietalia rotundifolii* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & Jenny 26 em. Seibert in Oberdorfer 77
 AL092 *Arabidion alpinae* Béguin 70
h 254 Gpt. à *Moehringia muscosa* et *Campanula cochlearifolia* prov. (2 relevés)
- ◇ **CL17** *Sedo albi* - *Scleranthetea perennis* Braun-Blanquet 55
 Groupements de plantes vivaces des lithosols sur dalles rocheuses peu inclinées.
- OR037 *Alyso alyssoidis* - *Sedetalia albi* Moravec 67
 AL101 *Alyso alyssoidis* - *Sedion albi* Oberdorfer & Müller in Müller 61
h 233 *Sedo acris* - *Poetum alpinae* Royer 85 (5 relevés)
h 218 Gpt. à *Carex serotina* et *Sedum album* prov. (1 relevé)
- ◇ **CL28** *Nardetea strictae* Rivas-Goday & Borja-Carbonell 61
 Groupements hémicryptophytiques de pelouses acidophiles oligotrophes.
- OR051 *Nardetalia strictae* Oberdorfer 49 em. Preising 49
 AL132 *Nardion strictae* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & Jenny 26
h 203 *Carici piluliferae* - *Nardetum strictae* ass. nov. *vaccinietosum myrtilli* subass. nov. (9 relevés)
h 241 *Carici piluliferae* - *Nardetum strictae* ass. nov. *trifolietosum pratensis* subass. nov. (6 relevés)
- AL135 *Juncion squarrosi* Oberdorfer 57 em. 78
h 242 Gpt. à *Carex panicea* et *Nardus stricta* prov. (2 relevés)
- ◇ **CL33** *Seslerietea albicantis* Braun-Blanquet 48 em. Oberdorfer 78
 Groupements de pelouses alpines et subalpines, calcicoles et oligotrophes.

- OR058 *Seslerietalia albicantis* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & Jenny 26
 AL148 *Seslerion albicantis* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet & Jenny 26
 h 225 Gpt. à *Hypericum richeri* et *Genista pilosa* prov. (2 relevés)
 h 235 *Alchemillo conjunctae* - *Seslerietum albicantis* (Luquet & Aubert 30)
 nom. corr. (10 relevés)
 h 245 *Laserpitio sileris* - *Seslerietum albicantis* Moor 57 (1 relevé)
- ◇ CL35 *Festuco valesiacae* - *Brometea erecti* Braun-Blanquet & Tüxen 43 em.
 Royer 87
 Groupements de pelouses collinéennes et montagnardes, calcicoles et oligotrophes.
- OR062 *Brometalia erecti* Braun-Blanquet 36
 AL165 *Mesobromion erecti* Braun-Blanquet & Moor 38
 h 211 *Gentiano verna* - *Brometum erecti* Kuhn 37 (5 relevés)
 h 224 *Ranunculo montani* - *Agrostietum capillaris* Royer 87 *cynosuretosum cristati* subass. nov. (20 relevés)
 h 223 Gpt. à *Hieracium pilosella* et *Thymus pulegioides* prov. (6 relevés)
- ◇ CL37 *Anemone nemorosae* - *Caricetea sylvaticae* Gillet 86 em. Julve 93
 Groupements hémicryptophytiques et géophytiques sciaphiles intraforestiers.
- OR070 *Mercurialietalia perennis* Gillet 86
 AL188 *Ranunculion ficariae* Julve 89
 h 248 *Ranunculo bulbiferae* - *Adoxetum moschatellinae* ass. nov. (2 relevés)
 AL189 *Actaeo spicatae* - *Mercurialion perennis* Gillet 86
 h 240 *Valeriano montanae* - *Polygonatetum verticillati* ass. nov. (6 relevés)
 AL190 *Seslerio albicantis* - *Mercurialion perennis* Gillet 86
 h 231 *Saniculo europaei* - *Mercurialietum perennis* ass. nov. *caricetosum albae* subass. nov. (5 relevés)
 h 232 *Saniculo europaei* - *Mercurialietum perennis* ass. nov. *geranietosum robertiani* subass. nov. (6 relevés)
 h 250 *Saniculo europaei* - *Mercurialietum perennis* ass. nov. *oxalidetosum acetosellae* subass. nov. (7 relevés)
 h 251 *Saniculo europaei* - *Mercurialietum perennis* ass. nov. *salvietosum glutinosae* subass. nov. (7 relevés)
- OR071 *Luzuletalia sylvaticae* Gillet 86
 AL192 *Luzulion luzuloidis* Julve 93
 h 209 *Galio rotundifolii* - *Oxalidetum acetosellae* ass. nov. (16 relevés)
 h 246 *Circaeo alpinae* - *Oxalidetum acetosellae* Julve & Gillet 94 (3 relevés)
 H 253 Gpt. à *Petasites albus* et *Athyrium filix-femina* prov. (1 relevé)
- ◇ CL38 *Melampyro pratensis* - *Holcetea mollis* Passarge 79
 Groupements hémicryptophytiques d'ourlets hémisciaphiles acidophiles, mésotrophes à oligotrophes.
- OR072 *Melampyro pratensis* - *Holcetalia mollis* Passarge 79
 AL196 *Melampyro sylvatici* - *Poion chaixii* Julve 93
 h 219 *Luzulo luzuloidis* - *Poetum chaixii* ass. nov. (6 relevés)
- OR073 *Pteridio aquilini* - *Rubetalia plicati* Doing 62
 AL197 *Epilobion angustifolii* Tüxen 50
 H 249 Gpt. à *Centaurea montana* et *Epilobium angustifolium* prov. (3 relevés)
 AL198 *Prenanthion purpureae* Julve 93
 H 217 *Polygonato verticillati* - *Senecionetum fuchsii* ass. nov. (6 relevés)
- ◇ CL39 *Trifolio medii* - *Geranietea sanguinei* Müller 61
 Groupements hémicryptophytiques d'ourlets sciaclines neutrophiles, mésotrophes à oligotrophes.
- OR074 *Antherico ramosi* - *Geranietalia sanguinei* Julve 93

- AL200 *Tanaceto corymbosi* - *Bupleurion falcati* Julve 93
h 213 Gpt. à *Helleborus foetidus* et *Fragaria vesca* prov. (10 relevés)
- OR075 *Agrimonia eupatoria* - *Trifolietalia medii* Julve 93
- AL202 *Knautia dipsacifoliae* Julve 93
H 238 Gpt. à *Trifolium medium* et *Brachypodium pinnatum* prov. (13 relevés)
H 252 Gpt. à *Crepis pyrenaica* et *Helleborus foetidus* prov. (1 relevé)
- ◇ **CL40** *Agrostio stoloniferae* - *Arrhenatheretea elatioris* (Tüxen 37 em. 70) de Foucault 84
 Groupements hémicryptophytiques de prairies fauchées ou pâturées, mésotrophes à eutrophes.
- OR076 *Arrhenatheretalia elatioris* Pawlowski 28
- AL206 *Polygono bistortae* - *Trisetion flavescens* Braun-Blanquet & Tüxen 43 ex Marschall 47
H 210 Gpt. à *Euphorbia brittingeri* et *Hypericum maculatum* prov. (3 relevés)
- AL210 *Alchemillo xanthochlorae* - *Cynosurion cristati* (Passarge 69) de Foucault 89
H 205 *Stellario gramineae* - *Poetum pratensis* ass. nov. (10 relevés)
h 206 *Alchemillo monticolae* - *Cynosuretum cristati* Müller ex Görs 68 *ranunculetosum repentis* subass. nov. (9 relevés)
h 207 *Alchemillo monticolae* - *Cynosuretum cristati* Müller ex Görs 68 *festucetosum rubrae* subass. nov. (5 relevés)
h 214 *Alchemillo monticolae* - *Cynosuretum cristati* Müller ex Görs 68 *poetosum alpinae* subass. nov. (2 relevés)
h 236 *Alchemillo monticolae* - *Cynosuretum cristati* Müller ex Görs 68 *lolietosum perennis* Thomet 81 (11 relevés)
h 230 *Gentiano luteae* - *Cynosuretum cristati* de Foucault 86 em. (19 relevés)
h 220 *Carici sylvaticae* - *Agrostietum capillaris* ass. nov. (7 relevés)
- AL211 *Poion alpinae* Oberdorfer 50
h 221 *Plantagini atratae* - *Poetum alpinae* ass. nov. (7 relevés)
- AL213 *Poion supinae* (Tüxen 70) Rivas-Martinez & Géhu 78
h 201 *Alchemillo monticolae* - *Poetum supinae* Aichinger 33 (10 relevés)
- ◇ **CL42** *Galio aparines* - *Urticetea dioicae* Passarge 67 em. Julve 93
 Groupements hémicryptophytiques (et partiellement nanophanérophytiques) de friches, coupes et ourlets eutrophes.
- OR082 *Lamio albi* - *Chenopodietalia boni-henrici* Kopecky 69
- AL241 *Aegopodium podagrariae* Tüxen 67
H 244 Gpt. à *Aegopodium podagraria* et *Rubus caesius* prov. (1 relevé)
- AL242 *Alliarion petiolatae* Oberdorfer (57) 62
h 208 Gpt. à *Galium aparine* et *Alliaria petiolata* prov. (2 relevés)
H 212 *Sileno dioicae* - *Urticetum dioicae* ass. nov. (5 relevés)
- AL243 *Arction lappae* Tüxen 37 em. 50
H 204 *Chenopodio boni-henrici* - *Urticetum dioicae* ass. nov. (5 relevés)
- OR084 *Atropo belladonae* - *Rubetalia macrophylli* Gillet in Julve 93
- AL246 *Atropion belladonae* Braun-Blanquet 30 ex Tüxen 37 em. Tüxen 50
H 228 *Rubo idaei* - *Atropetum belladonae* (Braun-Blanquet 30) Tüxen 50 em. Julve 93 (9 relevés)
- AL247 *Rubion macrophylli* Weber 81
H 226 *Rubo scabri* - *Pteridietum aquilini* ass. nov. (5 relevés)
H 227 *Rubetum schleicheri* ass. nov. (3 relevés)
H 243 Gpt. à *Rubus bifrons* et *Rubus discolor* prov. (5 relevés)
- ◇ **CL43** *Cicerbito alpinae* - *Aconitetea napelli* Hadac & Klika 44
 Groupements de mégaphorbiaies subalpines à montagnardes.

- OR085 *Adenostyletalia alliariae* Braun-Blanquet 31
 AL248 *Adenostylien alliariae* Braun-Blanquet 25
 H 234 *Senecio nemorensis* - *Aconitetum napelli* ass. nov. (3 relevés)
 H 255 *Cicerbito alpinae* - *Adenostyletum alliariae* (Beger 22) Braun-Blanquet 50 (1 relevé)
 AL249 *Calamagrostion arundinaceae* (Luquet 26) Oberdorfer 57
 H 229 Gpt. à *Pulsatilla alpina* et *Astrantia major* prov. (1 relevé)
- ◇ CL49 *Calluno vulgaris* - *Vaccinieta myrtilli* (Braun-Blanquet et al. 39) de Foucault 90
 Groupements de landes chamæphytiques oligotrophes psychrophiles.
- OR095 *Empetretalia hermaphroditi* Schubert 50
 AL275 *Rhododendro ferruginei* - *Vaccinion myrtilli* (Braun-Blanquet 26) Rivas-Martinez 68
 h 216 *Homogyno alpinae* - *Vaccinietum vitis-idaeae* ass. nov. (5 relevés)

Les groupements étudiés se répartissent dans 16 classes phytosociologiques. Le groupe 1 se partage pour l'essentiel entre les classes des *Agrostio-Arrhenatheretea* (prés pâturés et refus temporaires), des *Festuco-Brometea* (pelouses calcicoles montagnardes), des *Seslerietea* (pelouses calcicoles subalpines) et des *Nardetea* (pelouses acidophiles*). Le groupe 2 se répartit surtout dans les classes des *Galio-Urticetea* (ourlets et friches nitrophiles*) et des *Stellarietea mediae* (groupements piétinés). Les SyE du groupe 3 se rangent dans les classes des *Galio-Urticetea* (ronceraies, friches de coupe eutrophes*), des *Melampyro-Holcetea* (friches méso-oligotrophes*) et des *Cicerbito-Aconitetea* (mégaphorbiaies). Le groupe 4 rassemble essentiellement des groupements des *Anemono-Caricetea* (sous-bois herbacés).

10.5. *Synusies muscinales*

10.5.1. *Caractères généraux des synusies muscinales*

La végétation muscinale épigéique* des pâturages boisés est assez pauvre en espèces (une cinquantaine d'espèces recensées dans nos relevés). Les synusies bryolichéniques épilithiques* (sur les rochers), épiphytiques* (sur les troncs et les branches) et saprolignicoles* (sur le bois pourrissant), qui ne sont pas étudiées ici, hébergent de nombreuses autres espèces, pour la plupart de petite taille.

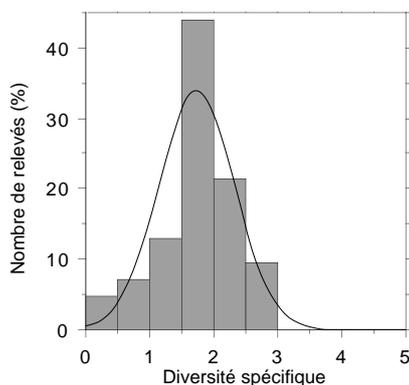


Fig. 10.34:
Distribution de la diversité spécifique des synusies muscinales (84 relevés synusiaux).

La diversité spécifique des synusies humicoles* est peu élevée, le plus souvent voisine de 2 (fig. 10.34).

Le taux d'agrégation moyen par relevé se situe généralement entre 2 et 3, ce qui traduit la tendance générale des mousses à former des coussins monospécifiques (fig. 10.35).

La hauteur de la végétation muscinale étudiée (fig. 10.36) varie normalement

Fig. 10.35: Distribution du taux d'agrégation moyen des synusies muscinales (84 relevés synusiaux).

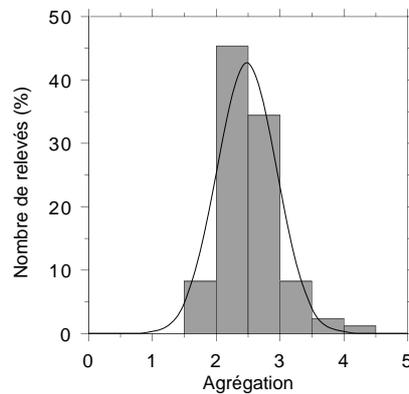


Fig. 10.36: Box plots des hauteurs minimales, optimales et maximales des synusies muscinales (84 relevés synusiaux).

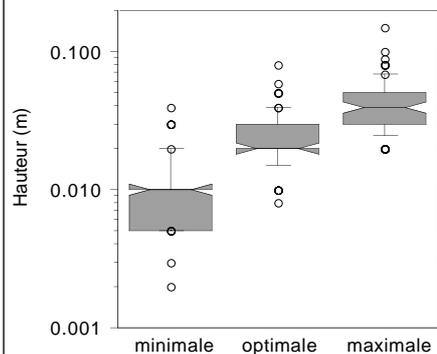


Fig. 10.37: Distribution de l'altitude des synusies muscinales (84 relevés synusiaux).

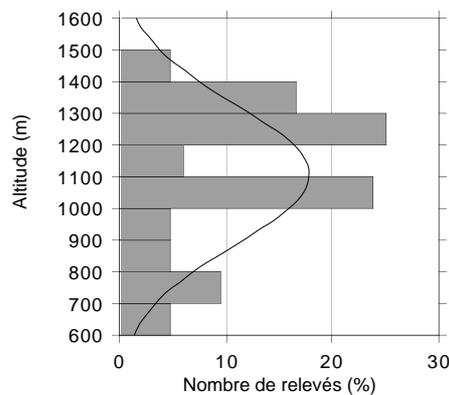
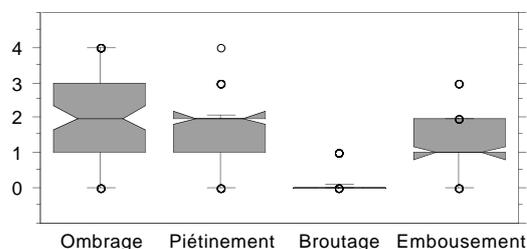


Fig. 10.38: Box-plots des degrés d'ombrage, de piétinement, de broutage et d'embouement des synusies muscinales (84 relevés synusiaux).



entre 5 mm et 7 cm, la hauteur optimale se situant entre 1.5 et 4 cm dans 80% des relevés. Il s'agit donc toujours de synusies muscinales hautes (M).

Parmi les espèces dominantes, on remarque surtout *Rhytidiadelphus squarrosus* (dans les endroits bien éclairés) et *Hylocomium splendens* (dans les endroits plus ombragés).

La répartition des relevés selon l'altitude est hétérogène, avec une sur-représentation des classes 1000-1100 m et 1200-1400 m (fig. 10.37).

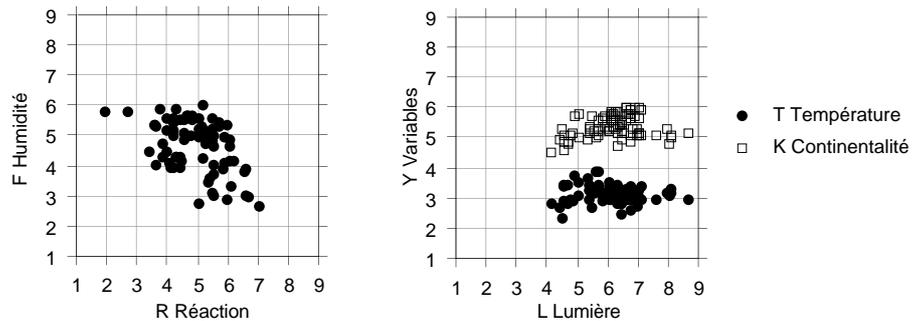
Parmi les facteurs biotiques (fig. 10.38), le degré d'ombrage présente le maximum de variabilité. Les facteurs liés directement à l'action du bétail offrent une gamme de variation moins étendue. Le degré de broutage est gé-

néralement nul, les mousses n'étant consommées qu'accidentellement, en même temps que les herbes rases. Le piétinement, en créant des ouvertures dans la strate herbacée, peut conditionner l'existence de certains groupements muscinaux. La plupart des synusies muscinales ne tolèrent qu'un faible degré d'embouement: le recouvrement et la diversité des bryophytes sont très faibles dans les pâturages fortement eutrophisés; dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile de savoir si cette pauvreté s'explique par le caractère nitrofuge des espèces ou par la concurrence des synusies

herbacées de prés pâturés eutrophes.

Les valeurs écologiques indicatrices de DÜLL (fig. 10.39) montrent une variation importante des facteurs édaphiques (acidité et humidité du sol). Parmi les facteurs climatiques, la valeur de lumière varie beaucoup (bien que, curieusement, aucun relevé ne possède une valeur moyenne inférieure à 4); les valeurs de continentalité et de température, par contre, présentent une variabilité très faible dans notre échantillon.

Fig. 10.39: Écogrammes montrant la distribution des valeurs écologiques indicatrices de DÜLL des synusies muscinales (84 relevés synusiaux).



10.5.2.

Définition floristique des syntaxons élémentaires

Sur les 84 relevés synusiaux analysés, 77 sont retenus pour définir 11 syntaxons élémentaires, parmi lesquels 10 sont décrits par moins de 10 relevés et 3 par moins de 5 relevés.

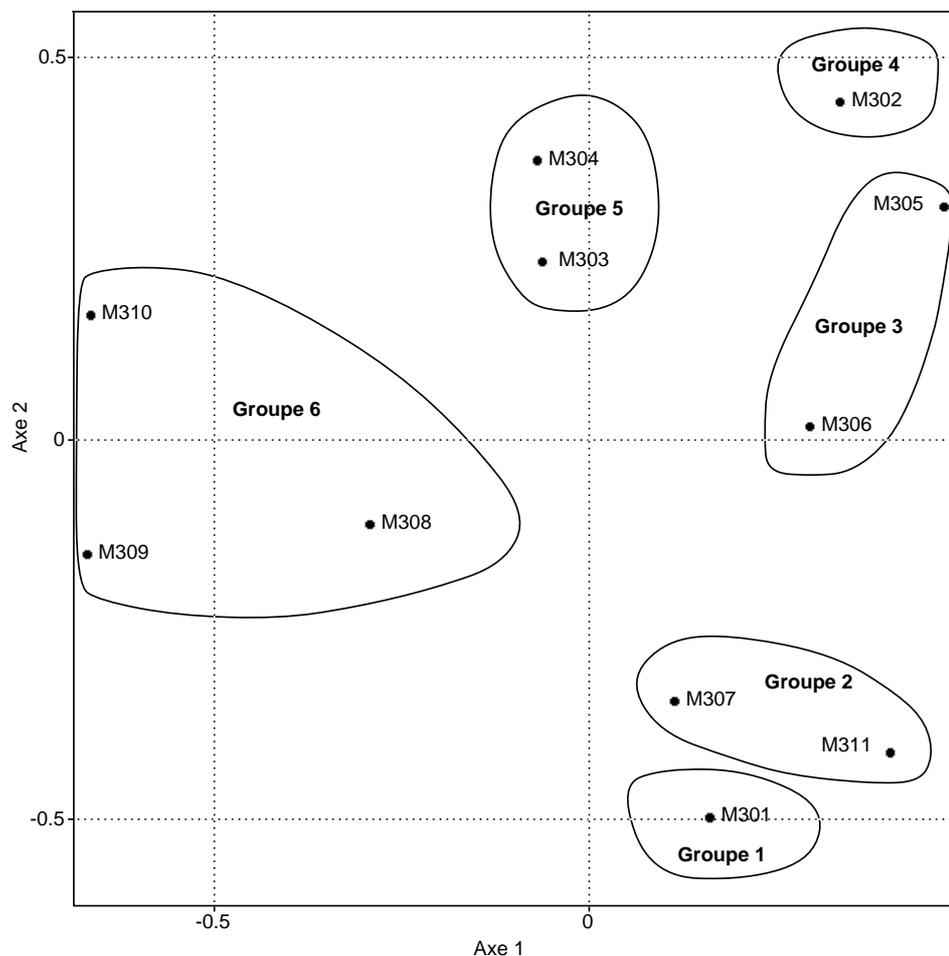


Fig. 10.40: Projection selon le plan 1-2 des 11 relevés centroïdes de l'Analyse en Coordonnées Principales des syntaxons élémentaires musciniaux (indice de similarité: coefficient de van der Maarel).

L'analyse multivariante des seules données floristiques (relevés centroïdes des 11 SyE) permet de distinguer 6 groupes de synusies muscinales (fig. 10.40):

- Le groupe 1 ne contient qu'un seul SyE (**M301**), riche en espèces différentielles (*Thuidium abietinum*, *Entodon concinnus*, *Brachythecium glareosum*, *Hypnum cupressiforme* var. *elatum*, *Rhytidium rugosum*).
- Le groupe 2 rassemble des groupements différenciés par *Climacium dendroides*, *Thuidium philiberti* (**M307**, **M311**).
- Le groupe 3 réunit deux SyE (**M305**, **M306**) dominés par *Rhytidiadelphus squarrosus*.
- Le groupe 4 est constitué d'un seul SyE (**M302**), différencié par différentes espèces de *Brachythecium* (dont *B. albicans*).
- Le groupe 5 contient deux groupements (**M303**, **M304**) riches en *Plagiomnium* (*P. affine*, *P. undulatum*).
- Le groupe 6 rassemble des SyE (**M308**, **M309**, **M310**) différenciés par *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

L'axe 1 de l'Analyse en Coordonnées Principales* sépare, de part et d'autre de l'origine, les groupes 1, 2, 3 et 4 des groupes 5 et 6.

Le diagramme de biodiversité (fig. 10.41) permet de distinguer un groupe de SyE paucispécifiques et largement dominés par une ou deux espèces

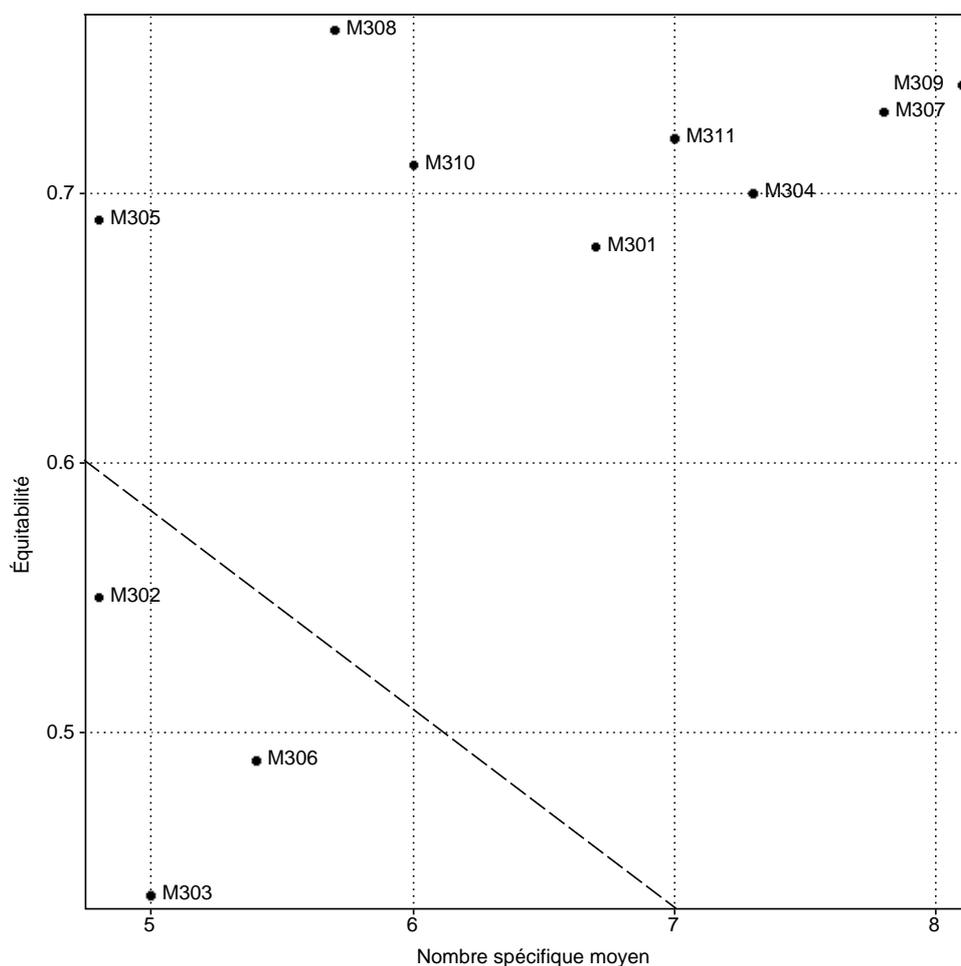


Fig. 10.41: Diagramme de biodiversité des 11 syntaxons élémentaires muscinaux (la ligne tiretée sépare les deux ensembles décrits dans le texte).

(M303, M302, M306).

10.5.3.

Ordination écologique des syntaxons élémentaires

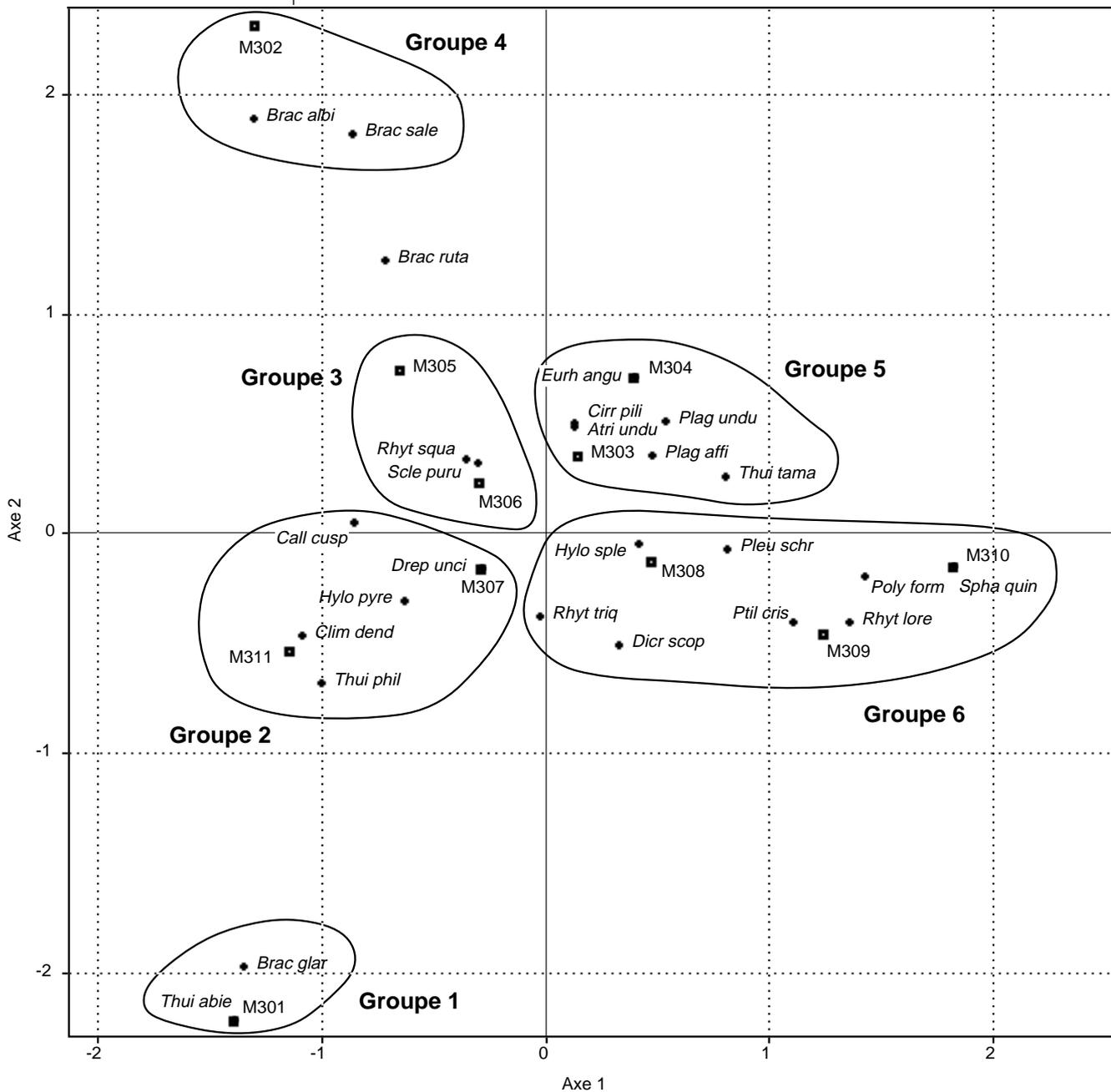
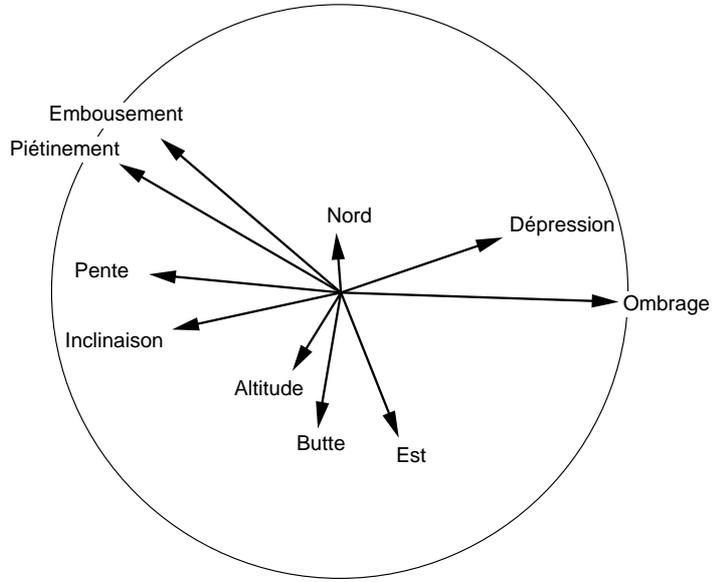
Les résultats de l'Analyse Canonique des Correspondances* appliquée aux syntaxons élémentaires muscinaux sont illustrés par la figure 10.42. L'analyse porte sur 11 relevés centroïdes (matrice «espèces» avec 47 espèces, matrice «environnement» avec 10 variables écologiques). Le graphe principal (bas de la page) montre la projection des SyE et des principales espèces selon les axes factoriels 1 et 2 de l'ACC. Les variables explicatives (vecteurs centrés et normés à 1) sont isolées dans le graphe du haut de la page, à l'intérieur d'un cercle de rayon 1.

Les 10 variables écologiques expliquent 100% de la variation des données floristiques, en raison du faible nombre de relevés et d'espèces (les variables «replat» et «broutage» sont écartées de l'analyse pour éviter les problèmes de colinéarité). Les axes 1 et 2 représentent ensemble 37.1% de la variation de la matrice «espèces». On retrouve sur le plan 1-2 les 6 groupes de SyE issus du traitement des données floristiques (entourés sur le graphe). L'axe 1, fortement corrélé positivement avec le degré d'ombrage, isole les synusies héliophiles (groupes 1, 2, 3 et 4) et sciaphiles (groupes 5 et 6); ce premier axe, qui absorbe 20% de la variation, est en outre corrélé négativement avec les variables pente et inclinaison. Le vecteur «dépression» semble responsable de l'isolement du groupe 5 par rapport au groupe 6. Le vecteur «butte», corrélé négativement avec l'axe 2, explique l'originalité du groupe 1, constitué de synusies liées à des bancs calcaires affleurants. Les variables liées à l'action directe du bétail (emboussement, piétinement) provoquent la séparation du groupe 2, subissant les effets d'un pacage intensif.

Cette analyse montre que les synusies muscinales sont influencées autant par les facteurs géomorphologiques (pente, butte, dépression), que microclimatiques (ombrage, exposition) ou biotiques (piétinement, emboussement). Contrairement aux synusies arborescentes, arbustives et herbacées, elles apparaissent par contre peu influencées par l'altitude (macroclimat). Parmi les variables sélectionnées, le degré d'ombrage explique 19.3% de la variation des données floristiques, le degré de piétinement 16.9%, le degré d'emboussement et la microtopographie en pente 15.2% chacun, l'inclinaison et la microtopographie en dépression 13.1% chacune. Après la sélection pas à pas des variables environnementales, les plus explicatives qui sont dans l'ordre «ombrage», «nord», «emboussement» et «dépression», rendent compte ensemble de 54.3% de la variation de la matrice «espèces».

La distribution des syntaxons muscinaux selon le degré d'ombrage et la composante nord de l'exposition (fig. 10.43) reflète fidèlement les affinités floristiques entre les groupes de SyE définis précédemment, ce qui confirme leur pouvoir prévisionnel. On remarque que, parmi les syntaxons héliophiles, le type **M301** (groupe 1) est strictement lié à une exposition sud, tandis que les éléments du groupe 2 sont dépendants d'une exposition à composante nord. Les SyE des groupes 3, 4 et 5 sont relativement indifférents à l'exposition, car souvent développés sur de vastes replats. Au sein des

Fig. 10.42: Projection selon le plan 1-2 des objets (relevés centroïdes et quelques espèces, en bas) et des vecteurs (12 variables écologiques, en haut) de l'Analyse Canonique des Correspondances des 11 syntaxons élémentaires muscinaux.



syntaxons sciaphiles du groupe 6, le type **M308** se distingue par sa préférence pour l'orientation sud.

Les syntaxons muscinaux s'alignent linéairement selon un gradient lié aux degrés de piétinement et d'embousement (fig. 10.44). Ceux qui subissent le plus l'influence du bétail (**M302**, **M305**, **M306**, groupes 2 et 3) sont en contact avec des synusies herbacées de prés pâturés eutrophes. Ceux qui subissent le moins cette influence (**M309**, **M308**, **M310**, groupe 6) sont des groupements abrités sous des bosquets ou des fourrés denses.

Les facteurs édaphiques jouent sans aucun doute un rôle important dans le déterminisme des synusies muscinales. Leur influence ne concerne toutefois que la partie superficielle du sol, les bryophytes étant dépourvues de racines. Des relations complexes lient la végétation muscinale et les humus: les bryophytes constituent une part importante de la litière des sols des pâturages boisés (cf. Chapitre 12); en retour, leurs exigences vis-à-vis des types d'humus sont généralement très strictes. Les valeurs indicatrices d'humus et d'azote n'étant hélas pas disponibles pour les bryophytes dans le catalogue de DÜLL (*in ELLENBERG et al.* 1991), nous nous contentons de présenter la distribution des syntaxons muscinaux vis-à-vis de deux facteurs édaphiques, l'acidité (valeur R de réaction) et l'humidité du sol (valeur F). Un gradient d'hydrophilie peut s'observer dans le groupe des synusies acidoclines (de **M308** xérocline à **M310** hydrocline), mais il s'exprime surtout par une nette

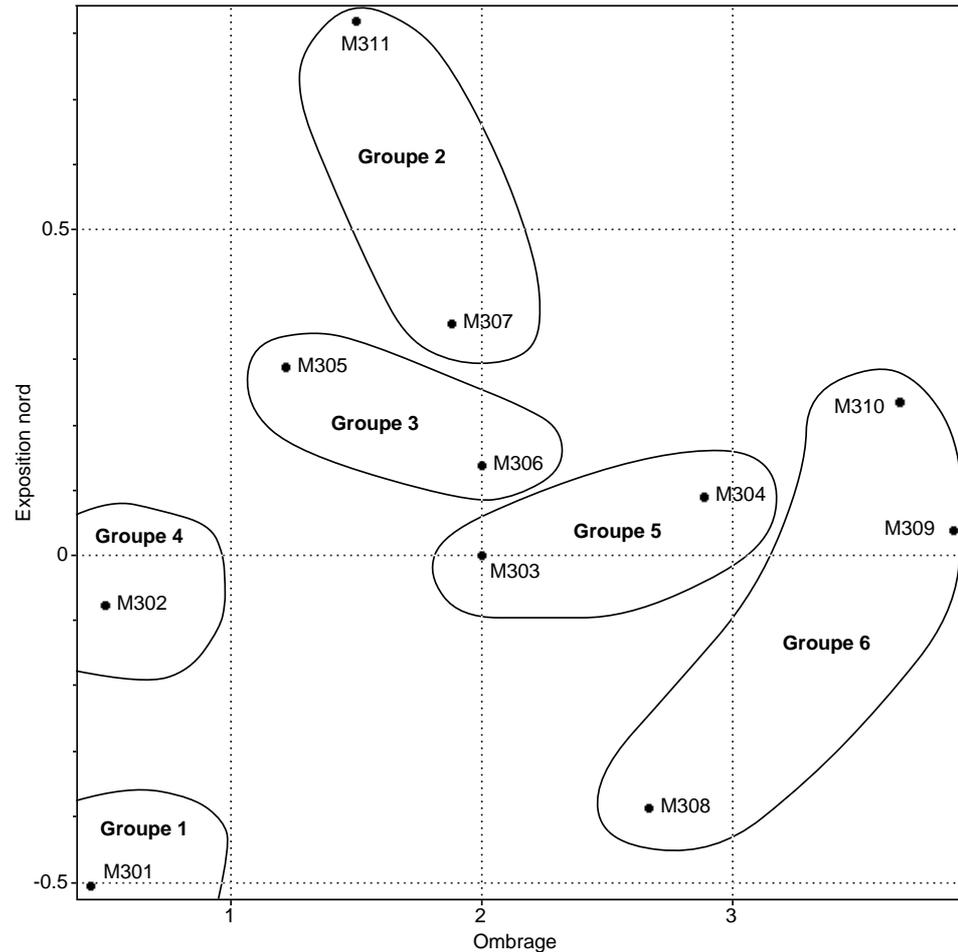


Fig. 10.43: Distribution des 11 types de synusies muscinales selon le degré d'ombrage et l'exposition (composante nord-sud).

séparation entre deux groupes de synusies neutroclines, l'un xérocline (M301 et M302) et l'autre hygrocline.

10.5.4. Classification phytosociologique

Les 11 syntaxons élémentaires muscinaux, rattachés à 11 associations synusiales, sont classés dans un système phytosociologique inédit, inspiré de GILLET (1986b). Les unités supérieures (ordres et alliances) sont définies ici provisoirement, en attendant une synthèse prochaine (JULVE, GILLET & WERFFELI, en préparation).

- ◇ **CL90** *Hylocomietea splendida* Gillet 86 prov.
Groupements muscinaux humicoles des forêts, landes, prairies et pelouses.
- OR500 *Hylocomietalia splendida* Gillet 86 prov. em.
Groupements mésophiles à hygroclines, sciaclines.
- AL500 *Pleurozium schreberi* Von Krusenstjerna 45
Groupements acidoclines, sur mor ou moder.
- M 310** *Pleurozium schreberi* - *Sphagnetum quinquefarium* ass. nov. (3 relevés)
- M 303** *Polytrichum formosum* - *Rhytidiadelphum squarrosum* ass. nov. (4 relevés)
- M 309** *Ptilium cristae-castrensis* - *Hylocomietum splendidum* (Herzog 43)
Von Krusenstjerna 45 (8 relevés)
- M 308** *Scleropodium purum* - *Hylocomietum splendidum* Gillet 86 (12 relevés)
- AL501 *Eurhynchium striatum* Waldheim 44

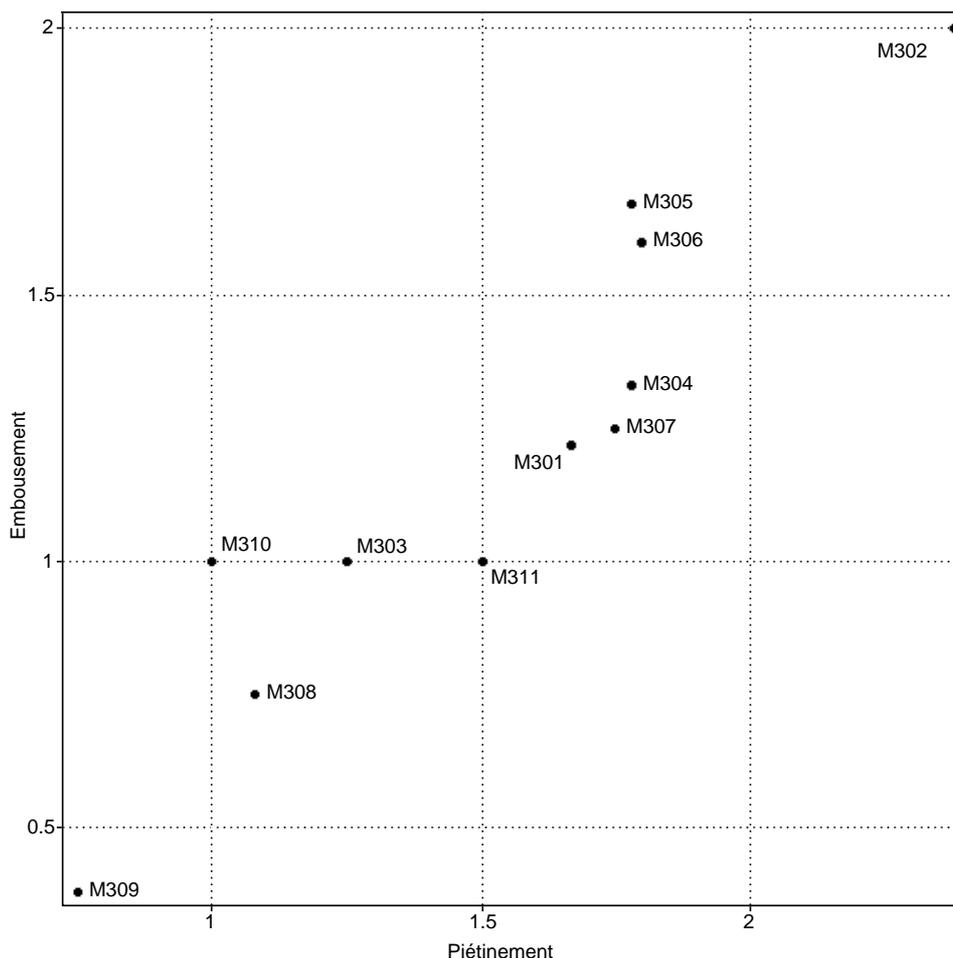


Fig. 10.44: Distribution des 11 types de synusies muscinales selon leurs degrés moyens de piétinement et d'embosement.

Groupements neutroclines, sur mull.

M 304 *Cirriphylo piliferi* - *Plagiomnietum undulati* ass. nov. (9 relevés)

OR501 *Calliargonello cuspidatae* - *Rhytidiadelphetalia squarrosi* prov.

Groupements mésophiles à hygroclines, hélioclines.

AL502 *Rhytidiadelphion squarrosi* (Waldheim 44) prov.

M 302 *Brachythecietum salebroso* - *albicantis* ass. nov. (8 relevés)

M 305 *Brachythecio rutabuli* - *Rhytidiadelphetum squarrosi* ass. nov. (9 relevés)

M 311 *Calliargonello cuspidatae* - *Climacietum dendroidis* ass. nov. (2 relevés)

M 307 *Hylocomio pyrenaici* - *Rhytidiadelphetum squarrosi* ass. nov. (8 relevés)

M 306 *Rhytidiadelphetum triquetro* - *squarrosi* ass. nov. (5 relevés)

OR502 *Rhytidietalia rugosi* prov.

Groupements thermo-xérophiles, héliophiles.

AL504 *Rhytidion rugosi* Stefureac 41

M 301 *Thuidio abietini* - *Entodetum concinni* ass. nov. (9 relevés)

Tous les groupements étudiés peuvent être réunis dans une classe unique, au moins provisoirement. Le type **M301** (groupe 1) est isolé dans l'alliance du *Rhytidion rugosi*, qui correspond à la strate muscinale des phytocénoses de pelouses calcicoles et steppes thermo-xéroclines. L'alliance du *Rhytidiadelphion squarrosi* regroupe les syntaxons qui se développent au sein de phytocénoses prairiales mésophiles (groupes 2, 3 et 4). L'alliance de

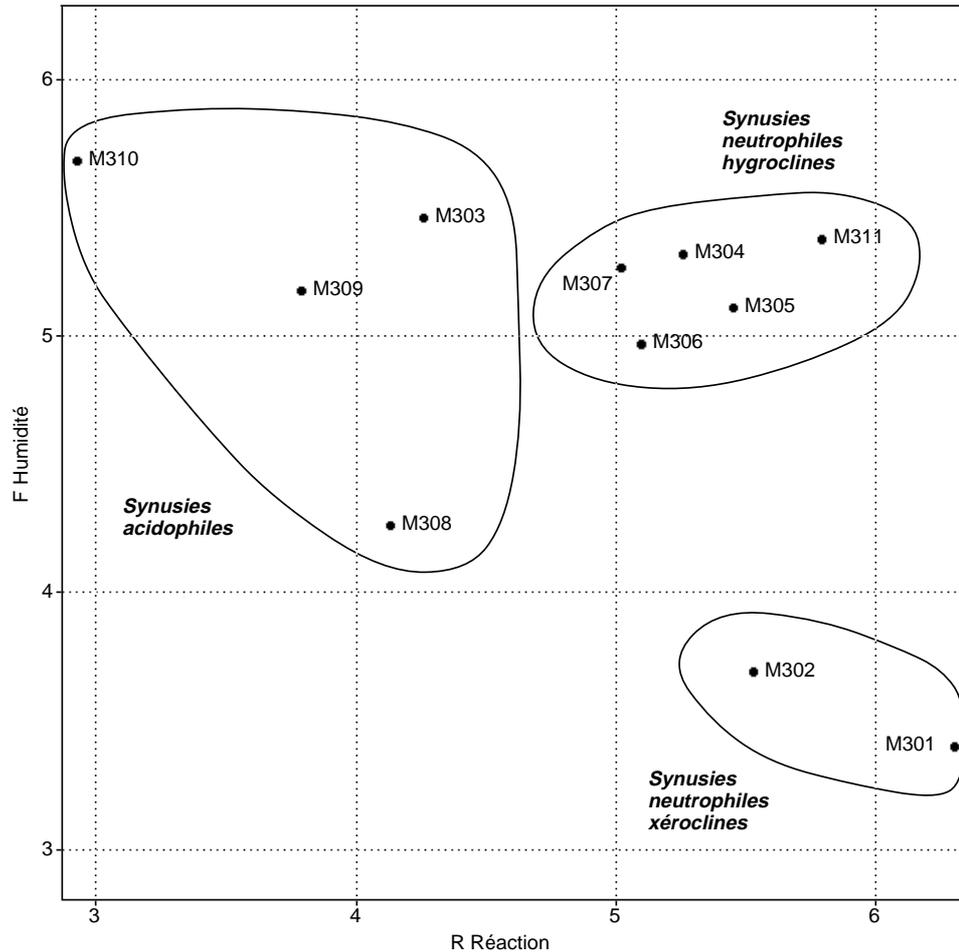


Fig. 10.45:
Distribution des 11
types de synusies
muscinales selon leurs
valeurs indicatrices
moyennes de réaction
(acidité du sol) et
d'humidité.

l'*Eurhynchion striati* correspond quant à elle des syntaxons sciaclines, neutroclines et hygroclines, parmi lesquels se range le type **M304** (du groupe 5). L'alliance du *Pleurozion schreberi*, enfin, réunit des groupements sciaclines et acidoclines (SyE du groupe 6 et **M303**, du groupe 5). Ces deux dernières alliances sont essentiellement forestières.

11. Typologie des phytocénoses

Résumé

Le traitement des 152 relevés phytocénotiques aboutit à la définition de 43 types de phytocénose. L'extrême **diversité** que révèle cette typologie est à mettre en relation d'une part avec d'importantes variations de structure liées aux pratiques humaines, et d'autre part avec les contrastes de climat liés à l'altitude. Il est probable que le nombre de types soit limité ici par l'échantillonnage et que notre inventaire soit loin d'être exhaustif.

Les types de phytocénoses se distinguent par leur composition synusiale, elle-même sous la dépendance de trois facteurs prépondérants: le **taux de boisement** (recouvrement de la strate arborescente), l'**altitude** et la **pression de pâturage**. La classification rend compte de ces caractères prépondérants. Les types de phytocénoses peuvent ainsi être répartis en quatre groupes principaux.

Les **pâturages non boisés** (2 types) se distinguent par l'absence de strate arborescente. La biodiversité y est faible, la régénération des arbres nulle, mais la valeur pastorale très élevée.

Les **pâturages peu boisés** (15 types) se distinguent par un taux de boisement inférieur à 20% avec une texture fine (arbres isolés). La biodiversité y est le plus souvent importante, la régénération des arbres variable et très dépendante de la pression de pâturage, la valeur pastorale moyenne.

Les **pâturages très boisés** (14 types) se distinguent par un taux de boisement compris entre 20% et 70% avec une texture grossière (arbres en bosquets). La biodiversité y est le plus souvent importante, la régénération des arbres assez bonne, la valeur pastorale médiocre.

Les **bois pâturés** et les **bois non pâturés** (12 types) se distinguent par un taux de boisement supérieur à 70%. La biodiversité y est le plus souvent médiocre, la régénération des arbres bonne, la valeur pastorale très faible.

L'analyse multivariée des données phyto-écologiques révèle que l'indice de régénération est corrélé positivement avec le recouvrement des buissons et négativement avec la pression de pâturage et la valeur pastorale, qui sont elles-mêmes liées négativement au taux de boisement. On constate cependant qu'une faible pression pastorale n'est pas toujours suffisante pour assurer une bonne régénération. L'altitude joue un grand rôle dans la discrimination des types de phytocénose. Les feuillus sont particulièrement bien représentés à l'étage montagnard inférieur et supérieur, de préférence sur des pentes fortes exposées au sud et sur les crêtes.

11.1. **Introduction**

11.1.1. **Critères de classification des phytocénoses**

11.1.1.1. **Une classification hiérarchique multi-critères**

La typologie des phytocénoses de pâturages boisés (au sens le plus large) fait, comme il se doit, intervenir en priorité les critères phytosociologiques (composition synusiale). Cependant, étant donnés les résultats des premières analyses et les objectifs pratiques de PATUBOIS, il nous a semblé judicieux d'utiliser également quelques critères physiologiques (taux et texture du boisement, essences dominantes) et écologiques (altitude, pression de pâturage, profondeur moyenne du sol). Ces critères apparaissent en effet à la fois fortement discriminants et faciles à diagnostiquer. Ils peuvent intervenir en amont du diagnostic précis du type de phytocénose, qui nécessite quant à lui l'examen détaillé de la composition synusiale.

Ces critères déterminent *a priori* la hiérarchie de la classification, contrairement à une classification inductive purement phytosociologique qui n'est pas abordée ici (cf. § 11.3.2). Les phytocénoses sont donc classées d'abord selon leur *taux de boisement* en quatre grandes catégories (cf. fig. 11.1). Les subdivisions de ces grandes catégories se font en seconde priorité selon l'*étage altitudinal*, puis selon les *essences dominantes* et les *conditions stationnelles*.

Ce choix d'une classification déductive présente quelques inconvénients:

- Il est parfois nécessaire de subdiviser certaines unités de composition synusiale relativement homogène, afin de les rendre plus cohérentes vis-à-vis des critères retenus pour séparer les grandes catégories (taux de boisement, altitude).
- Il est nécessaire de fixer des seuils empiriques, partiellement arbitraires, pour certains critères (taux de boisement, altitude).
- Il faut accepter une certaine souplesse dans l'application des critères de classification, pour éviter de multiplier inutilement le nombre des unités.

Néanmoins, comme on s'attachera à le montrer dans les paragraphes suivants, cette classification à la fois physiologique, écologique et phytosociologique s'avère très pertinente dans le cadre des objectifs fixés.

11.1.1.2. **Le taux de boisement et la texture du boisé**

La densité et la texture du boisé constituent les critères les plus discriminants de l'organisation des phytocénoses de pâturages boisés. La détermination des seuils de taux de boisement (recouvrement de la strate arborescente) s'appuie sur l'analyse des dendrogrammes et des résultats statistiques des premières typologies. On constate qu'en dessous d'un taux de boisement de 1%, l'influence des arbres sur la composition synusiale est négligeable: ces phytocénoses non (ou très peu) boisées se situent à la limite de la définition du pâturage boisé. À l'autre extrême, les phytocénoses dont le

taux de boisement est supérieur à 70% sont entièrement conditionnées par le peuplement arborescent: les prés pâturés et les pelouses sont quasiment absents et le fonctionnement est proche de celui d'une forêt, normalement très peu influencé par le bétail.

Un intervalle de taux de boisement compris entre 1 et 70% définit donc approximativement le domaine des véritables pâturages boisés, dans lesquels les composantes «boisé» et le «pâturage» interfèrent de manière plus ou moins équilibrée. Dans cette catégorie, on peut distinguer deux grandes subdivisions, selon l'importance relative des composantes:

- En dessous d'un seuil de taux de boisement proche de 20%, les arbres conditionnent l'existence d'un certain nombre de synusies, mais celles-ci sont dominées par une majorité de prés pâturés et de pelouses qui ne subissent aucune influence des arbres: la composante «pâturage» est ici fonctionnellement prépondérante. La texture* du boisé est généralement fine, la plupart des arbres étant isolés.
- Au dessus de ce seuil de 20%, les arbres influencent plus ou moins directement la majorité des synusies de la phytocénose. Ils tendent à se regrouper en bosquets séparés par des chambres (clairières) relativement étroites, subissant les effets microclimatiques de la strate arborescente (ombrage latéral, effet tampon sur l'hygrométrie et la température). La composante «boisé» est alors fonctionnellement prépondérante.

Ces trois seuils de taux de boisement (1, 20 et 70%) définissent donc quatre grandes catégories de phytocénoses, respectivement: les *pâturages non boisés*, les *pâturages peu boisés*, les *pâturages très boisés* et les *bois (non) pâturés*. Les limites entre ces catégories ne sont évidemment pas aussi tranchées que ces seuils critiques le suggèrent. Ceux-ci constituent néanmoins des points de repère efficaces dans la plupart des cas, surtout si le diagnostic s'appuie également sur la texture* (grain) du boisé.

11.1.1.3.

Les étages altitudinaux

L'altitude détermine un gradient climatique majeur (températures, précipitations) qui se traduit par de profondes différences dans la composition floristique, et *a fortiori* synusiale, des phytocénoses. Toutes conditions égales par ailleurs (géologie, topographie, taux de boisement, pression de pâturage...), deux phytocénoses séparées par une dénivellation de 500 mètres ont très peu de chances de posséder un seul type de synusie en commun ! La végétation varie de manière discontinue à ce gradient altitudinal, ce qui a permis aux premiers phytogéographes de définir des *étages de végétation* (cf. Chapitre 2), séparés par d'étroites zones de transition. Les effets de l'altitude étant partiellement compensés par l'exposition, les limites des étages de végétation sont plus élevées sur les versants sud que sur les versants nord.

En ce qui concerne les pâturages boisés du Jura suisse, on distingue quatre étages de végétation.

- Les phytocénoses de l'*étage montagnard inférieur* (entre 650 et 950 m d'altitude environ) se distinguent par une grande diversité d'essences

forestières (dont le pin sylvestre, les chênes, l'érable champêtre) et la présence de syntaxons⁽¹⁾ arbustifs et herbacés thermophiles (**b103, b108, B105, h224, H238, h231, h251...**).

- Les phytocénoses de l'*étage montagnard moyen* (entre 900 et 1'150 m d'altitude environ) se distinguent par une faible diversité d'essences (l'épicéa domine largement, le sapin est à son optimum climatique) et possèdent peu de syntaxons différentiels (**B111, h237, H226, h206**).
- Les phytocénoses de l'*étage montagnard supérieur* (entre 1'100 et 1'300 m d'altitude environ) se distinguent par l'importance du hêtre et de l'érable sycomore et possèdent également peu de syntaxons différentiels (**a001, B116, H217, h250, h219, h241**).
- Les phytocénoses de l'*étage subalpin* (entre 1'300 et 1'500 m d'altitude environ) possèdent un grand nombre de syntaxons différentiels (**b104, B113, H234, h240, h216, h221, h235...**).

La composition synusiale est prioritaire pour déterminer l'appartenance à un type de végétation, les altitudes n'ayant qu'une valeur indicative.

Dans certains cas, on constate qu'une pression de pâturage élevée permet à certains syntaxons herbacés des étages inférieurs de se développer plus en altitude, loin de leur optimum climatique (**h236** à l'étage montagnard supérieur, **h230** ou **H205** à l'étage subalpin par exemple). Les pâturages exploités très intensivement peuvent présenter une amplitude altitudinale considérable, qui englobe plusieurs étages de végétation.

(1) Une liste amovible des syntaxons élémentaires se trouve dans le Volume II.

11.1.2.

Codification des types de phytocénose

Les types de phytocénose⁽²⁾ (cœnotaxons élémentaires*) sont désignés par un *code* numérique, un *nom* latin (phytosociologique) et une *description* sommaire (physionomique et écologique).

Les **numéros de code** des types de phytocénose sont formés de 4 chiffres, qui reflètent la hiérarchie des critères de classification.

- Le **premier chiffre** indique le *taux* et la *texture du boisement*:
 - 1xxx** Pâturage non boisé (taux de boisement nul ou inférieur à 1%).
 - 2xxx** Pâturage peu boisé (taux de boisement compris entre 1 et 20%, texture fine).
 - 3xxx** Pâturage très boisé (taux de boisement compris entre 20 et 70%, texture grossière).
 - 4xxx** Bois pâturé ou bois non pâturé (taux de boisement compris entre 70 et 100%).
- Le **deuxième chiffre** indique l'*étage altitudinal*:
 - x2xx** Étage montagnard inférieur.
 - x3xx** Étage montagnard moyen.
 - x4xx** Étage montagnard supérieur.
 - x5xx** Étage subalpin.
- Le **troisième chiffre** indique les *essences dominantes*, ainsi que certaines *conditions stationnelles* et d'*exploitation pastorale*:
 - xx0x** Exploitation intensive.
 - xx1x** Exploitation extensive, dominance de l'épicéa, sols superficiels dominants.
 - xx2x** Idem.

(2) Une liste amovible des cœnotaxons élémentaires se trouve dans le Volume III.

- xx3x Exploitation extensive, dominance de l'épicéa, sols profonds dominants.
- xx4x Exploitation extensive, dominance des feuillus (surtout le hêtre).
- xx5x Exploitation extensive, dominance du pin sylvestre.
- xx9x Exploitation très extensive ou nulle.

• Le **quatrième chiffre** est un numéro d'ordre arbitraire.

	1000 Pâturages non boisés	2000 Pâturages peu boisés	3000 Pâturages très boisés	4000 Bois (non) pâturés
0200 Étage montagnard inférieur	1001	2201 2241	3211 3241 3291	4201 4241 4251 4291
0300 Étage montagnard moyen	1001	2301 2302 2331	3311 3331 3332	4311 4331 4341 4342
0400 Étage montagnard supérieur	1001	2401 2411 2431 2441	3411 3431 3432 3441 3442	4491
0500 Étage subalpin	1501	2502 2511 2541 2543 2591 2592	3511 3541 3591	4511 4541 4591

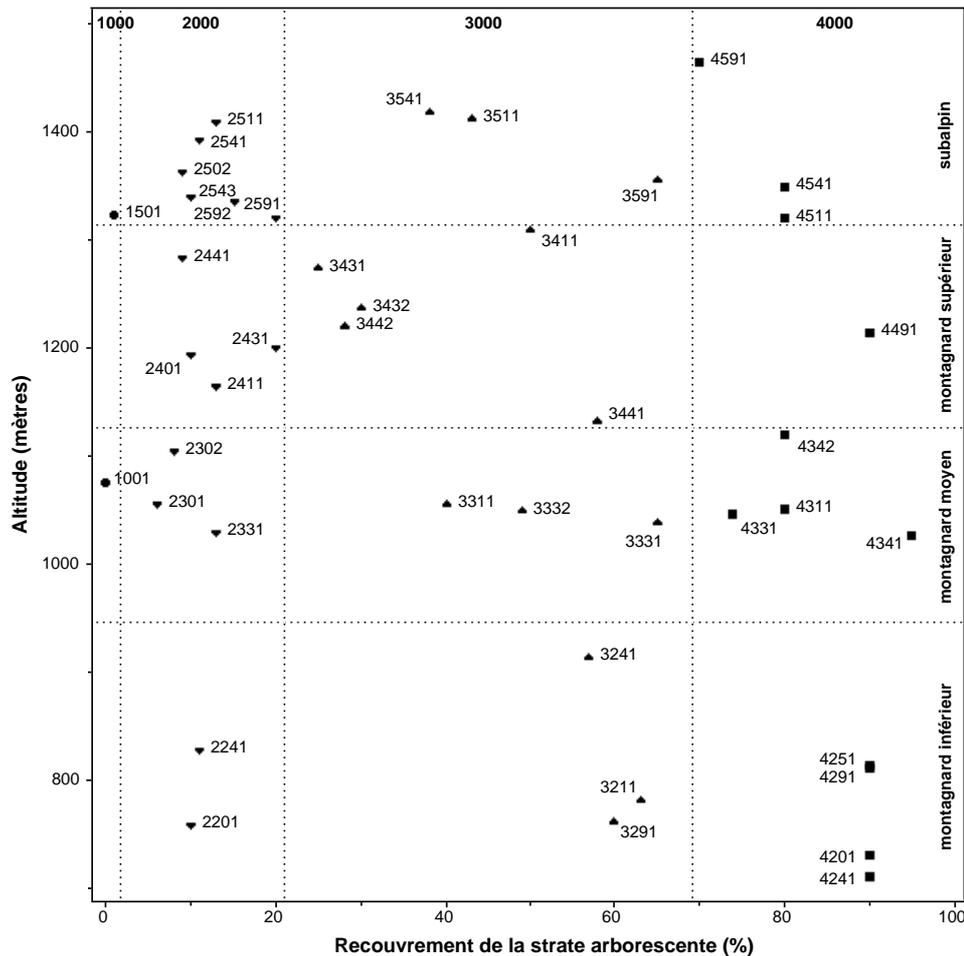


Fig. 11.1:
Tableau synoptique et
diagramme de
dispersion des types
de phytocénose selon
le taux de boisement
moyen et l'altitude
moyenne.

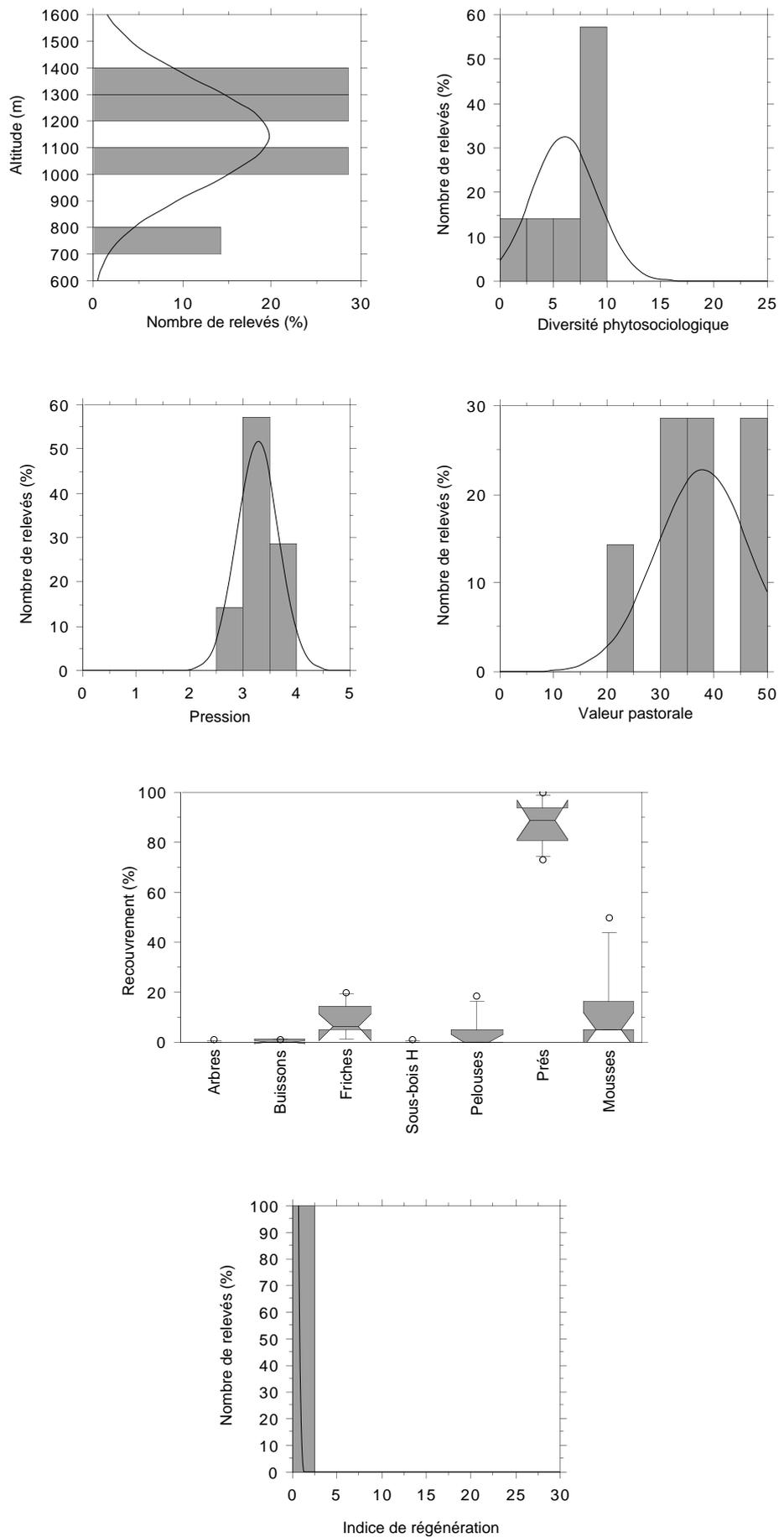


Fig. 11.2: Distribution des phytocénoses de pâturages non boisés (1000) selon l'altitude moyenne, la diversité phytosociologique, la pression de pâturage, la valeur pastorale, le recouvrement des homécies et l'indice de régénération (7 relevés phytocénologiques). Les courbes représentent le modèle de distribution de la variable selon la loi normale.

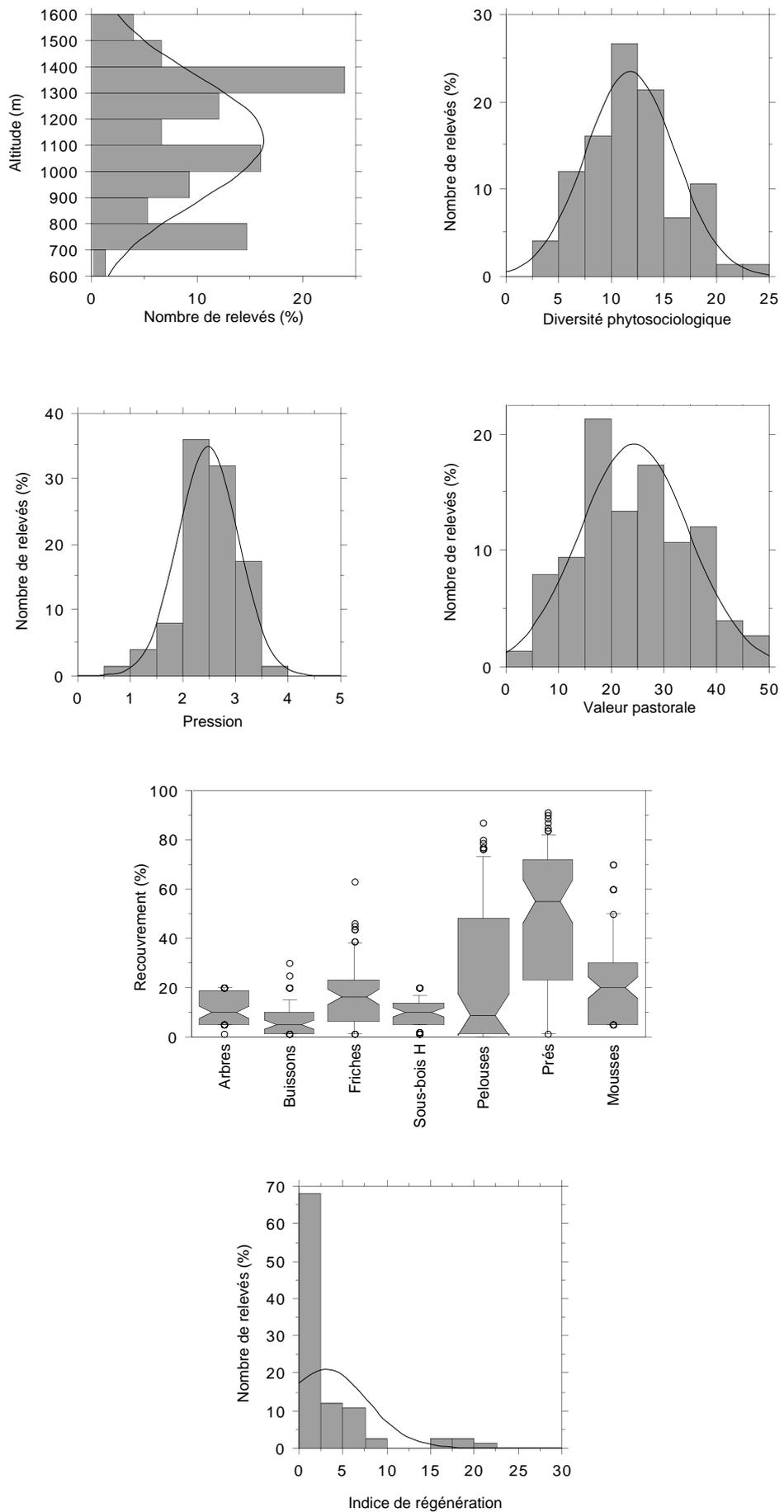


Fig. 11.3: Distribution des phytocénoses de pâturages peu boisés (2000) selon l'altitude moyenne, la diversité phytosociologique, la pression de pâturage, la valeur pastorale, le recouvrement des homécies et l'indice de régénération (75 relevés phytocénologiques).

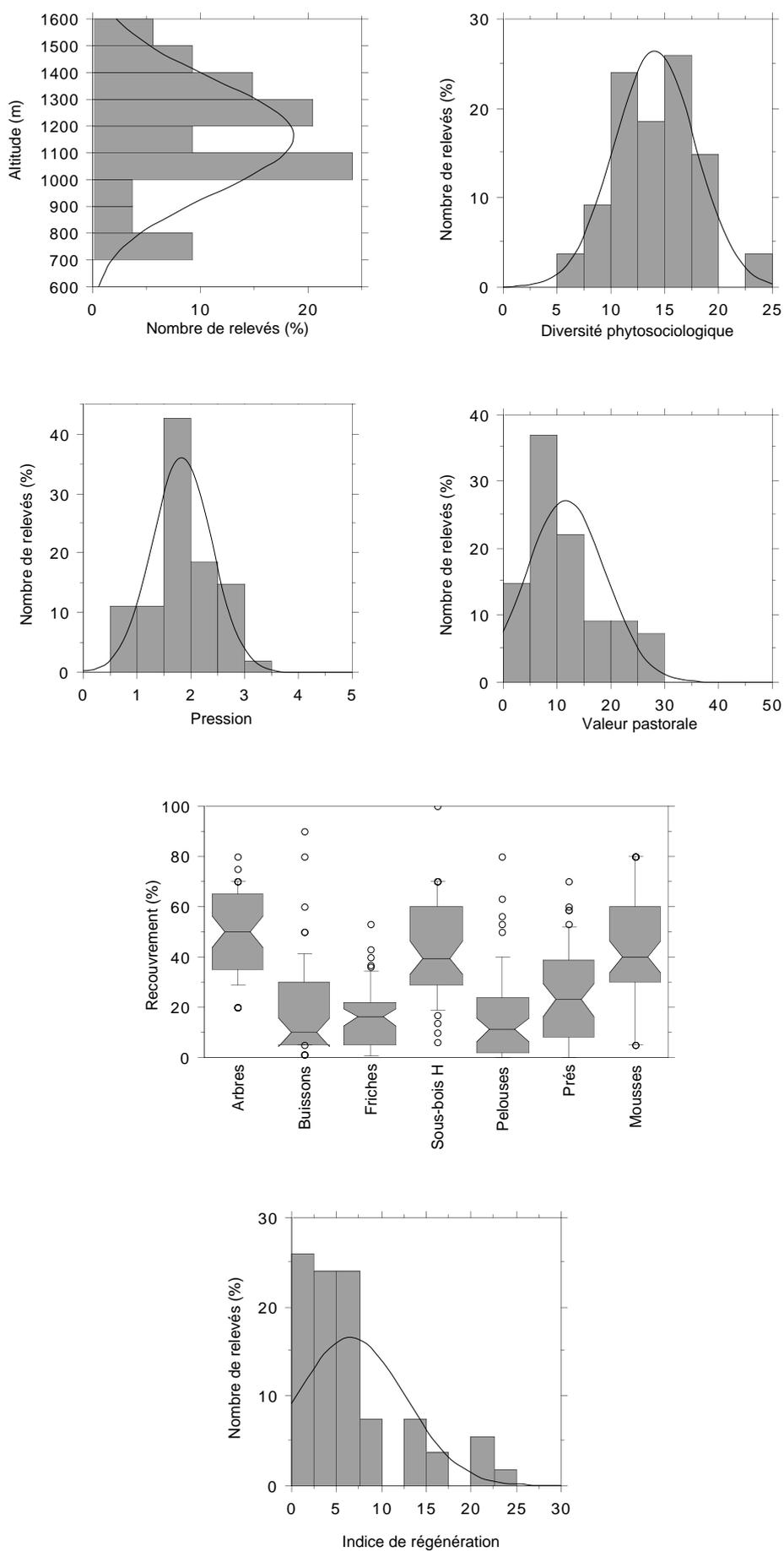


Fig. 11.4: Distribution des phytocénoses de pâturages très boisés (3000) selon l'altitude moyenne, la diversité phytosociologique, la pression de pâturage, la valeur pastorale, le recouvrement des homécies et l'indice de régénération (54 relevés phytocénologiques).

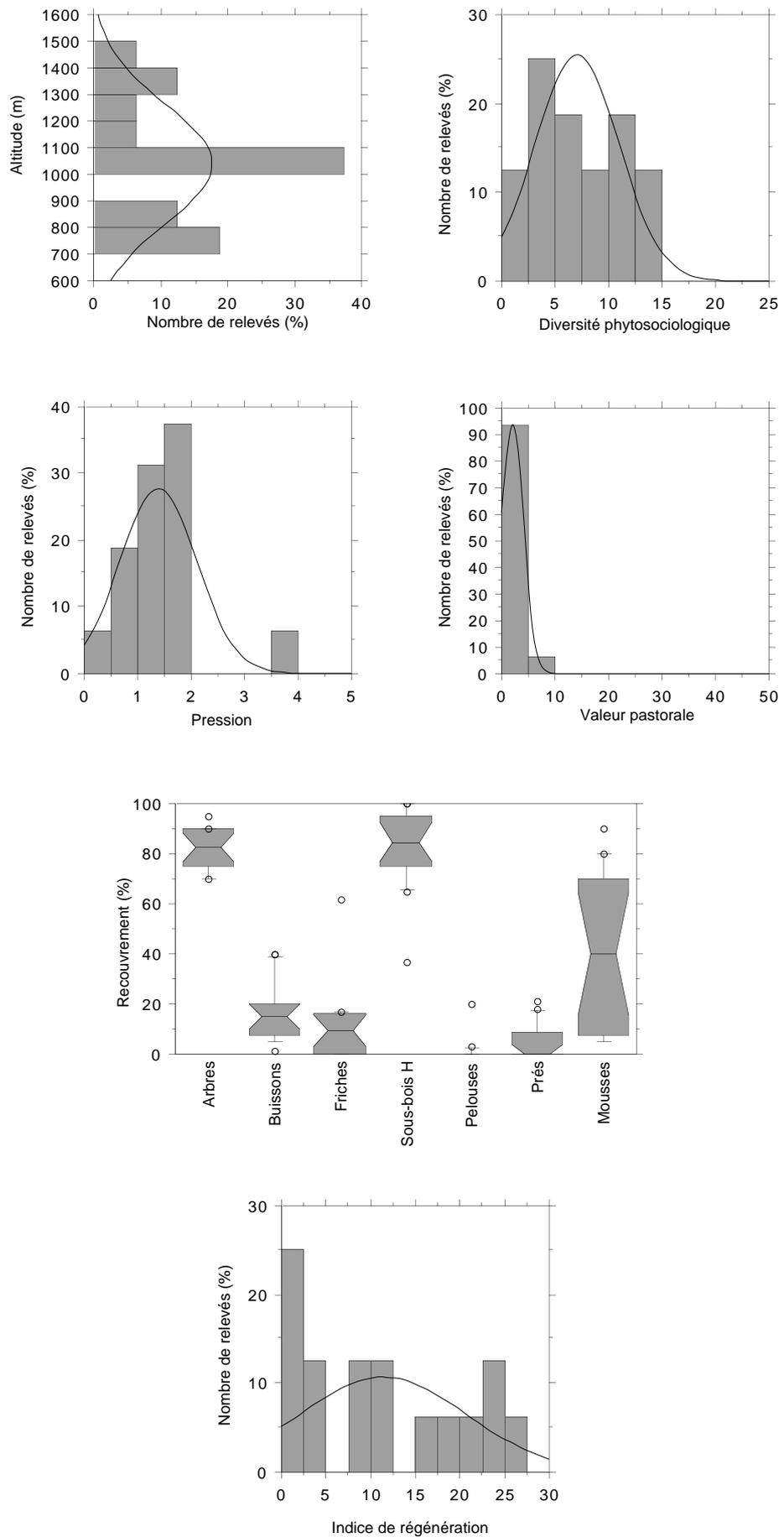


Fig. 11.5: Distribution des phytocénoses de bois (non) pâturés (4000) selon l'altitude moyenne, la diversité phytosociologique, la pression de pâturage, la valeur pastorale, le recouvrement des homécies et l'indice de régénération (16 relevés phytocénotiques).

11.2. *Caractères généraux des grands types de phytocénose*

Les commentaires qui suivent concernent les résultats d'une analyse statistique portant sur les 152 phytocénoses qui ont servi à la typologie. Parmi elles, 7 se rattachent aux pâturages non boisés (**1000**), 75 aux pâturages peu boisés (**2000**), 54 aux pâturages très boisés (**3000**) et 16 aux bois (non) pâturés (**4000**).

11.2.1. *Les pâturages non boisés (1000)*

Les pâturages non boisés (fig. 11.2) sont fréquents à toutes les altitudes; les lacunes qui apparaissent dans l'histogramme ne sont dues qu'à la petite taille de notre échantillon (7 relevés).

La diversité phytosociologique est faible, toujours inférieure à 10. La richesse floristique potentielle n'est toutefois pas négligeable: elle varie entre 42 et 141 espèces. La diversité synusiale est très faible, habituellement inférieure à 2 (moyenne 1.5).

La pression de pâturage (généralement supérieure à 3) et la valeur pastorale sont très élevées, tandis que l'indice de régénération est toujours quasiment nul.

Parmi les homécies* qui entrent dans la constitution de ces phytocénoses, une seule domine largement, celle des prés pâturés (eutrophes essentiellement). Les arbres et les arbustes sont presque absents, les friches, les pelouses et les mousses peu recouvrantes.

Les phytocénoses de cette catégorie ne peuvent pas être considérées comme de véritables pâturages boisés: leur utilisation pastorale très intensive empêche toute possibilité de développement du boisé.

11.2.2. *Les pâturages peu boisés (2000)*

Les pâturages peu boisés (fig. 11.3) se développent également à toutes les altitudes, notre échantillonnage ne présentant pas de lacunes.

La diversité phytosociologique présente une distribution régulière proche de la loi normale (moyenne 11.8, écart-type 4.2, médiane 11.3). La richesse floristique potentielle est souvent très élevée: elle varie entre 79 et 294 espèces. La diversité synusiale est habituellement importante (moyenne 2.3).

La pression de pâturage est variable, mais généralement comprise entre 2 et 3. La valeur pastorale est très variable (moyenne 24, écart-type 10). L'indice de régénération est également très variable, mais habituellement faible.

La composition synusiale laisse une place importante aux pelouses et aux prés pâturés (dominants). Les arbres et les buissons sont peu recouvrants (valeurs médianes: 10% pour les arbres et 5% pour les buissons). Le recouvrement des synusies muscinales est normalement inférieur à 30%.

Bien que leur composition soit très variable, les pâturages peu boisés constituent des phytocénoses potentiellement très diversifiées mais dont l'équilibre dynamique est relativement fragile.

11.2.3. *Les pâturages très boisés (3000)*

Les pâturages très boisés (fig. 11.4) semblent plus fréquents au-dessus de 1'000 m d'altitude.

Globalement, la diversité phytosociologique est légèrement plus élevée que celle des pâturages peu boisés (moyenne 14.1, écart-type 3.8, médiane 14.2). La richesse floristique potentielle est également très élevée: elle varie entre 68 et 289 espèces. La diversité synusiale est habituellement importante (moyenne 2.8).

La pression de pâturage est variable, la moyenne étant légèrement inférieure à 2. La valeur pastorale est sensiblement plus faible que dans les pâturages peu boisés (moyenne 12, écart-type 7, médiane 10). L'indice de régénération est également très variable, mais habituellement nettement plus élevé.

L'importance du boisé se marque par la dominance des synusies de sous-bois dans la strate herbacée, ainsi que par le recouvrement important des mousses. Les prés pâturés sont plus recouvrants que les pelouses, en raison du gradient d'utilisation qu'impose la texture du boisé.

Les pâturages très boisés comptent parmi les plus diversifiées et les plus équilibrées des phytocénoses sylvo-pastorales étudiées. Cependant, quand le taux de boisement est important (proche de 70%), la dynamique forestière tend à faire régresser les herbages.

11.2.4. *Les bois pâturés et non pâturés (4000)*

Les bois pâturés et non pâturés (fig. 11.5) peuvent être observés à toutes les altitudes. On observe un sur-échantillonnage de la classe 1'000-1'100 m et une lacune entre 900 et 1'000 m.

La diversité phytosociologique est faible: elle varie entre 1.7 et 13.4 (moyenne 7.1). La richesse floristique potentielle est le plus souvent inférieure à 100 espèces. La diversité synusiale est nettement plus faible que dans les pâturages très boisés (moyenne 2.0).

La pression de pâturage est, sauf exception, très faible, dépassant rarement 1.5. La valeur pastorale est également très faible (moyenne 2, écart-type 2, médiane 1). L'indice de régénération, bien que très variable, atteint souvent des valeurs élevées.

Les arbres, les sous-bois herbacés et les mousses constituent l'essentiel de la végétation. Les pelouses sont généralement absentes et les prés pâturés limités à d'étroites clairières (cheminement du bétail). Les buissons ne recouvrent jamais plus de 40%, leur développement étant limité par l'ombrage et, le cas échéant, par l'abrutissement.

Les bois pâturés se situent à la limite de la définition du pâturage boisé. Les herbages tendent à disparaître complètement et la dynamique à se rappro-

cher de celle d'une forêt (voir Chapitre 13).

11.3. Définition des types de phytocénose

11.3.1. Ordination phytosociologique

Le traitement des 152 relevés phytocénotiques (cf. § 5.3.2.1) permet de définir 43 types de phytocénoses (cœnotaxons élémentaires* ou CœE): 2 types de pâturages non boisés (**1000**), 15 types de pâturages peu boisés (**2000**), 14 types de pâturages très boisés (**3000**) et 12 types de bois pâturés ou non pâturés (**4000**). 12 relevés sont écartés de l'analyse car incomplets ou hétérogènes.

40 CœE sont définis par moins de 10 relevés, 34 par moins de 5 et 17 par un seul relevé. On constate donc que la diversité des types de phytocénose est très grande par rapport à la taille de notre échantillon. Notre typologie, établie sur l'ensemble du Jura suisse, *ne peut donc être considérée comme exhaustive et définitive*, sauf peut-être à l'intérieur des sites choisis pour la cartographie: priorité a été donnée à la description détaillée des phytocénoses cartographiées, ce qui a permis d'affiner leur typologie.

Sur la base de leur composition synusiale, les CœE sont regroupés en 22

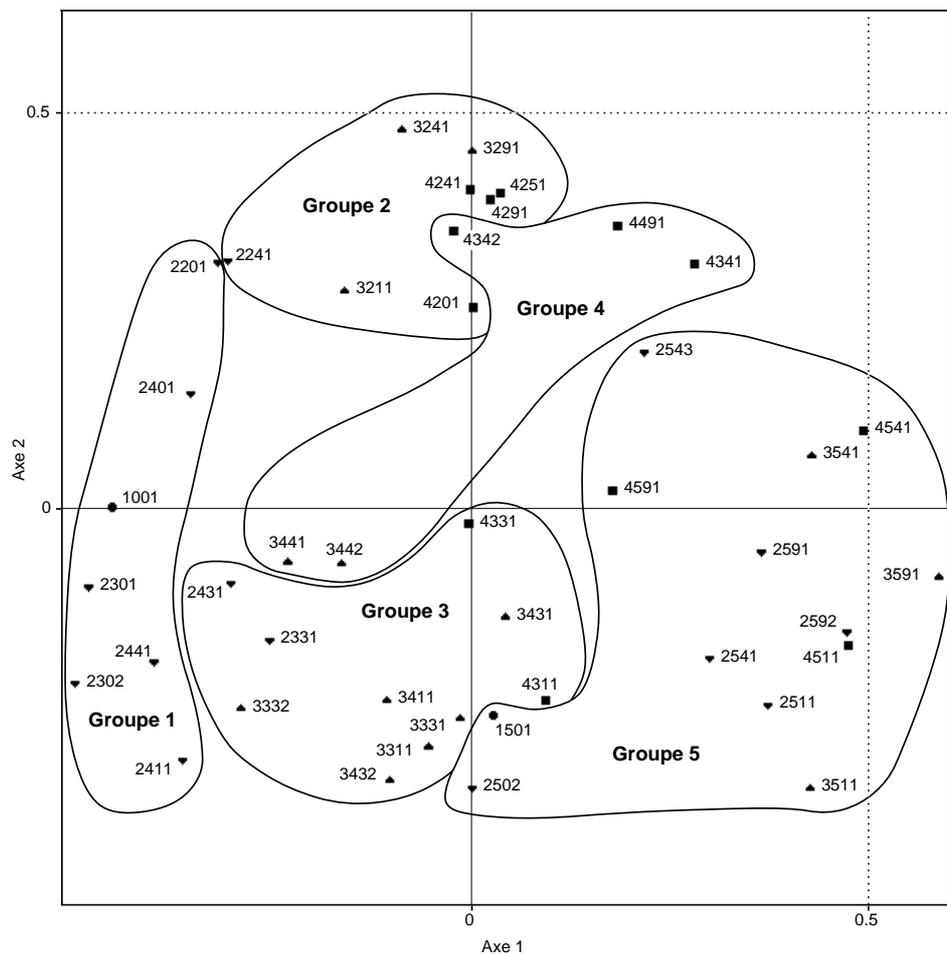


Fig. 11.6: Projection selon le plan 1-2 des relevés centroïdes de l'analyse en coordonnées principales des 43 cœnotaxons élémentaires (indice de similarité: coefficient de van der Maarel).

cœnassociations (suffixe *-coenetum*), subdivisées le cas échéant en sous-cœnassociations (suffixe *-coenetosum*). Tous les cœnotaxons décrits ici sont nouveaux, étant donné que l'approche synusiale intégrée n'a jamais été appliquée aux pâturages boisés. Une même cœnassociation peut regrouper des phytocénoses de catégories différentes (**2000** et **3000** par exemple).

La description détaillée des cœnotaxons élémentaires se trouve dans les *fiches descriptives* (4 pages et un tableau par CœE), accompagnées d'une *clé de détermination des phytocénoses* et d'un tableau phytosociologique synthétique, le tout étant regroupé dans le Volume III.

L'application de la procédure standard d'analyses multivariées (décrite dans le § 5.3.1.2) aux 43 relevés centroïdes* permet de constater que, du strict point de vue de leur composition synusiale, les cœnotaxons élémentaires se répartissent en 5 grands groupes (fig. 11.6), relativement indépendants du taux de boisement.

11.3.2.1. *Pâturages intensifs de l'étage montagnard*

Le **groupe 1** est différencié par des prés pâturés eutrophes (**h236, h207**) et des groupements piétinés (**h201, h222, M302**). Il correspond à des pâturages de l'étage montagnard, non ou peu boisés, exploités intensivement: il regroupe le *Lolio-Festucocoenetum* et le *Gentiano-Poocoenetum* (à caractère calcicole et différencié par **h230** et **M307**):

- 2441** *Gentiano luteae - Poocoenetum acericoenetosum* (4 relevés)
- 2411** *Gentiano luteae - Poocoenetum hylocomiocoenetosum* (7 relevés)
- 2302** *Gentiano luteae - Poocoenetum loliocoenetosum* (4 relevés)
- 2401** *Lolio perennis - Festucocoenetum acericoenetosum* (1 relevé)
- 2201** *Lolio perennis - Festucocoenetum fraxinocoenetosum* (2 relevés)
- 2301** *Lolio perennis - Festucocoenetum piceocoenetosum* (4 relevés)
- 1001** *Lolio perennis - Festucocoenetum typicum* (5 relevés)

11.3.2.2. *Pâturages de l'étage montagnard inférieur*

Le **groupe 2** est différencié par des syntaxons arborescents, arbustifs et herbacés thermophiles (**a006, a012, b103, B105, h231, h251, h224, H238**). Il correspond à des pâturages très boisés (sauf **2241**) et à des bois pâturés de l'étage montagnard inférieur, exploités extensivement (sauf **4201**), rangés dans cinq cœnassociations:

- 3211** *Aegopodio podagrariae - Piceocoenetum* (3 relevés)
- 4241** *Asaro europaei - Fagocoenetum rubocoenetosum* (1 relevé)
- 4291** *Asaro europaei - Fagocoenetum typicum* (1 relevé)
- 3291** *Carici albae - Pinocoenetum brachypodiocoenetosum* (3 relevés)
- 4251** *Carici albae - Pinocoenetum typicum* (2 relevés)
- 3241** *Primulo canescentis - Prunocoenetum fagocoenetosum* (3 relevés)
- 2241** *Primulo canescentis - Prunocoenetum typicum* (17 relevés)
- 4201** *Stellario mediae - Carpinocoenetum* (1 relevé)

11.3.2.3. *Pâturages acidoclines à épicéa de l'étage montagnard moyen et supérieur*

Le **groupe 3** est différencié par des syntaxons herbacés et muscinaux acidoclines et hygroclines (**h209, h203, h220, h206, h237, M310, M303**). Il correspond à des pâturages boisés et à des bois pâturés largement dominés

par l'épicéa, de l'étage montagnard moyen et supérieur, rangés dans cinq cœnassociations:

- 3431 *Carici davallianae* - *Piceocoenetum* (2 relevés)
- 4331 *Galio rotundifolii* - *Piceocoenetum abieticoenetosum* (4 relevés)
- 4311 *Galio rotundifolii* - *Piceocoenetum aspleniocoenetosum* (1 relevé)
- 3411 *Nardo strictae* - *Piceocoenetum gentianocoenetosum* (1 relevé)
- 2431 *Nardo strictae* - *Piceocoenetum festucocoenetosum* (2 relevés)
- 3311 *Nardo strictae* - *Piceocoenetum oxalidocoenetosum* (1 relevé)
- 3432 *Nardo strictae* - *Piceocoenetum typicum* (2 relevés)
- 2331 *Ranunculo repentis* - *Piceocoenetum* (2 relevés)
- 3331 *Stellario nemori* - *Piceocoenetum nardocoenetosum* (5 relevés)
- 3332 *Stellario nemori* - *Piceocoenetum ranunculocoenetosum* (4 relevés)

11.3.2.4. *Pâturages calcicoles à hêtre de l'étage montagnard supérieur et moyen*

Le **groupe 4** est différencié par **a001, B116, h250 et H217**: Il s'agit de pâturages très boisés et de bois pâturés dominés par le hêtre et l'érable sycomore, de l'étage montagnard supérieur et moyen, rangés dans deux cœnassociations:

- 3442 *Gentiano luteae* - *Fagocoenetum luzulocoenetosum* (4 relevés)
- 3441 *Gentiano luteae* - *Fagocoenetum typicum* (10 relevés)
- 4341 *Oxalido acetosellae* - *Fagocoenetum aspleniocoenetosum* (1 relevé)
- 4491 *Oxalido acetosellae* - *Fagocoenetum senecionicoenetosum* (1 relevé)
- 4342 *Oxalido acetosellae* - *Fagocoenetum typicum* (1 relevé)

11.3.2.5. *Pâturages de l'étage subalpin*

Le **groupe 5** est différencié par des syntaxons subalpins (**B113, b104, h235, h221, h214, h240, h216, H234, H210**). Il se compose de cinq cœnassociations:

- 4591 *Cicerbito alpinae* - *Piceocoenetum* (1 relevé)
- 2511 *Homogyno alpinae* - *Piceocoenetum gentianocoenetosum* (8 relevés)
- 3511 *Homogyno alpinae* - *Piceocoenetum plantaginicoenetosum* (11 relevés)
- 1501 *Poo alpinae* - *Alchemillocoenetum typicum* (2 relevés)
- 2502 *Poo alpinae* - *Alchemillocoenetum piceocoenetosum* (5 relevés)
- 4511 *Sorbo glabratae* - *Piceocoenetum aspleniocoenetosum* (1 relevé)
- 3591 *Sorbo glabratae* - *Piceocoenetum fagocoenetosum* (1 relevé)
- 2591 *Sorbo glabratae* - *Piceocoenetum genistocoenetosum* (1 relevé)
- 2592 *Sorbo glabratae* - *Piceocoenetum pulsatillocoenetosum* (1 relevé)
- 2543 *Valeriano montanae* - *Fagocoenetum bromocoenetosum* (1 relevé)
- 2541 *Valeriano montanae* - *Fagocoenetum festucocoenetosum* (5 relevés)
- 3541 *Valeriano montanae* - *Fagocoenetum homogynocoenetosum* (3 relevés)
- 4541 *Valeriano montanae* - *Fagocoenetum typicum* (1 relevé)

11.3.3. *Biodiversité des types de phytocénoses*

En considérant les deux indices de biodiversité phytocénotique que sont la diversité synusiale moyenne et la richesse floristique potentielle moyenne (fig. 11.7), on remarque que la plupart des types de pâturages peu ou très boisés (**2000, 3000**) présentent des indices élevés. En revanche, la richesse floristique potentielle est relativement faible dans les bois pâturés, même quand la diversité synusiale est moyenne. Les pâturages non boisés de l'étage subalpin (**1501**) sont nettement plus riches en espèces et en synusies

que leur équivalent montagnard (**1001**).

Certains types présentent une richesse floristique élevée malgré une faible diversité synusiale (**2201**, **4291**). Le type **3332** se distingue par une diversité synusiale moyenne très élevée, supérieure à 3. Les types **2241**, **3211** et **3241**, du domaine de l'étage montagnard inférieur, sont les plus riches en espèces (plus de 200 espèces potentielles en moyenne). Le type **4201** (chênaie-charmaie intensivement parcourue) détient quant à lui le record de la plus faible diversité synusiale, avec une richesse floristique potentielle très faible.

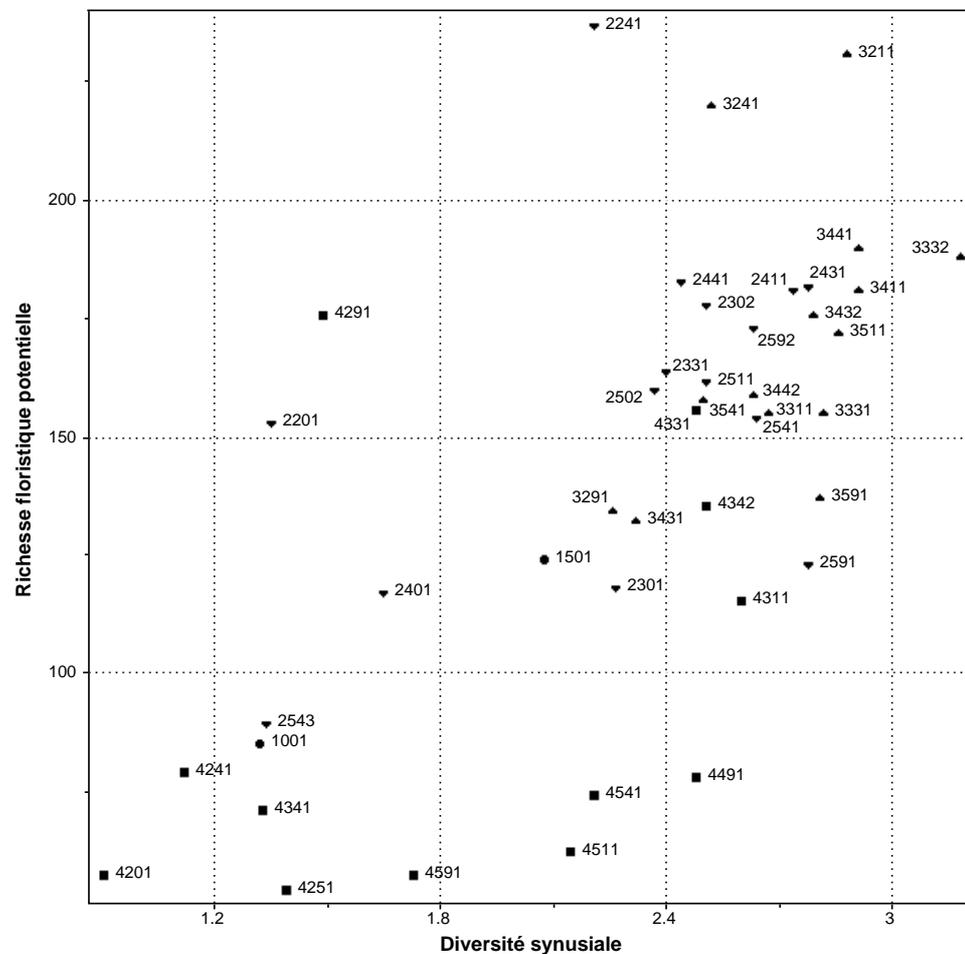


Fig. 11.7:
Diagramme de
dispersion des 43
types de phytocénoses
selon la diversité
synusiale moyenne et
la richesse floristique
potentielle moyenne.

11.3.4.

Ordination phyto-écologique

L'Analyse Canonique des Correspondances* appliquée aux cœnotaxons élémentaires porte sur les 43 relevés centroïdes; la matrice «espèces» contient 96 syntaxons élémentaires arborescents, arbustifs, herbacés et muscinaux, la matrice «environnement» 18 variables écologiques, dont certaines sont déduites de la composition synusiale (cf. § 5.3.2.3).

La figure 11.8 représente la matrice de corrélation de ces 18 variables écologiques. Les corrélations négatives apparaissent en italique, les coeffi-

cients de corrélation les plus élevés (supérieurs à 0.6) en gras. On constate que la pression de pâturage et la valeur pastorale sont fortement corrélées positivement entre elles, et corrélées négativement avec le recouvrement de la strate arborescente (taux de boisement). L'indice de régénération (cf. § 6.4) est corrélé positivement avec le recouvrement des buissons, ainsi qu'avec la densité des résineux et des feuillus dans leurs stades arbustifs, tandis qu'il est corrélé négativement avec la pression de pâturage et la valeur pastorale. La diversité synusiale, la richesse floristique potentielle et la diversité phytosociologique sont corrélées positivement entre elles mais semblent peu dépendantes des autres variables.

Considérées isolément, les cinq variables les plus explicatives sont, dans l'ordre, l'altitude, la densité des feuillus arborescents, la pression de pâturage, la valeur pastorale et le recouvrement des arbres. L'altitude seule explique 6.8% de la variation des données phytosociologiques, l'altitude et la pression 13.1%, l'altitude, la pression et la densité des feuillus arborescents 18.6%; l'ensemble des 18 variables explique 61.6% de cette variation. La valeur pastorale étant fortement corrélée avec la pression, on a choisi de retenir les quatre variables actives suivantes: altitude, recouvrement de la strate arborescente, pression de pâturage et densité des feuillus arborescents. Ces quatre variables expliquent ensemble 23.1% de la variation des données phytosociologiques.

Les résultats de cette analyse sont illustrés par la figure 11.9. Le graphe principal (bas de la page) montre la projection des CoeE selon les axes factoriels 1 et 2 de l'ACC. Pour des raisons de lisibilité, les variables explicatives (vecteurs centrés et normés à 1) sont isolées dans le graphe du haut de la page; le rayon du cercle est de 1. Les variables actives y sont représentées par des flèches reliées à l'origine, les variables passives — qui n'interviennent pas dans l'ordination des relevés — par des losanges (pointes de flèches non reliées à l'origine). L'axe 1 représente 7.7% de la variation des données, l'axe 2 6.4%, soit au total 14.1% pour le plan 1-2.

On a entouré sur le graphe les cinq groupes issus du traitement des données phytosociologiques seules (cf. § précédent). On constate que les variables

Fig. 11.8: Matrice de corrélation des 18 variables écologiques associées aux 43 types de phytocénoses: altitude moyenne, exposition moyenne (axe sud-nord et axe ouest-est), pente moyenne, recouvrement moyen de la strate arborescente et de la strate arbustive, diversité synusiale moyenne, richesse floristique potentielle moyenne, diversité phytosociologique moyenne, pression de pâturage moyenne, valeur pastorale moyenne, indice moyen de régénération, densité moyenne des feuillus (stades arborescents, arbustifs et herbacés) et des résineux (stades arborescents, arbustifs et herbacés).

Nord	0.373																		
Est	-0.331	-0.458																	
Pente	0.124	-0.158	0.167																
RecA	-0.297	-0.041	0.121	0.210															
RecB	-0.191	-0.222	-0.028	0.199	0.491														
DivSyn	0.302	0.289	-0.046	-0.196	-0.132	0.121													
Ricflo	-0.160	-0.069	0.158	-0.022	-0.393	-0.065	0.618												
DivPhy	-0.070	0.026	0.138	-0.009	-0.215	0.134	0.805	0.929											
Pression	-0.095	-0.008	-0.057	-0.295	-0.650	-0.645	-0.003	0.339	0.148										
VP	0.071	-0.007	-0.144	-0.280	-0.795	-0.552	0.021	0.343	0.159	0.849									
IndRég	0.139	0.046	-0.195	0.001	0.585	0.692	0.149	-0.270	-0.067	-0.700	-0.629								
FeuA	-0.353	-0.286	0.124	0.393	0.579	0.251	-0.457	-0.214	-0.235	-0.227	-0.388	0.245							
FeuB	-0.057	-0.093	-0.101	0.157	0.430	0.773	0.069	-0.123	0.041	-0.614	-0.477	0.724	0.308						
FeuH	-0.217	0.069	0.244	0.002	0.486	0.214	-0.084	-0.152	-0.090	-0.342	-0.428	0.365	0.273	0.255					
ResA	-0.116	0.078	0.143	-0.053	0.799	0.422	0.178	-0.299	-0.070	-0.596	-0.660	0.551	0.018	0.254	0.443				
ResB	0.269	0.085	-0.267	-0.111	0.439	0.563	0.216	-0.283	-0.081	-0.564	-0.518	0.898	0.049	0.413	0.173	0.539			
ResH	-0.255	0.001	0.136	-0.082	0.422	0.099	-0.155	-0.067	-0.090	-0.446	-0.398	0.167	0.269	0.132	0.156	0.312	0.071		
	Altitude	Nord	Est	Pente	RecA	RecB	DivSyn	Ricflo	DivPhy	Pression	VP	IndRég	FeuA	FeuB	FeuH	ResA	ResB		

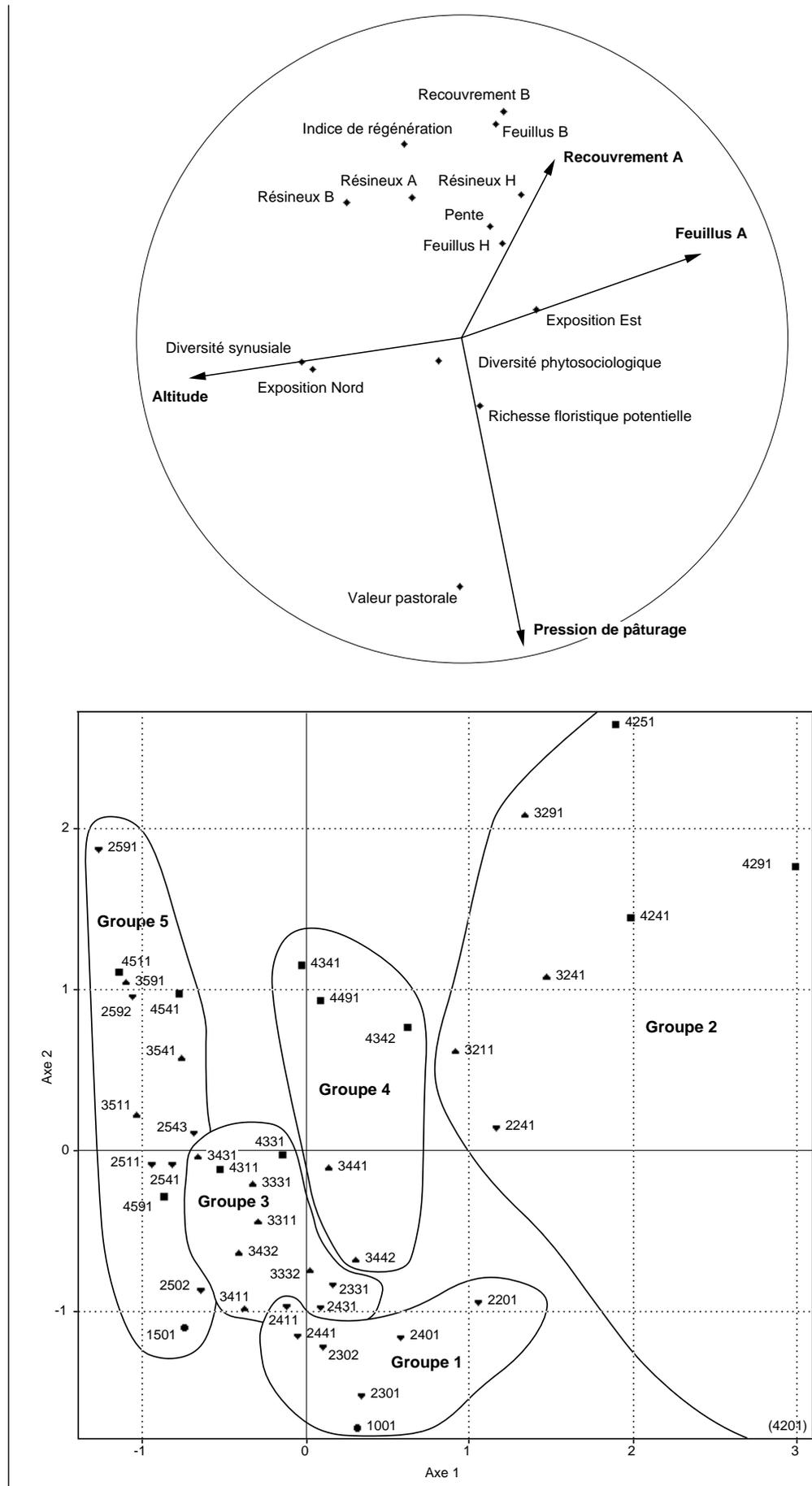


Fig. 11.9: Projection selon le plan 1-2 des relevés centroïdes (en bas) et des vecteurs (4 variables écologiques actives et 15 passives, en haut) de l'analyse canonique des correspondances des 43 cœnotaxons élémentaires.

choisies pour contraindre l'analyse permettent d'isoler nettement ces groupes sur le plan 1-2. Les groupes 2 (pâturages de l'étage montagnard inférieur) et 5 (pâturages de l'étage subalpin) sont séparés par l'axe 1 qui est corrélé négativement avec l'altitude et positivement avec la densité des feuillus arborescents: ce résultat confirme le déterminisme essentiellement climatique (thermique) de ces deux groupes. La densité des feuillus arborescents permet d'isoler les groupes 3 (phytocénoses dominées par l'épicéa) et 4 (phytocénoses dominées par le hêtre), dans le domaine de l'étage montagnard moyen et supérieur. Le groupe 1 (pâturages intensifs) est isolé par l'axe 2, corrélé négativement avec la pression de pâturage. Au sein du groupe 2, le relevé **4201** (hors des limites du cadre) est nettement isolé des autres en raison de sa forte pression de pâturage.

Les quatre grandes catégories de cénotaxons basées sur le taux de boisement (**1000, 2000, 3000 et 4000**), se retrouvent approximativement ordonnés le long de l'axe 2, celui-ci n'étant que très partiellement corrélé avec le recouvrement de la strate arborescente.

Le diagramme de dispersion de l'indice de régénération en fonction de la pression de pâturage (fig. 11.10) suggère que les possibilités de régénération sont d'autant plus faibles que la pression est élevée. Cependant, une pression faible ne signifie pas forcément que la régénération soit favorable: certains types de bois pâturés subissent une pression très faible mais présentent un

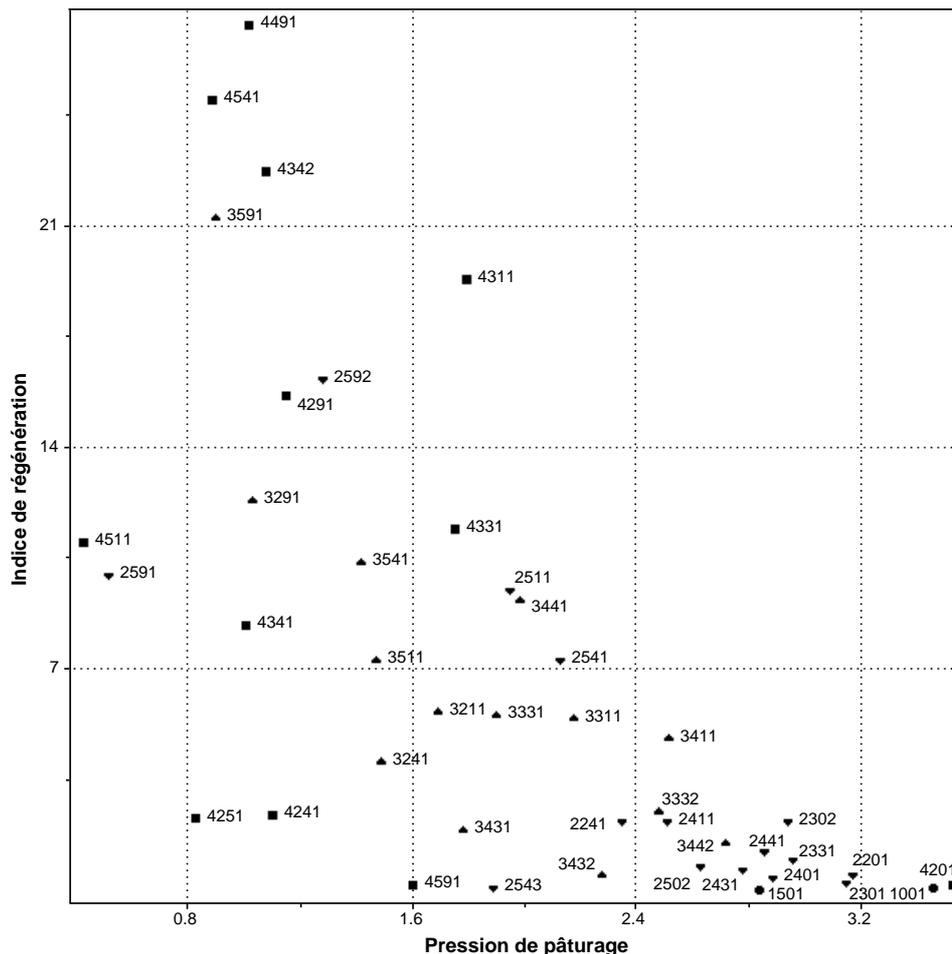


Fig. 11.10: Diagramme de dispersion des 43 types de phytocénoses selon la pression de pâturage moyenne et l'indice moyen de régénération.

indice de régénération peu élevé (4251, 4241, 4591). Ainsi, une faible pression de pâturage apparaît comme une condition nécessaire mais non suffisante à la régénération du boisé. Les phytocénoses présentant l'indice de régénération le plus élevé sont des bois faiblement pâturés ou des pâturages boisés abandonnés (4491, 4541, 4342, 3591, 4311, 2592, 4291).

La proportion de feuillus dans la strate arborescente peut être calculée à partir des densités moyennes des feuillus et des résineux. On constate (fig. 11.11) que les phytocénoses à forte proportion de feuillus se rencontrent de préférence sur des versants exposés au sud. La situation topographique et la pente influent également sur l'équilibre feuillus-résineux: les pentes fortes et les crêtes sont plus favorables aux feuillus, tandis que les replats sont généralement dominés par l'épicéa. L'altitude joue également un rôle important: les feuillus sont particulièrement importants à l'étage montagnard inférieur et à l'étage montagnard supérieur.

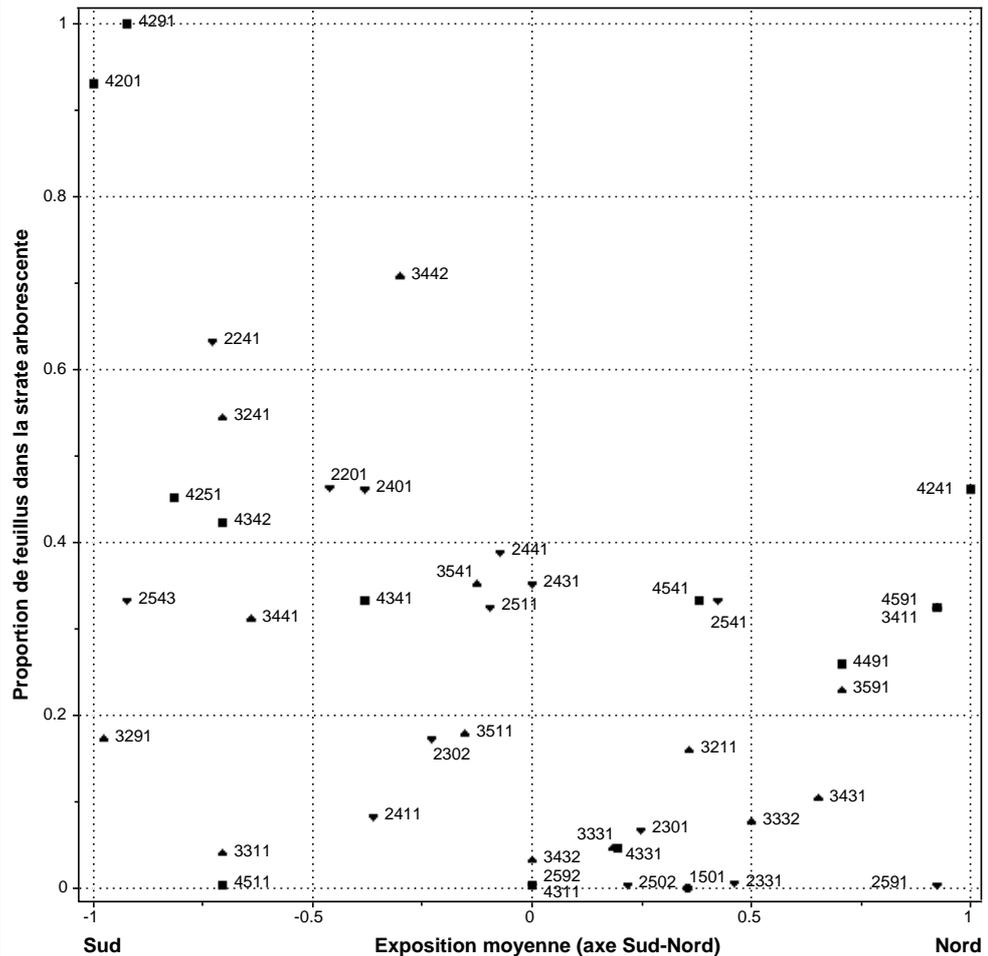


Fig. 11.11: Diagramme de dispersion des 43 types de phytocénoses selon l'exposition moyenne (composante sud-nord) et la proportion de feuillus dans la strate arborescente (densité relative).

12. Sols et humus

Résumé

L'étude des **sols** des pâturages boisés permet d'établir définitivement qu'après la dernière glaciation, tout le Jura a été recouvert d'une couche, de quelques dizaines de centimètres d'épaisseur, de limons d'origine cristalline, apportés par le vent. Ces limons se sont ensuite accumulés dans les dépressions.

On peut ainsi subdiviser les sols jurassiens des pâturages boisés en trois catégories principales: (1) les **sols superficiels**, sur calcaire, sans influence de limons, très perméables, peu profonds et secs (CALCOSOL); (2) les **sols profonds**, sur un dépôt de limons supérieur à 50 cm, caractérisés par une bonne rétention de l'eau, voire par une hydromorphie de surface et par un pH acide (BRUNISOL, NEOLUVISOL); (3) les **sols issus de la double influence des limons éoliens et de la roche calcaire** sous-jacente, bénéficiant d'une bonne rétention hydrique due à la présence des limons et d'un pH peu acide dû aux remontées biologiques du calcium (BRUNISOL saturé, BRUNISOL SUR CALCOSOL). Ces sols représentent 80% de l'échantillonnage pédologique.

La reconnaissance de ce dernier phénomène est d'un intérêt primordial car les sols issus de la double influence du loess et du calcaire sont les sols les plus **fertiles** du Jura. On constate que ces sols ont été largement défrichés, engraisés et mis en pâture. Ils supportent les herbages avec les valeurs pastorales les plus élevées.

Les tests statistiques montrent que les types de synusies herbacées sont étroitement corrélés avec les types de sols. De nombreuses variables édaphiques, dont le taux de matière organique, l'activité biologique, l'hydromorphie, la profondeur et le pH en surface, expliquent la présence des synusies. Néanmoins, l'influence anthropique peut masquer certaines de ces relations.

L'étude micromorphologique des **humus** permet de saisir l'**histoire** et/ou le **fonctionnement** du lieu de prélèvement. La succession des couches organiques marque les étapes de l'évolution et toute discontinuité dans cette succession indique une modification du fonctionnement de l'humus et donc partant de là, du fonctionnement de l'écosystème étudié. L'humus enregistre les événements du passé: dans certains pâturages, on met ainsi en évidence un ancien épisode forestier. L'étude comparative de plusieurs profils d'humus d'une même station permet de comprendre son fonctionnement et de l'interpréter en vue d'une gestion optimisée. Si l'étude des humus donne des indications très précises, elle se révèle toutefois longue à mettre en œuvre et ne peut être employée que dans des cas particuliers où elle s'avère indispensable pour une compréhension fine des processus.

12.1. *Typologie des sols*

12.1.1. *Types et diversité des sols des pâturages boisés*

Les investigations pédologiques ont permis de décrire 91 profils dans le domaine défini pour l'étude PATUBOIS. Ils ont été classés selon le *Référentiel Pédologique* (BAIZE et GIRARD 1992) en 12 types principaux, ce qui correspond à environ un tiers de la trentaine de références* présentes sur le massif jurassien. Les sols les plus fréquemment rencontrés dans le Jura sont présents dans notre échantillonnage.

La figure 12.1 présente la répartition des sols, en pourcentage, d'après leur appartenance à un type de sol. Dans le *Référentiel Pédologique*, les BRUNISOLS forment un Grand Ensemble de Références (GER). Ce concept central se subdivise en quatre références: BRUNISOL SATURÉ, BRUNISOL MÉSOSATURÉ, BRUNISOL OLIGO-SATURÉ et BRUNISOL RESATURÉ. Ils se distinguent en fonction du rapport S/T (taux de saturation*) de l'horizon S. Comme l'analyse du taux de saturation est gourmande en temps et en argent, il n'était pas envisageable, dans le cadre de PATUBOIS, de l'appliquer aux 21 échantillons. On a donc pris le parti de rester au niveau du GER pour ces sols.

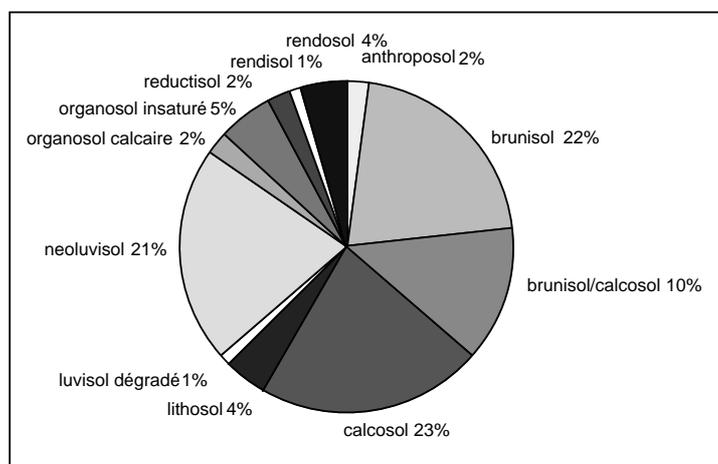


Fig. 12.1:
Répartition des sols
d'après leur appartenance à une référence.

Sur cette même figure, on constate que quatre références dominent nettement. Le BRUNISOL, le NEOLUVISOL, le CALCOSOL et l'intergrade BRUNISOL sur CALCOSOL représentent 80% des sols pris en considération. Parmi les 8 autres références aucune n'est présente à plus de 5%. Certaines, comme le LUVISOL DÉGRADÉ et le RENDISOL, peuvent être considérées comme rares dans notre domaine.

12.1.2. *Description des sols*

Un type central de chaque sol a été choisi pour une description détaillée. La légende des schémas est présentée dans la figure 12.2.

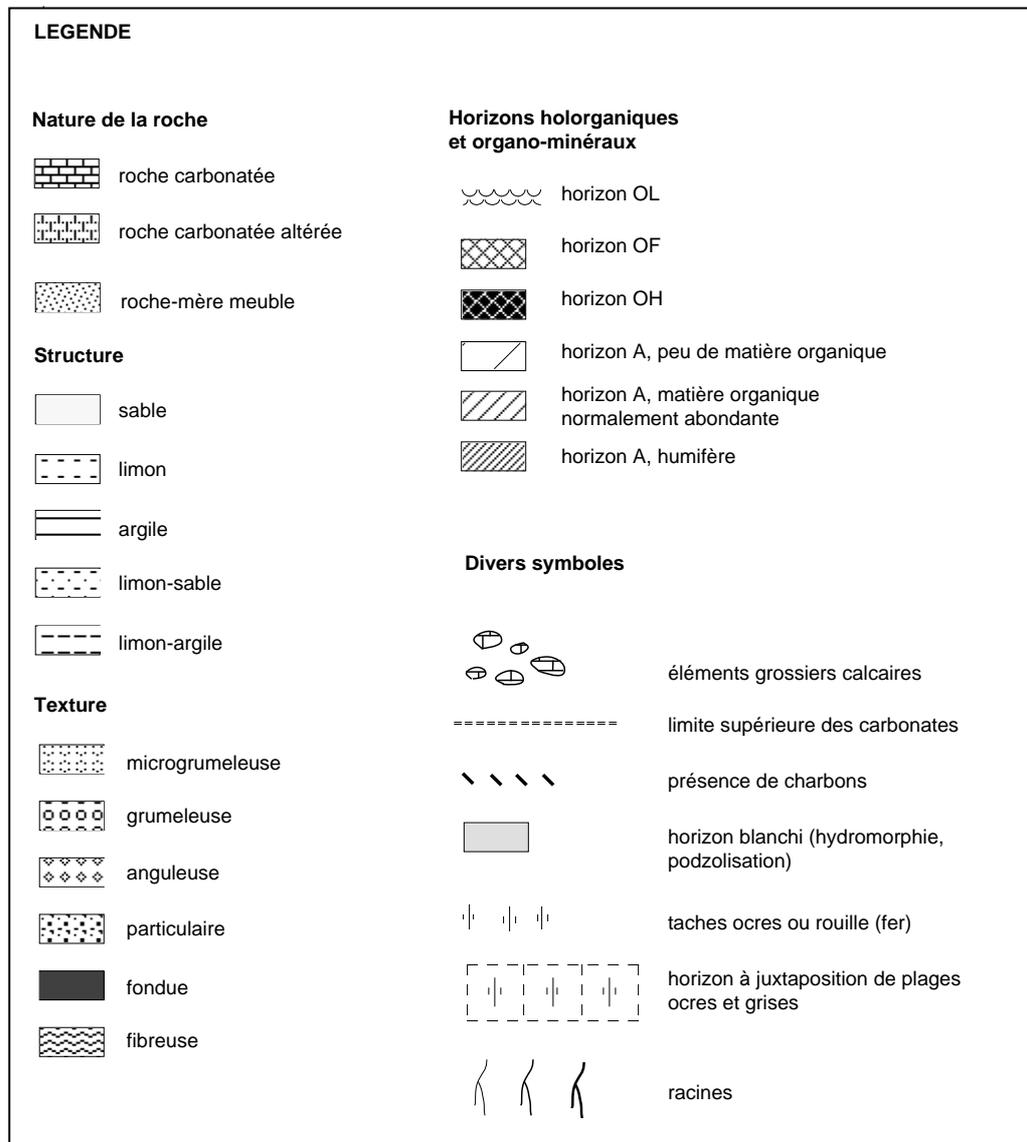
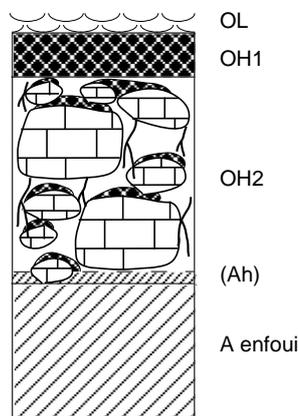


Fig. 12.2: Symboles utilisés pour les schémas des sols.

ANTHROPOSOL TRANSFORMÉ



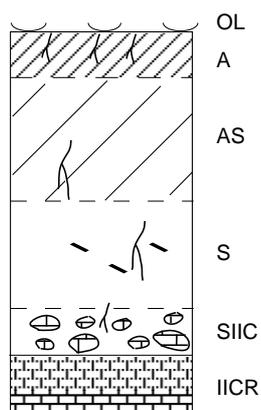
Ce type de sol est caractérisé par une transformation intense d'origine anthropique, dont l'état naturel initial n'est plus reconnaissable. Dans le cas des pâturages boisés jurassiens, le sol d'origine est enfoui sous un murgier.

Description:

L'horizon supérieur doit sa cohésion à la présence de nombreuses racines. La terre fine est noire, très humifère (OH1), carbonatée. Elle peut être éventuellement désaturée en surface. Le pH varie entre 6.5 et 7.5. L'entassement des blocs calcaires crée un horizon OH2 très lacunaire. La matière organique est déposée sur la surface des blocs. Cet horizon repose sur une ébauche ac-

tuelle d'horizon Ah ou directement sur un ancien horizon organo-minéral enfoui (A). Celui-ci est également carbonaté, avec un pH de 6.5. On peut encore y observer des racines vivantes.

BRUNISOL



Les BRUNISOLS présentent une grande variation de profondeur allant de 15 à 45 cm. Ils reposent parfois sur une dalle compacte mais la plupart du temps l'horizon minéral C est formé de cailloux calcaires et réagit faiblement à HCl. Le matériau d'origine est un loess cristallin. Il est responsable de leur texture limoneuse homogène. Ces sols, du fait de leur évolution peu marquée, n'ont pas de limites nettes entre les différents horizons. La transition se fait graduellement et la coloration varie peu entre brun et ocre. On trouve souvent des traces de charbon dans l'horizon S. On observe quelquefois une hydromorphie dans les horizons de surface (Ag ou Sg).

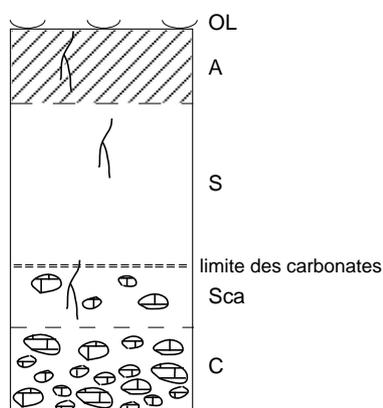
Description:

L'horizon de surface A est un horizon mince, brun à brun foncé, organo-minéral, souvent microgrumeleux, voire grumeleux. Son pH varie de 4.5 à 6.5 avec un pH modal* de 5.0. Il ne contient jamais de carbonates. Il se transforme insensiblement en un horizon de transition AS qui possède les caractéristiques des deux horizons adjacents.

L'horizon structural S, de couleur ocre à brun ocre, particulaire ou structuré en polyèdres, peut également présenter une structure microgrumeleuse semblable à celle de l'horizon A. Sa texture est généralement limoneuse et le pH va de 4.5 à 6.5 (pH modal 5.0). Aucune réaction aux carbonates n'a été observée. Il surmonte soit un horizon de transition SC ou directement l'horizon C, voire la roche dure R.

L'horizon C, de texture argilo-limoneuse ou argileuse réagit faiblement à HCl. L'effervescence n'est perceptible qu'à l'oreille. Son pH est de 6.0 (5.5-7.0). Sa structure peut être particulaire ou anguleuse et on y observe souvent quelques racines.

BRUNISOL SUR CALCOSOL



Ce sol, fréquemment observé sur la chaîne jurassienne, est un intergrade entre les BRUNISOLS et les CALCOSOLS. Il est caractérisé par la présence d'un horizon Sca (horizon S carbonaté) dès 20-30 cm de profondeur (profondeur totale de 25 à 40 cm). Il résulte d'un dépôt relativement mince de loess sur une couche de calcaire fortement fragmenté qui libère activement des carbonates. La couleur de ce sol est

plus foncée que celle d'un BRUNISOL, elle varie entre le brun et le brun foncé.

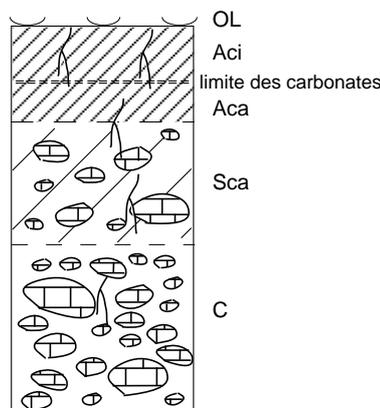
Description:

L'horizon A est brun foncé à brun noir, son pH est de 5.5 (4.5-6.0). Il est complètement désaturé, généralement limoneux, de structure microgrumeleuse à grumeleuse. Il est souvent traversé par un réseau dense de racines.

L'horizon S sous-jacent est encore assez foncé car il contient de la matière organique mais son pH augmente d'une demi-unité: 6.0 (5.0-6.0) par rapport à l'horizon A. Habituellement anguleux ou polyédrique, il peut néanmoins présenter une structure grumeleuse sous l'influence de la matière organique. La présence de quelques cailloux n'est pas exclue.

L'horizon Sca se démarque des horizons qui le surmontent par un squelette calcaire abondant. La présence des carbonates est constante même s'ils se trouvent en quantité variable. Le pH continue d'augmenter modérément: 6.5 (6.0-7.0). Cet horizon contient un taux plus élevé d'argile. Sa structure est très variable, parfois microgrumeleuse, mais généralement particulière ou fondue. L'horizon Sca repose toujours sur une couche de calcaire fragmenté C.

CALCOSOL



Les CALCOSOLS qui ont été décrits sont caractérisés, à quelques exceptions près, par un abondant squelette calcaire présent sur la quasi totalité du profil. Le calcium stabilise la matière organique qui confère aux sols une coloration très foncée. Ces sols sont de profondeur variable. La plupart se situent entre 20 et 30 cm mais le plus mince est de 7 cm et le plus profond atteint 50 cm. Les CALCOSOLS ne sont pas texturalement homogènes. Si la fraction limono-sableuse est la plus abondante, on

rencontre aussi bien une texture argileuse que limoneuse ou sableuse. L'horizon-diagnostic est le Sca, rarement accompagné de l'horizon Sci. Lorsque ce dernier est présent, il est très mince, nettement plus que l'horizon Sca. C'est là que réside la différence avec les BRUNISOLS sur CALCOSOL, dont l'horizon Sci est plus épais que l'horizon Sca.

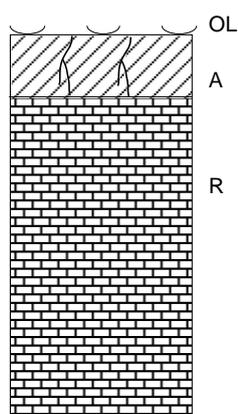
Description:

L'horizon Aci, lorsqu'il existe, est mince, noir et micro- à mésogrumelleux. Il est relativement acide: 6.0 (5.5-7.0). Il surmonte presque toujours l'horizon Aca qui, également noir ou brun foncé, est complètement carbonaté et son pH est proche de la neutralité (6.0-7.0, pH modal 6.5). Il est grumeleux la plupart du temps mais peut aussi être micro- ou mésogrumelleux.

L'horizon Sca est assez épais, de 10-20 cm. Légèrement plus clair que Aca, il reste pourtant d'une coloration brune plutôt foncée. Parfois grumeleux, il peut être également particulière, anguleux ou même fondu selon sa texture. Il est neutre, de pH 7.0 (6.5-7.0). L'horizon C est toujours formé de calcaire

fortement fragmenté.

LITHOSOL

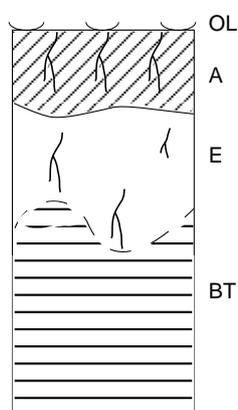


Limités en profondeur par une roche dure, peu altérée, ces sols atteignent au maximum 10 cm. Ceux qui ont été décrits se situent entre 4 et 7 cm. Ils peuvent être décarbonatés mais montrent toujours une légère réaction à HCl au contact de la dalle.

Description:

L'horizon A est le seul existant et il se trouve donc directement en contact avec la dalle calcaire compacte (R). Cet horizon peut être carbonaté ou non. Son pH présente des valeurs entre 6.0 et 7.0. Il est généralement microgrumeleux, noir ou brun foncé.

LUVISOL DÉGRADÉ



Un seul exemple de ce type de sol a été observé. Les LUVISOLS sont liés à un processus pédogénétique prédominant: l'illuviation* des argiles. Ce phénomène détermine leur morphologie et leur fonctionnement. Le climat du Haut-Jura et les limons éoliens comme roche-mère seraient favorables à la genèse des LUVISOLS, mais celle-ci est, la plupart du temps, contrecarrée par la présence de carbonates à une profondeur raisonnablement atteignable par les racines de la végétation. Ce n'est que dans des cas particuliers, où le dépôt de loess est très épais, que les LUVISOLS peuvent se former.

Description:

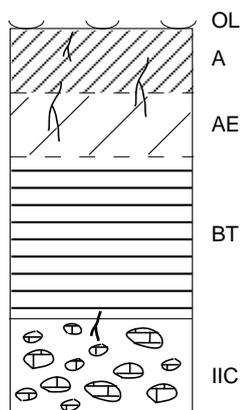
L'horizon organo-minéral de surface A est relativement épais, avec une limite inférieure sinuée et nette. Il est microgrumeleux, limoneux, de couleur brun foncé. Son pH est de 4.8 et il présente quelques taches d'oxydo-réduction. Les racines exploitent essentiellement ce premier horizon.

L'horizon A surmonte un horizon caractéristique, E, fortement appauvri en fer et en minéraux phylliteux*. Celui-ci est ocre blanc, possède une structure poudreuse et un pH de 4.5. D'une épaisseur de 10-30 cm, l'horizon E présente une limite inférieure sinuée et diffuse.

L'horizon BT sous-jacent est un horizon d'accumulation d'argile liée au fer, ce qui lui confère une couleur brun rouge. Il est bien entendu de texture argileuse et sa structure est fondue. Quelques racines parviennent jusqu'à ce niveau.

NEOLUVISOL

Les NEOLUVISOLS, comme les LUVISOLS, sont issus du loess et possèdent un horizon diagnostique BT d'accumulation d'argile. Cependant ils ne présen-



tent pas d'horizon E blanchi, car le processus d'illuviation est en partie freiné par la présence de calcaire au bas du profil. L'horizon E disparaît souvent au profit d'un horizon de transition AE, contenant encore de la matière organique. Toutefois, l'un et/ou l'autre peuvent être présents. Leur profondeur varie entre 30 et 80 cm. Dans un tiers des sols, on note des traces plus ou moins marquées d'hydromorphie en surface.

Description:

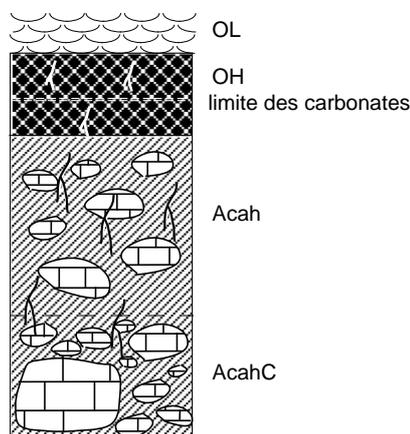
L'horizon A, plus ou moins humifère présente une coloration brun foncé. Il est limoneux et microgrumeleux à grumeleux. La plupart du temps, il est mince, moins de 10 cm. Le pH est variable: il évolue entre 4.0 et 5.5 mais la moyenne se situe à 4.5. De nombreuses racines fines parcourent cet horizon.

L'horizon AE (ou E lorsqu'il est présent) ne présente pas une différence de couleur notable par rapport à l'horizon A. Il est souvent légèrement plus clair. Son pH est un peu plus acide (4.0-5.0, avec une moyenne de 4.3). Généralement, il est limoneux et encore un peu structuré par la présence de matière organique. L'activité des vers de terre y est maintes fois perceptible.

L'horizon d'accumulation d'argile BT est la plupart du temps épais, entre 15 et 30 cm. Une texture argileuse, une structure fondue et une couleur ocre roux caractérisent la morphologie de cet horizon. Son pH est plus élevé que celui des horizons supérieurs et se situe en moyenne autour de 5.0 (mais varie entre 4.0 et 6.5).

Il surmonte un horizon de transition, BTC, plus clair, où le mélange avec le matériel calcaire autochtone commence à se faire sentir. Le pH, en particulier, supérieur d'une unité, est proche de 6.0. Dans certains cas, une légère effervescence à HCl est perceptible.

ORGANOSOL CALCAIRE



Les ORGANOSOLS CALCAIRES se distinguent par un horizon hémiorganique Acah (contenant plus de 8% de carbone organique) qui se développe en milieu aérobie. Ils possèdent un squelette calcaire important. Le calcium libéré forme une gangue autour de la matière organique et empêche sa minéralisation. Tout le profil présente une couleur foncée caractéristique.

Description:

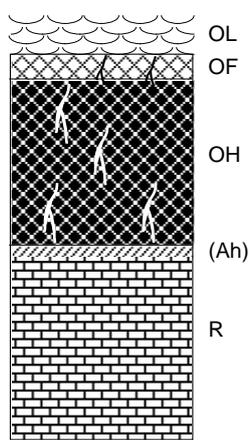
L'horizon supérieur OH, noir, grumeleux, peut renfermer plus de 15% de carbone organique, ce qui le range, malgré la présence de matière minérale, dans la catégorie des horizons holorganiques. Carbonaté, il présente un pH

est neutre (7.0).

L'horizon Acah est également très foncé, brun presque noir. Sablo-limoneux ou limoneux, sa structure est grumeleuse. Il réagit fortement à HCl et son pH est neutre. L'activité biologique, variable, peut être de type zoogène* ou mycogène*.

Le dernier horizon AcaC se distingue de celui qui le précède par une augmentation du squelette calcaire et une couleur légèrement plus claire. Il contient encore des racines.

ORGANOSOL INSATURÉ



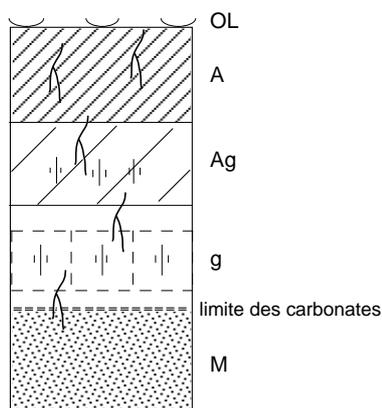
La quasi totalité du profil des ORGANOSOLS INSATURÉS est composé d'horizons holorganiques OH, qui reposent directement sur une roche calcaire compacte. Leur épaisseur varie de 10 à 40 cm. L'existence de ce type de sol est conditionnée par la présence d'une végétation à litière acidifiante et d'un climat plutôt rude. Le profil est parcouru de racines secondaires d'éricacées.

Description:

Tous les profils décrits présentent un horizon OF de 2 à 7 cm, composé de fragments d'aiguilles d'épicéa et de feuilles d'éricacées. Sa structure est lâche, entremêlée voire fibreuse et le pH oscille entre 4.0 et 5.0.

Il surmonte un horizon OH, formé de matière organique décomposée, noire, qui présente une texture savonneuse. Ici également le pH varie entre 4.0 et 5.0. Sous cet horizon, on peut rencontrer parfois une petite couche organo-minérale, très mince qui peut être éventuellement carbonaté.

RÉDOXISOL



Ce type de sol est soumis à l'influence prépondérante de l'eau. Une nappe permanente profonde (ou de surface) fluctue durant la saison et conditionne la présence d'horizons rédoxiques*. Ceux-ci peuvent être engorgés presque toute l'année, auquel cas ils présentent une coloration bleuâtre à verdâtre avec quelques taches de teinte rouille. Ils peuvent être envahis transitoirement par l'eau: on y observe alors des taches d'oxydation (rouille) et/ou de réduction (bleuâtres) plus importantes. La profondeur de ces sols se situe entre 30 et

70 cm. Les pH présentent des valeurs très variables, selon l'abondance des carbonates (5.0-8.0).

Description:

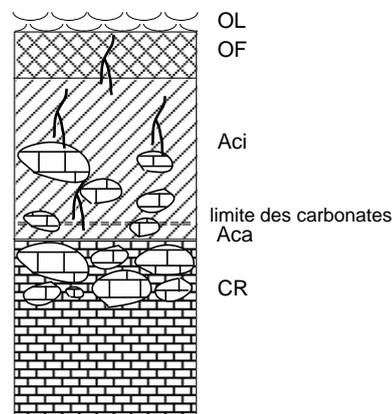
L'horizon A, relativement épais, brun foncé avec des taches rouille

courant le long des racines, est très perturbé en surface par le piétinement du bétail. Il est complètement imprégné d'eau. Son pH s'élève à 5.0 et il possède une structure légèrement grumeleuse, difficilement perceptible à cause de l'humidité.

L'horizon sous-jacent, Ag, est bariolé de vert-gris sur fond brun avec des taches de rouille. La structure est fondue et le pH un peu plus élevé que dans l'horizon supérieur (5.5).

L'horizon rédoxique g est placé directement sous l'horizon Ag, dont il se distingue par une coloration vert-gris et un pH de 6.0. Il est argileux et possède une structure fondue. On observe des zones oxydées le long des racines qui le traversent pour atteindre l'horizon suivant m M, qui est meuble, sableux et totalement carbonaté.

RENDISOL



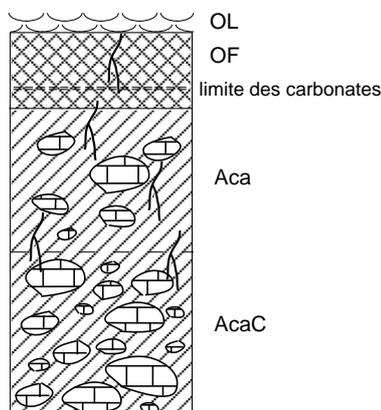
Un seul et unique RENDISOL a été observé. De plus, il ne s'agit pas d'une forme typique puisque ce sol très mince se situe à la limite des LITHOSOLS. Il s'en distingue par une charge calcaire importante et un horizon Aci bien développé. Il possède également un horizon Aca très petit. Les horizons A reposent directement sur la roche-mère. L'horizon structural S est absent.

Description:

Une activité biologique ralentie génère un horizon mixte OFA, brun noir, limono-sableux, grumeleux, avec un pH de 6.5. Aucune effervescence à HCl n'est perceptible.

L'horizon Aci occupe la majeure partie du profil, il est toujours très foncé, de même texture, structure et pH que l'horizon OFA. Il contient de nombreux cailloux dont le diamètre varie de 2 à 15 cm.

Le dernier horizon Aca se distingue du précédent par la présence de carbonates et un pH de 7.0. Il parvient à peine à 2 cm d'épaisseur et repose directement sur une dalle calcaire compacte. Tout le profil est parcouru par de nombreuses racines.



RENDOSOL

Les RENDOSOLS sont caractérisés par la présence d'un horizon organo-minéral humifère et carbonaté posé directement sur la roche-mère. Ils possèdent un squelette calcaire très abondant. Leur profondeur varie entre 20 et 30 cm. On y observe fréquemment une activité intense des vers de terre. La présence d'un mince horizon décarbo-

naté en surface n'est pas exclue.

Description:

On trouve habituellement en surface un horizon holorganique OF, composé de fragments de végétation. Il a une structure lâche et il est souvent carbonaté.

L'horizon Aca occupe la majeure partie du profil. Il est noir, grumeleux et sa texture est limoneuse ou argileuse. Il réagit plus ou moins fortement à HCl et son pH varie entre 6.0 et 7.0. Il contient de nombreuses racines. Il peut surmonter un horizon mixte AcaC ou présenter alors lui-même ce caractère lorsqu'il repose directement sur la roche-mère C.

12.1.3. Résultats des analyses

12.1.3.1. Analyses physico-chimiques

CALCOSOL

Texture

Le CALCOSOL possède une texture argileuse dans l'horizon A et argilo-limoneuse fine dans l'horizon Sca. Ces fractions fines sont issues respectivement de la décarbonatation de la roche et de l'apport éolien.

Tab. 12.1:
Résultats des analyses
physico-chimiques
(* résultats man-
quants).

	pH H ₂ O	pH KCl	C org (%)	N tot (%)	C/N	CaCO ₃ tot (%)	CaCO ₃ act (%)	S/T	code Munsell
CALCOSOL									
horizon A	6.5	5.6	13.6	1.3	10.8	0.1	1.1	34.7	10YR2/2
horizon Sca	7.4	6.6	10.9	1.1	9.7	0.6	2.6	42.2	10YR3
BRUNISOL/CALCOSOL									
horizon A	6.4	5.4	11.3	1.0	11.1	0.0	0.9	*	10YR3/2
horizon Sci	6.5	5.4	9.3	0.8	11.4	0.1	3.3	*	10YR2/2
BRUNISOL									
horizon A	5.5	4.4	5.4	0.6	9.5	0.0	0.2	42.0	10YR4/3
horizon S	5.6	4.4	2.8	0.3	8.3	0.0	2.8	35.7	10YR5/3
NEOLUVISOL									
horizon A	5.0	3.8	6.0	0.3	18.7	0.0	0.2	*	10YR5/3
horizon AE	5.2	3.8	1.8	0.2	8.0	0.0	1.9	30.5	10YR5/4
horizon BT	6.3	4.8	0.6	0.2	4.0	0.0	1.9	27.8	10YR6/4

	argiles	limons		sables		Ca	Mg	Mn	Na	K	
	<2 μ	2-20 μ	20-50 μ	50-200 μ	0.2-0.5mm	0.5-2mm	meq/100g de sol				
CALCOSOL											
horizon A	60.7	27.5	09.8	1.8	0.1	0.1	45.4	1.7	0.1	0.3	0.6
horizon Sca	51.8	36.0	10.5	1.3	0.1	0.1	54.1	0.9	0.0	0.3	0.5
BRUNISOL/CALCOSOL											
horizon A	51.6	39.6	05.7	2.6	0.3	0.2	35.1	0.3	0.1	0.2	0.5
horizon Sci	67.6	21.2	06.1	3.9	0.6	0.6	59.1	0.4	0.1	0.3	0.5
BRUNISOL											
horizon A	42.1	27.3	23.1	5.6	1.3	0.6	20.9	1.1	0.6	0.3	1.2
horizon S	39.6	26.4	26.4	5.7	0.6	1.3	19.7	0.5	0.5	0.3	0.7
NEOLUVISOL											
horizon A	39.7	36.5	19.3	3.9	0.5	0.1	11.6	1.0	0.9	0.3	0.9
horizon AE	33.5	39.8	22.4	3.5	0.5	0.3	04.4	0.4	0.3	0.3	0.3
horizon BT	39.3	39.0	17.7	3.3	0.5	0.2	14.7	0.3	0.1	0.3	0.4

pH et carbonates de calcium

Les carbonates de calcium sont présents dans tout le profil, mais en petites quantités. La valeur du CaCO_3 est corrélée avec celle, élevée du pH, 6.5 dans l'horizon de surface A, 7.4 dans l'horizon Sca. La différence peu marquée entre le pH KCl et le pH H_2O indique une faible acidité potentielle.

Bases échangeables

Le CALCOSOL est caractérisé par une forte proportion de Ca dans les deux horizons, liée à la présence de la roche calcaire.

Rapport C/N et matière organique

Le taux de matière organique est élevé. Il est dû au blocage de l'humus par le calcaire actif. Cependant, le rapport C/N, proche de 10, indique une activité biologique importante.

BRUNISOL SUR CALCOSOL*Texture*

Comme dans le CALCOSOL, les argiles dominent même si l'horizon supérieur contient 45% de limons.

pH et carbonates de calcium

L'horizon Sci contient très peu de carbonates, l'horizon supérieur en est dépourvu. Avec une valeur de 6.5, le pH reste sensiblement égal dans tout le profil.

Bases échangeables

Comme la roche-mère libérant du calcium se situe à faible profondeur, ce sol en contient encore une bonne proportion, respectivement 35.1 et 59,1 méq/100g dans les horizons A et Sci. Cette quantité est corrélée avec le pH peu acide.

Rapport C/N et matière organique

Le rapport C/N, proche de 10, est à peine plus élevé que celui du CALCOSOL. On observe un pourcentage de matière organique qui varie entre 16 et 19%, en raison de la présence de calcium qui stabilise la matière organique.

BRUNISOL*Texture*

Ce sol, issu des limons éoliens, possède une texture limono-argileuse fine. Les limons dominent avec une proportion plus ou moins équivalente entre limons fins et limons grossiers.

pH et carbonates de calcium

Le pH se situe dans un registre plus acide que dans les sols précédents (environ 5.5) et les carbonates n'ont pas été décelés à l'analyse. Ceci constitue la différence notable de ce sol avec le précédent et permet de le classer sans hésitation parmi les BRUNISOLS. Il est à relever que ces pH sont optimaux pour l'activité biologique.

Bases échangeables

La quantité de calcium échangeable est réduite de moitié par rapport aux

deux sols précédents. On impute sa présence aux processus de remontée biologique des éléments par les racines, car la source du calcium est proche (calcaire fragmenté à environ 30 cm de profondeur).

Rapport C/N et matière organique

Un rapport C/N inférieur à 10 se traduit par une activité biologique importante. Le taux de matière organique, plus bas que dans les sols précédents, diminue encore avec l'accroissement de la profondeur.

NEOLUVISOL

Texture

En contradiction avec les observations de terrain, où la texture de l'horizon BT apparaît nettement argileuse, les analyses indiquent une granulométrie limono-argileuse presque constante dans tout le profil, seule celle de l'horizon E étant plus faible. On observe déjà un lessivage des argiles, mais il est peu prononcé dans ces sols.

pH et carbonates de calcium

Les pH des deux horizons supérieurs, A et AE, sont modérément acides alors que l'horizon BT montre un pH plus élevé, de plus d'une unité (6.3). C'est un phénomène fréquemment observé dans ces horizons contigus à la roche calcaire en place. Une différence de plus d'une unité entre le pH H₂O et le pH KCl indique une acidité potentielle importante.

Bases échangeables

Les quantités de calcium sont nettement plus basses dans ce sol que dans les autres, car il a subi une lixiviation plus importante. Néanmoins, dans l'horizon de surface et dans l'horizon inférieur, ces valeurs sont plus élevées que dans l'horizon intermédiaire AE. L'horizon BT, voisin de la roche calcaire, s'enrichit en calcium, ce qui est confirmé par son pH relativement élevé. Dans l'horizon A, les amendements éventuels et la décomposition de la litière, qui libère des cations puisés par la plante dans le bas du profil, expliquent la valeur élevée du pH.

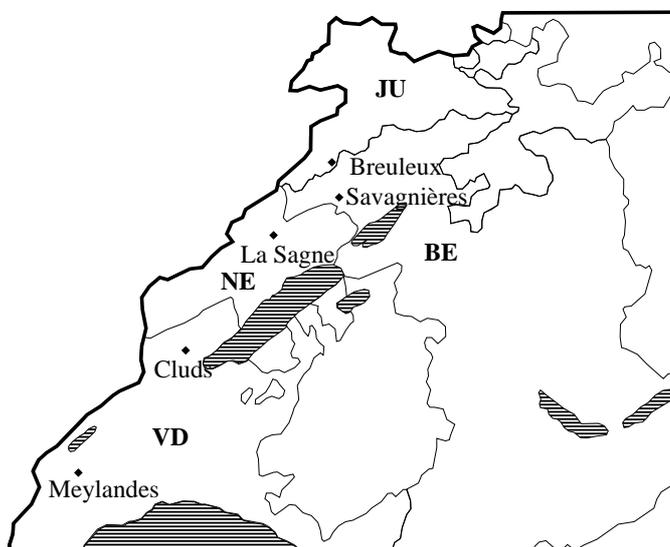


Fig. 12.3:
Situation géographique
des lieux de prélèvements
des échantillons
pour les analyses aux
rayons X.

Rapport C/N et matière organique

Le rapport C/N, proche de 20 dans l'horizon de surface A, indique un fonctionnement biologique ralenti. Il est à rapprocher avec un taux de matière organique plus nettement important que dans le reste du profil.

12.1.3.2.

Analyses minéralogiques

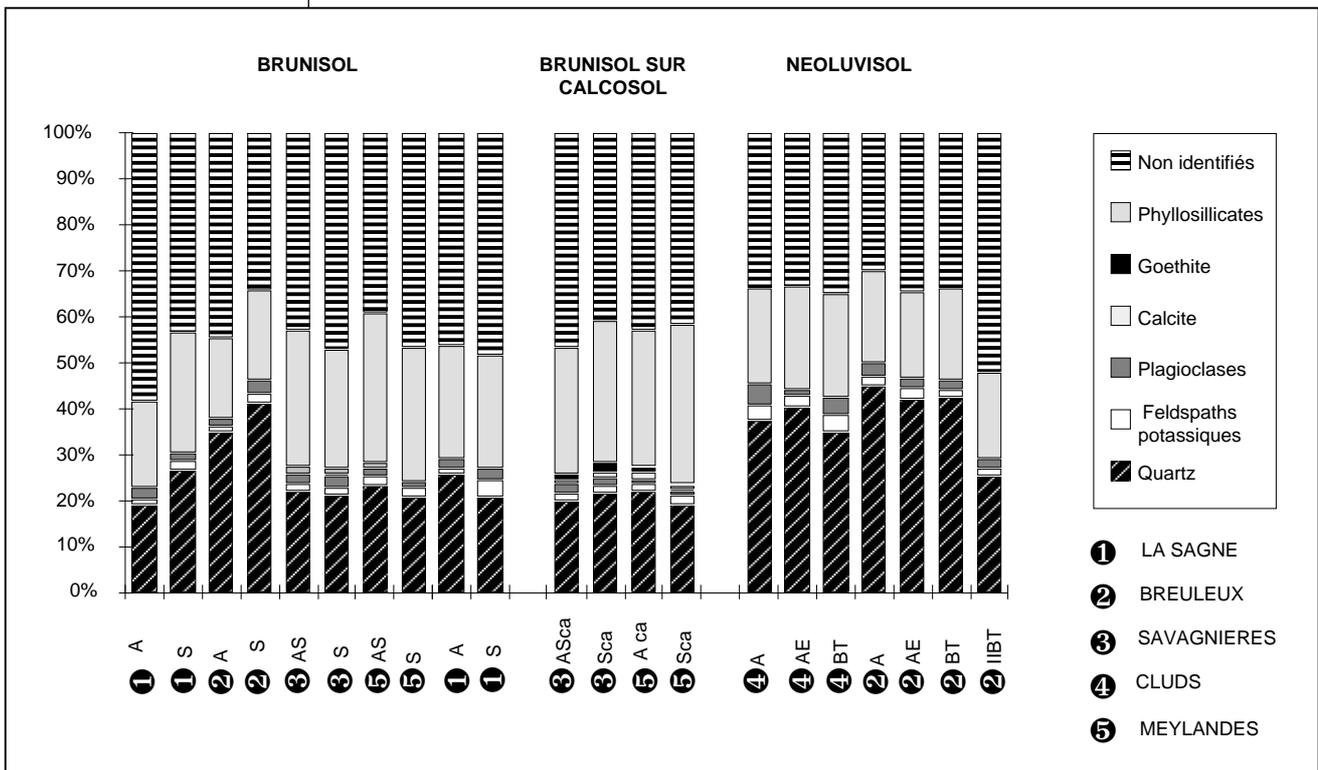
La présence de loess dans le Jura est un phénomène qui a été mis en évidence et étudié par POCHON (1978) (cf. § 12.2.2) dont le travail de recherche s'est essentiellement déroulé dans la région du Mont-Tendre.

En décrivant les sols sur la chaîne jurassienne, nous avons observé, dans la majeure partie des profils prospectés des paillettes brillantes macroscopiques dont l'origine ne peut être qu'allochtone (POCHON 1978, KÜBLER, comm. pers.).

Tous les échantillons analysés, quelle que soit leur provenance (fig. 12.3), révèlent la présence de plagioclase. Ce minéral, dont on ne trouve que rarement les traces dans les résidus insolubles de la roche calcaire en place (quelquefois dans les marnes), est présent abondamment et de manière constante et abondante dans les sols. Il est lié à une proportion importante de quartz et de feldspaths potassiques, minéraux dont la concentration est nettement plus marquée dans les sols que dans le résidu insoluble de la roche (fig. 12.4). Tous ces éléments forment un cortège minéralogique caractéristique qui a été défini comme allochtone par POCHON.

On trouve dans les BRUNISOLS sur CALCOSOL de la calcite, un minéral que l'on peut également déceler dans certains BRUNISOLS. Dans ces mêmes sols, on détecte de la goethite qui, de son côté, est liée à des pH élevés. Elle a la

Fig. 12.4:
Composition minéralogique des 3 types de sol.



possibilité de se néoformer sous climat jurassien.

Les éléments non identifiés correspondent essentiellement à des phyllosilicates mais également à de la matière organique, des oxydes de fer ou des minéraux mal cristallisés (BURKHARD, comm. pers.).

12.2. *Origine et évolution des sols du Jura*

12.2.1. *Problème de nomenclature*

Le rattachement au *Référentiel Pédologique* n'a posé de problème que pour une catégorie de sols. En effet, un des sols les plus fréquemment rencontrés dans le massif jurassien, désigné dans la nomenclature comme « brun calcique » (CPCS 1967) ne correspond pas à la définition du CALCISOL qui représente sensiblement son équivalent dans le *Référentiel Pédologique*. Le pH de l'horizon structural S, en particulier, est régulièrement plus acide que celui admis par la définition. Il a été nécessaire de reconsidérer le statut nomenclatural de cet ensemble de sols sur la base de ses caractéristiques morphologiques, fonctionnelles et évolutives.

12.2.2. *Rappel de la découverte des limons éoliens dans les sols du Jura*

Si l'hypothèse de la présence de loess sur le Jura n'est pas entièrement nouvelle, le mérite de l'avoir démontré en revient à POCHON (1973, 1978) qui a étudié quatre situations géologiques dans la région du Mont-Tendre.

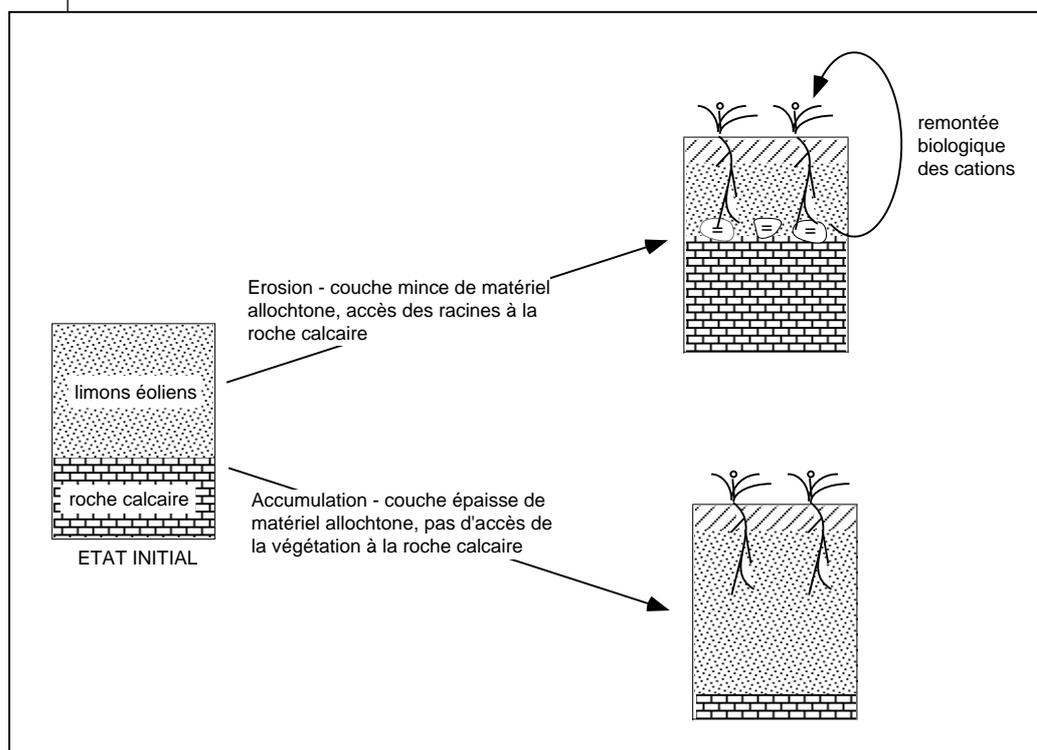


Fig. 12.5:
Influence de
l'épaisseur du
dépôt de loess sur
l'évolution des
sols.

Les sols et les résidus insolubles des roches sous-jacentes ont été soumis à des analyses minéralogiques et granulométriques.

Dans les sols sur calcaire dur, POCHON a mis en évidence la discontinuité existant entre la composition minéralogique et granulométrique du substrat et celle des sols, qui démontre clairement l'origine allochtone de ces derniers.

La proportion importante de plagioclase dans ces sols est une preuve minéralogique de l'origine du matériau constitutif, puisque ce minéral est absent du résidu insoluble des roches en place. De même, la fraction élevée de chlorites dans les sols par rapport à celle des résidus insolubles est un indice supplémentaire de l'origine allochtone. Enfin, le quartz et le feldspath potassique sont plus abondants dans les sols que dans le substratum, en proportions étroitement liées à celles des plagioclases et de la chlorite.

La distribution granulométrique des sols, qui se fait dans le mode 4-8 μm , alors que celle des résidus insolubles est du type 16-32 μm , est homogène du haut en bas des profils, démontrant ainsi l'impossibilité d'un réarrangement des fractions grossières par suite d'éluviation des fractions fines.

La position topographique sommitale de la région étudiée par POCHON exclut des apports autres qu'éoliens. Il ne peut s'agir, par exemple, d'un résidu glaciaire alpin, toute cette région étant couverte autrefois par un glacier de calotte jurassien. Le seul vecteur plausible reste le vent, dont l'action est confirmée par la micromorphologie des grains de limons, montrant des traces de chocs en lunule caractéristiques du transport éolien.

12.2.3.

Conséquences sur le statut nomenclatural des sols « bruns calciques »

Poursuivant les travaux de POCHON, nous avons récolté une vingtaine d'échantillons de sols sur la chaîne jurassienne. Les analyses minéralogiques confirment la présence constante d'un matériel allochtone d'origine cristalline (cf. § 12.1.3.2). Si l'on reprend, dans cette nouvelle optique, le raisonnement concernant les sols « bruns calciques », il faut admettre qu'ils ne correspondent plus à la définition des CALCISOLS. Ils ne sont pas issus d'une décarbonatation progressive d'un CALCOSOL (sol brun calcaire), mais de l'évolution du matériel d'apport éolien, pauvre en bases, déposé sur la roche calcaire en place à la fin de la dernière glaciation. Ces sols acides à l'origine ont subi après la colonisation par la végétation une saturation en calcium par l'intermédiaire des racines, ce qui a eu pour conséquence d'augmenter le pH et de freiner les processus évolutifs. Si l'aspect de ces sols les apparente morphologiquement aux CALCISOLS, leur fonctionnement est celui d'un BRUNISOL resaturé, riche en limons. Aucun « vrai » CALCISOL n'a été décrit dans les pâturages boisés jurassiens.

12.2.4.

Evolution des sols jurassiens

Le facteur déterminant de l'évolution des sols sera donc l'épaisseur du dépôt de loess, associé à la porosité de la roche et à la limite physiologique

d'enracinement de la végétation. Jusqu'à 35 cm d'épaisseur (fig. 12.5), la pédogenèse reste sous l'influence primordiale du calcium. Les CALCOSOLS, malgré la présence de limons éoliens, conservent leurs caractéristiques morphologiques et fonctionnelles. C'est également le cas de tous les autres sols à ambiance calcaire ou calcique comme les RENDOSOLS, les RENDISOLS ou les ORGANOSOLS CALCAIRES.

Le processus d'éluviation* des argiles, qui donne naissance aux sols lessivés, ne se réalise que lorsque l'épaisseur du dépôt est supérieure à 35 cm ou lorsque le sol repose sur une dalle calcaire compacte, ne libérant que peu de cations basiques (NEOLUVISOLS, LUVISOLS DÉGRADÉS).

Les BRUNISOLS, dont la profondeur moyenne se situe autour des 35 cm critiques de dépôt éolien, présentent des caractères inhérents à leur double origine. Leur texture est essentiellement limoneuse. Le pH, variable, dépend du degré de fragmentation et de la porosité de la roche sous-jacente qui induisent une disponibilité plus ou moins grande du calcium. La présence de calcium va détourner l'évolution de la voie acide, conséquence naturelle d'une pédogenèse sur matériel cristallin. Ce calcium, par la hausse du pH, bloque cette voie au profit de la brunification. La végétation, par le biais des remontées biologiques, contrecarre la forte lixiviation* du calcium observée sous climat jurassien et peut même contraindre l'évolution vers une voie calcique secondaire qui aboutit à des sols recalifiés.

Les sols ont été répartis (fig 12.6) en catégories correspondant à un processus pédogénétique prépondérant. Dans l'échantillonnage effectué en pâturages boisés, on constate que 44% des sols sont sous l'influence prépondérante des limons éoliens. Les sols calcaires, considérés jusqu'alors comme typiques du Jura, représentent le quart de la totalité des sols prospectés. On remarque une fois de plus l'importance extraordinaire du loess dans la pédogenèse jurassienne.

12.2.5. *Influences anthropozoogènes*

Il est difficile, sur la base des profils décrits, d'évaluer l'influence humaine, qu'elle soit directe ou non. On peut néanmoins cerner les impacts principaux.

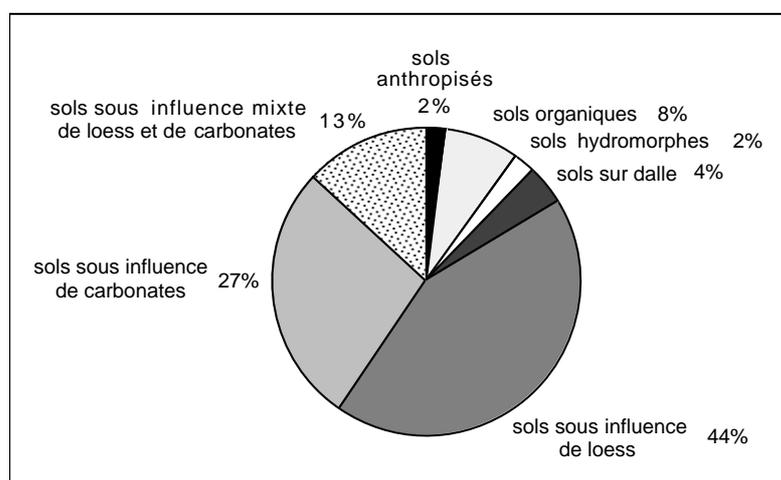


Fig. 12.6:
Répartition des sols
d'après le processus
pédogénétique
prépondérant.

Le premier et le plus important est sans conteste le défrichement. La mise en lumière des sols a pour effet d'accélérer le turn-over* de la matière organique et génère des humus biologiquement plus actifs. Dans certains cas, l'abattage des arbres provoque une augmentation de l'hydromorphie car les racines de l'arbre ne jouent plus leur rôle naturel de pompe, ce qui a été particulièrement observé dans la région des Franches-Montagnes où l'hydromorphie se manifeste souvent sous forme de nappe perchée. Ce phénomène a été décrit par BRUCKERT et GAIFFE (1989) qui metent en évidence l'existence de coussins d'air piégés entre un plancher imperméable et la nappe de surface d'origine pluviale. Dans ces conditions, le sol devient particulièrement sensible au piétinement du bétail qui compacte les horizons de surface.

Les amendements, essentiellement pratiqués sur les sols profonds, sont perceptibles dans les horizons supérieurs où ils sont responsables d'une hausse du pH. C'est notamment le cas des NEOLUVISOLS. Dans les BRUNISOLS, il est plus difficile de déterminer si cette augmentation doit être attribuée aux remontées biologiques ou aux apports d'engrais. Il est important de noter que les NEOLUVISOLS sont très sensibles aux engrais, particulièrement aux amendements potassiques. SOLTNER (1981) montre que l'apport de potassium peut induire une décalcification des sols déjà désaturés au départ, par échange d'ions K^+ contre des ions Ca^{2+} , puis la lixiviation de ces derniers. Ce problème a déjà été évoqué par HALLER-ROHNER (1990) pour les pâturages du Creux-du-Van.

La présence du bétail joue également un rôle important, à deux niveaux. La fertilisation directe par les bouses et le crottin, tout comme le piétinement, qui favorise l'enfouissement de la litière, ont pour effet d'élever le pH des horizons de surface qui, à son tour, contribue à augmenter l'activité biologique.

12.2.6.

Organisation de la couverture pédologique

Le massif jurassien est une vaste surface calcaire plissée dont l'évolution est marquée par les phénomènes karstiques*. Il en résulte une morphologie particulière organisée en diverses unités structurales: plateaux calcaires, anticlinaux, synclinaux, combes anticlinales.

La nature des différentes couches géologiques intervient dans le modelé du paysage et dans l'organisation de la couverture pédologique. Le degré de fracturation de la roche revêt un aspect particulièrement important. Il a été mis en évidence, entre autres, par deux auteurs, dont l'apport dans la connaissance des sols du Jura est primordial (GAIFFE et BRUCKERT 1990, 1991).

Entre le sol et le substratum géologique, il existe souvent une formation superficielle qui intervient dans la pédogenèse des sols d'une région (DUCHAUFOR 1988): moraines, limons éoliens (d'âge, de formation et de composition différents), terra fusca* ou terra rossa*.

Le relief intervient dans la formation de chaînes de sol par d'importants déplacements de matière provoqués par les modifications du régime des

eaux. Des mouvements latéraux emportent par colluvionnement le matériel des sommets qui va s'accumuler dans les dépressions. Les sols formés en bas d'une pente sont donc largement dépendants des apports fournis par les sols situés en amont et possèdent ainsi la même origine génétique. On observe également des transports verticaux dépendants essentiellement du soutirage karstique (GAIFFE et BRUCKERT 1985, DUCHAUFOUR 1988).

Ces phénomènes, qui peuvent être observés à diverses échelles, n'entrent pas dans le cadre de l'étude PATUBOIS. Nous nous bornons donc à décrire ici des relations générales entre la géomorphologie et les sols rencontrés. Cet aspect mériterait pourtant d'être approfondi dans l'optique d'une meilleure compréhension et d'une gestion raisonnée de la couverture pédologique.

Les NEOLUVISOLS, les LUVISOLS DÉGRADÉS et certains BRUNISOLS se forment de préférence dans les larges dépressions remplies par le dépôt loessique d'origine primaire auquel s'ajoutent les limons de colluvionnement. Dans certaines régions, comme les Breuleux, on peut soupçonner sous la couche de limons éoliens la présence de terra fusca, originaire de la glaciation rissienne.

Les pentes et les replats sur roche calcaire fragmentée, surmontés ou non d'une faible couche de limons éoliens, sont le domaine des CALCOSOLS ou des BRUNISOLS sur CALCOSOLS.

Les calcaires compacts du Kimméridgien ou du Portlandien, lorsqu'ils sont associés au climat rude du Haut-Jura qui favorise l'accumulation de la matière organique, génèrent des ORGANOSOLS INSATURÉS.

Enfin, des conditions hydrologiques particulières, liées à la présence d'une

zone alluviale ou à celle d'une nappe souterraine, permettent l'installation des sols hydromorphes auxquels se rattachent les RÉDOXISOLS décrits.

On rencontre fréquemment une structure originale que l'on pourrait qualifier de « marches d'escalier » (fig. 12.7). C'est une alternance de replats (marches) et de bancs calcaires (contre-marche) parallèles à la pente. Elle est décrite en particulier (cf. Chapitre 14) dans la placette 39 (Marchairuz). Il s'agit d'une formation issue de la diversité lithologique des couches géologiques. Le Portlandien, étage affleurant dans cette placette (RIEDER 1994), ne présente pas une stratigraphie homogène. On y observe une alternance de calcaires plus ou moins purs, ce qui entraîne une résistance plus ou moins grande aux phénomènes érosifs. Le pendage des couches, pas tout à fait conforme à la pente, permet à la lithologie de s'exprimer en offrant divers faciès à l'action de l'érosion. Les têtes de banc, formées de calcaires purs, résistent à la désagrégation et forment un affleurement continu parallèle à la pente (contre-marche) alors que les niveaux plus hétérogènes se désagrègent pour former des cuvettes étendues sous les têtes de banc (marche). Sur les premières, on recense des sols minces (LITHOSOLS, ORGANOSOLS), tandis que les secondes sont occupées par des sols typiques des calcaires fragmentés (CALCOSOLS, BRUNISOLS sur CALCOSOL). Finalement, dans les dépressions où s'accumule la terre fine colluvionnée, souvent d'origine loessique, on observe des BRUNISOLS ou des NEOLUVISOLS.

RIEBEN (1957) cerne bien ce phénomène lorsqu'il décrit l'action du sous-sol géologique sur le façonnement du relief qui détermine à son tour la genèse des sols.

12.3. *Description des humus*

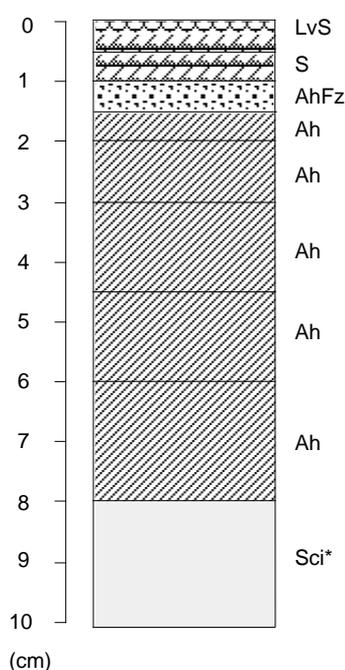
Les figures hors-texte en couleurs représentant le pourcentage des éléments figurés de chaque profil d'humus sont regroupées à la fin du Chapitre. La description dans le texte est accompagnée d'un schéma. Les noms des horizons sont empruntés à *Towards a Taxonomic Classification of Humus Forms* de GREEN *et al.* (1993, nommé GREEN dans la suite du texte) alors que les noms des formes d'humus se réfèrent à la nomenclature de GREEN *et al.* (op. cit.) ainsi qu'à celle du *Référentiel Pédologique* (BAIZE et GIRARD 1992, nommé RP dans le texte).

12.3.1. *Station 21 (Cormoret)*

Humus 211

Le profil d'humus 211 (fig. 12.8 hors-texte) se développe sur un BRUNISOL avec un pH de 5.0 dans l'horizon A. La végétation herbacée est une synusie* de pré* pâturé **h236**.

Les horizons hologaniques sont quasiment inexistant; on observe des agrégats organo-minéraux dès le premier centimètre. La litière est rendue plus épaisse par la présence de mousses qui représentent environ 40% des

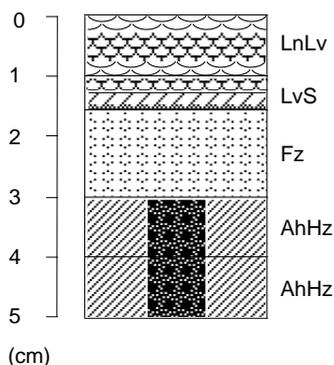


* horizons organo-minéraux
ou minéraux
(Référentiel Pédologique)

éléments figurés. A partir de 1 cm de profondeur, les racines vivantes des herbacées occupent une part importante du profil (jusqu'à 60%) Elles participent activement à la structuration du profil qu'elles traversent de part en part et lui donnent une grande cohérence. Une proportion constante de ces racines est morte et participe à la litière endogée*. Les fragments d'écorces de résineux enfouies jusqu'au bas du profil suggèrent la présence passée d'arbres sur ce lieu.

Une activité biologique soutenue, due essentiellement aux vers anéciques*, permet de ranger cet humus parmi les formes actives que sont le RHIZOMULL (GREEN) ou le MÉSOMULL (RP).

Humus 212



Il s'agit d'une forme particulière d'humus (fig. 12.9 hors-texte). D'une épaisseur de 5 cm, il est l'unique horizon de ce profil de sol, que l'on range dans la catégorie des LITHOSOLS Le groupement végétal est une synusie typique des dalles calcaires **h233**.

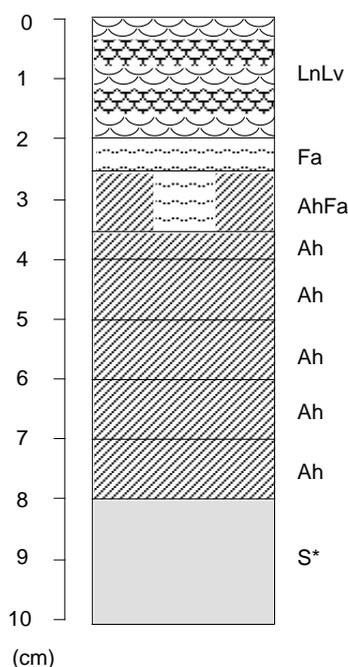
Cet humus est peu actif. La sécheresse, en particulier, due à la faible épaisseur du sol, est défavorable à l'activité des lombrics. La structure globale du profil est lâche. Le matériel organo-minéral, qui n'est pas structuré en agrégats par les lombrics, donne naissance à un

horizon A de juxtaposition. Bien que les conditions hydriques soient défavorables à l'activité des vers anéciques* et des vers épigés*, ces derniers forment pourtant une couche superficielle de déjections holorganiques qui n'est pas reprise par les lombrics et qui s'accumule en une couche H. Ce sont essentiellement les racines vivantes des herbacées qui assurent une cohérence du profil, lequel reste néanmoins très peu stable.

On peut classer cette forme d'humus parmi les LEPTOMODERS (GREEN) ou les EUMODERS (RP).

Humus 213

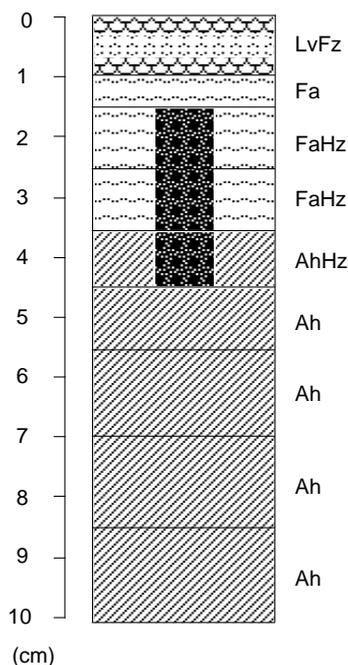
Ce profil d'humus (fig. 12.10 hors-texte) se développe sur un BRUNISOL portant une synusie de pâturage **h236**.



La première couche contient encore un nombre considérable d'éléments vivants (environ 50%), le reste étant composé de litière fraîche ou déjà partiellement fragmentée. On y note même la présence de matériel organo-minéral. Cette couche est caractéristique des humus de prairie permanente où la litière proprement dite, souvent sur pied, forme un mélange homogène avec le matériel vivant. Dans cet humus, on retrouve des fragments de graminées incorporés jusqu'au bas du profil, ce qui indique un brassage important mais une activité biologique plus réduite que dans l'humus 211. Néanmoins, on peut encore le classer parmi les mulls actifs (RHIZOMULL, GREEN ou OLIGOMULL, RP). La présence de déjections holorganiques entre 3 et 4 cm de profondeur, liée à des écorces de résineux et à du mycé-

lium, suggère un épisode précédent caractérisé par un milieu plutôt forestier, dont l'activité biologique se trouverait réduite.

Humus 214



Cet humus (fig. 12.11 hors-texte) a été récolté sous la synusie **h222**, entre les racines d'un épicéa qui participe à une vaste « chotte » dans un pâturage par ailleurs peu boisé. Le sol qui n'a pas été décrit relève du domaine des BRUNISOLS.

Le profil 214 correspond à un moder typique formé sous un épicéa, en situation forestière. Il possède une couche H bien développée qui renferme également du matériel organo-minéral, ces deux éléments étant liés à une activité mixte des vers épigés et anéciques. La participation du mycélium à la décomposition jusqu'à une épaisseur de 3 cm confirme le statut de MORMODER (GREEN; EUMODER, RP), déterminé par un milieu peu favorable, du moins en surface, à l'activité de la mésosfaune.

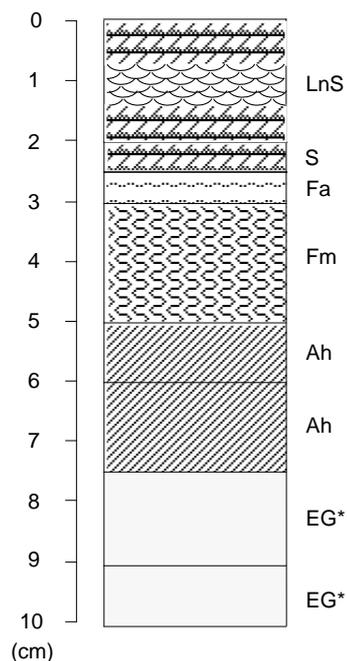
La végétation herbacée participe peu à la formation de cet humus. 80% de la litière sont fournis par les épicéas. L'incorporation de la litière est ralentie puisque l'on trouve des fragments d'aiguilles et des inflorescences jusqu'à 5 cm environ. Le matériel plus résistant à la décomposition, comme les écailles des cônes et les enveloppes des graines, est incorporé en profondeur. La proximité immédiate de l'arbre se signale par une proportion élevée de racines plus ou moins fines parmi les éléments figurés. Dès 2 cm de profondeur, on constate

que les radicelles mortes des arbres participent, comme les racines fines des graminées dans les humus de pâturage, à la formation de la litière endogée.

12.3.2.

Station 24 (Les Breuleux)

Humus 241



Le profil de l'humus 241 (fig. 12.12 hors-texte) se situe sous une nardaie **h203** dont le sol est moyennement profond (NEOLUVISOL, 55 cm), hydromorphe et acide en surface (pH 4.0). Il se développe hors du couvert forestier.

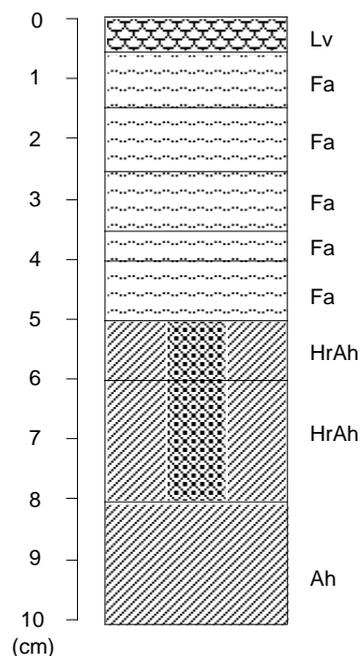
Sur les dix centimètres prélevés, la partie holorganique représente la moitié puisqu'elle atteint 5 cm. Les bryophytes vivantes jouent un rôle important dans cette forme d'humus. Ils composent une couche bien individualisée sous la litière proprement dite. Cet horizon, pour lequel il n'existe pas de définition dans le RP, a été appelé "S" dans la nomenclature de GREEN. Les mousses, typiques des humus prairiaux de la station 24, se décomposent rapidement et forment encore, en volume, le 35% de l'horizon sous-jacent à S. La présence de bryophytes, qui témoigne de l'installation d'une végétation herbacée héliophile, ainsi que celle

d'écorces enfouies dans l'horizon organo-minéral A, confirment l'hypothèse d'un changement de végétation suite à un déboisement et permettent d'établir un rapprochement avec l'humus 242, sous canopée fermée, où les écorces représentent en nombre l'élément le plus fréquent.

La découverte des racines fines d'épicéa dans cet humus de pâturage montre que l'entier de la station 24 fonctionne comme un système forestier — par le biais de sécrétions racinaires entre autres — et permet de comprendre l'activité biologique ralentie de ce moder.

La présence de fragments de feuilles de graminées jusqu'à 7 cm et celle de mycélium dans tout le profil permettent de classer cette forme d'humus dans les HÉMIMODERS (RP) ou les HÉMIMORS (GREEN). Cependant, l'horizon Fm mycogène bien développé incite à placer l'humus 241 parmi les HÉMIMODERS. L'absence d'un horizon H, caractéristique des humus peu actifs, peut signifier que cette forme d'humus n'a pas pu atteindre son stade de maturation, ou, et cela paraît plus vraisemblable, qu'elle est en équilibre dynamique entre un humus sous résineux possédant un horizon H et un humus de pâturage à fonctionnement biologique plus actif (forme qu'elle atteindrait si le taux de boisement était moins important).

Humus 242



Le profil 242 (fig. 12.13 hors-texte) s'est développé sur un NEOLUVISOL profond (110 cm), légèrement acide dans le bas mais très acide en surface (pH 4.0). Il est situé sous une canopée fermée d'épicéas et associé à un groupement herbacé dominé par *Galium rotundifolium*, **h209**.

Il s'agit d'un MORMODER au sens de GREEN (DYSMODER dans le RP) comprenant une couche Fa relativement épaisse (4.5 cm), caractérisée par un double fonctionnement biologique zoogène et mycogène: les enchytréides*, d'une part, et les champignons, de l'autre, participent à la dégradation de la litière. Le mycélium représente une part constante dans chaque microcouche. La matière organique non figurée, dans laquelle le matériau d'origine n'est plus décelable, est constituée de déjections de la mésofaune et elle est

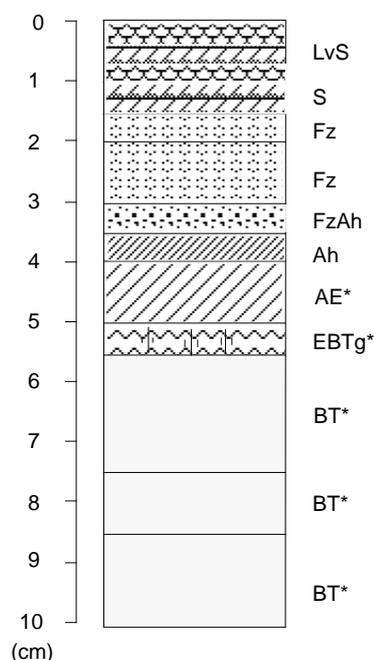
observable jusqu'à 8 cm de profondeur. Cet humus possède les caractéristiques générales d'un moder: une transition atténuée entre les horizons et une accumulation modérée de couches holorganiques.

Dans la rubrique "écorce/brindilles", les écailles des pives d'épicéa, très résistantes à la fragmentation, occupent une place importante. Elles sont le dernier élément reconnaissable jusqu'à 10 cm de profondeur. Comme on l'observe dans tous les humus de pâturage, les racines mortes des graminées forment une part de la litière endogée.

Les arbres, par leur présence aux abords de ce profil ainsi que dans la station 24 elle-même, empêchent l'hydromorphie de se manifester et donc de freiner les processus biologiques. Le développement d'un MORMODER dans ce micro-environnement correspond bien aux conditions écologiques: une litière acidifiante mais une porosité meilleure que dans l'humus 241 et 243 où il existe un engorgement temporaire.

Humus 243

Comme les deux autres humus décrits ci-dessus, le profil 243 (fig. 12.14 hors-texte) se situe sur un NEOLUVISOL. Plutôt profond (67 cm), légèrement moins acide en surface (pH 4.5), ce sol supporte une nardaie **h203** sous couvert forestier. La matière organique fraîche s'accumule modérément dans cette forme d'humus. Celui-ci répond imparfaitement aux conditions des LEPTOMODERS (GREEN; DYSMULL dans RP), car il ne possède pas d'horizon H. Mais l'existence de l'horizon Fz zoogène indique un fonctionnement biologique relativement actif et permettrait de classer cet humus soit dans les LEPTOMODERS soit dans les MULLMODERS. Etant donné que les couches F sont plus épaisses que l'horizon Ah, il a été attribué aux



LEPTOMODERS, ceci malgré l'absence d'un horizon H bien développé.

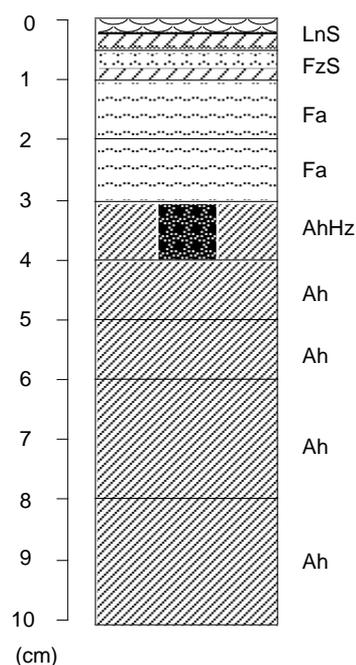
La litière de résineux (aiguilles, écorces) permet une aération de l'humus et favorise l'installation d'une mésofaune qui décompose plus rapidement les fragments végétaux.

Dans les trois premiers centimètres, les bryophytes occupent une place prépondérante et sont le reflet l'hydromorphie accentuée de ce sol. La présence d'une végétation à dominance de graminées est perceptible jusqu'à 10 cm, limite à laquelle leurs racines représentent encore environ 5% de l'ensemble.

Dès l'horizon mixte d'éluviation et d'accumulation d'argile (EBT), les éléments comptabilisés dans la rubrique "organo-minéral"

correspondent essentiellement à de la matière minérale, même si l'observation au microscope révèle encore de la matière organique fine.

Humus 244



Ce profil d'humus (fig. 12.15 hors-texte) a été récolté sous la synusie **h220** qui occupe des sols du type NEOLUVISOL ou BRUNISOL, hydromorphes, modérément acides en surface.

Malgré la position de ce profil, situé au milieu d'une vaste chambre, on détecte l'origine forestière du milieu par la présence de fragments d'aiguilles enfouis jusqu'à 4 cm de profondeur et par une proportion élevée de radicelles d'arbres dans la partie inférieure de l'humus. Une petite accumulation de déjections holorganiques entre 4 et 6 cm, témoin d'un épisode de ralentissement de l'activité biologique, lié à la présence de fragments d'aiguilles d'épicéa, suggère que le taux de boisement a pu être plus important par le passé.

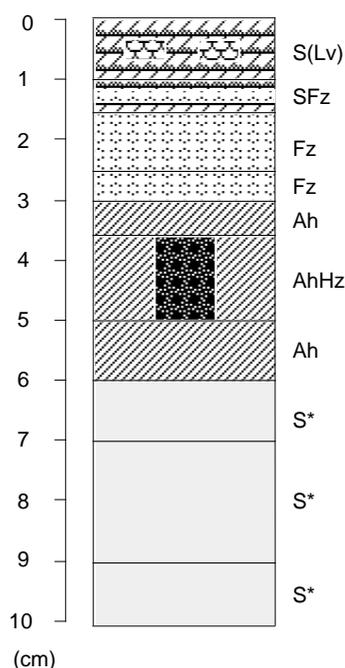
Même si l'activité actuelle des vers anéciques semble prépondérante, comme le démontrent des structures organo-minérales visibles jusqu'en surface ainsi que la reprise des déjections holorganiques et leur incorporation au matériel organo-minéral, l'hydromorphie et l'acidité du sol modèrent l'activité biologique et on observe du mycélium dans la partie supérieure de ce profil. L'humus relève du type

LEPTOMODER (Green) ou DYSMULL (RP).

Les bryophytes, comme ailleurs dans la station 24, sont bien représentées dans les deux premiers horizons, même si leur pourcentage n'est pas suffisamment important pour justifier un horizon S.

12.3.3. Station 74 (La Sagne)

Humus 741



L'humus 741 (fig. 12.16 hors-texte) se forme sous le pâturage gras **h207** et se développe sur un BRUNISOL aux conditions mésophiles, avec un pH dont la valeur se situe autour de 6.0.

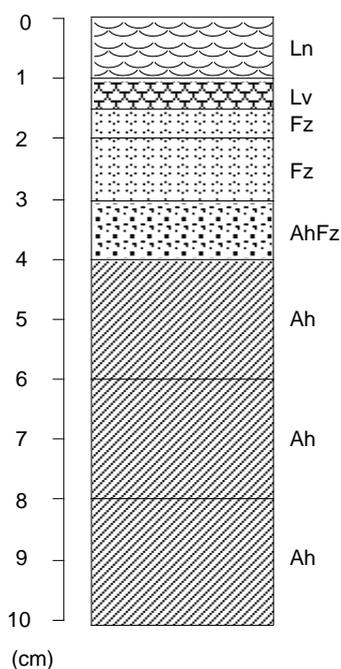
Cette forme d'humus représente un intermédiaire entre deux types de fonctionnement. Le profil d'humus est relativement mince puisque dès 6 cm on peut qualifier les horizons d'essentiellement minéraux. Les mousses vivantes dominent la composition de l'horizon de surface et représentent encore une proportion importante de l'horizon sous-jacent. La présence d'aiguilles d'épicéa dans la couche superficielle indique un apport ponctuel de ce type de litière dont la source n'est pas très éloignée du site de prélèvement. A 3 cm, on observe du matériel organo-minéral structuré, issu d'un probable colluvionnement, puisque la couche inférieure en contient beaucoup moins. Cette dernière renferme également du

matériel holorganique fécal qui résulte de l'activité des vers épigés et qui correspond à un début d'horizon H alors que les conditions écologiques actuelles sont défavorables pour permettre son développement. Sa formation serait donc antérieure. Avec l'augmentation de la profondeur on y observe également une quantité croissante d'agrégats organo-minéraux.

Comme dans tous les humus des prairies permanentes, les racines fines de la végétation forment une proportion considérable des éléments observés et fournissent une litière endogée dès qu'elles meurent. On note également la présence de bulbes vivants dont les fragments enrichissent à cette même litière.

Humus 742

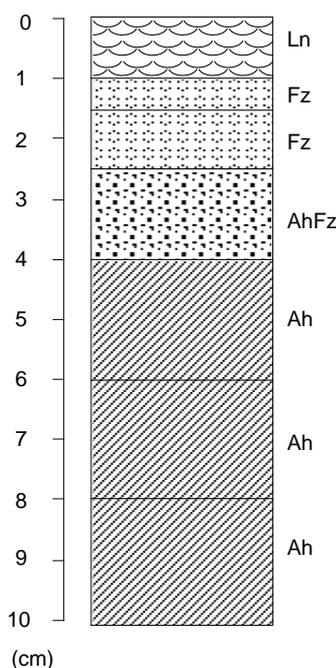
Le lieu du prélèvement est colonisé par la synusie **h230** et se trouve sous la couronne d'un sorbier (*Sorbus aria*). Le sol est un BRUNISOL sur CALCOSOL à pH 6.5 en surface. La forme d'humus (fig. 12.17 hors-texte) correspond dans la nomenclature de GREEN à un MULLMODER et dans celle du RP à un DYSMULL. S'il n'y a pas de véritable horizon H, on en perçoit néanmoins l'ébauche avec la présence des déjections holorganiques des vers épigés. La



totalité du profil est structurée par les vers anéciques qui incorporent des fragments de végétation jusqu'à 10 cm de profondeur et remontent des agrégats organo-minéraux presque jusqu'en surface. Le fonctionnement biologique actif est révélé par la répartition de la matière organo-minérale et des racines des herbacées qui occupent la majeure partie du profil.

La situation du profil d'humus sous un arbre induit une accumulation importante de litière de feuillus dont plus grande partie disparaît rapidement. La présence d'aiguilles d'épicéa fragmentées jusqu'à 8 cm dénote l'existence antérieure de résineux à cet endroit.

Humus 743

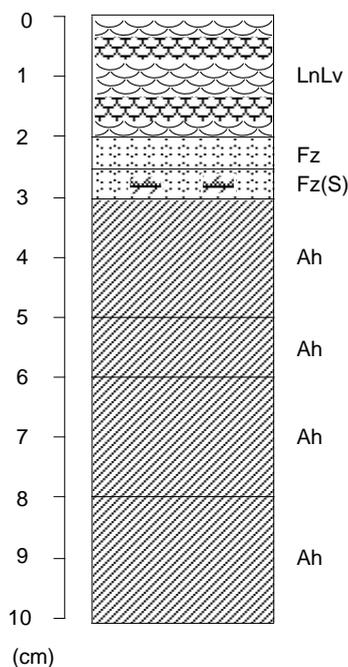


Comme le précédent, cet humus (fig. 12.18 hors-texte) correspond à une forme de transition entre les mulls et les moders, ceci dans les deux nomenclatures consultées (MULLMODER, DYSMULL). Dans ce profil, l'amorce de la couche H est cependant mieux marquée entre 1 et 3 cm. Les caractéristiques générales du fonctionnement de cet humus sont comparables malgré une végétation différente (**h222** sous un épicéa) et un sol dont le pH est plus élevé en surface (7.0), à celles de l'humus 742. On observe des aiguilles fragmentées et des écorces jusqu'au bas du profil. Le matériel organo-minéral représente une proportion plus importante dans ce profil que dans le précédent et seules les racines des arbres occupent un volume plus réduit. Du fait que les parties aériennes des graminées ainsi que les algues, les lichens et le bois dégradé sont rapidement

fragmentés, on ne les observe pas au-delà du premier centimètre.

Humus 744

Ce profil d'humus (fig. 12.19 hors-texte) a été récolté sous un groupement de refus **H205**, sur un sol relevant des BRUNISOLS. Le pH en surface s'élève à 5.5. Il s'agit d'un RHIZOMULL au sens de GREEN, mais dans la classification du RP il se place dans la même catégorie que les deux humus précédents,



celle des DYSMULL. L'existence d'une couche F continue de 1 cm et d'un horizon Ah peu acide et grumeuleux autorise ce rattachement. Toutefois, la nomenclature de GREEN semble plus judicieuse, car l'humus 744 se distingue des deux précédents par l'absence de fragments de feuilles à partir de 3 cm de profondeur. Cette forme d'humus marquée par une activité biologique plus prononcée, répond aux critères des mulls actifs.

La présence ponctuelle de bryophytes à 3 cm indique un changement de végétation relativement récent. En effet, les mousses se développent dans des pâturages broutés où la hauteur optimale de la végétation est plus basse. Lorsqu'un groupement de refus s'installe, la strate herbacée qui le compose se resserre et les mousses régressent.

12.4. *Fonctionnement et évolution des humus*

12.4.1. *Station 21 (Cormoret)*

Deux humus de la station 21 (211, 213), récoltés sur le même type de sol (BRUNISOL) et sous une synusie identique (**h236**) correspondent à la définition du RHIZOMULL selon GREEN. La différence d'attribution dans la nomenclature du RP repose sur l'épaisseur de l'horizon L et sur la présence d'un horizon F plus développé dans l'OLIGOMULL.

Malgré la similitude du fonctionnement actuel des humus 211 et 213, on perçoit nettement, au sein du profil 213 des successions d'horizons différents. Dans ce profil, entre 3 et 4 cm, apparaissent du mycélium et des déjections holorganiques produites par les vers épigés. Ce sont les signes d'une activité biologique réduite. En les mettant en rapport avec la présence d'écorces de résineux, on peut en déduire un épisode forestier ancien, avec accumulation de litière acidifiante. La mise en lumière, par le déboisement, a favorisé un fonctionnement biologique plus actif avec une reprise partielle du matériel existant par les vers anéciques, qui aboutit au mull actuel. L'humus 211 ne présente pas ces discontinuités et malgré l'existence sporadique d'écorces d'épicéa à deux niveaux, il montre un profil homogène.

Quant aux humus 212 et 214, ils sont du type stationnel et n'apportent que peu d'informations sur la relation dynamique entre les synusies.

12.4.2.

Station 24 (Les Breuleux)

La station 24 se présente comme une situation particulière où l'hydromorphie due à une nappe perchée crée des conditions écologiques globalement défavorables pour les vers, tant anéciques qu'épigés. Quatre profils ont été récoltés, le premier au pied d'un épicéa, sous la synusie **h209** (242), le deuxième sous la synusie **h220** et les deux derniers sous la nardaie **h203**. Ces deux profils se distinguent par leur position par rapport au couvert arborescent. Le profil 241 a été récolté au milieu d'une vaste clairière tandis que le profil 243 a été prélevé à la limite externe d'une couronne d'épicéa.

Le profil 242 correspond à un MORMODER, c'est-à-dire à une forme d'humus peu active avec une accumulation épaisse de litière acidifiante. Le matériel fécal holorganique, distribué dans les 10 cm, occupe une place importante et, avec la présence de mycélium pareillement réparti dans tout le profil, indique une activité biologique fortement réduite. Le sol ne présente pas de traces d'hydromorphie et c'est donc la végétation qui, par l'intermédiaire de la litière acidifiante, génère des conditions défavorables qui aboutissent à une forme d'humus intermédiaire entre les moders et les mors.

Le profil 241 représente une forme d'humus qui par l'existence d'un horizon Fm très marqué, se classe parmi les mors (HÉMIMOR, GREEN). Dans ce cas, la cause du net ralentissement de l'activité des lombrics est essentiellement due à l'hydromorphie de surface, et non pas à la nature de la végétation, malgré la fréquence de *Vaccinium myrtillus* dans cette synusie, dont la litière est moins acidifiante que celle des aiguilles d'épicéa. Il s'avère que ce type de milieu est le plus défavorable au turn-over de la matière organique de toute la placette 24.

Le profil 243 présente des particularités intéressantes. Situé à la lisière de la couronne d'un arbre, il bénéficie de conditions hydromorphes atténuées par l'effet de pompage des racines de l'arbre. En outre, les aiguilles d'épicéa ne représentent qu'une petite partie de la litière. Grâce à la conjonction de ces facteurs, on observe une activité lombricienne notable par l'apparition d'agrégats organo-minéraux jusqu'en surface. Ce profil correspond à la forme d'humus la plus active décrite dans la placette 24 (LEPTOMODER, GREEN). C'est également le cas du dernier profil de cette placette, le 244, situé non loin des bosquets d'arbres sous la synusie **h220**. L'humus y bénéficie d'un pH plus élevé qui favorise d'autant plus l'activité biologique.

12.4.3.

Station 74 (La Sagne)

Tous les humus de cette station se développent sur le même type de sol (BRUNISOL) mais sous des synusies différentes. Les pH de surface varient entre les valeurs 5.5 et 7.0. Les trois premiers profils, 741, 742 et 743, correspondent à la même forme d'humus (MULLMODER, GREEN) car ils possèdent, au moins à l'état d'ébauche, un horizon H. Cet horizon est caractéristique d'une activité biologique réduite avec la participation des vers épigés.

Dans les humus 741 et 742, la présence bien marquée de cette ébauche d'horizon H, vers 3-4 cm, indique un changement de fonctionnement, avec une augmentation actuelle de l'activité biologique. En effet, les vers anéciques absorbent partiellement le matériel fécal holorganique produit précédemment par les vers épigés et le redistribuent dans tout le profil en l'intégrant à la matière minérale. Cette nouvelle étape reflète un changement de végétation, le milieu forestier, avec dominance de résineux, passant à un milieu ouvert, du type pâturage. Ceci est confirmé par l'humus 743, récolté sous un épicéa, et dans lequel on observe des déjections holorganiques encore activement déposées et proches de la surface. Cependant, cet humus ne peut pas être qualifié de moder car le bétail, par le piétinement d'une part, perturbe les premières couches et, par ses déjections d'autre part, élève le pH en surface.

Dans le dernier humus, 744, des indices valident l'hypothèse d'une déprise agricole. Cette forme d'humus active est un RHIZOMULL. La présence d'un groupement de refus est en soi éloquente. En effet, le passage d'un groupement de pâturage fortement brouté à une végétation de refus est confirmé par la présence de bryophytes à plus de 3 cm, sous les couches L et F. Les mousses se développent préférentiellement dans une végétation basse et lorsque les herbes hautes s'installent, leur litière s'accumule et les mousses régressent. Malgré une litière intacte relativement épaisse, l'horizon de fragmentation F est encore peu développé. Ce critère permet, dans la nomenclature de GREEN, de classer cette forme d'humus parmi les RHIZOMULLS, qui représentent des mulls actifs dont l'horizon Ah est formé par la décomposition du système racinaire des espèces herbacées (graminées en particulier). Dans le RP, une litière épaisse, la présence de l'horizon F et un horizon Ah relativement acide (5.5) sont des critères suffisants pour classer cet humus parmi les DYSMULLS. La caractéristique de ces mulls est un fonctionnement biologique très ralenti.

En conclusion, on perçoit nettement à travers les humus l'évolution de la station 74, où, après une régression du taux de boisement, une phase d'exploitation plus marquée a pris place. Actuellement, comme la végétation le démontre et comme l'étude des humus le confirme, la déprise agricole s'amorce.

12.4.4. *L'apport de l'étude des humus*

Même sur la base de l'étude de quelques profils, on perçoit que l'information fournie par les humus peut être essentielle.

Dans la placette 24, alors que l'hydromorphie qui résulte de la disparition des arbres est un frein à une activité biologique nécessaire pour assurer un turn-over favorable de la matière organique, les formes d'humus les plus actives se rencontrent précisément à proximité ceux-ci. Ainsi, une gestion prônant l'agrandissement des chambres entre les bosquets pourrait s'avérer néfaste au vu des connaissances acquises. Dans ce cas, l'étude des humus nous renseigne sur le fonctionnement d'une partie du système qui n'est pas perceptible par l'étude de la végétation ou des sols et qui peut mieux orienter

la gestion du milieu. L'utilité de l'étude des humus a également été mise en évidence par SIOEN *et al.* (1994) pour la classification de 36 placettes d'une hêtraie selon leur degré de fertilité. Ces auteurs ont utilisé trois méthodes: la première est basée sur la valeur indicatrice de la végétation herbacée, la deuxième sur la morphologie des humus et la dernière sur certaines caractéristiques chimiques du sol. Leurs résultats démontrent que la classification basée sur la morphologie des humus, associée aux caractéristiques du sol, est la plus fiable dans ce cas.

Les humus conservent également dans la succession de leurs couches les évolutions du milieu et servent de témoins de l'histoire. Ainsi, dans la station 74, on a pu retrouver une phase de boisement plus marqué que l'on pourrait estimer vieille de 50 à 100 ans, suivie d'une exploitation active dont on voit les résultats dans les formes d'humus actuelles. Dans un des profils, on note déjà un changement de fonctionnement correspondant à une déprise partielle. Les renseignements tirés des différentes étapes de l'évolution peuvent inciter les responsables à prendre des mesures de gestion adéquates.

Néanmoins, il faut savoir que si l'étude des humus apporte des connaissances précieuses, elle est très exigeante en temps. Son utilisation doit par conséquent être mûrement réfléchie et appliquée dans des cas où elle se justifie réellement.

12.4.5. *Relations entre les formes d'humus, les sols et la végétation*

Par le biais de la statistique de Mantel (cf. Chapitre 6), les relations entre les matrices d'humus, de sol et de végétation, obtenues indépendamment, ont été testées. En choisissant un seuil de rejet de l'hypothèse nulle de 0.05 (5%), on peut conclure que la relation entre les sols et les humus est significative ($p=0.015$) alors que celle existant entre la végétation et les humus dépasse ce seuil ($p=0.089$). Il serait malvenu d'accepter ces résultats sans une vision critique. Le test de Mantel décèle des relations *linéaires* entre les matrices fournies alors que le système étudié est perçu en contexte *multivariable*. Les paramètres déterminant la présence d'une forme d'humus sont nombreux. On peut donc estimer que les résultats obtenus indiquent une tendance qui mérite d'être approfondie par une analyse multivariable.

L'exemple de la station 24 démontre avec pertinence qu'il est nécessaire de tenir compte des différents descripteurs et qu'on ne peut pas se contenter de variables synthétiques comme la référence d'un sol ou la présence d'un syntaxon végétal. En effet, tous les sols décrits sous les profils d'humus de cette placette se rangent dans la référence des NEOLUVISOLS. Néanmoins, ils comportent trois types d'humus aux caractéristiques différentes. L'installation d'une forme d'humus dépend dans la placette 24 de la combinaison de plusieurs variables: le pH de surface, le degré d'hydromorphie, le type de litière et la présence des arbres, qui est à son tour corrélée avec la litière et l'hydromorphie. De même, une synusie unique, comme **h203**, peut générer selon sa position par rapport à la strate arborescente des humus dissembla-

bles. Finalement, deux syntaxons distincts peuvent conduire à la même forme d'humus si les conditions microenvironnementales créent un milieu comparable. La pédofaune qui s'y installera orientera la biodégradation dans la même voie et, malgré une litière d'origine différente, les processus d'humification seront semblables et aboutiront à la même forme d'humus.

12.5. *Relations entre sol et végétation herbacée*

12.5.1. *Résultats de l'analyse canonique des correspondances*

Dans cette analyse, la matrice des synusies a été contrainte par une matrice de 32 variables pédologiques. Les descripteurs édaphiques contiennent des données qualitatives (typologie des sols, des humus) et des données quantitatives (par ex.: profondeur du sol, pH des divers horizons, taux d'accumulation de la matière organique,...). L'ensemble de ces variables permet d'extraire environ 43% de la variation totale, ce qui représente un pourcentage considérable et démontre, si besoin est, l'importance des facteurs édaphiques. Le test de Monte-Carlo* effectué sur l'ensemble des données est significatif à 1%.

Dans la première représentation (fig. 12.21), les groupements végétaux caractéristiques de conditions édaphiques particulières, étirent la représentation graphique en une étoile à trois branches dont ils occupent les extrémités.

La branche de l'étoile située parallèlement à l'axe 1, dans sa partie positive, regroupe toutes les synusies liées à une accumulation de la matière organique non décomposée. C'est le cas, en particulier, des synusies rattachées aux syntaxons **h209**, **h216** et **h240**. Fortement corrélé avec cet axe on trouve la variable ORGANOSOL INSATURÉ dont l'humus correspond à un MOR, et les formes d'humus relevant des moders. La branche supérieure de l'étoile est formée de syntaxons liés aux sols superficiels, à savoir les LITHOSOLS ou les CALCOSOLS leptiques. Les synusies de type **h233** et **h223** se rencontrent exclusivement sur ces sols. La branche de l'étoile qui pointe vers le bas regroupe les syntaxons hygrophiles **h215** et **h237**.

Les groupements qui présentent une forte dépendance vis-à-vis de variables explicatives particulières contraignent les autres objets projetés à se regrouper dans le centre du plan 1-2. Le diagramme du bas de la figure 12.21 représente un agrandissement de ce secteur. On y observe une série de vecteurs (flèches) qui décrivent les variables quantitatives. Le vecteur « accumulation de matière organique » corrélé avec l'axe 1 est opposé à celui de l' « activité biologique ». En effet, plus celle-ci est importante, plus l'intégration de la litière par les vers de terre est rapide, et plus l'accumulation s'en trouve réduite.

Les vecteurs représentant respectivement les valeurs de pH jusqu'à une profondeur de 30 cm, la réaction à HCl (carbonates) et la proportion de

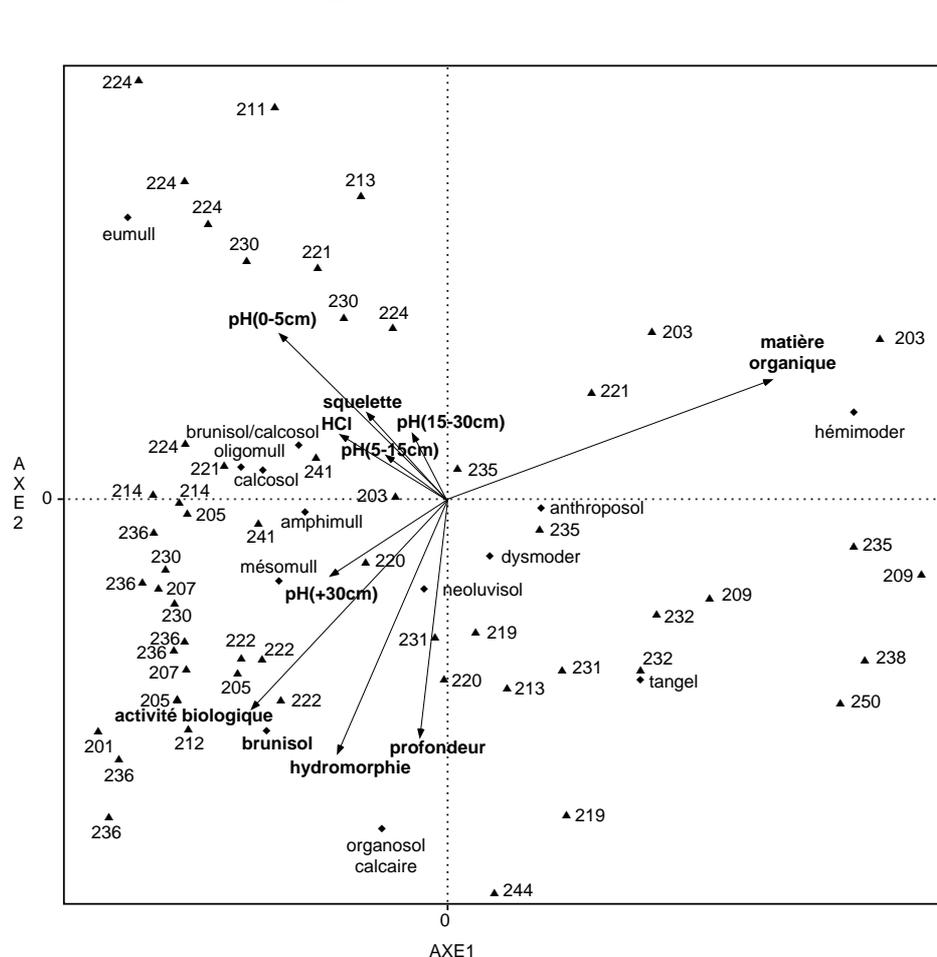
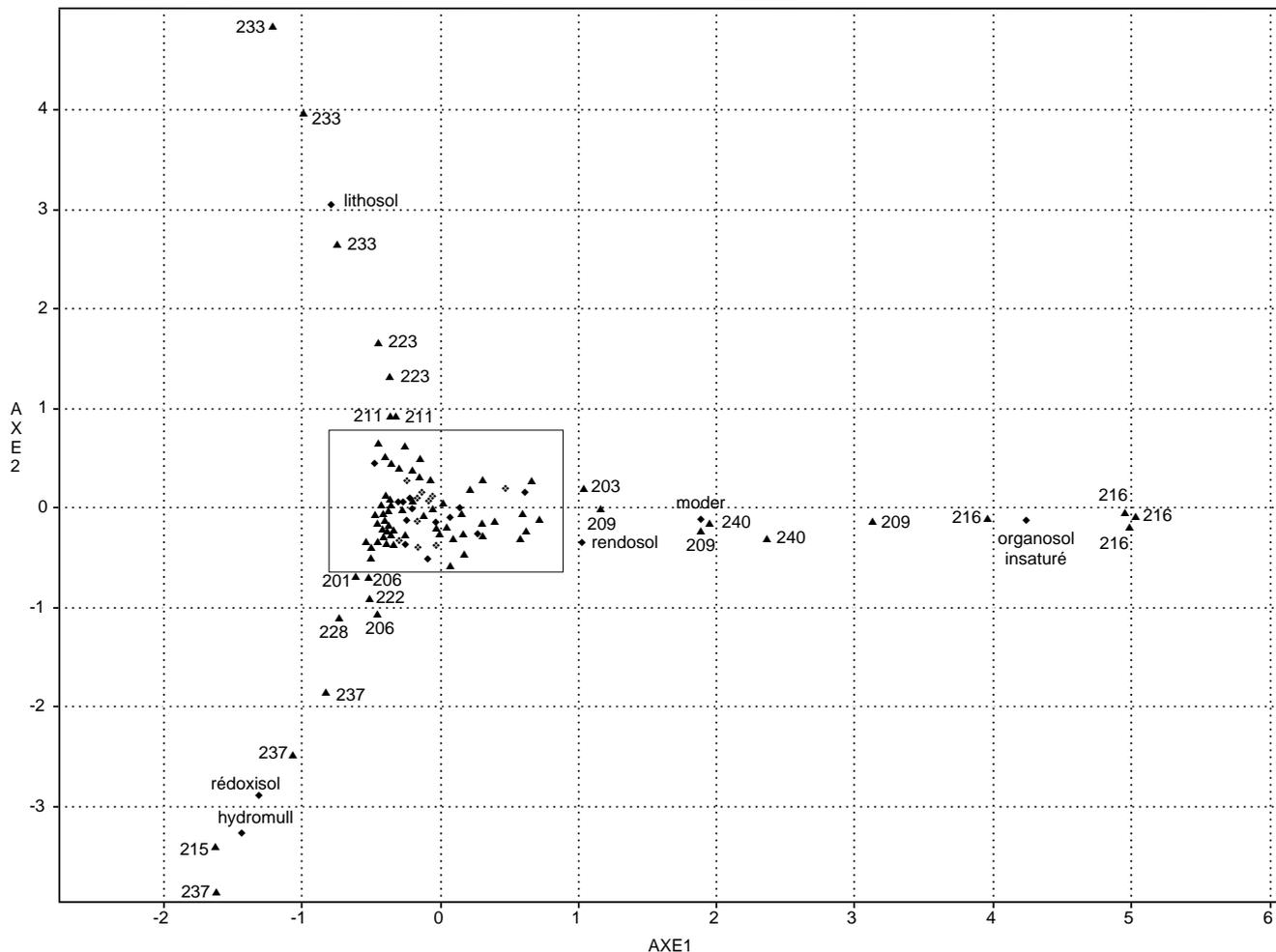


Fig. 12.21: ACC: projection selon le plan 1-2 des relevés synusiaux contraints par 32 variables écologiques (en haut). La partie centrale est agrandie dans le diagramme du bas.

squelette calcaire du sol apparaissent, du fait de leur petite distance angulaire, étroitement corrélés entre eux. Ils déterminent la présence d'un groupe de syntaxons nettement calcicoles.

La partie négative de l'axe 2 est corrélée avec la profondeur, celle-ci étant elle-même liée à l'hydromorphie et, dans une moindre mesure, à l'activité biologique et au pH à plus de 30 cm de profondeur.

C'est dans la partie négative de l'axe 1, s'étalant entre le pôle « calcicole » et le pôle « profondeur », que se situe l'essentiel des synusies intensément broutées par le bétail. On trouve là une confirmation indirecte de l'effet de l'utilisation anthropique des pâturages sur les processus d'intégration de la matière organique dans les sols. La mise en lumière causée par le défrichage, l'engraissement par le bétail ou la fumure et la hausse du pH qui en résulte, l'exportation de la litière par le broutage, de même que le piétinement du bétail jouent un rôle important dans ce processus qui n'est qu'évoqué car il n'a pas fait l'objet d'investigations poussées dans le cadre de PATUBOIS.

12.5.2.

Déterminisme édaphique des syntaxons herbacés

- h201** La synusie **h201** occupe des sols aussi différents que peuvent l'être un NEOLUVISOL, un BRUNISOL ou un CALCOSOL. Néanmoins, la profondeur du sol est corrélée, sur le plan 1/2, avec la présence de cette synusie. La profondeur, comme facteur déterminant, exerce une influence indirecte sur la végétation. Celle-ci est conditionnée par le piétinement du bétail qui lui-même choisit ses lieux de passage dans les replats où la profondeur du sol est souvent plus élevée. Une bonne rétention de l'eau, voire une légère hydromorphie, ainsi qu'une activité biologique élevée caractérisent les sols de cette synusie. Les humus appartiennent au type mull.
- h203** La nardaie à myrtille, **h203**, est un groupement extrêmement spécialisé. On ne le rencontre, dans les limites du domaine étudié, que sur des NEOLUVISOLS relativement profonds, très acides (pH 4.0-4.5 en surface) et présentant couramment des traces d'hydromorphie. Les points d'échantillonnage se répartissent le long du vecteur « matière organique », qui correspond à une accumulation importante de litière plus ou moins décomposée. L'analyse canonique avec la matrice des variables écologiques (ECOTOT) confirme qu'il s'agit bien d'un groupement d'altitude. Ce facteur, lié à l'acidité des sols, détermine principalement des humus dont la décomposition de la matière organique est très ralentie (MOR, EUMODER, HEMIMODER).
- H205** Ce groupement de refus est lié à des sols plutôt profonds, souvent engraisés, avec une importante activité biologique. Les pH de surface, y compris dans les NEOLUVISOLS, en conséquence de l'activité humaine, sont au moins de 5.0. Les humus, qui de ce fait sont régis par une activité biologique importante, se rattachent aux différentes références des mulls.
- h206** Les caractéristiques hygrophiles de la synusie **h206** se reflètent dans celles des sols. Relevant de références typologiques diverses (NEOLUVISOL, RENDOSOL), les sols présentent pourtant tous un point commun, celui de l'hydromorphie, ce qui explique leur position éloignée de l'origine sur le vecteur « hydromorphie ». Dans l'analyse écologique, **h206** se situe dans le groupe des synusies relativement engraisées et piétinées, qui donnent naissance à des humus biologiquement assez actifs (OLIGOMULL, DYSMULL).

- h207** Le pré pâturé **h207** croît sur des sols de types divers, tous issus du loess, moyennement profonds (25-30 cm), et dont les carbonates sont au moins disponibles au bas du profil. Ces sols, lorsqu'ils sont soumis comme dans ce cas à une forte influence anthropozoogène, se révèlent être les plus fertiles des pâturages boisés. Biologiquement actifs, ils présentent des humus du type EUMULL, voire OLIGOMULL ou DYSMULL lorsque le pH de surface est un peu plus acide.
- h209** Il ressort de l'analyse canonique avec les variables pédologiques que le facteur primordial régissant la présence de la synusie **h209** est l'accumulation de la matière organique. La répartition des échantillons le long de l'axe 1, lui-même étroitement corrélé avec la présence de matière organique non décomposée, est à ce titre significative. En effet, à une exception près, les humus de **h209** se classent parmi les mors et les moders (HEMIMODER, MOR), alors que, les sols dont ils sont issus présentent de grandes disparités. Leur profondeur s'échelonne entre 7 et 80 cm; les types sont aussi variés que NEOLUVISOL, BRUNISOL, BRUNISOL SUR CALCOSOL, ORGANOSOL INSATURÉ. Le point commun de ces sols, qui permet d'expliquer la présence d'une synusie unique, se manifeste par un pH peu élevé en surface et un humus à turn-over de matière organique très ralenti, dû à la litière acidifiante des épicéas qui surplombent cette synusie.
- h211** Le pâturage calciphile **h211** se rencontre essentiellement sur les sols superficiels calcaires, légèrement désaturés en surface que sont les CALCOSOLS. L'éloignement de l'origine sur le plan 1/2 indique un groupement spécialisé. La décomposition et l'intégration de la matière organique dans le sol est variable et semble dépendre du pH de surface, d'une part, et, d'autre part, de la présence de bryophytes parmi les espèces végétales. On y rencontre donc autant de mulls (EUMULL, DYSMULL) que de moders (HEMIMODER).
- H212** Un seul échantillon de cette synusie a été traité dans les analyses multivariées. Il a été retenu dans la mesure où il concorde avec les caractéristiques écologiques de la synusie **H212**, obtenues par un autre biais (cf. § 14.3.3). Les sols colonisés par **H212** sont plutôt épais, avec une bonne rétention hydrique (BRUNISOL). Le turn-over de la matière organique est légèrement ralenti, raison pour laquelle on assiste à un épaississement de l'horizon OF, même si l'horizon organo-minéral reste biologiquement très actif. L'humus est un DYSMULL.
- h213** La caractéristique commune des sols de **h213** est une charge calcaire prononcée. Les deux exemples décrits se rattachent au CALCOSOL, d'une part, et à un ANTHROPOSOL sur un ancien RENDOSOL, d'autre part. Désaturés en surface, ces sols humifères bénéficient pourtant d'un pH élevé. Leur humus, développés sous couvert forestier (DYSMULL, AMPHIMULL), sont caractérisés par une légère accumulation de litière, mais restent néanmoins actifs. Un réseau dense de racines assure la cohésion du sol.
- h214** Ce groupement d'altitude occupe des sols profonds (45-50 cm) rattachés à la référence des NEOLUVISOLS. Un squelette calcaire, présent dès 25-35 cm, rehausse les valeurs du pH, du moins en profondeur, et assure un apport de cations basiques dans la zone prospectée par les racines. La texture limono-argileuse confère une capacité hydrique favorable à la végétation et permet la fixation des éléments nutritifs. Les humus sont des OLIGOMULLS et des MESOMULLS à turn-over de matière organique plutôt rapide.
- h215** La synusie **h215** est un groupement végétal très spécialisé des sols hydromorphes (REDUCTISOL). Fortement piétiné par le bétail, sa litière est complètement intégrée dans le sol et il n'y a donc pas d'accumulation de matière organique. L'humus correspond à un HYDROMULL. Ces sols se rencontrent dans des conditions microtopographiques particulières, rarement rencontrées dans la

région étudiée.

- h216** Groupement étroitement lié à un type de sol particulier, **h216** n'a été observé que sur des ORGANOSOLS INSATURÉS. Ceux-ci, constitués principalement de matière organique non décomposée, se développent en altitude, sous climat froid, sur des roches calcaires dures, non fragmentées. L'humus, un MOR (pH 4.0-5.0), se retrouve dans la quasi totalité des profils, qui atteignent 12 à 40 cm. Les quatre échantillons sont regroupés à l'extrême droite de l'axe 1, qui représente l'accumulation maximale de matière organique.
- h219** La synusie **h219** se développe sur des sols modérément acides et relativement peu profonds, les CALCOSOL et les BRUNISOL. La structure de la végétation, particulièrement les gaines des graminées, conditionne la structure de l'humus, un DYSMULL à fonctionnement biologique ralenti.
- h220** La synusie **h220** occupe des sols modérément profonds (30 cm), du type BRUNISOL et NEOLUVISOL. Malgré la présence de carbonates au bas du profil, la moitié supérieure du sol reste acide à peu acide et rend possible l'installation de cette synusie **h220** acidocline. La texture du sol, engendrée par les limons éoliens, génère des sols frais. Cette caractéristique liée à l'ombrage des arbres et au piétinement du bétail, explique la présence d'espèces hygroclines dans certains relevés. La décomposition des litières ralentie est propre à un OLIGOMULL.
- h221** Sous la synusie **h221**, on trouve toute la gradation des sols du CALCOSOL au BRUNISOL, en passant par les intergrades BRUNISOL sur CALCOSOL. Mais quelle que soit la référence, le sol est toujours décarbonaté en surface. Situés en altitude, sous climat assez rude où la décomposition des litières est freinée, ces sols abritent des humus moins actifs que les mulls typiques que l'on pourrait s'attendre à trouver sous les pâturages (OLIGOMULL, DYSMULL).
- h222** Bien qu'il n'y ait pas de relation causale, ce groupement est lié à des sols de profondeur variable (20-35 cm), qui ne sont cependant jamais superficiels: ORGANOSOL CALCAIRE, CALCOSOL, BRUNISOL. Le facteur déterminant la présence de **h222** est le piétinement du bétail qui utilise les «chottes» sous les arbres pour le repos. Le type de sol sera en relation, dans ce cas, avec la synusie arborescente qui domine **h222**. L'incorporation de la matière organique dans le sol dépend des différentes sources de litière (aiguilles d'épicéa, **h222**, excréments du bétail), du brassage zoogène et des caractéristiques des horizons de surface. Dans le cas présent, ces interactions conduisent à la formation de mulls plus ou moins actifs (EUMULL, OLIGOMULL et DYSMULL).
- h224** Cette synusie, abondamment broutée par le bétail, se cantonne sur des sols où le calcium est disponible pour la végétation. Il s'agit de CALCOSOLS, de BRUNISOLS sur CALCOSOL ou de BRUNISOLS peu profonds avec un squelette calcaire présent dès 20 cm. La litière se décompose assez rapidement et tous les humus qu'elle produit se rangent dans le groupe des mulls.
- h230** La synusie **h230** s'établit sur des sols aux caractéristiques diverses, allant des CALCOSOLS aux BRUNISOLS, de profondeur variable (20-40 cm), mais elle nécessite une disponibilité du ion calcium pour les racines. Les humus, influencés par un feutrage dense de racines fines des graminées, se rangent dans la classe des mulls et bénéficient d'un turn-over de la matière organique relativement rapide (EUMULL, OLIGOMULL, DYSMULL).
- h231** Le facteur déterminant la présence la synusie **h231** réside sous la forme d'un squelette calcaire abondant et un pH neutre jusqu'en surface. Cette synusie est liée à une accumulation importante de matière organique. L'humus, un AMPHIMULL, indique un double fonctionnement biologique, où les horizons holorganiques sont en discontinuité brutale avec un horizon organo-minéral

actif.

- h232** Cette synusie a été trouvée sur deux sols en apparence très différents (ANTHROPOSOL TRANSFORMÉ, BRUNISOL). Ils partagent pourtant des caractéristiques communes, en particulier un fort taux de matière organique dans les horizons. Si l'ANTHROPOSOL TRANSFORMÉ contient un squelette important, le BRUNISOL repose, dès 25 cm, sur une couche de calcaire fragmenté que les racines de la végétation colonisent. Les deux profils présentent un pH de 5.0 en surface, ce qui semble être un facteur de différenciation par rapport à la synusie **h231**. Comme **h231**, **h232** se développe sous couvert forestier et présente des processus ralentis d'intégration de la litière dans le sol.
- h233** Typiquement liée aux LITHOSOLS, cette synusie colonise les dalles compactes recouvertes de quelques centimètres de terre fine. Celle-ci est modérément acide à neutre. L'effervescence à HCl se manifeste uniquement au contact de la roche. La synusie **h233** est un groupement pionnier hautement spécialisé. L'humus se rattache au type mull plutôt actif (EUMULL, OLIGOMULL).
- h235** Groupement d'altitude, **h235** colonise des sols aux caractéristiques diverses (CALCOSOL, RENDOSOL, BRUNISOL). Même si les pH sont modérément acides, les carbonates de calcium sont disponibles soit dans tout le profil soit près de la dalle calcaire, le long de laquelle on peut observer un feutrage de racines fines. Les humus sont du type mull à fonctionnement ralenti (OLIGOMULL, MÉSOMULL, DYSMULL).
- h236** Ce groupement de pâturage de basse à moyenne altitude est particulièrement lié à des sols assez profonds (40 cm en moyenne): BRUNISOL sur CALCOSOL, BRUNISOL, NEOLUVISOL. Les pH en surface sont modérés, 5.0-6.0, voire 4.5 dans un cas. Il est à noter que tous les sols de la synusie **h236** présentent un fort taux d'activité biologique, les vers de terre y sont toujours très abondants. Cette caractéristique est propre aux sols des pâturages fertiles. Les humus, par conséquent, appartiennent avec une nette prédominance à la forme la plus active, celle des EUMULLS. La découverte de charbons fossiles dans cinq sols sur sept atteste du défrichement intense de ces lieux et confirme leur statut de pâturages très fertiles (dans le contexte des pâturages boisés).
- h237** Résolument hygrophile, la synusie **h237** se situe à l'extrémité du vecteur « hydromorphie ». Cette synusie occupe des sols variés, entretenant, néanmoins, des relations étroites avec une hydromorphie prononcée (CALCOSOL humide, BRUNISOL rédoxique ou RÉDOXISOL). Un piétinement intense du bétail sur le CALCOSOL intègre efficacement la matière organique et génère un EUMULL. Dans les autres cas, on rencontre des HYDROMULLS, qui sont des humus actifs dans lesquels l'eau exerce une influence prépondérante.
- h240** Cette synusie se rencontre sur un type de sol particulier, le RENDOSOL. Il est caractérisé par une importante charge calcaire, par la présence de carbonates dans la majeure partie du profil et par un taux de matière organique élevé. La décomposition de la litière est notablement ralentie par la présence du calcium et entraîne par conséquent une mise en place d'humus relativement épais (3-5 cm) qui relèvent des DYSMULL ou des HÉMIMODERS. La position de ces échantillons, éloignée de l'origine sur l'axe 1, qui est corrélé avec l'accumulation de la matière organique, est significative.
- h241** La présence conjuguée d'espèce acidophiles, comme *Nardus stricta* et *Vaccinium myrtillus*, et d'espèce nitratophiles, comme *Trifolium pratense*, indique clairement le double déterminisme des sols de cette synusie. Les nardaies jurassiennes se situent quasi exclusivement sur des sols issus de loess, ayant subi le lessivage: NEOLUVISOL ou même LUVISOL DÉGRADÉ. La tendance mésotrophe due à l'utilisation humaine de ces nardaies, exprimée dans la végétation par la

sous-association *trifolietosum*, s'accompagne dans le sol par une élévation légère mais constante du pH de surface (4.5). Une hydromorphie modérée, due au défrichage et au piétinement du bétail, accentue encore cette tendance. La différence avec les sols des nardaies « pures », ne contenant pas d'espèces nitrophiles, se marque essentiellement dans le processus d'intégration de la matière organique. En effet, les humus rencontrés (EUMULL et OLIGOMULL) sont des témoins de l'utilisation anthropique des pâturages. Le décalage entre les potentialités acidophiles de ces sols et leur utilisation actuelle ressort de leur position sur le plan 1-2 (fig. 12.21), à gauche de l'origine, dans un groupe de synusies qui expriment plutôt des conditions mésophiles.

12.5.3. *Conclusions*

Il ressort clairement des données récoltées que les synusies les plus exploitées par le bétail se répartissent essentiellement sur quatre types de sols parmi les treize décrits. Il s'agit des références suivantes: CALCOSOL, BRUNISOL sur CALCOSOL, BRUNISOL et NEOLUVISOL. A part le CALCOSOL, tous sont issus des apports éoliens.

De ce fait, ils présentent plusieurs caractéristiques favorables à la mise en culture. L'apport de limons éoliens en fait des sols relativement profonds, du moins dans le contexte jurassien, dépourvus d'obstacles à la pénétration des racines. Leur texture, liée à la présence de matière organique humifiée crée de bonnes conditions hydriques. Finalement, comme ces sols surmontent toujours la roche calcaire en place, les racines ont facilement accès au calcium qui joue à la fois le rôle d'aliment pour les plantes et d'amendement pour le sol.

Ces sols, considérés comme fertiles, représentent les trois quarts des sols prospectés dans le domaine des pâturages boisés.

12.6. *Vocations forestières et agronomiques des sols des pâturages boisés*

12.6.1. *La fertilité du sol*

(voir également § 12.2.5)

Liée à l'idée de vocation d'une terre, la notion de fertilité s'impose immédiatement. Celle-ci a été définie, pour les milieux agronomiques, par BARBIER (in SOLTNER 1987):

« La fertilité d'un sol, sous son climat, se mesure à l'abondance des récoltes qu'il porte lorsqu'on lui applique les techniques agricoles qui lui conviennent le mieux. »

En remplaçant « l'abondance des récoltes » par « rendement sylvicole » et les techniques « agricoles » par « forestières », on obtient une définition correcte de la fertilité ou de la productivité dans le domaine forestier. Aujourd'hui, on accorde non seulement de l'importance à la fertilité immédiate du sol, mais également à la conservation de ses qualités à long terme,

c'est-à-dire au bon fonctionnement des cycles biologiques.

La fertilité propre d'un sol dépend aussi bien de la disponibilité des facteurs de croissance que de la qualité des transferts de ces facteurs (MOREL 1989). Pour les forestiers, les qualités physiques d'un sol priment ses qualités chimiques. La structure en grumeaux est la plus importante de ces qualités (DUCHAUFOR 1983). D'une manière générale, tant pour les forestiers que pour les agronomes, on estime qu'un ensemble de propriétés est nécessaire pour assurer la fertilité optimale d'un sol. Ce sont des teneurs suffisantes en matière organique et en argile qui concernent autant la qualité des facteurs de croissance que la qualité de leur transfert. Les sols avec un taux d'argile moyen peuvent constituer une réserve hydrique qui pallie, du moins partiellement, l'irrégularité des précipitations. Quant aux complexes argilo-humiques*, ils permettent une structuration du sol en grumeaux qui assure une aération propice à la vie des microorganismes du sol et à celle de la pédofaune. Il convient de relever que les facteurs propices au développement des plantes sont, dans une large mesure, les mêmes qui conditionnent la prolifération des microorganismes, eux-mêmes source d'éléments nutritifs (MOREL 1989).

12.6.2.

Les sols forestiers

Parmi les sols décrits dans les pâturages boisés, 12% correspondent à des sols stationnels, liés à des conditions particulières telles que l'hydromorphie prononcée, la présence de dalles compactes ou l'accumulation de matière organique. Le reste se répartit dans les sols issus de loess, les sols sous influence de calcaire et les sols sous influence mixte de loess et de calcaire. Les sols calcaires (CALCOSOLS, RENDOSOLS, RENDISOLS) sont riches en bases, essentiellement en ion calcium. Toutefois, le squelette calcaire les rend très filtrants et impropres à constituer une réserve hydrique. Une étude réalisée par BOISSIER *et al.* (1989) dans le domaine subalpin des Alpes externes du Nord, en France, montre que les sapins en futaie jardinée présentent une croissance en hauteur importante sur des sols superficiels liés aux calcaires massifs de l'Urgonien (humocalcaires et humocalciques) alors que les épicéas de la région du Marchairuz, qui croissent dans des conditions climatologiques, géologiques et édaphiques similaires, se distinguent par une croissance ralentie. Or, dans cette région, les températures atteignent à 1'000 m d'altitude les minima les plus remarquables d'Europe et sont donc probablement un des facteurs limitants de la croissance.

Cette même étude indique que seuls les sols acides et présentant des signes d'hydromorphie paraissent avoir une influence indéniable sur la baisse de productivité du sapin (inférieure à 6 m³/ha/an), ce qui ne semble pas être le cas dans la région des Breuleux. En effet, les arbres prélevés pour l'analyse des cernes dans une station similaire à la placette 24, sur des sols du type NEOLUVISOL, indiquent une bonne productivité. Il faut noter toutefois que l'altitude est plus basse d'environ 200 m par rapport à la région étudiée par BOISSIER *et al.* Les mêmes auteurs ont observé la productivité la plus élevée (> 12 m³/ha/an) dans des stations qui réunissent des sols bruns colluviaux

calciques (équivalent des BRUNISOLS et des BRUNISOLS sur CALCOSOL) ce qui corrobore les résultats obtenus dans le Communal de la Sagne où les arbres croissent sur ce type de sol.

12.6.3. *Les sols agricoles*

Les sols à vocation agronomique, portant des synusies à valeur pastorale élevée, sont essentiellement des BRUNISOLS et des BRUNISOLS sur CALCOSOL. Leur taux d'argile, issu de la dégradation des limons éoliens, est relativement important et permet, avec la matière organique, une structuration favorable du sol. Les complexes argilo-humiques qui en résultent constituent une base de stockage d'éléments nutritifs. Les argiles garantissent également une réserve hydrique bénéfique à la croissance des végétaux. L'absence ou la faible présence du squelette dans les 10-30 premiers centimètres est garante d'une pénétration optimale des racines. Ce même squelette, présent en profondeur, fournit une réserve de cations basiques et maintient des pH favorables à la vie des organismes du sol. Les NEOLUVISOLS, s'ils sont dépourvus de caractères hydromorphes, possèdent les mêmes propriétés intéressantes pour la mise en culture. Dans le massif jurassien, lorsqu'ils ne sont pas situés sur des dépôts éoliens trop épais, les caractéristiques des NEOLUVISOLS sont comparables à celles des BRUNISOLS malgré des pH plus bas.

Les CALCOSOLS constituent une troisième catégorie de sols bien représentés dans les pâturages boisés. Ils sont très filtrants et ne réagissent que faiblement aux améliorations agricoles. Mais les synusies qu'ils portent ont une diversité biologique particulièrement élevée et, à ce titre, méritent une attention spéciale comme éléments paysagers.

L'utilisation des sols les plus fertiles des pâturages boisés à des fins culturales relève de l'expérience empirique des agriculteurs. Ce mode de perception est toutefois confirmé par les analyses morpho-pédologiques. A l'avenir, il serait nécessaire d'entreprendre à grande échelle l'analyse des propriétés chimiques et physiques des sols afin d'évaluer leur perméabilité, leur pouvoir de stockage et leur stabilité structurale. Cette démarche garantirait leur conservation à long terme. Une attention particulière, déjà évoquée au § 12.2.5, doit être portée aux amendements potassiques des sols désaturés que sont certains BRUNISOLS et NEOLUVISOLS. Actuellement fertiles, ces sols risquent à long terme une lixiviation des ions calcium et, par là, la perte de leur fertilité.

13. *Structure et dynamique du peuplement boisé*

Résumé

Différents arguments permettent de rapprocher la **structure du peuplement** des pâturages très boisés de celle des forêts jardinées. Parmi les stations inventoriées, 12 peuplements sont conformes au modèle de répartition équilibrée du nombre de tiges défini en forêt jardinée. L'analyse de la répartition des classes de grosseur du volume sur pied peut être un complément utile pour la détermination des structures équilibrées.

Les régressions linéaires entre les densités échantillonnées et les densités prévues par l'approche synusiale intégrée sont significatives autant pour les stades herbacé, arbustif qu'arborescent. Les meilleures corrélations sont obtenues pour le stade arborescent; l'écart peut néanmoins être important entre les valeurs prévues et les valeurs mesurées.

Les relations entre l'âge, le diamètre et la hauteur moyennes des arbres des 4 stations concernées par l'**étude dendrochronologique** révèlent des différences de conditions de croissance importantes, largement dépendantes de l'altitude. La croissance des épicéas étudiés est répartie, sur la base des courbes d'accroissement radial annuel individuel, en 3 types: libre (croissance conforme au modèle optimal), abrouti (croissance juvénile fortement réprimée par l'abroutissement), dominé (croissance faible et stable). L'accroissement en hauteur jusqu'à 1.30 m est très variable et dépend surtout de la durée de la phase d'abroutissement, qui peut dépasser 100 ans.

Les **études diachroniques** indiquent, tant pour le Communal de La Sagne que pour le Pâturage du Droit de Cormoret, une augmentation de la densité du boisement, un vieillissement de la structure et une évolution vers une texture plus grossière, modifications allant dans le sens de la fermeture des pâturages boisés entre 1959 et 1987; seuls les replats intensivement parcourus échappent à ces transformations. Les archives forestières confirment ces tendances pour le Communal de La Sagne et mettent en évidence une augmentation concomitante de la proportion de feuillus. L'évolution des pâturages boisés abandonnés montre des différences importantes dans la vitesse de recolonisation en fonction de l'altitude et de la structure initiale du peuplement.

Le **modèle de la dynamique du boisé** est appliqué à 14 stations situées dans 5 sites. Les prédictions de l'évolution du boisement à partir des conditions actuelles confirment généralement les tendances pressenties. Des modifications importantes de la charge en bétail seraient parfois nécessaires pour stabiliser le taux de boisement à sa valeur actuelle. Le modèle suggère que des interventions sylvicoles peuvent suppléer dans une certaine mesure à l'absence d'équilibre.

13.1. Régénération et structure du peuplement: résultats des inventaires

13.1.1. Répartition du nombre de tiges

La comparaison des répartitions du nombre de tiges dans les 51 stations inventoriées suggèrent de considérer 3 types de courbes⁽¹⁾:

- La *situation d'équilibre* est représentée par une courbe de forme exponentielle négative, correspondant en principe à une situation de peuplement équilibré (voir § 6.1.3 et fig. 6.4).
- La *situation mixte* est représentée par une courbe de forme exponentielle négative dans sa partie gauche, puis en cloche dans sa partie droite (fig. 13.1). La partie gauche indique la présence de régénération, alors que la cloche est le reflet d'une discontinuité dans l'évolution du peuplement, dûe à une perturbation de durée limitée. Cette dernière n'indique pas forcément un déséquilibre dans l'évolution générale.

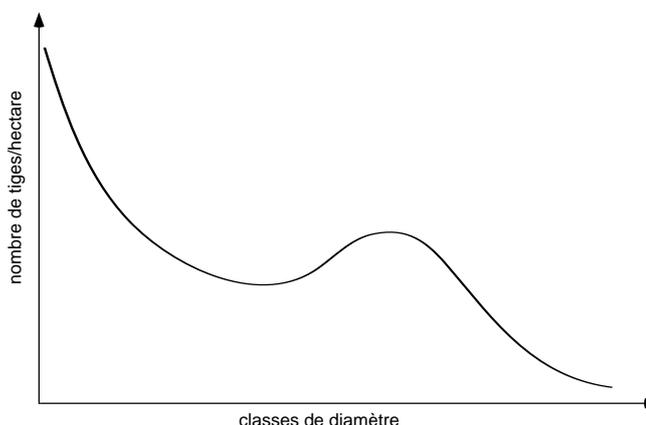


Fig. 13.1:
Représentation
schématique d'une
situation mixte.

- La *situation non équilibrée* s'applique à des courbes irrégulières. Il s'agit soit de courbes qui présentent des lacunes importantes dans la répartition du nombre de tiges (absence de certains stades) traduisant un manque de régénération durant des périodes prolongées, soit des peuplements très clairsemés dont le maintien est précaire en raison du très faible nombre total de tiges.

13.1.1.1. Situation d'équilibre

Le tableau de la figure 13.2 résume les caractéristiques principales des stations dont la répartition du nombre de tiges s'apparente à l'image de la courbe d'équilibre. Un exemple en est donné dans la figure 13.3.

En raison de leur plus grande sensibilité que les résineux à l'action du bétail, la proportion des feuillus diminue en général rapidement au cours du développement du peuplement. Outre la présence de semenciers, seule une pression de pâturage suffisamment basse permet leur régénération et leur

(1) Le lecteur se référera aux fiches de station en annexe pour le détail des graphiques. Seul un exemple de chaque type est illustré ici.

Fig. 13.2:
Tableau récapitulatif
des stations en
situation d'équilibre.

station n°	méthode d'échantillonnage	taux de boisement	densité (N/ha)			proportion résineux-feuillus (% de N)					
			recrû-R1	fourré	bois	recrû-R1		fourré		bois	
						résineux	feuillus	résineux	feuillus	résineux	feuillus
14	1	10	67	7	38	16	84	100	0	81	19
16	2	70	556	540	257	100	0	89	11	75	25
18	2	70	245	104	170	46	54	91	9	100	0
22	2	70	886	71	172	35	65	92	8	89	11
24	2	60	2375	338	294	26	74	93	7	99	1
27	2	35	464	64	191	0	100	94	6	99	1
28	2	60	2474	195	218	19	81	95	5	99	1
29	2	60	840	50	150	38	62	92	8	85	15
31	2	40	226	100	77	0	100	97	3	92	8
33	2	50	1033	317	234	35	65	93	7	99	1
38	1	20	711	188	180	64	36	64	36	98	2
40	2	40	190	200	235	50	50	100	0	97	3

N=12

moyenne	49	839	181	185	33	67	90	10	94	6
---------	----	-----	-----	-----	----	----	----	----	----	---

survie dans les stades ultérieurs. À deux exceptions près, toutes les stations de ce groupe sont des pâturages à taux de boisement supérieur à 35%. La densité moyenne du recrû, sans tenir compte du stade R1 (semis), dont les valeurs sont très variables, s'élève à 839 tiges/ha, pour des valeurs extrêmes variant entre 67 et 2'474 tiges/ha. La densité moyenne du fourré s'élève à 181 tiges/ha (minimum 7; maximum 540), celle des bois à 185 (minimum 38; maximum 294).

Dans cette catégorie ont également été classées des courbes qui, bien que n'épousant pas la forme exponentielle négative dans les gros diamètres (fin de courbe convexe), sont cependant globalement décroissantes (exemple: station 38). L'analyse des estimateurs du modèle de régression et de son coefficient de détermination* a montré qu'elles pouvaient y être valablement intégrées.

Fig. 13.3:
Exemple d'une station
en situation d'équilibre:
station 22.

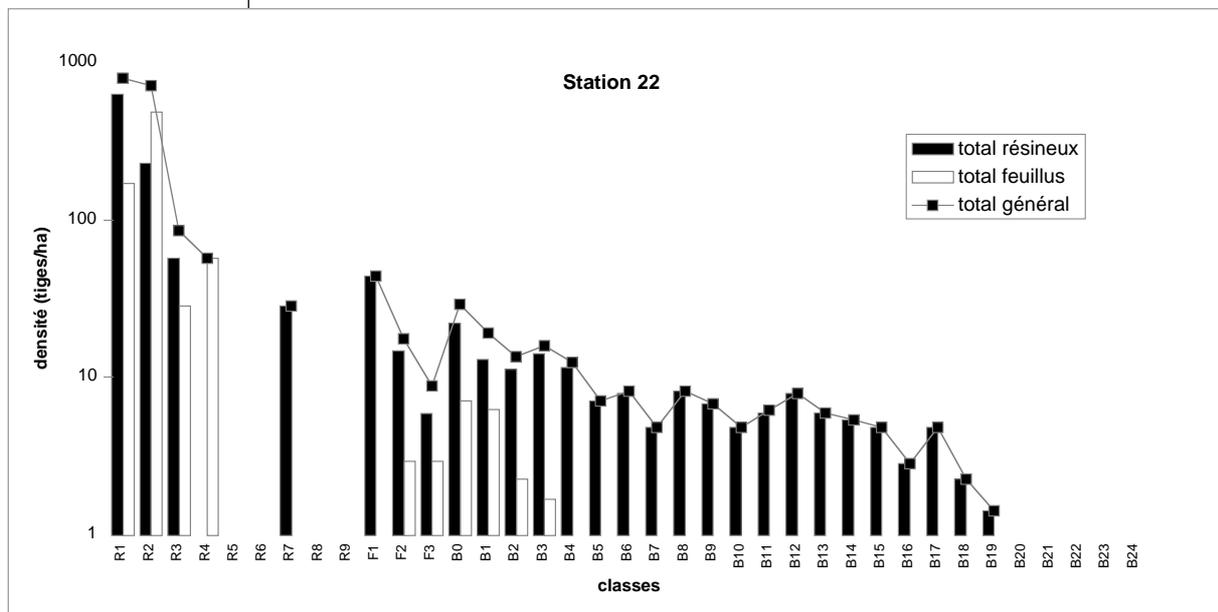


Fig. 13.4:
Tableau récapitulatif
des stations en
situation mixte.

station n°	méthode d'échantillonnage	taux de boisement	densité (N/ha)			proportion résineux-feuillus (% de N)						
			recrû-R1	fourré	bois	recrû-R1		fourré		bois		
						résineux	feuillus	résineux	feuillus	résineux	feuillus	
13	2	60	2300	100	148	0	100	5	95	78	22	
20	1	20	46	15	60	8	92	0	100	19	81	
32	2	70	2077	296	97	3	97	66	34	79	21	
45	1	20	48	0	101	0	100			72	28	
49	1	10	165	32	125	6	94	33	67	45	55	
51	1	20	239	61	89	0	100	0	100	0	100	
53	1	30	19	7	89	9	91	100	0	99	1	
61	1	30	129	31	106	6	94	88	13	91	9	
62	2	40	286	68	152	0	100	100	0	82	18	
N=9 moyenne			33	590	68	107	2	98	51	49	67	33

13.1.1.2.

Situation mixte

Le tableau de la figure 13.4 récapitule les caractéristiques principales des stations de ce groupe. Un exemple en est donné dans la figure 13.5. Le taux de boisement moyen est plus faible que dans le groupe de stations en situation d'équilibre. La proportion des feuillus y est plus élevée, ce qui peut être attribué à un niveau globalement peu élevé de la pression de pâturage ainsi qu'à une diminution récente de cette dernière.

Les valeurs moyennes de la densité du recrû (sans le stade R1) varient de 19 à 2'300 tiges/ha, la densité moyenne s'élevant à 590 tiges/ha. La densité moyenne du fourré s'élève à 68 tiges/ha (minimum 0; maximum 296), celle des bois à 107 (minimum 60; maximum 152).

13.1.1.3.

Situation non équilibrée

Les stations regroupées dans cette catégorie ne présentent aucune des caractéristiques des deux catégories susmentionnées. La répartition du

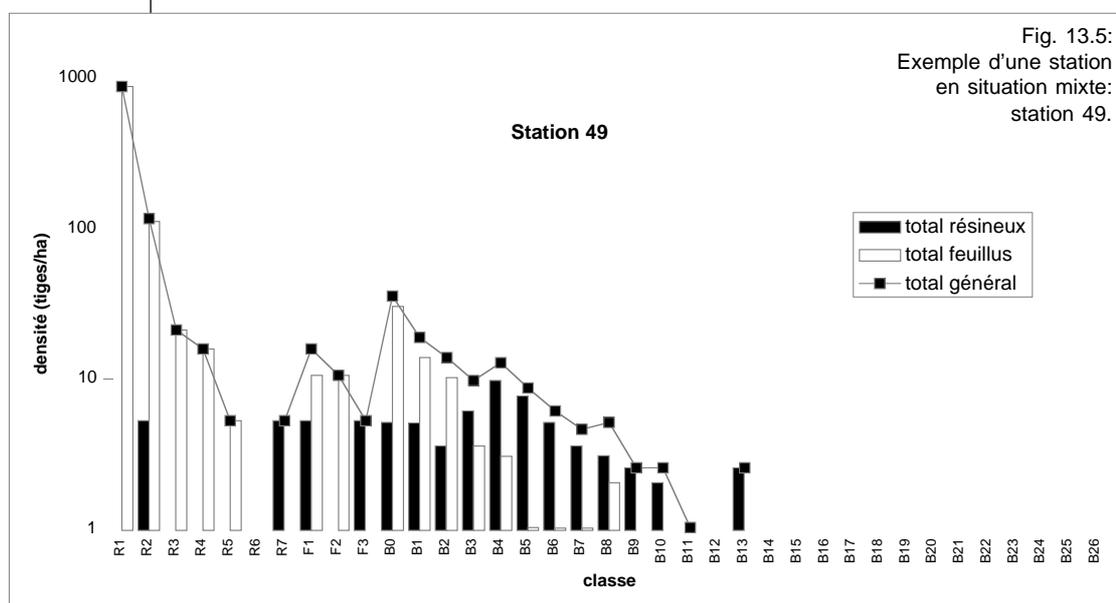
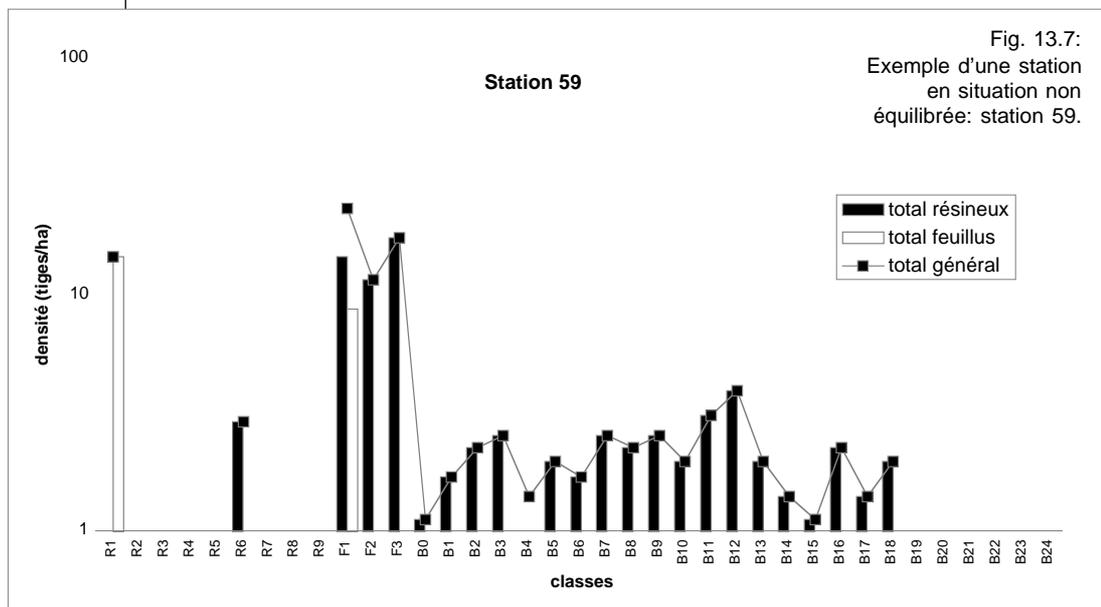


Fig. 13.6:
Tableau récapitulatif
des stations en
situation non équilibrée.

station n°	méthode d'échantillonnage	taux de boisement	densité (N/ha)			proportion résineux-feuillus (% de N)					
			recrû-R1	fourré	bois	recrû-R1		fourré		bois	
						résineux	feuillus	résineux	feuillus	résineux	feuillus
15	2	50	0	47	103			100	0	97	3
17	1	5	0	0	1					100	0
19	1	10	0	0	8					88	13
21	1	10	32	16	30	61	39	78	22	87	13
23	1	20	0	24	18			0	100	0	100
25	2	70	83	8	116	100	0	100	0	99	1
26	1	10	64	0	38	0	100			99	1
30	1	5	8	5	24	0	100	0	100	54	46
34	2	40	53	45	146	0	100	22	78	1	99
35	1	20	6	13	51	0	100	100	0	88	12
37	2	40	1250	0	178	0	100			99	1
39	1	35	1059	117	203	33	67	95	5	98	2
41	1	15	979	110	152	96	4	86	14	100	0
42	1	10	51	29	43	57	43	92	8	100	0
43	1	20	27	23	60	14	86	100	0	99	1
44	1	30	16	0	187	0	100			0	100
47	1	15	0	19	65			0	100	44	56
48	1	10	0	0	25					35	65
50	1	5	119	2	22	0	100	0	100	0	100
52	1	20	520	0	10	0	100			0	100
54	1	20	0	12	212			100	0	96	4
56	1	5	0	0	18					0	100
57	1	10	7	0	8	0	100			0	100
58	1	5	4	0	4	0	100			58	42
59	1	20	3	52	39	100	0	83	17	96	4
60	1	5	0	192	142			0	100	8	92
63	1	10	115	20	15	55	45	33	67	57	43
64	1	20	58	73	35	100	0	30	70	89	11
65	1	10	16	59	161	20	80	84	16	60	40
66	2	40	375	67	59	0	100	100	0	100	0

N=30

moyenne	19	154	30	73	32	68	59	41	67	33
---------	----	-----	----	----	----	----	----	----	----	----



nombre de tiges est fréquemment lacunaire. Par exemple, la densité du recrû et du fourré des stations 17 et 19 est nulle.

Le tableau de la figure 13.6 résume les caractéristiques principales des stations de ce groupe. Un exemple en est donné dans la figure 13.7.

Plus de 80% des stations de ce groupe sont des pâturages peu boisés (taux de boisement inférieur à 35%). La densité moyenne du recrû (sans R1) varie entre 0 et 1'250 tiges/ha. La densité moyenne du fourré s'élève à 30 tiges/ha (minimum 0; maximum 192), celle des bois à 73 (minimum 1; maximum 203).

13.1.2.

Application des modèles forestiers de répartition équilibrée du nombre de tiges

PREZTSCH (1985) propose l'équation suivante comme modèle pour une répartition équilibrée du nombre de tiges en forêt jardinée:

$$y = a * e^{-b*x}$$

y = nombre de tiges par classe de diamètre

a = constante du niveau de la courbe (point d'intersection entre la courbe et l'ordonnée)

e = base du logarithme

b = constante de la pente de la courbe

x = classe de diamètre

L'auteur applique cette équation aux résultats d'inventaires du fourré et des stades suivants, soit les tiges dont la hauteur est supérieure à 1.30 m. La validité de ce modèle pour les 12 stations en situation d'équilibre est examinée. Après différents tests, ce sont les résultats de la modélisation sur la répartition du nombre de tiges à partir de 10 cm de hauteur qui ont été retenus: la classe R1, de même que les valeurs manquantes, souvent dues à des essartages, n'ont pas été prises en compte.

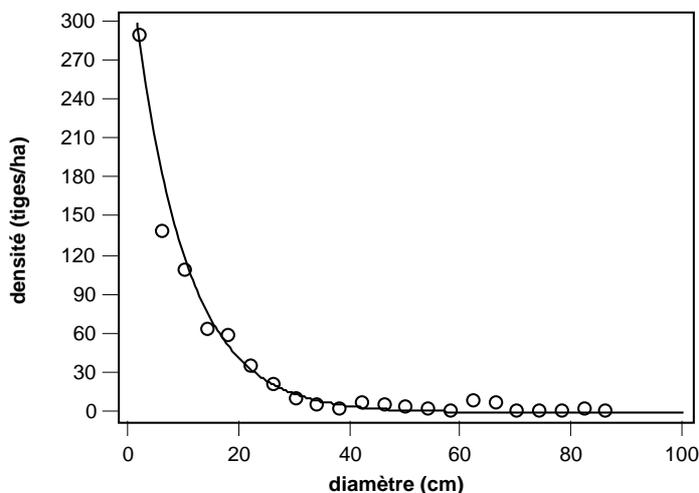
Les valeurs des constantes et le coefficient de détermination* R² ont été calculés pour chacune des 12 stations en situation d'équilibre et sont présentés dans le tableau de la figure 13.8.

Le coefficient de détermination R² varie de 0.5 (station 28) à 0.97 (station 16), proche de 1 (parfaite conformité au modèle). Neuf stations sur 12 ont

station	paramètres			taux de boisement (%)
	a	b	R ²	
14	11.7	0.086	0.73	10
16	361	0.13	0.97	70
18	30.8	0.03	0.76	70
22	43.1	0.04	0.73	70
24	147.1	0.08	0.75	60
27	39.8	0.03	0.52	35
28	244	0.14	0.5	60
29	46	0.05	0.57	60
31	43.6	0.05	0.86	40
33	122.9	0.05	0.69	50
38	102	0.06	0.8	20
40	81.3	0.05	0.75	40

Fig. 13.8:
Tableau des constantes et du coefficient de détermination du modèle appliqué à 12 stations.

Fig. 13.9:
Station 16: répartition
observée (points) et
modèle (courbe).



un coefficient de détermination supérieur à 0.7.

De façon générale, les valeurs élevées du coefficient de détermination R^2 sont corrélées avec des valeurs élevées des paramètres (a et b) et du taux de boisement. La répartition observée se rapproche donc d'autant plus d'une situation d'équilibre telle que l'exprime le modèle que la régénération est abondante et le taux de boisement important, c'est-à-dire que l'on se rapproche de l'état d'une forêt (voir exemple de la station 16, fig. 13.9).

Si le modèle de répartition du nombre de tiges qui vient d'être décrit fournit une bonne image de la structure du peuplement et de son équilibre, la densité du *recrû* représente également une indication quant à la pérennité du boisement.

SCHÜTZ (1989) donne des indications quant aux effectifs minimaux nécessaires pour assurer la pérennité en forêt jardinée:

<i>Recrû:</i>	50-90 cm de hauteur	75-1460 tiges/ha
	90-130 cm de hauteur	70-620 tiges/ha
<i>Fourré:</i>	0-4 cm de diamètre	250-750 tiges/ha
	4-12 cm de diamètre	160-350 tiges/ha.

Les valeurs lors d'un inventaire couvrant les forêts jardinées du Val-de-Travers observées par SCHNEIDER (1994) sont les suivantes:

<i>Recrû:</i>	hauteur 10-130 cm	moyenne de 15'267 tiges/ha
<i>Fourré-perchis:</i>	diamètre 0-17.5 cm	moyenne de 1947 tiges/ha

Les valeurs citées ci-dessus se rapportent à la forêt et constituent donc naturellement des références trop élevées pour le pâturage boisé. Elles peuvent néanmoins servir de références.

Pour la mise en valeur des résultats (fig. 13.10), les différentes classes du *recrû* et du *fourré* sont regroupées comme suit, conformément à SCHÜTZ (1989):

<i>Recrû:</i>	10-50 cm	classes R2 et R3
	50-90 cm	classes R 4 et R5
	90-130 cm	classes R6 et R7

Fourré: 0-4 cm de diamètre (NE: 0-7.5 cm) classe F1 (F1-F2)
4-12 cm (NE: 7.5-12.5 cm) classes F2 et F3 (F3)

Pour le *recrû*, les densités moyennes des classes 10-50 cm varient de 0 à 2'250, celles des classes de 50-90 cm de 18 à 673 et celles des classes de 90-130 cm de 0 à 133 tiges/hectare. Les valeurs extrêmes du total du *recrû* vont de 67 à 2'474 tiges/ha.

Pour le *fourré*, les densités moyennes des classes 0-4 cm varient de 31 à 290, celles des classes 4-12 cm de 19 à 250 tiges/ha. Les valeurs extrêmes du total du *fourré* vont de 7 à 540 tiges/ha.

Fig. 13.10:
Tableau récapitulatif de
la régénération des
stations en situation
d'équilibre.

stade	station											
	14	16	18	22	24	27	28	29	31	33	38	40
R2-R3	42	0	208	800	2250	393	1974	720	194	767	383	95
R4-R5	18	444	19	57	125	71	474	80	32	133	178	48
R6-R7	7	111	19	29	0	0	26	40	0	133	150	48
F1	0	290	43	44	200	32	100	31	73	253	79	114
F2-F3	7	250	61	26	138	32	95	19	27	63	109	86
total recrû	67	556	245	886	2375	464	2474	840	226	1033	711	190
total fourré	7	540	104	71	338	64	195	50	100	317	188	200

13.1.3.

Volume sur pied

Si les répartitions observées du nombre de tiges ont été confrontées à une courbe dont la forme générale et décrite par un modèle mathématique théorique (cf. § 13.1.2), celles du volume sur pied par classe de grosseur sont comparées à des normes empiriques. Pour l'interprétation des résultats, il faut rappeler que les classes de grosseur n'incluent ni le *recrû*, ni le *fourré* et qu'elles ne permettent de ce fait que des conclusions indirectes et très limitées sur la régénération proprement dite. En raison des différences de définition des classes de grosseur (cf. § 6.1.3 et fig. 13.11), les résultats des stations sises dans les cantons de BE, JU et VD sont présentées ci-après séparément de ceux concernant le canton de NE.

Fig. 13.11:
Tableau synthétique de
la répartition des
classes de grosseur
dans les 4 cantons.

	intervalles de classes	petits bois (diamètre)	moyens bois (diamètre)	gros bois (diamètre)	très gros bois (diamètre)
Neuchâtel	5 cm	17.5 à 32.5 cm	32.5 à 52.5 cm	> 52.5 cm	
Vaud	4 cm	16 à 28 cm	28 à 48 cm	> 48 cm	
Berne	4 cm	16 à 28 cm	28 à 40 cm	40 à 52 cm	> 52 cm
Jura	4 cm	16 à 28 cm	28 à 40 cm	40 à 52 cm	> 52 cm

Neuchâtel

À titre de référence, dans les forêts jardinées du canton de Neuchâtel, une proportion idéale de 20% de petits, 30% de moyens et 50% de gros bois (exprimée en pourcentage du matériel sur pied) est généralement considérée comme appropriée (BIOLLEY 1980). Ces valeurs sont proches de celles que SCHÜTZ (1989) propose pour la hêtraie-sapinière neuchâteloise: 18/38/45%.

Sur les huit stations neuchâteloises (voir tableau de la fig. 13.12), deux sont proches de l'équilibre, à savoir les stations 31 et 35. Les autres présentent un déséquilibre plus ou moins marqué par excès de gros bois dans

Fig. 13.12:
Tableau synthétique de la répartition en classes de grosseur des 8 stations neuchâteloises (valeurs en gras: classes de grosseur fortement surreprésentées par rapport à un état équilibré).

station	23	30	31	32	33	34	35	65
petits bois (%)	14.4	8.6	24.3	26.1	46.9	56.2	23.2	41.6
moyens bois (%)	47.3	21.3	25.1	43.8	45.0	40.0	27.0	40.5
gros bois (%)	38.3	70.1	50.6	30.2	8.1	3.8	49.8	17.9

un cas (station 30), par sur-représentation des petits bois dans d'autres (stations 33, 34 et 65). La station 32, très boisée, est caractérisée par une forte proportion de petits et moyens bois, reflet de la transition, effective depuis une quarantaine d'années, d'un pâturage boisé à un bois pâturé (voir § 13.3.1).

Berne, Jura et Vaud

Dans la pratique, ces cantons se réfèrent peu à des proportions optimales. Selon SCHÜTZ (1989), les proportions idéales d'une forêt jardinée de l'Emmental, orientée vers la production de très gros bois sur des sols fertiles, sont de 7% de petits, 3% de moyens, de 19% de gros et de 61% de très gros bois. Pour les conditions de la chaîne jurassienne, les proportions suivantes nous paraissent mieux adaptées (NEUHAUS, com. pers., sur la base d'inventaires forestiers de pâturages boisés dans le Jura bernois): petits bois: 10-15%; moyens bois: 20-25%; gros bois: 20-25%; très gros bois: 35-40%.

Le tableau de la figure 13.13 récapitule les valeurs inventoriées dans les stations des 3 cantons.

Les stations 20, 24, 27, 28, 29, 37, 42, 45, 47, 49, 51, 57, 61 et 62 présentent des proportions qui sont relativement proches d'un état d'équilibre, avec toutefois dans plusieurs cas une certaine sur-représentation des petits bois.

Six stations ont des valeurs qui se rapprochent dans une certaine mesure des valeurs optimales, sauf pour celles des petits bois, inférieures à 10%. une proportion de 10-15% de petits bois nous paraît trop élevée. 5-10% sont plus réalistes. Ces stations sont autant des pâturages peu boisés (station 57: 10% de taux de boisement) que des pâturages à fort taux de boisement (station 29: 60% de taux de boisement).

Les autres stations présentent une répartition s'éloignant des valeurs de référence mentionnées ci-dessus. La station 60 constitue un cas particulier, avec 33% de petits bois. Il s'agit non pas du signe d'une diminution marquée de la pression de pâturage, mais du résultat du recépage périodique du sorbier des oiseleurs, traité en taillis. Pour 20 stations sur 43, la proportion

station	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	24	25	26	27
petits bois (%)	2.5	3.7	6.6	14.6	1.2	2.2	0.0	11.2	6.1	4.4	7.6	0.7	0.8	3.8
moyens bois (%)	21.5	13.5	13.3	11.6	4.3	8.3	4.6	18.1	14.4	10.9	20.6	3.0	7.3	18.4
gros bois (%)	42.0	39.3	9.8	13.9	4.3	11.6	1.9	18.8	16.6	12.1	21.0	8.5	8.3	28.7
très gros bois (%)	34.0	43.5	70.3	59.9	90.2	77.8	93.6	51.8	62.9	72.6	50.8	87.8	83.7	49.2

station	28	29	37	38	39	40	41	42	43	44	45	47	48	49
petits bois (%)	4.2	4.9	6.5	22.4	13.0	12.3	17.1	5.3	1.0	3.8	7.9	7.0	1.1	14.6
moyens bois (%)	15.7	20.1	19.6	60.8	55.8	41.5	56.8	26.8	18.4	52.4	26.3	21.2	4.3	30.5
gros bois (%)	28.0	25.2	34.6	13.1	24.7	30.7	24.2	35.0	24.7	35.0	24.5	28.6	12.1	22.5
très gros bois (%)	52.1	49.8	39.3	3.7	6.5	15.4	1.8	33.0	55.9	8.8	41.3	43.2	82.6	32.4

station	50	51	52	53	54	56	57	58	59	60	61	62	63	64	66
petits bois (%)	5.5	20.0	1.5	1.5	1.8	6.2	6.2	1.3	1.2	32.6	8.8	9.3	2.9	1.9	1.9
moyens bois (%)	7.5	22.9	6.1	15.3	22.8	18.8	11.4	2.4	5.6	20.3	23.8	21.6	8.8	11.1	1.7
gros bois (%)	10.6	17.6	5.1	26.9	33.6	10.0	29.7	1.1	12.1	14.6	16.9	26.4	13.1	23.8	3.6
très gros bois (%)	76.4	39.5	87.3	56.2	41.8	65.0	52.7	95.3	81.1	32.5	50.5	42.7	75.1	63.2	92.8

Fig. 13.13:
Tableau synthétique de la répartition en 4 classes de grosseur de volume des cantons de Berne, Jura et Vaud (valeurs en gras: classes de grosseur fortement surreprésentées par rapport à un état équilibré).

de très gros bois est particulièrement élevée. Il s'agit souvent de stations présentant soit un faible de taux de boisement avec quelques très gros individus (plusieurs tiges inventoriées avec un diamètre supérieur), soit un taux de boisement relativement élevé avec une structure irrégulière riche en gros diamètres (exemple station 16).

Ce dernier exemple illustre bien le fait que les proportions des classes de grosseur citées en référence n'ont pas une portée générale, et qu'un écart par rapport à ces dernières n'implique pas forcément une situation en déséquilibre. Si elles peuvent servir de point de comparaison, il faut notamment tenir compte, dans le contexte particulier du pâturage boisé, des diamètres maximaux, qui sont couramment largement plus élevés qu'en forêt.

Les deux exemples de la figure 13.14 illustrent les différences de structure entre un peuplement équilibré et non équilibré vis-à-vis des volumes sur pied.

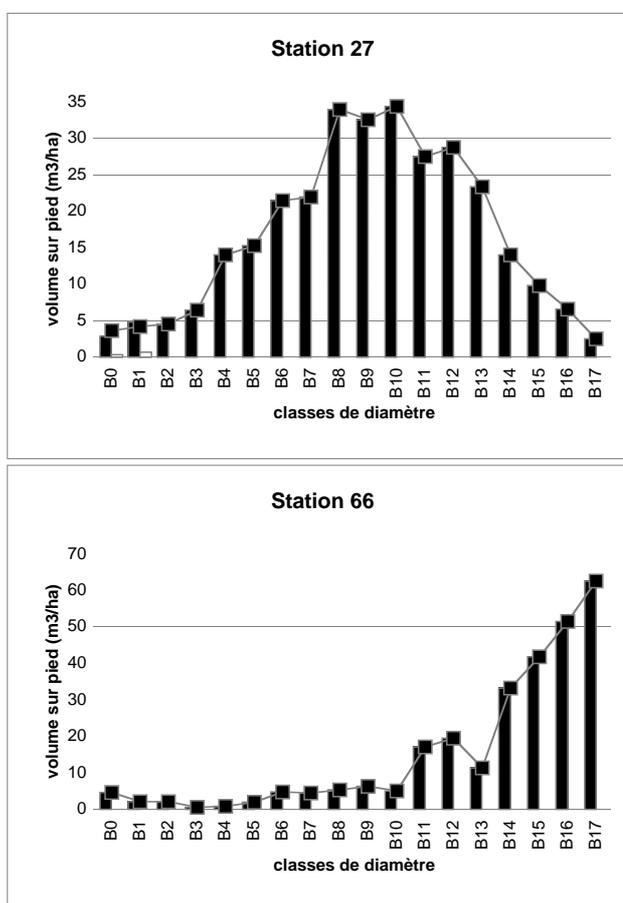


Fig 13.14.:
Exemple d'une courbe
du volume équilibrée
(27) et non équilibrée
(66).

13.1.4.

Pâturages en situation d'équilibre: comparaison entre la densité et le volume sur pied

Parmi les stations examinées, 11 présentent à la fois une répartition du nombre de tiges de type équilibré (5 stations) ou mixte (6 stations) et une proportion petits/moyens/gros/très gros bois proches des valeurs de réfé-

Fig. 13.15:
Tableau synthétique
des pâturages
équilibrés selon les
critères de la densité et
du volume sur pied

station	densité type courbe	volume sur pied type courbe	taux de boisement
<i>équilibré-équilibré</i>			
14	équil.	équil.	10
27	équil.	équil.	35
29	équil.	équil.	60
31	équil.	équil.	40
<i>équilibré-moyennement équilibré</i>			
24	équil.	moyenn. équil.	60
28	équil.	moyenn. équil.	60
<i>mixte-équilibré</i>			
45	mixte	équil.	20
49	mixte	équil.	10
62	mixte	équil.	40
<i>mixte-moyennement équilibré</i>			
20	mixte	moyenn. équil.	20
51	mixte	moyenn. équil.	15
61	mixte	moyenn. équil.	30

rence retenues (fig. 13.15).

10 stations, dont la répartition du nombre de tiges a été jugée de type équilibré ou mixte, ont une répartition du volume sur pied s'écartant de la référence choisie. Inversement, 4 stations ont des proportions petits/moyens/gros bois proches de la référence mais ne présentent pas de répartition équilibrée ou mixte du nombre de tiges. Ces deux situations sont imputables à deux raisons principales:

- La répartition du nombre de tiges porte sur l'ensemble du peuplement, du recrû au gros bois, alors que le volume sur pied n'englobe que les tiges en dessus du seuil d'inventaire, ne fournissant qu'une image partielle.
- Comme mentionné au § 13.1.3, la validité des valeurs de référence pour la répartition du volume sur pied dépend notamment du diamètre maximal atteint par les arbres. 5 stations (16, 18, 22, 53 et 66) ont ainsi des répartitions du nombre de tiges jugée de type équilibré ou mixte tout en présentant une proportion de très gros bois largement supérieure à la référence en raison de très gros diamètres.

13.1.5.

Le pâturage boisé, un cas particulier de forêt jardinée

En reprenant les critères du premier inventaire forestier national (IFN 1988) et ceux de SCHÜTZ (1989), il est possible de rapprocher les pâturages boisés de futaies d'aspect jardiné. Divers arguments nous permettent d'étayer notre hypothèse:

- Le pâturage boisé a des stades de développement mélangés, où le boisement est étagé et parfois en petits groupes.
- Dans les pâturages boisés, la croissance en petits groupes, à l'instar des zones de combat en limite supérieure de forêts, est une réponse à des contraintes du milieu, liées au bétail dans notre cas.

- La forme des courbes de densité et de volume sur pied des stations équilibrées sont semblables à celles des forêts jardinées.

13.1.6.

Comparaison des densités échantillonnées et des densités prévues par l'approche synusiale intégrée

Les comparaisons de la densité des essences prévue à partir de la composition phytosociologique avec celle calculée à partir des inventaires forestiers est présentée en trois phases:

1. Régression linéaire simple (passant par l'origine) sur la densité de toutes les essences confondues, sans distinction entre les résineux et les feuillus;
2. Régression linéaire simple (passant par l'origine) sur la densité des résineux;
3. Régression linéaire simple (passant par l'origine) sur la densité des feuillus.

Pour chaque phase, les trois stades herbacé, arbustif et arborescent sont considérés séparément.

13.1.6.1.

Densité de toutes les essences

Résultats des régressions

Le test de Student sur le coefficient de régression pour chacune des trois strates est significatif avec une probabilité $p < 0.0001$, ce qui confirme qu'il existe bien une relation linéaire entre les deux séries de données considérées globalement. La corrélation est cependant faible pour les strates herbacée (coefficient de détermination* R^2 de 0.38) et arbustive ($R^2 = 0.45$), tandis qu'elle peut être considérée comme excellente pour la strate arborescente ($R^2 = 0.80$). On remarquera que l'écart entre les valeurs prévues et échantillonnées peut être très important (fig. 13.16).

L'analyse du détail des résineux et des feuillus pris séparément permet de mieux cerner l'apport respectif des uns et des autres dans les différences entre la densité prévue D_{ip} et les densités relevées.

Densité des résineux

Les tests de Student pour les 3 strates sont significatifs à une probabilité $p < 0.0001$. Le coefficient de détermination R^2 pour la strate herbacée peut être considéré comme bon (0.64). Cette valeur est nettement supérieure à celle obtenue pour les densités totales. Le coefficient de détermination pour la strate arbustive est par contre, comme pour le cas vu précédemment, faible (0.31). La valeur du coefficient R^2 pour la strate arborescente est excellente (0.82). La dispersion reste dans l'ensemble importante.

Densité des feuillus

Les tests de Student pour les strates arborescente et arbustive sont significatifs à une probabilité $p < 0.0001$, et à $p = 0.002$ pour la strate herbacée. La valeur du coefficient de détermination est très faible pour les feuillus au stade herbacé ($R^2 = 0.18$). La valeur de R^2 est faible pour la strate arbustive (0.28) et médiocre pour la strate arborescente (0.57).

13.1.6.2.

Avantages et limites du calcul prévisionnel des densités

Sur la base des résultats présentés ci-dessus, la formule proposée D_{ip} est valable surtout pour la strate arborescente, en ce qui concerne les densités

Imprécisions liées au mode de calcul

totales et celles des résineux. Par contre, l'estimation n'est pas suffisamment fiable dans les autres cas, les différences entre les densités relevées et les densités prévues étant trop importantes.

Les causes de ces disparités sont multiples. Nous nous attacherons tout d'abord à évoquer les causes possibles, puis à proposer des solutions permettant d'améliorer la prévision.

Rappelons que la densité D_{ip} d'une essence dans une phytocénose est calculée à partir de la densité moyenne D_{is} de l'essence dans chaque type de synusie représenté (voir § 6.4.2.3.). Le calcul de la D_{ip} est donc le résultat

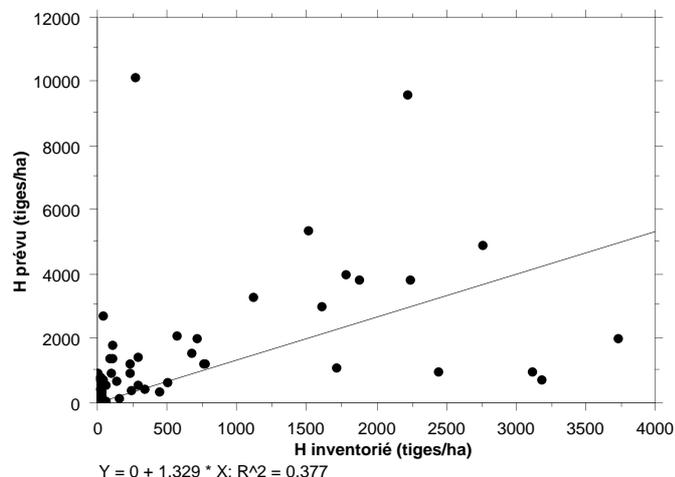
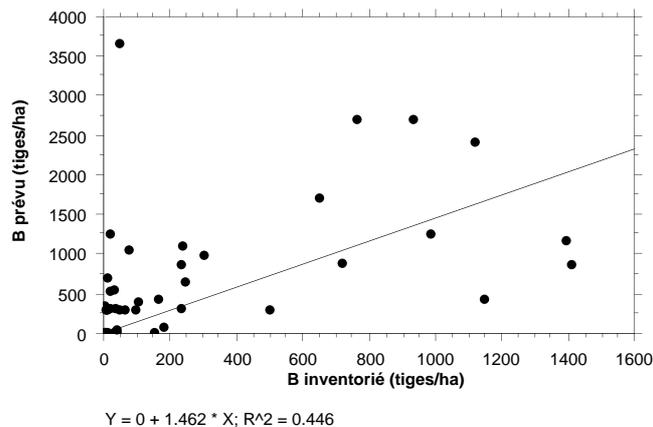
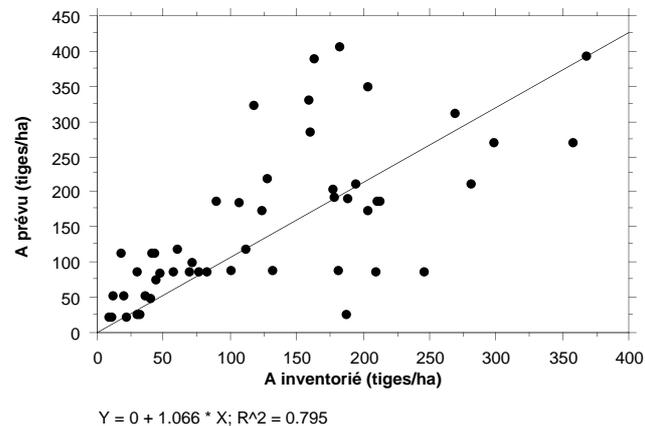


Fig. 13.16:
Régressions sur les densités totales (strate herbacée en bas, arbustive au milieu et arborescente en haut). Les valeurs calculées à partir des inventaires sont en abscisse, les valeurs estimées à partir des relevés phytosociologiques en ordonnée. L'équation de la droite de régression apparaît en bas de chaque diagramme.

d'une intégration successive. Une essence forestière non présente dans la phytocénose pourra tout de même apparaître dans les résultats de la D_{ip} si elle est présente dans le tableau d'un SyE identifié dans le relevé.

La station 18 (voir fiche de station en annexe) illustre de façon concrète cette situation. La D_{ip} du stade herbacé du sorbier des oiseleurs, *Sorbus auc. aucuparia* H, vaut 2'624 tiges/ha, tandis que la densité relevée par l'inventaire de la régénération est de 38 tiges/ha seulement. **h209** est le syntaxon herbacé le plus représenté. Tous les relevés de ce syntaxon ont en commun la présence du sorbier des oiseleurs (voir tableau du SyE en annexe), sauf, précisément, celui de la station 18. La valeur de la D_{ip} de la station tenant compte de la moyenne, et non pas du cas particulier du relevé synusial de la station 18, sera donc nettement supérieure à la densité réelle.

La valeur du *rayon* de la formule de la D_{ij} est une source d'erreurs. C'est une constante (stade arborescent: rayon = 2.37 m; arbustif: 0.43 m; stade herbacé: 0.11 m) valable autant pour les résineux que pour les feuillus, qui ne tient donc pas compte des caractères morphologiques de chaque essence.

Variations saisonnieres

Les conditions d'ensemencement et de germination varient énormément d'une année à l'autre. Si les relevés synusiaux sont effectués lors d'une année favorable à l'ensemencement, les densités des essences forestières seront très élevées dans la strate herbacée. Les valeurs des D_{is} et D_{ij} le seront également, de même que celle de la D_{ip} . Si les inventaires forestiers ne sont pas effectués la même année, ce qui a été notre cas, la différence entre les deux approches peut être importante.

Un relevé synusial effectué en début de saison, avant la pâture du bétail, peut indiquer une forte densité de semis d'érable sycomore. Si l'inventaire de la régénération est fait en fin de saison, la plupart de ces semis auront été broutés et ne seront ainsi plus présents dans l'inventaire de la régénération.

Représentativité des inventaires

La régénération est appréciée au moyen d'un échantillonnage aléatoire. Les deux méthodes d'inventaire de la régénération utilisées (cf. § 6.1.2) sous-estiment peut-être la densité des tiges du recrû et du fourré. La manière d'inventorier influence ainsi peut-être la qualité de la corrélation. Rappelons qu'aucun test n'a été effectué sur la méthode d'échantillonnage de la régénération qui nous permettrait de savoir dans quelle mesure cette méthode reflète la réalité.

Représentativité des syntaxons

L'évaluation de la densité d'une essence dans un relevé synusial à partir de l'indice d'abondance-dominance est nécessairement très grossière. Il est à relever que plusieurs syntaxons élémentaires sont décrits sur la base d'un faible nombre de relevés (cf. Chapitre 10), pour lesquels les contributions des essences peuvent être très disparates: d'un point de vue statistique, l'incertitude sur le calcul de la densité moyenne D_{is} est d'autant plus grande que le nombre de relevés est faible et que leur degré de ressemblance est bas.

Avantages et inconvénients du calcul prévisionnel

Les **avantages** de cette démarche peuvent être résumés de la manière suivante:

- **Rapidité**: le relevé phytocénotique de terrain effectué au moyen des deux

Propositions d'amélioration

(1) Voir clés de détermination des synusies et des phytocénoses (Volumes II et III).

clés de détermination⁽¹⁾ et introduit dans la base de données *Patubase* nous fournit rapidement une image de la composition dendrologique potentielle, de la densité prévisible des essences arborescentes les plus fréquentes et de la structure générale du peuplement (proportions des stades herbacés, arbustifs et arborescents).

- *Possibilité de comparaison* de la structure du peuplement de l'ensemble des phytocénoses, même celles qui n'ont fait l'objet d'aucun inventaire ni même d'aucun relevé synusial.

Les **inconvenients** de cette approche sont:

- *Approximation*: l'estimation de la densité des essences est peu précise, surtout dans le cas des stades herbacés et arbustifs, et ne peut en aucun cas se substituer à un inventaire.
- *Sensibilité à l'échantillonnage des synusies*: la fiabilité statistique du calcul prévisionnel de la densité est dans une large mesure tributaire de la qualité et de la quantité de l'échantillonnage des relevés synusiaux.

Les buts fixés pour la mise en oeuvre de cette approche originale ont été atteints. Cependant, des améliorations sont possibles. On pourrait tester l'opportunité de définir deux formules différentes, l'une pour les résineux, l'autre pour les feuillus, ce qui permettrait d'utiliser des rayons moyens mieux adaptés à chaque cas. Le cas échéant, des formules différentes de D_{ip} pourraient être élaborées pour chaque essence en fonction de leur physiologie, qui influence le rayon des plantules, arbrisseaux et arbres.

Les relevés synusiaux pourraient à l'avenir servir de cadre à l'inventaire intégral des essences (décompte des tiges de chaque essence dans la surface du relevé), ce qui permettrait une estimation beaucoup plus fiable de la densité.

En conclusion, notre approche ne remplace pas l'inventaire forestier intégral et l'inventaire de la régénération, mais en est un complément intéressant, à améliorer dans le futur.

13.2.

Analyse de cernes (dendrochronologie)

13.2.1.

Relations entre les variables mesurées

Les résultats des mesures portant sur 50 arbres (48 épicéas *Picea abies* et 2 sapins blancs *Abies alba*) sont synthétisés sous forme d'un tableau (Annexe III).

Parmi les mesures effectuées sur les arbres étudiés, l'âge, la *hauteur totale*, le *diamètre à hauteur de poitrine* = DHP, mesuré conventionnellement à 1.30 m, et le *diamètre du houppier** sont mis en relation afin d'apprécier les conditions de croissance des arbres, notamment en regard de la fertilité des stations et de l'éventuelle concurrence d'autres arbres proches. Les relations suivantes sont examinées:

- âge - hauteur totale

Âge - hauteur totale

- âge - DHP
- DHP - hauteur totale
- DHP - diamètre du houppier.

Comme le montre la figure 13.17, la dispersion des points pour l'ensemble de l'échantillon est importante, mais la répartition des arbres, considérée par station, est assez homogène. À âge égal, les arbres des Breuleux (BX) et de La Sagne (LS) ont atteint des hauteurs plus élevées que ceux du Marchairuz (MZ). La corrélation âge-hauteur totale ne peut être analysée valablement que pour chaque station séparément. Parmi les arbres d'une même station, la position sociale ne joue pas de rôle déterminant dans la relation: aucune différence n'a été constatée entre les arbres solitaires, les dominants et les codominants.

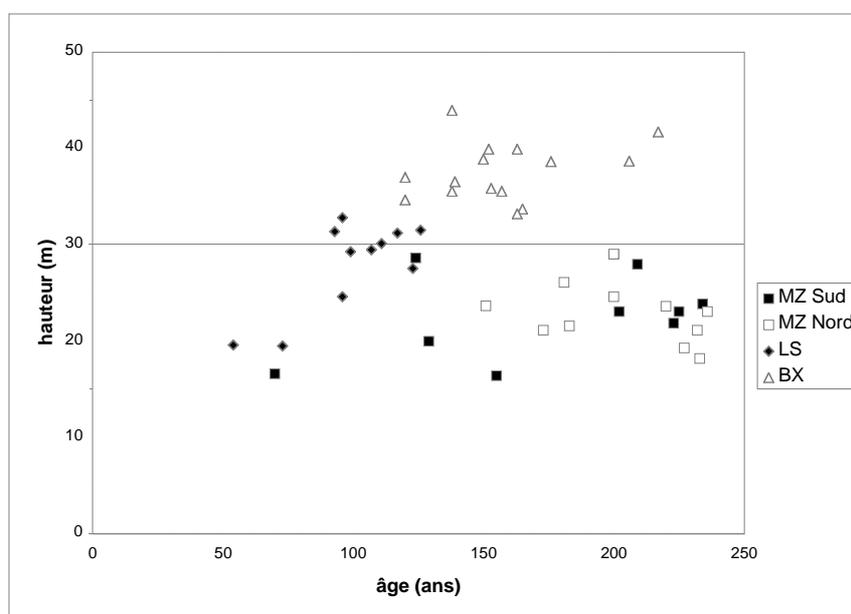


Fig. 13.17:
Relation entre l'âge de
l'arbre et sa hauteur
(48 épicéas).
MZ: Marchairuz; LS: La
Sagne; BX: Les
Breuleux.

Âge - DHP

Les mêmes remarques peuvent être faites à propos de la relation entre l'âge et le diamètre du tronc à hauteur de poitrine (fig. 13.18). De même, lors de l'analyse séparée de chaque station, on ne remarque pas de différence entre les arbres des différentes positions sociales.

DHP - hauteur totale

La répartition des arbres par station est dans ce cas également homogène. Mais, contrairement aux deux cas précédents, aucune différence notable n'apparaît entre les 4 stations. On constate une bonne corrélation linéaire entre la hauteur totale et le diamètre du tronc (fig. 13.19). Cela signifie que la relation DHP-hauteur est largement déterminée par la caractéristique du bois sur pâturage mais relativement indépendante de la station et de ses caractéristiques ainsi que de l'âge des arbres. Le rapport hauteur/DHP (h/d), qui caractérise la forme d'un arbre et sa stabilité, est ici en moyenne inférieur à 50, aussi bien pour les arbres de petite dimension que pour les plus gros. Plus cette valeur est petite, plus l'arbre est conique et stable. Les valeurs

Fig. 13.18:
Relation entre l'âge de
l'arbre et le DHP.
MZ: Marchairuz; LS: La
Sagne; BX: Les
Breuleux.

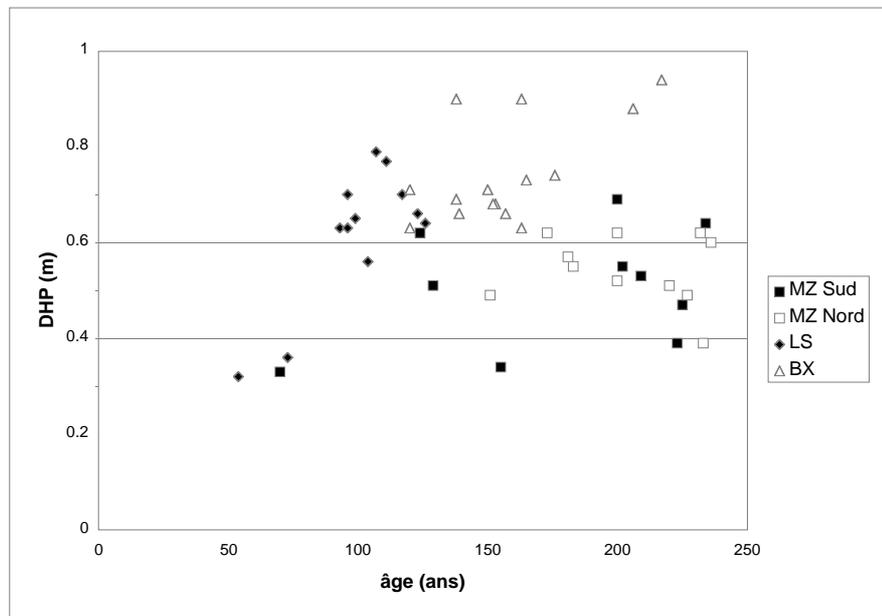
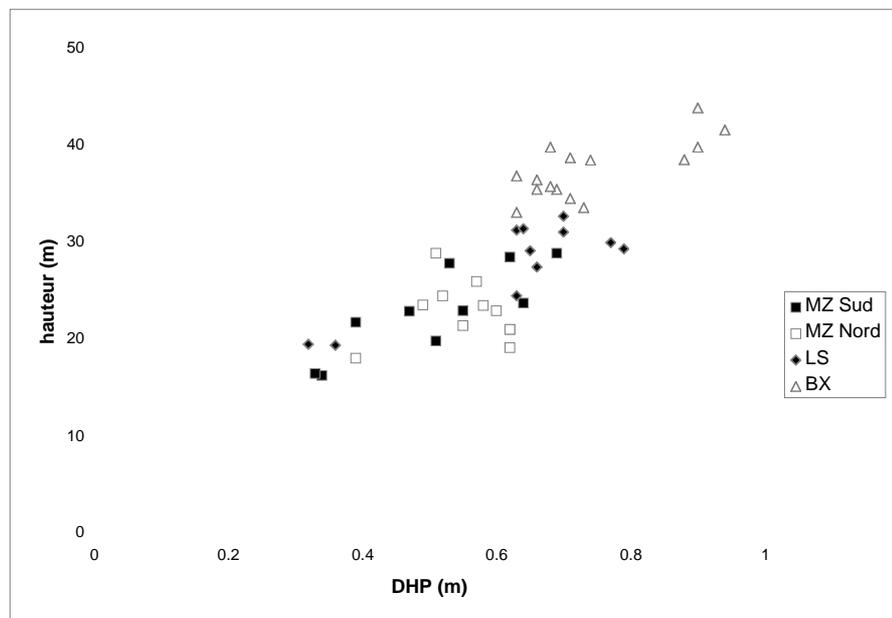
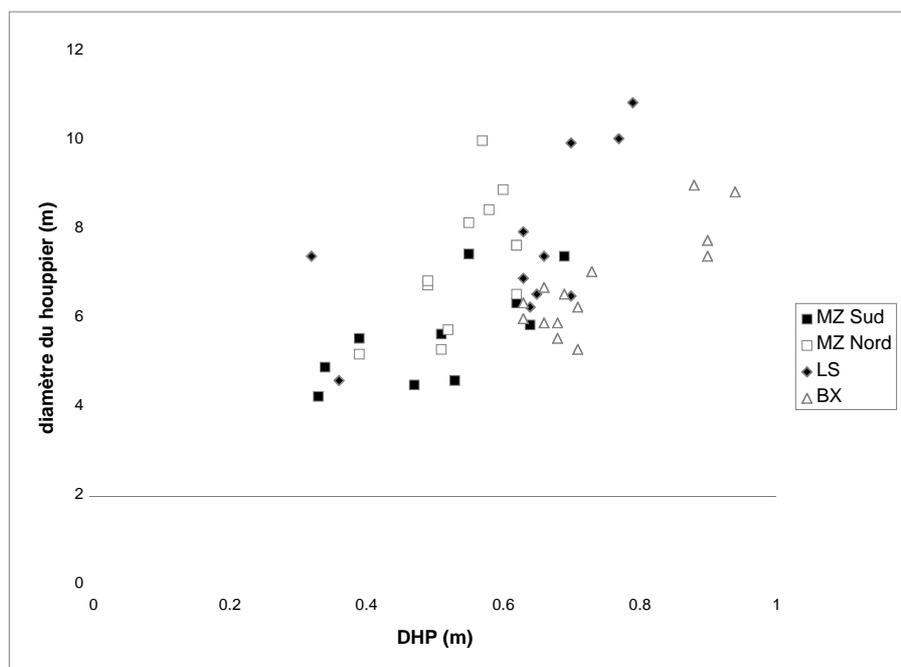


Fig. 13.19:
Relation entre le DHP
et la hauteur totale.
MZ: Marchairuz; LS: La
Sagne; BX: Les
Breuleux.



observées sont caractéristiques d'une croissance en solitaire ou en situation de faible concurrence et indiquent une stabilité élevée. A titre de comparaison, les arbres dominants et stables d'un peuplement forestier adulte présentent des valeurs proches de 80 ou moins. En analysant les données plus en détail, il s'avère que les arbres dominants des stations du Marchairuz ont atteint une hauteur plus élevée que les solitaires à diamètre égal. La valeur du coefficient h/d est donc plus élevée pour les dominants dont les conditions de croissance se rapprochent de celles d'un peuplement forestier. Pour les deux autres stations, une telle différenciation n'a pas pu être mise en évidence.

Fig. 13.20:
Relation entre le DHP
et le diamètre du
houppier.
MZ: Marchairuz; LS: La
Sagne; BX: Les
Breuleux.



DHP - diamètre du houppier

La relation entre le diamètre du tronc et celui du houppier est peu différente selon les stations (fig. 13.20). On peut tout de même relever que la station des Breuleux présente des arbres qui, à DHP égal, ont des diamètres de houppier inférieurs aux autres. En considérant chaque station séparément, on ne constate pas de différences entre les arbres du point de vue de la position sociale.

Interprétation

Sur la base des relations analysées ci-dessus, les deux stations du Marchairuz se démarquent des deux autres. Deux facteurs principaux peuvent expliquer cette différence: la fertilité et le climat.

Dans l'ensemble, les sols des Breuleux sont profonds, bien pourvus en eau, deux propriétés qui permettent une croissance soutenue. Au contraire, les conditions pédologiques du Marchairuz sont nettement moins favorables à la croissance des arbres: les sols superficiels, moins bien pourvus en eau, offrent des conditions de fertilité peu favorables. Les sols de La Sagne sont plus hétérogènes et présentent un caractère intermédiaire.

Le climat plus rude du Marchairuz, lié à des altitudes plus élevées (1'350 m) qu'à La Sagne (1'200 m) et qu'aux Breuleux (1'000 m) joue en défaveur de la croissance des arbres de ce site. L'altitude semble limiter la hauteur maximale et le diamètre maximal du tronc des épicéas adultes, comme le suggère la figure 13.19.

Ces tendances sont confirmées par les valeurs moyennes des accroissements radiaux annuels (voir ci-après).

13.2.2.

Accroissements radiaux annuels moyens

Le tableau de la figure 13.21 permet de confirmer les différences de croissance entre les quatre stations.

Fig. 13.21:
Accroissements
radiaux annuels
moyens par station
(carottes en haut,
rondelles en bas).

	carotte				
	2-25 ans	26-50 ans	51-100 ans	2-100 ans	2- †
Marchairuz Sud	0.19	0.23	0.17	0.19	0.18
Marchairuz Nord	0.17	0.16	0.13	0.14	0.12
Marchairuz	0.18	0.18	0.14	0.16	0.14
La Sagne	0.04	0.32	0.23	0.29	0.27
Les Breuleux	0.27	0.23	0.24	0.24	0.24

	rondelle				
	2-25 ans	26-50 ans	51-100 ans	2-100 ans	2- †
Marchairuz Sud	0.10	0.14	0.19	0.16	0.14
Marchairuz Nord	0.70	0.11	0.16	0.12	0.15
Marchairuz	0.40	0.12	0.17	0.14	0.14
La Sagne	-	-	-	-	-
Les Breuleux	0.05	0.11	0.17	0.13	0.22

Autant pour les carottes que pour les rondelles, on remarque que la largeur moyenne annuelle des cernes est nettement plus élevée à La Sagne et aux Breuleux que dans les deux stations du Marchairuz. On note toutefois qu'à La Sagne⁽¹⁾ la largeur moyenne annuelle mesurée sur les carottes est très faible dans les premières années (entre 2 et 25 ans). Les valeurs moyennes des rondelles ne sont pas représentées pour La Sagne car elles présentent une variabilité individuelle trop importante, rendant leur interprétation difficile.

13.2.3. *Évolution de l'accroissement radial*

Le niveau général de l'accroissement radial dans chaque station a été examiné dans le paragraphe précédent. Ci-après sera analysée l'évolution de l'accroissement radial en fonction de l'âge cambial⁽¹⁾, par station puis par individu.

13.2.3.1. *Accroissement radial moyen par station*

La forme générale d'une courbe de *vieillesse physiologique** d'un arbre, reflétant l'évolution de l'accroissement radial en fonction de l'âge, comporte 3 phases (fig. 13.22): (i) une phase d'augmentation rapide; (ii) une phase de culmination; (iii) une phase de maturité correspondant à une lente

(1) L'âge cambial ne représente pas l'âge réel de l'arbre mais le nombre d'années compté à partir du premier cerne visible sur la carotte ou la rondelle.

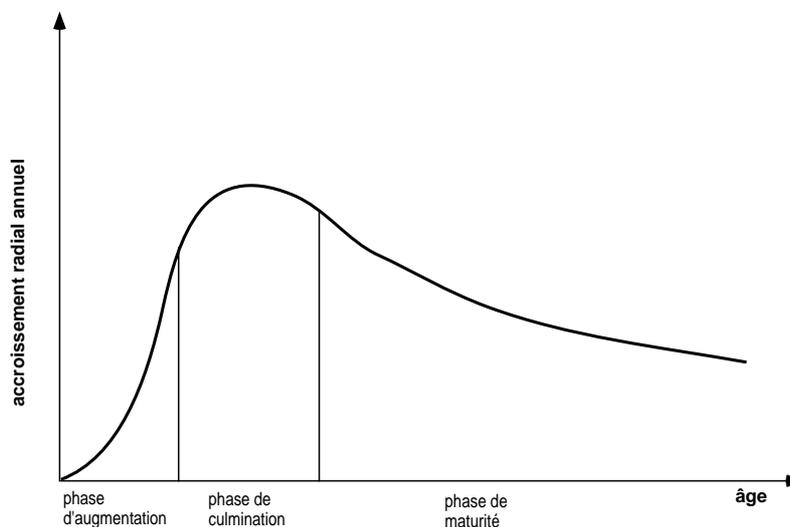


Fig. 13.22:
Forme générale de la
courbe de vieillesse
physiologique
d'un arbre.

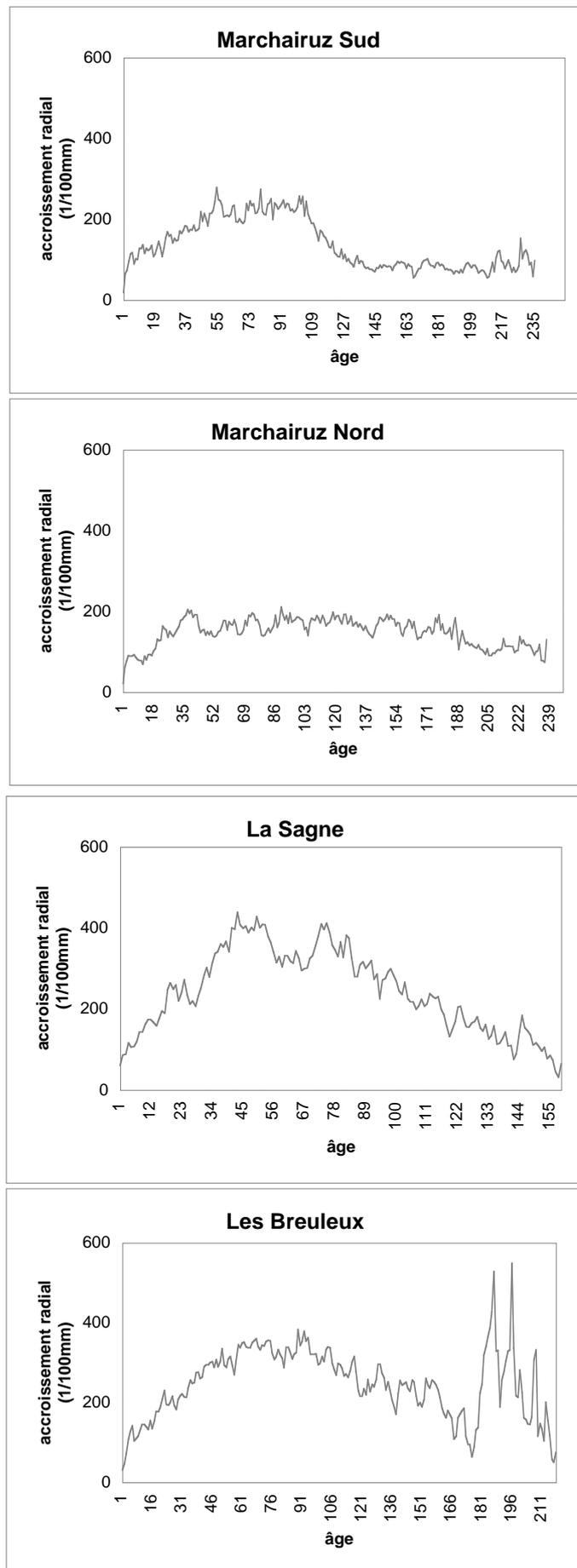


Fig. 13.23:
Accroissement radial
moyen des rondelles
des 4 stations en
fonction de l'âge
cambial.

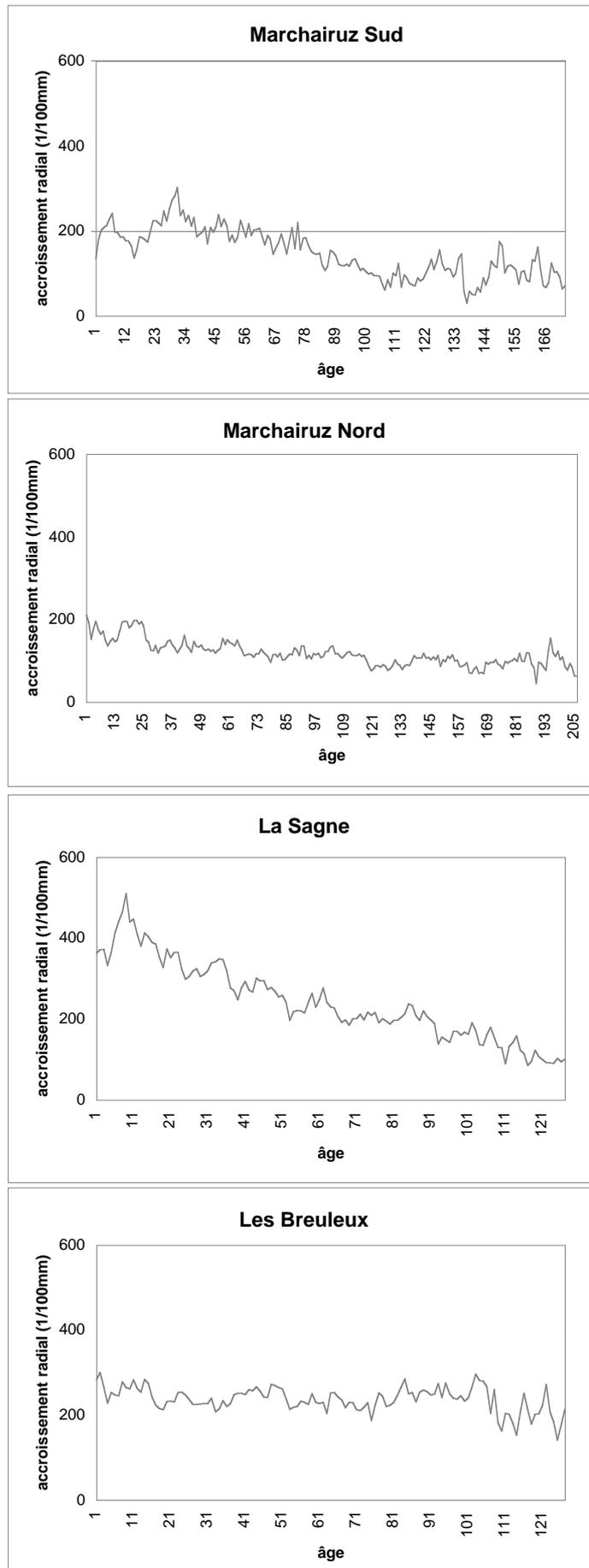


Fig. 13.24: Accroissement radial moyen des carottes des 4 stations en fonction de l'âge cambial.

(1) Les pics de la partie droite de la courbe des Breuleux ne reposent que sur quelques individus à croissance élevée et ne sont pas représentatifs de l'évolution moyenne normale du collectif.

13.2.3.2.

diminution de l'accroissement.

Les mesures effectuées sur les rondelles suggèrent que les courbes de vieillissement physiologique des arbres des quatre stations sont, en moyenne, conformes à celles de conditions forestières (fig. 13.23), avec une culmination relativement tardive telle qu'on peut l'observer dans les peuplements irréguliers. La phase de culmination n'est que faiblement marquée dans le cas du Marchairuz Nord. Les trois phases se marquent de façon très prononcée à La Sagne⁽¹⁾.

L'accroissement radial moyen mesuré sur les carottes (fig. 13.24) montre une diminution régulière pour le Marchairuz Sud et une diminution très prononcée dans le cas de La Sagne. Par contre, la diminution de l'accroissement au Marchairuz Nord est faible, passant de 0.2 mm à 0.1 mm. Cette diminution aux Breuleux est encore plus faible, passant de 0.3 à 0.2 mm.

Accroissement radial individuel

La superposition, sur le même graphe, des valeurs d'accroissement de la rondelle (pied de l'arbre) et de la carotte (entre 1 m et 1.5 m) permet d'apprécier dans quelles conditions a crû chaque arbre durant les premières années de sa vie. La courbe du pied de l'arbre, et en particulier sa partie gauche, indique l'accroissement de la jeune plante lorsqu'elle était exposée à l'abrouissement du bétail, alors que la courbe provenant de la carotte montre comparativement l'allure de l'accroissement lorsque la tige commence à pouvoir se développer librement.

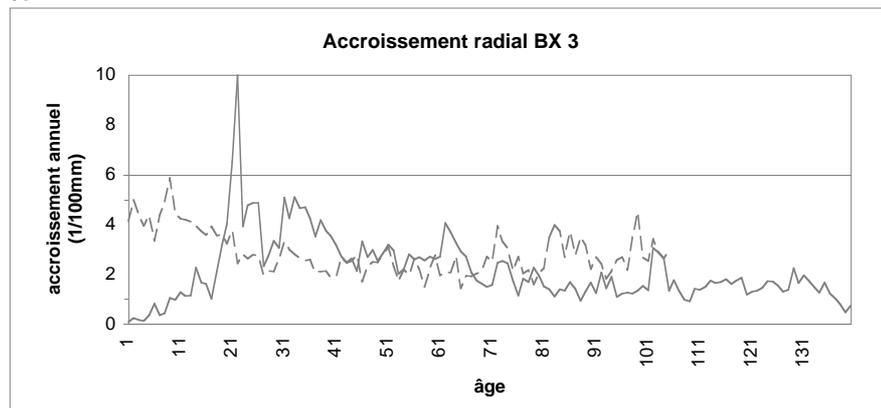
Sur la base de l'observation des courbes cumulées de 37 arbres (Annexe III) pour lesquels les données dendochronologiques de la rondelle et de la carotte sont disponibles, trois profils types d'évolution de l'accroissement peuvent être distingués:

- Profil de type *libre*: Ce type de courbe reflète l'évolution de l'accroissement d'arbres qui n'ont pas, ou peu, subi ni l'influence du bétail, ni la concurrence d'autres arbres. L'allure de la courbe pour la rondelle est conforme au modèle (3 phases), tandis que la courbe pour la carotte montre une décroissance régulière (culmination dans les premières années). Cette courbe est donc celle d'un accroissement optimal, tel qu'on peut l'observer dans des conditions favorables en forêt ou dans des plantations.
- Profil de type *abrouiti*: Sous ce type sont regroupés des arbres qui ont subi dans leur stade juvénile une phase d'abrouissement intense par le bétail. Sur la courbe de la rondelle, cette influence se traduit par des valeurs d'accroissement faibles et stables tant que l'arbrisseau est réprimé par le bétail. Les valeurs augmentent rapidement dès que le bétail ne peut plus brouter le bourgeon terminal (l'abrouissement des branches a une moindre influence). Si l'abrouissement se poursuit au-delà de la hauteur de 1.30 m (hauteur de prélèvement de la carotte), la largeur des cernes reste stable sur le début de la courbe de la carotte également. Ces valeurs, tout comme celles de la rondelle, augmentent brusquement dès que le bétail ne réprime plus l'arbrisseau.

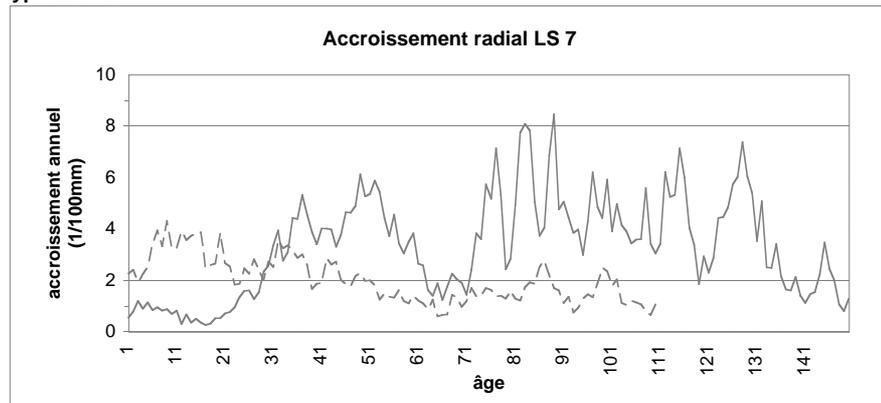
- Profil de type *dominé* : Le troisième cas est celui des arbres dominés, qui ont été soumis à un facteur limitant lié à la concurrence d'autres arbres. À cette influence peut s'ajouter la pression du bétail. Les arbres de cette catégorie sont ceux dont les valeurs d'accroissement sont faibles et ne varient que très peu au cours du temps: les phases d'augmentation et de culmination ne se marquent donc que peu ou pas du tout.

Un exemple de chaque type est illustré dans la figure 13.25. Le tableau de la figure 13.26 récapitule l'appartenance de chaque arbre à l'une de ces trois catégories.

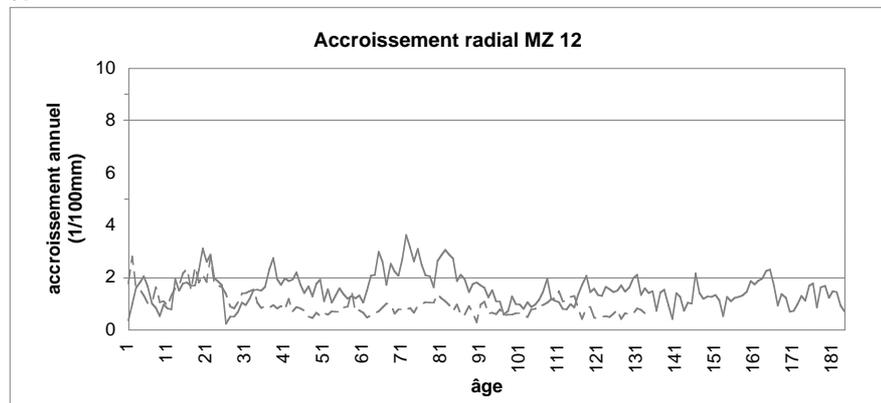
type libre



type abrouiti



type dominé



— rondelle - - - - - carotte

Fig. 13.25: Exemples de profils d'évolution de l'accroissement radial annuel individuel en fonction de l'âge cambial: type libre: arbre BX3; type abrouiti: arbre LS7; type dominé: arbre MZ12.

Fig. 13.26
Tableau récapitulatif du
type d'évolution de
l'accroissement radial
de chaque arbre.
MZ: Marchairuz; LS: La
Sagne; BX: Les
Breuleux.

dénomination arbre	type libre	type abrouiti	type dominé	durée pression du bétail
MZ1			X	
MZ3		X		40 ans
MZ4	X			
MZ6		X		50 ans
MZ11		X		50 ans
MZ12			X	
MZ13		X		50 ans
MZ14		X		50 ans
MZ15			X	
MZ17	X			
MZ18			X	
MZ20	X			
MZ21	?			
MZ22		X	?	20 ans
MZ23		X		20 ans
MZ24	X			
BX1			X	
BX2		X		70 ans
BX3	X			
BX4	X			
BX5			X	
BX6		X		40 ans
BX7	X			
BX8			X	
BX10			X	
BX12	X			
LS1	X			
LS2	X?			
LS3		X		40 ans
LS4	X			
LS5	X			
LS6	X			
LS7		X		30 ans
LS8	X			
LS9	X			
LS10	X			
LS11	X			

Pour l'interprétation des courbes d'accroissement des rondelles et des carottes, il est difficile de dépasser les constatations générales. Les conditions dans lesquelles les arbres ont crû durant leur stade juvénile sont en effet inconnues (pression du bétail, comportement de celui-ci, présence d'arbres concurrents). La comparaison, pour chaque individu, de la courbe de la rondelle avec celle de la carotte fournit cependant une indication quant à la durée moyenne d'exposition à l'action du bétail; celle-ci peut être estimée à une quarantaine d'années (de 20 à 70 ans selon les cas étudiés du type abrouiti).

13.2.4.

L'influence du bétail sur l'accroissement en hauteur

Parmi les 3 profils analysés ci-dessus, le type *abrouiti* permet de mettre en évidence l'effet de l'abrouitissement répété sur l'accroissement radial et sa durée. L'examen de l'accroissement annuel moyen en *hauteur*, calculé à l'aide de la différence de hauteur et de la différence d'âge entre la rondelle

Fig. 13.27:
Tableau récapitulatif de
l'accroissement annuel
moyen en hauteur
entre la souche et la
carotte.
MZ: Marchairuz; LS: La
Sagne; BX: Les
Breuleux.

dénom.	accroissement annuel hauteur (cm)	dénom.	accroissement annuel hauteur (cm)	dénom.	accroissement annuel hauteur (cm)
MZ 1	1.3	LS 1	8.6	BX 1	1.9
MZ 3	1.4	LS 2	6.9	BX 2	1.5
MZ 4	2.4	LS 3	2.6	BX 3	3.8
MZ 6	3.9	LS 4	17.0	BX 4	4.8
MZ 11	4.8	LS 5	2.9	BX 5	2.1
MZ 12	3.8	LS 6	4.2	BX 6	4.0
MZ 13	6.1	LS 7	4.0	BX 7	0.8
MZ 14	2.6	LS 8	3.2	BX 8	2.6
MZ 15	5.4	LS 9	4.2	BX 10	0.8
MZ 16	2.0	LS 10	3.3	BX 12	2.0
MZ 17	2.2	LS 11	3.5		
MZ 18	4.6				
MZ 20	2.3				
MZ 21	2.3				
MZ 22	2.3				
MZ 23	11.0				
MZ 24	2.6				

et la carotte, permet de connaître le nombre d'années nécessaires pour que l'arbre a atteint une hauteur suffisante pour être partiellement à l'abri du bétail. Le tableau de la figure 13.27 récapitule les différentes valeurs obtenues.

Entre la souche et la hauteur de prélèvement de la carotte, l'accroissement annuel moyen en hauteur s'est élevé à 2.25 cm au Marchairuz Sud, 4.00 cm au Marchairuz Nord, 5.49 cm à La Sagne et 2.43 cm aux Breuleux. Ces valeurs sont le reflet des conditions de croissance (bétail, concurrence, climat, sol) qui régnaient lorsque les arbres analysés étaient jeunes. A titre de comparaison, DUC (1991), pour des forêts de l'Emmental, donne des valeurs moyennes d'accroissement annuel de 4-6 cm. Les valeurs pour l'épicéa et le sapin blanc de forêts du Val-de-Travers (SCHNEIDER 1995) s'élèvent à 2.52 cm entre 70 et 100 cm de hauteur, 4.11 cm entre 100 et 130 cm.

Le temps que les arbrisseaux ont mis pour atteindre une hauteur de 1.30 m est très variable, même à l'intérieur d'une même station: l'individu BX7 a mis 91 ans pour atteindre cette hauteur, BX10 115 ans. À l'autre extrême, l'arbre LS 6 a mis seulement 15 années pour atteindre la même hauteur.

En résumé, on retiendra que la croissance en hauteur des épicéas dans le stade du recrû est très variable et que la période moyenne d'exposition à l'abrouissement est de l'ordre de 35 ans (dans les conditions qui régnaient lorsque les arbres analysés étaient jeunes). Ce résultat correspond bien avec ce que l'analyse de l'accroissement radial a permis de mettre en évidence (§ précédent).

13.3. *Études diachroniques*

Les études diachroniques s'appuient essentiellement sur la comparaison des photographies aériennes de 1959 et de 1987 pour deux sites (partie ouest du Communal de La Sagne NE et Pâturage du Droit de Cormoret BE). Les cartes qui ont servi de base aux statistiques présentées dans les paragraphes

suivants (cartes des taux de boisement, des structures et des textures, cartes de l'évolution du boisement) sont insérées dans l'Annexe I du présent rapport.

13.3.1. *L'évolution du peuplement boisé du Communal de La Sagne entre 1959 et 1987*

13.3.1.1. *Évolution du taux de boisement*

En 1959, la surface boisée valait 79.8 ha pour une surface totale de 158.5 ha, soit un taux de boisement de 50.3%. Une trentaine d'années plus tard, soit en 1987, ce dernier vaut 58.1%, soit une augmentation de 15.5%. Chaque classe de taux de boisement n'a pas augmenté ou diminué dans les mêmes proportions, comme le résume le graphique de la figure 13.28.

La simple lecture de ce graphique ne nous permet pas de déterminer, par exemple, à quelles classes attribuer la diminution du taux de boisement de celle de 40%, dont les valeurs ont passé de 35.5 ha en 1959 à 3.5 ha en 1987. Le traitement des données par le système d'information géographique *Arc-Info* nous offre la possibilité de connaître l'évolution détaillée de chaque classe de taux de boisement (fig. 13.29, cf. cartes Annexe I).

Prenons deux exemples:

1. Dans le graphique de la figure 13.28, nous constatons que la classe 100% de recouvrement a diminué d'environ 14 à 5 hectares. La dernière colonne du tableau

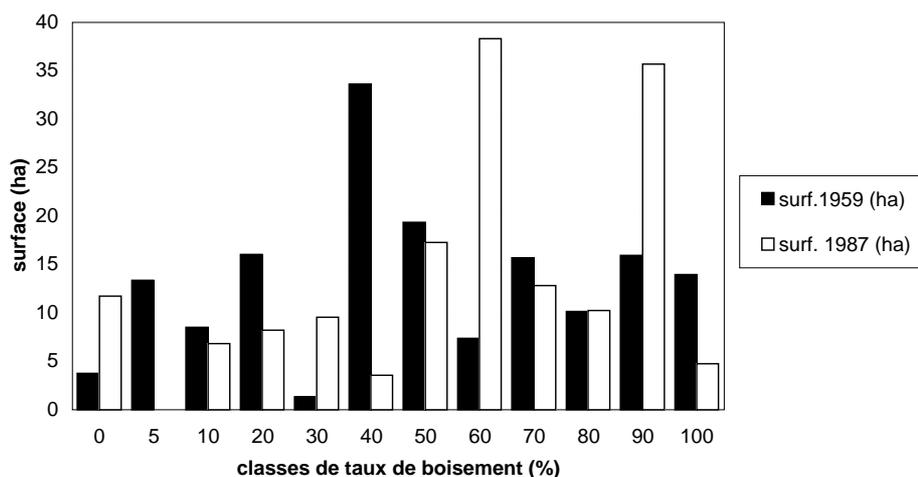


Fig. 13.28:
Communal de La Sagne: évolution du taux de boisement entre 1959 et 1987.

Fig. 13.29:
Communal de La Sagne: contribution respective des différentes classes de taux de boisement à l'évolution du recouvrement entre 1959 et 1987 (cases blanches: diminution; cases en grisé: augmentation; diagonale: *statu quo*).

classes	0%	5%	10%	20%	30%	40%	50%	60%	70%	80%	90%	100%
0%	3.07	4.11	1.63	0.52		1.91		0.11				0.34
5%												
10%	0.00	1.72	3.58	0.41		1.08						
20%		3.85		0.79		3.44	0.07	0.02		0.01		
30%	0.13	1.32	0.60	4.08	0.14	2.85	0.37					
40%		0.05	0.15			2.74	0.59					
50%	0.40	0.88		1.73		8.42	4.82		0.01	0.73	0.24	
60%		1.13	2.53	6.61	1.16	10.16	5.84	6.91	0.60	1.42		1.92
70%		0.05		1.74		2.64	3.04		2.52	2.36	0.31	0.15
80%		0.23		0.08			2.59	0.31	1.10	4.98	0.37	0.54
90%	0.09					0.31	1.99		11.43	0.09		6.78
100%										0.50		4.19

13.29 détaille cette diminution, qui se répartit comme suit: 0.34 ha passent dans la classe 0%, 1.92 ha dans la classe 60%, 0.15 ha dans la classe 70%, 0.54 ha dans la classe 80%, 6.78 ha dans la classe 90% et 4.19 ha restent dans la même classe de taux de boisement. Ainsi, les zones soumises à exploitation l'ont été de manière modérée.

2. Dans le graphique 13.28, les surfaces de la classe 60% sont passées de 7 à 38 ha. La ligne 60% du tableau 13.29 nous renseigne sur l'origine de cette importante modification: la classe 5% a contribué à raison de 1.13 ha à cette modification, la classe 10% à raison de 2.53 ha, la classe 20% à raison de 6.61 ha, la classe 30% à raison de 1.16 ha, la classe 40% à raison de 10.16 ha, la classe 50% à raison de 5.84 ha, la classe 70% à raison de 0.60 ha, la classe 80% à raison de 1.42 ha, la classe 100% à raison 1.92 ha, tandis que 6.91 ha sont restés dans la classe 60%. L'augmentation de la classe 60% s'est donc faite essentiellement au détriment des classes 20, 40 et 50%.

Considéré dans son ensemble, le tableau nous indique que ce sont surtout les classes 5, 20, 40, 50 et 70% qui ont contribué à l'augmentation générale du taux de boisement de la zone étudiée.

13.3.1.2. *Évolution de la structure*

Si le recouvrement exprime le changement d'un point de vue quantitatif, les changements de la structure, apparus essentiellement dans la partie ouest de la zone d'étude, sont d'ordre qualitatif. L'évolution de la structure entre 1959 et 1987 est résumée sous la forme d'un graphique dans la figure 13.30.

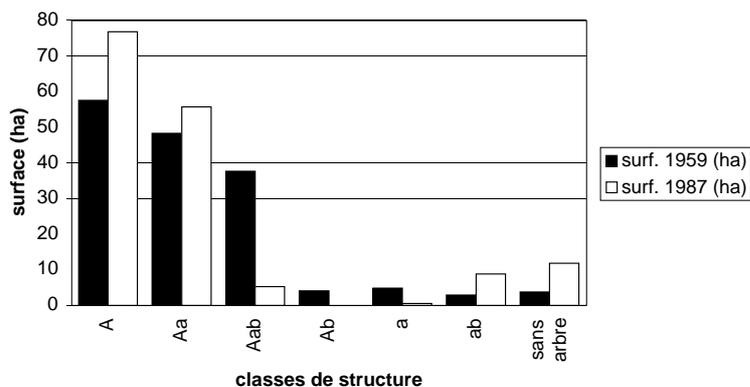


Fig. 13.30:
Communal de La
Sagne: évolution de la
structure entre 1959 et
1987.

Comme on pouvait s'y attendre, les proportions des classes "A" et "Aa" ont augmenté, tandis que celle de la classe "Aab" a fortement diminué ⁽¹⁾.

Sans disposer du détail de l'évolution, nous pouvons logiquement estimer qu'une grande proportion de la classe "Aab" s'est modifiée en surfaces de type "Aa", les arbrisseaux étant entre temps devenus des jeunes arbres. Dans le même laps de temps, certaines surfaces de la classe "Aa" se sont modifiées en surfaces de type "A", une proportion élevée de jeunes arbres de la classe "Aa" s'étant transformée en grands arbres. Schématiquement, on assiste donc à une transformation de "Aab" vers "Aa" et de "Aa" vers "A".

Le graphique 13.30 nous indique que d'autres modifications ont eu lieu entre 1959 et 1987. Les surfaces de la classe "Ab" passent dans la catégorie "Aa", les buissons devenant de jeunes arbres. Celles de la classe "a" passent au type "A", mais également au type "ab", par l'apparition de buissons. Parallèlement, les surfaces dépourvues d'arbres ont triplé, ce qui traduit une

(1) Rappel: A = grands arbres; a = jeunes arbres; b = buissons.

concentration de la pression de pâturage sur le replat sommital.

En résumé, deux phénomènes ont parallèlement eu lieu:

- Une diminution de la catégorie “Aab” la plus diversifiée et la plus structurée au profit de classes qui le sont moins.
- L’apparition de buissons, signifié par l’augmentation de la classe “ab”.

13.3.1.3.

Évolution de la texture

Les changements de la texture sont, comme ceux de la structure, de nature qualitative. Comme précédemment, un graphique (fig. 13.31) nous aide à saisir l’évolution de chaque classe d’agrégation.

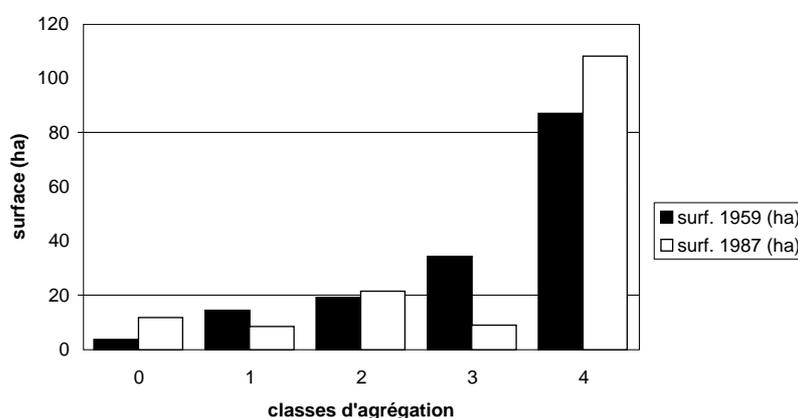


Fig. 13.31:
Communal de La
Sagne: évolution de la
texture entre 1959 et
1987.

Le phénomène le plus marquant est sans aucun doute la forte diminution de la classe 3⁽¹⁾ au profit de la classe 4. Cela indique clairement la tendance de la fermeture de la zone considérée. Ces modifications se sont produites essentiellement dans la partie sud (divisions B) de la zone d’étude, à structure de pâturage boisé en 1959, mais devenant actuellement un bois pâturé. La limite des deux classes 3 et 4 les plus denses s’est déplacée vers le nord, pour atteindre progressivement les divisions A.

Dans le même intervalle de temps, les zones de la catégorie 1 ont diminué, les arbres isolés de ces secteurs ayant certainement été exploités pour des questions d’âge. Certaines surfaces de cette dernière catégorie se sont ainsi transformées en zones sans arbre. La densification des pentes est contrebalancée, mais très partiellement, par l’augmentation des surfaces sans arbre, qui concerne essentiellement les replats, plus propices à la pâture et où la régénération du couvert arborescent n’est pas assurée.

(1) Rappel: classe 1: arbres isolés; 2: agrégats de 2-4 arbres; 3: bosquet de 10-20 arbres, 4: grands agrégats ou peuplements denses de plus de 30 arbres.

13.3.1.4.

Comparaison avec les archives forestières

Le Communal de La Sagne faisant régulièrement l’objet d’investigations forestières, il nous est possible de comparer les résultats des comparaisons des photographies aériennes présentés dans les paragraphes précédents avec les données sylvicoles tirées des inventaires forestiers intégraux. Parmi les nombreuses informations auxquelles nous avons eu accès, nous avons retenu celles sur la *densité*, la *proportion résineux-feuillus* et le *volume sur pied*.

Fig. 13.32:
Communal de La
Sagne: évolution de la
densité dans les
divisions forestières A
et B entre 1956 et
1986.

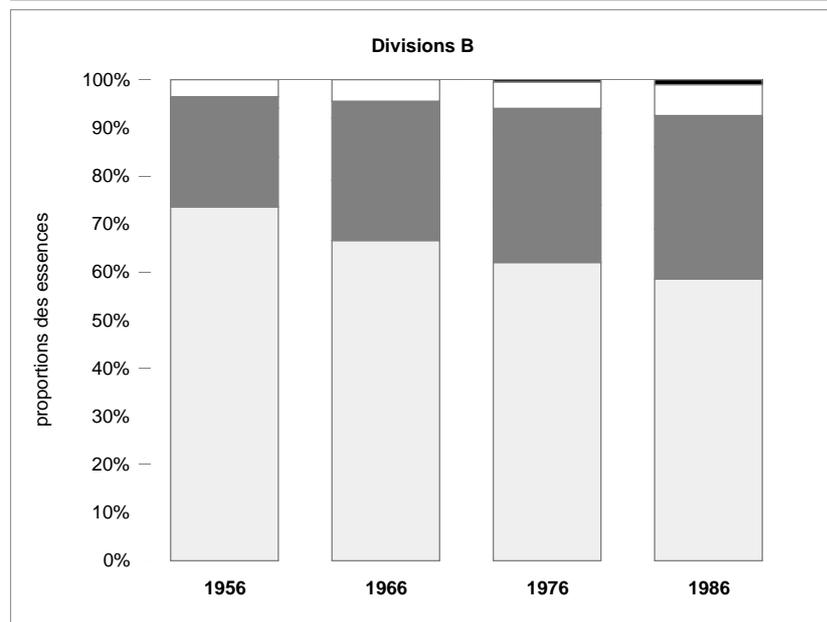
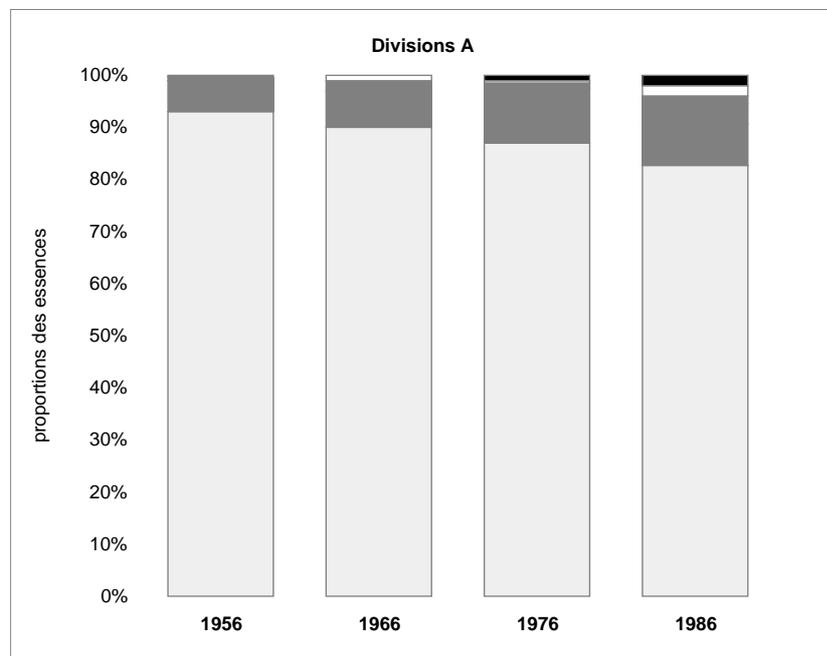
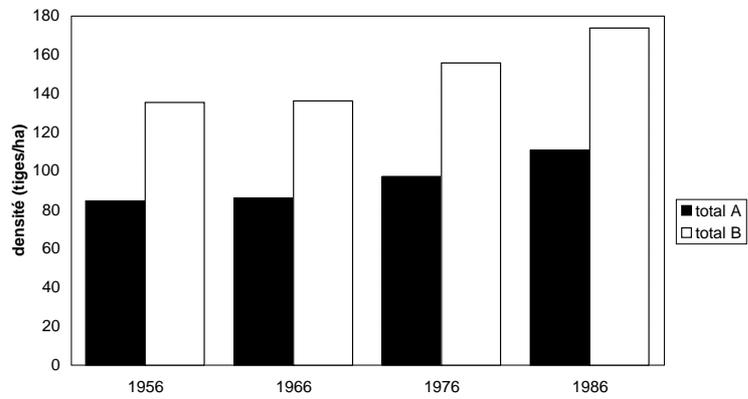


Fig. 13.33:
L'évolution des
proportions des
résineux et des feuillus
dans les divisions
forestières A et B du
Communal de La
Sagne entre 1956 et
1986.



13.3.1.4.1. *Évolution de la densité globale*

Entre 1956 et 1986, la densité sur les divisions A passe de 84 à 111 tiges/ha, soit une augmentation importante de 32%. Les divisions B voient leur densité passer de 135 à 174 tiges/ha (+ 21%). En moyenne, la densité sur la zone d'étude a augmenté de 26%. Le graphique de la figure 13.32 indique que l'augmentation a été effective surtout à partir de 1966.

Cette augmentation n'est pas un phénomène isolé propre au secteur étudié: la même tendance s'observe dans toutes les autres divisions forestières du Communal.

13.3.1.4.2. *Évolution des proportions de résineux et de feuillus*

Ces proportions sont intéressantes pour juger de manière indirecte de la pression du bétail sur le couvert arborescent. L'épicéa, comme nous l'avons déjà fait remarquer à plusieurs reprises, domine nettement dans les secteurs de pâturages à forte pression de bétail. *A contrario*, l'importance des feuillus peut indiquer une pression plus faible.

L'examen attentif des deux graphes de la figure 13.33 est riche d'enseignements. Autant les divisions forestières A que B voient leurs proportions de résineux et de feuillus varier, entre 1956 et 1986, en faveur de ces derniers. Dans les divisions A (sommet de l'anticlinal), la proportion résineux/feuillus passe de 99/1% à 83.5/16.5%. L'épicéa diminue, tandis que le sapin blanc augmente légèrement en proportion. L'augmentation la plus forte parmi les feuillus concerne le hêtre. Dans les divisions B (pentes du versant sud), la proportion résineux/feuillus passe de 84/16% à 69/31%. Les feuillus sont déjà bien représentés en 1956, mais continuent d'augmenter durant les 30 années suivantes. Là aussi, le hêtre augmente de façon notable sa présence, tout comme l'érable sycomore et le frêne.

Dans l'ensemble, force est de constater une transformation assez radicale de la composition des essences forestières. Ceci est à mettre en relation avec les résultats des inventaires de la régénération (voir § 13.1.1) des stations 30, 31, 32 et 35. Nous avons en effet formulé l'hypothèse, pour ces stations, de la diminution de la pression de bétail, qui se traduit par l'apparition des feuillus dans les stades du recrû (voir fiches de stations en annexe). Nos observations rejoignent d'ailleurs parfaitement les constatations et conclusions de RIEBEN (1957), qui indique qu'une diminution de la pression de pâture, mais également la mise à ban d'un pâturage boisé, se traduit par la transformation de la proportion résineux/feuillus en faveur des feuillus.

13.3.1.4.3. *Évolution du volume sur pied*

L'analyse de la proportion de petits, moyens et gros bois est un autre moyen d'apprécier la transformation de la structure d'un pâturage (cf. § 13.1.3). L'examen des archives forestières nous indique une modification des proportions petits/moyens/gros bois allant dans le sens d'un meilleur équilibre, si l'on considère la proportion de 20/30/50% comme optimale selon la pratique forestière neuchâteloise.

Ces proportions varient parallèlement dans les divisions A et B. La

diminution de la pression du bétail permet aux petits bois d'augmenter leur représentativité. Les moyens bois diminuent au profit des gros bois, évolution qui confirme l'analyse de la structure, où la catégorie "grands arbres, jeunes arbres et buissons" diminue en faveur des "grands arbres" et "grands arbres, jeunes arbres" (cf. § 13.3.1.2).

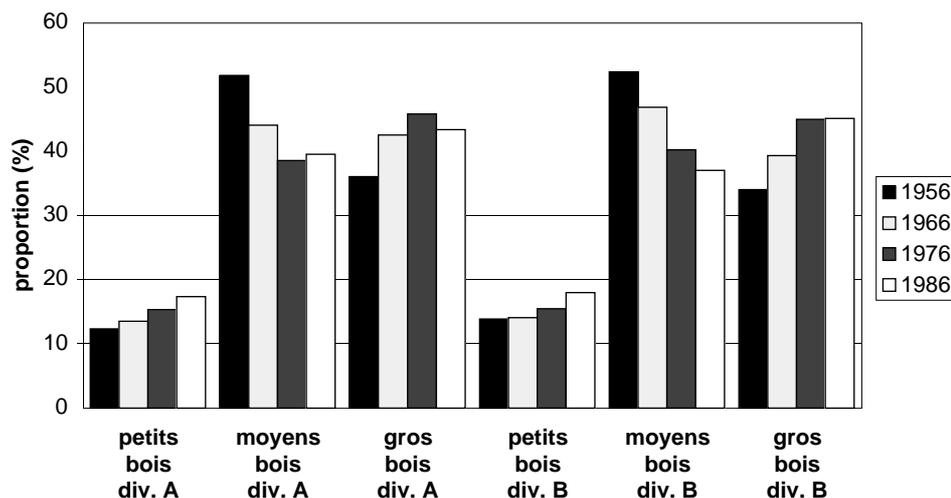


Fig. 13.34:
Communal de La Sagne: l'évolution de la proportion des classes de grosseur petits/moyens/gros bois entre 1956 et 1986.

13.3.1.4.4.

Bilan

Si l'on confronte les apports respectifs de la comparaison des photographies aériennes et de la consultation des archives forestières, on constate que les résultats des deux approches sont complémentaires et vont tout à fait dans le même sens. L'étude diachronique offre la possibilité d'étudier de manière fine l'évolution de la structure et de la texture, deux composantes importantes des pâturages boisés. En revanche, les archives forestières fournissent des renseignements très précis sur l'évolution des densités respectives des résineux et des feuillus.

13.3.2.

L'évolution du peuplement boisé du Pâturage du Droit de Cormoret entre 1959 et 1987

13.3.2.1.

Évolution du taux de boisement

Le taux de boisement moyen est passé de 35% à 49%, soit une augmentation de 40%. Le graphique de la figure 13.35 résume l'évolution de chaque classe de taux de boisement.

On remarque que les surfaces des classes 20, 50 et surtout 70% ont augmenté. Comme pour le cas de La Sagne, il est intéressant de juger de la contribution respective de chaque classe dans l'évolution générale du taux de boisement. Le tableau de la figure 13.36 nous permet de détailler ces modifications.

Dans l'ensemble, ce sont essentiellement les classes de taux de boisement de 5, 10, 30 et 40% qui ont contribué à l'augmentation générale.

Fig. 13.35:
Pâturage du Droit de
Cormoret: évolution du
taux de boisement
entre 1959 et 1987.

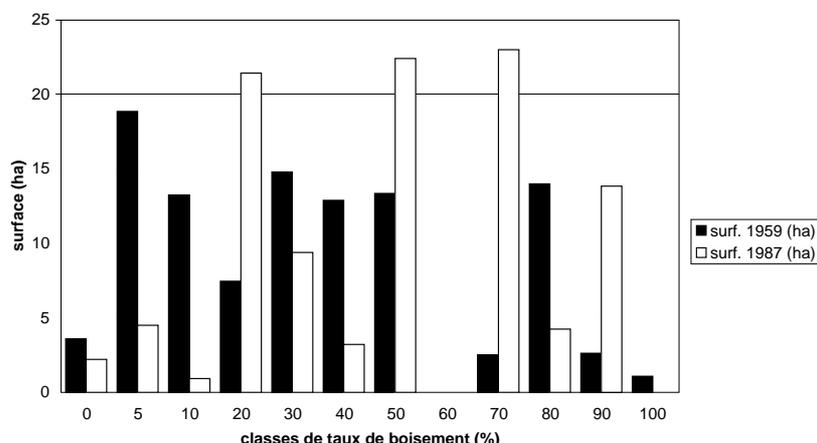


Fig. 13.36:
Pâturage du Droit de
Cormoret: contribution
respective des
différentes classes de
taux de boisement à
l'évolution du
recouvrement entre
1959 et 1987 (cases
blanches: diminution;
cases en grisé:
augmentation;
diagonale: *statu quo*).

classes	0%	5%	10%	20%	30%	40%	50%	60%	70%	80%	90%	100%
0%	0.62	1.31		0.17		0.09					0.10	
5%	0.71	2.69		0.01		0.37				0.60		
10%					0.75		0.16					
20%		5.81	9.37	0.33	1.78	0.98	0.39			0.03		
30%	0.18	2.51	0.00	1.98	3.57	0.00	0.71		0.04	0.34		
40%		0.05		2.10	0.71	0.02				0.31		
50%	0.07	4.33	2.30	2.20	3.82	2.11	3.46		0.69	2.92	0.47	0.04
60%												
70%	0.06	0.91	1.15		2.86	8.31	8.43				2.04	
80%		0.35			0.24	0.18				3.46		
90%		0.89	0.40	0.65	1.81	0.78	0.19		1.77	6.31		1.02
100%	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0.00	0.00

13.3.2.2.

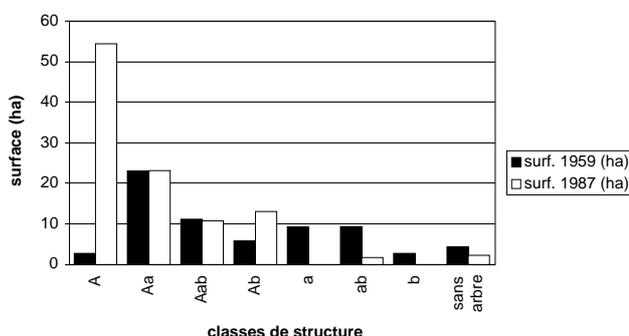
Évolution de la structure

Nous venons d'apprécier l'évolution quantitative. L'analyse de la structure nous donne la possibilité d'une approche qualitative, dont les résultats sont résumés dans la figure 13.37.

La classe "A" a augmenté de façon très importante. Les surfaces des classes "Aa" et "Aab" ne se sont guère modifiées. En revanche, toutes les autres classes ont vu leurs surfaces diminuer, sauf la classe "Ab".

Nous ne possédons pas le détail de la contribution respective de chaque classe dans les modifications constatées. Nous pouvons cependant logiquement estimer que les surfaces de la catégorie "a" se sont transformées en surfaces de type "A", les jeunes arbres étant devenus adultes. Mais ces mêmes surfaces "a", par l'apparition de buissons et toujours par la transformation des jeunes arbres, sont devenues des surfaces de type "Ab". On

Fig. 13.37:
Pâturage du Droit de
Cormoret: évolution de
la structure entre 1959
et 1987.



remarquera d'ailleurs que celles-ci ont augmenté durant la période concernée.

En résumé, deux phénomènes ont marqué la période 1959-1987:

- l'augmentation importante des surfaces de la classe "A";
- la diminution des surfaces comprenant des stades dynamiques de transition avec des buissons et des jeunes arbres.

13.3.2.3. *Évolution de la texture*

L'analyse de la modification de la texture entre 1959 et 1987 nous fournit également des informations d'ordre qualitatif. Le graphique de la figure 13.38 résume l'évolution de chaque classe d'agrégation.

Le phénomène le plus marquant est l'importante diminution de la classe 2 au profit essentiellement de la classe 4, la plus dense. Cette modification est bien entendu à mettre en relation avec la fermeture progressive du couvert boisé (cf. § 13.3.2.1). Elle s'est essentiellement produite dans la partie centrale et sud-ouest de la parcelle d'étude, éloignée des zones les plus favorables au bétail. La déprise s'installe donc, comme dans d'autres cas, d'abord dans les zones périphériques.

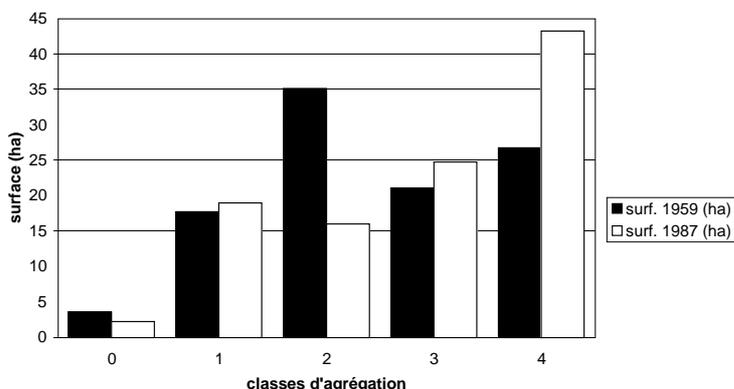


Fig. 13.38:
Pâturage du Droit de
Cormoret: évolution de
la texture entre 1959 et
1987.

13.3.3. *Bilan des tendances évolutives des deux pâturages étudiés*

Dans les deux cas qui nous intéressent, le taux de boisement a augmenté en 30 ans, malgré l'exploitation régulière des arbres (qui est par exemple de l'ordre de 2.4% pour chaque période d'exploitation de 10 ans pour La Sagne). La structure s'est modifiée dans les deux cas en faveur des gros arbres, avec l'apparition de buissons, expression d'une diminution de la pression du bétail. Parallèlement, la texture est devenue plus grossière, laissant une place grandissante aux peuplements fermés.

Dans le cas de La Sagne, la déprise s'effectue d'abord sur les pentes déjà boisées, le bétail concentrant ses activités sur les replats moins boisés de la crête. Ainsi, au Communal de La Sagne, les transformations s'effectuent selon un gradient de pression lié à la topographie et se traduisent par une intensification sur la partie sommitale très attractive (accès, loges, points d'eau, replats engraisés) et une extensification provoquant une fermeture

du boisement sur le versant sud de l'anticlinal.

À Cormoret, où la pente est plus régulière, la déprise se fait de manière plus concentrique qu'à La Sagne: elle s'effectue d'abord dans les zones périphériques éloignées des points d'eau, des chemins d'accès et du village. Comme dans le cas précédent, le bétail se concentre dans les secteurs les plus riches en fourrage, délaissant peu à peu les zones boisées du pâturage, qui se referment peu à peu.

13.4. *Dynamique des pâturages boisés désaffectés*

13.4.1. *Quelques cas des Franches-Montagnes, du Jura bernois et du Jura vaudois*

La Grande Rolat (Le Chenit VD, station 41)

Ce pâturage est abandonné depuis 30 ans. Le taux de boisement ne semble pas avoir varié depuis lors. La strate herbacée est toujours dominée par des pelouses maigres. De rares épicéas ont toutefois fait leur apparition. La conversion et le retour à la forêt sont donc visiblement freinés par la rudesse du climat, et peut-être par une fréquentation importante des ongulés sauvages.

Montagne de Saules (Saules BE)

Cet ancien pâturage, à une altitude de 1'050 m, en adret, a été soustrait au bétail il y a 20 ans. Dans les endroits sans arbres ont été plantés des pins sylvestres, des érables sycomores et des épicéas. Le recouvrement de la strate arbustive avoisine 75% dans les surfaces non reboisées. Cette régénération naturelle concerne essentiellement l'érable sycomore et le hêtre, plus rarement l'épicéa.

Le Cerneux (Champroz BE)

Ce pâturage en adret à une altitude de 760 m est envahi par les buissons. Bien qu'encore ouvert au bétail, celui-ci n'y pénètre plus depuis 15 ans. Les buissons, couvrant 50% de la surface, sont essentiellement composés de prunellier, plus rarement d'aubépines, de noisetier, de ronces et d'églantiers. Nous n'avons pas constaté d'essences arborescentes profitant du couvert des buissons. La seule essence arborescente présente est l'épicéa.

Pâturage de L'Envers (Court BE)

Ce pâturage, situé à une altitude de 840 m, en ubac, a été mis à ban vers 1970. Les zones sans arbres ont été reboisées, essentiellement par des épicéas. Les autres zones, déjà boisées naturellement, n'ont pas fait l'objet d'interventions sylvicoles. Actuellement, dans ces zones à rajeunissement

naturel, nous constatons que le hêtre, le sapin blanc et l'épicéa repoussent spontanément. Les zones reboisées artificiellement n'ont pas permis l'apparition d'essences autres que celles plantées.

Ban Dessus (St-Brais JU)

Ce pâturage, exposé en adret, à une altitude de 900 m, a été abandonné en 1970 et reboisé partiellement par des épicéas. Actuellement, dans les zones non replantées, le frêne et l'érable sycomore sont les deux essences forestières qui recolonisent la parcelle étudiée. Les buissons, à savoir le prunellier, les ronces et le framboisier, participent également à la dynamique forestière

Les Maures (Courtelary BE)

Ce pâturage en ubac à une altitude de 1'150 m, a été mis à ban en 1980, mais n'était déjà plus parcouru par le bétail plusieurs années auparavant. L'aspect de ce pâturage boisé n'a depuis lors pas changé. Seules quelques repousses de hêtre (au stade arbustif bas) ont été observées aux alentours immédiats de semenciers adultes. Ailleurs, de rares repousses d'érable sycomore, également au stade arbustif, sont parfois présentes. Les buissons, représentés par l'églantier, sont quasi inexistantes.

13.4.2.

Synthèse des observations

Les conditions de la recolonisation par la forêt sont extrêmement diverses. Les rares cas observés ne nous permettent aucunement de tirer des conclusions statistiques sur la dynamique des pâturages boisés abandonnés. Cependant, quelques hypothèses peuvent être formulées:

- En zones ouvertes (pâturages peu boisés), la dynamique passe très fréquemment par des phases buissonnantes.
- En zones à taux de boisement important (bois pâturés), les essences arborescentes se régénèrent sans augmentation sensible du recouvrement des buissons.
- Des conditions climatiques défavorables peuvent retarder la dynamique forestière de certains pâturages situés à des altitudes élevées. D'autres facteurs peuvent également retarder la recolonisation, par exemple le gibier ou les conditions pédologiques.

Cet aspect n'a pas fait l'objet d'études poussées dans le cadre de PATUBOIS. Les investigations ont été surtout faites dans le but d'esquisser les tendances de quelques pâturages, mais aussi de formuler certaines hypothèses, qui demandent à être étayées par l'étude de cas supplémentaires. Des recherches précises et complètes seront nécessaires pour analyser de manière exhaustive les conditions de la recolonisation par la forêt, dans le sens d'une étude telle celle menée par KIENZLE (1970).

Nous suggérons donc la mise en route d'études spécifiques précises, sur la base d'un recensement des pâturages abandonnés.

13.5. *Modélisation de la dynamique du boisé*

13.5.1. *Structure du modèle*

Le modèle élaboré pour simuler la dynamique du boisement se compose de 3 *réservoirs*, correspondant aux *densités* des tiges de l'ensemble des essences aux stades herbacé (H), arbustif (B) et arborescent (A), de 7 *variables de flux* (remplissant ou vidant les réservoirs), de 15 *constantes* (altitude, charge en bétail actuelle de la phytocénose, pression de pâturage, durées de transit entre les stades H, B et A, mortalité naturelle des arbres et des plantules, rayon moyen de la couronne des arbres, densité maximale des arbrisseaux, conditions d'exploitation des arbres et d'essartage des buissons) et de 2 *variables instantanées* (mortalité des arbrisseaux et recouvrement des arbres).

La *pression de pâturage* est une constante comprise entre 0 et 1 et calculée à partir de la charge en bétail actuelle de la phytocénose; elle est définie dans le Chapitre 15 (§ 15.2.1.1). Elle influence la mortalité des plantules H et — dans une moindre mesure — des arbrisseaux B et ralentit le passage de H à B.

L'*altitude* freinant la croissance des végétaux, le passage de H vers B et de B vers A est influencé négativement par cette constante. Ces deux flux sont également influencés négativement par le *recouvrement de la strate arborescente* (rétroaction* négative).

Le réservoir des plantules H est alimenté par une fonction aléatoire qui fournit entre 0 et 5'000 semis par hectare et par an.

La structure du modèle est représentée par le diagramme *STELLA* de la figure 13.39 (pour la signification des symboles, voir § 9.3.2).

Les équations sous-jacentes au modèle sont les suivantes (les équations différentielles associées aux réservoirs sont en caractères gras):

$$\mathbf{A(t) = A(t - dt) + (BtoA - exA) * dt}$$

$$\text{INIT A} = 20$$

$$BtoA = B/\text{transitBA} * (1 - \text{Rec_A})^2 * (1 - \text{Altitude}/2000)$$

$$exA = (A * \text{mortalitéA}) + \text{PULSE}(\text{taux_exploitation} * A, \text{début_exploitation}, \text{période_exploitation})$$

$$\mathbf{B(t) = B(t - dt) + (HtoB + plantation - exB - BtoA) * dt}$$

$$\text{INIT B} = 500$$

$$HtoB = H/\text{transitHB} * (1 - B/\text{capacitéB}) * (1 - \text{Rec_A})^2 * (1 - \text{Altitude}/2000) * (1 - \text{pression_pâturage})$$

$$\text{plantation} = \text{PULSE}(120 * (1 - \text{Rec_A}), 200, 100) + \text{PULSE}(6000 * (1 - \text{Rec_A}), 200, 100)$$

$$exB = (B * \text{mortalitéB}) + \text{PULSE}(\text{taux_essartage} * B, \text{début_essartage}, \text{période_essartage})$$

$$BtoA = B/\text{transitBA} * (1 - \text{Rec_A})^2 * (1 - \text{Altitude}/2000)$$

$$\mathbf{H(t) = H(t - dt) + (inH - HtoB - exH) * dt}$$

$$\text{INIT H} = 5000$$

$$inH = \text{RANDOM}(0, 5000)$$

$$HtoB = H/\text{transitHB} * (1 - B/\text{capacitéB}) * (1 - \text{Rec_A})^2 * (1 - \text{Altitude}/2000) * (1 - \text{pression_pâturage})$$

$$exH = H * \text{mortalitéH}$$

$$\text{Altitude} = 1000$$

$$\text{capacitéB} = 2500$$

$$\text{Charge_en_bétail} = 83$$

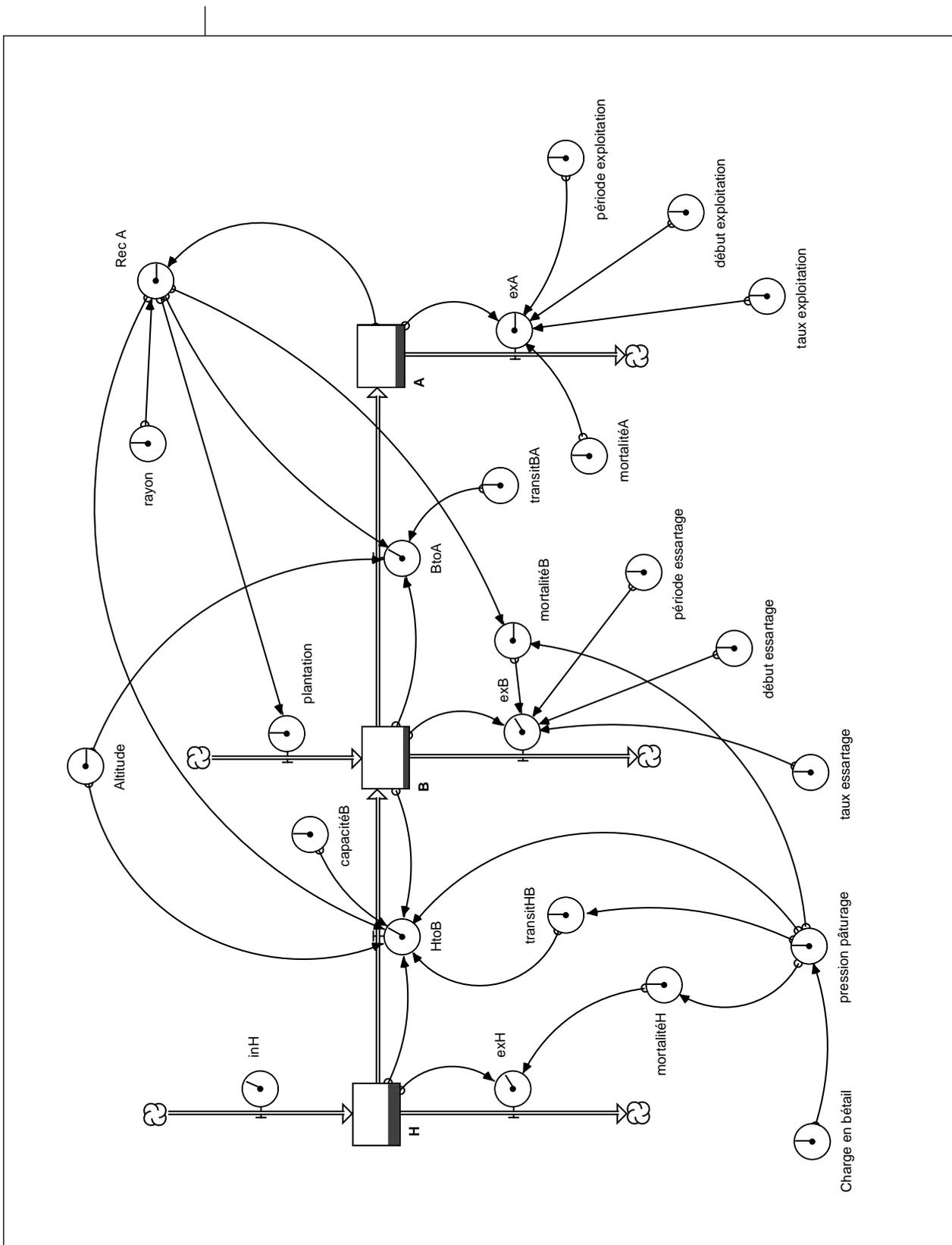


Fig. 13.39:
Diagramme STELLA
du modèle quantitatif
de la dynamique du
boisement.

début_essartage = 100
 début_exploitation = 100
 mortalitéA = 0.01
 mortalitéB = $0.05 + 0.35 * (\text{Rec_A} * \text{pression_pâturage})$
 mortalitéH = $0.4 + 0.6 * (\text{pression_pâturage}^3)$
 période_essartage = 10
 période_exploitation = 20
 pression_pâturage = $\text{EXP}(1e-5 * \text{Charge_en_bétail}) - \text{EXP}(-1.323e-2 * \text{Charge_en_bétail})$
 rayon = 2.37
 $\text{Rec_A} = (A * \pi * \text{rayon}^2) / 10000$
 taux_essartage = 0
 taux_exploitation = 0
 transitBA = 70
 transitHB = $5 + 95 * (\text{pression_pâturage}^3)$

13.5.2. *Le choix des stations et les constantes utilisées*

La structure générale étant mise en place et le modèle calibré, l'application de celui-ci s'est effectuée sur les stations incluses dans les sites (cf. § 8.2) et dont on dispose d'un inventaire du peuplement:

- site de Cormoret: stations 21 et 22;
- site des Franches-Montagnes: stations 24 et 26;
- site du Communal de La Sagne: stations 30, 31, 32 et 35;
- site du Marchairuz: stations 37 à 40;
- site de Chasseral: stations 45, 47, 48 et 49.

L'application du modèle à la dynamique de ces 14 stations s'effectue en trois phases successives:

1. simulation à partir des des conditions actuelles (structure du peuplement, altitude, charge en bétail);
2. simulation avec recherche d'un équilibre dynamique (*steady state**), en agissant uniquement sur la charge du bétail;
3. simulation à partir des conditions actuelles, en tentant de stabiliser le peuplement par des interventions sylvicoles.

Les constantes introduites dans le modèle sont les *densités totales* des essences (feuillus et résineux confondus) aux stades herbacé, arbustif et

Station	Type	Estivage	Charge actuelle parc (UGBj/ha)	Charge actuelle station (UGBj/ha)	Altitude (m)	Densité essences stade H (tiges/ha)	Densité essences stade B (tiges/ha)	Densité essences stade A (tiges/ha)
21	2241	Cormoret	83	116	870	16	32	36
22	3211	Cormoret	83	40	840	1'514	233	182
24	3331	Breuleux	34	29	1'030	1'875	1'150	357
26	2301	Muriaux	99	132	1'050	55	9	39
30	2302	Sagne	50	126	1'200	28	6	31
31	3000	Sagne	50	48	1'220	1'774	235	106
32	3441	Sagne	50	28	1'140	3'731	1'117	162
35	2431	Sagne	50	89	1'220	444	6	60
37	3511	Chaumilles	48	36	1'425	750	500	178
38	2591	Meylandes	41	13	1'320	280	653	246
39	3511	Meylandes	76	61	1'330	235	935	210
40	3511	Chaumilles	48	50	1'370	238	297	281
45	2541	Égasse	71	69	1'390	145	12	101
47	2441	Plânes	97	72	1'220	1'714	10	76
48	2401	Plânes	97	143	1'195	3'182	0	29
49	2541	Plânes	100	57	1'340	1'003	75	132

Fig. 13.40:
Tableau des constantes et des conditions initiales du modèle pour les stations sélectionnées.

arborescent, l'*altitude* et la *charge en bétail actuelle de la phytocénose* (en UGB jour / hectare, déduite de la charge actuelle de l'unité d'exploitation et du rapport entre la valeur pastorale de la phytocénose et de celle de l'unité d'exploitation, cf. § 15.2.1.1). Les valeurs des densités des trois stades sont issues du regroupement des résultats des inventaires forestiers et de la régénération (cf. § 6.4):

- Stade herbacé (plantules): tiges du recrû jusqu'à une hauteur de 50 cm;
- Stade arbustif (arbrisseaux): tiges du recrû entre 50 et 130 cm de hauteur et tiges du fourré jusqu'à un diamètre de 8 cm;
- Stade arborescent (arbres): toutes les tiges d'un diamètre supérieur à 8 cm.

Le tableau de la figure 13.40 présente les valeurs des constantes et des conditions initiales pour les stations sélectionnées.

13.5.3. *Simulation à partir des conditions actuelles*

Les résultats des simulations amènent les commentaires suivants.

Site de Cormoret

Le taux de boisement de la *station 21* reste stable, tandis que la densité des arbrisseaux double en 40 ans. Les résultats de la simulation sont en concordance avec la tendance actuelle à l'embroussaillage par des fourrés à prunellier ne contenant qu'une trop faible proportion d'éléments de l'ensemble de l'avenir*. Cette situation provient peut-être du fait que les conditions de germination et de développement ne sont pas favorables dans les fourrés à prunellier bas et denses (manque de lumière, pas de possibilité aux graines de parvenir au sol).

Une augmentation du taux de boisement est par contre prédite dans la *station 22*, située dans la même unité d'exploitation pastorale mais plus boisée et plus éloignée du point d'eau.

Site des Franches-Montagnes

Le taux de boisement de la *station 24* tend à diminuer lentement et régulièrement, la densité des arbrisseaux restant stable.

Cette dernière est par contre en augmentation dans la *station 26*, ce qui ne semble pas correspondre à nos impressions de terrain. L'explication pourrait être trouvée dans un essartage régulier de cette station.

Site de La Sagne

Le taux de boisement des *stations 30* et *35*, situées sur des replats et peu boisées, reste stable, malgré l'augmentation des densités dans les stades herbacé et arbustif.

Par contre, la *station 31*, moyennement boisée et dont le peuplement est apparu équilibré selon l'analyse du § 13.1.2, devrait voir la densité des trois stades légèrement augmenter.

La *station 32* devrait continuer de se boiser malgré une diminution de la densité des arbrisseaux (fig. 13.41).

Dans les diagrammes des figures 13.41 et suivantes, les trois courbes représentent respectivement l'évolution des densités H, B et A (trois échelles différentes, en ordonnée) en fonction du temps de la simulation (80 années, en abscisse). L'état final est présenté dans le coin supérieur gauche, sous la pression de pâturage. Les

Site du Marchairuz

curseurs permettent de fixer et de visualiser les constantes et les conditions initiales des réservoirs (en haut et à droite).

La dynamique prédite par le modèle est ainsi conforme à la tendance analysée dans les études diachroniques (cf. § 13.3.1): augmentation du boisement dans les stations les plus boisées et stabilisation sur les replats fortement déboisés.

La station 37 est dans un état relativement stable, avec tout de même une diminution faible mais régulière de la densité des arbres. La station 38 peut également être considérée comme stable avec, contrairement du dernier cas, une très faible augmentation de la densité des arbres.

Par contre, la charge en bétail élevée de la station 39 conduit à une pression de bétail qui ne permet pas un renouvellement de la strate arborescente, dont la densité diminue de 25% en 40 ans, tandis que la densité des arbrisseaux diminue très fortement. La même constatation peut être faite pour la station 40.

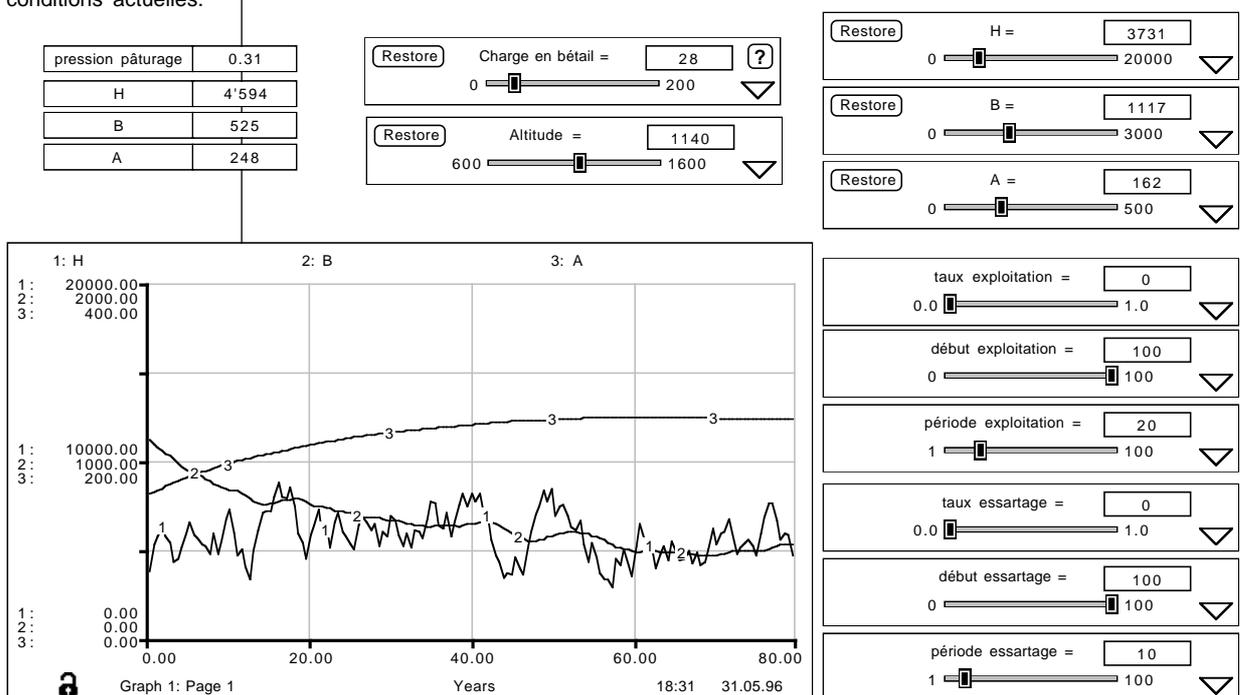
Site de Chasseral

L'augmentation des densités des plantules et des arbrisseaux dans la station 45 ne suffit pas à assurer la pérennité du peuplement boisé, dont le taux de boisement diminue régulièrement.

L'évolution de la station 47 est par contre marquée par la stabilité de la densité de la strate arborescente. La simulation nous indique une densité des arbrisseaux plus élevée que celle observée. L'essartage de cette station est peut-être à l'origine de l'état actuel.

La station 48 voit son taux de boisement diminuer progressivement, la densité des arbrisseaux ne suffisant pas à remplacer les arbres actuellement en place.

Fig. 13.41: Résultat de la simulation de l'évolution du boisement de la station 32 à partir des conditions actuelles.



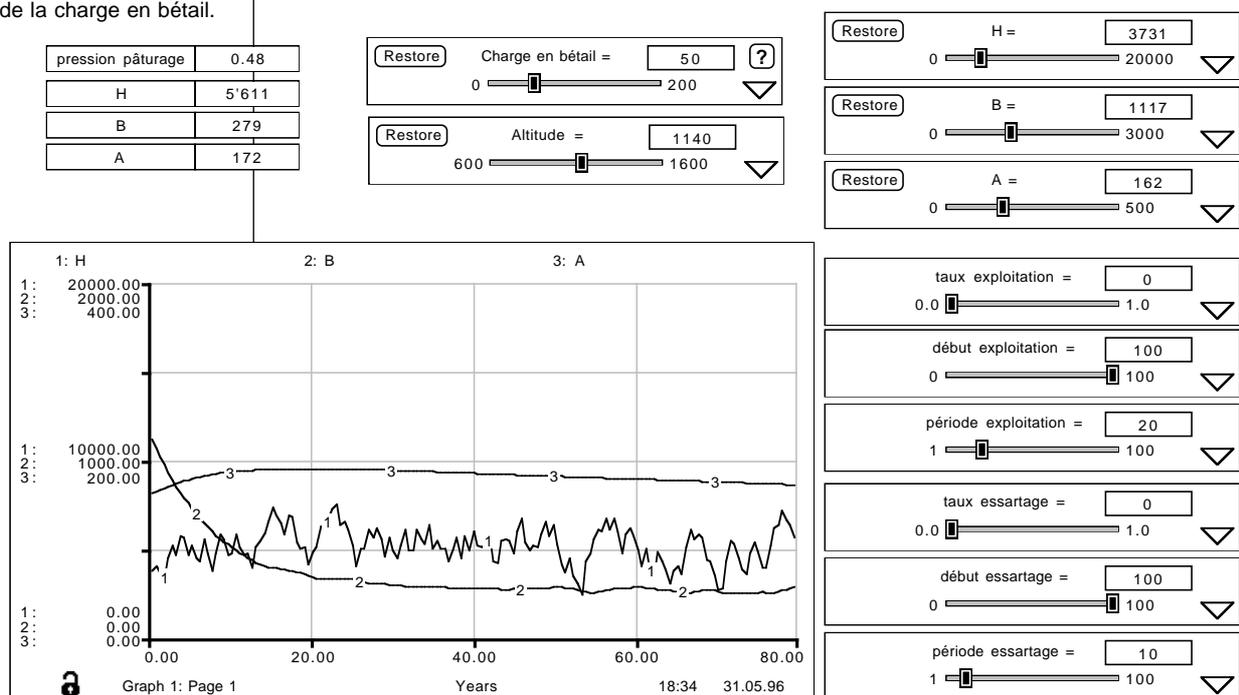
La station 49 est par contre assurée d'une meilleure régénération, le taux de boisement diminuant pour se stabiliser à une valeur légèrement inférieure à celle de départ.

13.5.4. Recherche des conditions d'équilibre

Le but de cette seconde phase de la simulation vise à trouver un état d'équilibre dynamique (stabilisation du peuplement actuel). En effet, comme constaté ci-dessus, certaines stations montrent une tendance à la fermeture, d'autres à la diminution de la densité du boisement. Les constantes (cf. § 13.5.2) nous offrent la possibilité de contrôler l'évolution de ces stations. Les densités initiales des 3 stades et l'altitude sont des données de base qui ne peuvent pas être modifiées. Parmi les autres constantes, seuls la charge en bétail, l'essartage des buissons et l'exploitation des arbres peuvent être modifiés. Nous avons pris le parti de chercher un état d'équilibre optimal en ne faisant varier que la charge en bétail. Nous résumons ci-dessous les principaux résultats de ces nouvelles simulations, qui ne concernent que les stations non équilibrées.

- L'augmentation de moitié de la charge en bétail de la station 22 permettrait de contrecarrer la dynamique forestière et d'obtenir un pâturage équilibré avec une densité d'arbres équivalente à celle de départ, malgré une densité d'arbrisseaux légèrement supérieure.
- La diminution de moitié de la charge en bétail des stations 24 et 26 permettrait de trouver un équilibre, de façon à assurer la pérennité de la régénération.
- Une charge de bétail de 48 UGBj/ha ne suffit pas à garder la station 31 en équilibre. Celui-ci peut être trouvé si l'on augmente la charge en bétail à 67 UGBj/ha.
- Comme nous l'avons constaté dans l'étude diachronique, la station 32 est en pleine mutation, le taux de boisement augmentant régulièrement depuis quelques décennies. Le passage de 28 à 50 UGBj/ha permettrait de stabiliser le boisement à un

Fig. 13.42: Résultat de la simulation de l'évolution du boisement de la station 32 après modification de la charge en bétail.



niveau proche de sa valeur actuelle (fig. 13.42). On remarque toutefois une légère augmentation dans les premières années, qui est la conséquence inévitable de la structure initiale du peuplement (phénomène d'inertie).

- Pour stabiliser la densité des arbres de la *station 37* à une valeur proche (167 tiges/ha) de celle de départ (178 tiges/ha), il est nécessaire d'adapter légèrement la pression de pâturage en abaissant la charge en bétail de 42 à 35 UGBj/ha. Cette diminution permet d'augmenter parallèlement la densité des arbrisseaux et des plantules, garantissant ainsi la régénération de la strate arborescente.
- Dans le cas de la *station 38*, une faible augmentation de la charge en bétail (16 à 20 UGBj/ha) permet de trouver un état d'équilibre.
- L'équilibre de la *station 39* peut être trouvé si la charge en bétail diminue fortement, pour passer de 111 à 29 UGBj/ha.
- Dans le cas de la *station 40*, seule une diminution de la charge en bétail de 58 à 11 UGBj/ha permet de trouver un équilibre. La densité des arbrisseaux augmentant, la régénération est ainsi mieux assurée que dans la situation actuelle.
- La faible diminution de la densité de la strate arborescente peut être contrecarrée, dans la *station 45*, par une légère diminution de la charge en bétail, de 69 à 56 UGBj/ha.
- La diminution de la charge doit également être minimale (57 à 52 UGBj/ha) dans le cas de la *station 49*.

13.5.5. Influence des interventions sylvicoles

A titre d'exemple, l'influence des interventions sylvicoles est testée pour la *station 32*. Le but de ces interventions serait ici de stabiliser le taux de boisement (qui a tendance à augmenter) sans modifier la charge en bétail.

D'après le modèle, il suffit d'exploiter tous les dix ans 20% des arbres pour obtenir ce résultat (fig. 13.43). On constate deux différences importantes par rapport à l'équilibre induit par la modification de la charge (cf. fig. 13.42):

- Le peuplement arborescent n'est pas stable mais subit des variations périodiques selon le rythme des coupes.
- Le recrû et le fourré arbustifs présentent une densité beaucoup plus élevée.

Une autre technique consiste à éliminer une partie des arbrisseaux, sans toucher aux arbres. Pour être efficace, cet essartage partiel doit se faire sur une période très courte (3 ans dans le cas de la simulation présentée dans la figure 13.44), car la repousse des jeunes arbres apparaît fortement stimulée par l'éclaircissement. On remarque qu'ici le peuplement arborescent est parfaitement stabilisé.

13.5.6. Intérêt et limites du modèle

Ces différents essais nous amènent aux réflexions suivantes, concernant l'intérêt et les limites d'application du modèle.

13.5.6.1. Comportement du modèle

Les simulations effectuées indiquent que le modèle proposé est pertinent pour les cas étudiés. La plupart des tendances issues de la simulation sont conformes à l'évolution dynamique pressentie lors de nos investigations de

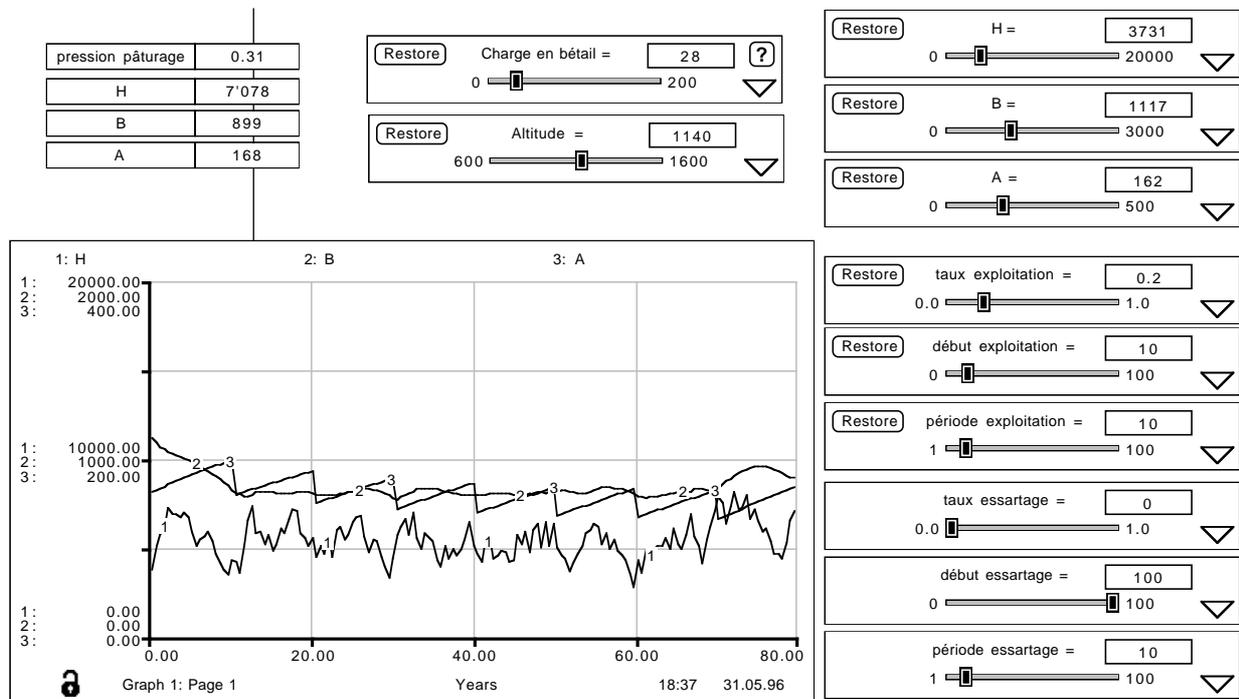


Fig. 13.43: Résultat de la simulation de l'évolution du boisement de la station 32 à partir des conditions actuelles, en exploitant périodiquement une partie des arbres.

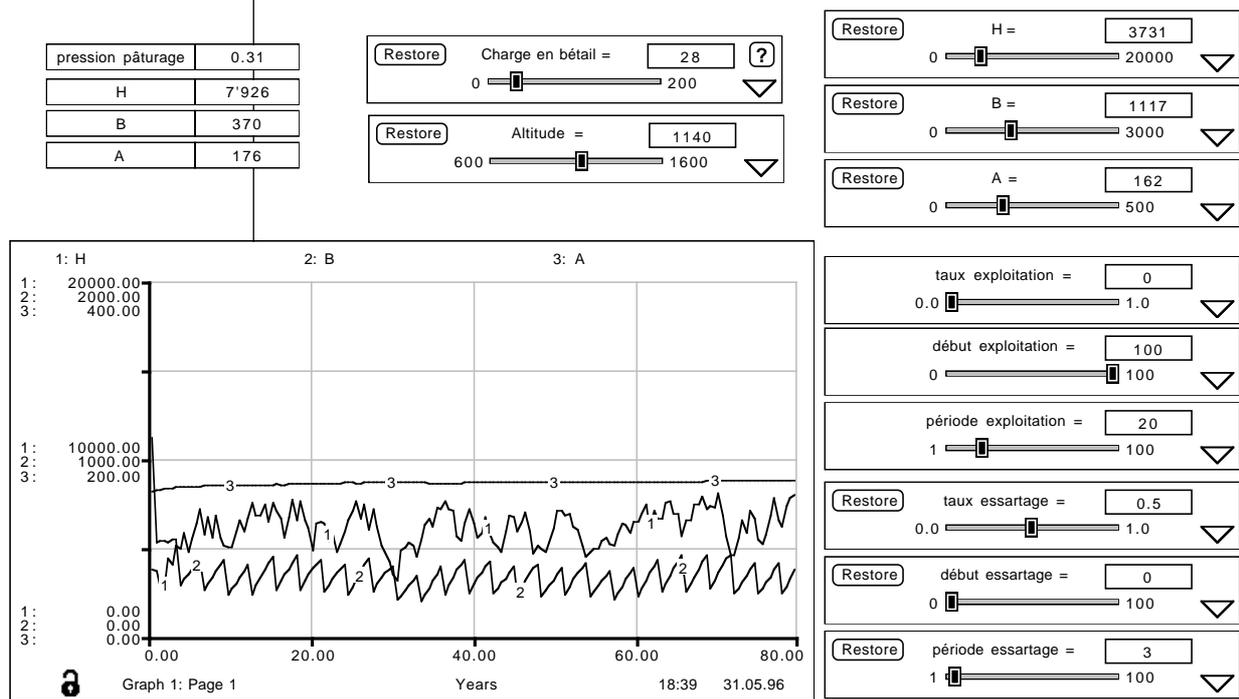


Fig. 13.44: Résultat de la simulation de l'évolution du boisement de la station 32 à partir des conditions actuelles, en éliminant périodiquement une partie des arbres-seaux.

terrain. Elles constituent un bon test des hypothèses d'équilibre découlant de l'étude des peuplements (§ 13.1). Le modèle permet de simuler différentes interventions dans le but de choisir la solution la plus adaptée aux objectifs de gestion et aux moyens de contrôle du système; ici aussi, le comportement du modèle apparaît globalement réaliste.

13.5.6.2.

Application à la gestion

La recherche d'un équilibre s'est basée sur la seule variation de la constante *charge en bétail* et a été testée sur chaque station prise *isolément*. Pour le Communal de La Sagne, l'équilibre des stations 31 et 32 passe par une augmentation *locale et différenciée* de la charge en bétail. L'augmentation générale du nombre de têtes de bétail sur l'ensemble du libre parcours ne saurait garantir un équilibre sur l'ensemble des stations: les stations 30 et 35, situées sur les replats, nécessiteraient quant à elles une diminution de la charge.

Si l'on désire agir sur la distribution de la charge de manière à influencer la dynamique de certaines parties d'une unité d'exploitation, d'autres mesures doivent être mises en œuvre. Parmi les mesures *agricoles*, on peut agir sur le nombre et l'emplacement des points d'eau; dans le cas des pâtures tournantes, plus faciles à contrôler que les libres parcours, on peut adapter le parcellaire et moduler le temps de séjour par parc. Parmi les mesures *sylvicoles*, l'abattage local d'arbres dans un secteur se refermant, la plantation d'arbrisseaux dans une zone sans arbres, la mise à ban temporaire de petits secteurs sont autant de possibilités d'intervention permettant d'orienter localement et momentanément la dynamique du pâturage boisé.

13.5.6.3.

Limites du modèle

Dans notre modèle, la charge en bétail est constante durant toute la durée de la simulation, même si la densité du boisement augmente. Cette situation n'est pas réaliste: une zone en train de se refermer verra le bétail de moins en moins la parcourir. Inversement, l'abattage d'arbres dans un secteur engendrera une augmentation de la pression du bétail. Dans notre modèle, l'adaptation de la charge en bétail aux variations de la densité des arbres n'est pas prise en compte. En termes systémiques, il manque une *boucle de rétroaction**. Le modèle global présenté dans le Chapitre 15 (§ 15.2) répond à cette exigence, mais il ne tient pas compte de la structure précise du peuplement.

Le modèle dynamique du boisement a été appliqué ici sans distinguer les différentes essences. La calibration du modèle s'est faite à partir des données disponibles, qui concernent essentiellement l'épicéa. Hors, les vitesses de croissance des essences et leur sensibilité à l'abroustissement sont très différentes et dépendent de leur stratégie adaptative* (cf. § 5.3.2.3.3): on a pu constater que l'épicéa, qui est une essence dryade*, est capable de résister très longtemps à l'abroustissement et de se régénérer à partir d'un faible nombre de plantules, contrairement aux essences pionnières* qui ont besoin d'un très grand nombre de semis pour assurer la survie de quelques arbres

adultes. Il conviendrait d'obtenir des données précises sur la croissance des différentes essences en fonction de l'altitude et de la charge en bétail pour adapter le modèle à chacune d'elles.

À l'avenir, la modélisation devrait tenir compte des rétroactions* entre l'évolution locale (au niveau de la station) et l'état du système global (au niveau de l'unité d'exploitation).

14. *Structure spatiale des phytocénoses*

Résumé

*La cartographie détaillée des six placettes permet d'analyser les **relations spatiales** (contacts, superpositions) entre les synusies herbacées, arbustives et arborescentes, et de rechercher des **corrélations** multiples entre les variables pédologiques et les types de synusies à l'intérieur de chaque phytocénose. Les résultats concernant la régénération sont plus difficiles à interpréter.*

*Les **statistiques spatiales** effectuées sur les cartes des synusies montrent que le taux de fragmentation, la complexité des formes et l'indice de régénération diminuent avec la pression de pâturage et la valeur pastorale, tandis que les indices de biodiversité et de contagion diminuent avec l'altitude. Dans les placettes étudiées, ces deux séries de variables semblent indépendantes.*

*Les structures spatiales ainsi mises en évidence servent de base pour l'élaboration d'**hypothèses** sur les relations dynamiques entre les synusies.*

14.1.

Description des six placettes cartographiées

Pour chacune des six placettes sélectionnées, 3 cartes de la végétation (Annexe I) à l'échelle 1:250 représentent les strates herbacée, arbustive et arborescente (localisation et procédure cf. Chapitre 8). Les deux dernières cartes (en noir) sont imprimées sur transparent afin de pouvoir être superposées à la carte des synusies herbacées.

Le levé des cartes sur le terrain a été effectué aux dates suivantes:

Placette 21	16-17.8.93 (H, B, A)
Placette 24	8-9.7.93 (H), 30.9.93 (B, A)
Placette 26	30.9.93 (H, B, A)
Placette 39	2.9.93 (H), 30.8.93 (B, A)
Placette 74	20-23.7.93 (H), 4.11.93 (B, A)
Placette 79	19-20.8.93 (H, B, A)

14.1.1.

Caractères stationnels des placettes cartographiées

Nous résumons ici les principales caractéristiques des stations dans lesquelles sont situées les placettes. Les fiches de station correspondantes figurent se trouvent dans l'Annexe II.

La **placette 21** (site de Cormoret, Cormoret BE, Pâturage du Droit, parc n° 2, libre parcours) se localise à 870 m d'altitude, à l'étage montagnard inférieur. Elle est située à 10 m à l'est du plus proche point d'eau (abreuvoir fixe). La pente générale est de 16°, d'orientation SSE; la partie sud de la placette forme un léger replat, la partie moyenne étant la plus pentue. Des bancs de calcaires compacts (Portlandien) affleurent selon des bandes irrégulières orientées perpendiculairement à la pente, espacées d'une trentaine de mètres. Les arbres sont relativement isolés. Des fourrés de prunellier forment des taches de taille et de hauteur variables.

La **placette 24** (site des Franches-Montagnes, Les Breuleux JU, Les Vacheries, parc à génisses du secteur sud, libre parcours) se localise à 1'030 m d'altitude, à l'étage montagnard moyen. Elle est située à 200 m au nord-est du plus proche point d'eau (abreuvoir fixe). La pente est négligeable. La couverture limoneuse (Quaternaire) est profonde. Les arbres constituent des bosquets denses séparés par d'étroites chambres en réseau. Les arbustes (petits épicéas essentiellement !) se développent surtout sous les branches basses des épicéas et autour des souches.

La **placette 26** (site des Franches-Montagnes, Muriaux JU, Cerneux-Weusil-Dessus, parc n° 13, rotation) se localise à 1'050 m d'altitude, à l'étage montagnard moyen. Elle est située à 50 m à l'est du plus proche point d'eau (loge); un chemin herbeux la borde dans sa partie sud. La pente est négligeable, la station occupant le sommet d'une large butte peu marquée. La couverture limoneuse est moins profonde et plus irrégulière que dans la placette 24; les calcaires compacts du Séquanien supérieur affleurent çà et là sous forme de petites buttes. Les arbres sont isolés et régulièrement

espacés. Les arbustes sont rares et se localisent uniquement autour d'une souche.

La **placette 39** (site du Marchairuz, Le Chenit VD, Meylande-Dessus, parc n° 4, rotation) se localise à 1'330 m d'altitude, à l'étage subalpin. Elle est située à 150 m à l'est du plus proche point d'eau (ferme d'alpage). La pente moyenne est de 10°, l'exposition SE; la géomorphologie en marches d'escaliers correspond à l'alternance régulière de bancs de calcaire compact (Portlandien), fortement boisés, et de replats déboisés, espacés d'environ 15 m et orientés perpendiculairement à la pente. Une description de la couverture pédologique de cette station en liaison avec la géomorphologie est donnée dans le Chapitre 12 (§ 12.2.6).

La **placette 74** (site de La Sagne, La Sagne NE, Communal de la Sagne, libre parcours) se localise à 1'260 m d'altitude, à l'étage montagnard supérieur. Elle est située à 75 m à l'ouest du plus proche point d'eau (deuxième loge). Elle occupe le sommet d'une crête arrondie, orientée ESE-WNW. La pente est négligeable. Le calcaire compact du Kimméridgien affleure surtout dans la moitié nord de la placette, sous forme de petites buttes arrondies. Les arbres forment de petits bosquets de quelques individus.

La **placette 79** (site de Chasseral, Saint-Imier BE, Plan l'Égasse, parc n° 2, rotation) se localise à 1'440 m d'altitude, à l'étage subalpin. Elle est située à 150 m au sud-est du plus proche point d'eau (ferme d'alpage). Elle occupe le flanc nord d'un synclinal perché (pente non conforme). La pente est forte (26° en moyenne) et régulière (elle augmente très légèrement avec l'altitude); la placette est orientée selon la pente (exposition NW). Les rochers calcaires du Séquanien affleurent presque partout. Les arbres sont irrégulièrement répartis, isolés ou par petits groupes. Les arbustes sont très rares.

14.1.2.

Structuration écologique des phytocénoses

L'organisation synusiale des différentes phytocénoses est décrite à l'aide d'un transect schématique (profil structurel) qui permet de caractériser la situation respective de chaque syntaxon élémentaire^{*(1)} par rapport aux gradients écologiques. Ceux-ci sont représentés par des graphes qui utilisent les informations synthétiques tirées de la base de données *Patubase* concernant chaque syntaxon élémentaire herbacé.

14.1.2.1.

Station 21 (Cormoret)

Les principaux gradients écologiques observables dans la station 21 (fig. 14.1) sont liés à la lumière, à la pente et à l'action du bétail (piétinement, broutage, embousement). D'importants contrastes entre ces conditions déterminent une grande diversité de situations. La diversité spécifique est maximale dans les pelouses calcicoles maigres (**h224**) installées sur les pentes les plus fortes et bien ensoleillées. Ces pelouses sont remplacées sur les replats par des prés fortement pâturés (**h236**). Les buissons tendent à envahir les pelouses à partir des lisières des fourrés et des bosquets, où se développent des ourlets thermophiles (**H238**), délaissés par le bétail. Les

(1) Les types de synusie sont désignés dans ce Chapitre par leur code alphanumérique. Une liste anovible des syntaxons élémentaires se trouve dans le Volume II.

refus temporaires (**H205**) sont abondants, ce qui suggère une utilisation irrégulière des herbages. La végétation herbacée sous les arbres dépend de l'accessibilité au bétail: les grands épicéas isolés sur les replats servent de reposoirs (favorisant **h222**), tandis que les bosquets denses de jeunes arbres envahis d'arbustes hébergent une synusie à mercuriale (**h232**).

14.1.2.2.

Station 24 (Breuleux)

La végétation de la station 24 (fig. 14.2) s'organise selon un gradient unique entre deux extrêmes: d'un côté le centre des couloirs herbagers subit un fort piétinement et un fort éclaircissement; de l'autre le centre des bosquets se caractérise par un très faible piétinement et un très faible éclaircissement. On observe une zonation des synusies herbacées (et muscinales) selon ce gradient, du pré piétiné hygrophile et eutrophisé (**h201**) jusqu'au sous-bois humicole acidophile (**h209**). Les indications de la flore concernant les facteurs édaphiques semblent révéler de subtils équilibres entre les conditions d'humidité, d'acidité et d'humification. Aux abords des souches pourrissantes se développent des synusies héliophiles liées aux coupes forestières (**H228**, **B111**).

14.1.2.3.

Station 26 (Muriaux)

Relativement peu diversifiée, la végétation de cette station (fig. 14.3) révèle son utilisation intensive par le bétail. La végétation herbacée est essentiellement constituée de prés pâturés et engraisés (**h236**, **h201**), dans lesquels s'observent quelques petites buttes séchardes (**h223**). Une zonation régulière s'observe autour des grands épicéas isolés: le pourtour de la couronne est constitué par une synusie de refus temporaires (**H205**, qui se développe également sous forme de taches dispersées dans les prés pâturés), à composition proche de celle des prairies de fauche; des friches nitrophiles à ortie (**H212**) forment des taches en croissant dans les endroits les plus eutrophisés (en contrebas des reposoirs); autour des troncs se développe une synusie thérophytique très piétinée et fumée à *Stellaria media* (**h222**). Quelques rares buissons se développent autour des souches.

14.1.2.4.

Station 39 (Marchairuz)

La géomorphologie en gradins de cette station (fig. 14.4) détermine l'alternance régulière de synusies liées aux replats ou dépressions (pré pâturé **h221**, pré piétiné **h201**, pelouse acidophile **h203**) et de synusies liées aux pentes rocheuses (pelouse calcicole **h235**, dalles rocheuses **h233**, sous-bois sur sol caillouteux **h240** ou sur lapiaz **h216**). Les arbres et les arbustes se localisent préférentiellement sur les pentes où affluent les bancs calcaires. Les dépressions qui les séparent sont utilisées pour le nourrissage et le déplacement du bétail. Des taches de refus se développent autour des touffes de carlines, d'euphorbes et de cotoneaster.

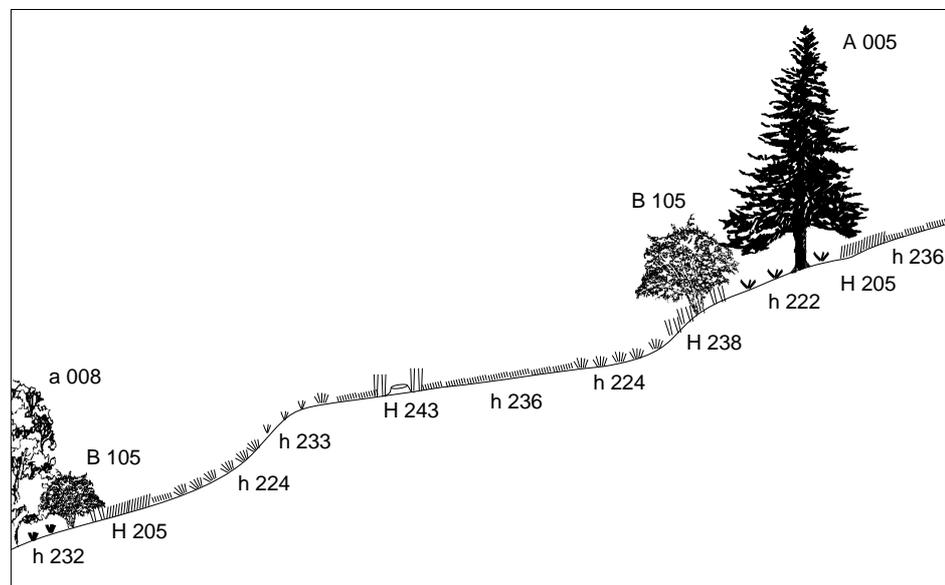
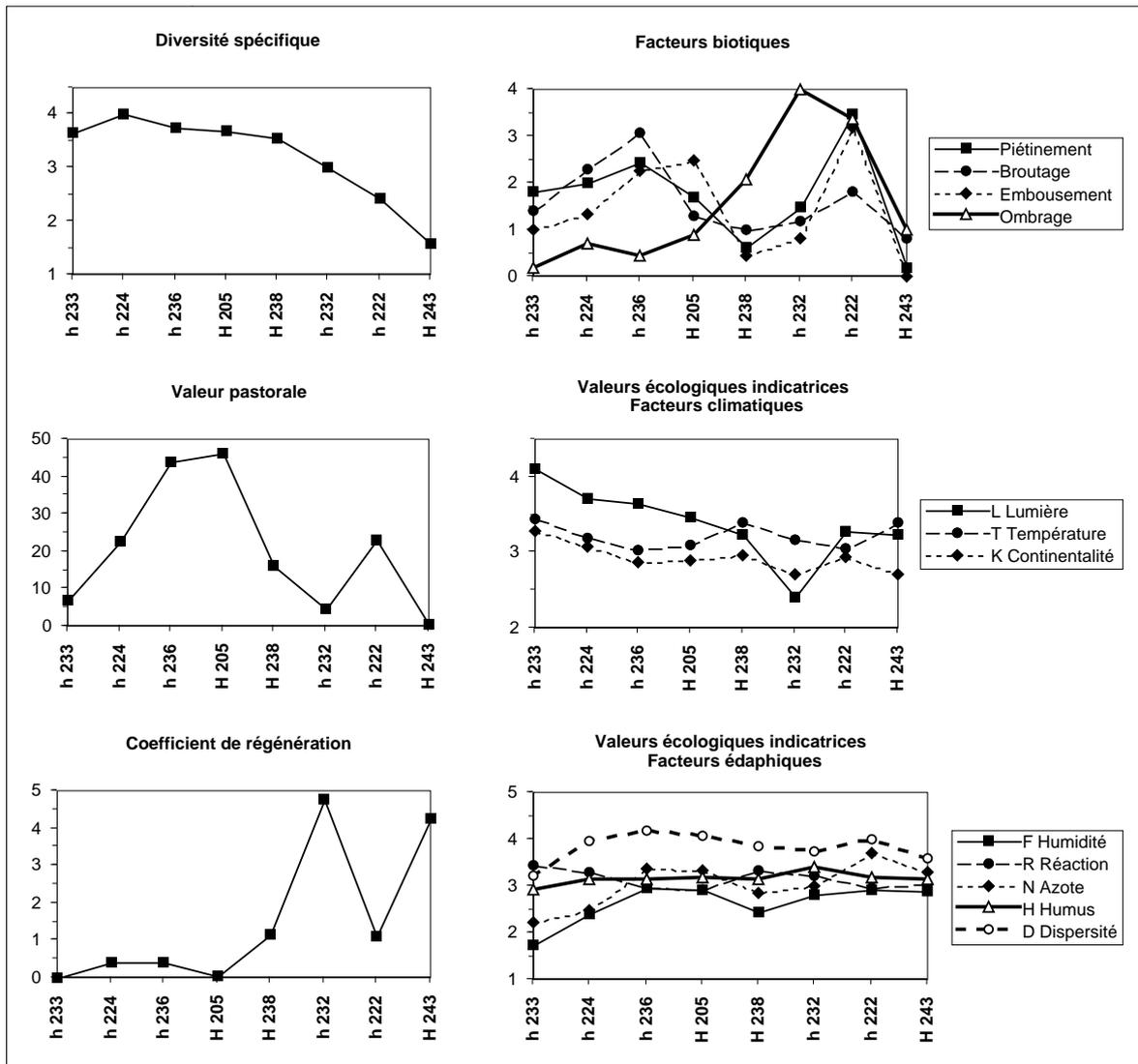


Fig. 14.1: Profil structurel et gradients écologiques de la parcelle 21.

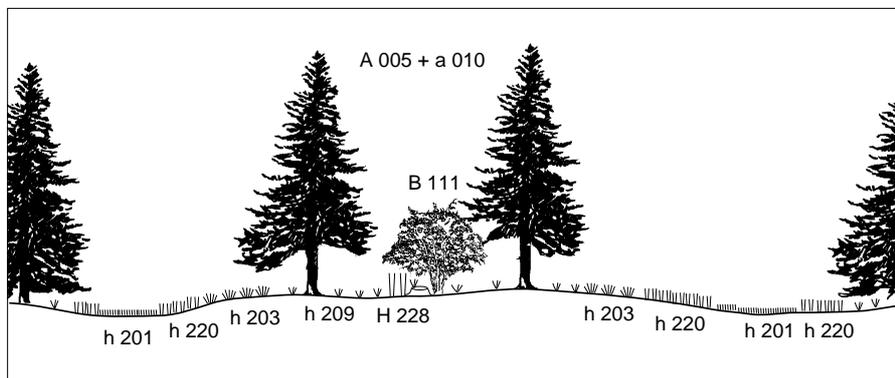
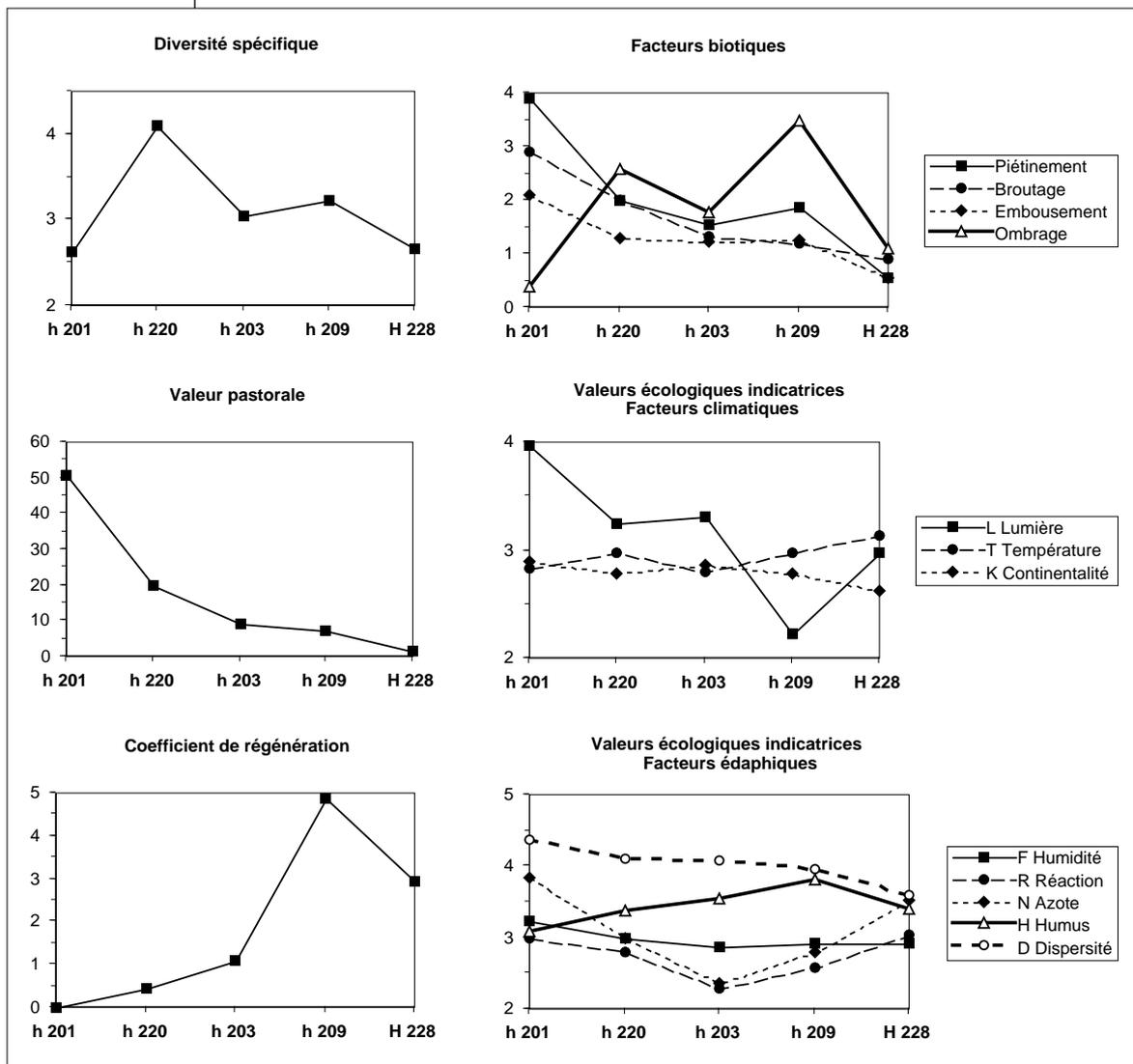


Fig. 14.2: Profil structurel et gradients écologiques de la placette 24.

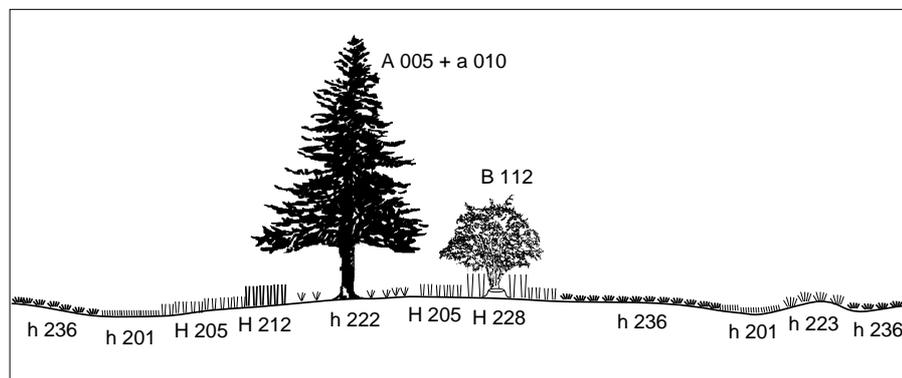
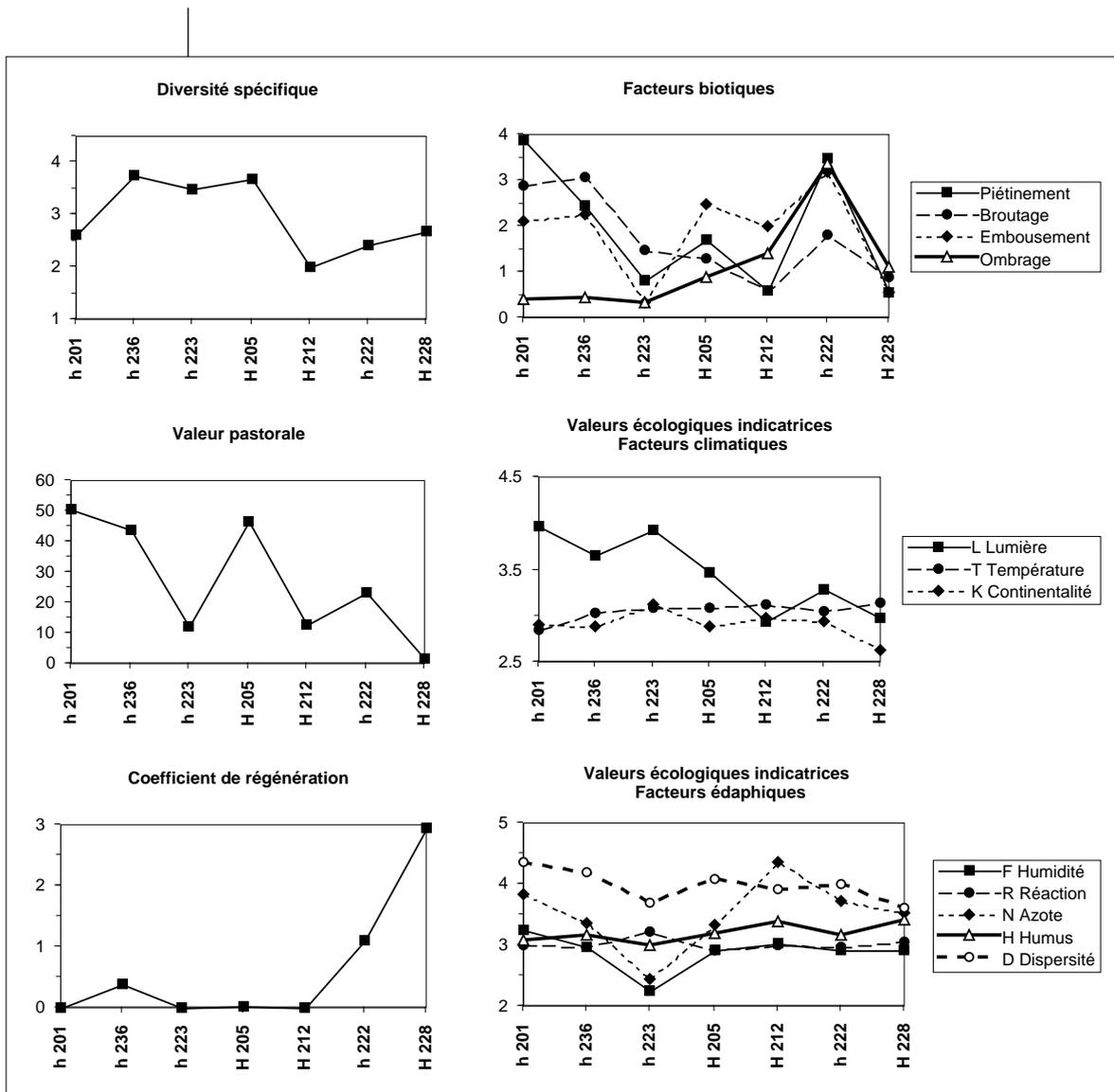


Fig. 14.3: Profil structurel et gradients écologiques de la placette 26.

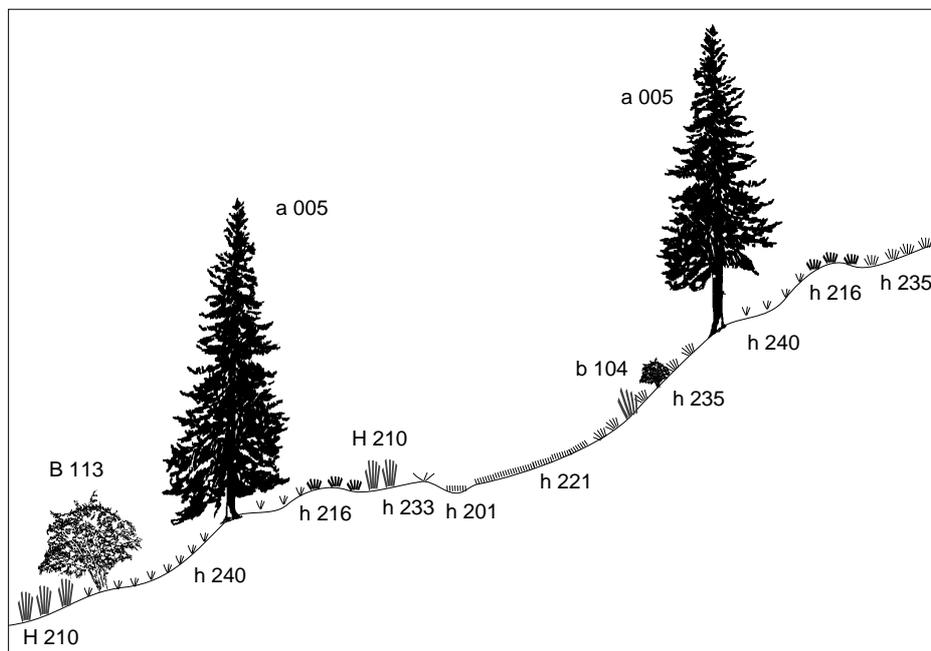
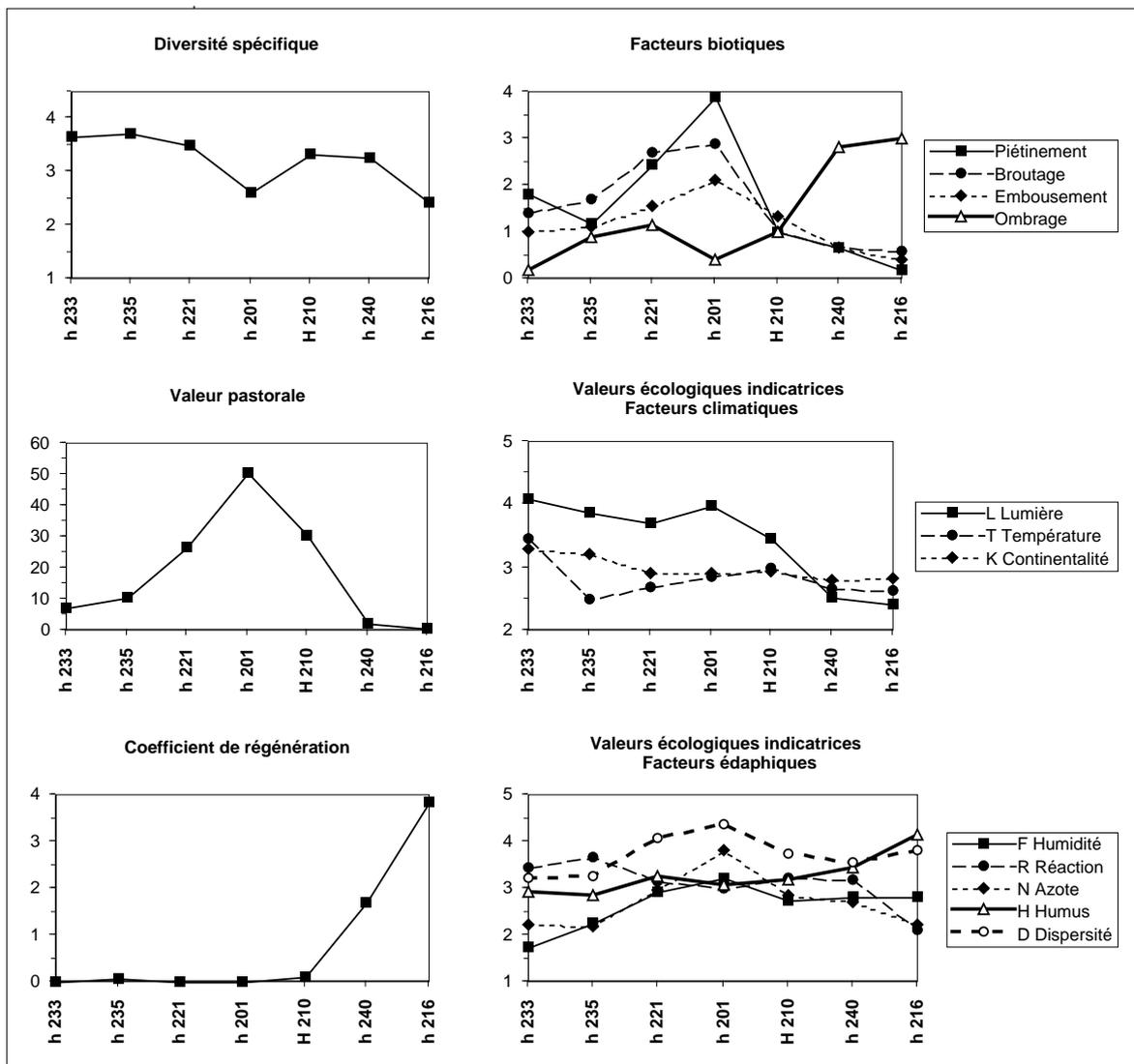


Fig. 14.4: Profil structurel et gradients écologiques de la placette 39.

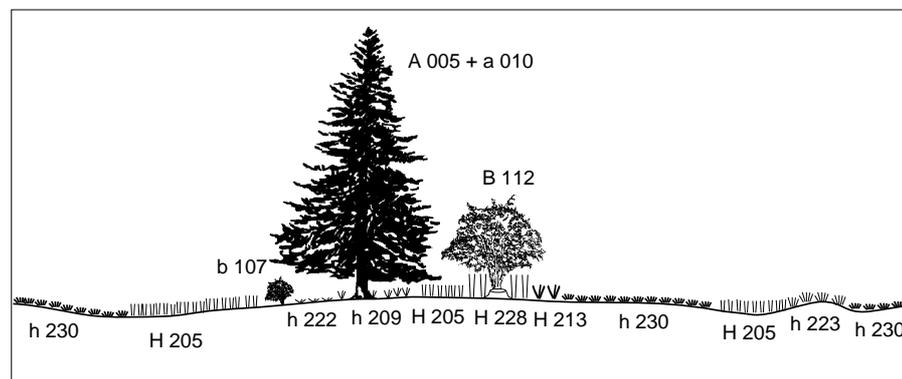
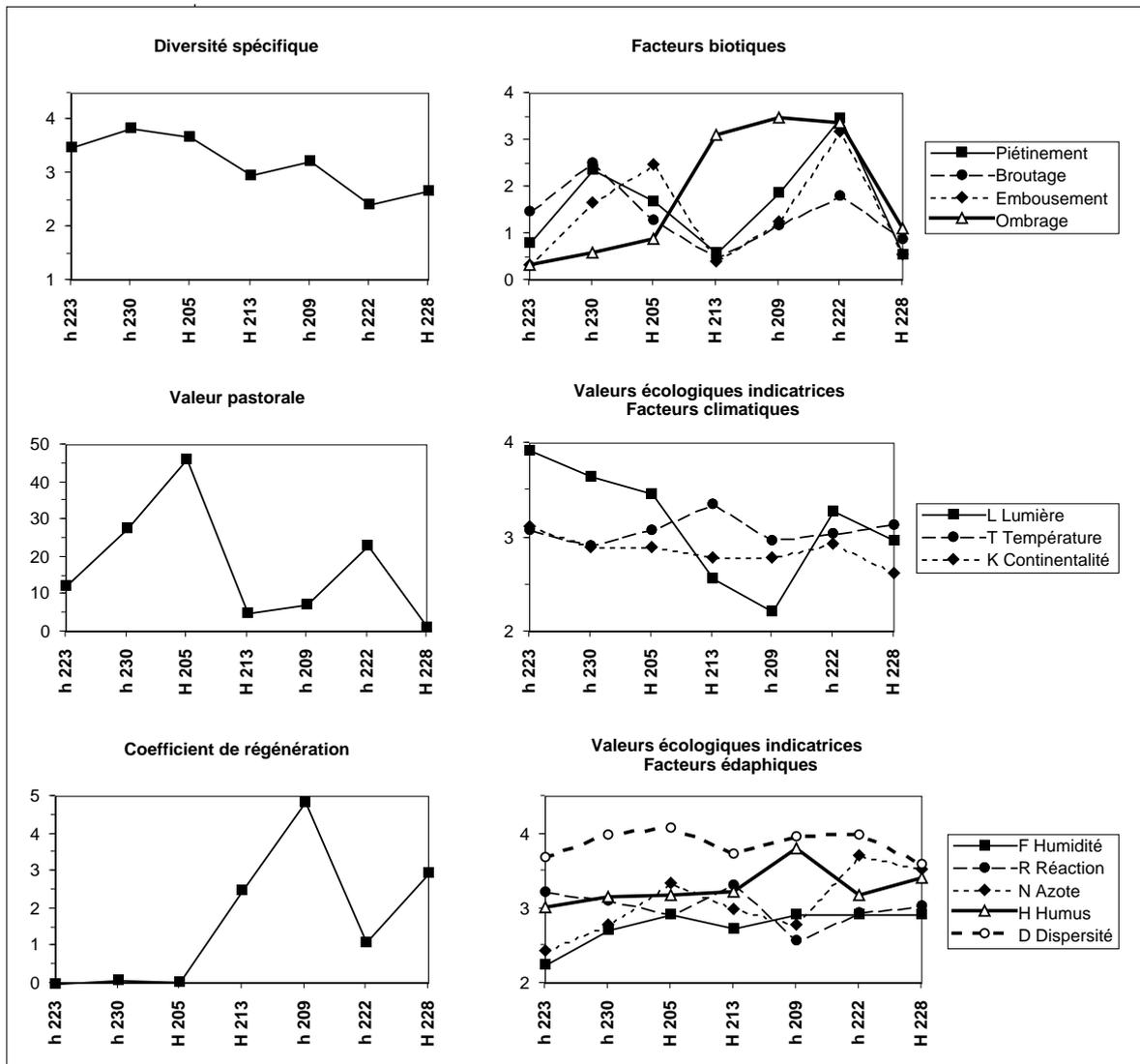


Fig. 14.5: Profil structurel et gradients écologiques de la placette 74.

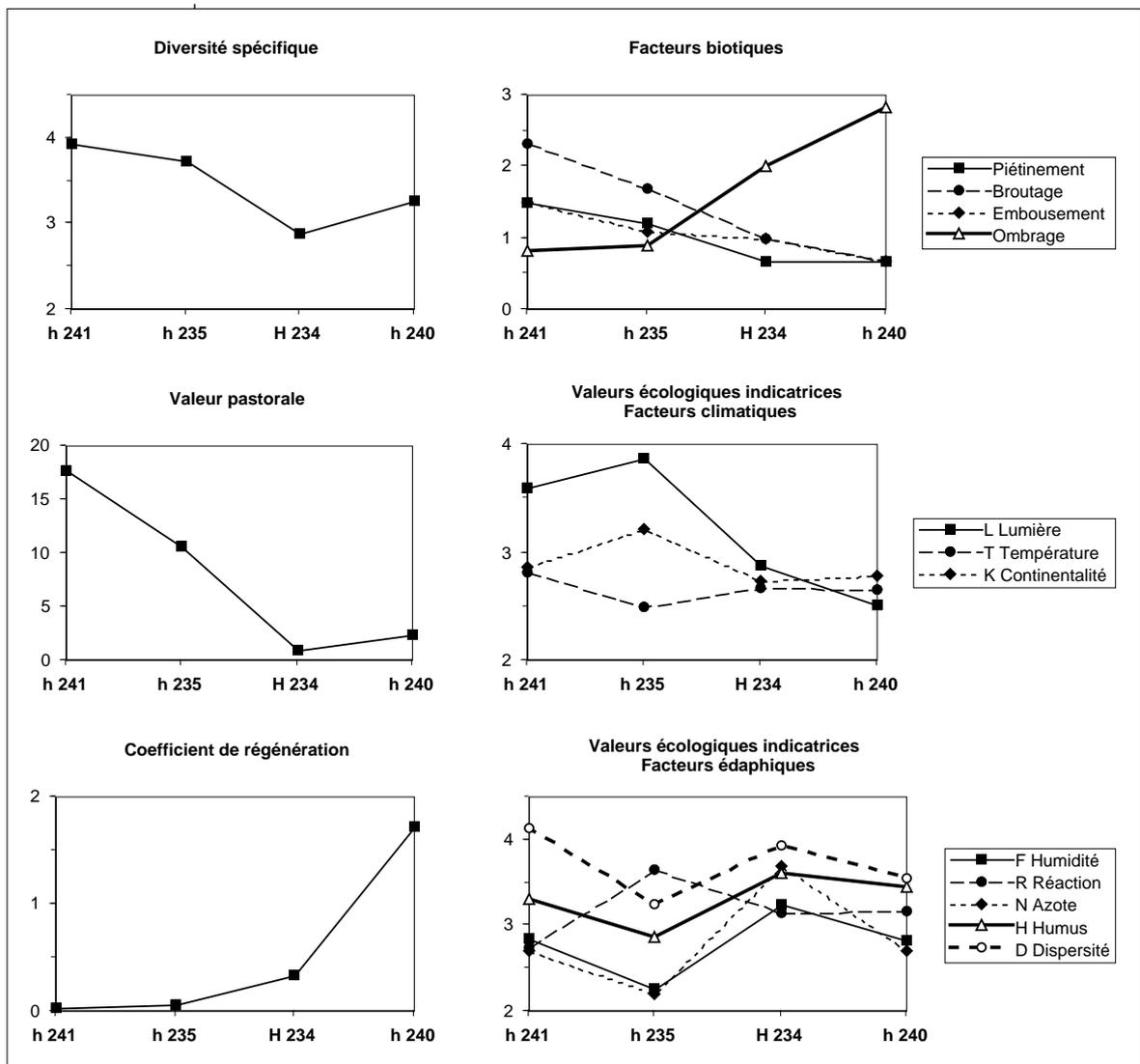
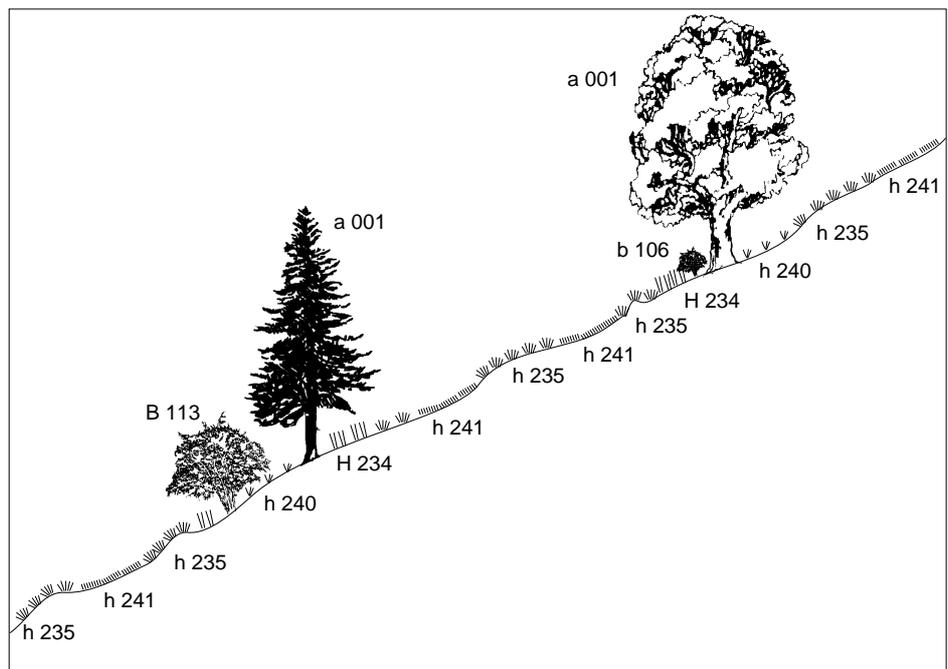


Fig. 14.6:
Profil structurel et
gradients écologiques
de la placette 79.



14.1.2.5. *Station 74 (La Sagne)*

La végétation herbacée de la station 74 (fig. 14.5) donne l'impression d'une utilisation irrégulière. Les refus temporaires tendent à envahir les prés pâturés maigres (**h230**) à partir des couronnes des arbres. Sur les buttes calcaires circulaires s'installe une pelouse maigre ouverte (**h223**). Les plus grands arbres sont utilisés comme reposoirs (**h222**), mais les arbres aux branches basses dominent, qui abritent un groupement de sous-bois (**h209**). Les buissons sont bien développés (**B112** autour des souches, **b107** sous les arbres), superposés à des friches de coupe (**H228**) ou à des ourlets calcicoles (**H213**).

14.1.2.6. *Station 79 (Chasseral)*

La végétation de la station 79 (fig. 14.6) est mal différenciée. La strate herbacée est essentiellement constituée d'une mosaïque très intime d'une pelouse calcicole (**h235**) et d'un pré pâturé acidocline maigre (**h241**), liée à l'alternance de buttes et de creux. Les arbres sont peu élevés et peu recouvrants; ils entretiennent la présence d'une synusie de sous-bois (**h240**) et d'une mégaphorbiaie (**H234**). Les buissons hauts sont assez bien développés (**B113**).

14.2. *Structure spatiale de la végétation*

Le traitement des cartes des synusies dans le Système d'Information Géographique *Arc-Info* permet des investigations très détaillées sur la structure spatiale des phytocénoses des 6 placettes.

14.2.1. *Statistiques spatiales*

Le tableau de la fig. 14.7 présente les principaux résultats des statistiques spatiales appliquées à l'aide du logiciel *Fragstats* aux cartes des synusies herbacées des 6 placettes. Des renseignements tirés des relevés de phytocénoses (cf. fiches de station, Annexe II) y sont ajoutés (en italique) afin de les mettre en corrélation entre les indices spatiaux. Les recouvrements des strates arborescente, arbustive et herbacée, la valeur pastorale, le potentiel fourrager et la charge en bétail potentielle sont calculés à partir des surfaces respectives des différentes synusies sur les cartes, en tenant compte du recouvrement moyen de la végétation (apprécié sur le terrain dans chaque placette pour chaque type de synusie).

17 variables (dont 7 indices spatiaux) sont retenues pour l'analyse des corrélations. La matrice de corrélation des variables (fig. 14.8, en haut) est traitée par une *Analyse en Composantes Principales** (ACP, technique classique d'ordination de données quantitatives), afin de détecter les variables les plus discriminantes et de visualiser leur degré de dépendance sur des graphes d'ordination (fig. 14.8, en bas). Sur ces graphes (projections des axes 1, 2, 3 et 4 de l'ACP), les variables sont représentées par des vecteurs normés (flèches de longueur égale à 1). La corrélation entre deux vecteurs

Indices spatiaux		Unité	Cormoret 21	Les Breuleux 24	Muriaux 26	Marchairuz 39	La Sagne 74	Chasseral 79
S	Surface totale	m ²	2'025	2'025	2'025	2'025	2'025	2'025
LPI	Indice du plus grand fragment	%	29.68	18.00	40.50	32.02	41.20	64.74
N	Nombre de fragments	frag.	62	41	55	140	77	57
PD	Densité des fragments	frag./100m ²	3.06	2.02	2.72	6.91	3.80	2.81
TE	Longueur totale des contours	m	705	598	674	1'179	761	728
ED	Densité des contours	m/100m ²	34.8	29.55	33.27	58.23	37.56	35.94
MPFD	Dimension fractale		1.29	1.28	1.29	1.31	1.28	1.30
SHDI	Diversité		1.73	1.27	1.33	1.45	1.05	0.86
m	Nombre de types (SyE herbacés)	types	8	6	7	8	7	4
PRD	Densité des types	types/100m ²	0.40	0.30	0.35	0.40	0.35	0.20
SHEI	Équitabilité		0.83	0.71	0.68	0.70	0.54	0.62
DN	Dominance		0.17	0.29	0.32	0.30	0.46	0.38
IJI	Juxtaposition	%	74.84	65.29	52.42	57.21	41.49	38.48
Caractères de la station		Unité	21	24	26	39	74	79
Altitude	Altitude moyenne	m	870	1'030	1'050	1'330	1'260	1'440
Pente	Pente moyenne	°	16	2	4	10	2	26
IndRég	Indice de régénération		2.96	4.01	0.28	16.44	6.75	4.30
DivSyn	Diversité synusiale		2.95	3.13	2.53	3.24	3.14	2.62
RicFlo	Richesse floristique	espèces	272	152	164	195	224	135
DivPhy	Diversité phytosociologique		18.9	11.9	10.4	16.2	17.6	10.7
Pression	Pression de pâturage		2.32	2.06	2.78	1.76	2.22	1.82
DuréeP	Durée de l'estivage	jours	148	145	135	130	112	115
Caractères de la placette		Unité	21	24	26	39	74	79
RecA	Recouvrement de la strate arborescente	%	13	45	10	24	15	16
RecB	Recouvrement de la strate arbustive	%	17	8	1	10	3	3
RecH	Recouvrement de la strate herbacée	%	89	55	88	69	90	80
VP	Valeur pastorale		28.1	9.3	39.0	12.5	32.1	9.5
PPF	Production fourragère potentielle	tMS/ha	3.71	1.04	4.27	1.08	2.93	0.76
UGBj pot	Charge en bétail potentielle	UGBjours/ha	206	58	237	60	163	42
UGB pot	Charge en bétail potentielle	UGB/ha	1.39	0.40	1.76	0.46	1.45	0.37

Fig. 14.7: Résultats des statistiques spatiales appliquées aux cartes des synusies herbacées des 6 placettes.

s'interprète en fonction de l'angle qui les sépare: les vecteurs pointant dans la même direction sont corrélés positivement, les vecteurs opposés à 180° sont corrélés négativement, les vecteurs orthogonaux sont indépendants.

- L'axe 1 de l'ACP, qui représente 34% de la variation des données, est un axe de *biodiversité*: il est corrélé positivement avec la richesse floristique (RicFlo), la diversité phytosociologique (DivPhy), le recouvrement de la strate arbustive (RecB), les indices spatiaux de diversité (SHDI, PRD), d'équitabilité (SHEI) et de contagion-juxtaposition (IJI); il est corrélé négativement avec l'altitude et la pente (ainsi qu'avec l'indice de dominance, non représenté dans cette analyse). Cet axe oppose les placettes 21 (basse altitude, grande diversité) et 79 (haute altitude, faible diversité).
- L'axe 2 de l'ACP (29% de la variation) est un axe de *pression de pâturage*: il est corrélé positivement avec la pression de pâturage (Pression), la valeur pastorale (VP) et le recouvrement de la strate herbacée (RecH); il est corrélé négativement avec l'indice de régénération (IndRég), la dimension fractale (MPFD), et les indices de fragmentation spatiale (densité des fragments PD et densité des lisières ED). Cet axe oppose les placettes 26 (forte pression, faible fragmentation, mauvaises conditions de régénération) et 39 (faible pression, forte fragmentation, bonnes conditions de régénération).
- L'axe 3 de l'ACP (19% de la variation) est un axe de *taux de boisement*: il est corrélé positivement avec le recouvrement de la strate arborescente (RecA) et l'indice de contagion-juxtaposition (IJI); il est corrélé négativement avec le recouvrement de la strate herbacée (RecH) et la valeur pastorale (VP).
- Les axes 4 (lié à la pente) et 5, qui représentent respectivement 11% et 7% de la variation, sont moins informatifs.

On peut ainsi mettre en évidence — sans pouvoir cependant les valider par des tests statistiques en raison du faible nombre de placettes — d'intéressantes interdépendances entre variables:

- La trois composantes de la *biodiversité* que sont la *diversité* (spatiale et phytosociologique), l'*équitabilité* (degré de «non-dominance») et la *connectivité* (degré de juxtaposition) des synusies, ainsi que la richesse floristique globale, sont étroitement corrélées positivement entre elles et semblent diminuer avec l'*altitude*; les placettes dont la biodiversité est la plus grande sont aussi celles dans lesquelles la strate arbustive est la plus développée. Contre toute attente, ces indices de biodiversité ne sont pas corrélés négativement avec la pression de pâturage et la valeur pastorale !
- L'indice de *régénération* ne semble pas dépendant de la biodiversité ni, étonnamment, du recouvrement des arbustes; il est par contre nettement corrélé positivement avec le taux de *fragmentation* des synusies, et négativement avec les indicateurs d'une utilisation intensive (*pression, valeur pastorale*). Ces relations suggèrent le rôle important des *écotones* (contacts entre synusies) pour la régénération, dont l'importance diminue avec l'intensité de l'utilisation.

14.2.2.

Analyse des relations spatiales entre les synusies

Les *contacts* entre les types de synusies ont été abordés globalement dans le paragraphe précédent, l'indice de *juxtaposition* étant une mesure du degré de liaison des synusies entre elles. L'utilisation de l'indice d'*affinité* permet d'analyser plus finement les contacts privilégiés entre paires de syntaxons

élémentaires herbacés dans chacune des placettes. Les résultats des calculs sont rassemblés dans une matrice par placette (fig. 14.9). Dans ces matrices, une valeur positive indique une affinité (association positive), une valeur négative une exclusion (association négative). Les valeurs proches de 0 sont interprétées comme une indépendance entre les deux SyE. Quand le calcul des indices est impossible (valeurs infinies), les valeurs arbitraires 10 (quand $r_{ij}=1$ ou $p_{ij}=0$) et -10 (quand aucun contact n'a été observé ou quand $p_{ij}=1$ ou $r_{ij}=0$) sont utilisées. Chaque matrice sert à représenter une première ébauche de réseau systémique en essayant de traduire les affinités en proximité et les exclusions en distance dans un graphe provisoire à signification purement spatiale.

L'analyse des superpositions entre les synusies arborescentes ou arbustives et les synusies herbacées (fig. 14.10) s'appuie sur le calcul des surfaces

Placette 21

222	1.729						
224	-1.476	-10					
232	-2.743	0.156	-3.252				
233	-0.625	-10	0.501	-2.024			
236	-0.234	-1.373	0.148	-10	-10		
238	-2.379	-10	-0.602	1.087	-2.403	-2.849	
243	-1.029	-10	-2.008	1.181	-10	-10	0.289
	205	222	224	232	233	236	238

Placette 24

203	-1.371				
205	1.79	-10			
209	-3.657	-1.063	-10		
220	-0.431	-1.553	-0.649	-2.111	
228	-0.406	-3.015	-10	0.478	-2.147
	201	203	205	209	220

Placette 26

212	-10					
205	-2.793	-0.611				
222	-10	1.548	-0.148			
223	-0.049	-10	-1.859	-10		
228	-10	-10	-1.551	-10	-10	
236	-1.2	-3.416	-1.139	-10	-1.669	-0.687
	201	212	205	222	223	228

Placette 39

203	2.61						
210	-4.94	-10					
216	-10	-10	-0.941				
221	3.086	0.652	-3.062	-10			
233	-0.557	-10	-0.977	-10	-1.457		
235	-10	-10	-0.591	-2.782	-0.304	-0.787	
240	-10	-10	0.213	1.329	-10	-10	-2.475
	201	203	210	216	221	233	235

Placette 74

209	-1.836					
213	-1.755	0.789				
222	-2.9	2.126	0.092			
223	-5.005	-10	-10	-10		
228	-2.003	0.746	-0.081	0.249	-10	
230	1.425	-6.86	-4.497	-10	1.602	-3.527
	205	209	213	222	223	228

Placette 79

235	-10		
240	1.109	-10	
241	-10	10	-10
	234	235	240

Fig. 14.9:
Matrices d'affinité entre
les syntaxons herba-
cés des 6 placettes.

Placette 21

H sous AB	A 005	a 012	B 105	b 107	AB sur H	A 005	a 012	B 105	b 107
H 205	20.8%	0.0%	1.9%	3.1%	H 205	11.9%	0.0%	1.2%	0.5%
h 222	27.4%	0.0%	0.4%	21.9%	h 222	100.0%	0.0%	1.4%	23.0%
h 224	7.7%	0.0%	5.2%	0.0%	h 224	3.0%	0.0%	2.2%	0.0%
h 232	31.4%	91.1%	36.4%	64.1%	h 232	49.1%	8.6%	61.6%	28.8%
h 233	0.0%	0.0%	0.5%	0.0%	h 233	0.0%	0.0%	3.8%	0.0%
h 236	2.2%	0.0%	0.4%	0.0%	h 236	1.1%	0.0%	0.2%	0.0%
H 238	6.5%	0.0%	35.0%	1.0%	H 238	12.1%	0.0%	70.9%	0.6%
H 243	4.0%	8.9%	20.2%	9.9%	H 243	10.4%	1.4%	56.9%	7.4%
Total	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%					

Placette 24

H sous AB	A 005	a 010	B 111	b 106	AB sur H	A 005	a 010	B 111	b 106
h 201	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	h 201	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
h 203	8.3%	7.1%	0.0%	6.3%	h 203	10.7%	4.8%	0.0%	1.2%
H 205	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	H 205	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
h 209	88.1%	87.5%	85.7%	87.5%	h 209	66.7%	34.0%	8.3%	9.7%
h 220	2.8%	5.4%	7.1%	0.0%	h 220	2.8%	2.8%	0.9%	0.0%
H 228	0.9%	0.0%	7.1%	6.3%	H 228	20.0%	0.0%	20.0%	20.0%
Total	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%					

Placette 26

H sous AB	A 005	a 010	B 112	AB sur H	A 005	a 010	B 112
h 201	0.0%	0.0%	0.0%	h 201	0.0%	0.0%	0.0%
H 205	38.7%	65.8%	8.1%	H 205	10.3%	2.7%	0.2%
H 212	12.7%	0.0%	0.0%	H 212	61.2%	0.0%	0.0%
h 222	48.6%	34.2%	0.0%	h 222	97.1%	10.4%	0.0%
h 223	0.0%	0.0%	0.0%	h 223	0.0%	0.0%	0.0%
H 228	0.0%	0.0%	90.5%	H 228	0.0%	0.0%	96.3%
h 236	0.0%	0.0%	1.3%	h 236	0.0%	0.0%	0.0%
Total	100.0%	100.0%	100.0%				

Placette 39

H sous AB	a 005	B 113	b 104	AB sur H	a 005	B 113	b 104
h 201	0.0%	0.0%	0.0%	h 201	0.0%	0.0%	0.0%
h 203	0.0%	0.0%	0.0%	h 203	0.0%	0.0%	0.0%
H 210	18.1%	26.6%	35.1%	H 210	26.4%	1.2%	19.2%
h 216	2.7%	0.0%	11.1%	h 216	38.5%	0.0%	60.3%
h 221	0.0%	0.0%	0.2%	h 221	0.1%	0.0%	0.1%
h 233	0.1%	0.0%	1.0%	h 233	3.4%	0.0%	20.6%
h 235	8.6%	3.2%	7.1%	h 235	5.0%	0.1%	1.5%
h 240	70.4%	70.2%	45.5%	h 240	82.7%	2.6%	20.1%
Total	100.0%	100.0%	100.0%				

Placette 74

H sous AB	A 005	a 010	B 112	b 107	AB sur H	A 005	a 010	B 112	b 107
H 205	44.4%	41.8%	42.2%	27.8%	H 205	10.3%	3.9%	2.3%	0.4%
h 209	30.2%	27.3%	35.7%	62.7%	h 209	66.7%	24.1%	18.7%	9.3%
H 213	0.8%	4.9%	7.6%	0.0%	H 213	29.2%	70.5%	65.2%	0.0%
h 222	16.5%	9.3%	1.3%	0.0%	h 222	97.9%	21.9%	1.8%	0.0%
h 223	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	h 223	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
H 228	2.9%	2.2%	9.4%	0.0%	H 228	47.1%	14.5%	36.5%	0.0%
h 230	5.2%	14.5%	3.8%	9.6%	h 230	1.3%	1.4%	0.2%	0.2%
Total	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%					

Placette 79

H sous AB	a 001	B 113	b 106	AB sur H	a 001	B 113	b 106
H 234	3.1%	0.0%	0.0%	H 234	42.4%	0.0%	0.0%
h 235	50.1%	64.2%	10.8%	h 235	12.1%	2.3%	0.0%
h 240	45.2%	33.6%	89.2%	h 240	92.1%	10.2%	1.5%
h 241	1.6%	2.1%	0.0%	h 241	1.2%	0.2%	0.0%
Total	100.0%	100.0%	100.0%				

Fig. 14.10:
Calcul des superpositions entre les synusies herbacées et les synusies arbustives-arborescentes.
H sous AB: composition de la strate herbacée sous les synusies arborescentes et arbustives (proportions de la surface de chaque SyE arborescent ou arbustif).
AB sur H: taux de dépendance des synusies herbacées vis-à-vis des strates arborescentes et arbustives (proportions de la surface de chaque SyE herbacé recouverte par les synusies arborescentes ou arbustives).

qu'elles partagent sur les cartes digitalisées. Elle permet de mettre en évidence des relations de dépendance entre ces deux strates.

Tous ces résultats seront utilisés dans le dernier paragraphe de ce chapitre (§ 14.4) quand il s'agira de synthétiser les connaissances pour élaborer le réseau systémique.

14.3. *Corrélations spatiales entre les synusies, les sols et la régénération*

Pour l'analyse canonique des correspondances de chaque placette (cf. § 8.3.4.1), la matrice des données VEG contenant les syntaxons élémentaires (types de synusies herbacées, arbustives et arborescentes) est d'abord contrainte par une matrice SOL de variables pédologiques (après réduction éventuelle du nombre de variables). Les données sur la régénération contenues dans une troisième matrice REG sont projetées comme variables passives (c'est-à-dire qui n'interviennent pas dans le positionnement des objets) sur le plan du premier et du deuxième axe. Ce sont les résultats de cette analyse principale concernant les 6 placettes qui sont illustrés dans les § suivants (voir légende fig. 14.11): seuls les axes 1 et 2 sont représentés; le cercle centré à l'origine et de rayon égal à 1 permet d'apprécier dans quelle mesure les vecteurs (variables explicatives quantitatives centrées et normées à 1) s'écartent du plan 1-2: si la pointe de la flèche du vecteur projeté est proche du cercle, cette variable est fortement liée aux axes, alors que si cette pointe est proche de l'origine, la variable ne joue aucun rôle dans l'explication de la variation décrite par ces axes.

Une deuxième analyse avec des matrices partielles est effectuée pour estimer l'impact de la végétation arborescente et arbustive (matrice "environnement" VEGAB) sur la répartition des groupement herbacés (matrice VEGH).

- ❖ objet (variable biologique)
- * centroïde (variable explicative qualitative)
- **vecteur** (variable explicative quantitative)
- * variable passive

Abréviations (régénération)

arbXxXx	stade arborescent
fouXxXx	stade fourré
recXxXx	stade recrû
semXxXx	stade semis
AbAl	<i>Abies alba</i>
AcPs	<i>Acer pseudoplatanus</i>
FaSy	<i>Fagus sylvatica</i>
PiAb	<i>Picea abies</i>
SoAr	<i>Sorbus aria</i>
SoAu	<i>Sorbus auc. aucuparia</i>
SoGl	<i>Sorbus auc. glabrata</i>

Fig. 14.11:
Symboles utilisés dans
les graphes d'analyse
canonique des
correspondances.

(test de Monte-Carlo*).

On note que, après projection de la matrice des données de la régénération, les jeunes stades (semis et recrû) apparaissent du côté des sols plus superficiels, à l'opposé des stades matures. Il faut remarquer que la régénération très faible de cette placette n'est sans doute pas représentative de l'ensemble de la station 21, dans laquelle on a noté une grande diversité d'essences (voir fiche de station, Annexe II).

14.3.2. Placette 24 (Les Breuleux)

La relative homogénéité de la placette 24 en fait une placette dont l'analyse multivariable n'est pas aisée (fig. 14.13). En effet, le faible nombre de synusies et la faible variation dans les sols ne permettent pas une analyse statistique satisfaisante. Néanmoins, même si elles ne sont pas toutes statistiquement validées, les tendances de l'organisation spatiale du système étudié apparaissent clairement.

Le facteur pédologique discriminant la répartition des synusies herbacées de la placette 24 est l'*hydromorphie*. Le long de ce gradient, les principaux groupements herbacés se répartissent de la manière suivante, du pôle le plus sec au pôle le plus humide:

h209 → h203 → h220 → h201

On confirme ici le gradient écologique principal de la station pressenti dans le § 14.1.2.2. Les synusies **h220** et **h203** sont séparées par l'axe 2, essentiellement corrélé au *pH en surface*. La nardaie **h203** croît sur des sols

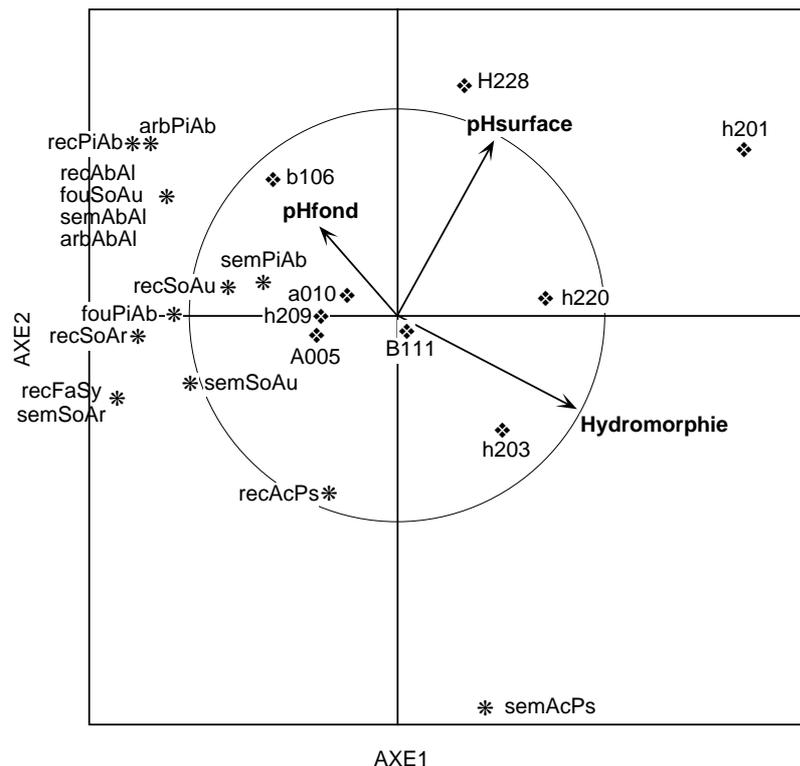


Fig. 14.13:
Projection des axes 1
et 2 de l'analyse
canonique des
correspondances de la
placette 24 (matrice de
données VEG24;
matrice de variables
explicatives SOL24;
matrice de variables
passives REG24).

acides alors que le pré pâturé mésoeutrophe **h220** est induit par des pH plus élevés, d'origine anthropozoogène.

La proximité du groupement herbacé **h209** et des arbres (**A005** et **a010**) témoigne de leur étroite interdépendance. En effet, **h209** est une synusie exclusivement sciaphile. L'interprétation de la position de ce groupe de synusies (essentiellement arborescentes) dans le pôle négatif du vecteur «Hydromorphie» ne doit pas être considéré comme en étant la conséquence, mais bien la cause. La superposition de la carte des arbres à celle de la répartition de l'hydromorphie démontre l'effet d'absorption de l'eau par les racines des arbres. Ce phénomène, du reste bien connu des forestiers, a également été décrit par BILAT (1992). Les arbres sont donc bien la cause de cet assèchement du sol dans un rayon de quelques mètres autour de leur tronc, qui contribue à conditionner l'existence des synusies dépendantes des arbres (**h209**, **b106**).

La position de **B111** près de l'origine indique une indépendance de ce groupe vis-à-vis des variables environnementales proposées dans cette analyse. Ces buissons sont liés à la présence de souches pourrissantes. C'est également le cas de la friche de coupe **H228**, même si celle-ci semble préférer des sols moins acides.

La présence de semis, recrû et fourré des espèces arborescentes dans le pôle boisé de la placette indique que la régénération a essentiellement lieu dans les bosquets et n'intervient quasiment pas dans la partie ouverte. La seule exception semblent être les semis d'*Acer pseudoplatanus* que l'on trouve dans le pâturage ouvert. Il faut toutefois noter que cette espèce ne dépasse pas le stade de recrû dans la placette 24.

14.3.3.

Placette 26 (Muriaux)

Comme pour la placette 24, le nombre restreint des variables⁽¹⁾ est responsable du fait que les résultats des tests statistiques sont médiocres (probabilités obtenues pour les tests de Monte-Carlo*: test global 2%, premier axe 5%, deuxième axe 10%).

Le premier axe de la projection (fig. 14.14) est lié négativement à l'*hydromorphie* et positivement à la *profondeur* du sol. La variable principale comme le suggère l'angle entre le vecteur et l'axe 1 reste l'hydromorphie. Même si elle est moins marquée que dans la station 24, elle reste un facteur écologique important, particulièrement pour les synusies **h236** et **h201**. Celles-ci se développent sur des sols plutôt profonds, frais, bien éclairés. Les deux groupements de refus **H212** et **H205** sont séparés sur l'axe de la profondeur. Sur ce vecteur **H212** est lié aux sols plus profonds, mais il s'agit d'une relation indirecte car **H212** se trouve sous la couronne des arbres qui ont tendance à occuper des sols plus profonds dans cette station. Ceci est confirmé par l'analyse de la matrice de la végétation herbacée contrainte par la matrice de la végétation arbustive et arborescente. Les synusies **h222** et **H212** se situent clairement dans le pôle sciaphile, alors que la position de **H205** indique un caractère sciacline.

Que ce soit dans la première analyse (fig. 14.13) ou dans la deuxième avec

(1) Dans la matrice SOL, la variable CALCOSOL n'apparaît qu'à un seul point. Cette variable isolée absorbe 51% de la variation totale de cette matrice et minimise l'effet des autres variables. Ce point a donc été éliminé de l'analyse et projeté a posteriori sur le plan 1-2.

les matrices partielles, il ressort d'une manière évidente que **H228** entretient de fortes relations de dépendance vis-à-vis du groupement buissonnant **B112**. Par ailleurs, la végétation arborescente et arbustive explique 15.6% de la répartition spatiale des synusies herbacées, ce qui représente un pourcentage du même ordre de grandeur que dans les autres placettes.

Pour la placette 26, une matrice supplémentaire de variables explicatives nous a été fournie par TROXLER de la Station de recherche agronomique de Changins. Elle intègre, aux mêmes points d'observation, le *taux de refus* des

Fig. 14.14: Projection des axes 1 et 2 de l'analyse canonique des correspondances de la placette 26 (matrice de données VEG26; matrice de variables explicatives SOL26; matrice de variables passives REG26).

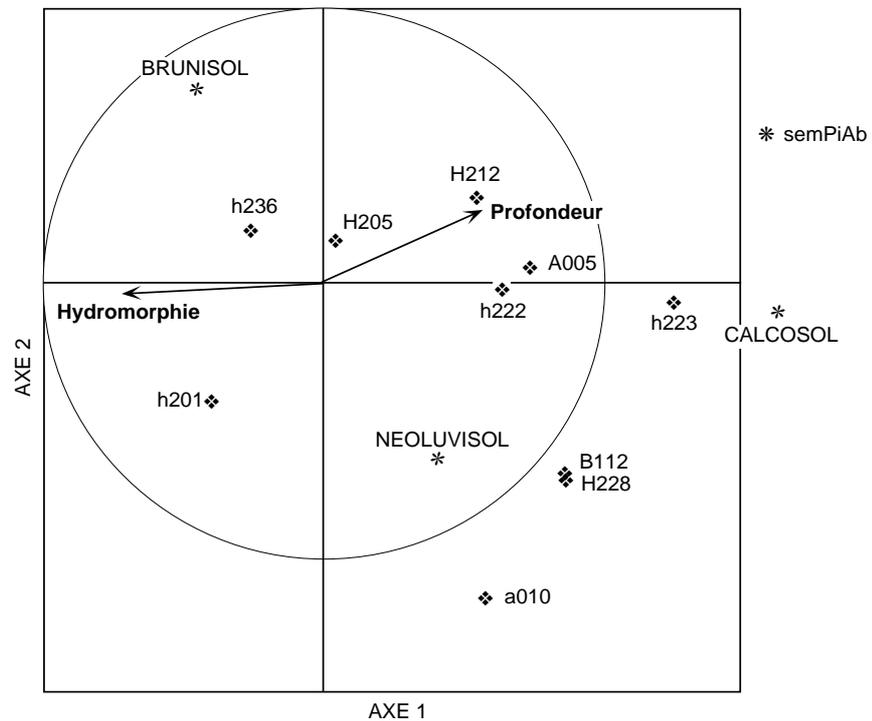
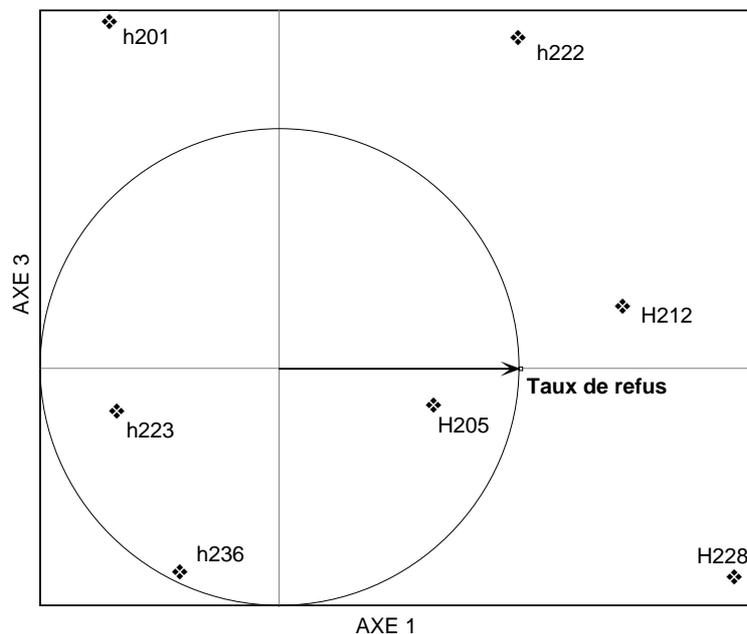


Fig. 14.15: Projection des axes 1 (seul axe canonique) et 3 de l'analyse canonique des correspondances de la placette 26 (matrice de données VEGH26; une seule variable explicative: taux de refus).



herbages par le bétail (estimé selon une échelle de 0 à 5, le 17.8.93). Le taux de refus, confondu avec l'axe 1 (seul axe contraint, significatif à 1%), explique 10% de la variation de la matrice VEGH (synusies herbacées). Cet axe (fig. 14.14) isole nettement les prés pâturés (**h201**, **h233** et **h236**) des refus (**H205**, **h222**, **H212**, **H228**). Cette analyse confirme l'importance du gradient de broutage dans l'organisation synusiale de la phytocénose (comparer avec la fig. 14.3).

14.3.4. Placette 39 (Marchairuz)

Les tests statistiques de la première analyse (VEG/SOL) sont peu satisfaisants. Le premier axe reste encore acceptable ($p=3\%$), mais ce n'est plus le cas du deuxième. Néanmoins la tendance exprimée par cet axe autorise l'explication de la répartition spatiale des synusies. Les synusies de la placette 39 se répartissent en 3 groupes assez distincts (fig. 14.16):

1. Un groupe, formé de **h233** (pelouse ouverte sur dalles rocheuses), de **h235** (pelouse calcicole) et de **H210** (refus) exprime l'aptitude de ces synusies à se développer sur des sols riches en cations basiques, à pH élevé, plutôt minces. Il se trouve dans le pôle négatif de l'axe 2, qui est corrélé avec la *profondeur* du sol.
2. La nardaie **h203** et les prés piétinés **h201** sont réunis dans un deuxième ensemble déterminé par la présence de NEOLUVISOL. Le pré pâturé **h221**, proche du BRUNISOL/CALCOSOL, occupe une position intermédiaire avec les autres groupes.
3. Le troisième groupe rassemble les synusies arborescente (**a005**), arbus-

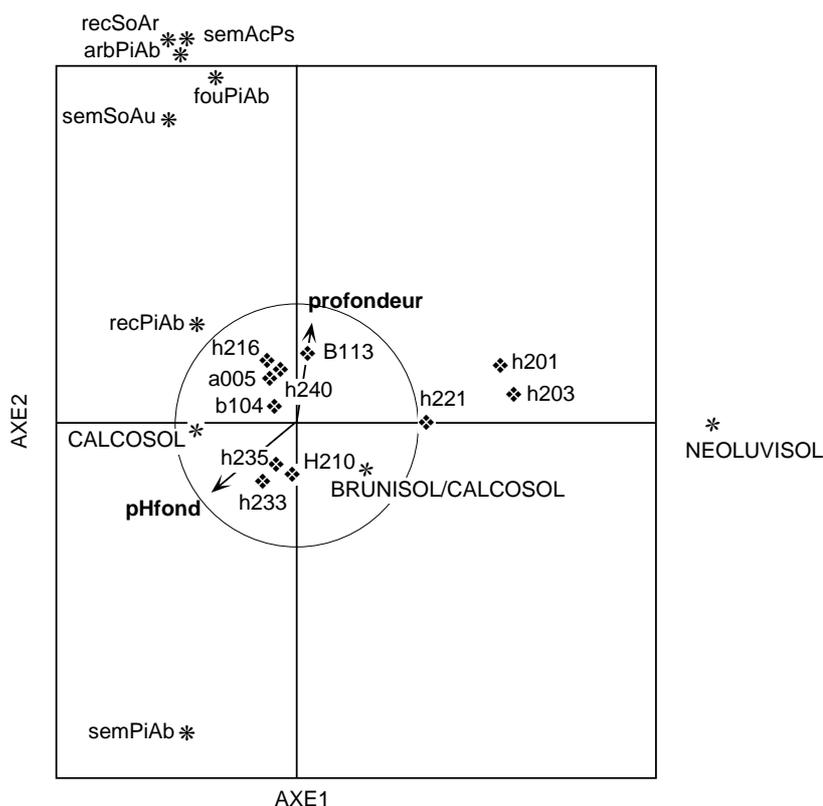


Fig. 14.16:
Projection des axes 1
et 2 de l'analyse
canonique des
correspondances de la
placette 39 (matrice de
données VEG39;
matrice de variables
explicatives SOL39;
matrice de variables
passives REG39).

tive haute (**B113**) et herbacées de sous-bois (**h240** et **h216**). Il semble délimité selon l'axe 2 par la profondeur du sol, mais cette relation est peu fiable.

La synusie arborescente **a005** apparaît comme un facteur explicatif important dans la placette 39. Elle extrait 13.3% de la variation sur un total de 14.9% pour l'analyse avec des matrices de végétation partielles. Le test de Monte-Carlo* est significatif à 1%, tant pour le premier axe (variation due à **a005**) que pour l'analyse globale. Les synusies arborescentes conditionnent les groupements herbacés pour lesquels le facteur déterminant est l'ombrage.

La projection de la matrice contenant les données de la régénération sur le plan 1-2 permet des observations intéressantes. Les semis de l'épicéa (semPiAb) sont projetés sur ce plan du côté des sols superficiels, en milieu plutôt ouvert. Cela confirme que ces semis sont capables de germer dans des conditions où leurs chances de survie seront restreintes.

14.3.5. Placette 74 (La Sagne)

Parmi les 9 variables de la matrice environnementale les 4 plus explicatives ont été sélectionnées (fig. 14.17). Elles représentent 75% de l'explication de cette matrice et 10.5% de la variation totale. Le premier axe est positivement corrélé avec la présence du CALCOSOL et négativement avec la profondeur; il isole nettement la pelouse calcicole **h223** liée aux buttes séchardes. L'axe 2 est déterminé dans sa partie négative par la présence des BRUNISOLS et est corrélé positivement avec le pH en profondeur. On observe dans le secteur supérieur gauche (sols relativement profonds, à pH élevé en

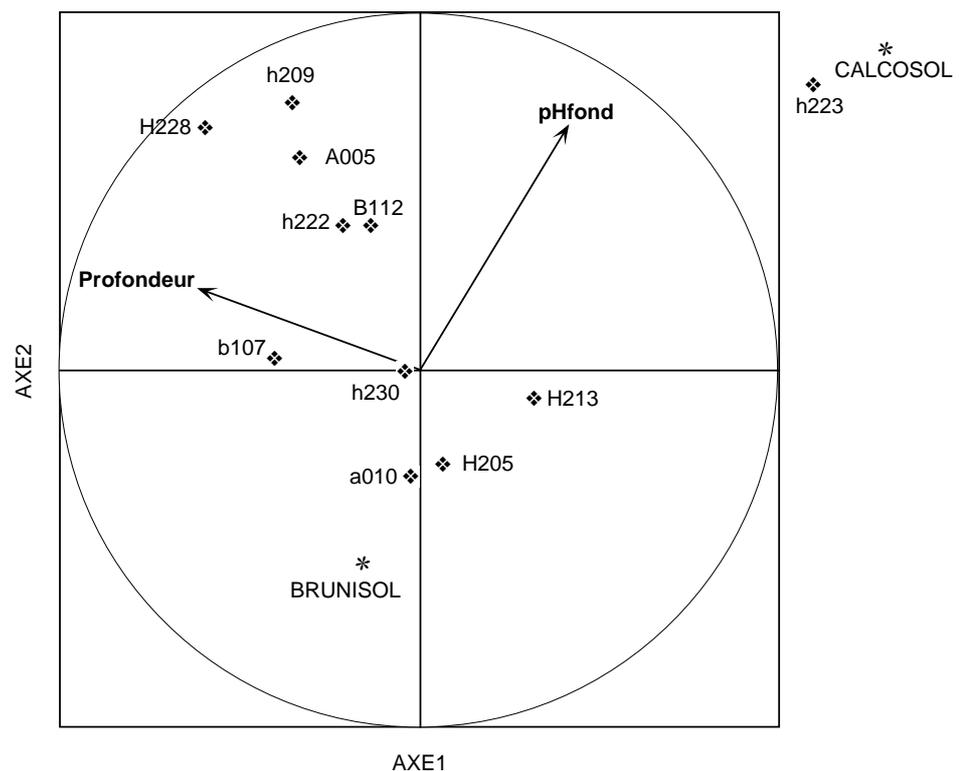


Fig. 14.17:
Projection des axes 1
et 2 de l'analyse
canonique des
correspondances de la
placette 74 (matrice de
données VEG74;
matrice de variables
explicatives SOL74).

profondeur) une association de synusies liées aux grands arbres (**A005**, **h209**, **h222**, **H228**). Le pré pâturé calcicole maigre (**h230**), situé très près de l'origine, croît en conditions mésophiles, légèrement calciphiles. Dans toutes les analyses, il se trouve à proximité des refus **H205** qui le remplacent lorsque la pression de pâture diminue.

En employant la végétation herbacée comme matrice de données et la végétation arborescente comme matrice explicative on peut adjoindre l'ourlet thermophile **H213** au groupe des synusies liées aux arbres. Celui-ci, contrairement à **h209** et **h222**, est lié à des sols avec un squelette calcaire important.

La friche de coupe **H228** est étroitement associée à la synusie arbustive **B112**. Ces deux groupements se développent autour des souches qui jouent un rôle manifeste dans la régénération des arbres.

La matrice des variables passives (régénération) est trop sommaire pour permettre une interprétation satisfaisante. Les données n'ont pas été projetées sur le plan 1-2.

14.3.6. Placette 79 (Chasseral)

Dans l'analyse canonique de correspondances de la placette 79 (fig. 14.18), la matrice SOL est responsable à 23.4% de la variation spatiale des synusies, ce qui constitue un pourcentage relativement élevé. Cette situation est due à la présence d'un RENDOSOL qui n'a qu'une seule occurrence sur les cent points d'observation. Il supporte une mégaphorbiaie **H234** qui, elle aussi, n'est présente qu'à un seul point de relevé. Pour cette raison le RENDOSOL explique environ 10% de la variation totale et représente plus de la moitié,

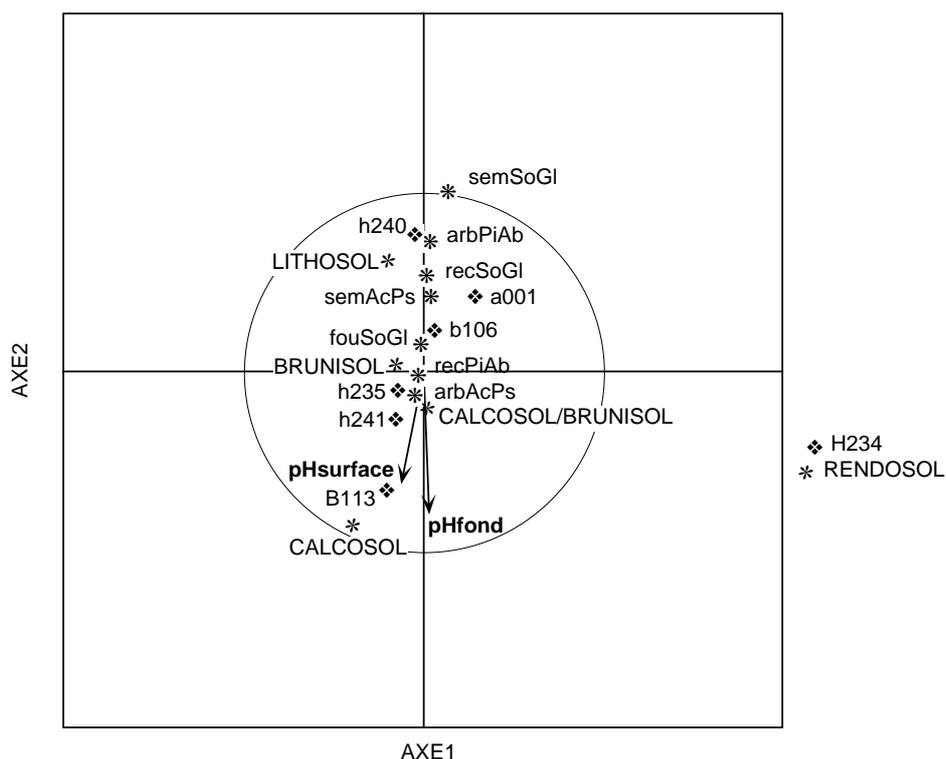


Fig. 14.18:
Projection des axes 1
et 2 de l'analyse
canonique des
correspondances de la
placette 79 (matrice de
données VEG79;
matrice de variables
explicatives SOL79;
matrice de variables
passives REG79).

58%, de la variation de la matrice environnementale.

Si l'on omet cette donnée dans l'analyse, le pourcentage de la variation absorbée par les variables pédologiques s'avère être du même ordre de grandeur que dans les autres placettes (environ 13%).

Hormis ce point particulier, on est en présence d'un système relativement simple, pauvre en synusies, où, fait plutôt remarquable, les strates hautes, arbustives et arborescentes, sont pour plus d'un quart responsables de la répartition spatiale de la strate herbacée. Celles-ci se partagent en un groupe sciaphile d'une part et un groupe héliophile de l'autre.

H234, déjà mentionné, et **h240** se développent à l'ombre des arbres, **H234** sur le RENDOSOL et **h240** du côté des pH plus acides. Les deux synusies héliophiles **h235** et **h241**, même si cela n'apparaît pas clairement dans la projection des axes 1 et 2 sont liées respectivement aux sols plus basiques et aux sols plus acides.

La projection des données de la régénération donne quelques indications intéressantes, particulièrement sur le comportement de *Sorbus aucuparia* ssp. *glabrata*. Les semis de cette espèce se situent dans le pôle acide de l'axe 2 ce qui confirme les observations sur le terrain où *Sorbus auc. glabrata* a été souvent recensé sous les épicéas. Les stades ultérieurs se rapprochent, toujours le long de l'axe 2, du pôle calcicole où se situe **B113**, le groupement qui représente l'optimum écologique de *Sorbus auc. glabrata*.

14.4. *Hypothèses sur le déterminisme des structures et interprétation dynamique*

La synthèse des résultats précédents permet de proposer des hypothèses pour expliquer les structures observées. Il convient à ce stade de bien distinguer les explications purement spatiales (mosaïques de sols, microtopographie) et les explications dynamiques liées aux transformations temporelles, passées, actuelles ou potentielles. Ces hypothèses servent de base à l'édification des réseaux systémiques (Chapitre 15).

Quand un gradient écologique observé peut être mis en relation avec un processus dynamique lié aux activités humaines à une échelle de temps compatible avec la durée de vie de la phytocénose, il peut être interprété comme une série temporelle (par exemple gradient lié à l'ombrage ou au taux de broutage). Dans le cas contraire, il signifie une simple juxtaposition spatiale sans signification dynamique (par exemple gradient lié à la profondeur du sol ou à la pente).

14.4.1. *Station 21 (Cormoret)*

Le calcul des superpositions (fig. 14.10) montre d'étroites relations de dépendance entre les synusies arborescentes, arbustives et herbacées. La phytocénose présente donc un haut degré d'intégration, tout au moins dans sa partie boisée.

Même si le pré pâturé eutrophe (**h236**) se développe de préférence sur les

replats aux sols plus profonds (cf. § 14.3.1), on ne peut exclure qu'il soit en relation dynamique avec la pelouse calcicole (**h224**): (i) ces deux groupements possèdent de nombreuses espèces en commun; (ii) les contacts sont fréquents entre eux (fig. 14.9) et les transitions sont diffuses; (iii) **h224** peut se développer sur des sols plus ou moins profonds, pourvu que les degrés d'eutrophisation et de piétinement soient faibles. On peut en déduire une relation dynamique réversible entre pré et pelouse, essentiellement dépendante de ces deux facteurs biotiques; les différences édaphiques mentionnées plus haut sont secondaires et essentiellement liées à la topographie: elles sont le reflet des préférences du bétail pour les replats offrant de vastes surfaces d'herbages facilement accessibles.

Le groupement de refus temporaires **H205** joue un rôle charnière dans la dynamique de la phytocénose. Il est surtout en contact avec **h222** (reposoirs sous les arbres) et **h236**, dont la composition floristique est très proche.

Sur les pentes peu fréquentées par le bétail, l'ourlet thermophile **H238** assure la transition dynamique entre la pelouse **h224** et le sous-bois calcicole **h232**, au niveau des lisières des fourrés exposées au sud. Il est remplacé par **H243** dans les lisières exposées au nord et autour des souches.

Trois synusies herbacées sont favorables à l'installation des arbustes **B105**: la friche de coupe **H243**, l'ourlet thermophile **H238** et le sous-bois **h232** (par l'intermédiaire de **H243** ou des arbustes du sous-bois arbustif **b107**). Les fourrés **B105**, quand ils ne sont pas trop denses, protègent à leur tour les friches et ourlets et sont favorables au développement des essences arborescentes: ils préparent donc l'installation des synusies arborescentes **a012** et **A005**.

14.4.2. *Station 24 (Les Breuleux)*

Les gradients écologiques très marqués de cette phytocénose (fig. 14.2), les faibles différences édaphiques (cf. § 14.3.2), les affinités entre les synusies herbacées (fig. 14.9) et le rôle déterminant de la texture du boisé suggèrent une organisation linéaire des relations dynamiques entre les syntaxons élémentaires herbacés, depuis le pré piétiné **h201** jusqu'à la friche de coupe **H228**, en passant par **h220**, **h203** et **h209**.

La régénération des arbres (épicéa essentiellement) se fait à partir du sous-bois herbacé **h209**, rapidement par l'intermédiaire de la friche de coupe **H228** ou plus lentement par l'intermédiaire du sous-bois arbustif **b106**.

14.4.3. *Station 26 (Muriaux)*

Les variations de la profondeur du sol expliquent surtout l'isolement des buttes séchardes **h223**, liées au CALCOSOL (cf. § 14.3.3). Le gradient de piétinement (fig. 14.3) et de broutage (fig. 14.15) suggère une série dynamique réversible entre **h201**, **h236** et **H205**. Les grands épicéas isolés (**A005**) conditionnent fortement les synusies liées aux reposoirs (**h222** et **H212**), tandis que les rares buissons (**B112**) sont intimement liés aux friches de coupe **H228** autour des souches. **H205** et **H212** assurent ici la charnière entre

la partie «pâturage» et la partie «boisé» de cette phytocénose exploitée intensivement.

14.4.4. *Station 39 (Marchairuz)*

Les synusies herbacées de cette phytocénose apparaissent grandement conditionnées par les variations de la couverture pédologique (fig. 14.16). Ce fait suggère que les relations dynamiques entre le groupe lié au NÉOLUVISOL (**h201**, **h203**) et les autres synusies soient impossibles; le pré pâturé mésoeutrophe **h221** occupe cependant une situation intermédiaire qui lui confère la possibilité de jouer un rôle charnière entre les deux groupes, dans le domaine du BRUNISOL/CALCOSOL.

Les refus **H210** assurent la transition dynamique entre la partie «pâturage» (via **h235**) et la partie «boisé» (via **h240**) de la phytocénose.

Les arbustes (**b104**) se développent électivement sur les sols superficiels, à partir de **H210**, **h240**, **h216** et **h233**. Les espèces constitutives des buissons hauts **B113** et de la strate arborescente **a005** passent par **b104** pendant leur développement.

14.4.5. *Station 74 (La Sagne)*

Comme dans la station 26, les variations de la profondeur du sol expliquent surtout l'isolement des buttes séchardes **h223**, liées au CALCOSOL (cf. § 14.3.5). Tous les autres groupements semblent pouvoir potentiellement être en relation dynamique, même si l'ourlet **H213** présente des exigences édaphiques (sol à squelette calcaire important) et microclimatiques (lisières bien exposées) précises.

Ici encore, les refus temporaires **H205** semblent jouer un rôle charnière entre la partie ouverte et la partie boisée du pâturage. Très développés dans cette station, ils dérivent du pré pâturé maigre **h230** par l'effet de la sous-pâturage.

La synusie arborescente haute **A005** conditionne les synusies herbacées (**h209**, **h222**) et arbustive (**b107**) sciaphiles, tandis que la fruticée haute **B112** (qui dérive des friches de coupe **H228**) et la synusie arborescente basse **a010** abritent surtout en sous-strate le groupement d'ourlet **H213**.

14.4.6. *Station 79 (Chasseral)*

Les conditions relativement homogènes des sols de cette station (minces et à charge calcaire importante) expliquent partiellement sa faible diversité synusiale. Seule la mégaphorbiaie **H234** semble s'isoler, d'après les résultats de l'ACC (cf. § 14.3.6), selon le type de sol (RENDOSOL), mais ses contacts privilégiés avec **h240** (fig. 14.9) suggèrent la possibilité de relations dynamiques entre ces deux synusies sciaclines.

Le pré pâturé maigre acidocline (**h241**) et la pelouse calcicole (**h235**) forment une mosaïque très fine et diffuse dans la partie ouverte du pâturage. Leur différenciation floristique et écologique est faible et semble à la fois conditionnée par la microtopographie, la présence de rochers calcaires

affleurants et l'action du bétail (piétinement, broutage). La charge en bétail très élevée à certaines périodes de l'année (charge instantanée pouvant atteindre 6 UGB/ha) tend à uniformiser le tapis herbacé.

La régénération ne semble pouvoir se faire qu'au niveau des bosquets pré-existants.

15. *Modèles d'organisation des systèmes phytocénotiques*

Résumé

Les **réseaux systémiques** de six phytocénoses (placettes cartographiées) sont construits à partir des hypothèses tirées des analyses spatiales et de l'ensemble des observations disponibles. La confrontation de ces réseaux met en évidence le rôle décisif de certaines synusies herbacées hautes (friches), situées à la charnière entre un sous-système «pâturé» et un sous-système «boisé» faiblement interconnectés.

Un **modèle qualitatif** généralisé est déduit de la comparaison des réseaux de ces systèmes concrets. Les types de synusies y sont remplacés par des **homécies** (ensembles de synusies occupant la même fonction dans les différents systèmes). On définit ainsi 22 homécies de synusies arborescentes, arbustives et herbacées, réunies en 6 catégories principales, utilisées dans le modèle.

Le **modèle quantitatif** simplifié qui en découle permet de définir les conditions d'un **équilibre dynamique**: à chaque charge en bétail correspond un état dynamiquement stable caractérisé par un taux de boisement et une composition synusiale déterminés. Le modèle est ensuite appliqué aux six phytocénoses concrètes (placettes) en modifiant les valeurs initiales des composants (recouvrements des différentes homécies) et les constantes de contrôle (charge en bétail et valeur pastorale de l'unité d'exploitation, altitude, valeurs pastorales des homécies). Ces **simulations** montrent que le système tend dans tous les cas vers un état d'**équilibre dynamique** indépendant et plus ou moins éloigné des valeurs initiales, mais étroitement lié à la charge en bétail.

L'application du modèle aux différents types de phytocénoses étudiées sur les sites permet de tester leur **stabilité** et leurs **tendances évolutives** vis-à-vis des conditions actuelles d'utilisation. Elle met aussi en évidence certaines lacunes du modèle, notamment dans la prise en compte des effets du climat, de la microhétérogénéité géomorphologique des stations et du comportement du bétail.

Les prédictions du modèle devront être **validées** par des études diachroniques complémentaires (monitoring) afin de l'affiner et de dépasser ses limitations actuelles.

15.1. *Modélisation qualitative des systèmes phytocénotiques*

15.1.1. *Élaboration des réseaux systémiques*

La richesse des connaissances accumulées lors de la cartographie détaillée des placettes* (Chapitre 14) nous conduit à privilégier ces exemples pour la construction des modèles dynamiques. La première étape de cette modélisation consiste à formaliser les conclusions de l'étude de chacune des six stations* concernées (cf. § 14.4) dans un *réseau systémique** (cf. § 9.2.2).

Ces réseaux systémiques sont représentés par les figures 15.1 à 15.6; la légende des symboles utilisés dans ces graphes se trouve dans la figure 9.1 (§ 9.1.3).

Dans ces réseaux systémiques, qui représentent des systèmes concrets, nous distinguons deux sous-systèmes:

- Le *sous-système boisé* regroupe les synusies arborescentes et arbustives ainsi que les synusies herbacées qui leur sont directement subordonnées, soit par une relation spatiale de superposition* plus ou moins stricte (sous-bois, reposoirs, ourlets, friches et mégaphorbiaies sciaclines), soit par une relation temporelle interstrate conséquence d'une perturbation (friches de coupe succédant à l'exploitation des arbres ou au débroussaillage); il peut correspondre à des bosquets ou des fourrés plus ou moins étendus et dispersés selon la texture du boisé.
- Le *sous-système pâturé* regroupe les herbages héliophiles de la partie ouverte du pâturage (prés, pelouses, refus et friches héliophiles).

Cette représentation permet de mieux visualiser les connexions entre les parties boisées et ouvertes de la phytocénose, qui sont souvent les plus délicates à mettre en évidence.

Les synusies muscinales, qui ne jouent qu'un rôle secondaire dans la dynamique, sont négligées dans ces modèles.

15.1.2. *Comparaison de six systèmes phytocénotiques*

La comparaison de ces six réseaux systémiques, qui concernent des phytocénoses de types très différents, vise avant tout à mettre en évidence des similitudes dans les relations. Au-delà des différences les plus évidentes (nombre et nature des composants), on remarque que ces systèmes présentent des points communs dans leur organisation:

- La connexion entre les sous-systèmes boisé et pâturé se fait par l'intermédiaire d'un nombre très limité de composants, qui sont le plus souvent des synusies herbacées hautes (ourlets, friches ou refus temporaires).
- Une série* déterminée par l'intensité du pâturage s'observe généralement au sein du sous-système pâturé, qui concerne au moins une pelouse maigre et un pré pâturé eutrophe, entretenant des relations temporelles bilatérales (réversibles).

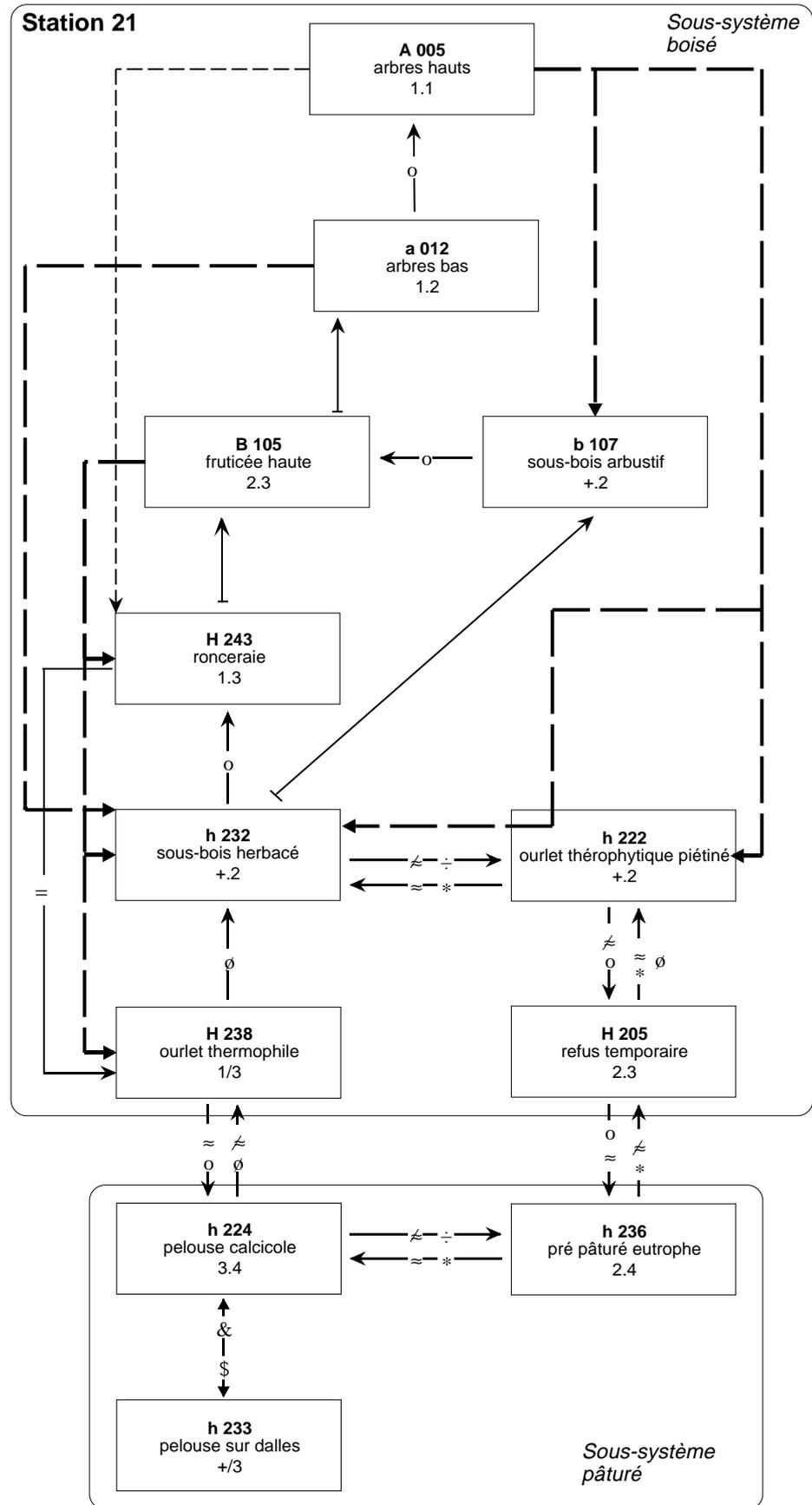


Fig. 15.1: Réseau systémique de la phytocénose de la station 21 (Cormoret).

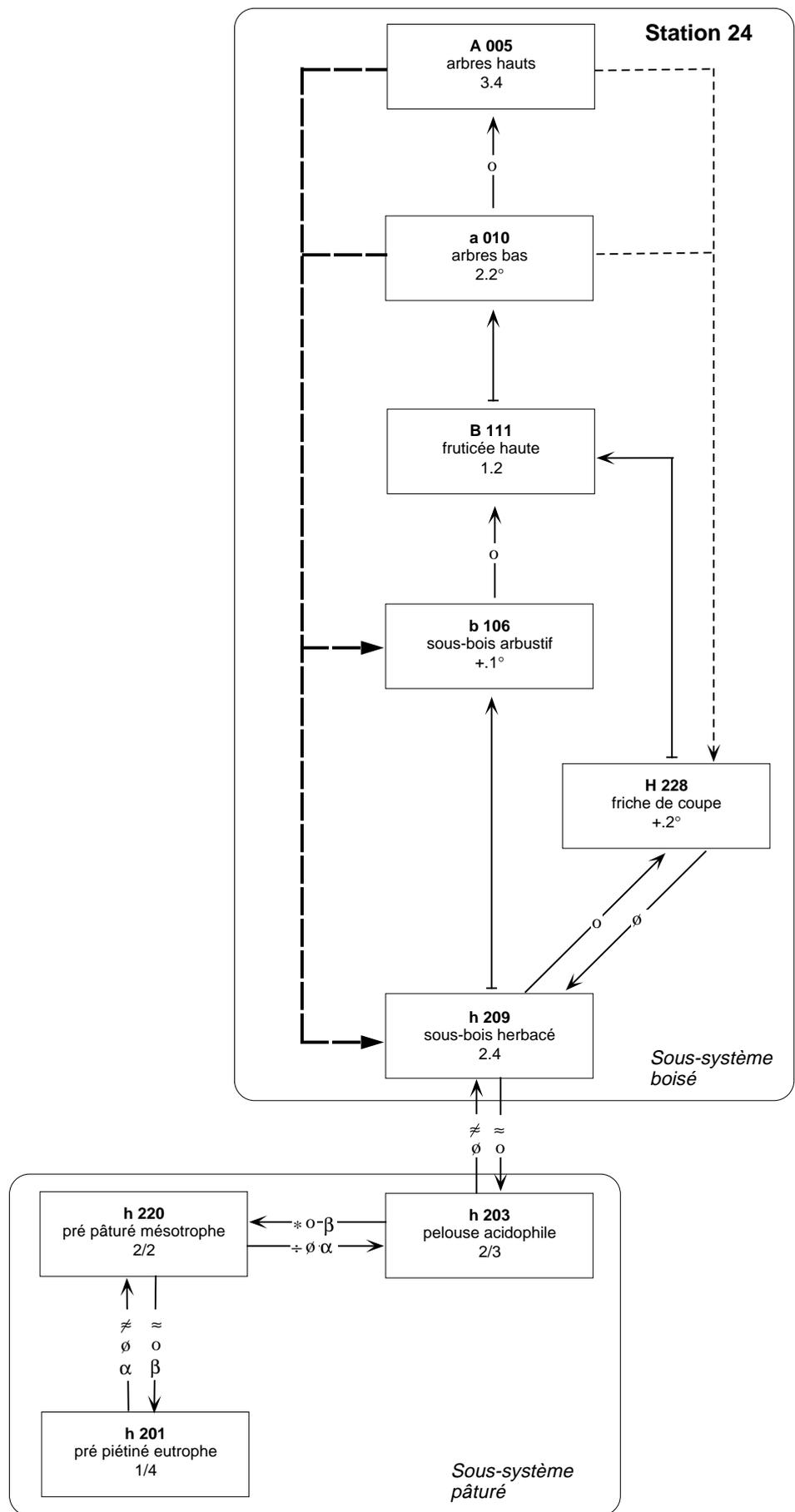


Fig. 15.2: Réseau systémique de la phytocénose de la station 24 (Les Breuleux).

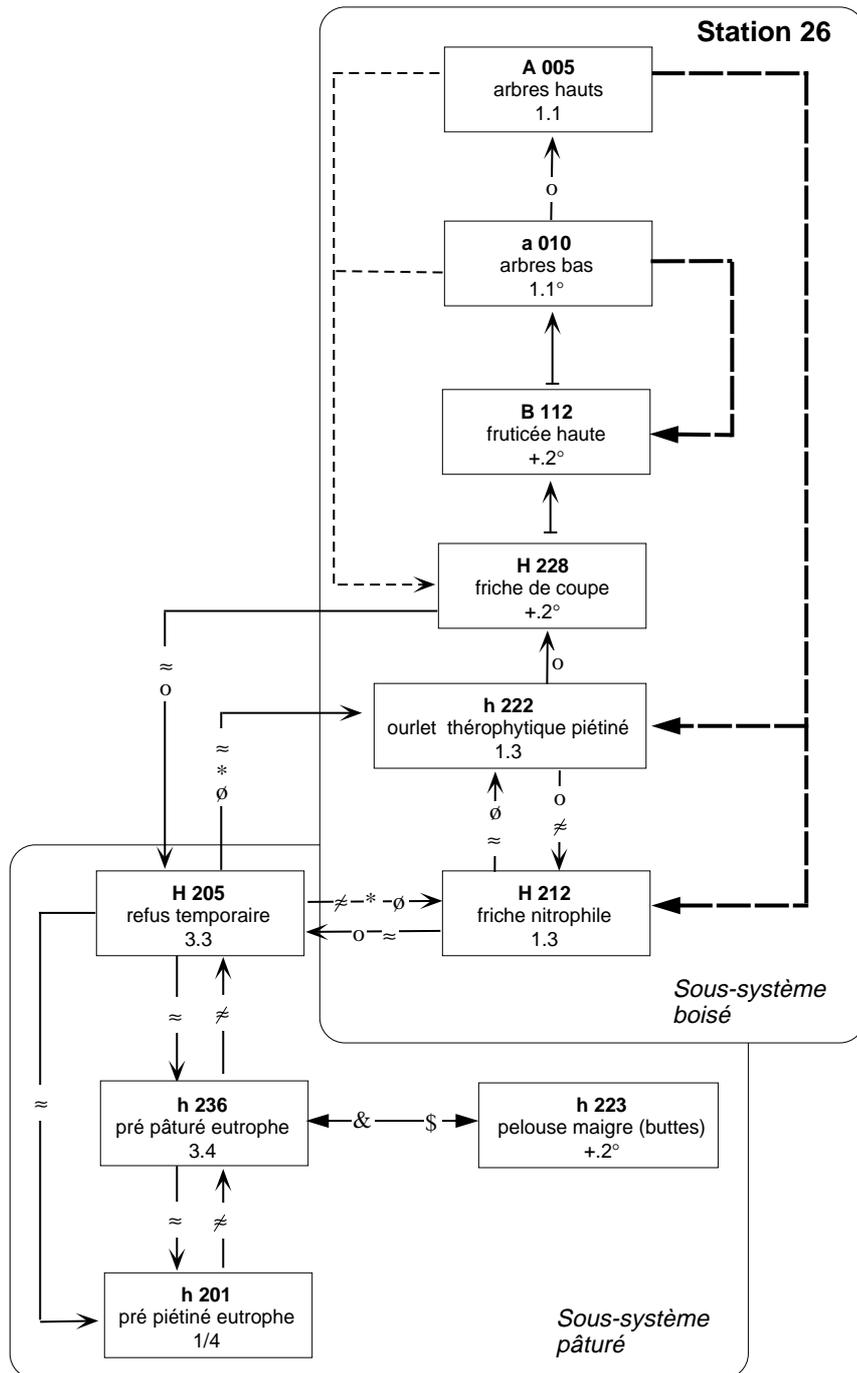


Fig. 15.3: Réseau systématique de la phytocénose de la station 26 (Muriaux).

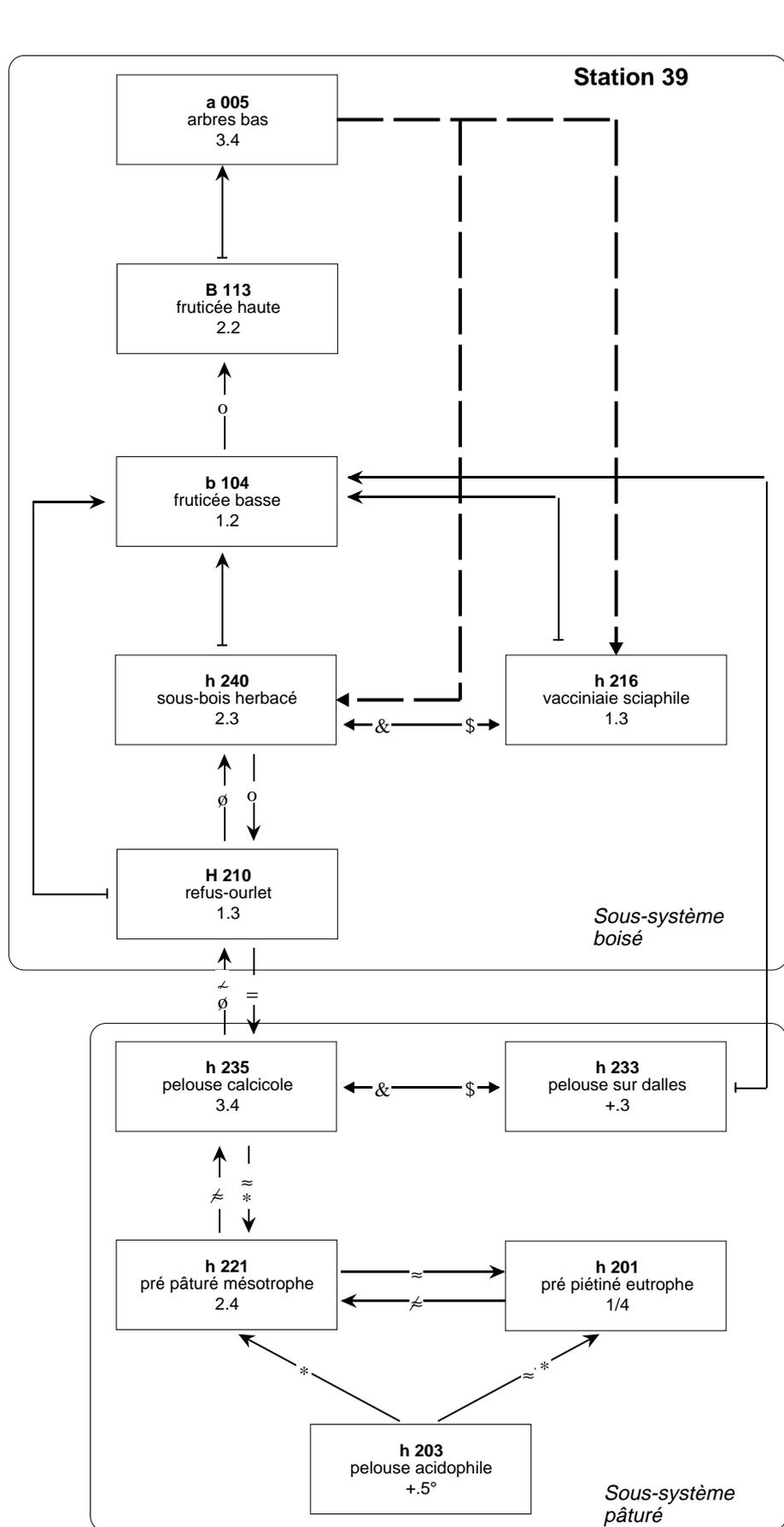


Fig. 15.4: Réseau systémique de la phytocénose de la station 39 (Marchairuz).

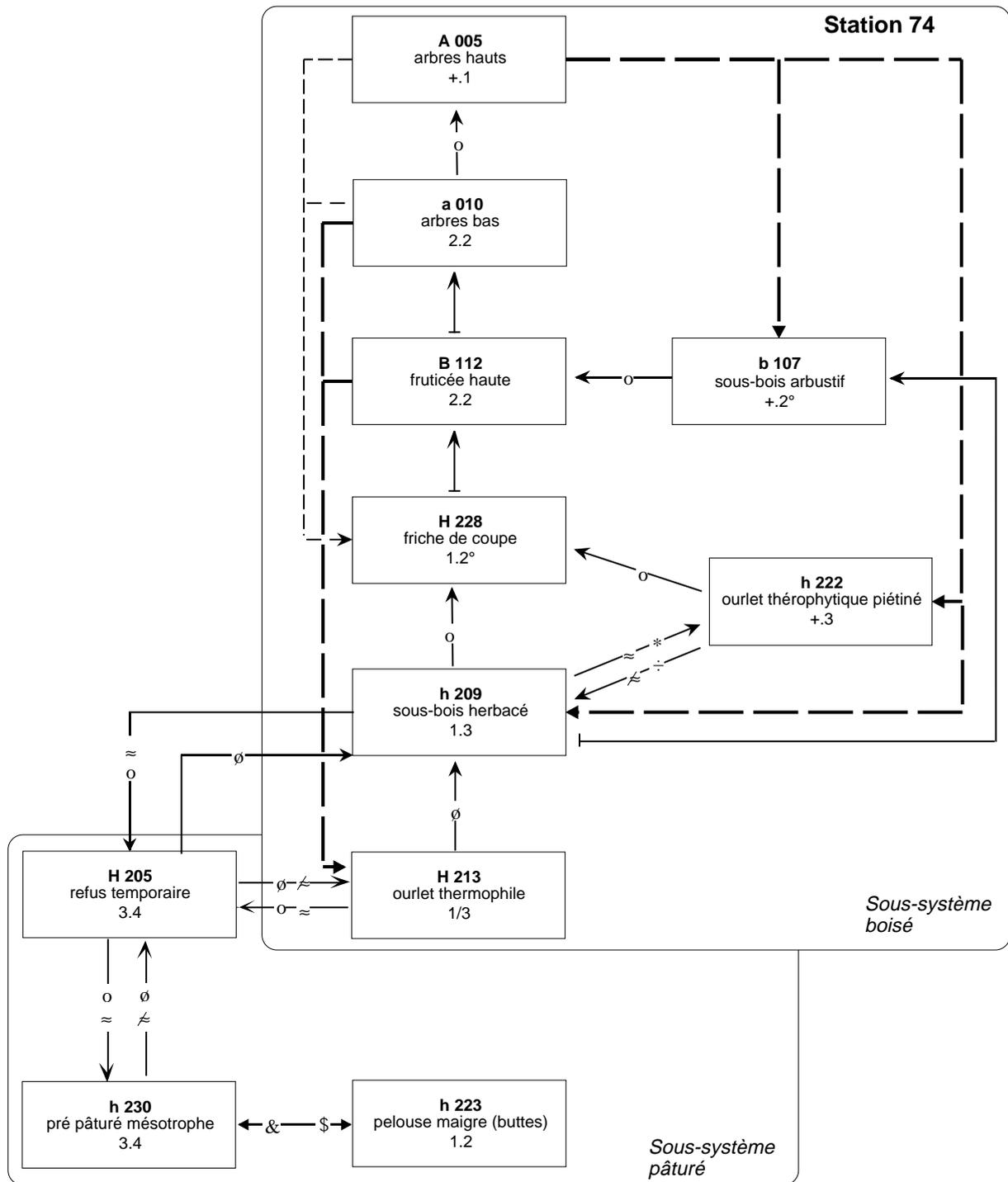


Fig. 15.5: Réseau systémique de la phytocénose de la station 74 (La Sagne).

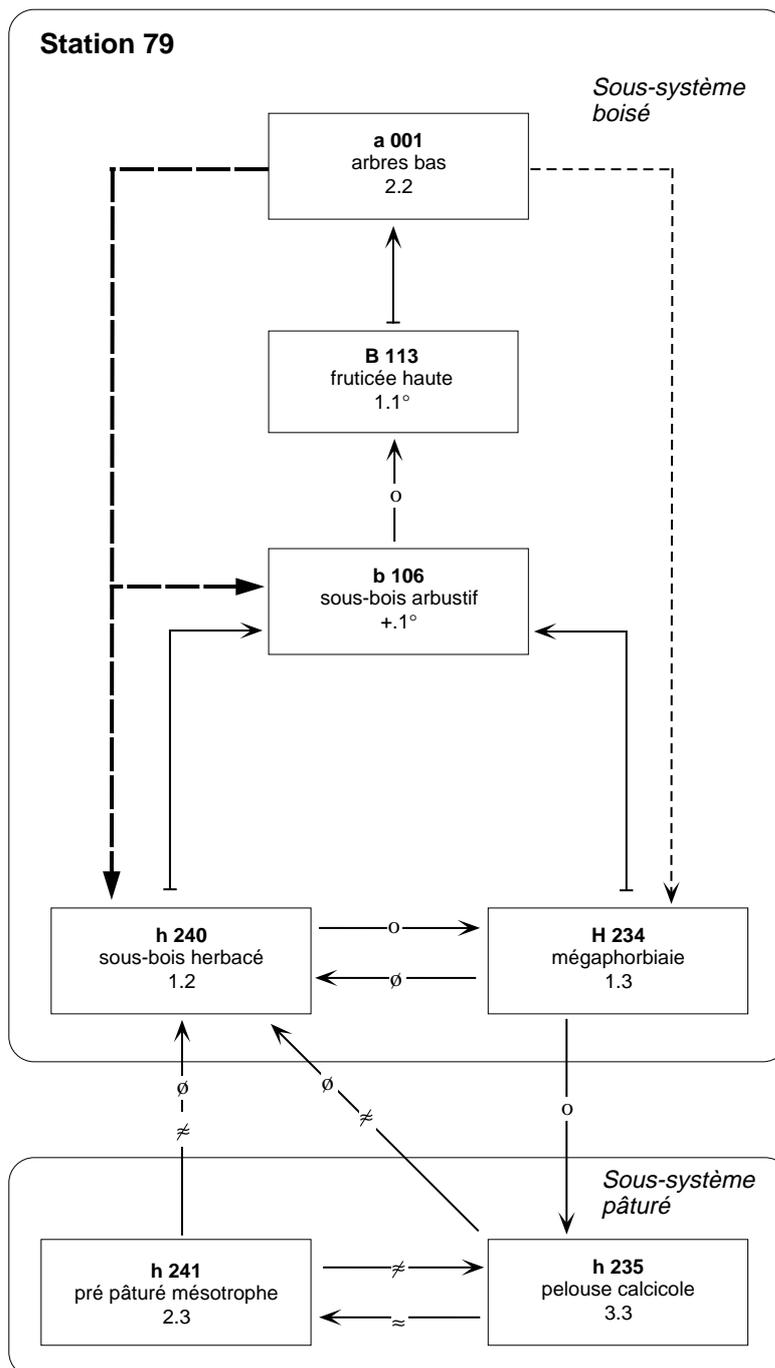


Fig. 15.6: Réseau systémique de la phytocénose de la station 79 (Chasseral).

- La régénération des synusies arborescentes passe toujours par l'intermédiaire d'une synusie arbustive haute héliophile, succédant elle-même à une friche de coupe ou à une synusie arbustive de sous-bois (après une phase d'éclaircissement).

15.1.3. *Définition des homécies*

Une *homécie** réunit des synusies qui occupent une fonction écologique homologue dans différents systèmes phytocénotiques, indépendamment de leur composition floristique (cf. § 9.2.3). Nous proposons de classer les synusies dans les catégories homéciques suivantes, présentées de manière hiérarchique; dans cette classification écologique des syntaxons élémentaires, les homécies ne constituent pas des groupes « mutuellement exclusifs »: un même SyE peut représenter différentes homécies selon le contexte phytocénotique. Cette classification correspond toutefois dans les grandes lignes aux groupes écologiques déduits de la typologie des synusies (cf. Chapitre 10).

Synusies arborescentes

- **Arbres**
 - Arbres hauts: A002 A003 A004 A005 A009 A013 A018
 - Arbres bas: a001 a005 a006 a007 a008 a010 a011 a012 a014 a017 a018

Synusies arbustives

- **Buissons**
 - Fruticées hautes: B101 B102 B105 B107 B111 B112 B113 B114
 - Fruticées basses: b102 b103 b104 b105 b108 b109 b114
 - Sous-bois arbustifs: b106 b107 b114 B115 B116

Synusies herbacées

- **Friches**
 - Mégaphorbiaies: H217 H234 H253 H255
 - Ronceraies: H226 H227 H243 H244
 - Friches de coupe: H226 H228 H249
 - Friches nitrophiles: H204 H212
 - Refus temporaires: H205 H210
 - Ourllets externes: H213 H229 H238 H252
- **Sous-bois herbacés**
 - Sous-bois géophytiques-hémicryptophytiques: h202 h209 h231 h232 h240 h246 h248 h250 h251 h254
 - Sous-bois chamaephytiques: h216
 - Ourllets internes: h213 h217 h219
 - Ourllets thérophytiques: h208 h222
 - Microphorbiaies: h237
- **Pelouses maigres**
 - Pelouses calcicoles: h211 h224 h225 h235 h245
 - Pelouses acidophiles: h203 h242
 - Pelouses sur dalles: h218 h223 h233
- **Prés pâturés**
 - Prés pâturés mésotrophes: h220 h221 h230 h241
 - Prés pâturés eutrophes: h206 h207 h214 h236
 - Prés piétinés eutrophes: h201 h215 h256

Les six grandes catégories homéciques sont retenues comme composants fondamentaux de nos modèles. Les catégories de synusies herbacées se distinguent par d'importantes caractéristiques structurelles et écologiques.

Les **friches** constituent un groupe relativement hétérogène mais qui réunit des synusies qui partagent des caractères communs: la hauteur optimale est élevée, supérieure à 20 cm; le degré de broutage est très faible; elles se situent à la charnière entre les sous-systèmes «boisé» et «pâturé», tant du point de vue structurel que dynamique.

Les **sous-bois herbacés** appartiennent entièrement au sous-système boisé et sont conditionnés par la présence des arbres et des buissons; la hauteur optimale dépasse rarement 20 cm; la valeur pastorale est faible.

Les **pelouses maigres** appartiennent entièrement au sous-système «pâturé»; elles sont conditionnées par un degré de broutage moyen à important, mais ne subissent qu'une fertilisation très faible (embouement), qui leur confère un caractère oligotrophe (faible productivité); la hauteur optimale est inférieure à 20 cm; la valeur pastorale est moyenne.

Les **prés pâturés** appartiennent entièrement au sous-système «pâturé»; elles sont conditionnées à la fois par un degré de broutage important et une certaine richesse trophique du sol (restitutions, fertilisation organique et minérale), qui leur confère un caractère mésotrophe ou eutrophe (productivité moyenne à élevée); la hauteur optimale est inférieure à 20 cm et est surtout limitée par le broutage; la valeur pastorale est élevée.

En ce qui concerne les synusies muscinales, qui n'interviennent pas dans la modélisation, l'ensemble des syntaxons peut être réuni dans une septième grande catégorie, que l'on peut désigner pour simplifier **mousses**.

15.1.4.

Élaboration d'un modèle qualitatif généralisé

La structure formelle* isolée à l'issue de la comparaison des réseaux systémiques*, schématisée dans la figure 15.7, apparaît beaucoup plus simple que ces derniers. Les homécies* elles-mêmes ont été regroupées (voir § 15.1.3) afin de réduire à l'essentiel le nombre des composants de ce modèle qualitatif généralisé: les synusies herbacées hautes (ourlets hauts externes, refus, friches de coupe, ronceraies, friches nitrophiles, mégaphorbiaies) sont confondues dans une même unité, de même que les pelouses maigres calcicoles et acidophiles, ou encore les prés pâturés eutrophes et mésotrophes.

Les relations dynamiques qui apparaissent dans ce modèle ne sont que potentielles: elles ne se réalisent effectivement pas nécessairement dans tous les systèmes concrets, et leur importance relative peut varier considérablement. En particulier, la relation bilatérale unissant la pelouse maigre et le pré pâturé ne peut se justifier que si ces deux synusies se développent, au moins partiellement, sur des sols de types suffisamment proches.

Bien que représentant une situation idéalisée, ce modèle présente l'avantage d'être applicable à n'importe quel cas concret, et de permettre une modélisation quantitative.

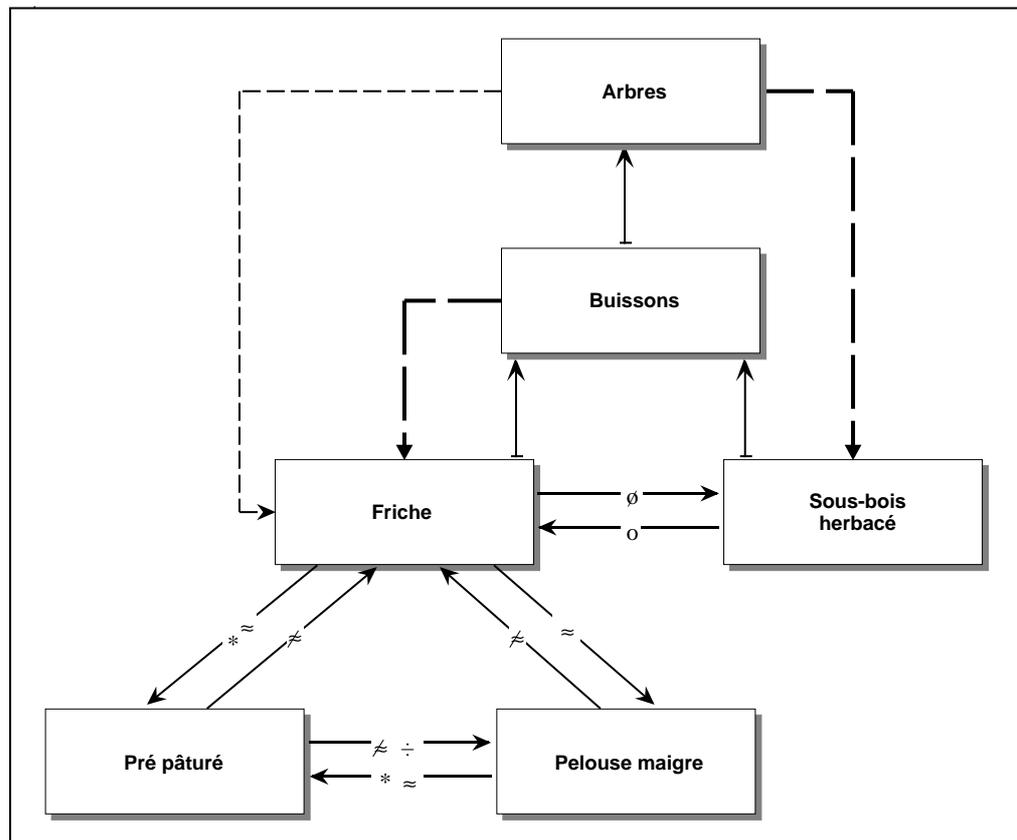


Fig. 15.7:
Structure formelle
(modèle qualitatif
généralisé) d'une
phytocénose de
pâturage boisé.

15.2. Modélisation quantitative et simulation dynamique

15.2.1. Élaboration d'un modèle quantitatif généralisé

15.2.1.1. Hypothèses préalables

Le modèle considère la charge en bétail actuelle de la phytocénose CA_p comme une variable accumulée (réservoir), dépendante de la charge en bétail actuelle de l'unité d'exploitation CA_u dans laquelle est située la phytocénose, mais aussi du potentiel fourrager. Ces charges actuelles sont exprimées en UGB jours par hectare et correspondent à ce que les agronomes appellent des *charges instantanées*. L'unité d'exploitation u considérée ici est la plus petite parcelle clôturée dans laquelle peut évoluer librement le bétail (le parc dans une pâture tournante). La charge en bétail de l'unité d'exploitation (CA_u) est calculée à partir du nombre d'UGB (UGB_u), de la superficie de l'unité (S_u , en hectares) et de la durée effective de séjour du bétail dans l'unité d'exploitation (J_u , en jours), selon les données des enquêtes pastorales de BESSON et de MEISSER (Annexe IV):

$$CA_u = \frac{UGB_u \times J_u}{S_u} \quad (\text{UGBj/ha})$$

La charge en bétail actuelle et la valeur pastorale de l'unité d'exploitation sont supposées constantes pendant toute la durée de la simulation. La charge en bétail potentielle de l'unité d'exploitation CP_u est directement déterminée par la valeur pastorale du parc et par l'altitude (cf. § 8.2.5.1).

Trois hypothèses fondamentales sous-tendent le modèle proposé ici :

1. Aux conditions initiales, on suppose que la *charge en bétail actuelle* de la phytocénose (CA_p) dépend de la charge en bétail actuelle de l'unité d'exploitation (CA_u) et du rapport entre la valeur pastorale initiale de la phytocénose (VP_p) et celle de l'unité d'exploitation (VP_u):

$$CA_p = CA_u \times \frac{VP_p}{VP_u} \quad (\text{UGBj/ha})$$

Cette relation exprime l'hypothèse selon laquelle le bétail exploite davantage les phytocénoses possédant une meilleure valeur pastorale; la phytocénose aura donc un effet attractif ou répulsif selon la disponibilité en nourriture et l'appétibilité relatives de ses herbages par rapport à l'ensemble de l'unité d'exploitation.

2. La charge actuelle de la phytocénose s'ajuste en permanence de manière à ce que le *taux d'utilisation** de la phytocénose (TU_p) se confonde avec celui du parc (TU_u):

$$TU_p = \frac{CA_p}{CP_p} = TU_u = \frac{CA_u}{CP_u}$$

Ce taux d'utilisation, qui mesure le rapport entre la charge actuelle et la charge potentielle, doit toujours être inférieur ou égal à 1 (soit 100%); les effets de la surexploitation du pâturage ($TU > 100\%$) ne sont en effet pas pris en compte dans notre modèle.

3. La *pression de pâturage PP* agissant sur la végétation de la station ne dépend que de la charge en bétail actuelle de la phytocénose (CA_p , exprimée en UGBj/ha); elle varie entre 0 et 1, selon une fonction double exponentielle (voir courbe fig. 15.10):

$$PP = \exp(10^{-5} \times CA_p) - \exp(-1.323 \times 10^{-2} \times CA_p)$$

Cette pression de pâturage ne doit pas être confondue avec celle qui est calculée dans *Patubase* pour chaque phytocénose réelle en fonction des degrés de piétinement, d'embouement et de broutage des synusies (cf. § 5.3.2.3.1).

15.2.1.2.

Structure du modèle

Malgré toutes les simplifications évoquées précédemment, la structure du modèle quantitatif, représentée par le diagramme *STELLA* de la figure 15.8, apparaît relativement complexe. Les équations sous-jacentes au modèle sont les suivantes (les équations différentielles associées aux réservoirs sont en caractères gras, les commentaires en italiques):

$$\text{Arbres}(t) = \text{Arbres}(t - dt) + (\text{inA1} - \text{exA1} - \text{Exploitation}) * dt$$

$$\text{INIT Arbres} = 0.2$$

Arbres: Fraction de recouvrement des synusies arborescentes au début de la simulation (entre 0 et 1).

$$\text{inA1} = \text{DELAY}(\text{Buissons} * (1 - \text{Pression}), 10) * (1 - \text{Arbres}) * 0.1 * 600 / \text{Altitude}$$

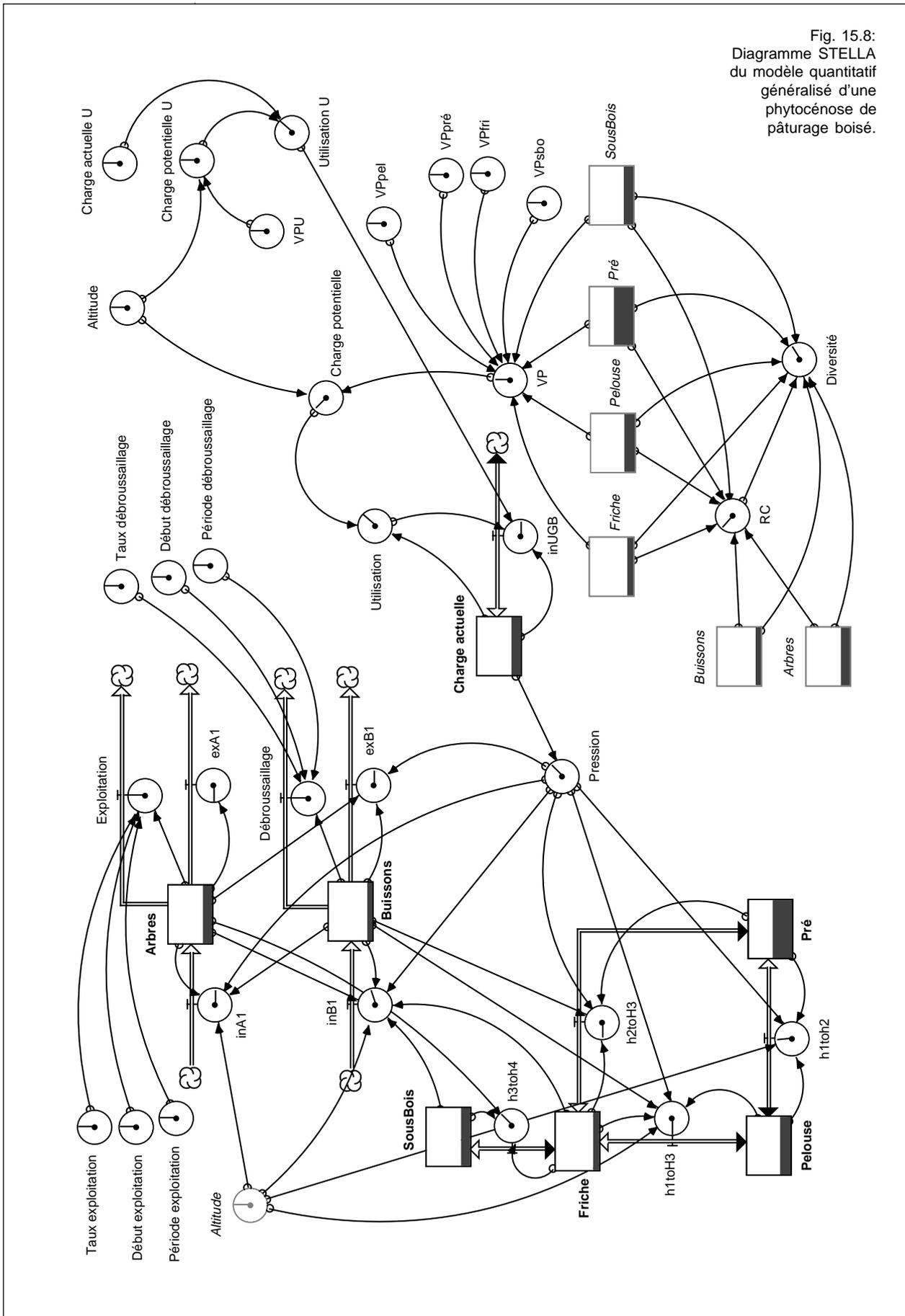


Fig. 15.8:
Diagramme STELLA
du modèle quantitatif
généralisé d'une
phytocénose de
pâturage boisé.

exA1 = Arbres*0.005

Exploitation = PULSE(Taux_exploitation*Arbres, Début_exploitation, Période_exploitation)

Buissons(t) = Buissons(t - dt) + (inB1 - exB1 - Débroussaillage) * dt

INIT Buissons = 0.09

Buissons: Fraction de recouvrement des synusies arbustives au début de la simulation (entre 0 et 1).

inB1 = 0.2*DELAY((Friche+0.5*SousBois)*(1-Pression), 5)*(1-Buissons)*(1-Arbres)*600/Altitude

exB1 = (0.1+Pression)*(0.1+Arbres)*Buissons*0.2

Débroussaillage = PULSE(Taux_débroussaillage*Buissons, Début_débroussaillage, Période_débroussaillage)

Charge_actuelle(t) = Charge_actuelle(t - dt) + (inUGB) * dt

INIT Charge_actuelle = Charge_actuelle_U*VP/VPU

inUGB = Charge_actuelle*(Utilisation_U-Utilisation)

Friche(t) = Friche(t - dt) + (h1toH3 + h2toH3 - h3toH4) * dt

INIT Friche = 0.13

Friche: Fraction de recouvrement des synusies herbacées hautes de refus, friches, ourlets au début de la simulation (entre 0 et 1).

h1toH3 = 0.5*Pelouse*(1-Pression)*(0.3+Buissons)*600/Altitude-0.1*Friche*Pression

h2toH3 = 0.8*Pré*(1-Pression)*(0.3+Buissons)-0.4*Friche*(Pression^2)

h3toH4 = Friche*(Arbres-SousBois)

Pelouse(t) = Pelouse(t - dt) + (- h1toH2 - h1toH3) * dt

INIT Pelouse = 0.23

Pelouse: Fraction de recouvrement des pelouses oligotrophes calcicoles ou acidophiles (entre 0 et 1).

h1toH2 = 0.1*Pelouse*Pression*600/Altitude-0.05*Pré*(1-Pression)

h1toH3 = 0.5*Pelouse*(1-Pression)*(0.3+Buissons)*600/Altitude-0.1*Friche*Pression

Pré(t) = Pré(t - dt) + (h1toH2 - h2toH3) * dt

INIT Pré = 0.44

Pré: Fraction de recouvrement des prés pâturés eutrophes à mésotrophes au début de la simulation (entre 0 et 1).

h1toH2 = 0.1*Pelouse*Pression*600/Altitude-0.05*Pré*(1-Pression)

h2toH3 = 0.8*Pré*(1-Pression)*(0.3+Buissons)-0.4*Friche*(Pression^2)

SousBois(t) = SousBois(t - dt) + (h3toH4) * dt

INIT SousBois = 1-(Pelouse+Pré+Friche)

Sousbois: Fraction de recouvrement des synusies herbacées de sous-bois (entre 0 et 1).

h3toH4 = Friche*(Arbres-SousBois)

Altitude = 1100

Altitude: Altitude moyenne de la station (mètres).

Charge_actuelle_U = 90

Charge_actuelle_U: Charge actuelle de l'unité d'exploitation, exprimée en UGBjour/ha

Charge_potentielle = VP*115000/18/Altitude

Charge_potentielle_U = 115000*VPU/18/Altitude

Début_débroussaillage = 200

Début_exploitation = 200

Diversité = -(Pré/RC*LOGN(Pré/RC))-(Pelouse/RC*LOGN(Pelouse/RC))-(Buissons/RC*LOGN(Buissons/RC))-(Friche/RC*LOGN(Friche/RC))-(Arbres/RC*LOGN(Arbres/RC))-(SousBois/RC*LOGN(SousBois/RC))

Période_débroussaillage = 200

Période_exploitation = 200

Pression = EXP(1e-5*Charge_actuelle)-EXP(-1.323e-2*Charge_actuelle)

Pression: La pression de pâturage est fonction de la charge en bétail actuelle de la phytocénose.

RC = Pré+Pelouse+Buissons+Friche+Arbres+SousBois

Taux_débroussaillage = 0.8

Taux_exploitation = 0.2

Utilisation = Charge_actuelle/Charge_potentielle

Utilisation_U = Charge_actuelle_U/Charge_potentielle_U

VP = 1*VPfri*Friche+VPpel*Pelouse+VPpré*Pré+1*VPsbo*SousBois

VPfri = 10

VPpel = 20

VPpré = 40

VPsbo = 5

VPU = 21

VPU: Valeur pastorale de l'unité d'exploitation (supposée constante).

Le modèle se compose de 7 *réservoirs* ou variables accumulables (les 6 homécies du modèle qualitatif et la charge actuelle de la phytocénose), de 10 *variables de flux* (alimentant ou drainant les réservoirs), de 15 *constantes* (altitude, charge actuelle de l'unité d'exploitation, valeurs pastorales de l'unité d'exploitation et des 4 homécies herbacées, paramètres des conditions d'exploitation des arbres et de débroussaillage, charge potentielle et taux d'utilisation de l'unité d'exploitation) et de 5 *variables instantanées* (valeur pastorale, diversité, charge potentielle et taux d'utilisation de la phytocénose, recouvrement cumulé RC des synusies). Les *connections* entre ces éléments, matérialisées par des flèches courbes, sont nombreuses. Pour améliorer la lisibilité du diagramme, certains objets y sont représentés deux fois, les copies («fantômes») étant figurées par des icônes grisées dont les noms sont en italiques. Les flux peuvent être unidirectionnels (*uniflows*) ou bidirectionnels (*biflows*, représentés par une canalisation à deux flèches).

Les réservoirs de la *strate herbacée* fonctionnent en circuit fermé, ce qui signifie que le recouvrement total des quatre synusies herbacées ne varie pas au cours du temps: il est fixé à 1 (100%) au début de la simulation. Les flux qui relient ces quatre réservoirs sont réglés notamment par une constante du milieu, l'altitude, ainsi que par les variables pression, buissons et arbres.

La *pression de pâturage* occupe une position centrale dans le modèle: elle contrôle six flux dont trois concernent les synusies herbacées (friche, pelouse, pré), deux les synusies arbustives (effet de l'abrouissement sur le développement et la mortalité des buissons) et une les synusies arborescentes.

Deux synusies herbacées (friche et sous-bois) conditionnent le développement des *buissons*, qui est freiné par celui des *arbres*, ainsi que par la pression et par l'altitude. La vitesse de développement des arbres dépend elle-même de l'importance des buissons, de la pression et de l'altitude. Un lien rétroactif entre le réservoir des arbres et son flux entrant permet d'annuler ce dernier quand le recouvrement atteint 100%; il en est de même pour les buissons.

La *valeur pastorale* de la phytocénose VP est recalculée à chaque pas d'intégration ($dt = 0.5$ année) à partir des recouvrements (variables) et des valeurs pastorales (constantes) des synusies herbacées. Ses variations se répercutent sur la charge en bétail potentielle de la phytocénose, puis sur le taux d'utilisation de celle-ci, qui règle le niveau de sa charge actuelle, qui elle-même agit sur la végétation (donc sur la valeur pastorale) par l'intermédiaire de la pression de pâturage; ce processus constitue l'une des principales *boucles de rétroaction* du modèle.

La *diversité* synusiale (indice de SHANNON simplifié) de la phytocénose modélisée ne peut être comparée avec celle de la phytocénose réelle, le nombre de composants étant ici beaucoup plus réduit; sa variation au cours du temps dépend essentiellement des différences de recouvrement des

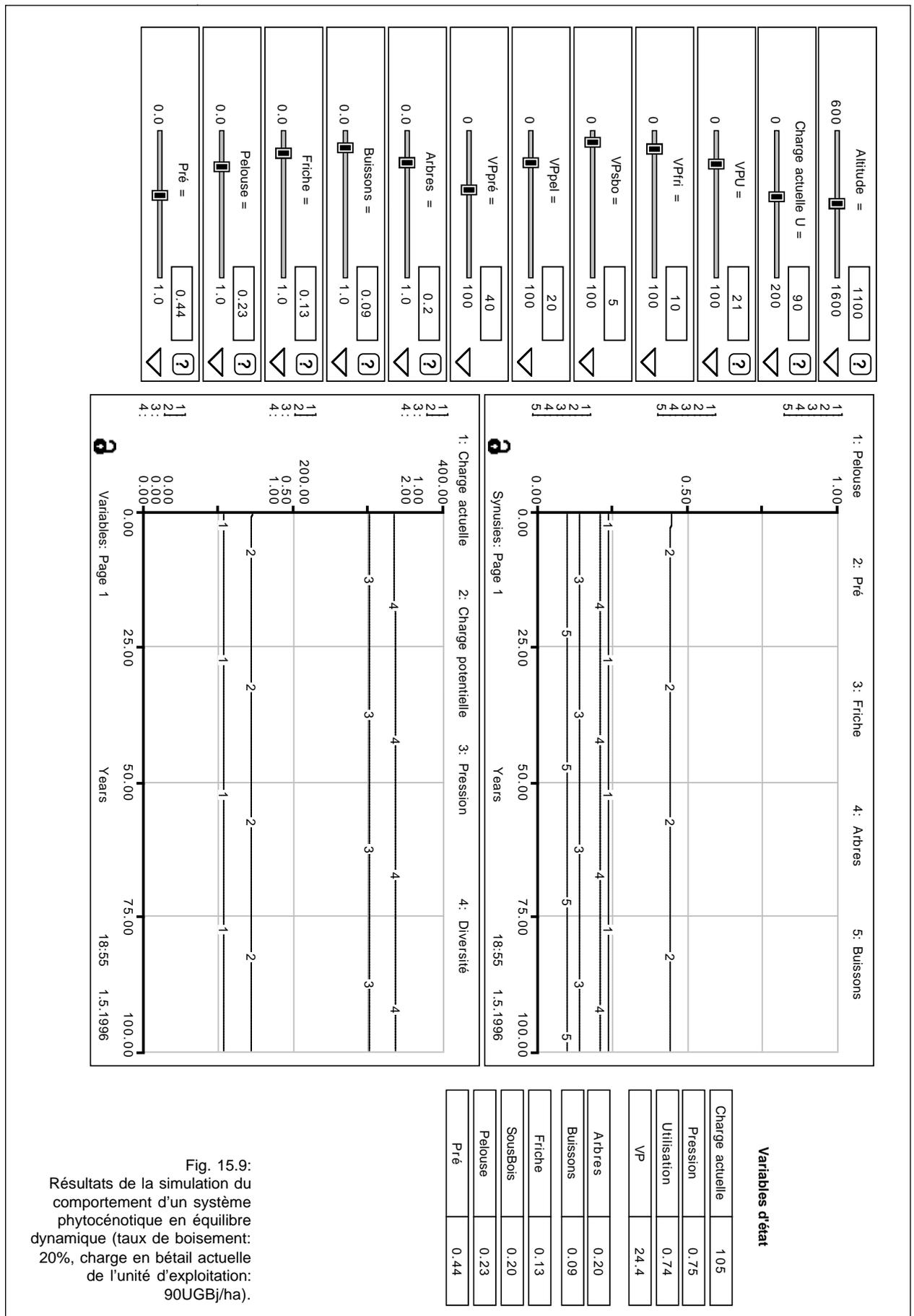
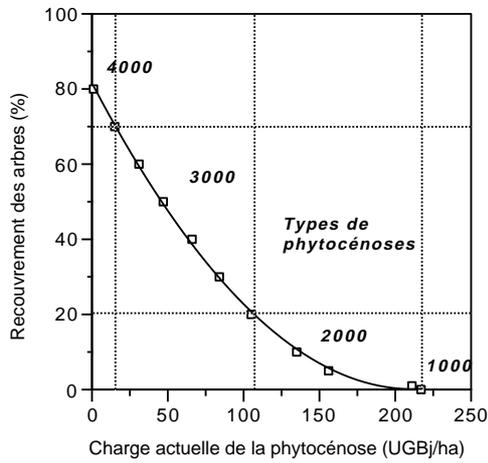


Fig. 15.9: Résultats de la simulation du comportement d'un système phytocénotique en équilibre dynamique (taux de boisement: 20%, charge en bétail actuelle de l'unité d'exploitation: 90UGBj/ha).

Arbres (%)	Buissons (%)	Friche (%)	Sous-bois (%)	Pelouse (%)	Pré (%)	Charge actuelle unité d'exploitation	Charge actuelle phytocénose	Pression de pâturage	Taux d'utilisation
0	1	3	0	9	88	122	217	0.95	1
1	1	3	1	9	87	120	211	0.94	0.98
5	4	7	5	17	71	100	156	0.87	0.82
10	6	9	10	20	61	95	135	0.83	0.78
20	9	13	20	23	44	90	105	0.75	0.74
30	12	17	30	22	31	88	84	0.67	0.72
40	14	20	40	20	20	86	66	0.58	0.71
50	17	24	50	15	11	81	47	0.46	0.66
60	21	26	60	10	4	70	31	0.33	0.57
70	26	25	70	4	1	45	15	0.18	0.37
80	37	20	80	0	0	5	1	0.02	0.04



$$y = 0.002x^2 - 0.771x + 81.578 \quad r^2 = 0.999$$

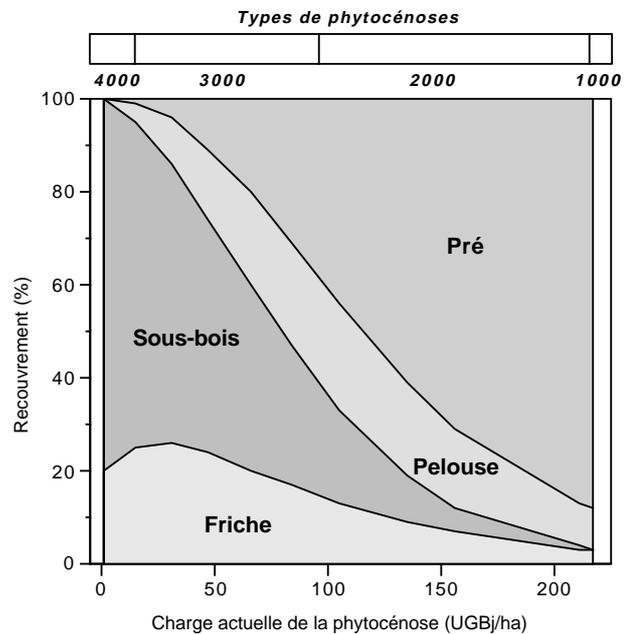
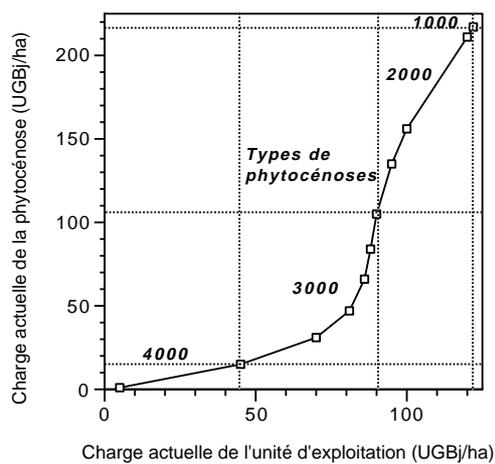
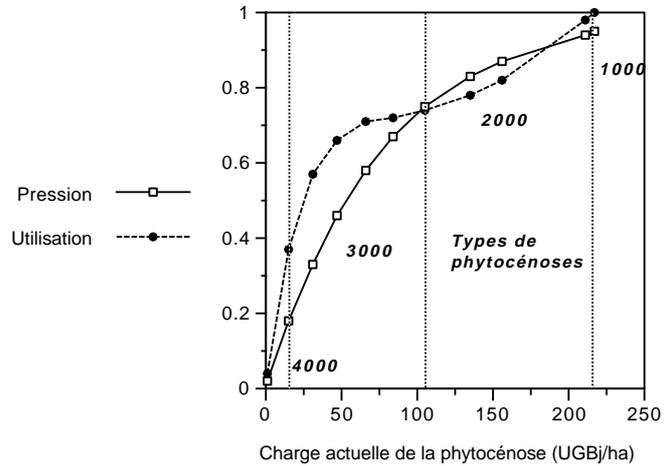


Fig. 15.10: Composition synusiale et caractéristiques de 11 systèmes phytocénologiques en équilibre dynamique.

synusies (équitabilité).

15.2.2. *Comportement dynamique du modèle*

La structure du modèle étant mise en place, celui-ci est calibré (réglage des paramètres quantitatifs des flux) de manière à reproduire un comportement dynamique réaliste. Ceci est obtenu grâce à des tests de sensibilité et à l'application à des cas concrets bien connus (placettes). Cette étape est longue et délicate et nécessite de nombreux réajustements; seuls les résultats finaux sont présentés ici.

15.2.2.1. *Les conditions d'équilibre*

La recherche des conditions d'équilibre dynamique du système (*steady state*) est une étape importante de la modélisation. Elle consiste à régler les constantes et les conditions initiales de manière à ce que toutes les variables d'état du système soient stables au cours du temps. Après avoir fixé l'altitude et les valeurs pastorales, différentes simulations sont effectuées en ajustant progressivement la charge actuelle de l'unité d'exploitation et les valeurs initiales des synusies, jusqu'à obtenir l'équilibre total des flux.

La figure 15.9 illustre le résultat de la simulation dans les conditions d'équilibre détaillées dans le script des équations du § 15.2.1.2, tel qu'il se présente à l'écran dans l'interface utilisateur du logiciel *STELLA II*. Les 7 premiers curseurs à gauche des graphiques servent à régler les constantes de contrôle du modèle (altitude, charge actuelle de l'unité d'exploitation, valeur pastorale de l'unité d'exploitation, des synusies herbacées de friches, de sous-bois, de pelouses et de prés pâturés); les 3 derniers curseurs permettent de fixer les conditions initiales de la végétation (taux de recouvrement⁽¹⁾ des arbres, buissons, friches, pelouses et prés pâturés). Les principales variables d'état* apparaissent à droite des graphiques; elles s'affichent en temps réel pendant la simulation et gardent la trace de l'état final (valeurs obtenues à la fin de la simulation, ici égales aux valeurs initiales puisque le système est en *steady state*). Les graphiques, au centre, résument l'évolution des taux de recouvrement des synusies (en haut) et de quelques variables d'état (en bas). L'axe des abscisses représente le temps (exprimé en années). L'axe des ordonnées du deuxième graphique combine trois échelles (la première pour les charges actuelle et potentielle de la phytocénose, entre 0 et 400 UGBj/ha, la deuxième pour la pression de pâturage, entre 0 et 1, et la troisième pour la diversité, entre 0 et 2). On vérifie que toutes les courbes sont parfaitement horizontales, ce qui constitue la définition même de l'équilibre dynamique; cela ne signifie aucunement que les flux soient nuls, mais qu'ils s'équilibrent mutuellement.

Le tableau et les graphes de la figure 15.10 sont construits à partir de 11 situations d'équilibre, pour les mêmes conditions d'altitude et de valeurs pastorales que dans l'exemple précédent.

Le premier graphe représente la position de ces points d'équilibre par rapport à deux variables clés de l'organisation du système (taux de boisement et charge en bétail actuelle de la phytocénose). La courbe de régression

(1) Le taux de recouvrement initial des sous-bois herbacés n'est pas saisissable; il est automatiquement calculé comme le complément à 1 des taux cumulés des trois autres homécies herbacées.

polynomiale du second degré, qui s'ajuste parfaitement sur ces points, définit une loi permettant de prévoir le taux de boisement à partir de la charge en bétail (et réciproquement) dans une phytocénose stable; cette loi prévisionnelle ne s'applique que dans les conditions fixées au préalable (altitude, valeurs pastorales). Le taux de boisement permet de faire la correspondance entre les grands types de phytocénoses (cf. Chapitre 11) et la charge en bétail dans un système équilibré:

- Un seul point peut se rapporter au type **4000** (bois pâturé dépourvu de prés eutrophes); la charge en bétail y est inférieure à 15 UGBj/ha.
- 5 points se rapportent au type **3000** (pâturages très boisés); la charge en bétail y est inférieure à 100 UGBj/ha.
- 4 points se rattachent au type **2000** (pâturages peu boisés); la charge en bétail y est inférieure à 215 UGBj/ha.
- Un seul point peut se rapporter au type **1000** (pâturage non boisé dépourvu de sous-bois herbacés); la charge en bétail y est supérieure à 215 UGBj/ha.

Le deuxième graphe révèle la relation entre la charge en bétail actuelle de la phytocénose et la pression de pâturage (voir équation § 15.2.1.1) d'une part et le taux d'utilisation d'autre part. On remarque que le taux d'utilisation augmente avec la charge actuelle; au-delà de 217 UGBj/ha, il devient supérieur à 1 (surexploitation du pâturage). Cette augmentation n'est pas régulière: le taux d'utilisation varie peu quand la charge se situe entre 70 et 120 UGBj/ha, intervalle qui semble définir un optimum pour les conditions d'utilisation, quand le taux de boisement est compris entre 10 et 30%.

Le troisième graphe (en bas à gauche) montre la relation entre la charge actuelle de l'unité d'exploitation et celle de la phytocénose équilibrée. On remarque que la transition entre le type **2000** (pâturages peu boisés) et le type **3000** (pâturages très boisés) correspond à une portion très redressée de la courbe, domaine dans lequel de faibles écarts de charge au niveau du parc se traduisent par de forts écarts au niveau de la phytocénose. On met donc ainsi en évidence un *seuil critique* de charge en bétail, qui coïncide précisément avec la limite entre le domaine des pâturages peu boisés et celui des pâturages très boisés !

Le quatrième graphe (en bas à droite) représente la composition de la strate herbacée selon la charge actuelle d'une phytocénose de pâturage boisé en équilibre. On retrouve bien la composition observée des différents grands types de phytocénoses, de gauche à droite: **4000** dominé par les synusies de sous-bois, **3000** avec beaucoup de friches (ourlets, mégaphorbiaies), **2000** et **1000** dominés par les prés pâturés (cf. Chapitre 11).

15.2.2.2.

Tests de sensibilité

L'analyse de sensibilité vise à observer la réponse du modèle au changement des conditions initiales, des constantes et des variables de contrôle. Elle permet de déterminer l'importance relative de chaque variable ou constante par ses effets sur le résultat des simulations.

La figure 15.11 concerne les résultats de deux tests de sensibilité, exécutés

Fig. 15.11: Diagrammes de phase illustrant deux tests de sensibilité à partir du modèle équilibré (arbres 20%, charge actuelle U 90 UGBj/ha), en faisant varier la charge en bétail de l'unité d'exploitation (en haut) ou le recouvrement initial des synusies arborescentes (en bas).

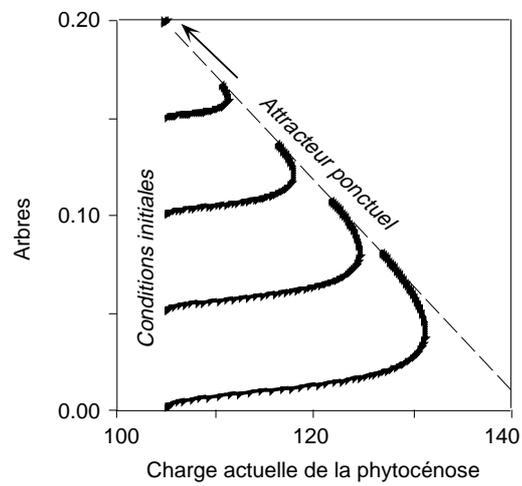
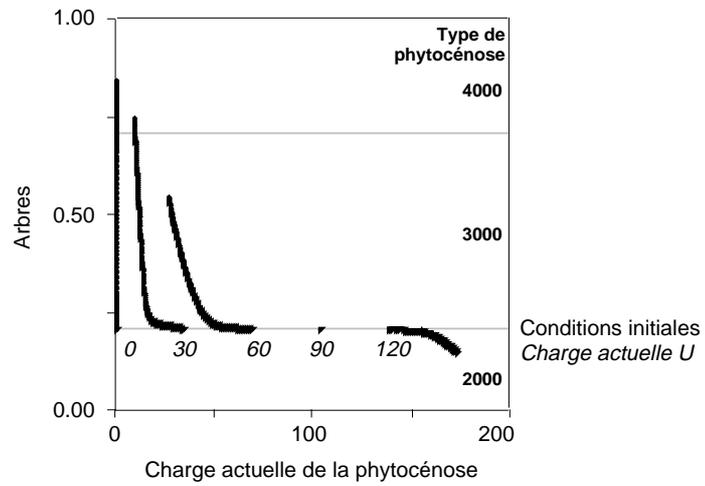
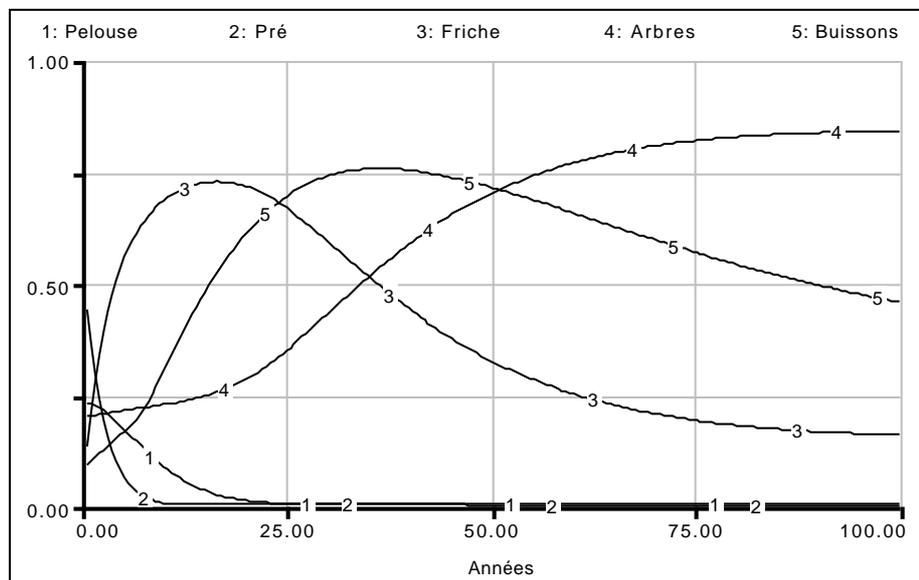


Fig. 15.12: Simulation du boisement d'un pâturage peu boisé (taux de boisement initial: 20%) par annulation de la charge en bétail à partir de la situation d'équilibre.



à partir du modèle équilibré de la figure 15.9. Un diagramme de phase illustre chacun d'eux; dans une telle représentation, les variations au cours du temps des deux variables sélectionnées (charge actuelle de la phytocénose, taux de recouvrement des arbres) sont représentées par une série de croix.

Dans le premier test (diagramme du haut), on exécute une série de 5 simulations sur 100 ans, avec des valeurs différentes de la charge actuelle de l'unité d'exploitation (successivement 0, 30, 60, 90 et 120 UGBj/ha), les autres conditions étant inchangées. On constate que le modèle dérive dans chaque cas vers une situation d'équilibre différente, sauf pour la quatrième simulation qui correspond au *steady state* (cf. fig. 15.9).

- Dans la première et la deuxième simulations (charge nulle ou très faible) on assiste (fig. 15.12) à la disparition rapide des herbages (prés pâturés et pelouses) au bénéfice des friches, qui s'accompagne du développement des buissons et des arbres; la situation tend vers un nouvel équilibre, qui est celui d'une forêt (bois non pâturé); l'état final est proche du système équilibré du bois pâturé (type **4000**) décrit dans la figure 15.10.
- La troisième simulation (avec 60 UGBj/ha) révèle une évolution plus lente, qui tend vers un équilibre à fort taux de boisement (il faudrait plus de 200 ans pour atteindre un maximum autour de 65%), dans le domaine des pâturages très boisés (type **3000**).
- La quatrième simulation (avec 90 UGBj/ha) correspond au *steady state* (cf. fig. 15.9): l'état initial se confond avec l'état final, les différentes itérations étant toutes superposées sur un même point d'équilibre.
- La cinquième simulation (avec 120 UGBj/ha) montre une inversion de la tendance: la régénération des arbres n'est pas assurée et le taux de boisement décroît très lentement; les pelouses régressent progressivement au profit des prés pâturés; l'équilibre ne s'observe pas avant 200 ans, mais on peut s'attendre à ce qu'il se réalise avec un taux de boisement très faible (pâturage peu boisé de type **2000**).

Ces résultats suggèrent que la charge en bétail appliquée à l'unité d'exploitation détermine un point d'équilibre vers lequel tend globalement le système, qui correspond à un *attracteur ponctuel*. Dans le diagramme de phase, cet attracteur paraît situé sur la courbe d'équilibre de la figure 15.10 (premier graphe). Dans les limites des conditions fixées au modèle, on peut donc prédire la composition synusiale vers laquelle tend à évoluer le système si l'on connaît la charge en bétail actuelle de l'unité d'exploitation.

Dans le deuxième test (fig. 15.11, diagramme du bas), on exécute une série de 5 simulations sur 200 ans, avec des valeurs différentes du taux de recouvrement des arbres (successivement 0, 5, 10, 15 et 20%), les autres conditions étant inchangées. Contrairement au test précédent, celui-ci révèle une évolution convergente au cours des différentes simulations. La situation d'équilibre (cinquième simulation) constitue l'unique *attracteur ponctuel* vers lequel tend le système phytocénotique, quel que soit son taux de boisement initial. On met ici en évidence une intéressante propriété d'*homéostasie** du système. Les trajectoires suivies dans le diagramme de phase en direction de l'attracteur tendent elles-mêmes à s'aligner sur une droite inclinée (figurée en tireté): l'évolution à partir du point initial jusqu'à cette

droite est très rapide, puis se réduit alors considérablement, et de plus en plus en se rapprochant de l'attracteur, celui-ci n'étant jamais atteint avant 200 ans.

Transposées au réel, ces propriétés étranges du système modélisé pourraient suggérer que quand la situation est éloignée des conditions d'équilibre, la végétation tend à évoluer rapidement vers un état stable qu'elle n'atteindra sans doute jamais, surtout si l'on tient compte de l'instabilité des conditions d'exploitation que les pâturages subissent à notre époque !

Cette remarque suggère de revenir maintenant aux cas concrets, et de déterminer dans quelle mesure ils sont proches de l'état d'équilibre recherché.

15.2.3. Stabilité et tendance évolutive des pâturages boisés

15.2.3.1. Application du modèle aux six phytocénoses cartographiées

Les six phytocénoses ayant fait l'objet d'une cartographie détaillée ont été utilisés pour construire et calibrer le modèle présenté dans les paragraphes précédents. Les résultats présentés ici ne constituent donc qu'une *vérification* de l'adéquation du modèle aux hypothèses suggérées par l'étude

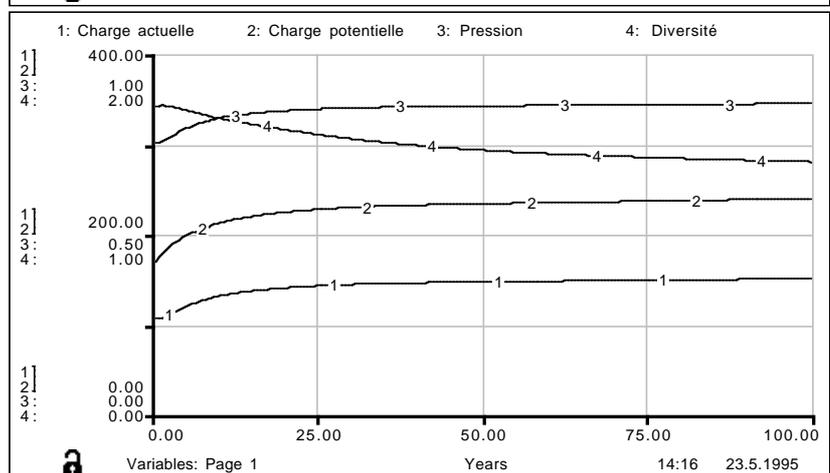
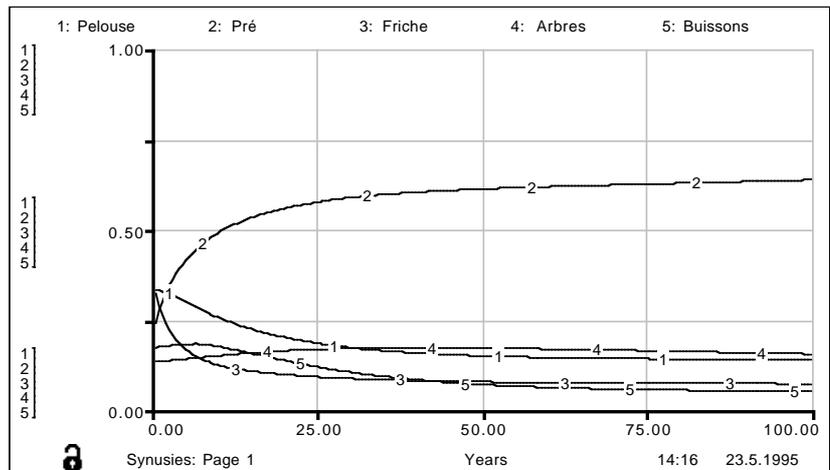
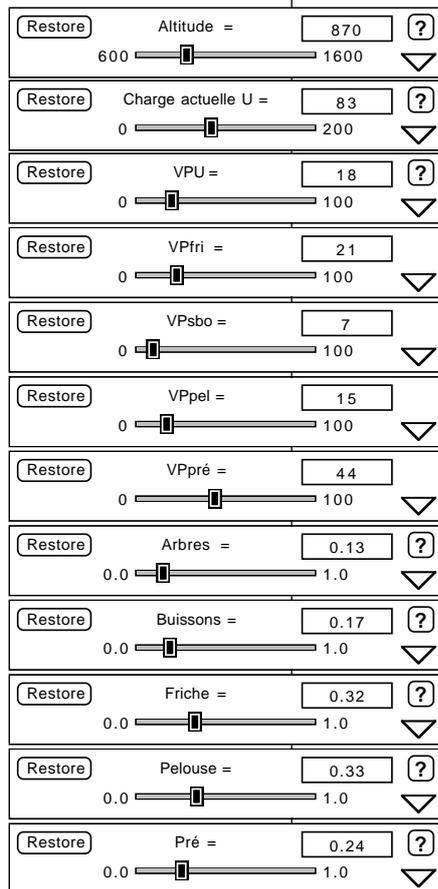


Fig. 15.13: Application du modèle à la placette 21 (Cormoret).

approfondie de ces systèmes concrets. Les recouvrements des synusies sont calculés à partir des statistiques spatiales. Les valeurs pastorales des homécies sont les moyennes des valeurs pastorales des syntaxons élémentaires cartographiés; la VP des sous-bois herbacés est divisée par deux et arrondie au % supérieur pour tenir compte du faible recouvrement de ce type de synusie.

La **placette 21** (fig. 15.13), située près d'un point d'eau, possède un taux de boisement plus faible et une valeur pastorale sensiblement plus élevée que l'ensemble du vaste parc qui la contient. Il en résulte un pouvoir attractif sur le bétail assez important qui se traduit par une charge actuelle presque deux fois plus grande que celle du parc. L'équilibre est à peu près atteint au bout de 50 ans, avec un taux de boisement très voisin du taux initial (environ 15%), mais avec beaucoup plus de prés pâturés (environ 65%) et une diversité plus faible. Les buissons ont tendance à légèrement augmenter au début (en raison de l'abondance des friches), mais diminuent à partir de la dixième année pour se stabiliser à un taux inférieur à l'état initial (environ 5%). L'attracteur reste dans le domaine des pâturages peu boisés (type **2000**), la vitesse d'évolution étant importante. Il reste à savoir pourquoi les refus, les pelouses et les buissons sont actuellement aussi importants dans cette placette, par rapport à la situation d'équilibre prédite; l'explication

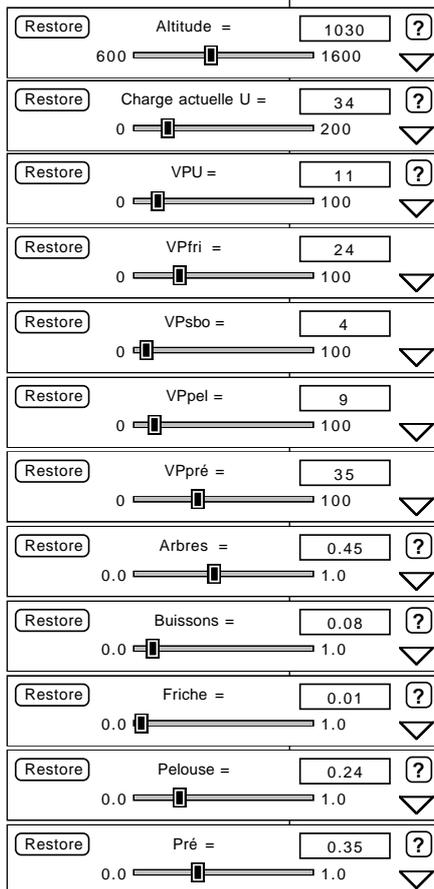
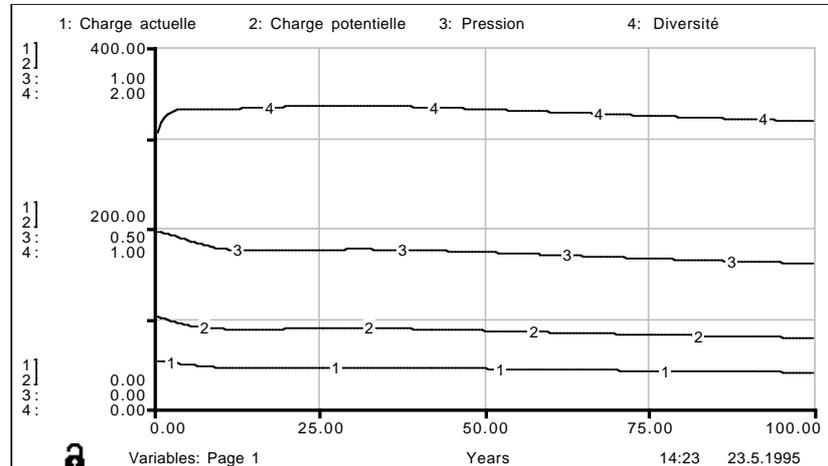
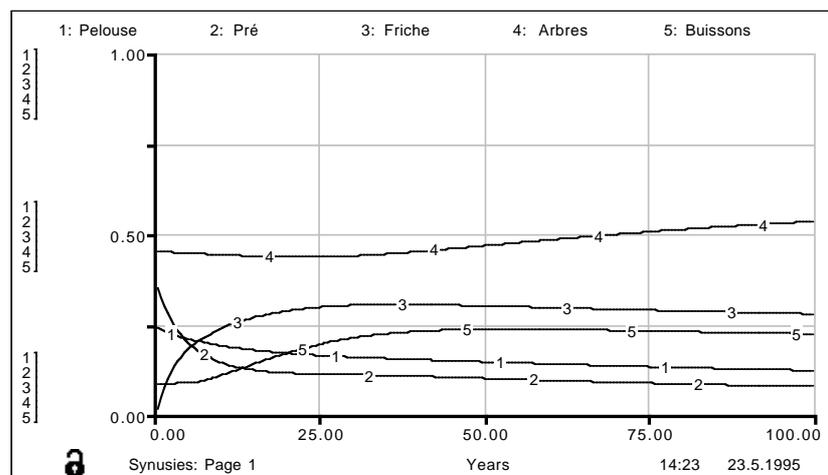


Fig. 15.14:
Application du modèle
à la **placette 24** (Les
Breuleux).



pourrait être trouvée dans l'utilisation très différenciée des herbages par le bétail, en fonction de la topographie et de la distribution des buissons, les replats non boisés étant beaucoup plus exploités que les pentes embroussaillées. Ce comportement, allié à la tendance des buissons à former de vastes fourrés impénétrables, pourrait suggérer que la surface de ces derniers ne devrait pas diminuer, contrairement au pronostic du modèle. On perçoit ici l'une des importantes limites du modèle: celui-ci ne peut tenir compte de l'hétérogénéité interne de la phytocénose vis-à-vis des conditions d'utilisation par le bétail, de la géomorphologie, des sols, de la structure et de la texture de la végétation. Il suppose une connectivité globale homogène des composants, qui n'est pas réalisée dans la placette 21.

La **placette 24** (fig. 15.14) apparaît plus proche de l'équilibre. La valeur pastorale de la phytocénose est légèrement supérieure à celle de l'unité d'exploitation. Le taux de boisement tend d'abord à décroître très lentement, puis augmente légèrement à partir de la trentième année pour dépasser 50% après 100 ans. La diversité reste élevée. Les changements les plus importants et les plus rapides concernent la diminution des prés pâturés au profit des friches pendant les 20 premières années. L'attracteur reste dans le domaine des pâturages très boisés (type **3000**). L'importance des prés pâturés (surtout **h220**) par rapport aux friches dans les conditions actuelles pourrait s'expli-

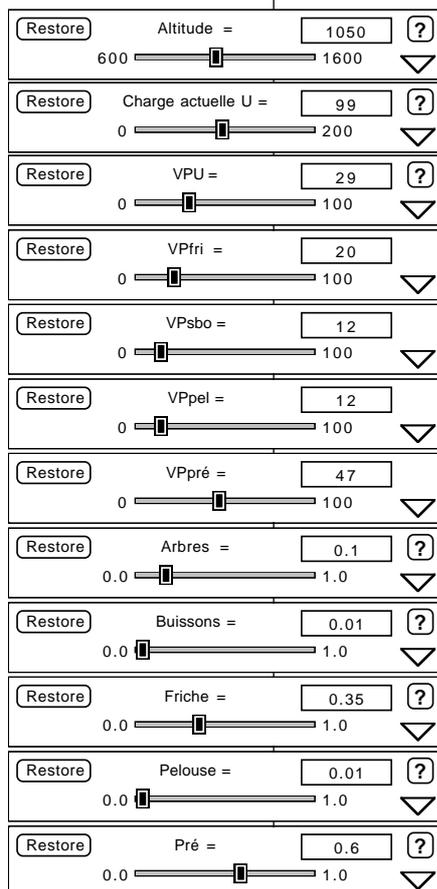
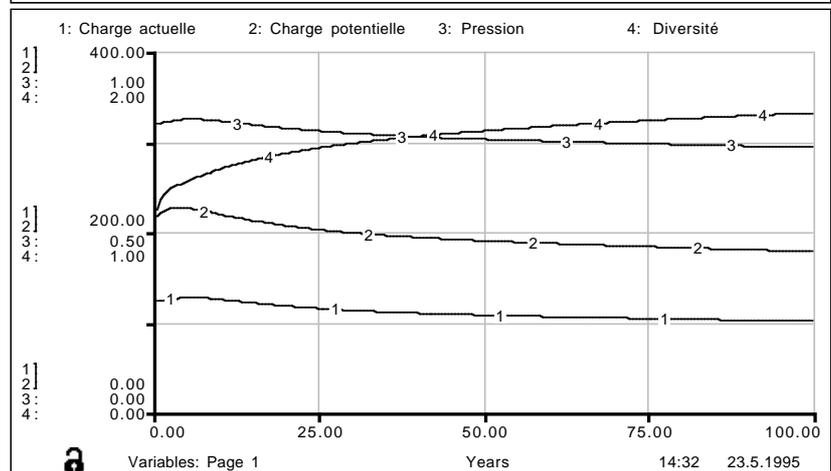
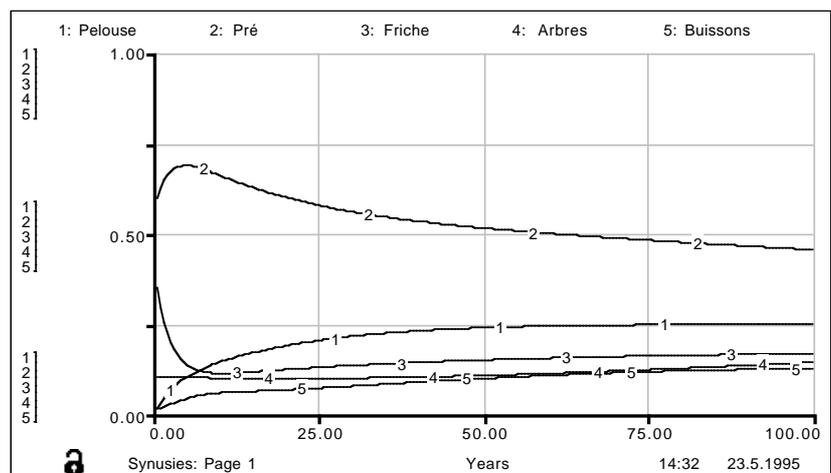


Fig. 15.15:
Application du modèle
à la **placette 26**
(Muriaux).



quer par la proximité d'un point d'eau, qui jouerait un rôle attractif sur le bétail.

La placette 26 (fig. 15.15) n'est pas très éloignée de l'équilibre. Bien que sa valeur pastorale soit supérieure à celle du parc, on constate que le taux de boisement varie peu et a même tendance à légèrement augmenter, ainsi que le recouvrement des buissons. Les pelouses ont tendance à augmenter au détriment des prés pâturés, cette évolution étant très lente. Les changements les plus rapides concernent la régression des friches (refus temporaires **H205** et reposoirs **H212**) au profit des prés pâturés et des synusies de sous-bois; les refus semblent actuellement favorisés par le système de rotation (date tardive de première mise en pâture). L'attracteur reste dans le domaine des pâturages peu boisés (type **2000**). La diversité augmente sensiblement avec le temps, en raison du développement des pelouses et des buissons. Ce résultat doit toutefois être interprété avec prudence: les pelouses sont liées dans cette station à des buttes séchardes très localisées et leur surface peut difficilement être supérieure à ce qu'elle est actuellement, sauf si l'on envisage la transformation des prés pâturés en nardaies sur les sols profonds, difficilement compatible avec les conditions actuelles d'intense fertilisation.

La placette 39 (fig. 15.16) apparaît très proche de l'équilibre. Le taux de

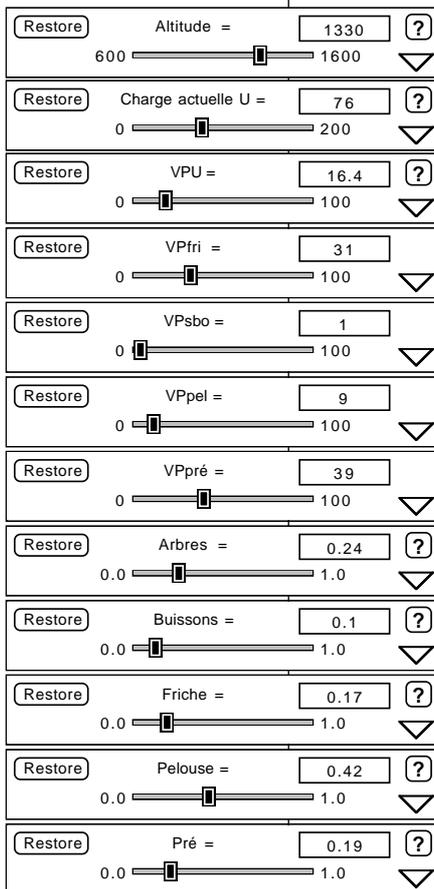
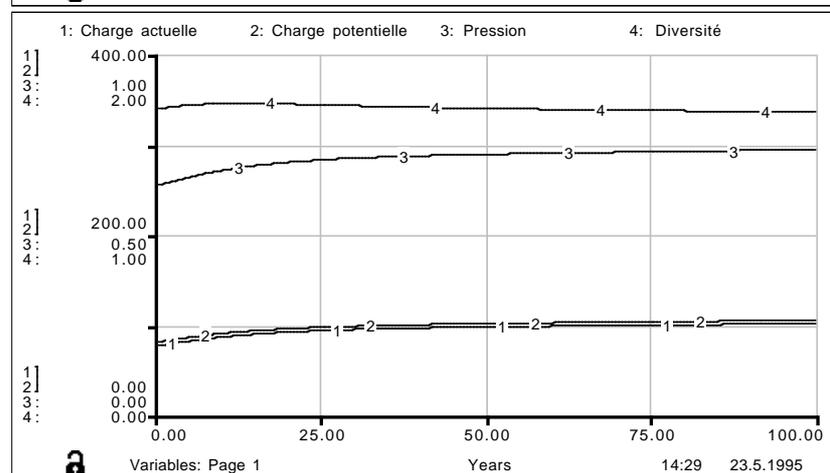
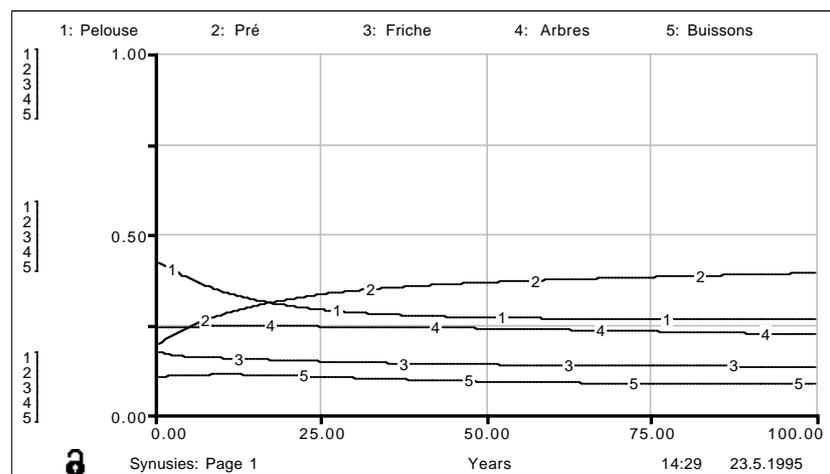


Fig. 15.16:
Application du modèle
à la placette 39
(Marchairuz).



recouvrement des arbres, des buissons et des friches (**H210**) reste stable. La seule transformation sensible consiste en un remplacement lent et partiel des pelouses (**h235**) par des prés pâturés (**h221**), qui tendent à devenir dominants, sans que la diversité, élevée, en soit affectée. Le taux d'utilisation est ici très important (96%): la charge ne pourrait être augmentée sans risque de sur-pâturage. L'attracteur reste dans le domaine des pâturages très boisés (type **3000**). La dynamique est très lente, partiellement en raison de l'altitude élevée. L'importance actuelle des pelouses par rapport aux prés pâturés s'explique, comme dans la placette 21, par la topographie en marches d'escalier (alternance de replats et de pentes) qui induit une différenciation de l'utilisation des herbages par le bétail: les vaches laitières se déplacent et se nourrissent essentiellement sur les replats déboisés.

La placette 74 (fig. 15.17), conformément à l'impression qu'elle donne sur le terrain, est actuellement en pleine mutation. La tendance à long terme est à l'augmentation du taux de boisement, même si à court terme les friches (refus temporaires **H205** surtout) commencent par diminuer. Deux phases principales peuvent être distinguées dans cette évolution: la première phase (25 premières années) se marque par un rééquilibrage des synusies herbacées en faveur des pelouses et au détriment des prés pâturés, ainsi que par le début du développement des buissons, sans que le taux de boisement

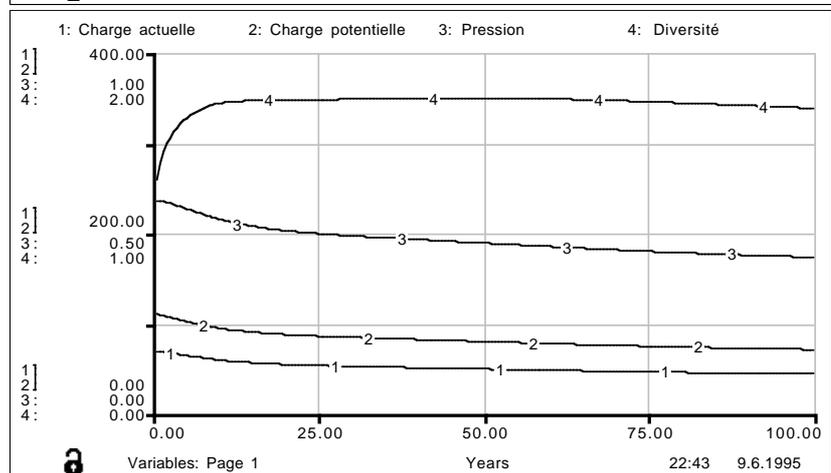
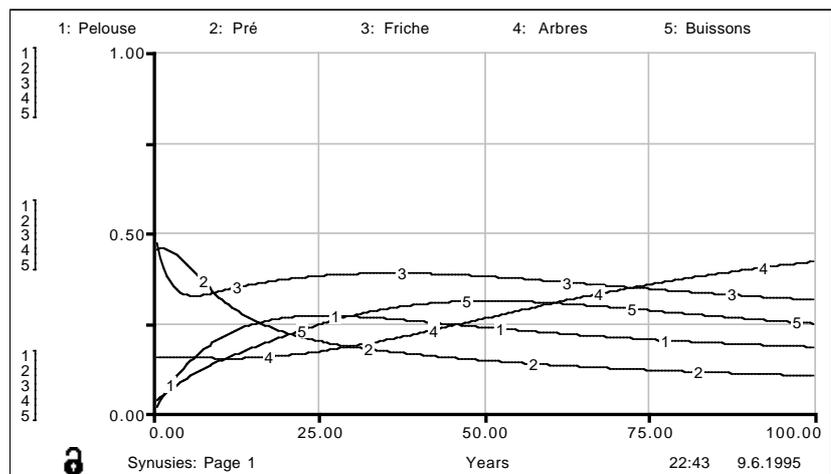
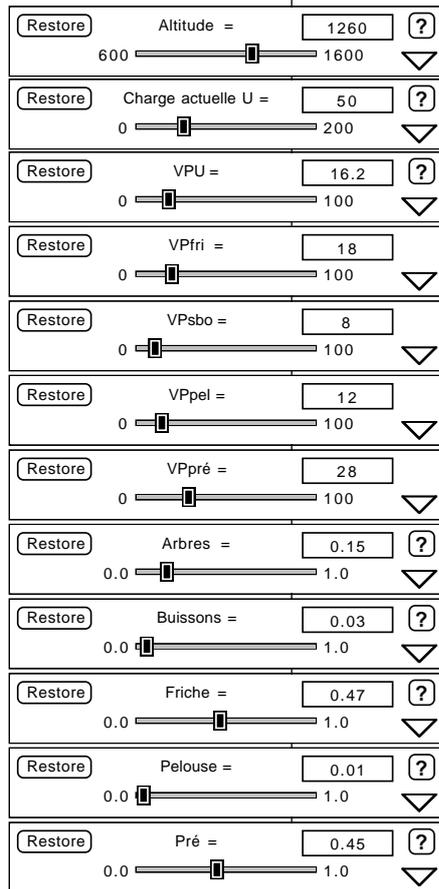


Fig. 15.17: Application du modèle à la placette 74 (La Sagne).

n'augmente; la deuxième phase se caractérise par le développement des synusies arborescentes, qui suit la vague d'embroussaillage et qui provoque la diminution des herbages (prés et pelouses). L'attracteur est ici d'un autre type (3000) que l'état initial (2000): le taux de boisement, qui augmente encore après les 100 ans de la simulation, dépasse 40%. Bien que située à proximité d'une loge (point d'eau), cette placette est actuellement irrégulièrement visitée par le bétail, probablement en raison de sa situation sur une crête en marge du pâturage et de la présence de vastes replats déboisés et fortement engraisés en contrebas. Cette instabilité semble récente si l'on en juge par l'état actuel de la végétation (absence de véritables pelouses, faible recouvrement des buissons, exubérance des refus temporaires). Les prédictions du modèle paraissent donc réalistes.

La placette 79 (fig. 15.18) est très éloignée de l'équilibre. Elle occupe une position particulière, sur une pente très forte surplombant un replat complètement déboisé et très productif, qui fait que sa valeur pastorale est très inférieure à la moyenne du parc (trois fois plus faible actuellement, quinze fois plus faible à la fin de la simulation). D'après la simulation, ce déséquilibre provoque une évolution spectaculaire de la végétation, avec une disparition presque complète des prés et des pelouses en 50 ans, un développement considérable des friches (maximum vers 40 ans), des buis-

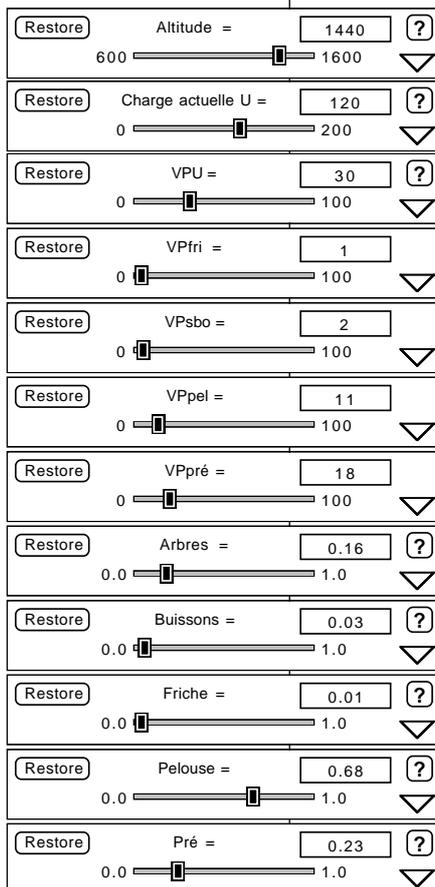
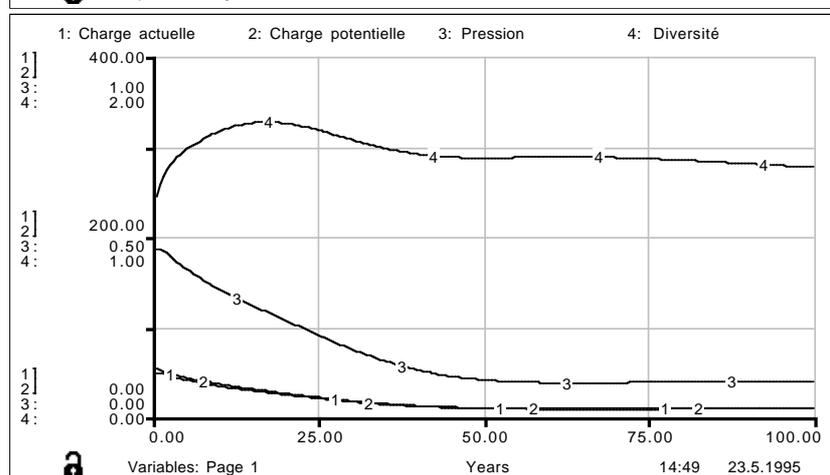
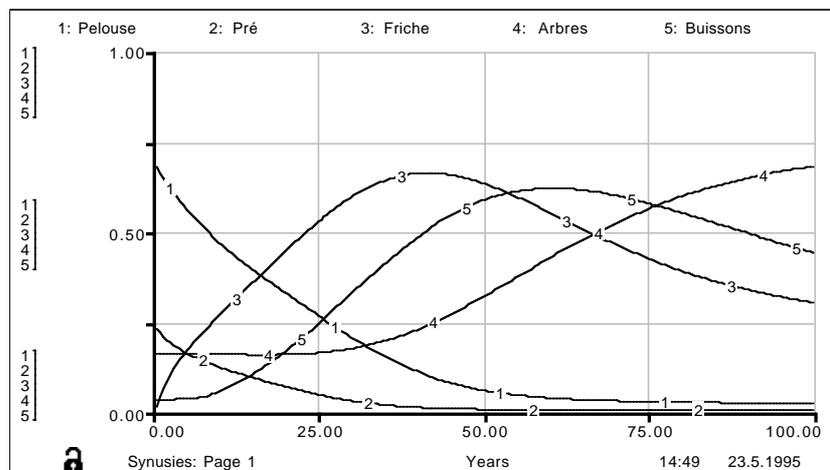


Fig. 15.18:
Application du modèle
à la placette 79
(Chasseral).



sons (maximum vers 60 ans), puis des arbres, le taux de boisement augmentant encore au-delà de 70% après 100 ans. Le taux d'utilisation reste néanmoins très élevé (90%). La diversité augmente les 20 premières années pour diminuer ensuite et se stabiliser à une valeur relativement faible. L'attracteur est ici très éloigné de la situation actuelle (type **2000**), dans le domaine des bois pâturés (type **4000**), ce qui explique l'ampleur de ces transformations, malgré le frein lié à l'altitude (1'440 m). Cette évolution inattendue illustre un phénomène de rétroaction positive lié à un déséquilibre entre deux parties du parc; il est probable que la conduite du troupeau par le berger contribue dans la réalité à réduire le plus possible les effets de ce déséquilibre. Il est possible que les effets de l'altitude ne soient pas suffisamment pris en compte dans le modèle, notamment dans des situations de crêtes exposées au vent, la station 39 se situant juste sous la crête de la Cornette, dans une «zone de combat» où les arbres se régénèrent très difficilement.

15.2.3.2.

Bilan dynamique des types de phytocénoses dans les sites

L'application du modèle aux 64 stations incluses dans les sites, pour lesquelles on dispose de données fiables et précises, vise à tester le comportement des différents types de phytocénoses dans le contexte de l'exploitation.

Des valeurs pastorales moyennes sont fixées une fois pour toutes et s'appliquent à l'ensemble des simulations (15 pour les friches, 4 pour les sous-bois, 15 pour les pelouses, et 35 pour les prés pâturés). Les recouvrements des homécies sont calculés dans la base de données *Patubase* à partir des indices d'abondance-dominance des syntaxons élémentaires herbacés, pour chaque relevé phytocénotique.

Le tableau de la figure 15.19 en expose les résultats. On a noté la tendance évolutive du taux de boisement (augmentation ↑, diminution ↓, stabilisation →), ainsi que le grand type de phytocénose vers lequel évolue la végétation (attracteur). Le tableau contient également les données de base (en italiques) concernant la phytocénose (recouvrement des homécies, altitude) ou l'unité d'exploitation (valeur pastorale, charge en bétail actuelle), ainsi que d'autres renseignements complémentaires. Les stations sont classées par estivage, par type de phytocénose et par parc.

Dans les différents parcs du pâturage communal des **Breuleux** (Les Vacheries, secteurs sud, nord-ouest et nord-est), la tendance générale est à l'augmentation du taux de boisement pour les pâturages non ou peu boisés (de type **1001, 2331, 2411**), ou à la stabilisation pour les pâturages très boisés (**3331**) et les bois pâturés (**4311, 4341**). L'attracteur est généralement un pâturage très boisé, même dans les parcs des secteurs nord dont la partie boisée est très réduite ! Ce résultat surprenant provient du faible taux d'utilisation de ces parcs, dont la valeur pastorale est très élevée; toutefois, il convient de nuancer ce pronostic: manifestement, le modèle ne tient pas suffisamment compte de la sur-fréquentation par le bétail (vaches laitières) des vastes surfaces de prés engraisés aux abords du village.

Station	Type	Taux de boisement	Attracteur (type)	Phytocénose									Unité d'exploitation				
				Altitude (m)	Valeur pastorale	Arbres	Buissons	Friche	Sous-bois herbacé	Pelouse	Pré pâturé	Mousses	Estivage	Parc (N°)	Charge actuelle (UGBj/ha)	Valeur pastorale	Taux d'utilisation (%)
70	1001	↑	2000	1020	33.7	0	0	0	0	0	100	5	Breuleux	23	128	31.9	64
76	1001	↑	3000	1035	46.7	0	1	6	0	0	94	5	Breuleux	3	34	10.6	52
73	2331	↑	3000	1035	15.5	15	5	17	15	2	67	60	Breuleux	3	34	10.6	52
88	2411	↑	3000	1030	19.4	5	1	7	5	42	46	70	Breuleux	114	84	28.7	47
110	2411	↑	3000	1030	25.3	20	5	19	16	17	47	70	Breuleux	114	84	28.7	47
111	3331	→	3000	1020	3.9	70	5	8	68	24	0	80	Breuleux	114	84	28.7	47
24	3331	→	3000	1030	9.0	60	5	2	58	18	23	80	Breuleux	3	34	10.6	52
69	4311	→	4000	1050	3.8	80	20	0	100	0	0	80	Breuleux	24	106	29.2	59
87	4331	↓	3000	1040	4.1	70	20	9	70	0	21	90	Breuleux	3	34	10.6	52
112	4341	→	4000	1025	0.4	95	10	0	100	0	0	50	Breuleux	114	84	28.7	47
128	2301	↓	1000	1060	30.3	5	0	2	5	1	91	5	Muriaux	0	269	35.2	127
107	2301	↓	1000	1055	34.6	5	1	23	5	0	72	5	Muriaux	11	245	32.2	126
26	2301	↑	3000	1050	38.3	10	5	45	10	1	44	20	Muriaux	13	99	28.8	57
75	2301	↓	1000	1055	44.5	5	1	39	5	0	56	10	Muriaux	14	122	16.1	125
108	2411	→	2000	1050	21.8	5	5	9	5	9	76	30	Muriaux	23	74	13.5	90
105	3311	↓	1000	1055	11.1	40	5	8	32	1	59	40	Muriaux	14	122	16.1	125
106	3331	↓	1000	1050	4.8	70	5	18	70	2	11	70	Muriaux	14	122	16.1	125
109	3331	↓	2000	1050	5.6	65	10	7	62	7	25	75	Muriaux	23	74	13.6	89
127	3332	↓	2000	1065	14.7	50	10	23	48	5	23	30	Muriaux	22	161	29.6	91
129	4331	↓	3000	1065	3.3	70	15	16	70	0	14	40	Muriaux	12	147	25.2	97
104	4331	↓	1000	1050	4.9	85	10	8	85	0	8	60	Muriaux	14	122	16.1	125
140	1001	↑	2000	790	39.8	0	0	6	0	6	89	5	Cormoret	2	83	18.1	57
141	2201	→	2000	785	39.7	10	0	0	10	0	90	5	Cormoret	2	83	18.1	56
21	2241	↑	3000	870	25.3	10	15	31	8	41	20	10	Cormoret	2	83	18.1	62
142	2241	↑	2000	770	24.7	5	5	8	5	69	18	10	Cormoret	2	83	18.1	55
22	3211	↓	3000	840	8.8	70	30	36	39	6	19	60	Cormoret	2	83	18.1	60
143	3291	↑	4000	760	7.2	80	90	53	40	7	0	40	Cormoret	2	0	18.1	0
144	4291	→	4000	810	0.6	90	20	10	90	0	0	5	Cormoret	2	0	18.1	0
45	2541	↑	3000	1390	22.5	20	5	6	14	17	63	20	Égasse	1	71	23.3	67
79	2541	↑	3000	1440	9.1	10	5	7	10	52	31	20	Égasse	2	120	30.0	90
137	3541	↑	3000	1475	5.6	30	20	7	30	63	0	5	Égasse	1	71	23.3	71
136	4591	↓	3000	1465	0.1	70	5	62	37	1	0	40	Égasse	2	120	30.0	91
48	2401	↑	3000	1195	45.0	10	1	37	2	0	61	5	Plânes	21	97	30.6	59
47	2441	↑	3000	1220	22.8	15	5	9	11	6	75	15	Plânes	21	97	30.6	61
49	2541	↑	3000	1340	18.9	10	10	20	6	18	56	25	Plânes	22	100	32.9	64
138	3441	↓	3000	1215	6.3	70	5	1	70	1	28	20	Plânes	21	97	30.6	60
139	4491	→	4000	1215	0.9	90	30	16	84	0	0	10	Plânes	21	0	30.6	0
97	1001	↑	3000	1255	39.4	0	1	20	0	0	80	5	Sagne	1	50	16.2	61
30	2302	↑	3000	1200	40.9	5	10	20	5	1	74	5	Sagne	1	50	16.2	55
130	2302	↑	3000	1130	37.9	1	1	44	1	0	55	5	Sagne	1	50	16.2	58
68	2411	↑	3000	1185	29.0	10	10	27	10	5	58	50	Sagne	1	50	16.2	57
74	2411	↑	3000	1260	29.2	20	10	44	16	5	36	40	Sagne	1	50	16.2	61
35	2431	↑	3000	1220	28.7	20	5	12	8	5	75	40	Sagne	1	50	16.2	59
96	2431	↑	3000	1180	22.4	20	5	19	20	32	30	50	Sagne	1	50	16.2	57
31	3000	↑	3000	1220	15.6	40	20	16	34	23	28	20	Sagne	1	50	16.2	59
32	3441	↓	3000	1140	9.1	70	20	19	51	2	28	60	Sagne	1	50	16.2	55
71	3441	→	3000	1105	9.5	60	25	18	42	5	35	80	Sagne	1	50	16.2	53
131	3441	↓	3000	1150	6.4	75	40	21	54	1	24	40	Sagne	1	50	16.2	56
133	3441	→	3000	1215	5.6	60	30	23	60	6	12	30	Sagne	1	50	16.2	59
134	3441	↓	3000	1160	5.6	70	40	18	68	0	15	60	Sagne	1	50	16.2	56
132	4342	↓	3000	1120	1.4	80	40	10	80	0	10	10	Sagne	1	50	16.2	53
148	1001	→	1000	1270	48.9	0	0	17	0	0	83	5	Sommartel	3	226	34.5	130
36	2411	↑	4000	1310	28.9	10	5	5	10	5	80	5	Sommartel	2	34	31.9	22
147	2411	↑	4000	1300	26.2	20	5	16	20	5	59	40	Sommartel	2	34	31.9	22
149	3411	↓	2000	1310	24.8	50	5	11	43	11	35	60	Sommartel	3	226	34.5	134
72	1501	↑	2000	1325	34.8	0	0	5	0	1	94	20	Meylandes	3	41	8.2	104
150	1501	↑	2000	1320	22.8	1	1	7	1	19	73	50	Meylandes	3	41	8.2	104
38	2591	↓	2000	1320	2.5	20	20	3	20	77	0	20	Meylandes	3	41	8.2	104
39	3511	→	3000	1330	13.2	35	15	5	33	39	22	40	Meylandes	4	76	16.4	96
151	4511	↓	3000	1320	0.5	80	20	17	80	3	0	80	Meylandes	3	41	8.2	104
152	4541	↓	3000	1350	1.5	80	40	0	80	20	0	80	Meylandes	1	64	14.7	92
37	3511	→	3000	1425	12.4	40	5	20	40	20	20	40	Chaumilles	2	48	16.4	65
40	3511	→	3000	1370	17.1	40	15	16	25	38	20	30	Chaumilles	2	48	16.4	63
153	3591	→	3000	1355	3.8	65	30	18	65	18	0	60	Chaumilles	2	48	16.4	62

Fig. 15.19:
Composition, charge et
statut dynamique de 64
stations.

Le diagnostic est tout autre dans le pâturage communal de **Muriaux** (Cerneux-Veusil Dessus). Ici, le modèle prédit presque partout une diminution du taux de boisement, sauf pour les stations 26 (voir aussi § 15.2.3.1) et 108. Les difficultés de régénération du boisé, qui sont ici évidentes, sont provoquées par une sur-utilisation de tous les types de phytocénoses. Les taux d'utilisation sont même parfois supérieurs à 100% (parcs 11 et 14), ce qui correspond à un sur-pâturage; dans de telles conditions d'exploitation intensive, l'attracteur ne peut être qu'un pâturage non boisé (**1001**).

Le pâturage de **Cormoret** (Pâturage du Droit, secteur sud) présente un statut dynamique plus équilibré. Le taux de boisement tendrait légèrement à augmenter dans les pâturages non boisés (**1001**) ainsi que dans les pâturages peu boisés exploités extensivement (**2241**), sans parler des parcelles mises en défens (**3291**). Il paraîtrait plutôt stable dans les pâturages peu boisés exploités intensivement (**2201**), dans les pâturages très boisés (**3211**) et dans les bois (non) pâturés (**4291**). L'effet global de cette évolution va dans le sens d'une extension des pâturages très boisés, à mettre en relation avec le développement important des buissons, qui a déjà fait régresser la surface des herbages dans certaines zones éloignées du village (cf. § 13.4).

Dans les deux estivages du site de Chasseral (Métairie des **Plânes** et Plan à l'**Égasse**), le modèle prédit une tendance à l'augmentation du boisement, sauf pour les bois pâturés (**4591**, **4491**) et certains pâturages très boisés (**3441**). L'attracteur se situe dans le domaine des pâturages très boisés. Il est à noter toutefois que ces résultats ne concernent pas les phytocénoses non boisées, installées sur de vastes replats, exploitées intensivement et probablement stables.

En ce qui concerne le Communal de la **Sagne**, on constate que les pâturages non et peu boisés tendent tous vers un état stable plus boisé (de type **3000**). Seul le type **3441** semble en équilibre avec les conditions actuelles d'exploitation, malgré une légère tendance à la diminution du taux de boisement, sans sortir du domaine des pâturages très boisés. Les bois pâturés (**4342**) montrent eux-même une tendance à s'en rapprocher. Cette dérive vers l'homogénéisation ne tient pas compte des différences considérables d'utilisation du replat au sommet de l'anticlinal par rapport à la pente de l'adret; elle confirme néanmoins l'évolution générale vers un boisement plus important, mise en évidence par les études diachroniques (cf. 13.4).

De profondes différences de comportement opposent les parcs 2 et 3 du pâturage du Grand **Sommartel**. Dans le parc 3, situé au nord, la charge en bétail est relativement faible et n'explique pas les difficultés de régénération effectivement constatées: le modèle prédit en effet une augmentation spectaculaire du taux de boisement dans les pâturages peu boisés (**2411**) de cette unité d'exploitation, l'attracteur étant un bois pâturé ! Les blocages climatiques et édaphiques, qui expliquent probablement en grande partie le déficit de régénération, ne sont pas pris en compte par le modèle, malgré la correction par l'altitude. Dans le parc 2 (secteur sud), les tendances évolutives sont opposées: la charge en bétail actuelle est très élevée (supérieure à la charge potentielle !) et devrait provoquer une diminution drastique du boisement, seul le type **1001**, dépourvu d'arbres, étant stable dans ces

conditions d'exploitation intensive.

Avec un taux d'utilisation très élevé, le pâturage des **Meylandes**-Dessus (secteur sud) évolue, selon les parcs, sous l'influence d'un attracteur de type pâturage peu ou très boisé, seul le cœnotaxon **3511** étant en équilibre avec les conditions d'exploitation. Les pâturages non boisés (**1501**) ont tendance à se boiser très lentement, tandis que les bois pâturés (**4511**, **4541**) voient décroître leur taux de boisement en dessous de 70%, avec une augmentation concomitante des pelouses et des prés pâturés.

Les stations étudiées dans le pâturage des Petites **Chaumilles** (types **3511** et **3591**) sont en équilibre avec les conditions de charge en bétail.

15.2.4. *Les limites du modèle*

En conclusion, ces simulations confirment l'intérêt prédictif et la robustesse du modèle, mais montrent également ses limites:

- Le frein à la croissance des arbres lié à l'altitude et à certaines situations stationnelles (crêtes ventées) est insuffisamment pris en compte, parce qu'encore très mal connu.
- La microhétérogénéité géomorphologique et pédologique des stations limite la connectivité des synusies et les possibilités de transformations temporelles.
- Le comportement sélectif très complexe du bétail induit de profondes irrégularités dans l'utilisation des herbages au sein même de la phytocénose; il dépend d'un grand nombre de facteurs difficiles à modéliser: accidents du relief, texture des strates arborescente et arbustive, date de première mise en pâture, type de bétail (génisses, vaches laitières, chevaux), etc.

En conséquence, il convient d'être très prudent dans l'utilisation du modèle à des fins de gestion, et de nuancer ses pronostics en tenant compte des particularités de la situation du pâturage étudié. Ce modèle devra être amélioré après une étape indispensable de *validation*, qui nécessitera plusieurs années d'observations (*monitoring*) sur des sites sélectionnés.

16. *Structure et organisation des estivages*

Résumé

L'étude agronomique de 37 unités d'exploitation pastorale (expertise MEISSER-RAC) montre que les charges en bétail et les apports d'engrais sont plus forts dans les pâturages tournants (généralement privés) que dans les libres parcours (communaux), et que la fertilisation est rarement en accord avec l'utilisation (en moyenne supérieure aux normes de fumure, surtout pour les engrais NPK).

*Les enquêtes et les **cartes agronomiques** effectuées sur les sites (expertise BESSON-SVVA) fournissent des renseignements très détaillés sur la structure des exploitations et la production fourragère des herbages. Le calcul des charges potentielles par la méthode DIETL est rendu difficile par la méconnaissance des apports des zones boisées.*

*Les **cartes des phytocénoses** des dix estivages sont accompagnées de cartes thématiques concernant le taux de boisement, l'indice de régénération, la diversité phytosociologique, la pression de pâturage et la valeur pastorale.*

*Les **statistiques** effectuées à partir des cartes des dix estivages suggèrent que l'indice de régénération est lié positivement à la biodiversité des phytocénoses, au taux de boisement et au recouvrement des buissons; il est par contre corrélé négativement avec la pression de pâturage. La diversité phytosociologique est maximale dans les estivages fortement boisés, à faible pression de pâturage et à indice de dominance spatiale élevé. L'altitude, qui influence fortement la composition phytocénotique, apparaît indépendante des autres descripteurs. La charge en bétail potentielle, qu'elle soit calculée selon la méthode DIETL ou à partir de la valeur pastorale, est fortement corrélée à la charge actuelle, ce qui suggère une bonne adéquation entre l'utilisation pastorale et la qualité des herbages.*

*La **typologie des estivages** du Jura suisse devrait s'appuyer sur un ensemble de critères liés à l'altitude, à la charge en bétail, au taux de boisement et au système d'exploitation.*

16.1. *Caractères généraux des estivages*

16.1.1. *Définition des unités d'exploitation pastorale*

Les pâturages boisés sont des constituants non exclusifs mais réguliers des estivages du Jura suisse. La notion d'*unité d'exploitation pastorale* peut s'appliquer à trois niveaux différents:

- Un **estivage** regroupe un ensemble de parcelles pâturées, généralement contiguës, gérées par un même exploitant (ou groupe d'exploitants).
- Un **secteur** est une subdivision d'un estivage utilisée par un seul troupeau.
- Un **parc** est une subdivision d'un secteur utilisé en pâture tournante: c'est la plus petite parcelle clôturée d'un seul tenant (unité d'exploitation élémentaire); dans un libre parcours le parc se confond avec le secteur.

16.1.2. *Utilisation et gestion des pâturages boisés*

Les renseignements qui suivent proviennent pour l'essentiel de l'étude de M. MEISSER (Annexe IV), portant sur 37 exploitations incluant les stations décrites par PATUBOIS en 1991 et 1992.

16.1.2.1. *Systèmes d'exploitation pastorale*

Les génisses se rencontrent sur presque tous les pâturages, les vaches et les veaux sur environ 50 % d'entre eux; les chevaux présentent de l'importance dans certaines régions (Franches-Montagnes). La charge en bétail se situe le plus souvent entre 0.5 et 1.5 UGB/ha de surface totale (une Unité Gros Bétail* équivaut à une vache laitière).

Deux types de systèmes de pâture concernent les pâturages boisés:

- Le *libre parcours*: le bétail (génisses essentiellement, mais très souvent mêlées à des vaches laitières, des veaux et des chevaux) parcourt librement le pâturage durant toute la durée d'estivage, celui-ci n'étant pas cloisonné. Ce type correspond à une utilisation extensive traditionnelle, encore fréquente dans les pâturages «communaux» (exploités par des communes ou des bourgeoisies): selon une statistique portant sur 37 exploitations, 50 % des vaches laitières pâturent librement dans des communaux, qui ne représentent que 30 % de l'échantillon.
- La *pâture tournante*: le pâturage est divisé en parcs (entre 2 et 10); le bétail (génisses, vaches laitières + veaux et chevaux, souvent en troupeaux séparés) passe d'un parc à l'autre selon une rotation de période variable (entre 2 et 7 rotations par estivage, soit tous les 20 à 80 jours). Ce type, qui correspond à une utilisation mi-intensive, tend à se répandre, surtout dans les pâturages exploités par des privés (ou par des syndicats d'élevage). Il s'accompagne d'une fertilisation plus poussée et de charges instantanées parfois très importantes, qui peuvent compromettre gravement la régénération.

16.1.2.2.***Fertilisation***

Tous les pâturages boisés étudiés à ce jour subissent une fertilisation en quantité très variable, à base d'engrais de ferme (fumier, lisier) et des engrais «PK» du commerce. Un apport d'azote minéral est fréquemment associé aux pâtures tournantes à vaches laitières. La fertilisation est souvent supérieure aux normes de fumure et ne semble pas toujours se faire sur une base raisonnée (épandage d'azote minéral sur les libres parcours, utilisation abusive des phosphates, mauvaise corrélation avec la charge en bétail).

16.1.2.3.***Essartage, débroussaillage***

Les buissons épineux et les ronces (qui jouent un rôle fondamental dans la régénération en protégeant les jeunes arbres de la dent du bétail) font plus ou moins régulièrement l'objet d'un débroussaillage partiel, mécanique ou chimique, destiné à éviter la perte de surfaces pastorales. Certaines plantes herbacées indésirables (chardons, vératres, rumex, gentianes) sont également éliminées, dans le cadre de l'entretien du pâturage (corvées).

16.1.2.4.***Sylviculture***

Le forestier intervient surtout en pâturage boisé pour éliminer les arbres dépérissants ou malades, et s'assurer du rajeunissement. Les bois récoltés sont généralement de qualité médiocre, ce qui rend les coupes souvent déficitaires. Les souches sont généralement laissées sur place, ce qui permet aux arbustes épineux ou aux ronces de s'installer et de protéger la régénération naturelle. Dans les cas difficiles (fréquents !), il est parfois procédé à des plantations (le plus souvent autour des souches), ainsi qu'à des mises en défens (protection des jeunes arbres par des clôtures). L'expérience personnelle du forestier et la tradition jouent un grand rôle dans la sélection des tiges et le façonnage de la structure (arbres isolés, bouquets, bosquets, dégagement des «chambres»).

16.1.2.5.***Le comportement du bétail***

Les premières études du comportement du bétail en pâturage boisé de type libre parcours (HAGNAUER 1993, SIMANTKE 1993) montrent que les bovins exploitent les différentes ressources du pâturage boisé selon des rythmes journaliers et saisonniers. Les parties boisées jouent un rôle important dans la protection contre les intempéries (pluie, vent), mais aussi dans le nourrissage en fin de saison, quand les réserves de nourriture des herbages les plus riches s'amenuisent. Ces observations confirment l'expérience des bergers et constituent un argument de poids en faveur du pâturage boisé équilibré et librement parcouru. Le système de la pâture tournante, en laissant moins de choix au bétail, risque, s'il est mal conçu, de provoquer de graves déséquilibres, dont les manifestations les plus visibles sont la fréquence des refus et les difficultés de régénération.

16.2. *Organisation comparée de dix estivages*

Les paragraphes qui suivent concernent les dix estivages étudiés en détail à l'intérieur des six sites sélectionnés (cf. § 8.2). Ils s'appuient en particulier sur les résultats des études agronomiques de A. BESSON et J.-B. WETTSTEIN (*Prométerre*, ex Service Vaudois de Vulgarisation Agricole, cf. rapport d'expertise, Annexe IV).

16.2.1. *Structure des exploitations*

L'organisation spatiale des exploitations pastorales (loges, points d'eau, portails, clôtures) est représentée sur les cartes agronomiques (Annexe I). Les numéros des unités d'exploitation figurant entre parenthèses dans les paragraphes qui suivent correspondent à ceux qui sont notés sur les cartes.

16.2.1.1. *Site de Cormoret*

Le **pâturage du Droit** (Cormoret BE) est subdivisé depuis 1992 en deux secteurs de libre parcours:

- Le *secteur nord* (1) est occupé par des génisses, seulement en début et en fin de saison.
- Le *secteur sud* (2) est occupé par des vaches laitières, des génisses, des veaux, des juments et des poulains.

16.2.1.2. *Site des Franches-Montagnes*

Le pâturage communal des **Vacheries** (Les Breuleux JU) est subdivisé en deux estivages:

- La partie sud (appelée *Breuleux Sud* dans la suite du chapitre) est un libre parcours accueillant des génisses et des veaux.
- La partie nord (appelée *Breuleux Nord* dans la suite du chapitre) fonctionne en rotation, accueille des vaches laitières, des veaux et des chevaux; le bétail est réparti en deux troupeaux dans deux secteurs:
 - Le *secteur est* est divisé en trois parcs (12, 113 et 114).
 - Le *secteur ouest* est divisé en quatre parcs (21, 22, 23 et 24).

Le pâturage communal du **Cerneux-Veusil Dessus** (Muriaux JU) est occupé uniquement par des génisses et subdivisé en deux secteurs de quatre parcs chacun (système de pâture tournante):

- Le *secteur nord* comprend les parcs 11, 12, 13 et 14.
- Le *secteur sud* comprend les parcs 21, 22, 23 et 24.

16.2.1.3. *Site du Communal de La Sagne*

Le **Communal de La Sagne** (La Sagne NE) est un vaste libre parcours occupé par des génisses, des veaux, des vaches laitières et des juments.

16.2.1.4. *Site du Grand Sommartel*

Le pâturage du **Grand Sommartel** (La Sagne NE, Les Ponts de Martel NE, Le Locle NE) est une pâture tournante occupée par des génisses, des chevaux

et des poneys. Il est divisé en trois parcs (1, 2 et 3).

16.2.1.5. *Site de Chasseral*

Le pâturage de la **Métairie des Plânes** (Saint-Imier BE, Villeret BE) est subdivisé en deux secteurs exploités en pâture tournante, complétés par trois parcelles de prairies de fauche (notées 24, 25 et 26 sur les cartes):

- Le *secteur ouest* est occupé par des génisses; il est subdivisé en 2 parcs (11 et 12).
- Le *secteur est* est occupé par des génisses et des vaches laitières; il est subdivisé en 3 parcs (21, 22 et 23).

Le pâturage de **Plan l'Égasse** (Saint-Imier BE) est une pâture tournante occupée par des génisses et des veaux, subdivisée en 4 parcs (1, 2, 3, 4). Un cinquième parc (5) est réservé à la vache du berger et n'est pas concerné par la rotation.

16.2.1.6. *Site du Marchairuz*

Le pâturage des **Meylandes Dessus** (Le Chenit VD) est subdivisé en deux secteurs exploités en pâture tournante:

- Le *secteur sud* est occupé par des vaches laitières; il se compose de 5 parcs (1, 2, 3, 4 et 5).
- Le *secteur nord* est occupé par des génisses et des veaux; il se compose de 4 parcs (6, 7, 8 et 9).

Le pâturage des **Petites Chaumilles** (Le Chenit VD), occupé par des génisses, est exploité en pâture tournante et divisé en 2 vastes parcs (1 et 2).

16.2.2. *Cartographie agronomique*

Les cartes agronomiques des pâturages de Cormoret (Pâturage du Droit), des Breuleux (les Vacheries), de Muriaux (Cerneux-Veusil Dessus), de la Sagne (Communal) et du Grand Sommartel ont été dressées par A. BESSON (cf. rapport d'expertise, Annexe IV) en utilisant la typologie de DIETL (1981). Le SVVA nous a également fourni les cartes digitalisées des Meylandes Dessus et des Petites Chaumilles. Ces cartes à l'échelle 1:5'000 sont insérées dans l'Annexe I.

À chaque unité de végétation, dont le diagnostic s'appuie sur l'aspect de la végétation (espèces dominantes et diagnostiques) et la profondeur du sol, correspond une production fourragère. La typologie DIETL ayant été définie dans des pâturages non boisés, la principale difficulté concerne les surfaces boisées, à l'intérieur desquelles il est nécessaire d'estimer pour chaque unité reconnue la diminution de rendement en fonction du taux de boisement. Cette technique se traduit sur la carte par la juxtaposition d'unités composites (hachurées) constituées de deux (parfois trois) couleurs, dont le gris qui représente la proportion de la production fourragère potentielle des unités à déduire en raison du boisement.

Le traitement de ces informations cartographiques dans un Système d'Information Géographique permet de calculer la production fourragère de chaque unité d'exploitation et d'en déduire sa charge en bétail potentielle, en admettant que les besoins d'une UGB sont de 18 kgMS/jour, refus

compris. La production fourragère est représentée pour chaque estivage (à l'exception des estivages du site de Chasseral qui n'ont pas fait l'objet d'une cartographie agronomique) sur deux cartes thématiques à l'échelle 1:25'000 qui accompagnent les cartes des phytocénoses (encart en troisième page de couverture): l'une se base sur les limites des unités agronomiques, l'autre sur celles des parcs.

16.2.3. *Cartographie des phytocénoses*

16.2.3.1. *Les complexes de végétation*

Les cartes des phytocénoses au 1:10'000 des 10 estivages, accompagnées chacune de 10 cartes thématiques au 1:25'000 sont regroupées dans l'Annexe I. Ces dernières sont présentées par paires: la première (à gauche) se base sur les contours des phytocénoses, la deuxième (à droite) sur les limites des parcs; en ce qui concerne le Communal de la Sagne, qui ne comporte qu'une seule unité d'exploitation, seule la première série est représentée. Chaque carte thématique permet de visualiser la distribution spatiale d'un critère extrait de la typologie des phytocénoses:

- Le **taux de boisement** est le recouvrement moyen de la strate arborescente, réparti en 4 classes qui correspondent aux limites des grands types de phytocénoses (cf. Chapitre 11).
- L'**indice de régénération** moyen est réparti en 5 classes.
- La **diversité phytosociologique** moyenne est répartie en 5 classes.
- La **pression de pâturage** moyenne est répartie en 6 classes.
- La **valeur pastorale** moyenne est répartie en 5 classes.

Le **pâturage du Droit** de Cormoret se compose d'une mosaïque de 6 types de phytocénose⁽¹⁾. Deux types dominant largement: **3211** (pâturages très boisés) et **2241** (pâturages peu boisés calcicoles). La partie sud-est, proche du village, se caractérise par un faible taux de boisement et une pression de pâturage élevée, tandis que le secteur nord est fortement boisé.

Le secteur **nord** du pâturage des **Vacheries** comporte 8 types de phytocénose. Le boisement est très inégalement réparti: la partie nord-ouest, proche du village, est complètement dépourvue d'arbres et exploitée très intensivement (type **1001**). L'indice de régénération est globalement faible. Le secteur **sud**, composé de 9 types de phytocénoses, est plus homogène et largement dominé par le type **3331** (pâturages très boisés). L'indice de régénération y est élevé.

Le pâturage du **Cerneux-Veusil Dessus** se compose de 7 types de phytocénose. Le chemin empierré qui le traverse du sud au nord sépare deux parties bien contrastées: les pâturages peu ou non boisés à forte valeur pastorale (**2301**, **1001**) dominant dans la partie est (parcs 11, 12, 13, 21, 22 et 24), tandis que la partie ouest (parcs 14 et 23) est dominée par les pâturages très boisés à faible valeur pastorale (**3331**). L'indice de régénération est faible dans l'ensemble des parcs.

Le **Communal de la Sagne** supporte 6 types de phytocénose. Les replats et les crêtes de la partie sommitale sont relativement peu boisés; les types

(1) Les types de phytocénoses, définis dans le Chapitre 11, sont désignés ici par leur code numérique. Une liste amovible est disponible dans le Volume III.

dominants sont **2411** et **1001**. Le taux de boisement du flanc sud de l'anticlinal est très important; les types dominants sont **3441** et **4342**.

Le pâturage du **Grand Sommartel** comporte 4 types de phytocénose. Les pâturages non ou peu boisés (**1001**, **2301**) dominent largement. L'indice de régénération est partout très faible, la pression de pâturage élevée.

Le pâturage de **Plan l'Égasse** est constitué de 5 types de phytocénose. Les replats sont dépourvus d'arbres (**1001**, **1501**), tandis que les pentes sont surtout occupées par des pâturages peu boisés (**2541**) à faible valeur pastorale.

Le pâturage de la **Métairie des Plânes** se compose de 5 types de phytocénose, essentiellement des pâturages peu boisés (**2401**, **2441**). L'indice de régénération est globalement faible, la valeur pastorale élevée.

Le pâturage des **Meylandes Dessus** est constitué de 6 types de phytocénose. Il est dominé par des pâturages très boisés (**3511**) sur les pentes et des pâturages peu boisés à forte pression pastorale sur les replats (**2502**). La partie sud se distingue par de vastes étendues de pâturages non boisés (**1501**) ainsi que par la présence de lapiaz (**2591**, **4511**).

Le pâturage des **Petites Chaumilles** se compose de 4 types de phytocénose, essentiellement des pâturages très boisés (**3511**).

16.2.3.2. *Statistiques spatiales*

Le tableau de la figure 16.1 présente les principaux résultats des statistiques spatiales appliquées à l'aide du logiciel *Fragstats* aux cartes des phytocénoses des 10 estivages (cf. § 8.2.5.2). Ces indices spatiaux peuvent être mis en relation (cf. § 16.2.4) avec les caractères écologiques des estivages qui sont résumés dans la partie inférieure du tableau (altitude moyenne, valeur pastorale moyenne, recouvrement moyen des strates arborescente et arbustive, pression de pâturage moyenne, diversités synusiale et phytosociologique moyennes, indice de régénération moyen, charge actuelle selon le rapport BESSON, charge potentielle calculée à partir de la valeur pastorale et de l'altitude, taux d'utilisation).

16.2.3.3. *Relations spatiales entre les phytocénoses*

La figure 16.2 regroupe les matrices d'affinité entre les types de phytocénoses des 10 estivages. L'indice d'*affinité* (cf. § 8.2.5.2) permet d'analyser les contacts privilégiés entre paires de cœnotaxons élémentaires. Les valeurs proches de 0 sont interprétées comme une indépendance entre les deux types. Un indice positif indique une affinité, un indice négatif une exclusion. Quand le calcul des indices est impossible (valeurs infinies), les valeurs arbitraires 10 (quand $r_{ij}=1$ ou $p_{ij}=0$) et -10 (quand aucun contact n'a été observé ou quand $p_{ij}=1$ ou $r_{ij}=0$) sont utilisés.

Dans le site de **Cormoret**, on remarque un contact privilégié entre les types **2241** (pâturages peu boisés) et **3291** (parcelles mises en défens), ainsi qu'entre **1001** et **2201** (pâturages intensifs).

L'analyse de la carte des **Breuleux** révèle l'affinité entre **2331** et **3332** (pâturages boisés hygrophiles), tandis que dans le pâturage de **Muriaux** on

			Cormoret	BreuleuxN	BreuleuxS	Muriaux	Sagne	Sommartel	Planes	Egasse	Meylandes	Chaumillies
Unité			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S	Surface totale	ha	105	63	128	100	400	62	59	33	140	94
LPI	Indice du plus grand fragment	%	48.24	34.68	25.25	34.93	46.45	26.30	52.24	36.09	52.32	59.75
N	Nombre de fragments	frag.	15	25	35	22	38	19	11	12	33	23
PD	Densité des fragments	frag./100ha	14.28	39.68	27.42	22.06	9.50	30.78	18.76	36.62	23.50	24.48
TE	Longueur totale des contours	m	8'493	8'450	13'435	9'804	31'696	5'931	5'061	4'184	18'388	10'517
ED	Densité des contours	m/ha	80.87	134.12	105.27	98.28	79.21	96.08	86.32	127.67	130.95	111.92
MPFD	Dimension fractale		1.36	1.37	1.38	1.36	1.38	1.36	1.35	1.37	1.38	1.38
SHDI	Diversité		1.11	1.58	1.58	1.64	1.41	1.18	1.22	1.34	1.36	0.91
m	Nombre de types de phytocénoses	types	6	8	9	7	6	4	5	5	6	4
PRD	Densité des types	types/100ha	5.71	12.70	7.05	7.02	1.50	6.48	8.53	15.26	4.27	4.26
SHEI	Équitabilité		0.62	0.76	0.72	0.84	0.78	0.85	0.76	0.83	0.76	0.65
DN	Dominance		0.38	0.24	0.28	0.16	0.22	0.15	0.24	0.17	0.24	0.35
IJI	Juxtaposition	%	54.73	71.92	72.78	68.51	72.57	91.71	76.67	72.97	64.57	58.63
Altitude	Altitude moyenne	m	820	1'020	1'030	1'050	1'220	1'290	1'290	1'390	1'320	1'400
ChargeAct	Charge en bétail actuelle	UGBjours/ha	113	134	34	131	50	104	108	69	53	55
ChargePot	Charge en bétail potentielle	UGBjours/ha	128	198	66	149	86	166	172	120	73	78
Utilisation	Taux d'utilisation	%	57	68	52	88	58	63	63	57	73	70
VPm	Valeur pastorale		16.4	31.7	10.6	24.5	16.4	33.5	34.7	26.1	15.0	17.1
RecA	Recouvrement de la strate arborescente	%	42	15	56	30	46	12	17	10	34	30
RecB	Recouvrement de la strate arbustive	%	18	4	9	5	18	3	5	5	11	9
IndRég	Indice de régénération moyen		4.77	2.22	6.24	2.67	8.96	1.48	3.00	3.38	6.15	4.93
Pression	Pression de pâturage moyenne		1.99	2.96	2.10	2.66	2.11	2.97	2.66	2.66	1.70	1.90
DivSyn	Diversité synusiale moyenne		2.44	2.08	2.65	2.41	2.64	2.09	2.07	2.00	2.60	2.64
DivPhy	Diversité phytosociologique moyenne		15.9	8.7	11.6	10.2	12.9	9.4	8.9	8.3	11.3	12.2

Fig. 16.1:
Indices spatiaux
et caractères
écologiques des
10 estivages.

Cormoret

2201	2.194				
2241	-2.541	-1.333			
3211	-1.739	-10	-0.635		
3291	-10	-10	10	-10	
4291	-3.079	-10	-3.113	-0.161	-10
	1001	2201	2241	3211	3291

Breuleux

2301	-1.028								
2302	-0.073	-1.151							
2331	-1.923	-10	-10						
3311	0.42	-0.979	0.601	-10					
3331	-1.547	0.013	-1.023	-0.692	-6.111				
3332	-2.326	-10	-10	4.195	-10	-2.868			
4311	-10	0.799	-0.235	-10	-1.283	-10	-10		
4331	-2.243	-1.34	-2.488	-2.014	-0.803	0.788	-0.764	-0.22	
4341	-10	1.256	-1.513	-10	-10	0.022	-10	-10	-10
	1001	2301	2302	2331	3311	3331	3332	4311	4331

Muriaux

2301	-2.757								
2302	0.073	-10							
3311	-10	-3.288	-10						
3331	-10	0.504	1.759	-0.816					
3332	2.11	-0.339	-10	-10	-6.037				
4331	-10	-1.536	-10	2.314	-1.306	-1.139			
	1001	2301	2302	3311	3331	3332			

Sagne

2302	-3.572								
2411	0.388	-1.126							
2431	-1.06	-10	-0.559						
3441	-2.207	-0.643	-3.06	-0.989					
4342	-3.409	-2.234	-10	-10	1.951				
	1001	2302	2411	2431	3441				

Sommartel

2301	-0.969				
2411	-0.99	-2.543			
3411	-2.798	-0.824	-1.173		
	1001	2301	2411		

Plânes

2441	-0.915				
2541	0.35	-1.679			
3441	-1.669	-2.15	-10		
4491	-2.404	-1.539	-10	0.033	
	2401	2441	2541	3441	

Égasse

1501	-10				
2541	0.221	-0.89			
3541	-2.68	0.922	-2.895		
4591	-0.181	-2.159	-1.825	-2.563	
	1001	1501	2541	3541	

Meylandes

2502	-2.454				
2591	0.396	-3.174			
3511	-1.275	0.731	-7.039		
4511	-0.847	-2.422	2.534	-2.805	
4541	-10	-1.078	-10	-0.684	-10
	1501	2502	2591	3511	4511

Chamilles

2502	-5.312				
3511	-10	-2.634			
4511	0.236	-10	-1.897		
	1501	2502	3511		

Fig. 16.2:
Matrices d'affinité entre
les types de phytocé-
nose des 10 estivages.

remarque surtout celle entre **3311** et **4331** (pâturages très boisés et bois pâturés sur calcaire).

Dans le pâturage des **Meylandes**, les types **2591** et **4511** sont nettement associés: ils sont tous deux liés à des lapiaz.

16.2.4. *Ordination des estivages*

16.2.4.1. *Ordination écologique des estivages*

L'ordination est une technique d'analyse globale des ressemblances et des dissemblances entre les estivages qui vise à dégager les critères les plus discriminants pour une éventuelle typologie. Dans un premier temps, on néglige la composition phytocénotique et on réalise une Analyse en Composantes Principales* (ACP) sur la matrice de corrélation entre 20 descripteurs écologiques des 10 estivages (données tirées du tableau de la fig. 16.1). Le tableau de la figure 16.3 présente les coefficients de corrélation entre les 20 variables; les diagrammes d'ordination de la figure 16.4 illustrent les principaux résultats de l'ACP (axes 1 et 2).

L'axe 1 représente 49% de la variation, l'axe 2 15%, soit un total de 64% pour le plan 1-2 projeté. L'axe 1 est corrélé positivement à la pression de pâturage et négativement au taux de boisement. L'axe 2 est corrélé positivement à l'altitude.

On peut distinguer quatre grands groupes de descripteurs, à l'intérieur desquels les corrélations positives sont importantes:

- Un premier groupe réunit différents indices spatiaux de diversité (SHDI, PRD), de fragmentation (PD, ED) et de contagion (IJI), plus ou moins liés à l'altitude.
- Un deuxième groupe rassemble les descripteurs liés à la charge en bétail (pression

ChargeAct	-0.433																		
ChargePot	-0.215	0.913																	
Utilisation	0.060	0.443	0.224																
VP	0.207	0.706	0.903	0.186															
RecA	-0.444	-0.533	-0.718	-0.221	-0.887														
RecB	-0.349	-0.386	-0.571	-0.310	-0.730	0.750													
IndRég	0.004	-0.755	-0.813	-0.328	-0.812	0.797	0.830												
Pression	-0.005	0.675	0.868	0.103	0.887	-0.736	-0.750	-0.787											
DivSyn	-0.141	-0.613	-0.828	0.055	-0.905	0.885	0.692	0.800	-0.860										
DivPhy	-0.475	-0.252	-0.519	-0.202	-0.731	0.748	0.899	0.615	-0.745	0.720									
Surface	-0.039	-0.441	-0.471	-0.159	-0.490	0.608	0.731	0.844	-0.431	0.611	0.476								
LPI	0.297	-0.166	-0.278	0.174	-0.206	0.079	0.428	0.351	-0.592	0.328	0.387	0.192							
PD	0.184	0.177	0.359	0.027	0.416	-0.597	-0.766	-0.622	0.554	-0.572	-0.710	-0.671	-0.514						
ED	0.301	-0.097	-0.015	0.209	0.050	-0.362	-0.459	-0.236	0.074	-0.193	-0.504	-0.432	-0.105	0.801					
MPPD	0.217	-0.785	-0.775	-0.155	-0.725	0.504	0.375	0.696	-0.601	0.669	0.249	0.480	0.098	0.053	0.415				
SHDI	-0.373	0.146	0.144	0.194	-0.006	0.171	-0.171	0.016	0.303	-0.034	-0.340	0.152	-0.615	0.234	0.232	0.097			
PRD	0.025	0.368	0.530	-0.100	0.539	-0.643	-0.647	-0.635	0.645	-0.791	-0.685	-0.681	-0.407	0.791	0.547	-0.295	0.274		
DN	-0.356	-0.197	-0.359	-0.271	-0.538	0.503	0.577	0.359	-0.654	0.499	0.738	0.038	0.549	-0.345	-0.165	0.215	-0.502	-0.324	
IJI	0.314	0.118	0.420	-0.166	0.620	-0.458	-0.588	-0.390	0.709	-0.549	-0.664	-0.089	-0.629	0.345	-0.054	-0.290	0.230	0.227	-0.765
Altitude																			
ChargeAct																			
ChargePot																			
Utilisation																			
VP																			
RecA																			
RecB																			
IndRég																			
Pression																			
DivSyn																			
DivPhy																			
Surface																			
LPI																			
PD																			
ED																			
MPPD																			
SHDI																			
PRD																			
DN																			
IJI																			

Fig. 16.3: Matrice de corrélation entre 20 descripteurs spatiaux et écologiques de 10 estivages.

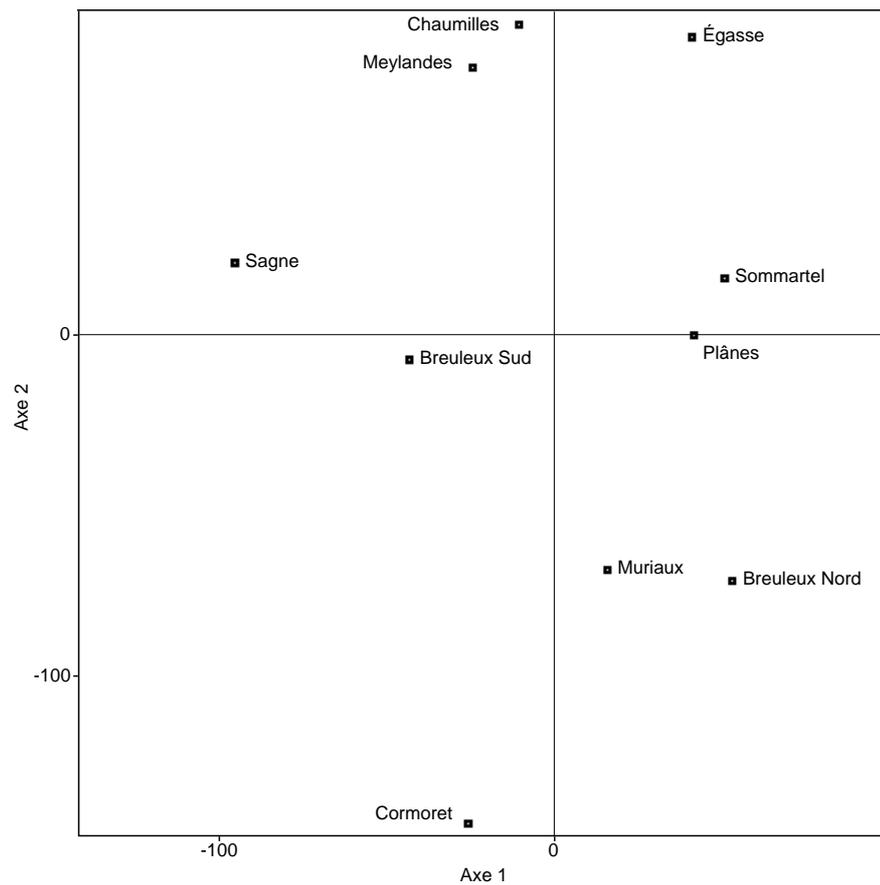
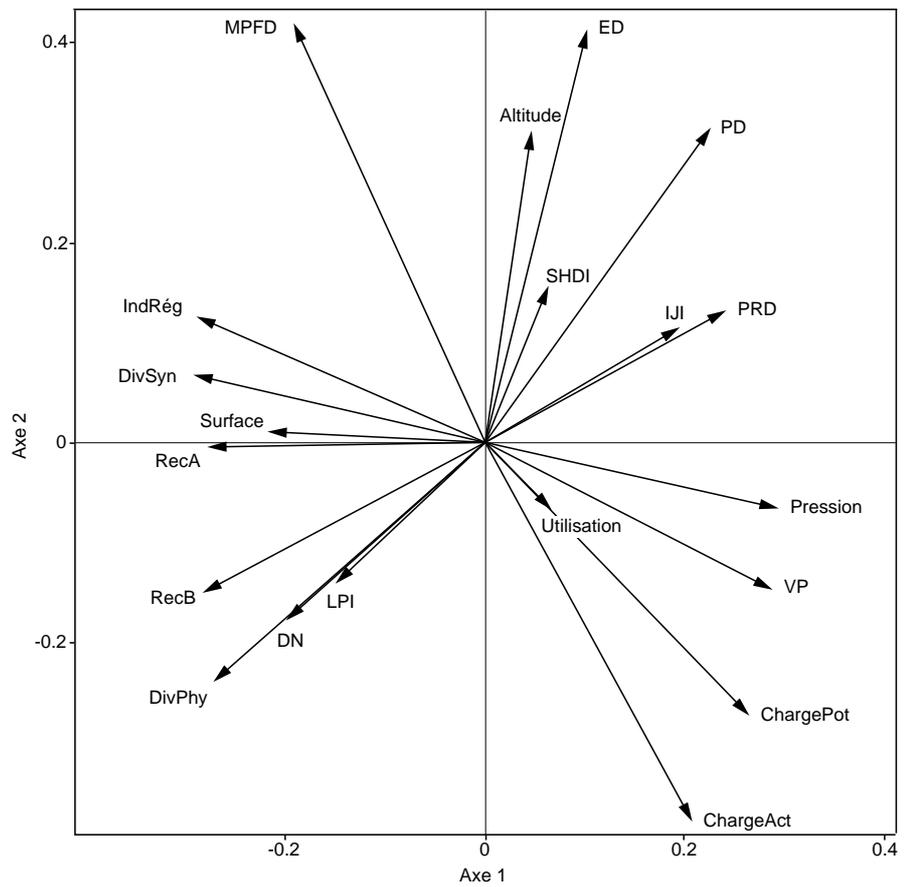


Fig. 16.4: Projection du plan 1-2 de l'ACP (20 descripteurs spatiaux et écologiques en haut, 10 estivages en bas).

de pâturage, valeur pastorale, charge potentielle et actuelle, taux d'utilisation).

- Un troisième groupe, plus ou moins opposé au premier, réunit la diversité phytosociologique et le recouvrement des buissons, ainsi que les indices spatiaux liés à la dominance (DN, LPI).
- Un quatrième groupe, plus ou moins opposé au deuxième, rassemble la diversité synusiale, l'indice de régénération, le recouvrement des arbres et la surface totale de l'estivage.

On peut ainsi mettre en évidence — sans pouvoir cependant les valider par des tests statistiques en raison du faible nombre d'estivages — d'intéressantes interdépendances entre les descripteurs:

- L'indice de *régénération* est lié à la biodiversité des phytocénoses (surtout la diversité synusiale), au taux de boisement et au recouvrement des buissons. Comme on pouvait s'y attendre, il est d'autant plus élevé que la pression de pâturage, la valeur pastorale et la charge en bétail actuelle sont faibles. Il semble indépendant par contre de l'altitude et du taux d'utilisation. Dans notre échantillon, la régénération semble favorisée par une grande superficie de l'estivage.
- La *diversité* phytosociologique est fortement corrélée avec le recouvrement des buissons: elle est maximale dans des estivages fortement boisés, à faible pression de pâturage et à indice de dominance spatiale élevé.
- La *charge* actuelle et la charge potentielle sont intimement liées entre elles, ce qui suggère une bonne adéquation entre l'utilisation pastorale et la qualité des herbages.

L'ordination des estivages (fig. 16.4, en bas) selon ces critères reflète le rôle discriminant de l'altitude, du taux de boisement et de la pression de pâturage. L'axe 2 oppose nettement les estivages de l'étage subalpin (Chaumilles, Meylandes, Égasse) et celui de l'étage montagnard inférieur (Cormoret). L'axe 1 oppose le Communal de la Sagne (taux de boisement élevé, faible pression de pâturage, grande surface) et son voisin géographique, le Grand Sommartel (faible taux de boisement, forte pression de pâturage, faible surface), qui présente davantage de ressemblance avec la Métairie des Plânes. Le site des Franches-Montagnes est éclaté en deux groupes: Muriaux et Breuleux Nord sont isolés de Breuleux Sud par leur charge en bétail élevée et leur faible indice de régénération.

16.2.4.2.

Ordination phyto-écologique des estivages

Le tableau de la figure 16.5 représente les surfaces relatives des différents types de phytocénose dans les 10 estivages étudiés. On constate que la composition varie peu à l'intérieur d'une même site tandis que les estivages les plus éloignés géographiquement n'ont que très peu d'éléments communs. Le faible nombre d'objets et leurs fortes différences de composition phytocénotique ne rendent pas très pertinente une ordination purement phytosociologique des estivages. Par contre, il peut être intéressant de savoir dans quelle mesure les données phytosociologiques reflètent les caractères écologiques étudiés dans le paragraphe précédent. Dans ce but, on effectue une Analyse Canonique des Correspondances* (ACC) en utilisant comme matrice «espèces» le tableau de données phytosociologiques (fig. 16.5) et

comme matrice «environnement» le tableau des descripteurs spatiaux et écologiques (fig. 16.1).

Pour cette ordination sous contrainte, on retient quatre variables écologiques actives, les 16 autres (variables passives) étant simplement projetées *a posteriori* sans intervenir dans l'analyse. Les variables actives sont sélectionnées en fonction de leur rôle important dans l'ACP et de leur relative indépendance; il s'agit de l'altitude, de la charge en bétail actuelle, de la diversité phytosociologique et de l'indice de régénération.

L'axe 1 explique 18.1% de la variation des données phytosociologiques, l'axe 2 14.9%, soit un total de 33% pour le plan 1-2 (fig. 16.6). Le test de Monte-Carlo* n'est pas significatif pour l'analyse globale ($p=0.24$) en raison du faible nombre d'objets (10 estivages pour 4 variables explicatives). Les résultats doivent donc être interprétés avec prudence.

L'altitude, fortement corrélée avec l'axe 1, explique à elle seule 17.1% de la variation des données phytosociologiques. La diversité phytosociologi-

Cornoret	BreuleuxN	BreuleuxS	Muriaux	Sagne	Sommattel	Planes	Egasse	Meylandes	Chaumilles
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Pâturages non boisés

1001	4.05	39.12	3.40	12.05	5.63	44.69	.	38.66	.	.
1501	13.20	10.46	16.48
1000	4.05	39.12	3.40	12.05	5.63	44.69	0.00	51.86	10.46	16.48

Pâturages peu boisés

2201	0.95
2241	38.66
2301	.	14.79	3.83	37.27	.	6.63
2302	.	23.65	3.08	3.70	10.12
2331	.	.	5.52
2431	1.62
2411	15.44	35.12
2401	55.84	.	.	.
2441	20.56	.	.	.
2541	10.31	36.01	.	.
2502	20.32	17.78
2591	5.57	.
2000	39.61	38.44	12.43	40.97	27.18	41.75	86.71	36.01	25.89	17.78

Pâturages très boisés

3211	48.75
3291	0.82
3311	.	13.28	4.09	3.53
3331	.	5.48	46.62	23.88
3332	.	.	6.99	14.23
3441	49.21	.	10.23	.	.	.
3411	13.55
3541	6.87	.	.
3511	53.09	65.31
3000	49.57	18.76	57.70	41.64	49.21	13.55	10.23	6.87	53.09	65.31

Bois pâturés

4291	6.77
4311	.	0.95	1.28
4331	.	1.34	25.20	5.34
4341	.	1.39
4342	17.98
4491	3.07	.	.	.
4591	5.26	.	.
4511	7.50	0.43
4541	3.05	.
4000	6.77	3.68	26.48	5.34	17.98	0.00	3.07	5.26	10.55	0.43

Fig. 16.5: Composition phytocénologique de 10 estivages. Les valeurs correspondent aux recouvrements relatifs (en pourcentage de la surface totale) des cœnotaxons élémentaires (lignes) dans les estivages (colonnes). Les totaux par grand type de phytocénose figurent en italique.

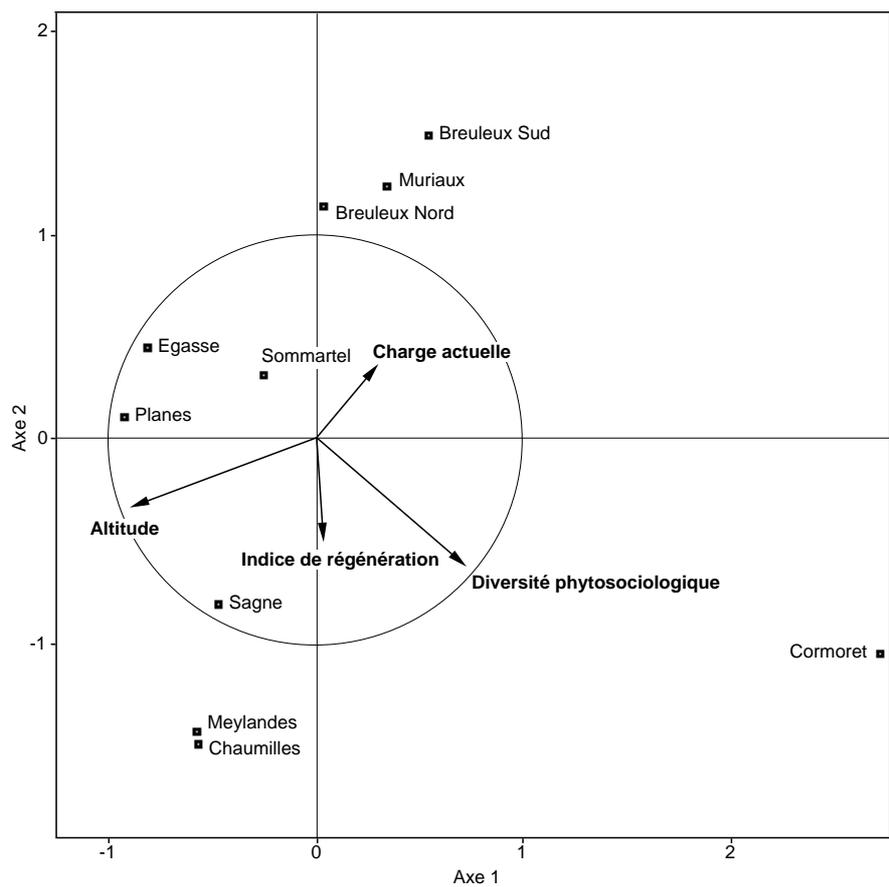
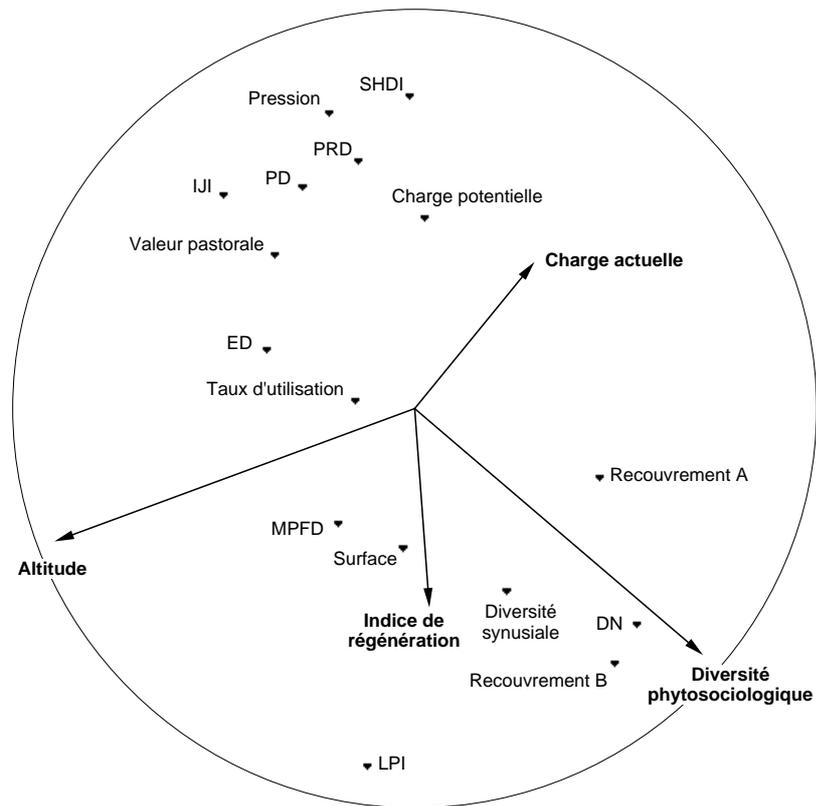


Fig. 16.6: Projection des vecteurs (4 variables écologiques actives et 16 variables passives, en haut) et des objets (10 estivages, en bas) sur le plan 1-2 de l'ACC. Dans les deux diagrammes, les flèches représentent les variables actives.

que, corrélée avec les axes 1 et 2, explique 15.9% de cette variation. Les deux autres variables sont corrélées principalement avec les axes 3 et 4 (non représentés ici): l'indice de régénération explique 10.7% de la variation, la charge en bétail actuelle 10.1%. Les quatre variables rendent compte ensemble de 51.3% de la variation.

L'ordination des estivages, contrainte par ces quatre variables, reste très influencée par leur proximité géographique: les objets ont tendance à se regrouper par site, beaucoup plus que dans l'ordination écologique par l'ACP (§ 16.2.4.2). L'influence de la charge en bétail est beaucoup moins sensible, tout au moins sur ces deux axes principaux.

16.2.4.3.

Ordination écologique des parcs

Les parcs constituant les unités d'exploitation pastorale élémentaires (cf. § 16.1.1), il paraît opportun d'étudier à leur niveau les relations entre les

Estivage	Parc (n°)	Surface (hectares)	Altitude (mètres)	Valeur pastorale	Rendement (VP)	Rendement (Besson)	Indice de régénération	Taux de boisement (%)	Diversité phytosociologique	Pression de pâturage	Charge actuelle (UGB)	Jours d'estivage	Charge actuelle (UGB/ha)	Charge potentielle (UGB/ha)	Taux d'utilisation
Breuleux Sud	3	127.64	1'030	10.61	11.85	9.80	6.21	56.2	11.51	2.10	30.0	145	34	66	52%
Breuleux Nord	113	9.09	1'020	33.74	38.04	33.02	2.14	12.5	7.92	3.05	46.0	37	187	211	89%
Breuleux Nord	114	20.30	1'020	28.70	32.36	22.78	2.29	21.7	8.86	2.79	46.0	37	84	180	47%
Breuleux Nord	12	6.80	1'020	39.07	44.05	51.49	0.56	3.4	5.43	3.35	46.0	37	250	245	102%
Breuleux Nord	21	6.24	1'020	37.14	41.87	48.84	1.06	5.7	7.06	3.22	31.0	28	139	233	60%
Breuleux Nord	22	5.56	1'020	29.70	33.49	30.40	1.54	15.2	9.67	2.86	31.0	28	156	186	84%
Breuleux Nord	23	6.76	1'020	31.94	36.01	33.00	2.22	12.2	9.79	2.93	31.0	28	128	200	64%
Breuleux Nord	24	8.22	1'020	29.23	32.96	34.34	3.05	18.3	8.94	2.85	31.0	28	106	183	58%
Muriaux	11	6.72	1'050	32.18	35.24	47.33	1.39	15.7	8.82	2.96	48.5	34	245	196	125%
Muriaux	12	11.21	1'050	25.19	27.59	40.67	3.10	30.4	11.28	2.71	48.5	34	147	153	96%
Muriaux	13	16.60	1'050	28.80	31.54	36.03	1.98	23.2	9.12	2.87	48.5	34	99	175	57%
Muriaux	14	13.51	1'050	16.07	17.60	22.48	4.77	43.0	10.46	2.31	48.5	34	122	98	125%
Muriaux	21	8.96	1'050	36.90	40.41	38.13	0.23	6.0	7.90	3.15	48.5	34	184	225	82%
Muriaux	22	10.23	1'050	29.60	32.42	32.15	1.20	22.9	10.09	3.00	48.5	34	161	180	89%
Muriaux	23	22.41	1'050	13.57	14.86	18.32	4.42	51.1	11.37	2.18	48.5	34	74	83	89%
Muriaux	24	8.18	1'050	30.04	32.90	38.78	1.03	20.7	10.30	2.96	48.5	34	202	183	110%
Cormoret	1	30.09	900	12.05	15.40	14.92	6.82	54.3	15.77	1.76	38.0	40	51	86	59%
Cormoret	2	74.93	800	18.11	26.03	21.52	3.95	36.6	15.89	2.08	42.0	148	83	145	57%
Égasse	1	12.35	1'430	23.31	18.75	•	3.46	11.5	9.00	2.53	19.6	45	71	104	69%
Égasse	2	9.83	1'430	30.03	24.15	•	2.35	8.3	7.19	2.88	19.6	60	120	134	89%
Égasse	3	4.75	1'350	27.89	23.76	•	3.16	9.3	7.73	2.77	19.6	13	54	132	41%
Égasse	4	4.82	1'400	20.90	17.17	•	6.09	14.8	10.02	2.31	19.6	9	37	95	38%
Plânes	11	2.59	1'180	35.67	34.76	•	2.20	18.4	9.35	2.72	7.0	40	108	193	56%
Plânes	12	3.94	1'210	39.27	37.32	•	0.87	10.1	8.77	2.87	7.0	50	89	207	43%
Plânes	21	18.29	1'230	30.55	28.56	•	5.02	27.1	9.67	2.52	48.0	37	97	159	61%
Plânes	22	17.80	1'320	32.85	28.62	•	3.31	13.9	8.67	2.57	48.0	37	100	159	63%
Plânes	23	10.35	1'260	39.33	35.90	•	0.87	9.6	8.67	2.86	48.0	37	172	199	86%
Sagne	0	400.69	1'200	16.20	15.53	16.76	9.16	46.1	13.33	2.10	179.0	112	50	86	58%
Sommartel	1	5.68	1'280	36.44	32.74	28.76	1.22	10.7	7.84	3.16	61.0	20	215	182	118%
Sommartel	2	35.76	1'290	31.86	28.40	18.97	1.84	15.7	10.35	2.89	61.0	20	34	158	22%
Sommartel	3	17.58	1'300	34.54	30.55	19.07	1.04	5.8	8.70	3.03	61.0	65	226	170	133%
Meylandes	1	22.08	1'330	14.72	12.73	14.36	6.91	36.8	12.13	1.73	44.0	32	64	71	90%
Meylandes	2	11.26	1'330	20.65	17.86	16.23	3.40	22.2	8.43	2.07	44.0	18	70	99	71%
Meylandes	3	21.24	1'330	8.22	7.11	9.56	7.98	40.5	8.03	1.06	44.0	20	41	39	105%
Meylandes	4	8.10	1'340	16.43	14.10	15.62	5.15	31.4	12.15	1.86	44.0	14	76	78	97%
Meylandes	5	20.39	1'380	19.41	16.18	16.42	4.11	25.9	11.89	2.05	44.0	36	78	90	86%
Meylandes	6	23.29	1'350	13.77	11.73	11.41	6.28	9.0	13.13	2.63	17.6	41	31	65	48%
Meylandes	7	16.86	1'350	14.81	12.62	14.49	5.90	31.1	12.95	1.88	17.6	39	41	70	58%
Meylandes	8	3.58	1'290	23.80	21.22	30.08	2.75	43.0	11.31	1.47	17.6	17	84	118	71%
Meylandes	9	13.52	1'320	13.75	11.98	11.59	9.06	40.2	11.29	1.67	17.6	24	31	67	47%
Chamilles	1	45.85	1'370	17.78	14.92	12.53	4.72	29.3	12.11	1.93	43.0	67	63	83	76%
Chamilles	2	47.56	1'400	16.40	13.47	10.29	5.18	31.4	12.36	1.86	43.0	53	48	75	64%

Fig. 16.7: Caractères écologiques des 42 parcs des 10 estivages, déduits de la cartographie des phytocénoses et du rapport BESSON (en italique). Les lignes horizontales séparent les secteurs d'exploitation.

descripteurs écologiques. Le tableau de la figure 16.7 synthétise les données disponibles à partir du rapport BESSON (enquêtes pastorales, cartes agronomiques) et des cartes des phytocénoses, pour les 42 parcs qui constituent les estivages étudiés.

La régression entre les *rendements* (production fourragère exprimée en quintaux de matière sèche par hectare) calculés à partir de la carte des phytocénoses et de la carte agronomique montre une bonne corrélation linéaire (fig. 16.8).

La *matrice de corrélation* entre 10 variables extraites du tableau de la figure 16.7 et les résultats de l'*Analyse en Composantes Principales** de ces données (42 parcs, 10 variables écologiques) sont présentés dans la figure 16.9. Le plan 1-2 de l'ACP exprime 70.5% de la variation totale, avec 57.6% pour l'axe 1 et 12.9% pour l'axe 2.

On constate que la valeur pastorale, la charge en bétail potentielle et la pression de pâturage sont fortement corrélées positivement entre elles et négativement par rapport à l'indice de régénération, la diversité phytosociologique et le taux de boisement. Le taux d'utilisation est corrélé positivement avec la charge en bétail actuelle mais semble indépendant des autres variables. L'altitude et la surface sont relativement peu corrélées aux autres descripteurs. Les figures 16.10 et 16.11 montrent les diagrammes de dispersion et les régressions linéaires entre deux couples de variables fortement corrélées.

Ces résultats confirment et affinent les corrélations déduites de l'analyse des estivages.

Fig. 16.8:
Régression linéaire
entre la production
fourragère (rendement
exprimé en qMS/ha)
calculée à partir des
cartes agronomiques
(méthode DIETL) et à
partir des cartes des
phytocénoses (mé-
thode synusiale
intégrée).

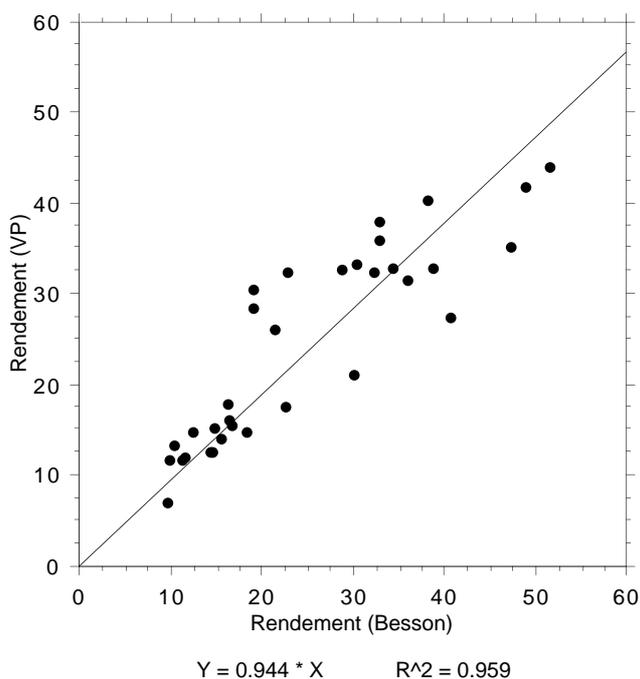
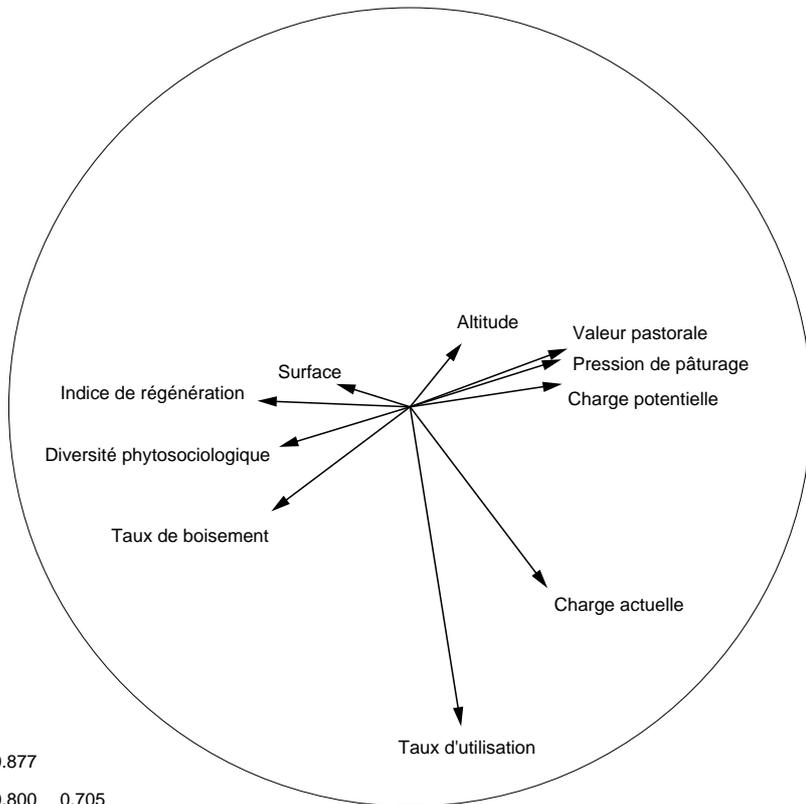


Fig. 16.9: Matrice de corrélation et projection du plan 1-2 de l'ACP (42 parcs, 10 variables).



Altitude	-0.089								
Valeur pastorale	-0.314	0.227							
Indice de régénération	0.469	-0.142	-0.877						
Taux de boisement	0.409	-0.340	-0.800	0.705					
Diversité phytosociologique	0.378	-0.561	-0.705	0.613	0.692				
Pression de pâturage	-0.222	0.198	0.859	-0.809	-0.782	-0.613			
Charge actuelle	-0.266	0.104	0.718	-0.740	-0.525	-0.543	0.707		
Charge potentielle	-0.277	0.052	0.941	-0.866	-0.686	-0.612	0.868	0.769	
Taux d'utilisation	-0.177	0.132	0.111	-0.254	-0.047	-0.237	0.122	0.699	0.130

Fig. 16.10: Régression linéaire entre la valeur pastorale et l'indice de régénération (42 parcs répartis en 10 estivages).

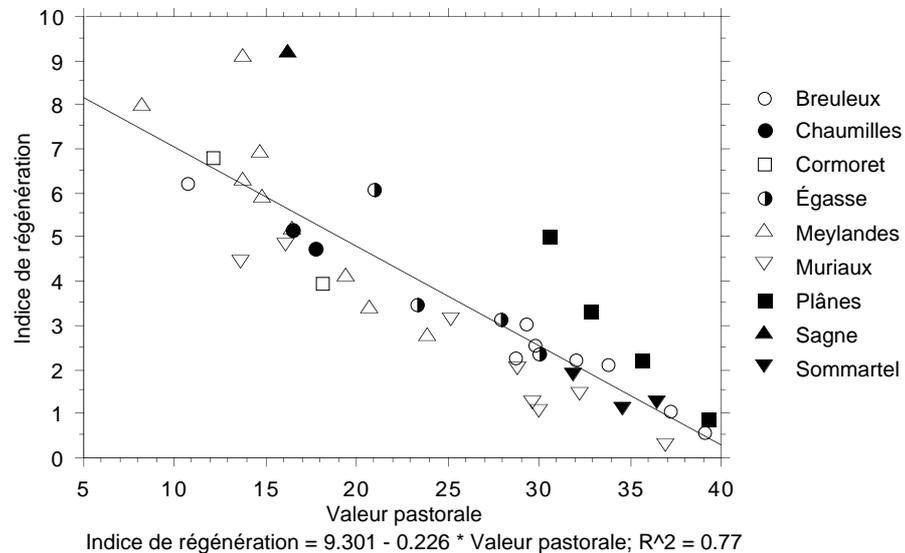
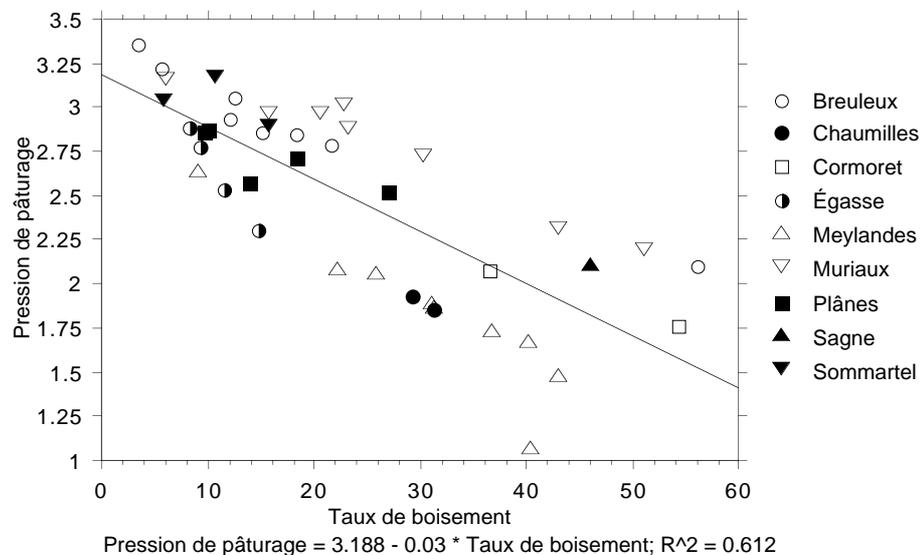


Fig. 16.11:
Régression linéaire
entre le taux de
boisement (pourcen-
tage de recouvren-
te de la strate arbores-
cente) et la pression de
pâturage (42 parcs
répartis en 10 estiva-
ges).



16.3.

Critères pour une typologie des estivages

Les analyses précédentes suggèrent que la typologie phyto-écologique des estivages devrait s'appuyer en priorité sur quatre groupes de critères qu'il conviendrait de hiérarchiser de la manière suivante:

- L'*altitude* (liée à la composition phytocénotique)
- La *charge en bétail actuelle* (liée à la pression de pâturage et à la valeur pastorale).
- Le *taux de boisement* (lié à l'indice de régénération et à la biodiversité).
- Le *système d'exploitation* (libre parcours ou pâture tournante).

La typologie des estivages n'entre pas dans le cadre de PATUBOIS. Ces résultats fournissent néanmoins les bases méthodologiques pour son élaboration. Ils montrent aussi toute la complexité d'une telle entreprise, qui nécessite la prise en compte de nombreux critères.

17. Bilan de la recherche

Résumé

Une part importante de la recherche PATUBOIS est consacrée au développement de **méthodes** spécifiques destinées à être utilisées sous forme d'**outils de diagnostic** informatiques (base de données Patubase, modèles prédictifs) et imprimés (clés de détermination, fiches descriptives). Les **outils informatiques** développés par PATUBOIS constituent la partie la plus évolutive des produits de la recherche.

La compréhension des mécanismes qui gouvernent l'organisation d'un pâturage boisé passe obligatoirement par l'étude fine de la **végétation**. Celle-ci est au cœur de l'écosystème sylvo-pastoral: élément essentiel du paysage, elle détermine directement le potentiel fourrager, la structure, la texture et le potentiel de régénération du boisé. La démarche utilise les concepts méthodologiques de la **phytosociologie synusiale intégrée**, qui vise à fournir une **typologie** de la végétation à deux niveaux d'organisation: (1) le niveau des communautés végétales élémentaires (**synusies** arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales); (2) le niveau des complexes de végétation (**phytocénoses** de pâturages non, peu ou très boisés et de bois pâturés).

Grâce à la **base de données Patubase**, les nombreux renseignements enregistrés avec les relevés ou déduits de leur composition botanique servent à caractériser la répartition géographique, l'écologie, la biodiversité, la valeur pastorale et le potentiel de régénération de chaque type de synusie ou de phytocénose. Ces valeurs sont confrontées avec les résultats issus des enquêtes pastorales et sylvicoles (inventaires forestiers intégraux, inventaires de la régénération).

La **cartographie** n'est pas considérée ici comme une fin en soi. Appliquée à trois échelles différentes, elle constitue un outil d'exploration des structures spatiales, indispensable à la compréhension de l'organisation des systèmes phytoécologiques par l'**approche systémique**. Cette dernière consiste à **modéliser** les processus d'organisation de la végétation et à prédire son évolution.

La typologie repose sur l'analyse de 688 relevés synusiaux, 152 relevés de phytocénoses pratiqués dans 156 stations. Les 96 types de synusies et les 43 types de phytocénoses sont révélateurs d'une **richesse inattendue**.

La **simulation de la dynamique** à l'aide du modèle d'organisation montre que dans les dix estivages étudiés seules 14 stations sur les 64 testées montrent un taux de boisement stable.

17.1. **Synthèse**

17.1.1. **Les méthodes développées**

Une part importante de la recherche PATUBOIS est consacrée au développement de méthodes spécifiques destinées à être utilisées sous forme d'*outils méthodologiques*. Il y a donc lieu de considérer la partie réservée à cet aspect non seulement comme simple présentation des méthodes utilisées, mais aussi comme des résultats à part entière.

17.1.1.1. **Trois niveaux d'intégration**

La compréhension des mécanismes qui gouvernent l'organisation d'un pâturage boisé passe obligatoirement par l'étude fine de la *végétation*. Celle-ci est au cœur de l'écosystème sylvo-pastoral: élément essentiel du paysage, elle détermine directement le potentiel fourrager, la structure, la texture et le potentiel de régénération du boisé.

La complexité de la végétation d'un pâturage boisé s'exprime à différentes échelles d'espace et de temps. On peut définir trois *niveaux* intégrés d'organisation: (1) le niveau des communautés végétales élémentaires (*synusies*) arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales; (2) le niveau des *phytocénoses*, unités fonctionnelles paysagères formées d'un assemblage répétitif de synusies fortement liées entre elles; (3) le niveau des mosaïques de phytocénoses (pâturages diversement boisés, bois pâturés) qui constituent les *estivages*.

A chacun de ces niveaux d'intégration, la démarche adoptée vise simultanément deux objectifs: (1) rendre compte de la *diversité* de la végétation et des conditions stationnelles sur l'ensemble du Jura suisse; (2) expliciter les *processus* mis en œuvre dans le déterminisme du maintien et de l'évolution de la végétation. Le souci d'intégrer ces deux aspects habituellement dissociés est un trait original de notre démarche: *typologie* et *modélisation systémique* y sont considérés comme des outils complémentaires.

Pour comprendre l'organisation de la végétation à chaque niveau, il est nécessaire de bien connaître les conditions du milieu naturel et humain, en particulier celles qui sont liées aux pratiques pastorales et sylvicoles.

C'est pourquoi notre étude s'appuie sur des *expertises* confiées à des forestiers et à des agronomes. Le déterminisme édaphique des systèmes est abordé à partir d'une étude détaillée des *sols* et des *humus* en relation avec la végétation. L'étude des processus d'organisation du boisé se base sur des *inventaires des peuplements*, complétés par des investigations dendrochronologiques et diachroniques.

17.1.1.2. **Des outils informatiques performants**

L'intégration de données très disparates (phytosociologiques, écologiques, cartographiques, dendrologiques, agronomiques...) est rendue possible par l'utilisation d'outils informatiques très performants (Système de Gestion de Bases de Données Relationnelles*, Système d'Information

Géographique*). L'un des objectifs du projet est de fournir des outils de diagnostic informatiques (base de données *Patubase*, modèles prédictifs) et imprimés (clés de détermination, fiches descriptives). Les *outils informatiques* développés par PATUBOIS constituent la partie la plus évolutive des produits de la recherche.

17.1.1.3. ***La démarche phytosociologique intégrée***

L'étude fine de la végétation des pâturages boisés utilise les concepts méthodologiques de la *phytosociologie synusiale intégrée*. Elle vise à fournir une *typologie* de la végétation à deux niveaux d'organisation: (1) le niveau des communautés végétales élémentaires (synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales); (2) le niveau des complexes de végétation (phytocénoses de pâturages non, peu ou très boisés et de bois pâturés).

Pour chaque niveau, deux étapes sont nécessaires: (1) l'*échantillonnage* sur le terrain (relevés phytosociologiques); (2) le *traitement* des données à l'aide de techniques d'analyses multivariées pour la définition des types de synusies ou de phytocénoses.

Les relevés de *synusies* (listes quantifiées d'espèces) sont effectués au sein de stations de phytocénoses préalablement délimitées. La comparaison statistique des relevés regroupés auparavant en catégories (synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales) aboutit à la définition des types de synusies (syntaxons élémentaires).

Un relevé de *phytocénose* (liste quantifiée des types de synusies) est effectué dans chacune des stations. Le traitement statistique des relevés permet de définir des types de phytocénoses (cœnotaxons élémentaires).

Grâce à la base de données *Patubase*, les nombreux renseignements enregistrés avec les relevés ou déduits de leur composition botanique servent à caractériser la *répartition géographique, l'écologie, la biodiversité, la valeur pastorale et le potentiel de régénération* de chaque type de synusie ou de phytocénose.

17.1.1.4. ***Le choix des stations et des sites***

A partir des cartes au 1:25'000 et de photographies aériennes, un *plan d'échantillonnage* a tout d'abord permis de sélectionner à travers la chaîne du Jura suisse un certain nombre de zones ou secteurs de pâturages boisés jugés représentatifs de la diversité de la végétation. Les stations ont ensuite été choisies *in situ* sur la base de leur homogénéité. Dans la mesure du possible, le choix s'est porté sur un ensemble de stations proches et présentant des taux de boisement différents.

Six *sites* ont été retenus pour y mener des études détaillées. Ils correspondent à un ou plusieurs *estivages* dont ils épousent les limites.

17.1.1.5.***Méthodes d'évaluation de la dynamique du boisé****Le potentiel de régénération*

Un *inventaire forestier intégral* est effectué dans 51 stations en recourant aux méthodes utilisées en forêt. Il est complété par un *inventaire de la régénération*: deux méthodes différentes sont utilisées selon que le taux de boisement est inférieur ou supérieur à un seuil de 35%.

A partir des données phytosociologiques, un *indice de régénération* et une estimation de la *densité des essences* sont calculés dans la base de données *Patubase* pour chaque phytocénose.

Études dendrochronologiques

Ces investigations portent sur 51 arbres adultes (49 épicéas, 2 sapins) provenant de 4 stations distinctes. L'étude des cernes est effectuée sur une rondelle provenant de la base du tronc et sur une carotte prélevée à 1.30 m de hauteur environ.

Études diachroniques

La portion ouest du Communal de La Sagne NE et le pâturage du Droit de Cormoret BE font l'objet d'*études diachroniques*. L'évolution du taux de boisement, de l'âge et de la texture du peuplement sont comparés à partir de l'observation visuelle et du traitement informatique des photographies aériennes de 1959 et de 1987.

Évaluation des vitesses de fermeture du boisé

La *dynamique de recolonisation des pâturages boisés abandonnés* est étudiée sur la base de quelques exemples de pâturages des Franches-Montagnes et du Jura bernois. La vitesse d'évolution est évaluée d'après la date de la fermeture des pâturages et le stade actuel de la recolonisation.

Du modèle quantitatif à la modélisation

La *modélisation de l'évolution du boisement* des pâturages boisés passe par l'élaboration d'un modèle dynamique quantitatif simplifié, limité à trois stades de développement (herbacé, arbustif, arborescent). Les données issues des inventaires sont utilisées pour calibrer le modèle et apprécier les tendances évolutives des peuplements à court terme.

17.1.1.6.***Sols et humus***

La connaissance des sols est un passage obligé pour la compréhension de la répartition spatiale et de la dynamique des groupements végétaux. Les profils décrits sur le terrain ont été principalement échantillonnés en fonction des synusies et sont utilisés dans des analyses statistiques pour quantifier les *relations sol-végétation*.

Des échantillons de terre ont été prélevés en vue d'analyses physico-chimiques et minéralogiques. Les premières renseignent sur les *caractéris-*

tiques des sols, les secondes sur l'origine de leur matériau constitutif.

L'observation micromorphologique des *humus* est une approche originale de la dynamique des systèmes sol-végétation. À ce niveau d'intégration, les processus anciens et actuels se marquent dans la succession des couches organiques. L'adaptation aux humus prairiaux d'une méthode développée par PONGE pour les humus forestiers aboutit à une nouvelle démarche qui permet des comparaisons intéressantes dans ce milieu mixte qu'est le système sylvo-pastoral.

17.1.1.7.

La cartographie

La cartographie n'est pas considérée dans ce travail comme une fin en soi. Appliquée ici à trois échelles différentes, elle constitue un outil d'exploration des structures spatiales, indispensable à la compréhension de l'organisation des systèmes phytoécologiques. Chaque échelle d'investigation concerne des objets, des objectifs et des méthodes différents. Le stockage, la restitution et une partie du traitement des données cartographiques utilise *Arc-Info* (Système d'Information Géographique*).

La cartographie à très petite échelle

La cartographie générale à très petite échelle (1:1'000'000) de la distribution des pâturages boisés sur l'ensemble des quatre cantons du Jura suisse se base sur l'analyse des cartes nationales au 1:25'000. Elle permet d'apprécier leur contribution au paysage des différentes régions naturelles dans chaque tranche altitudinale.

La cartographie à grande échelle

La cartographie à grande échelle (1:10'000 ou 1:5'000) s'applique à des *sites* de quelques dizaines d'hectares, répartis dans chaque canton et dont les limites suivent celles des estivages. Différentes informations sont analysées à ce niveau: types de phytocénoses, structures de l'exploitation pastorale, unités de végétation selon la typologie agronomique de DIETL. Des statistiques spatiales sont effectuées sur les cartes des phytocénoses pour comparer la structure spatiale des estivages.

La cartographie à très grande échelle

La cartographie à très grande échelle (1:250) concerne des *placettes* d'environ 0.2 hectare localisées à l'intérieur de quelques phytocénoses représentatives de chaque site. Différentes informations sont analysées à ce niveau: types de synusies, sols, régénération. Des techniques sophistiquées de traitement statistique y sont appliquées dans le but d'explicitier l'organisation spatiale des synusies.

17.1.1.8.

La démarche systématique

L'*approche systématique*, appliquée à la végétation des pâturages boisés, consiste à modéliser ses processus d'organisation et à prédire son évolution. Elle synthétise et intègre les connaissances acquises et les hypothèses

élaborées à partir de l'ensemble des données disponibles.

Un *système phytocénotique* de pâturage boisé est composé de communautés végétales (synusies) unies par un réseau d'inter-relations spatiales et temporelles. La structure de ce réseau détermine le comportement dynamique du système (stabilité ou évolution vers une composition plus stable, résistance aux changements des conditions stationnelles).

La comparaison des réseaux de phytocénoses aboutit à l'élaboration de *modèles qualitatifs* généralisés. Ceux-ci servent de fondement à la construction de *modèles quantitatifs* simplifiés. L'application de ces derniers modèles à des cas concrets permet de *simuler* et de *prédire* l'évolution de la composition d'un pâturage boisé sous l'influence des conditions d'utilisation (charge en bétail, débroussaillage, exploitation forestière).

17.1.2. *Les résultats*

17.1.2.1 *Les stations d'étude*

Au total, ce ne sont pas moins de 156 *stations* qui ont été étudiées à des degrés divers. On trouvera dans l'Annexe III leurs fiches descriptives. On compte 44 stations dans le canton de Berne, 34 dans le canton du Jura, 27 dans le canton de Neuchâtel et 42 dans le canton de Vaud. Lors de l'étude préliminaire (hors projet), 11 stations ont été prospectées dans le canton de Soleure.

17.1.2.2 *La typologie*

Une diversité inattendue

Le traitement des 688 relevés synusiaux aboutit à la définition de 96 types de *synusies*, la majorité d'entre eux (plus de 80%) étant décrits par moins de 10 relevés. Ce résultat montre une *diversité importante* et inattendue qui s'explique à la fois par la grande variété des habitats à l'intérieur des phytocénoses de pâturages boisés et par les contrastes de climat liés à l'altitude.

Le traitement des 152 relevés phytocénotiques aboutit à la définition de 43 types de *phytocénoses*. Cette *extrême diversité* est à mettre en relation avec les importantes variations de structure correspondant aux pratiques humaines et, comme pour les synusies, avec les contrastes de climat liés à l'altitude. Il est probable que le nombre de types soit limité ici par l'échantillonnage et que notre inventaire soit loin d'être exhaustif.

Les arbres

Les *synusies arborescentes* sont plus diversifiées à basse altitude. Dans la plupart des 16 types définis, l'épicéa joue un rôle important, qui augmente avec l'altitude, parallèlement à la diminution de la diversité des essences. Les *synusies arborescentes basses* se distinguent généralement par une proportion de feuillus plus importante.

Les arbustes

Les *synusies arbustives* sont également plus diversifiées et plus riches en espèces en basse altitude (étage montagnard inférieur). Souvent riches en épineux, elles jouent un rôle essentiel dans la régénération des essences forestières en les protégeant de l'abroustissement à leur stade arbustif. 15 types de *synusies arbustives* ont pu être distingués.

Les herbacées

Les *synusies herbacées*, avec pas moins de 54 types définis, apparaissent comme les plus diversifiées, quelle que soit l'altitude. C'est en effet à leur niveau que la diversité des habitats est la plus apparente; elles sont particulièrement sensibles à l'ombrage et à l'action du bétail. Certaines *synusies herbacées* hautes (ronceraies) jouent parfois le rôle des *synusies arbustives* basses dans la régénération.

Les mousses

Parmi les *synusies muscinales*, seules celles se développant à la surface du sol sont étudiées ici. Les 11 types définis pourraient se révéler de bons indicateurs des conditions d'humification.

Les phytocénoses

Les 43 types de phytocénoses se distinguent par leur composition synusiale, elle-même sous la dépendance de trois facteurs prépondérants: le *taux de boisement* (recouvrement de la strate arborescente), la *pression de pâturage* et l'*altitude*; les deux premiers sont fortement corrélés négativement.

La classification rend compte de ces caractères prépondérants. Les types de phytocénoses peuvent ainsi être répartis en quatre groupes principaux:

- Les *pâturages non boisés* (2 types) se distinguent par l'absence de strate arborescente. La biodiversité y est faible, la régénération des arbres nulle, mais la valeur pastorale très élevée.
- Les *pâturages peu boisés* (17 types) se distinguent par un taux de boisement inférieur à 20% avec une texture fine (arbres isolés). La biodiversité y est le plus souvent importante, la régénération des arbres variable et très dépendante de la pression de pâturage, la valeur pastorale moyenne.
- Les *pâturages très boisés* (12 types) se distinguent par un taux de boisement compris entre 20% et 70% avec une texture grossière (arbres en bosquets). La biodiversité y est le plus souvent importante, la régénération des arbres assez bonne, la valeur pastorale médiocre.
- Les *bois pâturés* et les *bois non pâturés* (12 types) se distinguent par un taux de boisement supérieur à 70%. La biodiversité y est le plus souvent médiocre, la régénération des arbres bonne, la valeur pastorale très faible.

L'analyse multivariable des données phyto-écologiques révèle que l'*indice de régénération* est corrélé positivement avec le recouvrement des

buissons et négativement avec la pression de pâturage et la valeur pastorale, qui sont elles-mêmes liées négativement au taux de boisement. On constate cependant qu'une faible pression pastorale n'est pas toujours suffisante pour assurer une bonne régénération. L'altitude joue un grand rôle dans la discrimination des types de phytocénose. Les feuillus sont particulièrement bien représentés à l'étage montagnard inférieur et supérieur, de préférence sur des pentes fortes exposées au sud et sur les crêtes.

17.1.2.3. *Les clés de détermination*

La clé de détermination des *synusies* est basée sur des critères floristiques, physiologiques (hauteur de la végétation, espèces dominantes) et écologiques (altitude); celle des *phytocénoses* tient compte dans l'ordre du taux de boisement, de la pression de pâturage, de l'altitude et de la composition synusiale. Ces deux clés figurent respectivement dans les Volumes II et III.

17.1.2.4. *Les sols*

L'étude des sols des pâturages boisés permet d'établir définitivement qu'après la dernière glaciation, tout le Jura a été recouvert d'une couche, de quelques dizaines de centimètres d'épaisseur, de limons d'origine cristalline apportés par le vent. Ces limons se sont ensuite accumulés dans les dépressions.

Les limons de la fertilité

On peut ainsi subdiviser les sols jurassiens des pâturages boisés en trois catégories principales: (1) les *sols superficiels*, sur calcaire, dépourvus de limons, très perméables, peu profonds et secs (CALCOSOL); (2) les *sols profonds*, sur un dépôt de limons supérieur à 50 cm, caractérisés par une bonne rétention de l'eau, voire par une hydromorphie de surface et par un pH acide (BRUNISOL, NEOLUVISOL); (3) les *sols issus de la double influence des limons éoliens et de la roche calcaire* sous-jacente, bénéficiant d'une bonne rétention hydrique due à la présence des limons et d'un pH peu acide dû aux remontées biologiques du calcium (BRUNISOL saturé).

La reconnaissance de ce dernier phénomène est d'un intérêt primordial car les sols issus de la double influence du loess et du calcaire sont les sols les plus *fertiles* du Jura. On constate que ces sols ont été largement défrichés, engraisés et mis en pâture. Ils supportent les herbages dont les *valeurs pastorales* sont les plus élevées.

Les humus

L'étude micromorphologique des *humus* permet de saisir l'*histoire* et/ou le *fonctionnement* du lieu de prélèvement. La succession des couches organiques marque les étapes de l'évolution et toute discontinuité dans cette succession indique une modification du fonctionnement de l'humus et donc partant de là, du fonctionnement de l'écosystème étudié. L'humus enregistre les événements du passé: dans certains pâturages, on met ainsi en évidence un ancien épisode forestier. L'étude comparative de plusieurs profils d'hu-

mus d'une même station permet de comprendre son fonctionnement et de l'interpréter en vue d'une gestion optimisée. Si l'étude des humus donne des indications très précises, elle se révèle toutefois longue à mettre en œuvre et ne peut être employée que dans des cas particuliers où elle s'avère indispensable pour une compréhension fine des processus.

Corrélation entre les sols et la végétation

Les tests statistiques montrent que les types de synusies herbacées sont étroitement corrélés avec les types de sols. De nombreuses variables édaphiques, dont le taux de matière organique, l'activité biologique, l'hydromorphie, la profondeur et le pH en surface, expliquent la présence des synusies. Néanmoins, l'influence anthropique peut masquer certaines de ces relations.

17.1.2.5. *La dynamique du boisé*

Une structure de peuplement proche de celle des forêts jardinées

Différents arguments permettent de rapprocher la *structure du peuplement* des pâturages très boisés de celle des forêts jardinées. Parmi les stations inventoriées, 12 peuplements sont conformes au modèle de répartition équilibrée du nombre de tiges défini en forêt jardinée. L'analyse de la répartition des classes de grosseur du volume sur pied peut être un complément utile pour la détermination des structures équilibrées.

Les régressions linéaires entre les densités échantillonnées et les densités prévues par l'approche synusiale intégrée sont significatives autant pour les stades herbacé, arbustif qu'arborescent. Les meilleures corrélations sont obtenues pour le stade arborescent; l'écart peut néanmoins être important entre les valeurs prévues et les valeurs mesurées.

Trois types de croissance

Les relations entre l'âge, le diamètre et la hauteur moyenne des arbres des 4 stations concernées par l'étude dendrochronologique révèlent des différences de conditions de croissance importantes, largement dépendantes de l'*altitude*. La croissance des épicéas étudiés est répartie, sur la base des *courbes d'accroissement radial* annuel individuel, en 3 types: *libre* (croissance conforme au modèle optimal), *abrouti* (croissance juvénile fortement réprimée par l'abroutissement), *dominé* (croissance faible et stable). L'accroissement en hauteur jusqu'à 1.30 m est très variable et dépend surtout de la durée de la phase d'abroutissement, qui peut dépasser 100 ans.

Evolution du taux de boisement de deux sites

Les *études diachroniques* indiquent, tant pour le Communal de La Sagne que pour le pâturage du Droit de Cormoret, une augmentation de la densité du boisement (+ 15,5% pour La Sagne et 40% pour Cormoret), un *vieillissement de la structure* et une évolution vers une *texture plus grossière*, qui représentent des modifications allant dans le sens de la fermeture des

pâturages boisés qui s'est produite entre 1959 et 1987; seuls les replats intensivement parcourus échappent à ces transformations. Les archives forestières confirment ces tendances pour le Communal de La Sagne et mettent en évidence une augmentation concomitante de la proportion de feuillus. L'évolution des pâturages boisés abandonnés montre des différences importantes dans la vitesse de recolonisation en fonction de l'altitude et de la structure initiale du peuplement.

Les modèles dynamiques

Le modèle de la dynamique du boisé est appliqué à 14 stations situées dans 5 sites. Le mode d'évolution du boisement à partir des conditions actuelles confirment généralement les tendances pressenties. Des *modifications importantes de la charge en bétail* seraient parfois nécessaires pour stabiliser le taux de boisement à sa valeur actuelle. Le modèle suggère que des *interventions sylvicoles* peuvent suppléer dans une certaine mesure à l'absence d'équilibre.

17.1.2.6.

Le fonctionnement de la phytocénose

L'analyse spatiale

La cartographie détaillée des six placettes permet d'analyser les *relations spatiales* (contacts, superpositions) entre les synusies herbacées, arbustives et arborescentes, et de rechercher des *corrélations* multiples entre les variables pédologiques et les types de synusies à l'intérieur de chaque phytocénose. Les résultats concernant la régénération sont plus difficiles à interpréter.

Les statistiques spatiales effectuées à l'aide d'*Arc-Info* sur la strate herbacée fournissent des données intéressantes sur les phénomènes de dominance, de contagion, le taux de fragmentation et la complexité des contours des synusies.

Les structures spatiales ainsi mises en évidence servent de base pour l'élaboration d'*hypothèses* sur les relations dynamiques entre les synusies.

Les réseaux systémiques

Les *réseaux systémiques* de six phytocénoses (placettes cartographiées) sont construits à partir des hypothèses tirées des analyses spatiales et de l'ensemble des observations disponibles. La confrontation de ces réseaux met en évidence le rôle décisif de certaines synusies herbacées hautes (friches), situées à la charnière entre un sous-système «pâturé» et un sous-système «boisé» faiblement connectés.

Le modèle qualitatif

Un *modèle qualitatif* généralisé est déduit de la comparaison des réseaux de ces systèmes concrets. Les types de synusies y sont remplacés par des *homécies* (ensembles de synusies occupant la même fonction dans les différents systèmes). On définit ainsi 22 homécies de synusies arborescen-

tes, arbustives et herbacées, réunies en 6 catégories principales, utilisées dans le modèle.

Simulations et modèle quantitatif

Le *modèle quantitatif* simplifié qui en découle permet de définir les conditions d'un *équilibre dynamique*: à chaque charge en bétail correspond un état dynamiquement stable caractérisé par un taux de boisement et une composition synusiale déterminés. Le modèle est ensuite appliqué aux six phytocénoses concrètes (placettes) en modifiant les valeurs initiales des composants (recouvrements des différentes homécies) et les constantes de contrôle (charge en bétail et valeur pastorale de l'unité d'exploitation, altitude, valeurs pastorales des homécies). Ces *simulations* montrent que le système tend dans tous les cas vers un état d'*équilibre dynamique* indépendant et plus ou moins éloigné des valeurs initiales, mais étroitement lié à la charge en bétail.

Application du modèle quantitatif au 64 stations des estivages cartographiés

L'application du modèle aux différents types de phytocénoses étudiées sur les sites permet de tester leur *stabilité* et leurs *tendances évolutives* vis-à-vis des conditions actuelles d'utilisation. Elle met aussi en évidence certaines lacunes du modèle, notamment dans la prise en compte des effets du climat, de la micro-hétérogénéité géomorphologique des stations et du comportement du bétail. On constate que seules 14 stations ont un taux de boisement stable.

Les prédictions du modèle devront être *validées* par des études diachroniques complémentaires (monitoring) afin de l'affiner et de dépasser ses limitations actuelles.

17.1.2.7.

Structure et organisation des estivages

Les enquêtes et les cartes agronomiques

L'*étude agronomique* de 37 unités d'exploitation pastorale (expertise MEISSER-RAC) montre que les charges en bétail et les apports d'engrais sont plus forts dans les pâturages tournants (généralement privés) que dans les libres parcours (communaux) et que la fertilisation est rarement en accord avec leur utilisation (en moyenne supérieure aux normes de fumure, surtout pour les engrais NPK).

Les enquêtes et les *cartes agronomiques* effectuées sur les sites (expertise BESSON-SVVA) fournissent des renseignements très détaillés sur la structure des exploitations et la production fourragère des herbages. Le calcul des charges potentielles par la méthode DIETL est rendu difficile par la méconnaissance des apports des zones boisées.

Les cartes phytocénétiques

Les *cartes des phytocénoses* des dix estivages sont accompagnées de cartes thématiques concernant le taux de boisement, l'indice de régénération, la diversité phytosociologique, la pression de pâturage et la valeur pastorale.

Les statistiques des dix estivages effectuées sur *Arc-Info* à partir des cartes suggèrent que :

- l'*indice de régénération* est lié positivement à la biodiversité des phytocénoses, au taux de boisement et au recouvrement des buissons; il est par contre corrélé négativement avec la pression de pâturage.
- La *diversité phytosociologique* est maximale dans les estivages fortement boisés, à faible pression de pâturage et à indice de dominance spatiale élevé.
- L'*altitude*, qui influence fortement la composition phytocénétique, apparaît indépendante des autres descripteurs.
- La *charge en bétail potentielle*, qu'elle soit calculée selon la méthode DIETL ou à partir de la valeur pastorale, est fortement corrélée avec la charge actuelle, ce qui suggère une bonne adéquation entre l'utilisation pastorale et la qualité des herbages.

Critères pour une typologie des estivages

Les analyses statistiques démontrent qu'une *typologie des estivages* du Jura suisse devrait s'appuyer sur les critères suivants:

- l'*altitude* (liée à la composition phytocénétique);
- la *charge en bétail actuelle* (liée à la pression de pâturage et à la valeur pastorale);
- le *taux de boisement* (lié à l'indice de régénération et à la biodiversité);
- le *système d'exploitation* (libre parcours ou pâture tournante).

17.1.3.

Évaluation des résultats obtenus en regard de ceux escomptés

Les principaux résultats que le projet devait être en mesure de fournir au terme de 4 ans de recherche se regroupent en six thèmes principaux figurant au chapitre 7 du projet GALLANDAT ET GILLET 1991:

Bilan floristique et phytosociologique

«Les données recueillies sur le terrain par la méthode phytosociologique permettront non seulement de définir les syntaxons (groupements végétaux) entrant dans la définition typologique des systèmes, mais seront également exploitées de manière à fournir un bilan comparé général et sectoriel de l'état floristique et phytosociologique des pâturages boisés en relation avec l'activité humaine (UGB/ha, par exemple). Ce bilan sera confronté en particulier avec la valeur agronomique des herbages.»

Chapitres concernés: 5.2, 5.3.1, 10 (Volume I) et Volume II

Objectifs atteints: 95 %

Commentaires:

La typologie devra encore être affinée, notamment dans la partie ouest de la chaîne où le nombre de relevés synusiaux n'est pas suffisant eu égard à la très grande hétérogénéité du Jura rocheux. Le travail de thèse de M. Pascal VITTOZ (Prof. P. HAINARD, UNIL) sur le Parc jurassien vaudois comblera cette lacune.

Typologie des systèmes de pâturages boisés

«Les groupements végétaux (syntaxons élémentaires de synusies) mis en évidence par la méthode phytosociologique serviront d'éléments pour définir et classer les systèmes phytocénétiques, ceux-ci étant délimités par des invariants structurels, géomorphologiques, géologiques, édaphiques, climatiques et biotiques (pratiques sylvo-pastorales).»

Chapitres concernés: 5.2, 5.3.2, 11 (Volume I) et Volume III

Objectifs atteints: 80 %

Commentaires:

L'extrême diversité des phytocénoses imputable notamment aux importantes variations de structure liées aux pratiques humaines n'est probablement pas complètement représentée dans l'échantillonnage réalisé. Le nombre de types est certainement plus élevé qu'il n'apparaît dans les résultats. La compréhension de leur organisation et de leur fonctionnement dynamique s'est en partie appuyée sur les résultats des enquêtes agronomiques et des inventaires forestiers. On notera que toutes les données agronomiques recueillies (levés cartographiques de terrain, questionnaires et fiches d'enquête, etc.) ne figurent pas dans le présent rapport.

Réalisation de cartes phyto-écologiques

«Carte générale : dressé à moyenne échelle (1:25'000 ou 1:50'000), ce document présentera la répartition des principaux types dominants de pâturages boisés sur l'ensemble de la chaîne jurassienne.

Cartes détaillées : dressés à grande échelle, ces documents concernent des secteurs précis choisis en cours d'étude, en concertation avec les partenaires du projet. Ils pourront correspondre à des cartes phytosociologiques, des cartes de structure de la végétation, des cartes pédologiques, des cartes d'occupation agronomique du sol, de densité de boisement, de régénération forestière, etc.»

Chapitres concernés: 8, 16.2, (Volume I) et Annexe I

Objectifs atteints: 100 %

Commentaires:

Si une cartographie au 1:25'000 ou au 1:50'000 pourrait s'avérer utile pour représenter les estivages, cette échelle ne convient pas au degré de finesse des structures végétales considéré (phytocénoses, synusies). La cartographie n'est pas considérée dans ce travail comme une fin en soi. Appliquée

à grande et à très grande échelle (1:10'000, 1:5'000 et 1:250), elle constitue un outil d'exploration des structures spatiales, indispensable à la compréhension de l'organisation des systèmes phytoécologiques. La superposition et le traitement statistique des données cartographiques a été rendue possible grâce au Système d'Information Géographique* *Arc-Info*

Dynamique de la végétation et régénération forestière

«L'étude fournira des données quantitatives et qualitatives sur le dynamisme des groupements végétaux des pâturages boisés. L'étude des tableaux de végétation et des graphes systémiques permettra de tirer d'utiles renseignements sur l'histoire récente et les tendances évolutives des groupements végétaux.»

Dendrochronologie comparée et études diachroniques à l'aide des photographies aériennes fourniront des données quantitatives sur l'évolution générale et sectorielle des différents types de pâturages boisés : modification des surfaces respectives de la forêt et du pâturage, vitesse de fermeture du pâturage par exemple.

Grâce à une enquête systématique sur le taux de régénération des arbres, on sera en mesure d'établir des corrélations dans les différents systèmes proposés entre la régénération des diverses essences et l'activité pastorale.»

Chapitres concernés: 6, 9, 13 (Volume I), Annexes II et III

Objectifs atteints: 90 %

Commentaires:

Les résultats permettent de dresser un tableau relativement complet de la structure et de la dynamique des peuplements boisés. On relèvera toutefois qu'il n'a pas été possible par la dendrochronologie, notamment, d'établir des corrélations directes entre les courbes d'accroissement et les modes de gestion. Les études diachroniques, par manque de temps, n'ont porté que sur deux sites. Elles n'ont pas exploité toutes les ressources de l'outil SIG (statistiques spatiales). Hormis le constat détaillé de l'évolution du taux de boisement, de sa structure et de sa texture, il s'est avéré impossible, en l'absence d'informations précises, d'établir des liens de causalité entre les modifications observées par secteur et les pratiques sylvo-pastorales.

On notera encore que les méthodes d'inventaire de la régénération n'ont pas été soumises à des tests comparatifs. La démarche adoptée visait plutôt à récolter un maximum de données à l'aide de dispositifs qui par ailleurs avaient déjà fait leurs preuves dans d'autres contextes. De nombreuses données des inventaires n'ont, par manque de temps, pas pu être exploitées. Elles concernent surtout la corrélation de l'abrutissement, qui a été systématiquement relevé, avec la densité du recrû d'une part et l'analyse de la qualité sylvicole des tiges (fourré) d'autre part.

Élaboration de modèles phytocénétiques de pâturages boisés

«Des graphes systémiques seront établis de manière plus ou moins complète pour tous les systèmes envisagés. A partir de là, on tentera d'établir les modèles généralisés représentatifs des différents systèmes observés.»

Chapitres concernés: 9 et 15 (Volume I)

Objectifs: 100 %

Commentaires:

L'apport du logiciel de simulation *STELLA II*, imprévisible dans la phase d'élaboration du projet, parachève non seulement cette partie mais l'ensemble des recherches en fournissant un outil prédictif évolutif à la hauteur des ambitions scientifiques et des applications qui en découleront.

Relations sol-végétation

«La partie pédologique est subdivisée en trois étapes :

1. *Chaque système phytocénotique sera assorti d'une description générale et systématique des sols, devant aboutir à une typologie précise. Ces études pédologiques préliminaires doivent donner d'utiles indications sur la potentialité originelle des milieux.*

2. *Lors de changements brutaux, en particulier ceux induits par l'homme (déboisement, utilisation d'engrais par ex.), la dynamique des sols peut subir un décalage par rapport à celle de la végétation. Une étude macromorphologique des humus renseignera alors sur le mode d'intégration de la matière organique dans le sol et par là même sur son fonctionnement.*

3. *Dans les cas où ces deux premières étapes ne seront pas suffisantes pour la compréhension des relations entre la végétation et le sol, il conviendra d'analyser en laboratoire la composition chimique des humus, particulièrement de ses éléments les plus stables, pour renseigner sur l'origine de la matière organique incorporée dans le sol.*

Ces investigations pourront permettre de mettre en évidence des seuils critiques dans la dynamique spontanée ou provoquée, concernant certains facteurs écologiques liés au sol.»

Chapitres concernés: 7, et 12 (Volume I), Annexe IV.

Objectifs atteints: 90 %

Commentaires:

Si le but visé par l'étude des sols a été largement atteint et même dépassé, force est de constater que les investigations liées aux humus n'ont pas apporté tous les résultats escomptés. Il faut toutefois rappeler que cette partie de la recherche pédologique plus fondamentale relève de l'étude financée par le Fonds national suisse de la recherche scientifique. La description fine des humus selon la méthode mise au point par J.-F. PONGE a nécessité une importante adaptation aux milieux prairiaux et s'est avérée de surcroît plus complexe et surtout plus exigeante en temps que prévu. L'analyse chimique des humus, par contre, n'a pas été nécessaire.

La notion de *seuil critique* n'a pas été abordée sous cet angle, pas plus que celle d'un indice de réversibilité. Par contre, ces concepts sont abordés dans la modélisation des systèmes (§ 15.2.3).

Apports supplémentaires

En matière de bases de données, la recherche a bénéficié des développements récents du puissant logiciel *4eDimension* avec lequel a été conçu *Patubase*, dont l'apport a été décisif dans le traitement des milliers de données récoltées. L'acquisition récente du Système d'information géographique *Arc-Info* par le Département de calcul de l'Université de Neuchâtel a rendu possible le traitement statistique des données cartographiques.

17.2. Proposition de définition du pâturage boisé et critères de délimitation

17.2.1. Proposition de définition de la Commission scientifique

La Commission scientifique (cf. § 1.2) a conduit une réflexion à ce propos qui a suscité un large débat où les attentes, parfois contradictoires, des différents milieux agricole, forestier, du tourisme, de la protection de la nature et du paysage, et de l'aménagement du territoire ont pu s'exprimer. La discussion s'est basée sur une proposition de définition exprimée en deux temps de la manière suivante:

Première version

«Peut être considéré comme pâturage boisé toute surface de végétation portant les traces, dans sa composition et dans sa dynamique, d'une utilisation mixte, pastorale et sylvicole, même si l'une ou l'autre de ces activités n'est plus effective.

Les traces de l'utilisation sylvicole d'un pâturage peuvent être réduites aux anciennes souches encore visibles; les traces de l'utilisation pastorale d'une forêt peuvent être recherchées dans la composition botanique de la strate arborescente (dominance de l'épicéa...) et de la strate herbacée (reliques de synusies prairiales). Quand l'abandon de l'une ou de l'autre utilisation est suffisamment ancienne pour que toute trace en ait disparue, on ne peut plus parler de pâturage boisé, mais seulement de pâturage ou de forêt. Cette définition englobe les pâturages boisés récemment abandonnés ainsi que les pâturages intensifs récemment déboisés, mais elle exclut les pâturages non boisés abandonnés (friches ou prés-bois liés à la déprise agricole).»

Discussion

Si l'image que chacun se fait du pâturage boisé est claire, il s'avère beaucoup plus difficile d'en fixer les limites spatiales et temporelles. La

notion de «traces» est très ambiguë et suscite de longs échanges de point de vue. On relève le paradoxe qui consiste à soustraire à l'agriculture des surfaces de pâturages à taux de boisement trop élevé alors que les surfaces de pâturages dépourvues d'arbres ou à taux de boisement très faible restent soumis à la loi forestière.

Deuxième version

«Le pâturage boisé jurassien est un écosystème sylvo-pastoral semi-naturel, dépendant d'une gestion mixte pastorale et sylvi-cole, incluant nécessairement des pelouses (prairies pâturées) et un peuplement boisé d'au minimum un arbre par hectare.»

Cette version est assortie de commentaires propres à lever un certain nombre d'ambiguïtés:

- En séparant les notions de pâturage boisé et de pâturage boisé abandonné ou réaffecté.
- En faisant intervenir des *critères structurels* (grain de boisement, mosaïque) et *dynamique* (connexité spatio-temporelle) en recourant à la notion d'écosystème sylvo-pastoral.
- En adaptant la définition à différentes *échelles*.
- En considérant trois grandes catégories de pâturages boisés selon le *taux de boisement*.
- En faisant intervenir la notion de *réversibilité* dans la définition du pâturage boisé réaffecté.

Discussion

Le débat s'est articulé autour des points suivants :

- Le pâturage boisé n'existe en fait que comme élément d'un système d'exploitation agricole plus complexe, comprenant en plus des bâtiments, des chemins, des prairies de fauche, etc. Faut-il dès lors appeler pâturage boisé l'ensemble de tout ce système ? Pour répondre par l'affirmative, il faudrait alors appliquer deux définitions à des échelles différentes, l'une correspondant à l'unité d'exploitation pastorale, l'autre à la phytocénose. L'aspect phytocénotique doit l'emporter.
- L'ensemble de l'étude n'ayant porté que sur l'Arc jurassien, la définition doit s'appliquer à celui-ci plutôt qu'à un contexte géographique plus vaste.
- Plutôt que précise et par là trop restrictive, la définition du pâturage boisé doit être large mais accompagnée de consignes.
- Comme le montre l'étude PATUBOIS, c'est principalement la pression exercée par les troupeaux qui détermine les principaux types de pâturages boisés. Celle-ci pouvant varier dans le temps et dans l'espace, la définition doit implicitement admettre le caractère *réversible* et changeant des objets qu'elle désigne. En corollaire, elle ne doit donc pas tenir compte de la délimitation des périmètres et des surfaces qui relèvent des divers critères et modes de gestion.

- L'indication d'un *seuil de densité* minimale (arbres/ha) est écartée car elle nécessite le recours à une délimitation d'une surface ou d'un périmètre de référence. Par contre cette notion doit être retenue et apparaître dans les commentaires et consignes d'accompagnement.
- La référence au *paysage*, concept pourtant flou et difficile à cerner scientifiquement doit apparaître dans la définition.

Proposition finale de définition des pâturages boisés

«Les pâturages boisés jurassiens sont des unités paysagères correspondant à des écosystèmes semi-naturels. Ils incluent des herbages pâturés et des peuplements boisés, dont la texture et la structure sont étroitement liées à une gestion mixte pastorale et forestière.»

L'application pratique de cette définition pour la délimitation cartographique des pâturages boisés passe par la prise en compte de critères précis adaptés à l'échelle choisie.

À l'échelle des **phytocénoses**, la typologie PATUBOIS propose de considérer des seuils de taux de boisement, qui délimitent le domaine des pâturages boisés *sensu stricto*, pour lesquels la définition s'applique pleinement. La typologie (Chapitre 11) et la modélisation (Chapitre 15) montrent que les herbages pâturés tendent à disparaître complètement au-delà de 70% de taux de boisement, ces bois pâturés étant très peu attractifs pour le bétail qui ne les fréquente qu'épisodiquement ou par nécessité. À l'opposé, les pâturages à très faible taux de boisement (inférieur à 1%) ne peuvent avoir un peuplement boisé équilibré (Chapitre 13) capable d'assurer leur régénération: leur maintien nécessite des interventions de protection coûteuses.

À l'échelle du **paysage**, il est nécessaire de considérer les pâturages boisés comme partie intégrante des systèmes d'exploitation (estivages et autres unités d'exploitation, cf. Chapitre 16). La définition s'appliquera alors à des unités d'exploitation qui font cohabiter, à leur niveau, des herbages pâturés et des peuplements boisés.

17.3.

Perspectives

L'un des buts visés par l'étude qui s'achève était aussi de mettre en évidence les sujets et domaines d'investigations à élargir ou à approfondir. Le catalogue des recherches à poursuivre ou à entreprendre se base sur le bilan critique des résultats obtenus, développé aux § 17.1.1, 17.1.2 et 17.1.3. Celui-ci montre qu'il subsiste de nombreuses lacunes que la recherche n'a pas ou pas été en mesure de combler. On relèvera en outre qu'un nombre important d'observations ont été inexploitées, que ce soit à propos des inventaires forestiers, des enquêtes agronomiques ou encore dans l'étude du comportement du bétail. D'autre part, l'évolution très rapide des moyens informatiques impose la mise à jour et le perfectionnement de certains outils comme la base de données, les modèles dynamiques, la cartographie par SIG

dont on soulignera encore une fois, pour chacun d'eux, le caractère éminemment *évolutif*.

17.3.1. *Typologie de la végétation*

Le catalogue des synusies, pourtant déjà très riche, doit être complété et affiné, notamment dans l'ouest de la chaîne (Marchairuz- La Dôle). On a déjà signalé le travail mené par l'Université de Lausanne (Prof. P. HAINARD) dans cette région qui contribuera à améliorer cette typologie.

La typologie des phytocénoses est sans aucun doute loin d'être exhaustive et mériterait d'être complétée.

17.3.2. *Pédologie*

17.3.2.1. *Humus*

L'observation micromorphologique des humus est prometteuse et mériterait d'être poursuivie en la renforçant par l'étude de la microfaune, qui joue un rôle primordial dans l'humification.

L'étude des conditions de germination en rapport avec les types d'humus pourrait s'avérer d'un grand intérêt, dépassant le strict domaine du pâturage boisé.

17.3.2.2. *Fertilité des sols*

Il est notoire que la fertilité des sols est en danger. C'est notamment le cas des sols acides qui sont trop fumés. A cela s'ajoute la présence de métaux lourds tels que le cadmium, dont on enregistre des taux dépassant les normes dans certains sols de pâturages. On ignore encore ses effets à long terme sur la fertilité.

Le travail d'une chercheuse de l'Université de Bâle, Ch. GASSER qui a choisi un des sites étudiés par PATUBOIS, à savoir le Communal des Breuleux, vise à établir des corrélations entre le degré de fumure, la fertilité des sols et la biodiversité.

17.3.2.3. *Sols et géomorphologie*

Il conviendrait de poursuivre les travaux consacrés aux relations entre les sols et la géomorphologie en vue d'une cartographie de la couverture pédologique.

17.3.3. *Sylviculture*

17.3.3.1. *Dendrochronologie*

L'étude intitulée «*Untersuchungen zum Wachstum freistehend und im Bestand erwachsener Fichten in Schweizer Jura*» menée par R. LÄSSIG, O.-U. BRÄKER et V. BARBEZAT qui va s'achever en automne 1995 apportera des renseignements complémentaires sur la croissance des arbres isolés de

quelques stations étudiées par PATUBOIS.

17.3.3.2. *Dynamique du boisé*

Les données très nombreuses enregistrées dans la base de données *Patu-base* offrent de nombreuses possibilités d'exploitation et d'interprétation supplémentaires:

- Étude comparée de la composition floristique des synusies impliquées dans le processus de dynamique et de régénération forestière et comportement comparé des différentes essences.
- Corrélation entre l'abroustissement et la densité du recru.
- Incidence de la qualité des tiges du fourré sur la régénération.

17.3.4. *Etudes diachroniques*

Sur la base des méthodes proposées, il est nécessaire d'élargir le champ d'investigation à d'autres sites. L'enjeu serait d'établir des points de références (état zéro) afin de mettre en place un dispositif d'observation des changements (monitoring) à différentes échelles d'intégration (synusie, phytocénose, estivage ou exploitation agricole). Pour ce faire, il sera primordial de pouvoir établir, qualifier et quantifier les corrélations entre les changements observés et les pratiques sylvo-pastorales. L'étude de BODMER et BARBEZAT, sur la classification automatisée des photos aériennes (CLAPA), contribuera à rendre plus aisée l'appréciation du taux de recouvrement des arbres dans les pâturages boisés à l'aide des photographies aériennes.

17.3.5. *Étude du comportement du bétail*

L'appréciation de la charge instantanée, reste un problème délicat que l'étude du comportement du bétail pourra contribuer à résoudre. Ce type d'étude est rendu nécessaire, en outre, par la nécessité de mieux saisir l'impact de l'animal sur le milieu et réciproquement du milieu sur le comportement des troupeaux. La diversification éventuelle du cheptel pour lutter contre l'embrousaillement exige une connaissance approfondie du comportement d'animaux tels que la chèvre, le mouton ou encore la vache écossaise, récemment introduite et connue pour son aptitude à lutter contre l'envahissement des buissons.

17.3.6. *Qualité des produits et paysage*

La définition de terroirs et de labels passe par l'identification de régions attachées à des types de paysages «d'origine». La démarche proposée par PATUBOIS offre d'intéressantes perspectives pour cerner cette problématique qui suscite un intérêt grandissant auprès des agriculteurs de montagne. À ce sujet, l'apport de travaux sur la perception du paysage, comme celui de DEVENOGES (1995, cf. § 1.2.6), sera utile.

17.3.7.***Modélisation***

La modélisation des systèmes dynamiques constitue un outil actuellement en plein développement. Son application à des écosystèmes aussi complexes que les pâturages boisés se heurte au problème de la difficulté d'obtenir des données précises sur les facteurs qui contrôlent le système, notamment la charge en bétail locale et instantanée, ainsi que sur la vitesse des transformations (rôle des études diachroniques). La validation du modèle proposé passe par la mise en œuvre de dispositifs de suivi sur des objets précis.

À l'avenir, les outils de modélisation devraient être associés étroitement aux systèmes d'information géographique, de manière à simuler les interactions spatiales et dynamiques entre les niveaux d'organisation.

Le mot de la fin ...

... du président de la Commission scientifique

Dans l'idée de la création d'une *Commission scientifique* se trouvait la volonté d'établir une plate-forme d'échanges et de discussions entre les praticiens concernés par les pâturages boisés et les scientifiques chargés de la recherche PATUBOIS.

Bien qu'originale dans le cadre d'une recherche scientifique, cette rencontre de deux milieux qui n'ont habituellement que peu l'occasion de collaborer directement, comportait des risques. Cette plate-forme n'allait-elle pas louvoyer entre les hautes sphères de la rigueur scientifique et le ras des pâquerettes du bon sens pratique, sans jamais trouver une altitude de croisière ?

Pire encore, ces praticiens jaloux de prérogatives anciennes, nouvelles ou à venir sur la gestion des pâturages boisés ne risquaient-ils pas de jouer à «*qui pourra tirer le plus la couverture à soi*» ? Les «ingrédients» composant cette *Commission* — trois agronomes, deux spécialistes de la protection de la nature et du paysage, une aménagiste du territoire, un exploitant, un promoteur de tourisme et cinq forestiers — pouvaient donner la meilleure des sauces ou au contraire produire une mayonnaise qui, malgré plusieurs années de brassage énergique ne réussit pas à prendre.

Qu'en est-il au terme du projet ? La sauce a pris et elle mérite certainement le label «pâturages boisés jurassiens». La preuve ? Les membres de la *Commission scientifique* n'ont qu'un désir: «rempiler» afin de faire connaître et de transmettre la fibre PATUBOIS depuis les antres politico-technico-administratifs jusqu'aux bergeries et refuges forestiers de la chaîne jurassienne.

Redevenons (sérieusement) *scientifique* et examinons d'un peu plus près les activités de cette *Commission* pendant quatre années et demie de fonctionnement. Le souci de faire connaître la problématique des pâturages boisés et de vulgariser les résultats des recherches a été présent tout au long du projet. Les ambitions de départ étaient élevées: bulletin «*Patubois*»,

articles de presse, émissions télévisées et radiophoniques, projet de vulgarisation faisaient partie du «*concept d'information*» élaboré par la *Commission*. Faute de moyens, les élans du début durent être revus à la baisse pour se limiter à des séances et journées d'information, et des articles parus dans la presse professionnelle.

L'autre préoccupation de la *Commission scientifique* fut de veiller à ce que les résultats des investigations des chercheurs correspondent aux attentes des praticiens. Grâce à une ouverture d'esprit et une curiosité réciproques, la vitesse de croisière fut rapidement trouvée. Des rencontres régulières (en moyenne trois par année) sous forme de séances, de visites de terrain ou d'excursions permirent aux chercheurs et aux praticiens de confronter expérience et pratique aux méthodes et modèles scientifiques. La dynamique créée entre les chercheurs et la *Commission* déboucha également sur des investigations parallèles ou complémentaires au projet: étude sur la mise en valeur de photos aériennes, sur le comportement du bétail, sur l'accroissement des arbres isolés, etc...

Et maintenant, quelle suite donner à PATUBOIS ? Les résultats nous offrent un prototype de «*boîte à outils high-tech*» proposant les moyens de résoudre les problèmes complexes liés à la gestion des pâturages boisés jurassiens. Reste à fabriquer cette «*boîte*» en série et à convaincre les utilisateurs potentiels. Les chances de réussite sont bonnes car les attentes existent. Les anciens mots magiques qui rythmaient les politiques agricoles et forestières passées tels que *surface, quantité, production, rentabilité* sont actuellement remplacés par *paysage, qualité, extensification, diversification*, vocables qui peuvent être utilisés pour définir, justifier, maintenir, voire développer la gestion des pâturages boisés. Il serait donc dommage, voire irresponsable, de laisser s'endormir l'étude PATUBOIS sur des rayons de bibliothèques ou de la voir disparaître sous les friches envahissant les dernières clairières des pâturages boisés jurassiens. Pour conclure, j'aimerais encore remercier les membres de la *Commission scientifique*, les chercheurs et toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont participé à PATUBOIS.

Noël BUCHWALDER

Président de la Commission scientifique
du projet PATUBOIS

Bibliographie

Avertissement

La présente liste bibliographique regroupe l'ensemble des références consultées, qu'elles soient citées ou non dans le texte du rapport.

- AESCHIMANN D. & BURDET H.M. 1989. *Flore de la Suisse et des territoires limitrophes - Le nouveau Binz*. Editions du Griffon, Neuchâtel, 597 p.
- AMMON W. 1951. *Das Plenterprinzip in der Waldwirtschaft: Folgerungen aus 40 Jahren schweizerischer Praxis*. Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart. 158 p.
- ARNAUD M.T. et THAVAUD P. 1991. Valeur et dynamique des milieux pastoraux des Maures. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France, April 22-26*: 72-76.
- AUBERT D. 1965. Calotte glaciaire et morphologie jurassiennes. *Eclog. Géol. Helvet*, 58, 1: 555-578.
- AUBERT D. 1966. Structure, activité et évolution d'une doline. *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.*, 89: 113-120.
- AUBERT D. 1969. Phénomènes et formes du Karst jurassien. *Eclog. Géol. Helvet.*, 62, 2: 325-399.
- AUBERT D. 1975. L'évolution du relief jurassien. *Eclog. Géol. Helvet.*, 68, 1: 1-64.
- AUBERT G. 1978. *Méthodes d'analyses des sols*. Centre régional de documentation pédagogique, Marseille, 191 p.
- AUGER P., BAUDRY J. et FOURNIER F. (dir.) 1992. *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia publications, 300 p.
- BACON P. 1957. Le pâturage boisé franc-montagnard ne doit pas disparaître. *Bull. de l'Association pour le défense des intérêts du Jura*, 10: 177-186.
- BAIZE D. 1988. *Guide des analyses courantes en pédologie*. INRA, Paris, 172 p.
- BAIZE D. et GIRARD M.C. 1992. *Référentiel pédologique. Principaux sols d'Europe*. INRA, Paris, 222 p.
- BARKMAN J.J. 1958. *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum & Co., Assen, 628 p.
- BARKMAN J.J. 1968. Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen. *Pflanzensoziologische Systematik, Stolzenau/Weser 1964. Ber. int. Symp. Vegetationskunde*: 21-53.
- BARKMAN J.J. 1973. Synusial approaches to classification. In : WHITTAKER R.H.

- Ordination and classification of communities (Handbook of Vegetation Science, 5).* Junk, The Hague: 435-491.
- BARKMAN, J.J. 1978. *Synusial approaches to classification*. In : WHITTAKER R.H. Classification of plant communities. Junk, The Hague : 111-165.
- BARKMAN J.J., DOING H. et SEGAL S. 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Botanica Neerlandica*, 13: 394-419.
- BARKMAN J.J., MORAVEC J. et RAUSCHERT S. 1986. Code de nomenclature phytosociologique. *Vegetatio*, 67, 3: 174-195.
- BÉGUIN C. 1970. *Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura*. Thèse Fac. Sci. Univ. Neuchâtel, 190 p.
- BÉGUIN C. & HEGG O. 1975. Quelques associations d'associations (sigmassociations) sur les anticlinaux jurassiens recouverts d'une végétation naturelle potentielle (essai d'analyse scientifique du paysage). *Doc. phytosoc.*, 9-14: 9-18.
- BÉGUIN C. & POCHON M. 1971. Contribution à l'étude pétrographique et géochimique des sols des nardaies jurassiennes (*Nardetum jurassicum*). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 94: 67-76.
- BERNIER N. 1992. Modification de la forme d'humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *D.E.A. d'écologie générale et production végétale. Univ. de Paris XI-Orsay*, 80 p.
- BIERHALS E., GEKLE L., HARD G. et NOHL W. 1976. Brachflächen in der Landschaft. KTBL Schrift 195. KTBL-Schriften-Vertrieb-im Landwirtschaftsverlag GmbH, Münster-Hilstrup.
- BILAT Y. 1992. *Typologie et cartographie pédologique d'un pâturage boisé des Franches-Montagnes (commune de Tramelan)*. Travail pratique de certificat, Univ. de Neuchâtel, 52 p.
- BIOLLEY H. 1980. *Oeuvre écrite*. Supplément aux organes de la Société forestière suisse. N°66. 458 p.
- BOISSIER J.M., PELTIER J.P., SOUCHIER B. et TROSSET L. 1989. Typologie et cartographie des stations: relations avec la productivité des forêts. *Science du sol*, 27, 1: 37-40.
- BOCK C. 1986. Boisement spontané et conservation des pelouses calcaricoles. *Cahiers des naturalistes, Bull. N.P., n.s.* 42: 73-90.
- BODMER H.C. 1993. *CLAPA. Classification automatisée des photos aériennes. Avant-projet*. Rapport, Antenne Romande FNP, Ecublens, 44 p.
- BONI J. 1993. Etude du phénomène de colonisation naturelle de clairières dans la région de Fromont (Franches-Montagnes). Travail de diplôme. EPFZ, chaire de sylviculture. 50 p.
- BORCARD D. et BUTTLER A. 1992. *Ecologie numérique*. Cours Univ. de Neuchâtel, Instituts de biologie.
- BORCARD D., LEGENDRE P. & DRAPEAU P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 3: 1045-1055.
- BORCARD D. & LEGENDRE P. 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Envir. Ecol. Statistics* 1: 37-61.
- BOUCHÉ M. 1990. *Écologie opérationnelle assistée par ordinateur*. Masson, Paris, 572 p.
- BOUCHON J. 1986. Mesures sur carottes. Champenoux. Non publié. 6 p.
- BRAUN-BLANQUET J. et PAVILLARD J. 1928. *Vocabulaire de sociologie végétale*. Reprod. Imp. Lemaire, Ardres, 23 p.
- BRAUN-BLANQUET J. 1928. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Biologische Studienbücher 7, Berlin, 330 p.

- BRAUN-BLANQUET J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Wien - New-York, 865 p.
- BRAUN-BLANQUET J. 1968. L'école phytosociologique Zuricho-Montpelliéraine et la S.I.G.M.A.. *Vegetatio*, 16: 1-78.
- BROGGI M. F. et WILLI G. 1984. Abklärung von Möglichkeiten der Schafalpfung im Fürstentum Lichtenstein. *Ber. Bot.-Zool. Ges. Lichtenstein-Sargans-Werdenberg*. 13: 243-266.
- BROSSEAU-MARCHANDEAU F. 1992. Relations entre activités pastorales faunigibier et milieu. *Bulletin ONC.*, 171: 30-37.
- BRUCKERT S. et GAIFFE M. 1989. Processus de formation et de fonctionnement des sols en relation avec le réseau poral des roches. *Ann. sci. Univ. Fr.-Comté, Besançon, Géologie*, 4, 9: 37-48.
- BUECHE M, HAVLICEK E. et PERRENOUD A. 1990. Régénération du pâturage boisé de Saint-Jean-Devant, Chasseral. *Rapport, Bureau LE FOYARD, Bienne*, 34 p.
- CAPUTA J. 1966. Contribution à l'étude de la croissance du gazon à différentes altitudes. *Rech. agron. Suisse* 5: 393-426.
- CHAUVE P. 1975. *Guides géologiques régionaux - Jura*. Masson, Paris, 216 p.
- CHEssel D. & DOLÉDEC S. 1994. *Programmathèque ADE. Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales*. Version 3.7. URA CNRS 1451, Ecologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves, Uni. Lyon I.
- Collectif 1989. *Expérimentation sylvo-pastorale à Laborel-Drôme*. C.R.P.F. Rhône-Alpes, 31 p.
- CORLEY M.F.V., CRUNDWELL A.C., DÜLL R., HILL O., & SMITH A.J.E. 1981. Mosses of Europe and the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.*, 11: 609-689.
- CORNEJOE. et GANDARA W. 1980. Influencia de la estrata arbustiva en la productividad de la estrata herbacea de la estepa de *Acacia caven*. *Tes. Ing. Fac. Univ. Chili, Santiago*, 91 p.
- COUTERON P., D'AQUINO P. et OUEDRAOGO I.M.O. 1991. Le *Pterocarpus lucens* dans la région de Banh au nord-ouest du Burkina Faso. Importance pastorale et état actuel des peuplements. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France, April 22-26*: 94-100.
- C.P.C.S. 1967. *Classification des sols*. Ecole nationale supérieure agronomique Grignon, 87 p.
- DAGET P. & GODRON M. 1979. *Vocabulaire d'écologie*. Hachette, Paris, 300 p.
- DAGET P. & POISSONET J. 1969. Analyse phytologique des prairies, Applications agronomiques. *Doc. CEPE-CNRS* 48: 0-0.
- DAGET P. & POISSONET J. 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application. *Ann. Agronom.* 22, 1: 5-41.
- DELCROS P. 1994. *Écologie du paysage et dynamique végétale post-culturale*. CEMAGREF (Etudes, Gestion des territoires, 13), Grenoble, 334 p.
- DELPECH R, DUME G. & GALMICHE P. 1985. *Typologie des stations forestières. Vocabulaire*. Institut pour le développement forestier, 243 p.
- DOUARD R. 1994. *Litières et lessivats d'érable (Acer pseudoplatanus) et d'épicéa (Picea abies): leur influence sur le sol et la végétation du pâturage boisé jurassien*. Trav. licence, Labo. d'écologie végétale, Univ. Neuchâtel., 104 p.
- DRAPIER J. 1985. Les difficultés de la régénération naturelle du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges; étude écologique. *Revue forestière française*, 37: 45-55.
- DU RIETZ G.E. 1930. Vegetationsforschung auf Soziationsanalytischer Grundlage.

- Handb. Biol. Arbmet.*, 11, 5: 293-480.
- DUC P. 1991. Untersuchungen zur Dynamik des Nachwuchses im Plenterwald. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 142, 4: 299-319.
- DUCHAUFOR P. 1953. Régénération de l'épicéa et pédologie. *Revue forestière française*, V: 257-268.
- DUCHAUFOR P. 1983. *Pédologie. 1. Pédogenèse et classification*. Masson, Paris, 2^e édition, 510 p.
- DUCHAUFOR P. 1988. *Abrégé de pédologie*. Masson, Paris. 2^e édition, 224 p.
- DUCHAUFOR P. et ROUSSEAU L. Z. 1959. Les phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par le manganèse dans les humus forestiers. *Revue forestière française*, 11: 835-847.
- DUCKERT O. 1987. Etude phytosociologique et écologique des pelouses pseudo-alpines du Chasseron. *Trav. licence, Labo. d'écologie végétale, Univ. Neuchâtel*.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. et PAULISSEN D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.*, 18: 0-0.
- FABER R 1982. *Beiträge zur natürlichen Wiederbewaldung von Brachflächen*. Dissertation. Forstliche Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen in Göttingen. 200 p.
- FARRON J.P., LETTE G., FRIEDLI J.P. et ROCHES D. 1971 Colloque sur l'aménagement des pâturages boisés des Franches-Montagnes. *Bull. de l'Association pour la défense des intérêts du Jura*, 2: 29-67.
- FARROKHPUR B. 1981. *Waldbaulich-ökologisch Untersuchungen zur Verjüngung von Fichten-, Tannen-, Buchen-Mischbeständen*. Dissertation. Forstwissenschaftliche Fakultät der Albert-Ludwig-Universität zu Freiburg i. Br. 240 p.
- FAVARGER C. 1956-1958. *Flore et végétation des Alpes*. Tome I, 271 p. et tome II, 274 p., Delachaux et Niestlé.
- FUWAPE J.A. 1991. The influence of fire on savanna rangeland in Nigeria. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France, April 22-26*: 119-121.
- FOUCAULT B. de 1979. Eléments pour une théorie statistique du tableau phytosociologique homogène. *Vegetatio*, 40, 3: 163-174.
- FOUCAULT B. de 1984. *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse Doc. Etat, Université de Haute-Normandie, Rouen, 675 p.
- FOUCAULT B. de 1986. *La phytosociologie sigmatiste: une morphophysique*, Lille, 147 p.
- FOUCAULT B. de 1993. Systémique qualitative et structuralisme en phytosociologie. *Rev. int. Systémique*, 7, 4: 363-384.
- FNP 1988. *Premier inventaire forestier national*. Birmensdorf.
- FRAHM J.P. & FREY W. 1987. *Moosflora*. Ulmer, Stuttgart, 525 p.
- GAIFFE M et BRUCKERT S. 1985. Analyse des transports de matières et des processus pédogénétiques impliqués dans les chaînes de sols du karst jurassien. *Soils and Geomorphology, Catena suppl.*, 6: 159-174.
- GAIFFE M et BRUCKERT S. 1990. Origine paléoécologique de l'aptitude des calcaires jurassiens à la fracturation. Conséquences tectoniques, pédogénétiques et écologiques. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 113: 191-206.
- GAIFFE M et BRUCKERT S. 1991. Déterminisme paléoécologique des écosystèmes actuels du Haut-Jura, en relation avec la fracturation des roches. *Ann. Sci. For.*, 48:

- 575-591.
- GALLANDAT J.-D., GILLET F., HAVLICEK E. & PERRENOUDA. 1995. A multiscalar dynamical approach to pastoral value and biodiversity in wooded pastures. *8th meeting of the mountainous pastures and fodder crops working group, FAO Regional Office for Europe, Beitostølen 1994. REU Technical Series 39*: 76-83.
- GALLANDAT J.-D., GOBAT J.-M. & ROULIER C. 1993. Cartographie des zones alluviales d'importance nationale. *Cahier de l'environnement, Nature et paysage* 199: 1-112.
- GEHU J.-M. 1974. Sur l'emploi de la méthode phytosociologique sigmatiste dans l'analyse, la définition et la cartographie des paysages. *Compt.-Rend. Acad. Sci.*, 279: 1167-1170.
- GÉHU J.-M. 1987. Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. *Informatore Botanico italiano, Societa botanica italiana, Firenze, 18, 1-2-3*: 53-83.
- GIGANDET P. 1988. Forêts, pâturages et aménagement aux Franches-Montagnes. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 139, 7: 620-624.
- GILLET F. 1986a. Analyse concrète et théorique des relations à différents niveaux de perception phytoécologique entre végétation forestière et géomorphologie dans le Jura nord-occidental. *Végétation et Géomorphologie, Bailleul 1985. Coll. phytosociol.*, 13: 101-131.
- GILLET F. 1986b. *Les phytocénoses forestières du Jura nord-occidental - Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse Université de Franche-Comté, Besançon, 604 p.
- GILLET F. 1986c. Aperçu sur la végétation muscinale de la Réserve de Remoray (Doubs). *Cah. Env. Et. Rech. Ecol. comtoise*, 2: 97-112.
- GILLET F. 1988a. L'approche synusiale intégrée des phytocénoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Phytosociologie et Foresterie, Nancy 1985. Coll. phytosociol.*, 14: 81-92.
- GILLET F. 1988b. Végétation muscinale et phytocénoses de la Réserve de Valbois (Doubs). *Cah. Env. Et. Rech. Ecol. comtoise*, 6: 17-44.
- GILLET F. 1992. Modélisation et simulation de systèmes dynamiques à l'aide de STELLA®II. *Documents du Laboratoire d'Écologie végétale*, Neuchâtel, Séminaire du 10 février 1992, 16 p., non publié.
- GILLET F. 1993. Patubase: un exemple de base de données phyto-écologiques. *Documents du Laboratoire d'Écologie végétale*, Neuchâtel, 20 p., non publié.
- GILLET F. & GALLANDAT J.-D. 1994. Approche systémique des pâturages boisés du Jura suisse. *Analyse et maîtrise des valeurs naturelles*, Actes du Colloque Transfrontalier, Besançon, septembre 1993: 149-153.
- GILLET F. & GALLANDAT J.-D. 1996. Integrated synusial phytosociology: some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *Journal of Vegetation Science* 7, 1: 13-18.
- GILLET F., FOUCAULT B. de et JULVE P. 1991. La phytosociologie synusiale intégrée: objets et concepts. *Candollea*, 46: 315-340.
- GILLET F., LHOTE P. et TRIVAUDEY M.J. 1984. *Etude cartographique de la végétation et des milieux naturels du Jura gessien*. Inédit, Labo. Taxo. exp. Phytosoc., Univ. Besançon, 82 p.
- GIRARD M. 1987. *Cartographie phytosociologique de quelques associations du flanc nord de Chasseral et étude d'une transition de végétation*. Trav. licence, Labo. d'écologie végétale, Univ. Neuchâtel.
- GMUR P et WETTSTEIN J.B. 1986. L'aménagement des pâturages communaux dans les Franches-Montagnes. I. Principes généraux. *Revue suisse Agric.* 18, 2: 87-92.
- GOBAT J.-M. 1976. *L'évolution de pâturages boisés abandonnés dans le Vallon d'Orvin*. Travail de licence. Université de Neuchâtel, Laboratoire d'écologie végétale.

142 p.

- GOBAT J.M., DUCKERT O. et GALLANDAT J.D. 1989. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 112: 5-17.
- GODI F. 1985. *Méthode d'estimation de surfaces boisées classées en fonction de la densité, à l'aide de photographies aériennes à l'infrarouge, dans une région à caractère sylvo-pastoral*. Travail de diplôme. EPFZ, chaire d'aménagement des forêts., 55 p.
- GODRON M. 1971. *Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux*. Thèse 3ème cycle, Université Montpellier II, 247 p.
- GOUNOT M. 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris, 314 p.
- GREEN R.N., TROWBRIDGE R.L. et KLINKA K. 1993. Towards a taxonomic classification of humus forms. *Forest Science*, 39, 1: 1-49.
- GROLLE R. 1983. Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.*, 12: 403-459.
- GROUZIS M., NIZINSKI J. et AKPO E. 1991. L'arbre et l'herbe au Sahel: influence de l'arbre sur la structure spécifique et la production de la strate herbacée et sur la régénération des espèces ligneuses. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France, April 22-26*: 207-210.
- GUINOCHET M. et CASAL P. 1957. Sur l'analyse différentielle de Czekanowski et son application à la phytosociologie. *Bull. Serv. Carte phytogéogr. C.N.R.S.*, B2, 1: 25-33.
- GUINOCHET M. 1973. *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 p.
- HAGNAUER M., 1993. *Ethologische Studie über die räumliche Nutzung einer Waldweide durch Rinder*. Diplomarbeit ETH Zürich.
- HALLER-ROHNER K. 1990. *Bilan phyto-écologique des pâturages et prairies de la région du Creux-du-Van*. Trav. licence, Labo. d'écologie végétale, Univ. Neuchâtel, 81 p.
- HARTMANN F. 1958. Vorschlag zur Klärung der Oekologie der natürlichen Verjüngung des Waldes. *12th Congress IUFRO, Oxford 1956, 1, 21*: 121-122.
- HUBERT D., OVALLE C. et DAGET P. 1982. Influence du couvert des arbres sur la végétation d'une pelouse des Causses. *Coll. Phytosoc. 11*: 569-586.
- JABIOL B. et GEGOUT J.C. 1992. Recommandations pour la présentation illustrée des descriptions de sols. *Rev. For. Fr. XLIV*, 6: 512-520.
- JACQUAT M.S. 1984. Forêts et pâturages boisés. In: *1384-1984: Les Franches-Montagnes. Société jurassienne d'Emulation, section des Franches-Montagnes*: 237-241.
- JONGMAN R.H.G., TER BRAAK C.J.F. et VAN TONGEREN O.F.R. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. PUDOC, Wageningen, 306 p.
- JØRGENSEN S.E. 1994. *Fundamentals of Ecological Modelling*. Elsevier (Developments in Environmental Modelling, 19), 628 p.
- JULVE P. 1986. Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Végétation et Géomorphologie, Bailleul 1985. Coll. phytosociol.*, 13: 65-84.
- JULVE P. 1988. Réflexions sur la structure et la dynamique des lisières forestières. Conséquences sur le synsystème. *Phytosociologie et Foresterie, Nancy 1985. Coll phytosociol.*, 14: 55-79.
- JULVE P. 1989. Sur les relations entre types biologiques et stratégies adaptatives chez les végétaux. *Bull. Ecol.*, 20, 1: 79-80.
- JULVE P. 1993. Synopsis phytosociologique de la France (communautés de plantes

- vasculaires). *Lejeunia*, N.S., 140: 1-160.
- JULVE P. et GILLET F. 1994. Vegetation under the diverse anthropogenic impact as object of basic phytosociological map. Results of the international cartographical experiment organized in the Bialowieza forest (ed. J.B. FALINSKI). Part two: Conceptions and methods of the individual vegetation maps. III: Experiences of French authors (Map 3). *Phytocoenosis*, N.S. 6, *Supplementum Cartographiae Geobotanicae*, 4, Warszawa-Bialowieza: 45-66.
- KIENAST, F. 1993. Analysis of historic landscape patterns with a Geographical Information System - a methodological outline. *Landscape Ecology* 8, 2: 103-118.
- KIENZLE U. 1979. *Sukzessionen in brachliegenden Magerwiesen des Jura und des Napfgebietes*. Teildruck der Inauguraldissertation. Philosophisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Basel. 104 p.
- KLEMENT O. 1941. Zur Epiphytenvegetation der Eichenwälder in der Walachei. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 59: 333-350.
- KOLLMANN J. 1992. Gebüschentwicklung in Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls. *Natur und Landschaft*, 67: 20-26.
- KRÄHENBÜHL C. 1964. Le haut-plateau des Franches-Montagnes: notes historiques, morphologiques, géologiques et floristiques. *Société jurassienne d'Emulation. Actes 1964*: 87-153.
- KRÄHENBÜHL C. 1967. Chasseral. Etude orographique et botanique. *Société jurassienne d'Emulation. Actes 1967*: 87-129.
- KURTH A. 1975. An Stammzahl- und Vorratsverteilungen erkannte Aenderungen der Waldstruktur im Emmental und langfristigt zu befürchtende Verschlechterung des Wasserhaushaltes. *Mémoires de l'Institut fédéral de recherches forestières. Vol 51*.
- LACHAT N. 1986. *Etude du comportement alimentaire du chamois jurassien, Rupicapra rupicapra (L.)*. Travail de licence. Institut de zoologie, Université de Neuchâtel. 117 p.
- LAILHACAR S., CARRASCO A. et CORREA C. 1991. L'importance du sol sur les rendements de fourrage d'*Atriplex nummularia* L. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France, April 22-26*: 533-535.
- LANDOLT E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. geobot. Inst. Rübel*, 64: 1-208.
- LANDRY J.-M. 1993. *Influence de la végétation, de la météorologie et du bétail sur la répartition spatiale des chamois (Rupicapra rupicapra L.) dans la réserve de la Combe-Grède (Chasseral)*. Travail de diplôme. Laboratoires d'écologie et d'écologie végétale. Université de Neuchâtel. 127 p.
- LÄSSIG R. 1991. *Zum Wachstum von Fichtensolitären [Picea abies (L.) Karst.] in Süddeutschland*. Dissertation. Forstwissenschaftliche Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau. 136 p.
- LEGENDRE L. et LEGENDRE P. 1984a. *Écologie numérique. 1 : Le traitement multiple des données écologiques*. Masson, Paris, 2e éd., 260 p.
- LEGENDRE L. et LEGENDRE P. 1984b. *Écologie numérique. 2 : La structure des données écologiques*. Masson, Paris, 2e éd., 335 p.
- LEGENDRE P. & VAUDOR A. 1991. *Le progiciel R. Analyse multidimensionnelle, analyse spatiale*. Université de Montréal, 142 p.
- LEIBUNDGUT H. 198?. *Die Waldpflege*. Verlag Paul Haupt, Bern und Stuttgart. 214 p.
- LIPPMAA T. 1935. La méthode des Associations unistrates et le système écologique des Associations. *Acta Instit. Hort. Bot. Univ. Tartuensis*, 4, 1-Fév: 1-97.
- LOISEAU P., 1989. Signification et limite de l'indice de valeur pastorale pour le diagnostic de la valeur agricole des pâturages en moyenne montagne humide. *In:*

- Phytosociologie et pastoralisme. Colloques phytosociologiques, 14, Paris 1988.*
Ed. J. Cramer, Berlin-Stuttgart. p. 411-428.
- LÖW H. 1975. *Zustand und Entwicklungsdynamik der Hochlagenwälder des Werdenfelser Landes*. Dissertation. Forstwissenschaft der Ludwig-Maximilians-Universität-München. 200 p.
- LOZET J. et MATHIEU C. 1990. *Dictionnaire de la science du sol*. Technique et documentation, Lavoisier, 2^e édition, 384 p.
- LUICK R. et KAPFER A. 1993. Extensive Beweidung mit Rindern: ein Beitrag zum Naturschutz und zur Landschaftspflege. 4. *Sport- und Kukturspiegel*. Singen: 103-106.
- MAAS D. 1994. Biotopverbund für Pflanzengemeinschaften: Möglichkeiten und Grenzen anhand eines Beispiels aus der Münchner Schottebene. *Natur und Landschaft*, 69, 2: 54-61.
- MANDELBROT B. 1983. *The fractal geometry of nature*, New-York, 468 p.
- MAULER J. 1951. Le pâturage boisé de la Montagne de Cernier. *La forêt*, 4: 208-211.
- MCGARIGAL K. & MARKS B.J. 1994. *FRAGSTATS, spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Forest Science Department, Oregon State University, Corvallis, 67 p.
- MEISSER M., 1993. *Fertilisation et utilisation des pâturages boisés de l'arc jurassien*. Travail de semestre, ETH Zürich.
- MENAUT J.C. 1983. The vegetation of african savannas. In *Ecosystems of the world, Tropical savannas*. Bourlière Ed., Elsevier Scient. Publis. Oxford, 13: 109-149.
- MICHALET R. 1982. *Influence du climat général sur l'évolution des sols à l'étage subalpin du Jura*. Thèse 3^{ème} cycle, Univ. Nancy I, 120 p.
- MITTLER M. 1987. Notre Jura. *24 heures*: 33-36.
- MLADENOFF, D.J., WHITE, M.A., PASTOR, J. & CROW, T.R. 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications* 3, 2: 294-306.
- MONTOYA J.M. 1980. Efectos del arbolado de las dehesas sobre los factores ecologicos que actuan al nivel del sotobosque. *Anal. INIA Ser. For.*, 5: 61-86.
- MOREILLON M. 1919. Influence de l'ombrage sur la valeur des gazons dans le pâturages boisés. *Journal forestier suisse*, 9/10: 131-141.
- MOREL R. 1989. *Les sols cultivés*. Technique et documentation, Lavoisier, 373 p.
- NAGEL J. et ATHARI S. 1982. Stammanalyse und ihre Durchführung. *Allg. Forst- u. J. Ztg.*, 153 9/10: 179-182.
- OBERDORFERE. 1990. *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. Ulmer, Stuttgart, 1050 p.
- OFAG 1958. Cadastre de la production agricole, Commune de Cormoret.
- OFAG 1958. Cadastre de la production agricole, Commune des Breuleux.
- OFAG, 1972. Cadastre de la production agricole, Commune du Chenit.
- OFAG, 1982. Cadastre de la production agricole, Commune de La Sagne.
- OFAG 1967. Cadastre alpestre suisse, Canton de Berne et Région du Jura.
- OFAG 1980. Cadastre alpestre suisse, Agriculture de montagne et économie alpestre dans le canton de Vaud.
- OFAG 1967. Cadastre alpestre suisse, Canton de Neuchâtel, Agriculture, économie alpestre et pacagère.
- OFAG 1982. L'économie alpestre et pacagère en Suisse.
- OLDEMAN R.A.A. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. O.R.S.T.O.M.*,

- Paris, 73: 1-204.
- O'NEILL R.V., KRUMMEL J.R., GARDNER R.H., SUGIHARA G., JACKSON B., DEANGELIS D.L., MILNE B.T., TURNER M.G., ZYGMUNT B., CHRISTENSEN S.W., DALE V.H. & GRAHAM R.L. 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology* 1, 3: 153-162.
- OSTERMANN O. 1991. *Der Einfluss der Schafweide auf die Vegetationsdynamik der subalpinen Hakenfieferbestände (Pinus uncinata Mill. ex Mirbel). Methoden und Ergebnisse im Vercors, Frankreich.* Thèse universitaire, Georg-August-Universität, Göttingen, 124 p.
- OVALLE C. et AVENDANO J. 1987. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. I. Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 8: 385-404.
- PARKER V.T. et MULLER C.H. 1982 Vegetational and environmental changes beneath isolated live oak trees (*Quercus agrifolia*) in a California annual grassland. *American Midland Naturalist*, 107, 1: 63-81.
- PELLISSIER F. et TROSSET L. 1992. Les difficultés de régénération naturelle des pessières subalpines: prédation des graines au sol et blocage dus à l'humus. *An. For.* 49: 383-388.
- PETERSON S. et RICHMOND B. 1994. *STELLA II technical documentation.* High Performance Systems, Inc, Hanover.
- PILLICHODY A. 1902. Le rajeunissement naturel dans les pâturages boisés. *Journal forestier suisse*, 53, 2: 30-33.
- PILLICHODY A. 1912. Facteurs de boisement des pâturages boisés du Jura. *Journal forestier suisse*, 5: 85-87.
- PILLICHODY A., 1920. En faveur du pâturage boisé, culture mixte. *Journal forestier suisse*, 71, 2: 21-24.
- POCHON M. 1973. Apports allochtones dans les sols jurassiens (Jura vaudois et Jura neuchâtelois). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 96: 135-147.
- POCHON M. 1978. Origine et évolution des sols du Haut-Jura suisse. Phénomènes d'altération des roches calcaires sous climat tempéré humide. *Mém. Soc. helv. Sci. nat.*, 190 p.
- PRETZSCH H. 1985. Die Fichten-Tannen-Buchen-Plenterwaldversuche in den ostbayerischen Forstämtern Freyung und Bodenmais. *Forstarchiv*, 56, 1: 3-9.
- QARRO M. 1991. Facteurs de variation des teneurs en azote du sol des parcours de la région d'Aïn Leuh (Maroc). *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours.* Montpellier, France, April 22-26: 226-228.
- RAMEAU J.-C. 1987. *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France.* Thèse d'Etat, 344 p.
- RAMEAU J.-C. 1993. Phytodynamique forestière: l'approche du phytoécologue forestier. Objectifs, concepts, méthodes, problèmes rencontrés. *Phytodynamique et Biogéographie historique des forêts, Bailleul 1991.*, Coll. phytosociol. 20: 29-71.
- RAMEAU, J.-C., MANSION D. & DUME G. 1989. *Flore forestière française. Guide écologique illustré - 1 Plaines et collines.* I.D.F., 1785 p.
- RAUNKIAER C. 1934. *The life forms and statistical plant geography.* Clarendon, Oxford, 632 p.
- RICHARD J.-L. 1968. Quelques groupements végétaux à la limite supérieure de la forêt dans les hautes chaînes du Jura. *Vegetatio*, 16, 1-4 : 205-219.

- RICHARD L. et PAUTOU G., 1982. *Alpes du Nord et jura méridional*. Notice détaillée des feuilles 48 Annecy et 54 Grenoble. Ed. C.N.R.S., Paris, 316 p.
- RIEBEN E. 1957. *La forêt et l'économie pastorale dans le Jura*. Thèse ETH Zürich, 250 p.
- RIEDER J. 1994. *Relations entre les couvertures géologique et pédologique au Marchairuz (Jura VD)*. Trav. licence, Institut de Géologie, Univ. Neuchâtel, 110 p.
- ROLLI M. 1992. Dosage semi-quantitatif sur SCINTAG™. Programme BASIC™ sur MacIntosh SE. *Cahier de l'Inst. de Géologie (IGUN). Série A.X., 20*, 41p et 1 disquette.
- ROYER J.-M. 1985. Les associations végétales des dalles rocheuses (*Alyso-Sedion*) de la chaîne du Jura français. *Tuexenia*, 5: 131-143.
- ROYER J.-M. 1987. *Les pelouses des Festuco-Brometea. D'un exemple régional à une vision eurosibérienne. Étude phytosociologique et phytogéographique*. Thèse de Doctorat d'état, Univ. Besançon, 424 p.
- ROYER J.-M. 1989. Observations taxonomiques, phytogéographiques et écologiques sur la flore de la chaîne du Jura français. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon* 58, 1: 5-43.
- SALVADE C. 1991. Ferme, sapin, cheval. Une étude iconographique du paysage des Franches-Montagnes. *Mémoire Histoire de l'art, Univ. Lausanne*, 85 p.
- SCAMONI A. et PASSARGE H. 1963. *Einführung in die praktische Vegetationskunde*. Jena, 236 p.
- SCHAER J.-P, M. BURKHARD, X. TSCHANZ, E. GUBLER et J-F. MATHIER 1990. Morphologie, contraintes et déformations dans le Jura central suisse. *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.*, 113: 39-50.
- SCHAEFER A., GAZIN A. et D'ALVERNY A. 1930. *Sapinières: le jardinage par contenance (méthode du contrôle par les courbes)*. Les Presses Universitaires de France. 100 p.
- SCHÄFER-GUIGNIER O. et COUDERCHET, L. 1992. *Déprise agricole et gestion du paysage dans le Haut-Jura*. CPRE, Besançon, 42 p.
- SCHWARZ E. 1988. *La révolution des systèmes. Conférences interfacultaires données à l'Université de Neuchâtel*. DelVal. 290 p.
- SCHÜTZ J.-Ph. 1989. *Le régime du jardinage. Document autographique du cours de sylviculture III (régénération des forêts)*. Chaire de sylviculture, ETH - Zurich. 55 p.
- SCHWEINGRUBER F. H. 1983. *Der Jahrring*. Verlag Paul Haupt ,Bern und Stuttgart. 234 p.
- SHANNON C. & WEAVER W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- SIOEN G., NEIRYNCK J., MADDELEIN D. et MUYS B. 1993. Site classification in a mixed hardwood forest (Hallerbos, Belgium) with a homogeneous ground vegetation dominated by *Hyacinthoides non-scripta*. *IUFRO Technical Meeting Site Classification and Evaluation, Clermont-Ferrand (France) October 19-22*: 11p.
- SIMANTKE C. 1993. *Freßverhalten von Jungvieh auf einer Waldweide im Schweizer Jura. Ökologische Aspekte eines ursprünglichen Weidesystems*. Diplomarbeit Gesamthochschule Kassel Universität.
- SOLTNER D. 1987. *Les bases de la productivité végétale: Le sol*. Sciences et techniques agricoles. 15^e édition, 464 p.
- SOUISSI A., PONTANIER R et SAYOL R. 1991. Inventaire intégré des sols et des ressources pastorales. Etude de leur sensibilité à la désertification. Cas de la Tunisie présaharienne. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France, April 22-26*: 59-61.
- SURBER E., AMIET R. et KOBERT H. 1975. *Le problème des friches en Suisse*. Institut fédéral de recherches forestières. Rapport n°112. 183 p.

- THAVAUD P., MATHEY F., ARNAUD M.T. et DE CHOULDENS N. 1991. L'élevage et la protection de l'environnement. La transhumance hivernale pour la défense de la forêt contre l'incendie. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France, April 22-26*: 762-764.
- THEURILLAT J.-P. 1992. Etude et cartographie du paysage végétal (symphytocœnologie) dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse). *Mat. levé Géobot. Suisse*, 68: 1-384.
- THOMET P. 1981. Die Pflanzengesellschaften der Schweizer Juraweiden und ihre Beziehung zur Bewirtschaftungsintensität. *Tätber. natf. Ges. Basell.* 31: 243-367.
- TRÜMPY R. 1980. *Geology of Switzerland*. Schweizerische Geologische Kommission.
- TSCHANZ X. 1990. Analyse de la déformation du Jura central entre Neuchâtel (Suisse) et Besançon (France). *Eclog. Géol. Helvet.*, 83, 3: 543-558.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., VALENTINE D.H., WALTERS S.M. & WEBB D.A. 1964-1980. *Flora europaea*. 5 vol. Cambridge University Press, Cambridge.
- TÜXEN R. 1973. Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebiet. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungar.*, 19, 1-2: 379-384.
- TÜXEN R., OHNO K. et VAHLE H.C. 1977. Zum Problem der Homogenität von Assoziations-Tabellen. *Doc. phytosociol., N.S.*, 1: 305-320.
- VACHER J. 1984. Les pâturages de la Sierra Norte: analyse phyto et agroécologique des Dehesas pastorales de la Sierra Norte (Andalousie Occidentale, Espagne). *Thèse USTL, Montpellier*, 181 p.
- VERTÈS F. 1989. Intérêts et limites de l'approche phytosociologique pour l'estimation des ressources fourragères d'un territoire. *Phytosociologie et Pastoralisme, Paris 1988, Coll. phytosociol.* 14: 379-393.
- VON GREYERZ 1918. Les pâturages boisés des Franches-Montagnes. *Journal forestier suisse*, 5/6: 101-103.
- WALTHER P. et JULEN S. 1986. *Unkontrollierte Waldflächenvermehrung im Schweizer Alpenraum. Institut fédéral de recherches forestières. Rapport n°282*. 83 p.
- WEISE U. 1987. Beiträge zur Methodik und Genauigkeit von Stammscheiben-, Bohrkern- und Stammanalysen an Fichte und Tanne. *Mitt. der Forst. Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg. Heft 130*: 1- 133.
- WEISSEN F. et JACQMAIN M. 1978. Perspectives de régénération naturelle de l'épicéa après fumure. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, 13, 4: 353-371.
- WESTHOFF, V. et MAAREL E. van der 1978. The Braun-Blanquet approach. In: WHITTAKER R.H. *Classification of plant communities*. Junk, The Hague: 287-399.
- WETTSTEIN J.-B. 1983. Aménagements sylvo-pastoraux et cartographie de la végétation: aspects méthodologiques. *Revue suisse d'Agriculture*, 15.
- WILDI O. et ORLOCI L. 1990. *Numerical exploration of community patterns*. SPB Academic Publishing, 124 p.
- YOSSI H et FLORET C. 1991. Dynamique des ligneux dans une savanne de la zone soudanienne au Mali: conséquences pour le pâturage. *Actes du IV^e Congrès International des Terres de Parcours. Montpellier, France, April 22-26*: 189-191.
- ZILLOTTO U. & SCOTTON M. 1993. Changing patterns of pastoral communities in the subalpine belt. In: ZINGARI P.C. & OSTERMANN O. (Ed.), *The INTEGRALP Project, Alpine Forest and Mixed Grass-Woodland Ecosystems Dynamics and*

Management. Rapport ICALPE, Le Bourget du Lac: 116-129.

ZINGARI P.C. & OSTERMANN O. (Ed.) 1993. *The INTEGRALP Project, Alpine Forest and Mixed Grass-Woodland Ecosystems Dynamics and Management*. Rapport ICALPE, Le Bourget du Lac, 170 p.

Glossaire des termes scientifiques

Abondance-dominance: Indice semi-quantitatif (+, 1, 2, 3, 4 ou 5) appliqué dans un relevé à une espèce (relevé de synusie) ou à un syntaxon élémentaire (relevé de phytocénose), appréciant son recouvrement relatif et sa densité (cf. §§ 5.2.2.3.2 et 5.2.3.2.2).

Abondance-dominance-agrégation (ADA): Indice synthétique quantitatif appliqué dans un relevé à une espèce (relevé de synusie) ou à un syntaxon élémentaire (relevé de phytocénose), obtenu à partir des indices semi-quantitatifs d'abondance-dominance* et d'agrégation*:

$$ADA = \{abondance-dominance\} + (0.1 \times \{agregation\})$$

Ex.: 0.2 (ab.-dom. +, agr. 2)

3.4 (ab.-dom. 3, agr. 4)

Accroissement annuel radial: Augmentation du rayon d'une section de tronc correspondant à un cerne annuel de croissance.

Acidocline: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale se développant de préférence sur des sols légèrement acides.

Acidophile: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale se développant presque exclusivement sur des sols acides ou très acides.

Agrégation: Indice semi-quantitatif (1, 2, 3, 4 ou 5) appliqué dans un relevé à une espèce (relevé de synusie) ou à un syntaxon élémentaire (relevé de phytocénose), appréciant la manière dont les éléments sont regroupés ou dispersés (cf. §§ 5.2.2.3.3 et 5.2.3.2.2).

Aire minimale: Surface minimale à partir de laquelle un relevé peut être considéré empiriquement représentatif d'une synusie ou d'une phytocénose.

Alpage: Surface exploitée exclusivement par le pâturage, située habituellement en dehors des zones habitées durant l'hiver (voir estivage*).

Analyse Canonique des Correspondances (ACC): Technique d'analyse multivariable permettant l'ordination* des observations (relevés) et des descripteurs biologiques (espèces, syntaxons élémentaires*), les premiers axes étant contraints par un ensemble de descripteurs écologiques; l'ACC traite simultanément deux matrices de relevés («espèces» et

«environnement»).

Analyse en Composantes Principales (ACP): Technique d'analyse multivariante permettant l'ordination* des observations et des descripteurs quantitatifs, particulièrement bien adaptée au traitement des données écologiques.

Analyse en Coordonnées Principales (ACOP): Technique d'analyse multivariante permettant l'ordination* des relevés selon une matrice de ressemblance.

Analyse Factorielle des Correspondances (AFC): Technique d'analyse multivariante permettant l'ordination* des observations (relevés) et des descripteurs (espèces, syntaxons élémentaires*), particulièrement bien adaptée au traitement des relevés phytosociologiques (contenant beaucoup de valeurs nulles).

Anthropozoogène: Lié à l'action de l'homme et des animaux domestiques.

Association: Unité de base de la classification hiérarchique et de la nomenclature des synusies* selon la phytosociologie synusiale intégrée.

Broutage (degré de): Indice permettant d'apprécier empiriquement dans un relevé de synusie l'importance du broutage par le bétail (ou par les ongulés sauvages) de la végétation; cet indice prend une valeur entière de 0 à 4.

Caractéristique: Taxon (espèce ou syntaxon élémentaire*) plus ou moins exclusivement lié à une unité de classification phytosociologique (syntaxon* ou cœnotaxon*) dans un cadre géographique donné (local, régional ou général).

Carotte: Échantillon de bois prélevé radialement sur un tronc, en général à 1.30 m de hauteur, au moyen d'une tarière de Pressler, afin de mesurer la croissance et/ou d'estimer l'âge de l'arbre (aussi appelée buchille).

Catena: Complexe paysager de teselas* (ou de phytocénoses*) assemblées par zonation ou/et mosaïque au sein d'une même grande unité géomorphologique.

Chablis: Arbre ou ensemble d'arbres renversé, déraciné ou cassé par la suite d'un accident climatique le plus souvent (vent, neige, givre, etc.), ou dont l'état sanitaire impose l'exploitation (sec, bostryché).

Chamæphyte (Ch): Arbrisseau nain (*chamæphyte ligneux* ChL, de moins de 40 cm de hauteur) ou plante herbacée (*chamæphyte herbacé* ChH) dont les tiges aériennes subsistent en hiver et portent leurs bourgeons au-dessus de la surface du sol (ex.: myrtille, hélianthème).

Cime verte: Hauteur du houppier*, mesurée de la première branche verte à la pointe de celui-ci.

Climax (adj. climacique): Stade ultime de l'évolution spontanée d'un écosystème.

Cœnassociation: Unité de base de la classification hiérarchique et de la nomenclature des phytocénoses* selon la phytosociologie synusiale intégrée.

Cœnotaxon: Unité de classification hiérarchique des phytocénoses* selon la phytosociologie synusiale intégrée.

Cœnotaxon élémentaire (CœE): Unité de base de la typologie des phytocénoses* (selon la phytosociologie synusiale intégrée), définie par un ensemble de relevés statistiquement homogène et possédant un ensemble de caractères structurels, floristiques, écologiques et chorologiques constants et différentiels.

Communauté basale: Communauté végétale réduite à un petit nombre d'espèces à large amplitude socio-écologique, pour des raisons de jeunesse (communauté pionnière) ou de perturbation intense.

Complexe argilo-humique: Ensemble de colloïdes électronégatifs du sol (argile, humus) pouvant fixer les cations échangeables de la solution du sol et les lui restituer quand la concentration ou la composition de celle-ci se modifie. Joue le rôle de réserve minérale pour les plantes.

Constant(e): Se dit d'une espèce (ou d'un syntaxon élémentaire*) dont la fréquence relative dans un tableau de syntaxon élémentaire (ou de cœnotaxon élémentaire) est strictement supérieure à 60%.

Diamètre à hauteur de poitrine (DHP): Diamètre du tronc d'un arbre, mesuré conventionnellement à 1.30 m de hauteur à partir de la base.

Diachronique: Se dit d'observations échelonnées dans le temps sur le même lieu.

Différentiel(le): Espèce ou syntaxon élémentaire* permettant de différencier par sa présence (différentiel positif) ou par son absence (différentiel négatif) dans un groupe de relevés phytosociologiques une unité de classification par rapport à une autre.

Dition: Région étudiée. Dans ce travail, il s'agit du Jura suisse.

Diversité spécifique: Mesure de la diversité d'un peuplement selon la théorie de l'information (indice de SHANNON); elle peut s'appliquer à un relevé de synusie* (ou de phytocénose*); elle augmente avec le nombre d'espèces (ou de syntaxons élémentaires*) et diminue en fonction des différences d'abondance-dominance.

Dryade: Essence* à croissance lente, à grande longévité, de taille élevée, supportant l'ombrage dans ses stades juvéniles, capable de se régénérer en sous-bois et caractérisant les phases matures des forêts climaciques.

Écofaciès: Unité de base de la typologie agronomique selon la méthode du relevé linéaire.

Éluvial: Se dit d'un horizon appauvri suite à un lessivage (des argiles par ex.). On le désigne actuellement par la lettre E (ancien sigle: A2).

Embosement (degré d'): Indice permettant d'apprécier empiriquement dans un relevé de synusie l'importance de l'accumulation des bouses sur le sol; cet indice prend une valeur entière de 0 à 4.

Enchytréides: Vers Oligochètes, de petite taille, vivant dans les horizons holorganiques*, supportant des conditions écologiques peu favorables (acidité, sécheresse). Ils ingèrent la litière et la restituent sous forme

d'amas fécaux holorganiques*.

Ensemble de l'avenir: Ensemble des végétaux n'ayant pas atteint leur hauteur maximale, en transit dans les strates basses (surtout stades ontogénétiques herbacés et arbustifs des essences*).

Ensemble du présent: Ensemble des végétaux adultes ayant atteint leur hauteur maximale, formant des ensembles structurels* à stratification discontinue.

Ensemble structurel: Compartiment architectural constitué d'un ensemble de végétaux adultes de hauteur déterminée, formant un niveau privilégié d'occupation de l'espace dans une phytocénose stratifiée.

Essence: Espèce arborescente (au moins potentiellement).

Estivage (pâturages d'): Pâturages avant tout réservés au pacage du jeune bétail. Comme les alpages*, ils forment géographiquement et économiquement des unités séparées des exploitations agricoles de base. Dans le cadre de PATUBOIS, le terme d'estivage est aussi appliqué à des alpages*, voire à des pâturages attenants*, rattachés à une même exploitation pastorale.

Eutrophe: Se dit d'un milieu (sol) riche en substances nutritives (essentiellement azote et phosphore), permettant une bonne productivité primaire. Par extension, désigne également une communauté végétale liée à de telles conditions.

Facès: Subdivision mineure d'un syntaxon élémentaire*, différenciée par la dominance d'une ou de quelques espèces.

Fourré: Stade de développement du peuplement forestier composé de tiges dont la hauteur est supérieure à 1.30 m et dont le diamètre à hauteur de poitrine est inférieur au seuil d'inventaire (variable selon les cantons).

Fragmentaire: Se dit d'une synusie* ou d'une phytocénose* dont le développement spatial est insuffisant pour atteindre l'aire minimale* et dont la composition est pour cette raison incomplète.

Friche: Synusie* herbacée* haute et peu broutée.

Fruticée: Synusie* arbustive* plus ou moins dense.

Géophyte (Ge): Plante herbacée vivace passant l'hiver uniquement sous forme d'organes souterrains (bulbes, rhizomes, tubercules...).

Groupement (ou clustering): Technique d'analyse multivariable visant à répartir un ensemble d'objets (observations ou descripteurs) en un certain nombre de groupes à partir d'une matrice de ressemblance. Le *groupement hiérarchique agglomératif* (ou *classification ascendante hiérarchique*) construit un arbre (ou dendrogramme) à partir des objets séparés, selon des niveaux de fusion successifs.

Groupement végétal: Syntaxon* phytosociologique de rang hiérarchique indéterminé.

Héliocline: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale préférant les

endroits plutôt bien éclairés.

Héliophile: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale se développant en pleine lumière et évitant les endroits ombragés.

Hémicryptophyte (He): Plante herbacée vivace hibernant avec ses bourgeons à la surface du sol (ex. fétuque, dent-de-lion).

Holorganique: Qualifie les horizons constitués exclusivement de matière organique.

Homécie: Catégorie de synusies* de physionomie comparable et occupant la même fonction écologique dans différentes phytocénoses*.

Houppier: Partie de l'arbre désignant l'ensemble des branches et du feuillage (aussi appelé couronne).

Hygrocline: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale préférant un sol bien pourvu en eau, sans période de dessiccation prolongée.

Hygrophile: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale exigeant un sol bien pourvu en eau, sans période de dessiccation prolongée.

Idiotaxon élémentaire: Ensemble d'organismes appartenant à la même espèce biologique, de taille et de stratégie adaptative* comparables (espèce, sous-espèce, variété, ou stade ontogénétique* de ces taxons).

Illuvial: Se dit d'un horizon pédologique enrichi suite à un apport de matériaux provenant des horizons sus-jacents. L'horizon BT est un exemple typique d'horizon d'accumulation d'argile.

Indice de régénération: Mesure du potentiel de régénération des essences arborescentes dans une phytocénose de pâturage boisé, calculé à partir de l'abondance-dominance relatives des stades de développement des arbres dans les synusies herbacées et arbustives.

Karst: Plateau calcaire affecté par la dissolution irrégulière des ses roches par des eaux de pluie chargées d'acide carbonique.

Litière endogée: Litière souterraine, formée essentiellement par les parties mortes des racines.

Lixiviation: Entraînement des éléments d'un horizon vers le bas du profil, essentiellement des cations échangeables de la solution du sol.

Loess: Formation géologique superficielle, limoneuse, d'origine périglaciaire.

Manteau: Synusie* arbustive* développée linéairement en lisière d'une forêt ou d'un bosquet.

Mégaphorbiaie: Synusie* herbacée* haute et dense, dominée par des hémicryptophytes* à larges feuilles.

Mésophile: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale exigeant des conditions moyennes d'humidité du sol (ni trop sec, ni trop humide).

Mésotrophe: Se dit d'un milieu (sol) modérément riche en substances nutritives (essentiellement azote et phosphore), permettant une produc-

tivité primaire moyenne. Par extension, désigne également une communauté végétale liée à de telles conditions.

Microphorbiaie: Synusie* herbacée* basse hygrocline* et sciacline*, dominée par de petits hémicryptophytes* à feuilles arrondies.

Modal: Se dit d'une valeur correspondant au mode statistique d'une variable discontinue, qui caractérise l'état le plus fréquent dans la distribution considérée. N'est pas obligatoirement l'équivalent de « moyen ».

Mycogène: Qui tire son origine des champignons. Dans le cas des humus, qualifie un horizon principalement structuré par les hyphes des champignons (mycelium).

Nécromasse: Masse végétale morte encore rattachée aux parties vivantes (biomasse) de la plante d'origine.

Nanophanérophyte (nPh): Plante ligneuse arbustive (entre 40 cm et 4 m de hauteur); on distingue les *nanophanérophytes à feuilles caduques* (nPhC) qui perdent leurs feuilles en hiver, et les *nanophanérophytes sempervirents* (nPhS) toujours verts.

Neutrophile: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale se développant sur un substrat (sol) à pH neutre (riche en cations échangeables).

Nitrocline: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale préférant un substrat (sol) plutôt riche en azote minéral (NO_3^- , NH_4^+).

Nitrophile: Se dit d'une plante ou d'une communauté végétale exigeant un substrat (sol) riche en azote minéral (NO_3^- , NH_4^+).

Nomade: Essence* opportuniste, post-pionnière* ou dryade*, pouvant avoir dans certaines circonstances un comportement pionnier.

Oligotrophe: Se dit d'un milieu (sol) pauvre en substances nutritives (essentiellement azote et phosphore), ne permettant qu'une faible productivité primaire. Par extension, désigne également une communauté végétale liée à de telles conditions.

Ombre (degré d'): Indice permettant d'apprécier empiriquement dans un relevé de synusie l'importance de l'ombre supporté par la végétation; cet indice prend une valeur entière de 0 à 4.

Ordination: Technique d'analyse multivariée visant à mettre en évidence des gradients dans la structure des données, en amenant leur variabilité à s'exprimer sur quelques axes principaux.

Ourlet: Synusie herbacée développée linéairement, soit en lisière des forêts, des bosquets ou des fruticées* (ourlet externe), soit à l'intérieur des massifs forestiers, dans des petites clairières ou le long des layons (ourlet interne).

Pâquier: Besoins d'une vache (UGB*) en fourrage pendant la durée habituelle de l'estivage.

Pâquier normal: Besoins d'une vache (UGB*) en fourrage pendant 100 jours.

- Paramétrique (statistique):** Tests statistiques qui font appel à l'estimation de paramètres (moyenne, écart-type...) qui sont comparés à ceux de distributions de référence. Ils supposent l'indépendance des observations et la conformité des données à des conditions telles que la normalité, l'indépendance des erreurs et l'homogénéité des variances.
- Pâturage:** Terme général qui désigne en principe le terrain soumis exclusivement à l'exploitation pacagère.
- Pâturage attenant:** Pâturage d'estivage* attenant aux exploitations agricoles habitées durant toute l'année sont en règle générale constitués de terrain ne se prêtant pas à une autre utilisation.
- Pelouse:** Synusie* herbacée* basse héliophile et oligotrophe, calcicole ou acidophile.
- Phanérophyte (Ph):** Plante ligneuse, généralement arborescente, de plus de 4 m de hauteur; on distingue les *phanérophytes à feuilles caduques* (PhC) qui perdent leurs feuilles en hiver, et les *phanérophytes sempervirents* (PhS) toujours verts (cette distinction correspond dans le Jura pour l'essentiel à la séparation feuillus/résineux).
- Phénologie:** Changements d'aspect d'une communauté végétale liée aux rythmes saisonniers.
- Phénophase:** Synusie* apparaissant à certaines périodes de l'année et remplacée par d'autres synusies pendant ses périodes d'éclipse, à l'intérieur d'une même phytocénose*.
- Phylliteux:** Se dit d'un minéral disposé en feuillets (certaines argiles).
- Phytocénose:** Communauté végétale formée d'un complexe de synusies* organisées spatialement (mosaïque horizontale, stratification verticale), temporellement et fonctionnellement au sein d'un même écosystème, et présentant de fortes relations de dépendance écologique, dynamique et génétique.
- Piétinement (degré de):** Indice permettant d'apprécier empiriquement dans un relevé de synusie* l'importance du piétinement du sol et de la végétation, par le bétail ou par l'homme (reposoirs, chemins herbeux); cet indice prend une valeur entière de 0 à 4.
- Pionnière:** Essence* à croissance rapide, à faible longévité, de taille réduite, à bois tendre, héliophile*, à très grande fécondité, colonisatrice d'espaces ouverts.
- Placette:** Surface délimitée pour la cartographie des synusies (PATUBOIS).
- Position sociale:** Position hiérarchique d'un arbre par rapport au peuplement qui l'entoure, reflétant sa capacité de concurrence; il est défini en fonction de la hauteur de l'arbre et du développement de son pied.
- Post-pionnière:** Essence* à croissance plutôt lente, à longévité moyenne, à bois dur, héliophile* tolérante, jouant un rôle prédominant dans la cicatrisation des chablis*, assurant souvent la relève des essences pionnières.
- Prairie:** Synusie herbacée* haute héliophile, eutrophe* ou mésotrophe*, généralement fauchée.
- Pré:** Synusie herbacée* basse héliophile, eutrophe* ou mésotrophe*, géné-

ralement pâturée et/ou piétinée.

Recrû: Stade de développement du peuplement forestier comprenant les tiges dont la hauteur est inférieure à 1.30 m; on distingue, dans le recrû, le stade du semis, composé des tiges dont la hauteur est inférieure à 10 cm.

Rédoxique: Qualifie les horizons pédologiques affectés par les phénomènes d'oxydation et de réduction du fer sous l'effet d'une nappe d'eau fluctuante.

Référence: Dans le *Référentiel Pédologique*, ensemble de sols possédant le même horizon-diagnostic (équivalent de « type de sol »).

Relevé centroïde: Relevé synthétique d'un syntaxon élémentaire* (ou d'un cœnotaxon élémentaire*), constitué de l'ensemble des espèces (ou des syntaxons élémentaires*) qui le constituent, affectées chacune de leur fréquence relative et de leur abondance-dominance-agrégation* moyenne.

Rétroaction (ou *feed-back*): Réaction en retour de l'effet sur la cause, selon une boucle (causalité circulaire). La rétroaction peut accentuer l'effet (*rétroaction positive*) ou le contrecarrer (*rétroaction négative*).

Rondelle: Section de tronc prélevée sur un arbre abattu pour la mesure de la croissance et/ou l'estimation de l'âge.

Sciacline: Se dit d'une plante ou d'une synusie* végétale se développant dans des endroits modérément ombragés.

Sciaphile: Se dit d'une plante ou d'une synusie* végétale se développant dans des endroits ombragés (généralement en sous-bois).

Sigmassociation: Unité de base de la classification hiérarchique des teselas* selon la phytosociologie paysagère.

Sigmatiste: École de phytosociologie fondée principalement par J. BRAUN-BLANQUET (de S.I.G.M.A., Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine).

Site: Ensemble d'estivages* contigus sélectionné dans PATUBOIS pour la cartographie des phytocénoses* et les études de détail. La surface d'un site varie entre 60 et 400 hectares.

Solum: Tranche verticale d'une couverture pédologique observable dans une fosse ou une tranchée.

Spectre biologique: Représentation relative des différents types biologiques* (hémicryptophytes*, géophytes*, etc.) dans une synusie* ou un syntaxon élémentaire*.

Squelette: Fraction grossière du sol, formée par des éléments minéraux ayant un diamètre supérieur à 2 mm.

Stade ontogénétique: Stade de développement d'un organisme (d'un arbre par exemple).

Station: Espace occupé par une phytocénose*, à l'intérieur duquel les conditions géomorphologiques (exposition, pente générale, complexe microtopographique), mésoclimatiques, biotiques et anthropiques (taux de boisement, texture*, pression de pâturage) sont globalement unifor-

mes. La surface d'une station varie entre 0.1 et quelques hectares.

Stratégie adaptative: Stratégie spécifique des populations pour l'exploitation optimale des ressources du milieu en fonction des contraintes endogènes (pouvoir reproductif, plasticité écologique), et exogènes (stress, perturbations).

Structure (d'un peuplement forestier): Répartition des classes d'âge, de hauteur, de diamètre ou de volume d'un peuplement forestier.

Structure (d'une phytocénose*, adj. structurel): Agencement spatial, vertical (stratification) et horizontal (mosaïque, zonation) des synusies* végétales et caractères architecturaux des organismes qui les constituent.

Structure formelle (adj. structural): Modèle qualitatif généralisé qui se dégage de la comparaison de différents systèmes.

Surface pâturable épurée: Pour les alpages* comportant des zones où la production fourragère se trouve fortement diminuée par la présence d'éboulis, d'arbustes ou de forêts, une réduction proportionnelle de la surface totale est opérée en pourcentage (estimation).

Syntaxon: Unité de classification hiérarchique des synusies* selon la phytosociologie synusiale intégrée (classe, ordre, alliance, association* ou sous-association).

Syntaxon élémentaire (SyE): Unité de base de la typologie des synusies* (selon la phytosociologie synusiale intégrée), définie par un ensemble de relevés statistiquement homogène et possédant un ensemble de caractères structurels*, floristiques, écologiques et chorologiques constants et différentiels.

Synusie végétale: Communauté végétale élémentaire constituée d'organismes suffisamment proches par leur espace vital, leur comportement écologique et leur périodicité pour partager à un moment donné un même milieu à l'intérieur d'une phytocénose.

Synusie arborescente (A ou a): Synusie* végétale exclusivement constituée de phanérophytes* dont la hauteur optimale atteint ou dépasse 8 m.

Synusie arbustive (B ou b): Synusie* végétale essentiellement constituée de nanophanérophytes* dont la hauteur optimale est inférieure à 8 m.

Synusie herbacée (H ou h): Synusie* végétale essentiellement constituée de types biologiques* herbacés ou ligneux nains (hémicryptophytes*, géophytes*, thérophytes*, chamæphytes*).

Synusie muscinale (M ou m): Synusie* végétale essentiellement constituée de bryophytes (mousses et hépatiques) et de lichens.

Système d'Information Géographique (SIG): Outil informatique destiné à saisir, stocker, gérer et traiter des données cartographiques ou géoréférencées (p. ex. *Géopoint*, *Arc-Info*).

Système de Gestion de Bases de Données Relationnel (SGBDR): Outil informatique destiné à saisir, gérer, organiser par des liens logiques et traiter des données de toute nature réparties dans différentes tables (p. ex. *Patubase*).

Taux de boisement: Recouvrement au sol de la projection verticale de la

couronne des arbres (pourcentage).

Taux de saturation: Proportion des cations échangeables fixés sur le complexe adsorbant (argilo-humique*) du sol, par rapport à la quantité totale qui peut y être fixée (cf. § 7.1.2.2).

Terra fusca: Sol fossile antéwürmien, de couleur brune à ocre, constitué d'argile de décarbonatation de calcaires durs, formé sous un climat chaud et humide. Il peut constituer un matériau d'origine pour un sol actuel.

Terra rossa: Sol fossile antéwürmien, de couleur rouge, constitué d'argile de décarbonatation de calcaires durs, formé sous climat chaud à hiver humide avec une saison sèche. Il peut constituer un matériau d'origine pour un sol actuel.

Tesela: Complexe paysager de phytocénoses* assemblées par zonation ou/et mosaïque, dérivant les unes des autres par des successions secondaires progressives ou régressives et correspondant à un même climax* potentiel.

Test de Monte-Carlo: Test statistique par permutations aléatoires, utilisé par exemple pour mesurer le degré de signification d'une ordination.

Texture (d'un peuplement boisé): Agencement horizontal et degré d'agrégation* des arbres (grain du boisement: arbres isolés, en bouquets, en bosquets...).

Texture (d'une phytocénose): Agencement horizontal et degré d'agrégation* des synusies*.

Thérophyte (Th): Plante herbacée annuelle, qui hiverne uniquement sous forme de semences.

Thérophyte-hémicryptophyte (ThHe): Plante herbacée capable de se comporter comme un thérophyte dans les régions chaudes et années favorables, tandis qu'elle est plutôt bisannuelle et hiverne sous forme de rosette dans des conditions thermiques moins favorables (en montagne notamment).

Turn-over (de la matière organique): Transfert, par une succession de phénomènes biologiques ou physico-chimiques, des éléments constitutifs de la matière organique à travers un écosystème, aboutissant à son recyclage au moins partiel.

Type biologique: Catégorie de végétaux définie par ses adaptations morphologiques et physiologiques aux contraintes écologiques (alternance des saisons notamment).

Unité Gros Bétail (UGB ou UGB_p): Unité de mesure de la charge en bétail, équivalente à une vache laitière et correspondant à un besoin journalier de 18 kg de matière sèche de fourrage (refus compris). Pour le calcul des UGB, on utilise les valeurs suivantes:

- 1 vache laitière = 1 UGB
- 1 génisse de 2-3 ans = 0.7 UGB
- 1 génisse de 1-2 ans = 0.4 UGB
- 1 veau = 0.25 UGB
- 1 cheval = 0.8 UGB

Valeurs écologiques indicatrices: Valeurs indicatrices des préférences écologiques des espèces, permettant de caractériser les conditions de milieu d'une synusie (ou d'un syntaxon) à partir d'un relevé floristique (ou d'un tableau de relevés); LANDOLT (1977) distingue 8 valeurs indicatrices principales, codifiées de 1 à 5:

F *Valeur d'humidité* (humidité moyenne du sol pendant la période de végétation)

R *Valeur de réaction* (acidité et richesse en cations des horizons racinaires)

N *Valeur de substances nutritives* (essentiellement teneur en azote des horizons racinaires)

H *Valeur d'humus* (teneur en humus des horizons racinaires)

D *Valeur de dispersité* (granulométrie et aération du sol)

L *Valeur de lumière* (conditions d'éclairement pendant la période de végétation)

T *Valeur de température* (température moyenne pendant la période de végétation)

K *Valeur de continentalité* (différences de températures annuelles et journalières et humidité de l'air)

Valeur pastorale (VP): Indice (de 0 à 100) utilisé en agronomie pour évaluer la charge en bétail potentielle d'un pâturage à partir de sa composition floristique; la valeur pastorale peut être calculée à partir d'un relevé floristique en utilisant les indices de qualité fourragère des espèces et en tenant compte de leur recouvrement relatif.

Vers anéciques: Lombrics qui descendent profondément dans les horizons minéraux et ramènent en surface une partie des argiles et des ions (calcium) entraînés. Par leur transit digestif, ils facilitent la formation des agrégats argilo-humiques et assurent leur cohésion.

Vers épigés: Lombrics qui vivent près de la surface, dans des conditions écologiques défavorables (acidité du sol, hydromorphie prononcée). Ils ingèrent la litière et la restituent sous forme de boulettes fécales holorganiques*.

Viellissement physiologique: Loi biologique selon laquelle se déroule la croissance de l'arbre: après une phase ascendante et une culmination plus ou moins précoce, l'accroissement annuel radial* diminue progressivement.

Zoogène: Qui tire son origine des animaux. Dans le cas des humus, se dit d'un horizon principalement formé par les boulettes fécales de la pédofaune.

