

Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	30-X-1973
49	B I O L O G I E	11

NOTE SUR UN MODE DE REPRESENTATION GRAPHIQUE  
DU CYCLE BIOLOGIQUE DES NUTRIMENTS MINERAUX  
DANS LES ECOSYSTEMES TERRESTRES

PAR

S. DENAEYER-DE SMET

---

1. INTRODUCTION

En Europe occidentale, bien longtemps après ALBERT et DENGLER (1930), ce fut OVERTON (1959) qui remit à l'honneur l'étude des cycles biologiques dans les écosystèmes forestiers. Par après, RODIN et ses collaborateurs (U. R. S. S.) portèrent le problème à l'échelle mondiale.

Rappelons que dans les écosystèmes terrestres, le cycle biologique correspond à la circulation des éléments chimiques entre les biocénoses et le sol.

Une première synthèse concernant le « mineral cycling » dans les écosystèmes forestiers fut tentée en 1964 par DUVIGNEAUD et DENAEYER. Un programme de recherches intensives à ce sujet fut mis au point en Haute Belgique et développé ensuite, grâce au Programme Biologique International (P. B. I.), dans divers pays d'Europe (à Solling en R. F. A., à Kongalund en Suède, à Meathop en Grande-Bretagne, à Montpellier en France, à Bab en Tchécoslovaquie, à Mirwart en Belgique), et aussi sur une vaste échelle, en U. R. S. S., aux U. S. A. et au Japon.

2. CONCEPTS

En Europe occidentale, le concept proposé par ALBERT (in DENGLER, 1930) pour les forêts est souvent suivi :

$$\text{absorption} = \text{rétention} + \text{restitution.}$$

La rétention correspond à la quantité de nutriments (1) retenus dans l'incrément annuel des organes vivaces. Ce poste, particulièrement important dans les écosystèmes forestiers, aboutit à un stockage dans les troncs, grosses branches et racines des arbres (« minéralomasse », DUVIGNEAUD, 1968).

La restitution au sol d'une partie des nutriments absorbés s'effectue par chute et décomposition d'organes morts (feuilles, fruits, bois, etc...), et par lessivage de la phytocénose par les eaux de précipitation (égouttement et écoulement).

La conception des auteurs soviétiques est quelque peu différente. Ils utilisent la notion de « carrying capacity of the biological circulation » qui correspond aux quantités de nutriments absorbés par la productivité primaire nette (PPN = incrément ligneux + feuilles vertes) et la notion d'incrément vrai (true increment), née de l'opposition dialectique de la vie et de la mort, et qui correspond à la différence obtenue en soustrayant de la totalité de la matière vivante produite au cours d'une année, la quantité d'organes morts récoltés pendant la même période.

Le cycle biologique est défini par le bilan suivant : Absorption dans PPN — Restitution par litière totale = Rétention dans l'incrément vrai.

Dans une forêt climax, les valeurs obtenues à partir du « true increment » peuvent être négatives si la quantité de bois mort est supérieure à l'accroissement ligneux.

Faute de données suffisantes, les auteurs soviétiques ne tiennent pas compte de la restitution de nutriments par le pluviollessivage, ce qui fausse quelque peu le bilan, surtout pour K.

A l'aide des données fournies par les auteurs soviétiques, il est cependant possible d'estimer le cycle biologique annuel suivant les concepts d'OVINGTON : la rétention annuelle est obtenue en soustrayant de l'absorption annuelle dans la PPN, la quantité d'éléments contenus dans les feuilles vertes; en additionnant la rétention annuelle ainsi obtenue et la restitution par litière, on obtient une valeur de l'absorption annuelle assez proche de celle fournie par les auteurs soviétiques, mais toutefois plus élevée pour Ca (plus abondant dans les feuilles mortes que dans les feuilles vertes) et plus faible pour N (moins abondant dans les feuilles mortes que dans les feuilles vertes).

Pour les écosystèmes prairiaux, les auteurs soviétiques simplifient la notion de cycle biologique en considérant que la restitution annuelle de nutriments par la mort d'organes aériens et souterrains est équivalente à l'absorption annuelle.

Les auteurs scandinaves estiment également le cycle biologique par l'absorption annuelle de la PPN sans toutefois séparer le contenu en nutriments des feuilles vertes de celui des organes ligneux; ces données ne permettent donc pas de connaître avec précision la rétention dans l'accroissement annuel des organes ligneux. NIHLGARD en donne une

(1) Nutriments = éléments indispensables à la vie des plantes ou des animaux.

valeur approchée qui est la rétention dans ce qu'il appelle le  $\Delta B$ , c'est-à-dire la productivité annuelle en bois et en écorces, diminuée du bois mort ramassé pendant la même période. Dans le type des forêts étudiées par cet auteur (fig. 1, i et l), le bois mort ne représente que 10 % environ de la productivité annuelle. Il est donc possible d'utiliser avec une bonne approximation les valeurs obtenues par NIHLGARD pour estimer le cycle biologique sensu OVINGTON.

### 3. PRINCIPE DU MODE DE REPRESENTATION GRAPHIQUE

La méthode proposée est basée sur un système de représentation polygonale.

Le principe est le suivant (fig. 1). A partir d'un point O, on trace six demi-droites laissant entre elles un angle de 60°; chacune de ces demi-droites est graduée à partir de l'origine et correspond à un des six nutriments considérés : K, Ca, Mg, N, S, P. La valeur de l'absorption annuelle (en kg/ha) de chacun des nutriments est portée sur l'axe correspondant; les divers points obtenus sont reliés entre eux et forment un polygone de surface et de forme caractéristiques.

### 4. COMPARAISON DES CYCLES BIOLOGIQUES ANNUELS

#### 4.1 Ecosystèmes différents appartenant à un même biome.

Lorsque l'on compare l'absorption annuelle des nutriments dans divers types de forêts caducifoliées tempérées, il apparaît que la surface des polygones dépend essentiellement du type de forêt considéré : la surface des polygones correspondant aux Chênaies (*Quercetum*, fig. 1, a, b, c, d, e) est beaucoup plus importante que celle des polygones correspondant aux Hêtraies (*Fagetum*, fig. 1, h, i), ce qui signifie que le cycle biologique est plus intense dans les Chênaies, qui sont donc beaucoup plus consommatrices que les Hêtraies.

Il semble que pour un même type d'écosystème forestier, l'importance de la surface du polygone puisse être mise en rapport avec la productivité; la surface la plus grande correspond en effet à la forêt la plus productrice et inversement.

Quant à la forme du polygone, elle paraît dépendre, en partie du moins, des relations chimiques sol/phytocénose : « pointe » de Ca caractérisant la chênaie calcicole de Virelles (fig. 1, b) et réduction concomitante de l'absorption de K (antagonisme K/Ca?) et peut-être aussi de N; augmentation de l'absorption annuelle de Mg dans la chênaie établie sur sol riche en cet élément (fig. 1, c), réduction du cycle de Ca dans la chênaie établie sur sol très pauvre en cet élément (fig. 1, d).

L'absorption annuelle de N particulièrement importante dans la hêtraie de Suède (fig. 1, i) résulte probablement de conditions de minéralisation

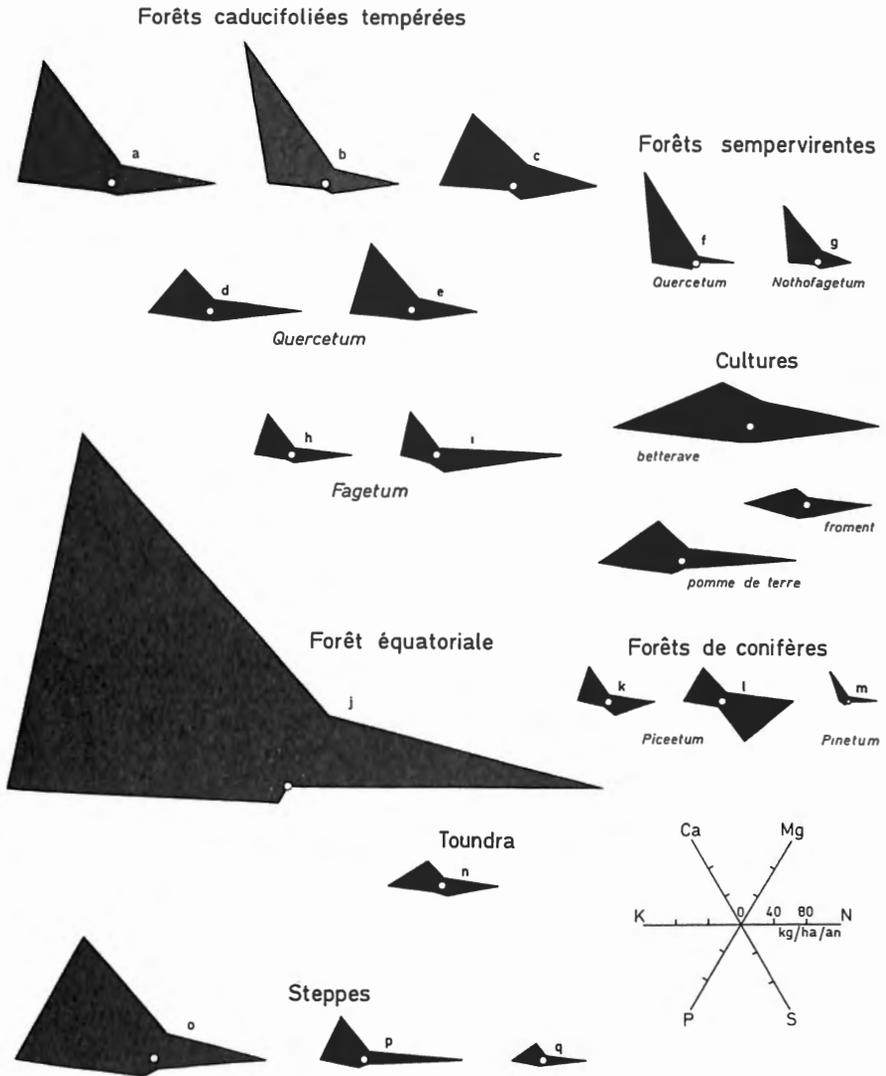


Fig. 1. — Représentation graphique et comparaison du cycle biologique annuel des nutriments minéraux dans divers types d'écosystèmes terrestres.

- a. — *Querceto-coryletum* de 117 ans à Ferage-Houyet (Haute Belgique), sol brun forestier riche en bases échangeables. Incrément aérien : 7,9 t/ha/an, litière : 6,8 t/ha/an.
- b. — *Quercetum mixtum* de 35-75 ans à Virelles (Haute Belgique), sol rendzinoïde brun foncé, saturé en Ca. Incrément aérien : 6,3 t/ha/an, litière : 6 t/ha/an.
- c. — *Quercetum* de 90 ans à Villers-sur-Lesse (Haute Belgique), sol à pseudogley riche en Mg. Incrément aérien : 5,1 t/ha/an, litière : 6,6 t/ha/an.
- d. — *Quercetum* de 135 ans à Vonêche (Haute Belgique), podzol à pseudogley très pauvre en bases échangeables. Incrément aérien : 3,1 t/ha/an, litière : 7,2 t/ha/an. (a, b, c, d in DUVIGNEAUD *et al.*, 1970 et DUVIGNEAUD et DENAEYER, 1971.)
- e. — *Querceto-aegopodioso-caricosum* de 222 ans dans la province de Voronesz (URSS). Incrément aérien : 2,5 t/ha/an, litière : 5,6 t/ha/an (d'après MINA, in RODIN et BAZILEVICH, 1967).

extrêmement favorables (hêtraie à *Galeobdolon* à mull plus ou moins actif) et relativement rares.

La valeur plus importante du cycle de S dans cette même forêt est probablement l'indice d'une pollution atmosphérique élevée.

#### 4.2 Ecosystèmes typiques appartenant à des biomes différents.

Le biome Forêts tempérées sempervirentes semble se distinguer par une absorption annuelle plus réduite, particulièrement au niveau de N (dans les 2 cas cités, consommation de luxe de Ca).

Dans la forêt équatoriale, l'absorption annuelle des nutriments est beaucoup plus élevée (de l'ordre de plusieurs centaines de kg/ha) que dans n'importe quel autre écosystème, principalement en raison d'une productivité beaucoup plus élevée (20 t/ha/an), de plusieurs chutes de litière/an et d'un pluviollessivage important.

Les forêts de Conifères, en particulier les *Pinetum*, sont très peu consommatrices et le cycle biologique des nutriments y est réduit; la valeur élevée de l'absorption de S dans un *Piceetum* de Suède (fig. 1, l) traduit probablement une pollution atmosphérique importante.

Dans les toundras, le cycle biologique varie considérablement suivant le genre d'écosystème considéré : relativement important, et se rapprochant de celui des forêts de Conifères dans la toundra à *Vaccinium* (fig. 1, n),

- 
- f. — *Quercetum ilicis* d'environ 150 ans à Montpellier (France méditerranée), sur terra rossa. Incrément aérien : 2,6 t/ha/an (résultats provisoires), litière : 3,8 t/ha/an. Le cycle de S n'a pas été établi. (D'après LOSSAINT et RAPP, 1971.)
- g. — *Nothofagetum* de 100 ans environ, à Silverstream, près de Wellington (N.-Zél.). Sol ocre-brun fortement lessivé. Litière : 6/ha/an. (D'après MILLER 1963.)
- h. — *Fagetum* de 130 ans à Mirwart (Haute Belgique), sol limono-caillouteux brun acide, pauvre en bases échangeables. Incrément aérien : 6,2 t/ha/an, litière : 5,2 t/ha/an. (D'après DENAEYER et DUVIGNEAUD, 1972.)
- i. — *Fagetum* de 90 ans à Kongalund (Suède), sol brun acide sur moraine. Incrément aérien : 11,3 t/ha/an, litière : 5,7 t/ha/an. (D'après NIHLGARD, 1972.)
- j. — Forêt dense ombrophyte de 50 ans (f. secondaire) au Ghana. Incrément aérien : 21,5 t/ha/an; litière : 21,7 t/ha/an. Le cycle de S n'a pas été établi. (D'après GREENLAND et KOWAL, 1960, NYE, 1961.)
- k. — *Piceetum* de 55 ans à Mirwart (Haute Belgique) sur sol limono-caillouteux brun acide, pauvre en bases échangeables. Incrément aérien : 10,5 t/ha/an; litière : 2,7 t/ha/an. (D'après DENAEYER et DUVIGNEAUD, 1972.)
- l. — *Piceetum* de 55 ans à Kongalund (Suède), sur sol brun acide sur moraine. Incrément aérien : 11,1 t/ha/an; litière : 5,6 t/ha/an. (D'après NIHLGARD, 1972.)
- m. — *Pinetum*, moyenne des valeurs obtenues pour diverses forêts de RDA. Incrément aérien : 4 t/ha/an; litière : 3,5 t/ha/an. (D'après EHWALD, 1957.) Le cycle de S n'a pas été étudié.
- n. — Toundra à *Vaccinium myrtillus* (URSS). Productivité aérienne : 2,2 t/ha/an. (D'après CHEPURKO, 1971.)
- o. — Steppe-prairie à Graminées et *Filipendula* sur Chernozem (Sibérie occidentale); litière : 10,3 t/ha/an.
- p. — Steppe aride à Graminées et *Artemisia* (plaines de l'URSS). Litière : 8,7 t/ha/an.
- q. — Steppe sur Solonetz au Khazakstan (URSS). Litière annuelle : 3,5 t/ha/an (o, p, q, d'après RODIN et BAZILEVICH, 1967.)
- Cultures : d'après MENGEL, 1968.

il est extrêmement réduit dans la « spotted tundra » et ne pourrait être représenté que par un point.

Des différences importantes existent entre les polygones correspondant aux divers écosystèmes que l'on classe habituellement sous le vocable « steppes »; elles illustrent bien la disparité de ces écosystèmes et la nécessité de préciser leurs types. Lorsqu'il s'agit d'une « steppe-prairie » (fig. 1, o) riche en Graminées et *Filipendula*, poussant sur sol riche (Chernozem) et de productivité élevée, l'absorption annuelle des nutriments est comparable à celle d'une chênaie de productivité élevée (fig. 1, a). Par contre, lorsqu'il s'agit d'une « steppe aride » (fig. 1, p) à Graminées et *Artemisia*, la surface du polygone se réduit considérablement et sa forme est différente en raison de la dominance absolue de N sur les autres nutriments.

S'il s'agit d'une steppe salée sur solonetz (fig. 1, q), la surface du polygone est encore plus petite; il ne faut cependant pas perdre de vue que dans ce type d'écosystème, des éléments autres que les nutriments considérés, prennent de plus en plus d'importance ( $\approx 2$  kg Na/ha/an,  $\approx 10$  kg Cl/ha/an).

Dans la steppe à *Halocnemum*, l'absorption annuelle de K, Ca, Mg, N, S et P (non représentée en raison des dimensions extrêmement réduites du polygone) est complètement dominée par celle de Na (16 kg/ha/an) et de Cl (27 kg/ha/an).

Les écosystèmes « cultures » se distinguent des écosystèmes « forêts » par la dominance de K sur Ca et l'importance du cycle de P, ce qui se traduit par la forme allongée de leur polygone. Quant à la surface des polygones, elle varie considérablement suivant la nature des cultures et illustre bien leurs « exigences » respectives : l'absorption annuelle d'un champ de froment est plus faible que celle d'un champ de pommes de terre; cette absorption est par contre extrêmement élevée dans un champ de betteraves à sucre; ce qui confirme les caractéristiques phytochimiques de la famille des Chénopodiaceae, qui accumule tous les éléments chimiques mis à leur disposition.

## 5. CONCLUSION

Bien que l'étude du cycle biologique des nutriments minéraux dans les écosystèmes soit encore à ses débuts, il nous a paru intéressant de comparer les premiers résultats obtenus.

Pour ce faire, une méthode de représentation graphique de l'absorption annuelle des nutriments est suggérée.

La figure 1 montre que dans les divers biomes et écosystèmes considérés, l'absorption annuelle des nutriments peut être représentée par un polygone de forme et de surface caractéristiques, dépendant principalement du type de biome ou d'écosystème; dans le cas d'écosystèmes établis sur sol présentant des anomalies biogéochimiques (dominance

de Mg ou de Ca sur les autres éléments, par ex.) ou soumis à une pollution atmosphérique importante (cas de S en Suède), le polygone de l'absorption annuelle des nutriments présente des déviations caractéristiques. Il apparaît ainsi que la connaissance du cycle biologique des nutriments minéraux constitue un paramètre intéressant dans l'étude générale du fonctionnement des écosystèmes.

UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES,  
LABORATOIRE DE BOTANIQUE SYSTÉMATIQUE ET D'ÉCOLOGIE,  
DIR. : PROF. P. DUVIGNEAUD  
28, AVENUE P. HÉGER — 1050 BRUXELLES.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ALBERT, in DENGLER, A.

1930. *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. (Berlin, Springer Verlag.)

CHEPURKO, N. L.

1972. *The biological productivity and the cycle of nitrogen and ash elements in the dwarf shrub tundra ecosystems of the Kibini mountains (Kola Peninsula). Tundra Biome. Proceed.* (IVth International Meeting Swedish IPB Committee, Wenner Giers Center Stockholm 1972.)

DENAEYER-DE SMET, S. et DUVIGNEAUD, P.

1972. *Comparaison du cycle des polyéléments biogènes dans une hêtraie (Fagetum) et une pessière (Piceetum) établies sur même roche-mère, à Mirwart (Ardenne luxembourgeoise)*. (Bull. Soc. roy. Bot. Belg., 105, pp. 197-205.)

DUVIGNEAUD, P.

1968. *Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie-Frênaie à Coudrier du Bois de Wève. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes*. (Bull. Soc. roy. Bot. Belg., 101, pp. 111-127.)

DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER-DE SMET, S.

1964. *Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt (forêts tempérées caducifoliées)*. (Lejeunia, nouvelle série, n° 28, septembre.)

1971. *Cycle des éléments biogènes dans les écosystèmes forestiers d'Europe (principalement forêts caducifoliées)*, in *Productivité des écosystèmes forestiers*. (Actes Coll. Bruxelles, 1969, Unesco, pp. 527-542.)

DUVIGNEAUD, P., DENAYER-DE SMET, S., AMBROES, P. et TIMPERMAN, J.

1971. *Recherches sur l'écosystème forêt — Biomasse, productivité et cycle des polyéléments biogènes dans l'écosystème « chénaie caducifoliée »*. — *Essai de phytogéochimie forestière*. (I. R. Sc. N. B., mémoire n° 164.)

DUVIGNEAUD, P., LEFEBVRE, C. et DENAEYER-DE SMET, S.

1971. *Les Armeria vulgaris Willd. des sols métallifères ou chimiquement mal balancés*. (Bull. Jardin bot. nat. Belg., 41, pp. 68-80.)

EHWALD, E.

1957. *Über den Nährstoffkreislauf des Waldes*. (Deutsch. Akad. Landwirtsch. wiss. Sitz., Berlin 6, 1-56.)

GREENLAND, D. J. et KOWAL, J. M. L.

1960. *Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana*. (Plant and Soil 12, pp. 154-174.)

LOSSAINT, P. et RAPP, M.

1971. *Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen*. (Productivité des écosystèmes forestiers, Actes Coll. Bruxelles 1969, Unesco, pp. 597-617.)

MENGEL, Dr. Konrad.

1968. *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze*. (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 1-425.)

MILLER, R. B.

1963. *Plant nutrients in hard beech — III. The cycle of nutrients*. (N. Z. J. Sci 6, pp. 388-413.)

NIHLGARD, Bengt.

1972. *Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted spruce forest in South Sweden*. (Oikos, Acta Oecologica Scandinavica, 23, 1, Copenhagen, pp. 69-81.)

NYE, P. H.

1961. *Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest*. (Plant and Soil, 13, pp. 333-346.)

OVINGTON, J. D. et MADGWICK, H. A. I.

1959. *The growth and composition of natural stands of birch. I : Dry matter production*. (Plant and soil, 10, pp. 271-283.) II : *The uptake of mineral nutrients*. (Ibid., 10, pp. 389-400.)

RODIN, L. E. et BAZILEVICH, N. I.

1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. (Edinburg-London, Oliver and Boyd, 288 p.)