

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME FORET

Série D : LA CHENAIE-FRENAIE A COUDRIER DU BOIS DE WEVE
(Wavreille et Bure)

Contribution n° 3

La tessera en tant qu'unité élémentaire de l'écosystème (*)

PAR

P. DU VIGNEAUD (Bruxelles)

1. — L'écologie est entrée dans la panoplie des sciences modernes d'avant-garde par le développement de la notion d'écosystème (biogéocénose), grâce aux efforts à la fois techniques et vulgarisateurs de chefs de file comme ODUM aux U. S. A., OVINGTON au Royaume-Uni et SUKATCHEV en U. R. S. S.

En Belgique, le Centre National d'Ecologie Générale a poursuivi pendant plus de 5 ans déjà, l'étude approfondie de l'écosystème « forêt caducifoliée ».

Il est apparu que de nombreux concepts mal définis, problèmes mal posés et techniques non mises au point rendent impossible l'obtention de résultats définitifs. Grâce à de nombreuses discussions au sein d'équipes internationales sur les très nombreuses données nouvelles qui ne cessent de s'accumuler, des progrès substantiels sont cependant réalisés qui font que l'écologie devient de plus en plus la science de l'écosystème, système fonctionnel formé d'une biocénose actionnée par un ensemble de conditions climatologiques (climatope) et édaphologiques (édaphotope) et dont le fonctionnement aboutit à la production d'une certaine biomasse de matières organiques des plus diverses; la vitesse de production de l'écosystème est sa productivité, que l'on peut exprimer en kcal produites

(*) : Programme du Centre National d'Ecologie Générale, subventionné par le Fonds de la Recherche Fondamentale Collective.

par unité de surface (cm^2 , m^2 , ha) et pendant une unité de temps (heure, jour, année).

2. — Un des problèmes qui n'a pas reçu jusqu'ici de solution satisfaisante, est celui de l'étendue à donner à l'écosystème.

Il paraît simple, et il e s t même simple dans quelques cas, de considérer un écosystème comme limité, sur le terrain, à une surface homogène à laquelle correspondent une biocénose homogène, un climatope homogène et un édaphotope homogène.

Hélas ! les surfaces homogènes couvertes d'une végétation homogène correspondant à un sol homogène, et de quelque étendue, sont rares dans la nature. La cause principale en est la microtopographie à laquelle les organismes vivants sont souvent d'une sensibilité extrême; il suffit parfois d'une dénivellation de 1-2 cm pour que le régime de l'eau soit fortement modifié; la réaction des espèces végétales à la microtopographie peut ainsi aboutir à une microdistribution et à un réseau mosaïqué très complexe.

Ainsi, même dans les cas d'une macrotopographie subhorizontale et d'une homogénéité pétrographique de la roche-mère, il se crée bientôt, sous l'action de la végétation et de l'érosion tangentielle, une microtopographie ondulante où l'écosystème apparaît comme mosaïqué, constitué de petites unités élémentaires sol-plantes, constituées chacune d'une végétation homogène sur sol homogène, et que, par analogie avec les éléments des mosaïques antiques JENNY a appelé des « tessera »; dans une forêt, ces tessera occupent plutôt un volume qu'une surface, et elles s'emboîtent au lieu de juxtaposer; une tessera individuelle peut occuper une surface ou un volume fort variables.

3. — Nous voudrions illustrer le concept de la **tessera** considérée comme **unité élémentaire de l'écosystème**, par un exemple. Nous avons décrit précédemment la biomasse et la productivité de la Chênaie-Frênaie (Querceto-Fraxinetum) établie sur un sol argilo-limoneux calcifère dans une vallée plate à Wavreille (bois de Wève). Cette forêt est actuellement exploitée en futaie sur taillis. La futaie est composée de *Quercus robur* âgés de 120-150 ans, distribués en une strate homogène; homogène aussi est la régénération de *Fraxinus excelsior*, qui présente une population complète d'individus allant de la plantule à l'arbre de futaie.

Le taillis, continu, est exploité tous les 22 ans, mais ici, la composition floristique est plus ou moins variable en fonction de la microtopographie, qui consiste en molles ondulations répétées; la dénivellation entre bosses et fosses ne dépasse guère 30 cm.

La strate au sol, abondante et variée, est très sensible, dans sa composition qualitative et quantitative, aux variations microtopographiques.

Le sol est d'autant plus pseudogleyifié (et parfois gleyifié) que les dépressions sont plus basses.

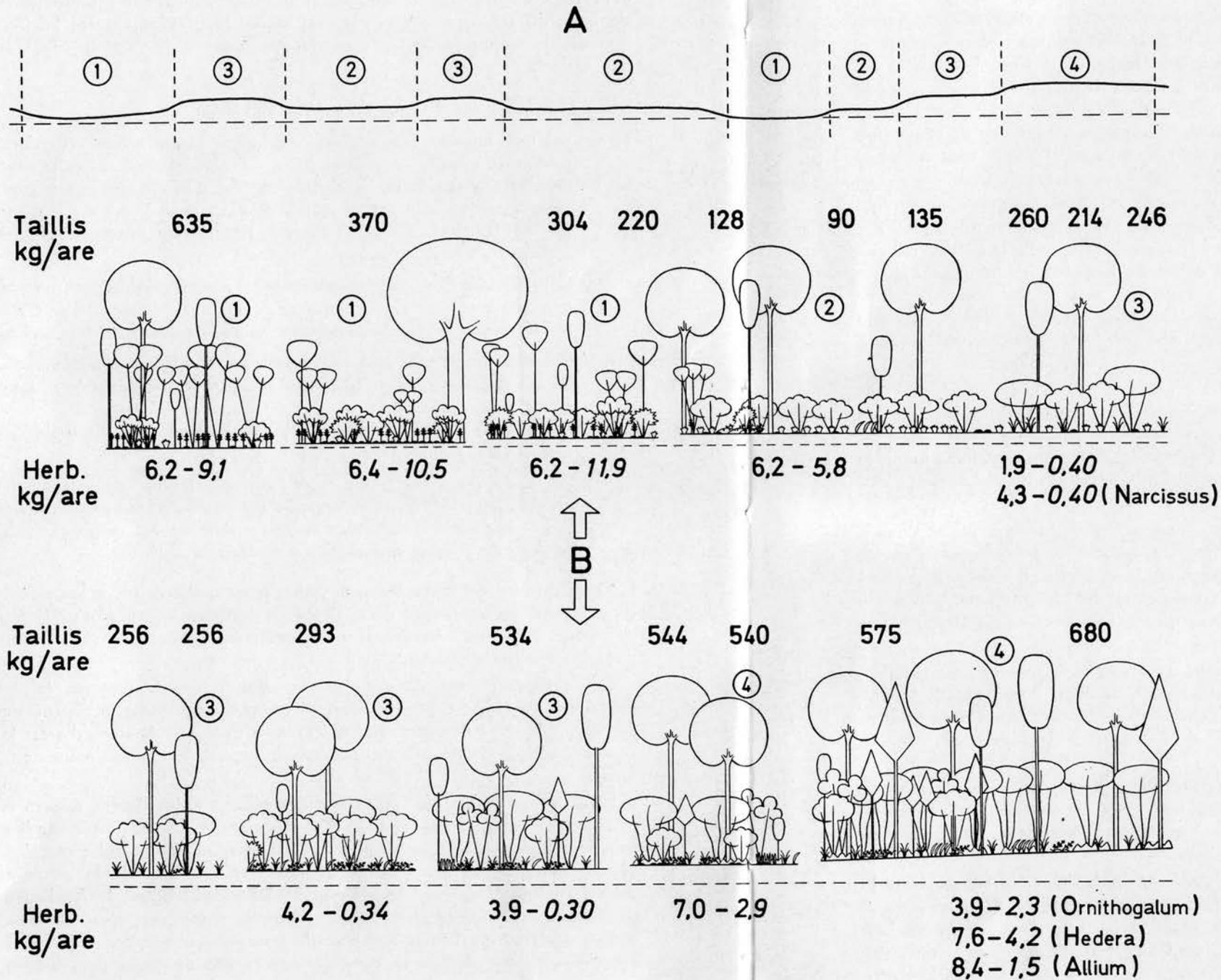


Fig. 1. — Les tessera dans l'écosystème « forêt caducifoliée » (*Querceto - Fraxinetum*) à Wève-Wavreille (Taillis de 22 ans, strate herbacée-sol).

A. Schéma d'un transect E-O (± 200 mètres) de l'écosystème montrant la distribution naturelle irrégulière des 4 types de tessera. Dénivellation maximale 1 mètre.

B. Détail des 15 tessera étudiées, avec structure et biomasse (matières sèches) du taillis (organes ligneux) et de la strate au sol (en caractère droit : phénophase vernale, en caractère italique : phénophase estivale) classées artificiellement dans un gradient décroissant d'humidité du sol (niveau moyen de l'eau en treté).

relativement longtemps, jusqu'à la zone la plus élevée où l'eau ne stagne jamais.

On voit que les tessera composant un écosystème apparemment homogène, présentent en plus de grandes différences d'ordre floristique, phytosociologique, phénologique, etc., sur lesquelles il n'est pas insisté ici, des différences considérables de biomasse; comme pour le taillis, il s'agit dans chaque cas d'une activité productrice ayant duré 22 ans, et pour la strate au sol, de biomasses formées pendant une période de végétation (période vernale ou période estivale), les valeurs obtenues sont en même temps des indices de productivité.

Dans un gradient d'humidité décroissante, on observe pour la productivité du taillis une courbe à deux sommets : forte productivité des milieux très humides et des milieux peu humides, faible productivité des milieux moyennement humides; ceci est d'ailleurs à mettre en rapport avec la composition floristique : forte productivité des *Alnus* (biomasse 400-600 kg/a à l'âge de 22 ans) et des *Carpinus* (biomasse 500-700 kg/a à l'âge de 22 ans), faible productivité des *Corylus* (biomasse 100-250 kg/a à l'âge de 22 ans).

Pour la strate au sol, le problème est plus complexe; on voit que, tant au printemps qu'en été, la strate au sol des tessera très humides, qui présente une alternance de phénophases, a une biomasse importante de l'ordre de 5 à 10 kg/a. Il en va de même pour les tessera moins humides à dominance de *Geum rivale*, qui en fait produisent de la biomasse tout au long de l'année.

Par contre, dans les tessera peu humides, la végétation mixte vernale est relativement bonne productrice de matière sèche (encore que les Monocotylédones à feuilles charnues qui y occupent un volume important aient un poids sec très faible) tandis qu'en été, la production tombe à presque rien parce que les vernaes disparaissent, et ne sont remplacées par rien.

Enfin, les tessera correspondant aux surélévations les plus sèches, occupent, au point de vue biomasse, une situation intermédiaire : riche au printemps en espèces vernaes, elles conservent, lors des autres saisons, une biomasse importante, à cause de l'abondance de l'evergreen *Hedera helix*.

On voit par cet exemple combien l'écosystème peut être complexe, d'autant plus que entre les tessera constituantes existent des transferts constants d'énergie, d'eau, d'éléments minéraux, d'organismes. Il y a là un champs énorme à explorer.

Que faire pratiquement pour établir la productivité de l'écosystème? : ou bien faire la moyenne de nombreuses surfaces égales prises au hasard, ou bien, ce que nous nous sommes efforcés de faire dans nos recherches, faire une carte à grande échelle de l'écosystème étudié, et y délimiter la surface respective de chaque tessera et en mesurer les productivités respectives, puis faire la somme.

En fait, taillis, strate herbacée et sols forment une mosaïque de tessera, dont les compositions floristiques respectives dépendent essentiellement de l'eau du sol, qui stagne plus ou moins longtemps sur les horizons superficiels imperméables et tend naturellement à s'accumuler dans les dépressions.

En gros, on a les 4 types de tessera suivants :

1. — sol très humide des dépressions fortes: strate arbustive d'*Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Salix* div. sp., *Prunus spinosa*; strate herbacée à dominance intégrale de *Filipendula ulmaria* (surtout développée en été) accompagnée d'hélophytes diverses du groupe du Filipendulo-Cirsion : *Polygonum bistorta*, *Angelica sylvestris*, *Crepis paludosa*, etc..
2. — Sol humide des dépressions faibles : strate arbustive pure de *Corylus avellana*, strate herbacée à dominance intégrale de *Geum rivale* (assez développées pendant toute la période de végétation).
3. — Sol frais des zones non déprimées; strate arbustive à dominance de *Corylus avellana* et *Carpinus betulus*; strate herbacée à dominance de *Ornithogalum pyrenaicum*, *Lamium galeobdolon*, et autres espèces du mull forestier, et *Allium ursinum* (surtout développé à la fin du printemps).
4. — Sol assez frais des zones légèrement surélevées, strate arbustive à dominance de *Carpinus betulus*, mais riche en *Corylus avellana*, *Acer campestre* et *Prunus avium*; strate au sol comportant les espèces de 3, mais à dominance de *Hedera helix*.

Comme le sol est frais, lourd et riche, il est d'abord couvert, au début du printemps, d'une strate drue d'espèces vernaes à *Ranunculus ficaria*, *Anemone nemorosa*, *Narcissus pseudonarcissus*, etc. que l'on retrouve dans les 4 types de tessera.

Ces 4 types de tessera s'organisent, sous la futaie continue, en une mosaïque dont les éléments (tessera proprement dites) occupent des surfaces allant de quelques mètres carrés à quelques dizaines d'ares; les écotones sont peu marqués, de sorte que la mosaïque apparaît assez nettement.

Nous avons étudié une quinzaine des plus grandes de ces tessera en y délimitant chaque fois une surface d'un are; nous les avons étudiées sous leur aspect floristique et pédologique et avons, par récolte complète, mesuré la biomasse aérienne de la strate arbustive et de la strate au sol (*). C'est ce dernier aspect qui est schématisé figure 1. Au lieu de représenter les tessera à leur place dans la mosaïque, nous les avons situées dans un gradient d'humidité décroissante en supposant une topographie continue depuis la zone la plus basse où l'eau peut stagner

(*) Une étude approfondie paraîtra ultérieurement.

Dans un autre ordre d'idées, on comprendra aussi que c'est au niveau tessera que doivent être étudiées les populations animales, microbiologiques ou fungiques qui constituent la faune et la flore du sol.

4. Nous avons choisi un exemple très simple : un écosystème que l'on peut décomposer en tessera d'étendue et de volume assez grands, tessera faites d'éléments de taillis que l'on peut incorporer à une futaie.

Il va de soi que les problèmes sont souvent plus compliqués, et que l'on peut, si l'on veut, les compliquer d'avantage, par un désir de précision plus grande, en réduisant les tessera à des petites populations d'une seule espèce : touffes de graminées, petites plages homogènes d'espèces rhizomateuses ou bulbeuses par exemple.

Les données ainsi obtenues par « atomisation » de l'écosystème sont certes précieuses, mais leur obtention est consommatrice de temps et ne peut concerner que des cas particuliers. Lors d'études ultérieures nous tâcherons d'approfondir le problème que nous n'avons fait que poser ici par l'exemple de la forêt de Wève — Wavreille. Ce problème paraît mériter qu'on s'y intéresse.

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

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DUVIGNEAUD, P.

1968. *Recherches sur l'Ecosystème Forêt. Série D : La Chênaie-Frênaie à Coudrier du bois de Wève (Wavreille et Bure). Contribution n° 2 : Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes.* (Bull. Soc. roy. Bot. Belg., 101, 111-127.)

JENNY, H.

1958. *Role of the plant factor in the pedogenic functions.* (Ecology, 39, 1, 5-16.)

ODUM, E. P.

1959. *Fundamentals of Ecology.* (W. B. Saunders Company, Philadelphia and London, 546 pp.)

ODUM, E. P.

1963. *Ecology.* (Modern Biology Series. Holt, Rinehart & Winston, New York, 152 pp.)

OVINGTON, J. D.

1962. *Quantitative Ecology and the Woodland Ecosystem Concept Advances in Ecological Research.* (1, 103-192.)

SUKATCHEV, V. and DYLLIS, N.

1964. *Fundamentals of Forest Biogeocoenology (en russe).* (Moscou, Publishing Office « NAUKA », 574 pp.)

